

03474
2
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**TABLA DE VIDA Y PARÁMETROS
DEMOGRÁFICOS DE *Strombus gigas* EN
QUINTANA ROO**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO
ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)**

PRESENTA

MARIO LARA PÉREZ-SOTO

MÉXICO, D. F.

1992

**TESIS CON
FALLA LE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Contenido

AGRADECIMIENTOS	i
CONTENIDO	ii
RESUMEN	v
I.- INTRODUCCIÓN	1
II.- CICLO DE VIDA DE <i>Strombus gigas</i>	4
III.- TÉCNICAS DEMOGRÁFICAS	8
3.1 Introducción	8
3.2 Tablas de Vida	9
3.3 Análisis de frecuencias.	14
3.4 Modelos de Crecimiento Poblacional	15
IV. ÁREA DE ESTUDIO	19
4.1 Distribución en la Costa de Quintana Roo	19
4.2 Bancos de Isla Cozumel	20
4.3 Caleta de Xel-há	20
4.4 Banco Chinchorro	23
V. ANÁLISIS DEMOGRÁFICO DE <i>Strombus gigas</i> EN XEL-HA	25
5.1 Introducción	25
5.2 Materiales y Método	26
5.2.1 Muestreo	26
5.2.2 Análisis	28
5.3 Resultados	30
5.3.1 Estructura de Tamaño-Edad	30
- Análisis de frecuencias	30

- Relaciones alométricas	41
5.3.2 Tasas de Crecimiento	43
- Crecimiento individual	43
- Crecimiento general de la población	44
5.3.3 Cédulas de Supervivencia	49
5.3.4 Cédulas de Fecundidad	50
5.3.5 Tasas Vitales	51
5.4 Discusión	55
5.4.1 Estructura de edades	55
5.4.2 Tasas de crecimiento	57
5.4.3 Tabla de vida	57
5.4.4 Tasas vitales	58
VI. PROYECCIONES DE CRECIMIENTO POBLACIONAL	60
6.1 Introducción	60
6.2 Materiales y Método	61
6.2.1 Tablas de vida utilizadas	61
6.2.2 Análisis	62
6.3 Resultados	62
6.3.1 Crecimiento Poblacional	62
- Banco Chinchorro	62
- Caleta de Xel-ha	67
6.3.2 Efecto de Denso-dependencia para Xel-ha	69
6.3.3 Efectos de Sobrepesca para Chinchorro	71
6.4 Discusión	75
VII. ANÁLISIS DE VARIACIONES FENOTÍPICAS Y LA PESQUERÍA DE <i>Strombus gigas</i> EN QUINTANA ROO.	78
7.1 Introducción	78
7.2 Materiales y Método	79
7.3 Resultados	79
7.3.1 Breve evaluación de la pesquería del Estado	79
7.3.2 Comparación entre bancos de caracol en Q.Roo	81
7.4 Discusión	85
VIII. DISCUSIÓN GENERAL	87

6.1 Dinámica de Poblaciones de <i>S. gigas</i> en Q. Roo	87
6.2 Efectos de la Colecta en las Poblaciones de Q. Roo	89
IX. BIBLIOGRAFÍA	91

Resumen

Este trabajo estima y analiza información demográfica de las poblaciones de *S. gigas* en O. Roo. Empleando métodos de marcaje-recaptura, se registraron características de la concha que se utilizaron para determinar una estructura de edades. Se hizo un análisis de frecuencias y se propone un índice alométrico que relaciona estas características con el tamaño-edad de los organismos. Con esta información, se calcularon parámetros de crecimiento y se elaboró la tabla de vida para las poblaciones de Xel-ha y Banco Chinchorro. Se estimaron cédulas de sobrevivencia y a partir de cálculos en otras poblaciones del Caribe, se obtuvieron cédulas de fecundidad. Con ambas cédulas se aproximaron tasas vitales.

Se utilizaron modelos matriciales de proyección poblacional para analizar el efecto de la colecta y de factores de denso-dependencia en el reclutamiento y crecimiento poblacional. También se realizó un análisis desde el punto de vista de la evolución de historias de vida y su relación con las pesquerías.

Las estimaciones sobre los procesos demográficos, muestran que estas poblaciones caen dentro de rangos normales para la especie. La edad de la primera reproducción se estimó entre 3.1 a 3.4 años y la formación del labio entre 3 a 5 meses. El reclutamiento y metamorfosis de juveniles ocurre durante todo el año con picos durante los meses cálidos. Respecto al crecimiento, se estimó que a partir de 10 cm de longitud total habrá un incremento de 9.6 cm en un año y de 2.7 cm en el segundo; para el grosor del labio es de 8.4 mm al siguiente año después de haber alcanzado la madurez.

La proyección poblacional mostró fluctuaciones que varían en intensidad y duración, siendo mayores al inicio. Al parecer estas fluctuaciones en tamaños poblacionales y frecuencias de edades, son características de la especie. Se discute el efecto de la falta y calidad de alimento en la dinámica de la población de Xel-ha. Se analiza el riesgo de sobrepescar el stock de reproducción en Chinchorro, ya que esto podría llevar a tener periodos largos donde la captura fuera baja y/o llevar a la población a un umbral de donde ya no se recupere. Esto puede haber ocurrido en las zonas someras de Cozumel.

Se discute si la disminución en la edad de reproducción, en este caso manifestada como maduración a una talla menor, representa un cambio en la estrategia de historia de vida motivado por presión de pesca. Además sobre la necesidad de conocer los parámetros demográficos de la especie para analizar la respuesta de una población hacia la explotación.

I *Introducción*

El estudio de los cambios en el número de individuos en una población, llamado demografía, es una rama especializada de la ecología de poblaciones. Existen grandes diferencias entre las especies vistas a través de su demografía. Por ejemplo, para algunas especies de árboles su esperanza de vida puede ser de cientos de años, mientras que para la mayoría de las bacterias es de horas o minutos (Solbrig y Solbrig, 1979; Sarukhán, 1987; Soberón, 1987).

Un organismo nace y muere, si vive lo suficiente se reproduce. Cada individuo presenta una esperanza de vida y un número de descendientes, que no puede ser predicho con exactitud. Sin embargo, una población de organismos tiene propiedades estadísticas dadas por las proporciones de individuos con características similares. Estas pueden ser analizadas teóricamente en términos matemáticos (Solbrig y Solbrig, 1979). Los mejores estudios son los que proporcionan datos sobre el número de individuos y los procesos que afectan a estos números (Begon *et al.*, 1990).

Múltiples aspectos de la ecología de poblaciones, de naturaleza demográfica, han estado implícitos en la cultura del hombre al desarrollar sus tecnologías agrícola, forestal, pecuaria y acuícola. En la actualidad, la formalización y sistematización de esos conocimientos y su expresión en modelos matemáticos, ha ayudado a hacer un uso mucho más racional de los recursos naturales. Claros ejemplos de la aplicación de estos modelos formalizados de crecimiento e información demográfica subyacentes a los mismos, se pueden reconocer en las áreas de control biológico de plagas, manejo de pesquerías y explotaciones forestales (Sarukhán, 1987).

El caracol rosado, *Strombus gigas*, es uno de los recursos pesqueros más valiosos del Mar Caribe. La mayoría de los bancos en la región son fuertemente explotados (Brownell y Stevely, 1981; Appeldoorn *et al.*, 1987). Esta pesquería, constituye la segunda en importancia económica para la región Caribeña (Brownell, 1977; Brownell *et al.*, 1977; Wells, 1981; Appeldoorn, 1985b; Berg y Olsen, 1989). Sin embargo, sólo en algunos lugares se tienen avances en el conocimiento de su dinámica poblacional. Esta ha sido generada a partir de la década de los

80's. Además, poco se sabe sobre el efecto que tiene la captura sobre las poblaciones de este molusco (Weil y Laughlin, 1984; Iversen *et al.*, 1987; Catterall y Poiner, 1987; Berg y Olsen, 1989; Appeldoorn, 1988a; en prensa).

Obtener y analizar datos demográficos para este gasterópodo es complicado por las características biológicas y de historia de vida de la especie. Como ejemplos se pueden mencionar las variaciones en mortalidad y fecundidad, la migración por grupos de edad, la interrupción del crecimiento en longitud al madurar, etc. (Randall, 1964; Alcolado, 1976; Appeldoorn, 1984; 1985a; 1988a; 1988b; Stoner, 1989a; 1989b).

En México, este recurso se considera como una pesquería típica artesanal que se encuentra representada básicamente por 6 especies del género *Strombus*. El llamado localmente "Caracol rosa o de abanico" (*S. gigas*), aporta el mayor índice de captura en el Estado de Quintana Roo, contribuyendo con el 95% de la producción estatal de caracol (Anuario estadístico, 1987. Secretaría de Pesca).

En los centros de investigación del País, se cuenta con información muy escasa sobre las poblaciones en las zonas de pesca (CRIP, Pto. Morelos, información no publicada). Un poco más abundante, es la que se refiere a la producción de "semilla". Por ejemplo, desarrollo y eclosión de los huevos, alimentación de larvas (Aldana, 1990; comunicación personal) e intentos de cría y liberación de juveniles (CRIP, Pto. Morelos, información no publicada).

El presente trabajo evalúa información demográfica generada con datos obtenidos en el campo. Tiene la finalidad de contribuir al acervo de información sobre las poblaciones de *S. gigas* en la costa quintanarroense. Esto ha permitido la elaboración de una tabla de vida para las poblaciones de Xel-ha y Chinchorro.

A partir de esta información fue posible estimar parámetros de crecimiento poblacional y, por tanto, la elaboración de modelos para evaluar el efecto de la pesca y de factores de denso-dependencia, en el reclutamiento y crecimiento poblacional.

El objetivo general de la tesis es estimar y analizar información demográfica de campo que contribuya al conocimiento de las poblaciones de *S. gigas* en la costa de Q. Roo. Por esta razón, este trabajo se enmarca en el contexto de la Ecología de Poblaciones.

En primera instancia se presenta información general sobre el ciclo de vida de *S. gigas* (capítulo II). Después se señalan las bases y supuestos de los análisis que se emplean en este trabajo (capítulo III). También se detalla brevemente, sobre los bancos de caracol visitados durante la toma de los datos utilizados en este trabajo (capítulo IV).

Se elaboró la tabla de vida de *S. gigas*, para la Caleta de Xel-ha y para las poblaciones de Cayo Centro e Isla Che, de Banco Chinchorro. Se estimaron las cédulas de mortalidad-sobrevivencia para cada banco estudiado. A partir de información bibliográfica sobre caracol en el área del Caribe, se estimaron fecundidades para cada población. Con ambas cédulas se estimaron las tasa vitales. Esta información se presenta en el capítulo V para la población de Xel-ha y en el capítulo VI en su primera parte para Chinchorro.

En función de este primer análisis y utilizando modelos de proyección poblacional basados en la matriz de Leslie, se evalúa el efecto de la captura y de factores de denso-dependencia en el reclutamiento y crecimiento de las poblaciones en estudio (capítulo VI).

Se presentan un análisis comparativo entre poblaciones de caracol en Q. Roo, desde el punto de vista de la evolución de historias de vida y de su relación con las pesquerías. Se discute acerca del efecto de la colecta en el crecimiento y maduración de los individuos (capítulo VII).

Por último, se presenta una discusión general acerca de la dinámica poblacional y el efecto de la colecta sobre las poblaciones de *S. gigas* en Q. Roo (capítulo VIII).

Este trabajo se elaboró simultáneamente con otro sobre estimación de tamaños poblacionales y patrones de movimiento de las población de Xel-ha, realizado por Claudia Padilla (en prensa).

II *Ciclo de vida de Strombus gigas*

GENERALIDADES

De acuerdo con Warmke y Abbott (1961), el género *Strombus* está incluido dentro de la familia Strombidae, caracterizada por la formación de un abanico o labio de la concha. Habita aguas tropicales en ambas costas de América y agrupa 10 especies; 6 en la costa atlántica y 4 en el Océano Pacífico.

Phylum Mollusca
Clase Gastropoda
Subclase Prosobranchia
Orden Mesogastropoda
Superfamilia Strombacea
Familia Strombidae
Género *Strombus*
Especie *Strombus gigas*

Los caracoles de la especie *S. gigas*, alcanzan longitudes hasta de 30cm (Alcolado, 1976), la talla promedio es de 22 cm de longitud (Bronwell y Stevenly, 1981). Esta distancia se mide desde el vértice de la espira hasta la porción posterior del canal sifonal. La concha presenta 8 espigas por cada vuelta de la espira; en tallas juveniles son afiladas pero se hacen romas con el desgaste, cuando alcanzan mayor edad (Alcolado, 1976).

La abertura de la concha y el abanico presentan en su superficie interna colores de tonos rosa a durazno intensos. La concha de los ejemplares adultos tiene de 13 a 15 vueltas, se cubre de un perispiraco de color café oscuro (Warmke y Abbott, 1961).

REPRODUCCIÓN

La temporada de reproducción puede durar todo el año aunque la mayor actividad ocurre de mayo a diciembre (Robertson, 1959; Randall, 1964; Bronwell y Stevenly, 1981; Weil y Laughlin, 1984; Berg y Olsen, 1989; Aldana, comunicación personal).

Los machos presentan un pene de 4 a 5 cm. de longitud por lo que son fácilmente diferenciables de las hembras. Sin embargo, no es posible distinguirlos mediante características externas de la concha (Randall, 1964; Davis *et al.*, 1984).

Alcanzan la madurez sexual entre 2.5 y 4 años. Cuando maduran su longitud total oscila alrededor de los 20 cm. Aparentemente la madurez coincide con el desarrollo del abanico de la concha o labio (Brownell y Stevenly, 1981; Davis *et al.*, 1984; Appeldoorn, 1985, 1988a; Berg y Olsen, 1989; Stoner, 1989).

Poco se sabe sobre el sistema de apareamiento, se ha reportado monogamia y en otros casos poliandria. Se han observado cópulas durante las 24 horas del día. La fecundación es interna; bajo la protección del abanico de la concha el macho extiende el pene a través del canal sifonal de la hembra hasta la región genital (Robertson, 1959; Davis *et al.*, 1984; Weil y Laughlin, 1984).

Las gónadas se encuentran en la masa visceral, junto con el hepatopáncreas, lo que hace muy difícil diferenciar sin apoyo histológico un tejido de otro. Al parecer el tejido de la gónada se ubica hacia el centro del conglomerado hepatopancreas-gónada (Aldana, comunicación personal).

FASE DE HUEVO

El desove ocurre aproximadamente 2 semanas después de la cópula, las hembras depositan sobre sustratos arenosos las masas ovígeras formadas por un tubo mucilaginoso de hasta 25 m de longitud. En su interior contiene a los huevos ordenados en espiral; se le van adhiriendo granos de arena al tiempo que la hembra lo va enrollado a manera de madeja de estambre (Randall, 1964; Davis *et al.*, 1984).

La masa ovígera contiene de 300 mil hasta 700 mil huevos. Robertson (1959) y Randall (1964) estiman que el tubo mucilaginoso de la hueva contiene de 12 a 19 huevos/mm y que la tasa de eclosión media se determinó de un 95% a 100%. Este dato puede ser inferior al inicio y al final de la temporada reproductora (Berg, 1981; Aldana, comunicación personal).

FASE LARVARIA

La ovoposición toma a la hembra de 36 a 42 horas (D'Asaro, 1965; citado en Davis *et al.*, 1984). Se ha registrado que una misma hembra produce más de una masa de huevos por temporada de reproducción, estimándose hasta 25 puestas por temporada, como en Los Roques, Venezuela (Weil y Laughlin, 1984).

Las larvas eclosionan en forma de veliger después de 5 a 7 días de la ovoposición e

inmediatamente asumen hábitos pelágicos. Al nacer presentan 2 lóbulos ciliados que posteriormente se dividirán a 4 y hasta 6, durante los primeros 15 días de vida. A partir del segundo o tercer día empiezan a alimentarse de microalgas que atrapan con dichos lóbulos (Aldana, comunicación personal).

FASES BÉNTICAS

En laboratorio las larvas cambian sus hábitos pelágicos por epibénticos a una edad de 20 a 25 días. Mediante una metamorfosis, desarrollan la probosis, opérculo y se observa una migración de los ojos hacia la región anterior, transformándose en juveniles de 1 a 1.5 mm de longitud. En el laboratorio se ha demostrado un crecimiento de las formas juveniles preadultas de hasta 2 cm al mes, utilizando alimentos balanceados comerciales a razón de 5 % del peso total de los individuos (Pillsbury, 1985; Aldana, comunicación personal; CRIP Pto. Morelos, información no publicada).

El promedio de vida esperado para *S. gigas* es según Randall (1964) de 8 años, Berg (1976) estima 6 años. Sin embargo, se han encontrado ejemplares de 20 o más años. Por ejemplo, Percharde (1968) localizó en la isla Trinidad 3 ejemplares cuyas conchas se encontraban densamente cubiertas de plantas hasta de 2 pies de altura.

Strombus gigas es uno de los gasterópodos herbívoros de mayor tamaño que existen, utiliza su larga probosis para raspar las algas de las rocas y de los pastos marinos. Randall (1964), señala que las plantas dominantes tienden a ser su fuente primordial de alimento. Sin embargo, la mayor parte del contenido estomacal la constituyen algas que crecen sobre pastos marinos (Stoner, 1989). Robertson (1961), reporta que no se encontraron restos de pastos marinos en el intestino de 300 ejemplares analizados entre 12 y 22 cm. de longitud. Algas como *Cladophora*, *Tlypnea cervicornis* y *Polishiphoma*, son de las más importantes en la dieta de *S. gigas* (CRIP Pto. Morelos, información no publicada).

MOVIMIENTO

Hesse (1979), determinó el ámbito hogareño. Los juveniles de 10 a 13 cm usualmente permanecen dentro de áreas de 1000 m², mientras que los individuos de hasta 16 cm de longitud se desplazan en áreas entre 2500 hasta 5000 m². Se reporta también que en periodos de 2 meses los adultos pueden desplazarse distancias lineales de 2 Km.

Catterall y Poiner (1983) definen 4 tipos de agregaciones para los caracoles. 1) mixtos, en los que se encuentran individuos de todas las clases de edad; aunque dentro de éstos existen segregaciones entre las diferentes clases de edad. 2) juveniles, que ocupan áreas pequeñas pero de gran densidad, generalmente en aguas someras. 3) de reproducción, son agregaciones de organismos que se están apareando. 4) de grupo, formadas por organismos inactivos de varias

clases de edad.

Los mecanismos relacionados a la migración y orientación de *S. gigas* son desconocidos (Stoner, 1989). Sin embargo, se sabe que estos movimientos hacia la costa o mar adentro, están relacionados a la conducta reproductiva (Robertson, 1959; Randall, 1964; Weil y Laughlin, 1984) y con una migración ontogenética hacia aguas profundas (Randall, 1964; Hesse, 1979; Weil y Laughlin, 1984).

En las islas Turkos y Caicos se han observado adultos migrando hacia aguas someras durante la primavera y alejándose de las costas en el otoño. Se ha visto que estas se hacen más regulares conforme los individuos aumentan de edad (Hesse, 1979).

En Bahamas se han observado migraciones en masa de caracoles juveniles, de aproximadamente un año de edad, recién emergidos de bancos de arena. Estas agregaciones avanzaban en la dirección del flujo de agua cuando decae la marea. Se ha hipotetizado que representa una dispersión de juveniles de los centros de reclutamiento de larvas, y que es iniciada por una conducta denso-dependiente (Stoner *et al*, 1988).

III Técnicas demográficas

Este capítulo resume las bases y supuestos de los que parte este trabajo. Es una revisión básica de conceptos y modelos que se emplearon durante el análisis de los datos principalmente en los capítulos V y VI.

3.1 INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista demográfico todas las formas de vida tienen mucho en común. A pesar de variaciones sustanciales en formas y estados de desarrollo, existen ciertos procesos poblacionales básicos que son comunes a todas ellas. Esto se expresa como:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

Significa que en el futuro, el tamaño de una población (N_{t+1}) será igual al número de individuos que hay actualmente (N_t) más los nacimientos que ocurren en un tiempo dado (B), menos las muertes (D), más las inmigraciones (I), menos las emigraciones (E). Esto define uno de los principales objetivos de la ecología: describir, explicar y entender la distribución y abundancia de los organismos (Begon y Mortimer, 1981; Soberón, 1987).

Una población se puede definir como un conjunto de organismos del mismo tipo y es usual que el término se utilice para describir a un grupo de individuos de una especie bajo estudio. Sin embargo, lo que constituye una población varía de especie a especie y de estudio a estudio. En algunos casos los límites de la población son claros y en otros dependen del propósito de la investigación. Todavía en otros, los individuos se distribuyen continuamente sobre una gran área, y se deben definir los límites de la población arbitrariamente (Begon *et al*, 1990).

Si se desea estudiar el efecto que la pesca tiene sobre una población, los estudios serán relevantes en términos ecológicos en la medida en que ese efecto altere el nacimiento, la muerte o la migración del organismo. El objetivo será mejorar el conocimiento de N_{abiora} o predecir N_{futura} . El interés propio estará enfocado a conocer el número de individuos, su distribución, los procesos demográficos que los determinan, y la manera en que éstos son afectados por

factores ambientales (Begon *et al.*, 1990).

3.2 TABLAS DE VIDA

Los patrones de natalidad, mortalidad y crecimiento son un reflejo del ciclo de vida de los organismos, de los cuales existen dos tipos principales: a) los semélparos son aquellos que sólo se reproducen una vez en su vida y b) los iteróparos tienen varios eventos reproductivos durante una temporada o en todo el año (Begon *et al.*, 1990).

El medio comúnmente usado para examinar estos patrones es conocido como una **tabla de vida**, la cual resume la información de las causas del cambio numérico (Soberón, 1987). Permite construir una curva de sobrevivencia, que puede ser imaginada como una gráfica de la probabilidad de sobrevivir a diferentes edades. Los descendientes producidos por individuos de diferentes edades son agrupados en lo que se conoce como cédulas de fecundidad (Begon *et al.*, 1990).

Los estudios sobre dinámica poblacional enfrentan con frecuencia la dificultad de determinar la edad de los individuos. Este problema se supera, algunas veces, trabajando en términos de estructura de fases o estados, más que con estructura de edades. El ciclo de vida de los individuos de una población puede consistir en una serie de estados reconocibles que se suceden uno después de otro hasta la muerte. Entonces, es posible modelar la dinámica de tales poblaciones en términos de la distribución en duración de fases y tasas de supervivencia temporales (Manly, 1990).

TABLAS DE VIDA HORIZONTALES

Conocidas como de cohorte, dinámica u horizontal, presentan una cohorte de individuos (nacidos dentro del mismo intervalo de tiempo), que es seguida desde el nacimiento hasta la muerte. Esta es la única manera de construir una tabla de vida para las especies anuales.

La tabla se organiza en columnas, la primera muestra edades o estados del ciclo de vida, la segunda (n_x) lista los individuos observados en la población en cada estado. La tercera columna (l_x) presenta una l_0 de 1.00 que los hace a todos comparables. Esta columna señala la proporción de la cohorte original que sobrevive a cada clase de edad. (tabla 3.1).

La proporción de la cohorte original que muere en cada estado (d_x), es simplemente la diferencia entre l_x y l_{x+1} . La tasa de mortalidad específica por estado (q_x) considera a d_x como una fracción de l_x (d_x/l_x), siendo la probabilidad de que un individuo muera. Por esta razón es equivalente a $(1-p_x)$ donde p se refiere a la probabilidad de sobrevivir.

TABLA 3.1
PARÁMETROS DE SOBREVIVENCIA Y FECUNDIDAD ESTIMADOS
EN UNA TABLA DE VIDA. SE INDICAN LAS RELACIONES DE CÁLCULO

Sobrevivencia-mortalidad

- x = Estados o Clases de Edad del Ciclo de Vida
- a_x = No. de individuos observados para cada x
- l_x = Proporción de individuos que sobreviven
estandariza los datos a partir de $l_0 = 1$
- d_x = Proporción que muere de la cohorte original
se calcula a partir $l_x - l_{x+1}$
- q_x = Tasa de mortalidad específica, probabilidad de
que un individuo muera d_x / l_x
equivalente a $(1 - p_x)$; donde p_x = sobrevivencia
- k_x = intensidad de mortalidad "killing Power"
combina ventajas de d_x (suma) y q_x (intensidad)
 $\log_2 p_x / a_{x+1}$
- e_x = Esperanza media de vida al inicio de cada clase
de edad n_x / T_x (suma de $L_x, L_{x+1}, n_{x+1}, \dots$ / 2)

Fecundidad

- F_x = Datos crudos. No. total de huevos puestos
en cada estado.
 - m_x = Fecundidad individual. Promedio del No. total
de huevos producidos por individuo sobreviviente.
 - R_x = Tasa Reproductiva Básica
Promedio del No. de descendientes producidos por
individuos al final de la cohorte.
- $$R_x = \sum F_x / a_x \quad R_x = \sum l_x \cdot m_x$$

Los valores de d_x pueden ser sumados, pero no dan una idea real de la importancia de la mortalidad durante un estado particular. Los valores de q_x son una excelente medida de la intensidad de mortalidad. Las ventajas se combinan en k_x , que se refiere a la intensidad o tasa de mortalidad y se puede sumar. Se define como el $\log_{10} a_x - \log_{10} a_{x+1}$ ó $\log_{10} a_x / a_{x+1}$, es referido como "killing-power". Los valores de k_x también se pueden calcular de l_x , también están estandarizados y pueden ser comparados con otros estudios (tabla 3.1).

Otro término comúnmente estimado en las tablas de vida es la Esperanza de vida, la cual se define como la probabilidad de que un individuo pase a las siguientes clases de edad o temporadas de apareamiento (Krebs, 1985; Emlen, 1984).

Las cédulas de fecundidad están formadas por F_x que es el número total de huevos puestos en cada estado y por m_x que es la fecundidad individual o la tasa de natalidad (promedio de

huevos producidos por individuo sobreviviente).

Un término importante que puede ser estimado de una tabla de vida es la **tasa reproductiva neta R_0** . Es el promedio de descendientes producidos por individuo al final de la cohorte y, en consecuencia, indica en las especies anuales, el total por el cual la población se incrementa ó decrecienta en el tiempo (tabla 3.1).

Hay dos maneras de calcular R_0 :

$$R_0 = \sum F_x / m_0 \quad \text{ó} \quad R_0 = \sum l_x m_x$$

Las tablas de vida y las cédulas de fecundidad muestran en diferentes años distintos patrones. Por esta razón se considera que una visión real del cambio numérico en una especie sólo puede surgir de datos de algunos o muchos años.

Tablas de vida verticales ó estáticas

Estas tablas son llamadas también específicas de tiempo. Principalmente son utilizadas con organismos que tienen generaciones superpuestas y reproducción iterópara.

La estructura de edades es la base para estas tablas de vida. Los datos de un año pueden ser usados como base de la tabla pero se debe asumir que no habrá variación año con año en el número total de nacimientos o en la tasa de sobrevivencia a una edad específica. Con estas suposiciones se construyen las columnas l_x , d_x y q_x . Es claro, sin embargo, que los supuestos son falsos (Begon *et al.*, 1990).

CÉDULAS DE FECUNDIDAD

Estas cédulas proporcionan información útil si son de temporadas de reproducción sucesivas. En la mayoría de las especies iteróparas se observa variación en la fecundidad individual entre temporadas de apareamiento. Sin considerar estas variaciones, las especies iteróparas muestran una edad o estado relacionado con el patrón de fecundidad (Begon *et al.*, 1990).

Tasas reproductivas, longevidad generacional y tasa de incremento.

En especies con generaciones discretas, R_0 describe dos parámetros poblacionales separados: El número de descendientes producidos en promedio por un individuo de por vida, y también un factor multiplicativo que convierte el tamaño poblacional inicial en el actual. Con la sobreposición de generaciones, cuando es posible una tabla de vida de cohorte, la R_0 puede ser calculada usando la misma fórmula, pero en este caso se refiere solamente al promedio del

número de descendientes producidos por un individuo (Begon *et al.* 1990).

Una relación general que considera el tamaño poblacional, la tasa de incremento y el tiempo, sin limitar la medida de tiempo a generaciones es:

$N_t = N_0 R^t$, donde R es conocido como la "tasa neta de incremento *per capita*". La población se incrementará cuando $R > 1$, y decrecerá cuando $R < 1$.

R combina el nacimiento de nuevos individuos con la sobrevivencia de los ya existentes. Las ecuaciones generales basadas en R para incremento poblacional en el tiempo son:

$$N_{t+1} = N_t R \text{ y } N_t = N_0 R^t$$

Estas ecuaciones relacionan el tamaño poblacional, la tasa de incremento y el tiempo. Ligan a R_0 con la longevidad generacional (definida como el último intervalo de tiempo T).

Así, $N_T = N_0 R_0$ y considerando la segunda ecuación, $N_T = N_0 R^T$, por tal razón: $R_0 = R^T$ y aplicando logaritmos naturales $\ln R_0 = T \ln R$.

El término $\ln R$ se denota usualmente como r , llamado "tasa intrínseca de incremento natural". Esta es la tasa a la cual la población incrementa su tamaño (cambio en el tamaño de la población por individuo por unidad de tiempo).

$$r = \ln R_0 / T$$

En poblaciones con generaciones sobrepuestas o reproducción continua, r es la tasa intrínseca de crecimiento que la población es capaz de alcanzar. Esto ocurre sólo si las cédulas de sobrevivencia y fecundidad permanecen estables un largo período de tiempo. Si lo hacen, r será gradualmente aproximada y mantenida. En el mismo período de tiempo la población tenderá a una estructura estable de edades. Si se altera, la tasa de crecimiento cambiará continuamente y será imposible caracterizarla por un simple valor. Esto puede parecer una limitante muy seria para la utilidad de calcular r de una tabla de vida, porque las cédulas rara vez permanecen estables por períodos largos de tiempo. Sin embargo, puede ser usada para caracterizar a la población en términos de su potencial de incremento, especialmente cuando el objetivo es hacer una comparación (Begon *et al.* 1990).

Una ecuación exacta, pero imprecisa biológicamente para el cálculo de r es: $e^{-rx} \sum l_x m_x = 1$ (Lotka, 1907). Una aproximada pero con más sentido biológico se basa en el T_c o tiempo de generación de la cohorte y es:

$r = \lambda_0 R_0 / T_c$ Ecuación de Euler

Esta ecuación, hace explícita la dependencia de r en la capacidad reproductiva de los organismos (R_0) y la longevidad de una generación (T). La ecuación es una buena aproximación cuando $R_0 \approx 1$ (el tamaño poblacional tiende a ser constante), o cuando hay pequeñas variaciones en la longevidad de las generaciones, o una combinación de las dos cosas (May, 1976; citado en Begon *et al*, 1990).

El tiempo de generación T_c puede ser calculado si se reconoce como el intervalo de tiempo entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de uno de sus descendientes.

Una ecuación sería: $T_c = \sum x l_x m_x / R_0$. Esto es sólo aproximado porque no toma en cuenta el hecho de que algunos descendientes pueden desarrollarse y dar nacimientos durante la vida reproductiva de sus padres.

Las tablas de vida verticales dan una impresión errónea de la verdadera cédula de sobrevivencia que se muestra en una tabla de vida de cohorte. Cada registro en la estructura estable de edades está dado por: $l_x e^{-rx}$, donde l_x es el registro en la tabla de vida de cohorte. Las tablas de vida horizontales y verticales son las mismas sólo cuando la población permanece de un tamaño constante ($r = 0$, $e^{-rx} = 1$). En una población que establemente incrementa su tamaño ($r > 0$, $e^{-rx} < 1$), las clases de edad más altas mostrarán un incremento pobremente representado en la tabla vertical; mientras que en una población que declina su tamaño ($r < 0$, $e^{-rx} > 1$), estas mismas clases mostrarán un incremento bien representado (Begon *et al*, 1990).

Otro parámetro que se puede estimar a partir de una tabla de vida, es el valor reproductivo. Fisher (1930) introdujo esta medida que engloba muchas características de historias de vida, y también la manera en que éstas son relevantes para la forma en que la evolución ocurre (Begon *et al*, 1990). Un valor reproductivo es la suma del aporte reproductivo actual y el residual; donde el valor reproductivo residual combina la sobrevivencia futura y la fecundidad esperada en el futuro. Esto se logra a través de contabilizar la contribución individual a las futuras generaciones. El valor reproductivo de un estado o edad x es calculado específicamente como:

$$RV_x = \sum_{t=x}^{t=\infty} m_t S_{x-t} \frac{N_t(t)}{N_t(t)}$$

donde m_t es la tasa de natalidad de un individuo en clase de estado o edad t ; S_{x-t} es la

probabilidad de que un individuo pueda sobrevivir del estado x al t y, por tanto, será igual a l_x/l_t ; $N_T(t)$ es el tamaño de la población cuando el individuo está en una clase t (Begon *et al*, 1990).

3.3 ANÁLISIS DE FRECUENCIAS

La información necesaria para trabajar con estructura poblacional se refiere a estimaciones sobre el número de individuos, en diferentes fases o estados de desarrollo, en distintos tiempos. Estos datos pueden ser agrupados como frecuencias de cada estado por unidad de tiempo. Si las fracciones de muestra son constantes a través del tiempo, pueden reflejar cambios en las frecuencias de las poblaciones (aparte de los errores de muestreo) (Manly, 1990).

Los modelos de análisis de frecuencias de estados, permiten calcular los valores esperados de las frecuencias en términos de parámetros de sobrevivencia, duración de un estado y tasa de reclutamiento al estado o fase inicial (Manly, 1990).

Con el método de máxima verosimilitud se pueden calcular estos parámetros, haciendo suposiciones acerca de la distribución de las frecuencias observadas y de sus valores esperados. En principio, el método considera que las distribuciones son de tipo Poisson, de manera que las varianzas de muestreo son iguales a los valores esperados (Manly, 1990).

La función de verosimilitud es la probabilidad de observar los datos como una función de cualquier parámetro desconocido. Se espera que los datos tengan una distribución Poisson con una media :

$$P(r_i) = e^{-\mu} \frac{\mu^{r_i}}{r_i!}$$

El modelo de Poisson es una generalización donde los datos son agrupados como r_1, r_2, \dots, r_k en k clases. Se hace la suposición de que μ es un valor azaroso de la distribución con media 1 y que la distribución es independiente de otros datos. La función de verosimilitud es entonces el producto de las probabilidades de Poisson de obtener los valores, las cuales son:

$$L = \sum_{i=1}^k e^{-\mu} \frac{\mu^{r_i}}{r_i!}$$

A partir de estas estimaciones, se han desarrollado un buen número de métodos para analizar los datos de frecuencias de estados. La distinción más general y necesaria para seleccionar o desarrollar un método, se presenta entre los datos de cohorte múltiple o cohorte sencilla. La principal diferencia es cuando los individuos que se reclutan a la primera fase o estado lo hacen

en un período largo de tiempo (multicohorte) o en uno corto (cohorte sencilla). La diferencia entre estas situaciones es que con los datos de multicohorte, frecuentemente se vuelve necesario estimar la distribución de entrada al primer estado, lo que hace que la estimación de los demás parámetros sea más difícil. Sin embargo, con estos métodos es posible obtener estimaciones de: 1) el número total de individuos registrados en cada fase; 2) el promedio del tiempo que pasan en cada fase 3) las probabilidades de sobrevivir en cada fase; 4) el tiempo medio de reclutamiento a cada fase; 5) las tasas de sobrevivencia por unidad de tiempo (Manly, 1990).

3.4 MODELOS DE CRECIMIENTO POBLACIONAL

BASE DE LA DINÁMICA POBLACIONAL

La mayoría de las ecuaciones que describen el crecimiento de una población consideran al tiempo como una variable discreta o continua (Ferson y Akcakaya, 1990). Si se considera discreta, esto implicará que los cambios en el tamaño poblacional a un tiempo particular se expresen como función de la talla poblacional en el período de tiempo anterior, esto es:

$$N = N(t+1) - N(t) = f(N(t))$$

Esto quiere decir que cambios en el tamaño poblacional de t a $t+1$ dependen del tamaño poblacional al tiempo t .

El tamaño de las poblaciones se incrementa mediante los nacimientos y las inmigraciones y decrece a través de las muertes y las emigraciones. Cuando se estudia la dinámica de una población, se busca describir cambios en el tamaño poblacional a través del tiempo (Soberón, 1987).

CRECIMIENTO EXPONENCIAL

Si se asume que los individuos en una población son todos iguales, que producen algún número de descendientes por individuo y que mueren en alguna proporción por cada unidad de tiempo se tiene que:

$$N(t) = r(t) N(t)$$

donde $r(t)$ representa el cambio *per capita* en abundancia para cada unidad de tiempo. Asumiendo que el ambiente es constante y que todas las $r(t)$ son iguales, el tamaño poblacional para algún tiempo t es:

$$N(t) = N(0) (1+r)^t$$

cuando $r > 0$ la abundancia de la población se incrementa y cuando $r < 0$ decrementa. Esta ecuación es una serie geométrica que describe un crecimiento exponencial (porque t es un

exponente) (Ferson y Akcakaya, 1990).

DENSO DEPENDENCIA

Es obvio que un incremento exponencial rápidamente produce más organismos que los que un medio finito soportaría. El efecto de los recursos limitantes en el crecimiento poblacional debe resultar eventualmente en alguna clase de retroalimentación que limita el crecimiento de la población. Una forma de mejorar un modelo de crecimiento poblacional es hacer que refleje tal limitación, incluyendo un factor de denso dependencia como la competencia intra-específica (Begon y Mortimer, 1981).

Hay diferentes funciones que han sido tradicionalmente utilizadas para representar denso dependencia en los modelos de dinámica poblacional. Las más conocidas son:

ECUACIÓN LOGÍSTICA

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{k-N}{K} \right)$$

donde K es la capacidad de carga del sistema. Supone que (1) la población tiene una distribución estable de edades; (2) la tasa de incremento disminuye por cada individuo que se agrega a los ya presentes; (3) que esta respuesta es inmediata; (4) que el ambiente es constante; (5) que el efecto de la densidad es igual para todos los individuos de la población y (6) la probabilidad de apareamiento no depende de la densidad poblacional (Poole, 1974). El término de retroalimentación de densidad es r_0/k : la adición de un individuo a la población disminuye la cantidad de r por una cantidad r_0/k .

MODELO DE RICKER

$$R = \alpha S e^{(-\beta S)}$$

es usado ampliamente en pesquerías. En su forma original es aplicado a especies sin superposición de generaciones. S es el Stock parental (adultos que desovan), R es el número de reclutas (número de juveniles producidos en los desoves), α (denso independiente) y β (denso dependiente) son parámetros de la curva (Pitcher y Hart, 1982; Emlen, 1984). La ecuación describe una familia de curvas (de forma jorobada) donde se supone un bajo reclutamiento cuando hay niveles altos en el stock. Implica fuerte denso dependencia, que aumenta geoméricamente sobre cierto rango de densidad en el stock (Pitcher y Hart, 1982). La relación $\ln \beta$ es el término equivalente a K del modelo logístico (Emlen, 1984).

EL MODELO DE BEVERTON Y HOLT

$$R = \frac{1}{(\alpha' + (\frac{\beta'}{S}))}$$

También es ampliamente usado para describir relaciones entre el stock de una población y su reclutamiento. Ahora α' (denso dependiente) y β' (denso independiente), son otros parámetros. Esta curva implica una reducción aritmética y progresiva en la tasa de reclutamiento a medida que la densidad del stock se incrementa. Esto supone un reclutamiento constante bajo cierta densidad del stock (Pitcher y Hart, 1982).

ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN

En los modelos anteriores, todos los individuos de la población son equivalentes e ignoran diferencias que pueden ser importantes para predecir el crecimiento o decremento de la población. Posiblemente la diferencia más importante entre los individuos de una población es que no todos tienen la misma edad. Al clasificarlos en grupos de edad se dice que la población tiene una estructura de edades y es posible reconocer que las tasas de sobrevivencia y fecundidad son específicas para cada grupo de edad, entre ciertos rangos (Ferson y Akçakaya, 1990).

Si la población está compuesta de cierta mezcla de individuos que varían en sus tasas vitales, un modelo que ignore esta estructura no será un buen predictor de las tendencias y fluctuaciones que la población puede experimentar en el futuro (Ferson y Akçakaya, 1990).

La mayoría de los modelos que han sido desarrollados para analizar la dinámica de poblaciones con estructura de edades, asumen que la edad de los individuos es conocida. Cuando esto es cierto, una manera de aproximarse es utilizando intervalos de edad y una formulación de matriz. Esto fue inicialmente propuesto, en forma independiente, por Bernardelli (1941), Lewis (1942) y Leslie (1945), aunque usualmente es conocida únicamente como Matriz de Leslie (Manly, 1990). En su forma básica es el equivalente de la ecuación exponencial de crecimiento para una población con estructura de edades (Emlen, 1984). Considera que los cambios en la población se dan en unidades discretas de tiempo (0,1,2,...) con individuos en grupos de edad 0,1,2,...,k. Por conveniencia sólo las hembras son contadas (Usher, 1972; Manly, 1990).

El modelo puede ser escrito como: $A \mathbf{a}_t = \mathbf{a}_{t+1}$

donde \mathbf{a}_t es un vector columna que representa la estructura de edades de la población al

tiempo t , y a_{i+1} es el número de hembras del grupo de edad $i+1$ al tiempo t . a_{t+1} es un vector columna que representa la estructura de edades al tiempo $t+1$. A es una matriz que describe la transición de la población de una estructura de edades a otra sobre un período de tiempo.

$$A = \begin{matrix} & f_0 & f_1 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ p_0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_i & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & p_{n+1} & 0 & 0 \end{matrix}$$

Los elementos f_i representan el promedio del número de hijas que sobreviven al tiempo $t+1$, nacidas en el intervalo t a $t+1$ de cada hembra que pertenecía al grupo i al $t+1$ en el tiempo t . Los elementos p_i representan la probabilidad de que una hembra de edad entre i e $i+1$ al tiempo t , viva al tiempo $t+1$ en el grupo de edad $i+1$ al $t+2$ (Usher, 1972; Manly, 1990).

Dos resultados se desprenden de este modelo básico:

(1) si la ecuación se aplica repetidamente, después de k períodos de tiempo:

$$a_{t+k} = A^k a_t \quad \alpha^{t+k} = \lambda^k \cdot a_t$$

(2) Si la matriz es cuadrada con $n+1$ renglones y columnas, tendrá $n+1$ raíces y vectores latentes (eigenvalores y eigenvectores) que satisfagan la ecuación:

$$A a = \lambda a$$

donde λ es cualquier raíz latente y a es un vector latente asociado con λ (Usher, 1972). El hecho de que λ sea más grande que 1 implica que la población es capaz de incrementar. λ puede ser relacionada con la tasa intrínseca de incremento natural r , por la ecuación:

$$r = \ln \lambda$$

Un gran número de modificaciones y adiciones se han hecho a este modelo básico, entre ellas consideraciones sobre densidad dependiente, variación ambiental, migración, etc. Estas permiten adaptar cualquier situación que se desee estudiar, como extensiones de la matriz de Leslie (Ferson y Akçakaya, 1990).

IV Área de estudio

4.1 DISTRIBUCIÓN EN LA COSTA DE QUINTANA ROO

Autores como Warmke y Abbott (1961), Randall(1964), Brownell y Stevely (1981) y Berg y Olsen (1989) proponen que *S. gigas* se encuentra desde el sur de Florida y Bermuda, hasta el norte de Venezuela, pasando por el Golfo de México, las Antillas y el Mar Caribe. Sin embargo, este rango de distribución ha cambiado, ya que últimamente en México no se han localizado bancos importantes en las costas de los estados de Veracruz y Campeche, sólo se localizan bancos importantes al oriente de la costa de Yucatán y sobre el litoral quintanarroense (CRIP Pto. Morelos, información no publicada).

En la costa de Quintana Roo es posible encontrar masas ovígeras todo el año. Hacia el sur del estado, en Banco Chinchorro, se les encuentra a profundidades someras. Hacia el centro y norte son más escasas, se localizan en aguas profundas entre 10 y 40 m. La mayor frecuencia ocurre entre mayo y noviembre (Aldana, comunicación personal; CRIP. Pto. Morelos, información no publicada).

Con respecto a la distribución de larvas se sabe muy poco y se supone que su distribución depende de los patrones de circulación de las masas de agua.

La distribución de los juveniles con una talla inferior a los 60 mm es desconocida. Se han realizado intentos por determinarla sin resultados, sólo en contadas ocasiones se han colectado individuos de estos tamaños (CRIP Pto Morelos, información no publicada). A estas tallas los organismos se entierran en el sustrato durante muchas horas del día, son activos durante períodos cortos en las horas nocturnas. Se han localizado bancos de juveniles de 9 a 17 cm de longitud principalmente en el sur del estado, en zonas de poca profundidad y densamente cubiertas de pastos marinos, como *Thalassia*, durante todo el año (CRIP Pto. Morelos, información no publicada).

De acuerdo con los datos estadísticos publicados por la Secretaría de Pesca, se tiene la

siguiente información sobre la colecta por región:

En la zona Norte, se captura caracol en la costa oriental de Isla Mujeres, el Bajo Banderas y Punta Cancún, ocupando un área aproximada de 50 Km² y contribuye en promedio con el 6 % de la captura total.

En la zona Centro, se captura al norte de Cozumel con una extensión aproximada de 180 Km², está limitado por la isobata de los 30 m y aporta un 12 % de la producción. En estos sitios, los caracoles se encuentran a profundidades de 24 a 33 m.

En la zona Sur, en Banco Chinchorro, se obtiene hasta el 84 % de la producción estatal. En esta región, la captura se obtiene mediante buceo libre, dado que la profundidad máxima es de 6 a 10 m. La pesca se realiza únicamente en las partes oeste y central del banco con una extensión de unos 176 Km².

4.2 BANCOS DE ISLA COZUMEL

La Isla de Cozumel está asentada sobre una gran plataforma calcárea que corre paralela a la línea de costa separada por el canal de Yucatán. Existen otras, como Chinchorro al sur y el Bajo Arrowsmith al norte (ver carta batimétrica de la Península de Yucatán, SECMAR).

Hacia el norte de la isla, con una extensión mayor a un tercio del largo total de la plataforma, se encuentra una extensa llanura submarina donde se pesca caracol. La profundidad va de 3 a 40 m. Actualmente a esta última profundidad se hace la captura. Las corrientes cerca del cantil son muy fuertes y el buceo que se practica durante la colecta es bastante riesgoso.

El sustrato característico está constituido por parches de pastos marinos, arena y bajos de coral. Se encuentran distintas poblaciones del género *Strombus*, siendo la especie más común *S. costatus*. También se observan con frecuencia grandes "cementorios" de *S. gigas*, cuyas conchas vacías llegan a ser características en muchos lugares (mapa 1).

4.3 CALETA DE XEL-HÁ

Xel-ha está formado por dos cuerpos de agua principales, el Acuario y una Caleta que tiene forma de Y. Esta presenta dos brazos, uno al sur largo y delgado, y otro al norte más corto y ancho. Además existen varios recodos, uno de ellos se comunica con el Acuario (mapa 2). Hacia el fondo del brazo Sur existe aporte de agua dulce que proviene de los cenotes aledaños a la caleta. La profundidad varía desde los 2 hasta los 4 m.

El Acuario presenta forma de ocho, donde las caras oriental y occidental son más largas

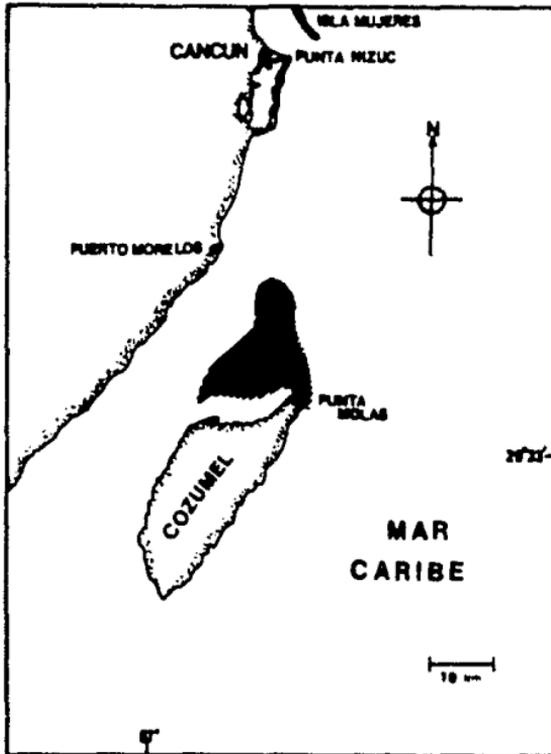


Figura 4.1.- Mapa de la Isla Cozumel. Se indican los sitios de captura de caracol, con el área sombreada.

(aproximadamente 200 m); las caras sur y norte son cortas (50 m aproximadamente). En la cara norte también hay aporte de agua dulce. La profundidad varía entre los 2 y 5 m.

Una característica de Xel-ha es la termoclina generada por aportes de agua dulce y fría que fluye por superficie hacia el mar, formando una capa de aproximadamente medio metro. Hacia el sustrato el agua es salada y tibia.

El sustrato en la caleta es muy variable. En la boca hacia el mar, hay gran agitación y el sustrato principal es pedacera de coral y restos de organismos. Conforme se avanza hacia la caleta se hace evidente un gradiente de sedimentos, siendo más finos hacia los brazos. En esta

zona se encuentran parches del pasto marino *Thalassia*, conforme se avanza hacia los recodos cambian por *Syringodium*.

En el centro de la Caleta y hacia los brazos, los pastos son escasos y empiezan a dominar el sustrato "tapetes" de algas. En los brazos, la arena es limosa y forma una capa gruesa. En el brazo sur la presencia del manglar cambia el aspecto de la comunidad bentónica marina por una de ambiente dulceacufolea. En el brazo Norte el ambiente es marino y generalmente es donde se encuentran los caracoles, principalmente juveniles.

El Acuario presenta un sustrato más homogéneo donde se alternan rocas con algas y limo sumamente tixotrópico. Los caracoles de más edad se encuentran en este lugar.

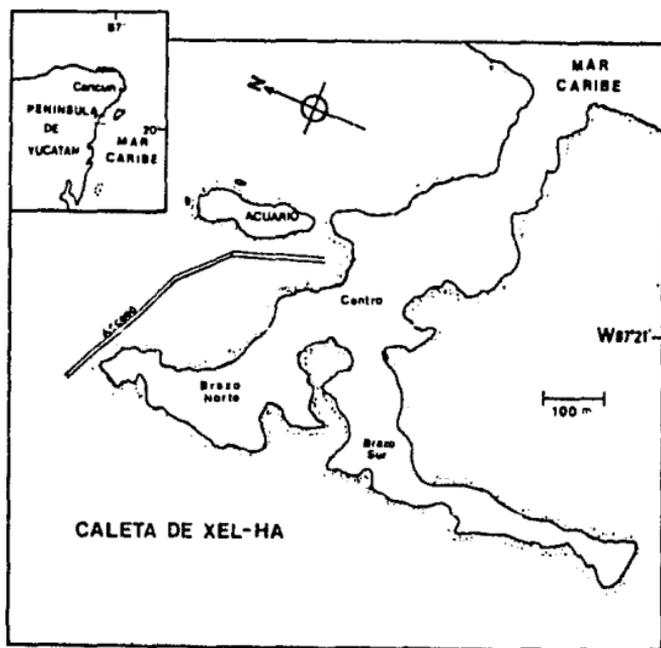


Figura 4.2.- Mapa de la Caleta de Xel-ha.

4.4 BANCO CHINCHORRO

El banco Chinchorro es una plataforma de aproximadamente 70 Km de eje mayor. De origen arrecifal, asemeja a un Atolón por la "cordillera" de coral que forma un anillo alrededor de la plataforma (mapa 3).

En la laguna arrecifal se encuentran varios cayos que caracterizan la zona. Hacia el sur, Isla Lobos es un lugar donde se encuentran generalmente agregaciones de juveniles y de adultos reproductores; es un sitio habitual de pesca. En la parte media se ubica Cayo Centro, en cuyos alrededores se encuentran bancos de juveniles. Hacia el occidente de este cayo, habitualmente

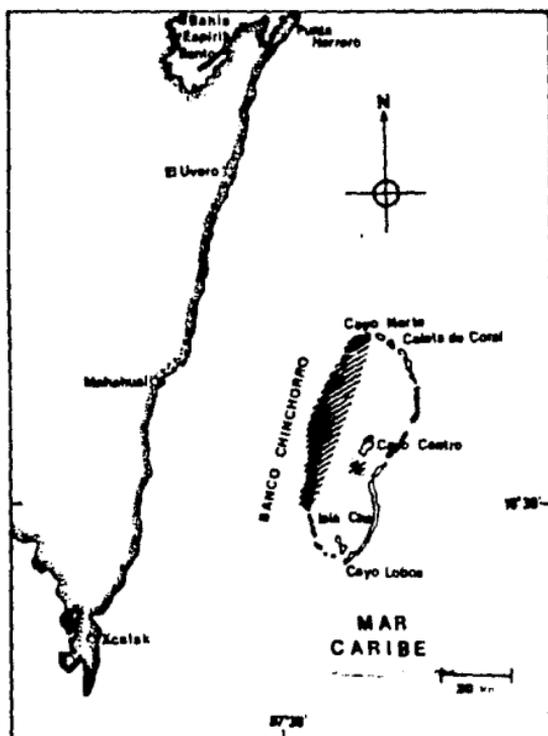


Figura 4.3.- Mapa del Banco Chinchorro. Se indican los sitios de captura de caracol, con el área sombreada.

se localizan las zonas de pesca, donde se encuentran agregaciones formadas principalmente por adultos reproductores. Hacia el norte se localiza un grupo de cayos reconocidos como Cayo Norte, donde se reportan agregaciones de juveniles hacia el oriente (Cooperativa Pescadores de Banco Chinchorro, comunicación personal).

La profundidad media en la laguna es de 6 m. Actualmente las zonas de pesca se han desplazado hacia la cercanía de las "cordilleras coralinas", donde la profundidad es mayor y es común que se alcancen entre 8 y 12 m de profundidad durante la colecta.

V *Análisis demográfico de Strombus gigas en xel-ha*

5.1 INTRODUCCIÓN

Strombus gigas es una especie con generaciones sobrepuestas y reproducción iterópara. Se aparean repetidamente y aparentemente presenta períodos de reproducción más intensa (Randall, 1964; Brownell y Stevenly, 1981). Esto significa que individuos de varias edades se aparean juntos. Para analizar o estimar parámetros demográficos con estas características de historia de vida, se elaboran tablas de vida verticales o específicas de tiempo (Begon *et al.*, 1990).

La estructura de edades es la base para este tipo de tablas. Sin embargo, la evaluación de la edad y de las tasas de mortalidad en *S. gigas* es particularmente difícil debido a las características de crecimiento que presenta este gasterópodo (Appeltdorn, 1985a).

Al llegar a la edad de maduración, el crecimiento en longitud de la concha cesa y se inicia la formación del labio característico de la especie. A partir de este momento, la concha sólo aumentará su grosor, particularmente del labio. Esta transición divide la historia de vida del caracol rosado en dos estados distintos (Appeltdorn, 1988a).

Comúnmente la longitud de la concha ha sido utilizada como criterio para conocer la estructura de edades de las poblaciones y determinar la talla mínima de captura (Alcolado, 1976; Appeltdorn, 1985b; 1988b; CRIP, Pto. Morelos, INP, información no publicada). El grosor del labio puede ser utilizado como criterio que está correlacionado con la madurez sexual; mientras más grueso, se estima una mayor edad y por tanto un mayor número de reproducciones (Appeltdorn, 1988b; Berg y Olsen, 1989).

Algunos estudios han tratado de abordar el problema de estimar la edad de los caracoles, con base en modelos de crecimiento como el de von Bertalanffy (Appeltdorn, 1988b; en prensa) o con diferentes métodos estadísticos (Wefel y Killingley, 1980). Para los distintos casos se

utilizan algunas de las siguientes variables: el peso de la concha, peso de la carne, la longitud de la concha y el grosor del labio. Los resultados indican que la tasa de crecimiento difiere en diferentes regiones del Caribe (Appelddorn, 1988a; en prensa).

El presente capítulo presenta el análisis demográfico realizado para la población de *S. gigas* en la Caleta de Xel-ha. En primera instancia se presenta la estructura de tamaño-edad que se determinó usando el análisis de frecuencias de estados y relaciones alométricas. Con esta base, se reunió estadística demográfica en tablas de vida a partir de las cuales se desarrolló el cálculo de parámetros vitales para la población.

Finalmente se discuten los procedimientos empleados, las dificultades encontradas para desarrollar tablas de vida para la especie y la condición en que se encuentra la población de Xel-ha.

5.2 MATERIAL Y MÉTODOS

Este capítulo se desarrolla con los datos obtenidos para la población de Xel-ha en 9 muestreos, del 2 de nov de 1990 al 18 de Agosto de 1991.

5.2.1 MUESTREO

La toma de información se realizó mediante la técnica de marcaje-liberación-recaptura (Begon, 1979). Se registraron algunas características de las conchas como: longitud total, ancho del cono, grosor del labio o abanico de la concha, longitud de la espira y ancho del abanico o abertura de la concha (Fig. 5.1).

Cada individuo marcado y medido se catálogos como: a) juvenil = inmaduro, sin abanico formado b) haysoi = madurando, con abanico en formación c) adulto = maduro, con abanico bien formado. Esto se registró como observación de campo. Cuando hubo oportunidad se sexó a los organismos y en cada zona de muestreo se buscaron indicios de actividad reproductiva como cópulas, hembras desovando y masas ovígeras.

Para medir la longitud se utilizó una regla de plástico de 30 cm (con divisiones de 1 mm) adaptada a una tabla de acrílico en forma de escuadra. Para las otras medidas se utilizó un vernier de plástico de 0.05 mm precisión (SkillTech).

Las medidas se tomaron de la siguiente manera:

- La longitud se midió a partir del ápice de la concha hasta el extremo del canal sifonal.
- El ancho del cono se midió en el extremo más ancho de la vuelta corporal, a la altura del canal anal.

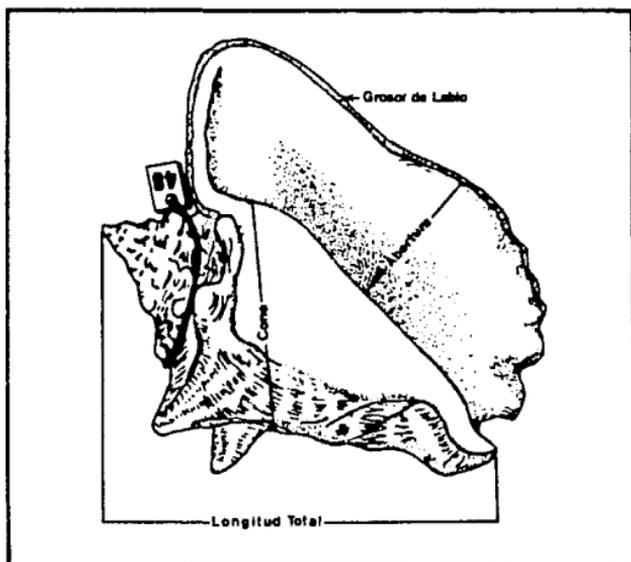


Figura 5.1.- Magnitudes empleadas para las medidas de la concha y posición de la marca

- El grosor del labio se midió a la mitad del abanico de la concha a 1 cm del borde.
- La abertura se tomó a la misma altura donde se midió el labio, del borde del cono hasta el borde del labio.
- La espira se midió del canal anal al ápice de la concha.

Para sexar a los organismos se hicieron observaciones directas de la huella del oviducto y el pene. Estas se realizaron levantando a unos centímetros del sustrato a los caracoles, e inclinando la concha ligeramente sobre la vuelta del cono. El cuerpo del organismo sale de la concha cuando trata de regresar a su posición normal y hace posible la observación.

Se utilizó buceo autónomo. Todos los datos se tomaron *in situ* y fueron registrados en tablas de acrílico.

5.2.2 ANÁLISIS

ESTRUCTURA DE TAMAÑO-EDAD

La determinación de la estructura de tamaño-edad de los organismos, se aproximó en dos formas: a) mediante frecuencia de los datos totales y de los marcados el 1^{er} día, para las 9 muestras; b) mediante relaciones alométricas entre las medidas de la concha obtenidas de la muestra total. Con base en éstas, se propone un índice para agrupar a los organismos en clases de tamaño-edad.

a) se consideró a la longitud total, grosor del labio y abertura de la concha como variables de respuesta. Como ya se ha mencionado, la longitud y el labio de la concha han sido empleados como estimadores de la edad o estado de los caracoles (Appeldoorn, 1985b; 1988a; 1988b; Berg y Olsen, 1989). En este caso, se utilizó también la abertura de la concha debido a que se observó que durante la etapa de transición (haysoles) de juveniles hacia adultos, una manera de detectar el crecimiento y el cambio de estado es midiendo la formación del labio, a través del incremento en la abertura de la concha.

El número de clases y sus intervalos fueron estimados a partir de un análisis de varianza realizado sobre estas variables. Se valoró como factor de varianza el estado de desarrollo de los individuos (observaciones de campo). Con base en este análisis se determinaron los límites y rangos para cada estado.

Los datos se agruparon como el número de individuos en varios estados o clases de tamaño a lo largo de los días de muestreo. Se obtuvieron tablas de frecuencias que contienen de 4 a 8 clases para la longitud y el labio, y de 4 a 6 para la abertura de la concha para las 9 muestras.

A partir de estas tablas y con base en los criterios de los modelos de análisis de frecuencias de fases o estados (Manly, 1990), se estimaron parámetros de sobrevivencia y duración en un estado o clase de tamaño-edad (capítulo III).

b) Se utilizaron los patrones de crecimiento de *S. gigas*, mediante el análisis de las relaciones alométricas: labio vs. longitud, cono vs. longitud, abertura vs. longitud y abertura vs. labio. Los datos empleados corresponden a la muestra total de organismos.

A partir de estas relaciones, se probaron varios índices alométricos, diseñados para este caso (ver resultados). Se observó si los datos se distribuían Normal o Lognormalmente. Con base en la prueba de bondad de ajuste (χ^2) se determinaron rangos y número de clases de tamaño-edad.

TASAS DE CRECIMIENTO

Los parámetros de crecimiento se estimaron mediante dos aproximaciones: a) se siguió el crecimiento individual de 45 caracoles. b) se consideraron los promedios de las medidas de longitud, labio y abertura de todos los ejemplares por fechas de muestreo.

- a) se seleccionaron caracoles desde los 10 cm hasta la máxima longitud encontrada. Estos debían pertenecer a las primeras dos generaciones de marcas y haber sido recapturados los dos últimos muestreos. Fueron agrupados en rangos de longitud y de grosor de labio, considerando los días transcurridos entre cada medición. Se ajustaron modelos lineales a los datos en conjunto para obtener una aproximación a los parámetros de crecimiento.
- b) se realizó un análisis de varianza de las medidas ya mencionadas. Se consideró como factor de varianza el tipo de individuo muestreado (observaciones de campo) y los días transcurridos entre las muestras. De esta manera se obtuvieron los promedios por día de muestra por tipo de individuo y de modo global las tendencias de crecimiento en la población.

TABLA DE VIDA

El principal problema para elaborar una tabla de vida de *S. gigas* es poder construir una secuencia de los datos de inmadurez, maduración y madurez. Para combinar las frecuencias que caracterizan a cada fase, se siguieron los siguientes criterios:

- a) determinar las clases de tamaños en donde hay sobreposición entre la longitud y el grosor del labio.
- b) detectar el número de organismos que aún teniendo una longitud donde hubiera caracoles con labios característicos de adultos, fueran inmaduros. En este caso se utilizó como indicador la abertura de la concha.

Con respecto al índice alométrico propuesto, a partir de las frecuencias observadas, se estimaron las esperadas para 10 clases de tamaño-edad. Se utilizó la prueba de χ^2 .

Una vez determinada la estructura de tamaño-edad y las frecuencias para cada una de las clases se calcularon las cédulas de sobrevivencia mortalidad. Los datos utilizados fueron las medidas de los caracoles el día que se marcaron.

De esta manera se generaron tres patrones de sobrevivencia-mortalidad para la población: Mediante el análisis de frecuencias, y por las proporciones observadas y esperadas estimadas a través del índice alométrico.

ESTADÍSTICAS VITALES

Para estimar la fecundidad se utilizaron valores del número de huevos promedio por puesta, reportados para la especie en el Caribe: a) en Bahamas, Robertson (1959), Randall (1964); b) en Islas Vírgenes, Brownwell y Stevenly (1981); c) en Venezuela, Weil y Laughlin (1984); d) en Florida, Thorson (en Randall, 1964); e) en Quintana Roo, Aldana (comunicación personal). A partir de estas estimaciones y con los patrones de sobrevivencia-mortalidad se aproximaron las tasas vitales de la población.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 ESTRUCTURA DE TAMAÑO-EDAD

ANÁLISIS DE FRECUENCIAS

El análisis de varianza realizado con la muestra total de Xel-ha para longitud total, grosor del labio y abertura de la concha entre adultos, haysoles y juveniles de *S. gigas*, muestra diferencias significativas ($p < 0.005$). Las medias y los rangos de tallas que se encontraron se indican en la tabla 5.1 y la figura 5.2.

Con base en estos resultados se determinó el número de clases y sus rangos, de manera que permitieran caracterizar cada fase de desarrollo mediante el análisis de frecuencias.

Un total de 512 individuos se marcaron en Xel-ha. De las medidas tomadas el día que se marcaron, la figura 5.3 muestra los rangos y número de clases escogidas, así como las proporciones de los tipos de individuos en cada variable.

A través del análisis de frecuencias de longitud, la fase juvenil puede ser caracterizada desde los 13 cm hasta las tallas donde se sobrepone con los adultos y los haysoles. El grosor del labio permitió detallar la etapa adulta desde los 4 mm en adelante, ya que a tallas menores se sobrepone con las demás fases. De igual forma la abertura de la concha caracteriza la fase de maduración.

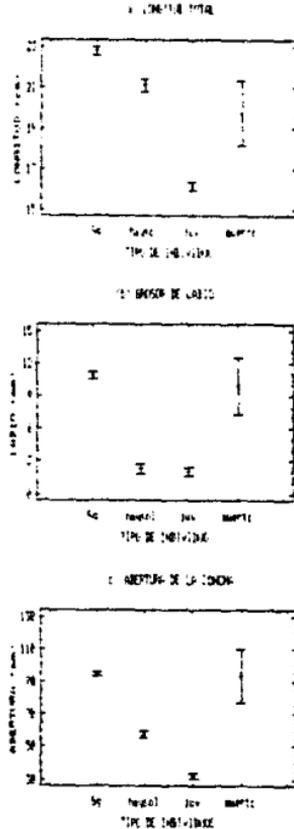


Figura 5.2.- Medias y límites de confianza al 95 %, producto del análisis de varianza de longitud de la concha, grosor del labio y abertura de la concha. El factor de varianza son las observaciones de campo (tipo de individuo). Sg=adulto, haysolen maduración, ju=juvenil y muerto.

TABLA 5.1A Y B
ANÁLISIS DE VARIANZA Y TABLA DE MEDIAS, PARA LONGITUD DE LA CONCHA Y GROSOR DEL LABIO. SE CONSIDERÓ COMO FACTOR DE VARIANZA EL TIPO DE ORGANISMO MUESTREADO: ADU=ADULTO, HAY=HAYSOL Y JUV=JUVENIL. LOS RANGOS SON INTERVALOS DE CONFIANZA AL 95 %, $\alpha=0.05$.

(A) ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LONGITUD TOTAL.

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
entre gpos	9912.1749	3	3304.0583
dentro gpos	4915.5413	1076	4.5683
Total	14827.716	1079	
F = 723.250		Nivel Significancia < 0.0005	

TABLA DE MEDIAS PARA LONGITUD EN cm

Tipo	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
adu	430	22.77	22.56 a 22.97	19.60	27.10
hay	205	21.08	20.78 a 21.37	18.30	24.60
juv	438	16.16	15.96 a 16.36	4.90	23.00
muerto	7	19.72	18.14 a 21.31	12.50	24.00

(B) ANÁLISIS DE VARIANZA PARA GROSOR DE LABIO

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
entre gpos	19221.577	3	6407.1922
dentro gpos	12255.630	1013	12.0984
Total	31477.207	1016	
F = 529.592		Nivel Significancia < 0.0005	

TABLA DE MEDIAS PARA LABIO EN mm

Tipo	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
adu	426	10.90	10.57 a 11.24	2.00	25.80
hay	195	2.34	1.85 a 2.83	0.50	6.00
juv	389	1.98	1.64 a 2.33	0.50	4.20
muerto	7	9.93	7.35 a 12.15	2.50	21.70

Con base en rangos de 2 cm de longitud total (fig. 5.4 y 5.5), se calculó el tiempo medio que toma a los caracoles pasar de un grupo a otro. Esto se hizo para 5 clases donde se encontraron individuos juveniles. Se aprecia que en rangos intermedios se encontraron los menores intervalos (tabla 5.2). En los rangos más altos los intervalos son mayores, debido probablemente a que algunos caracoles se acercan a su talla máxima de longitud y parte de la energía destinada al crecimiento es invertida en madurar sexualmente.

TABLE 5.1C
ANÁLISIS DE VARIANZA Y TABLA DE MEDIAS, PARA ABERTURA DE LA CONCHA. SE CONSIDERÓ COMO FACTOR DE VARIANZA EL TIPO DE ORGANISMO MUESTREADO: ADU=ADULTO, HAY=HAYSOL Y JUV=JUVENIL. LOS RANGOS SON INTERVALOS DE CONFIANZA AL 95 %, $\alpha=0.05$.

C) ANÁLISIS DE VARIANZA PARA ABERTURA DE CONCHA

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
entre gpos	402075.76	3	134025.25
dentro gpos	75417.93	532	141.76
Total	477493.69	535	
F = 945.418			Nivel Significancia < 0.0005

TABLA DE MEDIAS PARA ABERTURA EN mm

Tipo	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
adu	211	94.59	92.98 a 96.90	72.00	115.4
hay	126	57.48	55.40 a 59.57	31.80	106.5
juv	197	32.29	30.62 a 33.96	12.00	50.0
muerto	2	93.65	77.10 a 110.1	----	----

Del mismo análisis de frecuencias de longitud es posible apreciar los períodos de reclutamiento para la primera clase (< a 13 cm). Se observa (fig. 5.4 y 5.5), que en los primeros meses de 91 hubo un período de reclutamiento y otro al inicio del verano de 91. La fase adulta se caracterizó mediante el análisis de las clases de grosor de labio en rangos de 2 y 4 mm (fig. 5.6 y 5.7). De la misma manera que para los juveniles, se determinaron los tiempos medios en que los caracoles adultos pasan de una clase a otra. En el tabla 5.3 se aprecia que en las primeras clases el intervalo de tiempo es menor, aunque se encontró una mayor varianza con respecto a las clases mayores. La talla máxima observada para el grosor del labio nunca fue mayor de los 28 mm. Pocos organismos se registraron en este último rango.

En el tabla 5.3 también se muestran los porcentajes de las generaciones de marca que se reclutan a la población de adultos. En estas frecuencias (fig. 5.7) se aprecia que en un período de 8 meses, más de la mitad de los individuos marcados en la primera muestra, se han convertido en adultos y que para el noveno mes sólo resta un 15 % inmaduro. De igual forma se aprecia que las proporciones entre maduros e inmaduros se mantienen uniformes entre las muestras.

La duración de los períodos de maduración se estimó a través del desarrollo de la abertura de la concha. En las figuras 5.8 y 5.9 se señalan los rangos empleados para el análisis de frecuencias. En la tabla 5.4 se observan los intervalos de tiempo que se estimaron. Los resultados muestran que una vez iniciada la formación del abanico o labio transcurren alrededor de 421

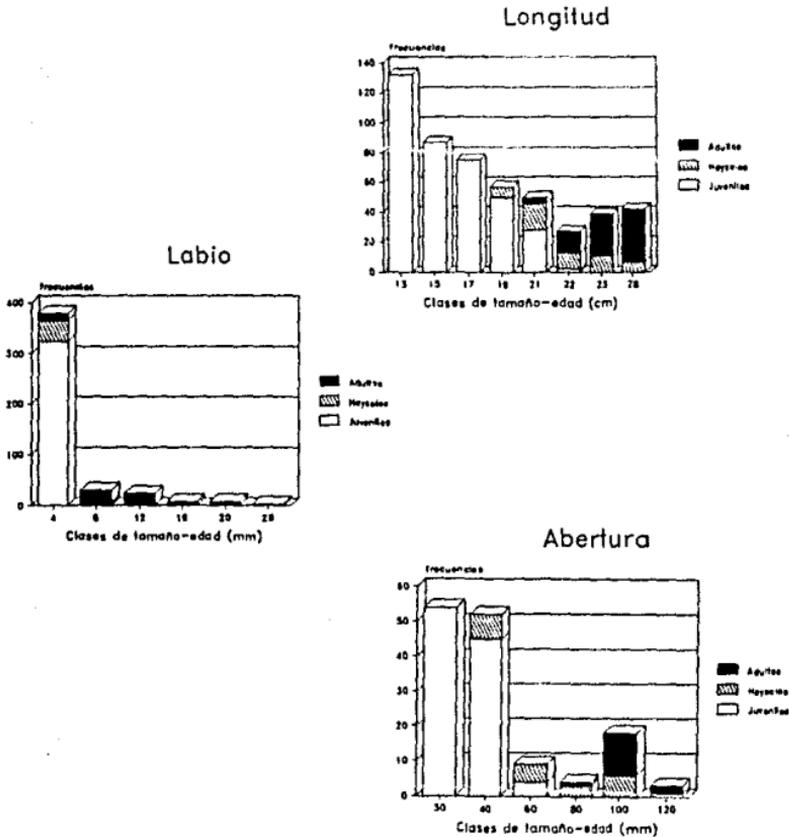


Figura 5.3.- Rangos clases y proporciones de los tipos de individuos para cada variable.

meses antes de alcanzar la máxima abertura. Después comienza a engrosar la concha.

En este mismo período cesa su incremento en longitud y por observaciones de campo, se apreció que sus órganos sexuales empiezan a completar su desarrollo. Esto es, penes de 40 a 50 mm en el caso de los machos y engrosamiento del oviducto para las hembras.

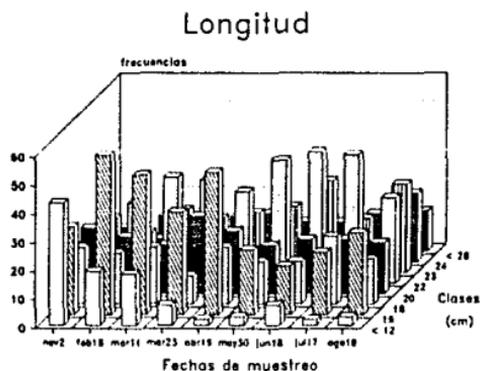


Figura 5.4.- Frecuencias por clase para longitud total, XEL-11A.

TABLA 5.2

ESTIMACION DE LA DURACION MEDIA CALCULADA, A PARTIR DE FRECUENCIAS PARA LAS CLASES DE LONGITUD SEÑALADAS. SE UTILIZARON LOS DATOS DE LAS FIGURAS 5.3A, 5.4 Y DE LAS GENERACIONES DE MARCA DE LOS DÍAS 2 Y 3. EN LA PARTE INFERIOR SE MUESTRA EL PORCENTAJE DE INDIVIDUOS QUE HAN ALCANZADO UNA LONGITUD DE MADURACIÓN. SE UTILIZA COMO REFERENCIA DE TIEMPO ESTACIONES DEL AÑO

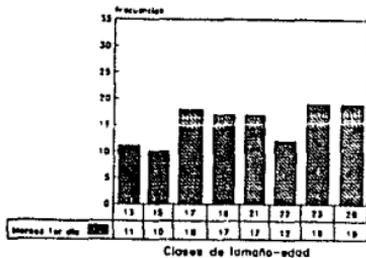
DURACIÓN MEDIA PARA CLASES (RANGOS) DE LONGITUD

Clases (cm)	tiempo (días)	desviación estándar
13 a 15	80.63	29.75
15 a 17	63.87	20.02
17 a 19	69.32	23.32
19 a 21	81.60	24.27
21 a 23	102.18	29.78

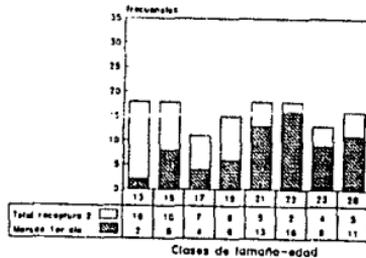
PORCENTAJES QUE ALCANZAN LONGITUD DE MADURACIÓN

Generación de marca	otoño	invierno	primavera	verano
primera	40.63	52.16	67.27	83.71
segunda	18.95	42.84	50.00
tercera	26.91	38.45	49.98

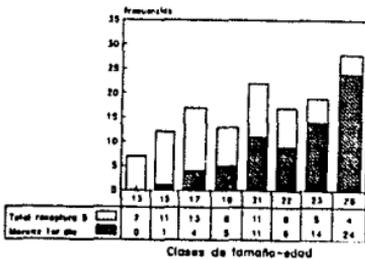
Noviembre 2



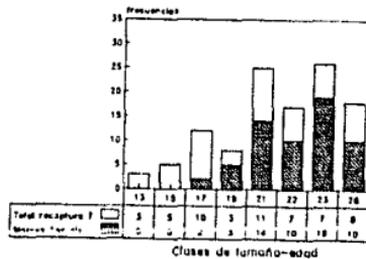
Febrero 16



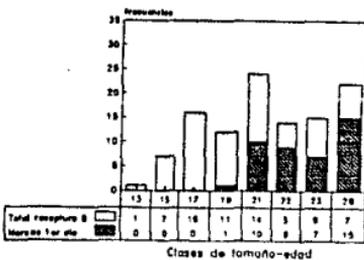
Abril 19



Junio 18



Julio 17



Agosto 19

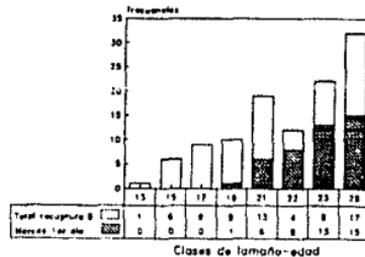


Figura 5.5.- Frecuencias de longitud total (cm) a través del muestreo. Se señala la primera generación de marca con respecto al total.

Labio

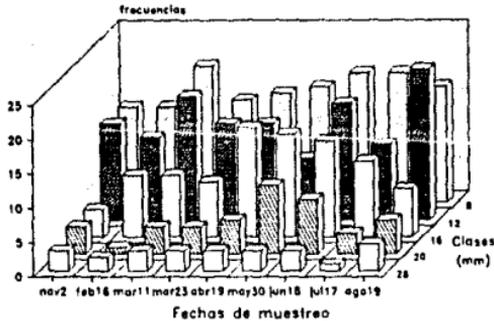


Figura 5.6.- Frecuencias por clase de grosor de labio, XEL-HA.

TABLA 5.3

ESTIMACION DE LA DURACIÓN MEDIA CALCULADA, A PARTIR DE FRECUENCIAS PARA LAS CLASES DE GROSOR DE LABIO SEÑALADAS. SE UTILIZARON LOS DATOS DE LAS FIGURAS 5.3B, 5.6 Y DE LAS GENERACIONES DE MARCAS DE LOS DÍAS 1 Y 3. EN LA PARTE INFERIOR SE MUESTRA EL PORCENTAJE DE INDIVIDUOS QUE HA ALCANZADO UN GROSOR DE LABIO QUE SEÑALA SU MADUREZ. SE UTILIZA COMO REFERENCIA DE TIEMPO ESTACIONES DEL AÑO

DURACIÓN MEDIA PARA CLASES DE GROSOR DE LABIO

Clases (mm)	tiempo (días)	desviación estándar
8 a 12	85.00	21.75
12 a 16	93.00	34.40
16 a 20	98.50	16.15
20 a 28	84.25	8.22

PORCENTAJES QUE PASAN DE INMADUROS A MADUROS

Generación de marca	invierno 91	primavera 91	verano inicio 91	verano final 91
primera	13	32	52	82
segunda	34	65	62

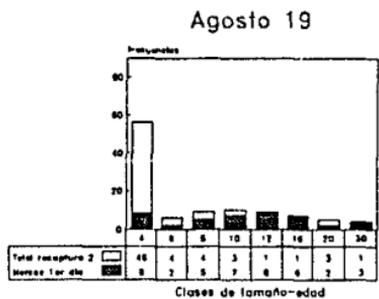
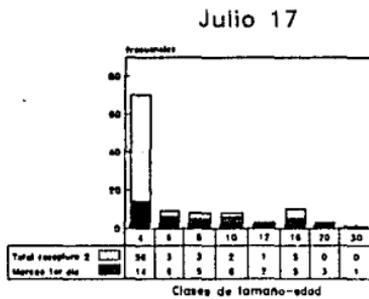
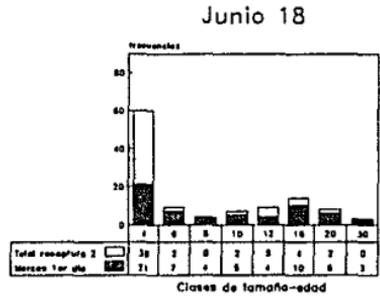
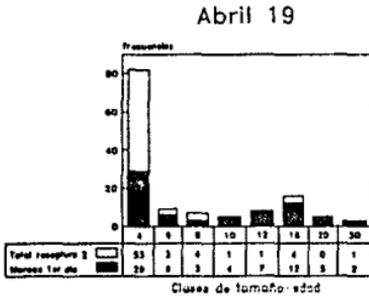
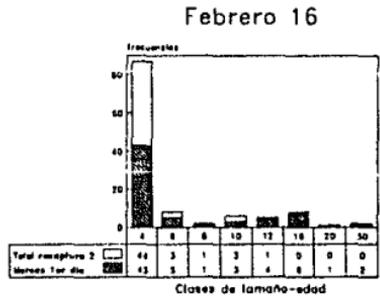
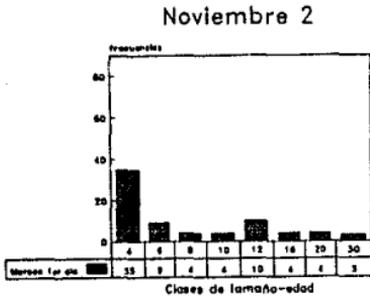


Figura 5.7.- Frecuencias de grosor de labio (mm) a través del muestreo. Se señalan la primera generación de marca con respecto al total.

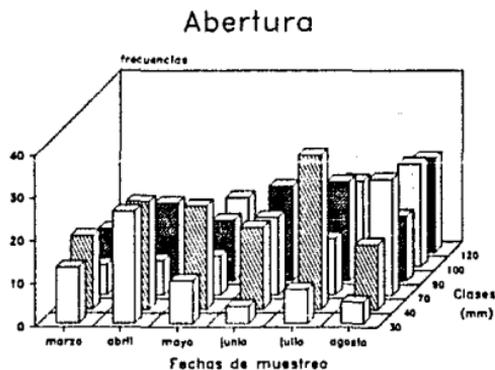


Figura 5.8.- Frecuencias por clase de abertura de la concha, XEL-11A.

TABLA 5.4

ESTIMACIONES DE LA DURACIÓN MEDIA CALCULADA, A PARTIR DE FRECUENCIAS PARA LAS CLASES DE ABERTURA DE CONCHA SEÑALADAS. SE UTILIZARON LOS DATOS DE LAS FIGURAS 5.3C, 5.8 Y DE LA GENERACIÓN DE MARCA DEL 1^{ER} DÍA. EN LA PARTE INFERIOR SE MUESTRAN LOS PORCENTAJES DE LA PRIMERA GENERACIÓN DE MARCA Y DEL TOTAL MUESTREADO, QUE HAN DENARROLLADO EL ABANICO DE LA CONCHA. SE UTILIZA COMO REFERENCIA DE TIEMPO LAS ESTACIONES DEL AÑO.

DURACIÓN MEDIA PARA CLASES DE ABERTURA DE CONCHA

Clases (mm)	tiempo (días)	desviación estándar
30 a 40	50.00	10.55
40 a 70	43.28	17.49
70 a 90	32.00	11.66
90 a 100	37.69	13.00
100 a 120	32.67	11.94

PORCENTAJES QUE ALCANZAN CLASES DE MADUREZ

Generación de marca	invierno 91	primavera 91	verano inicio 91	verano final 91
primera	23.07	37.83	47.05	62.78
total	13.28	26.92	35.70	42.59

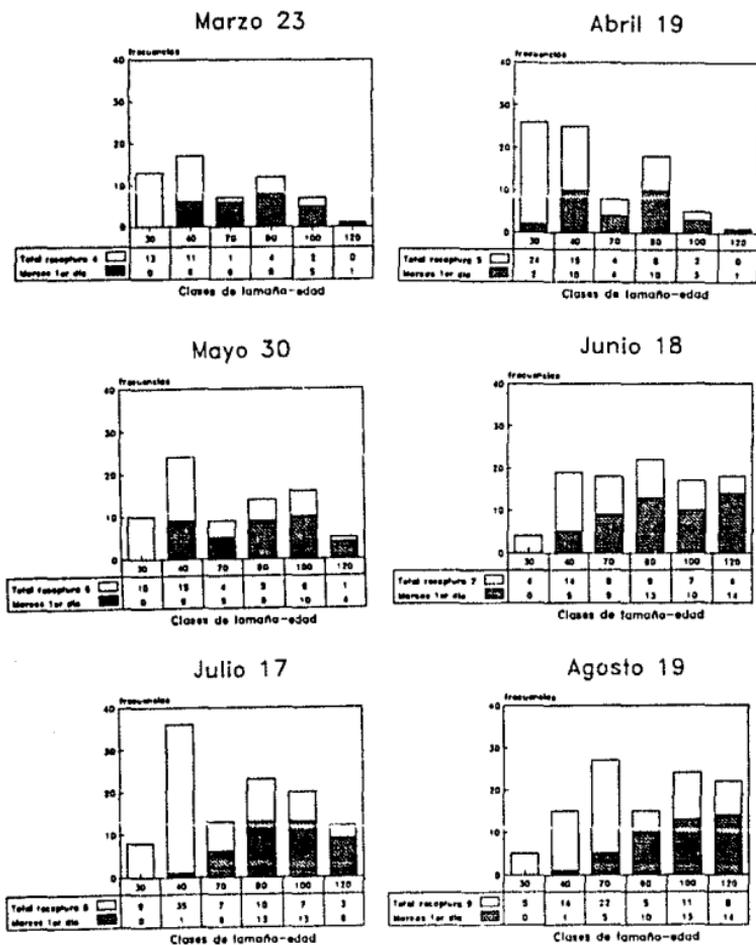
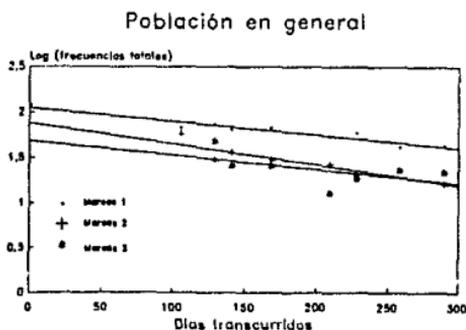


Figura 5.9.- Frecuencias de abertura de la concha (mm) a través del muestreo. Se señala la primera generación de marca con respecto al total.

Algunos de los modelos de análisis de frecuencia de estados, asumen una tasa constante de sobrevivencia diaria (Manly, 1990). La manera más simple de probar esta suposición es graficando el logaritmo del tamaño total de las muestras contra cada período de muestreo.

Si la suposición es correcta, la gráfica debe mostrar una disminución lineal. Los datos utilizados corresponden a las tres primeras generaciones de marcas de los caracoles del acuario. Los resultados se muestran en la figura 5.10 donde se observa que durante el período de muestra la suposición es correcta.

La sobrevivencia diaria estimada contempla a todos los caracoles de la población muestreada y no distingue entre fases de desarrollo. Si se analiza por separado la sobrevivencia de los adultos, se aprecia una menor tasa de sobrevivencia con respecto a la general. Los resultados



Prueba de la suposición de una tasa constante de sobrevivencia. Los datos graficados son las frecuencias totales de las muestras contra el tiempo transcurrido, para los caracoles marcados los primeros tres días de muestreo.

generación de muestra	λ	pendiente	error	tasa de sobrevivencia diaria
1	0.9195	-0.00151	0.00016	0.99848
2	0.8247	-0.00231	0.00044	0.99769
3	0.3032	-0.00156	0.00105	0.99843
			promedio	0.99820
			desviación estándar	3.652E-4

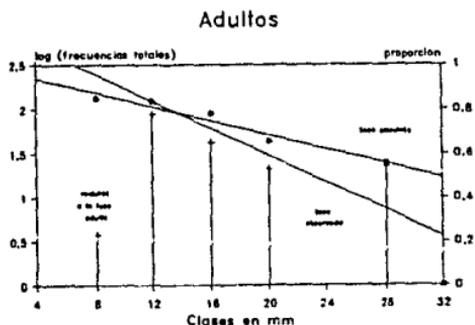
Figura 5.10.- Sobrevivencia diaria de la población en general.

se muestran en la figura 5.11, donde se señalan las proporciones de organismos que se reclutan a la fase adulta y de éstos, los que se reclutan a los rangos superiores.

Como resultado final de este análisis se propone una secuencia de 9 clases de Tamaño-edad, que incluye 4 categorías de juveniles, una de haysoles y 5 de adultos. Las proporciones para cada clase se muestran en la Tabla de vida 1. Las estimaciones se hicieron con base en los datos del día de marca, para los 512 caracoles registrados. Para los juveniles y haysoles se utilizaron las frecuencias de longitud, para los adultos las del grosor del labio. Para conocer las proporciones correctas en las clases donde existía sobreposición, se utilizó como criterio la abertura de la concha.

RELACIONES ALOMÉTRICAS

Los patrones de crecimiento revisados para *S. gigas* se basaron en características de la



Estimaciones obtenidas para la fase de sobrevivencia de la fase adulta de los caracoles en Xel-ha. Así mismo se muestran las proporciones de individuos que pasan a la siguiente clase de edad.

	r^2	pendiente	error	fase esperada
esperada	0.943	-0.04373	0.020	0.9572
observada	0.770	-0.07620	0.020	0.9266

Figura 5.11.- Sobrevivencia diaria de los adultos de la población.

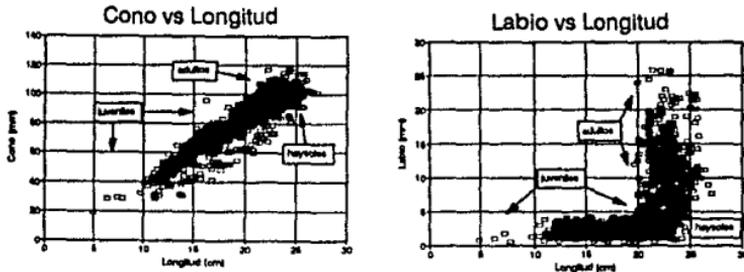
concha. La relación entre la longitud total y el ancho máximo de la concha muestra una alta asociación entre las variables ($r > 0.9$). Un modelo lineal explica alrededor del 85 % de los datos en todas las muestras (fig. 5.12).

Si bien esta relación es alta y el cono puede utilizarse como una variable de referencia a la longitud, el caso de las demás variables es distinto. En la relación entre el grosor del labio y la longitud de la concha, se observa claramente que el crecimiento de *S. gigas* se desarrolla en distintas etapas. En la primera, es notorio un incremento en longitud mientras el grosor del labio se mantiene constante en un rango que tiene como valor máximo los 4 mm. En la segunda, cesa el incremento en longitud y se inicia el incremento del grosor de la concha (fig. 5.13).

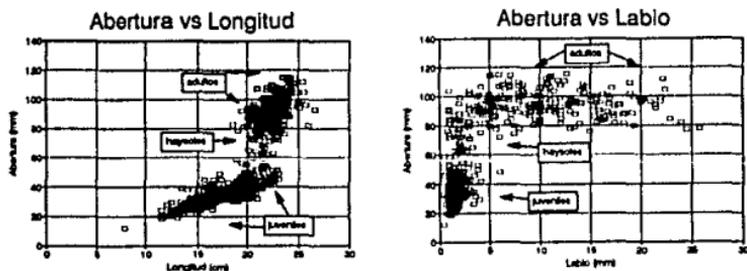
En la relación entre abertura y longitud de la concha se observa que los juveniles y adultos se encuentran separados en grupos (fig. 5.14). Para los primeros, conforme se incrementa su longitud aumenta gradualmente la abertura hasta un límite máximo cercano a los 40 mm. En los adultos el rango de abertura oscila entre los 90 y 120 mm. Entre ambos grupos se aprecian los rangos de abertura donde están representados los caracoles en fase de maduración. Las fases juvenil y de maduración se pueden caracterizar mejor por este patrón.

La relación entre la abertura y el labio puede caracterizar las fases de maduración y adulta. Esto se observa en la figura 5.15 donde se señalan los rangos aproximados para cada fase.

Con base en estas observaciones se probaron varios índices alométricos. Se trató de caracterizar las tres fases en forma continua y lineal con alguna relación entre estas variables. El índice más sencillo fue el que mejores resultados dio y consistió, simplemente, en sumar los



FIGS 5.12 y 5.13.- Relaciones alométricas de longitud total con ancho (cono) y grueso (labio) de la concha. Se utilizaron los datos totales de Xel-ha. Se señalan los puntos correspondientes a cada estado de desarrollo.



FIGS 5.14 y 5.15.- Relaciones alométricas de la apertura de la concha con longitud total y el grosor (labio) de la concha. Se utilizaron los datos totales de Xel-ha. Se señalan los puntos correspondientes a cada estado de desarrollo.

valores absolutos de longitud total y grosor de labio. De este modo cada organismo tuvo un valor que permitió determinar el tiempo que ha tardado en alcanzar cierta longitud y cierto grosor de labio.

Para conocer la distribución del índice, se realizaron pruebas de bondad de ajuste. Se encontró que éste se aproxima a una distribución lognormal ($\chi^2 = 25.34$, 14 g.l., $p = 0.03$). La figura 5.16 muestra el ajuste de la distribución para 12 clases y la relación del índice con cada una de las dos variables que lo componen.

Como resultado final de este análisis se obtuvieron las proporciones para 12 clases de tamaño-edad, calculadas a partir de las frecuencias observadas y esperadas. Con base en estas estimaciones se elaboraron las tablas de vida 2 y 3.

5.3.2 TASAS DE CRECIMIENTO

CRECIMIENTO INDIVIDUAL

Para obtener las tasas de crecimiento y corroborar la duración de los períodos en cada estado de desarrollo y/o clase de tamaño-edad, se siguió el crecimiento individual de 45 caracoles. Se dividieron en 6 grupos de acuerdo con sus rangos de longitud y el tipo de individuo (observación de campo) en sus primeros registros. Esto resultó en 4 grupos de juveniles, uno de haysoles y otro más de adultos. En la curva de cada grupo se observa, en segmentos, el patrón de crecimiento en longitud que caracteriza a la población (fig. 5.17).

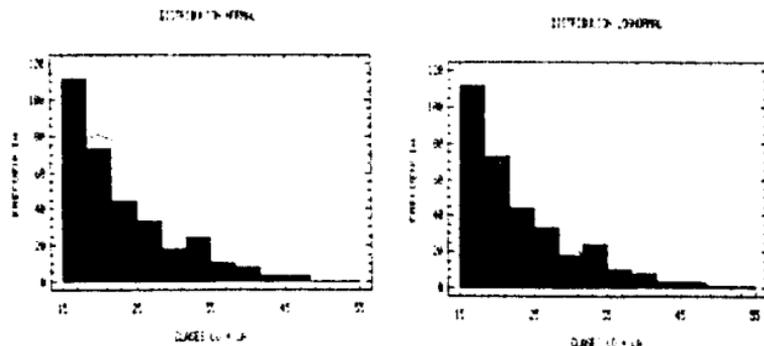


Figura 5.16.- Histogramas de frecuencias, producto de la prueba de bondad de ajuste de las distribución normal y lognormal a los datos del índice L.o.L.a. Se aprecia el número de clases y la curva de distribución en cada caso.

Los datos se agruparon considerando los rangos de longitud de cada grupo y el tiempo transcurrido entre cada uno. De esta manera se obtuvo una curva general de crecimiento. Se ajustó una función: $Y = a X^b$ (fig. 5.18). El mismo procedimiento se siguió con los datos de grosor de labio, pero en este caso se ajustó una curva: $Y = e^{a+bx}$ (fig. 5.19).

En el caso de la longitud el modelo explica un alto porcentaje de los datos, pero éstos muestran alguna tendencia (ver residuales fig. 5.18b). Estas funciones permiten calcular las tasa de crecimiento en las fases que caracteriza cada variable. Por interpolación, es posible hacer predicciones de las tallas alcanzadas en función del tiempo transcurrido. Las estimaciones de los parámetros se muestran en el tabla 5.5.

A partir de estas estimaciones se calculó la tasa de incremento en longitud para los juveniles desde los 10 cm hasta alcanzar el rango de talla de maduración. Estas predicen que un caracol de 10 cm, en un año alcanzará tallas alrededor de los 19.65 cm y al siguiente de 22.30 cm. Para los adultos, se calculó el incremento en el grosor del labio a partir de que alcanzan los 4 mm. El aumento estimado fue de 8.48 mm al siguiente año de haber formado el labio. Estos incrementos sólo son representativos en la población de Xel-ha.

CRECIMIENTO GENERAL DE LA POBLACIÓN

Un análisis de los valores medios que presenta la población en longitud, grosor de labio y apertura de concha a través del tiempo de muestreo, hace posible evaluar el estado y las

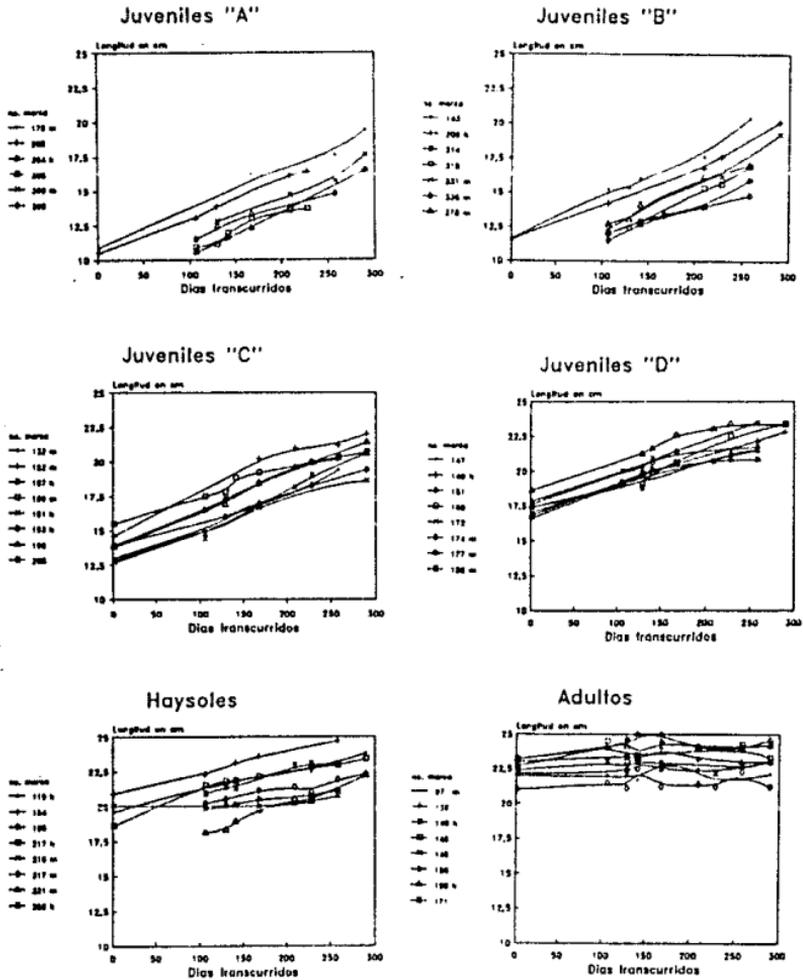


Figura 5.17.- Incrementos en longitud total a través del muestreo. Se indican el número de marca y el sexo de los individuos que se pudieron sexar.

TABLA 5.5

ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE CRECIMIENTO PARA LOS JUVENILES Y LOS ADULTOS DE 45 CARACOLIS DE LA CALETA DE XEL-HA. SE CALCULARON A PARTIR DEL AJUSTE DE UNA FUNCIÓN POTENCIAL Y OTRA EXPONENCIAL. LAS RELACIONES UTILIZADAS FUERON LONGITUD DE LA CONCHA Y GROSOR DE LABIO CONTRA EL TIEMPO, RESPECTIVAMENTE. EL COEFICIENTE Y EL ÍNDICE DE CORRELACIÓN SE SEÑALAN AL FINAL DE CADA CUADRO

PARÁMETROS DE CRECIMIENTO JUVENILES (LONGITUD)

Modelo	Parámetro	Estimación	Error
Potencial	a	Log(1.9023)	0.03195
$Y = a X^b$	b	0.182362	5.38E-3
$r = 0.8904$			
$r^2 = 79.29$			
Tasa de crecimiento mensual 1 ^{ro} a 2 ^{do} año: 0.80 cm/mes			
Tasa de crecimiento mensual 2 ^{do} a 3 ^{ro} año: 0.22 cm/mes			

PARÁMETROS DE CRECIMIENTO ADULTOS (LABIO)

Modelo	Parámetro	Estimación	Error
Exponencial	a	-0.132609	0.07048
$Y = e^{ax+b}$	b	3.1079E-3	1.38E-4
$r = 0.791916$			
$r^2 = 62.71$			

Tasa de crecimiento mensual 1^{ro} a 2^{do} año: 0.69 mm/mes

tendencias de crecimiento que exhibe la población. Para longitud, la tendencia general es a un incremento de las medias aproximándose a las tallas de maduración (tabla 5.6 y fig 5.20a). Las diferencias por fechas de muestreo son significativas ($p < 0.05$).

Con respecto al labio, la situación es distinta. Los valores promedio a lo largo del muestreo, se mantienen oscilando entre los 5 y 6 mm. Aunque hay diferencias significativas entre los días ($p = 0.01$), las medias no muestran ninguna tendencia (tabla 5.7 y fig 5.20b).

En la abertura de la concha se observa una tendencia a incrementarse a través de los días de muestreo (tabla 5.8 y fig. 5.20c). Las diferencias son significativas ($p < 0.005$).

Estos resultados indican que aparentemente los caracoles de Xel-ha forman una población joven, con la mayoría de los individuos en etapa de maduración. En las frecuencias por tipo de individuo, se observa una disminución en el número de juveniles y un incremento en los adultos y haysoles durante el muestreo (fig. 5.21).

TABLA 5.6
ANÁLISIS DE VARIANZA, PROMEDIOS, INTERVALOS DE CONFIANZA AL 95 % Y VALORES MÍNIMO Y MÁXIMO REGISTRADOS PARA LONGITUD DE LA CONCHA A TRAVÉS DEL TIEMPO DE MUESTREO (DÍA) EN XEL-HA

ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LONGITUD POR DÍA

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
entre gpos	549.110	8	68.638691
dentro gpos	14278.607	1071	13.332032
Total	14827.716	1079	

F = 5.148 Nivel Significancia < 0.005

TABLA DE MEDIAS PARA LONGITUD POR DÍA EN cm

Día	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
1	123	19.12	18.47 a 19.77	10.50	26.40
2	127	18.51	17.87 a 19.15	9.80	25.60
3	126	19.25	18.61 a 19.88	4.90	27.10
4	130	19.46	18.83 a 20.09	11.60	26.00
5	135	19.89	19.27 a 20.51	12.30	25.60
6	103	20.33	19.62 a 21.03	13.20	25.10
7	114	20.42	19.75 a 21.10	7.90	24.90
8	111	20.18	19.50 a 20.86	12.80	26.00
9	111	20.92	20.24 a 21.60	12.10	26.70

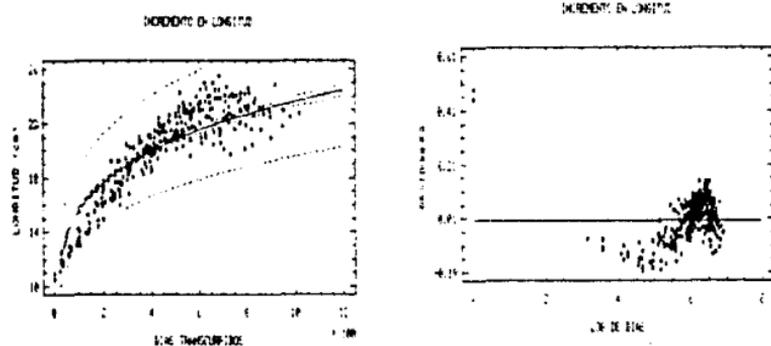


Figura 5.18.- Curva ajustada a los datos agrupados de incremento en longitud de concha contra el tiempo en días, de 45 caracoles de Xel-ha. Se utilizó un modelo potencial de forma $Y=aX^b$, cuyos parámetros se muestran en el cuadro 5.5. Así mismo se muestran los residuales generados por la regresión.

TABLA 5.7
ANÁLISIS DE VARIANZA, PROMEDIOS, INTERVALOS DE CONFIANZA AL 95 % Y VALORES MÍNIMO Y MÁXIMO REGISTRADOS PARA EL GROSOR DEL LABIO A TRAVÉS DEL TIEMPO DE MUESTREO (DÍA) EN XEL-HA

ANÁLISIS DE VARIANZA PARA GROSOR DE LABIO POR DÍA

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
entre gpos	581.055	8	72.631900
dentro gpos	30896.152	1008	30.650944
Total	31477.207	1016	
F = 2.370 Nivel Significancia = 0.0158			

TABLA DE MEDIAS PARA GROSOR DE LABIO POR DÍA EN mm

Día	No	Media	Intervalo 95%	mínimo	máximo
1	73	6.95	5.68 a 8.22	1.60	21.70
2	119	4.98	3.98 a 5.98	0.70	25.70
3	126	5.85	4.88 a 6.82	0.75	25.50
4	130	5.26	4.31 a 6.21	1.15	25.80
5	135	5.44	4.50 a 6.37	0.50	25.70
6	102	7.01	5.94 a 8.09	0.90	24.50
7	114	6.73	5.71 a 7.75	0.50	24.00
8	112	4.92	3.89 a 5.95	1.00	22.00
9	106	6.18	5.12 a 7.23	1.00	22.00

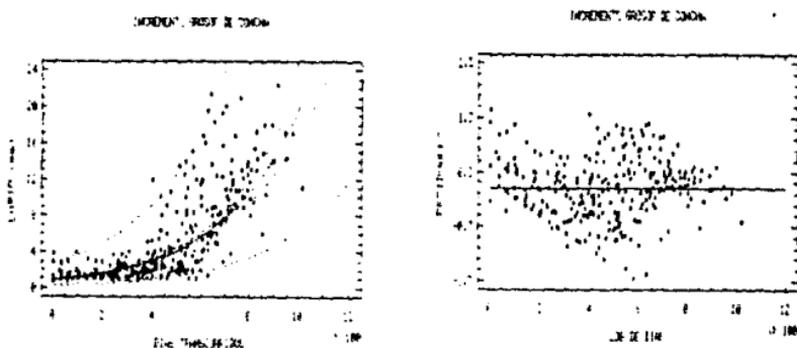


Figura 5.19.- Curva ajustada a los datos agrupados de incremento en grosor de concha contra el tiempo en días, de 45 caracoles de Xel-ha. Se utilizó un modelo exponencial de forma $Y = e^{ax}$, cuyos parámetros se muestran en el cuadro 5.5. Así mismo se muestran los residuos generados por la regresión.

TABLE 5.8
ANÁLISIS DE VARIANZA, PROMEDIOS, INTERVALOS DE CONFIANZA AL 95 % Y VALORES MÍNIMO Y MÁXIMO REGISTRADOS PARA ABERTURA DE LA CONCHA A TRAVÉS DEL TIEMPO DE MUESTREO (DÍA) EN XEL-HA.

ANÁLISIS DE VARIANZA PARA ABERTURA POR DÍA

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
entre grupos	44387.18	5	8877.4365
dentro grupos	433106.51	530	817.1821
Total	477493.69	537	
F = 10.863	Nivel Significancia 0.0005		

TABLA DE MEDIAS PARA ABERTURA POR DÍA EN mm

Día	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
4	57	53.93	46.49 a 61.37	18.40	100.40
5	83	46.62	40.45 a 52.78	18.90	101.90
6	78	61.10	54.74 a 67.46	21.05	115.40
7	98	71.66	65.98 a 77.33	12.10	115.00
8	112	64.24	58.93 a 69.55	23.30	114.50
9	108	72.44	67.04 a 77.85	25.50	113.30

5.3.3 CÉDULAS DE SOBREVIVENCIA

Con base en los análisis anteriores se determinó una estructura de tamaño-edad con 3 frecuencias distintas en cada clase. A partir de éstas se calcularon tres tablas de vida. La estructura de edades considerada, contiene 4 clases de juveniles, 1 de haysoles y 5 de adultos. Además, se determinó, apoyándose en la literatura, un número hipotético de huevos y larvas (Robertson, 1959; Randall, 1964; Weil y Laughlin, 1984; Milton *et al.*, 1989). Estas son expresadas como frecuencias que anteceden a todas las demás.

En la primera tabla de vida (tabla 1) se utilizaron las proporciones y las clases, producto de combinar los resultados del análisis de frecuencias. Con estos datos se calcularon las cédulas de sobrevivencia-mortalidad. La curva de sobrevivencia (\log de l_x) es de tipo III según la clasificación de Pearl (Begon *et al.*, 1990). En la curva de mortalidad (k_x) se aprecia un aumento en la intensidad de ésta en los adultos de las primeras clases de tamaño-edad (fig. 5.22).

La segunda tabla de vida (tabla 2) se calculó a partir de las frecuencias observadas al ajustar una distribución Lognormal al índice $Lo+La$. La curva de sobrevivencia estimada también es de tipo III y la de mortalidad muestra dos picos, uno entre los juveniles y los haysoles, y otro mayor entre los adultos de las clases 2 y 3 (fig. 5.23).

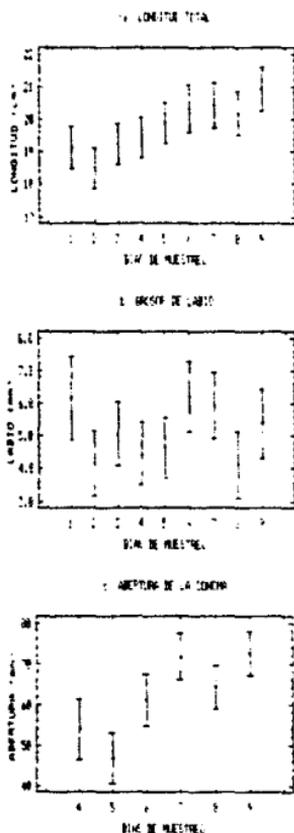


Figura 5.20.- Medias y límites de confianza al 95 % producto del análisis de varianza de la longitud de la concha, grosor del labio y abertura de la concha. El factor de varianza son los días de muestreo.

La tercera tabla (tabla 3), se construyo con base en las frecuencias observadas. Se encuentran resultados similares a las anteriores. La curva de sobrevivencia es de tipo III y la curva de mortalidad presenta un máximo de intensidad entre las clases de adultos 2 a 3 (ver figura 5.24).

5.3.4 CÉDULAS DE FECUNDIDAD

Durante el tiempo de muestreo no se detectó ninguna actividad reproductiva en la población. Las posibles causas de este hecho, se discuten más adelante.

Ante la imposibilidad de efectuar estimaciones sobre la fecundidad de los caracoles de Xel-ha, se recopilaron datos sobre actividad reproductiva (capítulo II).

Las estimaciones generales del número de huevos por puesta son: en Islas Vírgenes de 313 000 a 485 000 (Drownell y Stevely, 1981), en Bahamas de 385 000 a 430 000 (Robertson, 1959; Randall, 1964), en Florida hasta 750 000 (Thorson, en Randall, 1964), en Los Roqués, Venezuela hasta 700 000 (Weil y Laughlin, 1984). Muchas hembras son capaces de desovar varias veces en una temporada, se han reportado hasta 3 ó 4 puestas por mes (Weil y Laughlin, 1984).

En el presente estudio se consideró un sólo desove por temporada para las hembras maduras y un tamaño de puesta promedio de 385 000 huevos/puesta. Además, se consideró un 100 % de sobrevivencia y eclosión de huevos y un 99 % de mortalidad de larvas antes de la metamorfosis. Los resultados de estas estimaciones se muestran en las columnas F_x y m_x en cada tabla de vida.

Crecimiento general

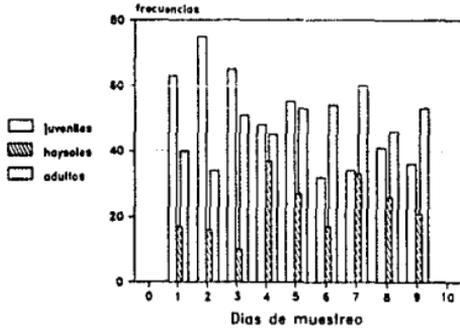


Figura 5.21.- Frecuencias de los tipos de organismos en la población a través de los días de muestreo.

5.3.5 TASAS VITALES

Las tasas vitales calculadas fueron: La tasa de incremento finito (λ), tasa de incremento instantáneo (r), tasa reproductiva neta (R_0), el tiempo medio de generación (T) y la esperanza de vida al nacer (e). Las estimaciones de éstas, se muestran en la Tabla 5.9, para cada una de las tablas de vida compiladas.

En general las estimaciones hechas, indican que si las hembras de la población de Xel-ha se reproducen al menos una vez en cada temporada, para los números y distribución de tallas-edad actual, el tamaño de la población tendería a incrementarse en forma más o menos constante.

TABLA DE VIDA I
PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS PARA *S. GIGAS* EN LA CALETA DE XEL-ILA, 1991.
 CLASE=ESTADO DE DESARROLLO, AX=NO. DE IND. OBSERVADOS EN CADA ESTADO, LX= PROP. DE IND. QUE SOBREVIVEN, DX= PROPORCIÓN QUE MUERE, QX=TASA DE MORTALIDAD ESPECÍFICA, KX=INTENSIDAD DE MORTALIDAD, FX=NO. DE HUEVOS PUESTOS EN CADA ESTADO, MX=FECCUNDIDAD INDIVIDUAL, EX= ESPERANZA DE VIDA AL INICIO DE CADA CLASE, PX=PROPORCIÓN QUE SOBREVIVEN A LA SIGUIENTE CLASE

CLASE	ax	lx	dx	qx	lx	fx	mx
0	nuevos	15592500	1	9.90E-01	0.990	4.707E-05	0
1	larvas	152806.5	9.80E-03	6.77E-03	0.990	3.55E-07	0
2	juvenil 1	222	1.42E-05	9.43E-06	0.662	3.128E-02	0
3	juvenil 2	75	4.81E-06	1.15E-06	0.240	3.290E-02	0
4	juvenil 3	57	3.66E-06	8.98E-07	0.246	4.083E-02	0
5	juvenil 4	43	2.76E-06	1.92E-07	0.070	4.06E-02	0
6	huevo	40	2.57E-06	5.77E-07	0.225	5.168E-02	0
7	adulto 1	31	1.99E-06	2.57E-07	0.129	5.524E-02	5967500
8	adulto 2	27	1.73E-06	1.09E-06	0.630	1.431E-01	5197500
9	adulto 3	10	6.41E-07	6.41E-08	0.100	1.111E-01	1925000
10	adulto 4	9	5.77E-07	3.21E-07	0.356	2.366E-01	1732500
11	adulto 5	4	2.57E-07	2.57E-07	1.000	ERR	770000

sumatoria 15592500

CLASE	ax	lx	lx	ex	hombres	pn
0	nuevos	15592500	7872633.25	7949574.5	0.510	7796250
1	larvas	152806.5	76514.25	76921.25	0.503	76403.25
2	juvenil 1	222	148.5	407	1.833	111
3	juvenil 2	75	66	258.5	3.447	37.5
4	juvenil 3	57	50	192.5	3.377	28.5
5	juvenil 4	43	41.5	142.5	3.314	21.5
6	huevo	40	35.5	101	2.525	20
7	adulto 1	31	29	65.5	2.113	15.5
8	adulto 2	27	18.5	36.5	1.352	13.5
9	adulto 3	10	9.5	18	1.800	5
10	adulto 4	9	4.5	8.5	0.944	4.5
11	adulto 5	4	2	2	0.500	2

15592500 = no. de huevos que producen las hembras maduras en la muestra

152806.5 = no. de larvas que sobreviven para la metamorfosis

385000 = no. de huevos estimados en promedio por puesta

j1 = no. de ind juveniles en las clases 13 y 15 de longitud

j2 = no. ind juveniles en la clase 17 de longitud

j3 = no. de ind juveniles en la clase 19 de longitud

j4 = no. de ind maduros en las clases donde hay superposición

hoy = no. de ind madurando en las clases donde hay superposición

a/s = no. de ind en las clases 6 y 8; 10 y 12; 14, 20, 30 de grosor de table

TABLA DE VIDA 2
PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS PARA *S. GIGAS* EN LA CALETA DE XEL-HA, 1991.
CLASE=ESTADO DE DESARROLLO, AX=NO. DE IND. OBSERVADOS EN CADA ESTADO, LX=
PROP. DE IND. QUE SOBREVIVEN, DX=PROPORCIÓN QUE MUERE, QX=TASA DE MORTALIDAD
ESPECÍFICA, KX=INTENSIDAD DE MORTALIDAD, FX=NO. DE HUEVOS PUESTOS EN CADA
ESTADO, MX=FECUNDIDAD INDIVIDUAL, EX= ESPERANZA DE VIDA AL INICIO DE CADA
CLASE, PX=PROPORCIÓN QUE SOBREVIVEN A LA SIGUIENTE CLASE

CLASE	ax	lx	dx	qx	bx	fx	mx
0 huevos	15592500	1	9.90E-01	0.990	4.707E-05	0	0
1 larvas	152806.5	9.80E-03	9.79E-03	0.999	3.869E-02	0	0
2 juvenil 1	134	8.59E-06	2.64E-06	0.284	2.216E-02	0	0
3 juvenil 2	96	6.16E-06	1.54E-06	0.250	2.753E-02	0	0
4 juvenil 3	72	4.62E-06	1.60E-06	0.347	3.952E-02	0	0
5 juvenil 4	67	3.07E-06	6.41E-07	0.213	4.519E-02	0	0
6 hayesal	37	2.37E-06	1.28E-06	0.541	9.225E-02	0	0
7 adulto 1	17	1.09E-06	0.00E+00	0.000	7.238E-02	3272500	385000
8 adulto 2	17	1.09E-06	-1.92E-07	-0.176	8.152E-02	3272500	385000
9 adulto 3	20	1.28E-06	7.70E-07	0.600	1.626E-01	3850000	385000
10 adulto 4	8	5.13E-07	-3.85E-07	-0.750	6.451E-02	1540000	385000
11 adulto 5	14	8.98E-07	8.98E-07	1.000	888	2695000	385000

sumatoria 14630000

CLASE	ax	lx	Tx	ex	hombres	px
0 huevos	15592500	7872653.25	7849518.5	0.510	7796250	1.0000
1 larvas	152806.5	76470.25	76865.25	0.503	76403.25	0.0098
2 juvenil 1	134	115	395	2.948	67	0.0009
3 juvenil 2	96	84	280	2.917	48	0.7164
4 juvenil 3	72	59.5	196	2.722	36	0.7500
5 juvenil 4	67	42	136.5	2.904	23.5	0.6528
6 hayesal	37	27	94.5	2.554	18.5	0.7872
7 adulto 1	17	17	67.5	3.971	8.5	0.4395
8 adulto 2	17	18.5	50.5	2.971	8.5	1.0000
9 adulto 3	20	14	32	1.044	10	1.1700
10 adulto 4	8	11	18	2.250	4	0.4000
11 adulto 5	14	7	7	0.500	7	1.7500

15592500 = no. de huevos que producen las hembras maduras en la muestra

152806.5 = no. de larvas que sobreviven para la metamorfosis

385000 = no. de huevos estimados en promedio por puesta

j1 = no. de ind observados en la clase = de 15 del índice Lox1a

j2 = no. ind observados en la clase 15 a 18 del índice Lox1a

j3 = no. de ind observados en la clase 18 a 21 del índice Lox1a

j4 = no. de ind observados en la clase 21 a 24 del índice Lox1a

hay = no. de ind observados en la clase 24 a 27 del índice Lox1a

a1 = no. de ind observados en la clase 27 a 30 del índice Lox1a

a2 = no. de ind observados en la clase 30 a 33 del índice Lox1a

a3 = no. de ind observados en la clase 33 a 36 del índice Lox1a

a4 = no. de ind observados en la clase 36 a 39 del índice Lox1a

a5 = no. de ind observados en la clase = 39 del índice Lox1a

TABLA DE VIDA 3
PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS PARA *S. GIGAS* EN LA CALETA DE XEL-HA, 1991.
CLASE=ESTADO DE DESARROLLO, AX=NO. DE IND. OBSERVADOS EN CADA ESTADO, LX=
PROP. DE IND. QUE SOBREVIVEN, DX=PROPORCIÓN QUE MUERE, QX=TASA DE MORTALIDAD
ESPECÍFICA, KX=INTENSIDAD DE MORTALIDAD, FX=NO. DE HUEVOS PUESTOS EN CADA
ESTADO, MX=FECUNDIDAD INDIVIDUAL, EX= ESPERANZA DE VIDA AL INICIO DE CADA
CLASE, PX=PROPORCIÓN QUE SOBREVIVEN A LA SIGUIENTE CLASE

CLASE	ax	lx	dx	qx	lx	Fx	mx	0
0	huevo	15592500	1	9.90E-01	0.990	4.707E-05	0	0
1	larvas	152806.5	9.80E-03	9.79E-03	0.999	3.988E-02	0	0
2	juvenil 1	130	8.34E-06	2.95E-06	0.354	2.517E-02	0	0
3	juvenil 2	84	5.39E-06	5.77E-07	0.107	2.544E-02	0	0
4	juvenil 3	75	4.81E-06	1.09E-06	0.227	3.233E-02	0	0
5	juvenil 4	58	3.72E-06	1.09E-06	0.293	4.301E-02	0	0
6	huevo	41	2.43E-06	8.34E-07	0.317	5.760E-02	0	0
7	adulto 1	28	1.80E-06	6.61E-07	0.357	8.040E-02	5390000	385000
8	adulto 2	18	1.15E-06	4.49E-07	0.389	1.141E-01	3445000	385000
9	adulto 3	11	7.05E-07	2.57E-07	0.364	1.488E-01	2117500	385000
10	adulto 4	7	4.49E-07	2.57E-07	0.571	7.483E-02	1347500	385000
11	adulto 5	11	7.05E-07	7.05E-07	1.000	889	2117500	385000

Sumatoria 14437500

CLASE	ax	Lx	Fx	ex	hembra	px	
0	huevo	15592500	7872633.25	7949519.5	0.510	7796250	1.0000
1	larvas	152806.5	76446.25	76866.25	0.503	76403.25	0.0098
2	juvenil 1	130	107	398	3.062	65	0.0009
3	juvenil 2	84	79.5	291	3.466	42	0.6462
4	juvenil 3	75	66.5	211.5	2.620	37.5	0.8929
5	juvenil 4	58	49.5	145	2.500	29	0.7733
6	huevo	41	34.5	95.5	2.329	20.5	0.7069
7	adulto 1	28	23	61	2.179	14	0.6829
8	adulto 2	18	14.5	38	2.111	9	0.6429
9	adulto 3	11	9	23.5	2.136	5.5	0.6111
10	adulto 4	7	9	14.5	2.071	3.5	0.6364
11	adulto 5	11	5.5	5.5	0.500	5.5	1.5714

15592500 = no. de huevos que producen las hembras medidas en la muestra

152806.5 = no. de larvas que sobreviven para la metamorfosis

385000 = no. de huevos estimados en promedio por puesta

J1 = no. de ind esperados en la clase 1 de 15 del índice Lx/Lx

J2 = no. de ind esperados en la clase 15 a 18 del índice Lx/Lx

J3 = no. de ind esperados en la clase 18 a 21 del índice Lx/Lx

J4 = no. de ind esperados en la clase 21 a 24 del índice Lx/Lx

hoy = no. de ind esperados en la clase 24 a 27 del índice Lx/Lx

a1 = no. de ind esperados en la clase 27 a 30 del índice Lx/Lx

a2 = no. de ind esperados en la clase 30 a 33 del índice Lx/Lx

a3 = no. de ind esperados en la clase 33 a 36 del índice Lx/Lx

a4 = no. de ind esperados en la clase 36 a 39 del índice Lx/Lx

a5 = no. de ind esperados en la clase 39 del índice Lx/Lx

Tabla 5.9
 PARÁMETROS VITALES CALCULADOS CON BASE EN LOS DATOS DE LAS DIFERENTES TABLAS
 DE VIDA GENERADAS PARA LA POBLACIÓN DE XEL-HA. SE SEÑALA CADA TABLA

Tabla de Vida # 1	Tabla de Vida # 2
Tasa incremento finito (λ) = 1.0411	Tasa incremento finito (λ) = 1.0184
Tasa incremento instantáneo (r) = 0.0432	Tasa incremento instantáneo (r) = 0.0183
Tasa reproductiva neta (R_0) = 1.4912	Tasa reproductiva neta (R_0) = 1.1861
Tiempo medio de generación (T) = 9.2582	Tiempo medio de generación (T) = 9.3510
Esperanza de vida al nacer (e) = 2.0098	Esperanza de vida al nacer (e) = 2.0098

Tabla de Vida # 3
Tasa incremento finito (λ) = 1.0329
Tasa incremento instantáneo (r) = 0.0324
Tasa reproductiva neta (R_0) = 1.3458
Tiempo medio de generación (T) = 9.1689
Esperanza de vida al nacer (e) = 2.0098

5.4 DISCUSIÓN

5.4.1 ESTRUCTURA DE EDADES

Determinar una estructura de edades para cualquier población de *S. gigas* es difícil debido a los patrones de crecimiento que exhiben los juveniles y los adultos. La mayoría de los intentos para relacionar el crecimiento y la edad han sido desarrollados con base en el crecimiento de la concha, tratando por separado cada fase de desarrollo (Alcolado, 1976; Berg, 1976; Brownell y Stevenly, 1981; Appeldoorn, 1984; 1985; 1988a; en prensa; Iversen *et al.*, 1987). En algunos casos se ha incluido el peso de la carne, vísceras y concha, como variables para estimar las relaciones de crecimiento de cada fase (Randall, 1964; Wefer y Killingley, 1980; Iversen *et al.*, 1987; Appeldoorn, en prensa). En el presente estudio la estructura de edades propuesta trata de hacer una secuencia de las dos fases, considerando la etapa de transición de un estado a otro.

El análisis de frecuencias se ha utilizado para caracterizar el crecimiento del caracol a través de las tendencias (modas) observadas en el tiempo por una cohorte seleccionada (Alcolado, 1976; Weil y Laughlin, 1984; Appeldoorn, 1988a). De esta forma se tienen estimaciones de las tallas alcanzadas para ciertos intervalos, que generalmente son expresados en años. En este trabajo, además, se consideraron los criterios para agrupar y procesar la información que se siguen en los modelos de análisis de frecuencias de estados. Estos fueron desarrollados para detallar las fases o estados del ciclo de vida de los insectos (Manly, 1990). Este estudio consideró a cada intervalo de longitud o de grosor de labio, como una clase o estado. Se caracterizaron por su duración y sobrevivencia.

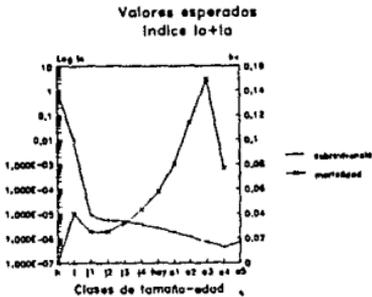
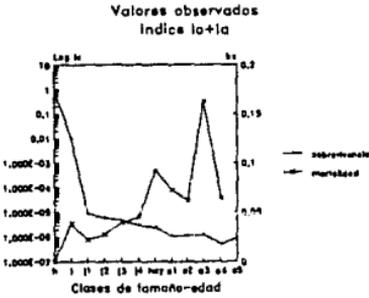
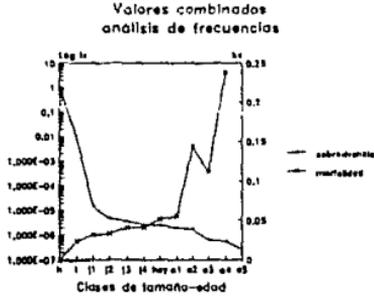


Figura 5.22.- Curvas de supervivencia y mortalidad estimadas para *S. gigas* en la caleta de Xel-ha, por medio de los valores combinados del análisis de frecuencias.

Figura 5.23.- Curvas de supervivencia y mortalidad estimadas para *S. gigas* en la caleta de Xel-ha, por medio de los valores observados del índice lo + la.

Figura 5.24.- Curvas de supervivencia y mortalidad estimadas para *S. gigas* en la caleta de Xel-ha, por medio de los valores esperados del índice lo + la.

La revisión de los patrones de crecimiento permitió encontrar un índice alométrico que evaluara el tiempo empleado en alcanzar cierta relación de tallas. El índice consideró los valores absolutos de longitud y grosor de concha, porque supone una inversión en tiempo semejante para cada estado de desarrollo. También supone que para cada caracol, el alcanzar cierta longitud y cierto grosor de concha, implica gastos energéticos similares. Esto permite expresar el crecimiento como una línea de pendiente positiva, cuyas variaciones pueden deberse a las diferencias de crecimiento para los sexos (Randall, 1964) y a las variaciones genéticas en la población.

En estas dos aproximaciones se consideró al tiempo como una variable discreta, de tal forma que las diferentes unidades que se utilizaron para señalar distintos intervalos, son consideradas como clases de tamaño-edad y son nombradas de acuerdo a la fase de desarrollo en la que se engloban.

5.4.2 TASAS DE CRECIMIENTO

Un gran número de modelos matemáticos son continuamente utilizados para describir curvas de crecimiento somático (Peters, 1983). Para el caracol, la mayoría de ellos son aplicados para establecer correlaciones entre el peso de la carne y el largo de la concha. La intención de estos trabajos, es proporcionar un método que permita valorar la producción de carne en función de las tallas de captura. Sin embargo, los modelos sólo se limitan a caracterizar algún rango de longitud. (Alcolado, 1976; Berg, 1976; Iversen *et al*, 1987).

Pocos han sido los intentos de evaluar el crecimiento de los caracoles, considerando los estados de inmadurez y de madurez (Appeldoorn, 1983a; *en prensa*). Estos modelos se utilizan para determinar el crecimiento en función del tiempo que transcurre entre cada fase de desarrollo. Permiten hacer estimaciones de la edad de maduración y edad de la primera reproducción. Con las estimaciones de este capítulo, se calculó alrededor de 3.1 años para alcanzar la talla de maduración y de 3 a 5 meses en la formación del labio, lo cual indica que los caracoles de la población de Xel-ha alcanzarían la primera reproducción alrededor de 3.4 y 3.6 años. Estos resultados caen dentro de los rangos reportados en otros trabajos (Berg, 1976; Brownell y Stevenly, 1981; Appeldoorn, 1988a).

Considerando estas estimaciones, el período de muestreo y las medias poblacionales con respecto a las tallas de largo y grosor de la concha, se puede suponer que la mayoría de los caracoles de Xel-ha, se encuentran en la etapa de transición hacia la madurez. Esto significa que los caracoles juveniles están madurando y que la mayoría de los adultos son jóvenes.

5.4.3 TABLA DE VIDA

Las curvas de sobrevivencia y mortalidad calculadas apoyan las suposiciones que se

mencionan anteriormente. Se observa que en los juveniles más grandes, los haysoles y los adultos más jóvenes, la tasa de sobrevivencia es más o menos constante. Sin embargo, también se observa que en las clases de adultos intermedios la intensidad de mortalidad aumenta. Si se considera que en el período de muestreo nunca se registraron caracoles de más de 25 mm de grosor de labio, a pesar de que en las muestras iniciales ya se encontraban individuos con esas tallas, entonces aparentemente existe una alta mortalidad conforme los caracoles se acercan a esas tallas.

Los trabajos donde se hacen estimaciones sobre la mortalidad, están basados en parámetros de crecimiento o sobre el análisis de las frecuencias para la longitud o el grosor del labio (Weil y Laughlyn, 1984; Appeldoorn, 1987; 1988). Otros valoran los efectos de la depredación (Iversen *et al.*, 1986; 1987). Con base en estos estudios, se estima un promedio de edad máxima en *S. gigas* de 6 a 7 años, aunque hay reportes de una longevidad de hasta 20 años (Randall, 1964). En estos períodos, un adulto puede alcanzar una longitud \geq a 20 cm y un grosor de labio cercano a 40 mm. Estas observaciones parecen reforzar la hipótesis de una alta mortalidad en las clases de adultos con grosores de labio por arriba de los 20 mm.

5.4.4 TASAS VITALES

Al parecer la alta mortalidad de adultos y el hecho de no haber registrado actividad reproductiva pueden tener la misma explicación. La mayoría de los adultos en Xel-ha están confinados al Acuario, debido principalmente a que la comunicación con la Caleta es muy escarpada y con sus pesadas conchas no pueden transitar libremente de un lugar a otro.

Appeldoorn (en prensa) menciona que una densidad alta de caracoles reproductores favorece y estimula las cópulas y los desoves. Estimó que una hembra puede poner hasta 3,000,000 de huevos por temporada de reproducción, si la densidad es adecuada. Esta suposición se basa en el hecho de que a densidades altas, el tiempo de búsqueda de pareja para la cópula disminuye y que el desove estimula la producción de huevos. Desde este punto de vista, en la población de Xel-ha debería haber actividad reproductiva, sin embargo, como la población es cerrada en términos de emigración, la densidad puede tener un efecto negativo hacia la reproducción, principalmente por la cantidad de alimento disponible en el Acuario, entre otras cosas.

Considerando este último aspecto, los caracoles más jóvenes y menos pesados pueden ser más eficientes consiguiendo su alimento, con respecto a los caracoles más viejos. Esto al parecer está relacionado con la topografía y el alimento disponible en cada tipo de sustrato. Padilla (comunicación personal) menciona que los caracoles más grandes tienden a encontrarse en sustratos planos y arenosos dentro del Acuario, mientras que los más jóvenes, además, se encuentran en sustratos escarpados. Esto hace suponer que pueden encontrar alimento en lugares donde los adultos no pueden llegar y les confiere ventaja sobre los adultos desde el punto de vista de la competencia por alimento.

A este respecto, entre los adultos se estaría observando un tipo de competencia "scramble" (Begon *et al.*, 1990) en el cual no habría ganadores y, por tanto, la mortalidad en estas clases de edad se incrementa conforme tiende a aumentar el número de caracoles que se reclutan a estas clases de tamaño-edad (ver Begon *et al.*, 1990). Esta última suposición se apoya en la forma de la curva de intensidad de mortalidad, donde los valores de k_x (Killing power) en las clases de adultos se incrementan en forma casi vertical (e.g. fig. 5.24).

Las estadísticas vitales generadas por las tablas de vida de estas poblaciones, predicen que aun cuando las hembras sólo desovaran una vez por temporada, si las tasas de sobrevivencia se mantuvieran constantes a través del tiempo, la población tendería a incrementarse. Esto se cumpliría sólo si no se consideran efectos de denso-dependencia. Lo cual al parecer, no sucede.

Por último, es importante considerar el efecto de larvas provenientes del plancton y que se reclutan en Xel-ha. Aunque poco se sabe, se puede esperar que haya dispersión y, por tanto, aporte de otras poblaciones a la caleta. Consideraciones en este sentido están fuera del alcance de este estudio.

VI *Proyecciones de crecimiento poblacional*

6.1 INTRODUCCIÓN

El análisis de las relaciones entre los parámetros de una población con estructura de edades, es útil porque describe las posibles interacciones entre los diferentes grupos de edad y señalan su potencial de crecimiento. Sin embargo, la simple construcción de una tabla de vida es, básicamente hablando, una forma de moldear los datos de campo (Emlen, 1984).

Con los patrones de sobrevivencia y fecundidad obtenidos de una tabla de vida, es posible el cálculo de parámetros de crecimiento poblacional. El modelo matricial de Leslie proyecta la estructura de edades de una población después de un período de tiempo dado, tomando en cuenta la estructura de edades al tiempo inicial y una matriz cuyos elementos representan la mortalidad y fecundidad específica para cada clase de edad (Usher, 1972).

La matriz de Leslie en su forma básica es una aproximación a la ecuación de crecimiento exponencial equivalente a poblaciones con estructura de edades (Emlen, 1984). Esta matriz de proyección se utiliza como base en el diseño de modelos que valoran las fluctuaciones en una población, su oportunidad de crecer o su riesgo de disminuir (Ferson y Akçakaya, 1990).

Ninguna población natural crece en forma continua en su tamaño, siempre existe algún mecanismo regulador (Usher, 1972). Los modelos matriciales son herramientas matemáticas que permiten analizar cambios numéricos en las poblaciones y que además permiten simular algunas de estas interacciones.

Actualmente existe información sobre algunas interacciones de *Strombus gigas*. Las tasas de crecimiento y mortalidad para los juveniles son denso-dependientes y están relacionadas con la limitación de alimento (Stoer, 1989b). Se ha señalado que la pesca sobre las agregaciones de caracoles adultos, destruye la estructura espacial de la población y reduce la densidad local.

La densidad del stock reproductor parece ser tan importante como la abundancia y debe de considerarse en los planes de manejo de la pesquería (Appeldoorn, en prensa).

En un sentido más general, pero que puede ser incluido en las simulaciones, se ha hecho una distinción entre dos tipos de sobre explotación: (a) Por reclutamiento, en donde una alta mortalidad en todas las clases de edad asegura que pocos individuos lleguen a la madurez y subsecuentemente el reclutamiento se vuelve bajo. (b) Por crecimiento, donde muchos individuos son capturados cuando jóvenes sin considerar que si se les permitiera crecer hasta la madurez resultaría en una mayor biomasa (Pitcher y Hart, 1982).

Un manejo racional de las pesquerías, debe depender de un entendimiento de la biología y ecología básica del recurso (Pitcher y Hart, 1982). A este respecto, May (1980) ha mencionado que, con base en este conocimiento, los científicos deberían ser capaces de predecir con exactitud las consecuencias de las estrategias de manejo, aunque cabe considerar la naturaleza estocástica de los procesos biológicos.

En este capítulo, a partir de modelos de proyección básicos se analizan el crecimiento de las poblaciones de Xel-ha y una fracción de Banco Chinchorro. Para la primera se simulan efectos de denso dependencia a partir de los modelos de Ricker y de Beverton-Holt. Con la Segunda se simulan los efectos de la sobrepesca. Finalmente se discuten las posibles respuestas de las poblaciones de *Strombus gigas* a estos efectos y de la cantidad de información necesaria para modelar a las mismas.

6.2 MATERIAL Y MÉTODOS

6.2.1 TABLAS DE VIDA UTILIZADAS

Para la población de Xel-ha se utilizaron los datos de la tabla de vida 3, que corresponden a los valores esperados del índice L_0+L_1 (ver capítulo anterior). En el caso de Banco Chinchorro, se generó una tabla de vida a partir de los datos de la colecta (captura) sobre las poblaciones de Isla Che y Cayo Centro en mayo de 1990.

Se hicieron las siguientes consideraciones: a) se calcularon los valores del índice L_0+L_1 para la muestra de Chinchorro y se estimaron las proporciones que pasan de una clase a otra; b) como la muestra no tiene organismos juveniles, se tomaron los valores de sobrevivencia de la tabla de vida 3 (Xel-ha) y se calcularon los números que deberían existir en las clases correspondientes, si la población fuera mixta; c) se desarrolló la tabla de vida y se calcularon las tasas vitales para la población.

6.2.2 ANÁLISIS

Con base en el modelo de Leslie se proyectó, a diferentes tiempos, el crecimiento de las poblaciones en estudio y se evaluó el efecto de alteraciones en las cédulas de sobrevivencia, migración y fecundidad, de las distintas clases de edad, en los tamaños poblacionales.

Las proyecciones se realizaron tomando en cuenta un efecto estocástico (Ferson y Akçakaya, 1990). Esto significa que a través de las simulaciones, los vectores de la población estarán compuestos de números enteros. Es decir, que cuando de las proyecciones resulten números con decimales se redondearán hacia el entero más cercano. Así, si se supone que la probabilidad de pasar a la siguiente clase de edad es 0.4 y se tienen 3 individuos, el número de sobrevivientes no será 1.2; sino algunas veces 1 algunas veces 2 otras cero ó 3. Una tasa de sobrevivencia de 0.4 sólo significa que cada individuo tiene el 40 % de oportunidad de sobrevivir. Este tipo de efecto en la proyección se aplica cuando el número de individuos es bajo; como en el presente caso.

En la simulación con denso-dependencia, se anexan a la matriz de proyección funciones que relacionan el número total de prole potencial (medido como huevos) con el número de individuos o reclutas que entran a la población a la clase de edad inicial. Las funciones que se utilizan en este trabajo son las de Ricker, $R = S \exp(-\beta S)$ (R son reclutas y S es la inversión parental) y la de Beverton-Holt, $R = 1/(1+\beta/S)$ (Pitcher y Hart, 1982).

Determinando cierta entrada o salida de individuos (migración) como una columna (vector) que representa efectos de individualidad al modelo matricial, es posible evaluar una colecta constante (cuotas de pesca) sobre ciertas clases de edad. De esta manera se suponen efectos de sobrepesca y se valora su efecto sobre el crecimiento de la población.

Combinaciones de los efectos se logran mediante la suposición de distribuciones normal o lognormal y coeficientes de variación para los valores medios de fecundidad, sobrevivencia y migración. Se forma una matriz de correlación entre estas variables que se integra a la matriz de proyección.

6.3 RESULTADOS

6.3.1 CRECIMIENTO POBLACIONAL

BANCO CHINCHORRO

La tabla de vida 4 muestra los resultados de las estimaciones realizadas para las poblaciones de Isla Che y Cayo Centro en Banco Chinchorro. Estas se apoyaron en la tabla de vida 3 de la Caleta de Xel-ha.

TABLA DE VIDA 4

PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS PARA *S. GIGAS* EN BANCO CHINCHORRO, MAYO DE 1990.
 CLASE=ESTADO DE DESARROLLO, AX=NO. DE IND. OBSERVADOS EN CADA ESTADO, LX=PROP. DE IND. QUE SOBREVIVEN, DX=PROPORCIÓN QUE MUERE, QX=TASA DE MORTALIDAD ESPECÍFICA, KX=INTENSIDAD DE MORTALIDAD, FX=NO. DE HUEVOS PUESTOS EN CADA ESTADO, MX=FECUNDIDAD INDIVIDUAL, EX= ESPERANZA DE VIDA AL INICIO DE CADA CLASE, PX=PROPORCIÓN QUE SOBREVIVEN A LA SIGUIENTE CLASE

CLASE	ax	lx	dx	qx	kx	fx	mx		
0	huevos	3865000		1	1.00E-02	0.010	1.973E-07	0	0
1	larvas	3866000	9.70E-01	9.80E-01	0.990	2.012E-05	0	0	
2	juvenil 1	376934	9.70E-03	9.69E-03	0.999	1.645E-02	0	0	
3	juvenil 2	339	8.73E-06	3.09E-06	0.354	1.151E-02	0	0	
4	juvenil 3	219	5.64E-06	4.18E-07	0.110	1.200E-02	0	0	
5	juvenil 4	195	5.02E-06	1.13E-06	0.226	1.517E-02	0	0	
6	hayesol	151	3.89E-06	1.13E-06	0.291	2.036E-02	0	0	
7	adulto 1	107	2.75E-06	2.83E-07	0.103	2.114E-02	50236500	939000	
8	adulto 2	96	2.47E-06	2.57E-07	0.104	2.305E-02	55440000	1155000	
9	adulto 3	86	2.21E-06	2.57E-07	0.116	2.543E-02	49665000	1155000	
10	adulto 4	76	1.96E-06	2.04E-07	0.105	2.766E-02	43890000	1155000	
11	adulto 5	68	1.75E-06	1.80E-07	0.103	3.004E-02	36190000	255000	
12	adulto 6	61	1.57E-06	2.57E-07	0.164	3.501E-02	27317500	255000	
13	adulto 7	51	1.51E-06	3.66E-07	0.294	4.733E-02	86642500	255000	
14	adulto 8	36	9.27E-07	2.83E-07	0.306	6.225E-02	20790000	1155000	
15	adulto 9	25	6.44E-07	4.63E-07	0.720	1.997E-01	11737500	939000	
16	adulto 10	7	1.80E-07	1.80E-07	1.000	ERR	3286500	939000	

CLASE	mx	Lx	Tx	ex	hombres	pa	
0	huevos	3865000	38263420.5	1.500	19425000	1.0000	
1	larvas	3866000	19418647	1960620.5	0.510	19250000	0.9900
2	juvenil 1	376934	188636.5	189953.5	0.504	188647	0.0098
3	juvenil 2	339	279	1317	3.885	169.5	0.0009
4	juvenil 3	219	207	1038	4.740	109.5	0.4660
5	juvenil 4	195	173	831	4.262	97.5	0.8904
6	hayesol	151	129	658	4.358	75.5	0.7744
7	adulto 1	107	101.5	529	4.944	53.5	0.7086
8	adulto 2	96	91	427.3	4.433	46	0.8777
9	adulto 3	86	81	336.5	3.913	43	0.8958
10	adulto 4	76	72	255.5	3.362	38	0.8637
11	adulto 5	68	59.5	183.5	2.699	34	0.8947
12	adulto 6	61	48.5	126	2.033	30.5	0.8971
13	adulto 7	51	38	75.5	1.480	25.5	0.8361
14	adulto 8	36	21.5	37.5	1.042	18	0.7059
15	adulto 9	25	12.5	16	0.640	12.5	0.6944
16	adulto 10	7	3.5	3.5	0.500	3.5	0.2800

3580000 = no. de huevos calculados por las proporciones pa

3866000 = no. de larvas calculados que eclipizan por pa

mx = huevos promedio calculados por hembra por 3 desoves

j1 = no. de ind calculados en la clase 4 de 15 del indice Loria

j2 = no. de ind calculados en la clase 15 a 18 del indice Loria

j3 = no. de ind calculados en la clase 18 a 21 del indice Loria

j4 = no. de ind calculados en la clase 21 a 24 del indice Loria

hay = no. de ind calculados en la clase 24 a 27 del indice Loria

a1 = no. de ind calculados en la clase 27 a 30 del indice Loria

a2 = no. de ind calculados en la clase 30 a 33 del indice Loria

a3 = no. de ind calculados en la clase 33 a 36 del indice Loria

a4 = no. de ind calculados en la clase 36 a 39 del indice Loria

a5 = no. de ind calculados en la clase 39 a 42 del indice Loria

a6 = no. de ind en la clase 42 a 45 del indice Loria Chinchorro mayo 90

a7 = no. de ind en la clase 45 a 48 del indice Loria Chinchorro mayo 90

a8 = no. de ind en la clase 48 a 51 del indice Loria Chinchorro mayo 90

a9 = no. de ind en la clase 51 a 54 del indice Loria Chinchorro mayo 90

a10 = no. de ind en la clase 54 a 57 del indice Loria Chinchorro mayo 90

Sobrevivencia y mortalidad
Banco Chínchorro

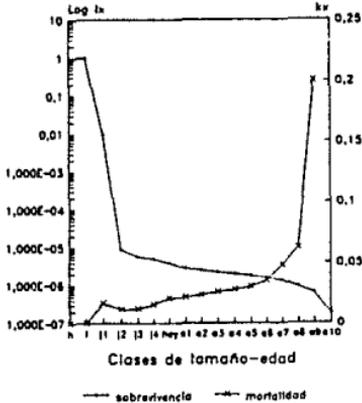


Figura 6.1.- Curvas de sobrevivencia y mortalidad estimadas para Banco Chínchorro con base en la tabla de vida 4.

El número de clases de adultos es mayor que en la población de Xel-ha. Al calcular el índice L_{0+L_a} se obtuvieron 5 clases de mayor edad para los adultos. En la figura 6.1 se observan las curvas de sobrevivencia ($\log l_x$) y mortalidad (k_x).

Se estimaron las tasas vitales para la población a partir de las siguientes suposiciones sobre la fecundidad: a) Con los valores del número de huevos estimados, se consideraron diferentes cantidades para cada clase de adultos (ver tabla 4). b) que los adultos "intermedios" son los más fecundos. c) una sola puesta por hembra en cada temporada de reproducción. d) como una variante extra, 3 puestas por hembra por temporada de reproducción.

El sólo hecho de suponer más de una puesta por temporada eleva potencialmente la capacidad de crecimiento de la población. Con estas consideraciones en 10 veces (tabla 6.1).

TABLA 6.1
PARÁMETROS VITALES ESTIMADOS PARA LAS POBLACIONES DE ISLA CHE Y CAYO CENTRO, CON BASE EN LA TABLA DE VIDA 4

Tasa de incremento finito (λ) =	1.12995	1.2729
Tasa de incremento instantáneo (r) =	0.1218	0.2413
Tasa reproductiva neta (R_0) =	3.8208	14.3135
Tiempo medio de generación (T) =	11.005	11.0280
Esperanza de vida al nacer =	2.9997	2.9997
	1 desove	3 desoves

Los valores reproductivos más altos se agrupan en los adultos "intermedios" que, en este caso, serían caracoles de 20 a 24 cm de largo y de 25 a 30 mm de grosor de labio (fig 6.2). Estas medidas corresponden a las medias estimadas para las poblaciones de Banco Chinchorro.

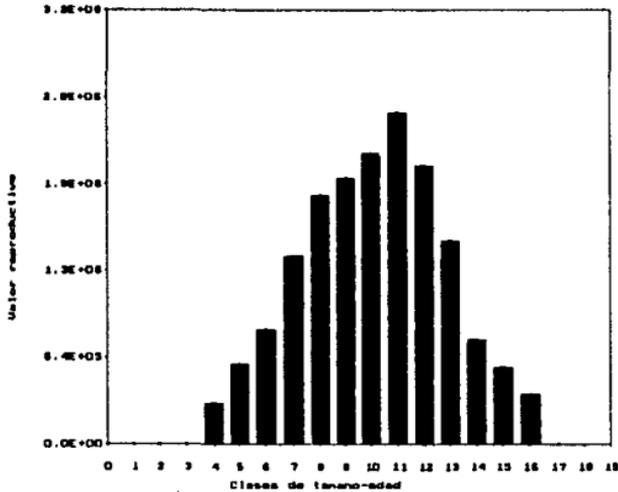


Figura 6.2.- Distribución de los valores reproductivos estimados para la tabla de vida de Banco Chinchorro. Las clases 0 y 1 corresponden a huevos y larvas, de 2 a 5 a clases de juveniles, la clase 6 a los husyoles y de la 7 en adelante son clases de adultos.

Al proyectar a la población de Banco Chinchorro, únicamente tomando en cuenta el efecto de estocasticidad demográfica, se aprecia que después de un período de fluctuaciones durante los primeros eventos reproductivos, la población tiende a crecer exponencialmente, tal y como lo indican el potencial estimado por las tasas vitales (fig 6.3).

Las fluctuaciones que se observan en un principio se deben principalmente a las variaciones en el número de individuos de las clases adultas. En la figura 6.4 se muestran las fluctuaciones por clases de tamaño-edad de los adultos en 10 temporadas de reproducción. Un indicador de la importancia de estas fluctuaciones se observa en la variación de la clase adulto 5 (se le ha estimado el mayor valor reproductivo), donde se aprecia que durante el intervalo de reproducción considerado hay períodos donde su abundancia es cero.

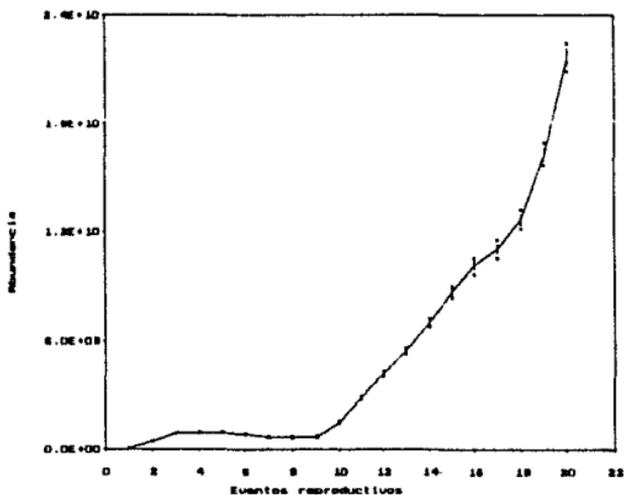


Figura 6.3.- Curva de abundancia en función de eventos reproductivos para la población hipotética de Banco Chínchorro, con efecto estocástico. No consideran número de huevos y larvas en la abundancia de la población.

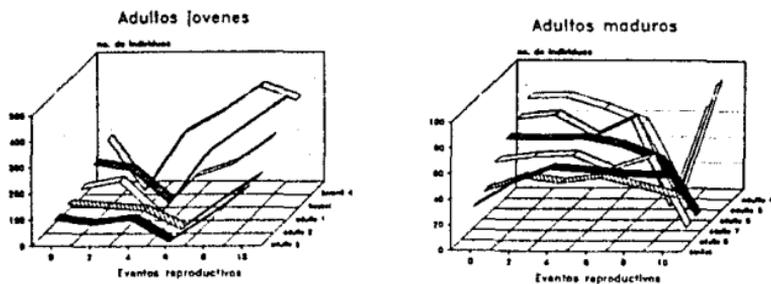


Figura 6.4.- Proyección de las poblaciones de Banco Chínchorro con efecto de estocasticidad demográfica. a) adultos jóvenes; b) adultos maduros.

CALETA DE XEL-HA

En la proyección de la población de Xel-ha, al tiempo inicial, sólo se consideraron a los individuos que se muestrearon. De este modo la matriz inicial no tiene representantes en las clases de huevos y larvas. Los valores reproductivos más altos corresponden a los adultos más jóvenes (adultos 1 y 2) y a los inmaduros de mayor talla (fig 6.5).

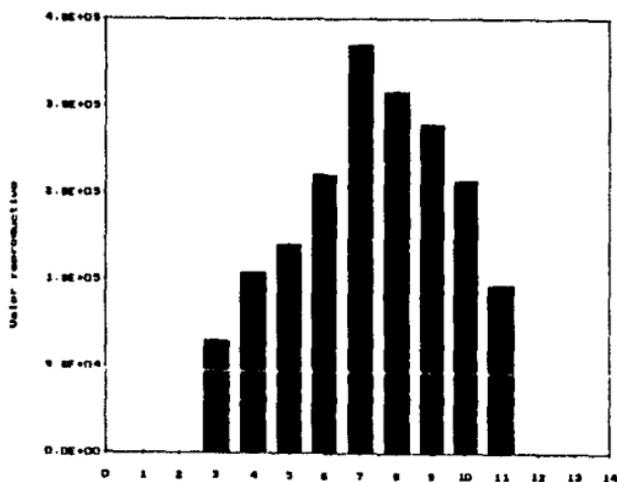


Figura 6.5.- Distribución de los valores reproductivos estimados para la tabla de vida 3 de Xel-ha. Las clases 0 y 1 corresponden a huevos y larvas, de 2 a 5 a clases de juveniles, la clase 6 a los haysoles y de la 7 en adelante son clases de adultos.

Durante la proyección se aprecia que la población sufre fluctuaciones considerables, a lo largo de 25 eventos reproductivos. A pesar de que son bruscas, la tendencia general es a crecer (fig. 6.6). Las variaciones en la clase con el mayor valor reproductivo (adultos 1), parece influir directamente estos cambios.

La disminución de la clase adultos 1, antecede a la disminución en abundancia de la población en los siguientes 2 eventos reproductivos. La mayoría de las variaciones en las demás clases de tamaño-edad muestran, en orden progresivo, una tendencia a presentar cambios bruscos en el no. de individuos cada 2 eventos reproductivos (fig 6.7).

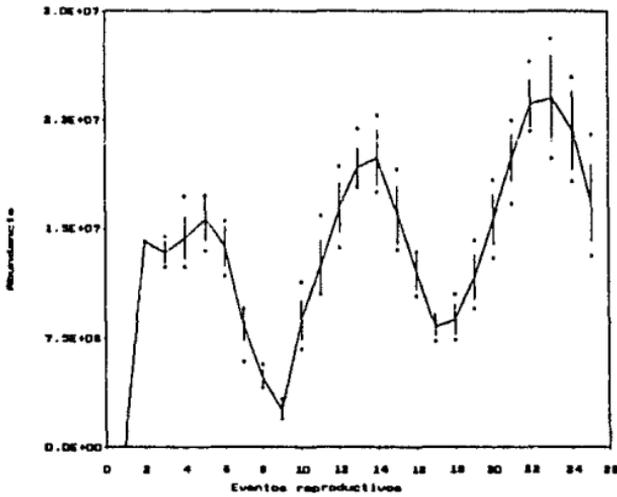


Figura 6.6.- Curva de abundancia en función de eventos reproductivos para la población de Xel-Ha, con efecto estocástico. Se consideran número de huevos y larvas en la abundancia de la población.

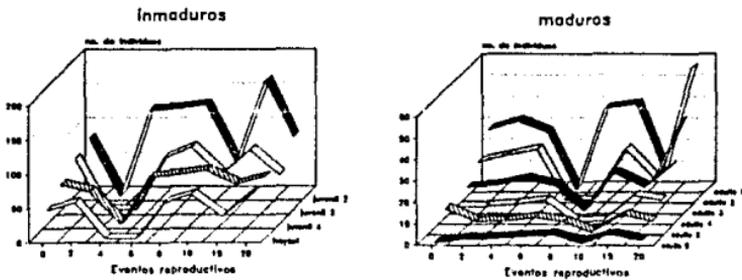


Figura 6.7.- Proyección de las poblaciones de la caleta de Xel-Ha con efecto de estocasticidad demográfica. a) Inmaduros; b) maduros.

6.3.2 EFECTO DENSO-DEPENDIENTE EN XEL-HA.

En el análisis demográfico de la población de Xel-ha (capítulo V), se planteó que la alta mortalidad observada en los adultos era causada por factores de denso-dependencia, en particular por la competencia por alimento. Con base en esta suposición se proyectó a la población de Xel-ha bajo efectos de denso-dependencia, utilizando los modelos de Beverton-Holt y Ricker.

El modelo de Beverton-Holt, considera una reducción progresiva en la tasa de reclutamiento conforme aumenta la inversión parental (número de huevos). De esta manera el efecto de denso dependencia es evidente sólo cuando hay un número suficiente de adultos que produzcan tal cantidad de huevos como para saturar la "capacidad de reclutamiento del sistema". En la figura 6.8 se muestra la curva descrita por el modelo con los parámetros considerados (α y β), que se indican en el tabla 6.2

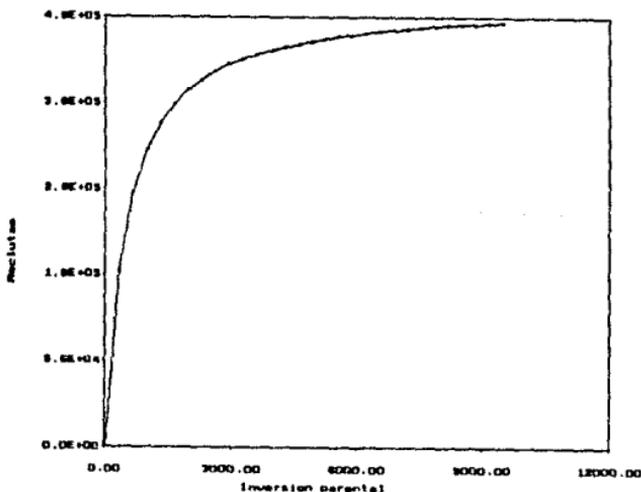


Figura 6.8.- Curva descrita por el modelo de Beverton-Holt con los parámetros que se indican en el cuadro 6.2. La inversión parental se representa por el número de huevos que se desovan.

TABLA 6.2
VALORES UTILIZADOS EN MODELOS DE DENSO-DEPENDENCIA EMPLEADOS EN LA
PROYECCIÓN DE LA POBLACIÓN DE XEL-HA

VALORES DE LOS COEFICIENTES DE DENSO-DEPENDENCIA

Modelo	valor de α	valor de β
Ricker $R = \alpha \text{ Sexp}^{-\beta S}$	1.4 E-4	0.009
Beverton-Holt $R = 1 / (\alpha + \beta/S)$	2 E-6	0.001

La curva supone que una inversión mayor a 3 millones de huevos de los reproductores tendrá un reclutamiento del orden de 10^5 reclutas. De esta manera se "suaviza" el efecto de denso-dependencia. Al cabo de 25 temporadas reproductivas, se aprecia una tendencia a disminuir el tamaño poblacional (fig 6.9). Las fluctuaciones por clases de tamaño-edad, con las

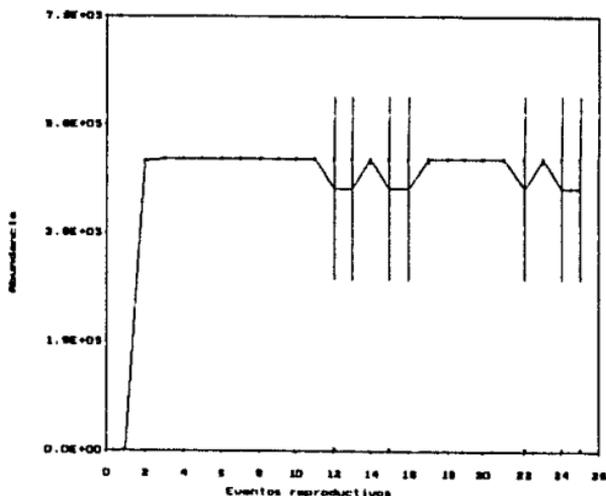


Figura 6.9.- Curva de abundancia en función de eventos reproductivos para la población de Xel-ha, con efecto de denso-dependencia según el modelo de Beverton-Holt. Se consideran número de huevos y larvas en la abundancia de la población.

que comúnmente se trabajó en la caleta, se muestran en la figura 6.10. Estas indican que si bien la población en este intervalo de tiempo no se extingue, los tamaños poblacionales para estas clases se mantienen muy bajos.

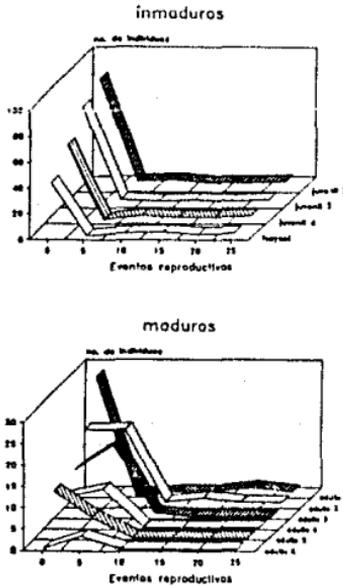


Figura 6.10.- Proyección de la población de la caleta de Xel-ha con efecto de denso-dependencia (modelo de Beverton-Holt). a) Inmaduros; b) maduros.

Las clases donde se revisaron las fluctuaciones incluyen, aparentemente, organismos que según el índice L_{0+L_a} (capítulo V), se consideran juveniles grandes o en proceso de maduración (sobrepesca de reclutamiento). Además, se aprecia que el número de individuos en las clases de mayor edad, y que, por tanto, aportan mayor biomasa a la captura, se mantienen cerca de cero (fig 6.13).

Al analizar la abundancia del stock de pesca durante la proyección (individuos mayores a 18 cm), se observa que a través de las temporadas la población se mantiene. Sin embargo, habrá ocasiones donde el número de caracoles será muy reducido; en otras, la mayoría de los caracoles estarán madurando (juveniles 4, haysoles y adultos 1) y en otras la captura se hará sobre los adultos de mayor valor reproductivo (fig 6.14a).

Al utilizar el modelo de Ricker, se consideró un fuerte efecto de denso-dependencia. Esto es, aparentemente, lo que está ocurriendo en la población de Xel-ha. Los coeficientes que se utilizaron en el modelo suponen que aun con poca inversión parental, el reclutamiento es alto (fig 6.11). Esto sobrestima el reclutamiento porque habrá más reclutas de los que refleja la inversión parental. A pesar de esto, la población tiende a desaparecer en menos de 10 intervalos reproductivos (fig 6.12).

6.3.3 EFECTO DE SOBREPESCA EN CHINCHORRO.

En la simulación del efecto de sobrepesca, se consideró una remoción de un tercio del número de individuos estimados en cada clase de tamaño-edad, donde se registró captura durante la coleta de mayo de 1990.

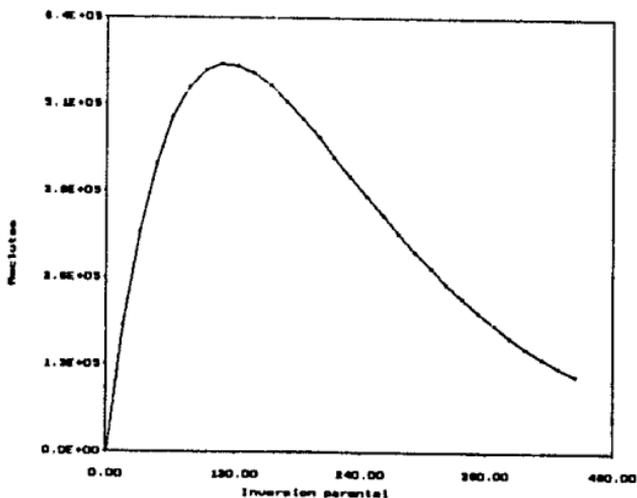


Figura 6.11.- Curva descrita por el modelo de Ricker con los parámetros que se indican en el cuadro 6.2. La inversión parental se representa por el número de huevos que se desovan.

Esto evidentemente afecta la producción de varias formas. Por un lado, en términos de biomasa, cuando la sobrepesca es sobre caracoles jóvenes (sobrepesca de crecimiento) y por otro, porque habrá temporadas donde no sea posible capturar en esta población.

A través de la simulación, se observa que la clase de mayor valor reproductivo tendrá temporadas en donde no contribuya a la reproducción de la población, porque no habrá individuos de esta edad (fig 6.14b).

Las variaciones en la abundancia de la población en general (larvas, juveniles y adultos), en las siguientes 10 temporadas, predicen que estará cerca de extinguirse. Cuando se recupere, estará representada únicamente por larvas y juveniles.

Finalmente, si la proyección se hace considerando variabilidad ambiental, como falta de alimento, huracanes, etc., el riesgo de que la población se extinga aumenta, ya que como se aprecia en la figura 6.15, las oscilaciones en el tamaño poblacional pueden llegar a cero como

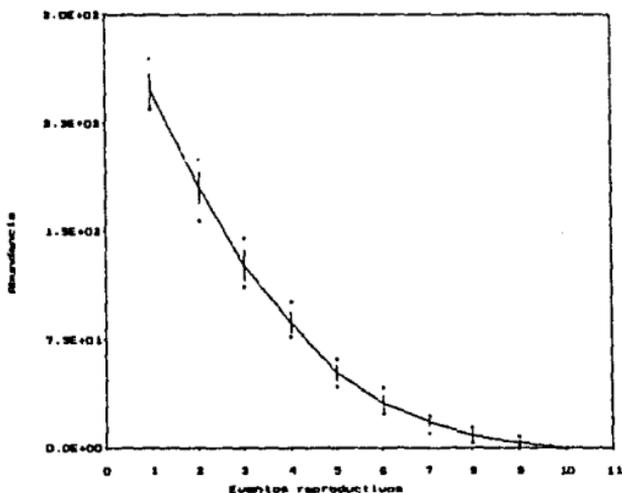


Figura 6.12.- Curva de abundancia en función de eventos reproductivos para la población de Xel-ha, con efecto de denso-dependencia según el modelo de Ricker. Se consideran número de huevos y larvas en la abundancia de la población.

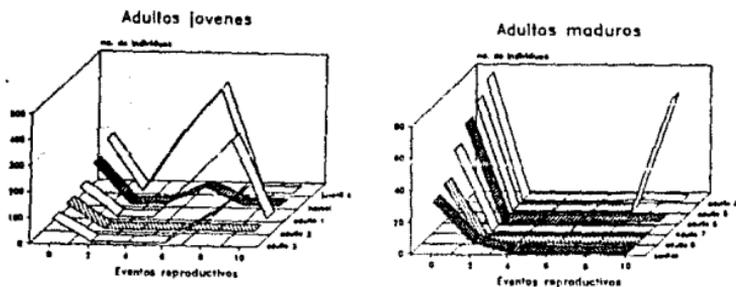


Figura 6.13.- Proyección de las poblaciones de Banco Chinchorro con efecto de Sobrepesca. a) adultos jóvenes; b) adultos maduros.

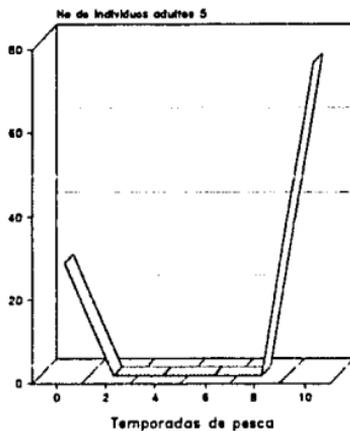
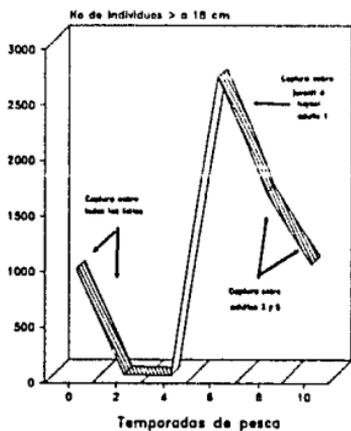


Figura 6.14.- Fluctuaciones en el Stock de pesca cuando se captura 1/3 de los individuos de cada clase. a) número de individuos por temporada que pasan la talla de 18 cm y son generados por la población. b) variaciones en la abundancia de la clase adulto 5, con el valor reproductivo más alto.

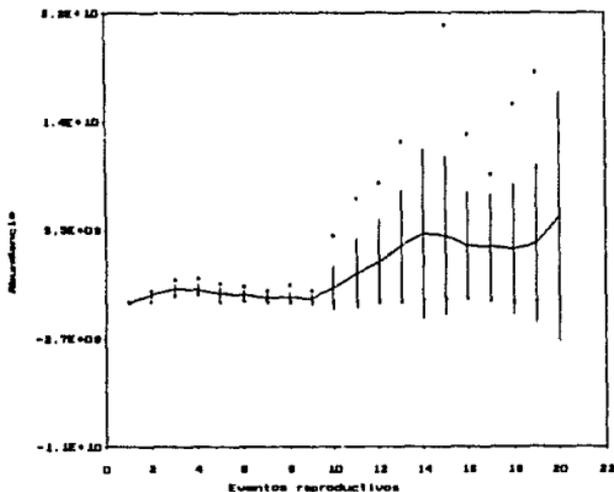


Figura 6.15.- Curva de abundancia en función de eventos reproductivos para la población hipotética de Banco Chinchorro, con efecto de variabilidad ambiental. Se consideran número de huevos y larvas en la abundancia de la población.

se señala por los límites de confianza. Los coeficientes de variación empleados se muestran en el tabla 6.3.

6.4 DISCUSIÓN

La idea de utilizar matrices para modelar en biología no es nueva. Desde los años 70 y a partir del modelo de Leslie, se han desarrollado modelos particulares (e.g. Sarukhán y Harper, 1973; Sarukhán, 1974). Al desarrollar alguno, se debe tratar de incorporar un sentido biológico en los mecanismos involucrados y debe ser lo suficientemente general como para ser aplicable a una gran variedad de situaciones con el simple hecho de cambiar los parámetros (Usher, 1972).

Una característica interesante de la matriz de Leslie, se desprende de observar el patrón de proyección que describe. En un principio siempre es notorio que la población tiende a fluctuar aumentando y disminuyendo el tamaño poblacional; después se estabiliza y crece exponencialmente. Estas características de la proyección, están dadas por los valores que

TABLA 6.3
VALORES UTILIZADOS PARA EVALUAR LA VARIACIÓN DEBIDA AL AMBIENTE, MÁS EL
EFFECTO DE SOBREPESCA EN LA PROYECCIÓN DE LAS POBLACIONES DE BANCO
CHINCHORRO. S0=SOBREVIVENCIA 1ª CLASE DE EDAD, S1=SOBREVIVENCIA DE OTRAS
CLASES, FEC=FECONDIDAD, MIG=MIGRACIÓN.

PARÁMETROS DE ESTOCASTICIDAD
Coefficientes de variación

Sobrevivencia para la edad 0	= 0.00502
Sobrevivencia para las demás edades	= 0.44130
Fecundidad	= 0.45250
Migración	= 0.63880

DISTRIBUCIÓN DE PROBABILIDADES

Sobrevivencia para la edad 0 es Normal = 1
Sobrevivencia para las demás edades es Normal = 1
Fecundidad es Normal = 1
Migración es Lognormal = 2

Las correlaciones utilizadas = 1

$r(s_0, s_1)$	= 0.01137
$r(s_0, fec)$	= 0.01110
$r(s_0, mig)$	= 0.00726
$r(s_1, fec)$	= 0.78020
$r(s_1, mig)$	= 0.55266
$r(mig, fec)$	= 0.00708

presentan las diferentes raíces latentes (eigenvectores) que dan solución a la matriz y que representan, en una interpretación biológica, las oscilaciones de cada clase de edad. Cuando las fluctuaciones cesan, significa que la raíz latente que da solución a la matriz es común para todos los elementos o clases de edad, lo que quiere decir que la población "alcanzó" una estructura estable de edades (Emlen, 1984).

Tomando en cuenta estos puntos de vista, la proyección de la población de Xel-ha tendería a ser estable en su crecimiento después de 10 temporadas, en donde se observan menores fluctuaciones tanto en el tamaño general como en cada clase particular.

Al considerar un efecto de denso-dependencia, las fluctuaciones iniciales se ven amplificadas. Además y muy importante, en algunos intervalos de tiempo la abundancia de las clases de edad que presentan reproducción es igual a cero. Esto significa que si bien la población no se extingue, sólo estaría representada por larvas y organismos juveniles. Esto puede llegar a ocurrir en Xel-ha.

La población hipotética generada para el Banco Chinchorro, muestra un crecimiento más estable desde un principio. Esto no significa que no haya fluctuaciones dentro de las clases de edad, sobre todo al inicio.

Al proyectar esta población con un efecto de sobrepesca de crecimiento, la consecuencia más evidente sobre el stock de captura predice temporadas, donde la población no contribuya a la producción del banco, por no tener representantes en las clases de edad que se engloban en el stock.

Es común encontrar en los caracoles patrones de agregación en función de la edad y el sexo (Weil y Laughlin, 1984; Stoner 1989a; 1990). Se pueden observar grupos de juveniles y/o de adultos en diferentes hábitat y en el caso de los adultos puede haber concentraciones de individuos que están copulando (Catterall y Poiner, 1983). A este respecto, se ha señalado la importancia de la densidad en estos grupos, como factor estimulante de la gametogénesis (Appeldoorn, en prensa).

La proyección del stock de pesca predice que habrá temporadas en que caracoles maduros pero jóvenes, estén formando al stock. Si esto es cierto, la sobrepesca de crecimiento tendrá un efecto negativo, tanto en la producción con menos carne por individuo, como en el reclutamiento, ya que estos caracoles serían los únicos reproductores.

Si además de estos efectos, se agrega variabilidad ambiental, el panorama se vuelve todavía más hostil. Variaciones en la cantidad de alimento, aumento en el número de depredadores, etc., llevan a la población a tener fluctuaciones más marcadas y, por tanto, a estar más cerca de la extinción. Al llegar cerca de un umbral (un número poblacional determinado) la población no podrá recuperarse y/o mantenerse. Cabe mencionar que para el caracol este umbral será bajo, sí la población mantiene una densidad adecuada.

Estas proyecciones deben de tomarse como simples suposiciones. Se requiere más información que es necesario recopilar en un estudio a largo plazo (seguimiento de las poblaciones) para contar con suficientes elementos para elaborar modelos y hacer las predicciones más cercanas a la realidad.

El utilizar únicamente datos sobre la captura y el esfuerzo, para hacer predicciones sobre dinámica poblacional, es una metodología limitada por sí misma y debe ser complementada con estudios poblacionales "básicos" sobre la biología y ecología de las especies.

VII *Analisis de variaciones fenotípicas y la pesquería de Strombus gigas en Quintana Roo*

7.1 INTRODUCCIÓN

El estudio de la evolución de historias de vida es la unión de dos disciplinas biológicas: la dinámica de poblaciones y la ecología evolutiva. La edad de la primera reproducción, la edad de la senectud, el tamaño de la puesta, etc., son características que pueden tener alto grado de variabilidad. El conocer las consecuencias demográficas de estos rasgos en los ciclos de vida, es el principal objetivo de la evolución de historias de vida (Edley y Law, 1988).

Se considera una buena práctica pesquera, cosechar a los individuos grandes y conservar a los pequeños; existen legislaciones que así lo aseguran. Tal cosecha ejercer una presión de selección que puede resultar en cambios genéticos de las historias de vida. Alteraciones en variables tales como la tasa de crecimiento o edad de maduración pueden reducir a largo plazo la producción de las pesquerías (Sutherland, 1990).

Se ha reportado que las variaciones en la edad de la primera reproducción entre hembras de mamíferos y plantas están fuertemente correlacionadas con la esperanza de vida al nacer (Sutherland, 1988). Las historias de vida han sido moldeadas por presiones selectivas. La mortalidad debida a la pesca puede actuar como una nueva presión de selección produciendo un cambio genético. Si, por ejemplo, los individuos grandes son más vulnerables a la cosecha, entonces una maduración temprana y un crecimiento lento pueden ser favorecidos (Sutherland, 1990).

En este capítulo se presenta una comparación de los caracteres merísticos de las poblaciones de Xel-ha y Banco Chinchorro. La población de Xel-ha es una población que no está sujeta a la pesca y por tanto se supone exhibe los patrones de crecimiento característicos de la especie, a pesar de la supuesta escasez de alimento (ver capítulo V).

Además, como antecedente, se comentan brevemente las características de la pesquería de caracol en Quintana Roo. Esto es debido a que, como se planteó en el capítulo anterior, una parte de la población que se captura en Chinchorro, aparentemente está formada por caracoles inmaduros o en proceso de maduración. Sin embargo, las poblaciones de Chinchorro habitualmente son pesadas; por lo tanto, los caracteres mérficos podrían reflejar si la colecta tiene algún efecto o no sobre ellos. Se discute este punto.

7.2 MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron análisis de varianza de los datos colectados en las poblaciones de Banco Chinchorro y de Xel-ha. Los factores de varianza evaluados fueron el sexo, la localidad y la interacción entre ambos. Este análisis se efectuó con los organismos adultos y los haysoles de ambas poblaciones.

Con estos datos se construyeron tablas donde se comparan los resultados obtenidos para las dos poblaciones. Esta comparación sólo se realizó con los adultos, ya que la muestra de Chinchorro está constituida por organismos que están dentro del stock de captura y por lo general tienen desarrollado el labio.

Por otro lado, se comparan las relaciones alométricas de longitud total contra grosor del labio, para ambas poblaciones.

7.3 RESULTADOS

7.3.1 BREVE EVALUACIÓN DE LA PESQUERÍA EN EL ESTADO

De 1985 a la fecha se pensaba que la producción de caracol marcaba tendencia a estabilizarse alrededor de las 130 toneladas promedio por año. Sin embargo, la última captura registrada (79 toneladas en 1989) ha sido la más baja en la última década y hace dudar sobre una tendencia a la estabilidad en la producción (ver figura 7.1).

El problema básico consiste en que las poblaciones de la zona Sur están disminuyendo drásticamente. Principalmente Banco Chinchorro, donde actualmente se estima más del 85 % de la producción estatal.

Una de las posibles causas radica en la existencia de captura y mercado clandestino (sin registro) por parte de pescadores libres. Esta, a su vez, afecta a los pescadores organizados en cooperativas (con registro), quienes son los únicos obligados a respetar las disposiciones oficiales en torno a la explotación del caracol. Cabe señalar que todo lo que se opine a este respecto será especulativo, debido a la falta de datos y supervisión confiables por parte de la autoridad competente.

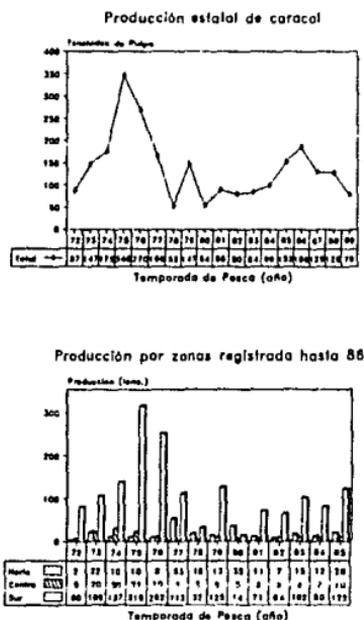


Figura 7.1.- Producción de pulpa de caracol para el estado de Quintana Roo. Se muestra: a) captura total y b) por zona.

este sentido.

Otro de los muchos problemas anexos a la pesquería de caracol es el referente a la veda y temporada de pesca. Las fechas de colecta han estado en función de la pesquería de langosta y de cómo varía ésta a lo largo de las temporadas de captura. Lo mismo ocurre con las cuotas de captura. La regulación de estos factores, importantes para el buen manejo de la pesquería, nunca se ha basado en algún estudio formal acerca de las poblaciones de *Strombus* en el Caribe mexicano.

En los últimos años, en muchas islas caribeñas al igual que en el estado de Quintana Roo,

A la fecha, en las zonas Norte y Centro, la pesca de *S. gigas* requiere un esfuerzo pesquero más arriesgado y de mayor costo, debido a que se utiliza buceo autónomo en la recolección del caracol. Esto se refleja en un número menor de pescadores que se dedican a esta actividad. En la zona Sur la colecta todavía se hace mediante buceo libre.

Uno de los problemas más importantes de esta pesquería es el referente a la talla mínima de captura y el respeto a la misma. Esta oscila entre los 18 a 21 cm, porque este rango cubre las tallas de captura de otros lugares del Caribe. En México no hay un estudio de crecimiento que se pueda utilizar para fijar adecuadamente esta talla. Es necesario saber con certeza la talla promedio a la que un porcentaje importante de la población (más del 90 %) ha madurado sexualmente o se ha reproducido al menos una temporada. Pero, aún conociendo la talla mínima idónea, ¿Cómo se podría supervisar que se respete si el caracol llega desconchado a la playa? No existe inspección ni registro en

se ha manejado la opción del cultivo y producción de semilla de caracol. En el país, diversos problemas como financiamiento, continuidad de los proyectos, etc., han impedido su implementación, debido a que la producción de semilla ha resultado difícil y muy costosa. Sólo recientemente se ha empezado a abordar el problema a partir de estudios a pequeña escala y no masivos como inicialmente se plantearon.

7.3.2 COMPARACIÓN ENTRE BANCOS DE CARACOL EN Q. ROO.

Se han encontrado diferentes características en tres bancos de caracol muestreados en el estado. En Isla Cozumel las poblaciones están muy mermadas por la pesca. Sólo se les encuentra en números muy reducidos y cerca de los 30 m de profundidad; básicamente son organismos juveniles y de otras especies del género *Strombus*.

En Xel-há las poblaciones son pequeñas y no están sujetas a presiones de pesca. Una es mixta y se localiza en el acuario y la otra es de juveniles y se encuentra en uno de los brazos de la caleta.

En Banco Chinchorro las poblaciones trabajadas son las que soportan la mayor parte de la colecta del estado, ya que son las más numerosas. Generalmente se encuentran agregaciones de adultos o juveniles y pocas veces mixtas.

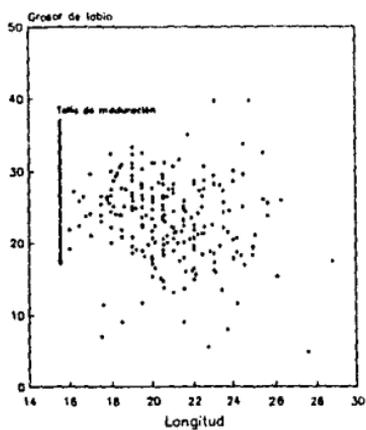
En mayor o menor número, en estas poblaciones se han reconocido 3 tipos de individuos: a) juveniles, cuyas tallas oscilan entre los 5 a 19 cm y no han desarrollado el labio; b) adultos, cuyas tallas varían de 16 a 26 cm y muestran un labio desarrollado y c) los denominados por los pescadores como *haysotas*, que son individuos que se encuentran madurando, de tallas entre los 16 a 24 cm con el labio delgado y en formación.

El análisis de los rasgos alométricos muestra los siguientes:

a) En las poblaciones de Xel-ha, no hay correlación entre el grosor del labio y la longitud de la concha. Se observa que antes de los 20 cm de longitud el grosor del labio no se incrementa, pero de esa talla en adelante, se encuentran una variedad de grosores en los labios de las conchas que van de 3 a 30 mm aproximadamente (fig 7.2a).

b) En las poblaciones de Banco Chinchorro tampoco hay correlación entre longitud y grosor del labio, pero se observa que desde los 16 cm en adelante se encuentran diferentes grosores, que van desde los 6 a los 40 mm (fig 7.2b).

Chinchorro



Xel-ha

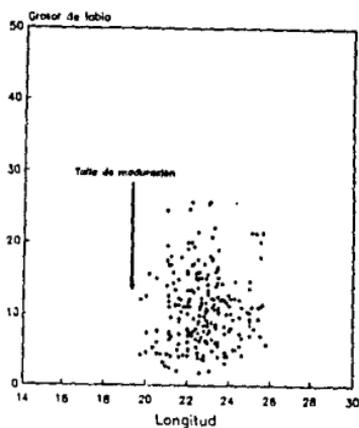


Figura 7.2.- Comparación de la talla de maduración entre las poblaciones de organismos adultos de a) Banco Chinchorro y b) Xel-ha.

En el análisis de varianza se encontró que los caracoles de Xel-ha son más grandes que los de Chinchorro ($p < 0.00005$). La diferencia entre los adultos de estas poblaciones oscila entre un cm promedio. El análisis de las diferencias entre los sexos indica que las hembras, por lo general, son más grandes en ambas localidades, las diferencias son significativas ($p < 0.00005$). Las diferencias entre machos y hembras son alrededor de un cm en ambas localidades (tabla 7.1).

Con respecto al grosor del labio, los resultados indican que entre estas poblaciones hay diferencias significativas ($p < 0.00005$). Esto se debe a que los adultos de la población de Xel-ha

TABLA 7.1
ANÁLISIS DE VARIANZA Y TABLA DE MEDIAS, PARA LONGITUD DE LA CONCHA
CONSIDERANDO COMO FACTORES DE VARIANZA EL SEXO, LA LOCALIDAD Y LA
INTERACCIÓN ENTRE AMBOS. LOS RANGOS SON INTERVALOS DE CONFIANZA AL 95 %.

ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LONGITUD TOTAL

Fuente	Suma cuadrados	G.L.	Cuadrados medios
Efecto principales	168.92173	2	84.460864
SEXO	87.313	1	87.313504
LOCALIDAD	90.24393	1	90.243932
Interacción	0.922745	1	0.922745
Total	32608.686	328	

F(E.P.) = 20.303 Nivel Significancia < 0.0005
 F(SEXO) = 20.988 Nivel Significancia < 0.0005
 F(LOCALIDAD) = 21.693 Nivel Significancia < 0.0005
 F(INTERACCIÓN) = 0.222 Nivel Significancia = 0.6430

Tabla de medias para longitud en cm

NIVEL	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
SEXO					
Hembra	184	21.67	21.37 a 21.96	16.00	28.80
Macho	146	20.68	20.35 a 21.02	16.20	26.00
LOCALIDAD					
Chincho	228	20.90	20.63 a 21.17	16.00	28.80
Xel-ha	102	21.98	21.58 a 22.37	19.30	26.70
INTERACCIÓN					
Hem-Chi	131	21.37	21.02 a 21.72		
Hem-Xel	53	22.40	21.85 a 22.95		
Mac-Chi	97	20.26	19.86 a 20.67		
Mac-Xel	49	21.52	20.95 a 22.09		

son todavía muy jóvenes en comparación con los de Chinchorro. Con respecto a las diferencias entre los sexos, resultó que en ambas localidades no hay diferencias significativas ($p > 0.05$). Los individuos de ambos sexos en estas poblaciones son, en su mayoría, de generaciones cercanas (tabla 7.2).

TABLA 7.2
ANÁLISIS DE VARIANZA Y TABLA DE MEDIAS, PARA GROSOR DEL LABIO. SE CONSIDERARON COMO FACTORES DE VARIANZA EL SEXO, LA LOCALIDAD Y LA INTERACCIÓN ENTRE AMBOS.

ANÁLISIS DE VARIANZA PARA GROSOR DEL LABIO

Fuente	Suma cuadrados	G.L	Cuadrados medios
Efecto principales	22507.324	2	11253.662
SEXO	91.283	1	91.283
LOCALIDAD	22500.482	1	22500.482
Interacción	3.676	1	3.676
Total	32608.686	328	

F(E.P.) = 362.206 Nivel Significancia < 0.0005
 F(SEXO) = 2.938 Nivel Significancia = 0.0875
 F(LOC) = 724.191 Nivel Significancia < 0.0005
 F(INTE) = 0.118 Nivel Significancia = 0.7347

TABLA DE MEDIAS PARA GROSOR LABIO EN mm

Los rangos son intervalos de confianza al 95 %.

NIVEL	No	Media	Intervalos 95%	mínimo	máximo
SEXO					
Hembra	184	17.84	17.03 a 18.64	1.00	39.60
Macho	146	18.13	17.21 a 19.04	1.00	39.70
LOCALIDAD					
Chincho	228	23.40	22.73 a 24.18	4.800	39.70
Xel-ba	102	5.56	4.47 a 6.65	1.00	24.80
INTERAC					
Hem-Chi	131	22.94	21.99 a 24.18		
Hem-Xel	53	5.21	3.70 a 6.71		
Mac-Chi	97	24.15	23.04 a 25.26		
Mac-Xel	49	5.95	4.37 a 7.54		

7.4 DISCUSIÓN

Strombus gigas es uno de los recursos pesqueros mayor valor económico del Mar Caribe, la mayoría de los bancos en la región son fuertemente explotados (Bronwell y Stevenly, 1981; Berg y Olsen, 1989; Appeldoorn, 1987; en prensa). En el Estado de Quintana Roo, esta pesquería se encuentra poco organizada y se ha convertido en un recurso secundario. Aparentemente las grandes capturas a mediados de los años setentas han mermado las poblaciones de los principales bancos del Norte y del Centro del litoral.

No se conoce con certeza la condición del recurso. Nunca se ha hecho un estudio continuo de evaluación y seguimiento de los stocks de caracol. Tampoco se cuenta con cálculos demográficos de las poblaciones en las diferentes zonas de pesca, que permitan hacer predicciones confiables acerca del recurso.

La presión de selección por pesca puede resultar en cambios genéticos, si los caracteres de historias de vida son heredables. Las evidencias muestran que los rasgos tales como la tasa de crecimiento y la edad de la primera reproducción tienen una heredabilidad alta. Estas ideas están siendo consideradas en algunas pesquerías del mar del norte (Edley y Law, 1988; Sutherland, 1990).

Un cambio en la mortalidad por pesca debe afectar la presión de selección que actúa sobre el stock (Sutherland, 1990). De acuerdo con esto, habría un cambio gradual hacia la maduración temprana, con más caracoles jóvenes entrando al stock de apareamiento.

Sin embargo, hay que considerar que para especies relativamente sésiles de importancia comercial, la aplicabilidad de la teoría actual es limitada. Las características inherentes a su biología, dinámica poblacional y estrategias de explotación difieren de aquellas observadas por organismos pelágicos y, por consiguiente, imponen importantes restricciones a su aplicación (Defeo y Seijo, 1991).

En Quintana Roo, el caracol como recurso ha ido disminuyendo de Norte a Sur conforme al gradiente de asentamientos y actividades humanas en el litoral. En la actualidad se observa que cada vez un mayor número de individuos pequeños entran al stock de pesca en los distintos bancos. En algunos casos se trata de individuos juveniles, pero en otros, como en el caso de Chinchorro son caracoles maduros.

Si los individuos juveniles maduran a tallas pequeñas y, en consecuencia, forman parte de las agregaciones de reproducción y del stock que se captura; estos supuestos cambios en las historias de vida pueden ser una causa de la disminución en la producción, debido a que la

reducción en la velocidad de crecimiento y una maduración temprana reducen la biomasa de captura, aunque se colecte un número de individuos semejante al de años anteriores.

El análisis que se presenta en este capítulo no debe ser considerado como una evidencia significativa. Se basa en una sola muestra. Para demostrar efectos en la historia de vida es necesario hacer experimentos que permitan estimar la heredabilidad. Sin embargo, este estudio puede ser considerado como un indicador de una posible respuesta de las poblaciones de caracol sujetas a la presión de pesca.

VIII *Discusión general*

6.1 DINÁMICA DE POBLACIONES DE *S. gigas* EN O. ROO

Las características demográficas de las especies están relacionadas con el ambiente donde viven y constituyen una adaptación alcanzada a través de la selección natural (Solbrig y Solbrig, 1979). La importancia de las tablas de vida radica en que además de ser un resumen de los nacimientos y muertes de los organismos, permiten calcular parámetros tan importantes como la tasa de crecimiento de la población, su estructura de edades y otros de importancia para conocer las razones del cambio numérico en las poblaciones (Soberón, 1987).

El crecimiento de una población es controlado por numerosos factores. Uno de ellos es la habilidad de la especie para reproducirse a alguna tasa máxima. Otro, es la limitación de los recursos que puede resultar en una gran mortalidad y baja natalidad (Solbrig y Solbrig, 1979). Este último puede ser el caso de los caracoles que habitan el acuario de Xel-ha, según se señala en los capítulos V y VI.

Como se aprecia en estos capítulos, una interacción de competencia es una posible explicación al incremento en mortalidad, asociado con la alta densidad de la población en el acuario. El alimento escasea en el área, la presencia de un nuevo individuo afecta negativamente a otros posibles consumidores del mismo alimento, ya que éste deberá repartirse entre más individuos. Desde el punto de vista de los caracoles, este lugar es un espacio cerrado, pues la comunicación con la caleta es muy escarpada, sobre todo para los adultos.

La migración y la acción de enemigos naturales son otros agentes de regulación poblacional (Soberón, 1987). En un sentido general, la explotación de especies silvestres, ya sea como alimento (como ocurre en las pesquerías), o con algún otro fin, puede ser vista como interacciones de depredación del hombre sobre estas especies. Son problemas de índole netamente poblacional y de gran relevancia para el ser humano.

Strombus gigas es un recurso relativamente escaso en las aguas someras del litoral

quintanarroense. Esto se debe principalmente a la gran presión de pesca a la que ha estado sujeta la especie, desde hace por lo menos dos décadas. Por ejemplo, en bancos como los de la Isla Cozumel se puede observar que los juveniles grandes y los adultos son ejemplares cada vez más raros.

A pesar de esto, la especie no ha desaparecido y aún se sigue considerando un recurso, que se captura más ilegal que legalmente. A este respecto, estudios sobre su biología y potencial reproductivo pueden aproximar al planteamiento de posibles respuestas sobre la dinámica de estas poblaciones.

Appeldoorn (en prensa) estima que una hembra puede desovar un promedio de tres millones de huevos en una temporada de reproducción. Por otro lado, Weil y Laughlin (1984), reportan que en zonas sin presión de pesca, donde el alimento no es un factor limitante y las corrientes son reducidas, se han llegado a reportar densidades de 2.1 caracoles/m², lo que refleja el gran potencial de reclutamiento y crecimiento de la especie. La gran laguna arrecifal de Chinchorro puede reunir estas características.

Los caracoles son bastante fecundos, así lo demuestran las estadísticas vitales calculadas en este trabajo (capítulos V y VI). Sin embargo, hay que considerar la cantidad de variabilidad que existe entre las poblaciones (capítulo VII) y el papel que juega también, la variación ambiental.

En una especie que presenta una curva de supervivencia como la *S. gigas* (tipo III), la mortalidad natural después de alcanzar cierta clase de tamaño-edad es mínima. Appeldoorn (1984, 1985, 1987) estima que la mortalidad decrece con la edad en una forma no lineal, donde la mortalidad de los juveniles es casi tres veces mayor con respecto a los adultos. Por otro lado, también se han reportado eventos de mortalidad masiva y subsecuente reclutamiento en aguas someras (Weil y Laughlin, 1984); éstos necesariamente influyen las curvas de abundancia en función del tiempo. Pero sobre todo, afectan el ritmo de los procesos demográficos, ya que cambian las frecuencias de las clases de edad y alejan a la población de una estructura estable de edades.

Algunos autores han reportado que la temporada de reproducción puede ser influida por la temperatura del agua (Bronwell, 1978; Weil y Laughlin, 1984; Appeldoorn, en prensa), otros mencionan que no debe tener un efecto importante, porque si así fuera, al norte de la distribución en el Caribe no se reportarían temporadas tan largas y en meses de invierno (Randall, 1964). También se ha mencionado que las poblaciones de profundidad tienden a ser de adultos y que migran para reproducirse hacia las zonas someras (Hesse, 1979; Weil y Laughlin, 1984). Esto indica, que las poblaciones de profundidad pueden estar jugando un papel importante dentro del stock de reproducción.

En algunos estudios respecto al potencial reproductivo de la especie, se ha manifestado la importancia de la densidad de los reproductores. Los movimientos de los caracoles adultos parecen no estar coordinados hacia un área específica, la densidad no se conserva para los desoves (Appeldoorn, en prensa). Weil y Laughlin (1984) han mencionado que las altas densidades y los ambientes estables proveen disponibilidad de machos y favorecen una reproducción constante. La densidad de las masas de huevos parecen también estar influidas por el tamaño poblacional en general, al igual que la formación de sistemas de apareamiento poliándricos.

Las estimaciones hechas en este trabajo sobre los procesos demográficos y el ritmo con el que éstos se llevan a cabo, muestran que las poblaciones con las que se trabajó caen dentro de los rangos normales para la especie. La edad de la primera reproducción se estima entre 3.1 a 3.4 años; la formación del labio entre 3 a 5 meses. El reclutamiento y metamorfosis de juveniles ocurre durante todo el año con picos durante los meses cálidos.

Se han reportado tasas de crecimiento que van de 0.4 a 1.5 cm/mes (Alcalado, 1976; Weil y Laughlin, 1984). Del grosor del labio se ha dicho que pueden crecer hasta 18 mm en un año (Appeldoorn, 1988a). En este estudio se estimó que a partir de los 10 cm, habrá un incremento de longitud de 9.6 cm en un año y en el 2^{do} de 2.7 cm. Para el grosor del labio es de 8.4 mm durante el siguiente año, después de haber alcanzado la madurez.

6.2 EFECTOS DE LA CAPTURA EN LAS POBLACIONES DE Q. ROO

En mayo de 1990, en un sólo día se capturaron alrededor de 6 toneladas en Banco Chinchorro, esto representa alrededor de 40 320 caracoles adultos, todos pertenecientes al stock de reproducción; es decir, con el labio desarrollado. Esto puede dar una idea de la intensidad de la pesca y del número de caracoles que se tienen que reponer constantemente.

Al proyectar a las poblaciones de Chinchorro se encontraron fluctuaciones que varían en intensidad y duración, siendo mayores al inicio, luego se alcanza cierta estabilidad y después la población crece exponencialmente (capítulo VI).

Al parecer, este tipo de fluctuaciones en los tamaños poblacionales y en la estructura de tamaños- edades de los caracoles son una característica de la especie. Es importante considerar entonces, el riesgo que se corre al sobrepescar el stock de reproducción, ya que esto podría llevar a tener períodos más largos donde la captura fuera baja o más grave, al conducir a la población a un umbral donde ya no le sea posible recuperar los tamaños poblacionales anteriores y tal vez hasta desaparecer de ciertas zonas. Esto puede haber ocurrido ya en algunos lugares de la costa del estado, como Cozumel por ejemplo.

Los administradores pesqueros utilizan la dinámica poblacional para determinar las estrategias que resulten en altas producciones con las ganancias más altas. Pero si las historias de vida son alteradas como resultado de la pesca, existe el riesgo de que tales políticas puedan traer a largo plazo una inconveniente caída en la producción (Sutherland, 1990).

Si la disminución en la edad de reproducción, en este caso manifestada como maduración a una talla menor, representa un cambio en la estrategia de historia de vida y si se considera a la presión de pesca, desde el punto de vista del caracol, como una variación ambiental que aumenta la mortalidad a ciertas tallas; la respuesta adaptativa de los individuos representa un mecanismo por el cual la adecuación relativa es mantenida para encarar la variación ambiental (Thompson, 1991).

Una alta variabilidad en el reclutamiento, es una consecuencia directa de las estrategias de historias de vida de muchas especies marinas fuertemente explotadas. Una alta fecundidad y cambios azarosos en la mortalidad, durante las primeras fases del ciclo de vida, proporcionan un vasto material para las variaciones en el reclutamiento. Determinar la respuesta probable de una población hacia la explotación, involucra entender por un lado, la importancia relativa de los mecanismos compensatorios (procesos de retroalimentación negativa, que operan disminuyendo las tasas de crecimiento poblacional) y por el otro, el papel que juega la variabilidad del ambiente (Fogarty *et al*, 1991). Respecto a los mecanismos compensatorios, resalta la necesidad primaria de conocer los parámetros demográficos de la especie en cuestión.

Una adecuada administración del recurso caracol debe considerar especial atención a evitar la sobrepesca de reclutamiento y a cuidar y mantener el stock reproductivo. Esto no es fácil, pero si se desea que el caracol siga siendo un recurso, estas consideraciones deben de tomarse en cuenta a pesar de presiones políticas, sociales y económicas.

IX Bibliografía

- Alcalado, P. M., 1976. Crecimiento, variaciones morfológicas de la concha y algunos datos biológicos del Cobo *Strombus gigas* L. (Mollusca, Mesogastropoda). *Academia de Ciencias de Cuba. Instituto de Oceanología. Serie Oceanológica No. 34.*
- Aldana, A. D. y A. Lucas, 1990. Estudio sobre la ingestión y digestión de algas monocelulares por larvas del caracol rosado *Strombus gigas*, utilizando microscopía a epifluorescencia. En memorias del II Congreso de Ciencias del Mar en la Habana, Cuba. pp 162.
- Alvarez-Buylla, E. and M. Slatkin, 1991. Finding confidence limits on population growth rate. *TREE 6(7)*, 221-224.
- Appeldoorn, R. S., 1984. The effect of size on mortality of small juvenile conchs (*Strombus gigas* Linné and *S. costatus* Gmelin). *Journal of Shellfish Research, Vol. 4, No. 1*, 37-43.
- Appeldoorn, R. S., 1985a. Growth, mortality and dispersion of juvenile, laboratory-reared conchs, *Strombus gigas* and *S. costatus*, released at an offshore site. *Bulletin of Marine Science*, 37(3): 785-793.
- Appeldoorn, R. S., (1985b). Practical Considerations in the Assessment of Queen Conch Fisheries and Population Dynamics. Proceedings of the 38th annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Edited by Frank Williams. Miami, Florida. (1987).
- Appeldoorn, R. S., 1987. Assessment of Mortality in an offshore population of Queen Conch, *Strombus gigas* L., in Southwest Puerto Rico. *Fishery Bulletin: Vol. 85, No. 4*, 797-804.
- Appeldoorn, R. S., 1988. Ontogenetic changes in natural mortality rate of Queen Conch, *Strombus gigas* (Mollusca: Mesogastropoda). *Bulletin of Marine Science*, 42(2): 159-165.
- Appeldoorn, R. S., 1988a. Age determination, growth, mortality, and age of first reproduction in adult Queen Conch, *Strombus gigas* L., off Puerto Rico. *Fisheries Research*, 6(4): 363-378.
- Appeldoorn, R. S., 1988b. History and recent status of the Puerto Rican Conch Fishery. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 40: In press.
- Appeldoorn, R. S. Preliminary calculations of sustainable yield for Queen Conch (*Strombus gigas*) in Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 41: In press.
- Appeldoorn, R. S. Development of a combined model of growth on weight for juvenile and adult Queen Conch, *Strombus gigas*, and its application to the population off La Parguera, Puerto Rico. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 42: In press.
- Appeldoorn, R. S. Fishing pressure and reproductive potential in potential in Strombid Conchs: Is there a critical stock density for reproduction? *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*. In press.
- Begon, M., 1979. Investigating animal abundance. Capture-recapture for biologist. Ed. Edward Arnold. 96 pp.
- Begon, M. and M. Mortimer., 1981. *Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. 200pp.
- Begon, M., Harper, J. and C. Townsend., 1990. *Ecology.*

- Individuals, Populations and Communities. Second edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876pp.
- Berg Jr., C. J., 1976. Growth of the queen conch *Strombus gigas*, with a discussion of the practicality of its mariculture. *Mar. Biol.*, Vol. 31: 191-199.
- Berg, C.J. and D.A. Olsen., 1989. Conservation and Management of Queen Conch (*Strombus gigas*) Fisheries in the Caribbean. En: Caddy, J.F. Marine Invertebrate Fisheries: Their Assessment and Management. Chap:18. 421-442.
- Brownell, W.N., 1978. Report on the status of conch fisheries and related research in Belize, Turks and Caicos, Dominican Republic, Antigua, Dominica, St. Lucia, Barbados, Grenada, Trinidad and Tobago and Venezuela with notes on three countries not visited (Cuba, Bahamas and St. Vincent). Inter-regional project for development of fisheries in the western central Atlantic (WECAF), Panama, Sept. 1978, 5p.
- Brownell, W.N. and J.M. Sievely, 1981. The biology, fisheries and management of the queen conch *Strombus gigas*. *Mar. Fish. Rev* 43:1-12.
- Brownell, W.N., Berg, C.J. Jr., and K. Haines. Fisheries and Aquaculture of the Conch, *Strombus gigas* in the Caribbean.
- Catterall, C.P. and I.R. Poiner., 1983. Age- and sex-dependent patterns of aggregation in the tropical gastropod *Strombus luhuanus*. *Mar. Biol.* Vol. 77: 171-182.
- Catterall, C.P. and I.R. Poiner., 1987. The potential impact of human gathering on shellfish populations, with reference to some NE Australian intertidal flats. *Oikos* 50: 114-122.
- Davis, M., B.A. Mitchell and J. L. Brown., 1984. Breeding behavior of the queen conch *Strombus gigas* Liné held in a natural enclosed habitat. *J. Shellfish Res.* Vol. 4 (1): 17-21.
- Defeo, O., J.C. Seijo, 1991. Consideraciones sobre el manejo pesquero de invertebrados bentónicos. *Jaina*, 2(4): 18-19.
- Edley, M.T. and R. Law, 1988. Evolution of life histories and yields in experimental populations of *Daphnia magna*. *Biol. J. Linn. Soc.* 34:309-326.
- Emlen, J.M., 1984. Population Biology. The coevolution of population dynamics and behavior. Macmillan Publishing Company, New York. 539 pp.
- Ferson, S. and I.R. Akçakaya, 1990. *Ramages*. Modeling fluctuations in age structured Populations. User Manual. Applied Biomathematics, Setauket, New York. 139 pp.
- Fogarty, M.J., M.T. Sissenwine and E.B. Cohen, 1991. Recruitment variability and dynamic of exploited marine populations. *TRIS* 6(8), 241-245.
- Hesse, K.O., 1979. Movement and migration of the queen conch, *Strombus gigas* in the Turks and Caicos Islands. *Bull. Mar. Sci.* 29:303-311.
- C.R.I.P. de Pio. Morelos 1980-1990: Quijano F.A., Díaz A.C., Cruz D.J.O., Martínez V.D., Leaser H.H., Información no publicada, reportes Internet. Instituto Nacional de la Pesca.
- Iverson, E. S., D. E. Jory and S. P. Bannerot., 1986. Predation on queen conchs, *Strombus gigas*, in the Bahamas. *Bull. Mar. Sci.* Vol. 39 (1): 61-75.
- Iverson, E. S., E. S. Rutherford, S. P. Bannerot, and D. E. Jory., 1987. Biological data on berry islands (Bahamas) queen conchs, *Strombus gigas*, with mariculture and fisheries management implications. *Fish. Bull.* Vol. 85 (2): 299-310.
- Krebs, Ch., 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia*. Fd. Haria. México. 753 pp.
- Lozano, E., P. Briones and B.F. Phillips, 1991. Fishery Characteristics, Growth, and movements of the spiny lobster *Parurus argus* in Bahía de la Ascension, México. *Fishery Bulletin, U.S.* 89:79-89.
- Manly, B.F.J., 1990. *Stage-Structured Populations. Sampling, analysis and simulation*. Chapman and Hall Ltd. New York. 184pp.
- Minton, J.B., C.J. Berg Jr, and K.S. Orr., 1989. Population structure, larval dispersal, and gene flow in the queen conch, *Strombus gigas*, with mariculture and fisheries management implications. *Fish. Bull.* Vol. 85(2):299-310.
- Peters, R.H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press. 328 pp.
- Pillsbury, K.S., 1985). The relative food value and

- biochemical composition of five phytoplankton diets for queen conch *Strombus gigas* (Linne) larvae. *J. Shellfish Res.* Vol. 4 (1) 1-3.
- Pitcher, T.J. and P.J.R. Hart, 1982. *Fisheries Ecology*. Ed. Croom Helm, New York. 408 pp.
- Poole, R. W., 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. Ed. McGraw-Hill Kogakusha, Ltd. 532 pp.
- Randall, J.E., 1964. Contributions to the Biology of the Queen Conch, *Strombus gigas*. *Bull. Mar. Sci. GulfCar- 14(2): 216-295*.
- Robertson, R., 1959. Observations on the spawn and veligers of conch (*strombus*) in the Bahamas. *Proc. malac. Soc. London*, 33(4):164-171.
- Sarukhán, J. and J.L. Harper, 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris*. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, 61, 675-716.
- Sarukhán, J., 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris*. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*, 62, 151-177.
- Sarukhán, J., 1987. *Introducción a la Ecología de Poblaciones. Un Enfoque Demográfico*. CECSA, 76 pp.
- Soberón, M. J. (1987). *Ecología de Poblaciones*. Ed. Fondo de Cultura Económica, México. 149 pp.
- Solbrig, O. T. and D. J. Solbrig, 1979. *Introduction to Population Biology & Evolution*. Addison-Wesley Publishing Company, London. 468 pp.
- Stoner, A. W., R. N. Lipcius, L. S. Marshall Jr., and A. T. Bardales., 1988. Synchronous emergence and mass migration in juvenile queen conch. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 49: 51-55.
- Stoner, A.W., 1989. Winter mass migration of juvenile queen conch *Strombus gigas* and their influence on the benthic environment. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 56: 99-101.
- Stoner, A.W., 1989b. Density-dependent growth and grazing effects of juvenile queen conch *Strombus gigas* L. in a tropical seagrass meadow. *Journal Mar. Biol. Ecol.*, 1989, Vol. 130, 119-133.
- Stoner, A. W., J. M. Walter., 1990. Distribution and Behavior of queen conch *Strombus gigas* relative to seagrass standing crop. *Fish. Bull. U.S.*, Vol. 88: 573-585.
- Sutherland, J.W., 1986. Life history correlations and demography. *Nature*, Vol. 320 pp 88.
- Sutherland, J.W., 1990. Evolution and Fisheries. *Nature*, Vol. 344 pp 814-15.
- Thompson, J.D., 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *TREE*, 6(8), 246-249.
- Usher, M.B., 1972. *Developments in the Leslie Matrix Model*. En *Mathematical models in Ecology*. Ed. J.N.R. Jeffers. Blackwell Scientific Publications. pp. 29-61.
- Warmke, G. L. and R. T. Abbott., 1961. *Caribbean seashells*. Livingston Publ. Co. Nanteth, Pa., 346p.
- Weil, E. and R. Laughlin, 1984. Biology, population dynamics, and reproduction of the queen conch *Strombus gigas* linné in the Archipiélago de los Roques National Park. *J. Shellfish Res.*, Vol. 4(1):45-62.
- Wefer, G. and J.S. Killingley, 1980. Growth Histories of Strombid Snails from Bermuda recorded in their O-18 and C-13 profiles. *Mar. Biol.* 60:129-135.
- Wells, S.M., 1981. International trade in ornamental corals and shells. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* Vol 1 323-330.