

180  
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CRECIMIENTO DE *Strombus gigas*  
EN XEL-HA, QUINTANA ROO

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
MONICA VALLE ESQUIVEL



1993

TESIS CON  
FALLA DE COPIA



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.

## Índice

---

Resumen . . . . .	1
Abstract . . . . .	3
Introducción . . . . .	5
Antecedentes . . . . .	6
Biología de <i>Strombus gigas</i> . . . . .	13
Clasificación . . . . .	13
Distribución . . . . .	13
Hábitat . . . . .	15
Alimentación . . . . .	16
Tamaño . . . . .	16
Reproducción . . . . .	17
Depredación . . . . .	18
Movimientos y migraciones . . . . .	18
Crecimiento . . . . .	20
Definición de crecimiento . . . . .	20
Crecimiento en el contexto pesquero . . . . .	21
Crecimiento en gasterópodos . . . . .	22
Relación entre el crecimiento de la concha y del tejido . . . . .	22
Crecimiento de la concha . . . . .	22
Crecimiento somático . . . . .	23
Crecimiento en <i>Strombus gigas</i> . . . . .	24

---

Area de estudio . . . . .	26
Material y métodos . . . . .	30
Fundamentos teóricos del método . . . . .	30
Métodos empleados en la dinámica de poblaciones para estimar crecimiento . . . . .	30
Análisis de frecuencias de longitud . . . . .	30
Métodos de captura y recaptura . . . . .	31
Modelo de von-Bertalanffy . . . . .	33
Métodos para la estimación de los parametros de crecimiento de la fórmula de von Bertalanffy (VBGF) . . . . .	34
Metodo de graficacion de Gulland y Holt . . . . .	34
Muestreo . . . . .	36
Análisis . . . . .	39
Relaciones alométricas . . . . .	39
Parámetros de crecimiento . . . . .	39
I) Método de graficación de Gulland y Holt . . . . .	40
II) Seguimiento de individuos en el tiempo . . . . .	41
Resultados . . . . .	43
Relaciones alométricas . . . . .	43
Parámetros de crecimiento . . . . .	46
Método de graficación de Gulland y Holt . . . . .	46
Ajuste de curvas de crecimiento . . . . .	52
Discusión . . . . .	61
Descripción de la población de <i>Strombus gigas</i> mediante observaciones de campo y el empleo del método . . . . .	61
Análisis . . . . .	62
Relaciones alométricas . . . . .	63
Parámetros de crecimiento . . . . .	63
Método de Gulland y Holt . . . . .	63
Crecimiento en longitud . . . . .	63
Crecimiento en grosor del labio . . . . .	66
Ajuste de curvas de crecimiento . . . . .	66

<b>Conclusiones y recomendaciones</b> . . . . .	<b>69</b>
<b>Referencias</b> . . . . .	<b>71</b>

## Indice de figuras

---

Figura 1. Distribución geográfica de <i>Strombus gigas</i> . . . . .	14
Figura 2. Area de estudio. Acuario y Caleta de Xel-ha. . . . .	27
Figura 3. Marcaje de los organismos y medidas merísticas empleadas en el presente estudio . . . . .	38
Figura 4. Distribución de frecuencias de <i>S. gigas</i> marcados en Xel-ha. Longitud por fecha de muestreo. . . . .	44
Figura 5. Relación alométrica entre el grosor del labio de la concha y la longitud total. Se utilizó la totalidad de datos de Xel-ha. . . . .	46
Figura 6. Regresiones lineales obtenidas mediante el método de graficación de Gulland y Holt . . . . .	49
Figura 7. Incrementos en longitud total por grupos a través del muestreo . . . . .	53
Figura 8. Incrementos en grosor del labio total por grupos a través del muestreo. . . . .	55
Figura 9. Curva ajustada a los datos agrupados de incremento en longitud de la concha contra tiempo en días, de 136 caracoles de Xel-ha. . . . .	58
Figura 10. Curva ajustada a los datos agrupados de incremento en grosor del labio de la concha contra el tiempo en días, de 136 caracoles de Xel-ha . . . . .	58

## Indice de tablas

---

<b>TABLA 1</b> ESTIMACIONES REPORTADAS EN LA LITERATURA DE LOS PARÁMETROS DE CRECIMIENTO DE VON BERTALANFFY EN LA LONGITUD DE LA CONCHA DE JUVENILES DE LA ESPECIE <i>Strombus gigas</i> . . . . .	10
<b>TABLA 2</b> ESTIMACIONES DE LA EDAD DE LOS INDIVIDUOS JUVENILES DE LA ESPECIE <i>Strombus gigas</i> CON BASE EN LA LONGITUD DE LA CONCHA, REPORTADAS EN LA LITERATURA . . . . .	11
<b>TABLA 3</b> ESTIMACIONES REPORTADAS EN LA LITERATURA PARA EL TIEMPO DE FORMACIÓN Y DE ENGROSAMIENTO DEL LABRIO DE LA CONCHA EN LA ESPECIE <i>Strombus gigas</i> . . . . .	11
<b>TABLA 4</b> EDAD REPORTADA (EN AÑOS) Y LONGITUD PROMEDIO (EN mm) AL INICIO DE LA MADUREZ SEXUAL EN <i>Strombus gigas</i> , DEFINIDA CUANDO EL AUMENTO EN LONGITUD CESA Y SE INICIA LA FORMACIÓN DEL LABIO . . . . .	12
<b>TABLA 5</b> TRES ECUACIONES QUE DESCRIBEN LA MASA DEL CUERPO INDIVIDUAL . . . . .	32

TABLA 6	
PARÁMETROS DE LAS ECUACIONES LINEALES	
RESULTANTES DE LAS REGRESIONES LINEALES	
EFECTUADAS SEGÚN EL MÉTODO DE	
GRAFICACIÓN DE GULLAND Y HOLT . . . . .	47

TABLA 7	
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE	
CRECIMIENTO EN LONGITUD EN JUVENILES,	
HAYSOLES, JUVENILES Y HAYSOLES Y JUVENILES,	
HAYSOLES Y ADULTOS DE <i>Strombus gigas</i> EN	
XEL-HA, MEDIANTE EL MÉTODO DE GRAFICACIÓN	
DE GULLAND Y HOLT . . . . .	51

TABLA 8	
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE	
CRECIMIENTO EN EL GROSOR DEL LABIO DE LOS	
ADULTOS DE <i>Strombus gigas</i> EN XEL-HA, MEDIANTE	
EL MÉTODO DE GRAFICACIÓN FORZADA DE	
GULLAND Y HOLT . . . . .	51

TABLA 9	
PREDICCIÓN DE LA LONGITUD ESTIMADA AL	
TIEMPO $t$ . . . . .	52

TABLA 10	
PREDICCIÓN DEL GROSOR DEL LABIO ESTIMADO	
AL TIEMPO $t$ , DESPUÉS DE HABERSE FORMADO EL	
ABANICO DE LA CONCHA . . . . .	52

TABLA 11	
PARÁMETROS DE LAS FUNCIONES AJUSTADAS A	
LOS DATOS DE CRECIMIENTO EN LONGITUD Y	
GROSOR DEL LABIO CONTRA EL TIEMPO. SE	
SEÑALA EL PORCENTAJE DE LA VARIANZA	
EXPLICADA POR EL MODELO . . . . .	57



<b>TABLA 12</b>	
<b>ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE</b>	
<b>CRECIMIENTO EN LONGITUD Y GROSOR DEL LABIO</b>	
<b>DE 136 CARACOLES DE LA CALETA DE XEL-HA. SE</b>	
<b>CALCULARON A PARTIR DEL AJUSTE DE UNA</b>	
<b>FUNCIÓN POTENCIAL Y OTRA SIGMOIDE</b>	
<b>EXPONENCIAL . . . . .</b>	<b>59</b>

<b>TABLA 13</b>	
<b>PREDICCIÓN DE LA LONGITUD ESTIMADA AL</b>	
<b>TIEMPO <math>t</math>, POR INTERPOLACIÓN EN LA FUNCIÓN</b>	
<b>POTENCIAL . . . . .</b>	<b>59</b>

<b>TABLA 14</b>	
<b>PREDICCIÓN DEL GROSOR DEL LABIO ESTIMADO</b>	
<b>AL TIEMPO <math>t</math>, POR INTERPOLACIÓN DE LA FUNCIÓN</b>	
<b>SIGMOIDE EXPONENCIAL . . . . .</b>	<b>60</b>

## Resumen

---

El caracol rosado *Strombus gigas* es un gasterópodo marino de gran talla que se encuentra ampliamente distribuido en fondos arenosos y de pastos marinos a lo largo del Caribe. Por siglos ha constituido una fuente importante de proteína en la región y es objeto de una intensa pesca.

Los individuos de la especie *Strombus gigas* crecen en longitud de la concha hasta la maduración sexual; los adultos no crecen en longitud sino que engrosan la concha. En este trabajo se evaluó el crecimiento en juveniles y adultos de una población de caracol rosado en la caleta de Xel-ha, Quintana Roo, mediante un estudio de captura-recaptura con duración de 9 meses. Los parámetros de crecimiento se calcularon mediante dos modelos de crecimiento: 1) el Modelo de von Bertalanffy (VBGF), a través del Método de Graficación de Gulland y Holt y 2) un ajuste de curvas de crecimiento al seguimiento en el tiempo de los individuos que presentaron un mayor número de recapturas.

Los parámetros del modelo de von Bertalanffy estimados para crecimiento en longitud fueron  $L_{\infty}$  (tamaño asintótico)= 341.74 mm,  $k$  (tasa de crecimiento)= 0.57 y  $t_0$  (edad hipotética a la que el tamaño es igual a cero asumiendo que la extrapolación del crecimiento temprano sigue el modelo de von Bertalanffy)= -0.14. Con ellos se predijeron longitudes de 161.8 mm, 243.8 mm y 294.5 mm a los 1, 2 y 3 años de edad respectivamente. Para el crecimiento en grosor del labio de los adultos, los parámetros calculados fueron  $L_{\infty}$ = 54.9 mm,  $k$ = 0.409 y  $t_0$ = -0.34, con los que se predijeron grosores del labio de 23.18 mm al año de haberse formado el abanico de la concha, 33.84 mm a los 2 años y 40.92 mm a los 3 años.

Del ajuste de curvas de crecimiento, una función potencial fue la que mejor representó a los datos de crecimiento en juveniles y una sigmoide exponencial el crecimiento en adultos. Estas funciones permitieron predecir longitudes de 183.85 mm, 221.27 mm y 246.59 mm a las edades de 1, 2 y 3 años respectivamente, y grosores del labio de 2.02 mm, 6.81 mm y 15.76 mm los 1, 2 y 3 años después de la formación del labio.

La edad de la primera reproducción se estimó alrededor de los 3 años y el tiempo para la formación del abanico de la concha entre 3 y 5 meses.

Dichos parámetros de crecimiento mostraron ser elevados respecto a los que se han reportado para otras localidades del Caribe, lo que se atribuye a la temperatura alta y relativamente constante a lo largo del año y a las condiciones favorables del sitio de estudio que probablemente aceleran el ritmo alimentario y metabólico de estos organismos.

## Abstract

---

The queen conch *Strombus gigas* is a large marine snail which is widely distributed on sandy and seagrass bottoms throughout the Caribbean Sea. For centuries it has been an important source of protein in the region, and it's the object of an active fishery.

Queen conch grow in shell length until the onset of sexual maturation; adults do not grow in shell length but in shell thickness. Growth of juvenile and adult queen conch was studied in a population at Xel-ha, Quintana Roo over a 9 month mark-recapture study. Growth parameters were determined through two growth models: 1) The von Bertalanffy Growth Function (VBGF), using the Gulland and Holt Plot, and 2) the fitting of growth curves to the data of individuals that had the largest number of recaptures.

Model parameters of the VBGF for growth in shell length were  $L_{\infty}$  (asymptotic length)= 341.74 mm,  $k$  (growth coefficient)= 0.57, and  $t_0$  (hypothetical age at which length equals zero assuming that extrapolated early growth follows the von Bertalanffy model) = -0.14. Predicted shell lengths were 161.8 mm, 243.8 mm, and 294.5 mm for the 1st, 2nd and 3rd years of age, respectively. For growth in thickness of the flared lip, resulting parameters were:  $L_{\infty}$ = 54.9 mm,  $k$ = 0.409, and  $t_0$ = - 0.34. Predicted lip thicknesses at 1, 2, and 3 years after lip formation were 23.18 mm, 33.84 mm, and 40.92 mm.

From the fitting of growth curves, a potential function for juvenile growth predicted lengths of 183.85 mm, 221.27 mm, and 246.59 mm, respectively, at 1, 2, and 3 years of age. An exponential sigmoid function for adult growth predicted lip thicknesses of 2.02 mm, 6.81 mm, and 15.76 mm at 1, 2, and 3 years after lip formation.

The predicted age for the onset of sexual maturation was 3 years, and the time for the complete development of the flared lip was 3-5 months.

These growth parameters proved to be faster than those from other localities throughout the Caribbean. This is probably due to a warmer and relatively constant climate throughout the year and to the favourable characteristics of the study site, which probably hasten the metabolic and feeding rates of this species.

## Introducción

---

Los patrones de natalidad, crecimiento, mortalidad y sobrevivencia de una población son el reflejo del ciclo de vida de los organismos (Begon *et al.*, 1986). El estudio de estos patrones se puede abordar básicamente desde dos puntos de vista:

Desde el punto de vista evolutivo, éstos y otros patrones (tamaño al nacer, edad y tamaño al llegar a la madurez, número, tamaño y proporción sexual de la descendencia, inversión reproductiva, longevidad) constituyen las características de la historia de vida de los organismos. Dichas características interactúan y se combinan, determinando la adecuación individual y, por lo tanto, la manera en que el fenotipo está diseñado para la reproducción y la sobrevivencia en un ambiente particular (Stearns, 1992).

Desde el punto de vista demográfico, los patrones del ciclo de vida de una población son relevantes al estudiar la dinámica poblacional. Para representarlos y examinarlos se utilizan tablas de vida, que resumen la información de las causas del cambio numérico de los individuos y la probabilidad de sobrevivencia a diferentes edades. Para determinar la edad de los individuos, o su fase o estado de desarrollo, es necesario conocer su patrón de crecimiento (Soberón, 1987; Begon *et al.*, 1986).

El crecimiento individual se puede definir como el incremento cuantificable en el peso o en alguna de las dimensiones corporales de un organismo a través del tiempo, producido por la asimilación de materiales obtenidos de su ambiente (von Bertalanffy, 1938).

Entre los métodos más utilizados para determinar el crecimiento, así como la estructura de edades respecto al tamaño, la mortalidad y otros parámetros poblacionales, se encuentran el análisis de la distribución de frecuencias de tamaño y los métodos de captura-recaptura de animales (Appeldoorn, 1987).

Los métodos de captura-recaptura han sido empleados tanto en vertebrados como en invertebrados (Begon, 1979). En los invertebrados marinos

que quizá se ha empleado el método con más frecuencia son los crustáceos y moluscos que presentan actividad migratoria.

En el caso de los moluscos, en el caracol rosado *Strombus gigas* los métodos de captura-recaptura han sido utilizados para describir las generalidades de la especie, los parámetros de su dinámica poblacional y sus pesquerías.

El interés por esta especie se ha debido principalmente a su importancia económica como recurso pesquero en el Caribe y a la sobreexplotación de que ha sido objeto en las últimas décadas (Berg, 1986). Al caracol rosado se le conoce también como caracol reina, cobo, botuto, cambombia, guarura, lambie, lambi, carrucho y carco (Brownell y Stevely, 1981; Rathier, 1989).

Económicamente, el caracol rosado es el segundo recurso pesquero más apreciado en el Caribe después de la langosta espinosa *Panulirus argus*. Como fuente de proteína ha ocupado el segundo lugar en la dieta de los nativos, después de los peces, por más de cien años (Brownell y Stevely, 1981). Adicionalmente al valor de la carne, la concha de colores brillantes se ha utilizado como ornamento, objeto ceremonial, instrumento musical, herramienta, fuente de cal; y en la manufactura de porcelana, camafeos y joyas diversas. En ocasiones se produce una perla con gran valor económico cuando una partícula irritante se aloja entre el manto del animal y la concha (Randall, 1964; Berg, 1976; Brownell y Stevely, 1981; Rathier, 1989).

Hoy en día la modernización de los métodos de pesca y la sofisticación de la infraestructura de procesamiento y de mercado han ocasionado que el caracol rosado sea sobreexplotado a lo largo de toda su distribución geográfica (Brownell y Stevely, 1981). En los últimos años esto se ha hecho evidente por el menor número en las capturas y porque los pescadores han tenido que recurrir a la colecta de juveniles, a falta de individuos de tallas mayores (Brownell, Berg y Haines, 1977).

Debido a esta disminución en las poblaciones de caracol rosado, ha aumentado el interés en el potencial de esta especie para maricultura y en el manejo de sus pesquerías (Berg, 1986). Para estos efectos se están considerando tanto la maricultura intensiva como la extensiva, así como la repoblación de áreas donde se ha agotado el recurso (Appeldoorn y Ballantine, en prensa).

En México, los bancos más importantes de *Strombus gigas* se localizan en las costas del estado de Quintana Roo. Por muchos años estas poblaciones han

---

sido objeto de una pesca inmoderada y mal regulada, por lo que se han reducido significativamente. Existe la necesidad de hacer una evaluación detallada de las características demográficas, biológicas y de explotación de estas poblaciones para que sea posible establecer un manejo adecuado del recurso.

En el presente trabajo se emplea el método de captura-recaptura en la población de *Strombus gigas* de Xel-ha, Quintana Roo, con la finalidad de obtener información sobre el incremento de tamaño individual en el tiempo y, a partir de ella, determinar el patrón de crecimiento de los individuos que componen a la población.

Dos métodos se utilizan para describir el patrón de crecimiento: 1) el Método de Graficación de Gulland y Holt, que proporciona los parámetros de la Fórmula de Crecimiento de von Bertalanffy (VBGF) y 2) el ajuste de curvas de crecimiento a los datos de individuos para los que se obtuvo un seguimiento más completo en el tiempo.

El objetivo general de este estudio es obtener los parámetros de crecimiento de la población de Xel-ha, con el fin de contribuir al conocimiento de la historia de vida y la dinámica poblacional de esta especie en la costa de Quintana Roo y el Caribe.

En particular, se pretende:

- Estimar los parámetros de crecimiento mediante la VBGF como se ha hecho en otros países.
- Estimar los parámetros de crecimiento mediante un método alternativo (ajuste de curvas).
- Comparar los parámetros obtenidos mediante ambos métodos.
- Comparar dichos resultados con los que se han obtenido en otras localidades.



## Antecedentes

---

Por ser el caracol rosado *Strombus gigas* uno de los recursos pesqueros más preciados del Caribe, se han realizado diversos trabajos que emplean métodos como el de captura-recaptura y el análisis de la distribución de frecuencias de tamaño para describir las generalidades de la especie (Randall, 1964); los parámetros de su dinámica poblacional en varias localidades del Caribe (crecimiento, mortalidad, sobrevivencia) (Alcolado, 1976; Berg, 1976; Appeldoorn, 1984, 1985, 1988; Iversen *et al.*, 1990; Stoner, 1989b); su distribución y hábitat (Stoner, 1990); su reproducción (Weil y Laughlin, 1984; Davis *et al.*, 1984); su migración (Stoner, 1989a); y sus pesquerías y manejo (Appeldoorn, en preparación).

En México, los trabajos que se han realizado sobre *Strombus gigas*, consisten básicamente en la producción de semilla, el desarrollo y eclosión de huevos, la alimentación de larvas (Aldana, 1990 comunicación personal) y los intentos de cría y liberación de juveniles (CRIP Puerto Morelos, información no publicada).

En Quintana Roo, Padilla (1992) realizó una estimación de los tamaños poblacionales y los patrones de movimiento en las poblaciones de Xel-Ha. Lara (1992) llevó a cabo un estudio demográfico de las poblaciones de Cozumel, Banco Chinchorro y Xel-Ha.

En lo que se refiere al crecimiento de *Strombus gigas*, se han efectuado varios estudios en el Caribe, que utilizan principalmente el método de von Bertalanffy para obtener los parámetros. Los individuos de esta especie presentan un cambio en la forma de crecimiento a partir de la maduración sexual, cuando cesa el crecimiento en longitud y comienza a engrosarse la concha. Esto dificulta la evaluación de la edad y las tasas de mortalidad y crecimiento, por lo que la mayoría de los trabajos se han concentrado en el crecimiento de los juveniles (Appeldoorn, 1990), en los que los cambios de tamaño son sencillos de medir y facilitan la utilización de diversas técnicas para determinar la edad (Appeldoorn, 1988). Randall (1964) mostró datos correspondientes al crecimiento en longitud de juveniles, obtenidos a partir de métodos de marcaje-recaptura llevados a cabo en

St. Johns, Islas Vírgenes Norteamericanas. Berg (1976) utilizó éstos y otros datos para desarrollar modelos de crecimiento de von Bertalanffy en larvas veliger y en juveniles. Hesse (1976) desarrolló un seguimiento de la trayectoria de crecimiento para caracoles juveniles de las Islas Turks y Caicos. Alcolado (1976) utilizó un análisis de frecuencias de longitud y estudios de marcaje para modelar el crecimiento de los caracoles en varias poblaciones de Cuba. Strasdine (1988) realizó un trabajo similar en Belice. Iversen *et al.*, (1987) calculó los parámetros de von Bertalanffy en Bahamas. Weil y Laughlin (1984) siguieron las trayectorias de crecimiento de individuos marcados en Los Roques, Venezuela, pero no determinaron los parámetros de crecimiento. Appeldoorn y Ballantine (1982), Appeldoorn y Sanders (1984) y Appeldoorn (1985) estimaron los parámetros de crecimiento para juveniles cultivados en el laboratorio y en juveniles recién liberados de criaderos en La Media Luna, Puerto Rico. Asimismo, Appeldoorn (1990) obtuvo los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy para los juveniles de la población de la Parguera, Puerto Rico mediante un análisis de la distribución de frecuencias de longitud y un análisis de la información de incremento en longitud, obtenida a partir de la recaptura de individuos. Los resultados de estos trabajos se muestran en las tablas 1 y 2.

En cuanto al crecimiento en adultos de la especie *Strombus gigas*, diversos trabajos se han realizado con el fin de determinar su edad con base en el grosor del labio. Hesse (1976) registró un promedio del incremento en grosor del labio de algunos adultos jóvenes con labios de edad conocida en las Islas Turks y Caicos. Esta tasa la extrapólo para determinar la edad de adultos mayores, de labios más gruesos. En Bermuda, Epstein y Lowenstam (1953) y Wefer y Killingley (1980) obtuvieron información acerca del crecimiento individual del labio mediante el análisis de las variaciones en la proporción de isótopos estables de oxígeno. Sus resultados fueron similares e indicaron que el crecimiento en Bermuda era más lento que en las Islas Turks y Caicos. El labio se tardaba aproximadamente 5 meses en formarse y alcanzaba grosores de 7-9 mm y 12-15 mm en 1 y 2 años, respectivamente. En las Islas Vírgenes, Wood y Olsen (1983) utilizaron el análisis de frecuencias de grosor del labio e identificaron 4 clases de edad a los grosores de 11.5, 19.1, 26.2 y 32 mm, respectivamente. Appeldoorn (1988) estimó el crecimiento en el grosor del labio de caracoles adultos en La Parguera, Puerto Rico. Utilizó la técnica de marcaje-recaptura y realizó el análisis de datos de incremento de tamaño en individuos recapturados y de la distribución de frecuencias de grosor del labio. Los parámetros que obtuvo para el modelo de von Bertalanffy fueron:  $k=0.376$  año<sup>-1</sup> y  $L_{\infty}$  (grosor del labio asintótico) = 54.9 mm. Los resultados de estos trabajos se resumen en las tablas 3 y 4.

**TABLA 1**  
ESTIMACIONES REPORTADAS EN LA LITERATURA DE LOS PARÁMETROS DE  
CRECIMIENTO DE VON BERTALANFFY EN LA LONGITUD DE LA CONCHA DE  
JUVENILES DE LA ESPECIE *Strombus gigas*. LAS LONGITUDES ESTÁN EN  
MILÍMETROS, EL TIEMPO EN AÑOS

LOCALIDAD	$L_{\infty}$	$k$	$t_0$	FUENTE
Boca Chica, Belice	268	0.223	-0.05	Strasdine, 1988
Tres Cocos, Belice	332	0.207	-0.33	Strasdine, 1988
Cayo de Agua, Belice	269	0.290	—	Strasdine, 1988
Sn Juan, I.V.E.U.	260.4	0.516	—	Berg, 1976
St. Cox, I.V.E.U.	241.7	0.420	-0.05	Berg, 1976
Cabo Cruz, Zona A, Cuba	383.4	0.330	-0.12	Alcolado, 1976
Cabo Cruz, Zona B, Cuba	380.6	0.287	-0.09	Alcolado, 1976
Diego Pérez, Zona A, Cuba	232.7	0.429	-0.09	Alcolado, 1976
Diego Pérez, Zona B, Cuba	207.6	0.442	0.09	Alcolado, 1976
Cayo Anchitas, Cuba	259.8	0.571	0.13	Alcolado, 1976
Reda Instituto Oceanol., Cuba	334.0	0.360	-0.16	Alcolado, 1976
Cayo Seis Colinas, Turka y Calcos	256.0	0.563	-0.65	Appeldoorn <i>et al.</i> , 1987
Islas Berry, Bahamas	300	0.200	—	Iversen <i>et al.</i> , 1987
La Parguera, Puerto Rico	460	0.250	0.244	Appeldoorn, 1990
Xel-ha, R.Q., México	—	0.266	—	Lara, 1992
	—	0.073	—	

Asimismo, Appeldoorn (en prensa) desarrolló un modelo que combina ambas curvas de crecimiento, la de los juveniles (basada en la longitud de la concha) y la de los adultos (basada en el grosor del labio). Este modelo permite determinar el crecimiento en peso para *Strombus gigas*, y es de gran utilidad para la evaluación de las poblaciones de la especie para fines pesqueros. Los parámetros que obtuvo fueron los siguientes:

Para el peso de la carne, que es el peso del animal sin la masa visceral:

$$PC = 4.394 X 10^{-7} e^{20.12 (1 - e^{-1.275 t})}$$

**TABLA 2**  
ESTIMACIONES DE LA EDAD DE LOS INDIVIDUOS JUVENILES DE LA ESPECIE *Strombus gigas* CON BASE EN LA LONGITUD DE LA CONCHA, REPORTADAS EN LA LITERATURA

EDAD (AÑOS)	1	2	3	LOCALIDAD	FUENTE
TAMAÑO (cm)	8.8	12.6	18.0	Varias	Berg, 1976
	10.8	17.0	20.5	San Juan, I.V.E.U.	Berg, 1976
	7.6	12.8	18.0	Venezuela	Brownell, 1977
	—	17.0	18.6	Cuba	Alcolado, 1976

**TABLA 3**  
ESTIMACIONES REPORTADAS EN LA LITERATURA PARA EL TIEMPO DE FORMACIÓN Y DE ENGROSAMIENTO DEL LABIO DE LA CONCHA EN LA ESPECIE *Strombus gigas*

TIEMPO FORMACION DEL LABIO	GROSOR DEL LABIO (mm)				FUENTE Y LOCALIDAD
	1 año	2 años	3 años	4 años	
5 meses	7-9	12-15	—	—	Epstein & Lowenstam, 1953, BERMUDA
—	11.5	19.1	26.2	32.2	Wood & Olsen 1963, NEU
3 meses	17-18	—	—	—	Appeldoorn, 1988, PUERTO RICO
3-5 meses	8.48	—	—	—	Lara, 1992
6 meses	—	—	—	—	Q.R., MEXICO Wefer y Killingley,

**TABLA 4**  
**EDAD REPORTADA (EN AÑOS) Y LONGITUD PROMEDIO (EN mm) AL INICIO DE LA MADUREZ SEXUAL EN *Strombus gigas*, DEFINIDA CUANDO EL AUMENTO EN LONGITUD CESA Y SE INICIA LA FORMACIÓN DEL LABIO**

LOCALIDAD	EDAD	LONGITUD	FUENTE
Bermuda	4	—	Wefar & Killingley, 1980
Behames	4+	193	Iversen <i>et al.</i> , 1987
Islas Turks y Caicos	2.8	212	Hesse, 1976
Cuba	3-4	173-234	Alcolado, 1976
Belice	3	204	Stradine, 1988
Puerto Rico	3.2	240	Appeldoorn, 1988
San Juan, IVEU	3	204	Berg, 1976, Randall, 1964
San Kitts/Nevis	2.3-2.8	—	Wikins <i>et al.</i> , 1987
Venezuela	3	—	Brownell, 1976

Para el peso del tejido, que es el peso del animal completo sin concha:

$$PC = 1.263 X 10^{-5} e^{17.44 (1 - e^{-1.126 t})}$$

En México, Lara (1992) evaluó el patrón de crecimiento tanto en juveniles como en adultos de la población de Xel-ha, Quintana Roo. Utilizó índices alométricos y el ajuste de curvas de crecimiento a la agrupación de los datos obtenidos del seguimiento individual de organismos en el tiempo. Sus resultados se incluyen en las tablas 1 y 2.

## Biología de *Strombus gigas*

---

### Clasificación

La especie *Strombus gigas* fue descrita por Lineo (1768). De acuerdo con Warmke y Abbot (1961), la familia Strombidae, a la que pertenece el género *Strombus*, se caracteriza por la formación de un abanico o labio de la concha. Este género agrupa 10 especies, dentro de las cuales *Strombus gigas* resalta por ser la especie de mayor tamaño de las seis de la costa Atlántica, además, por el intenso color rosado de la apertura de la concha y del abanico. Su clasificación es la siguiente:

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

### Distribución

La especie *Strombus gigas* se encuentra distribuida, según autores como Warmke y Abbott (1961), Randall (1964), Brownell y Stevely (1981) y Berg y Olsen (1989), desde el sur de Florida y Bermuda hasta el norte de Venezuela, pasando por el Golfo de México, las Antillas y el Mar Caribe (figura 1).

En México, los bancos más importantes del caracol rosado, como se le denomina en algunos lugares, se han localizado al oriente de la costa de Yucatán y sobre el litoral de Quintana Roo. La población más grande se encuentra al sur de

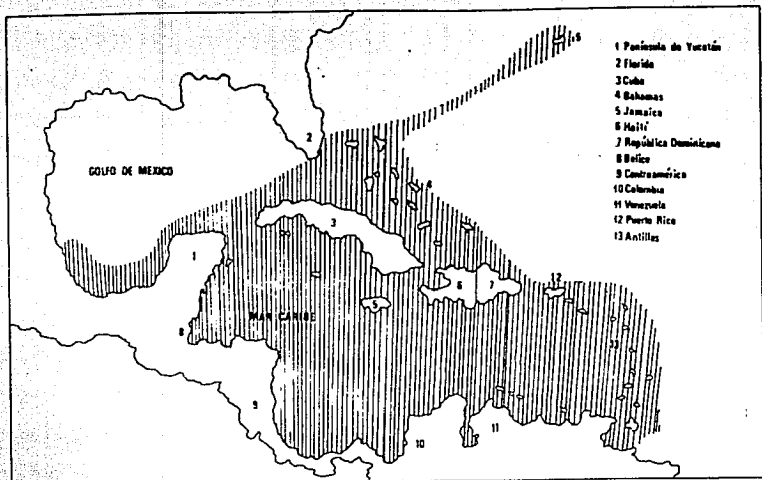


Figura 1. Distribución Geográfica de *Strombus gigas*.  
(Tomado de Brownell y Stevely, 1981).

éste último estado, en Banco Chinchorro, cerca de la frontera con Belice. Sin embargo, últimamente no se han podido localizar bancos substanciales en los estados de Veracruz y Campeche (CRIP Puerto Morelos, información no publicada).

## Hábitat

Durante el primer año de vida, los caracoles permanecen enterrados bajo el sedimento, del cual emergen posteriormente para moverse hacia praderas someras de pastos marinos, de las especies *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*, donde se alimentan y se resguardan. En estas praderas, el fondo arenoso es lo suficientemente estable para soportar el crecimiento de los pastos y de varias especies de algas (Stoner, 1989a; Brownell y Stevely, 1981). A los caracoles adultos, generalmente se les encuentra en camas de pasto marino, pero también pueden habitar en planicies de arena, en arena gruesa, pedacerta de coral y en sustrato rocoso de coral cuando éste no es muy irregular ni muy inclinado (Randall, 1964).

Se les puede localizar desde profundidades de escasos centímetros hasta 76 metros, pero generalmente se encuentran a profundidades menores a 30 metros. En ocasiones, se les encuentra en pendientes arenosas o en las pendientes de arrecifes a 30 metros, pero por lo general habitan en arrecifes de profundidad de 1 a 6 metros, entre las raíces del manglar *Rhizophora mangle* o en sustrato arenoso donde haya abundante detritus vegetal (Weil y Laughlin, 1984). La restricción de su hábitat a aguas someras se ha atribuido al límite de la zona fotosintética, ya que se trata de una especie herbívora (Randall, 1964).

El hábito de enterramiento es característico de esta especie. Los juveniles durante el primer año de vida permanecen enterrados en el sedimento. Los juveniles mayores de 8 cm lo hacen durante el día y cuando la marea baja salen en la noche a alimentarse. Los adultos se entierran parcialmente, lo que facilita la depositación de carbonato de calcio en su concha debido a la reducción del flujo de agua, así como la puesta de huevos en su etapa reproductiva (Randall, 1964). También se ha observado a caracoles de todas las edades enterrarse durante las tormentas de invierno. Además, en las islas Turks y Caicos se ha visto a algunos organismos adultos enterrarse hasta por seis semanas en los meses de invierno (Hesse, 1979).



## Alimentación

La especie *Strombus gigas* es uno de los gasterópodos herbívoros de mayor tamaño que existen (Randall, 1964). Utiliza su proboscis, larga y expandible, para remover las algas epífitas de las rocas y pastos marinos. Randall (1964) señala que las plantas dominantes de un hábitat en particular tienden a ser su principal fuente de alimento.

Los caracoles juveniles de aproximadamente un año de edad emergen del sedimento para alimentarse epibénticamente de detrito y de algas. Los juveniles un poco mayores son importantes consumidores de macrodetritus, incluyendo hojas muertas de pastos marinos (Stoner, 1989b; 1990).

La dieta de los adultos la constituyen principalmente algas epífitas de *Thalassia testudinum*, tales como *Cladophora* sp., *Hypnea cervicomis*, *Polisiphonia* sp. y *Spyridia filamentosa*. Asimismo, los caracoles de esta especie pueden ingerir cantidades considerables de arena al alimentarse de algas filamentosas y unicelulares (Randall, 1964; Hesse, 1976).

Randall (1964), señala que se han encontrado restos de pastos marinos como *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y *Halophyta baillonis* en el intestino de ejemplares de esta especie. Sin embargo Robertson (1961) reporta que no hay señales de que este tipo de alimento sea consumido en forma substancial por *Strombus gigas*.

## Tamaño

Los caracoles de la especie *Strombus gigas* alcanzan longitudes de hasta de 30 cm (Alcolado, 1976). La talla promedio es de 22 cm de longitud (Brownell y Stevely, 1981). Esta se mide desde el vértice de la espira hasta la porción posterior del canal sifonal. La concha presenta 8 espinas por cada vuelta de la espira, que en tallas juveniles son afiladas pero se desgastan al alcanzar mayor edad (Alcolado, 1976).

## Reproducción

La madurez sexual de *Strombus gigas* ocurre entre los 2.5 y los 4 años de vida, después de que ya se ha formado completamente el abanico de la concha y su longitud oscila alrededor de los 20 centímetros (Brownell y Stevely, 1981; Davis *et al.*, 1984; Appeldoorn, 1985; Stoner, 1989b; Berg y Olsen, 1989). El promedio de vida de los individuos de la especie, varía entre 6 y 8 años, es decir, aproximadamente 3 años más después de haber alcanzado su madurez sexual, por lo que el período reproductivo de esta especie es de 2.5 a 3 años (Randall, 1964; Berg, 1976; Brownell y Stevely, 1981).

La época reproductiva ocurre durante los meses más cálidos del año, aunque en algunas áreas la actividad reproductiva puede ocurrir durante todo el año (Brownell y Stevely, 1981). Sin embargo, varía de acuerdo a la localidad y a la estacionalidad. En Los Roques, Venezuela, Weil y Laughlin (1984) detectaron que la época reproductiva comienza a fines de abril y termina a fines de octubre o principios de noviembre. Hesse (1976) reportó para las islas Turks y Caicos en el Caribe que la reproducción empieza en marzo y termina en septiembre. En San Juan, la actividad reproductiva cesa en noviembre o principios de diciembre y se reanuda a fines de enero, en febrero o marzo. Aparentemente la interrupción de la actividad reproductiva está controlada por la temperatura, por lo que se esperaría una temporada de reproducción más corta en localidades más frías como Bahamas o Bermuda y tal vez reproducción durante todo el año en regiones más cálidas al sur de las Islas Vírgenes (Randall, 1964; Weil y Laughlin, 1984).

*Strombus gigas* es una especie dioica con fecundación interna. Los machos extienden su pene, cuya longitud varía entre 4 y 5 centímetros por el canal sifonal de la hembra hacia la región genital, todo bajo la protección del abanico de la concha. El desove ocurre aproximadamente dos semanas después de la cópula, aunque ésta y la puesta pueden ocurrir al mismo tiempo (Randall, 1964; Hesse, 1976) y una hembra puede depositar varias puestas después de una sola cópula (Davis *et al.*, 1984).

La ovoposición dura de 36 a 42 horas y se realiza sobre sustratos de arena con bajo contenido orgánico (D'Asaro, 1965; citado en Davis *et al.*, 1984). La masa de huevos consiste en un tubo continuo y pegajoso, enrollado sobre sí mismo, al cual se adhieren granos de arena. El número de huevos por masa ovígera varía entre 300,000 y 700,000 (Randall, 1964). Varios autores indican que la mayoría de

las hembras ponen más de una masa de huevos por temporada reproductiva y se estima un total de hasta 25 puestas por temporada por hembra (Randall, 1964; Berg, 1975; Brownell y Stevely, 1981; Weil y Laughlin, 1984). Las larvas eclosionan en forma de veliger después de 5 a 7 días de la ovoposición (D'Asaro, 1965) e inmediatamente asumen hábitos pelágicos. Después de 20 a 25 días de la eclosión las larvas modifican sus hábitos a epibénticos y la metamorfosis se completa entre los 28 y los 33 días si la disponibilidad de fitoplancton es adecuada, si no, puede demorar mucho más (Brownell y Stevely, 1981), resultando caracoles juveniles de 1.5 mm de longitud (Aldana, comunicación personal).

## Depredación

Se han observado diversos animales alimentándose de *Strombus gigas*; gasterópodos como *Fasciolaria tulipa*, *Pleuroploca gigantea* y *Murex pomum*; crustáceos como el cangrejo ermitaño, *Petrochirus diogenes* y la langosta espinosa, *Panulirus argus*; peces de por lo menos 15 especies diferentes que se alimentan de caracol rosado, entre las que destacan la raya moteada (*Aetobatis narinan*), *Balistes betula*, el pez puercoespín (*Diodon hystrix*) y el pez puerco (*Lachnolaimus macurus*) (Randall, 1964; Brownell y Stevely, 1981).

## Movimientos y migraciones

A diferencia de la mayoría de los gasterópodos, que se deslizan por el movimiento ondulatorio del pie, *Strombus gigas* se mueve a manera de saltos cortos mediante una vigorosa contracción muscular que empuja al pie contra el sustrato y proyecta a la concha hacia adelante, recorriendo por lo menos la mitad de la longitud de la misma (Brownell y Stevely, 1981).

Estudios como los de Hesse (1979), Randall (1964), Weil y Laughlin (1984) muestran que los caracoles de esta especie migran estacionalmente: hacia aguas más someras durante los meses más cálidos y hacia aguas más profundas en los meses más fríos. Se sabe que estos movimientos hacia la costa o mar adentro se relacionan con la conducta reproductiva (Robertson, 1959; Weil y Laughlin, 1984) y con una migración ontogenética hacia aguas profundas (Randall, 1964; Hesse,

1979; Weil y Laughlin, 1984). Hesse (1979) además determinó el área en que se mueven, independientemente de las migraciones estacionales, resultando que los juveniles de 10 a 13 cm generalmente permanecen dentro de un área de 1,000 m<sup>2</sup>; los de 13 a 16 cm en un área de 2,500 a 5,000 m<sup>2</sup> y los de 17 cm en adelante en áreas mayores que no se han podido determinar.

## Crecimiento

---

### Definición de crecimiento

El crecimiento individual, definido como el cambio en el tiempo del tamaño de un organismo producido por la asimilación de materiales obtenidos de su ambiente, es el resultado del balance de dos procesos opuestos: el continuo desdoblamiento o destrucción (catabolismo) de las sustancias que los componen y la construcción (anabolismo) de las mismas (von Bertalanffy, 1938; Pauly, 1984).

La energía absorbida, proveniente de los materiales externos que se introducen y de la respiración, se invierte en parte como energía metabólica, en la excreción y en la secreción. La energía absorbida restante es asimilada, lo que se manifiesta en la producción de tejido somático y el almacenamiento de nutrientes o en la producción de tejidos reproductivos y gametos. La energía destinada al crecimiento no puede ser utilizada simultáneamente para la reproducción, aunque más tarde, los productos de almacenamiento pueden ser movilizados para fines reproductivos (Hughes, 1986).

El tratamiento matemático del crecimiento es complejo porque involucra una multitud de procesos aislados. Sin embargo, es posible considerándolo como un mero incremento cuantitativo (von Bertalanffy, 1938).

Para realizar un análisis cuantitativo del crecimiento es necesario hacer la suposición más simple en cuanto a la proporción que guardan la construcción y la destrucción respecto a la masa del organismo. Esta suposición consiste en que, por unidad de tiempo, un porcentaje aproximadamente constante de los materiales de construcción es destruido y perdido. Entonces, el catabolismo, por ocurrir en todas las células vivas de un organismo, es directamente proporcional a la masa de su cuerpo y, por lo tanto, a su peso (von Bertalanffy, 1938; Pauly, 1984).

Por otro lado, se puede asumir que la síntesis de materiales de construcción es proporcional a alguna superficie. Esta suposición puede interpretarse de las siguientes maneras: a) que la síntesis es proporcional a la absorción de sustancias

nutritivas y, por lo tanto a la magnitud de las superficies absorbentes; b) que la síntesis depende del metabolismo energético, en el cual las energías necesarias para la síntesis deben obtenerse; éstas, en general, son también proporcionales a una superficie (Regla de Rubner). Por ejemplo, en peces, el anabolismo es proporcional a su tasa respiratoria y ésta es proporcional a la superficie de las branquias (von Bertalanffy, 1938, Pauly, 1984). Entonces, el crecimiento es limitado por una superficie (Pauly, 1984).

## Crecimiento en el contexto pesquero

El estudio del crecimiento en los organismos de una especie y de los fenómenos relacionados tales como la maduración sexual, migraciones, alimento y hábitos de alimentación, resulta de esencial importancia para la biología pesquera (Pauly, 1983).

Existe la necesidad de conocer y cuantificar el crecimiento en poblaciones sujetas a explotación, puesto que es una característica determinante para cualquier estimación de la disponibilidad de un recurso y porque la captura constituye una presión selectiva que puede modificar parámetros de las Historias de Vida. Al conocer la velocidad con que aumenta la biomasa de un individuo de una población se podría estimar cuántos gramos o kilogramos aumenta por unidad de tiempo; ahora bien, si se observara a todos los individuos de una población y se conociera el incremento de su biomasa por año, al finalizar el mismo se podría conocer la cantidad real de biomasa disponible para la explotación. Habría que restar a esta cantidad tanto el número de individuos que mueren por causas naturales, como la biomasa que potencialmente podrían haber producido si no hubieran muerto (Pauly, 1984).

Por lo tanto, el conocimiento de cómo crecen los organismos de un determinado recurso es esencial para la mayor parte de los objetivos de la evaluación pesquera, puesto que el crecimiento de los organismos individuales constituye precisamente, año tras año, la fuente de las capturas extraídas por una pesquería (Pauly, 1982).

## Crecimiento en gasterópodos

Pese a que el crecimiento somático y la reproducción son funcionalmente distintos, son difíciles de separar en la práctica porque las medidas del aumento de peso del cuerpo incluyen generalmente la biomasa de los órganos reproductivos, mezclados inseparablemente con las vísceras en la mayoría de los gasterópodos. Entonces, en el cálculo del crecimiento somático se incluye la biomasa de los tractos reproductivos (Hughes, 1986).

Las tasas de ingestión y respiración son proporcionales al tamaño del cuerpo, a la temperatura y al suministro de alimento, por lo que el crecimiento y la reproducción en gasterópodos están condicionados a ser estacionales y dependientes de la edad (Hughes, 1986).

### Relación entre el crecimiento de la concha y del tejido

El crecimiento en caracoles se mide mediante el incremento lineal de la concha, convertido a crecimiento somático utilizando la relación entre el peso del cuerpo (tejido) y el tamaño de la concha. Si los caracoles mantienen la misma forma a lo largo de su vida (crecimiento isométrico), entonces el peso del cuerpo es directamente proporcional al volumen interno de la concha y por lo tanto al cubo de cualquiera de sus dimensiones lineales. El cálculo del crecimiento somático a partir del crecimiento de la concha asume una relación directa entre ambos (Hughes, 1986).

### Crecimiento de la concha

El incremento en el tamaño de la concha es el resultado de que el manto esté secretando nuevo material. Este proceso se ve interrumpido cada vez que el manto se retrae de la abertura. Los climas severos, las temperaturas extremas y la falta de alimento pueden causar la inactividad y la retracción del manto. En consecuencia, los períodos prolongados poco favorables para el crecimiento de la concha se verán registrados en ella como bandas de material muy unidas entre sí. De esta manera, las bandas microscópicas de crecimiento registran la historia del crecimiento de los gasterópodos. En algunas ocasiones también se pueden observar bandas sin el uso de aparatos, que indican la reducción en el crecimiento

estacional y que pueden utilizarse para estimar los incrementos de tamaño anuales (Hughes, 1986).

Otros métodos para medir el crecimiento de la concha consisten en medir periódicamente el tamaño de individuos marcados o en medir la proporción de isótopos de oxígeno  $O^{16}/O^{18}$  en el material de la concha a distintas distancias del labio. Esta proporción varía con la temperatura, por lo que esta técnica puede emplearse en ambientes estacionales para estimar la tasa de crecimiento (Hughes, 1986).

En el crecimiento helicoidal, la arquitectura interna de la concha no se altera, excepto por un engrosamiento general de la pared por las secreciones del manto interno. Otras maneras de crecimiento requieren de la reestructuración de la arquitectura interna para alojar al animal en crecimiento. Los cambios estructurales externos, que involucran la formación de elevaciones, protuberancias o espinas y que se presentan especialmente en especies tropicales, se supone que en general tienen una función de defensa. El crecimiento de la concha puede continuar a una tasa cada vez menor a lo largo de toda la vida (crecimiento indeterminado) o puede cesar en alguna etapa (crecimiento determinado), generalmente cuando el caracol alcanza la madurez sexual. El término del crecimiento al inicio de la madurez sexual se acompaña por el pronunciado engrosamiento del margen de la apertura, generalmente con la formación de estructuras dentadas en el borde interno, que sirven de defensa contra invasores. El verdadero crecimiento determinado ocurre rara vez; algunas especies reinician su crecimiento en episodios cortos después de haber alcanzado la madurez sexual (Hughes, 1986).

Frecuentemente las conchas son astilladas o despostilladas por los depredadores o por rocas en movimiento. Su reparación es importante para recuperar la función protectora de la concha y para alojar el futuro crecimiento somático. En conformidad con esto, el material perdido es reemplazado rápidamente, aún cuando hay escasez de alimento (Hughes, 1986).

### Crecimiento somático

El crecimiento en la mayoría de los animales se desacelera a medida que pasan cierto tamaño, alcanzado generalmente en la etapa juvenil. Por consiguiente el crecimiento a lo largo de la vida de un gasterópodo puede describirse mediante una curva asintótica, que puede inferirse teóricamente a partir de los supuestos de



von Bertalanffy (1957), en que la tasa de absorción de energía obedece una "ley de la superficie", siendo proporcional al cuadrado de cualquier dimensión lineal del cuerpo y en que la tasa metabólica obedece una "ley del volumen", siendo proporcional al cubo de la dimensión lineal. Para ajustar los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy a los datos de crecimiento se utiliza generalmente el método de graficación de Ford-Walford. Sin embargo, existen casos en que la curva de crecimiento es sigmoide, resultado de que en ocasiones la tasa metabólica no se encuentre dentro de la esperada por las leyes de la superficie y del volumen. En este tipo de curvas, el crecimiento se acelera más allá de las etapas embrionarias, alcanzando un punto de inflexión en la etapa juvenil temprana. Una función sigmoide que se puede ajustar a este tipo de datos de crecimiento es la ecuación de Gompertz. Ambas ecuaciones, la de Gompertz y la de von Bertalanffy constituyen herramientas útiles para predecir el tamaño que alcanzará un gasterópodo al cabo de un cierto tiempo (Hughes, 1986).

## Crecimiento en *Strombus gigas*

Varios autores han coincidido en que *Strombus gigas* tiene un patrón de crecimiento dividido en dos fases, determinado por la transición en su forma de crecimiento al llegar a la madurez sexual. Esta ocurre aproximadamente a la mitad de la historia de vida de un caracol. En este momento, la construcción de la concha en forma espiral y el crecimiento en longitud de la concha, característicos de los juveniles, cesan y la energía destinada al crecimiento comienza a invertirse en la formación del abanico rosado, distintivo de la especie. El crecimiento subsecuente consiste en el engrosamiento de la concha, particularmente del labio del abanico. Entonces, la máxima longitud de la concha se alcanza al comienzo de la madurez sexual, pero el máximo peso de la concha se alcanza después. Esto divide la historia de vida de *Strombus gigas* en dos fases distintas: juveniles y adultos (Hesse y Berg, 1976; Appeldoorn, 1987, 1988, 1988a).

El punto exacto del comienzo de la edad adulta no puede determinarse directamente. Teóricamente es el punto en el cual el grosor del labio es igual a cero, pero al formarse el labio ya tiene un tamaño finito. El inicio podría considerarse como el tiempo al cual el labio comienza a formarse; un labio tarda en desarrollarse completamente menos de tres meses (Berg, 1976; Weil y Laughlin, 1984; Appeldoorn, 1989). Sin embargo, la longitud de la concha sigue aumentando, puesto que la espira final de la concha aún se está desarrollando

durante la formación del labio. Entonces, existe una sobreposición entre el tiempo en que se alcanza la máxima longitud (el final del crecimiento juvenil) y el tiempo en que se inicia la formación del labio (el comienzo de la madurez sexual). Esta transición es del orden de tiempo requerido para la formación del labio o para el completo desarrollo de las estructuras reproductivas (v.g. el pene masculino o el surco ovígero femenino). En Puerto Rico dicha transición toma a los caracoles de 2 a 5 meses y el punto de transición ocurre algunos meses alrededor de los 3.2 años, el tiempo al que la longitud adulta promedio es alcanzada (Appeldoorn, 1988; Appeldoorn, en prensa).

Asimismo, a partir de trabajos como los de Alcolado (1976), Iversen *et al.* (1987), Weil y Laughlin (1984), Siddal (1984) y Appeldoorn y Sanders (1984), se ha determinado que las tasas de crecimiento en los juveniles de esta especie varían estacionalmente, siendo la temperatura del agua un factor determinante. Otros factores estacionales como la turbulencia y las corrientes pueden también tener importancia. Además, estos mismos autores han probado que el crecimiento en estos individuos es denso-dependiente, puesto que los caracoles juveniles crecen más lentamente a altas densidades, aún con alimento ilimitado. Esto se atribuye a que en estas condiciones existe un mayor número de interacciones entre los individuos y mayor actividad motriz, que resulta en un aumento en el movimiento y en una mayor secreción de moco, que desvían la energía del crecimiento.

## Area de estudio

---

La zona de estudio fue seleccionada debido a que el Acuario de Xel-ha posee ciertas características que facilitaron el empleo del método de captura-recaptura. Es una población pequeña, casi encerrada, con límites físicos bien definidos, donde la mortalidad natural es muy baja y la sobrevivencia muy alta, el tamaño poblacional permanece más o menos constante, hay una alta densidad de caracoles de la especie *Strombus gigas* y no se permite la pesca ni el acceso al turismo.

La Caleta de Xel-ha se encuentra en el estado de Quintana Roo, México, 110 km al sur de Cancún. En esta localidad existe una población de *Strombus gigas*, distribuida en los dos cuerpos de agua principales: el Acuario y la Caleta (figura 2).

El Acuario es un brazo de la Caleta, aislado superficialmente y comunicado por canales y cuevas subacuáticas. Tiene forma de ocho y un tamaño aproximado de 200 m de largo (en sus paredes oriental y occidental) por 50 de ancho (en sus paredes norte y sur). La profundidad varía entre los 2 y 5 m. Existe aporte de agua dulce en la pared norte. El sustrato es bastante homogéneo y está constituido principalmente por arena muy fina y elevaciones de roca cubierta por algas cerca de las orillas. Las distintas zonas del Acuario se caracterizan por lo siguiente:

La Zona Centro, que es la parte más extensa del Acuario presenta un sustrato muy plano, compuesto por arena fina. Los extremos Norte y Sur se caracterizan por la presencia de cuevas, donde el sustrato es heterogéneo y compuesto por arena media, rocas y algas. Asimismo, en la parte Norte hay una extensa zona de rocas, de distinta elevación y con un crecimiento de algas pobre. En la zona Sur también hay formaciones rocosas, pero de menor elevación y cobertura. En las orillas oriental y occidental de la parte Sur y la orilla oriental de la parte Norte predominan las rocas cubiertas de algas y la pedacera gruesa con manchones de algas como sustrato. La orilla occidental del Centro y Norte está caracterizada por la presencia de manglar, donde no se registró la presencia de caracoles.

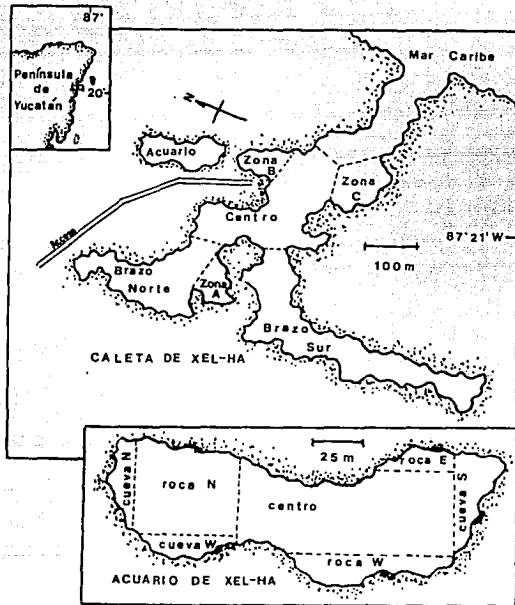


Figura 2. Área de estudio. Acuario y Caleta de Xel-há.

En el Acuario prácticamente no hay crecimiento de pastos marinos. La fauna, en cambio, es más diversa, y está constituida principalmente por gasterópodos (*Strombus gigas* y otros de menor tamaño) y peces arrecifales de diversos tamaños, entre los que destacan las especies: *Scarus taeniopterus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Stegastes variabilis*, *Acanthurus coeruleus*, *Haemulon carbonarium*, *Haemulon sciurus*, *Haemulon parrai*, *Caranx ruber*, *Halichoeres bivittatus*, etc.

En general, los organismos de la especie *Strombus gigas* que se encuentran en el Acuario son adultos, y se localizan principalmente cerca de las rocas, en los recobecos de éstas, cerca de las orillas, dentro de las cuevas o en la planicie arenosa. No se encontraron en la zona de manglar y rara vez sobre las rocas muy elevadas.

En el Acuario no se permite la entrada a turistas.

La Caleta tiene forma de "Y" y consiste en un cuerpo de agua central que desemboca al mar por un canal y que tiene una bifurcación al otro extremo: un brazo al norte, corto y ancho, y otro al sur, más largo y angosto. Además, existen varios recodos, uno de los cuales comunica subacuáticamente con el Acuario. La profundidad varía entre los 2 y los 4 metros. El sustrato es muy variable.

En el canal que desemboca al mar hay gran agitación y el sustrato lo constituyen principalmente restos de coral, arena gruesa y pedacería de conchas. En esta parte hay pocos pastos marinos de la especie *Thalassia testudinum* y los caracoles son muy escasos. Conforme se avanza hacia la Caleta se observa un gradiente de sedimentos, encontrándose los más finos hacia los brazos. En esta zona se encuentran parches de *T. testudinum*. En los recodos (Zonas A, B y C) el sustrato es arenoso y hay escasos pastos de la especie *Syringodium filiforme*.

El centro de la Caleta, que es el área que se utiliza como balneario, tiene como sustrato predominante arena fina y parches de pasto marino, siendo más abundante *S. filiforme* que *T. testudinum*. Aquí, existen algunos promontorios rocosos cuyas paredes están cubiertas por algas.

Hacia los brazos, los pastos son escasos y empiezan a dominar en el sustrato tapetes de algas. En los brazos, la arena es limosa. El Brazo Sur se encuentra rodeado de manglar, hay mayor aporte de agua dulce, proveniente de los cenotes aledaños a la caleta y la comunidad tiene el aspecto de dulceacuícola. No hay presencia de caracoles.

El Brazo Norte se caracteriza por tener elevaciones rocosas recubiertas por una gran densidad de algas y pedacería como sustrato, también cubierta de algas, tanto calcáreas, como laminares y carmosas. En este sitio es donde generalmente se encuentran los caracoles, principalmente juveniles.

Las orillas en general están formadas por rocas con grandes coberturas de algas. Debajo de estas rocas también se encontraron caracoles, sobretudo en la orilla Norte, en la parte central de la Caleta.

En la Caleta hay gran diversidad de organismos, incluyendo gran variedad de peces de distintos tamaños, siendo los de mayor talla *Scarus vetula*, *Sparisoma viridae* y *Xyphosus sectatrix*. De talla intermedia hay varias especies de lutjanidos, peces cirujanos (acantúridos), mojarras y huachinangos y de menor tamaño, pequeños peces arrecifales. Se observan también torugas, rayas y celenterados.

En Xel-ha existe una termoclina generada por los aportes de agua dulce y fría que fluye por la superficie hacia el mar, formando una capa de aproximadamente 50 cm a un metro. Hacia el fondo el agua es salada y tibia.

## Material y métodos

---

### Fundamentos teóricos del método

#### Métodos empleados en la dinámica de poblaciones para estimar crecimiento

##### Análisis de frecuencias de longitud

La dinámica de poblaciones puede ser estudiada empleando una gran variedad de técnicas a través del análisis de la distribución de frecuencias de tamaño. Aunque se puede utilizar cualquier medida del tamaño, la que más se utiliza es la longitud. En su sentido más restringido, los análisis de frecuencias de longitud se relacionan con la estructura de edades, basada en la longitud y con las subsecuentes descripciones del crecimiento y la mortalidad basadas en la edad (Appeldoorn, 1987).

El objeto de los análisis de frecuencias de longitud es dividir la distribución de frecuencias de longitud de una población en componentes distribuidas de tal manera que representen cohortes individuales. Se asume que cada componente en la distribución de frecuencias es aproximadamente normal y a cada cohorte se le asigna una clase anual. La longitud promedio de cada clase anual corresponde a la media de su distribución y la abundancia es el área bajo la curva (Appeldoorn, 1987).

Este tipo de análisis no proporciona información sobre la edad absoluta; ésta debe asignarse a las clases de edad individuales basándose en otra información. El crecimiento promedio se obtiene a partir de las diferencias en la longitud promedio de las clases anuales sucesivas. La mortalidad es estimada con base en las diferencias en la abundancia (Appeldoorn, 1987).

Existen varios métodos gráficos (Harding, 1949; Cassie, 1954; Battacharya, 1967; Tanaka, 1962; Appeldoorn, 1981) y programas de cómputo (Yong and Skillman, 1975; Mc Donald y Pitcher, 1979; Pauly y David, 1980) para analizar las distribuciones de frecuencias de longitud (Appeldoorn, 1987).

### Métodos de captura y recaptura

Los métodos de captura-recaptura para determinar la edad, el crecimiento y otros parámetros consisten en capturar organismos, marcarlos, liberarlos y recapturarlos. La estimación de los parámetros se realiza a partir de los números relativos de animales marcados y no marcados en las muestras subsecuentes (Roff, 1973a; Begon *et al.*, 1986). Estos métodos asumen que el marcaje no afecta de manera alguna en el comportamiento de los individuos, en términos del crecimiento, la mortalidad, o el muestreo y que éste no es sesgado (Appeldoorn, 1987).

El análisis del crecimiento es directo, siendo la tasa de crecimiento el incremento en tamaño entre capturas, dividido entre el tiempo transcurrido entre ellas. Este método tampoco proporciona información directa sobre la edad absoluta (Appeldoorn, 1987).

Hay tres modelos que han sido los más ampliamente utilizados para analizar datos de captura y recaptura: el de Gompertz, el de von Bertalanffy y el modelo Logístico (tabla 5). En las tres ecuaciones las constantes se determinan al ajustar el modelo seleccionado a datos de tamaño-edad de cada individuo o de la población en evaluación. En cada caso, la ecuación requiere de tres constantes: el tamaño mínimo al que se aplica la ecuación ( $W_0$ , en la ecuación de von Bertalanffy, una función de  $b$ ), el máximo tamaño hacia el que tiende el crecimiento ( $W_0$  o, en la ecuación de Gompertz,  $W_0 \exp G$ ) y la constante de una tasa exponencial de crecimiento ( $g$ ), que describe el efecto de la edad y el tamaño en la tasa de crecimiento (Peters, 1983).

De los modelos anteriores, el de von Bertalanffy (1938) ha sido el más utilizado, puesto que: describe la información disponible relativa al incremento en longitud y en peso de una determinada especie, puede ser fácilmente incorporado a modelos de rendimiento, permite hacer comparaciones inter o intraespecíficas y puede ser fácilmente calculado (Pauly, 1982).



---

**TABLA 6**  
**TRES ECUACIONES QUE DESCRIBEN LA MASA DEL CUERPO INDIVIDUAL (Wt) A LA**  
**EDAD t COMO UNA FUNCIÓN DE LA MÁXIMA MASA DEL CUERPO (W<sub>∞</sub>) Y LA MASA**  
**DEL CUERPO INICIAL (W<sub>0</sub>)**

---

**CURVAS DE CRECIMIENTO:**

Gompertz:  $Wt = W_0 e^{(G^{(1-e^{-gt})})}$

Logística:  $Wt = \frac{W_0 W_0 e^{gt}}{(W_0 - W_0 + W_0 e^{gt})}$

von Bertalanffy:  $Wt = W_0 (1 - b e^{-gt})^3$

**CURVAS DE CRECIMIENTO TEMPRANO:**

Exponencial:  $Wt = W_0 e^{kt}$

Potencial:  $Wt = W_0 t^k$

**TASA DE CRECIMIENTO:**

Gompertz:  $dW/dt = W_0 e^{(G^{(1-e^{-gt})} + G^{(1-e^{-gt})})}$

Logística:  $dW/dt = gWt (W_0 - Wt) / W_0$

von Bertalanffy:  $dW/dt = W_0 (1 - b g e^{-gt})^3$

Exponencial:  $dW/dt = W_0 k e^{kt}$

Potencial:  $dW/dt = W_0 k t^{k-1}$

## Modelo de von-Bertalanffy

Por la definición del crecimiento como el cambio en el tiempo de la masa de un organismo (= peso), resultante de dos procesos con tendencias opuestas, el anabolismo y el catabolismo, se tiene que:

$$\frac{dw}{dt} = Hw - kw \quad (1)$$

donde  $dw/dt$  = tasa de crecimiento en peso

$w$  = peso del organismo

$H$  = coeficiente de anabolismo

$k$  = coeficiente de catabolismo

El proceso de anabolismo aquí se considera proporcional a alguna potencia ( $d$ ) del peso del organismo y el catabolismo es proporcional al peso del mismo (von Bertalanffy, 1938; Pauly, 1982).

Cuando los animales alcanzan su tamaño máximo prácticamente dejan de crecer, entonces:

$$Hw - kw = 0 \quad (2)$$

En la solución original del modelo de von Bertalanffy se asume que el crecimiento en peso es isométrico, por lo que se estableció que  $d = 2/3$ , que sustituida a la ecuación (1) resulta en:

$$\frac{dw}{dt} = Hw \frac{2}{3} - kw \quad (3)$$

De la integración de la ecuación (3) resulta:

Para crecimiento en peso:

$$w_t = W_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})^3 \quad (4)$$

Para crecimiento en longitud:

$$l_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (5)$$

donde:

$w_t$  = peso del individuo a la edad  $t$ .

$l_t$  = longitud del individuo a la edad  $t$ .

$L_\infty$  = longitud máxima asintótica o longitud media que los organismos podrían alcanzar en caso de crecer hasta una edad muy avanzada (o infinita).

$W_{\infty}$  = peso máximo asintótico.

$k$  = tasa de crecimiento individual proporcional a la tasa de catabolismo.

$t_0$  = edad.

$t_0$  = edad hipotética cuando el peso o la longitud toman un valor teórico de cero, si el organismo hubiera crecido siempre de acuerdo a la ecuación (puesto que a la edad cero, es decir, al momento de nacer, el organismo ya tiene un cierto largo y un cierto peso, por lo que generalmente  $t_0$  tiene un valor negativo). (von Bertalanffy, 1938; Pauly, 1982, 1984).

### Métodos para la estimación de los parámetros de crecimiento de la fórmula de von Bertalanffy (VBGF)

Comúnmente se han utilizado tres métodos de graficación para estimar los parámetros de crecimiento:

- 1) El Método de Graficación de von Bertalanffy
- 2) El Método de Graficación de Ford-Walford
- 3) El Método de Graficación de Gulland y Holt

### Método de graficación de Gulland y Holt

El Método de Graficación de Gulland y Holt se emplea cuando únicamente se dispone de datos de marcaje y recaptura. Se utilizan datos de tamaño-edad obtenidos en intervalos de tiempo iguales o distintos, siempre y cuando los valores de  $(t_2 - t_1)$  permanezcan pequeños en relación a la longevidad del organismo. Este método consiste en una versión reordenada de la fórmula de Von Bertalanffy que proporciona estimaciones del valor de  $L_\infty$  y de  $k$  con base en que de la graficación de incrementos de tamaño por unidad de tiempo contra el tamaño promedio, se obtiene una línea recta cuya pendiente, con el signo contrario, corresponde aproximadamente al valor de  $k$  (Gulland y Holt, 1959). La ecuación es la siguiente:

$$\frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1} = a - k \cdot \bar{L} \quad (6)$$

donde:

$$\bar{L} = \frac{L_1 + L_2}{2} \quad (7)$$

y donde  $L_1$  y  $L_2$  son las longitudes correspondientes a los intervalos de tiempo sucesivos  $t_1$  y  $t_2$ , respectivamente (Gulland y Holt, 1959).

La ecuación (6) tiene la forma de una regresión lineal, donde:

$$x = \bar{L} \quad (8)$$

y donde:

$$y = \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1} \quad (9)$$

La ordenada al origen "a" y la pendiente "b" proporcionan los valores de  $k$  y  $L_\infty$  a través de las relaciones:

$$k = -b \quad (10)$$

y

$$L_\infty = \frac{a}{k} \quad (11)$$

En ocasiones, puede ocurrir que el método no proporcione estimaciones razonables del valor de los parámetros, particularmente cuando los datos de "L" sean escasos o se encuentren dentro de un rango de longitudes demasiado pequeño. En tal caso, puede utilizarse un valor preescrito de la longitud asintótica ( $L_\infty$ ) en relación con las medias de todos los valores de "L" (o sea de "x") y de todos los de  $L_2 - L_1 / t_2 - t_1$  (es decir, de "y") a fin de obtener una estimación de  $k$  mediante:

$$k = \frac{y}{(L_\infty - x)} \quad (12)$$

Este método, denominado "Graficación Forzada de Gulland y Holt" permite una estimación preliminar de  $k$ , incluso cuando únicamente se dispone de un solo par de valores de " $x$ " y de " $y$ ".

La utilización de un valor preescrito para la longitud asintótica se indica aquí como  $L(\infty)$ , a fin de distinguirlo de los valores de la longitud asintótica  $L_{\infty}$  obtenidos a partir de los propios datos de crecimiento.

Varios autores, principalmente Beverton (1963) y Taylor (1958), han observado una correspondencia en varias poblaciones de peces entre  $L_{max}$ , la mayor longitud registrada para una población de una determinada especie y  $L_{\infty}$ , la longitud asintótica estimada para esa población. Taylor (1958) sugirió la siguiente relación para obtener el tamaño asintótico:

$$\frac{L_{max}}{0.95} = L(\infty) \quad (13)$$

que para el peso sería:

$$\frac{W_{max}}{0.86} = W(\infty) \quad (14)$$

donde  $L(\infty)$  y  $W(\infty)$  se utilizan (en lugar de  $L_{\infty}$  y  $W_{\infty}$ ) a fin de distinguirlos de los valores asintóticos de crecimiento obtenidos en base a los propios datos de crecimiento (Pauly, 1984).

El "Método de Graficación de Gulland y Holt" no resulta eficaz para estimar el tercer parámetro de crecimiento en la VBGF, " $t_0$ ". Cuando este parámetro es necesario (por ejemplo, cuando una cierta edad ha de ser atribuida a una longitud dada), una estimación de " $t_0$ " puede hacerse a partir de la relación propuesta por Pauly (1979) (Pauly, 1982):

$$\log_{10}(-t_0) = -0.3922 - 0.2752 \log_{10} L_{\infty} - 1.038 \log_{10} k \quad (15)$$

## Muestreo

Se realizaron muestreos periódicos del mes de noviembre de 1990 al mes de julio 1991, con un total de ocho visitas al sitio de estudio, distribuidas a lo largo de nueve meses. Las fechas de muestreo fueron las siguientes: 2/XI/90, 16/II/91,

12/II/91, 23/III/91, 19/IV/91, 30/V/91, 17/VI/91 y 17/VII/91. La toma de datos se realizó mediante la técnica de marcaje, liberación y recaptura de organismos, tanto en el Acuario como en la Caleta.

La prospección del área de estudio, el marcaje de los organismos y la toma de datos se llevaron a cabo mediante buceo autónomo, realizando patrones específicos de búsqueda en cada uno de los lugares de muestreo. En el Acuario, se hicieron recorridos en zig zag, cruzándolo a lo ancho. En la Caleta, los recorridos se hicieron siguiendo el contorno de la misma y regresando por el centro en forma de zig zag (Padilla, 1992), para cubrir la mayor área posible.

El marcaje se efectuó utilizando una placa de acero inoxidable de 2.5 X 1.5 cm, grabada con un número de identificación individual y perforada en uno de sus extremos. Por esta perforación se ató un hilo alquitranado de aproximadamente 20 cm de longitud, que se sujetó a la espira de la concha. Todos los individuos se marcaron al momento de su encuentro inicial.

Se seleccionó este método de marcaje porque era necesario que los caracoles tuvieran una marca prominente, fácilmente reconocible, que no se deteriorara con el tiempo y que además pudiera ser leída sin perturbar al animal ni afectar su movimiento ni su crecimiento (Appeldoorn, 1983).

Durante cada muestreo se marcaron todos los individuos que no lo estaban y se registraron las recapturas. En cada encuentro, se registró el número de marca de los individuos y se tomaron *in situ* las siguientes medidas de la concha, de la manera que se describe a continuación (Fig. 3):

1) Longitud.- Se midió en centímetros a partir del ápice de la concha hasta el extremo del canal sifonal.

2) Grosor del Labio.- Se midió en la región media lateral del abanico en una parte poco desgastada y aproximadamente a 1 cm del borde, puesto que el grosor en el borde no es representativo del crecimiento, ya que éste generalmente se rompe o erosiona con el tiempo (Appeldoorn, 1988a).

3) Abertura.- Se tomó en la misma porción donde se midió el grosor del labio, desde el borde del cono hasta el borde del labio.

4) Ancho del Cono.- Se midió en el extremo más ancho de la vuelta corporal, a la altura del canal anal (Lara, 1992).

Para medir la longitud se utilizó un dispositivo diseñado especialmente para medir caracoles, que consistió en una regla de plástico de 30 cm. adaptada a una

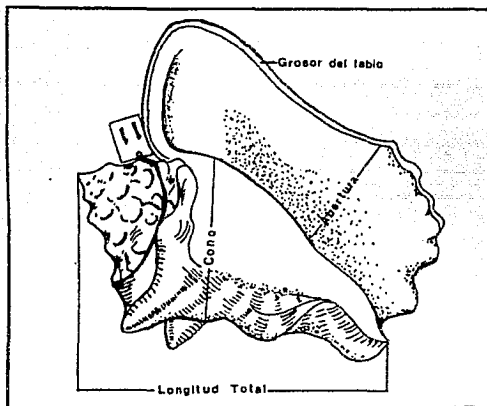


Figura 3. Marcaje de los organismos y medidas merísticas empleadas en el presente estudio (de Lara, 1992).

tabla de acrílico en forma de escuadra. Para las demás mediciones se utilizó un vernier de plástico de 0.05 mm de precisión.

Por otra parte, como observaciones de campo de cada individuo marcado y medido se registró su grado de madurez, de acuerdo a su tamaño (longitud), al grado de desarrollo de su abanico y al grosor del labio, de la siguiente manera:

1) Juvenil = Inmaduro, talla corta (pequeño a mediano), sin abanico formado, grosor del labio pequeño.

2) Haysol = Inmaduro o en maduración, mediano a grande en longitud, sin abanico formado o en formación, grosor del labio pequeño. Las características que más los distinguen son su gran talla y su pequeño grosor del labio.

3) Adulto = Maduro, con abanico bien formado, talla grande, grosor del labio mayor.

Todos los datos se tomaron in situ mediante buceo autónomo y se registraron con lápiz o lapicero en tablas de acrílico, que en superficie fueron vaciadas a hojas de datos.

Los datos que se obtuvieron de este estudio proporcionaron información acerca del crecimiento o incremento de tamaño (longitud, cono, grosor del labio) de los individuos recapturados, así como la distribución de frecuencias de cada una de estas medidas para cada período de muestreo.

## Análisis

### Relaciones alométricas

Se graficó el total de los datos de Xel-há, analizando las recapturas como si fuesen individuos independientes. Se utilizaron únicamente los datos de longitud y grosor del labio para cada "individuo", con el objeto de observar gráficamente el comportamiento de esta población en cuanto al crecimiento en longitud y en grosor del labio. A partir de esta gráfica, se corroboraron los supuestos establecidos en la bibliografía y se procedió a realizar los análisis correspondientes para el cálculo de los parámetros de crecimiento.

### Parámetros de crecimiento

Los parámetros de crecimiento se estimaron a partir de datos de marcaje-recaptura mediante dos aproximaciones:

- I) Método de Graficación de Gulland y Holt.
- II) El seguimiento individual en el tiempo de 136 caracoles.



### 1) Método de graficación de Gulland y Holt

Este método se empleó para estimar los parámetros  $k$  y  $L_{\infty}$  de la función de crecimiento de von Bertalanffy.  $t_0$  se estimó a partir de la ecuación que Pauly (1979) obtuvo en base a relaciones empíricas (ver Método de Graficación de Gulland y Holt, ecuación 15). Las predicciones de tamaño al tiempo  $t$  se realizaron sustituyendo estos resultados en la función de crecimiento de von Bertalanffy.

Para calcular los parámetros de crecimiento en longitud de la población en general, se seleccionaron todos los individuos que mostraban un incremento en longitud entre dos fechas de muestreo. Se descartaron aquellos en que se supuso había error de muestreo y mostraban una disminución de tamaño. Se obtuvieron los incrementos en longitud de los individuos que se recapturaron entre la primera fecha de muestreo y la segunda, entre la primera y la tercera, la primera y la cuarta, etc., hasta llegar a la séptima fecha de muestreo contra la octava. Se agruparon los datos según el tiempo que hubiera transcurrido entre las fechas de muestreo y se efectuó una regresión lineal con todos los datos seleccionados.

Los elementos de la ecuación lineal fueron los siguientes:

$$\bar{L} = x = (\text{LONGITUD EN UNA 1a FECHA DE MUESTREO} + \text{LONGITUD EN UNA 2a FECHA DE MUESTREO}) / 2$$

$$y = (\text{LONGITUD EN UNA 2a FECHA DE MUESTREO} - \text{LONGITUD EN UNA 1a FECHA DE MUESTREO}) / \text{TIEMPO TRANSCURRIDO ENTRE AMBOS MUESTREOS}$$

De esta manera, el eje de las abscisas está representado por los datos obtenidos del promedio de longitud entre las dos fechas de muestreo respectivas y el eje de las ordenadas por la tasa de crecimiento individual entre las dos fechas de muestreo, o dicho de otra manera, el incremento de tamaño en el tiempo transcurrido entre las dos mediciones.

Este mismo procedimiento se utilizó para estimar los parámetros de crecimiento en longitud de los individuos juveniles, de los juveniles y haysoles y de los haysoles por separado. Esta clasificación se efectuó en base a las observaciones de campo.

Asimismo, y empleando el mismo método, se estimaron los parámetros de crecimiento en grosor del labio, considerando únicamente a los haysoles que se transformaban en adultos de un muestreo a otro y a los adultos.

## II) Seguimiento de individuos en el tiempo

Se realizó el seguimiento del crecimiento individual de 136 caracoles, a partir del cual se efectuaron dos análisis: el primero del crecimiento en longitud y el segundo del crecimiento en grosor del labio. Los individuos se seleccionaron por tener cuatro o más recapturas, por pertenecer a la primera y/o segunda generación de marcas, por haberse recapturado en el séptimo y/u octavo muestreos y por mostrar, en general, un aumento de tamaño (o en grosor del labio), según el análisis de que se tratara, entre cada muestreo. Se dividieron en grupos de acuerdo con el rango de longitud y el tipo de individuo y de acuerdo al rango de grosor del labio y el tipo de individuo (según la observación de campo) en su primer registro, de la siguiente manera:

JUVENILES = Individuos de los siguientes rangos de longitud:

JUVENILES 1 = de 10 a 12.9 cm.

JUVENILES 2 = de 13 a 15.9 cm.

JUVENILES 3 = de 16 a 18.9 cm.

JUVENILES 4 = de 19 a 21.9 cm.

HAYSOLES = Individuos con el abanico en formación y el labio en proceso de engrosamiento, de 2 a 6 mm. (Este grupo solamente se consideró aparte para el análisis de grosor del labio, para el de longitud quedó incluido dentro de los subgrupos de juveniles, según su longitud).

ADULTOS = Individuos de los siguientes rangos de grosor del labio, con el abanico formado:

ADULTOS 1 = de 2 a 6 mm.

ADULTOS 2 = de 6.1 a 10 mm.

ADULTOS 3 = de 10.1 a 14 mm.

ADULTOS 4 = de 18.1 a 22 mm.

(Dentro de los organismos seleccionados no se encontraron con grosor del labio inicial de 14.1 a 18 mm.).

El análisis de crecimiento en longitud se efectuó de la siguiente manera:

Se calculó una regresión lineal para obtener la ecuación de la recta del primer grupo de juveniles a lo largo de los ocho muestreos. En esta ecuación, se interpoló el dato de la media de la longitud del siguiente grupo de juveniles en el primer muestreo, de donde se obtuvo el tiempo al que se intersectaban ambos grupos. Este tiempo se consideró como el tiempo inicial para los JUVENILES 2, mismo que se agregó al número de días transcurridos entre los muestreos subsiguientes. Se hizo una segunda regresión lineal incorporando los nuevos tiempos entre muestreos a los datos de los JUVENILES 2, resultando una recta en la cual se interpoló la longitud promedio del siguiente grupo. Este mismo procedimiento se empleó hasta concluir con el grupo de ADULTOS, que para este análisis no se subdividió en subgrupos, puesto que todos pertenecían a un mismo rango de longitud.

Para el análisis de crecimiento en grosor del labio se siguió el mismo procedimiento, sin embargo los datos de grosor del labio en el tiempo de los primeros tres grupos de juveniles fueron los correspondientes a los tiempos obtenidos del análisis de longitud. Esto debido a que no ocurre crecimiento en grosor del labio en estas primeras etapas. A partir del cuarto grupo de juveniles, se efectuó la regresión lineal con los datos de grosor del labio y los tiempos obtenidos del análisis de longitud; a esta recta se interpoló el promedio del grosor del labio del grupo de los HAYSOLES, a la recta de éstos se interpoló el promedio de los ADULTOS 1 y así se continuó hasta finalizar con el grupo de ADULTOS 4. A las gráficas resultantes de estos análisis se les ajustaron curvas de crecimiento, a partir de cuyas ecuaciones se obtuvieron los parámetros de crecimiento. Asimismo, las predicciones de tamaño en el tiempo se hicieron con base en estas ecuaciones.

## Resultados

---

Se marcaron un total de 470 individuos en Xel-ha. En la figura 4 se muestra la distribución de frecuencias en intervalos de longitud seleccionados arbitrariamente, donde se señalan el número de individuos recapturados y los individuos capturados por primera vez para cada fecha de muestreo. A lo largo del período de muestreo se observa a groso modo cómo van preecominando los individuos recapturados y cómo la distribución de frecuencias se va desplazando hacia las tallas mayores, lo que se interpreta como un crecimiento en el tamaño de los individuos de la población. Esta observación se tomó como punto de partida para llevar a cabo los análisis de crecimiento. No se realizó un análisis de crecimiento con base en la distribución de frecuencias debido a que los muestreos no se realizaron en intervalos de tiempo iguales.

## Relaciones alométricas

Los patrones de crecimiento revisados para *Strombus gigas* se basaron en las características de la concha. Un total de 1265 pares de datos de longitud y grosor del labio, pertenecientes al total de los individuos marcados (470) y a sus respectivas recapturas, están representados en la figura 5, que ilustra la relación entre el grosor del labio y la longitud de la concha. En ella se observa claramente que el crecimiento en esta especie se desarrolla en distintas etapas. En la primera es evidente 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 etapa, se observa un cese casi abrupto en el incremento en longitud, alrededor de los 22 y 24 cm, y se inicia el aumento en el grosor de la concha. Partiendo de estos resultados, los análisis de crecimiento se hicieron independientemente para juveniles y para adultos. Los primeros se basaron en la longitud de la concha y los segundos en el grosor del labio, caracterizando respectivamente cada etapa de desarrollo.

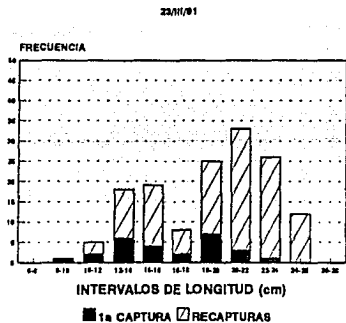
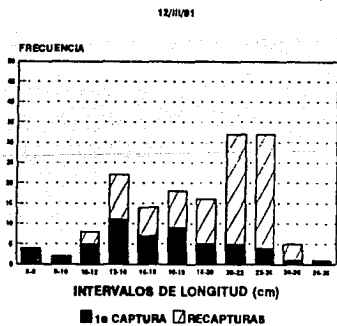
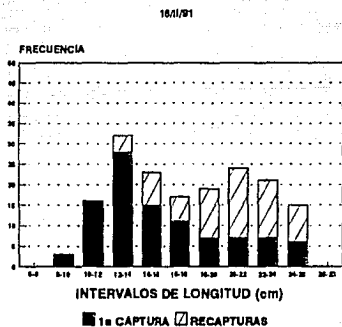
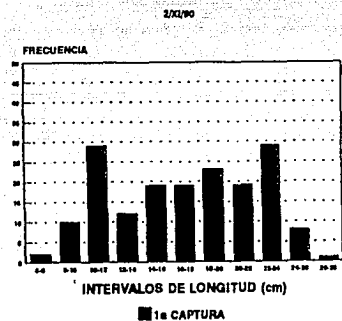


Figura 4. Distribución de frecuencias de *S. gigas* marcados en Xel-ha. Longitud por fecha de muestreo.

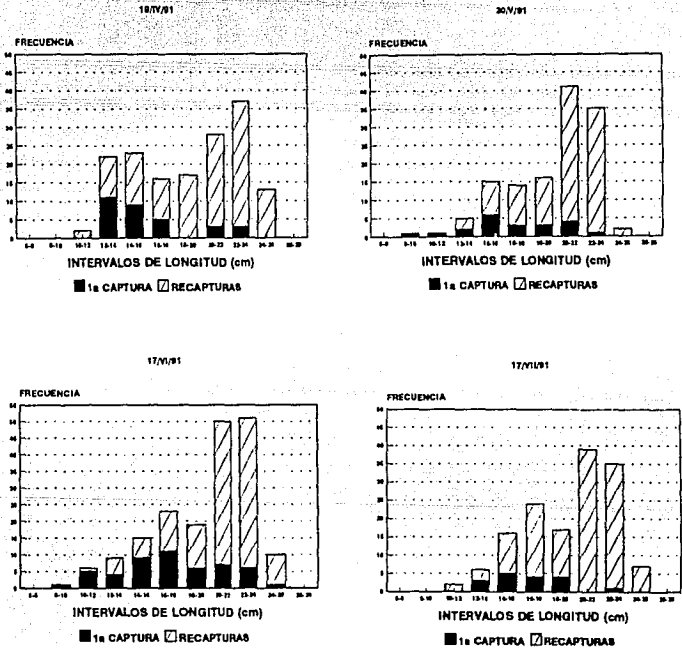


Figura 4. (Continuación). Distribución de frecuencias de *S. gigas* marcados en Xel-ha. Longitud por fecha de muestreo.

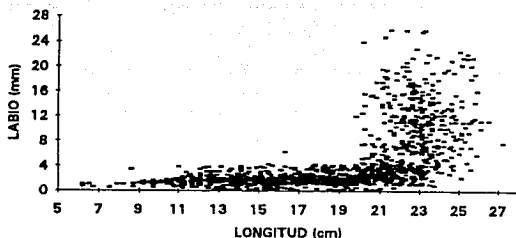


Figura 5. Relación alométrica entre el grosor del labio de la concha y la longitud total.  
Se utilizó la totalidad de datos de Xel-ha.

## Parámetros de crecimiento

### Método de graficación de Gulland y Holt

Se registraron un total de 1443 incrementos en longitud, que se utilizaron para la estimación de los parámetros de crecimiento. De éstos, 747 incrementos en longitud correspondieron a datos de individuos juveniles, 387 a datos de haysoles y 1134 a los datos de juveniles y haysoles en conjunto. Esta división en grupos se hizo con base en las observaciones de campo.

Por otra parte, se registraron un total de 720 incrementos en grosor del labio, que fueron empleados para la estimación de los parámetros de crecimiento en adultos.

Los resultados de las regresiones efectuadas con estos datos, con base en el método de Gulland y Holt, se muestran en la tabla 6 y en la figura 6.

**TABLA 6**  
**PARÁMETROS DE LAS ECUACIONES LINEALES RESULTANTES DE LAS**  
**REGRESIONES LINEALES EFECTUADAS SEGÚN EL MÉTODO DE GRAFICACIÓN DE**  
**GULLAND Y HOLT**

**CRECIMIENTO EN LONGITUD**

**JUVENILES**

Ecuación	$Y = -0.00064X \pm (5.037 \times 10^{-4}) + 0.0397 \pm (0.038)$
Constante	0.039743
Error Estándar de Y Est	0.019535
Límite de confianza de Y Est	0.0382944
R cuadrada	0.008297
No. de Observaciones	747
Grados de Libertad	745
Coefficiente(s) de X	-0.00064
Error Estándar del Coef.	0.000257
Límite de Confianza del Coef.	$5.0372 \times 10^{-4}$

**HAYSOLES**

Ecuación	$Y = -0.0021X \pm (8.33 \times 10^{-4}) + 0.062 \pm (0.023)$
Constante	0.062491
Error Estándar de Y Est	0.012001
Límite de confianza de Y est	0.02352196
R cuadrada	0.060188
No. de Observaciones	387
Grados de Libertad	385
Coefficiente(s) de X	-0.00211
Error Estándar del Coef.	0.000425
Límite de Confianza del Coef.	$8.33 \times 10^{-4}$

**JUVENILES Y HAYSOLES**

Ecuación	$Y = 0.00158X \pm (3.21 \times 10^{-4}) + 0.054 \pm (0.034)$
Constante	0.054215
Error Estándar de Y Est	0.017593
Límite de confianza de Y est	0.0344822
R cuadrada	0.075592
No. de Observaciones	1134
Grados de Libertad	1132
Coefficiente(s) de X	-0.00158
Error Estándar del Coef.	0.000164
Límite de Confianza del Coef.	$3.2144 \times 10^{-4}$



**TABLA 6**  
**(CONTINUACIÓN)**

**TODOS (JUVENILES, HAYSOLES Y ADULTOS)**

Ecuación	$Y = 0.0013x \pm (3.7 \times 10^{-4}) + 0.049 \pm (0.047)$
Constante	0.049583
Error Estándar de Y Est	0.024035
Límite de confianza de Y est	0.0471086
R cuadrada	0.032432
No. de Observaciones	1443
Grados de Libertad	1441
Coefficiente(s) de X	-0.00131
Error Estándar del Coef.	0.000189
Límite de Confianza del Coef.	$3.704 \times 10^{-4}$

**CRECIMIENTO EN GROSOR DEL LABIO**

**ADULTOS**

Ecuación	$Y = 0.00164x \pm (8.87 \times 10^{-4}) + 0.0387 \pm (0.118)$
Constante	0.036767
Error Estándar de Y Est	0.060293
Límite de confianza de Y est	0.1181742
R cuadrada	0.017910
No. de Observaciones	720
Grados de Libertad	718
Coefficiente(s) de X	0.001641
Error Estándar del Coef.	0.000453
Límite de Confianza del Coef.	$8.878 \times 10^{-4}$

De acuerdo al Método de Gulland y Holt se obtuvieron: la tasa de crecimiento ( $k$  (día)) y  $L_{\infty}$ . La tasa de crecimiento anual ( $K$  (año)) se obtuvo multiplicando  $k$  (día) por 365. Con base en la sustitución de estos parámetros en la fórmula de crecimiento de von Bertalanffy (VBGF) se calculó el tercer parámetro de crecimiento,  $f_0$ . Dichos parámetros se muestran en la tabla 7.

En el caso de los adultos, el Método de Gulland y Holt no proporcionó estimaciones razonables de los parámetros de crecimiento, puesto que la pendiente de la recta que se ajustó a los datos de incremento en grosor del labio resultó positiva y, por lo tanto, la tasa de crecimiento negativa, al igual que el grosor

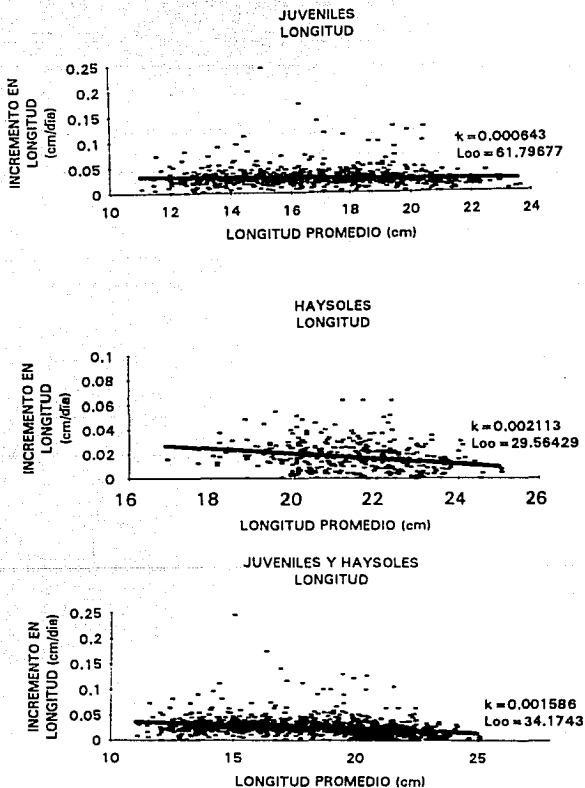


Figura 6. Regresiones lineales obtenidas mediante el método de graficación de Gulland y Holt.

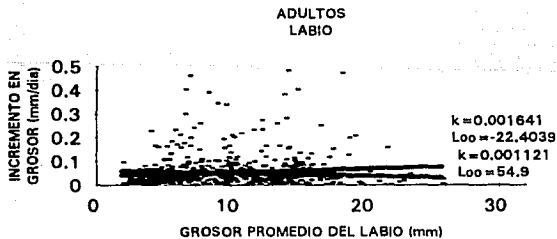
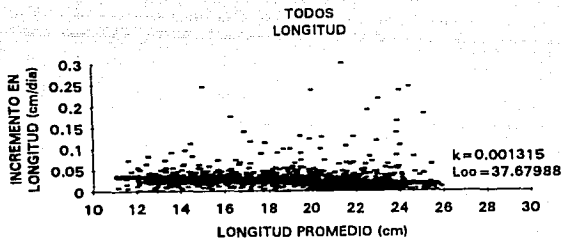


Figura 6.(continuación). Regresiones lineales obtenidas mediante el método de graficación de Gulland y Holt.  
En adultos se utilizó también el método de graficación forzada de Gulland y Holt.

**TABLA 7**  
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE CRECIMIENTO EN LONGITUD EN JUVENILES, HAYSOLES, JUVENILES Y HAYSOLES Y JUVENILES, HAYSOLES Y ADULTOS DE *Strombus gigas* EN XEL-HA, MEDIANTE EL MÉTODO DE GRAFICACIÓN DE GULLAND Y HOLT

GRUPO	$k$ (día)	$k$ (año)	$L_{\infty}$ (mm)	$t_0$
JUVENILES	0.000643	0.234695	617.9678	-0.311274
HAYSOLES	0.002113	0.771245	295.6429	-0.1109019
JUVENILES Y HAYSOLES	0.001586	0.57889	341.7434	-0.1435327
TODOS	0.001315	0.479975	376.7988	-0.1697265

del labio asintótico. Entonces, se recurrió al método de Graficación Forzada de Gulland y Holt, utilizando un valor prescrito (bibliográfico) para  $L_{\infty}$ . Los parámetros obtenidos se muestran en la tabla 8.

Tanto los parámetros de crecimiento en longitud como los de crecimiento en grosor del labio permitieron la predicción del tamaño al tiempo  $t$  mediante la VBGF, asumiéndose que los organismos crecieran de acuerdo a esos parámetros durante toda su vida. Dichas estimaciones se sintetizan en las tablas 9 y 10.

**TABLA 8**  
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE CRECIMIENTO EN EL GROSOR DEL LABIO DE LOS ADULTOS DE *Strombus gigas* EN XEL-HA, MEDIANTE EL MÉTODO DE GRAFICACIÓN FORZADA DE GULLAND Y HOLT

GRUPO	VALOR PRESCRITO $DEL_{L_{\infty}}$ (mm)	$k$ (día)	$k$ (año)	$t_0$
ADULTOS	54.9 (Appeldoorn, 1988)	0.001121	0.409519	-0.340039

**TABLA 9**  
**PREDICCIÓN DE LA LONGITUD ESTIMADA AL TIEMPO t**

GRUPO	TIEMPO (años)	LONGITUD (mm)
JUVENILES	1	163.70002
	2	258.7273
	3	333.87616
HAYSOLES	1	170.1342
	2	237.60305
	3	268.80313
JUVENILES Y HAYSOLES	1	165.46219
	2	242.71428
	3	286.35886
TODOS	1	161.87751
	2	243.80575
	3	294.50285

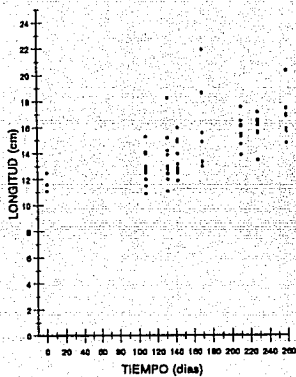
**TABLA 10**  
**PREDICCIÓN DEL GROSOR DEL LABIO ESTIMADO AL TIEMPO t, DESPUÉS DE  
HABERSE FORMADO EL ABANICO DE LA CONCHA**

GRUPO	TIEMPO (años)	GROSOR DEL LABIO (mm)
ADULTOS	1	23.186521
	2	33.843216
	3	40.920962

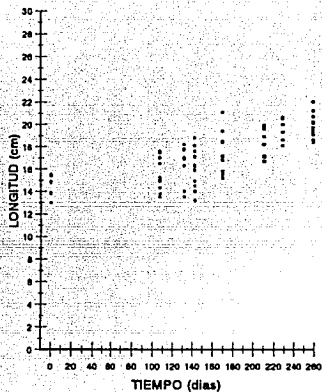
### Ajuste de curvas de crecimiento

Se siguió el crecimiento individual de 136 caracoles, que se dividieron en 9 grupos de acuerdo con sus rangos de longitud y grosor del labio y el tipo de individuo (observación de campo). Esto resultó en 4 grupos de juveniles, 1 de haysoles y 4 de adultos. De la graficación por separado de cada grupo se observa, en segmentos, el patrón de crecimiento en longitud y en grosor del labio que caracteriza a la población (Figuras 7 y 8).

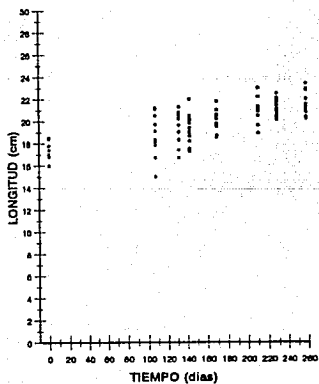
JUVENILES 1



JUVENILES 2



JUVENILES 3



JUVENILES 4

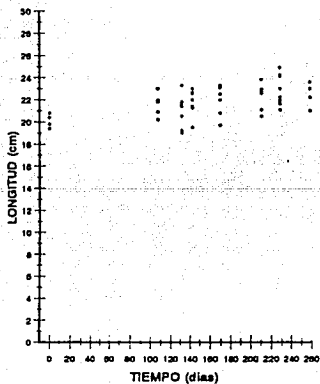


Figura 7. Incrementos en longitud total por grupos a través del muestreo.

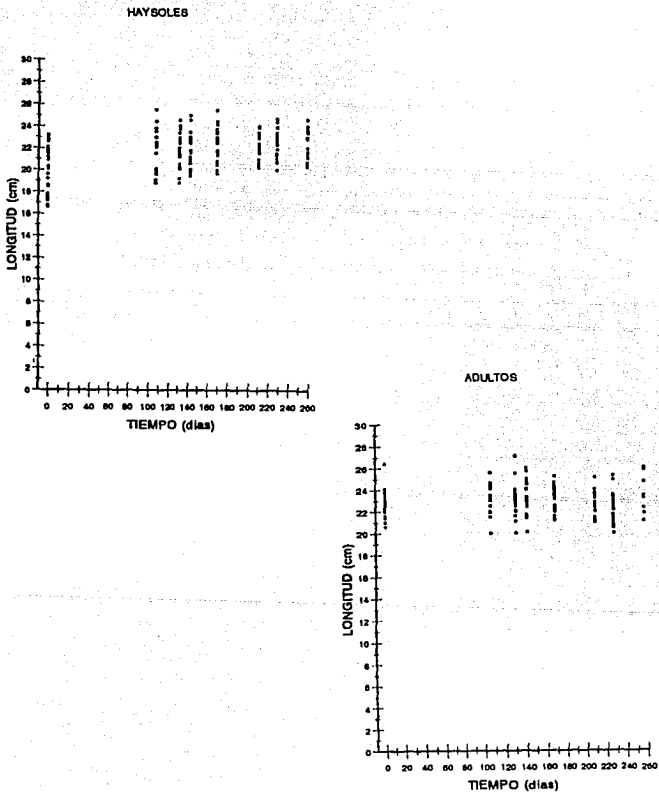


Figura 7. (Continuación). Incrementos en longitud total por grupos a través del muestreo

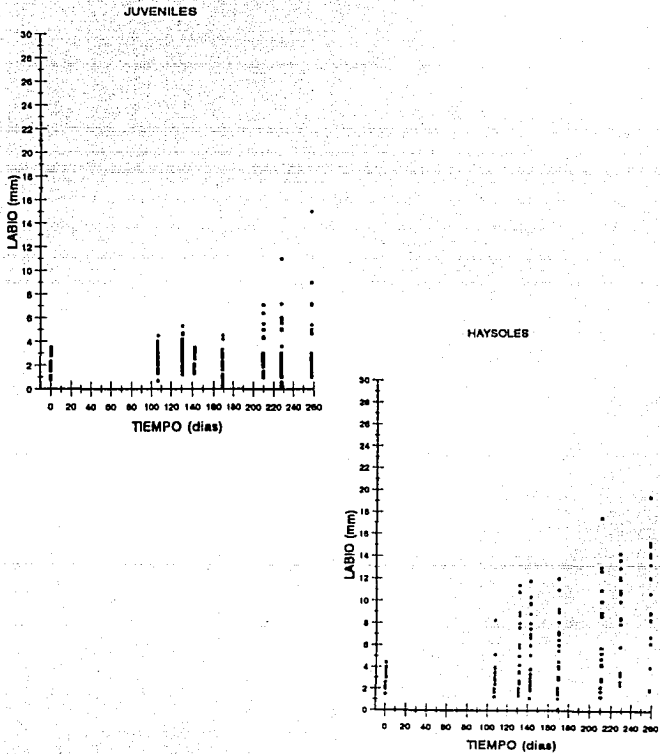
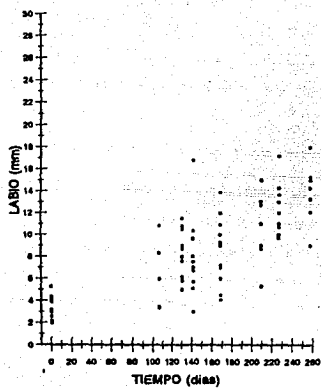


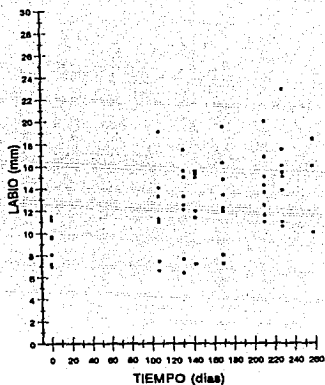
Figura 8. Incrementos en grosor del labio total por grupos a través del muestreo.



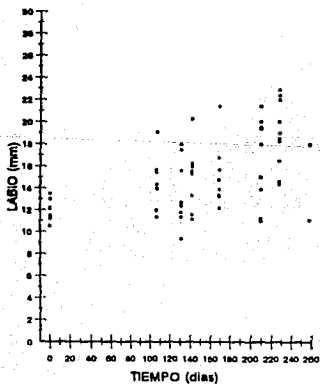
ADULTOS 1



ADULTOS 2



ADULTOS 3



ADULTOS 4

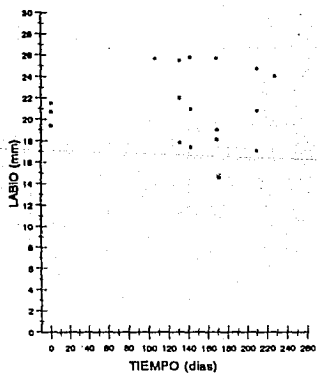


Figura 8.(Continuación). Incrementos en grosor del labio total por grupos a través del muestreo.

Los datos se agruparon considerando los rangos de longitud de cada grupo y el tiempo transcurrido entre cada uno, como se indica en la metodología. Se probaron varios tipos de curvas, siendo una función potencial la que mejor se ajustó a los datos, según el método de máxima verosimilitud. De esta manera se obtuvo una curva general de crecimiento, cuya función es:

$$Y = aX^b$$

El mismo procedimiento se siguió con los datos de grosor del labio. La única diferencia consistió en que se incluyeron los datos de individuos juveniles y haysoles para representar las primeras etapas en que no ocurre crecimiento en grosor del labio. La curva que mejor se ajustó a los datos, por el método de mínimos cuadrados, fue una sigmoide exponencial, de la forma:

$$Y = \frac{A}{(1 + B e^{(N \cdot x)})}$$

Los parámetros de los modelos ajustados se muestran en la tabla 11 y las gráficas de las curvas ajustadas se muestran en las figuras 9 y 10.

**TABLA 11**

**PARÁMETROS DE LAS FUNCIONES AJUSTADAS A LOS DATOS DE CRECIMIENTO EN LONGITUD Y GROSOR DEL LABIO CONTRA EL TIEMPO. SE SEÑALA EL PORCENTAJE DE LA VARIANZA EXPLICADA POR EL MODELO**

**CRECIMIENTO EN LONGITUD**

Modelo:	POTENCIAL	$Y = aX^b$
Parámetros:		$a = 3.7989$
		$b = 0.2673$
Porcentaje de la varianza explicada		$(R^2) = 0.7138$

**CRECIMIENTO EN GROSOR DEL LABIO**

Modelo:	SIGMOIDE EXPONENCIAL	$Y = \frac{A}{(1 + B e^{(N \cdot x)})}$
Parámetros:		$A = 26$
		$B = 49.7972$
		$N = -0.0033$
Porcentaje de la varianza explicada		$(R^2) = 0.628$

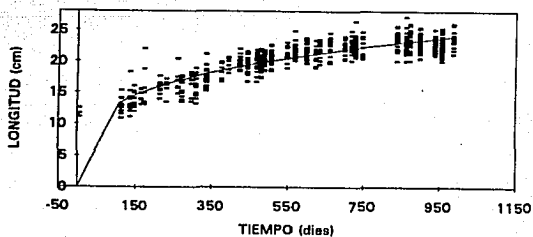


Figura 9. Curva ajustada a los datos agrupados de incremento en longitud de la concha contra tiempo en días, de 136 caracoles de Xel-ha. Se utilizó un modelo potencial de la forma  $Y = aX^b$  cuyos parámetros se muestran en la tabla 11.

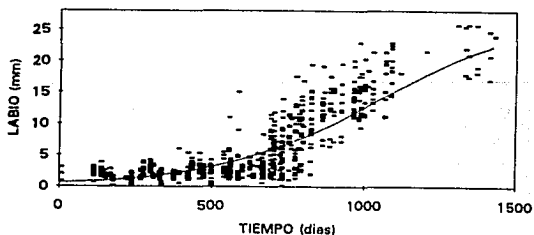


Figura 10. Curva ajustada a los datos agrupados de incremento en grosor del labio de la concha contra el tiempo en días, de 136 caracoles de Xel-ha.

Se utilizó un modelo sigmoide exponencial de la forma  $y = \frac{A}{(1 + B e^{(Ct)})}$  cuyos parámetros se muestran en la tabla 11.

En el caso de la longitud el modelo explica un alto porcentaje de la varianza de los datos. Ambas funciones permiten calcular la 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 de crecimiento se muestran en la tabla 12 y las predicciones de la longitud y grosor del labio al tiempo  $t$ , en las tablas 13 y 14.

**TABLA 12**  
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE CRECIMIENTO EN LONGITUD Y GROSOR DEL LABIO DE 136 CARACOLES DE LA CALETA DE XEL-HA. SE CALCULARON A PARTIR DEL AJUSTE DE UNA FUNCIÓN POTENCIAL Y OTRA SIGMOIDE EXPONENCIAL.

PARÁMETROS DE CRECIMIENTO EN LONGITUD (JUVENILES)

Tasa de crecimiento total:	0.2673 cm/año
Tasa de crecimiento anual:	
1 <sup>o</sup> a 2 <sup>o</sup> año:	18.3855 cm/año
2 <sup>o</sup> a 3 <sup>o</sup> año:	3.7418 cm/año
3 <sup>o</sup> a 4 <sup>o</sup> año:	2.5326 cm/año

PARÁMETROS DE CRECIMIENTO EN GROSOR DEL LABIO (ADULTOS)

Tasa de crecimiento anual:	
1 <sup>o</sup> a 2 <sup>o</sup> año:	1.5335 mm/año
2 <sup>o</sup> a 3 <sup>o</sup> año:	4.7325 mm/año
3 <sup>o</sup> a 4 <sup>o</sup> año:	8.9458 mm/año
4 <sup>o</sup> a 5 <sup>o</sup> año:	7.6897 mm/año

**TABLA 13**  
PREDICCIÓN DE LA LONGITUD ESTIMADA AL TIEMPO  $t$ , POR INTERPOLACIÓN EN LA FUNCIÓN POTENCIAL.

TIEMPO (AÑOS)	LONGITUD (mm)
1	183.8551
2	221.2735
3	246.5998

**TABLA 14**  
**PREDICCIÓN DEL GROSOR DEL LABIO ESTIMADO AL TIEMPO  $t$ , A PARTIR DE**  
**APROXIMADAMENTE 1 mm DE GROSOR DEL LABIO (CORRESPONDIENTE A 10 cm**  
**DE LONGITUD), POR INTERPOLACIÓN DE LA FUNCIÓN SIGMOIDE EXPONENCIAL**

TIEMPO (AÑOS)	GROSOR DEL LABIO (mm)
1	2.0835
2	6.8161
3	15.7618
4	23.4516

## Discusión

---

### Descripción de la población de *Strombus gigas* mediante observaciones de campo y el empleo del método

Desde el punto de vista genético, se puede considerar que los dos grupos de caracoles de la especie *Strombus gigas* de Xel-ha pertenecen a una misma población, ya que el flujo de larvas entre ambos lugares y la introducción artificial de organismos de la Caleta hacia el Acuario permite el intercambio genético entre ellos (Padilla, 1992). Por esto, y a pesar de que los dos grupos se encuentren separados físicamente y existan diferencias entre sus hábitats, se realizó el análisis de crecimiento de ambos grupos en conjunto.

En el Acuario se observó una gran densidad de organismos, con un tamaño poblacional aproximadamente constante y cercano a los 200 caracoles. Según lo observado por Padilla (1992), el índice de mortalidad fue bajo y la tasa de sobrevivencia alta. La Caleta, en cambio, presentó fluctuaciones en la densidad poblacional (entre 100 y 350 individuos), mayor mortalidad (por depredación), emigración (por emigración de los caracoles hacia el mar y por extracción de caracoles por los turistas). Estas características se vieron reflejadas en la cantidad de recapturas, que evidentemente fue mucho mayor en el Acuario. (Observaciones de campo; Padilla, 1992).

Asimismo, por observaciones de campo se supuso que debido a los hábitos de enterramiento las primeras clases de edad escaparon al muestreo. Por su parte, los caracoles menores de 12 cm de longitud se registraron rara vez y nunca se recapturaron, probablemente debido a la gran depredación de que son víctimas entre menor sea su talla. A partir de los 13 cm de longitud sí se registraron recapturas.

En el Acuario se observó todo tipo de organismos (juveniles, intermedios y adultos), mientras que en la Caleta predominaron los juveniles. Los individuos más

pequeños se registraron en la Caleta. Estas pueden ser evidencias de que los caracoles que habitan el Acuario provienen de la Caleta y de que el vivir en un lugar protegido les permite llegar hasta tallas adultas. En cambio, se supone que en la Caleta la mortalidad de juveniles es muy alta, así como la tasa de emigración y pocos individuos llegan a ser adultos (Observaciones de campo; Padilla, 1992).

Según Lara (1992) la mayoría de los caracoles de Xel-ha se encontraron en etapa de transición hacia la madurez. Esto significa que la mayoría de los caracoles estaban madurando y que la mayoría de los adultos eran jóvenes.

Durante los muestreos no se observó actividad reproductiva (ni cópulas, ni hembras desovando, ni masas de huevos), por lo que se duda de la procedencia de las larvas que se reclutan a la población. Es probable que provengan del plancton (procedente a su vez de otras poblaciones) y que pasen de la Caleta al Acuario por los túneles subacuáticos que los comunican.

## Análisis

Para calcular los parámetros de crecimiento no se utilizaron métodos basados en el análisis de frecuencias de clases de longitud o de grosor del labio debido a que para este tipo de análisis es necesario contar con muestras obtenidas a través de una secuencia ordenada en el tiempo (intervalos iguales). En este estudio el tiempo transcurrido entre todas las fechas de muestreo no fue el mismo.

Tampoco se empleó el método más comúnmente utilizado para estimar los parámetros de crecimiento, el Método de Graficación de Ford-Walford, puesto que éste requiere también de intervalos de tiempo constantes entre muestreos y de datos de tamaño-edad, con los que no se contó para este estudio.

El Método de Graficación de Gulland y Holt se seleccionó por ser el más adecuado para el tipo de datos de que se disponía: datos obtenidos mediante el marcaje y recaptura de individuos, registrados en intervalos de tiempo distintos y cuyos valores de  $(t_2-t_1)$  se mantuvieron pequeños en relación a la longevidad de los caracoles.

Por otra parte, el ajuste de curvas de crecimiento a los datos de individuos con múltiples recapturas también se consideró un método adecuado para el tipo de datos con que se contaba y se llevó a cabo principalmente con fines comparativos.

## Relaciones alométricas

La relación gráfica entre la longitud y el grosor del labio mostró en este estudio una clara división en dos etapas del ciclo de vida de *Strombus gigas*. La primera etapa caracteriza a la fase juvenil, en la que el crecimiento se manifiesta como un incremento en la longitud de la concha; la segunda representa a la fase adulta, cuyo crecimiento sucede como un engrosamiento del labio del abanico de la concha.

## Parámetros de crecimiento

### Método de Gulland y Holt

#### Crecimiento en longitud

Mediante el Método de Graficación de Gulland y Holt fue posible obtener los parámetros de crecimiento para cada grupo de caracoles por separado (Juveniles, Juveniles y Haysoles, Haysoles y Adultos). Esto se hizo con fines comparativos. Sin embargo, los valores que se tomaron como representativos de la población de Xel-ha fueron, para crecimiento en JUVENILES, los correspondientes al crecimiento en longitud del grupo de los Juveniles y Haysoles en conjunto, por incluir éste a los individuos juveniles de ambos tipos. Para representar el crecimiento en ADULTOS, se tomaron los parámetros de crecimiento en grosor del labio de los mismos.

De la comparación entre los parámetros obtenidos para Juveniles y para Haysoles se observa que la tasa de crecimiento en Juveniles ( $k= 0.234695$ ) es mayor que la de los Haysoles ( $k= 0.771245$ ). En contraste, la longitud asintótica



para los Juveniles ( $L_{\infty}$ = 617.9678 mm) es mucho mayor que la calculada para los Haysoles ( $L_{\infty}$ = 295.6429). Esto puede significar que los Juveniles crecen más lentamente pero por un período más prolongado de tiempo y si continuaran creciendo a ese ritmo alcanzarían tallas desproporcionadas. Los Haysoles, en cambio, alcanzarían tallas razonables. Entonces, los Haysoles son grandes en comparación con Juveniles de la misma edad porque crecen más rápido, no porque crezcan por más tiempo, como reporta Appeldoorn (1990) para la población de La Parguera, Puerto Rico.

Todos los JUVENILES parecen acelerar su crecimiento cerca del comienzo del desarrollo del abanico de la concha (equivalente al inicio de la maduración sexual). Durante el desarrollo de éste, que duró un promedio de 3 meses, se observó que el crecimiento en longitud continuó. Después de alcanzar la máxima longitud (y madurar sexualmente) comienza su crecimiento como adultos engrosando el labio.

Los parámetros que se calcularon para el crecimiento en longitud del grupo de Juveniles, Haysoles y Adultos se encuentran dentro de los rangos reportados en la literatura (Appeldoorn, 1990). Pese a esto, sería incorrecto referirse a ellos como los parámetros de crecimiento de la población puesto que los adultos que se incluyeron en el análisis fueron individuos o recapturas que aparentemente crecieron en longitud entre un muestreo y otro. Se sabe (por referencias) que esto no ocurre en la especie *Strombus gigas*, entonces el aparente incremento en longitud puede deberse a errores de muestreo.

Ahora bien, la estimación de los parámetros de crecimiento para el grupo de los Juveniles y Haysoles (de ahora en adelante JUVENILES), indica una alta tasa de crecimiento ( $k$ = 0.57889), comparable con la de Cayo Ancitas, Cuba, reportada por Alcolado (1976) ( $k$ = 0.571) y con la de San Juan, Islas Vírgenes, calculada por Berg (1976) ( $k$ = 0.516). Dichos índices son altos comparados con los de otras localidades. Es posible que esto se deba a que la temperatura en estos lugares sea más alta y relativamente constante a lo largo del año, lo que acelera el ritmo alimentario y metabólico de estos organismos (Alcolado, 1976) y se traduce en tasas de crecimiento elevadas. Cabe destacar que en el presente estudio no se hizo un seguimiento estacional del crecimiento. Sin embargo, por otros trabajos (Alcolado, 1976; Weil y Laughlin, 1984) se sabe que la variación estacional en el crecimiento de esta especie no es significativa. Por lo tanto, hasta la fecha no se han utilizado modelos más complicados que incorporen factores ambientales (Appeldoorn, 1990).

En JUVENILES el modelo predice una longitud asintótica ( $L_{\infty} = 341.7434$  mm) substancialmente mayor que la media de las tallas de los adultos registradas en la población (227.3244 mm).  $L_{\infty}$  debería tener cuando mucho un valor del 105 % del máximo tamaño observado (Beverton, 1954; Pauly, 1980), que fue de 271 mm. Esta discrepancia se basa en que los caracoles de esta especie continúan creciendo después de la madurez, pero no en longitud (Appeldoorn, 1988). Además, esto comprueba que  $L_{\infty}$  representa el crecimiento potencial en longitud si el crecimiento continuara de la misma manera y si la energía no se utilizara para la reproducción (Appeldoorn, 1990).

El parámetro  $t_0$  se calculó para predecir el tamaño-edad, utilizando el Modelo de von Bertalanffy. Las longitudes predichas para los JUVENILES a 1, 2 y 3 años fueron 165.46219, 242.71428 y 286.35886 mm respectivamente. Estas magnitudes son muy elevadas respecto a las que han sido reportadas en la literatura (Alcoiado, 1976; Berg, 1976; Brownell, 1977; Appeldoorn, 1990). Los resultados de Appeldoorn (1990), que predicen una edades de 3.19 y 3.28 años para un tamaño de 240 mm, serían los más cercanos a los calculados en este trabajo.

Por su parte, Lara (1992) estimó para esta misma población que a partir de los 10 cm hay un incremento en longitud de 9.6 cm en un año y de 2.7 cm en el 2o. Es probable que las diferencias con los resultados predichos con el método de Gulland y Holt se deban a los distintos métodos utilizados.

La estimación de  $t_0$  en el presente trabajo se hizo con base en una fórmula empírica que no ha sido suficientemente valorada y que solo proporciona una aproximación del valor real de  $t_0$  (Pauly, 1984) (que no puede obtenerse solamente a partir de datos de marcaje-recaptura (Appeldoorn, 1990)). Entonces, al sustituir este valor en la VBGF se obtienen aproximaciones del tamaño-edad que también hay que utilizar con cierta reserva. Sin embargo, si estas estimaciones fueran confiables, podría aseverarse que la población de *Strombus gigas* en Xel-ha tiene un patrón de crecimiento mucho más rápido que el de cualquier otra población del Caribe, alcanzado en un año las tallas que las demás poblaciones logran en 2 años.

## Crecimiento en grosor del labio

Este trabajo, a diferencia de la mayoría de los que se han realizado sobre crecimiento en *Strombus gigas*, en los que generalmente solo se analiza la longitud, incluyó la estimación de los parámetros de crecimiento en grosor del labio de los adultos.

Se observó que la formación completa del labio tarda alrededor de 3 meses, lo que concuerda con lo reportado por Lara (1992), de 3 a 5 meses.

Mediante el Método de Gulland y Holt no fue posible obtener estimaciones razonables de los parámetros de crecimiento (de acuerdo a lo que ha sido reportado en la literatura (Appeldoorn, 1988; Hesse, 1976; Epstein y Lowenstam, 1953; Wefer y Killingley, 1980; Wood y Olsen, 1983)), por lo que se empleó el Método de Graficación Forzada de Gulland y Holt. Se utilizó como valor prescrito del grosor del labio asintótico el calculado por Appeldoorn (1988),  $L_{\infty} = 54.9$  mm. Mediante éste se obtuvo una tasa de crecimiento de  $k = 0.409519$ /año para la población de Xel-ha. Este valor es mayor que la tasa de crecimiento reportada por Appeldoorn (1988) para la población de La Parguera, Puerto Rico ( $k = 0.3706$ /año). Esto significa probablemente que en Xel-ha el crecimiento es más rápido debido a condiciones más favorables, como una alta temperatura que permanece relativamente constante a lo largo del año, una escasa depredación natural y el no estar sometida la población a presiones de pesca.

Las predicciones de grosor del labio en el tiempo, como las de longitud, resultaron muy elevadas en comparación con otros estudios (Appeldoorn, 1988) y no son muy confiables debido a la estimación aproximada de  $t_0$ .

## Ajuste de curvas de crecimiento

El ajuste de curvas de crecimiento al seguimiento en el tiempo de individuos con múltiples recapturas permitió estimar las tasas de crecimiento en juveniles y adultos en distintos momentos en el tiempo y hacer las predicciones correspondientes.

De esta manera, la función potencial de la forma  $Y = aX^b$  ajustada a los datos de crecimiento en longitud predice una tasa de crecimiento total de 0.2673 ( $= b$ ),

comparable con las obtenidas por Strasidine en Belice (1988); Alcolado en Cabo Cruz, Cuba (1976); Appeldoorn en Puerto Rico (1990) y Lara en Xel-ha (1992) (Ver tabla 1). La distribución geográfica de las tres primeras poblaciones y la de Xel-ha es semejante, lo que puede significar condiciones ambientales parecidas que se traducen en tasas de crecimiento semejantes.

Ahora bien, analizando las tasas instantáneas de crecimiento, la función potencial predice tasas de 18.3855 cm el primer año, 3.7418 cm el 2o año, 2.5326 cm el 3o y 1.97844 cm el 4o. Las longitudes que predice el modelo son: 18.3855 cm al año, 22.1273 cm a los 2 años y 24.65 cm a los 3 años. Desde el 2o año las tasas de crecimiento son comparables con las calculadas por Lara (1992) para esta misma población: 1o-2o año- 9.65 cm/año, 2o-3er año- 2.65 cm/año o longitudes de 19.65cm y 22.30 cm, respectivamente. La del primer año es mucho mayor en este estudio debido a que los individuos más pequeños que se registraron, de alrededor de 10 cm, quedaron fuera de la curva ajustada. En cambio, esta curva asume que en el tiempo cero ( $t_0$ ) los individuos tienen una longitud de 0 cm. Entonces, si se calculara el tamaño en el tiempo a partir de la longitud de 10 cm y no de 0 cm, la tasa de crecimiento en el primer año sería de 8.3855 cm, que corresponde aproximadamente a la estimada por Lara. Las pequeñas diferencias entre los resultados de ambos trabajos pueden deberse al distinto tipo de curvas ajustadas y a que los individuos seleccionados fueron diferentes.

La sigmoide exponencial de la forma  $Y = A / (1 + B \cdot e^{-kX})$ , ajustada a los datos de crecimiento en grosor del labio, predice que un caracol con un labio aproximado de 0.55 mm, al año tendrá un grosor de 2.0835 mm, al 2o año de 6.8161 mm, al 3o de 15.7618 mm y al 4o de 23.4516 mm, con tasas de crecimiento de 1.5335 mm/año, 4.7325 mm/año, 8.9458 mm/año y 7.68 mm/año respectivamente. Lara (1992) calculó el crecimiento desde los 4 mm, a partir de los que definió la etapa adulta, por lo que las tasas de crecimiento y tiempos difieren con los del presente trabajo. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos caen dentro de los rangos reportados en la literatura. El 2o año en este análisis puede interpretarse como aproximadamente el 3er año de vida de *Strombus gigas*, a partir del cual comienza a formarse el abanico de la concha, puesto que el primero transcurre en lo que alcanzan aproximadamente los 10 cm de longitud y durante el 2o prácticamente no hay engrosamiento de la concha.

De acuerdo a la información con que se cuenta sobre el crecimiento en *Strombus gigas*, las predicciones realizadas a partir de estas curvas proporcionan

---

estimaciones más razonables de los parámetros de crecimiento que las calculadas mediante el Método de Gulland y Holt. Asimismo, mediante las funciones de las curvas ajustadas es posible obtener tasas instantáneas de crecimiento, mientras que la VBGF proporciona una tasa de crecimiento promedio a través del tiempo que caracteriza a la población. Esta se puede utilizar para efectos comparativos con otras poblaciones.

Cabe destacar, sin embargo, que los tiempos de las curvas ajustadas no son reales, sino que en este estudio se obtuvieron por extrapolación de los datos originales.

## Conclusiones y recomendaciones

---

Se sabe por otros trabajos que el crecimiento evaluado a partir de estudios de marcaje es muy variable (Appeldoorn, 1987). Esto es porque el crecimiento individual ya es variable por sí mismo y porque generalmente el número de recapturas es pequeño. En consecuencia, la precisión en la estimación de los parámetros también es variable. Sin embargo, el estudio de la población de Xel-ha se vió facilitado por las características del lugar, que al ser cerrado en la parte correspondiente al Acuario, permitió obtener un mayor número de recapturas y por lo tanto un seguimiento más completo de los individuos que el que se ha reportado en la mayoría de los trabajos.

Entonces, aún cuando los parámetros calculados sean relativamente variables, este estudio contribuye al conocimiento del patrón de crecimiento de la población de *Strombus gigas* en Xel-ha y de las poblaciones de la costa de Quintana Roo. Asimismo, hace manifiestas las diferencias en cuanto al crecimiento entre esta población y otras que han sido evaluadas a lo largo del Caribe. Se asume que estas diferencias son principalmente resultado de las características genéticas y de las características del hábitat (como la profundidad, el sustrato, la temperatura, la cantidad de alimento, la salinidad, la turbidez, etc.), que, aunque no fueron evaluadas en el presente trabajo, podrían constituir el objeto de estudio de trabajos posteriores, que reforzarían la validez de éste. Partiendo del conocimiento preciso de los parámetros ambientales y de alimentación óptimos para la vida de *Strombus gigas*, y de los existentes en la población de Xel-ha, podría obtenerse respuesta a varias de las interrogantes que surgieron a partir de este estudio. Podría explicarse, tal vez, el motivo por el cual no se observó actividad reproductiva o cuál es exactamente el factor que determina el crecimiento tan rápido de los individuos de esta población.

Por otra parte, sería conveniente realizar estudios complementarios sobre el crecimiento temprano de esta especie en el laboratorio, así como hacer observaciones de campo en intervalos de tiempo iguales y durante un período más prolongado que el que duró este estudio. Esto permitiría utilizar modelos de crecimiento alternativos, como el análisis de frecuencias de tamaño o modelos que

incorporan factores ambientales, con los que posiblemente se obtendrían parámetros más precisos.

Ahora bien, es posible que los resultados de este trabajo sobre el crecimiento individual permitan hacer algunas recomendaciones para la pesca de *S. gigas* en Quintana Roo. Se sugiere que el establecimiento de una talla mínima de captura no se base únicamente en la longitud de la concha, como se ha hecho hasta ahora, sino que también se consideren el grosor y el desarrollo del labio. Sería conveniente que solo se colectaran caracoles mayores de 20 cm de longitud, con el abanico formado (indicador de madurez sexual) y con grosores del labio mayores de 18 mm. Esto garantizaría que, al menos, ya hubieran tenido actividad reproductiva por un año y hubieran dejado progenie que se reclute a la población. En lo que se refiere a la cuota de captura, es necesario continuar y ampliar los estudios sobre la dinámica de las poblaciones de Q. Roo, con el fin de hacer evaluaciones precisas de los tamaños poblaciones y de la explotación que son capaces de soportar.

Como se observa en los párrafos anteriores, en nuestro país aún queda mucho por investigar sobre el caracol rosado. Para esto es recomendable llevar a cabo tantos estudios como sea posible en el Acuario de Xel-ha, ya que podría decirse que es un laboratorio natural en el que podrían depurarse las técnicas de muestreo y de investigación, para aplicarlas posteriormente a poblaciones abiertas sujetas a otro tipo de presiones de selección, como la pesca y la depredación.

## Referencias

---

- ALCOLADO, P. M. 1976. Crecimiento, variaciones morfológicas de la concha y algunos datos biológicos del Cobo *Strombus gigas* L. (Mollusca, Mesogastropoda). Serie Oceanológica No. 34. Academia de Ciencias de Cuba. Instituto de Oceanología.
- ALDANA, A.D., L. RODRÍGUEZ. 1989. Croissance Larvaire de *Strombus gigas* (Mollusque Gasteropode) en Fonction de Differentes Methodes d' Elevage et de Differentes Algues. *J. Rech. Oceanogr.*, 11(4).
- 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*, 4(1): 37-43.
- APPELDOORN, R. S. 1985. 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. 1987. Practical Considerations in the Assessment of Queen Conch Fisheries and Population Dynamics. Proceedings of the 38th annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute (1985). Edited by Frank Williams. Miami, Florida.
- APPELDOORN, R. S. 1987. Assessment of Mortality in an offshore population of Queen Conch, *Strombus gigas* L., in Southwest Puerto Rico. *Fishery Bulletin*: 85(4): 797-804.
- 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. 1990. Growth of Juvenile Queen Conch, *Strombus gigas* Linnaeus, 1758 off La Parguera, Puerto Rico. *Journal of Shellfish Research*, 9(1): 59-62.
- APPELDOORN, R. S. Fishing pressure and reproductive potential in Strombid Conchs: Is there a critical stock density for reproduction? *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*. 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 in 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. and D. L. BALLANTINE. 1982. Field Release of Cultured Queen Conch In Puerto Rico: Implications for Stock Restoration. Reprinted from *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 35th.
- APPELDOORN, R. S. and I.M. SANDERS. 1984. Quantification of the density-growth relationship in hatchery-reared juvenile conch (*Strombus gigas* Linnè and *S. costatus* Gmelin). *Journal of Shellfish Research*, 4(1): 63-66.
- BEGON, M. 1979. Investigating animal abundance. Capture-recapture for biologists. Ed. Edward Arnold. 96 pp.
- BEGON, M., J. HARPER, and C. TOWNSEND. 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. USA. 876 pp.
- BERG Jr., C. J., 1976. Growth of the Queen Conch *Strombus gigas*, with a discussion of the practicality of its mariculture. *Mar. Biol.*, 34: 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. 421-422.
- BERTALANFFY, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws). *Hum. Biol.*, 10(2):181-213.
- BEVERTON, R.J.H., 1963. Maturation, growth and mortality of Clupeid and Engraulid stocks in relation to fishing. Rapp. P.- V Reun CIEM, 154:44-67.
- BROWNELL, W. N., C. J. Jr. BERG, and K. HAINES. 1977. Fisheries and Aquaculture of the Conch, *Strombus gigas* in the Caribbean. *FAO Fish. Rep.* (200): 59-69.
- BROWNELL, W. N. and J. M. STEVELY. 1981. The biology, fisheries and management of queen conch *Strombus gigas*. *Mar. Fish. Rev.* 43: 1-12.
- DAVIS, M., MITCHELL, B. A. and J. L. BROWN. 1984. Breeding behaviour of the Queen Conch *Strombus gigas* Linné held in a natural enclosed habitat. *Journal of Shellfish Research*, 4(1): 17-21.
- EPSTEIN, S. and H.A. LOWENSTAM. 1953. Temperature-shell-growth relations of recent and interglacial Pleistocene shoal-water biota from Bermuda. *J. Geol.*, (61):424-438.
- GONZÁLEZ, N. E. y S. I. SALAZAR. 1990. Diagnósis de la Ecología, Pesquería y Conservación del Caracol Rosado *Strombus gigas*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- GULLAND, J. A. and S. J. HOLT, 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 25(1):47-49.
- HESSE, K. 1976. An ecological study of the queen conch, *Strombus gigas*. M.S. Thesis, Univ. Connecticut, Storrs. 107 pp.
-

- HESE, K. 1979. Movement and Migration of the Queen Conch, *Strombus gigas*, in the Turks and Caicos Islands. *Bulletin of Marine Science*. 29 (3): 303-311.
- HUGHES, R. N. 1986. A Functional Biology of Marine Gastropods. Croom Helm Ltd. Great Britain. 245 pp.
- IVERSEN, E. S., BANNEROT, S. P. and D. E. JORY. 1986. Predation on queen conchs, *Strombus gigas*, in the Bahamas. *Bull. Mar. Sci.* 39 (1): 61-75.
- IVERSEN, E. S., RUTHERFORD, E. S., BANNEROT, S. P. and D. E. JORY. 1987. Biological data on Berry Islands (Bahamas) queen conchs, *Strombus gigas*, with mariculture and fisheries management implications. *U.S. Fish. Bull.*, 85:299-310.
- IVERSEN, E. S., JORY, D. E., and S. P. BANNEROT. 1990. Evidence of survival value related to burying behaviour in queen conch *Strombus gigas*. *Fish. Bull.* 88 (2):383-387.
- LARA, P. M. 1992. Tabla de Vida y Parámetros Demográficos de *Strombus gigas* en Quintana Roo, México. Tesis Maestría en Ciencias. Fac. Ciencias, UNAM. 93 pp.
- PADILLA, S. C. 1992. Estimación de Tamaños Poblacionales y Patrones de Movimiento en Poblaciones de *Strombus gigas* en Quintana Roo, México. Tesis Maestría en Ciencias. Fac. Ciencias, UNAM. 75 pp.
- PAULY, D., 1980. A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks: growth, mortality, and stock-recruitment relationship. Paper presented at the International Workshop on tropical small-scale fisheries stocks assessment. Rhode Island, Sept. 1979. 30 pp.
- PAULY, D. 1982. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO, Doc. Téc. Pesca*, (234): 49.

- PAULY, D. 1984. Fish Population Dynamics in Tropical Waters: A Manual for Use with Programmable Calculators. ICLARM. Manila, Philippines.
- PETERS, R. H. 1983. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press. USA. 328 pp.
- QUIJANO, F. A., A. C. DÍAZ, D. J. O. CRUZ, V. D. MARTÍNEZ Y H. H. LESSER. Reportes internos (1980-1990). Instituto Nacional de la Pesca. C.R.I.P. Puerto Morelos. Información no publicada.
- RANDALL, J. E. 1964. Contributions to the Biology of the Queen Conch, *Strombus gigas*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Car.* 14(2): 246-295.
- RATHIER, I. 1989. L'exploitation des stocks et l'étude des populations de lambis dans la Caraïbe. *La Pêche Maritime*. 439-453.
- ROBERTSON, R. 1959. Observations on the spawn and veligers of conch (*Strombus*) in the Bahamas. *Proc. malac. Soc. London*, 33(4): 164-171.
- ROBERTSON, 1961. The feeding of *Strombus* and related herbivorous marine gastropods. *Notulae Naturae*, 343:1-9.
- ROFF, D. A. 1973a. On the accuracy of some mark-recapture estimators. *Oecologia* (Berl.) 12:15-34.
- ROFF, D. A. 1973b. An examination of some statistical tests used in the analysis of mark-recapture data. *Oecologia* (Berl.) 12:35-54.
- SIDDALL, S. E. 1984. Density-dependent levels of activity of Juveniles of the Queen Conch *Strombus gigas* Linné. *Journal of Shellfish Research*, 4(1): 1-67.
- SOBERON, M. J. 1987. Ecología de Poblaciones. Ed. Fondo de Cultura Económica. México. 149 pp.
- STEARNS, S.C., 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. 249 pp.

- STONER, A. W. 1989. Winter mass migration of juvenile queen conch *Strombus gigas* and their influence on the benthic environment. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 99-104.
- STONER, A. W. 1989. Density-dependent growth and grazing effects of juvenile queen conch *Strombus gigas* L. in a tropical seagrass meadow. *Journal Mar. Biol. Ecol.*, 1989, 130: 119-133.
- STONER, A. W., J. M. WALTE. 1990. Distribution and Behaviour of queen conch *Strombus gigas* relative to a seagrass standing crop. *Fish. Bull. U.S.*, 88: 573-585.
- STRASDINE, S.A. 1988. The queen conch fishery of Belize: an assessment of the resource, harvest sector and management. M.S. Thesis. Univ. British Columbia, Vancouver, B.C. 216 pp.
- WARMKE, G. L. and R. T. ABBOTT. 1961. Caribbean seashells. Livingston Publ. Co. Narberth, Pa., 346 pp.
- WEFER, G. and J. S. KILLINGLEY. 1980. Growth Histories of Strombid Snails from Bermuda Recorded in their O-18 and C-13 Profiles. *Marine Biology* 60: 129-135.
- 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.*, 4(1): 45-62.
- WOOD, R. S. and D. A. OLSEN. 1983. Application of biological knowledge to the management of the Virgin Islands Conch Fishery. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 35:112-121.