

Equilibrio vs. colapso de especies marinas comerciales en modelos estructurados por edades[†]

Manuel Moran^{a,*} y Jose M. Maroto^b

^aDepartamento de Fundamentos del Análisis Económico I.

^bDepartamento de Estadística e Investigación Operativa II.

Ambos en la Universidad Complutense, 28223 (Madrid).

*Corresponding author. TFO: +34913942407, FAX: +34913942561.

E-mail: mmoranca@ccee.ucm.es (M. Moran*), maroto@ccee.ucm.es

[†]Esta investigación ha sido financiada por el Ministerio de Educación.

Proyecto MTM2009-12672.

April 19, 2012

1 Resumen

En este artículo analizamos la existencia y estabilidad del equilibrio, como contrapartida al colapso, en modelos poblaciones de especies marinas estructurados por edades (análisis por cohortes). En particular, se establecen las condiciones necesarias y suficientes sobre la función de reclutamiento para que el equilibrio sea estable. En el caso de función de reclutamiento lineal con techo se muestra que, una disminución de las tasas de supervivencia de las cohortes puede provocar que se pase de una situación de estabilidad del equilibrio a otra en donde no existe equilibrio.

2 Introducción

Tradicionalmente, los modelos bioeconómicos analizados en la literatura de economía de la pesca se basan en modelos de dinámica poblacional globales (Clark, 2006), también conocidos como modelos de producción excedentaria o modelos de biomasa dinámica (Hilborn y Walters, 1992). Estos modelos especifican el tamaño de la población y el crecimiento de la misma en términos de la biomasa total. El uso extensivo de estos modelos se justifica tanto por la sencillez de los métodos analíticos utilizados que permiten una caracterización detallada de las políticas óptimas de explotación de las especies (Clark, 2006), como por la baja dependencia de información ya que con una serie temporal

de capturas totales y esfuerzos es suficiente para estimar la biomasa total de la especie.

El supuesto implícito en los modelos globales es que la población responde globalmente a la explotación. Sin embargo, estudios empíricos recientes (e.j. Anderson et al., 2008) muestran que el incremento de las capturas puede dar lugar a cambios sistemáticos en la estructura interna y en la evolución de las poblaciones marinas. Estos cambios en la estructura poblacional de las especies no pueden ser capturados por los modelos globales por lo que han sido objeto de múltiples críticas por parte de los biólogos marinos debido a su falta de realismo (Wilen 1985, 2000; Hilborn y Walters, 1992; Townsend, 1986; Walters y Martell, 2004). En este sentido, los modelos globales únicamente deberían ser utilizados en ausencia de información sobre la estructura poblacional de las especies.

Como alternativa a los modelos globales, y ante la falta de realismo de los mismos, en la literatura de biología marina es frecuente el uso de modelos estructurados por edades (análisis por cohortes) (Beverton y Holt, 1957; Hilborn y Walters, 1992) debido a que los cambios en la estructura poblacional de las especies causados por incrementos en las capturas tienen consecuencias directas sobre el peligro de colapso y la falta de recuperación de especies con un alto valor ecológico. Estos modelos representan mejor la realidad dado que la capacidad productiva de una población explotada, que incluye el crecimiento, la madurez, la fecundidad, la mortalidad, y el reclutamiento, depende de su estructura de edades. En estos modelos, la respuesta dinámica a la explotación es tratada independientemente para cada clase de edad por lo que los cambios en la estructura poblacional causados por incrementos en las capturas pueden ser analizados por estos modelos a costa de una información más exigente ya que es necesario conocer la estructura por edades de la población. Recientemente, los modelos estructurados por edades han despertado el interés en la literatura de economía de la pesca. En Tahvonen (2009a, 2009b) se prueba que, en un marco de optimización dinámica, la estructura por edades de la población puede dar lugar a políticas óptimas de explotación distintas a las obtenidas por los modelos globales en donde la estructura poblacional es ignorada. En particular, se prueba que, capturas no-selectivas en modelos estructurados por edades pueden dar lugar a la aparición de políticas cíclicas óptimas en contraste al estado estacionario obtenido en los modelos globales (ver también Da Rocha et al. (2012) para el caso de políticas cíclicas óptimas en la pesquería de la merluza del Norte).

A diferencia de la literatura citada anteriormente, el objetivo de este artículo es analizar la existencia y estabilidad del equilibrio en modelos estructurados por edades. En particular, se establecen las condiciones necesarias y suficientes sobre la función de reclutamiento para que el equilibrio sea estable. Estas condiciones tienen interés desde el punto de vista de la preservación de las especies dado que, una disminución de las tasas de supervivencia de las cohortes puede provocar que se pase de una situación de estabilidad del equilibrio a otra en donde no existe equilibrio. En este artículo analizamos esta situación para el caso de función de reclutamiento lineal con techo. Esta función de reclutamiento ha sido estimada para una gran variedad de especies (ICES, 2003) y es la base para

la determinación de los seguros biológicos por parte de las agencias reguladoras como el International Council for the Exploration of the Sea (ICES).

3 Condiciones de equilibrio en un modelo de población por cohortes

Suponemos cohortes $x_i(k)$, $i = 1, 2, \dots, n$, $k = 0, 1, 2, 3, \dots$. En cada periodo k sólo hay una cohorte madura (biomasa reproductora), $x_n(k)$, que genera la cohorte $x_1(k+1) = f(x_n(k))$ (reclutamiento) a través de la función de reclutamiento $f(x)$. Cada cohorte $x_i(k)$ tiene una tasa de supervivencia β_i constante en todos los periodos. En estas condiciones la dinámica de las cohortes es

$$\begin{aligned} x_1(k+1) &= f(x_n(k)) \\ x_i(k+1) &= \beta_{i-1}x_{i-1}(k), i = 2, 3, \dots, n-1 \\ x_n(k+1) &= \beta_{n-1}x_{n-1}(k) + \beta_n x_n(k). \end{aligned} \quad (1)$$

Podemos observar en (1) que la dinámica de una cohorte está condicionada por la tasa de supervivencia β_i . En los modelos estructurados por edades habitualmente utilizados en la literatura (e.j. Da Rocha et al. (2012)) la tasa de supervivencia β_i depende de la mortalidad que sufre la cohorte, de manera que su abundancia se ve reducida de un modo exponencial

$$\beta_i = e^{-Z_i} = e^{-(F_i + M_i)}, \quad (2)$$

donde Z_i es la tasa instantánea de mortalidad, que se expresa como la suma entre la tasa instantánea de mortalidad natural M_i y la tasa instantánea de mortalidad por pesca F_i . Mientras que la mortalidad por pesca F_i suele variar entre periodos y edades (capturas no selectivas), la mortalidad natural M_i no se suele estimar directamente en cada stock por las dificultades analíticas que supone (Sinclair, 2001). En este caso, lo normal es suponer que M_i toma un valor constante independiente del año y edad $M_i = M$.

Si definimos x_n^e como la población madura de equilibrio, las condiciones de equilibrio son

$$\begin{aligned} x_1^e &= f(x_n^e) \\ x_i^e &= \beta_{i-1}x_{i-1}^e, i = 2, 3, \dots, n-1 \\ x_n^e &= \beta_{n-1}x_{n-1}^e + \beta_n x_n^e. \end{aligned}$$

Sustituyendo la primera ecuación en la segunda $x_2^e = \beta_1 f(x_n^e)$ y recursivamente, se obtiene, si convenimos en $\beta_0 = 1$,

$$\begin{aligned} x_i^e &= \beta_{i-1}\beta_{i-2}\dots\beta_1 f(x_n^e), i = 2, 3, \dots, n-1 \\ x_n^e &= \beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 f(x_n^e) + \beta_n x_n^e. \end{aligned}$$

Esta última ecuación se escribe

$$x_n^e = \frac{\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 f(x_n^e)}{1 - \beta_n} \quad (3)$$

y permite calcular x_n^e si se conoce f , y a partir de x_n^e se pueden calcular $x_i^e, i = 2, 3, \dots, n - 1$.

En Luenberger (1979, Cap.5) se analiza un modelo de población por cohortes como el descrito en (1) para el caso en el que $f(x_n(k)) = \alpha_n x_n(k)$ es lineal, donde α_n es la tasa de fecundidad de la edad n . En este caso, el único equilibrio posible es el origen (Luenberger, 1979, Cap.5). Por tanto, el modelo por cohortes desarrollado en Luenberger (1979) no es adecuado para estudiar la dinámica poblacional de especies marinas en donde el único equilibrio posible significaría la extinción de la especie.

3.1 Estabilidad del equilibrio

Para analizar la estabilidad del equilibrio, en primer lugar calculamos la matriz jacobiana en el equilibrio (Luenberger, 1979, Cap.9)

$$F = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & f'(x_n^e) \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \beta_3 & 0 & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \beta_{n-1} & \beta_n \end{bmatrix}.$$

En segundo lugar, calculamos la ecuación característica de F (Luenberger, 1979, Cap.3)

$$\begin{aligned} \det[F - \lambda I] &= \det \begin{bmatrix} -\lambda & 0 & 0 & 0 & 0 & f'(x_n^e) \\ \beta_1 & -\lambda & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & -\lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \beta_3 & -\lambda & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \beta_{n-1} & \beta_n - \lambda \end{bmatrix} = \\ &= (-\lambda)^n + \beta_n(-\lambda)^{n-1} + (-1)^{n-1}\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 f'(x_n^e) = 0. \end{aligned} \quad (4)$$

La condición necesaria y suficiente para que el sistema sea estable es que todas las raíces de la ecuación (4) estén estrictamente dentro del círculo unidad (Luenberger, 1979, Cap.9). Si f es no decreciente ($f'(x) \geq 0$), ello equivale a que la matriz $[I_n - F]$ tenga todos los menores principales positivos (donde I_n es la matriz unidad de $n \times n$) (Gandolfo, 1996). En este caso eso equivale a

$$\begin{aligned} \det[I_n - F] &= (-1)^n(-1)^{n-1}\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 f'(x_n^e) + 1 - \beta_n = \\ &= -\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 f'(x_n^e) + 1 - \beta_n > 0. \end{aligned}$$

Usando la ecuación (3), se tiene entonces la condición de estabilidad del equilibrio

$$f'(x_n^e) < \frac{1 - \beta_n}{\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1} = \frac{f(x_n^e)}{x_n^e}. \quad (5)$$

Nótese que, una condición suficiente para que esto se cumpla es que la función f sea cóncava, pues entonces su derivada es siempre menor que su pendiente media.

3.2 Caso lineal con techo

En esta sección analizamos la estabilidad del equilibrio en el caso en el que la función de reclutamiento $f(x)$ es lineal con techo. Esta función de reclutamiento ha sido estimada para una gran variedad de especies (ICES, 2003) y es la base para la determinación de los seguros biológicos por parte de las agencias reguladoras como el ICES. En este caso

$$\begin{aligned} f(x) &= C \text{ si } x \geq x_{\min} \\ f(x) &= \frac{C}{x_{\min}}x \text{ si } x < x_{\min}, \end{aligned} \quad (6)$$

con $f'(x) = 0$ si $x \geq x_{\min}$ y $f'(x) = \frac{C}{x_{\min}}$ si $x < x_{\min}$.

Para el caso en el que $x_n^e \geq x_{\min}$, la condición de estabilidad (5) se cumple dado que

$$0 < \frac{f(x_n^e)}{x_n^e}.$$

Para el caso en el que $x_n^e < x_{\min}$, la condición de estabilidad (5) no se cumple dado que

$$\frac{C}{x_{\min}} < \frac{f(x_n^e)}{x_n^e} = \frac{C}{x_{\min}}.$$

Luego la condición necesaria y suficiente de estabilidad del equilibrio es $x_n^e \geq x_{\min}$. Usando (3) y (6), esta condición viene dada por

$$x_{\min} \leq x_n^e = \frac{\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 f(x_n^e)}{1 - \beta_n} = \frac{\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1 C}{1 - \beta_n}.$$

Escribiendo esta ecuación en la forma

$$C \geq \frac{1 - \beta_n}{\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1} x_{\min} = \bar{\beta} x_{\min}, \quad (7)$$

donde $\bar{\beta} = \frac{1 - \beta_n}{\prod_{i=1}^{n-1} \beta_i}$.

Teniendo en cuenta la relación existente entre la tasa de supervivencia β_i y la tasa instantánea de mortalidad por pesca F_i , dada por la ecuación (2), podemos observar en la ecuación (7) que si, por ejemplo, la pesca es no selectiva y se incrementan las mortalidades por pesca F_i (disminución de las tasas de supervivencia β_i), $\beta_{n-1}\beta_{n-2}\dots\beta_1$ puede disminuir más rápidamente que $1 - \beta_n$ y se puede pasar de una situación en que existe equilibrio estable a una en que no lo tiene, en donde $\frac{C}{x_{\min}} < \bar{\beta}$.

3.3 Caso de igualdad en las tasas de supervivencia

En esta sección analizamos el caso en el que las tasas de supervivencia son iguales entre las cohortes, $\beta_i = \beta, i = 1, \dots, n$. Este caso es de interés para el estudio de especies colapsadas que no se han recuperado a pesar de la existencia de moratorias (prohibición de las capturas) en estas pesquerías. En estos casos la mortalidad por pesca es cero ($F_i = 0$) y, como argumentado en (2), es habitual considerar una mortalidad natural del stock constante, $M_i = M$.

Siguiendo los razonamientos dados en las secciones anteriores, la condición de equilibrio (3) viene determinada en este caso por

$$x_n^e = \frac{\beta^{n-1}}{1-\beta} f(x_n^e). \quad (8)$$

La condición de estabilidad del equilibrio (5) en este caso viene determinada por

$$f'(x_n^e) < \frac{1-\beta}{\beta^{n-1}} = \frac{f(x_n^e)}{x_n^e}. \quad (9)$$

Para el caso de función de reclutamiento $f(x)$ lineal con techo como el descrito en (6), la condición de estabilidad del equilibrio (7) en este caso viene determinada por

$$C \geq \frac{1-\beta}{\beta^{n-1}} x_{\min} = \bar{\beta} x_{\min}, \quad (10)$$

donde $\bar{\beta} = \frac{1-\beta}{\beta^{n-1}}$.

Podemos observar que la ecuación (10) tiene un derivada negativa. Teniendo en cuenta la relación existente entre la tasa de supervivencia β y la tasa instantánea de mortalidad natural M , dada por la ecuación (2), podemos observar en la ecuación (10) que, si por ejemplo, la mortalidad natural de una especie M , para la que existe una moratoria ($F = 0$), incrementa (tasa de supervivencia β disminuye) se puede pasar de una situación en que existe equilibrio estable a una en que no lo tiene, en donde $\frac{C}{x_{\min}} < \bar{\beta}$. Esta situación también puede ocurrir en pesquerías en donde no existan moratorias ($F > 0$) si se incrementa la mortalidad por pesca F (disminución de la tasa de supervivencia β).

4 Conclusiones

En este artículo hemos analizado la existencia y estabilidad del equilibrio en modelos poblacionales de especies marinas estructurados por edades. Para el caso de función de reclutamiento lineal con techo se muestra que, si las tasas de supervivencia de las cohortes disminuyen, por ejemplo por incremento en capturas no selectivas, es posible pasar de una situación en que existe equilibrio estable a una en que no lo tiene. Estos resultados pueden ser interesantes para analizar el colapso y falta de recuperación de muchas especies en donde un incremento de capturas no selectivas podría haber causado cambios sistemáticos en la estructura interna y en la evolución de estas especies.

5 Bibliografía

Anderson, C.N.K., Hsieh, C., Sandin, S.A., Hewitt, R., Hollowed, A., Beddington, J., May, R.M., Sugihara, G., 2008. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452, 835–839.

Beverton, R.J.H., Holt, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish Invest. Ser. II, Mar. Fish G.B. Minist. Agric. Fish. Food* 19.

Clark, C.W., 2006. *The Worldwide Crisis in Fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge.

Da Rocha, J.M., Gutiérrez, M.J., Antelo, L.T., 2012. Pulse vs. optimal stationary fishing: The Northern Stock of Hake. *Fisheries Research* 121/122, 51-62.

Gandolfo, G., 1996. *Economic Dynamics*. Springer-Verlag, Berlin.

Hilborn, R., Walters, C.J., 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics & Uncertainty*. Chapman & Hall, New York.

ICES, 2003. Report of the Study Group on Precautionary Reference Points For Advice on Fishery Management. ICES CM 2003/ACFM:15. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.

Luenberger, D.G., 1979. *Introduction to Dynamic Systems. Theory, Models, and Applications*. John Wiley & Sons, New York.

Sinclair, A.F., 2001. Natural mortality of cod (*Gadus morhua*) in the Southern Gulf of St Lawrence. *ICES J. Mar. Sci.* 58, 1-10.

Tahvonen, O., 2009a. Economics of harvesting age-structured fish populations. *J. Environ. Econom. Manag.* 58, 281–299.

Tahvonen, O., 2009b. Optimal Harvesting of age-structured fish populations. *Marine Resource Economics* 24, 147-169.

Townsend, R.E., 1986. A critique of models of the American lobster fishery. *J. Environ. Econom. Manag.* 13, 277–291.

Walters, C.J., Martell, S.J.D., 2004. *Fisheries Ecology and Management*. Princeton University Press, Princeton.

Wilén, J.E., 1985. Bioeconomics of renewable resource use, in: A.V. Kneese, J.L. Sweeney (Eds.), *Handbook of Natural Resource and Energy Economics*, vol.1, Elsevier, Amsterdam.

Wilén, J.E., 2000. Renewable resource economists and policy: what differences have we made?. *J. Environ. Econom. Manag.* 39, 306–327.