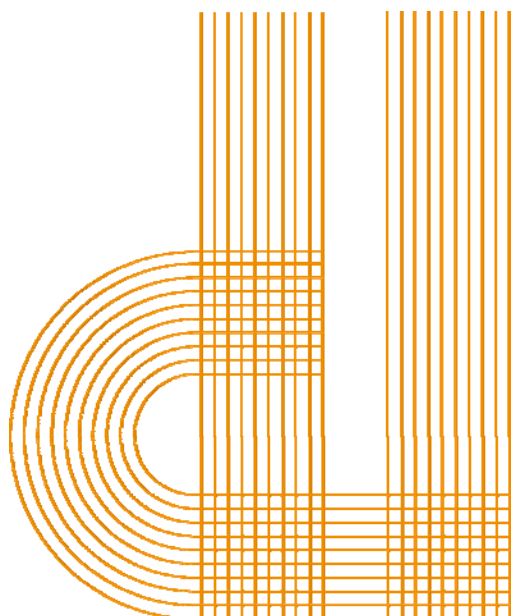


Modelo multiespecífico para la merluza y el lirio en aguas españolas

Marcos Pérez Pérez

M. Dolores Garza Gil

Manuel M. Varela Lafuente



Modelo multiespecífico para la merluza y el lirio en aguas españolas

Marcos Pérez Pérez, Universidad de Vigo, marcos.perez@uvigo.es

M. Dolores Garza Gil, Universidad de Vigo, dgarza@uvigo.es

Manuel M. Varela Lafuente, Universidad de Vigo, mmvarela@uvigo.es

Resumen

El objetivo de este trabajo es desarrollar un modelo depredador-presa para dos especies de importancia comercial capturadas por la flota pesquera española en el caladero nacional (zonas ICES VIIIc y IXa). En este modelo, la merluza del sur (*Merluccius merluccius*) representa el depredador y el lirio o bacaladilla (*Micromesistius poutassou*) representa la presa. El lirio es la principal presa de la merluza en el área de estudio, y representa alrededor del 40 % de la dieta de merluza. Existe interacción lineal entre las poblaciones de depredadores y presas, con dos coeficientes de interacción: α es el efecto de un cambio unitario en la presa sobre la tasa de crecimiento porcentual del depredador, y β es la tasa de ataque o eficiencia de búsqueda del depredador. El objetivo es maximizar el valor presente de los beneficios de la pesquería mixta, utilizando el principio del máximo de la teoría del control óptimo. Los resultados obtenidos hasta el momento muestran que la externalidad derivada de la interacción entre ambas especies aumenta con el precio de la merluza y con el coste de captura del lirio, y disminuye cuando aumenta el precio del lirio o el coste de captura de la merluza.

Palabras clave: Pesquería mixta, modelo multiespecífico, modelo predador-presa.

Agradecimientos: El estudio ha sido posible gracias a la ayuda financiera del Ministerio de Economía y Competitividad (ECO2013-44436-R) y de la Xunta de Galicia y FEDER (GRC2014/022).

1. Introducción

Los modelos bioeconómicos multiespecíficos se desarrollan en el marco de la gestión de pesquerías mixtas que intenta evaluar y predecir la dinámica poblacional y el rendimiento económico de las especies pesqueras explotadas, superando el planteamiento monoespecífico adoptado históricamente por la gestión pesquera. En particular, los modelos predador-presa tienen en cuenta las relaciones tróficas entre dos o más especies ecológicamente interdependientes, y pertenecientes a un mismo ecosistema. El presente trabajo consiste en la aplicación de un modelo predador-presa con captura de dos especies comerciales capturadas por la flota de pesca española que opera en las aguas nacionales. A la hora de seleccionar las especies con las que desarrollar el modelo, se tuvieron en cuenta criterios de tipo económico (dos especies de importancia comercial), geográfico (especies capturadas en el Caladero Nacional por la flota pesquera española) y biológico (especies con una interacción trófica significativa). En base a estudios previos, se seleccionó como especie predadora la merluza europea, *Merluccius merluccius*, como especie presa el lirio o bacaladilla, *Micromesistius poutassou*, y como ámbito geográfico las aguas ibéricas, correspondientes a las áreas ICES VIIIc y IXa. Se utilizarán los datos de biomasa y capturas correspondientes al periodo 1988-2010.

La merluza europea es un importante recurso pesquero de alto valor comercial, y especie objetivo de numerosas pesquerías. Diferentes estudios sobre la dieta de la merluza en áreas europeas la caracterizan como un gran predador piscívoro de numerosas especies comerciales, como el lirio, el jurel, la caballa, la sardina y la anchoa. La posición ecológica de la merluza europea, en la cima de la cadena trófica, probablemente juega un papel importante en su ecosistema, y por tanto en la dinámica de otras especies económicamente importantes, lo cual unido a su importancia pesquera, hace particularmente necesario su estudio desde una perspectiva multiespecífica. En las aguas ibéricas, la merluza (Linnaeus, 1758) y el lirio o bacaladilla (Risso, 1827), son especies comerciales comunes. Se distribuyen principalmente a lo largo de la plataforma continental, dónde tiene lugar el desove durante los meses invernales. Se trata de especies con una relación depredador-presa clara, constituyendo el lirio la principal presa de la merluza.

La merluza europea está ampliamente distribuida a lo largo del Atlántico nordeste. Es una especie demersal y bentopelágica, con un rango de profundidades que varía de los 30 hasta los 1.000 metros aunque habita generalmente a profundidades de 70 a 370 metros. Forma cardúmenes que viven próximos a la costa en verano y más alejados en invierno. La reproducción tiene lugar entre los 100 y 300 metros de profundidad. La época de puesta se extiende desde enero a mayo en el Golfo de Vizcaya y de mayo a julio en el Mar Céltico. Los juveniles viven en fondos fangosos hasta la edad de 3 años, acercándose después a la costa. Los individuos adultos grandes suelen encontrarse en el talud continental, donde el fondo es abrupto y asociado a cañones y precipicios. La merluza europea es un predador en la cima de la pirámide trófica de la comunidad demersal del Atlántico Noreste, que se alimenta de otras especies de peces como la anchoa (*Engraulis encrasicolus*), la sardina (*Sardina pilchardus*), el lirio (*Micromesistius poutassou*), el jurel (*Trachurus trachurus*) y la caballa (*Scomber scombrus*).

El lirio o bacaladilla se distribuye a lo largo del Atlántico Norte desde el sur del Mar de Barents y el Mar de Noruega oriental hasta el Cabo Bojador, en la costa africana. Es una especie demersal de la familia de los gádidos. El hábitat es oceánico y bentopelágico, a lo largo de la plataforma y el talud continental, con una distribución vertical de entre 150 y más de 1000 metros de profundidad, aunque es más común a 300-400 metros. Migra en verano, después de desovar, hacia el Norte (Islas Feroe, este de Islandia y Noruega) y vuelve a las áreas de desove entre enero y febrero. Alcanza su primera madurez a los 3 años de edad. La puesta es pelágica y ocurre entre febrero y junio, y la principal área de desove es el oeste de las Islas Británicas. El crecimiento es rápido, y las hembras son normalmente más grandes que los machos. La edad máxima es 20 años (45 centímetros). La dieta la bacaladilla presenta una clara estacionalidad y está compuesta principalmente de crustáceos, siendo sus principales presas los copépodos, los eufásidos, las larvas de decápodos y el decápodo *Pasiphaea sivado*.

La interdependencia ecológica de las poblaciones de merluza y lirio en aguas ibéricas ha sido puesta de manifiesto por diferentes autores. Velasco y Olaso (1998) estudian la alimentación de la merluza europea en el Mar Cantábrico (División VIIIc), analizando sus variaciones estacionales, batimétricas y en función de la talla en base a los contenidos

estomacales de 5.828 ejemplares muestreados. Destacan la importancia del lirio como presa principal de la merluza a profundidades mayores de 100 m, mientras que el jurel y los clupeidos juegan un papel dominante en los estratos más superficiales (< 100 m), porque a esas profundidades, la abundancia de lirio es muy baja en el Cantábrico (Sánchez, 1993; Velasco y Olaso, 1998). El lirio se convierte en la base fundamental de la dieta de la merluza a partir de los 40 centímetros de talla, desapareciendo prácticamente el consumo de jurel y otras especies. El análisis de regresión de la relación de tallas predador-presa confirma la existencia de una relación significativa entre la talla de la merluza y la talla del lirio, ya indicada por Gonzalez et al. (1985) y Guichet (1995). Sin embargo, el predador alcanza un tamaño en el que, aunque continúa creciendo, no puede encontrar presas más grandes, puesto que no existen en la población. Este límite se alcanza aproximadamente en merluzas que miden 40 centímetros, que capturan lirios de 33 centímetros. Los autores observan que, en el Cantábrico, la merluza tiene una dependencia del lirio mucho mayor que en el norte del Golfo de Vizcaya. Mahe *et al.* (2007), confirmó estos resultados, al demostrar que el lirio era la especie presa más importante de la merluza en el Mar Cantábrico, siendo sin embargo presa de importancia moderada en el norte del Golfo de Vizcaya y el Mar Céltico (Mahe *et al.*, 2007). Cabral y Murta (2002) estudiaron la dieta del lirio, la merluza, el jurel y la caballa en aguas portuguesas (División IXa), analizando los contenidos estomacales de ejemplares de dichas especies muestreados a lo largo de la costa portuguesa, a profundidades de 20 m a 750 m. Los resultados obtenidos para la merluza demuestran que el lirio es su presa más importante en porcentaje, ocurrencia y peso, seguido por los crustáceos (*Processa* spp. y misidáceos).

2. Descripción de las pesquerías

La pesca de merluza en el Caladero Nacional (Divisiones VIIIc y IXa) es realizada mediante las siguientes modalidades de pesca: arrastre de fondo con puertas, arrastre de fondo en pareja, palangre de fondo, volantas y artes menores, siendo la flota volantera la más dependiente de la merluza. La pesca de arrastre captura merluza junto con gallo, rape, lirio, jurel, caballa y crustáceos. Los descartes ocurren principalmente en la pesquería de

arrastre, que captura ejemplares menores que el palangre o las artes menores. En 2007, los desembarcos de merluza de las flotas de arrastre constituyeron un 75% de las descargas totales de merluza españoles en el Caladero Nacional (ICES, 2008). Las capturas de merluza realizadas por la flota española en el Caladero Nacional siguen una tendencia creciente en los últimos años. Los desembarcos suelen superar la cuota asignada para cada año debido a las posteriores negociaciones e intercambios con otros países con cuota en las divisiones VIIIc y IXa (Francia y Portugal).

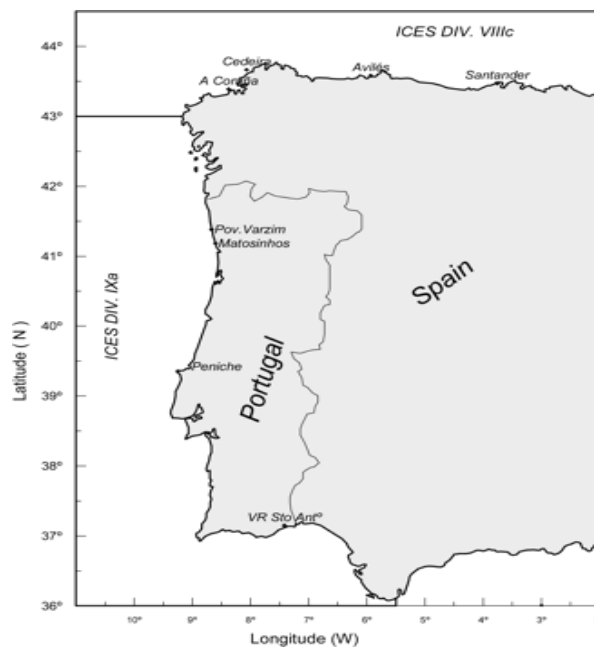


Figura 1. Divisiones ICES VIIIc e IXa.

En 2006 se promulgó un *Plan de Recuperación para la Merluza del Sur* (CE 2166/2005), con el objetivo de regenerar el stock y mantenerlo dentro de los límites biológicos seguros, es decir, 35.000 toneladas de biomasa de stock reproductor, tendiendo a una mortalidad por pesca de 0,27. Esta regulación incluye medidas relativas al TAC y también a la gestión del esfuerzo. Desde 2006 se aplicó una reducción anual del 10% de los días de pesca en el mar a todas las flotas excepto en el área del Golfo de Cádiz. Los resultados positivos del plan de recuperación permitieron la elevación del TAC de merluza sur de 2011 un 15% con respecto al de 2010 (6.844 t. frente a 5.952).

Cuadro 1. Captura española y total europea de merluza Sur, y biomasa reproductora total en aguas ibéricas (Divisiones VIIIc y IXa) (1988-2010).

	Captura España (toneladas)	Captura Total (toneladas)	Biomasa Reproductora (toneladas)
1988	10.600	16.700	26.500
1989	9.200	13.800	19.500
1990	9.800	13.200	15.800
1991	8.900	12.800	16.000
1992	8.840	14.300	15.200
1993	7.840	12.200	12.800
1994	7.090	10.900	9.200
1995	9.530	14.300	7.600
1996	7.910	11.600	9.000
1997	7.170	10.800	6.900
1998	5.570	9.400	6.400
1999	4.350	8.700	8.200
2000	5.320	9.700	9.700
2001	4.770	9.200	10.000
2002	4.280	8.200	10.400
2003	5.110	8.200	10.300
2004	5.020	7.900	10.400
2005	6.580	10.300	10.900
2006	11.350	14.100	12.400
2007	13.990	17.400	14.700
2008	16.050	19.100	15.100
2009	17.780	22.200	17.200
2010	14.000	16.900	18.700

La pesquería española del lirio es llevada a cabo principalmente por parejas de arrastre de fondo que lo tienen como especie objetivo (aproximadamente un tercio de la flota) y por arrastreros de fondo individuales que lo capturan de forma accesoria, representando esta especie en el primer caso hasta un 64% de sus capturas totales en todo el Caladero Nacional y hasta un 82% en la zona IXa. Los palangreros capturan también pequeñas cantidades. La flota opera durante todo el año, en mareas de 1 ó 2 días de duración. Sólo faena en aguas españolas y no sigue ninguna migración del lirio.

Cuadro 2. Capturas de lirio: total española, total en el Caladero Nacional (Divisiones VIIIc-IXa), total en el Área Norte (Zonas IV, XII; Divs.Va, Vb, VIa-b, XIVa-b), y total europea. Biomasa reproductora de lirio: total europea y total en el Caladero Nacional (1988-2010).

	Captura España (toneladas)	Captura VIIIc-IXa (toneladas)	Captura Área Norte (toneladas)	Captura Total (toneladas)	Biomasa Reproductora (toneladas)	Biomasa Repr. VIIIc-IXa (toneladas)
1988	24.847	30.826	527.009	557.847	1.778.890	98.299
1989	30.108	33.665	593.752	627.447	1.705.490	91.506
1990	29.490	32.354	528.793	561.610	1.541.570	88.809
1991	29.180	31.993	337.521	369.524	1.977.680	171.225
1992	23.794	28.722	446.367	475.026	2.646.310	160.007
1993	31.020	32.256	448.423	480.679	2.571.870	172.586
1994	28.118	29.468	429.941	459.414	2.498.010	160.229
1995	25.379	27.664	551.241	578.905	2.318.370	110.787
1996	21.538	25.099	620.883	645.982	2.166.110	84.162
1997	27.683	30.122	642.315	672.437	2.247.060	100.658
1998	27.490	29.390	1.099.569	1.128.969	3.221.300	83.859
1999	23.777	26.402	1.229.826	1.256.228	3.900.360	81.973
2000	22.622	24.654	1.388.274	1.412.927	4.223.640	73.698
2001	23.218	24.964	1.755.206	1.780.170	4.638.670	65.050
2002	17.506	19.165	1.533.721	1.556.792	5.658.580	69.660
2003	13.825	16.476	2.301.309	2.318.935	6.973.200	49.544
2004	15.612	19.549	2.292.476	2.377.568	7.001.330	57.567
2005	17.643	22.833	1.999.345	2.026.953	6.554.940	73.839
2006	15.173	20.496	1.937.809	1.968.456	6.498.280	67.662
2007	13.557	17.454	1.594.695	1.612.330	5.417.480	58.646
2008	14.342	18.562	1.215.704	1.246.465	4.206.340	62.640
2009	20.637	22.680	603.012	635.639	3.246.170	115.825
2010	12.891	14.373	495.280	523.832	3.049.260	83.666

Fuente: ICES

Los desembarcos se destinan al consumo humano y se rigen principalmente por el mercado, siendo bastante estables. La flota española se ha reducido de 279 buques a comienzos de la década de 1990 a 135 embarcaciones en 2008 (ICES, 2009). Es una especie tradicionalmente capturada en gran cantidad y de importancia comercial, si bien el precio que alcanza en el mercado es bajo. El lirio juega un papel relevante en los intercambios de

cuotas con otros Estados para obtener especies de mayor valor, como los realizados con Noruega a cambio de mayor cuota de bacalao. Debido a ello, solo se captura parte de la cuota anual inicialmente asignada, siendo a veces los desembarcos finales notablemente inferiores a esta.

3. Modelo multiespecífico

El modelo utilizado se basa en el modelo matemático predador – presa de Lotka-Volterra (Volterra, 1926; Lotka, 1932). Se parte de las ecuaciones logísticas predador – presa utilizadas por Brown *et al.* (2005), para las poblaciones de perca del Nilo (predador), y dagaa (presa) en el lago Victoria (África centro-oriental):

$$\frac{dX}{dt} = r_m X \left[1 - \frac{X}{\bar{X}} \right] - h_m + \alpha XY \quad (3.1)$$

$$\frac{dY}{dt} = r_L Y \left[1 - \frac{Y}{\bar{Y}} \right] - h_L - \beta YX \quad (3.2)$$

siendo X la biomasa de merluza, Y la biomasa de lirio; r_m y r_L las tasas intrínsecas de crecimiento poblacional de la merluza y el lirio respectivamente; \bar{X} e \bar{Y} las capacidades de carga del medio para ambas especies; h_m y h_L las respectivas capturas, y α y β los coeficientes de interacción de las especies. La función de beneficios netos de la pesquería en el momento t, se define como:

$$\pi(X, Y, h_m, h_L) = (P_m - C_m(X))h_m(t) + (P_L - C_L(Y))h_L(t) \quad (3.3)$$

Siendo P_m y P_L los precios de la merluza y el lirio, y C_m y C_L los costes de captura respectivos. La función objetivo seleccionada para el problema de control será:

$$J = \int_0^{\infty} e^{-\rho t} \pi[X(t), Y(t), h_m(t), h_L(t)] dt \quad (3.4)$$

Los controles factibles óptimos, $h_m(t) = h_m^*$, $h_L(t) = h_L^*$, serán aquellos que maximicen la función objetivo, a la vez que satisfacen las condiciones del problema:

$$\max \int_0^{\infty} e^{-\rho t} [(P_m - C_m(X))h_m(t) + (P_L - C_L(Y))h_L(t)] dt \quad (3.5)$$

s.a. $\frac{dX}{dt} = f(X) - h_m$

$$\frac{dY}{dt} = g(Y) - h_L$$

$$0 \leq h_m(t) \leq h_m \max$$

$$0 \leq h_L(t) \leq h_L \max$$

$$0 < X(t)$$

$$0 < Y(t)$$

La función Hamiltoniana adopta la forma:

$$\begin{aligned} H[X(t), Y(t), h_m(t), h_L(t), t; \lambda_1(t), \lambda_2(t)] = \\ = e^{-\rho t} [(P_m - C_m(X))h_m(t) + (P_L - C_L(Y))h_L(t)] + \\ + \lambda_1(t)[F(X) - h_m(t) + \alpha XY] + \lambda_2(t)[G(Y) - h_L(t) - \beta YX] \end{aligned} \quad (3.6)$$

donde λ_m y λ_L son los precios sombra respectivos de la merluza y el lirio, $f(X)$ representa el crecimiento neto del stock de merluza y $g(Y)$, el crecimiento neto del stock de lirio.

Las condiciones de primer orden para este problema se expresan en las siguientes ecuaciones:

$$\frac{\partial H}{\partial h_m} = 0 \quad (3.7)$$

$$\frac{\partial H}{\partial h_L} = 0 \quad (3.8)$$

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial t} = \dot{\lambda}_1 = -\frac{\partial H}{\partial X} \quad (3.9)$$

$$\frac{\partial \lambda_2}{\partial t} = \dot{\lambda}_2 = -\frac{\partial H}{\partial Y} \quad (3.10)$$

$$\frac{\partial X}{\partial t} = \dot{X} = \frac{\partial H}{\partial \lambda_1} \quad (3.11)$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = \dot{Y} = \frac{\partial H}{\partial \lambda_2} \quad (3.12)$$

Las *ecuaciones adjuntas*, a satisfacer por λ_1 y λ_2 , se obtienen a partir de las condiciones de primer orden expresadas en las ecuaciones (3.9) y (3.10):

$$\dot{\lambda}_1 - \rho\lambda_1 = -\lambda_1(t)[F'(X) + \alpha Y] + \lambda_2(t)\beta Y \quad (3.13)$$

$$\dot{\lambda}_2 - \rho\lambda_2 = -\lambda_2(t)[G'(Y) - \beta X] - \lambda_1(t)\alpha X \quad (3.14)$$

Si el hamiltoniano es lineal en relación a las variables de control, $h_m(t)$ y $h_L(t)$, también lo será el problema del control óptimo, siendo entonces las condiciones de Pontryagin necesarias y suficientes para la existencia de un óptimo (Rozonoer, 1959). Al cumplirse esa condición en este caso, es posible resolver el problema con la ayuda de unas funciones auxiliares, las *funciones de conmutación*, $\sigma_1(t)$ y $\sigma_2(t)$, que se igualan a la derivada del hamiltoniano respecto a las variables de control. Los niveles óptimos de captura, h_m^* y h_L^* , deben maximizar H en cada instante de tiempo. Expresando H como:

$$\begin{aligned} H[X(t), Y(t), h_m(t), h_L(t), t; \lambda_1(t), \lambda_2(t)] = \\ = (e^{-\rho t}(P_m - C_m(X)) - \lambda_1(t))h_m(t) + (e^{-\rho t}(P_L - C_L(Y)) - \lambda_2(t))h_L(t) + \\ + \lambda_1(t)F(X) + \lambda_1(t)\alpha XY + \lambda_2(t)G(Y) - \lambda_2(t)\beta YX \end{aligned} \quad (3.15)$$

Se definen las funciones de conmutación:

$$\sigma_1(t) = e^{-\rho t} (P_m - C_m(X)) - \lambda_1(t) \quad (3.16)$$

$$\sigma_2(t) = e^{-\rho t} (P_L - C_L(Y)) - \lambda_2(t) \quad (3.17)$$

Si $\sigma_1(t) < 0$, el valor de h_m que maximiza el hamiltoniano será $h_m^* = 0$; mientras que si $\sigma_1(t) > 0$, h_m deberá ser tan grande como sea posible para maximizar H , por tanto: $h_m^* = h_m \text{ max.}$ De igual forma, si $\sigma_2(t) < 0$, entonces $h_L^* = 0$; y si $\sigma_2(t) > 0$, $h_L^* = h_L \text{ max.}$ Este tipo de controles se denominan *controles bang-bang*: si el beneficio marginal de pescar supera al beneficio marginal de invertir en el recurso, la captura debe ser máxima; en caso contrario, debe ser nula. De esta forma, la solución estacionaria óptima se alcanza por la senda más rápida posible (Spence y Starrett, 1975; Clark, 1976).

Cuando las funciones de conmutación se anulan, los controles óptimos se encuentran dentro de los intervalos de control respectivos H_{tm} y H_{tL} . Entonces se produce el llamado *caso singular*: al anularse la función de conmutación, el hamiltoniano se hace independiente de las variables de control, y el principio del máximo no especifica el valor del control óptimo (Surís y Varela, 1995). Las condiciones de primer orden expresadas en las ecuaciones (3.7) y (3.8) reflejan lo que ocurre en este caso: $\partial H / \partial h_m = 0$ y $\partial H / \partial h_L = 0$; lo cual implica:

$$e^{-\rho t} (P_m - C_m(X)) = \lambda_1(t) \quad (3.18)$$

$$e^{-\rho t} (P_L - C_L(Y)) = \lambda_2(t) \quad (3.19)$$

Por lo tanto se igualan el beneficio marginal de pescar y el beneficio marginal de invertir en los recursos, expresado en sus precios sombra. La trayectoria singular se expresa como:

$$\dot{\lambda}_1 = -\rho e^{-\rho t} (P_m - C_m(X)) \quad (3.20)$$

$$\dot{\lambda}_2 = -\rho e^{-\rho t} (P_L - C_L(Y)) \quad (3.21)$$

Si se toman las ecuaciones adjuntas (3.13) y (3.14) y se sustituyen en ellas los valores de $\lambda_1(t)$ y $\lambda_2(t)$ expresados en (3.18) y (3.19), así como las trayectorias singulares (3.20) y (3.21), se obtiene:

$$\rho(P_m - C_m(X)) = (P_m - C_m(X))[F'(X) + \alpha Y] - (P_L - C_L(Y))\beta Y - C_m'(X)h_m(t) \quad (3.22)$$

$$\rho(P_L - C_L(Y)) = (P_L - C_L(Y))[G'(Y) - \beta X] + (P_m - C_m(X))\alpha X - C_L'(Y)h_L(t) \quad (3.23)$$

Las soluciones singulares, $X_u(t)$ e $Y_u(t)$, requieren que las capturas se igualen en cada caso al crecimiento poblacional de la especie: $h_m(t) = F(X)$ y $h_L(t) = G(Y)$, obteniendo así las expresiones:

$$F'(X_u) + \alpha Y_u - \frac{(P_L - C_L(Y_u))\beta Y_u + C_m'(X_u)F(X_u)}{P_m - C_m(X_u)} = \rho \quad (3.24)$$

$$G'(Y_u) - \beta X_u + \frac{(P_m - C_m(X_u))\alpha X_u - C_L'(Y_u)G(Y_u)}{P_L - C_L(Y_u)} = \rho \quad (3.25)$$

Que se pueden simplificar de la siguiente forma:

$$F'(X_u) + \alpha Y_u - \frac{(\frac{\partial \pi}{\partial h_L})\beta Y_u - \frac{\partial \pi}{\partial X_u}}{\frac{\partial \pi}{\partial h_m}} = \rho \quad (3.26)$$

$$G'(Y_u) - \beta X_u + \frac{(\frac{\partial \pi}{\partial h_m})\alpha X_u + \frac{\partial \pi}{\partial Y_u}}{\frac{\partial \pi}{\partial h_L}} = \rho \quad (3.27)$$

Las ecuaciones anteriores, en las que el tiempo no es una variable explícita al corresponder las soluciones singulares $X_u(t)$ e $Y_u(t)$, a un estado estacionario, son una versión modificada de la *Regla de Oro de la Acumulación* de la Teoría del capital, que sirve como criterio para determinar la necesidad de la sociedad de invertir o desinvertir en los recursos (Surís y Varela, 1995).

El lado izquierdo de (3.26) y (3.27) se conoce como la *tasa de interés intrínseca del recurso*, y tiene dos componentes: el *producto marginal instantáneo del recurso*, esto es, su contribución a la propia función de crecimiento natural, y un *efecto marginal del stock*, una medida del impacto de la densidad del stock sobre la renta marginal sostenible del recurso (Clark y Munro, 1975). En este caso, el producto marginal instantáneo de la merluza sería: $F'(X_u) + \alpha Y_u$ y el del lirio: $G'(Y_u) - \beta X_u$. El efecto marginal del stock de merluza sería: $[(\partial\pi/\partial h_L)\beta Y_u + (\partial\pi/\partial X_u)] / \partial\pi/\partial h_m$ y el del lirio: $[(\partial\pi/\partial h_m)\alpha X_u + (\partial\pi/\partial Y_u)] / \partial\pi/\partial h_L$. Las expresiones (3.48.) y (3.49.) indican que el nivel óptimo de los recursos (X_u, Y_u) es aquel en el cual la tasa intrínseca de interés de los mismos se iguala a la tasa social de descuento. Por lo tanto, la sociedad deberá invertir en el recurso hasta que se igualen ambas tasas.

El problema en este punto consiste en determinar la senda de aproximación óptima a las soluciones singulares X_u e Y_u , partiendo de unas poblaciones iniciales $X(0)$ e $Y(0)$, diferentes de los niveles estacionarios óptimos X_u e Y_u . La senda más rápida posible, dado que el modelo es lineal en la variable de control, viene dada por los controles bang-bang anteriormente descritos, de tal forma que: $h_m=0$ si $X(0)<X_u$ (y $h_L=0$ si $Y(0)<Y_u$) y $h_m=h_m\max$ si $X(0)>X_u$ (y $h_L=h_L\max$ si $Y(0)>Y_u$), alcanzándose rápidamente el estado estacionario (Spence y Starrett, 1975). Una vez alcanzado dicho estado, deberán aplicarse controles singulares, $h_m= h_{mu}$ y $h_L= h_{Lu}$, con el fin de mantener las poblaciones en X_u e Y_u a lo largo del tiempo (Surís y Varela, 1995).

Si entre ambas especies no existiese relación depredador-presa, esto es, $\alpha = \beta = 0$, las expresiones (3.24) y (3.25) adoptarían la forma:

$$F'(X_u) - \frac{C_m'(X_u)F(X_u)}{P_m - C_m(X_u)} = \rho \quad (3.28)$$

$$G'(Y_u) - \frac{C_L'(Y_u)G(Y_u)}{P_L - C_L(Y_u)} = \rho \quad (3.29)$$

y las expresiones (3.26) y (3.27) se convertirían en:

$$F'(X_u) + \frac{\frac{\partial \pi}{\partial X_u}}{\frac{\partial \pi}{\partial h_m}} = \rho \quad (3.30)$$

$$G'(Y_u) + \frac{\frac{\partial \pi}{\partial Y_u}}{\frac{\partial \pi}{\partial h_L}} = \rho \quad (3.31)$$

Que se corresponderían con la explotación de dos pesquerías monoespecíficas, una de merluza y otra de lirio. Sin embargo, la existencia de una interacción trófica significativa entre ambas poblaciones (con α y β distintos de cero) altera esta dinámica creando una *externalidad técnica biológica* (Brown *et al.*, 2005). Aislado en las ecuaciones (3.24) y (3.25) los términos que las hacen diferir del modelo monoespecífico representado en (3.28) y (3.29), se obtienen las expresiones de esta externalidad técnica biológica:

$$\alpha Y_u - \frac{P_L - C_L(Y_u)}{P_m - C_m(X_u)} \beta Y_u = \left(\alpha - \frac{P_L - C_L(Y_u)}{P_m - C_m(X_u)} \beta \right) Y_u \quad (3.32)$$

$$-\beta X_u + \frac{P_m - C_m(X_u)}{P_L - C_L(Y_u)} \alpha X_u = \left(-\beta + \frac{P_m - C_m(X_u)}{P_L - C_L(Y_u)} \alpha \right) X_u \quad (3.33)$$

Que también pueden expresarse como:

$$\left(\alpha(P_m - C_m(X_u)) - \beta(P_L - C_L(Y_u))\right) \frac{Y_u}{P_m - C_m(X_u)} \quad (3.34)$$

$$\left(\alpha(P_m - C_m(X_u)) - \beta(P_L - C_L(Y_u))\right) \frac{X_u}{P_L - C_L(Y_u)} \quad (3.35)$$

Integrando las externalidades en las ecuaciones generales:

$$F'(X_u) - \frac{C_m'(X_u)F(X_u)}{P_m - C_m(X_u)} + \left(\alpha(P_m - C_m(X_u)) - \beta(P_L - C_L(Y_u))\right) \frac{Y_u}{P_m - C_m(X_u)} = \rho \quad (3.36)$$

$$G'(Y_u) - \frac{C_L'(Y_u)G(Y_u)}{P_L - C_L(Y_u)} + \left(\alpha(P_m - C_m(X_u)) - \beta(P_L - C_L(Y_u))\right) \frac{X_u}{P_L - C_L(Y_u)} = \rho \quad (3.37)$$

Si no existiese relación trófica, α y β se anularían y la externalidad técnica biológica desaparecería, convirtiéndose en las dos pesquerías monoespecíficas reflejadas en (3.28) y (3.29). Cuando esta externalidad es positiva ($\alpha(P_m - C_m(X_u)) > \beta(P_L - C_L(Y_u))$), los niveles óptimos de stock del predador y de la presa son mayores que si se tratase de poblaciones independientes ($\alpha = \beta = 0$) (Brown *et al.*, 2005). La externalidad aumenta con el precio de la merluza y con el coste de captura del lirio, y disminuye cuando aumenta el precio del lirio o el coste de captura de la merluza.

Combinando las ecuaciones logísticas predador–presa (3.1) y (3.2) con las ecuaciones adjuntas (3.13) y (3.14) en estado estacionario, se obtienen las expresiones:

$$X_u = \frac{\bar{X}}{2} \left(1 - \frac{\rho}{r_m}\right) + \frac{\bar{X} Y_u}{2 r_m} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_m}\right) \quad (3.38)$$

$$Y_u = \frac{\bar{Y}}{2} \left(1 - \frac{\rho}{r_L}\right) + \frac{\bar{Y} X_u}{2 r_L} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_L}\right) \quad (3.39)$$

Las expresiones (3.62) y (3.63) muestran que la población de merluza en estado estacionario es una función lineal y positiva de la población de lirio en estado estacionario, y la población en estado estacionario de lirio es un función lineal y positiva de la población estacionaria de merluza, siempre que $\alpha P_m - \beta P_L > 0$.

$$X_u = \frac{\bar{X} [2(r_m - \rho)r_L P_m + \bar{Y}(\alpha P_m - \beta P_L)(r_L - \rho)]}{4r_m r_L P_m - \bar{Y} \bar{X}(\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_L^{-1}} \quad (3.40)$$

$$Y_u = \frac{\bar{Y} [2(r_L - \rho)r_m P_L + \bar{X}(\alpha P_m - \beta P_L)(r_m - \rho)]}{4r_m r_L P_L - \bar{Y} \bar{X}(\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_m^{-1}} \quad (3.41)$$

La determinación del rendimiento máximo sostenible (RMS) de la merluza y el lirio resulta útil, ya que X_{rms} e Y_{rms} no son independientes. X_{rms} es una función de Y , e Y_{rms} es una función de X . En el supuesto de que la captura de cada especie esté ponderada por su precio, las expresiones del RMS serían las siguientes:

$$X_{rms} = \frac{\bar{X} [2r_m r_L P_m + \bar{Y} r_L (\alpha P_m - \beta P_L)]}{4r_m r_L P_m - \bar{Y} \bar{X} (\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_L^{-1}} \quad (3.42)$$

$$Y_{rms} = \frac{\bar{Y} [2r_L r_m P_L + \bar{X} r_m (\alpha P_m - \beta P_L)]}{4r_m r_L P_L - \bar{Y} \bar{X} (\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_m^{-1}} \quad (3.43)$$

Las soluciones a los problemas de RMS son los niveles de equilibrio para $r = 0$. Es decir, $X_{msy} = X_u$ e $Y_{msy} = Y_u$, cuando la tasa de descuento es igual a cero. Además, los niveles óptimos de merluza y lirio están por debajo de los niveles de RMS siempre que: (i) $\alpha P_m - \beta P_L > 0$ y (ii) $r_m, r_L > \rho$.

$$X_{rms} - X_u = \rho \frac{\bar{X}[2r_L P_m + \bar{Y}(\alpha P_m - \beta P_L)]}{4r_m r_L P_m - \bar{Y} \bar{X}(\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_L^{-1}} > 0 \quad (3.44)$$

$$Y_{rms} - Y_u = \rho \frac{\bar{Y}[2r_m P_L + \bar{X}(\alpha P_m - \beta P_L)]}{4r_m r_L P_L - \bar{Y} \bar{X}(\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_m^{-1}} > 0 \quad (3.45)$$

4. Equilibrio estático comparativo

Los stocks y capturas óptimas de merluza y lirio varían con los cambios en el precio de cada especie. Partiendo de las ecuaciones (3.38) y (3.39) se obtienen los resultados del equilibrio estático comparativo. Diferenciando ambas ecuaciones con respecto a P_m :

$$\frac{\partial X_u}{\partial P_m} = \frac{\bar{X}}{2r_m} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_m} \right) \frac{\partial Y_u}{\partial P_m} + \frac{\bar{X} Y_u \beta P_L}{2r_m P_m^2} \quad (4.1)$$

$$\frac{\partial Y_u}{\partial P_m} = \frac{\bar{Y}}{2r_L} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_L} \right) \frac{\partial X_u}{\partial P_m} + \frac{\bar{Y} X_u}{2r_L} \left(\frac{\alpha}{P_L} \right) \quad (4.2)$$

Sustituyendo la ecuación (4.1) en (4.2):

$$\frac{\partial Y_u}{\partial P_m} = \frac{\bar{Y}}{2r_L} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_L} \right) \left[\frac{\bar{X}}{2r_m} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_m} \right) \frac{\partial Y_u}{\partial P_m} + \frac{X_u Y_u \beta P_L}{2r_m P_m^2} \right] + \frac{\bar{Y} X_u \alpha}{2r_L P_L} \quad (4.3)$$

Y reagrupando:

$$\frac{\partial Y_u}{\partial P_m} = \frac{\frac{\bar{X} \bar{Y} Y_u \beta P_L (\alpha P_m - \beta P_L)}{4 r_m r_L P_m^2 P_L} + \frac{\bar{Y} X_u \alpha}{2 r_L P_L}}{1 - \frac{\bar{X} \bar{Y} (\alpha P_m - \beta P_L)^2}{4 r_m r_L P_m P_L}} \quad (4.4)$$

Asumiendo $(\alpha P_m - \beta P_L) \geq 0$, el numerador será > 0 . El denominador también es positivo, dado que $[4 r_m r_L P_m - \bar{X} \bar{Y} (\alpha P_m - \beta P_L)^2 P_L^{-1}] > 0$

Por lo tanto, $\partial Y_u / \partial P_m > 0$.

Tomando de nuevo la ecuación (4.1):

$$\frac{\partial X_u}{\partial P_m} = \frac{\bar{X}}{2 r_m} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_m} \right) \frac{\partial Y_u}{\partial P_m} + \frac{\bar{X} Y_u \beta P_L}{2 r_m P_m^2} > 0$$

Partiendo ahora de las ecuaciones logísticas predador–presa (3.1) y (3.2):

$$h_m = r_m X - \frac{r_m}{\bar{X}} X^2 + \alpha XY \quad (3.1')$$

$$h_L = r_L Y - \frac{r_L}{\bar{Y}} Y^2 - \beta XY \quad (3.2')$$

Derivando la ecuación (3.1') con respecto a P_m y reordenando los términos:

$$\frac{\partial h_m}{\partial P_m} = r_m \frac{\partial X}{\partial P_m} - 2 \frac{r_m X}{\bar{X}} \frac{\partial X}{\partial P_m} + \alpha Y \frac{\partial X}{\partial P_m} + \alpha X \frac{\partial Y}{\partial P_m} \quad (4.5)$$

$$\frac{\partial h_m}{\partial P_m} = \left[r_m \left(1 - 2 \frac{X}{\bar{X}} \right) + \alpha Y \right] \frac{\partial X}{\partial P_m} + \alpha X \frac{\partial Y}{\partial P_m} \quad (4.6)$$

Por lo tanto, $\partial h_m / \partial P_m > 0$ si $\frac{X}{\bar{X}} < \frac{1}{2}$ determinado en caso contrario. Derivando la ecuación (3.2') con respecto a P_m y cancelando los términos:

$$\frac{\partial h_L}{\partial P_m} = \left[r_L \left(1 - 2 \frac{Y}{\bar{Y}} \right) - \beta X \right] \frac{\partial Y}{\partial P_m} - \beta Y \frac{\partial X}{\partial P_m} \quad (4.7)$$

Por lo tanto, $\partial h_L / \partial P_m < 0$ si $\frac{Y}{\bar{Y}} < \frac{1}{2}$, e indeterminado en caso contrario. Derivando ahora (3.38) y (3.39) con respecto a P_L :

$$\frac{\partial X_u}{\partial P_L} = \frac{\bar{X}}{2r_m} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_m} \right) \frac{\partial Y_u}{\partial P_L} + \frac{\bar{X} Y_u}{2r_m} \left(\frac{-\beta}{P_m} \right) \quad (4.8)$$

$$\frac{\partial Y_u}{\partial P_L} = \frac{\bar{Y}}{2r_L} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_L} \right) \frac{\partial X_u}{\partial P_L} + \frac{\bar{Y} X_u \alpha P_m}{2r_L P_L^2} \quad (4.9)$$

Sustituyendo la ecuación (4.9) en (4.8):

$$\begin{aligned} \frac{\partial X_u}{\partial P_L} &= \frac{\bar{X}}{2r_m} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_m} \right) \left[\frac{\bar{Y}}{2r_L} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_L} \right) \frac{\partial X_u}{\partial P_L} + \frac{\bar{Y} X_u \alpha P_m}{2r_L P_L^2} \right] - \frac{\bar{X} Y_u \beta}{2r_m P_m} \\ \frac{\partial X_u}{\partial P_L} \left(1 - \frac{\bar{X} \bar{Y} (\alpha P_m - \beta P_L)^2}{4r_m r_L P_m P_L} \right) &= - \frac{\bar{X} \bar{Y} X_u \alpha P_m (\alpha P_m - \beta P_L)}{4r_m r_L P_m P_L^2} - \frac{\bar{X} Y_u \beta}{2r_m P_m}, \\ \frac{\partial X_u}{\partial P_L} &= \frac{- \frac{\bar{X} \bar{Y} X_u \alpha P_m (\alpha P_m - \beta P_L)}{4r_m r_L P_m P_L^2} - \frac{\bar{X} Y_u \beta}{2r_m P_m}}{\left(1 - \frac{\bar{X} \bar{Y} (\alpha P_m - \beta P_L)^2}{4r_m r_L P_m P_L} \right)} \end{aligned} \quad (4.10)$$

Asumiendo de nuevo $(\alpha P_m - \beta P_L) \geq 0$, el numerador será < 0 . El denominador es positivo, dado que: $[4r_m r_L P_m - \bar{X} \bar{Y} (\alpha P_m - \beta P_L) P_L^{-1}] > 0$, para $Y_u > 0$. Por lo tanto, $\partial X_u / \partial P_L < 0$.

De esta forma, volviendo a la ecuación (4.9):

$$\frac{\partial Y_u}{\partial P_L} = \frac{\bar{Y}}{2r_L} \left(\frac{\alpha P_m - \beta P_L}{P_L} \right) \frac{\partial X_u}{\partial P_L} + \frac{\bar{Y} X_u \alpha P_m}{2r_L P_L^2} < 0$$

Derivando ahora (3.1') y (3.2') con respecto a P_L y reordenando los términos:

$$\frac{\partial h_m}{\partial P_L} = r_m \frac{\partial X}{\partial P_L} - 2 \frac{r_m X}{\bar{X}} \frac{\partial X}{\partial P_L} + \alpha Y \frac{\partial X}{\partial P_L} + \alpha X \frac{\partial Y}{\partial P_L}$$

$$\frac{\partial h_m}{\partial P_L} = \left[r_m \left(1 - 2 \frac{X}{\bar{X}} \right) + \alpha Y \right] \frac{\partial X}{\partial P_L} + \alpha X \frac{\partial Y}{\partial P_L} \quad (4.11)$$

Por lo tanto, $\partial h_m / \partial P_L < 0$ si $\frac{X}{\bar{X}} < \frac{1}{2}$ determinado en caso contrario. Siguiendo con (3.2'):

$$\frac{\partial h_L}{\partial P_L} = \left[r_L \left(1 - 2 \frac{Y}{\bar{Y}} \right) - \beta X \right] \frac{\partial Y}{\partial P_L} - \beta Y \frac{\partial X}{\partial P_L} \quad (4.12)$$

Por tanto, $\partial h_L / \partial P_L < 0$ si $\frac{Y}{\bar{Y}} < \frac{1}{2}$, e indeterminado en caso contrario.

Recapitulando, los resultados del equilibrio estático comparativo de los stocks de merluza y lirio para cambios en el precio de ambas especies son los siguientes:

$$\frac{dX_u}{dP_m} > 0, \frac{dY_u}{dP_m} > 0, \quad (4.13a)$$

$$\frac{dY_u}{dP_L} < 0, \frac{dX_u}{dP_L} < 0. \quad (4.13b)$$

En el caso de las capturas, se genera el siguiente equilibrio:

$$\text{si } X_u < \frac{1}{2} \bar{X}, \text{ entonces } \frac{dh_m}{dP_m} > 0, \frac{dh_m}{dP_L} < 0, \quad (4.14a)$$

$$\text{y si } Y_u > \frac{1}{2} \bar{Y}: \quad \frac{dh_L}{dP_L} < 0, \frac{dh_L}{dP_m} < 0. \quad (4.14b)$$

Para todos los demás casos, los signos son indeterminados.

5. Resultados

Con el fin de determinar la forma de las funciones de crecimiento neto, se sometieron los datos disponibles de biomasa y capturas de merluza y lirio al método de estimación econométrica de *Mínimos Cuadrados Ordinarios* (MCO). Para la función de crecimiento neto de la merluza, se considera “endomerlu” ($X_{t+1}+h_m$) como variable endógena, y “xmer” (X_t), “sq_xmer” (X_t^2) y “xy” ($X_t Y_t$) como variables exógenas. Para la función de crecimiento neto del lirio se considera “endolirio” ($Y_{t+1}+h_L$) como variable endógena y “ylirio” (Y_t) “sq_ylirio” (Y_t^2) y “xy” ($X_t Y_t$) como variables exógenas. Se obtuvieron las funciones cuadráticas que se muestran a continuación. Para el caso de merluza:

Modelo 1: MCO, usando las observaciones 1988-2009 (T = 22)

Variable dependiente: endomerlu ($X_{t+1}+h_m$)

	Coefficiente	Desv. Típica	Estadístico t	Valor p
const	-6.966,63	6.369,97	-1,094	0,2885
xmer	2,34514	0,256401	9,1463	0,0000**
sq_xmer	-3,42881e-05	1,15099e-05	-2,9790	0,0077**
xy	-1,98703e-06	1,83231e-06	-1,0844	0,2917

$$X_{t+1} = \alpha X_t - \beta X_t^2 + \gamma X_t Y_t - h_m$$

$$X_{t+1} + h_m = -6.966,63 + 2,34514 X_t + 0,0000343 X_t^2 - 0,00000199 X_t Y_t \quad (5.1)$$

Media de la vble. dep.	20.611,36	D.T. de la vble. dep.	7.011,487
Suma de cuad. residuos	3,27e+08	D.T. de la regresión	4.148,211
R-cuadrado	0,968498	R-cuadrado corregido	0,965182
F(3, 19)	194,7129	Valor p (de F)	1,93e-14
Log-verosimilitud	-212,8735	Criterio de Akaike	431,7471
Criterio de Schwarz	435,0202	Crit. de Hannan-Quinn	432,5181
rho	0,832863	Durbin-Watson	0,524206

Procediendo de la misma forma para el caso del lirio:

Modelo 2: MCO, usando las observaciones 1988-2009 (T = 22)

Variable dependiente: endolirio ($Y_{t+1} + h_L$)

	Coefficiente	Desv. Típica	Estadístico t	Valor p
const	50.276,3	57.486,3	0,8746	0,3933
ylirio	1,38892	0,231632	5,9962	0,0000
sq_ylirio	-3,15675e-06	1,39002e-06	-2,2710	0,0350
xy	1,42684e-05	1,27969e-05	1,1150	0,2788

$$Y_{t+1} = \varphi Y_t - \mu Y_t^2 + \omega X_t Y_t - h_L$$

$$Y_{t+1} + h_L = 50.276,3 + 1,38892 Y_t + 0,00000316 Y_t^2 + 0,0000143 X_t Y_t \quad (5.2)$$

Media de la vble. dep.	117.279,9	D.T. de la vble. dep.	41.810,57
Suma de cuad. residuos	1,44e+10	D.T. de la regresión	27.500,22
R-cuadrado	0,957652	R-cuadrado corregido	0,953195
F(3, 19)	143,2229	Valor p (de F)	3,19e-13
Log-verosimilitud	-254,4869	Criterio de Akaike	514,9738
Criterio de Schwarz	518,2469	Crit. de Hannan-Quinn	515,7448
rho	-0,169058	Durbin-Watson	2,118618

Introduciendo el valor de estos parámetros en las expresiones (3.28) y (3.29), a partir de los precios medios unitarios para ambas especies en el período 2001-2010 (0.004114 y 0.000866 €/ton respectivamente para la merluza y el lirio, estimados a partir de los desembarcos de la flota gallega), de los costes por tonelada desembarcada (0.00287 y 0.00106 €/ton, respectivamente, estimados a partir de los desembarcos de la flota gallega), y utilizando la función tecnológica de Schaefer ($h = q X L$, en donde q denota el coeficiente de capturabilidad y L el número de días de pesca) para un coeficiente de capturabilidad de la merluza de 20.82804 (Garza y Varela, 2007) y un coste unitario del esfuerzo de captura de merluza de 396€/día (estimado a partir de los desembarcos de la flota gallega), se pueden obtener los valores óptimos de ambas especies.

Cuadro 3. Valores de equilibrio para la merluza y el lirio para distintas tasas de descuento.

	X (tons)	Y (tons)
0.03	42.499	2.416.874
0.04	37.262	2.234.582
0.05	37.116	2.226.035
0.06	36.143	2.189.279

El Cuadro 3 muestra los resultados óptimos para diferentes valoraciones de las preferencias temporales de la sociedad. Como se puede observar, a medida que se incrementa la tasa de

descuento, y por tanto las preferencias por el futuro cercano, la biomasa disminuye en ambas especies.

6. Conclusiones

Las poblaciones de merluza y lirio capturadas por la flota pesquera española en el caladero nacional presentan una interacción significativa de tipo depredador-presa, siendo la merluza el depredador y el lirio la presa. Al desarrollar un modelo bioeconómico multiespecífico para gestionar ambas poblaciones como una pesquería mixta, en lugar de considerar dos pesquerías monoespecíficas, esta interdependencia biológica puede ser considerada como una externalidad técnica biológica. Cuando esta externalidad es positiva, los niveles óptimos de stock del predador y de la presa son mayores que si se tratase de poblaciones independientes. La externalidad aumenta con el precio de la merluza y con el coste de captura del lirio, y disminuye cuando aumenta el precio del lirio o el coste de captura de la merluza.

El cálculo del equilibrio estático comparativo permite determinar los cambios en los stocks y capturas óptimas de la merluza y del lirio inducidos por los cambios en los precios de cada especie. De acuerdo con los resultados, las poblaciones óptimas de merluza y lirio aumentan cuando aumenta el precio de la merluza, y disminuyen cuando aumenta el precio del lirio. En el caso de las capturas óptimas, se observa que, si la población óptima de merluza es inferior a la mitad de su capacidad de carga en el medio, la captura óptima de esta especie aumenta cuando aumenta su precio, y disminuye cuando aumenta el precio del lirio, siendo indeterminadas estas variaciones si la población óptima de merluza supera la mitad de la capacidad de carga. Si la población óptima de lirio supera la mitad de su capacidad de carga en el medio, su captura óptima disminuye cuando aumenta el precio de cualquiera de las dos especies, y si su población óptima es inferior a la mitad de la capacidad de carga, el resultado es indeterminado.

Referencias

- Brown, G., Berger, B. y Ikiara, M. 2005. *A Predator-Prey Model with an Application to Lake Victoria Fisheries*. Marine Resource Economics, Volume 20, pp. 221–247.
- Cabral, H. N., y Murta, A. G. (2002). *The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel off Portugal*. Journal of Applied Ichthyology, 18(1), 14-23.
- Clark, C.W. y Munro, G. R. 1975. *The economics of fishing and modern capital theory: a simplified approach*. Journal of Environmental Economics and Management, 5(2), pp.96–106.
- Clark, C. W. 1976, *Mathematical Bioeconomics - the Optimal Management of Renewable Resources*, J. Wiley and Sons, Sussex.
- Comisión Europea. 2005. *Reglamento (CE) No 2166/2005 del Consejo de 20 de diciembre de 2005 por el que se establecen medidas para la recuperación de la población sur de merluza europea y de cigalas en el mar Cantábrico y en el oeste de la Península Ibérica y se modifica el Reglamento (CE) no 850/98 para la conservación de los recursos pesqueros a través de medidas técnicas de protección de los juveniles de organismos marinos*. Diario Oficial de las Comunidades Europeas, L 345, 10 p.
- Garza-Gil, M-D. y Varela-Lafuente, M.M. 2007. *Bioeconomic Management and Fishing Selectivity: An Application to the European Hake Fishery*. Journal of Agricultural and Biological Sciences, 2, pp. 69–74.
- Gonzalez, R., Olaso, I., y Pereda, P. (1985). *Contribución al conocimiento de la alimentación de la merluza (Merluccius merluccius L.) en la plataforma continental de Galicia y del Cantábrico*. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 2, pp. 49–60.
- Guichet, R., y Meriel-Bussy, M., 1970. *Association du merlu Merluccius merluccius (L.) et du merlan bleu Micromesistius poutassou (Risso) dans le Golfe de Gascogne*. Revue des Travaux de l'Institut des Peches Maritimes, 34(1), pp. 69-72.

- Guichet, R., 1995: *The diet of European hake (Merluccius merluccius) in the northern part of the Bay of Biscay*. ICES Journal of Marine Science, 52, pp. 21-31.
- ICES. 2008. Report of the ICES Advisory Committee, 2008. ICES Advice, 2008. Book 7, 122 p.
- ICES. 2009. Report of the ICES Advisory Committee, 2009 ICES Advice, 2009. Book 7, 77 p.
- Lotka, A.J. 1932. *The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply*. Journal of the Washington Academy of Sciences, 22, pp. 461–469.
- Mahe, K., Amara, R., Bryckaert, T., Kacher, M., y Brylinski, J. M. 2007. *Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (Merluccius merluccius) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea*. ICES Journal of Marine Science, 64, pp. 1210–1219.
- Rozonoer, L. I. 1959. L.S. *Pontryagin's Maximum Principle in Optimal Control Theory*. Automat, i Telemekh., 20.
- Sánchez, F., 1993. *Las comunidades de peces de la plataforma del Cantábrico*. Publicación Especial del Instituto Español de Oceanografía No. 13, 137 p.
- Spence, M. y Starrett, D. 1975. *Most Rapid Approach Paths in Accumulation Problems*. International Economic Review, vol. 16, núm. 2.
- Surís, J.C. y Varela, M.M. 1995. *Introducción a la Economía de los Recursos Naturales*. Ed. Civitas, Madrid. 133 p.
- Velasco, F. y Olaso, I. 1998a. *European Hake Merluccius merluccius (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea: seasonal, bathymetric and length variations*. Fisheries Research, 38, pp. 33-44.

Velasco, F., Olaso, I., y Sánchez, F. 2003. *Annual variations in the prey of demersal fish in the Cantabrian Sea and their implications for food web dynamics*. ICES Marine Science Symposia, 219, pp. 408–410.

Volterra, V. 1926. *Fluctuations in the abundance of species, considered mathematically*. Nature, 118, pp. 558–560.