



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

Programa de Estudios de Posgrado

EFFECTO DE LA PESCA SOBRE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE  
*Panopea globosa*: UN ENFOQUE DE EVALUACIÓN  
POBLACIONAL BASADO EN LONGITUD.

T E S I S

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Biología Marina )

P r e s e n t a

**Marlene Anaid Luquin Covarrubias**

La Paz, Baja California Sur, agosto de 2021.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13: 00 horas del día 08 del Mes de agosto del 2021, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"Efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de *Panopea globosa*: un enfoque de evaluación poblacional basado en longitud"**

Presentada por el alumno:

**Marlene Anaid Luquin Covarrubias**

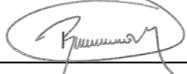
Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA

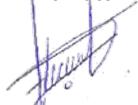
  
\_\_\_\_\_  
Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Director de Tesis

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Sergio Scarry González Peláez  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Raúl Martínez Rincón  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Francisco Arreguín Sánchez  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Luis Cesar Almendárez Hernández  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

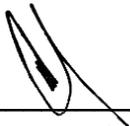
La Paz, Baja California Sur, a 10 de agosto de 2021.

Los miembros del comité de tesis de la estudiante Marlene Anaid Luquin Covarrubias del Programa de Doctorado en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el VoBo dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

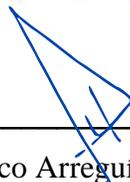
- Herramienta antiplagio:  
**Ithenticate**
- Filtros utilizados:  
**Bibliografía excluida**
- Porcentajes de similitud:  
**12%**

INFORME DE ORIGINALIDAD		
<b>12%</b>		
INDICE DE SIMILITUD		
FUENTES PRIMARIAS		
1	docplayer.es <small>Internet</small>	333 palabras — 1%
2	cibnor.repositorioinstitucional.mx <small>Internet</small>	267 palabras — 1%
3	Marlene Anaid Luquin-Covarrubias, Enrique Morales-Bojórquez. "Effects of stochastic growth on population dynamics and management quantities estimated from an integrated catch-at-length assessment model: Panopea globosa as case study", Ecological Modelling, 2021 <small>Crossref</small>	216 palabras — 1%
4	dspace.cibnor.mx:8080 <small>Internet</small>	201 palabras — 1%
5	peerj.com <small>Internet</small>	190 palabras — 1%
6	dof.gob.mx <small>Internet</small>	146 palabras — 1%
7	cybertesis.cibnor.mx:8080 <small>Internet</small>	108 palabras — < 1%
8	www.redalyc.org <small>Internet</small>	95 palabras — < 1%

**Firmas del comité**



Dr. Enrique Morales Bojórquez



Dr. Francisco Arreguín Sánchez



Dr. Luis Almendárez Hernández



Dr. Raúl Martínez Rincón



Dr. Sergio Scarry González Peláez



**2020**  
AÑO DE



## **Conformación de comités**

### **Comité Tutorial**

Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Director de Tesis

Dr. Sergio Scarry González Peláez  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Francisco Arreguín Sánchez  
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Luis Cesar Almendárez Hernández  
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas  
Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Dr. Sergio Scarry González Peláez  
Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón  
Dr. Francisco Arreguín Sánchez  
Dr. Luis Cesar Almendárez Hernández

### **Jurado de Examen**

Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Dr. Sergio Scarry González Peláez  
Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón  
Dr. Francisco Arreguín Sánchez  
Dr. Luis Cesar Almendárez Hernández

### **Suplentes**

Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota  
Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

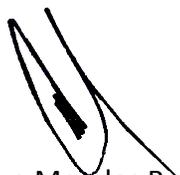
## Resumen

La evaluación de poblaciones de la almeja de sifón *Panopea globosa* en México se ha basado en estimaciones de densidad promedio. Este método no considera los rasgos biológicos de las especies, promoviendo una evaluación de datos pobres y un esquema de manejo pasivo, sin puntos de referencia biológicos para la captura y aprovechamiento del recurso. En este estudio, un modelo dinámico estructurado por tallas (MDET) fue desarrollado para analizar la dinámica de la población y cantidades relevantes para el manejo pesquero de *P. globosa*, incluyendo reclutamiento, selectividad, mortalidad por pesca, crecimiento individual, supervivencia, tasa de explotación, biomasa total y vulnerable a la longitud. Los cambios en la dinámica de la población fueron analizados mediante dos enfoques. Primero, cuatro matrices de crecimiento estocástico fueron integradas dentro de MDET (von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Schnute) asumiendo diferentes patrones de crecimiento y fue analizado su efecto sobre la dinámica de la población. Un criterio de información Akaike corregido fue usado para seleccionar el mejor rendimiento entre los cuatro MDETs. Segundo, la matriz con el mayor rendimiento fue usada para analizar el efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de 2010 a 2012 y de 2014 a 2016. Los resultados indicaron que el MDET asociado con la matriz de von Bertalanffy fue el mejor para describir la dinámica poblacional de *P. globosa*, proporcionando estimaciones conservadoras sobre la condición del stock. Por el contrario, la matriz logística mostró bajo rendimiento, exhibiendo las más altas estimaciones para todos los componentes de dinámica poblacional, tal como un incremento de 75.3% en el reclutamiento y 58.5% en la abundancia total con respecto a la matriz de con Bertalanffy. Adicionalmente, un efecto de sobrepesca fue identificado en la población de almeja de sifón; la tasa de explotación excedió los límites legales establecidos para la pesquería de 0.5% y 1%, incluso fueron capturados individuos menores a la talla mínima legal (130 mm de longitud de concha). De 2010 a 2012 se observó una disminución en la biomasa total (de 3,262 a 1,130 t) y el reclutamiento (representando una disminución del 86%). Posteriormente, de 2014 a 2016 se observó un incremento en el reclutamiento y biomasa total; sin embargo, este fue debido a la reubicación espacial de la mortalidad por pesca, promoviendo un mecanismo de agotamiento en serie en la pesquería.

**Palabras clave:** Dinámica poblacional, evaluación de stock, crecimiento estocástico, agotamiento en serie, manejo pesquero.

ORCID: 0000-0002-5972-9731

Vo.Bo.



Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Director de tesis

## Summary

Stock assessment of the geoduck clam *Panopea globosa* in Mexico has been based on average density estimates. This method do not consider the biological traits of the species, promoting a data-poor assessment and a passive management scheme without biological reference points for the harvest and conservation of the resource. In this study, a size-structured dynamic model (MDET) was developed to analyze the population dynamics and quantities relevant to fishery management of *P. globosa*, including recruitment, selectivity, fishing mortality, individual growth, survival, harvest rate, total and vulnerable biomass-at-length. The changes in the population dynamics were analyzed through two approaches. First, four stochastic growth matrices were integrated within MDET (von Bertalanffy, Gompertz, Logistic, and Schnute) assuming different growth patterns and their effect on the population dynamics was analyzed. A corrected Akaike information criterion was used to select the best performance among the four MDETs. Second, the matrix with the highest performance was used to analyze the effect of fishing on the population dynamics from 2010 to 2012 and 2014 to 2016. The results indicated that the MDET associated with the von Bertalanffy matrix was the best for describing the population dynamics of *P. globosa*, providing conservative estimates on the condition of the stock. Conversely, the Logistic matrix showed low performance, exhibiting the highest estimates for all the components of population dynamics, such as an increase of 75.3% in the recruitment and 58.5% in the total abundance with regard to the von Bertalanffy matrix. Additionally, an effect of overfishing was identified in the geoduck clam population; the harvest rate exceeded the legal limits established for the fishery of 0.5% and 1%, even the individuals smaller than the minimum legal size (130 mm) were harvested. Declines in the total biomass (from 3,262 to 1,130 t) and recruitment (representing an 86% decrease) were observed from 2010 to 2012. Subsequently, an increase occurred in recruitment and total biomass from 2014 to 2016; however, this was due to the spatial relocation of fishing mortality, promoting a serial depletion mechanism in the geoduck fishery.

**Keywords:** Population dynamics, stock assessment, stochastic growth, serial depletion, fishing management.

ORCID: 0000-0002-5972-9731

Vo.Bo.  


Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Director de tesis

**Dedicatoria**

*A mi familia y amigos que confiaron en mi y me dieron su apoyo incondicional.*

## **Agradecimientos**

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. por ser la institución receptora de mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo otorgado a través de la beca doctoral No. 337484.

A mi Director de Tesis, Dr. Enrique Morales Bojórquez por su compromiso, disponibilidad y apoyo incondicional. Gracias por su paciencia y su motivación constante, por compartirme su conocimiento siempre con gran entusiasmo y entrenarme de manera rigurosa para lograr mis metas. Por siempre dedicarme el tiempo necesario para aclarar mis dudas y aprender cada vez más. Finalmente, gracias por ser un fiel defensor de tus alumnos, eres un Director admirable.

Al Comité Tutorial, Dr. Francisco Arreguín Sánchez, Dr. Sergio Scarry González Peláez, Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón y Dr. Luis Cesar Almendárez Hernández muchas gracias por su tiempo, disposición y valiosos comentarios que permitieron mejorar este trabajo de investigación. Gracias por siempre ponerme nuevos retos y ayudarme a crecer profesionalmente.

A la Dirección de Estudios de Posgrado por el apoyo otorgado durante mi formación académica en la institución. Particularmente, a la Dra. Gracia Gómez, Lic. Horacio Sandoval, Tania Núñez, Lic. Osvelia Ibarra y Lic. Leticia González por su admirable amabilidad, apoyo y orientación para realizar procedimientos académicos.

Gracias al equipo de “Stock Assessment y + allá” por los momentos de diversión y aprendizaje, por compartirme su conocimiento y hacer colaboraciones tan enriquecedoras.

Gracias a todos los nuevos amigos que hice en esta etapa y a los amigos que permanecieron apoyándome, animándome y haciendo mis días felices.

<b>Contenido</b>	
<b>Resumen</b> .....	i
<b>Summary</b> .....	ii
<b>Dedicatoria</b> .....	iii
<b>Agradecimientos</b> .....	iv
<b>Contenido</b> .....	v
<b>Lista de figuras</b> .....	vii
<b>Lista de tablas</b> .....	ix
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	5
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b> .....	12
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	13
<b>5. OBJETIVOS</b> .....	14
5.1 Objetivo general .....	14
5.2 Objetivos particulares .....	14
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	15
6.1 Datos biológicos y capturas .....	15
6.2 Dinámica Poblacional .....	16
6.4 Condiciones iniciales .....	17
6.3 Crecimiento individual y supervivencia .....	18
6.5 Reclutamiento .....	21
6.6 Mortalidad por pesca y selectividad .....	21
6.7 Cantidades de manejo .....	22
6.8 Estimación de parámetros .....	23
6.9. Selección del modelo .....	25
<b>7. RESULTADOS</b> .....	27
7.1 Evaluación de los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo de <i>P. globosa</i> , asociados a cuatro matrices de crecimiento estocástico. ....	27
7.1.1 Ajuste de MDET a los datos de captura a la longitud .....	27
7.1.2 Crecimiento individual .....	29
7.1.3 Reclutamiento .....	31
7.1.4 Selectividad .....	31
7.1.5 Mortalidad por pesca .....	32
7.1.6 Tasa de explotación .....	33
7.1.7 Abundancia total .....	34
7.1.8 Biomasa total y vulnerable .....	35
7.1.9 Selección del modelo .....	37
7.2 Efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de <i>P. globosa</i> .....	37
7.2.1 Descripción de los datos biológicos .....	37
7.2.2 Ajuste de MDET <sub>VB</sub> a los datos de captura a la longitud .....	38
7.2.3 Reclutamiento .....	41
7.2.4 Selectividad .....	42
7.2.5 Mortalidad por pesca .....	43
7.2.6 Tasa de explotación .....	44
7.2.7 Abundancia total .....	46

7.2.8 Biomasa total y vulnerable .....	48
<b>8. DISCUSIÓN</b> .....	51
8.1 Evaluación de los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo de <i>P. globosa</i> , asociados a cuatro matrices de crecimiento estocástico. ....	51
8.2 Efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de <i>P. globosa</i> . ....	58
8.3 Adaptaciones al manejo pesquero de <i>P. globosa</i> .....	67
8.3.1 Condición actual del recurso .....	68
8.3.2 Puntos de referencia biológicos.....	69
8.3.3 Estrategias de recuperación .....	70
<b>9. CONCLUSIONES</b> .....	72
<b>10. LITERATURA CITADA</b> .....	74
<b>11. ANEXOS</b> .....	88
Anexo A. Registro de las capturas comerciales de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora de 2010 a 2016. ....	88
Anexo B. Símbolos y descripción de parámetros y variables usadas en el modelo MDET. ....	89
Anexo C. Cambios y expansión del área de pesca (km <sup>2</sup> ) de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora.....	91
Anexo D. Artículo Publicado .....	92
Anexo E. Artículo Publicado.....	124
Anexo F. Artículo Sometido .....	136

## Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Localización geográfica de la zona de estudio (polígono negro) en Puerto Peñasco, Sonora, México.....	16
<b>Figura 2.</b> Diagrama de flujo de MDET usado para evaluar la dinámica de la población y cantidades de manejo de <i>P. globosa</i> . .....	17
<b>Figura 3.</b> Ajuste de MDET a los datos de captura a la longitud de <i>P. globosa</i> , usando cuatro modelos de crecimiento estocástico alternativos. La línea oscura indica el modelo y las barras grises muestran la distribución de frecuencia de longitud observada durante 2010. ....	28
<b>Figura 4.</b> Matrices de crecimiento estocástico estimadas para <i>P. globosa</i> desde MDET usando cuatro hipótesis de crecimiento basadas sobre una función de densidad probabilística gamma. ....	31
<b>Figura 5.</b> Patrón de reclutamiento estimado durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.....	31
<b>Figura 6.</b> Selectividad estimada durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.....	32
<b>Figura 7.</b> Mortalidad por pesca separable estimada durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico. ....	33
<b>Figura 8.</b> Tasa de explotación estimada durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.....	34
<b>Figura 9.</b> Abundancia total estimada durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.....	35
<b>Figura 10.</b> Biomasa total estimada durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.....	36
<b>Figura 11.</b> Biomasa vulnerable estimada durante 2010 para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.....	36
<b>Figura 12.</b> Ajuste de MDET <sub>VB</sub> a los datos de captura a la longitud de <i>P. globosa</i> para dos periodos de tiempo de 2010-2012 y 2014-2016. La línea oscura indica el modelo y las barras grises muestran la distribución observada de frecuencia de longitud. ....	40
<b>Figura 13.</b> Patrón de reclutamiento estimado para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016....	42
<b>Figura 14.</b> Selectividad estimada para la población de <i>P. globosa</i> durante 2010-2012 y 2014-2016 en Puerto Peñasco, Sonora. ....	43
<b>Figura 15.</b> Mortalidad por pesca separable estimada para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016....	44
<b>Figura 16.</b> Tasa de explotación estimada para los individuos menores a la talla mínima legal de 130 mm de longitud de concha de <i>P. globosa</i> . A) periodo de tiempo de 2010-2012. y B) periodo de tiempo de 2014-2016. ....	45
<b>Figura 17.</b> Tasa de explotación estimada para los individuos mayores a la talla mínima legal de 130 mm de longitud de concha de <i>P. globosa</i> . A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016. ....	46
<b>Figura 18.</b> Abundancia total estimada para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012. y B) periodo de tiempo de 2014-2016. ....	47
<b>Figura 19.</b> Biomasa total estimada para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016. ....	49

<b>Figura 20.</b> Biomasa vulnerable estimada para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016.....	50
<b>Figura 21.</b> Cambios espacio-temporales en el área de pesca de <i>P. globosa</i> desde 2009 a 2016..	67
<b>Figura 22.</b> Costos teóricos del ordenamiento pesquero para evitar la sobrepesca de <i>P. globosa</i> . Los costos incrementan progresivamente de izquierda a derecha con la incorporación de acciones de manejo (Ac). Así, la combinación de acciones podría modificar el estado de la población y la delimitación del estado de la población podría involucrar la definición de los PRB aceptados por los manejadores. ....	69

**Lista de tablas**

<b>Tabla I.</b> Parámetros poblacionales de <i>P. globosa</i> estimados por MDET durante 2010, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico alternativos.....	29
<b>Tabla II.</b> Clasificación de los MDETs asumiendo diferentes hipótesis de crecimiento estocástico basada sobre el criterio de información de Akaike (AICc), número de parámetros ( $\theta_i$ ), diferencias Akaike ( $\Delta_i$ ) y peso Akaike ( $w_i$ ).....	37
<b>Tabla III.</b> Estadísticos descriptivos de las variables biológicas de longitud de concha y peso vivo de <i>P. globosa</i> en la región de Puerto Peñasco, Sonora.....	38
<b>Tabla IV.</b> Parámetros poblacionales de <i>P. globosa</i> estimados por el modelo dinámico estructurado por talla (MDET <sub>VB</sub> ). .....	39
<b>Tabla V.</b> Cantidades de manejo estimadas para la población de <i>P. globosa</i> en Puerto Peñasco, Sonora. ....	49
<b>Tabla VI.</b> Comparación de métodos estadísticos para estimar matrices de crecimiento estocástico dentro de modelos de evaluación de stock estructurados por longitud.....	56

## 1. INTRODUCCIÓN

Históricamente las poblaciones de invertebrados marinos fueron consideradas resilientes a la sobreexplotación, especialmente aquellas de moluscos bivalvos, donde se tomó como argumento principal los altos desoves que caracterizan al grupo, los cuales deberían ser reflejados en una alta fertilidad y altos niveles de reclutamiento, favoreciendo la renovación de sus poblaciones (Peterson, 2002; Tracey y Lyle, 2011). Sin embargo, está bien documentado el colapso de varias poblaciones de recursos sedentarios tales como el callo (*Euvola ziczac*, Linnaeus, 1758) en Brasil (Pezzuto y Borzone, 2004), la almeja mariposa (*Callista chione*, Linnaeus, 1758) en el noroeste del mar Mediterráneo (Baeta *et al.*, 2014) y la almeja de sifón (*P. generosa*, Gould, 1850 y *P. zelandica*, Quoy y Gaimard, 1835) en Canadá y Nueva Zelanda, respectivamente (Khan, 2006; Gribben y Heasman, 2015), donde la causa principal ha sido la sobrepesca. Uno de los principales problemas es que los individuos sedentarios están espacialmente estructurados como metapoblaciones, las cuales son conectadas unas con otras mediante dispersión larval. Dentro de las metapoblaciones los individuos son distribuidos y concentrados en forma de parches. Estas características espaciales hacen a las poblaciones más susceptibles al agotamiento en serie y sobreexplotación en comparación con la mayoría de las especies de peces, debido a que sus pesquerías ofrecen usualmente la oportunidad para identificar y dirigir el esfuerzo pesquero a los individuos parcialmente agrupados, incluso ellos pueden ser seleccionados de acuerdo al sexo, talla o criterios estéticos que son demandados en el mercado (Smith y Sainte, 2004). En el caso particular de las almejas del género *Panopea* una desventaja adicional es que ellas tienen una dinámica poblacional caracterizada por una prolongada longevidad; así, sus poblaciones pueden estar compuestas por muchas clases anuales, sugiriendo un aparente estado de estabilidad en su abundancia (Orensanz *et al.*, 2004). Tales aspectos dificultan su evaluación y manejo de pesquero.

En México, la pesquería de almeja de sifón ha sido desarrollada para dos especies de importancia comercial: *Panopea generosa* distribuida en el noroeste del Océano Pacífico y *P. globosa* (Dall, 1898) capturada en el Golfo de California y suroeste de la Península de Baja California (González-Peláez *et al.*, 2013). Desde el inicio de la pesquería, ambas especies

mostraron un incremento rápido en las capturas desde 38 t en 2002 hasta 6,951 t en 2014; sin embargo, en los últimos años, las capturas y el rendimiento de *Panopea* spp. han mostrado una disminución (Aragón-Noriega *et al.*, 2012; DOF, 2018a). De acuerdo con Mullon *et al.* (2005) el colapso es definido como un periodo sostenido de valores bajos de capturas, después de un periodo de valores elevados en la pesca; así, tres patrones principales en la dinámica de las pesquerías pueden ser observados previo al colapso: 1) una disminución prolongada y regular en las capturas, 2) una caída en las capturas después de varias caídas y recuperaciones y 3) una caída repentina después de un periodo relativamente largo y estable de niveles altos de capturas. De acuerdo con Harley *et al.* (2001), los niveles de capturas por si mismos no reflejan los cambios en la abundancia de la población. En su caso, un indicador de abundancia relativa (e.g., CPUE, densidad) es necesario para asumir la proporcionalidad en la abundancia; por lo tanto, los cambios en la población son observados mediante el indicador de la pesquería comercial.

Para el recurso de almeja de sifón (*Panopea* spp.) el estado actual de la mayoría de sus poblaciones es desconocido en México. Tradicionalmente, uno de los principales problemas para evaluar pesquerías es la falta de información clave y continua, esencial para la implementación de modelos de evaluación de stock y manejo pesquero efectivo (Arreguín-Sánchez y Arcos-Huitrón, 2011; Ramírez-Rodríguez y Ojeda-Ruíz, 2012). Actualmente, las poblaciones de almeja de sifón son evaluadas usando estimaciones de densidad promedio que definen el tamaño del stock susceptible a la captura (Cortez-Lucero *et al.*, 2014; Aragón-Noriega *et al.*, 2016; Larios-Castro *et al.*, 2021). Este método de evaluación es limitado para proveer información sobre aspectos de dinámica poblacional y estado de deterioro de la población, además es sensible a sobreestimar la biomasa total debido a la extrapolación realizada desde un área pequeña a una de mayor extensión. Estas limitaciones en tipo, cantidad y calidad de datos clasifican a la pesquería en una situación de datos pobres o limitados, tal clasificación puede incluir cualquiera de las siguientes características: a) observaciones limitadas y sin series cronológicas de información, b) la calidad de datos es deficiente o variable y difícil de verificar, c) la investigación y manejo pesquero han sido retrasados en la explotación, d) en pesquerías estructuradas espacialmente los datos recopilados pueden no ser representativos de la población total y e) en pesquerías con muchos operadores pequeños y sitios de desembarque el

monitoreo integral es complejo y exige una alta disponibilidad de recursos económicos (Dowling *et al.*, 2015).

Adicionalmente, cuando los métodos de evaluación son basados en datos pobres, ellos pueden conducir al diseño de estrategias de manejo limitadas o inadecuadas (Fitzgerald *et al.*, 2018). En la pesquería de almeja de sifón, el manejo pesquero sigue siendo un reto, las tácticas de manejo establecidas para regular la pesquería se basan en los siguientes criterios: 1) una talla mínima legal de 130 mm de longitud de concha, 2) una máxima captura permisible de 0.5% de la biomasa total estimada para pesca de fomento y 1% para pesca comercial, 3) restricción de las actividades de pesca exclusivamente en bancos identificados previamente y 4) la densidad de los bancos permitidos para explotación debe ser mayor que 0.04 almejas/m<sup>2</sup> (Aragón-Noriega *et al.*, 2012). Estas regulaciones corresponden a un esquema de manejo pasivo, el cual no establece puntos de referencia biológicos para la explotación del recurso, que indiquen los niveles de precaución en la pesquería. Adicionalmente, la estrategia de manejo basada en el 1% de la biomasa virgen sobre un horizonte de 50 años es implementada incorrectamente, debido a que las estimaciones de biomasa virgen son desconocidas para *Panopea* spp. es imposible determinar el cambio en el estado de las poblaciones. Generalmente, la estrategia de manejo para una nueva pesquería debe ser adaptada y actualizada anualmente; así, el sistema de manejo debe ser vinculado a los objetivos de manejo pesquero y desarrollo de la pesquería, el cual debe cambiar a lo largo del tiempo dependiendo de las demandas de la pesca, la condición del stock y la asesoría de manejo (Hilborn, 2007). Sin embargo, en los últimos 11 años, el marco legal para regular la pesquería de *Panopea* spp. no ha sido actualizado con respecto al estado de las poblaciones, los objetivos de manejo no han sido claramente definidos y existe una evidente sobrerregulación en los instrumentos de política pesquera, donde la información contenida es repetitiva y no ha sido adaptada a las características biológicas de cada especie, de manera que ambas especies son reguladas de manera indistinta.

El sistema de evaluación y manejo pesquero implementado para *Panopea* spp. en México ha mostrado deficiencias para mantener la sustentabilidad de las poblaciones, tal es el caso de *P. globosa* en el Océano Pacífico mexicano donde la abundancia ha disminuido drásticamente (Amezcuca-Castro *et al.*, 2019). Un efecto similar parece estar ocurriendo en la población de *P. globosa* de Puerto Peñasco, Sonora, donde se ha observado una caída en el rendimiento y una

pérdida en la rentabilidad del recurso. De esta manera, nuevos métodos de evaluación de stock deben ser implementados y cambiar en el corto plazo las regulaciones de manejo establecidas inicialmente para la pesquería, transitando de un manejo pasivo hacia un manejo activo. Actualmente, los datos biológicos e información pesquera se han incrementado para algunas poblaciones de almeja de sifón y esto puede mejorar los resultados esperados desde la evaluación de stock, proporcionando nuevas estimaciones sobre el estado de las poblaciones, puntos de referencia biológicos, estrategias de manejo más efectivas para la explotación y análisis de riesgo. Tal información puede ser incorporada en el marco legal, mejorando el manejo pesquero y asesoría a las partes interesadas.

## 2. ANTECEDENTES

Las almejas del género *Panopea*, son conocidas comúnmente con el nombre de almeja de sifón, generosa, chiluda, o geoduck (Botello *et al.*, 2010). Son bivalvos excavadores de los más grandes del mundo, se encuentran enterrados hasta un metro en sustratos arenosos y lodoso-arenosos, desde la zona intermareal hasta 110 m de profundidad (Goodwin y Pease, 1989; Goodwin y Pease, 1991). Su distribución es en forma de “parches”, las densidades de los grupos pueden variar dependiendo del sustrato y la profundidad en que se encuentren (Feldam *et al.*, 2004). Se alimentan por filtración de fitoplancton y material orgánico, mediante un sifón contráctil que se extiende a la superficie del fondo marino para llevar a cabo funciones biológicas de alimentación y reproducción (Goodwin y Pease, 1989). El ciclo de vida de *Panopea* spp. incluye siete estadios principales: el huevo fertilizado, una larva trocófora, dos estadios de larva veliger, una fase postlarval, el juvenil y el adulto (Ferreira-Arrieta *et al.*, 2015; González-Peláez *et al.*, 2018). Los adultos presentan sexos separados y un ciclo reproductivo anual; las hembras pueden producir de 15 a 20 millones de huevos; sin embargo, menos de la mitad son liberados durante el evento de desove (Goodwin *et al.*, 1979). A pesar de su alta fecundidad, el reclutamiento de individuos juveniles es muy bajo y altamente variable entre áreas relativamente cercanas y años. Particularmente, para *P. generosa* se ha identificado que altos niveles de captura pueden afectar negativamente las tasas de reclutamiento en el corto plazo (Zhang y Campbell, 2004). Además, algunos factores físicos (hidrodinámica) y biológicos (depredación) son determinantes en el asentamiento de larvas y supervivencia de juveniles (Zhang y Campbell, 2004). El reclutamiento a la pesquería inicia a partir de los 4 años de edad y los individuos están completamente reclutados a los 12 años (Harbo *et al.*, 1983).

Para *Panopea* spp. el crecimiento en longitud y peso es rápido durante los primeros 3 o 4 años de vida, alcanzando un incremento máximo en longitud de hasta 60 mm en áreas detectadas con rápido crecimiento (Goodwin, 1976). Posteriormente, el crecimiento disminuye en individuos adultos, los cuales alcanzan la longitud asintótica después de los 10 años (Andersen, 1971; Harbo *et al.*, 1983). Diferencias en el crecimiento han sido detectadas para *P. generosa*, tanto entre poblaciones como a lo largo del gradiente latitudinal; de esta manera, almejas más pequeñas, jóvenes y de rápido crecimiento fueron encontradas en áreas del sur de Canadá, en

comparación con regiones del norte (Bureau *et al.*, 2002). Asociado a su lento crecimiento, las almejas de sifón presentan una prolongada longevidad. En las costas de Canadá *P. generosa* mostró una edad máxima de 168 años (Bureau *et al.*, 2002), mientras que en las costas del Océano Pacífico Mexicano la especie ha alcanzado una edad máxima de 96 años (Calderón-Aguilera *et al.*, 2010); por su parte, se ha registrado una edad máxima de 47 años para *P. globosa* (González-Peláez *et al.*, 2015a). La mortalidad es elevada durante los primeros estadios de vida, cuando los huevos y larvas están susceptibles a depredación en la columna de agua, lo cual implica potenciales fallas en el reclutamiento (Goodwin, 1976). Al alcanzar el primer año de vida y convertirse en organismos bentónicos, la mortalidad decrece considerablemente (Sloan y Robinson, 1984).

Alrededor del mundo se han identificado 8 especies del género *Panopea*, principalmente distribuidas en aguas templadas, con excepción de *P. australis* (G.B. Sowerby I. 1833), *P. globosa* y *P. bitruncata* (Conrad, 1872), que se extienden dentro de los márgenes tropicales (Yonge, 1971). En el Océano Atlántico se encuentran *P. glycymeris* (= *aldrovandi*) (Born, 1778), desde Portugal hasta África del sur, incluido el Mar Mediterráneo, *P. bitruncata*, alrededor de Florida y *P. abbreviata* (Valenciennes, 1839), en las costas de Argentina (Morsán y Ciocco, 2004). En el Océano Pacífico sur se distinguen *P. zelandica* y *P. smithae* (Powell, 1950) alrededor de las costas de Nueva Zelanda (Breen *et al.*, 1991) y *P. australis* en el sureste de Australia (Beesley *et al.*, 1998). En el Pacífico oeste se distribuye *P. japonica* (Adams, 1850), en las costas de Japón, China y Corea (Rocha-Olivares, *et al.*, 2010). Finalmente, en el Pacífico de Norteamérica se han diferenciado dos especies, *P. generosa*, distribuida del sur de Alaska a la península de Baja California y *P. globosa*, en el Golfo de California hasta Bahía Magdalena, México (González-Peláez *et al.*, 2013).

Históricamente, la pesquería de la almeja de sifón *P. generosa* inició en el año de 1970 en las costas del estado de Washington, EUA y en 1976 en British Columbia, Canadá. Los sistemas de manejo aplicados para *P. generosa* han sido radicalmente diferentes en ambos países, según Orensanz *et al.* (2004) en British Columbia el manejo pesquero de la almeja de sifón ha sido aplicado suponiendo que es un pez, por el contrario, en Washington el manejo del recurso

supone que es un árbol. En Canadá, la pesquería es regulada mediante cuotas de captura asignadas a partir de licencias a un grupo limitado de usuarios. En total la cuota extraíble es de 1% de la biomasa inicial o virgen ( $B_0$ ), para explotar el 50% de  $B_0$  sobre un horizonte de 50 años. La cuota total es dividida en partes iguales para todos los usuarios y la explotación es realizada bajo un esquema de rotación de bancos dentro de tres extensas regiones que a su vez se dividen en tres subregiones (Khan, 2006). En Estados Unidos de América, las áreas de pesca tienen límites bien definidos y son subastadas a personas o empresas privadas. Hasta 1998 la tasa de explotación fue del 2% de la  $B_0$ , posteriormente, la captura permisible fue estimada bajo la estrategia de manejo de  $F_{40}$  incrementando la explotación al 2.7% de la biomasa actual estimada. Las áreas de pesca son auditadas previo a la explotación usando un criterio de recuperación; de esta manera, un área no puede ser re-abierta para explotación si esta no ha regresado a su condición de inicio, es decir, antes de ser explotada (Orensanz *et al.*, 2004).

En México, la pesquería de almeja de sifón inició en el año 2000 bajo un régimen de pesca de fomento y en 2004 se otorgaron los primeros permisos de pesca comercial (Ramírez-Félix *et al.*, 2012). Desde el inicio, la pesquería fue llevada a cabo mediante tres fases principales: la primera es una fase de prospección, en la cual los pescadores buscan obtener permisos de pesca para desarrollar una nueva pesquería. De esta manera, el Instituto Nacional de Acuicultura y Pesca (INAPESCA) establece un diseño de muestreo para monitorear y delimitar nuevos bancos de pesca útiles para explotación. La segunda es una de fase fomento donde la máxima captura permisible es sustentada en el 0.5% de la biomasa total estimada por banco, considerando únicamente a los individuos mayores a la talla mínima legal de 130 mm de longitud de concha. Durante esta fase, las actividades de pesca son implementadas con el propósito de investigación, exploración y evaluación; así, un programa de monitoreo es implementado basado en datos dependientes de la pesca. La tercera fase corresponde a la pesca comercial, la cual considera que las áreas ya han sido exploradas y definidas con los bancos productivos, los de baja densidad y los bancos para conservación o exclusión de pesca; así, la máxima captura permisible se basó en el 1% de la biomasa estimada por banco autorizado (DOF, 2012a; DOF, 2012b).

Aunque este programa de investigación fue implementado al inicio de la pesquería, la información biológica y pesquera para las especies *Panopea* era desconocida en México. Por lo tanto, el marco legal para regular la pesquería de *P. generosa* y *P. globosa* fue implementado hasta el año 2010 mediante la incorporación de la hoja técnica de *Panopea* spp en Carta Nacional Pesquera y el Programa de Ordenamiento Pesquero (Botello *et al.*, 2010), el cual no fue un documento vinculante; sin embargo, constituyó la primera iniciativa para los planes de manejo pesquero. Posteriormente, durante 2012 el primer plan de manejo fue establecido para las pesquerías de las costas de Baja California en el Océano Pacífico y el segundo para la costa de Sonora en el Golfo de California (DOF, 2012a; DOF, 2012b). La Carta Nacional Pesquera, fue modificada en el 2012 y 2018 (DOF, 2010; DOF, 2012c; DOF, 2018a). Finalmente, la Norma Oficial Mexicana NOM-014-SAG/PESC-2015 fue establecida en 2015 (DOF, 2015; DOF, 2018b). Aunque estos instrumentos de política pesquera legalmente tienen funciones diferentes, las regulaciones de manejo incluidas en los documentos oficiales han sido repetitivas y no han considerado las diferencias en los rasgos biológicos entre las dos especies distribuidas en las costas mexicanas.

Actualmente, varios aspectos sobre la biología básica y demografía son conocidos para *Panopea* spp. en México. Estudios de edad y crecimiento han sido desarrollados para varias poblaciones, incluyendo validación de edad y estimación de parámetros de crecimiento mediante un enfoque de inferencia multimodelo, este procedimiento permite la confrontación de diferentes supuestos, hipótesis y modelos, así como una evaluación cuantitativa para elegir el modelo más adecuado para describir el crecimiento de cada población particular (González-Peláez *et al.*, 2015a; Luquin-Covarrubias *et al.*, 2016a; Hidalgo de la Toba *et al.*, 2018). Por otro lado, diferentes métodos han sido implementados para estimar la mortalidad natural, tales como la ecuación de Pauly (1980), método de marcado-recaptura y modelo gnomónico (Cortez-Lucero *et al.*, 2011; González Peláez *et al.*, 2015b). La biología reproductiva es también conocida, los estudios han incluido aspectos sobre el desarrollo gonádico, longitud de primera madurez y análisis bioquímicos de las gónadas (Calderon-Aguilera *et al.*, 2014; Aragón-Noriega, 2015; Arcos-Ortega *et al.*, 2015). Adicionalmente, aspectos tales como el desarrollo larval (Ferreira-Arrieta *et al.*, 2015; González-Peláez *et al.*, 2018), filogenia (Leyva-Valencia *et al.*, 2012),

estructura genética de las poblaciones (Munguia-Vega *et al.*, 2015) y distribución espacial (González-Peláez *et al.*, 2013) son conocidos para ambas especies. A pesar de la amplia información científica generada en los últimos años, la información sobre la dinámica poblacional y métodos de evaluación de poblaciones para estimar abundancia y biomásas son escasos. La efectividad del manejo pesquero depende de la información sobre la dinámica poblacional obtenida de la evaluación de stock, los cuales han sido pobremente desarrollados para la pesquería de almeja de sifón, incluso a nivel mundial.

En México, la evaluación de la almeja de sifón *Panopea* spp. ha sido basada en datos independientes de la pesca. Tradicionalmente, un diseño de muestreo aleatorio estratificado es implementado por el INAPESCA para identificar los bancos con alta densidad de almeja de sifón; de esta manera, estaciones de muestreo son realizadas aleatoriamente dentro de cada banco de pesca, usando una unidad de muestreo de 50 m<sup>2</sup> (transecto de 25 m x 2 m). Las almejas dentro de cada transecto son contadas y removidas del sustrato para estimar la densidad media asumiendo una distribución homogénea de los individuos. Posteriormente, la estimación de biomasa es obtenida por la extrapolación de la densidad media dentro de los bancos identificados. Este procedimiento es repetido sistemáticamente cuando nuevos bancos son identificados para pesca y ha sido el enfoque usado para cuantificar la abundancia y disponibilidad de almeja de sifón, así como para asignar las licencias de pesca (Larios-Castro *et al.*, 2021). Este sistema de evaluación fue adoptado desde los esquemas de manejo aplicados para las pesquerías de *P. generosa* en Washington y British Columbia (Bradbury *et al.*, 2000; Zhang y Hand, 2006). Aunque el método fue replicado y adaptado satisfactoriamente para las poblaciones de almeja de sifón en México, eventualmente la pesquería ha requerido nuevas adaptaciones y mejoras que proporcionen información más precisa sobre los bancos de pesca, la abundancia disponible para pesca y el estado de las poblaciones.

De esta manera, Cortez-Lucero *et al.* (2014) usaron el método aleatorio estratificado en la zona central del Golfo de California, para delimitar y evaluar diez bancos de pesca de *P. globosa*. Las estimaciones de densidad y abundancia por banco fueron propuestas para la zona, donde los bancos con mayor densidad de almejas fueron ubicados al sur de la zona de estudio. Debido a la

variabilidad en las estimaciones de densidad por banco, los autores sugirieron un manejo pesquero diferenciado por banco de pesca. Adicionalmente, el efecto de la concentración de clorofila, la temperatura superficial del mar, la turbidez y el ciclo de mareas sobre las estimaciones de densidad de almeja de sifón fue analizado dentro de la misma zona de estudio. La densidad fue estimada usando tres métodos de muestreo: 1) distancia inversa a una potencia, 2) curvatura mínima y 3) método de kriging. Los resultados mostraron que la densidad de *P. globosa* presentó diferencias significativas entre tres agregaciones identificadas con alta densidad; sin embargo, la densidad no estuvo correlacionada con ninguno de los factores ambientales considerados (Aragón-Noriega *et al.*, 2016). Recientemente, Larios-Castro *et al.* (2021) analizó los cambios en la densidad promedio y biomasa de *P. globosa* en la región de Bahía Magdalena, BCS, donde se incluyeron diferentes funciones de densidad probabilística, tales como Gaussiana, Pennington y Kappenman considerando diferentes supuestos para evaluar la distribución en parches, característica de las poblaciones de almeja de sifón. En este estudio las estimaciones de densidad y biomasa mostraron disminuciones drásticas a lo largo del periodo de tiempo y una alta tasa de explotación para individuos adultos. Adicionalmente, un gráfico de Kobe fue implementado para la pesquería mostrando un estado de sobrepesca en la población.

Por su parte, los modelos de evaluación de stock basados en datos de captura a la longitud han sido también propuestos para la pesquería de *P. globosa*, como una mejor alternativa para evaluar la dinámica de sus poblaciones. Usualmente, estos modelos matemáticos estructurados por longitud han tomado como referencia la propuesta de Sullivan *et al.* (1990), la cual describe la explotación y crecimiento de los individuos en la población explícitamente en términos de longitud y se basa en dos relaciones principales: 1) la relación entre la captura a la longitud y la abundancia y 2) los cambios en número a la longitud desde un intervalo de tiempo al siguiente. De esta manera, Pérez-Valencia y Aragón-Noriega (2012) usaron un modelo estructurado por tallas para determinar la biomasa en una zona virgen de la región del alto Golfo de California, así como la distribución de los organismos y delimitación de bancos para pesca. Aunque el modelo estructurado por tallas permite proveer salidas específicas sobre la dinámica de la población y cantidades de manejo por intervalo de longitud, los resultados estuvieron limitados a la

estimación de biomasa y definir el tamaño y ubicación del banco de pesca. Posteriormente, el modelo de Sullivan fue también aplicado por Amezcua-Castro *et al.* (2019) para la población de *P. globosa* en la región de Bahía Magdalena, el análisis identificó los cambios en la dinámica de la población entre 2005 y 2014 incluyendo el crecimiento individual, supervivencia, selectividad, reclutamiento, tasa de explotación, abundancia y biomasa total y vulnerable. Los resultados mostraron cambios en el área de pesca demostrando un agotamiento espacial en serie como consecuencia de la expansión del área de pesca a través del tiempo. Este mecanismo ocurre cuando los pescadores dirigen la captura a áreas donde una mayor densidad de individuos está congregada, dejando los parches con poca o nula densidad dentro del banco de pesca. De esta manera, si los cambios en el área explotada son ignorados, la sustentabilidad del recurso puede ser confundida, provocando decisiones de manejo erróneas con respecto al estado de la población.

### 3. JUSTIFICACIÓN

La pesquería de almeja de sifón *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, ha sido una de las más recientes en el país, los primeros permisos de fomento fueron otorgados en 2008 y durante 2012 inició la pesca comercial. Desde el inicio, la población ha sido evaluada mediante estimaciones de densidad promedio, las cuales son limitadas para proveer información sobre la dinámica poblacional, el estado de la población y estimaciones de manejo pesquero explícitas. La falta de información biológica y pesquera ha dado como resultado la aplicación de un sistema de manejo pasivo, el cual establece una estrategia de manejo sin sustento biológico que defina cuanta biomasa debe ser extraída sin que la población sea sobreexplotada y no establece puntos de referencia biológicos que definan los límites de pesca permitidos para la conservación del recurso. Recientemente, los bancos de almeja de sifón han mostrado disminuciones en la densidad y los pescadores han tenido pérdidas en el rendimiento económico, lo cual sugiere una pérdida de la biomasa total asociada a la pérdida de estabilidad de la población. Este efecto puede afectar la capacidad de recuperación poblacional, la estructura de tallas y edades, la fertilización, fecundación y reclutamiento. El presente trabajo de investigación propone un nuevo método para la evaluación del stock, que permitirá obtener información sobre el estado de la población, la dinámica poblacional y cantidades de manejo de *P. globosa*, los cuales no han sido estimados mediante las evaluaciones de stock tradicionales. Las cantidades de manejo estimadas permitirán hacer contribuciones sobre manejo explícito, esenciales en el establecimiento de puntos de referencia objetivos y límites que permitan la recuperación de poblaciones afectadas y el mantenimiento de los stocks saludables. En este sentido, el uso de nueva información basada en modelos de evaluación robustos facilitará la transición desde un manejo pasivo hacia un manejo activo aplicado a la pesquería de *P. globosa*.

#### **4. HIPÓTESIS**

La abundancia de adultos reproductores y el reclutamiento de *P. globosa* dentro de la región de Puerto Peñasco han disminuido como consecuencia de un mecanismo de agotamiento en serie, propiciado por la naturaleza sésil de la especie, la carencia de puntos de referencia biológicos y a una estrategia de manejo pasivo para la explotación del recurso.

## 5. OBJETIVOS

### 5.1 Objetivo general

Determinar el efecto de sobrepesca en la población de *P. globosa* y sus implicaciones sobre la dinámica poblacional y cantidades de manejo en Puerto Peñasco, Sonora.

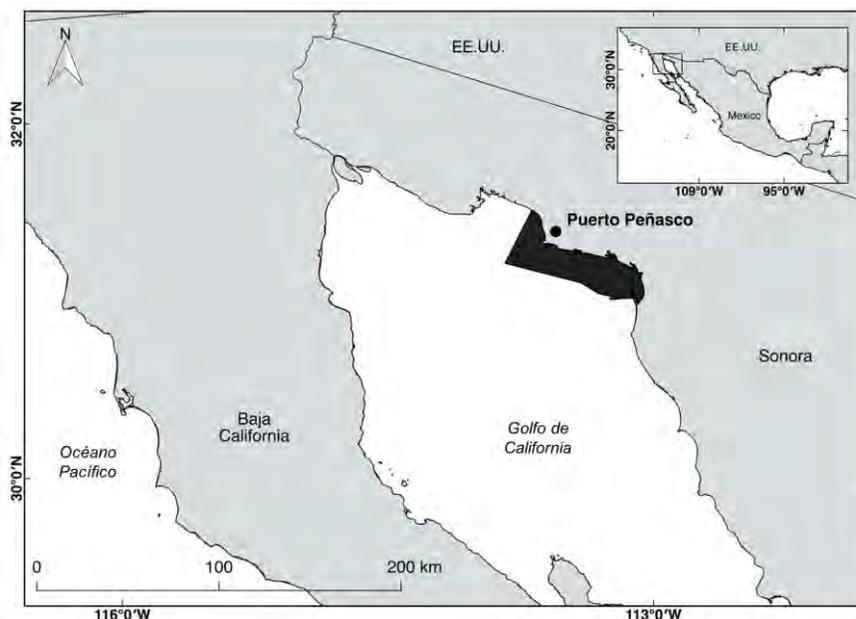
### 5.2 Objetivos particulares

- Evaluar los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo de *P. globosa* asociados a distintos patrones de crecimiento estocástico.
- Estimar la variabilidad en el patrón de crecimiento, reclutamiento y mortalidad a la longitud de *P. globosa*.
- Estimar la biomasa total y vulnerable a la longitud de *P. globosa*.
- Proponer alternativas de manejo para la pesquería de *P. globosa*.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1 Datos biológicos y capturas

Los datos biológicos de *P. globosa* fueron obtenidos de 2010 a 2012 y 2014 a 2016 de la zona de Puerto Peñasco, Sonora, en la región del alto Golfo de California, México (Fig. 1). Durante ambos periodos un total de 19,431 individuos fueron colectados aplicando dos diseños de muestreo. El primero fue un diseño basado en la estimación del área de pesca para identificar los parches y bancos con alta abundancia; el área de pesca fue estimada a partir de estaciones de muestreo realizadas aleatoriamente cada kilómetro usando un transecto de 25 m x 2 m (50 m<sup>2</sup>) como unidad de muestreo. El segundo diseño tomó como fuente las capturas comerciales, estas fueron sustentadas en permisos de pesca, los cuales establecen las condiciones básicas para las actividades de extracción. Las capturas se realizaron entre 10-30 m de profundidad mediante buceo tipo hooka; de acuerdo con la batimetría en la región de Puerto Peñasco (Ramírez-Mendoza y Álvarez, 2009), las profundidades mayores a los 30 m son restringidas por el gobierno mexicano para evitar la descompresión de los buzos. Las almejas fueron localizadas mediante la observación directa de las marcas del sifón en el sustrato y extraídas usando una motobomba conectada a una manguera que expulsa agua a presión para remover el sedimento, el cual permite capturar a las almejas sin dañarlas, todo ello con el apoyo de una embarcación con motor fuera de borda. Posteriormente, los individuos fueron trasladados vivos a tierra y se registraron sus medidas de longitud de concha (mm) y peso total (g). Los datos de captura total por año fueron obtenidos de la Subdelegación Federal de Pesca en Puerto Peñasco, Sonora, México (Anexo A).



**Figura 1.** Localización geográfica de la zona de estudio (polígono negro) en Puerto Peñasco, Sonora, México.

## 6.2 Dinámica Poblacional

La dinámica poblacional de *P. globosa* fue analizada usando un modelo dinámico estructurado por tallas (MDET) (Sullivan *et al.*, 1990; Fisch *et al.*, 2019). Los símbolos y descripción de los parámetros y variables del modelo se describen en el Anexo B. La figura 2 muestra las conexiones entre diferentes módulos de MDET. De esta manera, los cambios en la dinámica poblacional fueron abordados a partir de dos enfoques principales: a) la evaluación de los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo de *P. globosa*, asociados a cuatro matrices de crecimiento estocástico estimados durante 2010 y b) el análisis del efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de *P. globosa* durante dos periodos de tiempo (2010 a 2012 y 2014 a 2016) usando el MDET con mayor desempeño estadístico. El MDET supone que todos los procesos biológicos están en función de la longitud; así, los cambios en la población son descritos con base en dos relaciones: 1) la captura a la longitud con la abundancia; 2) los cambios en número de individuos a la longitud desde un intervalo de tiempo al siguiente (Morales-Bojórquez *et al.*, 2013). En este sentido, la relación entre  $N_{l,t}$  y  $N_{l,t'}$  denota el número de almejas que sobreviven y crecen dentro del siguiente periodo de tiempo de acuerdo con la ecuación  $N_{l,t'} = N_{l,t} \exp - Z_{l,t}$  y la mortalidad total de *P. globosa* en la clase de longitud  $l$  al

tiempo  $t$  es la suma de la mortalidad por pesca y la mortalidad natural ( $Z_{l,t} = F_{l,t} + M_{l,t}$ ). De esta manera, la ecuación básica para estimar la abundancia total es expresada como sigue:

$$N_{l',t'} = \sum_l \hat{N}_{l,0} T_{l,t} + R_{l,t} \quad (1)$$

donde  $\hat{N}_{l,0}$  es un vector de longitud que indica el número de individuos a la longitud al inicio del periodo de tiempo  $t$ ,  $T_{l,t}$  es la matriz de transición que define la probabilidad que tienen los individuos de crecer y sobrevivir de la clase de longitud  $l$  al inicio del siguiente periodo de tiempo  $t$ , y  $R_{l,t}$  es la proporción de reclutas dentro de cada clase de longitud. Detalles específicos sobre su estimación son descritos en los siguientes módulos.

#### 6.4 Condiciones iniciales

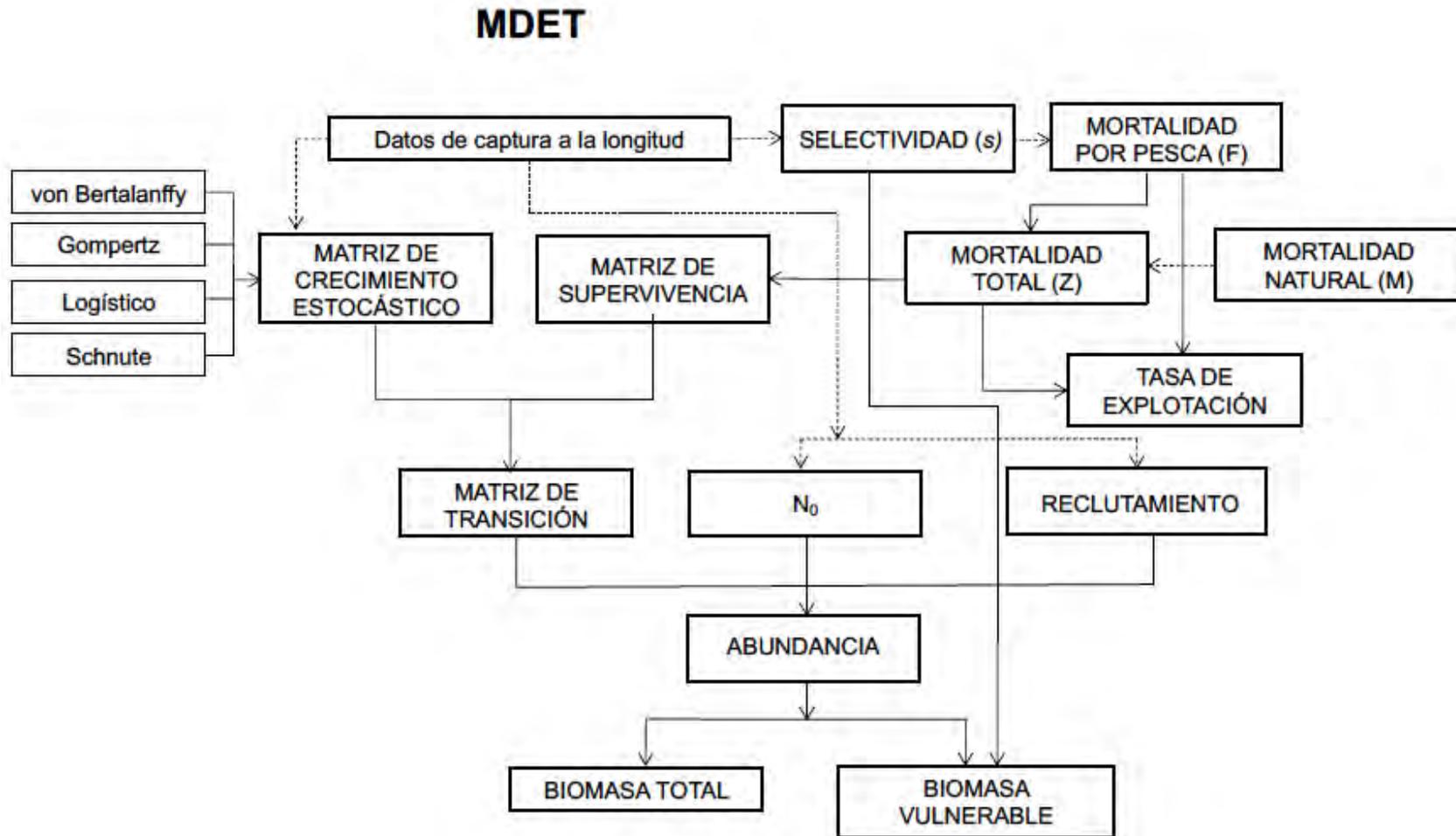
El número de individuos por intervalo de longitud de concha en la población de *P. globosa* al inicio del periodo de tiempo, denota la abundancia total de la población inicial estimada como:

$N_0 = \sum_l N_{l,0}$ , donde  $N_{l,0}$  fue estimado mediante:  $N_{l,0} = \frac{C_{l,0}(Z_{l,0})}{F_{l,0}(1-e^{-Z_{l,0}})}$ . De esta manera, la

proporción de individuos en la clase de longitud de concha  $l$  fue calculada usando:  $P_l =$

$\frac{C_{l,0}Z_{l,0}/F_{l,0}(1-e^{-Z_{l,0}})}{\sum C_{l,0}Z_{l,0}/F_{l,0}(1-e^{-Z_{l,0}})}$ . Así, la distribución de abundancia a la longitud de concha fue calculada

como sigue:  $\hat{N}_{l,0} = \hat{P}_l N_0$ . Este procedimiento permite simplificar el espacio paramétrico incrementando el rendimiento de la función objetivo estimando sólo un valor de  $N_0$  en lugar de estimar un vector de  $N_{l,0}$ .



**Figura 2.** Diagrama de flujo de MDET usado para evaluar la dinámica de la población y cantidades de manejo de *P. globosa*.

### 6.3 Crecimiento individual y supervivencia

El crecimiento individual y supervivencia fueron modelados usando una matriz de transición ( $T_{l,t}$ ), la cual es integrada por una matriz de crecimiento ( $G_{l,l+1}$ ) y una matriz de supervivencia ( $S_{l,t}$ ) y es expresada como sigue:

$$T_{l,t} = \begin{bmatrix} G_{1,1} & 0 & \cdot & 0 \\ G_{1,2} & G_{2,2} & & \\ \cdot & & \cdot & 0 \\ G_{1,n} & \cdot & G_{n-1,n} & G_{n,n} \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} S_{1,t} & 0 & 0 \\ 0 & S_{2,t} & \\ 0 & & \cdot & 0 \\ 0 & 0 & & S_{n,t} \end{bmatrix} \quad (2)$$

Matemáticamente, la matriz  $G_{l,l+1}$  es expresada mediante un modelo de crecimiento estocástico que define la probabilidad de crecimiento de un individuo desde una clase de longitud a otras más grandes. La matriz  $S_{l,t} = e^{-Z_{l,t}}$  es representada a lo largo de la diagonal principal y denota la proporción de individuos que sobreviven en la clase de longitud  $l$  en el tiempo  $t$ . De acuerdo con Sullivan *et al.* (1990), la matriz  $G_{l,l+1}$  requiere la estimación de incrementos de crecimiento promedio ( $\Delta_l$ ), los cuales asumen variabilidad en la longitud de concha de un individuo a otro y son estimados como  $\Delta_l = l_{t+1} - l_t$ , donde  $l_{t+1}$  es la longitud de concha de un individuo en el tiempo  $t + 1$  y  $l_t$  es la longitud de concha del individuo al tiempo  $t$ . Los incrementos de crecimiento promedio fueron estimados usando cuatro modelos de crecimiento estocástico, los cuales han sido comúnmente usados en la literatura para modelar el crecimiento de moluscos, crustáceos y equinodermos (Chen *et al.*, 2003; Punt *et al.*, 1997; Punt *et al.*, 2009; Helidoniotis *et al.*, 2011; Helidoniotis y Haddon, 2013; Lloyd-Jones *et al.*, 2014; Dippold *et al.*, 2017). De esta manera, las ecuaciones asociadas a la matriz de crecimiento estocástico  $G_{l,l+1}$  fueron las siguientes

- a) Matriz de crecimiento estocástico de von Bertalanffy (VB) define una curva asintótica caracterizada por una tasa crecimiento acelerado en los estadios tempranos de desarrollo que disminuye gradualmente hasta alcanzar la longitud asintótica (Sullivan *et al.*, 1990; Punt *et al.*, 2010; Cao *et al.*, 2017a; Fisch *et al.*, 2019).

$$\bar{\Delta}_l = (L_\infty - l_*)(1 - e^{-k}) \quad (3)$$

- b) Matriz de crecimiento estocástico de Gompertz (GM) exhibe una curva asimétrica sigmoïdal con un punto de inflexión bajo y asume que el crecimiento no es constante a lo largo del ciclo de vida; así, los individuos jóvenes exhiben un crecimiento más rápido que los individuos adultos (Troynikov *et al.*, 1998; Helidoniotis y Haddon, 2013; Dippold *et al.*, 2017).

$$\bar{\Delta}_l = L_\infty \left( \frac{l_*}{L_\infty} \right)^{\exp(-k)} - l_* \quad (4)$$

- c) Matriz de crecimiento estocástico Logística (LG) describe una curva simétrica sigmoïdal; la principal diferencia con el modelo de GM es el punto de inflexión. Comparativamente, el modelo logístico describe un crecimiento lineal para los individuos jóvenes, mientras que GM y VB asumen un rápido y lento crecimiento en los estadios tempranos, respectivamente. El modelo LG denota un espectro de posibilidades de crecimiento que pueden propagarse a longitudes máximas, permitiendo describir diferentes tipos de crecimiento, tales como determinado o indeterminado (Haddon *et al.*, 2008; Helidoniotis *et al.*, 2011).

$$\bar{\Delta}_l = \frac{Max\Delta_l}{1 + \exp^{-LN(19)((l_* - L_{50})/(L_{95} - L_{50}))}} \quad (5)$$

- d) Matriz de crecimiento estocástico de Schnute (SC) es un modelo de crecimiento general con alta flexibilidad para describir una variedad de patrones de crecimiento (asintótico, lineal y exponencial) e incluye propiedades tales como aceleración en el crecimiento, límites asymptóticos y puntos de inflexión dependiendo del valor de los parámetros (Baker *et al.*, 1991). El modelo de Schnute fue usado asumiendo que los parámetros  $\delta \neq 0$ ,  $\gamma \neq 0$ ; de acuerdo con Schnute (1981), si  $\gamma = 1$ , entonces el modelo describe un patrón de crecimiento asymptótico, correspondiente a la forma de von Bertalanffy:

$$\bar{\Delta}_l = -l_* + [l_*^\gamma \exp^{-\delta} + L_\infty^\gamma (1 - \exp^{-\delta})]^{1/\gamma} \quad (6)$$

donde  $\bar{\Delta}_l$  es el incremento de crecimiento promedio esperado para la clase de longitud  $l$ ,  $l_*$  representa la longitud media de la clase de longitud  $l$ ,  $L_\infty$  es la longitud asintótica donde el incremento de crecimiento medio es cero (VB, GM y SC),  $k$  representa la tasa de crecimiento (VB y GM),  $Max \Delta_l$  denota el incremento de longitud máximo,  $L_{50}$  es la longitud inicial en 0.5 veces la  $Max \Delta_l$ ,  $L_{95}$  es la longitud inicial en 0.05 veces  $Max \Delta_l$  (LG),  $\gamma$  es un parámetro de forma y  $\delta$  es el coeficiente de crecimiento Brody. En la ecuación 5 el  $-LN(19)$  fue usado para modelar la curva logística, por el contrario, si  $LN(19)$  es usado entonces implica que el modelo logístico es inverso.

Para describir la variabilidad en los incrementos de crecimiento promedio, la matriz  $G_{l,l+1}$  fue basada en una función de densidad probabilística gamma con parámetros  $\alpha_l$  y  $\beta_g$ . La función gamma define la región de probabilidad donde los individuos podrían crecer, considerando la probabilidad en la cual el incremento en longitud no ocurra y los individuos permanezcan en su clase de longitud original (Haddon, 2011). Las probabilidades de los incrementos de crecimiento fueron estimadas como:

$$g(\Delta_l | \alpha_l \beta_g) = \frac{1}{\beta_g^{\alpha_l} \Gamma(\alpha_l)} \Delta_l^{\alpha_l - 1} e^{-\Delta_l / \beta_g} \quad (7)$$

donde  $\alpha_l$  es un parámetro de escala,  $\beta_g$  es un parámetro de forma y  $\Gamma$  es la función gamma para el parámetro  $\alpha_l$ . El cambio medio en longitud es  $\bar{\Delta}_l = \alpha_l \beta_g$  y la varianza es  $\sigma_l^2 = \alpha_l \beta_g^2$ . La proporción esperada de individuos que crecen desde la clase de longitud  $l$  hasta la clase de longitud  $l + 1$  puede ser calculado integrando el rango de longitud  $l + 1_1$ ,  $l + 1_2$  que representa las clases de longitud mínima y máxima, respectivamente (Quinn y Deriso, 1999; Haddon, 2011):

$$G_{l,l+1} = \int_{l+1_1}^{l+1_2} g(x | \alpha_l, \beta_g) dx \quad (8)$$

Finalmente, para propósitos comparativos, la implementación estadística de MDET para integrar cada matriz de crecimiento estocástico  $G_{l,l+1}$  fue denominada como: MDET<sub>VB</sub>, MDET<sub>GM</sub>, MDET<sub>LG</sub>, MDET<sub>SC</sub>.

## 6.5 Reclutamiento

El reclutamiento representa el número de individuos de cierta clase de edad o longitudes incorporados al stock explotable dentro del área de pesca (Myers, 2002). En este estudio, el reclutamiento a la longitud fue estimado mediante la expresión  $R_{l,t} = R_t \varphi_l$ , donde  $R_t$  es una variable dependiente al tiempo, correspondiente al reclutamiento anual y  $\varphi_l$  es una variable dependiente a la longitud, que representa la proporción de reclutamiento anual dentro de cada clase de longitud  $l$ ; los parámetros  $\alpha_r$  y  $\beta_r$  asociados con  $\varphi_l$  fueron estimados usando una función de distribución gamma (Sullivan *et al.*, 1990; Haddon, 2011). Tradicionalmente, las estimaciones de reclutamiento han sido basadas en relaciones stock-reclutamiento (Beverton y Holt, 1957; Ricker, 1975); sin embargo, el procedimiento usado en este estudio mediante la separación de variables permite que el valor de  $R_t$  pueda ser comparado con las estimaciones de reclutamiento basadas en procedimientos estándar. De acuerdo con Sullivan *et al.* (1990) el reclutamiento especificado de esta manera representa el tipo de reclutamiento observado en la naturaleza, donde la variación en el crecimiento, comportamiento o disponibilidad de alimento pueden influir en la entrada de individuos en diferentes clases de longitud. En este estudio, los datos de longitud obtenidos desde la pesquería de *P. globosa* incluyeron individuos menores a la talla mínima legal (130 mm); así, el reclutamiento a la pesquería fue asumido dentro de un intervalo de clases de longitud entre 80 y 130 mm, representando las almejas incorporadas al stock explotable.

## 6.6 Mortalidad por pesca y selectividad

La mortalidad por pesca fue estimada como un producto separable de dos componentes: 1) un

coeficiente de selectividad específico en longitud y 2) la tasa de mortalidad por pesca al reclutamiento total, denotados como  $F_{l,t} = s_l f_t$  (Quinn y Deriso, 1999). El supuesto de separabilidad permite estimar un valor de mortalidad por pesca, el cual es distribuido proporcionalmente dentro de las clases de longitud, mejorando el rendimiento durante el proceso de parametrización total. La estimación de la función de selectividad se basó en los siguientes supuestos: a) la selectividad es restringida a un intervalo de 0 y 1, el cual define la proporción de almejas capturadas por un buzo; b) dado que la selectividad de *Panopea* spp. es dependiente de la capacidad del buzo para identificar las marcas de sifón en el sustrato marino, se asumió una función de distribución gamma, la cual provee alta flexibilidad para modelar diferentes patrones de selectividad; y c) este procedimiento mejora la eficiencia del ajuste de MDET y estimación de parámetros (Carlson y Cortés, 2003). Por lo tanto, la función de  $s_l$  fue estimada como sigue:

$$s_l = \left( \frac{l}{\alpha_s \beta_s} \right)^{\alpha_s} \exp \left( \alpha_s - \frac{l}{\beta_s} \right) \quad (9)$$

La parametrización de  $\alpha_s$  y  $\beta_s$  fue basada en la siguiente función de suma de cuadrados residuales  $SCR_s$ :

$$SCR_s = \sum_{i=1}^n (s_l - s_{o,l})^2 \quad (10)$$

donde  $s_{o,l}$  es el coeficiente de selectividad en longitud observada

### 6.7 Cantidades de manejo

La estimación de abundancia total para *P. globosa* expresada por  $N_{l',t'}$  permitió la estimación de cantidades de manejo. Así, la biomasa total ( $BT_l$ ) y biomasa vulnerable ( $BV_l$ ) a la longitud fueron determinadas usando el siguiente estimador:

$$BT_l = \sum_{i=1}^n N_{l',t'} \omega_l \quad (11)$$

$$BV_l = \sum_{i=1}^n N_{l',t'} \omega_l s_l \quad (12)$$

donde  $\omega_l$  fue estimado mediante la siguiente ecuación potencial  $\omega_l = \alpha l^\beta$ , donde  $\alpha_\omega$  y  $\beta_\omega$  son los parámetros de ajuste de la relación entre la longitud y el peso.

### 6.8 Estimación de parámetros

Los parámetros de MDET fueron estimados minimizando una función negativa de verosimilitud ( $-ln\mathcal{L}$ ) mediante un ajuste no lineal usando el algoritmo GRG (General Reduced Gradient) (Punt, 2003; Neter *et al.*, 1996):

$$-ln\mathcal{L} = \sum_i \left( 0.5 \ln(\sigma_\Gamma^2 + \sigma^2) + \frac{(C_{l,t} - \bar{C}_{l,t})^2}{2(\sigma_\Gamma^2 + \sigma^2)^2} \right) \quad (13)$$

donde  $\sigma_\Gamma^2$  es la varianza de la función de densidad probabilística gamma para cada clase de longitud  $l$ , estimada como  $\sigma_\Gamma^2 = \alpha_l \beta_g^2$ ,  $\sigma^2$  fue estimada como  $SCR = \sum_{l,t} (C_{l,t} - \bar{C}_{l,t})^2$ ,  $\bar{C}_{l,t}$  fue calculada usando la ecuación de captura de Baranov como sigue  $\bar{C}_{l,t} = N_{l,t} \mu_{l,t}$ , donde  $\mu_{l,t}$  es la tasa de explotación indicando la proporción de individuos que mueren debido a la mortalidad por pesca con respecto a la mortalidad total y es representada como  $\mu_{l,t} = \frac{F_{l,t}}{Z_{l,t}} (1 - e^{-Z_{l,t}})$  (Luquin-Covarrubias *et al.*, 2020). Dado que MDET provee estimaciones de la tasa de explotación estructuradas por longitud, un estimado anualizado de tasa de explotación fue calculado de acuerdo con el procedimiento de Amezcua-Castro *et al.* (2019).

La optimización de parámetros fue realizada por fases, este procedimiento consiste en estimar un subconjunto de parámetros mediante la optimización de la función objetivo. Así, el número de parámetros es incrementado en cada fase secuencial hasta completar la última fase, en la

cual todos los parámetros son simultáneamente estimados. La optimización en fases fue usada para prevenir el estancamiento de la estimación en una parte del espacio paramétrico poco factible, permitiendo el mejoramiento progresivo en la solución de la función objetivo. Una ventaja es que en la medida que nuevos parámetros son incluidos dentro de una nueva fase, los parámetros previamente estimados siguen siendo estimados y ellos no son simplemente ajustados a valores preespecificados, permitiendo mejorar la bondad de ajuste de la función objetivo (Legault y Restrepo, 1998; Luquin-Covarrubias *et al.*, 2016b). De acuerdo con Fournier *et al.* (2012), dividir la estimación de parámetros dentro de un número de fases es definido como “model sculping”, este procedimiento es altamente aceptado cuando hay alta incertidumbre en los valores iniciales y donde el número de parámetros estimados es elevado (Fournier *et al.*, 2012; Punt *et al.*, 2013; Canales *et al.*, 2016; Cao *et al.*, 2017a; Fisch *et al.*, 2019). En este estudio, cinco fases fueron gradualmente incluidas en el proceso optimización numérica; así, el vector de  $F_{l,t}$  fue conocido cuando  $f_t$  fue estimado como un primer grupo de parámetros; el segundo grupo incluido a la función objetivo fue  $N_{l,0}$ , el tercer grupo estuvo integrado por los parámetros  $R_t$ ,  $\alpha_r$  y  $\beta_r$ , el cuarto grupo incluyó  $L_\infty$ ,  $k$  y  $\beta_g$ . Los parámetros  $\alpha_s$  y  $\beta_s$  fueron estimados de manera independiente y posteriormente integrados a la  $-In\mathcal{L}$  como un quinto grupo (Lai y Bradbury, 1998; Sullivan *et al.*, 1990). Por su parte, los parámetros  $\alpha_\omega$  y  $\beta_\omega$  fueron estimados previo a la optimización e incorporados a MDET para la estimación final de biomasa total y vulnerable. En el MDET si algún parámetro es conocido, su valor puede ser especificado en lugar de ser estimado (Sullivan *et al.*, 1990). De esta manera, en el segundo enfoque donde el MDET con mayor desempeño fue usado para describir dos periodos de tiempo, la optimización fue realizada especificando previamente los parámetros de  $L_\infty$ ,  $k$  y  $M$ . En la literatura el parámetro de  $L_\infty = 163.4$  ha sido estimado para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco (Aragón-Noriega *et al.*, 2015), este valor es mucho menor a las longitudes máximas observadas en este estudio; en consecuencia, el uso de este valor de  $L_\infty$  causaría el colapso numérico en la matriz de crecimiento estocástico; por lo tanto, un valor de 200 mm fue usado de acuerdo con la marca de clase máxima. Por otro lado,  $k = 0.25$  fue definido según Aragón-Noriega *et al.* (2015); mientras que  $M = 0.046$  fue obtenido de González-Peláez *et al.* (2015b) y usado como valor fijo para ambos enfoques.

El parámetro de  $M= 0.046$  fue establecido con base en el número de intervalos gnomónicos, determinados mediante la división de la historia de vida de *P. globosa* dentro de un número predeterminado de estadios biológicos. Un intervalo gnomónico es una estrategia sistemática para la subdivisión del ciclo de vida de un individuo dentro de intervalos de tiempo, los cuales incrementan en duración y proporción conforme avanza el ciclo de vida. Por lo tanto, en términos de tiempo transcurrido, dos intervalos gnomónicos en una historia de vida subdividida pueden ser considerados equivalentes si cada uno de ellos constituye la misma proporción de tiempo transcurrido (Caddy, 1996; Ramírez-Rodríguez y Arreguín-Sánchez, 2003; Martínez-Aguilar *et al.*, 2005; Aranceta-Garza *et al.*, 2016; Romero-Gallardo *et al.*, 2018). De esta manera, la estimación de  $M$  para cada estadio de vida de *P. globosa* fue definida como sigue: 1) de huevo a larva trocófora (24 horas); 2) larvas tempranas (6.5 días); 3) larvas tardías (11 días); 4) juveniles tempranos (35 días); 5) juveniles (3-9 meses); 6) juveniles tardíos (1-2 años) y 7) pre-adultos a adultos (3-47 años). Básicamente, la pesquería de *P. globosa* mantiene una alta presión de pesca sobre el estadio biológico 7; de tal manera que  $M = 0.046$  es un valor plausible para ser considerado en MDET (González-Peláez *et al.*, 2015b).

### 6.9. Selección del modelo

La selección del mejor modelo para describir los datos de captura a la longitud fue basada en un enfoque de inferencia multimodelo (IMM). Las cuatro matrices de crecimiento estocástico asociadas a MDET (MDET<sub>VB</sub>, MDET<sub>GM</sub>, MDET<sub>LG</sub>, MDET<sub>SC</sub>) fueron comparadas estadísticamente usando un criterio de información de Akaike con sesgo corregido para muestras pequeñas ( $AIC_c$ ); la condición de sesgo corregido es definida si  $n/\theta_i < 40$ . El estimador es descrito como sigue (Burnham y Anderson, 2002):

$$AIC_c = 2 \times -\ln \mathcal{L} + 2 \times \theta_i + \frac{2 \times \theta_i (\theta_i + 1)}{n - \theta_i - 1} \quad (14)$$

donde  $-\ln \mathcal{L}$  es la función negativa de verosimilitud,  $\theta_i$  es el número total de parámetros estimados por los MDETs y  $n$  es el numero de observaciones (clases de longitud). El modelo con el valor más pequeño ( $AIC_{c,min}$ ) indicó el mejor MDET para describir los datos de captura a la longitud. De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), las diferencias Akakike ( $\Delta_i$ ) fueron

calculadas como  $\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_{c,min}$ , donde  $AIC_{c,i}$  es el valor akaike calculado para cada MDET. De esta manera, los modelos con  $\Delta_i > 10$  no tienen soporte estadístico y no pueden ser considerados; los modelos con  $4 < \Delta_i < 7$  tienen soporte estadístico parcial y los modelos con  $\Delta_i < 2$  tienen alto soporte estadístico. Finalmente, la plausibilidad de cada MDET fue estimada usando un peso Akaike ( $w_i$ ) (Katsanevakis, 2006):

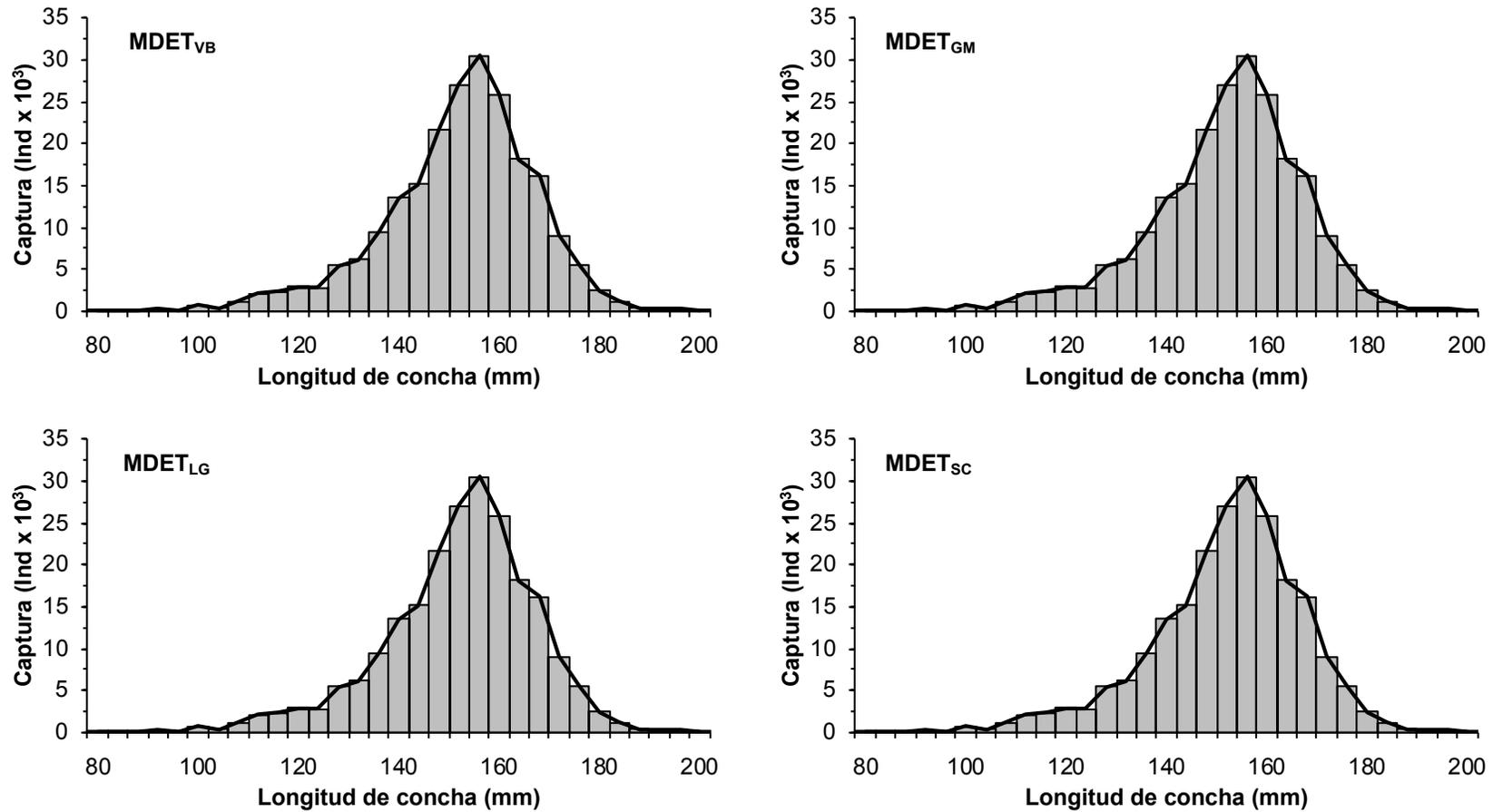
$$w_i = \frac{\exp(-0.5 \Delta_i)}{\sum_{i=1}^4 \exp(-0.5 \Delta_i)} \quad (15)$$

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Evaluación de los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo de *P. globosa*, asociados a cuatro matrices de crecimiento estocástico.

#### 7.1.1 Ajuste de MDET a los datos de captura a la longitud

Los MDETs asociados a las cuatro matrices de crecimiento estocástico alternativas, exhibieron un alto rendimiento estadístico en el ajuste a los datos de captura a la longitud observados durante 2010. La función objetivo basada en un algoritmo de  $-ln\mathcal{L}$  mostró valores bajos, los cuales variaron desde 42.42 (MDET<sub>VB</sub>), 43.19 (MDET<sub>SC</sub>), 55.56 (MDET<sub>LG</sub>) y 58.26 (MDET<sub>GM</sub>). De esta manera, los cuatro ajustes fueron similares entre los MDET, indicando una menor predominancia de individuos en las clases de longitud de concha entre 80-104 mm y 188-200 mm; por el contrario, las clases de longitud entre 136-172 mm tuvieron el mayor número de individuos capturados, alcanzando la máxima captura a la longitud para individuos de 156 mm (Fig. 3). Aunque los diferentes MDET estimaron parámetros similares, la dinámica de la población y cantidades de manejo tuvieron diferencias en magnitud y a lo largo de las clases de longitud (Tabla I); los principales cambios fueron observados en el crecimiento, reclutamiento, mortalidad por pesca, abundancia y biomasa total y vulnerable.



**Figura 3.** Ajuste de MDET a los datos de captura a la longitud de *P. globosa*, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico alternativos. La línea oscura indica el modelo y las barras grises muestran la distribución de frecuencia de longitud observada durante 2010.

**Tabla I.** Parámetros poblacionales de *P. globosa* estimados por MDET durante 2010, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico alternativos.

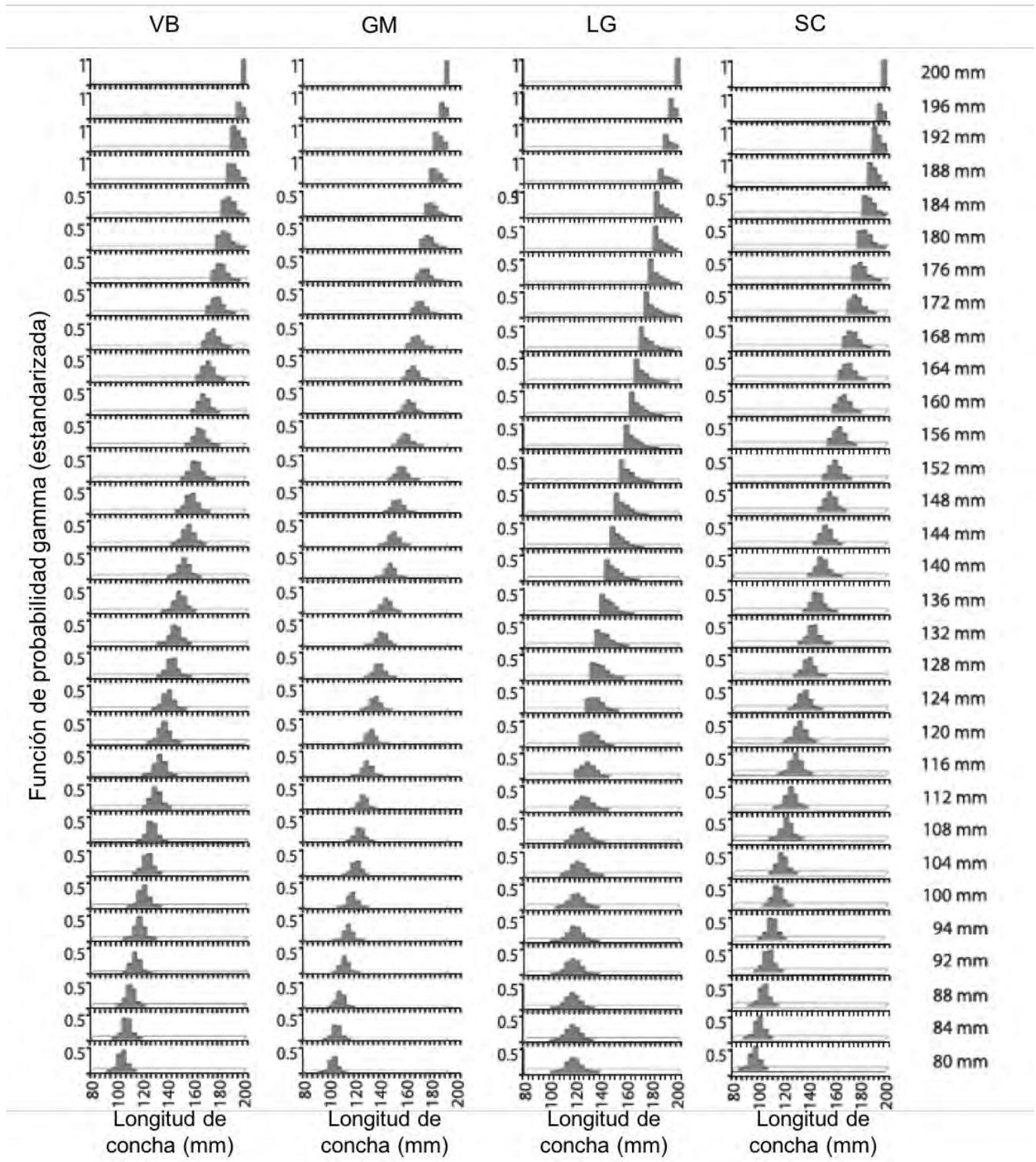
Parámetros	MDET <sub>VB</sub>	MDET <sub>GM</sub>	MDET <sub>LG</sub>	MDET <sub>SC</sub>
$L_{\infty}$	197.42	202.67	205.63	194.39
$k$	0.19	0.24	0.21	0.16
$\beta_g$	0.10	0.29	0.25	0.11
$\gamma$	-	-	-	0.46
$\alpha_r$	14.59	15.44	12.31	8.80
$\beta_r$	5.39	5.08	6.30	7.42
$\alpha_s$	56.23	56.23	56.23	56.23
$\beta_s$	3.16	3.16	3.1	3.16
$R_t \times 10^6$	18.06	18.29	96.74	48.51
$N_{l,0} \times 10^6$	2.48	2.32	0.98	3.99
$-\ln\mathcal{L}$	42.42	58.26	55.56	43.19

### 7.1.2 Crecimiento individual

Las cuatro matrices de crecimiento estocástico usadas en este estudio describieron patrones de crecimiento diferentes. La estimación de cada matriz permitió definir las regiones de probabilidad basadas en una función gamma, indicando el crecimiento desde una clase de longitud  $l$  hasta un rango de clases de longitud. La representación del incremento en la longitud de concha para cada individuo fue claramente observada, iniciando en la clase de longitud de 80 mm y finalizando en 200 mm. En este sentido, el crecimiento de individuos en la primera clase de longitud (80 mm) se describe como sigue: a) la matriz estocástica de crecimiento de VB mostró que *P. globosa* podría crecer entre 92 y 112 mm, dentro de este intervalo el valor más probable (0.425) fue para la clase de longitud de 104 mm; b) en la matriz estocástica de crecimiento de GM, el incremento observado fue más amplio que para el modelo de VB, indicando que un individuo podría crecer entre 84 y 116 mm, con una probabilidad máxima de 0.291 para individuos de 100 mm; c) para la matriz estocástica de crecimiento de LG, el incremento en longitud fue más amplio y rápido en comparación con todos los modelos de crecimiento analizados, mostrando valores de crecimiento entre 104 y 136 mm, en este intervalo, la longitud de concha de 120 mm fue la más probable (0.449); d) la matriz estocástica de crecimiento de SC, exhibió el cambio más estrecho en el incremento de longitud de concha entre 84 y 104 mm, donde 96 mm fue la longitud de concha con mayor probabilidad de ser

alcanzada (0.449). Estos cambios en incremento desde cada clase de longitud de concha a otras clases de longitud también fueron observados con sus respectivas probabilidades para las clases de longitud de 84 a 200 mm y una interpretación similar sobre la probabilidad de incremento en longitud es aplicable para cada matriz de crecimiento estocástico.

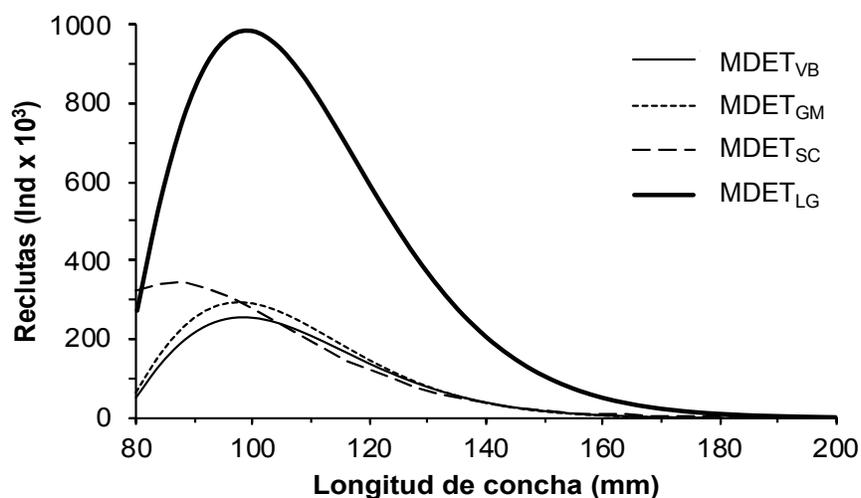
Para las cuatro matrices de crecimiento estocástico, las probabilidades de incremento variaron entre las clases de longitud; por lo tanto, incrementos rápidos y lentos fueron observados a lo largo de la estructura de longitud de concha. Así, todos los modelos de crecimiento estocástico exhibieron el mayor incremento en longitud para los individuos de 80 mm, mostrando valores de 16 mm (SC), 20 mm (GM), 24 mm (VB) y 40 mm (LG). En comparación, el incremento de longitud más pequeño fue observado en individuos cercanos a la longitud asintótica (200 mm); principalmente dentro del siguiente intervalo de longitudes: a) VB de 176 a 196 mm ( $\leq 4$  mm), b) GM entre 176 y 196 mm ( $\leq 8$  mm), c) LG mostró un bajo crecimiento para las clases de longitud de 128 a 196 mm ( $\leq 4$  mm) y d) SC exhibió el menor incremento en el intervalo de longitud de concha de 168-196 mm ( $\leq 4$  mm). Entre las matrices de crecimiento analizadas, el modelo LG mostró un crecimiento rápido en los individuos más pequeños de la población, posteriormente una disminución en el crecimiento ocurrió desde la clase de longitud de 132 mm, donde los incrementos en longitud indicaron que varios individuos tuvieron alta probabilidad de permanecer dentro de su misma clase de longitud, con baja probabilidad de crecer hacia longitudes más grandes. Esto también fue observado para las matrices de GM, SC y VB, sin embargo, la probabilidad de permanecer en su misma clase de longitud ocurrió en individuos más grandes de 180 mm, 184 mm y 188 mm, respectivamente. Una vez que las matrices de crecimiento estocástico alcanzaron su longitud asintótica (200 mm), estas mostraron la mayor probabilidad de 1, indicando que los individuos permanecieron en su misma clase de longitud (Fig. 4).



**Figura 4.** Matrices de crecimiento estocástico estimadas para *P. globosa* desde MDET usando cuatro hipótesis de crecimiento basadas sobre una función de densidad probabilística gamma.

### 7.1.3 Reclutamiento

El reclutamiento de *P. globosa* mostró variaciones entre los MDETs alternativos y a lo largo de la estructura de longitud; en orden ascendente las estimaciones de reclutamiento fueron  $2.27 \times 10^6$  individuos (MDET<sub>VB</sub>),  $2.55 \times 10^6$  individuos (MDET<sub>GM</sub>),  $2.98 \times 10^6$  (MDET<sub>SC</sub>) y  $9.23 \times 10^6$  (MDET<sub>LG</sub>); así, el incremento en el reclutamiento exhibido por el MDET<sub>LG</sub> representó un 75.37% con respecto al reclutamiento estimado por el modelo de MDET<sub>VB</sub>. Comparativamente, las estimaciones de reclutamiento por clase de longitud mostraron que el modelo MDET<sub>SC</sub> estimó el reclutamiento máximo ( $344 \times 10^3$  individuos) para la clase de longitud de 88 mm, MDET<sub>GM</sub> mostró un valor máximo ( $289 \times 10^3$  individuos) para la clase de longitud de 96 mm, mientras que la abundancia máxima de reclutas para los modelos de MDET<sub>VB</sub> ( $253 \times 10^3$  individuos) y MDET<sub>LG</sub> ( $981 \times 10^3$  individuos) ocurrió para la clase de longitud de 100 mm (Fig. 5).

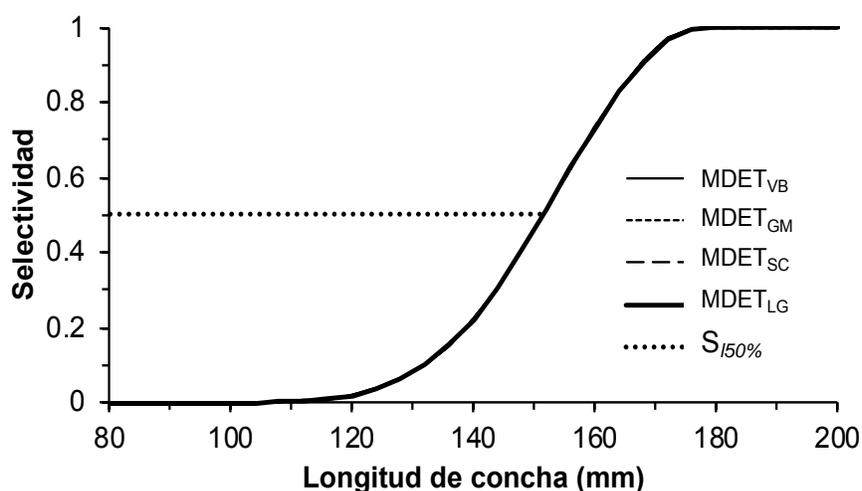


**Figura 5.** Patrón de reclutamiento estimado durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.

### 7.1.4 Selectividad

Las curvas de selectividad estimadas por los MDETs alternativos indicaron tendencias similares a lo largo de la distribución de frecuencias de longitud. Lo anterior, ocurrió debido a que los parámetros de crecimiento asociados a cada matriz de crecimiento estocástico no tuvieron influencia en la estimación de las curvas de selectividad; así, los valores de  $s_l$  fueron

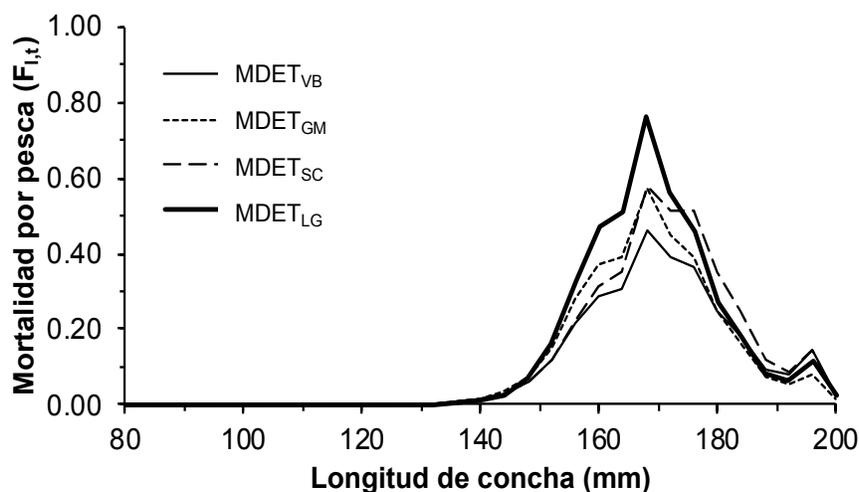
completamente dependientes del número de individuos capturados en cada clase de longitud de concha  $l$ . En general, los valores más bajos de selectividad ( $<0.06$ ) fueron estimados para individuos menores que 128 mm. Posteriormente, un incremento progresivo en la selectividad fue observado para las clases de longitud entre 132-176 mm; dentro de este intervalo de longitud de concha, la probabilidad de selección al 50% ( $S_{150\%}$ ) fue determinada para individuos de 152 mm. Finalmente, la selectividad asintótica fue estimada para individuos de 180-200 mm exhibiendo valores de 1 (Fig. 6).



**Figura 6.** Selectividad estimada durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.

### 7.1.5 Mortalidad por pesca

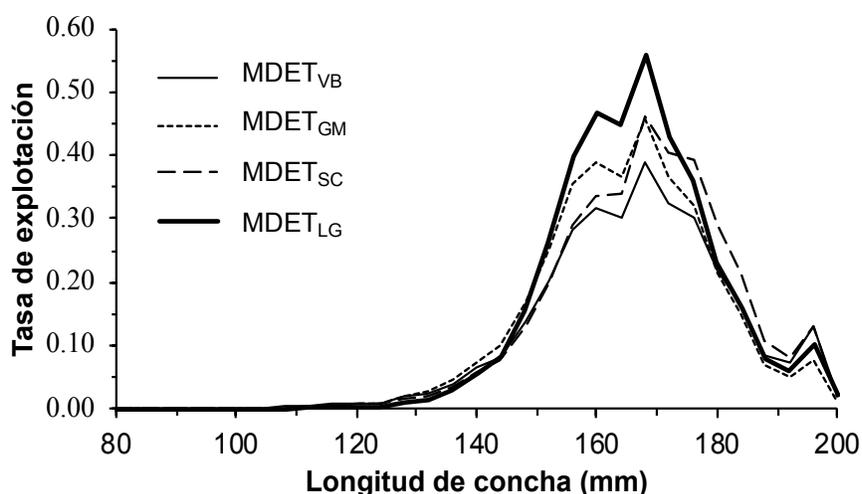
La mortalidad por pesca a la longitud mostró variaciones entre los modelos analizados, el cambio más representativo ocurrió en el intervalo de longitud de 152-184 mm, el cual exhibió un incremento gradual en las estimaciones de mortalidad por pesca. Así, los valores máximos en orden ascendente fueron 0.46 (MDET<sub>VB</sub>), 0.57 (MDET<sub>GM</sub>), 0.58 (MDET<sub>SC</sub>) y 0.76 (MDET<sub>LG</sub>) para la clase de longitud de 168 mm. Por el contrario, los valores más bajos de mortalidad por pesca ( $<0.09$ ) fueron estimados para los intervalos de longitud de 80-148 mm y 188-200 mm; particularmente, los individuos de 196 mm tuvieron un ligero incremento en la mortalidad por pesca (Fig. 7).



**Figura 7.** Mortalidad por pesca separable estimada durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.

### 7.1.6 Tasa de explotación

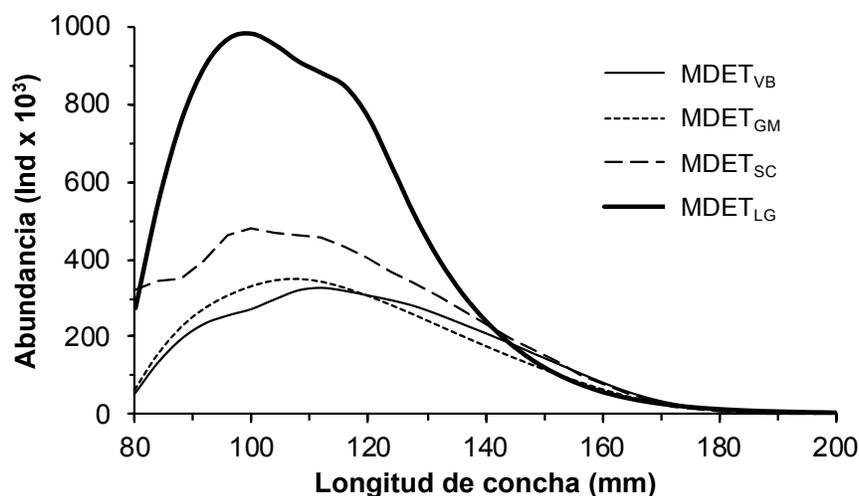
La tasa de explotación a la longitud mostró cambios debido a la influencia de las matrices de crecimiento estocástico incluidas en MDET. Los cuatro modelos analizados indicaron la más alta tasa de explotación para individuos entre 148-184 mm; dentro de este rango de longitud, los valores máximos fueron 0.39 (MDET<sub>VB</sub>), 0.46 (MDET<sub>GM</sub>, MDET<sub>SC</sub>) y 0.56 (MDET<sub>LG</sub>) para individuos de 168 mm. En general, la tendencia de incremento en la tasa de explotación fue observada para individuos entre 80-148 mm ( $\mu \leq 0.08$ ). En contraste, las tendencias de disminución ocurrieron para las clases de longitud entre 184-200 mm, exhibiendo los valores más bajos (<0.1); excepto para los individuos de 196 mm, los cuales mostraron un ligero incremento en la tasa de explotación (Fig. 8).



**Figura 8.** Tasa de explotación estimada durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.

### 7.1.7 Abundancia total

Los MDETs asociados a las hipótesis de crecimiento estocástico mostraron variaciones en las estimaciones de abundancia total a la longitud. Comparativamente, el modelo MDET<sub>LG</sub> exhibió la mayor abundancia ( $N = 11.57 \times 10^6$ ), mientras que los modelos de MDET<sub>SC</sub> ( $N = 6.92 \times 10^6$ ), MDET<sub>GM</sub> ( $N = 4.92 \times 10^6$ ) y MDET<sub>VB</sub> ( $N = 4.80 \times 10^6$ ) mostraron niveles de abundancia más bajos; los últimos dos modelos exhibieron abundancias similares para todas las clases de longitud. De esta manera, el número de individuos estimado por MDET<sub>LG</sub> fue 58.51% mayor que la abundancia estimada por el modelo MDET<sub>VB</sub>. Por otro lado, los modelos analizados también mostraron variaciones en los intervalos de clases de longitud más abundantes, los cuales cambiaron desde 96-120 mm (MDET<sub>GM</sub>, MDET<sub>SC</sub>), 108-120 mm (MDET<sub>VB</sub>) y 92-108 mm (MDET<sub>LG</sub>); dentro de estos intervalos de longitud los valores máximos de abundancia total fueron  $353 \times 10^3$  (MDET<sub>GM</sub>),  $325 \times 10^3$  (MDET<sub>VB</sub>),  $479 \times 10^3$  (MDET<sub>SC</sub>) y  $982 \times 10^3$  (MDET<sub>LG</sub>). Diferencias notables entre los modelos fueron observadas para la clase de longitud de 80 mm, en la cual las estimaciones de abundancia fueron cinco veces mayores para los modelos de MDET<sub>SC</sub> y MDET<sub>LG</sub> que para los modelos de MDET<sub>VB</sub> y MDET<sub>GM</sub>. Finalmente, tendencias similares de abundancia fueron observadas para las clases de longitud entre 148-200 mm y los valores mínimos ( $<12 \times 10^3$  individuos) ocurrieron en el intervalo de longitud de 184-200 mm (Fig. 9).



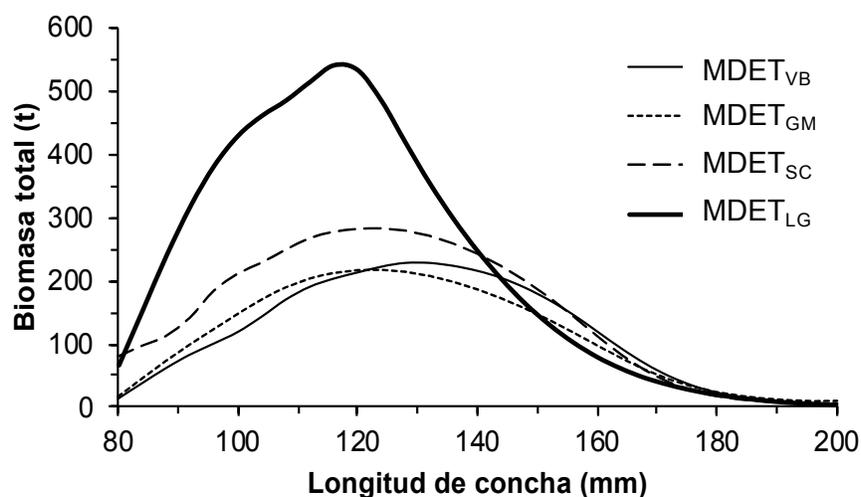
**Figura 9.** Abundancia total estimada durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.

#### 7.1.8 Biomasa total y vulnerable

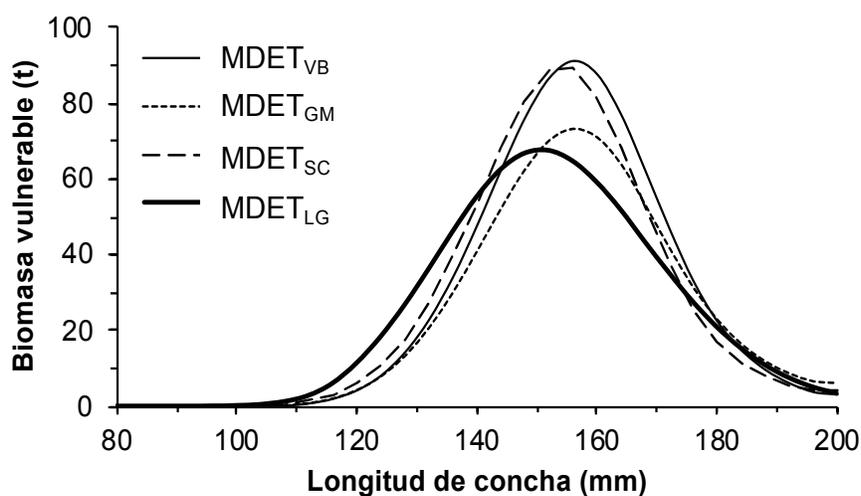
La biomasa total estimada para todas las clases de longitud fue: 3,463 t (MDET<sub>GM</sub>), 3,579 t (MDET<sub>VB</sub>), 4,548 t (MDET<sub>SC</sub>) y 6,856 t (MDET<sub>LG</sub>); este último modelo exhibió una biomasa total 49.48% mayor que aquella estimada por MDET<sub>GM</sub>. En general, tendencias similares en biomasa total a la longitud fueron observadas para MDET<sub>GM</sub>, MDET<sub>VB</sub> y MDET<sub>SC</sub> mostrando valores máximos de 215 t (MDET<sub>GM</sub>) y 281 t (MDET<sub>SC</sub>) para la clase de longitud de 124 mm y 228 t (MDET<sub>VB</sub>) para individuos de 128 mm. Por el contrario, la tendencia de MDET<sub>LG</sub> fue notablemente diferente, exhibiendo niveles más altos de biomasa total para las clases de longitud entre 80-140 mm, con un valor máximo de 540 t para individuos de 116 mm. Posteriormente, la tendencia de biomasa total de MDET<sub>LG</sub> disminuyó para las clases de longitud de 144-200 mm, incluso a niveles más bajos que aquellos estimados por los modelos de MDET<sub>VB</sub>, MDET<sub>GM</sub> y MDET<sub>SC</sub>. Para los cuatro modelos de crecimiento estocástico, los intervalos de longitud más representativos, exhibiendo altos niveles de biomasa total fueron: 116-144 mm (MDET<sub>VB</sub>), 112-132 mm (MDET<sub>GM</sub>), 100-144 mm (MDET<sub>SC</sub>) y 112-120 mm (MDET<sub>LG</sub>) (Fig. 10).

Las estimaciones de biomasa vulnerable a la longitud cambiaron desde 716 t (MDET<sub>GM</sub>), 748 t (MDET<sub>LG</sub>), 804 t (MDET<sub>SC</sub>) y 822 t (MDET<sub>VB</sub>). La principal diferencia en la biomasa vulnerable fue 106 t, observada entre los modelos de MDET<sub>VB</sub> y MDET<sub>GM</sub>. Aunque, las trayectorias de biomasa

vulnerable fueron similares a lo largo de las clases de longitud, los valores máximos mostraron diferencias desde 73 t ( $MDET_{GM}$ ) a 91 t ( $MDET_{VB}$ ) para individuos de 156 mm, 82 t ( $MDET_{SC}$ ) para individuos de 160 mm y 68 t ( $MDET_{LG}$ ) para la clase de longitud de 152 mm. Los cuatro modelos exhibieron valores mínimos (<18 t) para las clases de longitud menores que 124 mm y mayores que 184 mm (Fig. 11).



**Figura 10.** Biomasa total estimada durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.



**Figura 11.** Biomasa vulnerable estimada durante 2010 para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, usando cuatro modelos de crecimiento estocástico.

### 7.1.9 Selección del modelo

De acuerdo con  $AIC_c$ , el MDET usando la matriz de crecimiento estocástico de von Bertalanffy fue la mejor para describir la dinámica de la población de *P. globosa*, mostrando el menor valor de  $AIC_c = 152.74$  ( $\Delta_i = 0, w_i = 0.85$ ). Las diferencias Akaike revelaron que la implementación de la matriz de crecimiento estocástico de Schnute fue una hipótesis alternativa dentro de MDET con un  $AIC_c = 157.11$  ( $\Delta_i = 3.54, w_i = 0.14$ ). Las matrices de crecimiento estocástico de Gompertz y logístico incluidas en MDET tuvieron considerablemente menor soporte estadístico, exhibiendo un  $\Delta_i > 10$ , y  $w_i < 0.001$ ; por lo tanto, ellos no fueron buenos descriptores de la dinámica de la población (Tabla II).

**Tabla II.** Clasificación de los MDETs asumiendo diferentes hipótesis de crecimiento estocástico basada sobre el criterio de información de Akaike ( $AIC_c$ ), número de parámetros ( $\theta_i$ ), diferencias Akaike ( $\Delta_i$ ) y peso Akaike ( $w_i$ ).

Modelo	$\theta_i$	$-lnL$	$AIC_c$	$\Delta_i$	$w_{AIC}$
MDET <sub>VB</sub>	40	42.42	152.74	0	0.85
MDET <sub>SC</sub>	41	43.19	157.11	3.54	0.14
MDET <sub>LG</sub>	38	55.56	172.74	22.28	1.24E-05
MDET <sub>GM</sub>	40	58.26	184.42	31.68	1.12E-07

## 7.2 Efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de *P. globosa*

### 7.2.1 Descripción de los datos biológicos

Los datos biológicos de longitud de concha y peso vivo de 19,431 individuos se resumen en la tabla III. La longitud de concha osciló entre 42 y 200 mm, mientras que el peso vivo estuvo entre los 35 y 3,300 g. Los individuos fueron agrupados en distribuciones de frecuencia de longitud por año, con una marca de clase de 4 mm; así, las clases de longitud usadas dentro de MDET se analizaron entre los 80 y 200 mm de longitud de concha.

**Tabla III.** Estadísticos descriptivos de las variables biológicas de longitud de concha y peso vivo de *P. globosa* en la región de Puerto Peñasco, Sonora.

	2010	2011	2012	2014	2015	2016
Longitud máxima (mm)	197	195	196	188	200	194
Longitud mínima (mm)	42	84	61	92	81	72
Longitud media (mm)	150	150	152	148	150	144
Peso máximo (g)	2,780	3,300	2,750	1,955	2,366	1,860
Peso mínimo (g)	85	140	45	235	111	118
Peso medio (g)	1,296	1,346	1,399	1,185	1,280	1,095
n	4,681	5,547	6,243	400	2,190	370

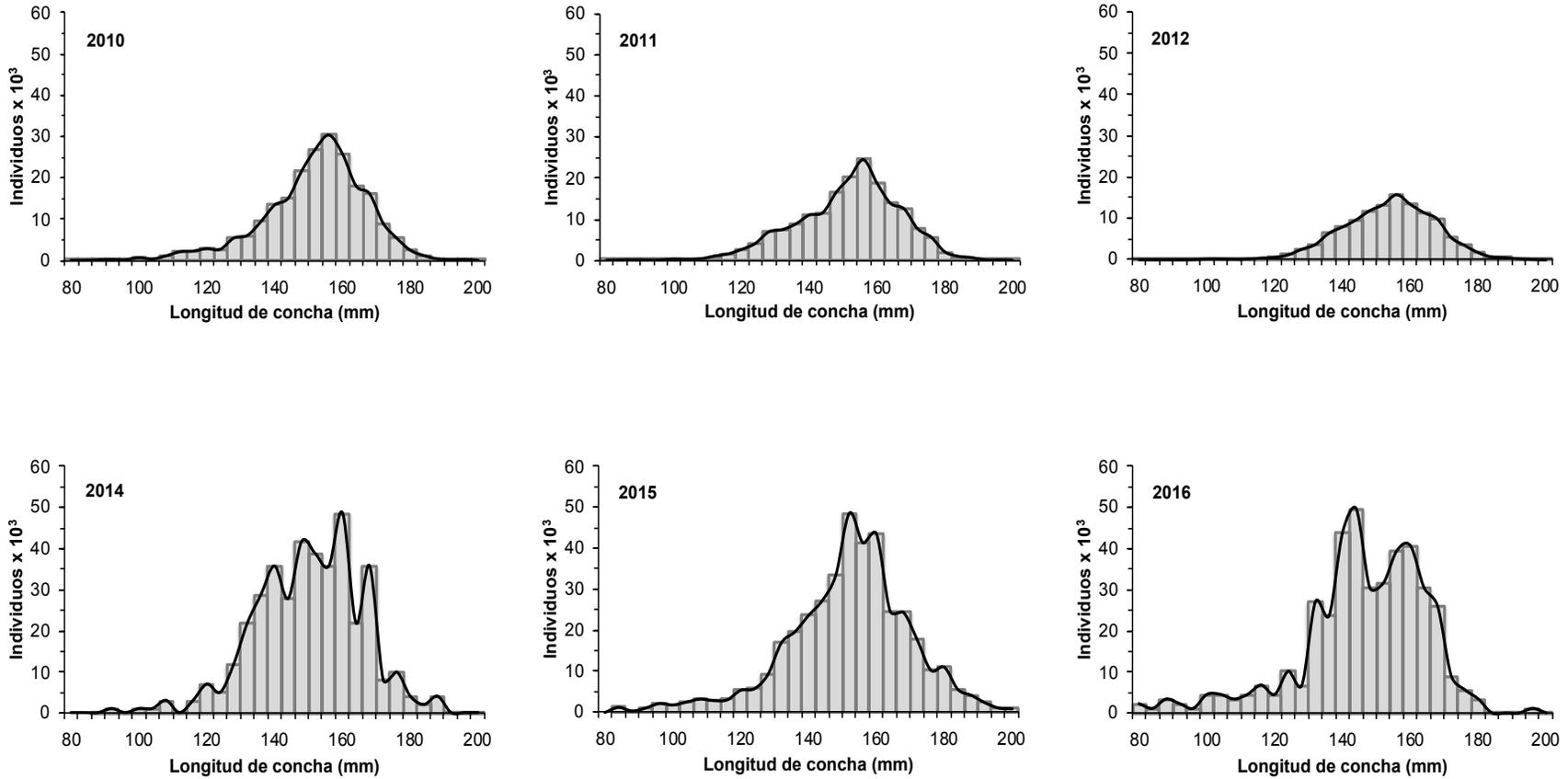
### 7.2.2 Ajuste de $MDET_{VB}$ a los datos de captura a la longitud

El  $MDET_{VB}$  clasificado como el mejor modelo para describir la dinámica de la población de *P. globosa*, mostró un alto rendimiento en el ajuste a los datos de captura a la longitud durante los años analizados; los valores estimados por la función negativa de verosimilitud y los parámetros se muestran en la Tabla IV. De manera general, las estimaciones derivadas de  $MDET_{VB}$  describiendo la dinámica poblacional de *P. globosa* a través del tiempo, indicaron dos periodos claramente distinguibles (2010 a 2012 y 2014 a 2016). Las series de tiempo de 2010 a 2012 mostraron una distribución de frecuencia de longitud similar; durante este periodo las clases de longitud de concha comúnmente explotadas variaron entre 126-174 mm. Por el contrario, las clases de longitud de concha entre 178-198 mm fueron menos capturadas. De 2014 a 2016 un cambio notable fue observado en la distribución de frecuencia de longitud total; aunque las clases de longitud de conchas mayormente explotadas (118-178 mm) y menos predominantes (182-198 mm) fueron similares que aquellas capturadas durante los primeros tres años, la captura de individuos menores que 110 mm incrementó en el segundo periodo. Además, la estructura de longitud de *P. globosa* estuvo fragmentada; es decir, la forma de campana observada en la estructura de longitud durante 2010-2012 mostró una distribución irregular durante 2014-2016. Comparativamente, durante el primer periodo (2010-2012) el número total de individuos capturados por clase de longitud disminuyó gradualmente, mientras que en el segundo periodo (2014-2016), las capturas incrementaron a lo largo de la distribución de

frecuencias de longitud (Fig.12).

**Tabla IV.** Parámetros poblacionales de *P. globosa* estimados por el modelo dinámico estructurado por talla (MDET<sub>VB</sub>).

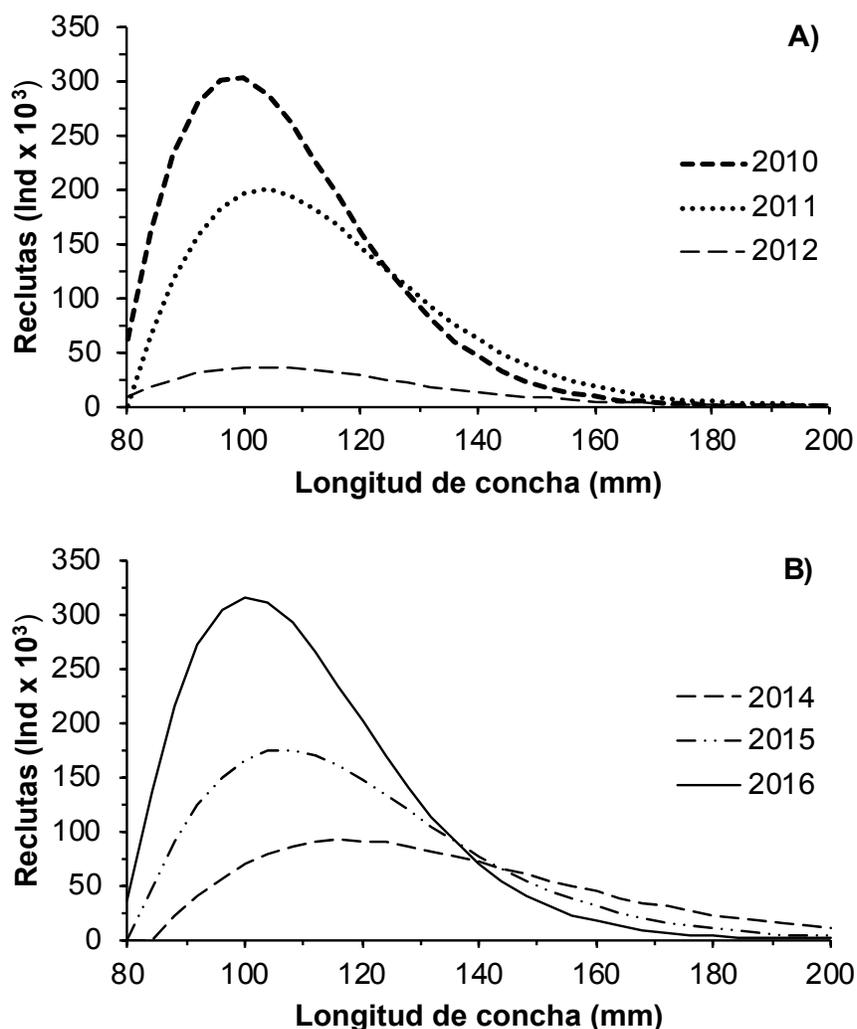
<b>Parámetros</b>	<b>2010</b>	<b>2011</b>	<b>2012</b>	<b>2014</b>	<b>2015</b>	<b>2016</b>
$\hat{N}_{l,0} \times 10^6$	1.81	0.83	0.69	1.68	2.82	2.03
$R_t \times 10^6$	20.53	22.12	6.04	41.63	31.05	28.12
$\alpha_r$	14.97	12.11	9.64	6.48	9.69	13.27
$\beta_r$	5.26	6.68	8.12	13.11	8.38	6.00
$\alpha_s$	56.23	49.92	60.78	46.46	40.10	37.61
$\beta_s$	3.16	3.58	2.93	3.83	4.56	4.73
$\beta_g$	0.20	0.50	0.15	0.13	0.31	0.61
$\alpha_\omega$	0.003	0.021	0.012	0.011	0.024	0.003
$\beta_\omega$	2.54	2.19	2.31	2.29	2.15	2.56
$-\ln\mathcal{L}$	53.28	67.19	49.27	46.83	59.87	70.22



**Figura 12.** Ajuste de MDET<sub>VB</sub> a los datos de captura a la longitud de *P. globosa* para dos periodos de tiempo de 2010-2012 y 2014-2016. La línea oscura indica el modelo y las barras grises muestran la distribución observada de frecuencia de longitud.

### 7.2.3 Reclutamiento

En este estudio, el reclutamiento para *P. globosa* fue asumido dentro de las clases de longitud entre 80-130 mm. De esta manera, el reclutamiento total estimado exhibió una tendencia negativa en el periodo de 2010 a 2012, mostrando valores de  $R_{l,t} = 2.78 \times 10^6$ ,  $1.93 \times 10^6$  y  $3.75 \times 10^5$ , respectivamente. Esta caída repentina representó un cambio en el orden de magnitud y una pérdida del 86% de la abundancia del reclutamiento para el año 2012. Posteriormente, las estimaciones de reclutamiento tuvieron un incremento desde  $R_{l,t} = 8.85 \times 10^5$  (2014),  $1.76 \times 10^6$  (2015) y  $3.02 \times 10^6$  (2016) alcanzando niveles similares a los estimados durante 2010. Durante el primer periodo los valores máximos de reclutamiento fueron  $302.75 \times 10^3$  individuos (2010),  $199.97 \times 10^3$  individuos (2011) y  $35.84 \times 10^3$  individuos (2012) indicando que los organismos mayormente reclutados estuvieron en las clases de longitud de 100 mm (2010 y 2012) y 104 mm (2011) (Fig. 13A). En el segundo periodo el reclutamiento máximo fue  $91.77 \times 10^3$  individuos (2014),  $174.34 \times 10^3$  individuos (2015) y  $317.28 \times 10^3$  individuos (2016), para las clases de longitud de 116 mm, 108 mm y 100 mm, respectivamente (Fig. 13B).

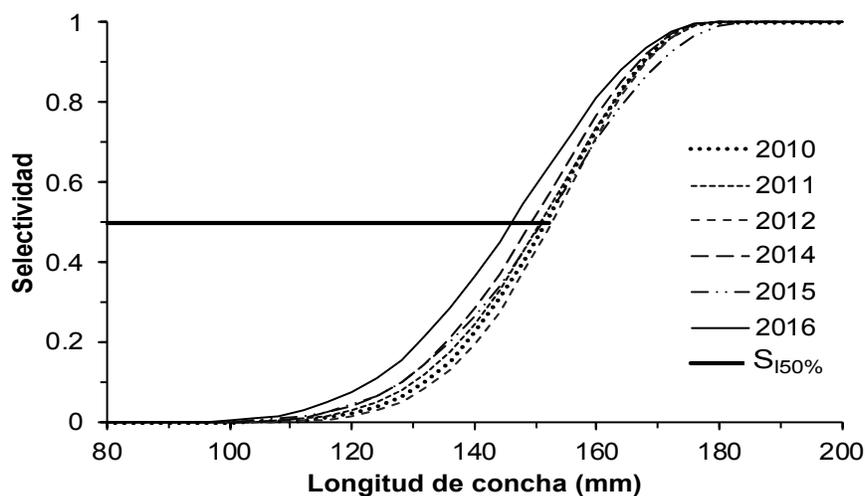


**Figura 13.** Patrón de reclutamiento estimado para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016.

#### 7.2.4 Selectividad

En este estudio, las estimaciones de selectividad mostraron una disminución en la longitud de concha de 150 mm (2012) a 142 mm (2016). Este cambio fue observado en la selectividad a la longitud de individuos que tuvieron un 50% de probabilidad de ser capturados por el buzo; dicho valor fue definido como  $S_{150\%}$  (Fig. 14). En general, las series de tiempo mostraron los valores más bajos de selectividad (<0.07) para las clases de longitud entre 78 mm y 118 mm. De 2010 a 2015 un incremento acelerado desde 0.2 hasta 0.99 fue observado para individuos entre 122 mm y 174 mm de longitud de concha. Comparativamente, durante 2016 los cambios en la

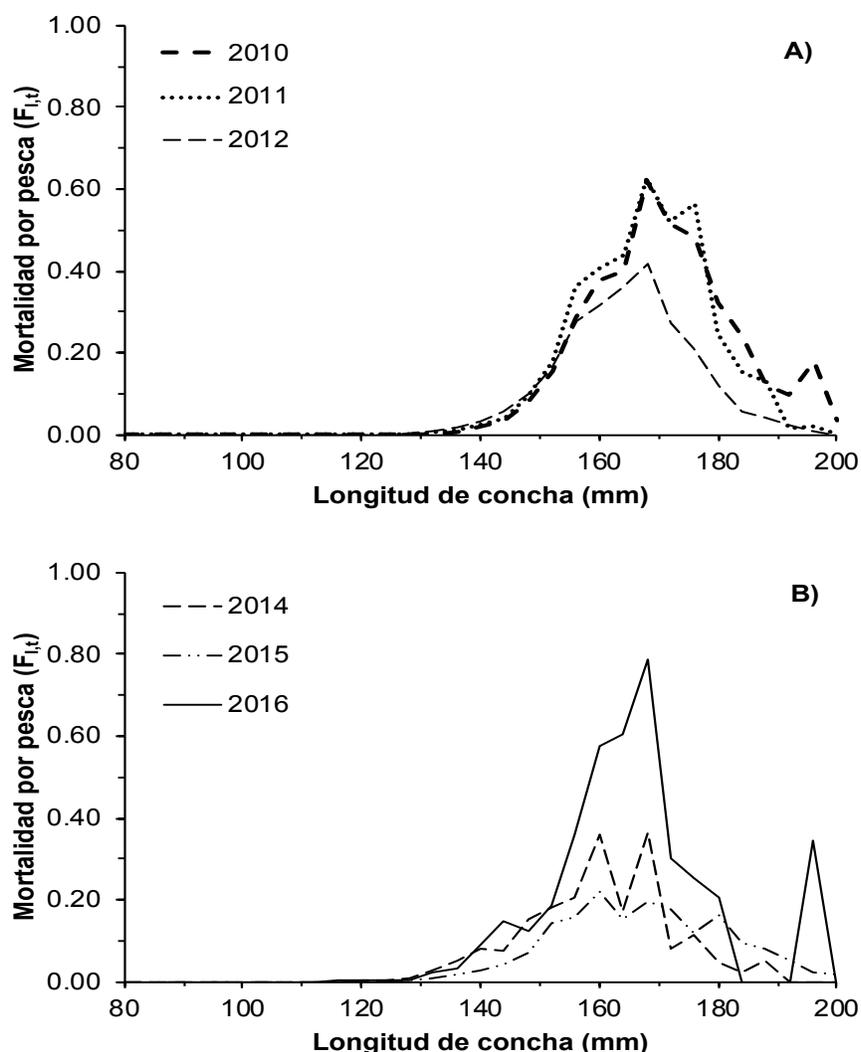
selectividad incluyeron individuos más pequeños y un intervalo más amplio en las clases de longitud (110-174 mm), las cuales tuvieron valores de selectividad entre 0.03 y 0.99. Finalmente, los individuos en las clases de longitud >178 mm alcanzaron la máxima probabilidad de retención (Fig. 14).



**Figura 14.** Selectividad estimada para la población de *P. globosa* durante 2010-2012 y 2014-2016 en Puerto Peñasco, Sonora.

### 7.2.5 Mortalidad por pesca

Las estimaciones de mortalidad por pesca provistas por el modelo  $MDET_{VB}$  variaron en el tiempo. Durante el primer periodo, los valores más altos de mortalidad por pesca fueron 0.62 (2010), 0.63 (2011) y 0.42 (2012) exhibiendo la mayor presión de pesca para individuos de 166 mm. En el segundo periodo la mortalidad por pesca disminuyó en 2014 y 2015; así, durante 2014 fueron observados dos picos máximos de 0.36 en las clases de longitud de 158 y 166 mm, mientras que en 2015, el valor máximo de 0.22 fue observado para individuos de 158 mm. Finalmente, durante 2016 la mortalidad por pesca incrementó a los más altos niveles de 0.79 para individuos de 166 mm. Comparativamente, todos los años analizados mostraron los niveles más bajos de mortalidad por pesca (<0.05) en individuos entre 80-130 mm y aquellos mayores que 190 mm, excepto durante 2010 y 2016 donde la mortalidad por pesca incremento en la clase de longitud de 194 mm (Fig. 15A, B).

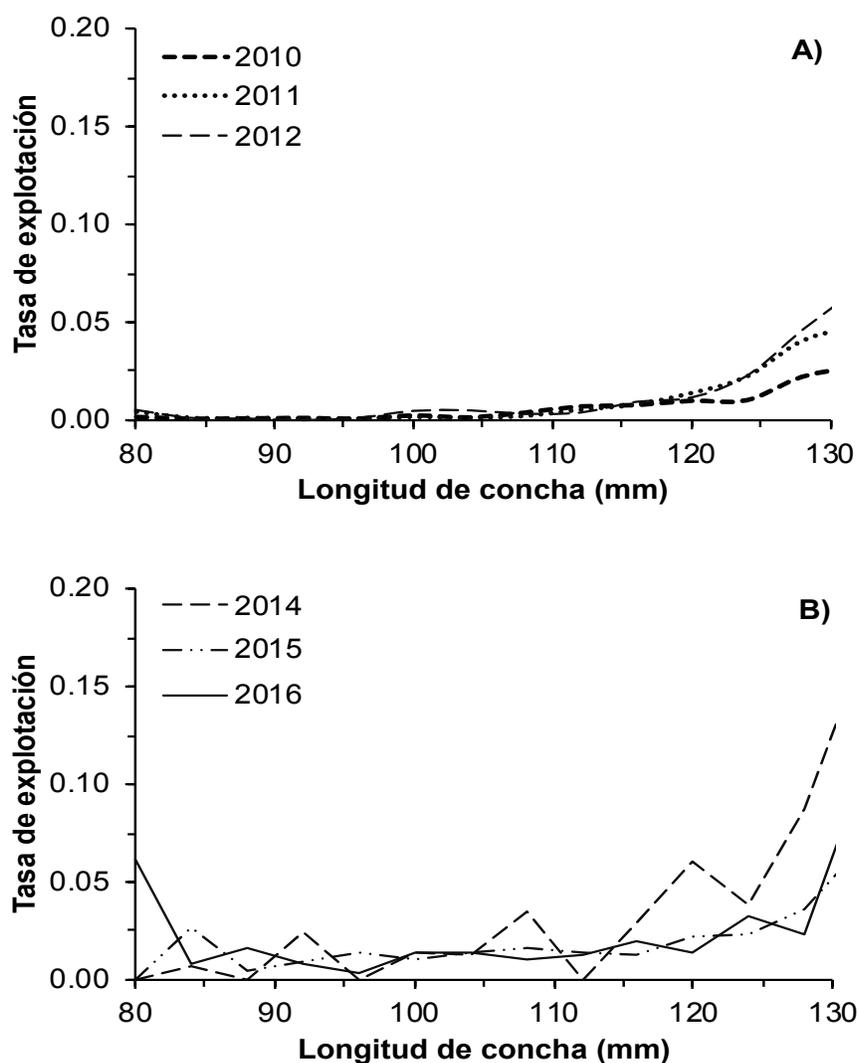


**Figura 15.** Mortalidad por pesca separable estimada para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016.

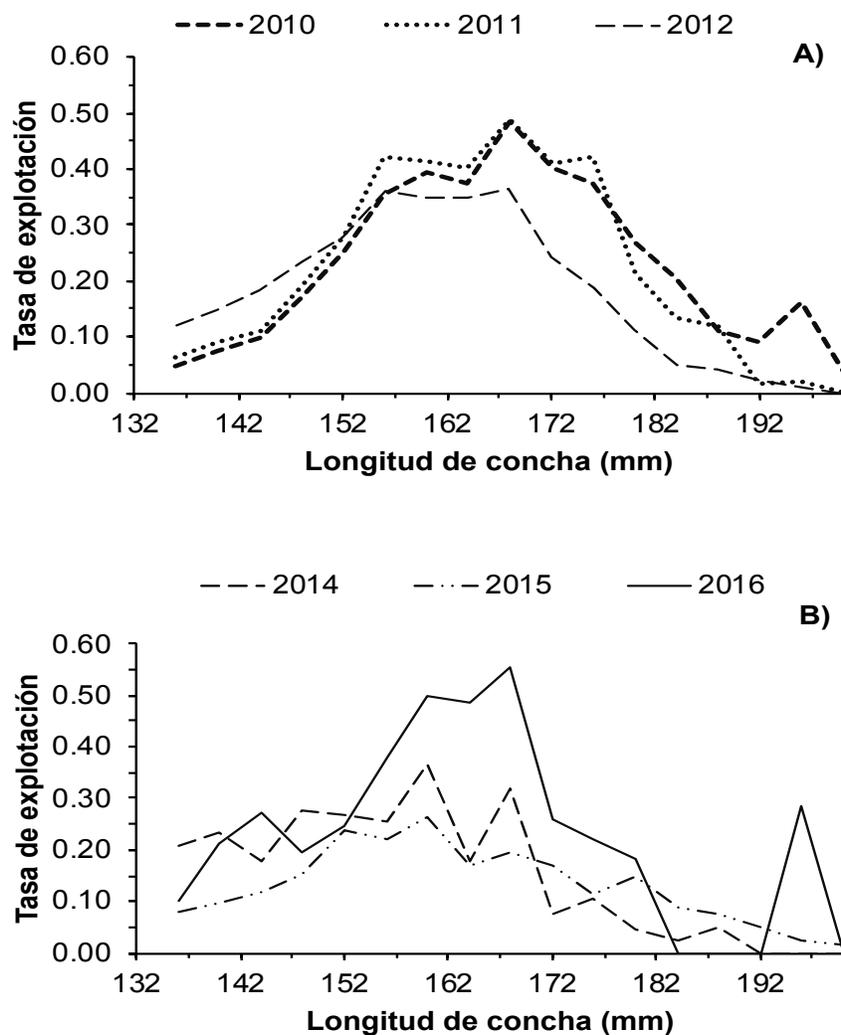
### 7.2.6 Tasa de explotación

Las tendencias de la tasa de explotación para individuos entre 80-115 mm fueron relativamente estables durante las series de tiempo, exhibiendo valores menores que 0.05; sin embargo, las estimaciones de la tasa de explotación incrementaron gradualmente para individuos de 118 a 130 mm, alcanzando el valor máximo de 0.16 durante 2014 (Fig. 16A, B). Para los individuos mayores a la talla mínima legal, también fue observada una tendencia de incremento en la tasa de explotación; los individuos entre 154 y 178 mm alcanzaron valores máximos de 0.48 (2010), 0.49 (2011), 0.36 (2012), 0.37 (2014), 0.26 (2015) y 0.56 (2016). Posteriormente, una disminución en la tasa de explotación ocurrió de 2011 a 2015 para las clases de longitud entre

182 y 198 mm. Por el contrario, durante 2010 y 2016 un parche de almejas grandes fue localizado y capturado; así, la tasa de explotación tuvo un incremento repentino en la clase de longitud de 194 mm. Aunque la presión de pesca sobre *P. globosa* expresada mediante la tasa de explotación exhibió alta variabilidad entre los años analizados, fue observado como un patrón general que las clases de longitud entre 142 y 174 mm representaron más del 50% de la captura; además, la tasa de explotación excedió el 0.1 establecido para el manejo de la pesquería (Fig. 17A, B).



**Figura 16.** Tasa de explotación estimada para los individuos menores a la talla mínima legal de 130 mm de longitud de concha de *P. globosa*. A) periodo de tiempo de 2010-2012. y B) periodo de tiempo de 2014-2016.



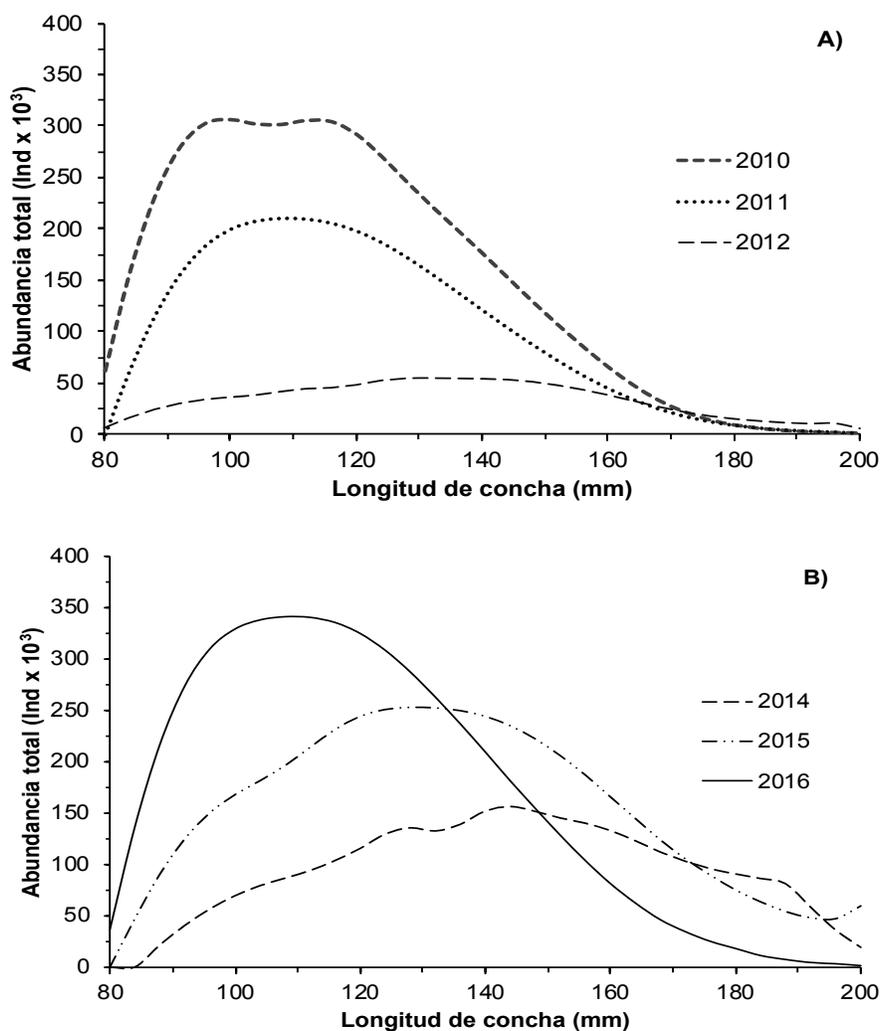
**Figura 17.** Tasa de explotación estimada para los individuos mayores a la talla mínima legal de 130 mm de longitud de concha de *P. globosa*. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016.

Los estimados anualizados de la tasa de explotación, incluyendo toda la estructura de longitud de *P. globosa* fueron los siguientes: a) 0.30 (2010), b) 0.33 (2011), c) 0.25 (2012), d) 0.22 (2014), e) 0.15 (2015) y f) 0.33 (2016).

### 7.2.7 Abundancia total

Las estimaciones de abundancia total a la longitud derivadas del modelo  $MDET_{VB}$  mostraron disminuciones sucesivas durante el periodo de 2010-2012; por el contrario, la abundancia total incrementó progresivamente de 2014-2016 (Tabla V). Durante el primer periodo, los valores máximos de abundancia total fueron 305.80 t (2010), 210.23 t (2011) y 53.71 t (2012) para las

clases de longitud de 110, 106 y 138 mm, respectivamente. En el segundo periodo los valores máximos incrementaron desde 156.27 t (2014), 253.89 t (2015) y 341.07 t (2016) para individuos de 142, 126 y 106 mm, respectivamente. Las estimaciones de abundancia total también indicaron cambios en la distribución de frecuencia de longitud. De esta manera, durante 2010 y 2011 el intervalo de longitud más representativo de la abundancia total estuvo entre 94-114 mm; sin embargo, durante 2012 las clases de longitud más abundantes estuvieron representadas por individuos más grandes entre 122 y 146 mm. Un patrón inverso fue observado en el segundo periodo, en el cual el intervalo de longitud con mayor abundancia total cambio desde 126-154 mm (2014), 114-146 mm (2015) y 94-122 mm (2016) (Fig. 18A, B).



**Figura 18.** Abundancia total estimada para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012. y B) periodo de tiempo de 2014-2016.

### 7.2.8 Biomasa total y vulnerable

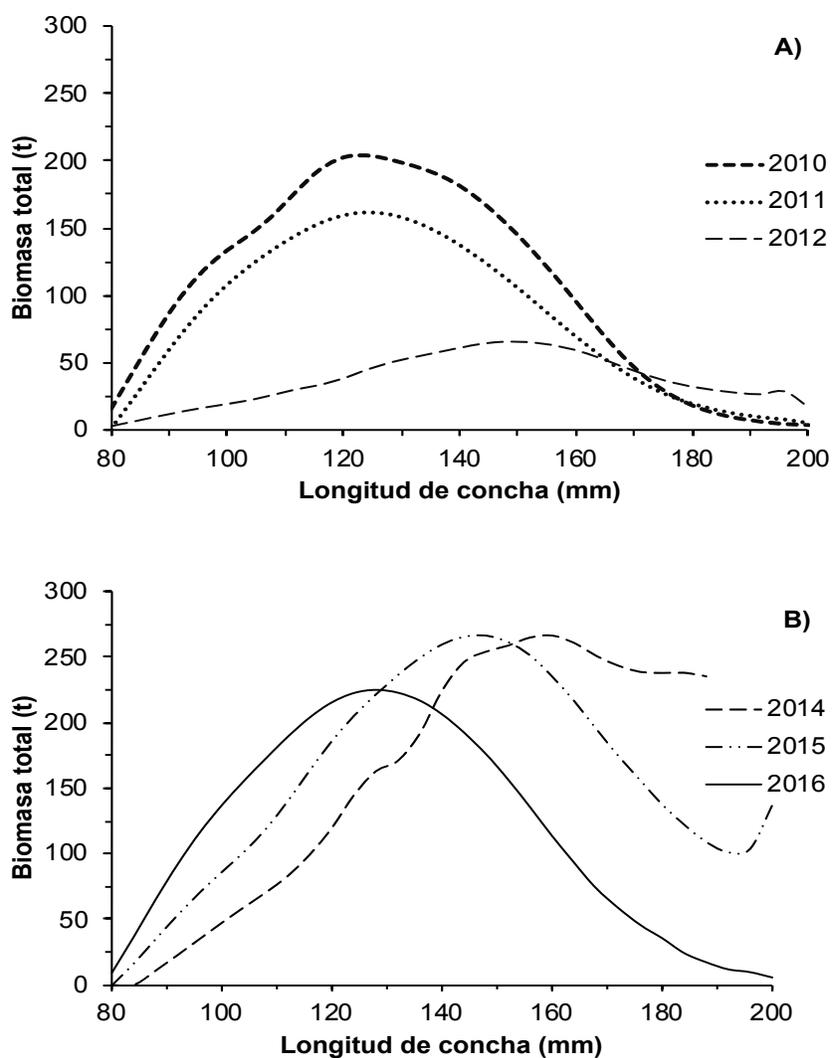
Las estimaciones de biomasa total a la longitud mostraron cambios a lo largo de las series de tiempo (Tabla V). De 2010 a 2012 los niveles de biomasa total a la longitud disminuyeron paulatinamente, mientras que en 2014 y 2015 la biomasa total incrementó, mostrando una ligera disminución durante 2016 (Tabla V). En el primer periodo, los valores máximos de biomasa total fueron 204.54 t (2010) y 161.10 t (2011) para la clase de longitud de 122 mm; posteriormente, la biomasa total a la longitud tuvo una caída rápida durante 2012, mostrando una estimación máxima de 65.41 t para individuos en la clase de longitud de 146 mm. En el segundo periodo, los valores más altos de biomasa total fueron 266.66 t (2014), 265.75 t (2015) y 224.36 t (2016) para las clases de longitud de 158, 146 y 126 mm, respectivamente. Así mismo, la distribución de frecuencias de longitud tuvo variaciones entre los periodos de tiempo analizados. Los intervalos de longitud mayormente representados durante el primer periodo fueron 110-138 mm (2010-2011) y 130-170 mm (2012). Este cambio indicó que la biomasa total de individuos jóvenes disminuyó y aunque durante el tercer año, los individuos fueron más grandes, su biomasa total también fue disminuida, representando el año con los niveles más bajos de biomasa total. Durante el segundo periodo, el intervalo de longitud de concha más representativo disminuyó progresivamente, mostrando un cambio de 138-170 mm (2014), 130-138 mm (2015) y 110-142 (2016) (Fig. 19A, B).

Las series de tiempo mostraron que la biomasa vulnerable a la longitud disminuyó de 2010 a 2012; posteriormente, durante 2014 y 2015, la biomasa vulnerable exhibió un incremento, disminuyendo en 2016 (Tabla V). Durante el primer periodo, los picos de biomasa vulnerable fueron 72.93 t (2010) y 52.77 t (2011) para la clase de longitud de 154 mm y 43.62 t (2012) para individuos de 162 mm. Comparativamente, durante el segundo periodo, los valores máximos de biomasa vulnerable fueron 237.90 t (2014), 170.66 t (2015) y 99.72 t (2016) para las clases de longitud de 178, 162 y 150 mm, respectivamente. Durante las series de tiempo analizadas, los niveles de biomasa vulnerable menores que 25 t fueron observados para individuos entre 78 y 110 mm, así como individuos mayores que 186 mm. Estos niveles de biomasa vulnerable (< 25 t) fueron similares durante 2014; sin embargo, la biomasa vulnerable no fue estimada para individuos entre 190 y 198 mm, debido a que estas clases de longitud de concha no fueron

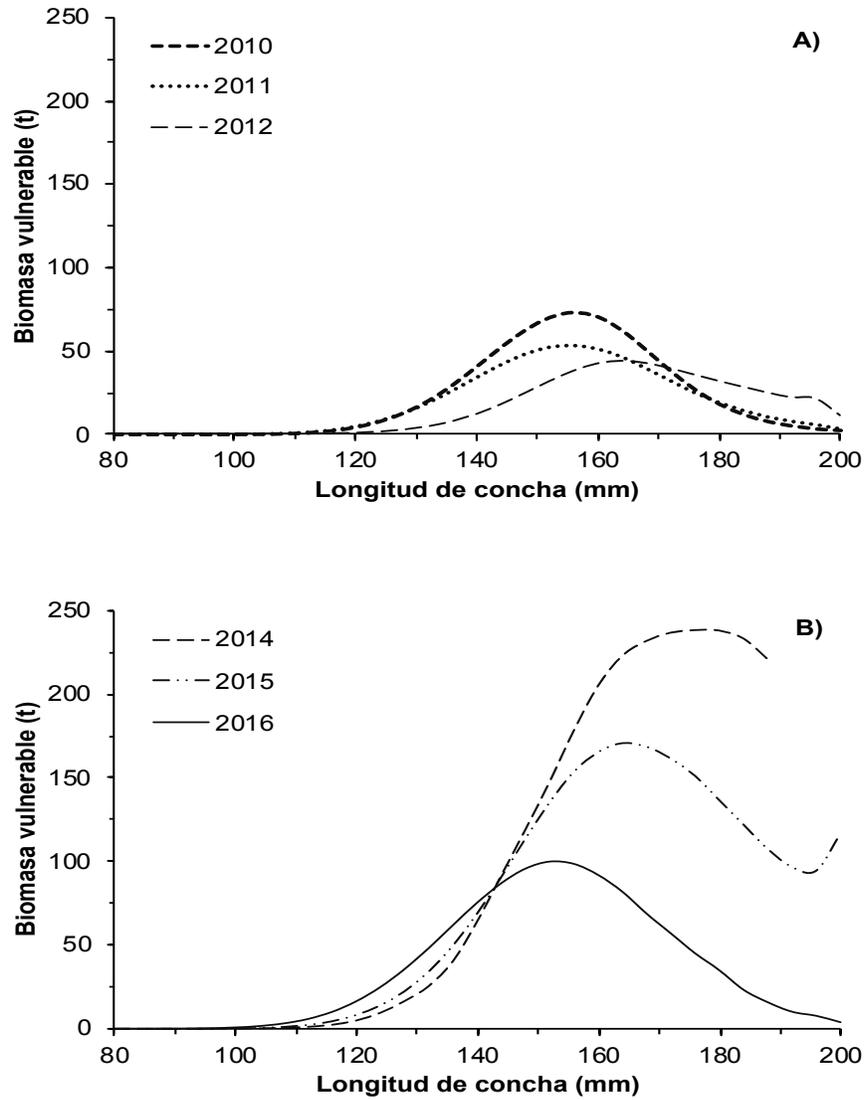
capturadas. Por el contrario, durante 2015, la biomasa vulnerable para individuos en la clase de longitud de 198 mm mostró un incremento (Fig. 20A, B).

**Tabla V.** Cantidades de manejo estimadas para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora.

Cantidades de manejo	2010	2011	2012	2014	2015	2016
Abundancia total ( $N_{l',t'}$ ) $\times 10^6$	4.63	3.01	1.03	2.88	4.72	5.15
Biomasa total (t)	3,262	2,517	1,130	4,801	4,870	3,619
Biomasa vulnerable (t)	672	555	480	2,820	2,189	1,104



**Figura 19.** Biomasa total estimada para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016.



**Figura 20.** Biomasa vulnerable estimada para la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora. A) periodo de tiempo de 2010-2012 y B) periodo de tiempo de 2014-2016.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 Evaluación de los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo de *P. globosa*, asociados a cuatro matrices de crecimiento estocástico.

En este estudio, un MDET fue desarrollado para analizar los cambios en la dinámica de la población de *P. globosa* incorporando cuatro matrices de crecimiento estocástico. Matemáticamente, las matrices de crecimiento estocástico representan la probabilidad de cambio desde una clase de longitud a otras, incorporando alguna medida de variación asociada con cada clase de talla (suponiendo que el crecimiento negativo es despreciable). Usualmente, cuando la ecuación de Fabens es implementada dentro de una matriz de crecimiento estocástico, la variabilidad en los incrementos de crecimiento es normalmente distribuida (Punt *et al.*, 1997; Hillary, 2011; Siddeek *et al.*, 2016). De acuerdo con Lloyd-Jones *et al.* (2014), este supuesto podría introducir la probabilidad de incrementos negativos; los cuales podrían ser observados si alguna clase de longitud fuera mayor que la longitud asintótica. Además, si alguna clase de longitud es cercana a la longitud asintótica, la simetría de la distribución normal asignará probabilidades a las clases de longitud menores que la clase de longitud observada en el conjunto de datos. Así, los efectos de una mala especificación en la función de densidad probabilística asociada con la matriz de crecimiento estocástica tendrán implicaciones en la estimación de parámetros del modelo de captura a la longitud.

En este estudio, ninguna de las cuatro matrices de crecimiento estocástico estimó probabilidades de crecimiento negativo cuando los individuos alcanzaron su longitud asintótica, por el contrario, las matrices mostraron cambios en la forma de la distribución esperada. Este efecto fue claramente identificado para las matrices de crecimiento de LG y SC; la matriz de crecimiento LG cambió la forma de las probabilidades de crecimiento esperadas desde la clase de longitud de 120 mm (individuos jóvenes), mientras que la matriz de crecimiento SC mostró un cambio en las probabilidades de crecimiento desde 172 mm (individuos viejos). Comparativamente, las matrices de crecimiento de VB y GM mostraron cambios en las formas de probabilidad en longitudes cercanas a la asíntota (aproximadamente 180 mm); por debajo de esta clase de longitud, la forma de las probabilidades para individuos pequeños fue similar a una distribución normal. Este cambio en la forma a lo largo de la composición de longitud es debido

a la flexibilidad de la función de densidad probabilística gamma que representa la variabilidad en el crecimiento de individuo a individuos en la población. Así, diferentes patrones de crecimiento pueden ser observados; tal como cambios en el crecimiento entre individuos pequeños y grandes o en situaciones donde el crecimiento individual podría ocurrir o no, implicando que los individuos puedan permanecer en su clase de longitud original o moverse a clases de longitud más grandes (Haddon, 2011).

Los efectos de las diferentes matrices de crecimiento estocástico asociadas con MDET fueron también observados sobre la dinámica de la población y cantidades de manejo. En este estudio, el MDET<sub>VB</sub> fue el mejor para describir los datos de captura a la longitud, mientras que el modelo MDET<sub>LG</sub> mostró el menor rendimiento. Así, ambos modelos exhibieron cambios dramáticos en la estimación de la dinámica poblacional y cantidades de manejo. Mientras que el modelo MDET<sub>VB</sub> estimó valores altos de abundancia y reclutamiento para individuos grandes (108-120 mm), el MDET<sub>LG</sub> estimó valores altos de abundancia y reclutamiento para organismos pequeños (92-108 mm); este efecto puede ser explicado por los cambios en el patrón de crecimiento reflejado en las matrices de crecimiento estocástico, donde la matriz de VB mostró cambios en la probabilidad de crecimiento de individuos grandes (<180mm), mientras que la matriz de LG exhibió cambios en el crecimiento de individuos pequeños, lo cual es asociado con su punto de inflexión bajo. Además, los resultados mostraron que el MDET<sub>VB</sub> estimó los valores más bajos de reclutamiento, mortalidad por pesca, tasa de explotación y abundancia en comparación con el resto de los modelos de crecimiento candidatos analizados, exhibiendo estimaciones conservadoras sobre la condición del stock. Estas diferencias enfatizan la importancia de determinar una hipótesis apropiada con respecto al crecimiento individual dentro de modelos de evaluación de stock basados en longitud.

Una práctica común en modelos de evaluación de stock (e.g. modelos de captura a la edad o longitud) es elegir por defecto el modelo de von Bertalanffy, incluso si no es el mejor modelo o tiene poco o nulo soporte, la incertidumbre al respecto ha sido ignorada (Punt *et al.*, 2006; Punt *et al.*, 2009; Cao *et al.*, 2017a; Cao *et al.*, 2017b; Fisch *et al.*, 2019). Adicionalmente, cuando los parámetros son preespecificados y no estimados en el modelo, estos son generalmente derivados del modelo de von Bertalanffy; por lo tanto, el modelo puede no describir adecuadamente los datos biológicos observados en la población. Recientemente, un modelo de

evaluación de stock estructurado por longitud fue desarrollado para *P. globosa* en el alto Golfo de California y Océano Pacífico mexicano, proporcionando un método novedoso para la evaluación de stock de la especie; sin embargo, este estudio también asumió que el patrón de crecimiento seguía la función tradicional de von Bertalanffy (Amezcuca-Castro *et al.*, 2019). El presente estudio, fue basado sobre un enfoque de inferencia multimodelo, indicando que el  $MDET_{VB}$  fue el mejor para describir los datos de captura a la longitud, reflejando diferencias en la dinámica de la población de *P. globosa* comparado con los MDETs alternativos. Los resultados difieren de aquellos estimados desde funciones de crecimiento determinísticas, las cuales han encontrado que el modelo logístico fue el más descriptivo para *P. globosa* en el área de estudio (Aragón-Noriega *et al.*, 2015). Estas discrepancias fortalecen la aplicación del enfoque IMM para el análisis de crecimiento de *P. globosa* dentro de modelos de evaluación de stock. Katsanevakis y Maravelias (2008) enfatizaron que la selección del modelo no sólo depende del patrón de crecimiento específico de las especies, sino que también depende de la calidad del conjunto de datos y cantidad de información disponible. Un aspecto importante a considerar es el análisis basado en datos dependientes de la pesca, debido a que la mortalidad por pesca usualmente es dirigida hacia individuos grandes y longevos, los individuos jóvenes y pequeños son descartados. Esta situación puede causar una estimación errónea en el modelo de crecimiento, el cual no puede rendir el mejor ajuste a los datos. En consecuencia, los modelos alternativos deben ser evaluados para estimar el patrón de crecimiento adecuadamente (Haddon, 2011; Aragón-Noriega *et al.*, 2015).

De acuerdo con  $AIC_c$ , el  $MDET_{SC}$  también tuvo soporte estadístico para describir los datos de captura a la longitud, mostrando una evidencia a favor de 14%. En este caso,  $MDET_{VB}$  no fue apoyado fuertemente como un claro ganador ( $w_i > 90\%$ ). Cuando los datos soportan más de un modelo, existe algún grado de incertidumbre en la selección del modelo; Katsanevakis y Maravelias (2008) indicaron que cuando hay incertidumbre en la selección del modelo la elección del segundo mejor modelo puede depender del primero. Esta condición fue apoyada por nuestros resultados;  $MDET_{SC}$  es un modelo de crecimiento general que contiene otros modelos de crecimiento como casos especiales, incluyendo una curva asintótica, tal como la descrita por  $MDET_{VB}$ . En contraste, el  $MDET_{GM}$  y  $MDET_{LG}$  exhibieron considerablemente menor soporte estadístico y ellos son caracterizados por curvas sigmoideas con puntos de inflexión que

indican aceleración y desaceleración en la tasa de crecimiento, asumiendo que el crecimiento no es constante a lo largo del ciclo de vida.

La propuesta metodológica aplicada en este estudio, para incorporar diferentes modelos de crecimiento en la matriz de crecimiento estocástico, fue diseñada específicamente para modelos de evaluación de stock de captura a la longitud. Esta característica es especialmente relevante en este estudio dado que varias hipótesis razonables relacionadas con el crecimiento individual estocástico pueden ser modeladas resaltando la importancia que esto puede tener sobre la dinámica de la población y cantidades de manejo. Helidoniotis y Haddon (2013) analizaron los efectos e implicaciones de elegir un modelo de crecimiento para el manejo pesquero; por ejemplo, el modelo de Gompertz implica un lento crecimiento inicial, el cual podría implicar una productividad baja, mientras que el modelo de von Bertalanffy indica un crecimiento inicial rápido, sugiriendo que el stock es más productivo. En este estudio los patrones de crecimiento estocástico estimados son biológicamente probables, mostrando cambios en la varianza ( $\sigma_F^2$ ) de los incrementos de crecimiento. Los incrementos de crecimiento fueron estimados desde una función de distribución gamma para cada clase de longitud, incrementando el realismo del patrón de crecimiento comúnmente observado en la naturaleza y evitando supuestos sobre incrementos de crecimiento constante para todas las clases de longitud, lo cual no es real (Quinn y Deriso, 1999). Analíticamente, este estudio mostró que la elección de un modelo de crecimiento estocástico puede tener impacto en la magnitudes de reclutamiento, mortalidad por pesca, biomasa total y vulnerable; además, podría tener serias implicaciones en el sesgo de la evaluación de stock, resultando en estrategias de manejo inadecuadas, tal como sobreproteger el stock desovante cuando el stock es saludable o la implementación de decisiones políticas de alto riesgo cuando el estado de stock es inadvertidamente deteriorado (Lv y Pitchford, 2007; Punt *et al.*, 2009; Giacomini *et al.*, 2016).

Punt *et al.* (2013) revisó el uso y aplicación de modelos estructurados por longitud, enfatizando que estos son capaces de integrar múltiples fuentes de datos y generar salidas específicas relacionadas con cantidades de manejo (e.g. reclutamiento, biomasa y tasa de explotación). La ventaja principal de los modelos de captura a la longitud es que no incorporan supuestos en equilibrio y que el crecimiento de individuos es modelado asumiendo estocasticidad, proporcionando realismo biológico a la evaluación de stock. En los últimos 30 años, los avances

en la implementación de matrices de transición a la longitud dentro de modelos de evaluación de stock han sido limitados; la principal contribución ha sido centrada en la incorporación de varias funciones de densidad probabilística, representando los cambios en la estructura de longitud (Tabla VI). La literatura también muestra la aplicación de nuevas propuestas estadísticas para incrementar el rendimiento de la función objetivo, incluso recientemente un enfoque Bayesiano fue satisfactoriamente implementado dentro de matrices de transición a la longitud; estos enfoques conjuntamente mejoran los supuestos biológicos dependiendo de la población estudiada (e.g. el proceso de muda en crustáceos) (Punt *et al.*, 2009; Siddeek *et al.*, 2016). Los estudios mencionados anteriormente han analizado los efectos sobre la estimación de las matrices de crecimiento; comparativamente, este estudio analiza los cambios en la dinámica poblacional y cantidades de manejo asumiendo diferentes supuestos de crecimiento en el MDET. En este sentido, MDET es un modelo de evaluación de stock flexible que incluye cuatro matrices de crecimiento estocástico y ellas pueden ser confiablemente implementadas y actualizadas para estimar los parámetros en el MDET; la función objetivo basada sobre una función negativa de verosimilitud permite la identificación del mejor modelo usando teoría de información; este procedimiento es relevante debido a que cada matriz de crecimiento estocástica candidata influye en la dinámica de la población y puede cambiarla drásticamente.

**Tabla VI.** Comparación de métodos estadísticos para estimar matrices de crecimiento estocástico dentro de modelos de evaluación de stock estructurados por longitud.

Referencia	Datos	Función de crecimiento	Función de densidad probabilística	Función objetivo	Selección del modelo
Sullivan <i>et al.</i> (1990)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No
Zheng <i>et al.</i> (1995)	Captura a la longitud	Logístico	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No
Punt <i>et al.</i> (1997)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Normal Gamma	Función de verosimilitud	Si
Zheng <i>et al.</i> (1998)	Captura a la longitud	Logistic	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No
Lai y Bradbury (1998)	Distribución de frecuencias de talla Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No
Punt (2003)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Multinomial	Función negativa de verosimilitud	No
Punt <i>et al.</i> (2006)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Log-normal Gamma Truncated normal	Función de verosimilitud	Si
Punt <i>et al.</i> (2009)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Gamma	Función de verosimilitud	Si
Haist <i>et al.</i> (2009)	Marcado recaptura	Schnute	Normal	Función de verosimilitud	No
Punt <i>et al.</i> (2010)	Marcado recapture Captura a la longitud	von Bertalanffy	Normal	Función negativa de verosimilitud	No
Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez (2010)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No

**Tabla VI.** Continuación. Comparación de métodos estadísticos para estimar matrices de crecimiento estocástico dentro de modelos de evaluación de stock estructurados por longitud.

Referencia	Datos	Función de crecimiento	Función de densidad probabilística	Función objetivo	Selección del modelo
Hillary (2011)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Normal Student's-t	Enfoque bayesiano	Si
Morales-Bojórquez <i>et al.</i> (2013)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No
Lloyd-Jones <i>et al.</i> (2014)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Desviada-normal	Función de verosimilitud	No
Canales <i>et al.</i> (2016)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Normal	Función negativa de verosimilitud	No
Siddeek <i>et al.</i> (2016)	Marcado recaptura	Logístico	Normal	Función negativa de verosimilitud	Si
Cao <i>et al.</i> (2017a)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Normal	Función negativa de verosimilitud	No
Millar y Nottingham (2019)	Marcado recaptura	von Bertalanffy	Uniforme-log normal Uniforme-normal	Función de verosimilitud y enfoque bayesiano	No
Fisch <i>et al.</i> (2019)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Función negativa de verosimilitud	No
Amezcuca-Castro <i>et al.</i> (2019)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Función de verosimilitud	No
Luquin-Covarrubias <i>et al.</i> (2020)	Captura a la longitud	von Bertalanffy	Gamma	Suma de cuadrados residuales	No
Luquin-Covarrubias y Morales-Bojórquez (2021)	Captura a la longitud	von Bertalanffy, Gompertz, Logístico Schnute	Gamma	Función negativa de verosimilitud	Si

## 8.2 Efecto de la pesca sobre la dinámica poblacional de *P. globosa*.

Las especies que presentan una estrategia de reproducción r son organismos pequeños caracterizados por tener un ciclo de vida corto, madurez temprana y una elevada capacidad reproductiva, que deriva en altas tasas de crecimiento poblacional. Por el contrario, las especies con una estrategia K tienen un periodo de vida largo, una madurez tardía y una baja producción de descendientes; así, las poblaciones presentan una tasa de crecimiento baja. En este sentido, *P. globosa* tiene una dinámica poblacional compleja, los individuos exhiben una longevidad de 34 años en la zona de estudio (Aragón-Noriega *et al.*, 2015), una tasa de crecimiento individual baja y altas tasas de mortalidad natural para estadios de vida tempranos y juveniles (González-Peláez *et al.*, 2015b). Estos rasgos demográficos las hacen susceptibles a la mortalidad por pesca, afectando su abundancia y densidad espacial e impactando negativamente sus tasas de supervivencia y reproducción; por lo tanto, el manejo de la población debe evitar disminuciones significativas en la abundancia. De esta manera, la interpretación de los resultados tiene un componente biológico y un componente asociado con el manejo pesquero de *P. globosa*, donde la variabilidad en el reclutamiento y biomasa son importantes para su dinámica poblacional.

Los resultados mostraron que los individuos entre 78 y 128 mm de longitud de concha fueron explotados, incluso las tasas de explotación incrementaron sus valores después de 2010 y estas clases de longitud no son objetivo de la pesquería de *P. globosa*. Además, los individuos mayores a la talla mínima legal de 130 mm también fueron excesivamente capturados, con tasas de explotación a la longitud mayores que 1%, denotando que la estructura de longitud de *P. globosa* fue sobreexplotada a lo largo del tiempo. Así, dos patrones de sobrepesca fueron simultáneamente identificados: a) sobrepesca de crecimiento (ocurre cuando individuos jóvenes son capturados antes de alcanzar su talla óptima y la pesquería no produce el máximo rendimiento sostenible); y b) la sobrepesca de reclutamiento (representa una excesiva presión de pesca sobre el stock desovante, reduciendo su abundancia a muy bajos niveles en los cuales el stock no puede producir suficientes reclutas a la pesquería). La sobrepesca también fue confirmada por el cálculo anualizado de la tasa de explotación, el cual varió entre 15% (2015) y 33% (2011 y 2016) excediendo los límites legales permitidos para la pesquería del 0.5% y 1%. Dentro de los instrumentos de política pesquera, la talla mínima legal de 130 mm fue

establecida como una táctica de manejo para evitar la sobrepesca de crecimiento (DOF, 2012a; DOF, 2012b); sin embargo, esta ha fallado en mantener la sustentabilidad de la población de *P. globosa* en la región de Puerto Peñasco, Sonora.

La regulación basada en una talla mínima legal de 130 mm asume que todos los individuos alcanzaron la madurez sexual y ellos tuvieron al menos un evento reproductivo (DOF, 2012a; DOF, 2012b). Sin embargo, para las poblaciones de *P. globosa* de Guaymas, Sonora y San Felipe, B.C. la talla de madurez al 50% fue determinada en 88.75 mm y 89.37 mm de longitud de concha, respectivamente; estos valores fueron 41 mm más pequeños que la talla mínima legal establecida para la pesquería de *Panopea* spp. (Aragón-Noriega, 2015). Comparativamente, la talla de madurez al 50% estimada para la *P. globosa* fue mayor que aquellas reportadas para *P. generosa* en Washington (75mm) y dos poblaciones en Canadá: Gabriola Island (58.3 mm) y Yellow Bank (60.5 mm), así como para dos poblaciones de *P. zelandica* en Nueva Zelanda: Kennedy Bay (55 mm) y Shelly Bay (57 mm) (Andresen, 1971; Campell y Ming, 2003; Gribben y Crease, 2003). Estas diferencias en la talla de madurez entre poblaciones de *P. globosa* deben ser tomadas en cuenta cuando se establecen estrategias de manejo, principalmente porque la talla de madurez al 50% está positivamente correlacionada con la longevidad; por lo tanto, los individuos maduran en una fracción específica de su longitud máxima (Jensen, 1996; Law, 2000; Nadon y Ault, 2016). Este aspecto es relevante para *P. globosa*, debido a que su crecimiento es altamente variable; en Bahía Magdalena (Costa del Pacífico), *P. globosa* exhibió una longitud asintótica de 179.85 mm (Luquin-Covarrubias *et al.*, 2016a); la población de Guaymas (centro del Golfo de California) mostró una longitud asintótica de 122 mm (Cortez-Lucero *et al.*, 2011; Cruz-Vázquez *et al.*, 2012), mientras que en Puerto Peñasco y San Felipe (alto Golfo de California), los valores de longitud asintótica fueron 161.79 mm y 190.84 mm, respectivamente (Aragón-Noriega *et al.*, 2015).

De acuerdo con Muse (1998), la talla mínima legal no es una regulación de manejo práctica para *Panopea* spp., y su sobrevaloración económica y de manejo puede ser un serio problema. La razón principal es que la mortalidad por descarte de almejas puede ser de 100%, debido a que la longitud de concha no puede ser conocida hasta que el individuo es extraído del sustrato marino. Adicionalmente, las almejas del género *Panopea* son incapaces de cerrar sus conchas completamente; por lo tanto, una vez que un individuo es removido, este no puede volver a

enterrarse a sí mismo quedando vulnerable a la depredación y muriendo en un periodo de tiempo corto. Dado que los individuos son localizados mediante las marcas del sifón en el sustrato, varios intentos fueron realizados para *P. generosa* y *P. zelandica* para determinar si el tamaño de la marca del sifón sobre el sustrato o el ancho entre el par de orificios del sifón se relacionaba con la longitud de concha; sin embargo, estos métodos fueron pobres predictores de dicha relación (Andersen, 1971; Gribben y Crease, 2003).

Orenzans *et al.* (2004) explicaron que varios factores influyen en la vulnerabilidad de *Panopea* spp. tales como la experiencia y habilidad de los buzos para identificar bancos con altas densidades o números de sifones, los cuales pueden variar de acuerdo con el tipo de sustrato y afectar el éxito de captura. Inicialmente en el área de estudio, pequeñas almejas fueron separadas de la captura y los pescadores intentaron volver a enterrarlas en áreas cercanas a la costa, pero esta práctica no fue exitosa debido a que las almejas no permanecen enterradas en el sustrato marino. Eventualmente, almejas desde 100 mm de longitud de concha tuvieron un alto precio en el mercado y su captura se convirtió en una actividad rentable (Aragón-Noriega, 2015). En consecuencia, almejas más pequeñas que la talla mínima legal fueron capturadas en Puerto Peñasco; sin embargo, estos individuos no fueron reportados, afectando la cuantificación de la tasa de explotación legalmente establecida en 0.5% y 1%. Potencialmente, la captura podría ser mayor, causando un agotamiento rápido del área de pesca, tal como lo indicaron los cambios drásticos en la tasa de explotación a la longitud estimados en este estudio.

De acuerdo con Hilborn y Walters (1992), cuando las fallas en el reclutamiento son observadas dentro de una población, un agotamiento rápido y colapso potencial podrían ocurrir en las pesquerías. En este estudio, el reclutamiento a la pesquería fue definido dentro de un rango de clases de longitud entre 80-130 mm. Así, durante 2012 fue observada una rápida disminución en el reclutamiento, representando una pérdida del 86% con respecto a los valores estimados durante 2010 y 2011. La caída repentina en el reclutamiento ocurrió después de dos años de una excesiva tasa de explotación a lo largo de toda la estructura de longitud de *P. globosa*. Usualmente, la variabilidad en el reclutamiento de *Panopea* spp. ha sido explicada como sigue: a) las fallas en el reclutamiento han sido documentadas incluso en años donde no hubo captura comercial (Zhang y Hand, 2006); b) pérdidas de reclutas fueron identificadas en poblaciones con

baja densidad de individuos (Campbell *et al.*, 2004), c) una variabilidad sincrónica en el reclutamiento, la cual ha sido corroborada por la comparación entre áreas de pesca y no pesca (Campbell *et al.*, 2004), y d) efectos negativos de la mortalidad por pesca sobre el reclutamiento identificables en un corto plazo (Campbell *et al.*, 2004).

Adicionalmente, las fallas en el reclutamiento de *Panopea spp.* han sido identificadas cuando un patrón de distribución unimodal es observado en la estructura de longitud o edad; este patrón es principalmente causado por la presencia de individuos adultos y una evidente falta de individuos jóvenes, indicando pobres pulsos de reclutamiento a la población (González-Peláez *et al.*, 2015a). La baja frecuencia de individuos jóvenes también puede verse influenciada por la heterogeneidad espacial típica de *Panopea spp.* (distribución en parches), donde los reclutas de una cohorte pueden ser localizados (asentados o reclutados) en diferentes bancos debido al proceso de advección y retención larval. Para *P. globosa* en el alto Golfo de California ha sido reportado que los bancos de almeja de Puerto Peñasco y Guaymas (costa este del Golfo de California) son influenciadas por el suministro de larvas desde San Felipe (costa oeste del Golfo de California), debido a la circulación anticiclónica ocurrida en invierno, durante el periodo de desove (Munguia-Vega *et al.*, 2015).

Los cambios en biomasa y reclutamiento también podrían ser explicados a partir del esquema de manejo aplicado actualmente en esta pesquería; el fundamento se basa sobre el desarrollo histórico de la pesca de almeja de sifón en la región. En México, la evaluación de stock para *Panopea spp.* fue inicialmente basada en datos pobres y las reglas de manejo originalmente propuestas tuvieron las siguientes limitaciones: 1) incertidumbre en las estimaciones de biomasa y puntos de referencia biológicos, 2) fracaso en la identificación de señales de alerta de agotamiento y 3) salidas de manejo limitadas. Por otro lado, aunque existen planes de manejo específicos por región, estos no fueron apoyados en los rasgos biológicos y demográficos de *P. globosa* y *P. generosa*; por lo tanto, las regulaciones son las mismas para ambas especies (Aragón-Noriega *et al.*, 2012). La tasa de explotación de 0.5% aplicada durante la fase de pre-desarrollo (2008) y 1% usada durante la fase de crecimiento (2012) de la pesquería fueron implementadas adecuadamente durante los primeros años, como resultado de las reglas de manejo propuestas por el gobierno mexicano; sin embargo, los datos y el conocimiento biológico eran insuficientes. En consecuencia, las políticas de captura no fueron evaluadas ni

actualizadas en el corto plazo y las medidas de manejo pasivo, tales como regulaciones basadas en control del esfuerzo pesquero, cierres temporales o espaciales de áreas y talla mínima de captura, han fallado para mantener los niveles de biomasa estables en algunas poblaciones de *Panopea* spp. (Amezcuca-Castro et al., 2019).

De acuerdo con Zhang y Hand (2006), un modelo de decaimiento de cohorte puede ser usado para modelar el efecto de una tasa de explotación determinada sobre las poblaciones de *Panopea* spp; el supuesto muestra que, si la población analizada es cercana a la condición virgen, entonces una estrategia de manejo basada en una tasa de explotación constante puede ser implementada dentro de una escala de tiempo definida. De esta manera, realizaron una simulación proyectada a 50 años, variando la tasa de explotación desde 0% a 4% con un incremento de 0.5% donde el punto de referencia sería el 50% de la biomasa virgen para un área de pesca específica; evidentemente si la tasa de explotación es incrementada y se mantiene constante sobre el tiempo, entonces el punto de referencia será alcanzado en menor tiempo. Este patrón indica qué, aunque la tasa de explotación pueda ser exitosamente implementada, el tiempo en el cual la presión de pesca puede ser aplicada también es importante. Para *P. globosa* en Puerto Peñasco, no hay estimaciones de los cambios poblacionales a través del tiempo. La pesquería de *P. globosa* en esta área, inició usando una tasa de explotación de 0.5% y posteriormente fue modificada a 1%. Sin embargo, el uso de esta tasa de explotación no permitió determinar si la población estaba cercana a su biomasa virgen; además, la incorporación de nuevos bancos, y por lo tanto, la expansión del área de pesca oculto el efecto de la pesca sobre la población. Idealmente, la tasa de explotación de 1% es adecuada, pero la implementación requiere una escala de tiempo, la cual fue ajustada a un horizonte de 50 años (Aragón-Noriega et al., 2012). Sin embargo, este horizonte de tiempo está basado en *P. generosa* distribuida en latitudes del norte (EUA y Canadá), donde la longevidad de esta especie excede los 100 años (Hoffmann et al., 2000; Bureau et al., 2002; Bureau et al., 2003). En este sentido, para *P. globosa* en Puerto Peñasco se tiene una longevidad máxima registrada de 34 años (Pérez-Valencia y Aragón-Noriega, 2013; Aragón-Noriega et al., 2015); por lo tanto, el horizonte de tiempo asociado con la tasa de explotación debe ser más menor. De acuerdo con Zhang y Hand (2006), la proporción ( $\tau$ ) de la biomasa actual ( $B_t$ ) a la biomasa virgen ( $B_0$ ) tiene las siguientes relaciones:

- 1)  $\tau = \frac{B_t}{B_0} = 0.5$ ; el valor representa el punto de referencia biológico.
- 2)  $\tau = \frac{B_t}{B_0} < 0.5$ ; las acciones de recuperación son necesarias en la pesquería.
- 3)  $\tau = \frac{B_t}{B_0} > 0.5$ ; la captura es permitida.

Dado que el ciclo de vida de *P. globosa* es limitado a 34 años, un  $\tau$  en el cual la  $B_0$  incluye un horizonte de tiempo de 50 años no es posible, ya que la  $B_0$  con una tasa de explotación constante del 1% cada año causaría el agotamiento total de la biomasa virgen antes de 50 años. De acuerdo con esta lógica, la tasa de explotación constante de 1% para los individuos en la zona de estudio debería ser idealmente aplicada por un horizonte de 17 años. Por lo tanto, un indicador de sustentabilidad no está limitado a la tasa de explotación permisible, sino que el indicador adecuado debe ser un valor de  $\tau$  específico para cada área de pesca, incluyendo un horizonte de tiempo correcto.

Las poblaciones de *Panopea* spp. están espacialmente estructuradas como meta-poblaciones, las cuales están conectadas con otras mediante la dispersión de larvas pelágicas. De acuerdo con Orensanz *et al.* (2016), un área de pesca es típicamente ocupada por una meta-población; los bancos dentro de las áreas de pesca son áreas discretas con alta densidad de almejas; finalmente, dentro de los bancos, los individuos son distribuidos y concentrados en parches de relativamente alta densidad. Así, los resultados obtenidos desde MDET representan los cambios en la dinámica de la población a la longitud desde una sola población de *P. globosa*, integrada por diferentes bancos de pesca. De acuerdo con reportes técnicos publicados por el Instituto Nacional de Acuicultura y Pesca (Ochoa-Araiza *et al.*, 2014; Ochoa-Araiza *et al.*, 2015), cambios espacio-temporales fueron observados en el área de pesca; a) de 2009 a 2012 (fase de pre-desarrollo de la pesquería), pequeños parches fueron identificados y explotados, principalmente en áreas cercanas a la costa; y b) de 2013 a 2016 (fase de crecimiento de la pesquería), varios parches fueron incorporados y el área de pesca fue expandida; así, la explotación de *P. globosa* se extendió hacia zonas profundas. De 2009-2016, el área de pesca incremento su tamaño hacia el sureste de la zona de estudio, indicando una mayor expansión del área explotable (Anexo C). Comparativamente, la zona de pesca en el noroeste sufrió fragmentación, esto significa que los parches inicialmente capturados mostraron una reducción espacial, tal que, solamente permaneció un área pequeña (Fig. 21).

Los cambios espaciales en la captura han tenido impactos negativos en varias poblaciones bentónicas; por ejemplo, los stocks de abulón *Haliotis* spp. sufrieron un drástico agotamiento en serie (espacial y por especies), así, una especie de abulón fue gradualmente remplazada por otra hasta su decline (Karpov *et al.*, 2000; McCormick, 2000; Morales-Bojórquez *et al.*, 2008). Otro ejemplo es la almeja Catarina (*Argopecten circularis*, Sowerby I, 1835), la cual fue explotada en aguas cercanas a la costa hasta alcanzar los niveles máximos de captura; posteriormente, las áreas fueron sobreexplotadas y los buzos progresivamente se movieron hacia áreas de pesca más profundas (Maeda-Martínez *et al.*, 1993). En este estudio, los cambios en la biomasa total y vulnerable ocurrieron en un periodo de tiempo corto, indicando una disminución de 2010 a 2012 y un incremento de 2014 a 2016, el cual no puede ser explícitamente explicado por la dinámica de la población de especies de vida larga tal como *P. globosa*. Recientemente, las disminuciones y recuperaciones de reclutamiento y biomasa (total y vulnerable) también fueron observados en el corto plazo en la población de *P. globosa* en Bahía Magdalena y estos fueron asociados con un efecto de agotamiento en serie (Amezcuacastro *et al.*, 2019).

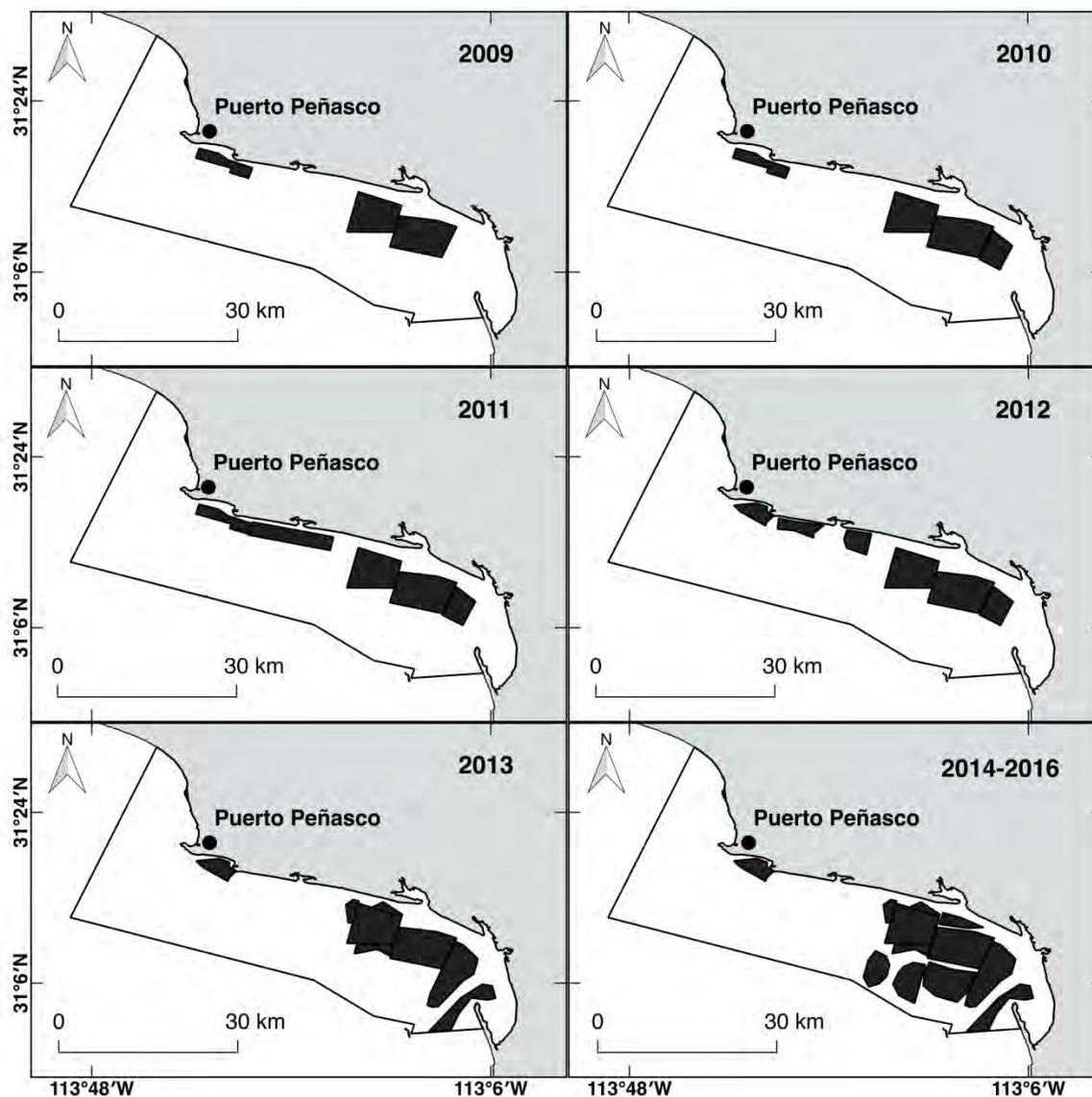
De acuerdo con la batimetría de Puerto Peñasco, los bancos de pesca de *P. globosa* son localizados en profundidades entre 2 y 30 m; sin embargo, la captura comercial se ha movido gradualmente desde las áreas cercanas a la costa (9 m) hasta áreas profundas (30 m). Goodwin y Pease (1991) explicaron que factores tales como la profundidad, las corrientes, la composición del sustrato y el área geográfica pueden afectar la longitud de concha de *P. generosa*. Ellos mostraron diferencias significativas en la longitud de concha de almejas provenientes desde diferentes profundidades, indicando una disminución en la longitud desde 146.2 mm en áreas poco profundas (9.1 m) hasta 125.8 mm en aguas profundas (13.7 m). En este estudio, los resultados mostraron cambios en la distribución de frecuencias de longitud durante el segundo periodo (2014-2016), representando una alta captura de individuos menores que 110 mm, así como una reducción de 8 mm en la  $S_{150\%}$ , estos cambios coincidieron con el movimiento de la actividad de pesca a aguas profundas (30 m), donde diferentes condiciones que aquellas de aguas someras pueden influir en el crecimiento de los individuos.

Las almejas del género *Panopea* viven enterradas hasta 1 m de profundidad dentro de sustratos arenosos-lodosos y ellas se alimentan por filtración de fitoplancton (Goodwin y Pease, 1989); así, en áreas profundas donde la velocidad de corriente es típicamente baja, la deposición de sedimento fino afecta la disponibilidad de alimento y por lo tanto reduce el crecimiento de los individuos a longitudes más pequeñas en comparación con aquellos individuos habitando áreas de alta corriente (Goodwin y Pease, 1991). De esta manera, los cambios en el área de pesca y la reubicación de la mortalidad por pesca podrían indicar un mecanismo de “serial depletion (SD)” (por su definición en inglés) operando en la pesquería (Botsford *et al.*, 2004; Orensanz *et al.*, 1998; Kirby, 2004). Los pescadores están moviendo el esfuerzo pesquero a lo largo del gradiente latitudinal y desde la zona costera a áreas profundas; por lo tanto, la biomasa y reclutamiento no pueden ser adecuadamente cuantificados, debido a que nuevas áreas con abundancia de individuos jóvenes de *P. globosa* pueden estar disponibles para pesca. Por esta razón, aunque los resultados obtenidos por  $MDET_{VB}$  mostraron una tendencia de incremento en las estimaciones de reclutamiento y biomasa en el periodo de 2014-2016, ambos incrementos pueden ser enmascarados debido al agotamiento en serie.

De esta manera, algún tipo de manejo de área es necesario para maximizar el rendimiento de *P. globosa*, tal como ha sido establecido para la pesquería de *P. generosa* en las aguas de British Columbia, donde una rotación de cada tres años es mantenida dentro de tres grandes regiones (norte, centro y sur) y cada región es dividida dentro de tres subregiones; así una de cada tres subregiones es cosechada cada tres años. En Washington, EUA un monitoreo es realizado en cada banco para estimar la biomasa disponible para la pesquería de *P. generosa*; si la biomasa es suficientemente alta, entonces la captura es autorizada. Un banco agotado no puede ser abierto a la pesca hasta que un monitoreo indique que este se ha recuperado a las condiciones previas a la pesca. Así, el manejo de *P. generosa* usa una rotación *de facto*, donde los bancos de recuperación rápida serían revisados más frecuentemente que los bancos de recuperación lenta (Orensanz *et al.*, 2004).

Para las aguas mexicanas, aunque la rotación de áreas es considerada en el plan de manejo pesquero, esta práctica no es adecuadamente implementada. La rotación de pesca es parte de un enfoque precautorio y la pesquería de *P. globosa* en México necesita analizar la posibilidad

de manejar separadamente regiones de alta y baja productividad, así como el uso de un sistema de rotación de áreas para prevenir posibles agotamientos en diferentes poblaciones. Explícitamente, dos opciones para el manejo de área pueden ser analizadas: a) rotación en pulso, se refiere a altos niveles de esfuerzo pesquero aplicado en un área abierta y todos los organismos explotables son capturados en intervalos periódicos definidos; b) rotación simétrica, que requiere un esfuerzo menos concentrado y permite que las áreas estén abiertas la mitad del tiempo. La ventaja de la pesca rotacional es que previene el impacto tanto de la sobrepesca de crecimiento como de sobrepesca de reclutamiento (Myers *et al.*, 2000; Hart, 2001; Hart, 2003; Harris *et al.*, 2018).



**Figura 21.** Cambios espacio-temporales en el área de pesca de *P. globosa* desde 2009 a 2016.

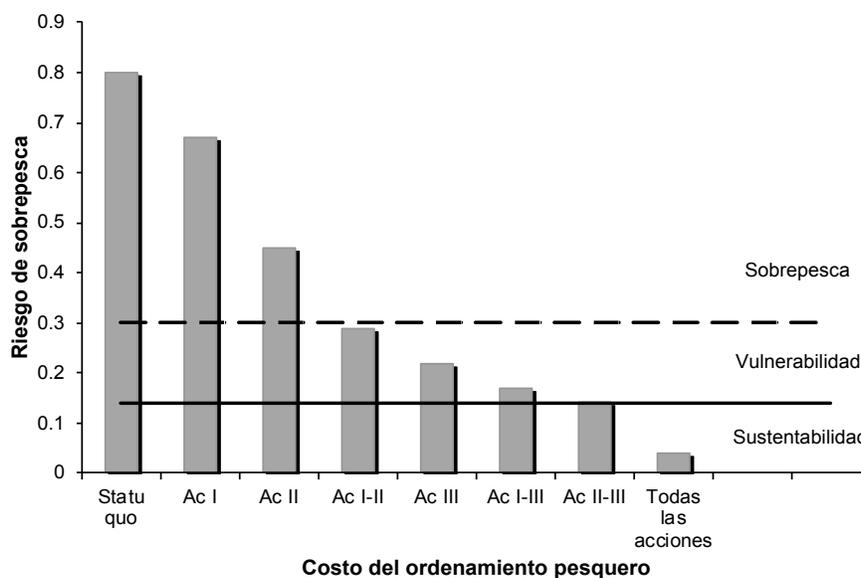
### 8.3 Adaptaciones al manejo pesquero de *P. globosa*

Esta investigación ha mostrado de manera simultánea la propuesta de una metodología de evaluación de stock para *P. globosa*, así como estimaciones de cantidades de manejo que pueden ser de utilidad en la administración de la pesquería. Los actuales instrumentos de manejo pesquero contienen información que promueve la sustentabilidad del recurso; sin embargo, estos son limitados para indicar de manera explícita la condición actual del recurso, el uso de puntos de referencia biológicos, ni estrategias de recuperación en caso de que se

presenten patrones de sobrepesca. Dado que la pesquería de almeja generosa inició desde 2008 en Puerto Peñasco, Sonora, la actualización de los lineamientos de administración pesquera son necesarios, sobre todo ahora que ya se ha reconocido que existe un efecto de sobrepesca ocasionado por un mecanismo de agotamiento en serie.

### **8.3.1 Condición actual del recurso**

En los instrumentos de política pesquera es necesaria la información sobre la condición actual del recurso. Sin embargo, para lograr este propósito es necesaria la evaluación del stock bajo los supuestos de algún modelo biológico útil, y de los datos disponibles para hacer la evaluación. El modelo MDET proporciona estimaciones de la dinámica poblacional (crecimiento, reclutamiento, mortalidad) y cantidades de manejo (abundancia, tasa de explotación, biomasa total y vulnerable) para *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora, las cuales no habían sido estimadas por el método de evaluación de stock tradicionalmente usado para la pesquería de almeja de sifón en México, el cual se basa en estimaciones de densidad promedio. Una ventaja de contar con un modelo biológico es que la condición del stock se puede representar de manera gráfica; aunque existen diversas maneras de presentarlo, se requiere mostrarlo de una manera sencilla y práctica para los administradores de la pesca, en este caso el diagrama de Kobe o una gráfica de riesgos de sobrepesca pueden ser de utilidad (Fig. 22) (Larios-Castro *et al.*, 2021). Este enfoque se recomienda incluirlo dentro de los planes de manejo pesquero de almeja de sifón, al igual que dentro de la ficha técnica de esta especie contenida en la carta nacional de pesca.



**Figura 22.** Costos teóricos del ordenamiento pesquero para evitar la sobrepesca de *P. globosa*. Los costos incrementan progresivamente de izquierda a derecha con la incorporación de acciones de manejo (Ac). Así, la combinación de acciones podría modificar el estado de la población y la delimitación del estado de la población podría involucrar la definición de los PRB aceptados por los manejadores.

### 8.3.2 Puntos de referencia biológicos

Los puntos de referencia biológicos (PRB) son un indicador de la condición de la población, siendo un objetivo deseable para la ordenación pesquera, donde este último término hace referencia al control del esfuerzo pesquero efectivo, o bien de alguno de sus componentes (Caddy y Mahon, 1996, Panayotou, 1983). Reconociendo que los PRB pueden expresarse como objetivos o límites, entonces existen dos conceptos adicionales: PRB objetivo definido como un estado de la pesquería o recurso, que se considera deseable en el cual debe adoptarse una acción de ordenación, ya sea durante el desarrollo o la recuperación de la población; mientras que el PRB límite es un estado de la pesquería o recurso que es indeseable y que se debe evitar mediante acciones de ordenación pesquera.

Aunque los instrumentos de política pesquera no hacen explícito el uso de algún PRB, se ha asumido que la tasa de explotación anual de 1% sobre un horizonte de 50 años cumple la función de un PRB objetivo (Aragón-Noriega *et al.*, 2012). En la práctica, este no es alcanzable, principalmente porque la longevidad de *Panopea* spp. en México es menor a 50 años. En el área

de estudio, la longevidad de *P. globosa* es de 34 años (Pérez-Valencia y Aragón-Noriega, 2013; Aragón-Noriega *et al.*, 2015); de esta manera, la tasa de explotación del 1% anual capturada en un periodo de 50 años es biológicamente insostenible. Aunado a este hecho, las tasas de explotación anuales y por estructura de longitud, sobrepasaron excesivamente el 1% permitido para pesca, estas oscilaron entre el 15% y 33 % de tasa de explotación anual. Así, la pesquería solamente pudo sostener un periodo de 3 años de pesca excesiva antes de que los primeros bancos se agotaran. De acuerdo con Hilborn *et al.* (2005), los organismos de vida larga, tal como *Panopea* spp, pueden sostener tasas de explotación bajas en comparación con individuos de vida corta, donde sería deseable tener tasas de explotación por temporada de pesca menores que la tasa de mortalidad natural anual. De esta manera, la tasa de explotación del 1% puede ser adecuada para las poblaciones de almeja de sifón, siempre y cuando el horizonte de tiempo sea ajustado a la longevidad estimada en cada región (e.g. 17 años para Puerto Peñasco). Dadas las evidencias identificadas en este estudio, entonces los instrumentos de administración pesquera de almeja de sifón deben considerar las siguientes recomendaciones: a) establecer explícitamente los PRB objetivo y límite; b) modificar el horizonte de pesca para el recurso de acuerdo a su ciclo de vida; c) establecer el seguimiento de las tasas anuales de explotación a partir de la relación de  $B_t/B_0$  (Luquin-Covarrubias *et al.*, 2020).

### 8.3.3 Estrategias de recuperación

La evidencia de agotamiento serial demostrada en este estudio debe ser considerada de manera urgente en las regulaciones de manejo de almeja de sifón, evitando que este efecto negativo sea recurrente y ponga en riesgo otras potenciales poblaciones susceptibles de ser explotadas comercialmente. En primer lugar se deben establecer lineamientos para la recuperación de los bancos de pesca agotados, donde un PRB límite debe ser establecido dentro de la legislación pesquera, este podría ser  $B_t/B_0 = 0.4$ . Bajo este escenario, el esfuerzo pesquero previamente autorizado debería ser suspendido dentro del área de pesca. Se debe corregir la asignación de áreas de pesca individuales, tal como si fueran “concesiones” otorgadas a grupos o cooperativas, el principal problema de esta práctica es que todas las áreas “concesionadas” conforman un mismo banco, y no deben seguir siendo manejadas como bancos individuales, incluso esta forma de ordenación pesquera ha promovido la sobrestimación de la abundancia,

ya que al estar basada en densidades promedio, el valor respectivo es extrapolado cada vez hacia áreas más grandes incluso donde la almeja generosa ya podría estar agotada.

Segundo, se deben establecer nuevas regulaciones para manejar los nuevos bancos de pesca, de tal manera que se pueda evitar la sobrepesca en el corto plazo y se mantenga la sustentabilidad en el largo plazo. Considerando que la almeja de sifón tiene una distribución en parches con diferentes escalas espaciales, las cuales deben ser definidas en términos de procesos biológicos y ecológicos; entonces un aspecto importante para propósitos de manejo, es definir las escalas espaciales apropiadas dentro de las poblaciones de *Panopea*, lo cual es indispensable para establecer un esquema adecuado de rotación de bancos. Actualmente, la pesquería de almeja de sifón no tiene una escala espacial definida y los bancos de pesca tienen diferentes dimensiones variando entre 26 y 57 km<sup>2</sup> (Amezcuca-Castro *et al.*, 2019). En la medida que la pesquería evoluciona, los pescadores mueven el esfuerzo pesquero a nuevas áreas autorizadas y aparentemente el banco incrementa su tamaño a través en tiempo; sin embargo, la productividad es cada vez más baja en las zonas inicialmente explotadas. Este cambio de las zonas de pesca provee una idea falsa de rotación de bancos. De manera correcta, la pesca rotacional es definida como el cierre de un área por un periodo de tiempo específico para permitir su recuperación, después del cual es nuevamente abierta. Tal estrategia permite que la mortalidad por pesca en un área determinada varíe periódicamente; así, diferentes áreas pueden ser manejadas simultáneamente, permitiendo que al menos una este disponible para la captura cada año (Hart, 2003). La pesca rotacional requiere áreas geográficas más extensas que permitan la recuperación de la abundancia mediante procesos naturales de desove y reclutamiento. De esta manera, los planes de manejo pesquero deberían considerar el establecimiento de un esquema de rotación en pulsos o de rotación simétrica para los bancos delimitados y sujetos a explotación.

## 9. CONCLUSIONES

- Se identificó que los incrementos en longitud de *P. globosa* correspondieron a un patrón de crecimiento estocástico de tipo von Bertalanffy. Este tipo de crecimiento proporcionó estimaciones conservadoras sobre la condición del stock, evitando sobreestimaciones de hasta el 75.3% en el reclutamiento y 58.5% en la abundancia total con respecto al resto de los modelos de crecimiento estocásticos analizados dentro del MDET.
- *P. globosa* mostró un crecimiento más lento en 2010, 2012 y 2014, en comparación a 2011 y 2016. En el primer periodo analizado (2010-2012) el reclutamiento disminuyó un 86%, y mostró un valor máximo de mortalidad por pesca de 0.63 para individuos de 166 mm. Mientras que en el segundo periodo (2014-2016) el reclutamiento tuvo una recuperación similar al estimado en 2010 y un valor de la mortalidad por pesca de 0.79 para la misma clase de longitud. Finalmente, las clases de longitud con menor presión de pesca ( $<0.05$ ) en ambos periodos fueron aquellas menores a 130 mm y mayores a 190 mm.
- Los cambios en la biomasa total y vulnerable ocurrieron en un período de tiempo muy corto. Durante 2010-2012, la población de *P. globosa* mostró una caída repentina en sus niveles de biomasa total (de 3,262 a 1,130 t) y vulnerable (de 672 a 480 t). Posteriormente, de 2014-2016 la población tuvo un incremento, alcanzando valores superiores a 4,500 t de biomasa total y 2,000 t de biomasa vulnerable.
- Se proponen como alternativas de manejo para la pesquería de *P. globosa*: a) establecer explícitamente los PRB objetivo y límite, este último puede ser  $B_t/B_0 = 0.4$ ; b) modificar el horizonte de pesca para el recurso de acuerdo con su ciclo de vida; c) establecer el seguimiento de las tasas anuales de explotación a partir de la relación de  $B_t/B_0$ ; d) se debe de mejorar el sistema de asignación de áreas, tal que un mismo banco no esté dividido como bancos individuales; e) establecer un esquema adecuado de rotación de bancos, ya sea una rotación en pulsos o simétrica.

- El efecto de sobrepesca en la población de *P. globosa* en Puerto Peñasco se observó en la rápida disminución del reclutamiento, biomasa total y vulnerable, en la disminución del  $L_{50}$  desde 150 mm (2010) hasta 142 mm (2016), así como en los niveles altos de la tasa de explotación, la cual excedió los límites legales permitidos de 0.5% y 1%, alcanzando valores anualizados de hasta 33%. Además, el cambio continuo de las áreas de pesca, incluso hacia zonas más profundas, sugiere que en la población podría estar operando un mecanismo de sobrepesca identificado como agotamiento en serie.

## 10. LITERATURA CITADA

Amezcuca-Castro, S., Morales-Bojórquez, E., Arreguín-Sánchez, F., Luquin-Covarrubias, M.A., García-Borbón, J.A. y Cisneros-Montemayor, A. M. (2019). Effects of serial depletion on the fishery management of geoduck *Panopea globosa*. *Journal of Shellfish Research*, 38(3): 543-556. <https://doi.org/10.2983/035.038.0305>

Andersen, A.M.J. (1971). Spawning, growth and spatial distribution of the geoduck clam, *Panopea generosa* (Gould), in Hood Canal, Washington. Ph.D. thesis, University of Washington, Seattle.

Aragón-Noriega, E.A., Calderon-Aguilera, L.E., Alcántara-Razo, E. y Mendivil-Mendoza, J.E. (2016). Spatial distribution, density and population structure of the Cortes geoduck, *Panopea globosa* in the Central Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(1): 1-10. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572016000100001>.

Aragón-Noriega, E.A., Calderon-Aguilera, L.E. y Pérez-Valencia, S.A. (2015). Modeling growth of the Cortes geoduck *Panopea globosa* from unexploited and exploited beds in the northern Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 119-127. <https://doi.org/10.2983/035.034.0115>

Aragón-Noriega, E.A. (2015). Size at maturity of the Cortes geoduck *Panopea globosa* in Central Gulf of California. *Hidrobiológica*, 25(2): 257-263. <https://doi.org/10.15174/au.2015.800>.

Aragón-Noriega, E.A., Alcántara-Razo, E., Calderon-Aguilera, L.E. y Sánchez-Fourcade, R. (2012). Status of geoduck clam fisheries in Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 31(3): 733-738. <https://doi.org/10.2983/035.031.0317>

Aranceta-Garza, F., Arreguín-Sánchez, F., Ponce-Díaz, G. y Seijo, J.C. (2016). Natural mortality of three commercial penaeid shrimps (*Litopenaeus vannamei*, *L. stylirostris* and *Farfantepenaeus californiensis*) of the Gulf of California using gnomonic time divisions. *Scientia Marina*, 80(2): 199-206. <https://doi.org/10.3989/scimar.04326.29A>

Arcos-Ortega, F.G., León-Hing, S.J.S., Rodríguez-Jaramillo, C., Burgos-Aceves, M.A., Giffard-Mena, I. y García-Esquivel, Z. (2015). Biochemical and histochemical changes associated with gonad development of the Cortes geoduck, *Panopea globosa* (Dall 1898), from the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 71-80. <https://doi.org/10.2983/035.034.0110>

Arreguín-Sánchez, F. y Arcos-Huitrón, E. (2011). Fishing in Mexico: state of exploitation and use of ecosystems. *Hidrobiológica*, 431-462.

Baeta, M., Ramón, M. y Galimany, E. (2014). Decline of a *Callista chione* (Bivalvia: Veneridae) bed in the Maresme coast (northwestern Mediterranean Sea). *Ocean & Coastal Management*, 93: 15-25. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2014.03.001>

Baker, T.T., Lafferty, R. y Quinn II, T.J. (1991). A general growth model for mark-recapture data. *Fisheries Research*, 11(3-4): 257-281. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(91\)90005-Z](https://doi.org/10.1016/0165-7836(91)90005-Z)

Beverton, R.J.H. y Holt, S.J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. 2 Mar. Fish. G.B. Minist. Agric. Fish. Food No. 19*.

Botello-Ruvalcaba, M.A., Villaseñor-Talavera, R. y Mezo-Villalobos, S. (2010). Programa de ordenamiento de la pesquería de almeja generosa en la región Noroeste de México. En: Ordenamiento de pesquerías por recursos estratégicos de México, Tomo 1. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), México. pp. 97-130.

Botsford, L.W., Campbell, A. y Miller, R. (2004). Biological reference points in the management of North American sea urchin fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(8): 1325-1337. <https://doi.org/10.1139/f04-131>

Bradbury, A., Sizemore, B., Rothaus, D. y Ulrich, M. (2000). Stock assessment of subtidal geoduck clams (*Panopea abrupta*) in Washington. Marine Resources Unit. Fish Management Division. pp. 59

Breen, P.A., Gabriel, C. y Tyson, T. (1991). Preliminary estimates of age, mortality, growth, and reproduction in the hiatellid clam *Panopea zelandica* in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 25(3): 231-237. <https://doi.org/10.1080/00288330.1991.9516475>

Bureau, D., Hajas, W., Hand, C.M. y Dovey, G. (2003). Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from seven locations in British Columbia sampled in 2001 and 2002. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2494: 29 pp.

Bureau, D., Hajas, W., Scurry, N.W., Hand, C.M., Dovey, G. y Campbell, A. (2002). Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from 34 locations in British Columbia sampled between 1993 and 2000. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2413: 84 pp.

Burnham, K.P. y Anderson D.R. (2002). Model selection and multimodal inference: A practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

Caddy, J.F. (1996). Modelling natural mortality with age in short-lived invertebrate populations: definition of a strategy of gnomonic time division. *Aquatic Living Resources*, 9(3): 197-207. <https://doi.org/10.1051/alr:1996023>

Caddy, J.F. y Mahon, R. (1996). Puntos de referencia para la ordenación pesquera. *FAO Documento Técnico de Pesca No. 347*. Roma, FAO. 109p.

Calderon-Aguilera, L.E., Aragón-Noriega, E.A., Morales-Bojórquez, E., Alcántara-Razo, E. y Chávez-Villalba, J. (2014). Reproductive cycle of the geoduck clam *Panopea generosa* at its southernmost distribution limit. *Marine Biology Research*, 10(1): 61-72.  
<https://doi.org/10.1080/17451000.2013.793808>

Calderon-Aguilera, L.E., Aragón-Noriega, E.A., Hand, C.M. y Moreno-Rivera, V.M. (2010). Morphometric relationships, age, growth, and mortality of the geoduck clam, *Panopea generosa*, along the Pacific coast of Baja California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 29(2): 319-326. <https://doi.org/10.2983/035.029.0206>

Campbell, A., Yeung, C.W., Dovey, G. y Zhang, Z. (2004). Population biology of the Pacific geoduck clam, *Panopea abrupta*, in experimental plots, southern British Columbia, Canada. *Journal of Shellfish Research*, 23(3):661-674.

Campbell, A. y Ming, M.D. (2003). Maturity and growth of the Pacific geoduck clam, *Panopea abrupta*, in southern British Columbia, Canada. *Journal of Shellfish Research*, 22(1): 85-90.

Canales, C.M., Company, J.B. y Arana, P.M. (2016). Using a length-based stock assessment model to evaluate population structure hypotheses of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Decapoda, Caridea) exploited off central Chile. *Fisheries Research*, 183, 360-370. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.06.020>

Cao, J., Chen, Y. y Richards, R.A. (2017a). Improving assessment of *Pandalus* stocks using a seasonal, size-structured assessment model with environmental variables. Part I: Model description and application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(3): 349-362. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0020>

Cao, J., Chen, Y. y Richards, R.A. (2017b). Improving assessment of *Pandalus* stocks using a seasonal, size-structured assessment model with environmental variables. Part II: Model evaluation and simulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(3): 363-376. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0021>

Carlson, J.K. y Cortés, E. (2003). Gillnet selectivity of small coastal sharks off the southeastern United States. *Fisheries Research*, 60(2): 405-414. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00135-2](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00135-2)

Chen, Y., Hunter, M., Vadas, R. y Beal, B. (2003). Developing a growth-transition matrix for the stock assessment of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) off Maine. *Fishery Bulletin*, 101(4): 737-744.

Cortez-Lucero, G., Arreola-Lizárraga, J.A., Chávez-Villalba, J. y Aragón-Noriega, E.A. (2014). Distribución y abundancia de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae), en la región central del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 24(3): 167-174.

Cortez-Lucero, G., Arreola-Lizárraga, J.A., Chávez-Villalba, J. y Aragón-Noriega, E.A. (2011). Edad, crecimiento y mortalidad de la almeja de sifón, *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae) en la región central del Golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 46(3): 453-462. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572011000300014>

Cruz-Vásquez, R., Rodríguez-Domínguez, G., Alcántara-Razo, E. y Aragón-Noriega, E.A. (2012). Estimation of individual growth parameters of the Cortes geoduck *Panopea globosa* from the central Gulf of California using a multimodel approach. *Journal of Shellfish Research*, 31(3): 725-732. <https://doi.org/10.2983/035.031.0316>

Dippold, D.A., Leaf, R.T., Franks, J.S. y Hendon, J.R. (2017). Growth, mortality, and movement of cohiba (*Rachycentron canadum*). *Fishery Bulletin*, 115(4). doi: 10.7755/FB.115.4.3

DOF. 2010. Actualización de la Carta Nacional Pesquera. Tercera sección.  
[http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5169418&fecha=02/12/2010](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5169418&fecha=02/12/2010)

DOF. 2012a. Plan de Manejo para la Pesquería de Almeja generosa (*Panopea* spp) en las costas de Baja California, México. Primera sección. pp 33.  
[https://dof.gob.mx/nota\\_detalle\\_popup.php?codigo=5240641](https://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5240641)

DOF. 2012b. Plan de Manejo para la pesquería de almeja generosa (*Panopea globosa*) en las costas de Sonora, México. Segunda sección. pp 23.  
<https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/Planes-de-Manejo-Pesquero/Pacifico/Plan-de-Manejo-Pesquero-de-Almeja-Generosa-de-Sonora.pdf>

DOF. 2012c. Actualización de la Carta Nacional Pesquera. Segunda sección. pp 31-32.  
<https://www.gob.mx/inapesca/documentos/carta-nacional-pesquera-2012>

DOF. 2015. Norma Oficial Mexicana NOM-014-SAG/PESC-2015, Especificaciones para regular el aprovechamiento de almeja generosa (*Panopea generosa* y *Panopea globosa*) en aguas de jurisdicción federal del litoral del Océano Pacífico y Golfo de California. Cuarta sección. pp 12.  
<https://normateca.agricultura.gob.mx/norma-oficial-mexicana-nom-18>

DOF. 2018a. Actualización de la Carta Nacional Pesquera. Tercera sección. pp 14-17.  
<https://www.gob.mx/inapesca/documentos/carta-nacional-pesquera-2017>

DOF. 2018b. Ley Federal sobre Metrología y Normalización. pp. 64.  
[http://dsiappsdev.semarnat.gob.mx/datos/juridico/leyes/LF\\_SOBRE\\_METROLOGIA\\_Y\\_NORMALIZACION.pdf](http://dsiappsdev.semarnat.gob.mx/datos/juridico/leyes/LF_SOBRE_METROLOGIA_Y_NORMALIZACION.pdf)

Dowling, N.A., Dichmont, C.M., Haddon, M., Smith, D.C., Smith, A.D.M. y Sainsbury, K. (2015). Guidelines for developing formal harvest strategies for data-poor species and fisheries. *Fisheries Research*, 171: 130-140. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.09.013>

Feldam, K., Vadopalas, B., Armstrong, D., Friedman, C., Hilborn, R., Naish, K., Orensanz, J., Valero, J., Ruesink, J., Suhrbier, A., Christy, A. y Cheney, D. (2004). Comprehensive literature review and synopsis of issues relating to geoduck (*Panopea abrupta*) ecology and aquaculture production. Washington State Department of Natural Resources. pp. 134.

Ferreira-Arrieta, A., García-Esquivel, Z., González-Gómez, M.A. y Valenzuela-Espinoza, E. (2015). Growth, survival, and feeding rates for the geoduck *Panopea globosa* during larval development. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 55-61. <https://doi.org/10.2983/035.034.0108>

Fisch, N.C., Bence, J.R., Myers, J.T., Berglund, E.K. y Yule, D.L. (2019). A comparison of age-and size-structured assessment models applied to a stock of cisco in Thunder Bay, Ontario. *Fisheries Research*, 209: 86-100. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.09.014>

Fitzgerald, S.P., Wilson, J.R. y Lenihan, H.S. (2018). Detecting a need for improved management in a data-limited crab fishery. *Fisheries Research*, 208: 133-144. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.07.012>

Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., Nielsen, A. y Sibert, J. (2012). AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software*, 27(2): 233-249.

Giacomini, H.C., Shuter, B.J. y Baum, J.K. (2016). Size-based approaches to aquatic ecosystems and fisheries science: a symposium in honour of Rob Peters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(4): 471-476. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0100>

Goodwin, C.L. y Pease, B.C. (1991). Geoduck (*Panopea abrupta* Conrad, 1894) size, density, and quality as related to various environmental parameters in Puget Sound, Washington. *Journal of Shellfish Research*, 10(1): 65-78.

Goodwin, C.L. y Pease, B.C. (1989). Species Profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest). Pacific Geoduck clam. U.S. Fish and Wildlife Service. Biological Report. 82(11.120). U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. pp. 14.

Goodwin, C.L., Shaul, W. y Conrad, B. (1979). Larval development of the geoduck clam (*Panopea generosa*, Gould). *Journal of Shellfish Research*, 69: 73-76.

Goodwin, C.L. (1976). Observations of spawning and growth of subtidal geoducks (*Panopea generosa*, Gould). *Proceedings of the National Shellfisheries Association*. 65: 49-58.

González-Peláez, S.S., Carvalho-Saucedo, L., Espino-Calderín, A., Rangel-Dávalos, C. y Lluch-Cota, D.B. (2018). Embryonic and larval development of the subtropical geoduck clam *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae). *Journal of Shellfish Research*, 37(5): 933-941. <https://doi.org/10.2983/035.037.0503>

González-Peláez, S.S., Morales-Bojórquez, E., Lluch-Cota, D.B., Lluch-Cota, S.E. y Bautista-Romero, J.J. (2015a). Modeling geoduck growth: multimodel inference in *Panopea globosa* from the southwestern Baja California Peninsula, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 101-112. <https://doi.org/10.2983/035.034.0113>

González-Peláez, S.S., Morales-Bojórquez, E., Lluch-Cota, D.B. y Bautista-Romero, J.J. (2015b). Application of a gnomonic model to estimate the life span and natural mortality in *Panopea globosa*. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 113-118. <https://doi.org/10.2983/035.034.0114>.

González-Peláez, S.S., Leyva-Valencia, I. y Lluch-Cota, D.B. (2013). Distribution limits of the geoduck clams *Panopea generosa* and *P. globosa* on the Pacific coast of Mexico. *Malacologia*, 56(2): 85-94. <https://doi.org/10.4002/040.056.0206>

Gribben, P.E. y Heasman, K.G. (2015). Developing fisheries and aquaculture industries for *Panopea zelandica* in New Zealand. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 5-10. <https://doi.org/10.2983/035.034.0103>

Gribben, P.E. y Creese, R.G. (2003). Protandry in the New Zealand geoduck, *Panopea zelandica* (Mollusca, Bivalvia). *Invertebrate Reproduction & Development*, 44(2-3): 119-129. <https://doi.org/10.1080/07924259.2003.9652562>

Haddon, M. (2011). Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC press. Second Edition, Boca Raton FL. pp. 382-392.

Haddon, M., Mundy, C. y Tarbath, D. (2008). Using an inverse-logistic model to describe growth increments of blacklip abalone (*Haliotis rubra*) in Tasmania. *Fishery Bulletin*, 106(1): 58-71.

Haist, V., Breen, P.A. y Starr, P.J. (2009). A multi-stock, length-based assessment model for New Zealand rock lobster (*Jasus edwardsii*). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 43(1): 355-371. <https://doi.org/10.1080/00288330909510006>

Harbo, R.M., Adkins, B.E., Breen, P.A. y Hobbs, L. (1983). Age and size in market samples of geoduck clams (*Panopea generosa*). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1714. 78 p.

Harley, S.J., Myers, R.A. y Dunn, A. (2001). Is catch-per-unit-effort proportional to abundance?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(9): 1760-1772. <https://doi.org/10.1139/f01-112>

Harris, B.P., Adams, C.F. y Stokesbury, K.D. (2018). Sea scallops exhibit strong local spatiotemporal structure associated with seabed stability and high flows. *Ecosphere*, 9(3), e02133. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2133>

Hart, D.R. (2003). Yield-and biomass-per-recruit analysis for rotational fisheries, with an application to the Atlantic sea scallop (*Placopecten magellanicus*). *Fishery Bulletin*, 101(1): 44-57.

Hart, D.R. (2001). Individual-based yield-per-recruit analysis, with an application to the Atlantic sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(12): 2351-2358. <https://doi.org/10.1139/f01-175>

Helidoniotis, F. y Haddon, M. (2013). Growth models for fisheries: The effect of unbalanced sampling error on model selection, parameter estimation, and biological predictions. *Journal of Shellfish Research*, 32(1): 223-236.

Helidoniotis, F., Haddon, M., Tuck, G. y Tarbath, D. (2011). The relative suitability of the von Bertalanffy, Gompertz and inverse logistic models for describing growth in blacklip abalone populations (*Haliotis rubra*) in Tasmania, Australia. *Fisheries Research*, 112(1-2): 13-21. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.08.005>

Hidalgo-de-la-Toba, J.A., Morales-Bojórquez, E., González-Peláez, S.S., Bautista-Romero, J.J. y Lluch-Cota, D.B. (2018). Modeling the temporal periodicity of growth increments based on harmonic functions. *PloS one*, 13(4):e0196189. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196189>

Hilborn, R. 2007. Defining success in fisheries and conflicts in objectives. *Marine Policy*, 31(2): 153-158. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2006.05.014>

Hilborn, R., Orensanz, J.L. y Parma, A.M. (2005). Institutions, incentives and the future of fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1453): 47-57. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1569>

Hilborn, R. y Walters, C.J. (1992). Quantitative fisheries stock assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty. New York: Chapman and Hall, 521.

Hillary, R.M. (2011). A new method for estimating growth transition matrices. *Biometrics*, 67(1): 76-85. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2010.01411.x>

Hoffman, A., Bradbury, A. y Goodwin, C.L. (2000). Modeling geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad, 1849) population dynamics: I. Growth. *Journal of Shellfish Research*, 19(1): 57-62.

Jensen, A.L. (1996). Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(4): 820-822. <https://doi.org/10.1139/f95-233>

Karpov, K., Haaker, P., Taniguchi, I. y Rogers-Bennett, L. (2000). Serial depletion and the collapse of the California abalone (*Haliotis* spp.) fishery. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 130: 11-24.

Katsanevakis, S. y Maravelias, C.D. (2008). Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*, 9(2): 178-187. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00279.x>

Katsanevakis, S. (2006). Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research*, 81(2-3): 229-235. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.07.002>

Khan, A. 2006. Sustainability challenges in the geoduck clam fishery of British Columbia: policy perspectives. *Coastal Management*, 34(4):443-453. <https://doi.org/10.1080/08920750600860548>

Kirby, M.X. (2004). Fishing down the coast: historical expansion and collapse of oyster fisheries along continental margins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(35): 13096-13099. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405150101>

Lai, H.L. y Bradbury, A. (1998). A modified catch-at-size analysis model for a red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) population. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 125: 85-96.

Larios-Castro, E., Morales-Bojórquez, E., Díaz-Uribe, J.G., Vargas-López, V.G. y Massó-Rojas, J.A. (2021). Historical reconstruction of biomass of *Panopea globosa* from the Southwestern coast of Baja California Peninsula, Mexico: A new perspective for geoduck fishery management. *Journal of Shellfish Research*, 40(1): 1-13. <https://doi.org/10.2983/035.040.0106>

Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3): 659-668. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0731>

Legault, C.M. y Restrepo, V.R. (1998). A flexible forward age-structured assessment program. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas*, 49: 246-253.

Leyva-Valencia, I., Álvarez-Castañeda, S.T., Lluch-Cota, D.B., González-Peláez, S.S., Pérez-Valencia, S.A., Vadopalas, B. y Cruz-Hernández, P. (2012). Shell shape differences between two *Panopea* species and phenotypic variation among *P. globosa* at different sites using two geometric morphometrics approaches. *Malacologia*, 55(1):1-13. <https://doi.org/10.4002/040.055.0101>

Lloyd-Jones, L.R., Nguyen, H.D., Wang, Y.G. y O'Neill, M.F. (2014). Improved estimation of size-transition matrices using tag-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(9): 1385-1394. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0080>

Luquin-Covarrubias, M.A. y Morales-Bojórquez, E. (2021). Effects of stochastic growth on population dynamics and management quantities estimated from an integrated catch-at-length assessment model: *Panopea globosa* as case study. *Ecological Modelling*, 440, 109384.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109384>

Luquin-Covarrubias, M.A., Morales-Bojórquez, E., García-Borbón, J.A., Amezcua-Castro, S., Pérez-Valencia, S.A. y Larios-Castro, E. (2020). Evidence of overfishing of geoduck clam *Panopea globosa* from a length-based stock assessment approach. *PeerJ*, 8:e9069. <http://doi.org/10.7717/peerj.9069>

Luquin-Covarrubias, M.A., Morales-Bojórquez, E., González-Peláez, S.S., Hidalgo-De-La-Toba, J.Á. y Lluch-Cota, D.B. (2016a). Modeling of growth depensation of geoduck clam *Panopea globosa* based on a multimodel inference approach. *Journal of Shellfish Research*, 35(2): 379-387. <https://doi.org/10.2983/035.035.0212>

Luquin-Covarrubias, M.A., Morales-Bojórquez, E., González-Peláez, S.S. y Lluch-Cota, D.B. (2016b). Joint likelihood function based on multinomial and normal distributions for analyzing the phenotypic growth variability of geoduck clam *Panopea globosa*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 57: 151-162.

Lv, Q. y Pitchford, J.W. (2007). Stochastic von Bertalanffy models, with applications to fish recruitment. *Journal of theoretical biology*, 244(4): 640-655. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.09.009>

Maeda-Martínez, A.N., Reynoso-Granados, T., Sólis-Marín, F., Leija-Tristán, A., Aurióles-Gamboa, D., Salinas-Zavala, C.A. y Felix-Pico, E. (1993). A model to explain the formation of catarina scallop, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), beds, in Magdalena Bay, Mexico. *Aquaculture Research*, 24(3): 323-339. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1993.tb00554.x>

Martínez-Aguilar, S., Arreguín-Sánchez, F. y Morales-Bojórquez, E. (2005). Natural mortality and life history stage duration of Pacific sardine (*Sardinops caeruleus*) based on gnomonic time divisions. *Fisheries Research*, 71(1):103-114. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.04.008>

McCormick, T. (2000). Abalone (*Haliotis* spp.) aquaculture: present status and a stock enhancement tool. In: Campbell, A. (Eds), Workshop on rebuilding abalone stocks in British Columbia. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 130: 55-60.

Millar, R.B. y Nottingham, C.D. (2019). Improved approximations for estimation of size-transition probabilities within size-structured models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(8):1305-1313. doi:10.1139/cjfas-2017-0444

Morales-Bojórquez, E., López-Martínez, J. y Beléndez-Moreno, L.F.J. (2013). Estimating biomass, recruitment, and harvest rate for the Pacific yellowleg shrimp *Farfantepenaeus californiensis* from a size-based model. *Journal of Shellfish Research*, 32(3): 815-823. <https://doi.org/10.2983/035.032.0325>

Morales-Bojórquez, E. y Nevárez-Martínez, M.O. (2010). Catch-at-size analysis for *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California, Mexico in 1996–2002. *Fisheries Research*, 106(2): 214-221. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.08.004>

Morales-Bojórquez, E., Muciño-Díaz, M.O. y Vélez-Barajas, J.A. (2008). Analysis of the decline of the abalone fishery (*Haliotis fulgens* and *H. corrugata*) along the west central coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 27(4): 865-870. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2008\)27\[865:AOTDOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2008)27[865:AOTDOT]2.0.CO;2)

Morsán, E. y N.F. Ciocco, N.F. (2004). Age and growth model for the southern geoduck, *Panopea abbreviata*, off Puerto Lobos (Patagonia, Argentina). *Fisheries Research*, 69(3): 343-348. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.06.012>

Mullon, C., Fréon, P. y Cury, P. (2005). The dynamics of collapse in world fisheries. *Fish and Fisheries*, 6(2): 111-120. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2005.00181.x>

Munguia-Vega, A., Leyva-Valencia, I., Lluch-Cota, D.B. y Cruz-Hernandez, P. (2015). Genetic structure of the Cortes geoduck *Panopea globosa* Dall, 1898, from the Mexican Northwest. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 153-161. <https://doi.org/10.2983/035.034.0119>

Muse, B. (1998). Management of the British Columbia geoduck fishery: CFEC 98-3N. *Juneau, Alaska: Alaska Commercial Fisheries Entry Commission*, 23 pp.

Myers, R. (2002). Recruitment: understanding density-dependence in fish populations. In: Hart P.J.B., Reynolds, J.D. (eds). *Handbook of fish biology and fisheries: Fish Biology*. Oxford: Blackwell Publishing. pp. 123-148.

Myers, R.A., Fuller, S.D. y Kehler, D.G. (2000). A fisheries management strategy robust to ignorance: rotational harvest in the presence of indirect fishing mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(12): 2357-2362. <https://doi.org/10.1139/f00-250>

Nadon, M.O. y Ault, J.S. (2016). A stepwise stochastic simulation approach to estimate life history parameters for data-poor fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(12): 1874-1884. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0303>

Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J. y Wasserman, W. (1996). *Applied linear statistical models*. Chicago: Irwin. pp. 318.

Ochoa-Araiza, G., Barajas-Girón, M.P., Jiménez-Llanos, R.V., Larios-Castro, E. y González-Corona, M.E. (2015). Evaluación de almeja generosa en el polígono solicitado por la S.C.P.P. Jaiberos y Escameros, S.C. de R.L. realizado en noviembre de 2015. Informe técnico. Instituto Nacional de Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera en Guaymas. pp. 28.

Ochoa-Araiza, G., Barajas-Girón, M.P., Jiménez-Llanos, R.V., Larios-Castro, E. y González-Corona, M.E. (2014). Evaluación de almeja generosa en los bancos 1 y 2 de la S.C.P.P. Buzos de Puerto Punta Peñasco, S.C. de R.L. frente al estero La Pinta en Puerto Peñasco Sonora, durante el mes

de octubre de 2014. Informe técnico. Instituto Nacional de Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera en Guaymas. pp. 26.

Orensanz J.M., Parma, A.M. y Smith, S.J. (2016). Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries. En. Shumway, S.E. y Parsons, G.J. (eds.). *Dynamics, Assessment, and Management of Exploited Natural Scallop Populations*. Elsevier. 3 th ed. Amsterdam, Netherlands. pp. 611-676.

Orensanz, J.M., Hand, C.M., Parma, A.M., Valero, J. y Hilborn, R. (2004). Precaution in the harvest of Methuselah's clams the difficulty of getting timely feedback from slow-paced dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(8): 1355-1372. <https://doi.org/10.1139/f04-136>

Orensanz, J.M., Armstrong, J., Armstrong, D. y Hilborn, R. (1998). Crustacean resources are vulnerable to serial depletion - the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the greater Gulf of Alaska. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8: 117-176.

Panayotou, T. (1983). Conceptos de ordenación para pesquerías: Aspectos económicos y sociales. *FAO Documento Tecnico de Pesca*. 228: 60 p.

Pérez-Valencia, S.A. y Aragón-Noriega, E.A. (2013). Age and growth of the Cortes geoduck *Panopea globosa* (Dall, 1898) in the upper Gulf of California. *Indean Journal of Geo-Marine Scinces*, 42(2): 201-205

Pérez-Valencia, S.A. y Aragón-Noriega, E.A. (2012). Determinación de biomasa y bancos de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Dall, 1898) en una zona virgen del Alto Golfo de California. *Interciencia*, 37(9): 651-656.

Peterson, C.H. (2002). Recruitment overfishing in a bivalve mollusc fishery: hard clams (*Mercenaria mercenaria*) in North Carolina. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(1): 96-104. <https://doi.org/10.1139/f01-196>

Pezzuto, P.R. y Borzone, C.A. (2004). The collapse of the scallop *Euvola ziczac* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) fishery in Brazil: changes in distribution and relative abundance after 23 years of exploitation. *Brazilian Journal of Oceanography*, 52(3-4):225-236.

Punt, A.E., Huang, T. y Maunder, M.N. (2013). Review of integrated size-structured models for stock assessment of hard-to-age crustacean and mollusc species. *ICES Journal of Marine Science*, 70(1): 16-33. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss185>

Punt, A.E., Deng, R.A., Dichmont, C.M., Kompas, T., Venables, W.N., Zhou, S. y Kienzle, M. (2010). Integrating size-structured assessment and bioeconomic management advice in Australia's northern prawn fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 67(8): 1785-1801. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq037>

Punt, A.E., Buckworth, R.C., Dichmont, C.M. y Ye, Y. (2009). Performance of methods for estimating size–transition matrices using tag–recapture data. *Marine and Freshwater Research*, 60(2): 168-182. <https://doi.org/10.1071/MF08217>

Punt, A.E., Hobday, D., Gerhard, J. y Troynikov, V.S. (2006). Modelling growth of rock lobsters, *Jasus edwardsii*, off Victoria, Australia using models that allow for individual variation in growth parameters. *Fisheries Research*, 82(1-3): 119-130. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.003>

Punt, A.E. (2003). The performance of a size-structured stock assessment method in the face of spatial heterogeneity in growth. *Fisheries Research*, 65(1-3): 391-409. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.09.028>

Punt, A.E., Kennedy, R.B. y Frusher, S.D. (1997). Estimating the size-transition matrix for Tasmanian rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Marine and Freshwater Research*, 48(8): 981-992. <https://doi.org/10.1071/MF97017>

Quinn, T.J. y Deriso, R.B. (1999). *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press. New York, Oxford. pp. 426.

Ramírez-Félix, E.A., Márquez-Farías, J.F., Massó-Rojas, J.A., Vázquez-Solórzano, E. y Castillo-Vargasmachuca, S.G. (2012). La pesca de almeja *Panopea* spp. en el noreste de México. *Ciencia Pesquera*, 20(2): 57-66.

Ramírez-Mendoza, R. y Álvarez, L.G. (2009). Batimetría del área de extracción de la almeja de sifón *Panopea* spp. en la costa norte de Sonora. Informe Técnico. Departamento de Oceanografía Física. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. pp. 8.

Ramírez-Rodríguez, M. y Arreguín-Sánchez, F.A. (2003). Life history stage duration and natural mortality for the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939) in the southern Gulf of Mexico, using the gnomonic model for time division. *Fisheries Research*, 60(1): 45-51. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00064-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00064-4)

Ramírez-Rodríguez, M. y Ojeda-Ruíz, M.Á. (2012). Spatial management of small-scale fisheries on the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Marine Policy*, 36(1): 108-112. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.04.003>

Ricker, W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 191: 1-382.

Rocha-Olivares, A., Calderon-Aguilera, L.E., Aragón-Noriega, E.A., Saavedra-Sotelo, N.C. y Moreno-Rivera, V.M. (2010). Genetic and morphological variation of northeast Pacific *Panopea* clams: evolutionary implications. *Journal of Shellfish Research*, 29(2): 327-335. <https://doi.org/10.2983/035.029.0207>

Romero-Gallardo, S., Velázquez-Abunader, I., López-Rocha, J.A. y Garza-Gisholt, E. (2018). Natural mortality estimates throughout the life history of the sea cucumber *Isostichopus badiotus* (Holothuroidea: Aspidochirotida). *PeerJ*, 6, e5235. doi: 10.7717/peerj.5235

Schnute, J. (1981). A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(9): 1128-1140. <https://doi.org/10.1139/f81-153>.

Siddeek, M.S.M., Zheng, J., Punt, A.E. y Vanek, V. (2016). Estimation of size–transition matrices with and without molt probability for Alaska golden king crab using tag–recapture data. *Fisheries Research*, 180:161-168. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.013>

Sloan, N.A. y Robinson, S.M.C. (1984). Age and gonad development in the geoduck clam *Panope abrupta* (Conrad) from Southern British Columbia, Canada. *Journal of Shellfish Research*, 4: 131-137

Smith, S.J. y Sainte-Marie, B. (2004). Biological reference points for invertebrate fisheries: introduction. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(8): 1303-1306. <https://doi.org/10.1139/f04-135>

Sullivan, P.J., Lai, H.L. y Gallucci, V.F. (1990). A catch-at-length analysis that incorporates a stochastic model of growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(1): 184-198. <https://doi.org/10.1139/f90-021>

Tracey, S.R. y Lyle, J.M. (2011). Linking scallop distribution and abundance with fisher behaviour: implication for management to avoid repeated stock collapse in a recreational fishery. *Fisheries Management and Ecology*, 18(3): 221-232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00775.x>

Troynikov, V.S., Day, R.W. y Leorke, A.M. (1998). Estimation of seasonal growth parameters using a stochastic Gompertz model for tagging data. *Journal of Shellfish Research*, 17: 833-838.

Yonge, C.M. (1971). On functional morphology and adaptive radiation in the bivalve Superfamily Saxicavacea (*Hiatella* (=saxica va), saxicavella, panomya, panope, cyrtodaria). *Malacologia*, 11: 1-44

Zhang, Z. y Campbell, A. (2004). Natural mortality and recruitment rates of the Pacific geoduck clam (*Panopea abrupta*) in experimental plots. *Journal of Shellfish Research*, 23(3): 675-682.

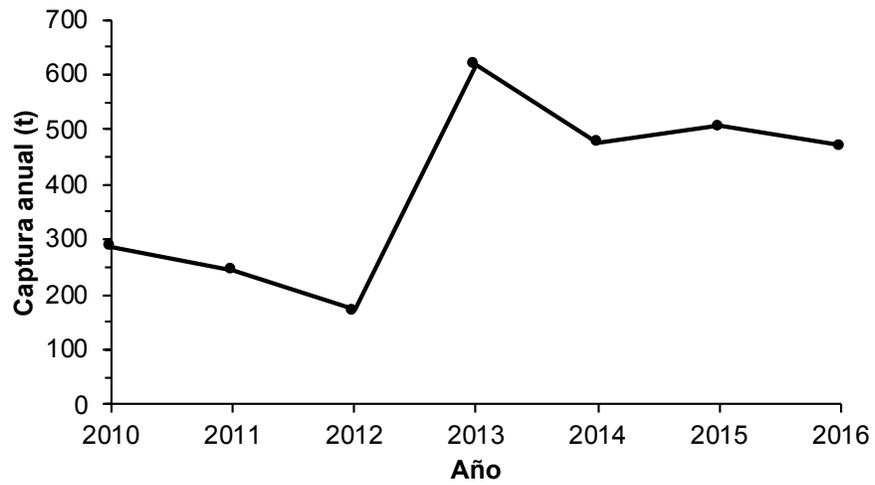
Zhang, Z. y Hand, C. (2006). Recruitment patterns and precautionary exploitation rates for geoduck (*Panopea abrupta*) populations in British Columbia. *Journal of Shellfish Research*, 25(2): 445-453. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2006\)25\[445:RPAPER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[445:RPAPER]2.0.CO;2)

Zheng, J., Kruse, G.H. y Murphy, M.C. (1998). A length-based approach to estimate population abundance of Tanner crab, *Chionoecetes bairdi*, in Bristol Bay, Alaska. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 125: 97-108.

Zheng, J., Murphy, M.C. y Kruse, G.H. (1995). A length-based population model and stock–recruitment relationships for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(6): 1229-1246. <https://doi.org/10.1139/f95-120>

## 11. ANEXOS

**Anexo A.** Registro de las capturas comerciales de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora de 2010 a 2016.



**Anexo B. Símbolos y descripción de parámetros y variables usadas en el modelo MDET.**

Símbolo	Descripción
$l$	Clase de longitud
$t$	Tiempo (anual)
$l_t$	Longitud de un individuo al tiempo $t$
$l_{t+1}$	Longitud de un individuo al tiempo $t+1$
$Z_{l,t}$	Mortalidad total
$F_{l,t}$	Mortalidad por pesca separable
$M_{l,t}$	Mortalidad natural
$N_{l,t}$	Abundancia de individuos al tiempo $t$
$N_{l,t'}$	Abundancia de individuos al tiempo $t+1$
$N_{l',t'}$	Abundancia total de individuos a la longitud $l+1$ y $t+1$
$C_{l,t}$	Captura observada a la longitud $l$ y tiempo $t$
$\bar{C}_{l,t}$	Captura estimada a la longitud $l$ y tiempo $t$
$\mu_{l,t}$	Tasa de explotación $l$ y tiempo $t$
$N_0$	Abundancia total inicial de la población
$N_{l,0}$	Número inicial de individuos dentro de cada clase de longitud $l$ al $t=0$
$\hat{N}_{l,0}$	Abundancia inicial estimada de individuos a la clase de longitud $l$ al $t=0$
$P_l$	Proporción de individuos en la clase de longitud $l$
$s_l$	Coefficiente de selectividad en longitud $l$
$f_t$	Tasa de mortalidad por pesca al reclutamiento total al tiempo $t$
$\alpha_s$	Parámetro del coeficiente de selectividad en longitud
$\beta_s$	Parámetro del coeficiente de selectividad en longitud
$n_{o,l}$	Número de individuos capturadas en la clase de longitud $l$ para cada $t$
$s_{o,l}$	Coefficiente de selectividad en longitud observada
$\rho_{o,l}$	Proporción observada de individuos capturados a la longitud $l$
$\rho_l$	Proporción estimada de individuos capturados a la longitud $l$
$G_{l,l+1}$	Matriz de crecimiento a la longitud $l$ y $l+1$
$S_{l,t}$	Matriz de supervivencia a la longitud $l$ y tiempo $t$
$T_{l,t}$	Matriz de transición a la longitud $l$ y tiempo $t$
$\Delta_l$	Incremento de crecimiento a la longitud $l$
$\bar{\Delta}_l$	Incremento de crecimiento medio a la longitud $l$
$L_\infty$	Longitud asintótica
$l_*$	Longitud media a la clase $l$
$k$	Tasa de crecimiento

**Anexo B.** (Continuación) Símbolos y descripción de parámetros y variables usadas en el modelo MDET.

<b>Símbolo</b>	<b>Descripción</b>
$\alpha_l$	Parámetro de la matriz de crecimiento
$\beta_g$	Parámetro de la matriz de crecimiento
$R_{l,t}$	Reclutamiento a la pesquería a la longitud $l$ y tiempo $t$
$R_t$	Variable de reclutamiento dependiente al tiempo $t$
$\varphi_l$	Variable de reclutamiento dependiente a la longitud $l$
$\alpha_r$	Parámetro de reclutamiento
$\beta_r$	Parámetro de reclutamiento
$TB_l$	Biomasa total a la longitud $l$
$VB_l$	Biomasa vulnerable a la longitud $l$
$\omega_l$	Peso esperado de los individuos en la clase de longitud $l$
$\alpha$	Parámetro de la relación longitud-peso
$\beta$	Parámetro de la relación longitud-peso

**Anexo C.** Cambios y expansión del área de pesca (km<sup>2</sup>) de *P. globosa* en Puerto Peñasco, Sonora.

<b>Año</b>	<b>Área de pesca (km<sup>2</sup>)</b>
2009	153,958
2010	180,483
2011	223,499
2012	210,729
2013	263,156
2014-2016	382,013