

EFFECTOS DE LA PRESIÓN PESQUERA SOBRE LAS POBLACIONES  
DE *Xyrichtys novacula* (LINNAEUS, 1758) (OSTEICHTHYES:  
LABRIDAE)

Miquel Palmer, Marta Linde y Beatriz Morales-Nin

IMEDEA (CSIC-UIB) Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados

C/ Miquel Marqués, 21. 07190. Esporles (Mallorca)

e-mail Miquel Palmer: [ieampv@uib.es](mailto:ieampv@uib.es)



## ÍNDICE

|                                  |           |
|----------------------------------|-----------|
| <b>Introducción</b>              | <b>1</b>  |
| <b>Material y métodos</b>        | <b>11</b> |
| Modelo matricial                 | 11        |
| Diseño                           | 11        |
| Predicciones                     | 19        |
| Datos empíricos                  | 21        |
| Muestreo                         | 21        |
| Análisis de los datos            | 22        |
| <b>Resultados</b>                | <b>24</b> |
| Predicciones del modelo          | 24        |
| Comprobación de las predicciones | 29        |
| <b>Discusión</b>                 | <b>37</b> |
| <b>Bibliografía</b>              | <b>40</b> |

## INTRODUCCIÓN

Las especies comerciales presentan cambios en los patrones de crecimiento y reproducción que podrían ser causados por la explotación pesquera.

La pesca puede repercutir sobre las poblaciones de varias formas, por ejemplo, puede disminuir la densidad de la población, y por tanto, la competencia intraespecífica. La reducción de la competencia intraespecífica, implicaría un aumento de los recursos *per capita* que podría conducir a un aumento la tasa de crecimiento, y a su vez, adelantar la edad de maduración, en caso de que el proceso de maduración dependa de la talla. Existe evidencia experimental sobre la correlación entre el crecimiento, la edad y talla de maduración en peces (Reznick, 1993, Morita & Morita, 2002). Generalmente, los peces que crecen rápido maduran más temprano y a tallas mayores que los peces que crecen despacio. La disminución de la competencia intraespecífica podría explicar los cambios observados en varios stocks de especies comerciales (Haug & Tjemsland, 1986, Browering & Brodie, 1991, Rijnsdorp, 1993, Rochet, 1998). Hutchings (1993) comprobó empíricamente que estos cambios pueden ser inducidos por la pesca. Cuando dos poblaciones no explotadas de *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) (“brook trout”) fueron sometidas a explotación, se observó un incremento de la tasa de crecimiento, un aumento en la talla de maduración en una de las poblaciones, y una disminución de la edad de maduración en ambas.

El crecimiento y la reproducción de los peces son frecuentemente sensibles a las condiciones ambientales (Duponchelle et al., 1998, Pampoulie et al., 2000). Este fenómeno se denomina plasticidad fenotípica (Pigliucci, 2001). Sin embargo, en condiciones naturales es difícil determinar que factores repercuten sobre la plasticidad fenotípica de un rasgo, debido a la dificultad de medir todas las variables que pueden entrar en juego. En estudios experimentales, se ha comprobado, por ejemplo, la existencia de plasticidad fenotípica en la fecundidad y el tamaño del huevo en función de la heterogeneidad del sustrato (Duponchelle & Legendre, 2001), y en el crecimiento, en función de la temperatura, la salinidad y la cantidad de alimento

(Lin & Dunson, 1999). Este tipo de plasticidad, denominada modulación fenotípica, puede ser no adaptativa, y representar irregularidades del desarrollo frente a las perturbaciones del medio ambiente (Smith-Gill, 1983). Sin embargo, algunas normas de reacción podrían ser adaptativas (ver glosario de definiciones en la página 10).

Stearns (1983) desarrolló un modelo gráfico para explicar la ventaja de poseer plasticidad fenotípica en la edad y la talla de maduración (fig. 1). Una población formada por individuos genéticamente idénticos puede presentar diferentes tasas de crecimiento según en el ambiente en el cual se desarrolle. Por ejemplo, en ambientes desfavorables los organismos crecerán más despacio que en ambientes favorables (hay que tener en cuenta que en estas condiciones, la variación en el crecimiento representa una limitación fisiológica). Stearns considera dos posibles reglas de maduración: madurar siempre a la misma talla (regla 1) o madurar siempre a la misma edad (regla 2). En el caso de los ambientes desfavorables, transcurre mucho tiempo antes de que un organismo llegue a madurar si la maduración se produce a una talla fija. Esto supone incrementar el riesgo de morir antes de reproducirse. Si por el contrario se madura a una edad fija, en ambientes desfavorables se habrá alcanzado solo una talla discreta. Esto supone una disminución de la fecundidad, ya que esta aumenta frecuentemente con la talla del individuo. Según el modelo, la norma de reacción óptima (la talla y edad de maduración que maximiza el éxito reproductivo del organismo) será una vía intermedia (regla 3), que supondrá un compromiso entre el riesgo de mortalidad y el riesgo de tener menos descendencia.

Morita & Morita (2002) cuantificaron la plasticidad fenotípica de la edad y la talla de maduración en la especie *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) (“white-spotted char”) y comprobaron que esta especie se ajusta a la regla de maduración del modelo de Stearns (1983).

Además, la pesca puede repercutir indirectamente sobre la población alterando la abundancia de otras especies que podrían ser competidores, predadores o presas de la especie diana. Por ejemplo, el peso de las hembras maduras de la especie *Solea solea* (Linnaeus, 1758)

se duplicó al final de los años 60, a la vez que se intensificó la utilización de artes de arrastre. Parece probable que este aumento de peso sea debido a un aumento de la disponibilidad de presas bentónicas, causado al remover el fondo con los artes de arrastre (de Veen, 1976; Millner & Whiting, 1996).

**Es decir, la pesca puede aumentar los recursos *per capita* e inducir cambios en las especies comerciales que presenten plasticidad fenotípica en el crecimiento y/o la maduración.**

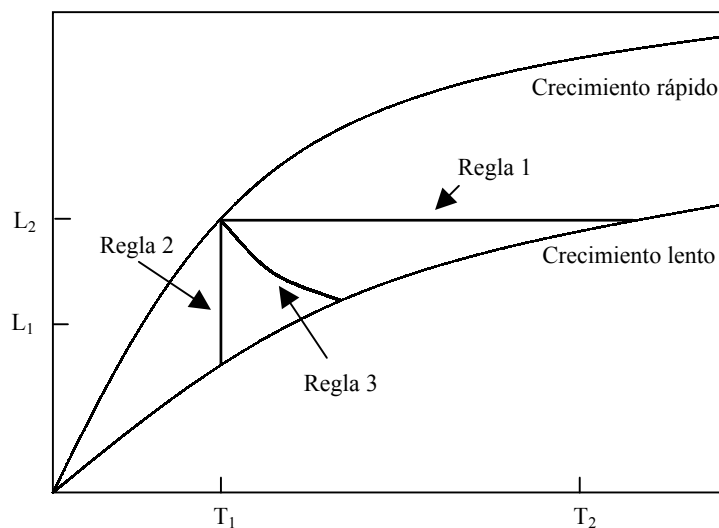


Figura 1. Interpretación gráfica de Stearns (1983) sobre la ventaja de poseer plasticidad fenotípica en la edad y la talla de maduración en ambientes heterogéneos.

La mortalidad por pesca no es la misma para todos los individuos de una población. En la mayoría de los casos, los artes están diseñados para extraer los individuos de mayor talla, aumentando la mortalidad de los individuos adultos, y por tanto, disminuyendo la biomasa del stock parental. Esta reducción en la capacidad reproductora podría ser compensada al menos de tres formas: 1) aumentando la supervivencia en la fase adulta mediante una disminución de la talla corporal, y por tanto, aumentar las oportunidades de apareamiento, 2) adelantando la maduración, 3) aumentando la fecundidad. Es posible que la misma población experimente más

de un cambio a la vez. En estos casos, un cambio en el crecimiento o en la reproducción también podría tener carácter adaptativo.

Según un modelo teórico para predecir la edad de maduración óptima (Rowell, 1993), los peces que maduran a mayor edad estarían en gran desventaja frente a los peces con edades de maduración menores, cuando la tasa de mortalidad extrínseca (mortalidad por pesca) de los individuos adultos es elevada. Puesto que la pesca elimina frecuentemente los individuos de mayor talla, frente a altas presiones pesqueras, el modelo predice una reducción en la edad de maduración.

Las hipótesis planteadas anteriormente explicarían los cambios observados en ciertos stocks. Ricker (1981) observó una reducción del peso corporal del 34 % de las poblaciones explotadas de *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (“pink salmo”) durante los últimos 50 años. Según el autor, el cambio de peso fue consecuencia de un cambio en los precios de mercado que aconteció a finales de los años 40. A partir de esa época, el pescado se valoró por su tamaño y no por su peso, de modo que los pescadores incrementaron la luz de malla de las redes. En este caso, una reducción de la talla aumentaría la supervivencia de los individuos adultos, de modo que el cambio de peso observado podría representar una respuesta frente a la selectividad de la mortalidad por pesca.

En el caso de la especie *Lepomis macrochirus* Rafinesque, 1819 (“bluegill sunfish”), las poblaciones explotadas mostraron un crecimiento más lento y una edad y talla de maduración más tempranas en comparación con las poblaciones no explotadas (Belk, 1995). Estas diferencias podrían ser explicadas por diferencias en el tipo de predador. En la zona no explotada, el mayor predador de los juveniles de la especie, *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) (“largemouth bass”), es más abundante que en las poblaciones explotadas. Un aumento de la mortalidad de los juveniles por parte de este predador puede inducir que los individuos de *Lepomis macrochirus* maduren a tallas a las cuales el riesgo de mortalidad se haya reducido, conduciendo a un aumento de la edad y la talla de maduración. Sin embargo, en las poblaciones

explotadas, la mortalidad de los juveniles es menor pero la predación de individuos adultos por parte del hombre es mayor. Por lo tanto, los peces pueden compensar los efectos de la pesca creciendo más lentamente y adelantando el proceso de maduración.

Otras especies, por ejemplo *Gadus morhua* (L.), compensan la reducción del stock parental producido por la pesca, aumentando su fecundidad (Rijnsdorp, 1991).

**Por lo tanto, la pesca además de reducir el stock parental, puede inducir cambios en el crecimiento y en la reproducción en las especies que presenten plasticidad fenotípica.**

Parte de la variabilidad fenotípica presente en las poblaciones es el reflejo de diferencias genéticas entre los individuos. Puesto que la pesca es una extracción selectiva, el mecanismo de selección natural también podría estar obrando sobre las poblaciones explotadas, seleccionando los genotipos menos afectados frente al aumento de la mortalidad por pesca.

Reznick et al. (1990) demostraron empíricamente la existencia de cambios genéticos en la maduración, inducidos por un aumento de la mortalidad. Estos autores observaron que las poblaciones de *Poecilia latipinna* (Lesueur, 1821) (“guppy”) que coexisten con un voraz predador, capaz de capturar individuos de todas las tallas y edades, maduran antes, a tallas menores y producen descendencia de menor tamaño y en mayor número, que las poblaciones que viven en ausencia de este predador. El experimento consistió en exponer estas últimas a la presencia del predador y observar los cambios a lo largo de los años. Así como predice la teoría, el aumento en la mortalidad seleccionó los peces que maduraban antes y a tallas menores, y que producían descendencia más pequeña y abundante.

Ricker (1981) interpretó la reducción de peso observada en *Oncorhynchus gorbuscha* como un cambio genético debido a la pesca selectiva.

En un estudio sobre los cambios de maduración de la especie *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758 (“North Sea plaice”), Rijnsdorp (1993) observó que la plasticidad fenotípica no era suficiente para explicar la disminución de la edad y la talla de maduración en dicha especie.

Un gran porcentaje de la variación en la edad y la talla de maduración quedaba sin explicar, sugiriendo la existencia de cambios evolutivos en la norma de reacción inducidos por la presión pesca.

En el caso de que los cambios en la norma de reacción representen cambios evolutivos inducidos por la pesca, el método propuesto por Olsen et al. (2004) para analizar la tendencia en las normas de reacción, puede ser utilizado como herramienta para la evaluación de las poblaciones, contribuyendo a reducir el riesgo de colapso.

Mientras que los cambios plásticos se pueden observar en un plazo de tiempo relativamente corto, los cambios evolutivos aparecen a lo largo de generaciones. En función del tiempo de respuesta, los efectos de la pesca se clasifican en: 1) efectos a corto plazo, mediados por plasticidad fenotípica, y 2) efectos a largo plazo, debidos a la presión selectiva impuesta por la extracción pesquera.

Al contrario de la reversibilidad de los cambios mediados por plasticidad fenotípica, la selección de un fenotipo por acción de la pesca puede ser difícil de revertir, y en todo caso, suponer un largo periodo de recuperación. Puesto que estos cambios repercuten sobre la producción, y dado que el objetivo de la gestión pesquera es asegurar una captura sostenible a lo largo de generaciones futuras, es necesario tener en cuenta los efectos evolutivos producidos por la pesca en la elaboración de planes de gestión (Browman, 2000).

### **El caso del raor en las Baleares**

En Mallorca, la pesca recreativa es una actividad importante que representa un volumen aproximado de 3000 toneladas/año. El aumento de licencias durante estos últimos años es representativo de un aumento de la presión de esta actividad sobre las especies diana, entre ellas, *Xyrichtys novacula* (raor). La observación de diferencias significativas en la talla media durante esta última década (Riera & Linde, 2001) podría considerarse consecuencia de los



efectos directos de la explotación sobre las poblaciones, y un indicio de la posible existencia de cambios más importantes.

El raor es un hermafrodita secuencial proterogínico, todos los machos provienen de la inversión sexual de una hembra. En una especie congénere, *Xyrichthys pentadactylus* (Linnaeus, 1758), la hembra de mayor tamaño invierte su sexo cuando el macho es eliminado, demostrándose que el cambio de sexo se produce a raíz de un cambio en la organización social (Nemtsov, 1985). Es probable que en *X. novacula* la inversión sexual sea también un proceso controlado socialmente (es decir, que dependa de la abundancia de los machos, por tanto, del *sex-ratio*)

A continuación se resume los patrones y procesos descritos a lo largo de esta introducción, así como los objetivos concretos de este estudio.

### **1) PATRONES OBSERVABLES**

La pesca produce (o puede producir) cambios a tres niveles diferentes:

- a) Comunidad: Se trata de efectos difícilmente predecibles, específicos de cada escenario considerado (ejemplos: cambios en el recurso disponible, relajación o acentuación de la competencia interespecífica y cambios en los depredadores).
- b) Población: En general se asume que la pesca produce un incremento de recurso per capita, implicando una relajación de la competencia intraespecífica, o más en general, cambios en el patrón de competencia intraespecífica entre diferentes grupos (por ejemplo, juveniles/adultos). Esto se traduce en cambios demográficos que pueden ser
  - i) Estructura en edades.
  - ii) Cambios en el tamaño de la población (viabilidad de la población a largo plazo, o capacidad de explotación).
- c) Individuo.

- i) Cambios en características de la historia vital. El ejemplo mas claro es un adelanto de la edad de maduración.
- ii) Cambios en el patrón de crecimiento.

## **2) CAUSAS:**

Todos estos patrones están más o menos estrechamente correlacionados. De manera concreta, la historia vital a nivel individual (por ejemplo, edad de maduración y tasa de crecimiento) puede determinar la estructura demográfica de la población y su viabilidad a largo plazo). Estos patrones pueden tener su base en:

- a) Plasticidad fenotípica relacionada con limitaciones fisiológicas de carácter no adaptativo. Cada individuo maximiza su capacidad de crecimiento y reproducción en función de la energía *per capita* disponible y de su límite fisiológico. Todos los individuos son genéticamente equivalentes y existe un solo patrón de crecimiento común, pero en ambientes desfavorables se desarrollan fenotipos subóptimos.
- b) Plasticidad fenotípica adaptativa. Todos los individuos son genéticamente equivalentes, pero existe mas de un patrón de crecimiento. En este caso se asume que todas las poblaciones han desarrollado evolutivamente la capacidad de desarrollarse de una u otra manera en función de características ambientales específicas, y que cada fenotipo es óptimo en su ambiente específico . Un individuo de cualquier población puede generar un fenotipo óptimo para cada conjunto de condiciones ambientales específicas
- c) Selección: Poblaciones genéticamente diferenciadas y con fenotipos adaptados a unas (y solo unas) condiciones ambientales específicas.

## **3) OBJETIVOS CONCRETOS**

PATRONES: Se ha determinado la existencia de diferencias entre poblaciones de:

1. Edad de cambio de sexo.
2. Estructura demográfica.
3. Tasa de crecimiento (y más en general, trayectorias ontogenéticas).

PROCESOS: Se ha elaborado un modelo para explorar los cambios demográficos inducidos por la presión pesquera en función del tipo de crecimiento. El modelo es específico para hermafroditas secuenciales. Las predicciones teóricas coinciden con las diferencias observadas entre las poblaciones pescadas y no pescadas. Los resultados sugirieron que el cambio del patrón de crecimiento experimentado por *Xyrichthys novacula* es una respuesta frente a la presión pesquera.

Este modelo servirá de base para futuros estudios encaminados a establecer la viabilidad de las poblaciones bajo diferentes tipos de gestión, sus costes y sus beneficios.

## **Glosario de definiciones de terminos utilizados a lo largo de este informe**

- 1) Canalización: Conjunto de procesos históricamente seleccionados para mantener (dar lugar a) un fenotipo constante a pesar de una cierta variabilidad genética (canalización genética) o medioambiental (canalización medioambiental). Se asume que el rasgo canalizado debe tener su optimo (en términos de *fitness*) dentro del rango (genético o ambiental).
- 2) Plasticidad fenotípica adaptativa: Conjunto de procesos históricamente seleccionados para producir diferentes fenotipos en función de determinado parámetro medioambiental. Se asume que el rasgo plástico tiene diferentes óptimos (en términos de *fitness*) para diferentes valores del parámetro medioambiental.
- 3) Plasticidad fenotípica producida por limitaciones fisiológicas de carácter no adaptativo: Variabilidad potencial de un organismo de variar las características de su desarrollo ontogenético en función de (esencialmente) el recurso disponible, dando lugar a fenotipos diferenciados. Se asume que el organismo aprovecha siempre de manera óptima el recurso disponible, canalizándolo hacia su desarrollo y reproducción, con ontogenias que variaran en función de (esencialmente) el recurso.
- 4) Norma de reacción: conjunto de fenotipos potencialmente producidos por el mismo genotipo. Se trata de un concepto descriptivo de un patrón, sin que se asuma nada acerca de las causas o procesos que pueden generarlo.
- 5) *Fitness*: Cantidad de organismos reproductores que es capaz de producir un organismo (y por extensión, una clase de fenotipos o genotipos).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Modelo matricial de población

#### DISEÑO

Los modelos poblacionales predicen la variación del tamaño de una población en función de dos parámetros esenciales: las tasas de fertilidad y mortalidad. Los modelos matriciales más sencillos predicen el tamaño de una población teniendo en cuenta que las poblaciones están estructuradas en clases de edad, y que la mortalidad y la fertilidad varían con la edad.

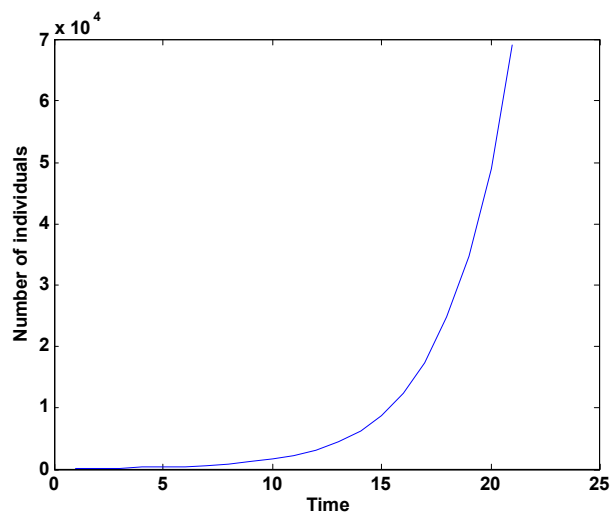
Un ejemplo sencillo sería el de una especie con una esperanza de vida de tres años. En este caso:

$$\begin{pmatrix} n1 \\ n2 \\ n3 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} n1 \\ n2 \\ n3 \end{pmatrix} (t)$$

$$n(t+1) = A * n(t)$$

donde  $n_i(t)$  es el número de individuos de la clase de edad  $i$  en el tiempo  $t$ ,  $n_i(t+1)$  es el número de individuos de la clase de edad  $i$  en el tiempo  $(t+1)$ ,  $F_i$  es la fertilidad *per capita* de cada clase de edad (el número de descendientes por unidad de tiempo) y  $P_i$  es la proporción de individuos que consiguen pasar a la siguiente clase de edad.

Asignando un valor concreto a estos 5 parámetros, la predicción de este modelo es la siguiente:



Esta predicción es obviamente simplista, ya que ni  $F_i$  ni  $P_i$  permanecen constantes en el tiempo. Sin embargo, este tipo de modelos permite comparar las expectativas de crecimiento de sistemas mucho más complejos al cambiar los parámetros de reproducción y supervivencia mediante un análisis de la matriz  $A$ . La descomposición en valores singulares, *singular value decomposition*, permite comparar de manera directa diferentes poblaciones (Caswell, 2001). Por ejemplo, en los casos más sencillos, un solo parámetro ( $\lambda$ ), determina si una población crece, decrece o se mantiene estable.

En el caso del raor la matriz  $A$  debe ser más compleja para describir adecuadamente el comportamiento del sistema. Se han considerado hasta 9 clases de edad (el individuo de mayor edad detectado durante el muestreo resultó ser de 7+ años). Igualmente, ha sido necesario considerar tres estados (*stage*) diferenciados (i.e., juveniles, hembras y machos). También se ha definido la probabilidad (tasa) de difusión de un estado a otro para cada una de las 9 clases de edad consideradas. Este modelo incluye también relaciones no lineales entre algunos parámetros. Todo esto dificulta el análisis de la matriz  $A$ . De hecho, deducir cualquier relación funcional entre variables clave en sistemas no lineales de forma analítica es muy complejo. Los llamados análisis dinámicos son en estos casos una alternativa más sencilla. La estrategia es dejar que el sistema evolucione durante un elevado número de generaciones bajo diferentes escenarios.

En el caso del raor, se desconocen algunos de los parámetros clave del sistema (por ejemplo la abundancia total y sus cambios a largo plazo), por tanto, la estrategia analítica ha sido dejar que el modelo evolucione (desde una distribución aleatoria de edades y estados) manteniendo artificialmente la biomasa total del sistema constante. Esta estrategia no debe entenderse como un intento de emulación del comportamiento *natural* del sistema, sino como una argucia analítica que permite explorar relaciones entre variables. La interpretación biológica del análisis es intuitiva: se trata de predecir las frecuencias relativas de individuos para las

diferentes clases de edad y estados cuando se llega a un punto de equilibrio desde una composición inicial arbitraria.

El modelo específico ha sido adaptado a partir de los llamados modelos de difusión (*Diffusion models*, Caswell, 2001). Estos modelos permiten tener en cuenta las migraciones entre poblaciones. En nuestro caso, las “poblaciones” son los tres estados considerados (juveniles, hembras y machos), siendo las únicas tasas de difusión no nulas las correspondientes a los cambios de hembras a machos y de juveniles a hembras (la probabilidad de paso de, por ejemplo, machos a hembras es cero).

La forma general de un modelo matricial de población es la siguiente:

$$n(t+1) = A * n(t)$$

de donde  $n(t+1)$  y  $n(t)$  son los vectores que describen la estructura de la población en los momentos  $t$  y  $t+1$ .

El modelo específico para este caso es el siguiente:

$$\begin{pmatrix} juv \\ fem \\ mal \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} (I - D_1) & 0 & 0 \\ D_1 & (I - D_2) & 0 \\ 0 & D_2 & I \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} A_{juv} & 0 & 0 \\ 0 & A_{fem} & 0 \\ 0 & 0 & A_{mal} \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} juv \\ fem \\ mal \end{pmatrix} (t)$$

de donde, por analogía con la forma general,

$$juv = \begin{pmatrix} j1 \\ j2 \\ j3 \\ j4 \\ j5 \\ j6 \\ j7 \\ j8 \\ j9 \end{pmatrix} \quad fem = \begin{pmatrix} f1 \\ f2 \\ f3 \\ f4 \\ f5 \\ f6 \\ f7 \\ f8 \\ f9 \end{pmatrix} \quad mal = \begin{pmatrix} m1 \\ m2 \\ m3 \\ m4 \\ m5 \\ m6 \\ m7 \\ m8 \\ m9 \end{pmatrix}$$

Estos tres vectores están formados por las abundancias (numero de individuos) de cada edad (de 1 a 9 años), para cada una de las tres clases consideradas (juveniles, hembras y machos). Por tanto, estos vectores describen la estructura de la población en el momento t.

Por otra parte,

$$I = \begin{pmatrix} 100000000 \\ 010000000 \\ 001000000 \\ 000100000 \\ 000010000 \\ 000001000 \\ 000000100 \\ 000000010 \\ 000000001 \end{pmatrix} \quad D_1 = \begin{pmatrix} d1 & 00000000 \\ 0 & d2 & 00000000 \\ 00 & d3 & 00000000 \\ 000 & d4 & 000000 \\ 0000 & d5 & 0000 \\ 00000 & d6 & 000 \\ 000000 & d7 & 00 \\ 0000000 & d8 & 0 \\ 00000000 & d9 \end{pmatrix} \quad A_{juv} = \begin{pmatrix} p1 & 00000000 \\ 0 & p2 & 00000000 \\ 00 & p3 & 0000000 \\ 000 & p4 & 000000 \\ 0000 & p5 & 0000 \\ 00000 & p6 & 000 \\ 000000 & p7 & 00 \\ 0000000 & p8 & 0 \\ 00000000 & p9 \end{pmatrix}$$

I es la matriz identidad,  $D_1$  es la matriz de difusión entre juveniles y hembras ( $d_i$  es la probabilidad de maduración en la edad  $i$ ; de manera equivalente  $D_2$  es la matriz de difusión entre hembras y machos), y  $A_{juv}$  es la matriz de proyección, siendo  $p_i$  el porcentaje de individuos de edad  $i-1$  que pasan a edad  $i$ ; las matrices de proyección para las hembras y machos son respectivamente  $A_{fem}$  y  $A_{mal}$ ).

Ha sido necesario asumir una serie de relaciones funcionales ya que el numero de parámetros implicados es muy elevado. A continuación se detallan estas asunciones implícitas y las relaciones funcionales entre parámetros que se han considerado.

### Fertilidad (F)

1) La biomasa total de propágulos producidos en una generación es igual a la menor de las dos cantidades siguientes (recuérdese que este punto es una argucia matemática para mantener la biomasa del sistema constante):



a) La biomasa de propágulos que potencialmente puede producir el sistema a partir de la estructura demográfica actual. Concretamente, del número de hembras y de su tamaño y de un *sex-ratio* umbral, por encima del cual se asume que parte de los huevos no serán fecundados.

b) El déficit de biomasa experimentado por la generación actual (pérdidas por mortalidad).

Por tanto, la biomasa total del sistema permanece constante (la media de los  $\lambda$  de la Matriz  $A$  correspondientes a un número elevado de generaciones es muy próxima a 1). Esta estrategia de cálculo permite comparar la dinámica esperada del sistema en condiciones de equilibrio.

2) A partir de esta condición de equilibrio se puede estimar el número de propágulos producidos en cada generación. Para el caso de las hembras, el número de huevos está relacionado con el tamaño corporal, que a su vez depende de manera no-lineal de la edad.

La relación entre edad y talla se asume descrita por el modelo de von Bertalanffy:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

donde  $L_t$  es la talla a la edad  $t$ ,  $L_\infty$  es la talla asintótica,  $K$  es la tasa de crecimiento hacia la longitud asintótica, y  $t_0$  es la edad a la cual la talla es cero para la trayectoria de crecimiento modelada.

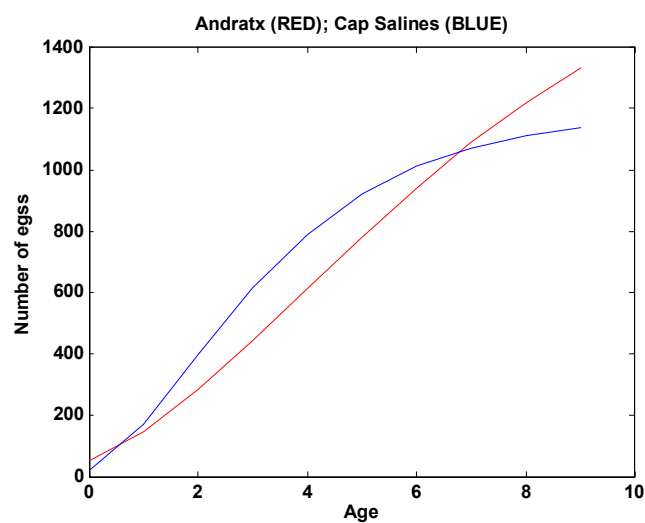
Asumiendo que la biomasa potencial de huevos producida es proporcional a la biomasa de la hembra:

$$\begin{aligned} B_{\text{eggs}} &= k_1 \cdot B_{\text{female}} \\ &= k_2 \cdot (\text{size}^3) \\ &= k_2 \cdot (L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}))^3 \end{aligned}$$

Asumiendo que la biomasa de un huevo es proporcional a la biomasa de un individuo de edad cero:

$$\begin{aligned} N_{\text{eggs}} &= k_3 \cdot (B_{\text{eggs}} / B_0) \\ N_{\text{eggs}} &= k_3 \cdot [(k_2 \cdot (L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}))^3) / B_0] \end{aligned}$$

Cada población parece tener una relación entre edad y biomasa específica (ver más adelante). Aquí se presentan las relaciones entre edad y número de huevos esperados en dos poblaciones bien diferenciadas. Andratx (morfotipo 1) parece presentar una tasa de crecimiento juvenil más elevada, pero también una talla final más pequeña que en el caso de Cap Salines (morfotipo 2). El número de huevos por generación esperado en cada caso será (recuérdese que a falta de determinar alguna de las constantes implicadas, las escalas son arbitrarias, y solo puede compararse la forma de las curvas):



Esto significa que la fertilidad de las hembras del morfotipo 1 es mayor a edades tempranas. De hecho es posible que la fertilidad siempre sea mayor ya que en estas poblaciones no hay apenas hembras longevas (ver mas adelante).

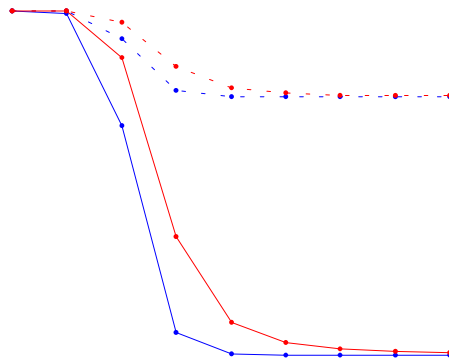
Esta misma relación funcional es aplicable a los machos, pero a una escala proporcional diferente.

### Tasa de supervivencia (P)

1) La tasa de supervivencia  $P$  es el producto de una tasa de supervivencia intrínseca ( $PI$ ) y una tasa de supervivencia extrínseca. La tasa de supervivencia extrínseca corresponde a la presión pesquera ( $PP$ ).

a)  $PI$  depende del estado. Se asume que la tasa de mortalidad intrínseca de los juveniles es mayor que la de individuos maduros, y que es igual para hembras y machos. También se asume que es constante en el tiempo y que, dentro de cada estado, no cambia con la edad.

b)  $PP$  (probabilidad de supervivencia a la presión pesquera) depende de la edad. Las consecuencias de esta asunción se explicitan en la grafica siguiente, donde se comparan las tasas de supervivencia de los dos morfotipos mencionados en el caso de alta (0.8) y baja presión pesquera (0.2).



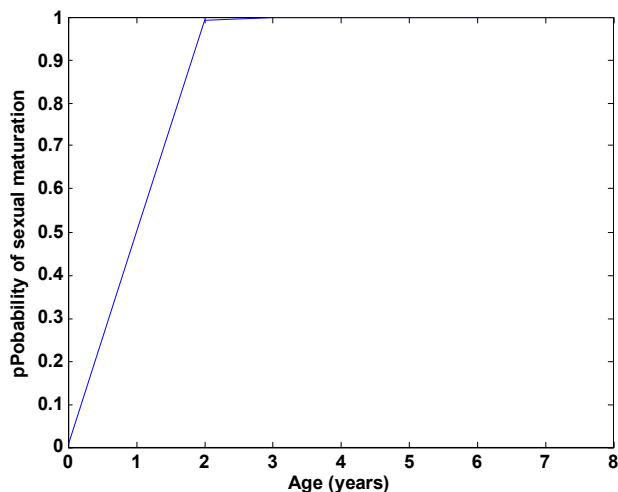
La supervivencia en ambas poblaciones es elevada a baja presión pesquera, y disminuye de forma muy significativa a partir de los 2 años de edad, cuando se aumenta la mortalidad por pesca. Independientemente del grado de explotación, el morfotipo 1 (Andratx) presenta tasas de supervivencia mayores que la población de crecimiento lento (Cap Salines).

Se ha ajustado el punto de inflexión de todas las curvas para una talla de 15 cm, en base a los histogramas de clases de talla obtenidos para las cuatro poblaciones estudiadas. Esto implica que los juveniles no son pescados ( $PP = 1$ ), y que los adultos por encima de 15 cm son pescados con la misma eficiencia, de manera prácticamente independiente a su talla.

### Difusion (D)

Los cambios de estado son unidireccionales (sólo de juveniles a hembras y de hembras a machos).

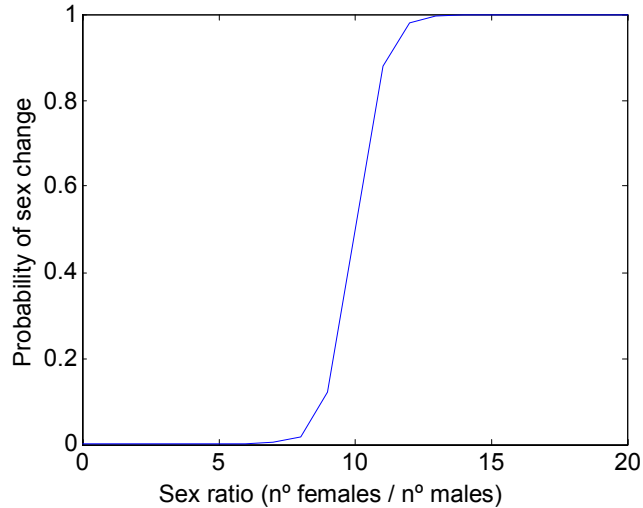
Se modeló de manera diferente el paso de juvenil a hembra y el paso de hembra a macho. En el primer caso, se consideró la existencia de una edad de cambio de estado óptima. Como no se ha detectado ningún juvenil, y las hembras más jóvenes fueron de 1+ años, se considero que esta edad óptima es al año de vida (aunque podría ser mas precoz). La probabilidad de cambio de estado finalmente asumida se especifica en la gráfica siguiente:



En el caso del paso de hembra a macho, las evidencias disponibles sugieren que se trata de un fenómeno frecuencia-dependiente (Nemtsov, 1985). Se ha asumido arbitrariamente el valor de 10 para el *sex-ratio* (nº hembras / nº machos) a partir del cual aumenta la probabilidad de pasar de hembra a macho.

Se asume por tanto que existe un *sex ratio* crítico a partir del cual la probabilidad de que una hembra se transforme en macho aumenta de forma brusca, de acuerdo con los datos disponibles, por lo tanto, cuando desaparece el macho dominante de un harén, la hembra de

mayor talla se transforma en macho en un plazo de tiempo muy corto. ). La probabilidad de cambio de estado finalmente asumida se especifica en la gráfica siguiente:



El modelo matricial de poblaciones se implementó en MATLAB (Apéndice 1). Se simuló el paso de 1000 ciclos anuales en cada ocasión y se evaluó, en cada caso, el punto de equilibrio del sistema, y por tanto, si sus predicciones eran estables.

### PREDICCIONES

El modelo permitió predecir los valores esperados de una serie de parámetros demográficos al cambiar algunas de las variables del sistema. Los parámetros demográficos analizados fueron:

1. Histogramas de frecuencias por clases de edad y talla, separando hembras y machos
2. Talla media de machos y hembras
3. Edad en la que se produce el cambio de sexo ( $AGE_{50}$ )
4. Número potencial de propágulos por generación (producto de las fertilidades femenina y masculina; Charnov & Skúladóttir, 2002).

Debe recordarse que estos valores son sólo indicativos de las tendencias esperadas, y que su valor absoluto depende de los valores de los diferentes parámetros en juego. Por tanto, la utilidad fundamental del modelo es comparar las tendencias de estos parámetros demográficos al variar alguna de las variables del sistema.

Se ha explorado el efecto en los parámetros demográficos de la variación de las siguientes variables:

1. Presión pesquera. La tasa de mortalidad extrínseca se varió para emular un gradiente de presión pesquera creciente, desde 0.2 (poca presión) hasta 0.8 (presión intensa).
2. Tipo de curva de crecimiento. Las poblaciones muestreadas y analizadas mostraron diferencias de crecimiento, diferenciándose dos morfotipos. El primero se caracteriza por un crecimiento juvenil más rápido, por presentar juveniles de edad cero de menor tamaño y talla final (talla asintótica) menor que en el morfotipo 2. Se han comparado las consecuencias demográficas de estos dos tipos de crecimiento, concretamente entre las poblaciones de Andratx (morfotipo 1) y Cap Salines (morfotipo 2).

## Datos empíricos

### MUESTREO

Se recolectaron individuos de 4 poblaciones de *Xyrichtys novacula*, localizadas en las Islas Baleares, dos en Mallorca (Andratx y Cap Salines), una en la reserva de Menorca y una en Cabrera (Na Rodona), durante el verano del 2003. La regulación de la actividad pesquera es diferente en cada una de estas zonas. Las zonas de Mallorca están abiertas a la pesca (excepto los meses de junio a agosto), la zona de Menorca es reserva integral, de modo que está protegida de cualquier actividad extractiva, mientras que la pesca en la zona de Cabrera está restringida a un número limitado de embarcaciones.

Los muestreos se realizaron entre 15 y 30 m de profundidad, aproximadamente. Las pescas se realizaron con volantín (armado de anzuelos del n° 7 y 8).

Se determinó la longitud total (LT), sexo y edad de cada uno de los ejemplares. La LT se determinó a partir de fotografías digitales mediante el programa tpsDig (Rohlf, 2001). *Xyrichtys novacula* presenta dimorfismo sexual en la coloración, de modo que es posible determinar *de visu* el sexo de los ejemplares. Las hembras poseen una mancha nacarada en la región abdominal (fig. 2), que está ausente en los machos. Los individuos determinados como intersexo no fueron incluidos en los análisis. La determinación de la edad se basó en el análisis de los otolitos *sagitta*. Los otolitos fueron extraídos, incluidos en resina (*crystalbound*) y pulidos. La lectura de los otolitos se realizó mediante una lupa binocular Leica MZ16 con luz reflectante. La estima de la edad se basó en la contabilización de los anillos opacos (fig. 3).

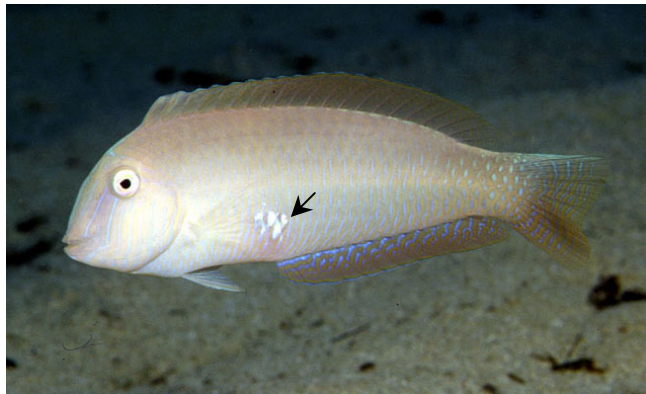


Figura 2. Imagen de una hembra de la especie *Xyrichtys novacula*. La flecha indica la mancha nacarada característica de la librea femenina.

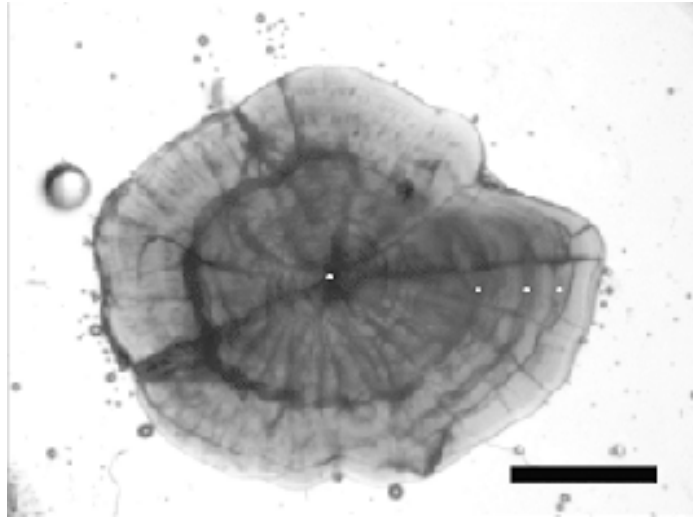


Figura 3. Imagen de un otolito, incluido en resina, visto a la lupa binocular. El punto blanco central indica la posición del núcleo, los restantes indican los anillos opacos. La escala gráfica indica 1 mm.

Para todo ello, se han seguido los protocolos estándar (Panfili et al., 2002).

### ANÁLISIS DE LOS DATOS

La existencia de diferencias en la edad y talla media entre poblaciones para ambos sexos se analizó mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de un factor (población) y el test *post hoc* de Tukey HSD.

Los parámetros de la curva de crecimiento de von Bertalanffy se obtuvieron mediante ajuste no lineal de los datos talla-edad obtenidos para cada una de las poblaciones. Se utilizó la rutina “nlinfit” (*non-linear fitting*) de MATLAB, que además permite la estimación de los márgenes de error del 95% de cada curva.

Para cada una de las poblaciones se estimó la edad de cambio de sexo,  $AGE_{50}$ , como la edad a la cual la probabilidad de cambiar a macho es del 50 %. Para ello, el sexo (variable dependiente) se ajustó a un modelo logístico (distribución binomial) con la edad como variable independiente continua y la población de procedencia como variable independiente categórica (para evaluar la significación de las diferencias entre poblaciones). Este análisis se completó con la rutina GLZ implementada en STATISTICA.

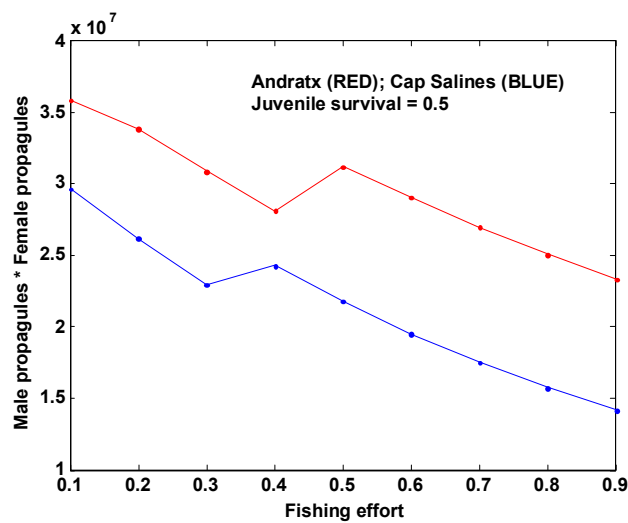


A partir de los parámetros específicos de cada población se determinaron los valores de  $AGE_{50}$ . De manera análoga, se realizó el mismo análisis para calcular  $L_{50}$  (talla a la cual la probabilidad de cambiar a macho es del 50 %).

## RESULTADOS

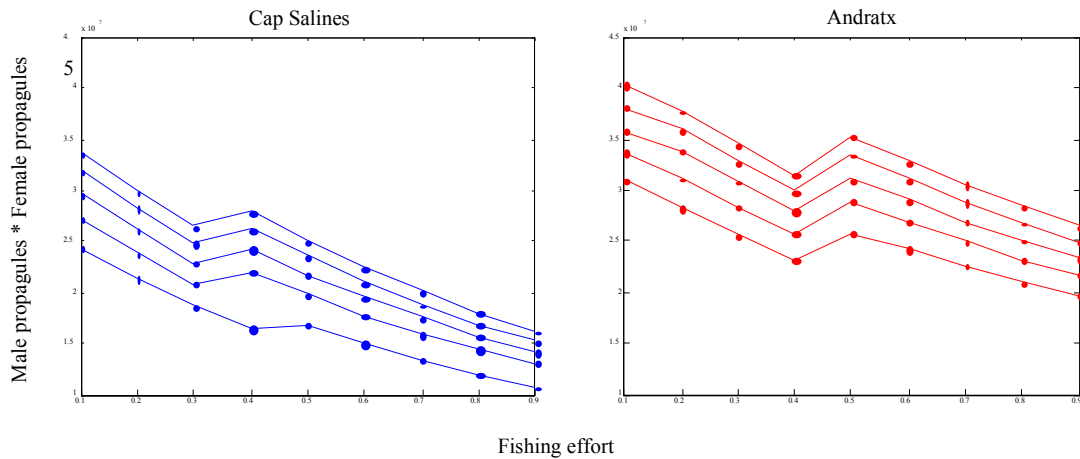
### Predicciones del modelo

La variación en el producto de propágulos (*PProp*) entre poblaciones con diferentes tipos de crecimiento (rápido o lento) frente al aumento de la presión pesquera (asumiendo una probabilidad de supervivencia en el estado juvenil de 0.5), fue la siguiente:



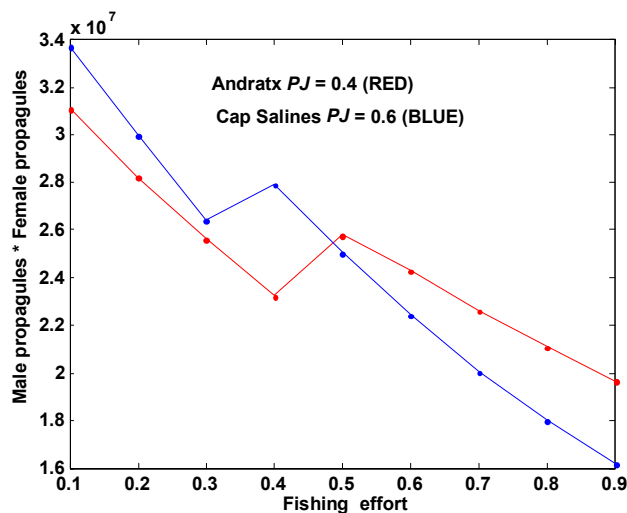
Según esta predicción, el morfotipo de crecimiento rápido produciría un mayor número de propágulos (mayor éxito reproductivo) que el morfotipo de crecimiento lento (Cap Salines) cualquiera que fuese la presión pesquera. Obviamente, la evidencia experimental no coincide con esta predicción ya que si crecer rápido y madurar pronto no tiene ningún coste en fitness, todas las poblaciones tenderían a ser iguales.

Esta predicción es extensiva para un amplio margen de tasas de supervivencia juvenil (*PJ* de 0.4 a 0.6):



Aquí se propone la existencia de un diferencial de supervivencia juvenil entre los dos morfotipos. Se han descrito la existencia de correlaciones positivas entre el tamaño del huevo, tamaño de la larva y supervivencia juvenil. Un huevo de mayor tamaño dispone de una mayor cantidad de energía para el crecimiento, dando lugar a una larva de mayor tamaño. Un aumento en el tamaño de la larva aporta una serie de beneficios que, en conjunto, aumentan su probabilidad de supervivencia (Fuiman & Werner, 2002 Winemiller & Rose, 1992). En caso de que la diferencia de tamaño entre los morfotipos, durante la primera etapa de crecimiento ( $L_0$ ) fuese suficiente para marcar una diferencia en la tasa de supervivencia de los juveniles, el valor de  $PJ$  (probabilidad de supervivencia de juveniles) sería menor para la población de Cap Salines (morfotipo 2).

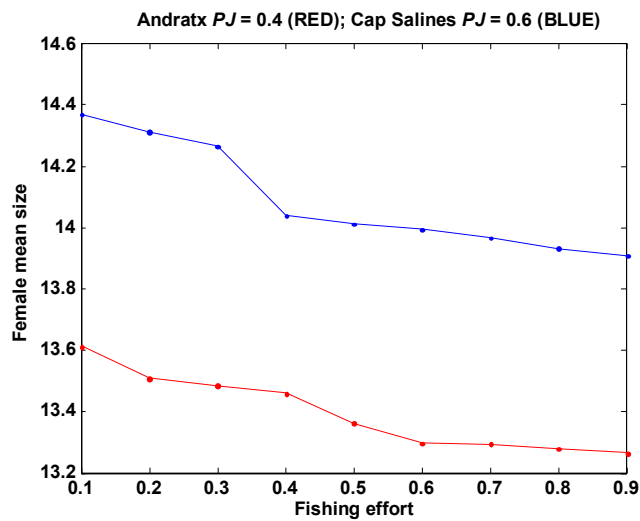
Asumiendo la existencia de  $PJ$  distintas, la predicción fue la siguiente:



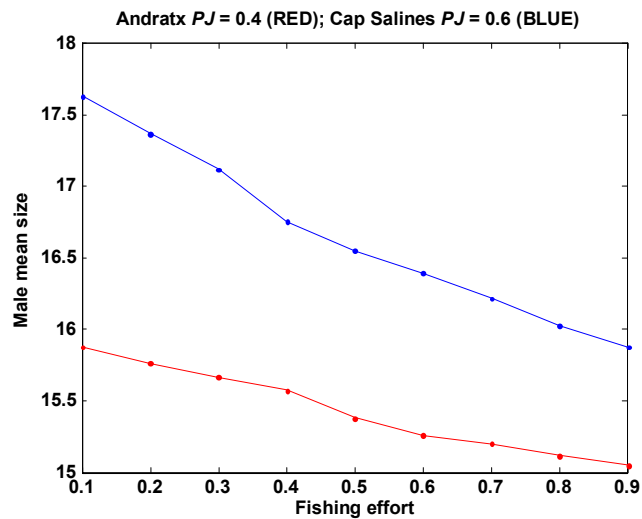
En esta situación, el éxito reproductivo de cada morfotipo es diferente según el grado de explotación: cuando la presión pesquera es baja, el morfotipo con crecimiento lento (Cap Salines) tendrá un mayor número de descendientes (mayor éxito reproductivo) que el morfotipo de crecimiento rápido (Andratx), mientras que bajo una presión pesquera alta, se daría el caso contrario.

Asumiendo la existencia de una relación antagónica sobre el éxito reproductivo entre el tamaño del propágulo y la supervivencia durante la fase juvenil, los cambios esperados en los diferentes parámetros que definen la estructura demográfica de la población son:

1. Estructura por clases de talla. Respecto a la talla media de las hembras se espera que disminuya con la presión pesquera, y que sea siempre menor en el morfotipo Andratx:

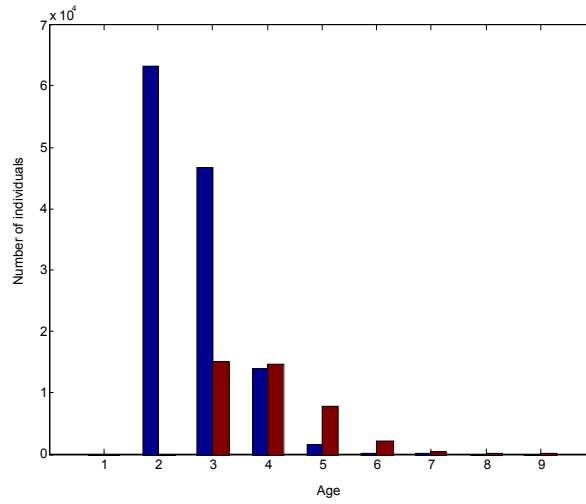


Respecto a los machos, se espera la misma tendencia, pero con un descenso de talla más rápido en el morfotipo de Cap Salines:

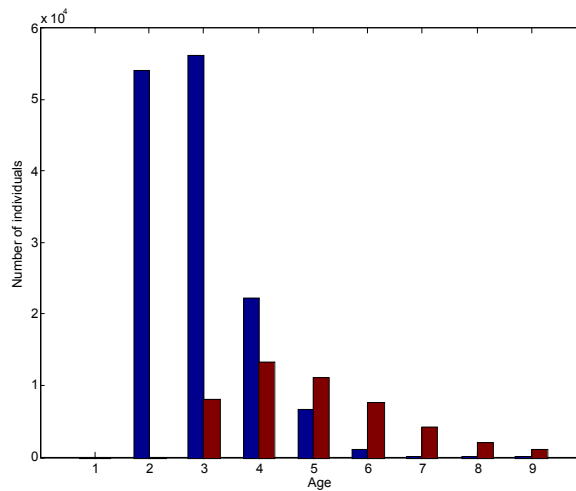


2. La distribución de frecuencias por clases de edad esperadas en los dos escenarios es la siguiente:

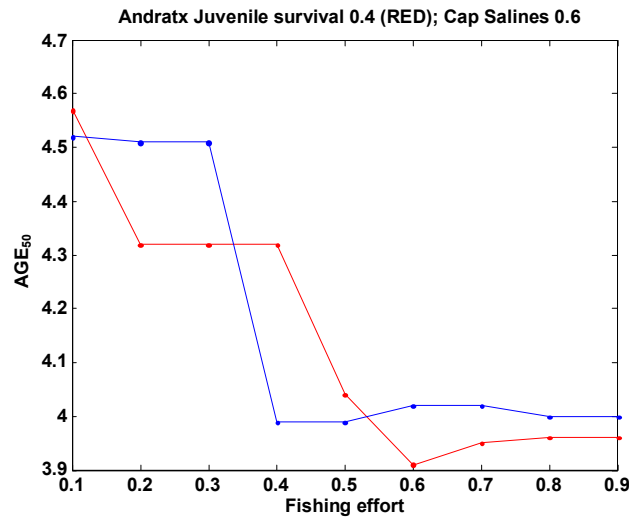
- a) Morfotipo de Andratx: presión pesquera alta ( $PP = 0.8$ ) y supervivencia juvenil baja ( $PJ = 0.4$ ) (hembras en azul y machos en rojo)



- b) Morfotipo de Cap Salines: presión pesquera baja ( $PP = 0.2$ ) y supervivencia juvenil elevada ( $PJ = 0.6$ )



3. Edad de cambio de sexo. La edad a la cual la probabilidad de cambiar a macho es del 50% ( $AGE_{50}$ ) también varía en relación a la tasa de mortalidad por pesca. La tendencia general esperada es una reducción en la edad de cambio de sexo al aumentar la presión pesquera. Es interesante notar que parece existir un umbral de presión pesquera que desencadena un cambio brusco en  $AGE_{50}$  (especialmente en caso de Cap Salines).



### Comprobación de las predicciones

Se obtuvieron un total de 291 ejemplares. En la tabla 1 se muestra el número de ejemplares y los datos relativos de la edad (tabla 1a) y longitud total (table 1b) y su variabilidad para cada una de las cuatro población.

|           | HEMBRAS |       |      |     |     | MACHOS |       |      |     |     |
|-----------|---------|-------|------|-----|-----|--------|-------|------|-----|-----|
|           | N       | Media | ds   | Max | Min | N      | Media | Ds   | Max | Min |
| Andratx   | 25      | 2.52  | 0.9  | 4.5 | 1.5 | 37     | 3.14  | 1.05 | 5.5 | 1.5 |
| Cabrera   | 37      | 2.8   | 0.68 | 4   | 1.5 | 31     | 4.56  | 0.86 | 6.5 | 3   |
| C.Salines | 44      | 2.55  | 0.65 | 4   | 1.5 | 36     | 3.78  | 1.11 | 7.5 | 2   |
| Menorca   | 29      | 3.09  | 0.52 | 4   | 2   | 46     | 3.87  | 0.5  | 5   | 2.5 |

Tabla 1a. Número de ejemplares por población (N), Edad (Media, años), desviación estándar (ds), Edad máxima (Max) y Edad mínima (Min) de las hembras y los machos de cada población

|           | HEMBRAS |       |     |      |      | MACHOS |       |     |      |      |
|-----------|---------|-------|-----|------|------|--------|-------|-----|------|------|
|           | N       | Media | ds  | Max  | Min  | N      | Media | Ds  | Max  | Min  |
| Andratx   | 26      | 12.6  | 2.1 | 16.4 | 8.6  | 37     | 14.3  | 1.6 | 17.6 | 11.6 |
| Cabrera   | 37      | 14.7  | 1.2 | 17.5 | 12.0 | 31     | 18.7  | 0.8 | 20.3 | 16.4 |
| C.Salines | 44      | 13.2  | 1.3 | 16.7 | 10.4 | 38     | 16.4  | 1.3 | 20.0 | 14.2 |
| Menorca   | 30      | 15.6  | 1.8 | 19.1 | 11.3 | 46     | 19.7  | 1.3 | 17.4 | 21.8 |

Tabla 1b. Número de ejemplares por población (N), longitud total media (Media, cm), desviación estándar (ds), longitud total máxima (Max) y longitud total mínima (Min) de las hembras y los machos de cada población

En la figura 4 se presentan los histogramas de frecuencias de edad y talla para las cuatro poblaciones.

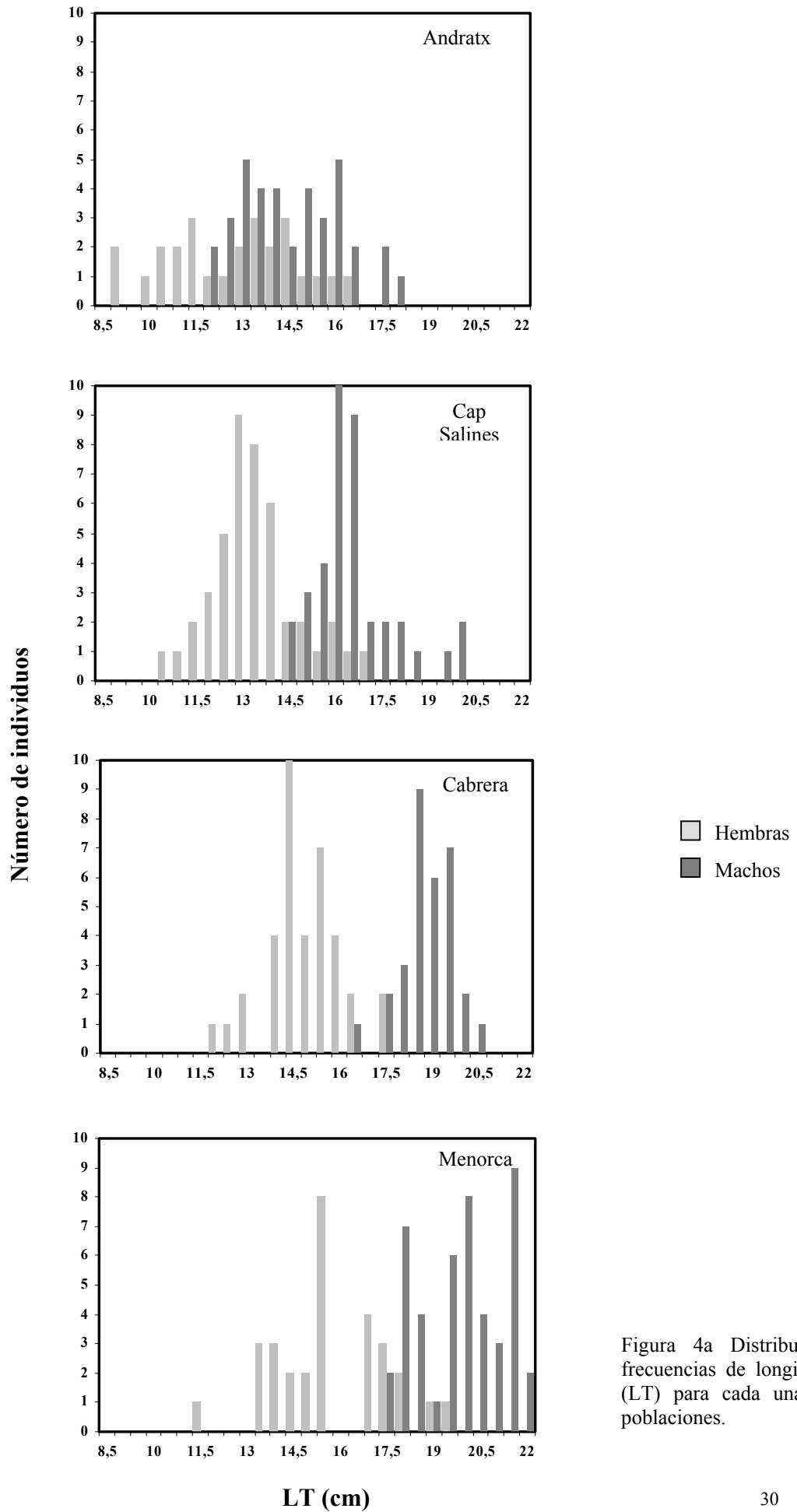


Figura 4a Distribución de frecuencias de longitud total (LT) para cada una de las poblaciones.



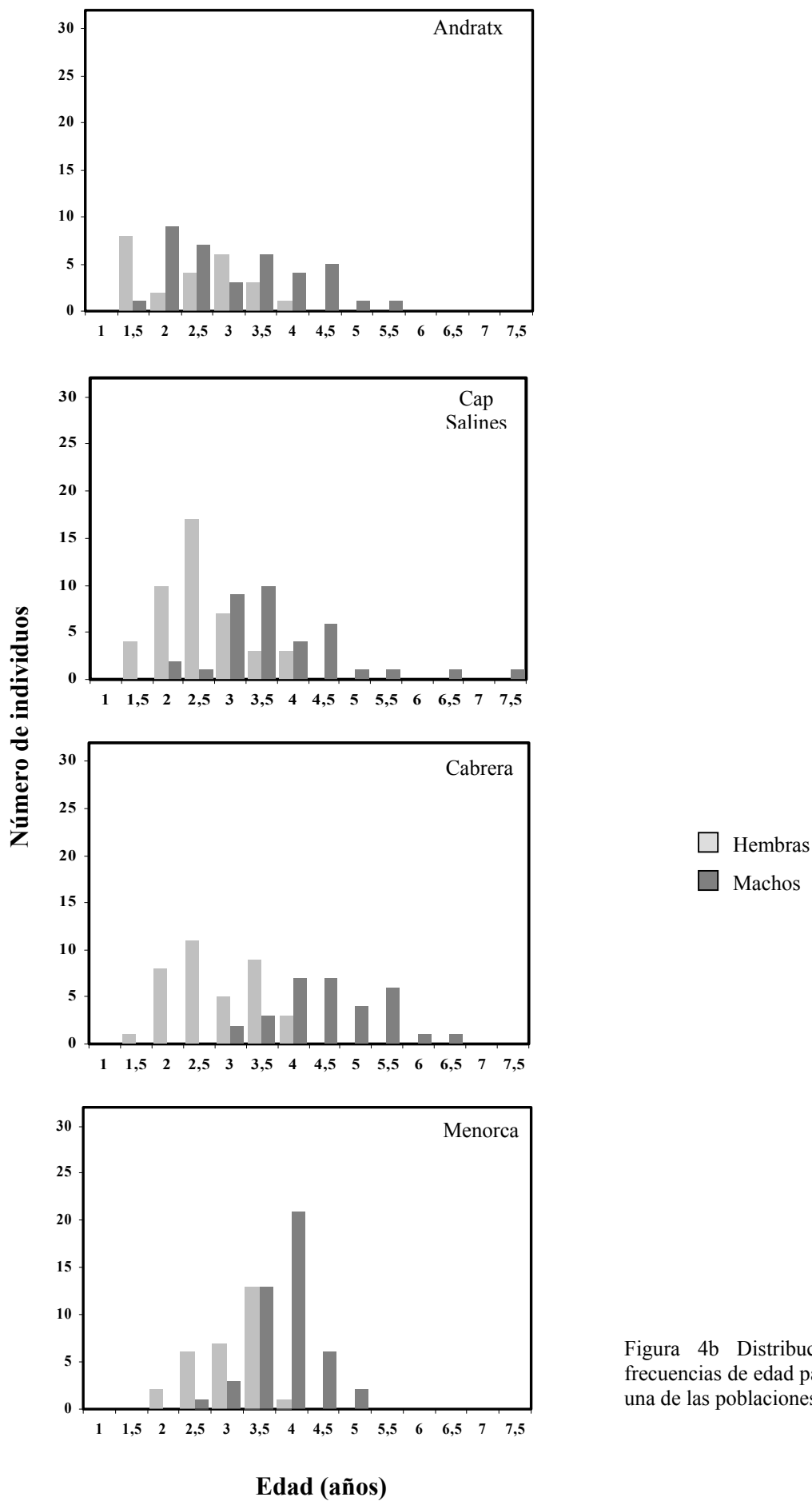


Figura 4b Distribución de frecuencias de edad para cada una de las poblaciones.

La edad media de los machos es significativamente diferente entre poblaciones ( $F = 14.541$ ; d.f. = (3, 148);  $p < 0.0001$ ). Igualmente, la edad media de las hembras es significativamente diferente entre poblaciones ( $F = 4.583$ ; d.f. = (3, 133);  $p < 0.005$ ). En la figura 5 se muestran las representaciones gráficas de la edad media para ambos sexos y en la tabla 2 los resultados de las comparaciones entre parejas de poblaciones (tests de Tukey). En el caso de los machos, solo Menorca y Cap Salines mostraron edades medias similares (3.87 y 3.77, respectivamente). La mayor diferencia en la edad media corresponde a las poblaciones de Andratx y Cabrera. En el caso de las hembras, las diferencias fueron menos evidentes. Sólo la población de Menorca puede considerarse significativamente diferente a las demás.

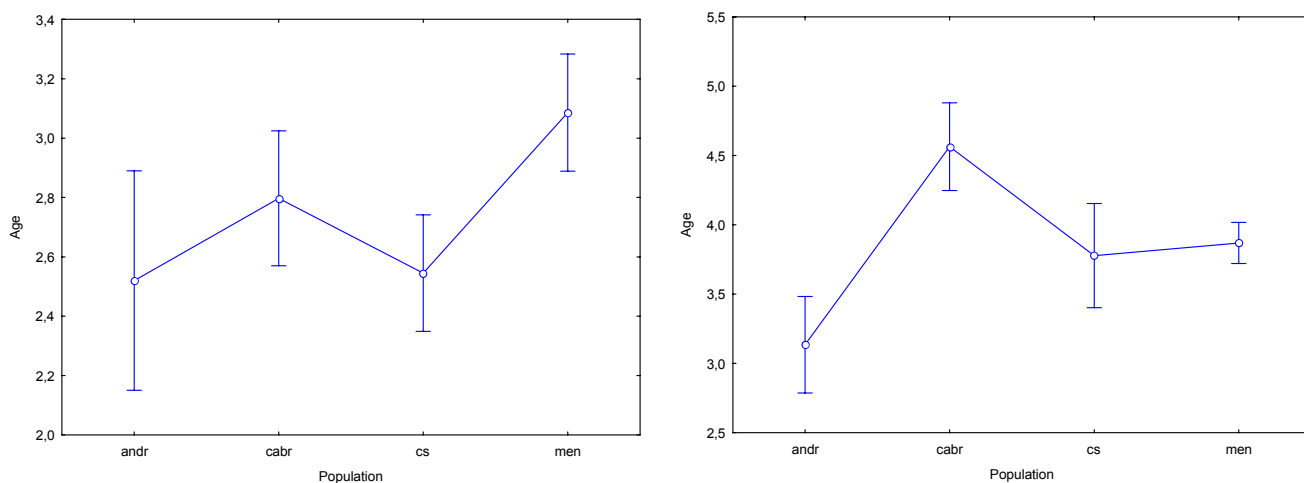


Figura 5. Edad media ( $\pm$  error estándar) de las hembras (izquierda) y los machos (derecha) para Andratx (andr), Cabrera (cabr), Cap Salines (cs) y Menorca (men).

En cuanto a la talla media, también se detectaron diferencias significativas entre poblaciones para ambos sexos (Figure 6; machos:  $F = 126.64$ ; d.f. = (3, 148);  $p < 0.001$ , hembras:  $F = 23.51$ ; d.f. = (3, 133);  $p < 0.001$ ). Las diferencias de talla de los machos entre parejas de poblaciones fueron significativas entre todas los casos. Para las hembras, se

detectaron diferencias significativas entre los pares formados por las poblaciones de Menorca y Cabrera (de tallas mayores) y cada una de las poblaciones de Mallorca (de tallas menores).

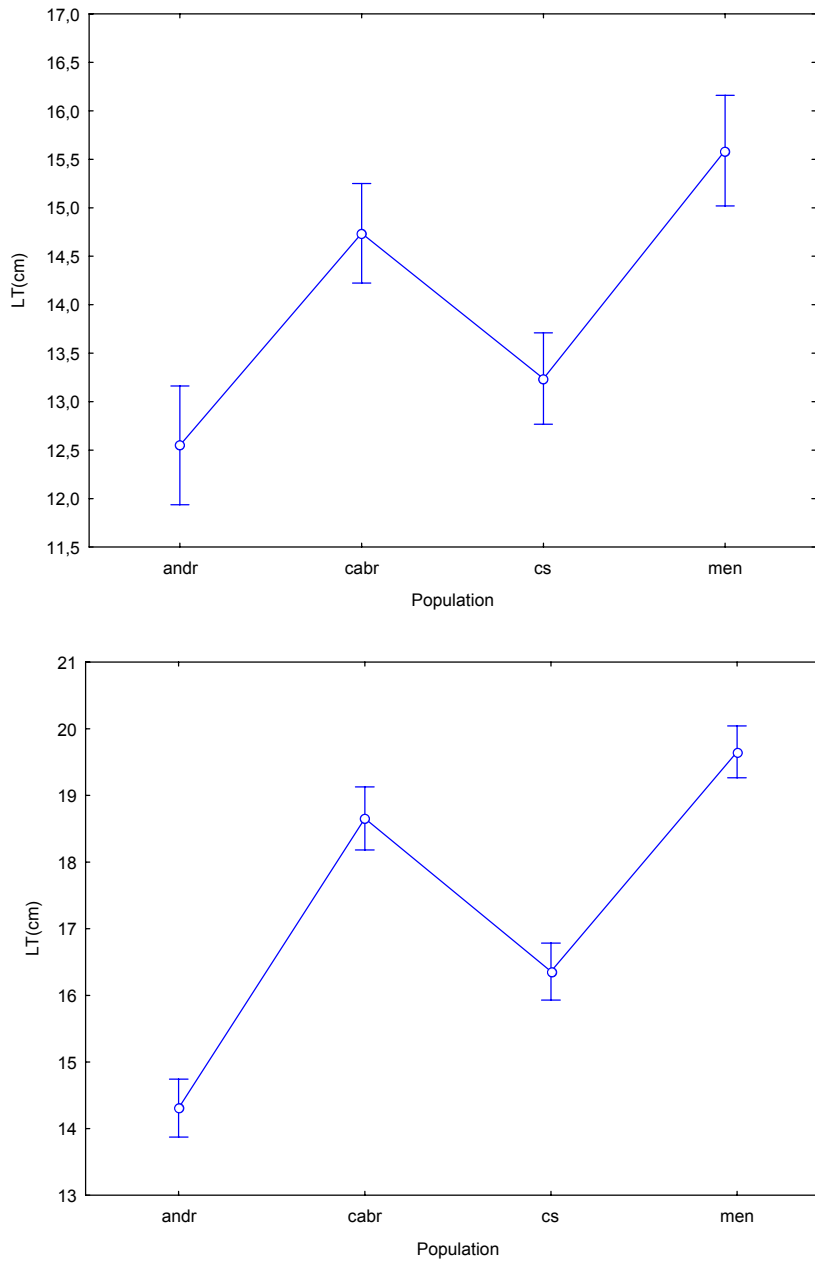


Figura 6. Talla media ( $\pm$  error estándar) de las hembras (arriba) y los machos (abajo) para Andratx (andr), Cabrera (cabr), Cap Salines (cs) y Menorca (men).

| <i>Edad</i> |                   |                   |                   |
|-------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Hembras     | Andratx           | Cabrera           | Cap Salines       |
| Cabrera     | 0,48              | -                 | -                 |
| Cap Salines | 1.00              | 0,39              | -                 |
| Menorca     | <i>0,012</i>      | 0,37              | <i>0,014</i>      |
| Machos      |                   |                   |                   |
| Cabrera     | <i>&lt; 0.001</i> |                   |                   |
| Cap Salines | <i>0,012</i>      | <i>0,003</i>      |                   |
| Menorca     | <i>0,002</i>      | <i>0,011</i>      | 0,97              |
| <i>LT</i>   |                   |                   |                   |
| Hembras     | Andratx           | Cabrera           | Cap Salines       |
| Cabrera     | <i>&lt; 0.001</i> | -                 | -                 |
| Cap Salines | 0,39              | <i>&lt; 0.001</i> | -                 |
| Menorca     | <i>&lt; 0.001</i> | 0,16              | <i>&lt; 0.001</i> |
| Machos      |                   |                   |                   |
| Cabrera     | <i>&lt; 0.001</i> | -                 | -                 |
| Cap Salines | <i>&lt; 0.001</i> | <i>&lt; 0.001</i> | -                 |
| Menorca     | <i>&lt; 0.001</i> | <i>0,017</i>      | <i>&lt; 0.001</i> |

Tabla 2. Resultados del test *post hoc* de Tukey. Las diferencias marcadas en cursiva son significativas para  $p < 0.05$ .

En la figura 7 se muestra la curva de crecimiento de von Bertalanffy calculada para cada una de las poblaciones. Los patrones de crecimiento son claramente distintos, especialmente entre las poblaciones de Andratx y Menorca, que representan el extremo menor y mayor, respectivamente, en cuanto a la longitud máxima teórica. Ambas poblaciones presentaron una tasa de crecimiento alta ( $k_{\text{Andratx}} = 0.437$ ;  $k_{\text{Menorca}} = 0.654$ ), correspondiente a un crecimiento juvenil rápido. Las poblaciones de Cap Salines y Cabrera mostraron tasas de crecimiento bajas ( $k_{\text{Cap Salines}} = 0.195$ ;  $k_{\text{Cabrera}} = 0.263$ ), correspondiente a un crecimiento lento, y longitudes máximas intermedias entre las obtenidas para Andratx y Menorca.

Se detectaron diferencias significativas en la edad ( $AGE_{50}$ ) y la talla ( $L_{50}$ ) de cambio de sexo entre poblaciones. En ambos casos, las poblaciones de Mallorca presentaron valores inferiores a las poblaciones de Menorca y Cabrera. El valor de  $AGE_{50}$  y  $L_{50}$  fue de: 2.2 años y 11.9 cm, para Andratx; 3.2 años y 14.0 cm, para Cap salines; 3.7 años y 15.9 cm, para Cabrera y 3.4 años y 16.5 cm para Menorca. En la figura 8 se muestra la curva de probabilidades de la edad y talla de cambio de sexo obtenida para cada población.

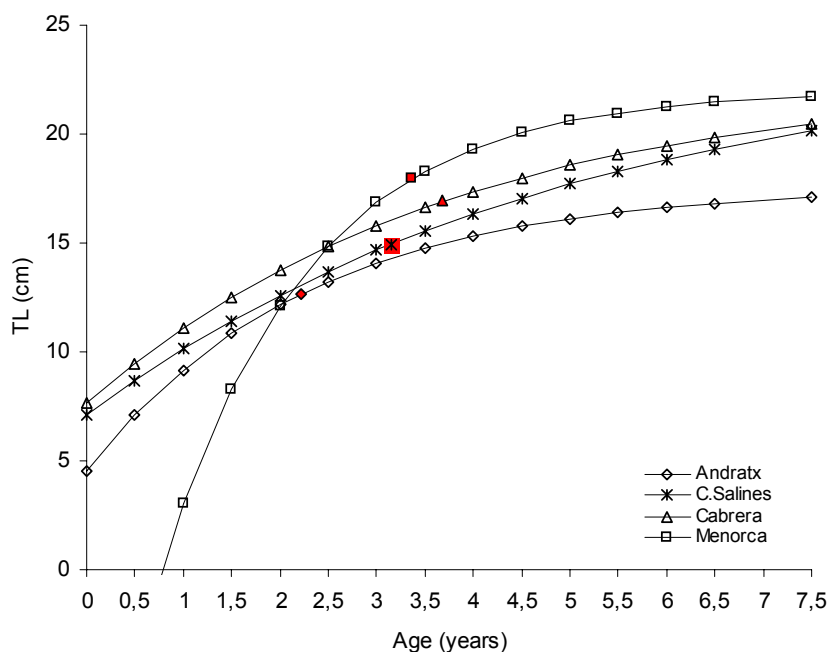


Figura 7. Curvas de crecimiento de von Bertalanffy. El punto rojo representa AGE<sub>50</sub> y L<sub>50</sub>

De forma general, las predicciones del modelo coinciden con los datos obtenidos.

La talla media de ambos sexo es menor en las poblaciones sometidas a mayor presión pesquera (fig 6), y las diferencias son más marcadas en el caso de los machos.

En cuanto a la distribución de frecuencias de edad, las correspondientes a los individuos longevos son menores en las poblaciones expuestas a la pesca (fig. 4). Los datos no coinciden en el caso de Menorca. Esta población presenta machos de tallas grandes pero que, sin embargo, no son peces longevos; la edad media de los machos es similar a la media de Cap Salines (fig. 6). Sin embargo, cabe la posibilidad de que los parámetros de crecimiento calculados para Menorca no se ajusten a los de la población dado que el rango de edades obtenido para esta población fue pequeño (2.5 – 5), lo que conlleva cierta inestabilidad en la estimación de parámetros en modelos no lineales (como es el caso del modelo de von Bertalanffy).

Por otra parte, los histogramas de edad derivados del modelo presentan una mayor frecuencia de hembras jóvenes en comparación con los obtenidos empíricamente. Sin embargo, puesto que la actividad pesquera es selectiva, probablemente esta proporción de hembras representa la fracción no capturada de la población. Sería por tanto muy interesante obtener estimas de abundancia mediante métodos alternativos.

El valor AGE<sub>50</sub> es menor en las poblaciones explotadas (fig. 8). En la población de Andratx, un individuo con tan sólo un año de vida ya presentaría un 30 % de probabilidad de cambiar el sexo, en la de Cap salines se reduciría a un 1 %, mientras que en Cabrera y Menorca sería próximo al 0 %. En Andratx se observan con cierta frecuencia machos de talla similar a hembras de talla media procedente de una zona protegida.

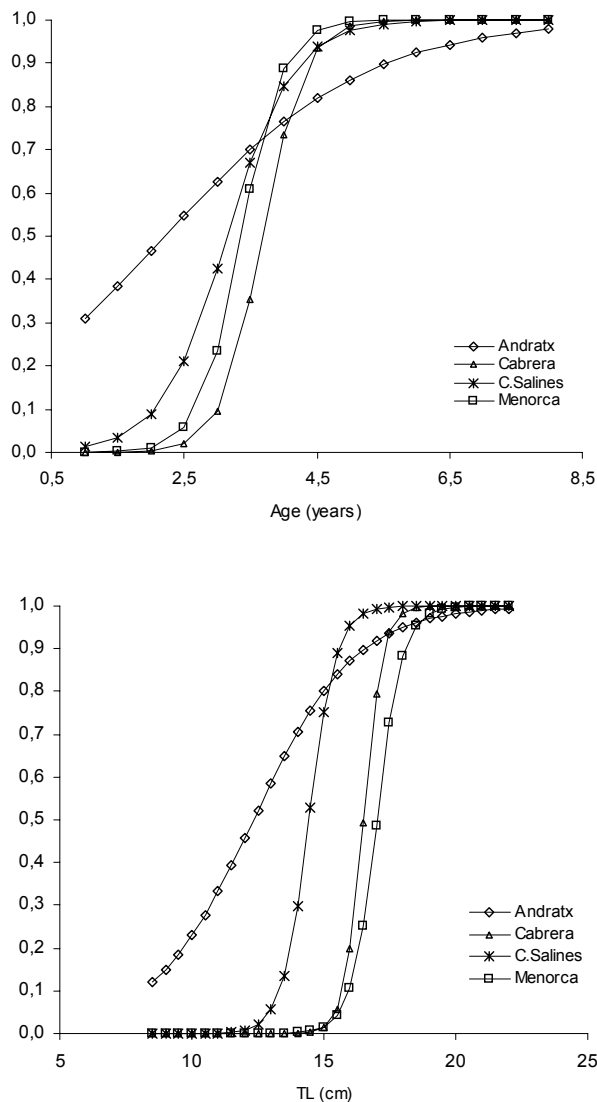


Figura 8. Curva de la probabilidad de cambio de sexo según la edad (arriba) o la talla (abajo) de un individuo, para cada una de las poblaciones.

## DISCUSIÓN

Las poblaciones de *Xyrichthys novacula* presentan diferencias en las características demográficas que podrían ser causadas por la presión pesquera.

Las diferencias demográficas entre las poblaciones abiertas y cerradas a la pesca van cambiando a lo largo de un gradiente donde las poblaciones protegidas (Menorca y Cabrera) y Andratx ocupan los extremos, y la población de Cap Salines ocupa una situación intermedia. El grado de explotación de una población podrá variar en función de su popularidad, su accesibilidad, su localización o su gestión. La pesquera de Andratx es bien conocida por los pescadores de la zona, y posiblemente, soporte mayor presión pesquera que la población de Cap Salines; en la zona sur de Mallorca, la pesquera tradicional, Cala s'Almonia, está situada al oeste de Cap Salines.

Si se asume un gradiente de presión pesquera, el patrón de variación entre poblaciones sería el siguiente: los peces de una población expuesta a la pesca son más pequeños y cambian de sexo a una edad (talla) menor que los peces de las poblaciones protegidas.

La pesca podría afectar a las poblaciones de raor al menos de dos formas: 1) alterando la estructura social, 2) reduciendo el potencial reproductivo.

Puesto que el raor es un pez hermafrodita proterogínico, la extracción de los individuos de mayor tamaño significa la eliminación de los machos dominantes de la población. La pesca desviará el *sex-ratio* hacia las hembras, aumentando las posibilidades de cambiar de sexo; además, también favorecerá que el cambio de sexo se produzca en tallas más pequeñas.

Estos cambios en el patrón de crecimiento podrían tratarse de una respuesta frente a la reducción del potencial reproductivo. Una reducción del tamaño corporal del pez aumentaría la supervivencia durante la fase adulta, incrementando el número potencial de puestas antes de ser pescado. El cambio en el crecimiento probablemente no sea originado por una disminución de la

competencia intraespecífica (producido por una disminución de la densidad poblacional) porque esto probablemente conduciría a un aumento de la talla, y no a una reducción.

Asumiendo la existencia de una correlación positiva entre talla del adulto y la fecundidad, y de una correlación negativa entre el tamaño del propágulo y la mortalidad juvenil, el cambio del patrón del crecimiento podría ser una respuesta adaptativa frente al aumento de mortalidad extrínseca (por pesca). Al aumentar la tasa de crecimiento, se reduce el tamaño del adulto, y por tanto, la fecundidad. Una reducción de la talla del propágulo aumentará la fecundidad de las hembras, pero a la vez, disminuirá la supervivencia de la fase juvenil. El número de propágulos del morfotipo de crecimiento lento es menor que el de crecimiento rápido, pero a igual tasa de supervivencia de la etapa adulta, su éxito reproductivo es mayor porque sobreviven un mayor número de juveniles.

En cualquier caso, la pesca reduce la supervivencia de los adultos y por tanto, la cantidad de propágulos liberados. Puesto que los adultos de mayor tamaño presentan mayor probabilidad de ser pescados, la pesca reducirá en mayor medida el número de propágulos del morfotipo con crecimiento lento (ya que estos alcanzan una mayor talla final). Cuando la presión pesquera es baja, el éxito reproductivo del morfotipo con crecimiento lento es mayor ya que la mayor tasa de supervivencia juvenil compensa el menor número de propágulos liberados. Pero cuando la presión pesquera es alta, los adultos del morfotipo de crecimiento lento viven menos y el número de propágulos liberados se reduce hasta tal punto que una mayor tasa de supervivencia juvenil ya no compensa, y su éxito reproductivo disminuye. Esta hipótesis concuerda con las observaciones experimentales de Reznick et al. (1990).

Las diferencias en el crecimiento y el tamaño del huevo entre las poblaciones explotadas y protegidas podrían ser de origen fenotípico o genético. Una vez comprobada la existencia de diferencias significativas en el tamaño del huevo, podrían llevarse a cabo cultivos experimentales para revelar el origen de las diferencias. Los cambios inducidos por la pesca tienden a reducir la biomasa de la población. En el caso de que los cambios se produzcan a nivel



genético, una pesquera puede pasar a un estado menos productivo y difícil de invertir. Por lo tanto, para evitar el riesgo de colapso de una pesquería y elaborar planes de gestión eficaces, es necesario conocer el origen de los cambios fenotípicos presentes en las poblaciones explotadas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Belk MC (1995) Variation in growth and age at maturity in bluegill sunfish: genetic or environmental effects? *Journal of Fish Biology* 47:237-247
- Browering WR & Brodie WB (1991) Distribution of commercial flatfishes in the Newfoundland-Labrador region of the Canadian Northwest Atlantic and changes in certain biological parameters since exploitation. *Netherlands Journal of Sea Research* 27:407-422
- Browman HI (2000) 'Evolution' of fisheries science. *Mar.Ecol.Prog Ser* 208:299-313
- Caswell H (2001) *Matrix population models*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland
- Charnov EL & Skúladóttir U (2002) Dimensionless invariants for the optimal size (age) of sex change. *Evolutionary Ecology Research* 2:1067-1071
- Duponchelle F & Legendre M (2001) Rapid phenotypic plasticity changes of reproductive traits in response to experimental modifications of spatial structure in Nile tilapia. *Aquat.Living Resour.* 14:145-152
- Duponchelle F, Pouyaud L & Legendre M (1998) Evidence of environmental effects on reproductive characteristics of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) populations from man-made lakes of Ivory Coast. *Aquat.Living Resour.* 11:137-144
- Fuiman LA & Werner RG (2002) *Special considerations of fish eggs and larvae* Fishery Science. Blackwell Science, Malden, USA, p 1-32
- Haug R & Tjemsland J (1986) Changes in size- and age distributions and age at sexual maturity in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, caught in North Norwegian waters. *Fish.Res.* 4:145-155

- Hutchings JA (1993) Reaction norms of reproductive traits in brook trout and their influence on life history evolution affected by size-selective harvesting. In: Stokes TK, McGlade JM & Law R (ed) The exploitation of evolving resources. Springer Verlag, Berlin, p 107-125
- Lin HC & Dunson WA (1999) Phenotypic plasticity in the growth of the self-fertilizing hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus*. *Journal of Fish Biology* 54:250-266
- Morita K & Morita SH (2002) Rule of age and size at maturity: individual variation in the maturation history of resident white-spotted charr. *Journal of Fish Biology* 61:1230-1238
- Nemtsov SC (1985) Social control of sex change in the Red Sea razorfish *Xyrichtys pentadactylus* (Teleostei, Labridae). *Environmental Biology of Fishes* 14:199-211
- Pampoulie C, Bouchereau JL, Rosecchi E, Poizat G & Crivelli AJ (2000) Annual variations in the reproductive traits of *Pomatoschistus microps* in a Mediterranean lagoon undergoing environmental changes: evidence of phenotypic plasticity. *Journal of Fish Biology* 57:1441-1452
- Panfili J, de Pontual H, Troadec H & Wright PJ (2002) *Manual of Fish Sclerochronology*. Ifremer, Brest, France
- Pigliucci M (2001) Phenotypic plasticity. In: Fox ChW, Roff DA & Fairbairn DJ (ed) *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York, p 58-69
- Reznick D (1993) Norms of reaction in fishes. In: Stokes TK, McGlade JM & Law R (ed) *The exploitation of evolving resources*. Springer Verlag, Berlin, p 72-90
- Reznick D, Bryga H & Endler JA (1990) Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359
- Ricker WE (1981) Changes in the average size and average age of Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:1636-1656
- Riera F & Linde M (2001) *El raor i la cirviola. Conèixer per preservar*. Conselleria d'Agricultura i Pesca, Mallorca, Balearic Islands

- Rijnsdorp AD (1991) Changes in fecundity of female North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) between three periods since 1900. ICES Journal of Marine Science 48:253-280
- Rijnsdorp AD (1993) Fisheries as a large-scale experiment on life history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. Oecologia 96:391-401
- Rochet MJ (1998) Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. ICES Journal of Marine Science 55:371-391
- Rowell CA (1993) The effects of fishing on the timing of maturity in North Sea cod (*Gadus morhua* L.). In: Stokes TK, McGlade JM & Law R (ed) The exploitation of evolving resources. Springer Verlag, Berlin, p 44-61
- Stearns SC (1983) The evolution of life-history traits in morquito fish since their introduction to Hawaii in 1905: rates of evolution, heritabilities, and developmental plasticity. American Zoologist 23:65-76
- Winemiller KO & Rose KA (1992) patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49:2196-2218

APENDICE: Modelo matricial de Poblacion para *Xyrichthys novacula* con tres estados (juvenil, hembra y macho), 9 años de esperanza de vida máxima y curva de crecimiento dependientes de presion pesquera. Implemenatdo en MATLAB

```

%close all
%clear all
warning off MATLAB:divideByZero

%PARAMETROS
%1: condiciones iniciales
q1=[1000 0 0 0 0 0 0 0 0]; %juveniles
q2=[0 0 1000 1000 0 0 0 0 0]; %hembras
q3=[0 0 1000 1000 500 0 0 0 0]; %machos
output=[q1;q2;q3];
propag=[0];
simul=[];
lamda=[];

%2: parametros von bertalanfy
%p=[22.557 0.26366 -1.5696]; %cabrera
%p=[24.097 0.19548 -1.7922]; %cap salines (egg size 10.1360)
%p=[28.4356 0.2715 -0.2473]; %tarragona
%p=[17.584 0.43728 -0.68686]; %andraitx (egg size 9.1745)
%p=[21.973 0.65437 0.77473]; %menorca

%k=0.2 %0.2 pesca intermedia; 0.4 pesca intensiva, Andratx
%p=[(-27.271*k)+29.561 k (4.672*k)-2.7456]; %parametros covariando
size=p(1).*(1-exp(-p(2).*( [0:1:8]-p(3))));

%3: survival
% PJ=0.5;
% PF=0.7;
% PM=0.7;

PJ=0.4;
PF=0.6;
PM=0.6;

%4: edad de cambio de estado
age1=1; %age 1: cambio de juveniles a hembras
%age2=4; %age 2: cambio de hembras a machos

%=====
%5: presion pesquesra
pp=0.2; %variar de 0.2 a 0.8
%simulaciones variando k (seleccion presion de pesca optima para cada k)
out=[];

```

```

results=[];
for pp=0.1:0.1:0.9
out=pp;

BIOT=(size.^3 size.^3 size.^3)*([q1;q2;q3]);
%randomizacion condiciones iniciales
temp=[q1 q2 q3];
bio=temp.*([size.^3; size.^3; size.^3])';
for n=1:100;
    I1=unidrnd(9);
    J1=unidrnd(3);
    I2=unidrnd(9);
    J2=unidrnd(3);
    z1=bio(I1,J1);
    z2=bio(I2,J2);
    k=unifrnd(0,z2);
    if (bio(I2,J2)-k)>0
        bio(I2,J2)=bio(I2,J2)-k;
        bio(I1,J1)=bio(I1,J1)+k;
    end
end
output=bio./([size.^3; size.^3; size.^3])';
output=[output(:,1); output(:,2); output(:,3)];

gener=1000; %numero de generaciones
for z=1:gener
[I J]=size(output);
n=output(:,J);
ind=sum(n);%numero de individuos

sj=sum(n(1:9));
sf=sum(n(10:18));
sm=sum(n(19:27));

%4 modelado de cambios de estado

% 4.1: de juveniles a hembras
%opcion a: determinado por el ratio
% k=10; %(punto de inflexion)
% d1=1/(1+exp(5*(k-(sj/sf))));
% d1=d1*ones(1,9);
%opcion b: intrinseco
r=5;
d1=1./(1+exp(r.*(age1-[0:1:8]))); %age1 es la edad de cambio
DJF=diag(d1); %DIFUSION DE JUVENILES A HEMBRAS

% 4.2: de hembras a machos
%opcion a: determinado por el ratio
k=10; %(punto de inflexion)
d2=1/(1+exp(5*(k-(sf/sm))));
d2=d2*ones(1,9);

```

```

%opcion b: intrinseco
% r=5;
% d2=1./(1+exp(r.*(age2-[0:1:8]))); %age1 es la edad de cambio
DFM=diag(d2); %DIFUSION DE HEMBRAS A MACHOS

% %3 tasa de supervivencia extrinseca (pesca)
% %asuming size to be linerly proportional to mortality by angling
% %pp es presion pesquera
P=1-((pp)./(1+exp(1.*(15-size))));

%MATRIX POPULATION MODEL (NNINE YEARS)

AJ=[0 0 0 0 0 0 0 0 0; %JUVENILE
PJ 0 0 0 0 0 0 0 0;
0 PJ 0 0 0 0 0 0 0;
0 0 PJ 0 0 0 0 0 0;
0 0 0 PJ 0 0 0 0 0;
0 0 0 0 PJ 0 0 0 0;
0 0 0 0 0 PJ 0 0 0;
0 0 0 0 0 0 PJ 0 0;
0 0 0 0 0 0 0 PJ 0;
0 0 0 0 0 0 0 PJ 0];

AF=[0 0 0 0 0 0 0 0 0; %Females
P(1) 0 0 0 0 0 0 0 0;
0 P(2) 0 0 0 0 0 0 0 0;
0 0 P(3) 0 0 0 0 0 0;
0 0 0 P(4) 0 0 0 0 0;
0 0 0 0 P(5) 0 0 0 0;
0 0 0 0 0 P(6) 0 0 0;
0 0 0 0 0 0 P(7) 0 0;
0 0 0 0 0 0 0 P(8) 0];

AM=AF; %males
AF=AF*PF; %diferencial machos y hembras
AM=AM*PM; %diferencial machos y hembras

A1=[(eye(9)-DJF) zeros(9) zeros(9);
DJF (eye(9)-DFM) zeros(9);
zeros(9) DFM eye(9)];
A2=[AJ zeros(9) zeros(9);
zeros(9) AF zeros(9);
zeros(9) zeros(9) AM];
A=A1*A2;

nn=(A^n);%NUMERO DE INDIVIDUOS DE CADA EDAD EN n+1

%Biomassa perdida
Bionn=(size.^3 size.^3 size.^3)*nn;
FF=(BIOT-Bionn);
if FF<0
FF=0; %si "sobra" biomassa no hay reproduccion

```

```

end

%1 modela fertilidad en funcion de la biomassa perdida
% relaciona talla^3 con fertilidad en hembras
egg=(p(1)*(1-exp(-p(2).*(1-p(3))))); %egg es tamaño del huevo-propagulo
egg=egg^3;
g=3;
F1=(1/egg)*((size(1))^g)*nn(10);%huevos que potencialmente puede producir cada clase
F2=(1/egg)*((size(2))^g)*nn(11);
F3=(1/egg)*((size(3))^g)*nn(12);
F4=(1/egg)*((size(4))^g)*nn(13);
F5=(1/egg)*((size(5))^g)*nn(14);
F6=(1/egg)*((size(6))^g)*nn(15);
F7=(1/egg)*((size(7))^g)*nn(16);
F8=(1/egg)*((size(8))^g)*nn(17);
F9=(1/egg)*((size(9))^g)*nn(18);

propag1=F1+F2+F3+F4+F5+F6+F7+F8+F9; %total de huevos producibles por la estructura
demografica de las hembras

propag2=FF/egg; %huevos que se pueden producir para recuperar la biomassa perdida por
mortalidad

nn(1)=min(propag1,propag2);
% FF
%FF+Bionn

% temp=size.^3;
% temp(1)*nn(1)

output=[output nn];
%lamda=[lamda svd(A)];

end

%estructura demografica (histogramas numero de individuos)
sj=sum(output(1:9,gener-50:gener+1),2);
sf=sum(output(10:18,gener-50:gener+1),2);
sm=sum(output(19:27,gener-50:gener+1),2);
% figure, bar([0:1:8],[sf sm],1)
% ylabel('Number of individuals')
% xlabel ('Age (years)')

%sex ratio numero de individuos
sf=sum(output(10:18,gener-50:gener+1),1);
sm=sum(output(19:27,gener-50:gener+1),1);
sexratio=mean(sf./sm);
out=[out sexratio];
dev=std(sf./sm);
% figure, plot([(gener-50):1:(gener+1)],(sf./sm),'b-')
% title('sex-ratio N');

```



```

%sex ratio biomasa
biof=output(10:18,gener-50:gener+1).*(ones(52,1)*(size.^3));
biom=output(19:27,gener-50:gener+1).*(ones(52,1)*(size.^3));
H=sum(biof(:,:),1);
M=sum(biom(:,:),1);
sexratioB=mean(H./M);
out=[out sexratioB];
devB=std(H./M);
% figure, plot([(gener-50):1:(gener+1)],(H./M),'b-')
% title('sex-ratio Biomass');

%talla media observada
sizf=output(10:18,gener-50:gener+1).*(ones(52,1)*(size));
sizm=output(19:27,gener-50:gener+1).*(ones(52,1)*(size));
sf=sum(sum(output(10:18,gener-50:gener+1)));
sm=sum(sum(output(19:27,gener-50:gener+1)));
H=sum(sizf(:))/sf;
out=[out H];
M=sum(sizm(:))/sm;
out=[out M];

% producto propagulos (maximizacion Charnov)
prof=biof./((ones(9,52).*(size(1)^3)));
prom=biom./((ones(9,52).*(size(1)^3)));%bisca el ciclo
temp=(sum(prof).*sum(prom));
for n=1:20 %identifica el ciclo
    temp2=(round((temp(1:52-n))*100000))/100000;
    temp3=(round((temp(n+1:52))*100000))/100000;
    temp4=sum(temp2==temp3);
    if sum(temp2==temp3)==52-n
        break
    end
end
if n==20
    propag=mean(sum(prof).*sum(prom));
else
    propag=mean(temp(1:n));
end
out=[out propag];
% figure, plot([(gener-50):1:(gener+1)],(sum(prof).*sum(prom)),'b-')
% title('sex-ratio Biomass');

%estima edad de cambio de sexo
sf=sum(output(10:18,gener-50:gener+1),2);
sm=sum(output(19:27,gener-50:gener+1),2);
temp=sf./(sf+sm);
fun = inline('1 ./ (1 + exp(b(1) + b(2)*x))', 'b', 'x');
beta=nlinfit([0:1:8], temp, fun, [-20,3]);
x=[0:0.01:9];
y=1./ (1 + exp(beta(1) + beta(2)*x));
y2=abs(y-0.5);
sexchange=x(find(y2==min(y2)));

```

```

out=[out sexchange];

%=====
%comprobacion equilibrio
%biomasa
bio=output(:,gener-50:gener+1).*(ones(52,1)*[(size.^3) (size.^3) (size.^3)]);
bio=sum(bio,1);
% figure, plot([(gener-50):1:(gener+1)],bio,'b-')
% title('Biomass');
H=bio(1:51);
H2=bio(2:52);
% figure, plot(H,H2,'b-',H,H2,'r.')
% title('invariants');

%variacion machos y hembras
sf=sum(output(10:18,gener-50:gener+1));
out=[out mean(sf)];
sm=sum(output(19:27,gener-50:gener+1));
out=[out mean(sm)];
% figure, plot([(gener-50):1:(gener+1)],sf,'b-')
% hold on
% plot([(gener-50):1:(gener+1)],sm,'r-')
% title('male(red) and female (blue)');

% tamaño de la poblacion (N)
N=sum(output(:,gener-50:gener+1),1);
% figure, plot([(gener-50):1:(gener+1)],N,'b-')
% title('sex-ratio Biomass');

%puntos de equilibrio de N
H=sum(output(1:27,gener-50:gener+1),1);
H2=sum(output(1:27,gener-50-1:gener),1);
% figure, plot(H,H2,'b-',H,H2,'r.')
% title('invariants');

% pause %control figuras
close all
results=[results; out];
end
%final simulacion variacion presion pesquera
figure, plot(results(:,1),results(:,7),'b-',results(:,1),results(:,7),'r.')
title('sex-change');
figure, plot(results(:,1),results(:,6),'b-',results(:,1),results(:,6),'r.')
title('propag');

```