

**EL RECLUTAMIENTO EN LA ANCHOVETA PERUANA Y SU DEPENDENCIA
DE LA POBLACION ADULTA EN LOS AÑOS 1961 - 1976**

Por :

Jorge Csirke B.
Instituto del Mar del Perú
Chucuito Callao, Perú

CONTENIDO

(Tablas 1 - Gráficos 1 - 2)

1.	Introducción	1
2.	Antecedentes	2
2.1	Relaciones desovante-reclutas	2
2.2	El reclutamiento en la anchoveta peruana	3
2.3	Desarrollo del Modelo	5
3.	Material y Métodos	6
3.1	Magnitud del reclutamiento	7
3.2	Densidad de la población adulta	7
3.3	Biomasa de la población adulta	8
3.4	Relación densidad-biomasa total	9
3.5	Ajuste del modelo	9
4.	Resultados	10
5.	Discusión	11
5.1	Autoregulación del reclutamiento en la Anchoveta	12
5.2	Dependencia de la densidad	13
5.3	Participación de otras especies	15
5.4	La producción de huevos	17
6.	Conclusiones	17
7.	Bibliografía citada	18

1. INTRODUCCION

Desde los primeros modelos enunciados para describir la dinámica de las poblaciones de peces en explotación, se ha señalado a la reproducción como el proceso natural más importante y decisivo en las fluctuaciones que estas experimentan.

RUSSELL (1931) al formular su ya clásico modelo, donde:

$$S_2 = S_1 + G - (C + M) + R ; \quad (1)$$

expresa que el nivel de toda población de peces en explotación en un momento dado (S_2), es una consecuencia del nivel precedente de dicha población (S_1) incrementada por el crecimiento natural de sus individuos (G) y disminuida por la mortalidad causada por la pesca (C) y por las causas naturales (M), agregándose a todo esto el producto de la reproducción (R) o reclutamiento.

El reclutamiento o ingreso de nuevos individuos a la parte explotable de una población, ocurre a consecuencia de algún cambio en la localización en los hábitos o en el tamaño de los nuevos peces que, por primera vez, los hace susceptibles de ser capturados por las artes de pesca existentes; por lo tanto, su magnitud es determinada por la cantidad de peces jóvenes o reclutas existentes al producirse este cambio de estado. Cantidad que cronológicamente dependerá del número de huevos producidos por la población paterna y de las probabilidades que estos individuos tengan de sobrevivir en las sucesivas etapas de desarrollo hasta llegar a convertirse en peces reclutas.

Son precisamente las etapas tempranas de la vida del pez las más expuestas a las diversas causas de mortalidad, incluyendo la predación, la competencia y la inanición, lo cual hace que la descripción y cuantificación de los mecanismos que regulan la mortalidad de los huevos, larvas y juveniles, así como las relaciones desovantes-reclutas, constituyan unos de los problemas más serios.

que afronta el estudio de la dinámica de poblaciones, especialmente cuando, como lo señala GULLAND (1973), su conocimiento puede gravitar grandemente en la toma de decisiones sobre la administración de recursos pesqueros.

2. ANTECEDENTES

2.1 Relaciones desovante-recluta

Dentro de las primeras y más difundidas formulaciones de la relación desovante-recluta figura la expuesta y desarrollada por RICKER (1954, 1958) en base a la ecuación exponencial compuesta de la forma:

$$R = a P \exp(-b P); \quad (2)$$

donde R = reclutamiento; P = población desovante; a = constante, que incluye la tasa de sobrevivencia a la mortalidad no compensadora y, b = constante, que incluye al coeficiente de mortalidad compensadora.

En este modelo Ricker diferencia dos causas de mortalidad, una que es constante para cualquier nivel de población desovante y que bien puede ser causada por cualquier agente externo; y la otra que es dependiente de la densidad de la población desovante y que genera una mortalidad compensadora de la población, o sobre compensadora del reclutamiento como la llama CHAPMAN (1973), que determina que a partir de cierto nivel exista una relación inversa entre la población adulta y el reclutamiento resultante.

BEVERTON Y HOLT (1957) proponen otra formulación donde también distinguen la mortalidad que es dependiente de la densidad de la población desovante de la que no lo es, en su ecuación de la forma:

$$R = 1 / (c + d/P); \quad (3)$$

donde R y P representan el reclutamiento y la población desovante; d = constante que incluye el coeficiente de mortalidad no dependiente de la densidad, y c = constante que incluye tanto el coeficiente de mortalidad dependiente de la densidad como el que no lo es.

Algunas otras formulaciones, así como los fundamentos y aplicaciones de estos dos modelos son tratados por BEVERTON y HOLT (1957), RICKER (1954, 1958, 1973 b, 1975), CHAPMAN (1973), CUSHING (1973), CUSHING y HARRIS (1973), GULLAND (1973), MURPHY (1966), PAULIK (1973), PAULIK et al. (1967) y SAETERSDAL (1963), entre otros. Coincidiéndose en que el modelo de Ricker (ecuación 2) describe un sistema donde la población desovante es responsable directa o indirectamente de la predación de sus propios huevos y larvas, mientras que en el modelo de Beverton y Holt (ecuación 3) el factor regulador del reclutamiento estaría dado por la competencia a nivel de los propios estadios larvarios.

Estos dos mecanismos reguladores hacen que, partiendo del origen cero, en el modelo de Ricker el reclutamiento alcance un máximo a cierto nivel de población para luego disminuir paulatinamente a medida que la población desovante aumenta. En el modelo de Beverton y Holt, en cambio, el reclutamiento aumenta acercándose asintóticamente a un valor máximo con lo cual se obtienen valores estables de reclutamiento para una amplia gama de valores de población desovante.

2.2. El reclutamiento en la anchoveta peruana

El proceso reproductivo y el reclutamiento en la anchoveta peruana Engraulis ringens J. ha sido materia de estudio desde que se iniciara el desarrollo de las investigaciones sobre la biología y pesquería de esta especie (JORDAN y VILDOSO, 1965).

GULLAND (1968) al estudiar la dinámica de esta población planteó algunas alternativas para la administración del recurso considerando las dos hipótesis

vinculadas con la relación desovante recluta, aspecto que fue abordado en la primera sesión del Cuadro de Expertos sobre Dinámica de la Población de Anchoqueta Peruana realizado en el Instituto del Mar del Perú (IMARPE, 1970), donde se sugirió la posible existencia de una relación del tipo de Ricker.

Luego, durante la tercera sesión del Panel de Expertos sobre la Dinámica de la Población de Anchoqueta (IMARPE, 1973a), se encontró una marcada relación entre la densidad de la población adulta y el reclutamiento subsiguiente (CSIRKE, 1972), ajustándose una curva del tipo de Ricker que sirvió de base para hacer algunas recomendaciones sobre la administración del recurso, curva que también fue discutida y utilizada por el Panel de Expertos en su cuarta sesión (IMARPE, 1974a).

Sin embargo, el bajísimo reclutamiento de 1972 y los que se presentaron posteriormente resultaron sumamente difíciles de explicar, y menos aún de pronosticar, en base a los modelos existentes; más aún cuando ninguno de estos modelos toma en consideración el efecto del ambiente sobre la población adulta o sobre los futuros peces reclutas.

Por otro lado, las observaciones realizadas sobre la extensión de las áreas de distribución de la anchoqueta, tomando en cuenta las áreas de operación de la flota pesquera y los resultados de las exploraciones acústico-pesqueras conducidas por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE, 1973c, 1974a), indican que han habido fluctuaciones más o menos marcadas en la extensión de las áreas ocupadas por la población de anchoqueta en los últimos años. Fluctuaciones que están en estrecha relación con las condiciones ambientales anómalas descritas en parte por ZUTA y GUILLEN (1970), ZUTA y URQUIZO (1972), WOOSTER y GUILLEN (1974):

Estos cambios en el comportamiento, especialmente los cambios de distribución de los cardúmenes de anchoqueta, nos plantean la necesidad de contar con un modelo donde la densidad de la población sea considerada como un factor

que no depende exclusivamente del tamaño de la población misma, y donde sea posible introducir un factor de variación de la densidad que refleje las reducciones o ampliaciones del habitat.

2.3. Desarrollo del modelo

Para el desarrollo del modelo partimos de la ecuación original propuesta y desarrollada por Ricker (1954, 1958, 1973b), que en su versión más difundida (ecuación 2) expresa el reclutamiento en función a la población desovante como única variable. Pero, considerando las diferencias señaladas por el mismo Ricker para los dos parámetros de su ecuación, donde "a" incluye la tasa de sobrevivencia de huevos y larvas a la mortalidad que es constante e independiente de la densidad de la población, y "b" es la que incluye el coeficiente de la mortalidad compensadora, que sí es dependiente de la densidad de la población, tomamos el modelo en su concepción básica, como ya fuera planteado en el tercer Panel de Expertos en Dinámica de la Población de Anchoqueta (IMARPE, 1973 a) haciendo:

$$R = a B \exp(-b' S) \quad (3)$$

donde las constantes a y b' mantienen su significado y simbología, R sigue representando el número de peces reclutados; B representa la biomasa total de peces desovantes que, dada la relación lineal existente entre el peso y la fecundidad de la anchoqueta (MILIANO, 1968), puede ser tomada como proporcional al número total de huevos producidos, y S representa la densidad de la población desovante, que por su ubicación en la ecuación se la considera no como productora de huevos sino como generadora de la mortalidad compensadora.

Esta formulación permite darle un sentido tridimensional a la relación población desovante-reclutamiento donde la densidad de la población (S) es una función tanto de la biomasa total (B) como del grado de dispersión o concentración que esta biomasa pueda alcanzar ante las ampliaciones o reducciones de su habitat,

lo que en términos generales puede ser expresado por la ecuación:

$$S = p \cdot Q \cdot B \quad (4)$$

donde "p" es una constante que representa la relación de proporcionalidad promedio existente entre la densidad (S) y la biomasa total (B), y "Q" representa el grado de concentración, o dispersión, de esta biomasa con respecto a lo esperado para condiciones promedio. Al expresar "Q" como un "coeficiente de concentración", es posible hacerlo tomar un valor igual a la unidad cuando las condiciones del habitat sean las promedio, con lo cual sus variaciones pueden ser tomadas como un índice indirecto de las fluctuaciones que con respecto al promedio experimenta el ambiente ocupado por la población existente.

Con este nuevo concepto replanteamos la ecuación 3, reemplazando la densidad de la población desovante (S) por su expresión correspondiente de la ecuación 4. Con lo que tenemos finalmente la expresión:

$$R_i = a B_{i-1} \exp(-b B_{i-1} Q_{i-1}) \quad ; \quad (5)$$

donde para cada año i:

- R = índice de reclutamiento en número
- B = biomasa total de la población desovante
- Q = coeficiente de concentración de la población desovante,
- a = constante, que incluye la tasa de sobrevivencia a la mortalidad no compensadora, y
- b = constante, que incluye al coeficiente de mortalidad compensadora.

3. MATERIAL Y METODOS.

En el desarrollo del presente trabajo se han utilizado datos básicos colectados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) durante los años 1960 a 1976,

revisándose muchos de sus trabajos de investigación realizados en este período.

Los datos y análisis que aquí se presentan están referidos a las regiones norte y centro del litoral peruano y corresponden a la parte de la población de anchoveta (E. ringens) que se distribuye aproximadamente entre los 6° y 16° Lat. Sur (JORDAN, 1976).

La magnitud del reclutamiento y la densidad de peces adultos han sido calculados en cada año tomando la captura por unidad de esfuerzo pesquero de cada grupo de tamaños, tomando como unidad de medida del esfuerzo pesquero el Tonelaje de Registro Bruto por viaje (TSUKAYAMA, 1969). Los valores de reclutamiento, así como los de densidad y biomasa de la población adulta aparecen en la Tabla 1.

3.1. Magnitud del reclutamiento

Los índices de reclutamiento para los años 1961 a 1973 tomados de IMARPE (1973 a, 1974 a) han sido calculados tomando un promedio de los tres meses con mayor número de peces reclutas capturados por cada unidad de esfuerzo entre enero y julio de cada año (SAETERSDAL y VALDIVIA 1964, y BOEREMA et al. 1967). Valores equivalentes han sido calculados para los años 1974, 1975 y 1976 donde se estima que el reclutamiento correspondió a 0.5 y 0.45 veces el promedio de 1961/1971 y a 1.3 veces el promedio de los últimos 15 años respectivamente (IMARPE 1974b, 1974d, 1974e, 1976).

3.2. Densidad de la población adulta

Los índices de densidad de la población adulta para los años 1960 a 1971 se han calculado dividiendo la captura mensual de peces adultos entre el esfuerzo pesquero ejercido en los meses de julio a diciembre de cada año (BOEREMA et al. 1967); tomándose luego el promedio de los dos valores más altos de captura por unidad de esfuerzo como representativo de la densidad de la población adulta en cada año.

Valores equivalentes han sido estimados para las mismas épocas en los años 1972, 1973, 1974 y 1975, en que la actividad pesquera no se desarrolló normalmente recurriendo a información de las exploraciones científico-pesqueras conducidas por el Instituto del Mar (IMARPE 1972c, 1972d, 1972e, 1972f, 1973b, 1973e, 1973f, 1974d, 1974e y 1976).

3.3. Biomasa de la población adulta

La biomasa de la población desovante, tomada en términos de millones de toneladas de peces adultos existentes en la época de desove, ha sido calculado para los años 1963 a 1970 de los resultados de población virtual por análisis de cohortes presentados por BURD y VALDIVIA (1972) a la segunda y tercera reunión del Panel de Expertos sobre Dinámica de la Población de Anchoqueta Peruana (IMARPE 1972, 1973a). La biomasa desovante en cada año se ha calculado promediando la biomasa de peces adultos existentes en los meses de agosto, setiembre, y octubre, que es la época de más intenso desove (JORDAN y VILDOSO, 1965; IMARPE, 1973f; JORDAN, 1976) asumiéndose que todos o al menos una fracción constante de esta población adulta desova cada año.

Valores equivalentes de biomasa han sido obtenidos para los años siguientes usando los estimados de población realizados por el Instituto del Mar en base al análisis de clases anuales, la dinámica de la población y las exploraciones acústico-pesqueras (IMARPE 1972a, 1972b, 1972c, 1972d, 1972e, 1972f, 1973c, 1973d, 1973e, 1973f, 1974b, 1974c, 1974d, 1974e, 1976).

Para los años 1960, 1961 y 1962 se han obtenido valores teóricos de biomasa desovante en base a los correspondientes valores de densidad observados utilizando el coeficiente de proporcionalidad o pendiente funcional (CREASY, 1956; RICKER 1973a); ajustado a los valores observados de densidad de población y biomasa de los años 1963 a 1975.

3.4. Relación densidad-biomasa total

Teniendo en cuenta que para áreas de distribución y condiciones ambientales constantes debemos esperar una alta correspondencia entre la biomasa total y la densidad de una población, procedemos a calcular el coeficiente de proporcionalidad promedio (p) o pendiente de la regresión funcional para los valores observados de biomasa (B) y densidad de la población (S), haciendo (CREASY 1956, RICKER 1973 a; 1976):

$$p = \frac{\sum S}{\sum B} \quad (6)$$

Este coeficiente de proporcionalidad promedio, que es aplicado en la sección 3.3. para estimar la biomasa desovante en los años 1960, 1961 y 1962 asumiendo que en estos años existieron condiciones promedio constantes, será utilizado en cada uno de los años de 1963 a 1975 para calcular un índice de la variación de la densidad observada con respecto a la densidad esperada para la biomasa existente bajo condiciones promedio del ambiente.

Este índice, al que hemos denominado coeficiente de concentración (Q) es calculado para cada año (i) mediante la expresión:

$$Q_i = \frac{S_i}{p B_i} \quad (7)$$

3.5. Ajuste del modelo

Con la finalidad de ajustar el modelo propuesto a los datos y calcular los parámetros a y b de la ecuación 5 se sigue el método propuesto por ROUNSEFELL (1958, en RICKER, 1958, 1975), que consiste en reducir la ecuación a su forma logarítmica y hacer el ajuste por el método de mínimos cuadrados.

4. RESULTADOS

Al ajustar una línea de regresión que pase por el origen (ecuación 6) a los datos de biomasa y densidad de la población desovante de los años 1963 a 1975 (Fig. 1), obtenemos el coeficiente de proporcionalidad:

$$p = 30.2182$$

valor que a su vez nos sirve para calcular la biomasa teórica para los años 1960, 1961 y 1962, respectivamente.

Los valores del coeficiente de concentración (Q_i) calculados para cada año mediante la ecuación 7 se presentan en la cuarta columna de la Tabla I. Los cuales junto con los valores de Biomasa (B) y Reclutamiento (R) observados entre 1961 y 1976 nos permite calcular los parámetros de la ecuación 5 :

$$a = 96.3654$$

$$b = 0.101591$$

con lo cual el reclutamiento en la anchoveta queda expresado por la ecuación:

$$R_i = 96.3654 B_{i-1} \exp(-0.101591 B_{i-1} Q_{i-1}); \quad (8)$$

que ha servido para construir las isolíneas de la Fig. 2, donde además se han ploteado los valores observados de reclutamiento para cada año.

Los reclutamientos calculados (R_E) mediante la ecuación 8 se presentan en la última columna de la Tabla I, notándose una alta correspondencia con los valores observados y que dan un coeficiente de correlación:

$$r_{ho} = 0.9365$$

bastante alto, con un error de estimación del orden de 0.214 donde pueden estar involucradas las variaciones de cualquiera de los muchos factores que se están asumiendo como constantes y no se han tomado en cuenta en este modelo. Pero, que de ser identificados, podrían ser incluidos posteriormente.

Cabe señalar que si se ajusta el modelo propuesto sólo a los datos correspondientes a los reclutamientos de 1964 a 1971, los cuales tienen la característica de ser homogéneos en cuanto a sus métodos de estimación, se obtiene un coeficiente de proporcionalidad ($p = 27.185$) y valores del coeficiente de concentración (Q_i) ligeramente diferentes a los que se obtienen con el total de datos, obteniéndose una ecuación resultante donde:

$$R_i = 65.6251 B_{i-1} \exp(-0.078821 B_{i-1} Q_{i-1}) ; \quad (8a)$$

que no difiere grandemente de la ecuación anterior y que inclusive da valores de reclutamiento teóricos (R_E) que se ajustan algo mejor a los reclutamientos observados, que considerando el total de observaciones da un coeficiente de correlación ($\rho = 0.8939$) algo más alto.

Sin embargo, con la finalidad de contar con una ecuación donde las condiciones promedio consideren un mayor número de datos e incluyan las observaciones recientes donde se cuenta con años denominados normales, tanto como los años denominados anómalos, parecería más conveniente tomar para fines prácticos la ecuación B , presentándose la ecuación B_a como una alternativa para análisis ulteriores.

5. DISCUSION

Gran parte de las teorías y modelos orientados al estudio de la dinámica de poblaciones animales, parten del concepto casi axiomático de que toda población fluctúa dinámicamente dentro de un rango límite determinado por

la capacidad de carga del medio en que habita, y en este contexto fue NICHOLSON (1933) uno de los primeros en señalar a la mortalidad que es dependiente de la densidad de la población como uno de los principales mecanismos que regulan estas fluctuaciones.

Esta teoría sobre la participación de la mortalidad compensadora en la dinámica de las poblaciones de peces y su efecto sobre el proceso reproductivo fue introducido y desarrollado por RICKER (1954, 1958) en su modelo de sobre-recluta. Modelo que hemos adoptado en el presente trabajo para ser aplicado a la anchoveta peruana.

5.1. Autoregulación del reclutamiento en la anchoveta

El modelo de Ricker está basado en la teoría de un sistema predador-presa, donde el huevo o larva es la presa que encontrándose en la misma área que su predador, es encontrado por éste por efecto del azar (Apéndice I de RICKER, 1958). El mismo autor señala que para que funcione un mecanismo de compensación de este tipo es necesario que todo incremento en la cantidad de huevos y larvas origine o vaya acompañado de un incremento simultáneo de sus predadores, siendo el caso más directo aquel en que los progenitores son a su vez predadores de sus progenies.

En el caso de la anchoveta peruana se ha comprobado que este tipo de canibalismo ocurre (ROJAS de MENDIOLA et al. 1969, 1971), habiéndose encontrado gran cantidad de larvas y especialmente huevos de anchoveta en el contenido estomacal de individuos adultos durante los últimos años (IMARPE 1973f, 1974 b, 1974 c, 1974 d, 1974 e), en que la población se redujo drásticamente pero estuvo fuertemente concentrada a consecuencia de las alteraciones del ambiente.

Estos encuentros, apoyados con los resultados obtenidos de la aplicación de una ecuación del tipo de Ricker (ecuación 8), bastarían para señalar a la

predación casual de sus propios huevos y larvas como uno de los principales mecanismos de autorregulación del reclutamiento en la población de anchoveta.

Otro mecanismo que merecería ser contemplado es el de la competencia a nivel de los estadios larvarios. Este factor que normalmente actúa como mecanismo regulador en modelos del tipo de Beverton y Holt, puede bajo ciertas circunstancias intervenir en el fenómeno de sobre-compensación del reclutamiento propio del modelo que estamos tratando. Para la anchoveta peruana no tenemos observaciones sobre este particular, pero mortalidades compensadoras de este tipo son sugeridas por ILES (1968, 1973) en el arenque Clupea harengus y la sardina Sardinops caerulea, donde se presenta un menor crecimiento de la larva a altas densidades de población desovante, lo cual reduciría grandemente la capacidad de la larva para sobrevivir a los agentes adversos del medio, incluidos los posibles predadores y las condiciones ambientales.

5.2. Dependencia de la densidad

Estos mecanismos de sobre-compensación del reclutamiento estarían incluidos en la tasa de sobrevivencia a la mortalidad compensadora de las ecuaciones 5 y 8 como una función exponencial inversa de la densidad de la población desovante.

Debemos aquí revisar el concepto de densidad de población, que al ser medido en términos de captura por unidad de esfuerzo es tomada en muchos casos como equivalente a la abundancia y proporcional a la biomasa o población total, presunción que resulta correcta si las condiciones ambientales y la extensión de las áreas o volúmenes de distribución se mantienen constantes o cuando se refieren a condiciones promedio para períodos de tiempo relativamente largos (BEVERTON y HOLT, 1957; RICKER 1940, 1944; SCHAEFER, 1955, 1967).

En la sección 2.2 se ha hecho referencia a las variaciones de las condiciones ambientales y a las áreas de distribución de la población de anchoveta, y

en la sección 3.4 (Fig. 1) se ha ajustado una línea de regresión a los valores de densidad y biomasa, observándose que si bien existe cierta dependencia la correlación no es muy alta ($r = 0.629$), circunstancias que inducen a considerar a las fluctuaciones de la densidad de la población desovante, evidenciadas en la práctica por las correspondientes fluctuaciones en la cpue, como una consecuencia de las fluctuaciones de la biomasa total existente por un lado, y por el otro, de la extensión total del área o volumen de distribución o espacio total ocupado por esta biomasa.

Cuando se trabaja con datos de captura por unidad de esfuerzo pesquero, se espera que sus fluctuaciones correspondan a los de la población que se estudia. Cuando esto no ocurre, las fluctuaciones de este índice de densidad son interpretadas como cambios en el coeficiente de capturabilidad, el que, como lo señalan PALOHEIMO y DICKIE (1964), es inversamente proporcional al área total de distribución de la población.

Según esto, las fluctuaciones del coeficiente de concentración (Q) calculado en la sección 3.4 (ecuación 7) equivaldría precisamente a lo que en la práctica viene a ser el coeficiente de capturabilidad, el que en este caso es tomado no por su relación con el mayor o menor éxito en la operación de la flota pesquera sino por su posible relación con las fluctuaciones en la extensión del espacio ocupado por la población.

Cabe resaltar que este valor Q de ninguna manera constituye una medida directa de la extensión del área o espacio total de distribución de la población, es simplemente, un cálculo de los desvíos que, dentro de la relación densidad-biomasa, pueden ser adjudicados a las fluctuaciones del área de distribución. Por lo tanto, sería de gran valor para superar las conclusiones de este trabajo, el poder contar con observaciones más directas sobre la extensión, características y fluctuaciones del ambiente en relación a la distribución de la población y al reclutamiento de la anchoveta.

Sin embargo, la correspondencia entre los valores calculados de Q para cada año (Tabla 1) y las condiciones ambientales anómalas observadas en esos mismos años respaldan la aplicación de este coeficiente de concentración. Así, tenemos que marcando el inicio o desarrollo de períodos de calentamientos anormales o fenómenos de "El Niño", encontramos los valores más altos de Q a fines de los años: 1964 ($Q = 1.51$); 1971 ($Q = 2.04$); 1972 ($Q = 1.76$); 1973 ($Q = 1.23$) y 1974 ($Q = 1.47$). Los valores más bajos de Q corresponden a períodos normales o de enfriamiento con valores próximos a 1.0, con mínimos a fines de 1975 ($Q = 0.47$) y fines de 1966 ($Q = 0.62$), donde se detectaron enfriamientos marcados. Otro mínimo se observa a fines de 1969 ($Q = 0.55$) donde se presentaron temperaturas normales.

En la Fig. 2 se presentan los niveles en que se desarrolla la relación entre la población desovante (B) y el reclutamiento (R) dados los diferentes grados de concentración (Q) de la población. Se aprecia que a valores altos de concentración las curvas de reclutamiento se deprimen como producto de una alta mortalidad compensadora. En estos casos la población desovante se comporta como una población saturada aún cuando la biomasa total no sea muy alta, dando origen a reclutamientos pobres; caso típico sería lo ocurrido con los reclutamientos de 1965, 1972, 1973, 1974 y 1975.

Lo contrario ocurre a niveles bajos de concentración (Q), donde la baja densidad que alcanza la población desovante redonda en una menor mortalidad compensadora y, consecuentemente, en reclutamientos relativamente más altos como los ocurridos en 1970 y 1976.

5.3. Participación de otras especies

Otro factor que puede ser introducido en modelos como el propuesto en las ecuaciones 5 y 6 es la participación de otros organismos que puedan actuar como predadores o competidores de los huevos y larvas y cuyo efecto sería similar al de los mecanismos de compensación ya discutidos.

Una participación de este tipo ha sido contemplada en parte por MURPHY (1966) al ajustar dos curvas de stock-reclutamiento para la sardina de California. Una para los años 1932-1948 en que esta especie era mercadamente dominante y otra curva para los años 1949-1957 en que la población de sardina bajó considerablemente, siendo parcialmente reemplazada por la anchoveta Engraulis mordax. (AHLSTROM 1966 y MARR 1960 en CUSHING, 1968).

La ocupación progresiva, por parte de la anchoveta E. mordax, de las áreas que antes eran dominadas por la sardina S. caerulea, habrían significado, para el reclutamiento de esta última, que además de la reducción de la población desovante se habría producido una reducción del ambiente disponible, una mayor mortalidad de las larvas al competir con las larvas de anchoveta por el mismo tipo de alimento (ARTHUR 1956 y BERNES 1959 en MURPHY 1966), y posiblemente alguna predación de huevos y larvas de sardina por cuenta de las anchovetas adultas.

Todos estos factores, de poder ser cuantificados adecuadamente, podrían ser introducidos en una ecuación como la número 8 donde generarían un aumento en el exponente asociado con la mortalidad compensadora de los huevos, larvas o juveniles. Aumento que para el caso de la sardina de California habría sido equivalente a un incremento progresivo en el coeficiente de mortalidad compensadora (b) o en el coeficiente de concentración relativa (C_i), de hasta 5 veces en el momento que se produjo el colapso de esta pesquería.

En el caso de la anchoveta peruana tenemos algunos acontecimientos semejantes a los sucedidos con la sardina de California, como son: el que la población de anchoveta se encontrara a un nivel muy bajo y sometido a una pesquería muy intensa cuando sucedió el fenómeno de El Niño de 1972; el bajo reclutamiento de ese año y el rápido aumento de la población de otras especies, como por ejemplo la sardina Sardinops sagax que comenzó a encontrarse en áreas donde tradicionalmente se encontraba sólo anchoveta, habiéndose incrementado las capturas de sardina en más del 1200% en 1973.

El aumento de la población de sardina frente a nuestras costas y su fuerte mezcla con la anchoveta a fines de 1973 y 1974, así como la presencia desusual de otras especies que pueden predear sus huevos y larvas, podría servir para explicar en parte el que los reclutamientos de los años 1974 y 1975 fueran aún más bajos que los reclutamientos esperados. (Tabla 1 - Fig. 2).

5.4. La producción de huevos

Uno de los factores que se ha asumido como constante es la proporción de anchovetas adultas que llega a desovar en cada ciclo de desove. Fracción que efectivamente se ha mantenido aproximadamente constante en el período bajo estudio a excepción del año 1965, donde esta proporción fue más baja en la zona norte, y el año 1971 en que el descenso fue más drástico y se extendió a todo el litoral.

Estos descensos en la proporción de estadios maduros y desovantes nos permitirían explicar los desvíos negativos de los reclutamientos de 1966 y 1972 con respecto a los reclutamientos esperados (Tabla 1), y nos sugieren la posibilidad de introducir este factor en el modelo como una variable adicional que modificaría la Biomasa desovante (B) asociada con el coeficiente de mortalidad no compensadora (a), pudiéndose modificar inclusive el mismo coeficiente de forma que la constante ($a = 96.365$ en la ecuación 8) sería el valor para condiciones promedio pero que podría hacerse fluctuar en función a la fecundidad real de la población desovante. Análisis más profundos sobre este aspecto requerirían, indudablemente, un estudio no sólo del porcentaje de ejemplares que llega a desovar en cada ciclo de desove sino de la fecundidad, factor de condición, duración de cada fase de desarrollo sexual, viabilidad de los huevos fecundados, etc.

6. CONCLUSIONES

Analizadas las fluctuaciones del reclutamiento en la anchoveta peruana para

los años 1961 a 1976 y su relación con la población adulta en función a un modelo de la relación desovante-recluta desarrollado en base a la teoría de RICKER (1954, 1953) , se ha llegado a establecer que la magnitud del reclutamiento depende tanto de la biomasa total de la población desovante como del grado de concentración que alcanza esta población ante a la ampliación o reducción de su ambiente normal de distribución.

El modelo propuesto se ajusta a los datos observados de reclutamiento (R) , biomasa de la población desovante (B) y concentración de esta población desovante (C) , resultando que para el período estudiado se cumple la expresión siguiente, donde para cada año (i) :

$$R_i = 96.365 B_{i-1} \exp (-0.10159 B_{i-1} C_{i-1})$$

habiéndose obtenido un coeficiente de correlación (rho = 0.8865) bastante alto entre los reclutamientos observados y los reclutamientos teóricos.

La mortalidad compensadora determina grandes fluctuaciones en la magnitud del reclutamiento, las que están asociadas con los cambios en la distribución y concentración de la población desovante, siendo aparentemente, la predación casual de sus propios huevos y larvas, una de las principales causas de esta mortalidad compensadora.

Bajo condiciones que determinan una fuerte concentración de la población de anchoveta, ésta se comporta como una población saturada aun cuando su biomasa total sea relativamente baja; dando origen a un pobre resultado de la actividad reproductora, ocurriendo lo contrario ante condiciones que favorecen una adecuada dispersión de la población.

El modelo propuesto, aparte de explicar las fluctuaciones de los reclutamientos observados, permite hacer un pronóstico de los reclutamientos esperados conociendo la biomasa desovante y el efecto de ambiente sobre la distribución o concentración de la población.

7. BIBLIOGRAFIA CITADA:

- AHLSTROM, E.H., Distribution and abundance of sardine and anchovy larvae in the California current off California and Baja California 1951-64: A summary. Spec. Scient. Repp. U.S. Fish and Wildlife Service (534) : 71 p.
- 1966
- ARTHUR, D.K., The particulate food and food resources of the larvae of three pelagic fishes, specially the Pacific sardine, Sardinops caerulea. PhD. Thesis, University of California, Scripps Institution of Oceanography : 321 p.
- 1956
- BERNER, L., The food of the larvae of the northern anchovy Engraulis mordax. Int. Amer. Trop. Tuna Com. Bull., 4 (1) : 1-22.
- 1959
- BEVERTON, R.J.H., and S.J. HOLT. On the dynamics of exploited fish populations. London, U. K. Min. Agric. Fish. Invest., Ser. 2 (19) : 533 p.
- 1957
- BOEREMA, L. K., G. SAETERSDAL, I. TSUKAYAMA, J.E. VALDIVIA y B. ALEGRE Informe sobre los efectos de la pesca en el recurso peruano de anchoveta. Bol. Inst. Mar Perú , 1 (4) : 133 - 186.
- 1967
- BURD, A.C. and J.E. VALDIVIA The use of a virtual population analysis on the peruvian anchoveta data. Documento de trabajo, Panel Exp. Din. Pob. Anchoveta Peruana. (Instituto del Mar del Perú, 1970, 1972 a). (Manuscrito)
- 1972
- CHAPMAN, D.G., Spawner-recruit models and estimation of the level of maximum sustainable catch. Rapp. et. P-V. des Reun. Cons. Int. Explor. Mer. , 164: 325 - 327
- 1973

CREASY, M.A., Confidence limits for the gradient in the linear functional
1956 relationship. J. Roy. Statist. Soc. Ser. B, 18 : 65-69.

CSIRKE, J., Relación entre la densidad del stock adulto y el reclutamiento
1972 en la anchoveta peruana E. ringens. Documento de Trabajo,
Panel Exp. Din. Pobl. Anchoveta Peruana (Instituto del Mar
del Perú, 1973 a, 1974 a) . (Manuscrito)

CUSHING, D.H. Fisheries biology-a study in population dynamics, Univ.
1968 Wisconsin pres., Londres, 200 p.

_____, Dependence of recruitment on parent stocks. J. Fish. Res.
1973 Board. Canadá 30 (2) : 1965-1976.

CUSHING, D.H., and J.G.K. HARRIS Stock and recruitment and the
1973 problem of density dependence. Rapp. et P.-V. des Reun.
Cons. Int. Explor. Mer., 164: 142-155.

GULLAND, J.A., 1968 Informe sobre la dinámica de la población de an-
1968 choveta peruana. Bol. Inst. Mar Perú, 1 (6) : 305-346.

_____, Can a study of stock and recruitment aid management deci-
1973 sions ? Rapp. et P.-V. des Reun. Cons. Int. Explor. Mer.,
164: 358-372.

ILES, T.D. Growth studies on North Sea herring, II. O-group growth of
1968 Ecost Anglian herring. J. Cons. Int. Explor. Mer., 32 :
98-116.

- _____, Interaction of environment and parent stock size in determining
1973 recruitment in the Pacific sardine as revealed by analysis of
density - dependent O-group growth. Rapp. et P-V Reuns.,
Cons. Int. Explor. Mer, 164: 228-240.
- INSTITUTO DEL MAR DEL PERU. Informe del Cuadro de expertos sobre di-**
1970 **námica de la población de anchoveta peruana. Bol. Inst.**
Mar Perú, 2 (6) : 324-372.
- _____, Informe sobre la segunda reunión del panel de expertos en di-
1972 a **námica de población de la anchoveta peruana. Bol. Inst. Mar**
Perú, 2 (7) : 373-458.
- _____, La anchoveta en relación con el fenómeno de El Niño 1972.
1972 b **Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú, (IM-104) : 14 pp.**
- _____, Operación Eureka XX, 28-29 abril de 1972. Ser. Inf. Esp.
1972c **Inst. Mar Perú, (IM-105): 21 pp.**
- _____, Operación Eureka XXIV, 5-8 setiembre de 1972. Ser. Inf.
1972d **Inst. Mar Perú (IM-115) : 90 pp.**
- _____, Notas sobre el estado actual del stock de anchoveta a base
1972e **del Informe del panel de expertos realizado en julio de 1972**
y de los últimos estudios y prospecciones bio-oceanológicas
efectuadas por el Instituto del Mar. Ser. Inf. Esp. Inst. Mar
Perú, (IM-116): 15 pp.
- _____, Operación Eureka XXV, 20-30 de octubre de 1972. Ser. Inf.
1972f **Esp. Inst. Mar Perú, (IM-119): 12 pp.**

- _____ , Resultados de la pesca exploratoria realizada del 4 al 7 de diciembre 1972 (Paita-Punta Lomas). Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú , (IM-121) : 19 pp.
- 1972g
- _____ , Tercera sesión del panel de expertos sobre la dinámica de la población de anchoveta peruana. Bol. Inst. Mar Perú , 2 (9) : 525-599.
- 1973a
- _____ , Operación Eureka XXVI, 20-23 de enero 1973 . Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú , (IM-122) : 77 pp.
- 1973b
- _____ , Informe sobre la primera semana de pesca de anchoveta realizada del 5 al 9 de marzo de 1973 . Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú , (IM-124) : 21 pp.
- 1973c
- _____ , Situación del stock de anchoveta a principios de 1973. Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú , (IM-125) : 31 pp.
- 1973d
- _____ , Operación Eureka XXVII 23-26 de setiembre de 1973. Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú , (IM-141) : 74 pp.
- 1973e
- _____ , Operación Eureka XXVIII (12-13 de noviembre de 1973) y Diagnóstico del estado del stock de anchoveta en noviembre de 1973. Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú (IM-146) : 141 pp.
- 1973f
- _____ , Informe de la cuarta sesión del panel de expertos de la evaluación del stock de anchoveta peruana. Bol. Inst. Mar Perú , 2 (10) 605-719.
- 1974a
- _____ , Informe del cateo No. 4 (Prospección sinóptica tipo Eureka) 26-28 febrero de 1974. Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú , (IM-156) : 53 pp.
- 1974b

- _____, Operación Eureka XXIX, 28-30 de mayo de 1974. Ser. Inf.
1974c Esp. Inst. Mar Perú, (IM-158). 76 pp.
- _____, Operación Eureka XXX, 7-8 de agosto de 1974. Ser. Inf.
1974d Esp. Inst. Mar Perú, (IA-164): 64 pp.
- _____, Operación Eureka XXXI, 3-4 de setiembre de 1974. Ser.
1974c Inf. Esp. Inst. Mar Perú, (IM-168): 62 pp.
- _____, Operación búsqueda de peces reclutas (14-15 de noviembre
1976 1974). Ser. Inf. Esp. Inst. Mar Perú, (IM-171): 61 pp.
- JORDAN, R. Biología de la anchoveta, Parte I: Resumen del conocimien-
1976 actual. Reunión de trabajo sobre el fenómeno conocido como
"El Niño". Guayaquil, Ecuador, 4-12 dic. 1974. FAO
Inf. Pesca (185): 359-399.
- JORDAN, R. y A. CH. de VILDOSO. La anchoveta - conocimiento actual
1965 sobre su biología, ecología y pesquería. Ser. Inf. Inst. Mar
Perú (6): 52 pp.
- MARR, J.C. The causes of mayor variations in the catch of the Pacific
1960 sardina: Sardinops caerulea. World Sci. Meet. Biol. Sardines
and Related Species, Proc. 3: 667-791.
- MIÑANO, J.B. Estudio de la fecundidad y ciclo sexual de la anchoveta.
1968 Bol. Inst. Mar Perú, 1 (9): 505-552.
- MURPHY, G. Population biology of the Pacific sardine (Sardinops caerulea).
1966 Proc. Calif. Acad. Sci. 34: 1-34.

NICHOLSON, A.J. The balance of animal populations. J. Animal Ecol.,
1933 (2) : 132-178.

PALOHEIMO, J.E. Studies on estimation of mortalities, I. Comparison
1961 of a method described by Beverton and Holt and a new linear
formula. J. Fish Res. Board. Canada, 18 (5) : 645-62.

PALOHEIMO, J.E. and L. M. DICKIE. Abundance and fishing success.
1964 Rapp. P-V. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 155 :
152-163.

PAULIK, G.J. Studies of the possible form of the stock-recruitment curve.
1973 Rapp. et P-V des Reun. Cons. Int. Explor. Mer, 164 : 302-
315.

PAULIK, G.J., A.S. HOURSTON and P.A. LARKIN. Exploitation of
1967 multiple stocks by a common fishery. J. Fish. Res. Bd. Canada
24 (12) : 27-37.

RICKER, W.E. Relation of catch per unit effort to abundance, and rate
1940 of exploitation. J. Fish Res. Bd. Canada, 5 (1) : 43-70

_____, Further notes on fishing mortality and effort. Copeia 1944
1944 (1) : 23-44.

_____, Stock and recruitment. J. Fish Res. Bd. Canada, 11 (5) :
1954 552-623.

_____, Handbook of computation for biological statistics of fish
1958 population. Bull. Fish Res. Bd. Canada, 119 : 300 pp.

- _____, Linear regression in fishery research. J. Fish. Res. Board.
1973a Canada 30, (3) : 409-434.
- _____, Critical statistics from two reproduction curves. Rapp. et
1973b P-V des Reun. Cons. Inf. Explor. Mer. 164: 331-340.
- _____, Computation and interpretation of biological statistics of
1975 biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board
Canada, 191 : 382.
- ROJAS DE MENDIOLA, B. et. al, Contenido estomacal de anchoveta en
1969 cuatro meses de la costa peruana. Inf. Inst. Mar Perú N° 27 :
30 pp.
- ROJAS DE MENDIOLA, B. y N. OCHOA. Observaciones sobre el alimento
1971 de la anchoveta (E. ringens) durante el crucero 6908-09 .
Inst. Mar Perú Inf. Especial, IM-82 : 23 pp.
- ROUNSEFELL, G.A. Factors causing decline in sockeye salmon of Karluk
1958 River Alaska. U. J. Fish. Wildlife Serv. Fish. Bull. 58 (130):
83-169.
- RUSSELL, J.S. Some theoretical considerations on the overfishing po
1931 blem. J. Cons. Explor. Mer, 6 : 3 - 27.
- SAETERSDAL, G. Población y explotación. Una reseña de los métodos usa-
1963 dos en los estudios de poblaciones de peces explotados. Re-
vista de Ciencias U.N.M.S.M. Lim (64): 5-31.
- SAETERSDAL, G. y J.E. VALDIVIA. Un estudio del crecimiento, tamaño
1964 y reclutamiento de la anchoveta (Engraulis ringens J.) bo-

- sado en datos de frecuencia de longitud. Bol. Inst. Mar Perú,
1 (4) : 85-136.
- SCHAEFER, M.B. Algunos aspectos de la dinámica de las poblaciones y su
1955 importancia para la administración de pesquerías comerciales.
Boletín C.I.A.T., 1 (3) : 59-88.
- _____, Dinámica de la Pesquería de la anchoveta Engraulis ringens,
1967 en el Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 1 (5) : 189-254.
- TSUKAYAMA, I. Una nueva medida de la pesca por unidad de esfuerzo
1969 en la pesquería de anchoveta (Engraulis ringens J.) en el
Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 2 (4) : 129-156.
- WOOSTER, W.S. y O. GUILLEN. Características de El Niño en 1972.
1974 Bol. Inst. Mar Perú, 3 (4) : 44-72.
- ZUTA, S. y O. GUILLEN Oceanografía de las aguas costeras del Perú.
1970 Bol. Inst. Mar Perú, 2 (5) : 157-324.
- ZUTA, S. y W. URQUIZO. Temperatura promedio de la superficie del mar
1972 frente a la costa peruana, período 1928-69. Bol. Inst. Mar
Perú, 2 (3) : 459-520.

TABLA 1 .- Valores de Densidad, Biomasa, Coeficiente de Concentración y Reclutamiento para los años 1961 a 1976

Año (i)	Densidad de la población desovante (S_{i-1})	Biomasa de la población desovante (B_{i-1})	Coeficiente de Concentración (Q_{i-1})	Reclutamiento observado (R_i)	Reclutamiento esperado ($R_{E i}$)
1961	610.0	20.1	1.00	332.0	249.16
1962	778.2	25.8	1.00	237.0	181.69
1963	736.8	24.4	1.00	183.0	197.49
1964	363.5	11.9	1.01	403.0	337.86
1965	546.2	12.0	1.51	193.0	184.34
1966	327.0	17.4	0.62	439.0	558.51
1967	463.8	15.7	0.98	383.0	318.16
1968	549.0	21.6	0.84	338.0	328.70
1969	454.0	14.5	1.04	377.0	303.68
1970	212.2	12.7	0.55	553.0	599.65
1971	346.5	14.2	0.81	539.0	426.87
1972	615.8	10.0	2.04	52.0	121.57
1973	80.0	1.5	1.76	160.0	110.46
1974	156.0	4.2	1.23	180.0	239.55
1975	200.0	4.5	1.47	160.0	221.37
1976	70.0	4.9	0.47	392.0	373.18

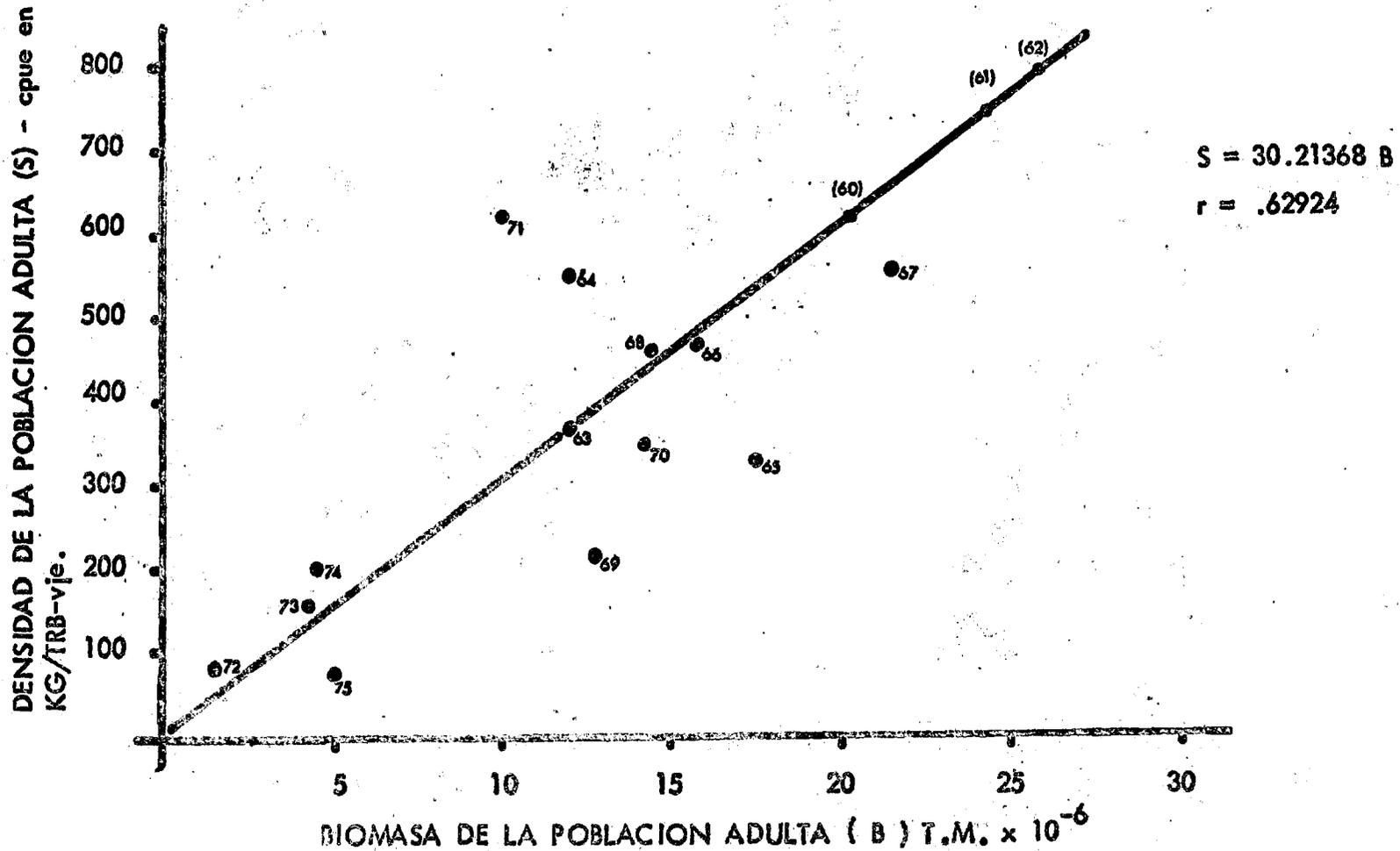


FIG. 1.- Relación biomasa total de anchovetas adultas con la densidad del stock adulto (CPUE) en la época del desove de primavera de los años 1963-1975.

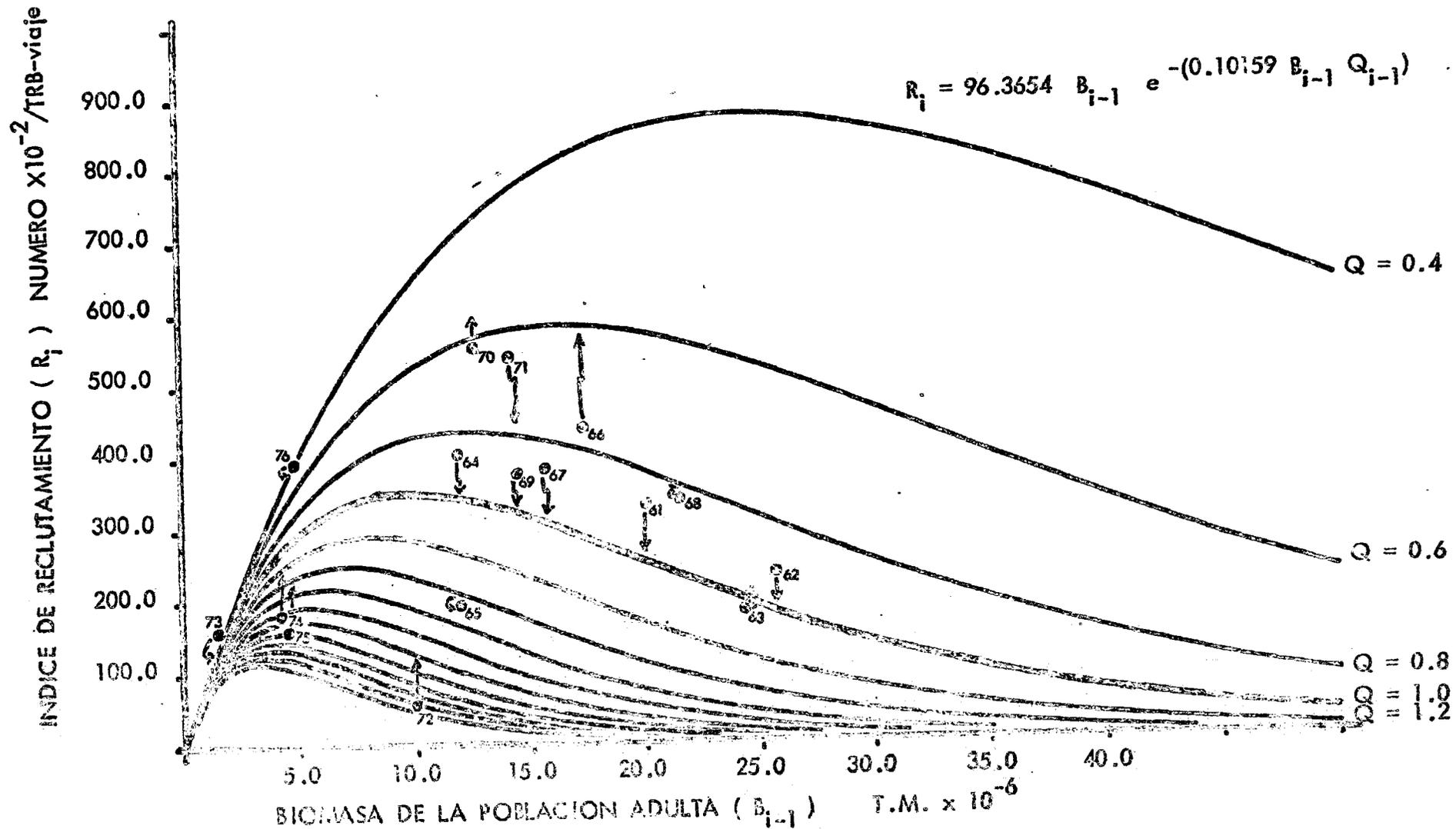


FIG. 2.- Relación entre el índice de reclutamiento (R_i en $N^\circ \times 10^{-2}$ / TRB-viaje) y la biomasa de la población adulta (B_{i-1} en T.M. $\times 10^{-6}$) para diferentes valores de coeficiente de concentración de la población de anchoveta (Q_{i-1} entre 0.4 y 3.0) entre los años 1961 - 1976.