

24  
25

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ALGUNOS MODELOS EN DINAMICA  
DE POBLACIONES EN PECES"

TESIS QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
MATEMATICO

PRESENTA :

ARMANDO CARLOS MEZA ROMERO

México D.F.

1986



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# INDICE

Pág.

Introducción .....	i	
o		
CAPITULO I		
I.1 Dinámica de Poblaciones .....	1	
I.2 El concepto de Población .....	3	
CAPITULO II. Edad y Crecimiento .....		9
II.1 Métodos para Determinación de Edad (Directos) ..	10	
II.2 Métodos Indirectos .....	18	
A) Método de Petersen .....	20	
B) Método de Hasselblad .....	30	
CAPITULO III. El crecimiento y sus métodos ...		32
III.1 Método Directo .....	32	
III.2 Marcado de individuos .....	34	
III.3 Retrocálculo .....	35	
CAPITULO IV. Modelos para Talla y Peso .....		39
Apéndice IV.1 .....	56	
Apéndice IV.2 .....	63	
CAPITULO V. Ecuación Generalizada de Crecimiento .....		69
V.1 Introducción al modelo generalizado .....	69	

V.2	La ecuación generalizada	75
V.3	Casos particulares	86
CAPITULO VI. Estimación de Parámetros		93
VI.1	Estimación de los parámetros de Bertalanffy y talla	93
	Metodo de Walford	93
	Variante de Gulland	97
	Metodo de Beverton y Holt	98
	Metodo de Gulland - Holt	99
	Metodo de López - Verja	104
	Metodos con criterios de Optimización (Metodo de Tomlison y Abramson)	107
	Metodo de Pienar - Thomson	108
CAPITULO VII. Mortalidad		110
VII.1	Estructura Poblacional	110
VII.2	Mortalidad	111
VII.3	Rendimiento	117
Apéndices		134
A.1	Programa BGC-2	134
A.2	Programa Normsep	142
Conclusiones		156
Referencias		157

# INTRODUCCION

Los primeros modelos de pesquerías parten de los trabajos de Volterra Bertalanffy, pero hasta mediados de los años 40's, se vio la necesidad de realizar estudios más sistemáticos sobre las poblaciones de animales acuáticos para poder hacer una explotación racional de las mismas.

Para poder realizar tal explotación racional de las poblaciones pesqueras es necesario estudiar la Dinámica de su Población, donde por esto último se entiende aquella rama de la Biología que estudia a una población como una unidad viviente, incluyendo el estudio de cambios del tamaño de la población así como los factores que influyen en dichos cambios como la mortalidad, natalidad y los procesos regulatorios que propician que el tamaño de la población se mantenga en un estado de equilibrio.

De estos estudios han surgido algunos modelos matemáticos que tratan de caracterizar dicha Dinámica, para que el hombre haga un uso correcto del recurso.

En los textos y monografías dedicados a dichos modelos se va desde aquellos que hacen

un análisis sumamente superficial de los mismos, a otros donde el análisis es demasiado formal.

En este trabajo se pretende revisar sistemáticamente algunos de tales modelos de la manera más accesible, adecuada y concisa posible, incluso para el lector biólogo.

# CAPITULO I

## Nociones y Definiciones Básicas

### I.1 Dinámica de Poblaciones

Si admitimos el concepto de Ciencia como el conjunto de métodos y prácticas para inducir, ordenar, observar, lanzar (proponer) hipótesis, experimentar, deducir, analizar, y pensar, a través de las cuales se adquieren conocimientos, entonces consecuentes con lo anterior podemos decir que la Ciencia Pesquera es el conjunto de métodos y prácticas para inducir, ordenar, observar, lanzar (proponer) hipótesis, experimentar, deducir, analizar y pensar, mediante las cuales obtenemos conocimientos de las estructuras, dinámicas e interacciones entre el hábitat, las poblaciones de animales acuáticos y el hombre.

La ciencia pesquera incluye a ciertas ciencias particulares que estudian los recursos acuáticos renovables, las tecnologías usadas en su extracción y transformación y las economías que rigen a tal sistema.

Por Biología Pesquera usualmente se entiende aquella rama de la Ciencia Pesquera dedicada al estudio de los recursos acuáticos vivientes usadas por el hombre. Esto incluye desde estudios taxonómicos orientados a la identificación y clasificación de animales y plantas acuáticas, hasta la cuantificación de las características dinámicas de las poblaciones, a través de estudios de distribución, ciclos vitales, comportamientos, crecimiento, mortalidad, reclutamiento, producción, etc., su interés se centra en indagar cómo aumentar progresivamente la cantidad de pesquerías de manera sostenida, es decir, sin deteriorar la población para

cosechas futuras.

La Dinámica de Poblaciones es la rama de la Biología que estudia a una población como una unidad viviente, incluyendo el estudio de cambios del tamaño de la población así como los factores que influyen en dichos cambios. Más específicamente incluye el estudio de las fases de pérdida (mortalidad) y reemplazo (natalidad) de individuos, así como los procesos regulatorios que propician que el tamaño de la población se mantenga en un estado de equilibrio. Por un lado se propone conocer la situación presente de las poblaciones acuáticas, aunque por otra parte trata de predecir tanto los cambios naturales como los inducidos por el hombre.

La evaluación de recursos pesqueros es la estimación obtenida mediante la aplicación de los métodos de la Dinámica de Poblaciones a efectivos (stocks) explotados por el hombre. En un sentido más restringido la evaluación de recursos pesqueros se identifica con los niveles de abundancia tanto en número de individuos como en biomasa (la razón entre el peso húmedo de los organismos vivos presentes y el volumen de agua en el que están contenidos) de los diferentes grupos de edad que componen el efectivo (stock).

Todo esto lleva a que la administración biológica de cualquier pesquería deberá basarse en estudios de la dinámica de las poblaciones involucradas y a partir de estos tomar las deci-



siones pertinentes en la administración de los recursos acústicos renovables.

## I.2 El concepto de Población

Es bien sabido que la materia desde su forma más elemental a nivel electrónico, hasta sus formas sofisticadas como se nos presenta en el mundo real muestra una gradación a saltos (discreta). En efecto se sabe que los electrones y otras partículas se organizan en átomos, los átomos en moléculas, las moléculas en compuestos químicos; a nivel del mundo orgánico los compuestos químicos se organizan en células, las células en tejidos; los tejidos en órganos; los órganos en individuos; a nivel ecológico los individuos se organizan en poblaciones, las poblaciones en comunidades, las comunidades en ecosistemas, los ecosistemas en biomasa y finalmente las biomas constituyen la biosfera.

Estas unidades de organización son reconocidas como unidades naturales dado que cada uno de ellos representa un nuevo nivel de organización de la materia, en el cual existen propiedades y características que no se expresan por la simple adición de las propiedades o características de los elementos que lo constituyen.

Estos niveles de organización de la materia también llamados niveles emergentes son conceptos más amplios que incluyen al concepto de población que es el que nos interesa.

En cuanto a propiedades o atributos emergentes podemos reconocer tres grupos básicos distintos:

<u>Nivel de organización</u>	<u>3 Atributos emergentes</u>
Individuo	variables ecofisiológicas: eficiencia energética, ritmos, respuestas psicológicas, características etológicas, etc.
Población	Crecimiento poblacional, parámetros poblacionales, fenómenos sociales, competencias intraspecíficas, respuestas numéricas y funcionales etc.
Comunidad	Formas tróficas, estabilidad, sucesión, diversidad, relaciones interespecíficas, etc.

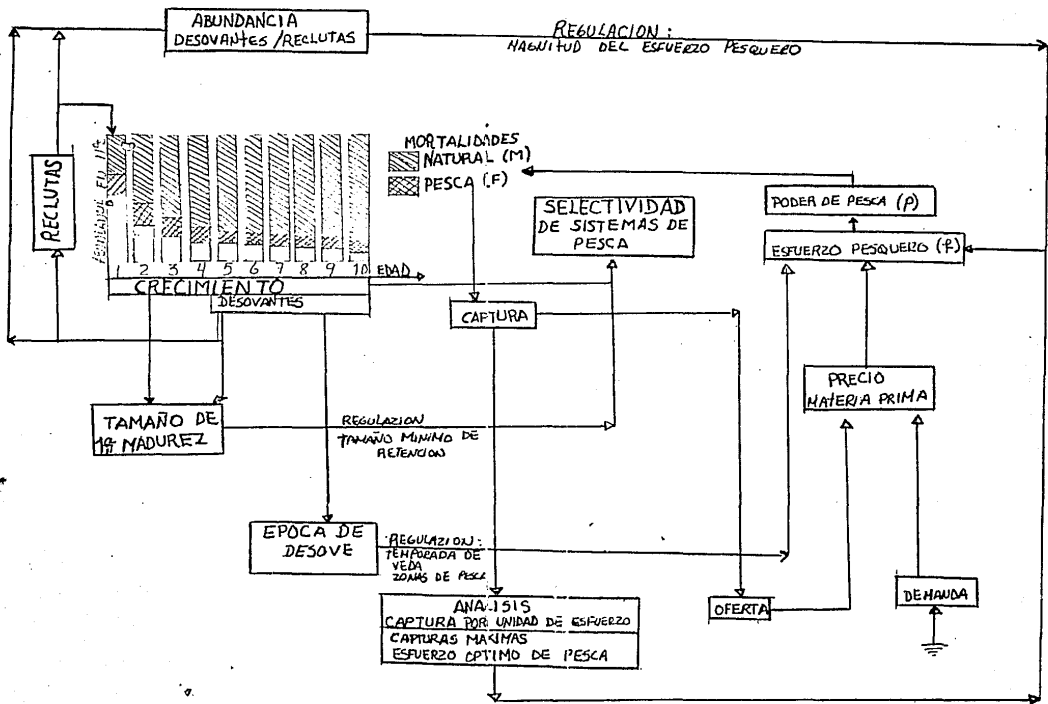
A través del concepto de sistema, como el conjunto de elementos, componentes o entidades interactuantes, entre las cuales hay flujo de información o materia, podemos también caracterizar la idea de población.

En nuestro caso el sistema generalizado (universal) es el propio universo, pero debido a su complejidad se definen subsistemas específicos. Tales subs

sistemas deben ser limitados para tener forma de manejarlos y manipularlos y por eso son en cierto sentido abstracciones e idealizaciones de la realidad. Consecuentemente el éxito o fracaso del análisis de un sistema dependerá de la correcta definición e interpretación de las componentes del sistema.

Un sistema cuenta con sus propios recursos, medio y mecanismos de control. Los recursos lo constituyen aquellas componentes que pueden ser modificadas por el sistema en sí, mientras que el medio lo forman aquellas componentes que no pueden ser modificadas por el sistema. En general el sistema cuenta también con propiedades que lo definen. Así su interacción con otros sistemas lo realiza a través de las entradas (resultados de otros sistemas) y salidas (producto del sistema mismo).

Ejemplo de un sistema poblacional generalizado de una mono pesquera sin interacciones con el medio u otras especies lo constituye el siguiente:



El objetivo que persiguen los modelos aplicados a la explotación de especies acuáticas consiste en caracterizar la dinámica del sistema poblacional para hacer un uso correcto de los recursos por el hombre. A las complejidades de este problema hay que agregar las del sistema social donde esto se encuentra inmerso. Regresando al objetivo que se proponen los modelos podemos concluir que un problema básico es una buena definición de unidades de población o unidad del efectivo de la población (o unidad de stock)

No existe una definición universalmente aceptada de unidad de efectivo (de unidad de stock) por lo que enumeramos algunas de las más usuales:

i) Un grupo de peces o animales acuáticos que represente la fracción pescable de una población acuática.

ii) Un grupo de peces o animales acuáticos que puedan ser tratados como unidad para propósitos administrativos.

Estas dos definiciones son netamente operacionales.

iii) Un grupo autónomo y autorregenerativo de peces o animales acuáticos, sin mezclas externas y dentro del cual las características biológicas y efectos de explotación son uniformes.

iv) Un grupo de peces o animales cuyos adultos regresan al mismo lugar físico durante la época de reproducción y para los cuales las estadísticas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad son homogéneas.

v) Un grupo de peces o animales acuáticos capaces de soportar una explotación y que contiene el máximo posible de una unidad reproductora o el mínimo posible de unidades reproductoras aisladas.

vi) Una población<sup>o</sup> de peces, de una o varias especies, que ocupa un área particular y viene independiente de otras poblaciones de esa o esas especies, con migraciones despreciables respecto de las tasas de mortalidad y reproducción del propio efectivo.

Finalmente señalamos la definición ideal más aceptada.

vii) Efectiva (o stock) es aquel formado por una sola población que se autoreproduce y es capaz de soportar una explotación.

## CAPITULO II

### EDAD Y CRECIMIENTO

Prendemos en estas <sup>3</sup>notas revisar de una manera accesible, concisa y lo más adecuadamente posible algunos métodos matemáticos de la Biología Pesquera.

Debido a que esta trata de hacer una explotación racional de los recursos pesqueros, es necesario determinar correctamente la edad de los animales acuáticos. Entonces es muy relevante en la Biología Pesquera la determinación de las edades de los peces, moluscos, crustáceos, etc. Mediante la determinación de edades se definen y precisan las nociones de longevidad de la especie, clases anuales que componen un espectivo (stock), edad de primera madurez y edad de reclutamiento de los diferentes especies.

El crecimiento de una especie como el cambio en tamaño a través del tiempo se puede determinar teniendo datos sobre longitudes y pesos, y mediante una formulación matemática adecuada, se puede determinar las ganancias de biomasa utilizables bajo diversos esquemas de explotación. Con esta información se puede determinar la composición de edades de un espectivo a partir de las cuales se pueden estimar las tasas de mortalidad.

Históricamente la Biología Pesquera nace con estudios sobre crecimiento de peces, más exactamente

• con la determinación de la edad del pez *Exos lucius* mediante el conteo de anillos en vertebras (Heders-  
trom 1759). A este lo siguieron el método de frecuen-  
cias de longitud (Petersen 1832), la lectura de edades  
con escamas (Hoffbauer 1898) y con otolitos (Rehisch 1899)

## II.1 METODOS PARA DETERMINACION DE EDAD

### METODOS DIRECTOS

Los métodos directos están ligados con los cambios en el metabolismo de los individuos, y su correlación con el tiempo en que ocurrieron. Esto se puede apreciar en discontinuidades del crecimiento en las estructuras esqueléticas.

... De las estructuras esqueléticas, las más usadas para la determinación de la edad en peces han sido las escamas, otolitos, opérculos, espinas, vertebras y rayos de aletas.

Por la facilidad que ofrecen a la extracción y la preparación para la lectura de edades las partes esqueléticas más universalmente utilizadas son las escamas y los otolitos.

#### ESCAMAS

La piel de los peces está formada por dos capas una exterior llamada epidermis y otra interior llamada dermis.

La epidermis está constituida por células humectantes



planas, que se multiplican en las zonas profundas para reemplazar a las ya desgastadas y para contribuir al crecimiento.

La dermis está formada por vasos sanguíneos, nervios, órganos sensoriales cutáneos y tejido conectivo. La dermis juega un papel muy importante en la formación de escomas. Las escomas pueden considerarse como apéndices especiales de la piel.

Las escomas se clasifican según su forma o según su estructura.

Acudiendo a su forma las escomas quedan a su vez clasificadas en:

*Plocoides*, que son especies de placas con una cúspide central. Se presentan en Tiburones (Elasmobranchios)



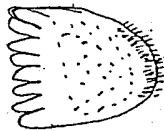
*Ramboides*, que toman la forma de diamantes. Aparecen entre los esturiones



*Cicloides*, en forma de discos con bordes suaves, delgados y fundamentalmente circulares. Aparecen en la mayoría de los peces con rayos blancos en sus aletas



*Ctenoides*, que tienen forma de disco con la parte posterior dentada. Carac-



terizan casi universalmente a los peces con espinas en las aletas.

Atendiendo a su estructura las escomas se clasifican en:

Placoides también llamadas denticulos dermales tienen una capa ectodermal formada por una sustancia llamada vitrodentina (enamel). Bajo esta se encuentra un cuerpo de dentina con una cavidad para la pulpa. Cada escama tiene una placa basal en forma de disco en la dermis con una cispuide proyectada hacia afuera a través de la epidermis. Aparecen en tiburones y similares.

No placoides. Estas escomas pueden ser de los siguientes tipos: cosmoideas, ganoides y con bordes osificados ya que caracterizan a la mayoría de los peces con escomas. Las escomas con bordes osificados son delgadas, translúcidas carentes de capas densas de dentina y vitrodentina, su superficie externa muestra bordes osificados alternadamente con depresiones, mientras que su parte interna está compuesta de capas de tejido conectivo fibroso cruzado. En la mayoría de este tipo de escomas aparece una zona central llamada foco. Esta zona es la que primero se desarrolla en la dermis mediante una agregación de células. El inicio de tales agregaciones difiere con las especies, pero normalmente ocurre cuando los individuos alcanzan aproximadamente los 25 m.m de longitud. Posteriormente a la

formación del foco los círculos se depositan sobre la superficie de la escama en relación con el crecimiento. Los cambios en el patrón de crecimiento individual se reflejan en la forma y distribución de estos círculos. Es por esto que en las zonas templadas la disposición de los círculos sufre cambios anuales estacionales que quedan marcados en las escamas como bandas anuales. Las escamas por encontrarse en un repliegue de la piel cuenta con una parte externa y otra interna. Normalmente la parte externa se desgasta quedando la parte interna como la más protizada para interpretar las zonas de crecimiento.

### Muestras de escamas y su observación

Se considera que las mejores escamas para la determinación de la edad son las grandes y simétricas. Estas normalmente se encuentran en la región central y lateral del cuerpo del pez, mas exactamente en la región posterior al opérculo, entre las aletas pectoral y el dorso. Dada la diversidad de tamaños de las escamas se deberán colectar muestras de la misma región para mantener una relación de comparación en los estudios de crecimiento.

Usualmente se colectan 10 escamas de cada pez, puesto que en dicha muestra pueden aparecer escamas regeneradas; además de las posibles variaciones morfológicas que crean diferencias en la identificación de marcas anuales.

Especial cuidado solo deberá tenerse cuando se

extraen las escamas no presionando demasiado a las pinzas y no ejerciendo demasiada presión sobre las escamas pues pueden estropearse.

La conservación es muy simple basta con limpiarlas adecuadamente. Para la determinación de la edad es conveniente sostenerlas entre portaobjetos para evitar que se curven y consecuentemente se distorsione su imagen durante su observación.

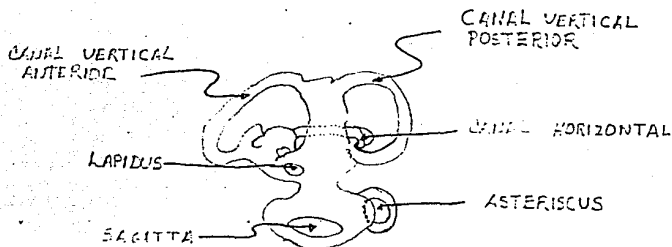
La determinación de la edad se realiza usualmente observando las escamas con luz reflejada bajo un microscopio con poco aumento, aunque una variante más productiva y eficiente consiste en observar las escamas mediante un microproyector dando la posibilidad de la observación colectiva.

## OTOLITOS

Los otolitos en los peces son una parte del oído interno o laberinto. Cada uno de los dos laberintos se encuentran cercanos al cerebro y protegidas por las huesas craneales. Anatómicamente los laberintos están formados por dos partes una superior que comprende tres canales semicirculares y una cámara de otolitos llamadas sacculus y lagena. Los nombres de los otolitos alojados en las respectivas cámaras se denominan:

OTOLITO  
Lapidus  
sagitta  
asteriscus

En la cámara  
utrículo  
sacculus  
lagena



El laberinto es membranoso y está lleno de un líquido llamado endolinfa. Exteriormente el laberinto está rodeado de huesos craneales perilínfo y tejido conectivo.

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

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

Los teleosteos difieren de otras vertebrados por el enorme tamaño de sus otolitos relativo al tamaño de su cuerpo. De los tres pares de otolitos normalmente

La sagitta es el otolito de mayor tamaño y consecuentemente el que siempre se utiliza en la determinación de la edad.

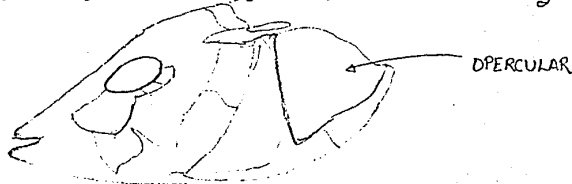
Los otolitos están envueltos en una membrana, la cual los mantiene en posición y en contacto con la mácula acústica que es un órgano sensorial con terminales nerviosas que envían los impulsos auditivos al nervio auditivo.

La forma de los otolitos varía de acuerdo a los géneros y aún a la especie, desconociéndose los factores genéticos que gobiernan su desarrollo y crecimiento. El material del que están constituidos los otolitos es material inorgánico compuesto principalmente de carbonato de calcio en forma de cristales de aragonita entrelazados por una matriz orgánica.

## OTROS HUESOS

Los huesos operculares, las espinas y las vértebras son otras de las partes duras de los peces en las que el crecimiento deja marcas de discontinuidades del proceso metabólico que sufre el organismo de un individuo a través del tiempo.

El opercular es uno de la serie de huesos operculares que componen la tapa o cubierta de las branquias y que dan forma a los costados laterales de la cabeza.



Las espinas y rayos de las aletas tienen una función de soporte. Los rayos son típicamente segmentados, a menudo ramificados y siempre biseriados, o sea con dos componentes laterales unidos en una línea media. Debido a esta constitución los rayos no son muy aptos para la determinación de edades.

Las espinas al contrario de los rayos son generalmente no segmentadas y representan estructuras uniseriadas. Mediante desgastes laterales es posible observar marcas de crecimiento en las espinas.

Las vértebras son partes de la espina dorsal, donde el centro crece en forma radial depositando marcas en función de cambios en el metabolismo a lo largo del tiempo.

Los opérculos, espinas y vértebras están restringidos a aquellas especies de peces cuyas escomas son pequeñas o inexistentes o sus otolitos no son adecuados para la determinación de edad. En general su utilización está restringida por lo laborioso del proceso de colección de muestras y o su preparación o neces muy elaborada, antes de poder realizar las observaciones.

## II.2 Métodos Indirectos

Los métodos indirectos utilizados en la determinación de edades se basan en el análisis de agrupamientos de individuos de tamaño aproximadamente similares, los que estarían reuniendo, teóricamente, un grupo anual o cohorte. Estos agrupamientos se deben a que ciertas especies se reproducen estacionalmente y se supone que todos los individuos de un desove se desarrollarán de la misma manera, por lo que todos los individuos de una cierta talla serán considerados de la misma edad de manera que muestreados adecuadamente revelarán una estructura de tamaños formada por un conjunto de modos que generan polígonos de frecuencias.

A lo anterior se le conoce como el análisis del seguimiento de modos para la determinación de las edades y se debe a Petersen que en 1892 describió la utilidad de estas progresiones en los estudios de edad y crecimiento. Esta metodología ha llevado a ciertas técnicas todas ellas conocidas globalmente como método de Petersen.

Este método declina su bondad con la edad y presenta algunos problemas debido a que:

a) Las tasas de crecimiento de individuos mayores difieren muy poco, con lo que se tiene una distribución más amplia para una misma edad que aquellos correspondientes a edades juveniles.



b) Las modas de las clases anuales diferentes fácilmente se confunden debido a la disminución del proceso de crecimiento con la edad.

c) Se tiene una extensión modal a consecuencia de la mortalidad más acentuada en los de edad mayores con lo cual disminuye el número absoluto de individuos a estas edades

Por otro lado en zonas tropicales, el proceso de reproducción es más o menos constante a través del año aportando un reclutamiento continuo que no permite distinguir las clases anuales y por lo tanto los métodos de Petersen no son del todo efectivos en zonas tropicales.

# TECNICAS PARA DEFINIR LAS COMPONENTES EN UNA SECUENCIA POLIMODAL

## A) Métodos de Petersen

El primer grupo de técnicas está representada por los trabajos de Cassie (1954) y Bhattacharya (1967), en los que la idea básica consiste en graficar las frecuencias de longitudes, en forma acumulativa porcentual, sobre papel probabilístico. La hipótesis básica en estos métodos es que las longitudes están distribuidas en forma normal, consecuentemente la gráfica antes mencionada nos representará una distribución normal en papel probabilístico lo cual significa que en dicho papel nos quedará representada por una recta. Si en la secuencia existiera más de una componente normal, la gráfica sobre el papel probabilístico mostraría puntos de inflexión que corresponden a los puntos de mezcla de dos de los componentes como resultado de una desviación de la normalidad. Ya determinados los puntos de inflexión, la primera componente de frecuencias de tamaños se identifica antes del primer punto de inflexión. La segunda componente entre el primer y segundo punto de inflexión y así sucesivamente.

El siguiente paso consiste en referir cada componente al 100% de la distribución del papel probabilístico. Con tal expansión cada componente normal quedará representada por una recta específica de la componente. Estas

rectas cortan a la línea que se proyecta del punto de ordenadas del 50% y corresponde al valor medio de la componente en la abscisa, dado que dicho valor medio corresponde al 50% en toda distribución normal. La desviación estándar de la distribución normal de cada componente se obtienen en donde las rectas cortan a las ordenadas del 15.87% y 84.13% respectivamente.

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

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

donde las

$a_{ij}$  = son los puntos de la  $i$ -ésima componente expandidas al 100% de la escala y que forman la recta de la componente  $i$ , para cada valor correspondiente de las frecuencias acumulativas porcentuales  $j$ .

$n_{ij}$  = frecuencia acumulativa porcentual  $j$  de la componente  $i$ .

$m_i$  = valor del punto de inflexión superior de la  $i$ -ésima componente

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

Tomando por definición que para  $i=1$  la  $m_{i-1} = 0$ ,

-22-

tendremos que la primera componente será:

$$a_{1j} = n_{1j} \left( \frac{100}{m_1} \right)$$

Para la segunda componente ( $i=2$ ) tendremos

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

Un caso importante lo constituye el caso de componentes normales muy próximas, y consecuentemente muy mezcladas, donde el ajuste de las rectas expandidas desde las componentes se comienza con algunos de los últimos puntos ( $a_{i-1, j}$ ) del componente anterior. Con este fin se hace una corrección para aquellos puntos que están por debajo del punto de inflexión inferior de la componente y que serán utilizados en el ajuste.

Este ajuste se hace de la siguiente forma.

$$(N_{i-1, j})' = x_{i-1, j} = \left[ A_{i-1, j} \cdot \frac{m_{i-1} - m_{i-2}}{100} \right] + m_{i-2}$$

donde

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

Los puntos  $x_{i-1, j}$  se tomarán para las últimas frecuencias  $j$  de la componente normal  $i-1$  y serán usadas para calcular valores de  $a_{i-1, j}$  asociadas con el

punto de inflexión  $m_{i-1}$  como puntos correspondientes a la componente  $i$ . En este caso tendremos

$$Q_{i-1, j} = (N_{i-1} \bar{y}) X_{i-1, j} \left[ \frac{100}{m_i - m_{i-1}} \right]$$

Puede apreciarse en esta formulación que el método depende en forma directa de la determinación subjetiva de los puntos de inflexión a partir de la gráfica de frecuencias acumulativas porcentuales en el papel probabilístico.

Con frecuencia conviene ubicar las longitudes en donde ocurren los puntos de corte en el histograma con los datos originales, puesto que tales puntos de corte corresponden a los puntos de inflexión en las frecuencias acumulativas porcentuales graficadas.

Ejemplo de separación de componentes normales en papel probabilístico con la frecuencia de longitudes de la anchoqueta (*Engraulis mordax*) del efectivo sureño obtenido en una muestra (lanza N° 10 del crucero N° 6 de 1980) del Buque de Investigación Alejandro de Humboldt.

En la gráfica adjunta de papel probabilístico se han comparado las frecuencias acumulativas porcentuales de las longitudes de la anchoqueta:

Clase media de longitud (mm)	Frecuencia	Frecuencia Porcentual
48	27	8
53	65	19.3
58	39	11.6
63	14	4.2
68	11	3.3
73	44	13.1
78	82	24.3
83	42	12.5
88	8	2.4
93	2	0.6
98	2	0.6
103	1	0.3

TOTAL 337

Ejemplo: Tomemos el primer renglón de la tabla anterior, y a continuación determinaremos su frecuencia porcentual:

$$\frac{337}{100} = \frac{27}{x}$$

$$x = \frac{27 \times 100}{337} \approx 8\%$$

En el papel probabilístico de la siguiente página aparecen los puntos correspondientes a Frecuencia Acumulativa Porcentual vs Clase media de longitud, de donde:

Clase media de longitud (mm)	Frecuencia Acumulada	Frecuencia Acumulada Porcentual ( $F_{ci}$ )
48	27	8
53	92	27.3
58	131	38.9
63	145	42.0
68	156	46.5
73	200	59.4
78	282	83.7
83	324	96.1
88	332	98.5
93	334	99.1
98	336	99.7
103	337	100

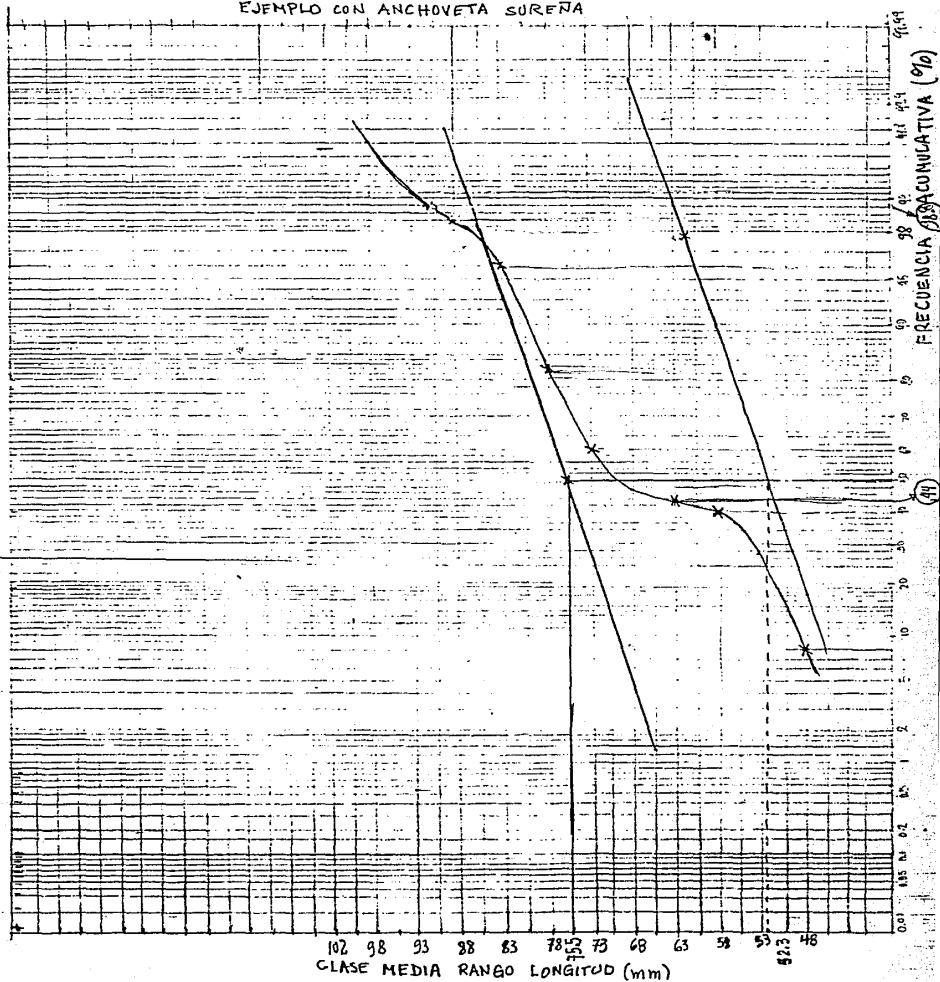
podemos definir dos puntos de inflexión

$$m_1 \cong 44\%$$

$$m_2 \cong 98.8\%$$

lo que indica la presencia de dos componentes.

EJEMPLO CON ANCHOVETA SUREÑA



(49)



Ahora se necesita la expansión de las frecuencias acumulativas porcentuales de cada componente al 100%. Así los valores de  $a_{ij}$  están calculados para la primera componente mediante  $\sigma$

$$a_{1j} = n_{1j} \frac{100}{m_1} = n_{1j} \frac{100}{44} \quad (\text{dado que}$$

para  $i=1 : m_{i-1} = 0$ )

para  $j = 1, 2, 3, 4$  tendremos

$$a_{11} = n_{11} \frac{100}{44} = 8 \frac{100}{44} \approx 18.2$$

$$a_{12} = n_{12} \frac{100}{44} = 27.3 \left( \frac{100}{44} \right) \approx 62.1$$

$$a_{13} = n_{13} \frac{100}{44} = 38.9 \left( \frac{100}{44} \right) \approx 88.4$$

$$a_{14} = n_{14} \frac{100}{44} = 43 \left( \frac{100}{44} \right) \approx 97.7$$

Para la segunda componente las  $a_{2j}$  ( $j = 1, 2, 3, 4, 5$ )

$$a_{2j} = (n_{2j} - m_1) \left[ \frac{100}{m_2 - m_1} \right] = (n_{2j} - 44) \left[ \frac{100}{98.8 - 44} \right]$$

de donde se obtienen los valores

$$a_{21} = 4.2$$

$$a_{22} = 28.1$$

$$a_{23} = 72.5$$

$$a_{24} = 95.1$$

$$a_{25} = 99.5$$

Esto significa respectivamente que tenemos las rectas definidas correspondientemente por cada componente:

Clase media de longitud (mm)	Componentes	
	$a_{1j}$	$a_{2j}$
48	18.2	
53	62.1	
58	88.4	
63	97.7	
68		4.2
73		28.1
78		72.5
83		95.1
88		99.5
93		
98		
103		

Finalmente donde las rectas de las frecuencias acumulativas porcentuales expandidas cortan a la recta correspondiente al 50% determinan las ordenadas que son las longitudes medias que corresponden a cada componente. En nuestro ejemplo la primera componente, que podríamos suponer representa la distribución de longitudes de individuos

de edad digamos 1, tiene la longitud media (valor medio) de 52.3 mm. La segunda componente (probablemente el grupo de edad 2) le corresponde la longitud media de 75.5 mm.

Los valores de las desviaciones estándar para cada componente se obtienen donde las rectas cortan las proyecciones de 15.87% y 84.13%.

B) Método de Hasselblad (programas NORMSEP y ENORMSEP)

Otro tipo de técnicas, que constituyen un segundo grupo, para separar las distribuciones mediante estimaciones de máxima verosimilitud de los parámetros media y desviación estándar ( $\bar{x}, \hat{\sigma}$ ) que nos caracterizan a las componentes normales. El procedimiento matemático de este tipo de técnicas queda representado por el método de Hasselblad (1966) quien propone toda una metodología para realizar tales estimaciones.

En base a estas ideas existe un programa para computadora llamado NORMSEP que determina soluciones para los parámetros de las distribuciones normales según el método de Hasselblad. La base fundamental del método consiste en conocer los puntos de mezcla de las componentes para alcanzar una solución.

Un desarrollo adicional de tales programas fue realizado por Young y Skilman y aparece en el programa llamado ENORMSEP. En este programa el procedimiento seguido consiste en transformar las frecuencias de las longitudes a frecuencias acumulativas porcentuales, como en el caso arriba analizado del papel probabilístico. Luego se le ajusta un polinomio de grado  $n$  a la distribución de frecuencias acumulativas porcentuales. El grado  $n$  del polinomio se determina a partir del polinomio que mejor se ajuste a la distribución según un test de  $\chi^2$  cuadrado.

En este procedimiento los puntos de inflexión en la curva multimodal se determinan tomando la segunda derivada

de la ecuación descriptiva, que es el polinomio de grado  $n$  ajustado, y obteniendo las raíces de tal ecuación. Si las raíces son reales y si existe un cambio de signo en una vecindad de la raíz real y finalmente si la raíz cae dentro de los límites de la distribución, entonces dicha raíz será un punto de inflexión.

Ya teniendo todos los posibles puntos de inflexión se realiza la separación de las componentes normales de tamaños mediante el método de máxima verosimilitud de Hasselblad usando el programa NORMSEP.

## CAPITULO III

### El Crecimiento y sus Métodos

Los estudios de crecimiento de los individuos de una especie se realizan analizando la correlación existente entre la edad, determinada por las marcas depositadas en las partes duras del individuo, y la longitud o talla alcanzada por el individuo a tal edad.

Las hipótesis básicas que se encuentran detrás de este procedimiento, consiste en que todos los individuos de una población tienen la misma tasa de crecimiento a través del tiempo y con cualquiera que sea la época y condiciones del nacimiento. Pero evidentemente que tanto las condiciones ambientales, especialmente para especies acuáticas la temperatura y disponibilidad de alimentos, son cambiantes no solo durante un año, sino de año en año y usualmente que tales condiciones fundamentales para el crecimiento hacen difícil la validación de la hipótesis básica sobre la que se sustenta el método arriba descrito.

Por lo anterior los estudios de crecimiento hacen necesario seguir este proceso a través de la historia de la vida de un grupo de individuos de la misma especie. Con este fin son usados principalmente los siguientes métodos:

#### III. 1 Método directo

Este es un método de observación directa, esto es, un método consistente en disponer un cierto número de

grupos de individuos de una misma edad en estanques experimentales separados. Observando periódicamente el aumento del tamaño, bajo condiciones similares controladas y procurando que tales condiciones sean lo menos diferentes posibles a las del hábitat natural de la especie, los estudios de crecimiento pueden extrapolarse a la población en estado natural.

### III. 2 Marcado de individuos

Durante un período lo más corto posible se capturan individuos de diferente tamaño de una misma especie. Estos individuos se marcan con colorantes o etiquetas especiales y de nuevo son liberados en el tiempo más corto para que tales individuos queden bajo la influencia de las mismas condiciones de su hábitat natural. Posteriormente se recapturan algunos de los individuos liberados a partir de las capturas comerciales o mediante procedimientos de recaptura especialmente diseñados a tal fin. El crecimiento en los individuos se analiza observando las diferencias en tamaño de los individuos entre el tiempo de su liberación (entre el marcado y su recaptura)

El estudio del crecimiento de los individuos de una población por este método tiene el inconveniente de que las marcas o etiquetas usualmente afectan negativamente el crecimiento, pues normalmente afectan tanto la salud, el comportamiento, así como la movilidad de los individuos marcados



### III. 3. Retrocálculo

El método de retrocálculo de longitudes a edades preteritas consiste en estimar qué longitudes tuvieron los individuos de una especie en tiempos pasados mediante el uso de relaciones morfométricas existentes entre el tamaño del cuerpo (su talla) y medidas lineales de las partes duras, como escomas u otolitos, usados en la determinación de edades.

El procedimiento de retrocálculo cubre las siguientes etapas

i) Se escoge una muestra al azar de escomas excoidadas, preferentemente de una misma zona para evitar las variaciones cuando provienen de distintas partes del cuerpo. Por sus características morfológicas son preferidas las escomas ~~para~~ <sup>que</sup> facilitan las mediciones, pero con este mismo fin pueden ser usados otolitos, espinas, opérculos, vertebras, etc.

ii) Se mide el radio  $R$  de la escama en su eje central, que va del centro del foco a la región media del margen frontal de la escama. Esto se realiza mediante el ocular micrométrico de un microscopio o con un microproyector

iii) Se miden los radios  $r_n$  que van del foco a cada uno de los anillos de la escama a lo largo del mismo eje (central) ya mencionado. Se acostumbra con el fin de disminuir los errores en las mediciones que los radios  $R$  y  $r_n$  se obtengan para varias escomas de un mismo indivi-

dos y tomar el promedio de ellos.

iv) Se grafican los radios  $R$  de las escamas contra las longitudes  $L$  observadas de los individuos, al tiempo en que se obtuvo la muestra de escamas. Se observa que al graficar  $R$  vs.  $L$  las tendencias que se presentan son las siguientes:

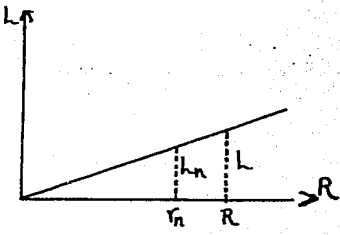
1º El crecimiento de la escama es directamente proporcional al crecimiento de la talla del cuerpo del individuo, esto es la relación entre la longitud del cuerpo y el radio de la escama es lineal con ordenada al origen cero, lo que se traduce en que la razón de estas dos magnitudes es constante. En símbolos

$$L = mR$$

$m = \frac{L}{R}$  es la constante que hace las veces de pendiente de la recta que pasa por el origen de coordenadas en el espacio  $R$  vs  $L$ . Pero esta proporcionalidad, dada por  $m$  estará definida para cualquier edad y tamaño de individuos, por lo tanto:

$$m = \frac{L}{R} = \frac{L_n}{r_n}$$

donde  $r_n$  = distancia del foco de la escama al anillo correspondiente a la edad  $n$



$L_n$  = longitud que debe haber tenido el individuo a la edad  $n$ .

Consecuentemente tendremos de la relación anterior

$$L_n = \frac{r_n}{R} L \quad (\text{fórmula de Lea})$$

que retrocalcula la longitud  $L_n$  a la edad  $n$  de un pez correspondiente al tamaño del radio de la escama  $r_n$  a la edad  $n$ .

2<sup>a</sup>. La relación entre  $L$  y  $R$  no es la de una proporción directa pero sigue siendo lineal, esto ocurre debido a que las escamas no se desarrollan desde el comienzo mismo de la vida de un pez, sino un tiempo más tarde, esto es, la relación entre la longitud  $L$  del cuerpo del individuo y el radio  $R$  de sus escamas es lineal pero con una ordenada al origen  $b$  distinta de cero:

$$L = mR + b$$

donde  $b$  es la longitud del pez al tiempo de aparición de las escamas.

Ahora la pendiente  $m = \frac{L-b}{R}$  y la longitud de un pez retrocalculada será:

$$L_n = m r_n + b$$

O bien, sustituyendo aquí el valor de la pendiente tendríamos

$$L_n = \frac{r_n}{R} (L - b) + b$$

o bien

$$L_n - b = \frac{r_n}{R} (L - b) \quad (\text{fórmula de Fraser Lee})$$

A la constante  $b$  también se le puede interpretar como un factor de corrección y se obtiene calculando la regresión entre la longitud fureal y el radio de la escama.

3<sup>o</sup> Existe una variedad de fórmulas adicionales entre la longitud del cuerpo y el tamaño de la escama. En particular una relación curvilínea entre  $R$  y  $L$  han sido dadas para el retrocálculo de longitudes mediante el uso de la parábola

$$L = aR^2 + bR + c$$

También han sido encontradas relaciones, por ejemplo, entre la longitud y el radio de otolitos en la merluza (*M. productus*) como una curva ajustada a un polinomio de tercer orden.

## CAPITULO IV

### Modelos para Talla y Peso

La necesidad de introducir modelos matemáticos para el estudio del crecimiento de individuos de una población está justificada por los motivos siguientes:

- a) Imposibilidad de experimentación directa y continua de los individuos de una población.
- b) Imposibilidad de tomar en cuenta todos los factores que intervienen en el crecimiento de los individuos de una población y si, en cambio, la posibilidad de tomar en cuenta sólo aquellos que sean relevantes para el proceso que nos interesa estudiar.

Por lo anterior bastaría con que un modelo matemático nos llevara a conclusiones cualitativamente válidas para que quedara justificada su utilización.

No obstante lo diverso de los patrones de crecimiento en los individuos de una población, una curva de crecimiento debe ser lo suficientemente simple, de suerte que sirva para propósitos descriptivos y de suerte también que sus parámetros tengan interpretaciones biológicas accesibles. Una tal función es la propuesta por von Bertalanffy [1].

Von Bertalanffy plantea una función de crecimiento basada en que la tasa de crecimiento de un animal puede interpretarse como la di-

ferencia entre la tasa de anabolismo y la de catabolismo, siendo estos procesos contradictorios.

El crecimiento es pues concebido por Bertalanffy como el resultado neto de estos dos procesos contradictorios, es decir, como el resultado neto de la creación y distribución de material celular.

Los nutrientes utilizados en la elaboración de materia viva, mediante el anabolismo, entran al organismo a través de una serie de superficies como las membranas de células epiteliales, así como las superficies de cuerpos subcelulares como los microsomas y mitocondrias que transportan dichos nutrientes. Es por esto que puede suponerse que la elaboración de tejido vivo está limitada por la capacidad de respiración e ingestión de nutrientes y por lo tanto también relacionada con el área superficial de los pulmones y el tracto digestivo. Respecto del proceso catabólico, o sea de eliminación de material, ocurre dentro de la masa contenida por una superficie, incluyendo la liberación de energía calorífica. Podemos suponer que la tasa de eliminación de material es casi constante, de manera que la pérdida total de peso de un animal debido al proceso catabólico es naturalmente proporcional al peso de este.

La tasa de crecimiento de un animal como ganancia y pérdida de material puede expresarse a través del siguiente modelo diferencial

$$\frac{dw}{dt} = hs - kw \dots\dots\dots (1)$$

donde la derivada de  $w$  con respecto a  $t$  representa el cambio neto en peso por unidad de tiempo ;  $hs$  representa el excedente en peso agregado por unidad de tiempo (proporcional al área fisiológica  $s$  con constante de proporcionalidad  $h$ ) y  $kw$  la cantidad de material eliminado durante la misma unidad de tiempo (proporcional al peso  $w$  con constante  $k$  de proporcionalidad).

Suponiendo además que la forma del animal no cambia a medida que crece, es decir, que las relaciones entre sus magnitudes características como, largo, ancho, etc, cambian linealmente (crecimiento isométrico).

Por toda lo anterior Bertalanffy supone que el área de las superficies ( $s$ ) involucradas en el anabolismo son proporcionales a una dimensión lineal al cuadrado y que el peso ( $w$ ) relacionado con el catabolismo es proporcional a la misma dimensión lineal, pero al cubo. Simbólicamente esto queda expresado como:

$$s \propto l^2 \quad ; \quad w \propto l^3$$

o sea

$$s = pl^2 \quad ; \quad w = ql^3 \dots\dots\dots (2)$$

donde  $p$  y  $q$  son las constantes de proporcionalidad y  $l$  la longitud.

-42-

Las maneras usuales de tratar con el modelo (1) son:

1) Eliminar  $l$  de (2), expresando  $S$  a través de una potencia de  $w$ , que sustituida en (1) nos da una ecuación diferencial de Bernoulli en  $w$ .

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

$$\therefore S = p l^2 = p \left[\left(\frac{w}{q}\right)^{\frac{1}{3}}\right]^2 = p \left(\frac{w}{q}\right)^{\frac{2}{3}} = \frac{p}{q^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}}$$

sustituyendo el valor de  $S$  como potencia de  $w$  en (1) tendremos

$$\frac{dw}{dt} = \frac{hp}{q^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}} - kw$$

o denotando a  $\frac{hp}{q^{\frac{2}{3}}} = H$ , obtenemos la ecuación del modelo

$$\frac{dw}{dt} = H w^{\frac{2}{3}} - kw \dots \dots \dots (3)$$

Esta ecuación en la clasificación estandar de las ecuaciones diferenciales es de tipo Bernoulli dado que tiene la forma



$$\dot{W} + p(t)W = q(t)W^m, \text{ con } m = \frac{2}{3}$$

aunque debido a que en nuestro caso  $p(t)$  y  $q(t)$  son constantes respectivamente iguales a  $K$  y  $H$ , entonces también es de variables separables, lo cual simplifica su integración (véase el apéndice IV.1). A la ecuación diferencial (3) se le cancela como modelo de Bertalanffy en peso.

2) Sustituyendo en la ecuación (1) las expresiones (2) y derivando con respecto a  $t$  la segunda de estas expresiones se obtiene una ecuación lineal en  $l$ . En efecto sustituyendo en (1) las expresiones:

$$S = pl^2, \quad w = ql^3 \Rightarrow \frac{dw}{dt} = 3ql^2 \frac{dl}{dt}$$

tendremos

$$3ql^2 \frac{dl}{dt} = hpl^2 - Kql^3$$

$$\frac{dl}{dt} = \frac{hp}{3q} - \frac{K}{3}l$$

$$\frac{dl}{dt} = K(l_{\infty} - l), \quad \text{con } K = \frac{K}{3},$$

donde

$$l_{\infty} = \frac{hp}{Kq}$$

lo anterior es el modelo de Bertalanffy en talla.

Esta ecuación en efecto es una ecuación lineal ya que es de la forma

$$\dot{l} + p(t)l = q(t)$$

aunque en nuestro caso  $p(t) = k$  (constante) y  $q(t) = Kl_0$  (constante) por lo cual también es una ecuación diferencial con variables separables, lo cual simplifica su integración. En esta modalidad una vez obtenida la solución  $l(t)$  finalmente se sustituye en (2)  $w = gl^3$  (véase el apéndice 2), obteniéndose evidentemente el mismo resultado que en el caso anterior.

Maneras menos usuales, pero potencialmente más potentes son las siguientes formas de analizar el problema.

3) Análogamente al caso 1 se expresa a S como una potencia de w y la ecuación obtenida se analiza cualitativamente. Como vimos en el caso :

$$l = \left(\frac{w}{q}\right)^{\frac{1}{3}} \Rightarrow S = p \left[\left(\frac{w}{q}\right)^{\frac{1}{3}}\right]^2 = p \left(\frac{w}{q}\right)^{\frac{2}{3}}$$

$$\therefore S = \frac{p}{q^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}}$$

luego substituyendo esta expresión de S en (1), tendremos:

$$\frac{dw}{dt} = h \frac{p}{q^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}} - kw = H w^{\frac{2}{3}} - kw \dots (3)$$

donde

$$H = \frac{hp}{q^{\frac{2}{3}}}$$

Para tener una idea cualitativa del comportamiento de w en términos del tiempo t conviene considerar el modelo (3) rescrito en la siguiente forma:

$$\frac{dw}{dt} = kw^{\frac{2}{3}} \left[ \frac{H}{k} - w^{\frac{1}{3}} \right] \dots \dots \dots (3')$$

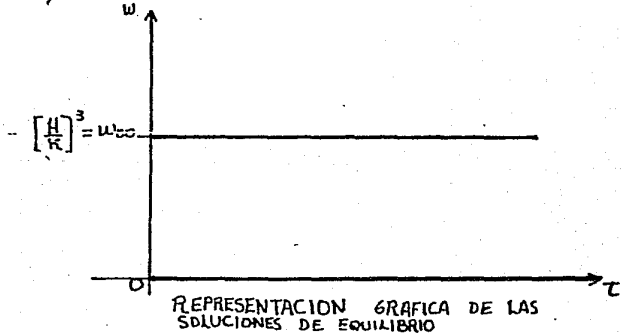
Primero determinaremos las soluciones de equilibrio (soluciones constantes o fijos de equilibrio de (3')), es decir, aquellas que se obtienen de la condición:

$$\frac{dw}{dt} = 0, \text{ esta es } kW^{2/3} \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] = 0,$$

de donde se obtiene

$$w_1(t) \equiv 0 \quad \text{y} \quad w_2(t) = \left( \frac{H}{K} \right)^3 \stackrel{\text{not}}{=} w_{\infty}, \text{ para } t > 0$$

todas las  $t$  positivas.



A continuación determinaremos las regiones en donde  $w$ , dada por (3'), crece.

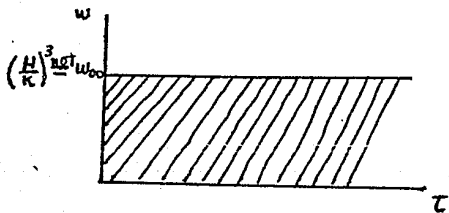
$$\frac{dw}{dt} = kW^{2/3} \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right]$$

$$a) \quad w \text{ crece si } \dot{w} > 0 \Rightarrow \kappa w^{2/3} \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] > 0$$

$$\Rightarrow w^{2/3} \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] > 0, \text{ por lo que se tienen los siguientes casos:}$$

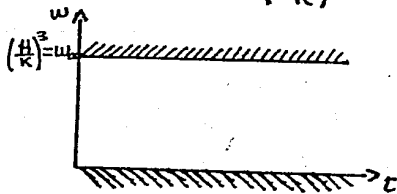
$$i) \quad w^{2/3} > 0 \quad \text{y} \quad \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] > 0$$

$$\Rightarrow w > 0 \quad \text{y} \quad \left( \frac{H}{K} \right)^3 > w \quad (\text{para todos los } t)$$

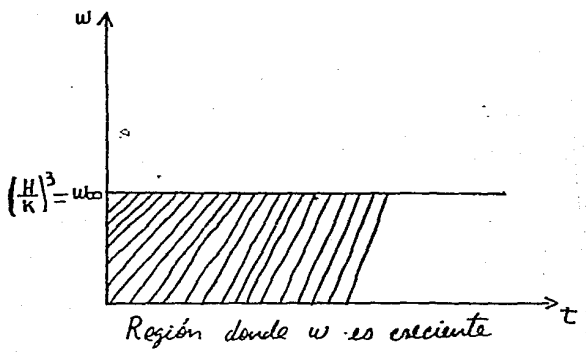


$$ii) \quad w^{2/3} < 0 \quad \text{y} \quad \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] < 0$$

$$\Rightarrow w < 0 \quad \text{y} \quad \left( \frac{H}{K} \right)^3 < w \quad (\text{conjunto vacio})$$



que gráficamente nos determina la región:

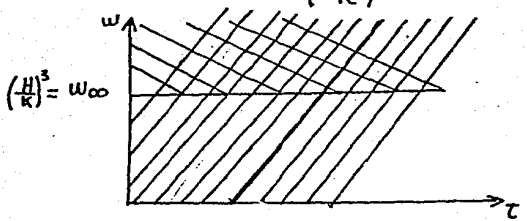


b)  $w$  decrece si  $\dot{w} < 0 \Rightarrow K w^{2/3} \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] < 0$   
 $\Rightarrow w^{2/3} \left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] < 0$ , con lo que se tienen los

siguientes casos:

i)  $w^{2/3} > 0$  y  $\left[ \frac{H}{K} - w^{1/3} \right] < 0$

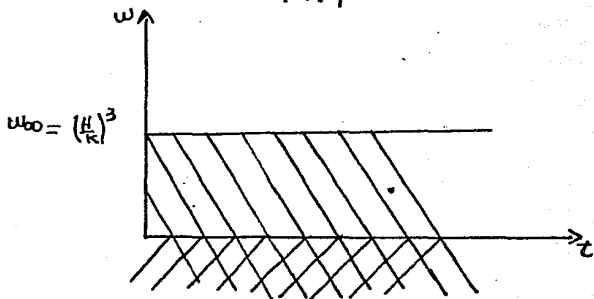
$\Rightarrow w > 0$  y  $\left( \frac{H}{K} \right)^3 < w$



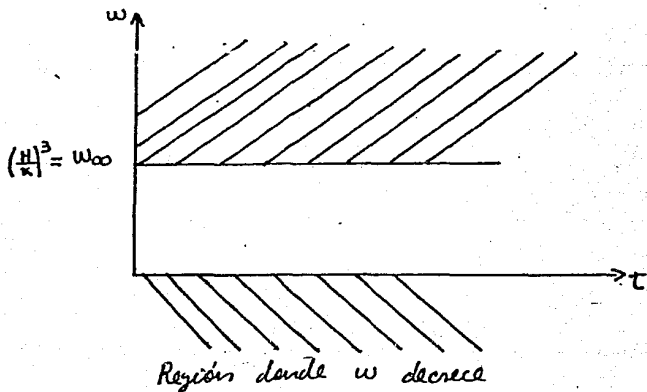
-49-

$$(i) \omega^{2/3} < 0 \quad \text{y} \quad \left[ \frac{H}{K} - \omega^{1/3} \right] > 0$$

$$a \Rightarrow \omega < 0 \quad \text{y} \quad \left( \frac{H}{K} \right)^3 > \omega$$



que nos determina la siguiente región



Obsérvese que estrictamente las regiones obtenidas "biológicamente" están excluidas puesto que  $w_{00}$  hace las veces de peso máximo y por lo tanto no debería haber valores mayores que  $w_{00}$  y por otro lado no pueden darse pesos negativos, sin embargo desde el punto de vista matemático son de considerarse para completar del análisis.

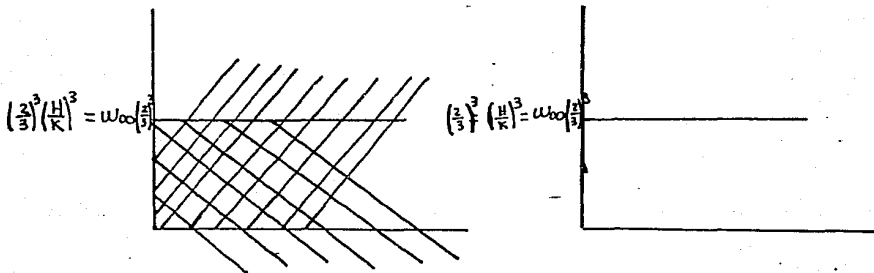
c) Pasemos ahora, a ver como es que crece y decrece la función  $w$ , para esto obtenemos la 2ª derivada a partir de (3') :

$$\ddot{w} = \left( \frac{2}{3} HW^{\frac{1}{3}} - K \right) \dot{w}$$

$$i) \ w \text{ es cóncava si } \ddot{w} > 0 \Rightarrow \left( \frac{2}{3} HW^{\frac{1}{3}} - K \right) \dot{w} > 0$$

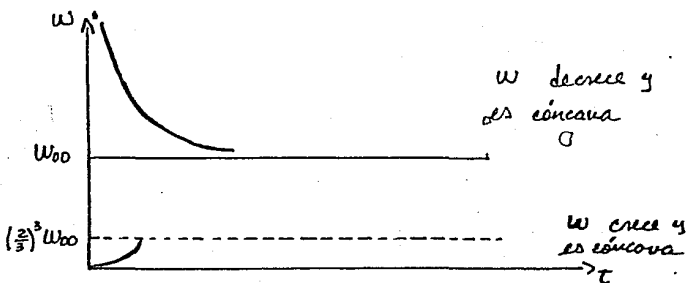
$$\Rightarrow \left( \frac{2}{3} HW^{\frac{1}{3}} - K \right) > 0 \text{ y } \dot{w} > 0 \Rightarrow \dot{w} > 0 \text{ y } w < \left( \frac{2}{3} \frac{H}{K} \right)^3$$

$$\left( \frac{2}{3} HW^{\frac{1}{3}} - K \right) < 0 \text{ y } \dot{w} < 0 \Rightarrow \dot{w} < 0 \text{ y } w > \left( \frac{2}{3} \frac{H}{K} \right)^3$$

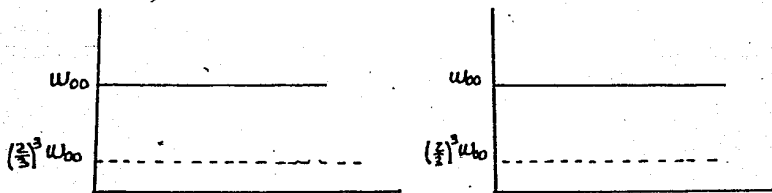


Gráficamente quedaría representado como:

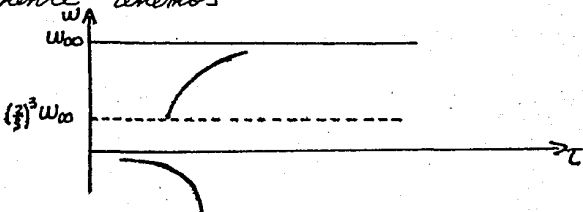




ii)  $\omega$  es cóncava si  $\ddot{\omega} < 0 \Rightarrow (\frac{2}{3}H\omega^{-\frac{1}{3}} - K)\dot{\omega} < 0$   
 $\Rightarrow \dot{\omega} < 0$  y  $(\frac{2}{3}H\omega^{-\frac{1}{3}} - K) > 0 \Rightarrow \dot{\omega} < 0$  y  $\omega < (\frac{2}{3}\frac{H}{K})^3$   
 $\dot{\omega} > 0$  y  $(\frac{2}{3}H\omega^{-\frac{1}{3}} - K) < 0 \Rightarrow \dot{\omega} > 0$  y  $\omega > (\frac{2}{3}\frac{H}{K})^3$



Gráficamente tenemos



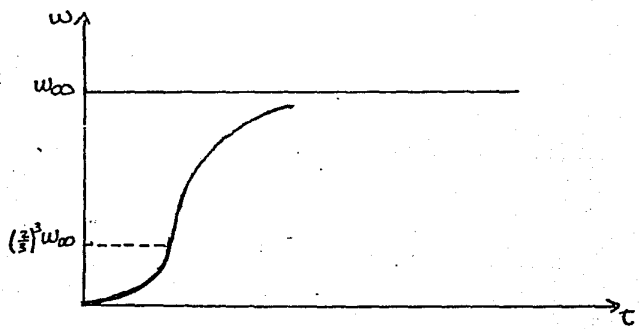
d) Veamos si la función tiene puntos de inflexión. Para esto  $\ddot{w} = 0$

$$\ddot{w} = \left(\frac{2}{3} H \bar{w}^{\frac{1}{3}} - K\right) \dot{w} = 0$$

$$\Rightarrow \quad \bar{w} = \left(\frac{2}{3} \frac{H}{K}\right)^3 = \left(\frac{2}{3}\right)^3 \left(\frac{H}{K}\right)^3 = \left(\frac{2}{3}\right)^3 w_{00}$$

$\dot{w} = 0$  es el caso analizado como las soluciones de equilibrio

de i), ii) y d), tenemos que la gráfica para el caso que biológicamente es de interés tiene la forma



4) Las formas tradicionales de obtener la solución de la ecuación (3') de Bertalanffy en peso, consisten en integrar directamente tal ecuación. Aquí daremos una forma alternativa para obtener la forma explícita de tal solución. La idea se basa en introducir una nueva función incógnita

de manera que (3') se reduzca al modelo más simple al modelo Malthusiano, es decir, a la ecuación diferencial más simple, que como sabemos admite soluciones exponenciales. Partiremos pues del modelo en su forma

$$\frac{dw}{dt} = kw^{\frac{2}{3}} \left[ \frac{H}{K} - w^{\frac{1}{3}} \right] \dots \dots \dots (3')$$

donde al introducir la nueva variable

$$\mathcal{W}^{\circ} = \frac{H}{K} - w^{\frac{1}{3}}$$

y la condición inicial  $w(t_0) = 0$

$$\Rightarrow \dot{\mathcal{W}}^{\circ} = -\frac{1}{3} w^{-\frac{2}{3}} \frac{dw}{dt}$$

$$\Rightarrow \dot{\mathcal{W}}^{\circ} = -\frac{1}{3} w^{-\frac{2}{3}} kw^{\frac{2}{3}} \left[ \frac{H}{K} - w^{\frac{1}{3}} \right]$$

$$\Rightarrow \dot{\mathcal{W}}^{\circ} = -\frac{1}{3} k \left[ \frac{H}{K} - w^{\frac{1}{3}} \right] = -\frac{1}{3} k \mathcal{W}^{\circ}$$

(ecuación tipo Malthus con coeficiente de proporcionalidad igual a  $-\frac{1}{3}k$ )

$$\therefore \mathcal{W}^{\circ}(t) = \mathcal{W}^{\circ}(t_0) e^{-\frac{1}{3}k(t-t_0)}$$

$$\Rightarrow \mathcal{W}(t_0) = \frac{H}{K} = w(t_0) = \frac{H}{K}$$

$$\Rightarrow \frac{H}{K} - w^{\frac{1}{3}} = \frac{H}{K} e^{-\frac{1}{3}K(t-t_0)}$$

$$\Rightarrow w^{\frac{1}{3}} = \frac{H}{K} - \frac{H}{K} e^{-\frac{1}{3}K(t-t_0)} = \frac{H}{K} (1 - e^{-\frac{1}{3}K(t-t_0)})$$

$$\Rightarrow w = \left(\frac{H}{K}\right)^3 \left[1 - e^{-\frac{1}{3}K(t-t_0)}\right]^3$$

$$\therefore w(t) = w_{\infty} \left[1 - e^{-\frac{1}{3}K(t-t_0)}\right]^3,$$

donde por  $w_{\infty}$  hemos denotado a  $\left(\frac{H}{K}\right)^3$  y cuyo significado es el peso máximo promedio del individuo de la especie estudiada (véase finales de los Apéndices IV y 2)

Obsérvese que en esta deducción lo único que hicimos fue reducir el problema al modelo más simple (Malthus) mediante una transformación que en este caso fue  $\mathcal{W}(t) = \frac{H}{K} - w^{\frac{1}{3}}(t)$  (véase el apéndice III.2)

5) Finalmente una forma tradicional de representar el crecimiento como función de la talla en el período de tiempo anterior, que es cómoda puesto que no depende de la información sobre la edad de los peces, consiste en relacionar la talla al

tiempo  $(t+1)$  como función de la talla en el periodo anterior, es decir, en el tiempo  $t$ . La única restricción en esta modalidad es que las longitudes sean medidas con diferencias de tiempo  $(t+1) - t$  constantes. Aquí el modelo del cual se parte es el de Bertalanffy en talla:

$$\frac{dl}{dt} = k(l_{\infty} - l)$$

$$l(0) = l_0$$

y la fórmula de crecimiento obtenida será:

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

(para su deducción véase el apéndice IV.2)

Apéndice IV.1

i) La ecuación

$$\frac{dw}{dt} = hs - kw \dots\dots\dots (1)$$

donde supusimos que

$$S = \rho l^2 \quad \text{y} \quad w = \gamma l^3$$

y de donde

$$l = \left(\frac{w}{\gamma}\right)^{\frac{1}{3}} \Rightarrow S = \rho \left[\left(\frac{w}{\gamma}\right)^{\frac{1}{3}}\right]^2 = \rho \left(\frac{w}{\gamma}\right)^{\frac{2}{3}}$$

$$\therefore S = \frac{\rho}{\gamma^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}}$$

que substituida en (1) nos lleva a la nueva ecuación:

$$\frac{dw}{dt} = h \left( \frac{\rho}{\gamma^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}} \right) - kw = \frac{h\rho}{\gamma^{\frac{2}{3}}} w^{\frac{2}{3}} - kw = Hw^{\frac{2}{3}} - kw,$$

donde  $H = \frac{h\rho}{\gamma^{\frac{2}{3}}}$ , la ecuación obtenida es, en efecto, una ecuación de tipo Bernoulli de la forma

$$\frac{dw}{dt} + kw = Hw^{\frac{2}{3}} \dots\dots\dots (2)$$

La manera de resolver este tipo de ecuaciones, es llevarlas a una ecuación lineal, es decir, una ecuación que tenga la forma  $\dot{f} + pf = q$  donde  $p$  y  $q$  son ciertas funciones de  $t$ . Para ello de (2) basta dividir entre  $w^{-2/3}$  de donde:

$$w^{-2/3} \dot{w} + kw^{-2/3} w = H$$

$$\Rightarrow w^{-2/3} \dot{w} + kw^{1/3} = H$$

y para convertir esta última en lineal, hacemos el cambio  $z = w^{1/3}$ , de donde:

$$\dot{z} = \frac{1}{3} w^{-2/3} \dot{w},$$

o sea

$$3\dot{z} = w^{-2/3} \dot{w}$$

que sustituida en la última ecuación nos lleva a:

$$3\dot{z} + kz = H$$

que en efecto ya es una ecuación lineal

$$\dot{z} + \frac{k}{3}z = \frac{H}{3}$$

una función  $\mu(t)$  (factor de integración) que resuelva este problema es tal que

$$\mu(t)\dot{z} + \mu \frac{k}{3}z = \mu \frac{H}{3}$$

nos convierta a la parte izquierda de esta ecuación en la derivada del producto, esto es en

$$\frac{d}{dt}(\mu z) = \mu(t)z + z\mu'(t)$$

de donde la igualdad se cumple si

$$\mu' = \frac{k}{3}\mu$$

o si  $\mu(t) = c e^{\frac{k}{3}t}$ , pero como nos basta con una sola función  $\mu(t)$  tomamos la que corresponde a  $c=1$ . Significa que

$$e^{\frac{k}{3}t} z + \frac{k}{3} e^{\frac{k}{3}t} z = \frac{H}{3} e^{\frac{k}{3}t}$$

$$\frac{d}{dt}(e^{\frac{k}{3}t} z) = \frac{H}{3} e^{\frac{k}{3}t}$$

con base en la cual tendremos

$$d(e^{\frac{k}{3}t} z) = \frac{d}{dz}(e^{\frac{k}{3}t}) dt$$

o sea

$$d(e^{\frac{k}{3}t} z) = \frac{H}{3} e^{\frac{k}{3}t} dt$$

$$\Rightarrow \int d(e^{\frac{k}{3}t} z) = \frac{H}{3} \int e^{\frac{k}{3}t} dt$$



$$e^{\frac{k}{3}t} z = \frac{H}{3} \frac{3}{k} e^{\frac{k}{3}t} + C$$

$$\Rightarrow z = \frac{H}{k} + C e^{-\frac{k}{3}t}$$

$$\therefore w^{1/3} = \frac{H}{k} + C e^{-\frac{k}{3}t}$$

pero si  $w(0) = 0$ , por lo cual  $w^{1/3}(0) = 0 = \frac{H}{k} + C e^{-\frac{k}{3} \cdot 0}$ ,  
luego  $C = -\frac{H}{k}$  que sustituida en la última ecuación obtenida  
será:

$$w^{1/3}(t) = \frac{H}{k} - \frac{H}{k} e^{-\frac{k}{3}t}$$

o bien

$$w(t) = \left(\frac{H}{k}\right)^3 \left(1 - e^{-\frac{k}{3}t}\right)^3$$

Pero en la ecuación que tratamos, no obstante ser una ecuación tipo Bernoulli sus coeficientes al ser constantes la hacen también ser de un tipo más simple, a saber una ecuación de variables separables y por lo tanto

$$\frac{dw}{dt} = Hw^{2/3} - kW, \quad w(t_0) = 0$$

donde por solución  $w(t) = w$  estamos entendiendo a una función que tiene derivada y satisface la ecuación anterior junto con la condición inicial dada, luego

$$\underline{dw} = \frac{dw}{dt} \cdot dt$$

$$\Rightarrow dw = (Hw^{2/3} - kw) dt$$

separamos variables si  $Hw^{2/3} - kw \neq 0$ , obteniendo

$$\frac{dw}{Hw^{2/3} - kw} = dt$$

e integrando tomando en cuenta la condición inicial tendremos

$$\int_0^w \frac{dw}{Hw^{2/3} - kw} = \int_{t_0}^t dt$$

$$\int_0^w \frac{dw}{kw^{2/3} (H/k - w)^{2/3}} = t - t_0$$

$$\frac{3}{k} \int_0^u \frac{du}{\frac{H}{k} - u} = \frac{3}{k} \int_0^u d[\ln(\frac{H}{k} - u)] = t - t_0$$

$$-\frac{3}{k} \left[ \ln\left(\frac{H}{k} - u\right) \right]_0^u = t - t_0$$

$$\frac{3}{k} \left[ -\ln\frac{H}{k} + \ln\left(\frac{H}{k} - u\right) \right] = -(t - t_0)$$

$$\ln\left(\frac{\frac{H}{k} - u}{H/k}\right) = -\frac{k}{3} (t - t_0)$$

$$\frac{\frac{H}{k} - u}{H/k} = e^{-\frac{k}{3} (t - t_0)}$$

$$-2L = -\frac{H}{K} + \frac{H}{K} e^{-\frac{k}{3}(t+t_0)}$$

$$\omega^{1/3} = \frac{H}{K} (1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)})$$

$$\omega = \left(\frac{H}{K}\right)^3 \left(1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)}\right)^3$$

donde

$$\left(\frac{H}{K}\right)^3 = \frac{h^3 p^3}{q^2 K^3} \stackrel{\text{not}}{=} \omega_{\infty}$$

Esta última notación obedece a que tal valor  $\left(\frac{H}{K}\right)^3$  es tomado por  $\omega$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , es decir, como peso límite cuando el tiempo se hace tan grande como se quiera.

Hemos pues obtenido la llamada ley de Bertalanffy en peso, dada por la función de crecimiento del peso:

$$\omega(t) = \omega_{\infty} \left(1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)}\right)^3 \dots \dots \dots (3)$$

donde

$$\omega_{\infty} = \left(\frac{H}{K}\right)^3 = \frac{h^3 p^3}{q^2 K^3}$$

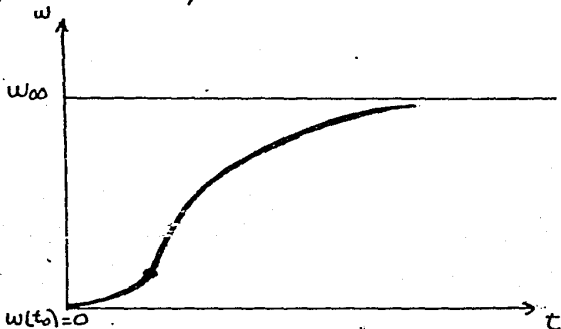
Como se observa la ley de Bertalanffy en peso contiene tres parámetros, a saber  $\omega_{\infty}$ ,  $k$ ,  $t_0$  que tienen un significado más bien descriptivo que fisiológico, o sea:

$\omega_{\infty}$  = al peso asintótico ( peso máximo promedio que alcanza el pez cuando la edad  $t \rightarrow \infty$ )

$K$  = la constante de proporcionalidad entre la tasa instantánea de crecimiento y lo que le falta al pez por crecer (tasa de crecimiento por unidad de tiempo y por individuo)

$t_0$  = la edad hipotética cuando el pez tiene peso  $w=0$

La gráfica de la ley de crecimiento de Bertalanffy en peso queda dada por:



la cual detalladamente se obtiene en el análisis cualitativo que se hace del modelo y que aquí podría obtenerse directamente de (3) observando que en  $t_0$  el peso  $w(t_0)=0$  y  $\lim_{t \rightarrow \infty} w(t) = w_{oo}$ , la región

de crecimiento se obtiene derivando dicha ley y obligándola a ser mayor que cero y finalmente la concavidad viendo el signo de la segunda deri-

ii) El modelo de Bertalanffy - peso ya fue resuelto con la condición inicial  $w(0)=0$ ,  $w(t_0)=0$ , ahora lo resolveremos con la condición inicial  $w(0)=w_0$ , con  $w_0$  como el peso inicial conocido. Por lo tanto la ley obtenida será ligeramente distinta, aunque cualitativamente sea exactamente la misma (véase la deducción anterior)

$$\begin{cases} \dot{w} = Hw^{2/3} - kw \\ w(0) = w_0 \end{cases}$$

Luego entonces de:

$$dw = \dot{w} dt$$

obtenemos

$$dw = (Hw^{2/3} - kw) dt$$

por lo que separando las variables e integrando entre 0 y  $t$  (respectivamente entre  $w_0$  y  $w$ ) tendremos:

$$\int_{w_0}^w \frac{dw}{Hw^{2/3} - kw} = \int_0^t dt = t - 0$$

$$\int_{w_0}^w \frac{dw}{kw^{2/3} \left( \frac{H}{k} - w^{1/3} \right)} = \frac{3}{k} \int_{w_0}^w \frac{dw^{1/3}}{\frac{H}{k} - w^{1/3}} = t, \text{ ya}$$

$$\text{que } dw^{1/3} = \frac{1}{3} \frac{dw}{w^{2/3}}$$

$$-\frac{3}{k} \int_{w_0}^w \frac{d\left(\frac{H}{k} - w^{1/3}\right)}{\left(\frac{H}{k} - u\right)} = -\frac{3}{k} \int_{w_0}^w d \ln \left( \frac{H}{k} - u^{1/3} \right) = t$$

$$\left[ \ln \left( \frac{H}{k} - u^{1/3} \right) \right]_{w_0}^w = \ln \left( \frac{H}{k} - w^{1/3} \right) - \ln \left( \frac{H}{k} - w_0^{1/3} \right) = -\frac{k}{3} t$$

$\ln \frac{\frac{H}{K} - w^{1/3}}{\frac{H}{K} - w_0^{1/3}} = -\frac{k}{3} t$ , aplicándole la función inversa del logaritmo a ambas partes

$$\frac{\frac{H}{K} - w^{1/3}}{\frac{H}{K} - w_0^{1/3}} = e^{-\frac{k}{3} t}$$

$$\frac{H}{K} - w^{1/3} = \left( \frac{H}{K} - w_0^{1/3} \right) e^{-\frac{k}{3} t}$$

$$w^{1/3} = \frac{H}{K} - \left( \frac{H}{K} - w_0^{1/3} \right) e^{-\frac{k}{3} t}$$

$$w(t) = \left[ \frac{H}{K} - \left( \frac{H}{K} - w_0^{1/3} \right) e^{-\frac{k}{3} t} \right]^3$$

y con razonamientos análogos a los mencionados arriba, o sea que para  $t \rightarrow \infty$  obtenemos el peso límite:  $w_\infty = \frac{H}{K}$ , tendremos:

$$w(t) = \left[ w_\infty - (w_\infty - w_0^{1/3}) e^{-\frac{k}{3} t} \right]^3,$$

donde ahora esta variante de la ley de Bertalanffy en peso depende también de tres parámetros, a saber  $w_\infty$ ,  $k$  y  $w_0$  donde este último parámetro tiene una interpretación menos artificial que el parámetro  $t_0$  en la primera variante de ley (tiempo donde  $w=0$ ). En efecto el parámetro  $w_0$  corresponde al peso inicial del individuo, o sea el peso correspondiente al tiempo  $t=0$ .

Apéndice IV.2.

i) Si en la ecuación original de Bertalanffy en peso:

$$\frac{dw}{dt} = hs - kw \quad \dots \dots \dots (1)$$

sustituimos

$$s = pl^2 \quad \text{y} \quad w = ql^3 \quad \dots \dots \dots (2)$$

y derivamos la 2ª de las ecuaciones de (2)

$$\frac{dw}{dt} = 3ql^2 \frac{dl}{dt} \quad \dots \dots \dots (3)$$

que también sustituimos en (1), tendremos

$$3ql^2 \frac{dl}{dt} = hpl^2 - kql^3$$

o sea

$$\frac{dl}{dt} = \frac{hp}{3q} - \frac{k}{3} l \quad \dots \dots \dots (4)$$

con  $l(t_0) = 0$

que introduciendo una nueva variable

$$\mathcal{L} = \frac{hp}{3q} - \frac{k}{3} l \quad \dots \dots \dots (5)$$

tendremos

$$\mathcal{L}' = -\frac{k}{3} l$$

y sustituyendo estas dos últimas expresiones en (4)

$$-\frac{3}{k} \dot{Z} = Z$$

esto es

$$\dot{Z} = -\frac{k}{3} Z \quad (\text{Malthus})$$

de donde

$$Z(t) = Z(t_0) e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)}$$

que sustituyéndole en (5) queda:

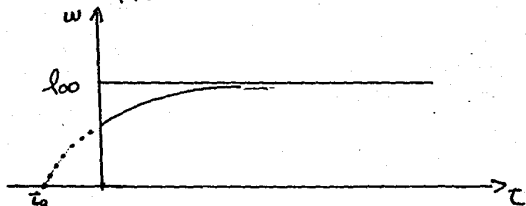
$$\frac{hp}{3\gamma} - \frac{k}{3} l = \left[ \frac{hp}{3\gamma} - \frac{k}{3} l(t_0) \right] e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)}$$

$$l(t) = \frac{hp}{3k} - \frac{ph}{3k} e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)}$$

$$l(t) = \frac{ph}{3k} \left[ 1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)} \right]$$

$$l(t) = l_{\infty} \left( 1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)} \right) \dots \dots \dots (6)$$

con  $l_{\infty} = \frac{ph}{3k}$





pero por (2)

$$w = \frac{1}{3} l^3(t) = \frac{1}{3} \left[ \frac{h \mu}{k} \left( 1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)} \right) \right]^3$$

$$w(t) = \frac{h^3 \mu^3}{3^3 k^3} \left[ 1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)} \right]^3 = \frac{1}{3} l_{\infty}^3 \left[ 1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)} \right]^3$$

obteniéndose así el mismo resultado final, pero con la diferencia que todo fue hecho a través del modelo de Bertalanffy en talla, cuya ley queda dada por (6). Esta ley de Bertalanffy en talla como se ve depende de tres parámetros  $l_{\infty}$ ,  $k$  y  $t_0$  que tienen un significado más bien descriptivo que fisiológico, a saber:

$l_{\infty}$  = la longitud asintótica (longitud promedio del individuo de la especie tratada cuando  $t \rightarrow \infty$ )

$k$  = tasa de crecimiento proporcional

$t_0$  = tiempo inicial hipotético donde se supone de longitud  $l=0$

(ii) Este mismo problema nos lo podemos proponer, pero con una condición inicial distinta, que de paso tiene una más adecuada interpretación biológica para la nueva condición inicial, esto es

$$\frac{dl}{dt} = \frac{k}{3} \left( \frac{h \mu}{k} - l \right) = k (l_{\infty} - l) \dots (7)$$

$$l(0) = l_0 \dots\dots\dots (8)$$

con  $K = \frac{k}{3}$  y  $l_{\infty} = \frac{h/p}{K/3}$

y donde  $l_0 = l$  la longitud del animal al tiempo  $t=0$   
Para obtener la solución de esta ecuación, basta con introducir la siguiente nueva variable

$$Z(t) = l_{\infty} - l(t) \dots\dots\dots (9)$$

que biológicamente significa lo que le falta al pez para llegar a su longitud promedio máximo, aquí denotado por  $l_{\infty}$ .

Derivando en (9) tenemos

$$\dot{Z} = -\dot{l} \dots\dots\dots (10)$$

y sustituyendo (9) en (10) en (7), tendremos:

$$\dot{Z} = -KZ \dots\dots\dots (11)$$

de donde obtenemos que (7) lo hemos reducido al modelo de Malthus (11), por lo que

$$Z(t) = Z(0) e^{-Kt}$$

es decir, por (9)

$$l_{\infty} - l = (l_{\infty} - l_0) e^{-Kt}$$

$$\Rightarrow l(t) = l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) e^{-Kt} \dots\dots\dots (12)$$

pero por (2) :

$$w(t) = \int_0^t l^3(\tau) = \int_0^t [l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) e^{-\kappa\tau}]^3$$

ii) Para obtener la relación entre  $l(t+1)$  y  $l(t)$  a partir de (12) tendremos

$$l(t+1) = l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) e^{-\kappa(t+1)} = l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) e^{-\kappa t} e^{-\kappa} \dots (13)$$

y eliminemos a  $e^{-\kappa t}$  de (12) y (13), para lo cual despejamosla de (12) y sustituylamosla en (13)

$$e^{-\kappa t} = \frac{-(l(t) - l_{\infty})}{l_{\infty} - l_0}$$

$$\begin{aligned} \therefore l(t+1) &= l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) \left( - \frac{l(t) - l_{\infty}}{l_{\infty} - l_0} \right) e^{-\kappa} \\ &= l_{\infty} + (l(t) - l_{\infty}) e^{-\kappa} = l_{\infty} - (l_{\infty} - l(t)) e^{-\kappa} \\ &= l_0 (1 - e^{-\kappa}) + l(t) e^{-\kappa} \\ \therefore l(t+1) &= e^{-\kappa} l(t) + l_0 (1 - e^{-\kappa}) \dots \dots \dots (14) \end{aligned}$$

Esta relación en el espacio  $l(t+1)$  vs  $l(t)$  nos representa una recta tipo

$$y = mx + b$$

donde la pendiente es  $m = \bar{e}^{-k} = \bar{e}^{-\frac{k}{3}}$  y la ordenada al origen  $b = \ln(1 - \bar{e}^{-k})$ .

En forma similar a lo que hicimos con Bertalanffy en peso la relación (14) representa una forma diferente de expresar la talla de un pez  $l(t+1)$  como función no de la edad, sino de la talla en el período de tiempo anterior  $l(t)$ , donde explícitamente no aparece una dependencia de la edad  $t$ .

Todo esto es correcto bajo la hipótesis de que las tallas sean medidas en incrementos de tiempo  $(t+1) - t$  constantes.

## CAPITULO V

### ECUACION GENERALIZADA DE CRECIMIENTO

#### V.1 Introducción al Modelo Generalizado

A manera de introducción hablaremos de un modelo de crecimiento de ostión, donde la hipótesis fundamental sobre el modelo de Bertalanffy, consistente en que las distintas dimensiones del organismo crecen isométricamente (con relaciones lineales entre sí), ya no se cumplen sino que ahora su crecimiento sea alométrico (con relaciones potenciales entre sí).

Aquel seguiremos el trabajo desarrollado por Profesores de la FACULTAD DE CIENCIAS en la ESCUELA DE CIENCIAS DEL MAR de la UAS.

Recordemos que para la deducción del modelo usual de Bertalanffy las hipótesis básicas fueron

- i) La forma y densidad del organismo se mantienen esencialmente iguales durante su ciclo de vida
- ii) El aumento en peso por unidad de tiempo se debe esencialmente a los procesos contradictorios, uno favorable al crecimiento (aumento de peso) y otro desfavorable a él, caracterizados por el ritmo de anabolismo y el de catabolismo respectivamente.
- iii) El ritmo de anabolismo puede ser de tres tipos:

- a) Proporcional al área fisiológica del organismo
- b) Proporcional al peso del organismo
- c) " a una magnitud intermedia entre el peso y el área fisiológica del organismo

IV. El ritmo de anabolismo es proporcional al peso del organismo.

En símbolos, si de nuevo  $w$  denota el peso,  $l$  la longitud,  $S$  el área fisiológica del organismo, entonces las hipótesis (i) a (iv) nos llevan a plantear el modelo usual de Bertalanffy:

$$\frac{dw}{dt} = ks - kw \dots\dots\dots (1)$$

donde

$s = pl^2$  ;  $w = ql^3$ , con  $p$  y  $q$  constantes de proporcionalidad

En efecto, este modelo para peso de Bertalanffy, resulta adecuado para muchas especies acuáticas, sin embargo se han observado también especies en las que sus dimensiones como largo, ancho y espesor mantienen una relación potencial, i.e., una relación alométrica. Si denotamos por "a" el ancho y "e" el espesor del organismo tendremos

$$a = \mu l^v \quad ; \quad e = \bar{\phi} l^\Psi \dots\dots\dots (2)$$

con  $\mu, v, \bar{\phi}, \Psi$  constantes y sin pérdida de generalidad

$$v < 1, \quad \psi < 1$$

En este desarrollo por comodidad y para simplificar supondremos

$$a = \psi$$

y por consiguiente, al considerar la variante (ii) a, el peso y el área fisiológica nos queda como:

$$w = q l^{2v+1}; \quad s = p l^{v+1} \dots \dots \dots (3)$$

en resumen estamos considerando las mismas hipótesis, excepto la primera, obteniendo en base a. (i), (ii) a y (v) la ecuación

$$\frac{dw}{dt} = hs - kw \dots \dots \dots (1)$$

donde sustituyendo  $w$  y  $s$  de (a) en (1) se llega a

$$\frac{dw}{dt} = h(p l^{v+1}) - k(q l^{2v+1})$$

y

$$\frac{dw}{dt} = \frac{d(q l^{2v+1})}{dt} = q(2v+1) l^{2v} \cdot \frac{dl}{dt}$$

con lo que se tiene

$$q(2v+1) l^{2v} \cdot \frac{dl}{dt} = h(p l^{v+1}) - k(q l^{2v+1})$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow \frac{dl}{dt} &= \frac{h p l^{v+1}}{q(2v+1) l^{2v}} - \frac{k q l^{2v+1}}{q(2v+1) l^{2v}} \\ &= \frac{h p}{q(2v+1)} l^{v+1} \cdot l^{-2v} - \frac{k}{(2v+1)} l^{2v+1} \cdot l^{-2v} \end{aligned}$$

$$= \frac{hP}{\xi(2\nu+1)} l^{-\nu+1} - \frac{k}{(2\nu+1)} l$$

$$\frac{dl}{dt} = \frac{hP}{\xi(2\nu+1)} l^{1-\nu} - \frac{k}{(2\nu+1)} l \dots\dots\dots (4)$$

o bien

$$\frac{dl}{dt} = Al^E - Bl \dots\dots\dots (4')$$

donde

$$A = \frac{hP}{\xi(2\nu+1)}, \quad B = \frac{k}{2\nu+1} \quad \text{y} \quad E = 1-\nu \dots\dots (5)$$

de tal suerte que  $A, B > 0$ ,  $0 < E < 1$

Esta ecuación podemos resolverla como una ecuación de Bernoulli, pero debido a que sus coeficientes  $A$  y  $B$  son constantes -también es una ecuación con variables separables.

Aquí la resolveremos mediante una transformación. Para ello pongámosla primeramente en la forma:

$$\frac{dl}{dt} = Al^E - Bl = Al^E \left(1 - \frac{B}{A} l^{1-E}\right)$$

Introducamos la nueva variable

$$Z = 1 - \frac{B}{A} l^{1-E} \dots\dots\dots (6)$$

$$\Rightarrow Z' = -\frac{B}{A} (1-E) l^{-E} \cdot l$$

pero la ecuación de partida al multiplicarse por  $l^{-E}$



nos queda

$$l^{\epsilon} \cdot \dot{l} = A \left( 1 - \frac{B}{A} l^{1-\epsilon} \right)$$

por lo que

$$\dot{l} = -\frac{B}{A} (1-\epsilon) A l^{\epsilon} \dot{l}$$

$$\dot{l} = -B(1-\epsilon) l \dots \dots \dots (7)$$

obteniendo el modelo de Malthus, por lo que suponiendo que  $l(t_0) = 0$  la solución es de la forma:

$$l(t) = l(t_0) e^{-B(1-\epsilon)(t-t_0)}$$

donde al sustituir de nuevo el valor de  $l(t)$  dado por (6) tendremos

$$1 - \frac{B}{A} l^{1-\epsilon}(t) = \left( 1 - \frac{B}{A} l^{1-\epsilon}(t_0) \right) e^{-B(1-\epsilon)(t-t_0)}$$

$$= e^{-B(1-\epsilon)(t-t_0)}$$

$$l^{1-\epsilon}(t) = \left[ 1 - e^{-B(1-\epsilon)(t-t_0)} \right] \frac{A}{B}$$

$$l(t) = \left( \frac{A}{B} \right)^{\frac{1}{1-\epsilon}} \left[ 1 - e^{-B(1-\epsilon)(t-t_0)} \right]^{\frac{1}{1-\epsilon}} \dots \dots \dots (8)$$

En cambio si la condición inicial es  $l(0) = l_0$  tendremos de nuevo la ecuación (7) pero con la nueva condición inicial, o sea

$$\begin{cases} \dot{l} = -B(1-\epsilon) l \\ l(0) = l_0 \end{cases}$$

de donde

$$L(t) = L(0) e^{-B(1-E)t}$$

o sea que de (6) y (5) :

$$1 - \frac{B}{A} L(t) = \left[ 1 - \frac{B}{A} L(0) \right] e^{-Bt}$$

de donde

$$L(t) = \left[ \frac{A}{B} + \left( L_0 - \frac{A}{B} \right) e^{-\frac{B}{A} t} \right] \frac{1}{A}$$

## V. 2 Ecuación Generalizada de Crecimiento

La necesidad de plantear una ecuación generalizada de crecimiento está basada en que:

i) La suposición del crecimiento isométrico puede no ser válida. Pudiéndose, en tal caso suponer, crecimiento alométrico (véase, por ejemplo la introducción a este capítulo)

ii) El método de Bertalanffy no se ajusta bien a los datos observados

iii) El área superficial no necesariamente es directamente proporcional a la longitud al cuadrado, o sea que la síntesis de biomasa no necesariamente es proporcional a la superficie del espécimen, (Esta condición está íntimamente relacionada con i)), o bien el peso para ciertas especies no es proporcional a la longitud al cubo, sino a otra potencia por determinarse.

Recordando que en el capítulo IV la ecuación deducida de Bertalanffy en peso fue:

$$\frac{dw}{dt} = HS - kw \dots\dots\dots (1)$$

donde

$$S = pl^2 \quad y \quad w = ql^3$$

En este nuevo enfoque, supondremos que el ritmo de anabolismo no es proporcional al área superficial, entendida ésta como una magnitud proporcional al cuadrado de la longitud, sino que la supondremos proporcional a una cierta potencia, por determinarse, del peso. En otras palabras el ritmo de anabolismo se considera proporcional a  $w^m$ , con  $m$  por determinarse.

La ecuación (1) bajo estas condiciones será

$$\frac{dw}{dt} = Hw^m - kw \quad (m \in \mathbb{R}) \dots\dots (1')$$

(en la variante usual  $m = \frac{2}{3}$ )

Biológicamente  $m$  representa algún tipo de dependencia del tamaño sobre la tasa del metabolismo y es en particular el exponente  $m$  el que queda libre y está sujeto a determinación, para así poder ajustar mejor los datos con que se cuenta.

La ecuación (1') se puede escribir como:

$$\frac{dw}{dt} = kw^m \left( \frac{H}{k} - w^{1-m} \right) \dots\dots\dots (2)$$

Proponemos una nueva variable dada como

$$W^p = \frac{H}{k} - w^{1-m} \Rightarrow W^p = -(1-m)w^{-m} \dot{w}$$

que sustituido en (2) queda:

$$\dot{W} = -k(1-m)W$$

con lo que se tiene que  $W$  se comporta como Malthusiana y si suponemos que  $W(t_0) = w_0$ , entonces:

$$W(t) = W(t_0) e^{-k(1-m)(t-t_0)}$$

pero regresando a la variable original, tendremos

$$\frac{H}{k} - W(t) = \left( \frac{H}{k} - W(t_0) \right) e^{-k(1-m)(t-t_0)}$$

o...

$$W(t) = \frac{H}{k} - \left( \frac{H}{k} - W_0 \right) e^{-k(1-m)(t-t_0)}$$

es decir

$$W(t) = \left[ \frac{H}{k} - \left( \frac{H}{k} - W_0 \right) e^{-k(1-m)(t-t_0)} \right]^{\frac{1}{1-m}} \dots (3)$$

En el caso en que  $t_0 = 0$  y  $W(0) = 0$ , se tiene

$$\begin{aligned} W(t) &= \left[ \frac{H}{k} - \left( \frac{H}{k} e^{-k(1-m)t} \right) \right]^{\frac{1}{1-m}} \\ &= \left[ \frac{H}{k} (1 - e^{-k(1-m)t}) \right]^{\frac{1}{1-m}} \end{aligned}$$

$$w(t) = \left( \frac{H}{K} \right)^{\frac{1}{1-m}} \left( 1 - e^{-k(1-m)t} \right)^{\frac{1}{1-m}} \dots (4)$$

NOTA: De la ecuación (4) tenemos que si  $t \rightarrow \infty$ , entonces  $e^{-k(1-m)t} \rightarrow 0$  si  $k(1-m) > 0$  pero dado que  $k > 0$  entonces nos debemos restringir a los  $m \in \mathbb{R}$  tales que  $-1 < m < 1$  y así poder interpretar como el análogo del peso máximo promedio a  $w(\infty) \stackrel{\text{not}}{=} w_{\infty} = \left( \frac{H}{K} \right)$

Para la ecuación generalizada de la longitud basta con suponer que

$$w = \eta l^{\beta} \dots (5)$$

donde ahora el exponente  $\beta$  no necesariamente es igual a 3 y queda sujeto a determinación.

Derivando (5) como una composición de funciones:

$$\dot{w} = \beta \eta l^{\beta-1} \dot{l} \dots (6)$$

y sustituyendo (5) y (6) en (1'), llegamos a

$$\beta \eta l^{\beta-1} \dot{l} = H(\eta l^{\beta})^m - K(\eta l^{\beta})$$

que al dividir entre  $\beta \eta l^{\beta-1} \neq 0$  tenemos:

$$\dot{l} = \frac{H}{\beta \eta} \eta^m l^{\beta m} \cdot l^{-(\beta-1)} - \frac{K \eta}{\beta \eta} l^{\beta - (\beta-1)}$$

$$\dot{l} = \frac{Hq^{m-1}}{\beta} l^{1-\beta(1-m)} - \frac{k}{\beta} l$$

Si denotamos por

$$E = \frac{H}{\beta} q^{m-1} ; F = \frac{k}{\beta} ; \delta = 1 - \beta(1-m)$$

el modelo queda reducido a

$$\dot{l} = El^\delta - Fl \dots\dots\dots (7)$$

Podemos observar que de nuevo la ecuación obtenida es de tipo Bernoulli, aunque a su vez por tener coeficientes constantes es de variables separables.

De nuevo usando la misma técnica introducimos la nueva variable

$$L = \frac{E}{F} - l^{1-\delta} \dots\dots\dots (8)$$

ya que

$$\dot{l} = El^\delta - Fl = Fl^\delta \left( \frac{E}{F} - l^{1-\delta} \right) \dots\dots\dots (7')$$

La transformación (8) nos lleva la ecuación (7) a una ecuación Malthusiana. En efecto

$$\dot{L} = -(1-\delta) l^{-\delta} \dot{l} \dots\dots\dots (9)$$

que al sustituir (8) y (9) en (7') tendremos

$$\circ - \frac{1}{1-\delta} \dot{L} = FL, \text{ o sea } \dot{L} = (1-\delta)FL$$

que efectivamente es una ecuación de Malthus por lo que suponiendo tener como dato a  $L(t_0) = l_0$ , tendremos que:

$$L(t) = L(t_0) e^{-(1-\delta)(t-t_0)}$$

y regresando a la variable original

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

non lo que

$$\boxed{l(t) = \frac{E}{F} - \left( \frac{E}{F} - l_0 \right) e^{-(1-\delta)F(t-t_0)}} \dots \dots (10)$$

pero tomando en cuenta que  $t_0$  es un tiempo hipotético, donde  $L(t_0) = l_0 = 0$ , tendremos finalmente que

$$l(t) = \frac{E}{F} \left[ 1 - e^{-F(1-\delta)(t-t_0)} \right] \dots \dots (11)$$

Obsérvese que la transformación fundamental para obtener la ley de crecimiento, o sea



$$L(t) = \frac{E}{F} - l^{1-\delta}(t) \dots \dots \dots (8)$$

admite la siguiente interpretación.

Dado que:

$$\frac{E}{F} = \frac{\frac{H}{\beta} q^{m-1}}{\frac{K}{\beta}} = \frac{H}{K} q^{m-1}$$

que sería el análogo a loo (deducido al analizar Bertalanffy) multiplicado por una constante  $q^{m-1}$ . Entonces se puede decir que  $L(t)$  denota lo que le falta a la longitud  $l^{1-\delta}(t)$  para llegar a ser loo.

Busquemos una posible interpretación biológica de nuestra transformación (8)

$$L(t) = \frac{E}{F} - l^{1-\delta}(t) \dots \dots \dots (8)$$

sustituyamos en (8)  $E$ ,  $F$  y  $(1-\delta)$  que están dados como:

$$E = \frac{H}{\beta} q^{m-1} \quad ; \quad F = \frac{K}{\beta} \quad ; \quad \delta = 1 - \beta(1-m), \text{ de}$$

donde  $1-\delta = \beta(1-m)$ , además  $w = ql^\beta \Rightarrow l^\beta = \frac{w}{q}$

con lo anterior

$$L(t) = \frac{\frac{H}{\beta} q^{m-1}}{\frac{K}{\beta}} - l^{\beta(1-m)} = \frac{H}{K} q^{m-1} - l^{\beta(1-m)}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{H}{k} q^{m-1} - l^\beta \cdot l^{-\beta m} = \frac{H}{k} q^{m-1} - \frac{w}{q} (l^{-\beta})^m \\
 &= \frac{H}{k} q^{m-1} - \frac{w}{q} \left( \frac{1}{l^\beta} \right)^m = \frac{H}{k} q^{m-1} - \frac{w}{q} \left( \frac{1}{q} \right)^m \\
 &= \frac{H}{k} q^{m-1} - \frac{w}{q} \left( \frac{q}{w} \right)^m = \frac{H}{k} q^{m-1} - \frac{w}{q} (q^m w^{-m}) \\
 &= \frac{H}{k} q^{m-1} - q^{m-1} w^{1-m} = q^{m-1} \left( \frac{H}{k} - w^{1-m} \right)
 \end{aligned}$$

$$\therefore \mathcal{L}(t) = q^{m-1} \left( \frac{H}{k} - w^{1-m} \right)$$

Entonces  $\mathcal{L}(t)$  es lo que le falta al peso generalizado  $(\hat{w})$ , para llegar al peso generalizado "infinito"  $(\hat{w}_{\infty})$  o peso máximo promedio.

Análogamente para  $\mathcal{W}$ .

De la ecuación:

$$w = q l^\beta$$

se tiene que

$$w^{1-m} = (q l^\beta)^{1-m} = q^{1-m} l^{\beta(1-m)} = q^{1-m} l^{1-\delta}$$

pero

$$\mathcal{W} = \frac{H}{k} - w^{1-m}$$

que sustituyendo en ella  $w^{1-m}$  se tiene

$$\mathcal{W} = \frac{H}{k} - q^{1-m} l^{1-\delta} = q^{1-m} \left( \frac{H}{k q^{1-m}} - l^{1-\delta} \right)$$

$$W = \bar{q}^{1-m} \left( \frac{H}{K} \bar{q}^{m-1} - l^{1-\delta} \right)$$

entonces podemos decir que  $W$  representa la longitud generalizada ( $\hat{l}$ ) que le falta para llegar a ser la longitud máxima promedio ( $\hat{l}_{\infty}$ ).

Lo más importante de las transformaciones  $L$  y  $W$  es que son de variación porcentualmente constante prueba de lo cual es que nos llevan respectivamente los modelos generalizados a sendas ecuaciones de Malthus.

Comentario final:

Todo el desarrollo anterior se puede simplificar, haciendo directamente simples sustituciones. Para mostrar esto volvamos a la ecuación (2)

$$\frac{dw}{dt} = kw^m \left( \frac{H}{K} - w^{1-m} \right) \dots \dots \dots (2)$$

Propongamos una nueva variable elegante

$$W^{\circ} = \frac{H}{K} - w^{1-m}$$

con esto

$$\dot{W}^{\circ} = -(1-m) \bar{w}^m \dot{w}$$

que sustituida en (2) queda

$$W^p = -k(1-m) W^p$$

con lo que se tiene que  $W^p$  se comporta como Malthusiana, luego

$$W^p(t) = W^p(t_0) e^{-k(1-m)(t-t_0)}$$

pero regresando a la variable original, tendremos (si  $w(t_0) = w_0$ )

$$\frac{H}{k} - w^{1-m} = \left( \frac{H}{k} - w_0^{1-m} \right) e^{-k(1-m)(t-t_0)}$$

o'

$$w^{1-m} = \frac{H}{k} - \left( \frac{H}{k} - w_0^{1-m} \right) e^{-k(1-m)(t-t_0)}$$

es decir

$$w(t) = \left[ \frac{H}{k} - \left( \frac{H}{k} - w_0^{1-m} \right) e^{-k(1-m)(t-t_0)} \right]^{\frac{1}{1-m}} \dots (5)$$

suponiendo que  $w(t_0) = w(0) = 0$ , se tiene

$$\begin{aligned} w(t) &= \left[ \frac{H}{k} - \left( \frac{H}{k} e^{-k(1-m)t} \right) \right]^{\frac{1}{1-m}} \\ &= \left[ \frac{H}{k} \left( 1 - e^{-k(1-m)t} \right) \right]^{\frac{1}{1-m}} \end{aligned}$$

por lo que

$$w(t) = \left( \frac{H}{k} \right)^{\frac{1}{1-m}} \left( 1 - e^{-k(1-m)t} \right)^{\frac{1}{1-m}} \dots (4)$$

Ya con lo anterior, ecuación (4), podemos llegar a la ecuación haciendo algunas sustituciones adecuadas. Veamos como.

Recordemos que se hicieron las siguientes sustituciones

$$i) E = \frac{H}{\beta} \eta^{m-1}$$

$$iii) \delta = 1 - \beta(1-m)$$

$$ii) F = \frac{k}{\beta}$$

Además se propone la siguiente equivalencia

$$iv) w = \eta \beta$$

Manipulemos las ecuaciones anteriores como sigue:

de i) se tiene

$$a) H = E\beta \eta^{1-m}$$

de iii) se tiene

$$b) k = F\beta$$

de iii) se tiene

$$c) \beta = \frac{1-\delta}{1-m}$$

Sustituimos a), b), y c) en la ecuación (4)

$$\begin{aligned}
 \eta l^\beta &= \left( \frac{E\beta \eta^{1-m}}{F\beta} \right)^{\frac{1}{1-m}} \left( 1 - e^{-F\beta(1-m)t} \right)^{\frac{1}{1-m}} \\
 &= \left( \frac{E}{F} \right)^{\frac{1}{1-m}} \eta \left( 1 - e^{-F\left(\frac{1-\delta}{1-m}\right)(1-m)t} \right)^{\frac{1}{1-m}} \\
 &= \left( \frac{E}{F} \right)^{\frac{1}{1-m}} \eta \left( 1 - e^{-F(1-\delta)t} \right)^{\frac{1}{1-m}}
 \end{aligned}$$

con esto se tiene

$$l^{\frac{1-\delta}{1-m}} = \left( \frac{E}{F} \right)^{\frac{1}{1-m}} \left( 1 - e^{-F(1-\delta)t} \right)^{\frac{1}{1-m}}$$

$$\therefore l^{1-\delta} = \left( \frac{E}{F} \right) \left( 1 - e^{-F(1-\delta)t} \right)$$

### V.3. CASOS PARTICULARES

Algunos casos particulares de las leyes generalizadas evidentemente nos remiten a leyes obtenidas en otros capítulos, por ejemplo:

i) Si  $m = \frac{2}{3}$  en la ecuación (3) tendremos

$$w(t) = \left[ \frac{H}{K} - \left( \frac{H}{K} - w_0^{\frac{1}{3}} \right) e^{-\frac{K}{3}(t-t_0)} \right]^3$$

que a su vez para  $w_0 = 0$  y teniéndose que  $\frac{H}{K} = w_\infty^{\frac{1}{3}}$  obtendremos

$$w(t) = w_\infty \left[ 1 - e^{-K(t-t_0)} \right]^3$$

donde  $K = \frac{k}{3}$  y representa la ley estándar de Bertalanffy pero deducida en la pag 54.

- 3  
 ii) Si aceptamos valores de  $m > 1$ , en particular  $m=2$ , también la ecuación (3) bajo la hipótesis de que  $w(0) = w_0 \neq 0$ :

$$w(t) = \left[ \frac{H}{K} - \left( \frac{H}{K} - w_0 \right) e^{Kt} \right]^{-1}$$

$$= \frac{\frac{H}{K}}{1 - \left( 1 - \frac{K}{H w_0} \right) e^{Kt}}$$

que de nuevo es la ley logística pero para el peso.

iii) Si en (3) hacemos  $m=0$  obtenemos la ley de Bertalanffy pero similar a Bertalanffy talla o curva monomolecular de crecimiento del peso por analogía con las reacciones de primer orden (monomoleculares) en química.

$$w(t) = w_{\infty} - (w_{\infty} - w_0) e^{-k(t-t_0)}$$

o si  $w_0 = 0$

$$w(t) = w_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

iv) Si hacemos  $\delta=2$  en la ecuación (10) de V.1 para lo cual podemos considerar que  $m$  es un real cualquiera, en particular mayor que 1, y  $l(0) = l_0 \neq 0$ ,

entonces tendremos:

$$l'(t) = \frac{F}{F} - \left( \frac{F}{F} - l_0' \right) e^{Ft} \quad \circ$$

$$\frac{1}{l(t)} = \frac{F}{F} - \left( \frac{F}{F} - \frac{1}{l_0} \right) e^{Ft}$$

$$l(t) = \frac{\frac{F}{F}}{1 - \left( 1 - \frac{F}{F l_0} \right) e^{Ft}}$$

donde  $\frac{F}{F} = l_{\infty}$ , es decir

$$l(t) = \frac{l_{\infty}}{1 - \left( 1 - \frac{l_{\infty}}{l_0} \right) e^{Ft}}$$

que representa la ley logística de crecimiento de la talla.

v) Si en (10) de V.1 hacemos  $\delta = 0$  obtenemos la ley de Bertalanffy talla estandar:

$$l(t) = l_{\infty} - (l_{\infty} - l_0) e^{-F(t-t_0)}$$

o si  $w_0 = 0$

$$l(t) = l_{\infty} (1 - e^{-F(t-t_0)})$$

vi) Tomamos la ecuación (3) nuevamente

$$w(t) = \left[ \frac{H}{K} - \left( \frac{H}{K} - w_0 \right) e^{-K(1-m)(t-t_0)} \right]^{\frac{1}{1-m}}$$



y analizamos que ocurre cuando  $m \rightarrow 1$ .

Recordando que  $\frac{K}{k} = W_{\infty}^{1-m}$  y denotando a  $\frac{K}{k} \cdot W_0^{1-m} = A$  y a  $k(1-m) = K$  la ecuación (5) toma la forma:

$$W(t) = W_0^{1-m} - A e^{-\frac{K}{k}(t-t_0)} \dots \dots \dots (5)$$

Derivando esta última expresión:

$$(1-m) \dot{W}^m \dot{W} = AK e^{-\frac{K}{k}(t-t_0)} \dots \dots \dots (6)$$

pero de (5)

$$A e^{-\frac{K}{k}(t-t_0)} = W_{\infty}^{1-m} - W(t)^{1-m}$$

por lo que en (6) tendremos

$$(1-m) \dot{W}^m \dot{W} = K (W_{\infty}^{1-m} - W(t)^{1-m})$$

$$\dot{W} = \frac{K}{1-m} W^m (W_{\infty}^{1-m} - W^{1-m})$$

conviene técnicamente multiplicar y dividir entre  $W^{1-m}$  de manera que obtenemos

$$\dot{W} = \frac{K}{1-m} W \left[ \left( \frac{W_{\infty}}{W} \right)^{1-m} - 1 \right]$$

para ahora si pasar al límite cuando  $m \rightarrow 1$ . Esto

se reduce a calcular  $\lim_{m \rightarrow 1} \frac{\left(\frac{w_{\infty}}{w}\right)^{1-m} - 1}{1-m}$  y como se

cumplan las condiciones del teorema de L'Hospital bastará con calcular el  $\lim_{m \rightarrow 1} \frac{f'(m)}{g'(m)}$ , es decir:

$$\begin{aligned} \lim_{m \rightarrow 1} \frac{\left(\frac{w_{\infty}}{w}\right)^{1-m} - 1}{1-m} &= \lim_{m \rightarrow 1} \frac{\left(\frac{w_{\infty}}{w}\right)^{1-m} \cdot \ln \frac{w_{\infty}}{w} \cdot \frac{d(1-m)}{dm}}{\frac{d(1-m)}{dm}} \\ &= \lim_{m \rightarrow 1} \frac{-\left(\frac{w_{\infty}}{w}\right)^{1-m} \ln \frac{w_{\infty}}{w}}{-1} \\ &= \ln \left( \frac{w_{\infty}}{w(t)} \right) \end{aligned}$$

En otras palabras obtenemos de (7) la ecuación

$$\dot{w} = K w \ln \frac{w_{\infty}}{w} \quad \dots \dots \dots (8)$$

que es el conocido modelo de GOMPERTZ, el cual podemos resolverlo mediante la transformación elegante

$$W^{\infty}(t) = \ln \frac{w_{\infty}}{w(t)}$$

que por ser una variable de variación porcentual constante nos reduce el modelo de Gompertz al modelo más simple es decir a Malthus. En efecto

$$\dot{W}^p = \frac{\frac{-w_0 \dot{w}}{w^2}}{\frac{w_0}{w(t)}} = - \frac{w_0 \dot{w} w}{w_0 w^2} = - \frac{\dot{w}}{w}$$

luego

$$\dot{w} = w \dot{W}^p$$

por lo tanto sustituyendo en el modelo de Gompertz  
(8) tendremos

$$w \dot{W}^p = K w W^p$$

o sea

$$\dot{W}^p = K W^p$$

que es el modelo de Malthus para la nueva variable  $W^p$ . La solución del cual es

$$W^p(t) = W^p(0) e^{Kt}$$

es decir

$$\ln \frac{w_0}{w(t)} = \ln \frac{w_0}{w(0)} \cdot e^{Kt}$$

si suponemos que el modelo original admite la condición inicial  $w(0) = w_0$  y aplicándole la función inversa del logaritmo, obtenemos:

$$\frac{w_0}{w(t)} = e^{\ln \frac{w_0}{w(0)} \cdot e^{Kt}} = \left( e^{\ln \frac{w_0}{w(0)}} \right)^{e^{Kt}}$$

o

$$\frac{w_{\infty}}{w(t)} = \left( \frac{w_{\infty}}{w_0} \right) e^{\lambda t}$$

de donde

$$w(t) = \frac{w_{\infty} e^{\lambda t}}{w_0 e^{\lambda t} - 1}$$

## CAPITULO VI. ESTIMACION DE PARAMETROS

Determinación de parámetros de las leyes de crecimiento.

La determinación de los parámetros de las leyes de crecimiento consiste en ajustar dichas leyes a los valores observados en los muestreos, para lo cual se estiman los valores de los parámetros de manera que la suma de los errores entre los valores observados y los valores "exactos" dados por la ley sean mínimos (véase el apéndice

VI.1 Estimación de los parámetros de Bertalanffy talla:

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = k(L_{\infty} - L) \\ L(t_0) = 0 \end{cases}$$

cuya ley fue obtenida en ( ) y es

$$L(t) = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

donde  $L_{\infty}$ ,  $k$ , y  $t_0$  son los parámetros

### METODO de WALFORD

Este método consiste en comparar las longitudes en

dos tiempos sucesivos  $t$  y  $(t+1)$ , es decir:

$$\begin{aligned} l(t+1) - l(t) &= l_{\infty} [1 - \bar{e}^{-k(t+1-t_0)}] - l_{\infty} [1 - \bar{e}^{-k(t-t_0)}] \\ &= l_{\infty} [\bar{e}^{-k(t-t_0)} - \bar{e}^{-k(t+1-t_0)}] \\ &= l_{\infty} \bar{e}^{-k(t-t_0)} (1 - \bar{e}^{-k}) \end{aligned}$$

pero de la misma ley:  $l_{\infty} \bar{e}^{-k(t-t_0)} = l_{\infty} - l(t)$ , por lo que

$$l(t+1) - l(t) = [l_{\infty} - l(t)] (1 - \bar{e}^{-k}) \dots (1)$$

$$\begin{aligned} l(t+1) &= l(t) + [l_{\infty} - l(t)] (1 - \bar{e}^{-k}) \\ &= l(t) + l_{\infty} (1 - \bar{e}^{-k}) - l(t) (1 - \bar{e}^{-k}) \end{aligned}$$

$$l(t+1) = l_{\infty} (1 - \bar{e}^{-k}) + \bar{e}^{-k} l(t) \dots (2)$$

y esta última relación entre  $l(t+1)$  y  $l(t)$  la podemos identificar con una relación lineal del tipo:

$$Y = mx + b$$

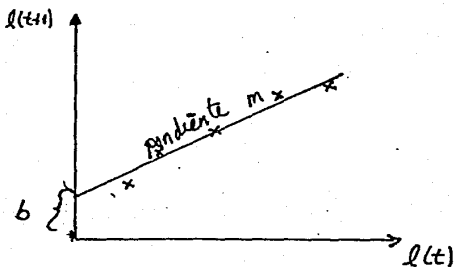
donde al tener de los muestreos los valores de  $l(t)$  y por tanto  $l(t+1)$  se consideran conocidos  $Y$  y  $X$  y por lo consiguiente pueden determinarse los parámetros  $m$  y  $b$  por mínimos cuadrados (véase el apéndice)

luego entonces ya serán conocidos  $m$  y  $b$ , pero:

$$\begin{cases} m = \bar{e}^{-k} \\ b = \text{log}(1 - \bar{e}^k) \end{cases}$$

de donde tendremos que

$$\begin{cases} k = -\ln m \\ \text{log} = \frac{b}{1-m} \end{cases} \quad \dots \quad (3)$$



Para estimar el tercer parámetro  $t_0$  puede hacerse, por ejemplo, directamente de la misma ley una vez teniendo  $k$  y  $\text{log}$ , es decir

$$l(t) = \text{log} [1 - \bar{e}^{-k(t-t_0)}]$$
$$\frac{l(t)}{\text{log}} - 1 = -\bar{e}^{-k(t-t_0)}$$

$$\ln \left( 1 - \frac{l(t)}{l_{\infty}} \right) = -k(t - t_0)$$

$$t_0 = t + \frac{1}{k} \ln \left( \frac{l_{\infty} - l(t)}{l_{\infty}} \right)$$

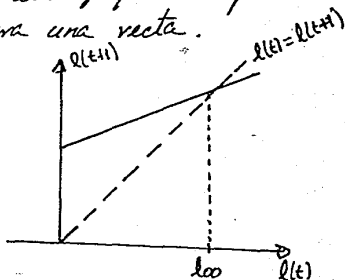
o sustituyendo  $k$  y  $l_{\infty}$ :

$$t_0 = t - \frac{1}{\ln m} \cdot \ln \left[ 1 - \frac{(1-m)l(t)}{b} \right] \dots \dots (4)$$

de manera que para cada par de valores  $t$  y  $l(t)$  se podrá obtener una estimación de  $t_0$ , pudiéndose tomar de preferencia algunos de los valores  $t$ ,  $l(t)$  para las edades reclutadas más jóvenes y luego promediarlos:  $\bar{t}_0$ .

En la práctica este método consiste en graficar las longitudes medias  $\bar{l}$  correspondientes a las edades 1 a  $t$  en el eje horizontal y las mismas longitudes pero de las edades 2 a  $t+1$  en el eje vertical. En la mayoría de los casos la información así graficada para intervalos constantes del tiempo genera una recta.

Si además consideramos la recta idéntica, es decir la recta  $l(t+1) = l(t)$ , donde la talla ya no cambia para cualquiera que sea el tiempo  $t$ . Entonces la intersección entre las dos rectas mencionadas nos determina el valor  $l_{\infty}$ .





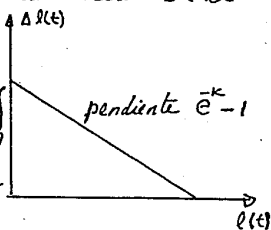
## VARIANTE de GULLAND

A partir de (1) puede interpretarse  $l(t+1) - l(t)$  como  $\Delta l(t)$ , o sea

$$\begin{aligned}\Delta l(t) &= [l_{\infty} - l(t)] (1 - \bar{e}^k) \\ &= l_{\infty} (1 - \bar{e}^k) + (1 - \bar{e}^k) l(t)\end{aligned}$$

que de nuevo puede interpretarse como una recta en el espacio  $\Delta l(t)$  vs  $l(t)$  con pendiente y ordenada al origen respectivamente

$$\begin{cases} m = \bar{e}^k - 1 \\ b = l_{\infty} (1 - \bar{e}^k) \end{cases}$$



La autocorrelación que pueda existir entre  $\Delta l(t)$  y  $l(t)$ .

Aquí, como en el método anterior, una vez teniendo las estimaciones de  $k = -\ln(1+m)$  y  $l_{\infty} = \frac{b}{\ln(1+m)}$  el tercer parámetro puede también estimarse a través del promedio  $\bar{t}_0$ , o bien haciéndolo como en el caso anterior, pero ponderando el promedio con el fin de reducir los errores de variación en los extremos de la curva, usualmente tal promedio ponderado de  $t_0$  se toma de la siguiente forma:

$$\bar{t}_0 = \frac{\sum \left\{ \left[ t + \frac{1}{k} \ln \left( \frac{l_{\infty} - l(t)}{l_{\infty}} \right) \right] (l_{\infty} - l(t)) \right\}}{\sum (l_{\infty} - l(t))}$$

## METODO de BEVERTON Y HOLT

Conociendo una estimación de  $l_{\infty}$  este método estima los parámetros  $k$  y  $t_0$ .

Directamente de la ley de Bertalanffy suponiendo que tenemos una estimación de  $l_{\infty}$

$$l(t) = l_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

$$e^{-k(t-t_0)} = 1 - \frac{l(t)}{l_{\infty}}$$

$$\Rightarrow \ln \left( 1 - \frac{l(t)}{l_{\infty}} \right) = -k(t-t_0)$$

$$\ln \left( 1 - \frac{l(t)}{l_{\infty}} \right) = -kt + kt_0$$

que nuevamente es de la forma

$$Y = mx + b$$

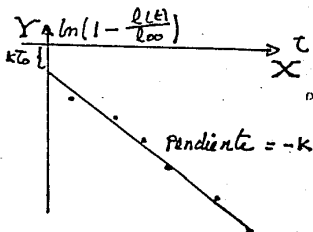
donde  $Y$  y  $X$  son conocidos y los parámetros  $m$  y  $b$  se determinan por ejemplo por mínimos cuadrados (véase apéndice). Por lo tanto  $m$  y  $b$  serán conocidos, pero por identificación arriba tenemos:

$$m = -k$$

$$b = kt_0$$

de donde

$$\begin{cases} k = -m \\ t_0 = \frac{b}{k} = \frac{b}{-m} \end{cases}$$



### METODO DE GULLAND HOLT

Lo usual en peces crustáceos o moluscos que han sido marcados y liberados pueden ser recapturados en periodos a variables de tiempo. Este método de ajuste de una curva de crecimiento es adecuado precisamente para los casos mencionados, esto es cuando se tiene información proveniente de marcajes con recapturas a intervalos de tiempo variables. Este método está basado en la iteración de regresiones lineales para determinar diferentes valores de  $k$  hasta que estos no difieran significativamente entre si. La idea del método consiste en expresar tanto el incremento de talla por unidad de tiempo  $Y$  como la talla promedio  $X$  y a partir de estas magnitudes encontrar una relación lineal entre  $Y$  y  $X$  donde por regresión lineal se determinan sus parámetros y luego se afina a partir del procedimiento mencionado de iteración.

Partimos de la talla  $l(t)$  medida al tiempo  $t$  de

de marcaje de un individuo que se expresará en la forma usual a través de Bertalanffy talla estandar

$$l(t) = l_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Luego de un cierto tiempo  $a$  el mismo individuo es recapturado y tendrá la talla

$$l(t+a) = l_{\infty} (1 - e^{-k(t+a-t_0)})$$

entonces el incremento en talla que tal individuo experimentará durante el intervalo de tiempo  $a$  será:

$$\begin{aligned} l(t+a) - l(t) &= l_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)} e^{-ka} - 1 + e^{-k(t-t_0)}] \\ &= l_{\infty} e^{-k(t-t_0)} (1 - e^{-ka}) \end{aligned}$$

pero estos incrementos en talla son funciones del periodo de tiempo  $a$  que tales individuos marcados permanecieron en libertad, entonces para lograr que los incrementos sean comparables estos deberán estandarizarse en términos de incrementos por unidad de tiempo, o sea definir a

$$y = \frac{l(t+a) - l(t)}{a} = \frac{l_{\infty} e^{-k(t-t_0)} (1 - e^{-ka})}{a}$$

por otro lado la longitud promedio que alcanza un individuo marcado durante el tiempo  $a$  lo denotaremos por  $X$  y será:

$$\begin{aligned} X &= \frac{l(t+a) + l(t)}{2} = \frac{l_0 [1 - e^{-k(t-t_0)} e^{-ka}] + l_0 [1 - e^{-k(t-t_0)}]}{2} \\ &= \frac{l_0}{2} [2 - e^{-k(t-t_0)} (1 + e^{-ka})] \\ &= l_0 - \frac{1}{2} l_0 e^{-k(t-t_0)} (1 + e^{-ka}) \end{aligned}$$

excluyendo a  $l_0 e^{-k(t-t_0)}$  de ambas expresiones, es decir despreciándola de esta última y sustituyéndola en la expresión de  $Y$  tendremos:

$$Y = \frac{2(L_0 - X)}{1 + e^{-ka}} \cdot \frac{1 - e^{-ka}}{a}$$

o bien

$$\begin{aligned} Y &= \frac{2}{a} (L_0 - X) \cdot \frac{1 - e^{-ka}}{1 + e^{-ka}} \\ &= \frac{2}{a} (L_0 - X) \frac{1 - e^{-2(\frac{1}{2}ka)}}{1 + e^{-2(\frac{1}{2}ka)}} \end{aligned}$$

y recordando la definición de la función tangente hiperbólica:

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

en nuestro caso  $\alpha = \frac{1}{2}ka$ , por lo tanto

$$Y = \frac{2}{a}(L_{\infty} - X) \tanh\left(\frac{1}{2}ka\right)$$
$$= \frac{\tanh\left(\frac{1}{2}ka\right)}{\frac{1}{2}ka} \cdot k(L_{\infty} - X)$$

de aquí

$$\frac{\frac{1}{2}ka}{\tanh\left(\frac{1}{2}ka\right)} \cdot Y = kL_{\infty} - kX$$

que efectivamente es una relación lineal de la forma

$$Y = mX + b$$

o sea que en el espacio  $\frac{\frac{1}{2}ka}{\tanh\left(\frac{1}{2}ka\right)} Y$  vs  $X$  los pun-

tos de la relación obtenida están en una recta cuyos parámetros ordenada al origen  $b = kL_{\infty}$  y su pendiente  $m = -k$ . Por regresión lineal se estimaría en particular el valor de  $m$  obteniéndose así el de  $k$ , pero en esta recta la  $Y$  contiene también valores de  $k$  puesto que está expresado como  $\frac{\frac{1}{2}ka}{\tanh\left(\frac{1}{2}ka\right)}$ , luego entonces no es

posible obtener una solución explícita de la solución de la recta. Es por esto que se hace necesario un proceso de iteración mediante la determinación de valores sucesivos de  $k_i$  hasta que debido a la convergencia de di-

chos valores ya no muestren cambios significativos entre ellos.

Este proceso iterativo consiste en estimar un primer valor de  $k$  que llamaremos  $k_1$  vía la regresión lineal entre  $Y = \frac{l(t+a) - l(t)}{a}$  y  $X = \frac{l(t+a) + l(t)}{2}$ . Con

el valor así estimado de  $k = k_1$ , se determina el valor de  $\frac{1}{2} k_1 a$  de  $Y$ . Esto se realiza para cada individuo  $\tanh(\frac{1}{2} k_1 a)$

recapturado y medido.

Con los nuevos valores de  $Y$  y  $X$  se realiza una nueva regresión para así obtener un segundo valor de  $k$  que denotaremos por  $k_2$  con el cual se calculan nuevos valores del término  $\frac{1}{2} k_2 a$  con el cual se obtienen

nuevos valores de  $Y$  y  $X$  y así sucesivamente se continúa hasta que los valores de  $k$  estimados en regresiones sucesivas no difieran significativamente entre sí según el grado de exactitud propuesto.

### Método de López - Veiga

Los individuos de algunas especies se caracterizan por una alta tasa de crecimiento a lo largo del primer año de su vida y consecuentemente alcanzan una buena parte de su tamaño máximo promedio  $l_{\infty}$ . Es así que la gráfica de tallas contra edades a partir de individuos de edad 1 es de curvatura pequeña y por consiguiente proyecta valores altamente negativos para el parámetro  $t_0$ .

Esto ocurre, sobre todo, en especies de vida corta, en donde debido a los altos valores negativos de  $t_0$  conllevan valores subestimados de  $K$  los cuales pierden el significado biológico que les han dado. Este método pretende estimar los parámetros bajo situaciones como la descrita arriba.

Partiendo de la ley Bertalanffy talla

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

y expresándola como

$$l_{\infty} - l(t) = l_{\infty} e^{-K(t-t_0)}$$

podemos linealizarla aplicando logaritmos



$$\ln(l_{\infty} - l(t)) = \ln l_{\infty} + kt_0 - kt \dots \dots \dots (1)$$

que evaluada en  $t=0$  y tomando en cuenta que  $l(0) = l_0$  obtenemos

$$\ln(l_{\infty} - l_0) = \ln l_{\infty} + kt_0 \dots \dots \dots (2)$$

de donde

$$t_0 = \frac{1}{k} \ln \frac{l_{\infty} - l_0}{l_{\infty}} \dots \dots \dots (3)$$

que queda determinado si conocemos el valor de  $k$ , para lo cual evolucionemos (1) en dos tiempos diferentes, a saber en  $t = t_1$  y  $t = t_1 + N$ :

$$\ln(l_{\infty} - l(t_1)) = \ln l_{\infty} - kt_1 + kt_0 \dots \dots \dots (4)$$

y

$$\ln(l_{\infty} - l(t_1 + N)) = \ln l_{\infty} - k(t_1 + N) + kt_0 \dots \dots (5)$$

Restándole a (2) la ecuación (4) nos queda

$$\ln(l_{\infty} - l_0) - \ln(l_{\infty} - l(t_1)) = kt_1$$

luego

$$k = \frac{1}{t_1} \ln \left( \frac{l_{\infty} - l_0}{l_{\infty} - l(t_1)} \right) \dots \dots \dots (6)$$

que a su vez quedará determinada si finalmente te-

tenemos una estimación de  $l_{\infty}$ , a lo cual llegaremos si logramos expresar a  $l_{\infty}$  a través de digamos dos valores dados de  $t$  (por ejemplo  $t_1$  y  $t_2 = t_1 + N$ )

Hagamos una cosa similar a lo hecho con (2) y (4), pero ahora con (4) y (5), o sea veámoslas:

$$\ln(l_{\infty} - l(t_1)) - \ln(l_{\infty} - l(t_1 + N)) = -kt_1 + k(t_1 + N)$$

$$\ln\left(\frac{l_{\infty} - l(t_1)}{l_{\infty} - l(t_1 + N)}\right) = kN \dots \dots \dots (7)$$

e igualando (6) y (7):

$$\frac{1}{t_1} \ln\left(\frac{l_{\infty} - l_0}{l_{\infty} - l(t_1)}\right) = \frac{1}{N} \ln\left(\frac{l_{\infty} - l(t_1)}{l_{\infty} - l(t_1 + N)}\right)$$

o sea

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

es decir

$$\frac{l_{\infty} - l_0}{l_{\infty} - l(t_1)} = \left(\frac{l_{\infty} - l(t_1)}{l_{\infty} - l(t_1 + N)}\right)^{\frac{t_1}{N}} \dots \dots \dots (8)$$

y esta ecuación puede resolverse por iteraciones. Al valor de  $N$  podemos escogerlo tal que  $\frac{t_1}{N} = 1$ , o sea cuando  $t_1 + N = 2t_1 \stackrel{\text{not}}{=} t_2$ , que sustituidos en (8) da

$$\frac{l_{\infty} - l_0}{l_{\infty} - l(t_1)} = \frac{l_{\infty} - l(t_1)}{l_{\infty} - l(t_2)}$$

de aquí tenemos

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

desarrollando tenemos

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

que agrupando términos

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

obteniéndose

$$l_{\infty} = \frac{l^2(t_1) - l_0 l(t_2)}{2l(t_1) - l(t_2) - l_0} \quad (9)$$

### MÉTODOS CON CRITERIOS DE OPTIMIZACIÓN. (MÉTODO de TOMLISON y ABRAMSON)

Estos métodos se caracterizan porque la estimación de los parámetros de la ley de crecimiento la hacen mediante técnicas de optimización. Estas técnicas a su vez se caracterizan porque imponen restricciones o bien para minimizar los errores entre los valores observados y los estimados sobre la curva via mínimos cuadrados o bien

para maximizar la probabilidad de que la curva estimada sea la que mejor represente a la muestra de valores experimentados via máxima verosimilitud.

Tomlison y Abramson dan un procedimiento iterativo para obtener estimaciones via mínimo cuadrados de los parámetros  $L_{\infty}$ ,  $K$  y  $t_0$  de la ley de crecimiento, cuando existe un número igual de tallas para cada grupo de edad. Para los casos en que el número de longitudes por clase de edad sean desiguales proponen la selección al azar de una submuestra de igual tamaño o bien un procedimiento de mínimos cuadrados con ponderación por número de observaciones en cada clase de edad. Basado en este último procedimiento Abramson tiene desarrollado un programa de computación llamado BGC 2.

En este procedimiento la restricción más importante es la de minimización de la expresión:

$$\sum_t P(t) \left[ \bar{l}(t) - L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)}) \right]^2$$

donde la  $t$  representa edades,  $P(t)$  es el factor de ponderación en función de la frecuencia de observaciones de cada clase de edad  $t$  y  $\bar{l}(t)$  es el promedio de las  $l$ 's.

METODO DE PIENAAR THOMSON

La ecuación generalizada de von Bertalanffy.

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

incluye 4 parámetros:  $L_{\infty}$ ,  $k$ ,  $t_0$  y  $\delta$ .

Con este método se define la ecuación de máxima verosimilitud

$$L(\theta) = C \left\{ \sum_{t=1}^n \left( L(t) - \left[ L_{\infty}^{1-\delta} (1 - e^{-k(t-t_0)(1-\delta)}) \right]^{\frac{1}{1-\delta}} \right)^2 \right\}^{-\frac{n}{2}}$$

donde  $\theta$  es un punto en el espacio de los 4 parámetros:  $\theta = (L_{\infty}, k, t_0, \delta)$ . La constante  $C$  no depende de los parámetros y  $t = 1, 2, \dots, n$ .

El estimado máximo verosimil  $\hat{\theta}$  se obtiene mediante la solución del sistema de ecuaciones

$$\sum_{t=1}^n [L(t) - f(t, \theta)] \frac{\partial f(t, \theta)}{\partial \theta_r} = 0$$

donde  $r = 1, 2, 3, 4$  y finalmente se usa un método iterativo y de linealización para determinar  $\hat{\theta}$ .

El procedimiento de Pienaar y Thomson está contenido en el programa de computación llamado WVONB de los mismos autores.

## CAPITULO VII : MORTALIDAD

### VII.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL

Un grupo de individuos de una especie que nacen de una misma población o efectivo (stock) durante un lapso "corto" de tiempo se llama clase o cohorte (o generación anual si en particular son identificables con alguna especie que se reproduce en forma discreta una vez al año).

Otro extremo de la generación anual se puede dar, sobre todo en mares tropicales donde la reproducción de algunas especies pueden ser con igual intensidad y en forma casi continua durante todo el año.

Entre estos dos extremos se da una gran variedad de especies que desovan más de una vez al año en forma discreta y con intensidades distintas. En tal caso las diferentes generaciones durante un año pueden identificarse por el análisis de los otolitos.

Es así que un efectivo (stock) queda formado por cohortes cuya composición de frecuencias de edades generen una estructura poblacional dada. La complejidad de dicha estructura poblacional depende de la frecuencia e intensidad de los desoves, así como del grado de supervivencia de los productos del desove.

La intensidad del reclutamiento (o incorporación de nuevos individuos a la población) está relacionada no solo con la intensidad del desove o producción inicial de huevos, sino también con los llamados efectos depensatorios y extrapensatorios. Los efectos depensatorios son generados por procesos autorregulatorios que tienen relación inversa con la abundancia de los progenitores (canibalismo a altos niveles de abundancia de los desovantes). Los efectos extrapensatorios se relacionan con aspectos ambientales (temperatura, corrientes, efectos mecánicos debidos a tormentas).

Resumiendo, las estructuras poblacionales son cambiantes, creando estados altamente dinámicas y complejas que hace a los estudios poblacionales no siempre sencillos y directos mediante los modelos ya existentes.

## VII. 2. MORTALIDAD

La abundancia de las clases anuales o cohortes disminuirá como consecuencia de los diferentes tipos de mortalidad. Empezaremos el análisis de dicho decrecimiento en la abundancia de una especie a partir de idealizar el fenómeno y considerar a ciertas variables como si fueran constantes.

Partamos de la suposición de que el número de

reclutas ( $N(t)$ ) que ingresan anualmente a la población es constante y que la mortalidad es también constante, entonces el total de individuos que sobreviven será igual al total absoluto menos los que mueren, o normalizando (dividiendo entre el total de individuos)

$$S = 1 - a$$

donde:

$S$  = fracción de individuos que sobreviven (sobrevivencia)

$a$  = fracción que desaparece de la población por cualquier tipo de mortalidad

Evidentemente que estas fracciones pueden interpretarse como probabilidades. Si además denotamos por

$m$  = probabilidad de que un individuo muera por pesca

$n$  = probabilidad de muerte por causa natural

y considerando a estas dos formas de muerte como mutuamente excluyentes podemos expresar a

$$a = m + (1 - m)n$$

donde



$(1-m)n =$  probabilidad de muerte por causa natural no habiendo muerte por pesca y precisamente  $^0$   
 $1-m =$  probabilidad de sobrevivir al proceso de pesca.

Por ejemplo, si un individuo tiene .3 (30%) de probabilidad de ser capturado y por tanto .7 (70%) de probabilidad de sobrevivir. Pero si sobrevive tiene un .2 (20%) de un .7 (70%) de probabilidad de morir por causas naturales. Esto significa un 14% del 100% original. Por consiguiente la probabilidad total de mortalidad será

$$a = .3 + .14 = .44 \text{ (44\%)}$$

o bien con las formulas deducidas :  $m = .3$  ,  $n = .2$

$a = .3 + .2 - .06 = .44 \text{ (44\%)}$  que es el mismo resultado, luego la supervivencia anual será:

$$S = 1 - .44 = .56 \text{ (56\%)}$$

Las probabilidades de mortalidad anual por pesca y natural,  $m$  y  $n$ , no son fáciles de calcular, más aún por expresar resultados terminales de un proceso y por tanto no explican el proceso de mortalidad o supervivencia de un cohorte en cualquier instante de su existencia. Esto jus-

tipica la introducción de las tasas instantáneas de mortalidad por pesca  $F$  y natural  $M$ . La supervivencia anual  $S$  ya introducida solo se usa como artificio para la estimación de la tasa instantánea de mortalidad global  $Z$  que trataremos más adelante.

Bajo las hipótesis básicas que hemos venido manejando, o sea bajo condiciones de equilibrio de una población, es decir bajo la hipótesis de que el número total de muertes queda reemplazado por un número igual de reclutas y bajo reclutamiento y supervivencia constantes a lo largo del tiempo, se tiene que la abundancia en número de individuos de una población es igual a la suma de las abundancias de las diferentes clases anuales o cohortes presentes en un año en dicha población.

También la abundancia en número de una población puede entenderse como la suma de las abundancias de una clase anual o cohorte en años sucesivos.

Bajo las condiciones mencionadas tendremos que el número de individuos que sobreviven al final de un período  $[t, t+1]$  de tiempo es igual al número de individuos del mismo cohorte (subíndice  $x$ ) que se encontraban presentes al comienzo del período tantas veces como la fracción de supervivencia anual, simbólicamente:

$$N_x(t+1) = N_x(t) \cdot S$$

donde

$N_x(t)$  = número de individuos de la cohorte  $x$  presentes al tiempo  $t$

"  $S$  = la supervivencia anual =  $1-a$

Por su parte el número de muertes de una cohorte será:

$$D(t) \stackrel{\text{not}}{=} a N_x(t) = (1-S) N_x(t)$$

Bajo estas condiciones una matriz de abundancia de varias cohortes en años sucesivos tomaría la forma:

1981	1982	1983	1984
$N_{80}(0)$			

$$N_{80}(1) = N_{80}(0)S$$

$$N_{81}(1) = N_{81}(0)S$$

$$N_{79}(2) = N_{79}(1)S = N_{79}(0)S^2$$

$$N_{81}(2) = N_{81}(0)S^2$$

$$N_{78}(3) = N_{78}(2)S = N_{78}(0)S^3$$

$$N_{81}(3) = N_{81}(0)S^3$$

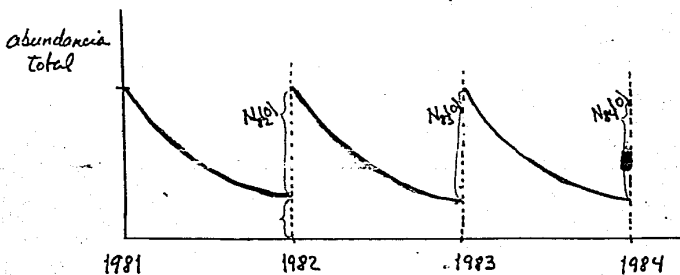
Abundancia total =  
= suma de abundancias  
de cohortes presentes  
en el año

$$= N_{81}(0) + N_{80}(0)S + N_{79}(0)S^2 + N_{78}(0)S^3$$
$$= N_x(0) \cdot [1 + S + S^2 + S^3]$$

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

$$= N_{81}(0) + N_{81}(0)S + N_{81}(0)S^2 +$$
$$+ N_{81}(0)S^3$$
$$= N_{81}(0) \cdot [1 + S + S^2 + S^3]$$

Gráficamente esto significa:



### VII.3 RENDIMIENTO

En esta sección se aplica el modelo de von-Bertalanffy en peso para estudiar el rendimiento de una población de peces sometida a cierta captura (a una explotación por pesca), por lo que se pone atención a la cantidad de pesca como medida de la mortalidad por pesca,  $F$ , y a la forma en que la pesca se distribuye sobre los diferentes tamaños de los peces como medida de la edad a primera captura.

Definiremos las variables y parámetros que utilizaremos en lo sucesivo:

$N_t$  = número de peces vivos al tiempo o edad  $t$ .

$R$  = número de reclutas<sup>(\*)</sup>, es decir, número de peces vivos al tiempo  $t_r$ .

$R'$  = número de peces vivos a la edad  $t_c$ <sup>(\*\*)</sup>, a la cual comienzan a ser retenidos por el arte de pesca en uso.

$M$  = coeficiente de mortalidad natural  $M > 0$

---

(\*) El reclutamiento es el proceso en el cual los jóvenes entran al área de explotación y son susceptibles de ser atrapados por (los artes de pesca (Gulland, 1969))

(\*\*) La edad de primera captura es aquella en la cual los peces son expuestas por primera vez a la captura por el aparejo en uso. Generalmente el aparejo en uso es una red, ésta debe tener una abertura de malla que debe dejar en libertad a los jóvenes. Esta edad depende de cada especie.

$F$  = Coeficiente de mortalidad por pesca  $F > 0$

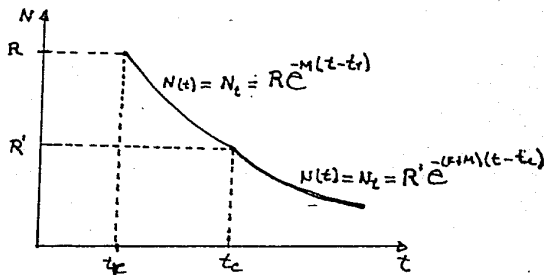
$t_e$  = Edad de primera captura

$t_r$  = Edad de reclutamiento

$W_t$  = Peso promedio de un pez individual de edad  $t$ .

El análisis de una población de peces para fines económicos se inicia a la edad de reclutamiento, por medio de muestreos generalmente periódicos, mediante los cuales se determina la edad de primera captura, teniendo en cuenta la longitud o peso para el cual es rentable la explotación de la pesquería.

Se considera que la población está afectada solo por la mortalidad natural en el periodo de  $t_r$  a  $t_e$  y que su decrecimiento es proporcional al tamaño de la población. Gráficamente se tiene lo siguiente



Gráfica del tamaño de la población sometida a mortalidad natural y mortalidad por pesca.

Con lo anterior, si tomamos un  $t \in (t_r, t_e)$  se tiene la ecuación

$$\frac{dN_t}{dt} = -MN_t$$

$$\Rightarrow \frac{dN_t}{N_t} = -M dt \Rightarrow \ln(N_t) \Big|_{t_r}^{t_e} = -M(t - t_r)$$

$$\Rightarrow \ln\left(\frac{N_t}{N_{t_r}}\right) = -M(t - t_r)$$

$$\Rightarrow \frac{N_t}{N_{t_r}} = e^{-M(t - t_r)}$$

Si hacemos  $N_{t_r} = R$ , obtenemos

$$N_t = R e^{-M(t - t_r)}$$

(donde  $N_{t_r}$  es el número de peces que sobreviven al tiempo  $t_r$ ).

En particular si  $t = t_e$  obtenemos

$$N_{t_e} = R e^{-M(t_e - t_r)}$$

que haciendo  $R' = R e^{-M(t_e - t_r)}$ , lo anterior queda como

$$N_{t_e} = R'$$

que significa el número de peces sobrevivientes al tiempo  $t = t_c$ .

Ahora tomemos un  $t \neq (t_r, t_c)$  y que sea mayor que  $t_c$ , en este caso la población se ve disminuida por la mortalidad por pesca, por lo que se tiene la siguiente ecuación (ver gráfica)

$$\frac{dN_t}{dt} = -(F+M)N_t$$

$$\Rightarrow \frac{dN_t}{N_t} = -(F+M) dt$$

$$\Rightarrow \ln\left(\frac{N_t}{N_{t_c}}\right) = -(F+M)(t-t_c)$$

Pero  $N_{t_c} = R'$ , por lo que lo anterior se puede expresar como

$$N_t = R' e^{-(F+M)(t-t_c)}$$

En un intervalo de tiempo  $t, t+dt$ , el número de individuos  $dC_t$  y el peso  $dY_t$  que son capturados están dados por

$$\frac{dC_t}{dt} = FN_t \dots \dots \dots (1)$$



$$\frac{dY_t}{dt} = FN_t W_t \quad (*) \dots\dots\dots (2)$$

Con lo anterior, la captura total en número y peso se obtiene por la integración sobre el periodo total en que el grupo de peces está expuesto a la pesquería, digamos de la edad de reclutamiento  $t_r$ , a alguna otra edad  $t_L$  (esta edad es cualesquiera siempre y cuando sea mayor que  $t_r$ )

Integrando la ecuación (1)

$$\frac{dC_t}{dt} = FN_t \dots\dots\dots (1)$$

$$\Rightarrow C_t = \int_{t_r}^{t_L} FN_t dt$$

pero sabemos que  $N_t = R' e^{-(F+M)(t-t_r)}$ , con lo que

$$C_t = \int_{t_r}^{t_L} F R' e^{-(F+M)(t-t_r)} dt$$

si consideramos a  $F$  constante, obtenemos

(\*) Para entender esta ecuación veamos lo siguiente: La variación del peso capturado  $\frac{dY_t}{dt}$  es igual a la variación del número de individuos capturados al tiempo  $t$ ,  $\frac{dC_t}{dt}$ , multiplicado por el peso promedio de los individuos  $W_t$ . Además  $\frac{dC_t}{dt} = FN_t$

$$\begin{aligned}
 C_c &= FR' \int_{t_c}^{t_L} \bar{e}^{-(F+M)(t-t_c)} dt \\
 &= FR' \left[ -\frac{1}{F+M} \bar{e}^{-(F+M)(t-t_c)} \right]_{t_c}^{t_L} \\
 &= \frac{FR'}{-(F+M)} \left[ \bar{e}^{-(F+M)(t_L-t_c)} - \bar{e}^{-(F+M)(t_c-t_c)} \right] \\
 &= \frac{FR'}{-(F+M)} \left[ \bar{e}^{-(F+M)(t_L-t_c)} - 1 \right] \\
 C_c &= \frac{FR'}{F+M} \left[ 1 - \bar{e}^{-(F+M)(t_L-t_c)} \right]
 \end{aligned}$$

De lo anterior, si suponemos que  $t_L \rightarrow \infty$ , entonces  $\bar{e}^{-(F+M)(t_L-t_c)} \rightarrow 0$ , y la ecuación se reduce a

$$C_c = \frac{FR'}{F+M}$$

pero  $R' = R \bar{e}^{-M(t_c-t_r)}$ , por lo que

$$C_c = \frac{F}{F+M} R \bar{e}^{-M(t_c-t_r)}$$

por tanto

$$C_c = \frac{F}{F+M} R' = \frac{F}{F+M} \bar{e}^{-M(t_c-t_r)}$$

es decir, la pesca toma del total de individuos que alcanzan la edad de primera captura, una parte igual a la razón entre la mortalidad por pesca y la mortalidad total.

Ahora calculemos la expresión para el peso. De la ecuación (2)

$$\frac{dY_t}{dt} = FN_t w_t$$

Esta ecuación se deduce como sigue: la variación del peso capturado es igual a la variación del número de individuos capturados al tiempo  $t$ ,  $\frac{dc_t}{dt}$ , multiplicado por el peso promedio de los individuos,  $w_t$ , es decir

$$\frac{dY_t}{dt} = \frac{dc_t}{dt} \cdot w_t$$

pero

$$\frac{dc_t}{dt} = FN_t$$

por lo que

$$\frac{dY_t}{dt} = FN_t w_t$$

Resolvamos la ecuación

$$dY_t = FN_t w_t dt$$

$$\Rightarrow \int_{t_c}^{t_L} dY_t = \int_{t_c}^{t_L} FN_t w_t dt$$

$$\Rightarrow Y_{t_L} - Y_{t_c} = \int_{t_c}^{t_L} FN_t w_t dt$$

Pero  $Y_{t_c}$  es el peso total capturado al tiempo  $t_c=0$ , ahora bien, de la ecuación de Bertalanffy se tiene que

$$w_t = w_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^3$$

que desarrollando la potencia queda

$$w_t = w_{\infty} [1 - 3e^{-k(t-t_0)} + 3e^{-2k(t-t_0)} - e^{-3k(t-t_0)}]$$

esto usualmente se escribe como

$$w_t = w_{\infty} \sum_{n=0}^3 U_n e^{-nk(t-t_0)}$$

donde:  $U_0 = 1$ ,  $U_1 = -3$ ,  $U_2 = 3$ ,  $U_3 = -1$

entonces

$$Y_{t_L} = \int_{t_c}^{t_L} FR' e^{-(r+n)(t-t_c)} \cdot w_{\infty} \sum_{n=0}^3 U_n e^{-nk(t-t_0)} dt$$

puesto que

$$t - t_0 = (t - t_c) + (t_c - t_0)$$

se tiene

$$\begin{aligned}
Y_{t_L} &= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \int_{t_0}^{t_L} \tilde{e}^{-(F+M)(t-t_0)} \tilde{e}^{-nk(t-t_0)} dt \\
&= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \int_{t_0}^{t_L} \tilde{e}^{-(F+M)(t-t_0)} \tilde{e}^{-nk[(t-t_0) + (t_0-t_0)]} dt \\
&= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)} \int_{t_0}^{t_L} \tilde{e}^{-(F+M+nk)(t-t_0)} dt \\
&= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)} \left[ \frac{1}{-(F+M+nk)} \tilde{e}^{-(F+M+nk)(t-t_0)} \right]_{t_0}^{t_L} \\
&= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)} \left[ -\frac{1}{(F+M+nk)} (\tilde{e}^{-(F+M+nk)(t_0-t_0)} - 1) \right] \\
Y_{t_L} &= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)} \left[ \frac{1}{(F+M+nk)} (1 - \tilde{e}^{-(F+M+nk)(t_0-t_0)}) \right]
\end{aligned}$$

Neuamente, si suponemos que  $t_L \rightarrow \infty$ , entonces

$$\tilde{e}^{-(F+M+nk)(t_0-t_0)} \longrightarrow 0, \text{ con lo que obtendríamos}$$

$$\begin{aligned}
Y_{t_L} &= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 U_n \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)} \left( \frac{1}{F+M+nk} \right) \\
&= FR'W_{00} \sum_{n=0}^3 \frac{U_n}{F+M+nk} \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)}
\end{aligned}$$

De esta última expresión el factor  $R'W_{00} \sum_{n=0}^3 \frac{U_n}{F+M+nk} \tilde{e}^{-nk(t_0-t_0)}$

denota la Biomasa media total de los peces en la fase de explotación y se denota por

$$B' = R' W_{00} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{U_n}{F+M+nK} e^{-nk(t_c-t_0)}$$

y podemos concluir que la producción (rendimiento) es  $F$  veces la biomasa promedio de peces en la fase de explotación.

El número medio de peces en la fase de explotación se obtiene dividiendo la captura entre  $F$ , con lo que se tiene

$$\text{pero } C = \frac{FR'}{F+M}, \text{ entonces}$$

$$\frac{C}{F} = \frac{\frac{FR'}{F+M}}{F} = \frac{R'}{F+M}$$

pero  $R' = R e^{-M(t_c-t_r)}$ , por consiguiente

$$\frac{C}{F} = \frac{R e^{-M(t_c-t_r)}}{F+M} = N'$$

y el peso medio de los peces individuales en la fase de explotación es

$$\bar{W} = \frac{B'}{N'} = \frac{R' W_{00} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{U_n}{F+M+nK} e^{-nk(t_c-t_0)}}{\frac{R'}{F+M}}$$

$$= (F+M) W_{00} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{U_n}{F+M+nK} e^{-nk(t_c-t_0)}$$

$$= W_{00} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{U_n (F+M)}{F+M+nK} e^{-nk(t_c-t_0)}$$

El rendimiento por recluta es

$$\frac{Y_c}{R} = \frac{FR \bar{e}^{-M(t_c - t_r)} W_{\infty} \sum_0^{\infty} \frac{U_n \bar{e}^{-nk(t_c - t_0)}}{F+M+nK}}{R}$$

$$= FR \bar{e}^{-M(t_c - t_r)} W_{\infty} \sum_0^{\infty} \frac{U_n \bar{e}^{-nk(t_c - t_0)}}{F+M+nK}$$

El rendimiento de una población se puede describir por características propias del pez, así como por características propias de la pesquería.

Con respecto al pez, las características se refieren a la tasa  $M/k$ , ( $M$  es el coeficiente de mortalidad natural y  $k$  es el coeficiente de tasa de anabolismo), que compara la muerte natural de los peces con su crecimiento. Esta puede ser "constante", "pequeño" o "grande".

1.- Si  $M/k$  es pequeño, quiere decir que  $M$  es más pequeño que  $k$ , lo que se produce es que la población tendrá peces relativamente grandes en ausencia de pesca. En este caso la captura será buena.

2.- Si  $M/k$  es grande, significa que  $M$  es mayor que  $k$ , indicando que muchos peces deberán morir antes de que completen su desarrollo y como consecuencia la pesca será difícil. En este caso se tiene que capturar al pez antes de que muera.

3.- Si  $M/k$  es constante. Esto se da en

un grupo de peces, por lo que en ausencia de datos para una especie dada esta tasa puede ayudar a hacer suposiciones razonables de los datos de una especie que estén relacionados.

Con respecto a la pesquería las características son:

1) La cantidad de pesca (Expresada como la tasa de la pesca entre la mortalidad natural  $F/M$ , o la tasa de explotación  $E = \frac{F}{F+M}$ )

2) El tamaño relativo a primera captura. (Expresada como  $c = \frac{L_t}{L_{\infty}}$ ;  $c = 1 - e^{-k(t_c - t_0)}$ )

Tomemos la expresión

$$c = 1 - e^{-k(t_c - t_0)} \Rightarrow 1 - c = e^{-k(t_c - t_0)} \Rightarrow (1 - c)^{M/K} = e^{-M(t_c - t_0)}$$

por otro lado

$$e^{-M(t_c - t_r)} = e^{-M(t_c - t_0 + t_0 - t_r)} = e^{-M(t_c - t_0)} e^{-M(t_0 - t_r)}$$

entonces

$$e^{-M(t_c - t_r)} = (1 - c)^{M/K} e^{-M(t_0 - t_r)}$$

Con lo anterior la ecuación para el rendimiento se puede escribir como

$$Y = FRW_{\infty} e^{-M(t_0 - t_r)} (1 - c)^{M/K} \sum_0^3 \frac{2L_0 (1 - c)^n}{F + M + nK}$$

que sacando los términos constantes, característicos de la población, pero independientes de  $F$  y  $c$ , tenemos



$$Y = Y' [RW_{\infty} e^{-M(t_0 - t_r)}]$$

donde  $Y' = E(1-c)^{M/k} \sum \frac{2 \ln(1-c)^n}{1 + \frac{nk}{M}(1-E)} \dots \dots (*)$

De esta ecuación se ve que la parte derecha involucra solamente a  $E$ ,  $c$  y  $M/k$ . Beverton y Holt (1959) hicieron una tabulación para valores de  $M/k$  desde 0.2 a 5.00. Para cualquier valor de  $M/k$  se pueden usar las tablas directamente como un rendimiento, donde un número proporcional al rendimiento por recluta como una función de  $c$  y de  $E$ .

El rendimiento por recluta se puede expresar como una función de la mortalidad  $F$ , tomando la edad a primera captura,  $t_c$ , como constante, o como función de  $t_c$  tomando a  $F$  constante.

Con lo anterior se ve que efectivamente la cantidad de pesca y el tamaño relativo a primera captura son covariables de la pesquería con respecto al rendimiento.

En la parte anterior, se calculo el rendimiento

$$Y_{t_c} = \int_{t_c}^{t_L} F N_c w_c dt, \text{ considerando que } w_c = w_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_c)}]^3$$

(\*) Sabemos que

$$E = \frac{F}{F+M} \Rightarrow E(F+M) = F$$

$$\Rightarrow \frac{F}{F+M+nk} = E \left( \frac{F+M}{F+M+nk} \right) = E \left( \frac{1}{1 + \frac{nk}{F+M}} \right)$$

pero  $\frac{1}{F+M} = \frac{F+M-F}{M(F+M)} = \frac{1}{M} \left( \frac{F+M-F}{F+M} \right) = \frac{1}{M} (1 - F/(F+M)) = \frac{1}{M} (1-E) = \frac{1-E}{M}$

$$\therefore \frac{F}{F+M+nk} = \frac{1-E}{M}$$

pero podemos utilizar una relación general dado como

$$w_t = w_0 t^b$$

donde  $b$ , en principio, puede ser cualquier exponente.

Con esta ecuación el rendimiento se transforma en:

$$Y_t = \int_{t_c}^{t_l} FR \bar{e}^{-k(t_c - t_r)} \bar{e}^{-(F+H)(t - t_c)} \cdot w_0 [1 - \bar{e}^{k(t-b)}]^b dt$$

Si hacemos que  $t_l \rightarrow \infty$ , se tiene

$$Y_{\infty} = \int_{t_c}^{\infty} FR \bar{e}^{-k(t_c - t_r)} \bar{e}^{-(F+H)(t - t_c)} \cdot w_0 [1 - \bar{e}^{-k(t-b)}]^b dt$$

Puesto que  $t - t_c = (t - t_0) - (t_c - t_0)$ , entonces

$$\begin{aligned} Y_{\infty} &= FR \bar{e}^{-k(t_c - t_r)} w_0 \int_{t_c}^{\infty} \bar{e}^{-(F+H)[(t - t_0) - (t_c - t_0)]} [1 - \bar{e}^{-k(t - t_0)}]^b dt \\ &= w_0 FR \bar{e}^{-k(t_c - t_r)} \int_{t_c}^{\infty} \bar{e}^{-(F+H)(t - t_0)} \bar{e}^{+(F+H)(t_c - t_0)} [1 - \bar{e}^{-k(t - t_0)}]^b dt \\ &= w_0 FR \bar{e}^{-k(t_c - t_r)} \bar{e}^{(F+H)(t_c - t_0)} \int_{t_c}^{\infty} \bar{e}^{-(F+H)(t - t_0)} [1 - \bar{e}^{-k(t - t_0)}]^b dt \end{aligned}$$

Hagamos el siguiente cambio de variable

$$z(t) = \bar{e}^{-k(t - t_0)}$$

$$\Rightarrow dz = -k e^{-k(t-t_0)} dt$$

$$\Rightarrow dz = -k z dt \Rightarrow \frac{dz}{z} = -k dt$$

$$\int \frac{dz}{z} = \int -k dt$$

Ahora, si tomamos  $t = t_c$ , entonces  $z(t) = e^{-k(t-t_0)}$   
 y si  $t = \infty$ , entonces  $z = 0$ .

Por otro lado, sean

$$g = \frac{F}{K} \quad \text{y} \quad m = \frac{M}{K},$$

entonces

$$e^{-(F+M)(t-t_0)} = e^{-(g+m)k(t-t_0)} = z^{g+m}$$

Además sabemos que la longitud de captura está dada como

$$L_c = L_{\infty} [1 - e^{-k(t_c-t_0)}]$$

entonces

$$e^{-k(t_c-t_0)} = 1 - \frac{L_c}{L_{\infty}}$$

que se denota como  $1-c$ , ahora sustituyendo

$$Y_{\infty} = W_{\infty} F R E^{-k(t_c-t_0)} e^{(F+M)(t_c-t_0)} \int_{1-c}^0 z^{m+g} (1-z)^g \left(-\frac{1}{K} \frac{dz}{z}\right)$$

acomodando términos

$$Y_{00} = \frac{W_{00}FR}{K} e^{-H(tc-tr)} e^{(F+H)(tc-t_0)} \int_0^{1-c} z^{(m+g-1)} (1-z)^b dz$$

desarrollando

$$Y_{00} = \frac{W_{00}FR}{K} e^{-Htc + Htr + Ftc - Ft_0 + Htc - Ht_0} \int_0^{1-c} z^{(m+g-1)} (1-z)^b dz$$

$$Y_{00} = \frac{W_{00}FR}{K} e^{H(tr-t_0)} e^{F(tc-t_0)} \int_0^{1-c} z^{(m+g-1)} (1-z)^b dz$$

pero  $K = \frac{F}{g}$ , por lo que

$$\begin{aligned} Y_{00} &= \frac{W_{00}FR}{\frac{F}{g}} e^{H(tr-t_0)} e^{F(tc-t_0)} \int_0^{1-c} z^{(m+g-1)} (1-z)^b dz \\ &= W_{00}Rg e^{H(tr-t_0)} e^{F(tc-t_0)} \int_0^{1-c} z^{(m+g-1)} (1-z)^b dz \end{aligned}$$

La integral

$$\int_0^{1-c} z^{(m+g-1)} (1-z)^b dz$$

es una función del tipo Beta incompleta, por lo que

$$Y_{00} = W_{00}R e^{H(tr-t_0)} g (1-c)^{-g} B_{1-c}(m+g, b+1)$$

Esta última expresión sería la ecuación del rendimiento generalizada. La parte  $W_{\infty} R e^{H(t_r - t_0)}$  no contiene ninguno de los parámetros ( $F$  o  $t_e$ ) que dependen de la intensidad de pesca, por lo que se pueden considerar constantes, cuando se estudia el efecto de los distintos regímenes de pesca en el rendimiento; el resto de la expresión contiene cuatro parámetros

$$g = \frac{F}{K}, \quad m = \frac{H}{K}, \quad b \text{ y } c.$$

## A.1 PROGRAMA BGC - 2 .

El propósito de este programa es ajustar la curva de crecimiento de von Bertalanffy de crecimiento en longitud para separar edades en grupos de edad espaciados igualmente con tamaños desiguales en las muestras.

Esta rutina ajusta la curva  $L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(x-t_0)}]$  usando el procedimiento de mínimos cuadrados descente por Tomlinson y Abranson con pesos ponderados proporcionales al tamaño de la muestra. El programa siempre estima el peso cuando existe solución en los mínimos cuadrados y termina de correr cuando no existe solución. Se requiere de un intervalo constante entre las edades sin embargo los números de edades en los grupos de edad pueden ser desiguales. La salida del programa proporciona:

- Los estimadores de  $L_{\infty}$ ,  $k$ ,  $t_0$  y sus errores estándar
- Las longitudes ajustadas
- La longitud media de la muestra y sus errores estándar
- La matriz de varianzas - covarianza

Se puede ajustar una curva simple en aproximadamente 10 segundos y se tiene que los estimadores son exactos en las 4 primeras cifras significativas.

Se puede manejar un máximo de 30 grupos de edad con un mínimo de 2 y a lo más 150 longitudes

en cualquier grupo.

Cuatro o más tarjetas de control preceden a las tarjetas que contienen los datos de longitud.

- Tarjeta 1.- Columnas 2-78 contienen "caracteres alfanuméricos"
- Tarjeta 2.- Formato de variables para los datos de longitud
- Tarjeta 3.- Número de grupos de edad (cols. 1 y 2), edad del grupo de jóvenes (cols. 3-6), Intervalo de tiempo entre grupos de edad (cols. 7-10). Las últimas 2 números tienen 3 dígitos a la derecha del punto decimal.
- Tarjeta 4.- Número de longitudes en cualquier grupo de edad (4 cols. por grupo) arregladas en orden de edades ascendentes. Si más de 20 grupos de edad son usados, el número continúa hasta la 2ª tarjeta.
- Tarjeta 5.- Datos de longitud perforada de acuerdo al formato de la tarjeta 2. Los grupos de edad son arreglados en orden ascendente y cualquier grupo de edad empieza en una nueva tarjeta.

## Notas Especiales.

Este programa chequea para un final de archivo en unidad de salida 5 en declaración 2+1.

Se puede obtener una reducción en el almacenamiento de cerca de 21000 palabras siguiendo las instrucciones para los cambios en las dimensiones en los comentarios de las tarjetas (C en la columna 1) al principio del programa principal.

Este cambio reduce la capacidad del programa a 600 longitudes para cualquiera de los 30 grupos de edad.



```

PROGRAM FCG2 (INPUT,OUTPUT,TAPES,INPUT,TYPE=6+OUTPUT)
101 PROGRAM DIMENSION OF FISH CULLETIN (10)
DOUBLE PRECISION XL,WTZH,WZM,WZK,WTZM,WLZM,SUMH,WLZM
DIMENSION TITLE(12),FNAT(12),NA(120),FNA(120),T(120),SUM(20)
2)
3)
4)
5)
6)
7)
8)
9)
10)
11)
12)
13)
14)
15)
16)
17)
18)
19)
20)
21)
22)
23)
24)
25)
26)
27)
28)
29)
30)
31)
32)
33)
34)
35)
36)
37)
38)
39)
40)
41)
42)
43)
44)
45)
46)
47)
48)
49)
50)
51)
52)
53)
54)
55)
56)
57)
58)
59)
60)
61)
62)
63)
64)
65)
66)
67)
68)
69)
70)
71)
72)
73)
74)
75)
76)
77)
78)
79)
80)
81)
82)
83)
84)
85)
86)
87)
88)
89)
90)
91)
92)
93)
94)
95)
96)
97)
98)
99)
100)
101)
102)
103)
104)
105)
106)
107)
108)
109)
110)
111)
112)
113)
114)
115)
116)
117)
118)
119)
120)
121)
122)
123)
124)
125)
126)
127)
128)
129)
130)
131)
132)
133)
134)
135)
136)
137)
138)
139)
140)
141)
142)
143)
144)
145)
146)
147)
148)
149)
150)
151)
152)
153)
154)
155)
156)
157)
158)
159)
160)
161)
162)
163)
164)
165)
166)
167)
168)
169)
170)
171)
172)
173)
174)
175)
176)
177)
178)
179)
180)
181)
182)
183)
184)
185)
186)
187)
188)
189)
190)
191)
192)
193)
194)
195)
196)
197)
198)
199)
200)
201)
202)
203)
204)
205)
206)
207)
208)
209)
210)
211)
212)
213)
214)
215)
216)
217)
218)
219)
220)
221)
222)
223)
224)
225)
226)
227)
228)
229)
230)
231)
232)
233)
234)
235)
236)
237)
238)
239)
240)
241)
242)
243)
244)
245)
246)
247)
248)
249)
250)
251)
252)
253)
254)
255)
256)
257)
258)
259)
260)
261)
262)
263)
264)
265)
266)
267)
268)
269)
270)
271)
272)
273)
274)
275)
276)
277)
278)
279)
280)
281)
282)
283)
284)
285)
286)
287)
288)
289)
290)
291)
292)
293)
294)
295)
296)
297)
298)
299)
300)
301)
302)
303)
304)
305)
306)
307)
308)
309)
310)
311)
312)
313)
314)
315)
316)
317)
318)
319)
320)
321)
322)
323)
324)
325)
326)
327)
328)
329)
330)
331)
332)
333)
334)
335)
336)
337)
338)
339)
340)
341)
342)
343)
344)
345)
346)
347)
348)
349)
350)
351)
352)
353)
354)
355)
356)
357)
358)
359)
360)
361)
362)
363)
364)
365)
366)
367)
368)
369)
370)
371)
372)
373)
374)
375)
376)
377)
378)
379)
380)
381)
382)
383)
384)
385)
386)
387)
388)
389)
390)
391)
392)
393)
394)
395)
396)
397)
398)
399)
400)
401)
402)
403)
404)
405)
406)
407)
408)
409)
410)
411)
412)
413)
414)
415)
416)
417)
418)
419)
420)
421)
422)
423)
424)
425)
426)
427)
428)
429)
430)
431)
432)
433)
434)
435)
436)
437)
438)
439)
440)
441)
442)
443)
444)
445)
446)
447)
448)
449)
450)
451)
452)
453)
454)
455)
456)
457)
458)
459)
460)
461)
462)
463)
464)
465)
466)
467)
468)
469)
470)
471)
472)
473)
474)
475)
476)
477)
478)
479)
480)
481)
482)
483)
484)
485)
486)
487)
488)
489)
490)
491)
492)
493)
494)
495)
496)
497)
498)
499)
500)
501)
502)
503)
504)
505)
506)
507)
508)
509)
510)
511)
512)
513)
514)
515)
516)
517)
518)
519)
520)
521)
522)
523)
524)
525)
526)
527)
528)
529)
530)
531)
532)
533)
534)
535)
536)
537)
538)
539)
540)
541)
542)
543)
544)
545)
546)
547)
548)
549)
550)
551)
552)
553)
554)
555)
556)
557)
558)
559)
560)
561)
562)
563)
564)
565)
566)
567)
568)
569)
570)
571)
572)
573)
574)
575)
576)
577)
578)
579)
580)
581)
582)
583)
584)
585)
586)
587)
588)
589)
590)
591)
592)
593)
594)
595)
596)
597)
598)
599)
600)
601)
602)
603)
604)
605)
606)
607)
608)
609)
610)
611)
612)
613)
614)
615)
616)
617)
618)
619)
620)
621)
622)
623)
624)
625)
626)
627)
628)
629)
630)
631)
632)
633)
634)
635)
636)
637)
638)
639)
640)
641)
642)
643)
644)
645)
646)
647)
648)
649)
650)
651)
652)
653)
654)
655)
656)
657)
658)
659)
660)
661)
662)
663)
664)
665)
666)
667)
668)
669)
670)
671)
672)
673)
674)
675)
676)
677)
678)
679)
680)
681)
682)
683)
684)
685)
686)
687)
688)
689)
690)
691)
692)
693)
694)
695)
696)
697)
698)
699)
700)
701)
702)
703)
704)
705)
706)
707)
708)
709)
710)
711)
712)
713)
714)
715)
716)
717)
718)
719)
720)
721)
722)
723)
724)
725)
726)
727)
728)
729)
730)
731)
732)
733)
734)
735)
736)
737)
738)
739)
740)
741)
742)
743)
744)
745)
746)
747)
748)
749)
750)
751)
752)
753)
754)
755)
756)
757)
758)
759)
760)
761)
762)
763)
764)
765)
766)
767)
768)
769)
770)
771)
772)
773)
774)
775)
776)
777)
778)
779)
780)
781)
782)
783)
784)
785)
786)
787)
788)
789)
790)
791)
792)
793)
794)
795)
796)
797)
798)
799)
800)
801)
802)
803)
804)
805)
806)
807)
808)
809)
810)
811)
812)
813)
814)
815)
816)
817)
818)
819)
820)
821)
822)
823)
824)
825)
826)
827)
828)
829)
830)
831)
832)
833)
834)
835)
836)
837)
838)
839)
840)
841)
842)
843)
844)
845)
846)
847)
848)
849)
850)
851)
852)
853)
854)
855)
856)
857)
858)
859)
860)
861)
862)
863)
864)
865)
866)
867)
868)
869)
870)
871)
872)
873)
874)
875)
876)
877)
878)
879)
880)
881)
882)
883)
884)
885)
886)
887)
888)
889)
890)
891)
892)
893)
894)
895)
896)
897)
898)
899)
900)
901)
902)
903)
904)
905)
906)
907)
908)
909)
910)
911)
912)
913)
914)
915)
916)
917)
918)
919)
920)
921)
922)
923)
924)
925)
926)
927)
928)
929)
930)
931)
932)
933)
934)
935)
936)
937)
938)
939)
940)
941)
942)
943)
944)
945)
946)
947)
948)
949)
950)
951)
952)
953)
954)
955)
956)
957)
958)
959)
960)
961)
962)
963)
964)
965)
966)
967)
968)
969)
970)
971)
972)
973)
974)
975)
976)
977)
978)
979)
980)
981)
982)
983)
984)
985)
986)
987)
988)
989)
990)
991)
992)
993)
994)
995)
996)
997)
998)
999)
1000)

```

```

11 A(I,J)= 0.0
   DO 42 I=1,K
   EMNKT(I)=EXP(0.0-FK*(T(I)-FTO))
   A(1,1)= A(1,1) + FNA(I)* (1.0- EMNKT(I))*2
   A(1,2)= A(1,2)+ FLNF* FNA(I)*(EMNKT(I)-EMNKT(I)**2)*(T(I)- FTO)
   A(1,3)= A(1,3)+ FK*FLNF *FNA(I)*(EMNKT(I)-EMNKT(I)**2)
   A(2,2)= A(2,2)+ FNA(I)*(FLNF*EMNKT(I)*(T(I)- FTO)**2)
   A(2,3)=A(2,3)-FNA(I)*FK*(FLNF*EMNKT(I))*2*(T(I)-FTO)
42 A(3,3)= A(3,3)+ FNA(I)* (FK*FLN *EMNKT(I))*2
   A(2,1)= A(1,2)
   A(3,1)= A(1,3)
   A(3,2)= A(2,3)
   CALL INVERT(3,3,A,LL,DET,KER)
   IF(KER.GT.1) GO TO 505
   SESQ= 0.0
   DO 55 I= 1,K
   EXPECT(I)= FLNF* (1.0-EMNKT(I))
   N=NA(I)
112 DO 55 J=1,N
55 SESQ=SESQ*(FLNGTH(I,J)-EXPECT(I))*2
   SESQ=SESQ/(TOTALN-3.0)
   DO 60 I=1,3
   DO 60 J=1,3
60 A(I,J)=A(I,J)+SESQ
61 FORMAT(1H1,16X,38HVON BERTALANFFY GROWTH IN LENGTH CURVE,/)
   WRITE (6+61)
   WRITE (6+62) (TITLE(I),I=1,13)
62 FORMAT(1H0,15X,40HESTIMATED PARAMETERS AND STANDARD ERRORS)
   WRITE (6+62)
63 FORMAT(1H0,16X,10HL INFINITY,9X,1HK,9X,10HT SUB-ZERO)
   WRITE (6+63)
64 FORMAT(1H ,9HESTIMATES,7X,F10.2,6X,F10.6,5X,F7.4)
   FTO=FTO+T1
   WRITE (6+64)FLNF,FK,FTO
   SEL=SQRT(A(1,1))
   SEK=SQRT(A(2,2))
   SETO=SQRT(A(3,3))
65 FORMAT(1H ,15I,STANDARD ERRORS,1X,F10.2,7X,F9.6,4X,F10.6)
   WRITE (6+65)SEL,SEK,SETO
66 FORKAT(1H0,19X,33HFITTED LENGTHS AND SAMPLE LENGTHS)
   WRITE (6+66)
67 FORMAT(1H0,4H AGE,2X,13HFITTED LENGTH,2X,18HSAMPLE MEAN LENGTH,2X,
119HS.E. OF SAMPLE MEAN,2X,11HSAMPLE SIZE)
   WRITE (6+67)
115 DO 68 I=1,K
68 SEMEAN(I)=0.0
116 DO 70 J=1,K
   N=NA(I)
   T(I)=T(I)+T1
117 DO 69 J=1,N
69 SEMEAN(I)=SEMEAN(I)+(FLNGTH(I,J)-AVLGH(I))*2
70 SEMEAN(I)=SQRT(SEMEAN(I)/FNA(I)*FNA(I)-1.0))
118 IF(AINT(T(I))-T(I))71,72,72
71 LAGE= T(I)+1.0
   GO TO 73
72 LAGE=T(I)
119 IF(LAGE-D)90,90,73
73 DO 75 I=1,LAGE
   FI=I-1
   EMNKF1=EXP(0.0-FK*(FI-FTO))
   FL= FLNF*(1.0-EMNKF1)
74 FORMAT(1H0,F7.4,1,2X,F10.2,5X,27HNO SAMPLE DATA FOR THIS AGE)
75 WRITE (6+74)FI,FL

```

```

76 FORMAT(1H ,F6.3,1X,F10.2,8X,F10.2,11X,F11.3,10X,I4)
90 WRITE (6,76) (T(I),EXPECT(I),AVLGTH(I),SEMEAN(I),NA(I),I=1,K)
77 FORMAT(1H ,23MSAMPLE DATA BEYOND AGE ,F4.1,14H NOT AVAILABLE)
WRITE (6,77) T(K)
78 FORMAT(1H ,23X,26HVARIANCE-COVARIANCE MATRIX)
WRITE (6,78)
WRITE (6,161)
161 FORMAT(1H0,20X,10HL INFINITY,10X,1HK,9X,10HT SUB-ZERO)
79 FORMAT(1H ,10HL INFINITY,5X,E15.8,3X,E15.8,2X,E15.8)
WRITE (6,79) (A(1,J),J=1,3)
80 FORMAT(1H ,1HK,14X,E15.8,3X,E15.8,2X,E15.8)
WRITE (6,80) (A(2,J),J=1,3)
81 FORMAT(1H ,10HT SUB-ZERO,5X,E15.8,3X,E15.8,2X,E15.8)
WRITE (6,81) (A(3,J),J=1,3)
SEEST=SQRT(SESQ)
91 FORMAT(1H0,26HSTANDARD ERROR OF ESTIMATE--,F11.4)
WRITE (6,91) SEEST
WRITE (6,503)
503 FORMAT(1H0,10HPROGRAMMED,1X,2HBY,1X,11HBIOMETRICAL,1X,8HANALYSIS,
1X,5HUNIT,1X,4HMRO,1X,6HCALIF.,1X,4HFISH,1X,3HAND,1X,5HGAME,1X,4HM
2AY,1X,6H1964--,6HBC II)
GO TO 2
82 FORMAT(1H1)
500 WRITE (6,82)
WRITE (6,3) (TITLE(I),I=1,13)
WRITE (6,502)
502 FORMAT(1H0,60HTHERE IS NO SOLUTION FOR Z = EXP(-KG) BETWEEN .001
IAND .999.)
GO TO 2
505 WRITE (6,82)
WRITE (6,3) (TITLE(I),I=1,13)
WRITE (6,506)
506 FORMAT(1H0,48HDATA SET DELETED--MATRIX INVERSION NOT POSSIBLE.)
GO TO 2
999 STOP
END

```

```

SUBROUTINE VALUE (ROOTZ,WT,BRL,T,M,Z,N,WL,WTZM,WZ2H,WZM,WTZ2M,
1WLTZM,SUMW,WLZM)
DOUBLE PRECISION WL,WTZM,WZ2H,WZM,WTZ2M,WLTZM,SUMW,WLZM
DIMENSION WT(30),BRL(30),T(30),M(30)
WL=0.0
WTZM=0.0
WZ2H=0.0
WZM=0.0
WTZ2M=0.0
WLTZM=0.0
SUMW=0.0
WLZM=0.0
DO 14 J=1,N
WL=WL+WT(J)*BRL(J)
WTZM=WTZM+WT(J)*T(J)*Z**M(J)
WZ2H=WZ2H+WT(J)*Z**2*M(J)
WZM=WZM+WT(J)*Z**M(J)
WTZ2M=WTZ2M+WT(J)*T(J)*Z**(2*M(J))
WLTZM=WLTZM+WT(J)*BRL(J)*T(J)*Z**M(J)
SUMW=SUMW+WT(J)
14 WLZM=WLZM+WT(J)*BRL(J)*Z**M(J)
ROOTZ = WL*(WTZM*WZ2H-WZM*WTZ2M)- WLTZM*(SUMW*WZ2H- WZM**2)+
1WLZM*(SUMW*WTZ2M- WZM*WTZM)
RETURN
END

```

```

SUBROUTINE NVERT (M,MX,W,LW,DET,KER)
C   INVERT A M BY M MATRIX, W, STORED IN A MX BY MX ARRAY
C   LW IS A 1-DIMENSIONAL ARRAY OF AT LEAST 2*M ELEMENTS
C   KER IS AN ERROR FLAG -- =1 NORMAL,=2 SINGULAR MATRIX,=3 OVERFLOW
DIMENSION W(3,3),LW(10)
MX = M
1  DET=1.
   DO 10 L=1,M
   LW(L) = L
   ML=M+L
10  LW(ML)=L
   DO 150 K= 1,M
   IBIG=K
   JBIG = K
   DO 15 I= K,M
   DO 15 J= K,M
   IF (ABS (W(IBIG,JBIG))-ABS (W(I,J))) 13,15,15
13  IBIG = I
   JBIG = J
15  CONTINUE
   IF (W(IBIG,JBIG)) 19,16,19
16  KER = 2
   RETURN
19  IF (JBIG - K) 20,24,20
20  DO 22 I = 1,M
   WTRAN = W(I,K)
   W(I,K) = W(I, JBIG)
22  W(I,JBIG) = WTRAN
   LTRAN=LW(JBIG)
   LW(JBIG) = LW(K)
   LW(K) = LTRAN
24  IF (IBIG - K) 25,100,25
25  DO 30 J=1,M
   WTRAN = W(IBIG,J)
   W(IBIG,J) = W(K,J)
50  W(K,J) = WTRAN
   MIBIG=M-IBIG
   LTRAN=LW(MIBIG)
   MK=M+K
   LW(MIBIG)=LW(MK)
   LW(MK)=LTRAN
100 DO 120 J = 1,M
   IF (J - K) 105,120,105
105 W(K,J) = W(K,J)/W(K,K)
   DO 110 I = 1,M
   IF (I-K) 107,110,107
107 W(I,J)=W(I,J)-W(K,J)*W(I,K)
   CALL OVERFL (KI)
   GO TO (260,110),KI
110 CONTINUE
   CALL OVERFL (KI)
   GO TO (260,120),KI
120 CONTINUE
   DET = DET * W(K,K)
   CALL OVERFL (KI)
   GO TO (122,124),KI
122 DET=0.
124 DO 130 I = 1,M
   IF (I - K) 125,130,125
125 W(I,K) = -W(I,K)/W(K,K)
   CALL OVERFL (KI)
   GO TO (260,130),KI

```

130 CONTINUE  
W(K,K) = 1.0/W(K,K)  
CALL OVERFL (KI)  
GO TO (260,150),KI  
150 CONTINUE  
DO 250 N = 1,M  
DO 210 L = N,M  
IF (LW(L) - N) 210,215,210  
210 CONTINUE  
215 IF (L - N) 217,230,217  
217 DO 220 J = 1,M  
WTRAN = W(L,J)  
W(L,J) = W(N,J)  
220 W(N,J) = WTRAN  
LW(L) = LW(N)  
230 DO 235 L = N,M  
MEL=M+L  
IF (LW(MEL)-N)235,240,235  
235 CONTINUE  
240 IF (L - N) 243,250,243  
243 DO 245 I=1,M  
WTRAN = W(I,L)  
W(I,L) = W(I,N)  
W(I,N) = WTRAN  
245 MAL=M+L  
MAN=M+N  
LW(MAL)=LW(MAN)  
250 CONTINUE  
KER = 1  
RETURN  
260 KER = 3  
RETURN  
END

## A.2 ° PROGRAMA NORMSEP

El propósito de este programa es separar las distribuciones de las frecuencias en distribuciones de componentes normales. Se usa para estimar grupos de edad relativas a la abundancia en muestras de longitud de especies desconocidas.

Bajo las suposiciones de que la longitud del pez, dentro de los grupos de edad:

- i) Están normalmente distribuidas
- ii) Se puede obtener una muestra aleatoria de la distribución de longitudes

este programa separa la mezcla de  $k$  distribuciones normales de longitudes en sus componentes. El método es estadísticamente superior al procedimiento gráfico.

Si se mide la longitud de  $N$  peces (sea  $x_i =$  a la longitud) y suponemos que estos  $N$  peces fueron tomados de una mezcla de  $k$  distribuciones normales de grupos de edad (i.e. la distribución de las longitudes para cualquier grupo de edad se supone como distribuida normalmente con su media propia ( $\bar{x}_i$ ) y su desviación estándar ( $s_i$ );  $i = 1, 2, \dots, k$ , entonces el programa (NORMSEP) estimará una longitud media y una desviación estándar para cualquier grupo de

edad, y un valor esperado para cualquier valor observado. Es necesario meter las  $N$  medidas en  $n$  frecuencias observadas ( $Y_j$ ;  $j=1, \dots, n$ ) por medio de posiciones del eje  $x$  (longitud) en  $n$  intervalos igualmente espaciados tales que  $Y_j$  es el número de peces medidas que caen entre  $x_{j-1}$  y  $x_j$  ( $x_0$  y  $x_1$  son los extremos izquierdo y derecho del primer intervalo y así sucesivamente).

También el programa estimará el porcentaje de  $N$  de cualquier grupo de edad y el número de peces en  $N$  de cualquier grupo de edad. En la salida se tiene la gráfica de un histograma, las frecuencias observadas, y todos los valores estimados.

Si cualquier grupo de edad tiene una moda obvia en el histograma de  $Y_j$  contra  $x$ , se puede suponer el estimador de  $x_j$ . Sin embargo, muchos histogramas de distribución de longitud involucran varios grupos de edad que no tienen una moda obvia. En este último caso el problema puede resolverse fácilmente si la distribución de longitud para cualquier grupo de edad fuese descrito de otra manera como por ejemplo, por medio de escomas o partes duras (espinas).

Por lo mencionado anteriormente, el programa original fue modificado para poder usar regiones.

inferiores y superiores sobre la media y la desviación estandar. Aunque Hasselblad (1966) describió las propiedades estadísticas del ajuste original, los problemas introducidos por las regiones sobre los estimadores no tienen que ser vistos como analíticos. Esto fue hecho como una conveniencia empírica.

Este programa consiste de un programa principal (NORMSEP), y Funciones subprogramas (CHSQ, NORM, TRUNC, GTRUN), una subrutina (V PLOT), y 9 funciones (MAX0, MIN0, ALOG 10, AMAX1, EXP, SQRT, ALOG, FLOAT, ABS).

Las tarjetas de este programa se describen como conjuntos.

Conjunto #1

1 tarjeta  
cols. 1-5

FORMATO (315)

Número de intervalos en el eje  $X$  ( número de frecuencias  $n$  )

Justificación derecha sin decimal

cols. 6-10

Número de grupos de edad ( $K \leq 10$  = número de modas esperadas)

Justificación derecha sin decimal.



cols. 11-15

Número de conjuntos de puntos de contadura (i.e. número de repeticiones del conjunto 6 directos hasta el 10) Sustificación derecha sin decimal.

Conjunto # 2

1 tarjeta  
cols. 1-10

Formato (2F10.0)  
valor de  $(x_0)$  correspondiente a la parte izquierda del intervalo.

cols. 11-20

decimal perforado  
longitud del intervalo en el eje  $X$  (i.e. longitud =  $= x_1 - x_0 = x_2 - x_1 = \dots = x_n - x_{n-1}$ )  
decimal perforado

Conjunto # 3

1 ≤ tarjetas ≤ 100  
cols. 1-50

Formato (2F10.0)  
Valores de las frecuencias observadas ( $Y_j$ )  
Perforar 10 valores o una tarjeta en orden de  $j = 1, 2, \dots, n$

Con el uso de cualesquiera  
5 columnas  
(Incluya el punto decimal  
si se usa)

Conjunto # 4

1 tarjeta  
cols 1-48

Formato (8A6)

Esto es cualquier descrip-  
ción alfanumérica para ser  
impreso como el eje hori-  
zontal (X) del histograma  
Justificación izquierda

Conjunto # 5

1 tarjeta  
cols 1-50

Formato (5DA1)

Esto es cualquier descrip-  
ción alfanumérica para ser  
impreso como el eje ver-  
tical (Y) del histograma  
Centro en la columna 25.

Conjunto # 6

1 tarjeta  
cols 1-45

Formato (9FS.0)

Valores de los puntos de  
costadura (K-1 valores)

Conjunto # 9

1 tarjeta  
cols 1-50

Formato (10F5.0)

Parecido al conjunto 7,  
excepto que aquí son  
regiones superiores para  
la media.

Conjunto #10

1 tarjeta

Formato (10F5.0)

Parecido al 7, solo que  
aquí son regiones superio-  
res para la desviación es-  
tandar.

Este programa leyó en unidad 5 y escribió en uni-  
dad 6. El final de archivo ocurre en la declaración  
3+2 del programa principal. El marcado lógico de las  
declaraciones, LL = LL AND 777777777777 00B el cual  
aparece en 31+2 generalmente deberá moverse para  
pisarse en más computadoras.

5 columnas para cualquier valor (incluyendo punto decimal si es usado)

Perforar en orden  $j=1, 2, \dots, k-1$

En caso de duda, escoger valores medios entre la media esperada

Conjunto # 7

1 tarjeta  
cols. 1-50

Formato (10F5.0)

Regiones mínimas para la media ( $x_j$ ) para cualquier grupo de edad (moda).

5 columnas para cualquier valor (Incluyendo punto decimal si es usado)

Perforar en orden  $j=1, 2, \dots, k$

Conjunto # 8

1 tarjeta  
cols. 1-50

Formato (10F5.0)

Parcido al conjunto 7, solo que aquí son regiones mínimas para la desviación estándar.

NORMSEP

```

PROGRAM NORMSEP
NORMAL DISTRIBUTION SEPARATOR USING STEEPEST DESCENT METHOD
REAL LL, MU, LL1, MUP
REAL NORM
DIMENSION Q(1000,10), QQ(1000), P(20), MU(20), SIG(20), F(1000),
1 FS(1000), NF(1000), NS(20), XTIT(8), YTIT(50), PP(20), MUP(20), SIGP
2(20), NX(20)
DIMENSION BU(20), BL(20), AU(20), AL(20), FX(20)
EQUIVALENCE (NF,FS)
ALOG10(X)=TENLOGF(X)
CONST = .39894228
NT = 6
2 CONTINUE
3 FORMAT (315)
READ (5,3) N,K,LCT
IF (EOF,5) 1001,1000
1000 CONTINUE
C N IS THE NO. OF FREQUENCIES, K IS THE NO. OF DISTRIBUTIONS, AND
C LCT IS THE NO. OF SETS OF CUT-OFF POINTS INCLUDED
LCT = MAX0(1,LCT)
K = MIN0(K,10)
READ (5,4) XINT, XLEN
4 FORMAT(6F10.0)
C XINT IS THE VALUE OF THE LEFT HAND INTERVAL
C XLEN IS THE LENGTH OF THE INTERVALS
READ (5,5) (F(I),I=1,N)
5 FORMAT(10F5.0)
C F(I) ARE THE FREQUENCIES
FSUM = 0.
DO 6 I = 1,N
FSUM = FSUM + F(I)
6 NF(I) = F(I) * .5
READ (5,7) YTIT
7 FORMAT(50A1)
READ (5,8) XIT1
8 FORMAT(8A6)
C YTIT IS THE VERTICAL LABEL APPEARING IN V PLOT
C XIT1 IS THE HORIZONTAL ONE
IF (N.GT.120) GO TO 13
CALL VPLOT(NF,N, YTIT, XIT1)
WRITE (6,9) XINT, XLEN
9 FORMAT(27H VALUE OF LEFT-HAND LIMIT =, F10.5, 5X 23H, LENGTH OF INTE
13 CONTINUE
DO 100 LYRY = 1, LCT
READ 33, (FX(J), J=1, K)
C NX(J) ARE THE CUT-OFF POINTS
READ 33, (BL(J), J=1, K)
READ 33, (BU(J), J=1, K)
READ 33, (AL(J), J=1, K)
33 FORMAT (16F5.0)
C BL(J) ARE LOWER BOUNDS OF MEANS
C BU(J) ARE UPPER BOUNDS OF MEANS
C AL(J) ARE LOWER BOUNDS OF STANDARD DEVIATIONS
C AU(J) ARE UPPER BOUNDS OF STANDARD DEVIATIONS
DO 34 J=1, K
NX(J) = (FX(J) - XINT) / XLEN + .5
BL(J) = (BL(J) - XINT) / XLEN
BU(J) = (BU(J) - XINT) / XLEN
AL(J) = AL(J) / XLEN

```

```

34 AU(J)=AU(J)/XLEN
   NX(K) = N
   DO 14 I = 1,N
14   FS(I) = F(I)
   NB = 1
C   COMPUTE INITIAL ESTIMATES USING HALDANE'S PROCEDURE
   ASUM = 0.
   DO 16 J = 1,K
   NE = NX(J)
   XB = NE
   A = 0.
   B = 0.
   C = 0.
   DO 15 I = NB,NE
   CI = XB - FLOAT(I) + .5
   CF = FS(I)
   A = A + CF
   B = B + CF*CI
   C = C + CF*CI**2
15  CONTINUE
   ZQ=AC/(2.*B**2)
   Z=TRUNC(ZQ)
   G = GTRUN(Z)
   SIG(J) = B*G/A
   IF(SIG(J).GT.AU(J)) SIG(J)=AU(J)
   IF(SIG(J).LT.AL(J)) SIG(J)=AL(J)
   AVE = -Z*SIG(J)
   IF(AVE.GT.BU(J)) AVE=BU(J)
   IF(AVE.LT.BL(J)) AVE=BL(J)
   IF(IZQ.GE..55) GO TO 39
   AVE = B/A
   IF(AVE.GT.BU(J)) AVE=BU(J)
   IF(AVE.LT.BL(J)) AVE=BL(J)
   SIG(J) = SQRT((C-B*B/A)/A)
   IF(SIG(J).GT.AU(J)) SIG(J)=AU(J)
   IF(SIG(J).LT.AL(J)) SIG(J)=AL(J)
39  CONTINUE
   PKG = NORM(AVE/SIG(J))
   P(J) = A/PKG
   ASUM = ASUM + P(J)
   DO 17 KK = 1,N
   II = KK + NE
   IF(II.GT.N) GO TO 18
   ULIM = (AVE + FLOAT(KK))/SIG(J)
   BLIM = (AVE + FLOAT(KK-1))/SIG(J)
   PKK = NORM(ULIM) - NORM(BLIM)
   PKK = A*PKK/PKG
C   SUBTRACT ESTIMATED JTH SAMPLE FROM REMAINING ONES
   FS(II) =AMA*(FS(II)-PKK*0.)
   IF(PKK.LT.0.05) GO TO 16
17  CONTINUE
18  CONTINUE
   NB = NE+1
   MU(J) = FLOAT(NX(J)) - AVE
   IF(MU(J).GT.BU(J)) MU(J)=BU(J)
   IF(MU(J).LT.BL(J)) MU(J)=BL(J)
16  CONTINUE
   DO 19 J = 1,K
19  P(J) = P(J)/ASUM
   LL1=0.

```

```

C   COMPUTE LIKELIHOOD FUNCTION LL1
DO 21 I = 1,N
QQ(I) = 0.
DO 20 J = 1,K
Q(I,J) = CONST*EXP(-(FLOAT(I)-MU(J)-.5)**2/(2.*SIG(J)**2))/SIG(J)
20  Q(I)=QQ(I) + Q(I,J)* P(J)
LL1 = LL1 + F(I)*ALOG10(QQ(I))
21  CONTINUE
C   START METHOD OF STEEPEST DESCENT
DO 99 IT=1,125
LLL = IT
PSUM = 0.
DO 23 J = 1,K
XDEN=0.
SFX=0.
SFXX=0.
DO 24 I = 1,N
TEMP = F(I)*Q(I,J)/QQ(I)
XDEN = XDEN+ TEMP
CI = FLOAT(I) -.5
CF = CI - MU(J)
SFX = SFX + TEMP*CI
SFXX = SFXX + TEMP*CF**2
24  CONTINUE
MUP(J) = SFX/XDEN
IF(MUP(J).LT.BL(J)) MUP(J)=BL(J)
IF(MUP(J).GT.BU(J)) MUP(J)=BU(J)
SIGP(J) = SQRT(SFXX/XDEN)
IF(SIGP(J).GT.AU(J)) SIGP(J)=AU(J)
IF(SIGP(J).LT.AL(J)) SIGP(J)=AL(J)
PP(J) = XDEN*P(J)
PSUM = PSUM + PP(J)
23  CONTINUE
DO 26 J = 1, K
PP(J) = PP(J)/PSUM
LL = 0.
DO 31 I = 1,N
QQ(I) = 0.
DO 32 J = 1, K
Q(I,J)=CONST*EXP(-(FLOAT(I)-MUP(J)-.5)**2/(2.*SIGP(J)**2))/SIGP(J)
32  Q(I)=QQ(I) + Q(I,J)*PP(J)
LL = LL + F(I)*ALOG10(QQ(I))
31  CONTINUE
C   TEST FOR IMPROVED LIKELIHOOD FUNCTION LL
LL=LL.AND.7777777777777777000B
IF(LL.LE.LL1) GO TO 30
DO 25 J = 1, K
P(J) = PP(J)
MU(J) = MUP(J)
SIG(J) = SIGP(J)
25  CONTINUE
LL1 = LL
99  CONTINUE
30  CONTINUE
LLL = LLL - 1
DO 37 I = 1, N
QQ(I) = 0.
DO 38 J = 1, K
Q(I,J)=NORMH((FLOAT(I)-MU(J))/SIG(J)-NORM((FLOAT(I)-MU(J)-1.)/
1  SIG(J))
38  Q(I)=QQ(I) + Q(I,J)* F(J)
FS(I) = QQ(I)*FSUM

```

```

37  CONTINUE
    QQ(1) = QQ(1) + NORM(-MU(1)/SIG(1))
    QQ(N) = QQ(N) + NORM((MU(K)-FLOAT(N))/SIG(K))
    FS(1) = QQ(1)*FSUM
    FS(N) = QQ(N)*FSUM
    NN = MU(1) + 1.
    PPR = 0.
C   COLLAPSE CHI-SQUARE TABLE
    DO 200 I = 1,NN
    I = I
    PPR = PPR + FS(I)
    IF (PPR-5.)200,201,201
200  CONTINUE
201  NLOW = I
    NN = FLOAT(N)-MU(K) + 1.
    PPS = 0.
    DO 203 I = 1, NN
    NCUR = N - I + 1
    PPS = PPS + FS(NCUR)
    IF (PPS-5.)203,204,204
203  CONTINUE
204  NTOP = NCUR
    AFR = 0.
    DO 210 I = 1,NLOW
    AFR = AFR + F(I)
210  CHIS = (AFR-PPR)**2/PPR
    NHH = NTOP - 1
    NLL = NLOW + 1
    DO 211 I = NLL,NHH
211  CHIS = CHIS + (F(I)-FS(I))**2/FS(I)
    AFR = 0.
    DO 213 I = NTOP,N
213  AFR = AFR + F(I)
    CHIS = CHIS + (AFR-PPS)**2/PPS
    NDEG = NTOP - NLOW - 3*K+1
C   WRITE OUT RESULTS
    WRITE (NT,419) XTIT
    *19  *FORMAT(1H,20X,9D3,2H0)
    WRITE (NT,413)
213  *FORMAT(38H RESULTS USING STEEPEST DESCENT METHOD)
401  *WRITE (NT,401) LLL
401  *FORMAT(13H VALUES AFTER ,I5,11H ITERATIONS)
    WRITE (NT,416)
416  *FORMAT(6H GROUP,5X,4HMEAN,8X,8HST. DEV.,5X,7HPERCENT,4X,4HSIZE)
    DO 402 J = 1, K
    SSG = (SIG(J)*XLEN)
    XAVE = MU(J)*XLEN*XINT
    PSZ = P(J)*FSUM
    PPS = P(J)*100.
    WRITE (NT,44) J,XAVE,SSG,PPS,PSZ
94  *FORMAT(1H,13,F13.5,F14.6,F11.2,F9.1)
402  CONTINUE
    NSUM = FSUM + .5
    WRITE (NT,414) NSUM
414  *FORMAT(20H TOTAL SAMPLE SIZE = I7)
    WRITE (NT,405)
405  *FORMAT(10H,20X,32HACTUAL VS. PREDICTED FREQUENCIES)
    NAZ = (N-1)/10 + 1
    DO 406 I = 1, NAZ
    NQ1 = I*10 + 9
    NQ2 = N-10*(I-1)
    WRITE (NT,407) (F(J),J=NQ1,NQ2)
    WRITE (NT,408) (FS(J),J=NQ1,NQ2)

```



ROKSEP

```

407 FORMAT(1H0,10F10.1)
408 FORMAT(1H ,10F10.1)
406 CONTINUE
FX(K)=N*(K)*XLEN*XINT
WRITE (NT,404) (FX(J),J=1,K)
404 FORMAT (1H0/1H0,14HCUT-OFF POINTS,21X,10(F5.0,2X))
81 FORMAT (1H ,25HLOWER BOUNDS FOR MEANS ,10X,10(F5.0,2X))
82 FORMAT (1H ,25HUPPER BOUNDS FOR MEANS ,10X,10(F5.0,2X))
83 FORMAT (1H ,25HLOWER BOUNDS FOR ST. DEV.,10X,10(F5.0,2X))
84 FORMAT (1H ,25HUPPER BOUNDS FOR ST. DEV.,10X,10(F5.0,2X))
DO 85 J=1,K
BL(J)=BL(J)*XLEN*XINT
BU(J)=BU(J)*XLEN*XINT
AL(J)=AL(J)*XLEN
85 AU(J)=AU(J)*XLEN
WRITE (NT,81) (BL(J),J=1,K)
WRITE (NT,82) (BU(J),J=1,K)
WRITE (NT,83) (AL(J),J=1,K)
WRITE (NT,84) (AU(J),J=1,K)
WRITE (NT,403) NLOW,NTOP
403 FORMAT(25H0LOWER COLLAPSING POINT =,I3,10X,24HUPPER COLLAPSING POI
INT = ,I3)
WRITE(NT,410) NDEG
410 FORMAT(21H DEGREES OF FREEDOM = I3)
SIGN = CHISQ(CHIS,NDEG)
WRITE(NT,409) CHIS, SIGN
409 FORMAT(19H CHI SQUARE VALUE = F8.3,10X,7HPROB. = F6.3)
WRITE(NT,411) LL
411 FORMAT(20H LOG OF LIKELIHOOD = E16.8)
100 CONTINUE
GO TO 2
1001 STOP
END

```

```

C FUNCTION CHISQ(X;N)
EXACT FORMULA - SHARE DISTRIBUTION NO. 528.
REAL N,OHM
SUM = 0.
IF(X.GT.0.0.AND.N.GT.0)GO TO 2
CHISQ = 1.
RETURN
2 CONTINUE
IF((N/2)*2.NE.N)GO TO 11
IF(N.LE.2)GO TO 3
N = N/2 - 1
TERM = 1.
DO 4 I = 1, N
CI = 2.*FLOAT(I)
TERM = TERM*X/CI
SUM = SUM + TERM
4 CONTINUE
3 CHISQ = EXP(-X/2.0)*(1.0+SUM)
RETURN
11 CONTINUE
TERM = 1.0/X
IF(N.LE.1)GO TO 12
N = (N-1)/2
DO 13 I = 1, N
CI = 2.*FLOAT(I)-1.
TERM = TERM*X/CI
SUM = SUM + TERM
13 CONTINUE
12 XS = SUMT(X)
CHISQ = 2.0-2.*NURH( XS) + XS*EXP(-X/2.)*.7978846*SUM
RETURN
END

```

```

FUNCTION GTRUN(X)
G(X) = H*LD - MAX-LIKE EST. - ANNALS MATH STAT. VOL. 24, P. 557
USES APPROX. USED IN NORM.
DATA (S2P=1.12837917), (P=.3275911), (A1=-.225836846), (A2=-.252128668)
1, (A3=1.25969513), (A4=-1.28782245), (A5=.94064607), (S2=-.707106781)
XN = 1/(1. + P*ABS(X**2))
PHI = S2P*EXP(-X**2/2.)
PHIS=1.-XN*(A1+XN*(A2+XN*(A3+XN*(A4+XN*A5))))*PHI
TERM = .5*PHIS
IF(X.GT.0.) TERM = -TERM
GTRUN = 1./(PHI/(2.82842712*(TERM+.5))-X)
RETURN
END

```

```

FUNCTION NORM(X)
REAL NORM
APPROX. FOR DIG. COMP. - HASTINGS, P. 169
DATA (S2P=1.12837917), (P=.3275911), (A1=-.225836846), (A2=-.252128668)
1, (A3=1.25969513), (A4=-1.28782245), (A5=.94064607), (S2=-.707106781)
XN = 1/(1. + P*ABS(X**2))
PHI = S2P*EXP(-X**2/2.)
PHIS=1.-XN*(A1+XN*(A2+XN*(A3+XN*(A4+XN*A5))))*PHI
TERM = .5*PHIS
IF(X.LT.0.) TERM = -TERM
NORM = .5 + TERM
RETURN
END

```

```

FUNCTION TRUNC(X)
DATA (A0=34.758138), (A1=-69.16544), (A2=38.338991), (A3=-5.381936), (B
1=-0.019770308), (B2=-7.076000000), (B3=-1.000000009)
Z = SQRT(-2.*ALOG(X-.5))
TRUNC = (((A3*Z+A2)*Z+A1)*Z+A0)/(((B3*Z+B2)*Z+B1)*Z+1.)
RETURN
END

```

```

SUBROUTINE VPLLOT(NF,N,YTIT,XTIT)
CVPLLOT FREQUENCY PLOTTER
DIMENSION XALPH(120),XALP(120),NF(1),YTIT(1),XTIT(1)
DATA(XPL=6H.....), (BL=1H ), (XLET=1HX)
54 IF (N-120) 54,54,55
CONTINUE
NMAX = 0
DO 11 I = 1, N
NMAX = MAX0 (NMAX,NF(I))
11 CONTINUE
NL = (N+4)/5
NAQ = NL*5
NQQ = MING (NAQ,50)
NSC = (NMAX+NQQ-1)/NQQ
ISC = NSC
ND = NSC/2
DO 56 I = 1, NAQ
XALP(I) = XPL

```

~~PROGRAM~~

```
0
56 XALPH(I) = BL
   DO 74 I = 5, NAQ, 5
   XALPH(I) = XPL
74 CONTINUE
   WRITE (6, 62)
62 FORMAT(1H1,20X,12HPLOT OF DATA,1/1H )
   DO 50 I = 1, N
   NF(I) = (NF(I) + ND) / NSC
50 DO 51 I = 5, 50, 5
   KK = 55 - I
   DO 57 JA = 1, N
   IF(NF(JA) - KK) 57, 59, 57
59 XALPH(JA) = XLET
   XALP(JA) = XLET
57 CONTINUE
   KI = KK * ISC
   WRITE (6, 53) YTIT(I - 4), KI, XPL, (XALP(JJ), JJ = 1, NAQ)
53 FORMAT(1H ,4X,A1,I5,109A1)
   DO 51 J = 2, 5
   KB = 56 - I - J
   DO 60 JA = 1, N
   IF(NF(JA) - KB) 60, 61, 60
61 XALPH(JA) = XLET
   XALP(JA) = XLET
60 CONTINUE
   KC = I * J - 5
   WRITE (6, 52) YTIT(KC), XPL, (XALPH(JJ), JJ = 1, NAQ)
52 FORMAT(1H ,4X,A1,5X,109A1)
51 CONTINUE
   WRITE (6, 64) XPL, (XPL, I = 1, NL)
64 FORMAT(1H ,10X,A1,21A5)
   WRITE (6, 65) (I, I = 5, NAQ, 5)
65 FORMAT(1H ,11X,21I5)
73 WRITE(6,73)(XTIT(I),I=1,8),NSC
   FORMAT(1H0,8A6,5X, 18HY VALUES SCALED BY 13)
55 CONTINUE
   RETURN
   END
```

## CONCLUSIONES

1.- Se intentó mostrar que la matemática puede ser útil en la biología Pesquera, describiendo e interpretando en un contexto biológico los parámetros, soluciones y demás magnitudes involucradas en algunos de los modelos analizados.

2.- Las distintas técnicas de solución se explicitan al grado de hacerlas accesibles, sobre todo al biólogo.

3.- Los esquemas globales para optimizar pesquerías no son desarrollados hasta sus últimas consecuencias, pero si están delimitados los hilos conductores para su realización.

REFERENCIAS

- RICKER W. E., Computation and interpretation of biological statistics fish population. Bulletin 191.  
Fish Res. Board Can. Ottawa 382p., 1975
- Rabinovich J. E. Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales, CECSA, 1980.
- Holden M. J., Raitt D. F. S., Manual de Ciencias Pesqueras, Documento de la FAO sobre pesca No 115
- Pulido J. Esteva L. Sobre un modelo de crecimiento de ostión (comunicación personal)
- Erhart N. Dinámica de Poblaciones, FAO, CICIMAR 1978.