



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

FUNCIÓN DE VEROSIMILITUD CONJUNTA
BASADA EN DISTRIBUCIONES DE PROBABILIDAD
NORMAL Y MULTINOMIAL PARA ANALIZAR LA
VARIABILIDAD FENOTÍPICA EN EL CRECIMIENTO
DE ALMEJA DE SIFÓN *Panopea globosa*.

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

Presenta

Marlene Anaid Luquin Covarrubias

La Paz, Baja California Sur, Diciembre 2016

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 14 horas del día 18 del Mes de noviembre del 2016, 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:

“Función de verosimilitud conjunta basada en distribuciones de probabilidad normal y multinomial para analizar la variabilidad fenotípica en el crecimiento de almeja de sifón *Panopea globosa*”.

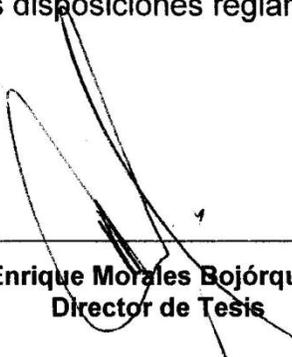
Presentada por el alumno:

Marlene Anaid Luquin Covarrubias

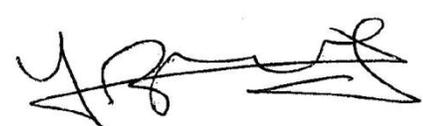
Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina**.

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.

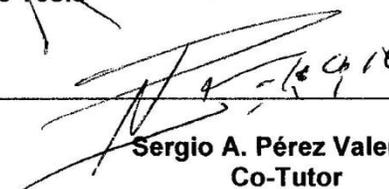
LA COMISIÓN REVISORA



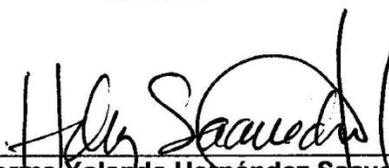
Enrique Morales Bojórquez
Director de Tesis



Eduardo Balart Páez
Co-Tutor



Sergio A. Pérez Valencia
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

CONFORMACIÓN DE COMITÉS

COMITÉ TUTORIAL

Director de Tesis

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S.C.

Co-tutor

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S.C.

Co-tutor

Dr. Sergio Alejandro Pérez Valencia

Centro Intercultural de Estudios de Desiertos y Océanos A.C.

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Dr. Sergio Alejandro Pérez Valencia

JURADO DE DEFENSA DE TESIS

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Dr. Sergio Alejandro Pérez Valencia

Suplente: Dr. Raúl Martínez Rincón

Resumen

La variabilidad individual en el crecimiento ha sido una característica común en diferentes especies del género *Panopea*, si este aspecto no es considerado en el análisis de crecimiento puede conducir a sobreestimaciones o subestimaciones de los parámetros y trayectorias teóricas. Sin embargo, los métodos usados tradicionalmente para modelar el crecimiento individual no han sido efectivos en identificar la variabilidad dentro de la composición de longitud de concha a la edad. Bajo este contexto, en estudios de edad y crecimiento es importante analizar dos hipótesis: si la variabilidad en la longitud de concha a la edad disminuye con el tiempo o la edad el fenómeno es conocido como crecimiento compensatorio; por el contrario, si la variabilidad incrementa con la edad, se denomina crecimiento dependensatorio. En el presente estudio, un nuevo enfoque para analizar la variabilidad fenotípica individual en el crecimiento de *Panopea globosa* fue desarrollado, suponiendo que un efecto dependensatorio influye sobre la población de Bahía Magdalena. El análisis incorporó datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos y datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos, mediante una función negativa de verosimilitud conjunta. Ambos tipos de datos fueron ajustados a seis modelos de crecimiento candidatos: von Bertalanffy, Gompertz, Johnson, Logístico, generalizado de von Bertalanffy y Richards, los cuales incluyeron una estimación de varianza para cada edad observada en la población. El mejor modelo de crecimiento candidato fue seleccionado usando una corrección del criterio de información Akaike (AIC_c) para muestras pequeñas. La modelación de crecimiento incorporando dos tipos de datos mostró mejores estimaciones del parámetro t_0 y mayor exactitud en el ajuste de las trayectorias de crecimiento al origen (edad 0) en comparación con los métodos convencionales. Los modelos de crecimiento candidatos incluyendo varianza a la edad evidenciaron un patrón de crecimiento dependensatorio, sus trayectorias fueron similares, con excepción del modelo de von Bertalanffy que exhibió una mayor variabilidad, demostrando no ser el más adecuado para representar a la población de Bahía Magdalena. El AIC_c indicó que el modelo de crecimiento de Johnson fue el más adecuado para describir ambos tipos de datos.

Palabras clave: crecimiento dependensatorio, Bahía Magdalena, AIC_c , *Panopea globosa*.

Vo.Bo.

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Director de Tesis

Abstract

Individual growth variability has been a common feature within different *Panopea* species; if this aspect is not incorporate in the growth analysis it can lead to overestimates and underestimates of the parameters and theoretical trajectories. However, the methods used traditionally to modeling the individual growth have not been effective for identified the variability within of the shell length at age composition. Thus, for age and growth studies, is important analyze two hypotheses: if the length-at-age variability decreases with time or age the phenomena is known as growth compensation, in contrast if length-at-age variability increases with age it is called growth depensation. In this study, a new approach to analyze the individual phenotypic variability in growth of *Panopea globosa* was development, assuming that a depensation effect influeces in the population of Bahia Magdalena. The analysis incorporated shell length frequency distribution of early stages and shell length-at-age for adult individuals data, through a joint negative log likelihood function. Both data sets were fitted to six candidate growth models: von Bertalanffy, Gompertz, Johnson, Logistic, Generalize von Bertalanffy and Richards, they incorporated an estimation of variance for each age observed in the population. The best candidate growth model was selected using a corrected Akaike information criterion (AIC_c) for small samples. Growth modeling incorporating two data sets showed better estimates of t_0 parameter and higher accuracy for fit the growth trajectories to origin (age zero) in contrast to conventional methods. Candidate growth models including variance-at-age, showed a growth depensation pattern, their trajectories were similar except von Bertalanffy growth model that exhibited greater variability, showing not be the most suitable to represent the population from Bahia Magdalena. The AIC_c indicated that the Johnson growth model was the most suitable to describe both data set.

Key words: growth depensation, Bahia Magdalena, AIC_c , *Panopea globosa*.

Vo.Bo.

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Director de Tesis

Dedicatoria

Dedico mi trabajo a mi mamá Nohemí y a mi hermana Erika por ser las mejores compañeras de vida, apoyarme de manera incondicional y disfrutar conmigo cada nueva experiencia, retos y logros. Gracias por ser mi soporte y mi mayor ejemplo de honestidad, amor, valentía y respeto.

A mis abuelos Víctor y Carmen por acompañarme en cada etapa de mi vida, impulsarme a cumplir mis sueños y siempre cuidar de mí.

Las amo infinitamente.

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. por permitirme realizar mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado a través de la beca de maestría (No. 636852) y por el financiamiento recibido mediante el proyecto No. 241603 a cargo del Dr. Daniel B. Lluch Cota, el cual contribuyó en mi formación académica mediante la asistencia a cursos, foros y una estancia de investigación.

A mi director de tesis, Dr. Enrique Morales por dirigirme de manera extraordinaria a pesar de la distancia y hacer de mi entrenamiento académico una experiencia sumamente interesante y motivadora. Gracias por ser un excelente equipo, cumplir cada meta trazada y llevarme a lograr más de lo que yo misma imaginé. Por compartirme su conocimiento, su forma de concebir el mundo y lesionarme intelectualmente y de manera irreversible, contribuyendo enormemente en mi crecimiento profesional.

A mi comité tutorial, Dr. Eduardo F. Balart Páez por sus comentarios y sugerencias. Al Dr. Sergio A. Pérez Valencia por su apoyo y motivación incluso antes de iniciar mis estudios de posgrado.

Al Dr. Sergio Scarry González Peláez por proveer los datos biológicos de longitud y edad, capacitarme en la técnica de conteo de anillos de crecimiento, así como enriquecer mi trabajo con su experiencia y conocimiento. Al M. en C. José Ángel Hidalgo de la Toba por su amistad y colaboración en la lectura de edades, compartir ideas y conocimiento estadístico.

A la M. en C. Claudia Jeannette Pérez Estrada del Laboratorio de Pesquerías por su gran amabilidad y capacitación en el manejo de equipo. A la Dra. Noemí Bocanegra del Laboratorio de Recursos Nectónicos y Ecología de Arrecifes por proveer las instalaciones y equipo necesario para mi capacitación en el procesamiento de muestras biológicas y brindarme un agradable ambiente de trabajo.

Al personal de posgrado CIBNOR, Lic. Horacio Sandoval, Tania Núñez y Osvelia Morales, por su admirable amabilidad, disposición y apoyo. A Leticia González y Claudia Olachea por su orientación y ayuda en el proceso de solicitud de beca y estancia.

A “Do Science” por enseñarme que aunque cada cabeza es un mundo, siempre puedo aprender de cada perspectiva:

Iván, gracias por nuestra hermosa amistad, quererme sin condiciones, las infinitas charlas, diferencias y discusiones que sin duda me hicieron crecer personal y profesionalmente. Juan, gracias por estar en las buenas y no tan buenas, por ser el ingrediente secreto que hace más agradable mi estancia en casa, por tu ánimo y apoyo en los momentos de estrés. Gracias a ambos por coincidir en tiempo y espacio, por ser mi familia.

Caro, gracias por contagiarme tu inagotable alegría y mantenerme en equilibrio; Moni, por compartirme tu cariño y muchos ratos de diversión; Dani, por tus palabras certeras que siempre me enfocan hacia la razón; Eva, por llevarme a la práctica de la paciencia y respeto; Juan Pablo, por transmitirme tranquilidad con tus abrazos, hacerme reír con tus malas pero divertidas bromas y compartirme un poco de tu ser genuino; Rigel, por cuidarme y estar a mi lado en todo momento...Gracias por todos los momentos compartidos y las infinitas risas.

A todos aquellos que me acompañaron en este camino y tuvimos oportunidad de compartir sonrisas, buenos momentos, aprendizaje y cariño sincero.

Contenido

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos	iv
Contenido.....	vi
Lista de Figuras.....	viii
Lista de Tablas.....	ix
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES	6
3. HIPÓTESIS	14
4. OBJETIVOS	15
4.1. Objetivo general	15
4.2. Objetivos particulares.....	15
5. JUSTIFICACIÓN	16
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	18
6.1. Área de estudio	18
6.2. Obtención de datos	19
6.2.1. Datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos.....	19
6.2.2. Datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos...	20
6.3. Modelación de crecimiento.....	20
6.3.1. Análisis de datos de longitud de concha a la edad	23
6.3.2. Análisis de datos de distribución de frecuencias de longitud	25
6.4. Estimación de parámetros.....	27
6.4.1. Función log-negativa de verosimilitud conjunta.....	27
6.5. Intervalos de confianza	28
6.6. Selección del modelo	29
7. RESULTADOS.....	32
7.1. Criterio 1. Modelación de datos de longitud de concha a la edad	32
7.1.1. Estimación de parámetros.....	32
7.1.2. Estimación de varianza a la edad de individuos adultos	36
7.1.3. Selección del modelo	36
7.2. Criterio 2. Modelación conjunta de datos de distribución de frecuencias de longitud y longitud de concha a la edad	38
7.2.1. Estimación de distribución de frecuencias de longitud	38
7.2.2. Estimación conjunta de parámetros	39
7.2.3. Estimación de varianza a la edad para individuos en estadios tempranos y adultos	42
7.2.4. Selección del modelo	43

8. DISCUSIÓN.....	45
8.1. Criterio 1. Modelación de datos de longitud de concha a la edad	45
8.1.1. Estimación de parámetros a partir de datos de longitud de concha a la edad	45
8.1.2. Estimación de varianza a la edad de individuos adultos	46
8.1.3. Selección del modelo	48
8.2. Criterio 2. Modelación conjunta de datos de distribución de frecuencias de longitud y longitud de concha a la edad.	49
8.2.1. Estimación de parámetros.....	49
8.2.2. Selección del modelo	53
9. CONCLUSIONES.....	54
10. LITERATURA CITADA	55
11. ANEXOS	63

Lista de Figuras

Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.	19
Figura 2. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de longitud de concha a la edad de <i>P. globosa</i>	32
Figura 3. Contornos de verosimilitud estimados para los parámetros L_{∞} y k	34
Figura 4. Comparación de $\sigma_{L_{\infty}}^2$, para cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos de longitud de concha a la edad.	35
Figura 5. Trayectorias de varianza σ_i^2 para cada edad i de acuerdo a cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos de longitud de concha a la edad. .	36
Figura 6. Distribución de frecuencias de longitud para cada grupo de edad a estimado para los estadios de crecimiento temprano.	39
Figura 7. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud de <i>P. globosa</i>	41
Figura 8. Comparación de la varianza $\sigma_{L_{\infty}}^2$, para individuos viejos σ_Y^2 y individuos jóvenes para cada modelo de crecimiento candidato analizado.	42
Figura 9. Trayectorias de varianza σ_i^2 para cada edad i de acuerdo a cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.	43

Lista de Tablas

Tabla I. Función matemática de varianza σ_i^2 para cada edad i de acuerdo a los datos de longitud de concha a la edad de <i>P. globosa</i>	24
Tabla II. Función matemática de la longitud de concha esperada ($\hat{\mu}_a$) para cada grupo modal a de acuerdo a los datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos de <i>P. globosa</i>	26
Tabla III. Función matemática de varianza (σ_a^2) para cada grupo modal a de acuerdo a los datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos de <i>P. globosa</i>	26
Tabla IV. Parámetros e intervalos de confianza (IC) estimados por contornos y perfiles de verosimilitud ($P<0.05$) para los diferentes modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad.....	33
Tabla V. Clasificación de los seis modelos de crecimiento candidatos basada en el criterio de información Akaike (AIC_c), diferencias Akaike (Δ_i) y peso Akaike (w_i) de acuerdo a los datos de longitud de concha a la edad.	37
Tabla VI. Estimación de la longitud asintótica promedio \bar{L}_∞ , error estándar (E.S.), e intervalos de confianza (IC), de acuerdo a los seis modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad.....	37
Tabla VII. Número de modas seleccionado por AIC usando los datos de distribución de frecuencias de longitud para estadios tempranos.	39
Tabla VIII. Parámetros e intervalos de confianza (IC) estimados por contornos y perfiles de verosimilitud ($P<0.05$) para los diferentes modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.	40
Tabla IX. Clasificación de los seis modelos de crecimiento candidatos basada en el criterio de información Akaike (AIC_c), diferencias Akaike (Δ_i) y peso Akaike (w_i) de acuerdo a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.	44
Tabla X. Estimación de la longitud asintótica promedio \bar{L}_∞ , error estándar (E.S.), e intervalos de confianza (IC), de acuerdo a los seis modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.	44
Tabla XI. Estimaciones del parámetro t_0 para <i>Panopea</i> spp. usando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy.....	50

Tabla XII. Estimaciones del parámetro t_0 para *Panopea* spp. usando el enfoque de inferencia multimodelo. 63

1. INTRODUCCIÓN

El crecimiento se define como el cambio en el tamaño corporal en longitud o peso de un individuo con respecto al tiempo, constituye un proceso importante en la dinámica de poblaciones marinas dado que influye sobre la producción de biomasa, tasas de mortalidad y reproducción, esenciales para la evaluación de stocks y manejo pesquero (Tovar-Ávila *et al.*, 2009). Los cambios en la estructura de una población han sido analizados suponiendo un patrón de crecimiento contante, en donde todos los individuos de un mismo grupo de edad o cohorte alcanzan la longitud máxima promedio correspondiente a su edad, tal aspecto es determinado por la velocidad de crecimiento y los puntos de inflexión a la talla y edad (von Bertalanffy, 1938). Naturalmente, el crecimiento de los individuos de una población puede estar limitado por las condiciones de su entorno y características genéticas particulares, mostrando diferentes tasas de crecimiento entre sí; de esta manera a medida que un individuo incrementa su talla desde las primeras etapas de desarrollo, adquiere mayor eficiencia biológica, aumentando su supervivencia, éxito reproductivo y fecundidad (Karkach, 2006). En consecuencia, es común que los individuos en estadios tempranos de desarrollo muestren un patrón de crecimiento distinto a las etapas de crecimiento subsecuentes, representado por una primera fase de crecimiento acelerado, el cual disminuye a medida que alcanza su longitud asintótica (Higgins *et al.*, 2015). De esta manera, las tasas de crecimiento son altamente variables a lo largo del desarrollo ontogénico y la estructura de longitud en una población es caracterizada por una fuerte plasticidad fenotípica individual (Pfister y Stevens, 2002). Este rasgo, ha sido reconocido como una propiedad fundamental en el crecimiento, y una fuente de sesgo en la estimación de parámetros de historia de vida (Welch y McFarlane, 1990).

La variabilidad en el crecimiento se ha explicado desde tres mecanismos principales: 1) La dependencia de la talla a la tasa de crecimiento, la cual se observa cuando hay diferencias en el acceso al alimento y organismos dominantes interfieren en la alimentación de organismos subordinados, consecuentemente los individuos dominantes muestran mayores tasas de crecimiento (Ali *et al.*, 2003; Gurney y Veitch, 2007), 2) La variabilidad en la eficiencia de crecimiento de individuo a individuo, como resultado de diferencias ambientales (disponibilidad de alimento), conductuales (estrés fisiológico) o genéticas (crecimiento potencial) (Ali *et al.*, 2003), 3) La variación estocástica del crecimiento individual, asociada a cuatro tipos de error: error de medición, error de proceso, error de modelo y error de implementación (Chen y Paloheimo, 1998). En este sentido, la plasticidad fenotípica se define como la capacidad de un organismo para exhibir diferentes patrones de crecimiento en respuesta a factores ambientales y densodependientes (Lorenzen, 2016). En general, se han observado dos patrones de variabilidad en el crecimiento individual; si la variabilidad en la longitud disminuye con el tiempo o la edad, se conoce como crecimiento compensatorio, por el contrario, cuando la variabilidad en longitud incrementa con el tiempo o la edad el fenómeno es conocido como crecimiento depensatorio (Gurney *et al.*, 2007).

Los métodos aplicados a modelación de crecimiento individual se basan en describir la relación entre longitud y edad. Cuando los datos son obtenidos mediante criterios de selectividad en longitud, su disponibilidad es afectada y los métodos pueden ser altamente variables (Gwinn *et al.*, 2010; Francis, 2016). Los datos de marcado-recaptura han sido históricamente usados para estimar las tasas de crecimiento en peces, su principal desventaja es que los datos de longitud son limitados a dos mediciones y la edad del individuo no es conocida con precisión. Su modelación ha sido basada principalmente en el método de Fabens, el cual no considera la variabilidad individual, no puede ser aplicado a un amplio grupo de modelos y dada la poca disponibilidad de datos, presenta sesgo en la

estimación de parámetros (Laslett *et al.*, 2002). Los métodos basados en determinaciones de edad son analizados mediante estructuras duras, tales como: otolitos, escamas, vértebras y conchas. En organismos con lapsos de crecimiento cortos asociados a procesos de muda, así como individuos en estadios tempranos de desarrollo, la determinación de edad es difícil y el conteo del primer año de edad puede ser discriminado, ocasionando efectos negativos sobre la determinación de la edad de reclutamiento y primera madurez. En estos casos, los datos de frecuencias de longitud son generalmente usados para analizar el crecimiento (Montgomery *et al.*, 2010). Este enfoque se basa en separar la composición de longitudes dentro de diferentes clases de edad; sin embargo, cuando las diferencias en longitud entre individuos no son consideradas, este método tiende a asignar erróneamente un número de individuos a clases de edad particulares, incrementando el traslape en la distribución de longitud a la edad (Kolody *et al.*, 2016). De manera general, la relación longitud a la edad ha sido analizada mediante el modelo de von Bertalanffy, su curva describe un patrón de crecimiento asintótico el cual es explicado como el resultado de dos procesos metabólicos: anabolismo y catabolismo. Tal estrategia de crecimiento puede variar en las diferentes especies marinas, por lo tanto el modelo puede ser poco útil para estimar adecuadamente los parámetros de crecimiento en las distintas poblaciones (Katsanevakis y Maravelias, 2008). En consecuencia, funciones de crecimiento alternativas han sido usadas para describir diferentes tipos de crecimiento incluyendo curvas de tipo sigmoide (modelo de Gompertz), curvas exponenciales (modelo logístico) y curvas altamente flexibles típicas de los modelos generalizados (Schnute y Richards) (Brisbin *et al.*, 1987). En este caso, el enfoque de inferencia multimodelo (IMM) ha proporcionado la ventaja de evaluar varias trayectorias de crecimiento de manera simultánea, seleccionando el modelo que mejor describe el crecimiento individual de la población analizada (Johnson *et al.*, 2004). Aunque el método de IMM ha proveído un mejor ajuste del modelo a los datos biológicos, las trayectorias están basadas en estimaciones promedio,

ignorando la variabilidad biológica intrínseca; en consecuencia, los parámetros de crecimiento pueden ser sobre o subestimados (Sainsbury *et al.*, 1980).

Las almejas del género *Panopea* presentan rasgos en su dinámica poblacional que las hacen particularmente vulnerables, dado que tienen un crecimiento lento asociado a una prolongada longevidad de más de 150 años reportada para *Panopea generosa* (Bureau *et al.*, 2002) y 50 años para otras especies del género (Gribben y Creese, 2005; Zaidman y Morsan, 2015), alta mortalidad natural en las fases tempranas de desarrollo, que implican potenciales fallas en su reclutamiento (Shaul y Goodwin, 1982) y una pesca selectiva en talla hacia individuos mayores a 130 mm de longitud para *P. generosa* y *Panopea globosa* presentes en México (Aragón-Noriega *et al.*, 2012). Tales características biológicas aunadas a la explotación pesquera, pueden tener importantes implicaciones en la composición de la estructura de longitud de la población, afectando su crecimiento individual y la longitud media en las diferentes cohortes, de tal manera que si la selectividad es dirigida hacia individuos grandes, entonces la longitud media será restringida (Pfister *et al.*, 2002; Lorenzen, 2016). Así, la ausencia de datos de longitud de las fases tempranas de desarrollo y la poca disponibilidad de datos de los individuos más viejos de la población, ha limitado la estimación de parámetros que definen la forma inicial de la curva de crecimiento y pueden provocar interpretaciones erróneas relacionadas a los datos atípicos. Por lo tanto, la variabilidad en la composición de longitud de concha a la edad ha sido una característica común en las especies *Panopea* (Hoffman *et al.*, 2000; Campbell y Ming, 2003, 2004; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Cruz-Vásquez *et al.*, 2012; González-Peláez *et al.*, 2015). Sin embargo, este aspecto no ha sido incorporado explícitamente en la modelación de crecimiento individual y su análisis se ha limitado en asumir estadísticamente una distribución de varianza constante para todos los individuos de la población, ignorando la diferencia en longitud entre ellos.

En el presente estudio se analizó la variabilidad fenotípica individual en el crecimiento de organismos en estadios tempranos y adultos de *P. globosa*,

suponiendo que un efecto depensatorio influye en la variación de longitud de concha a la edad de la población de Bahía Magdalena, BCS. Este enfoque no ha sido considerado en estudios previos de crecimiento individual de *Panopea* spp y podría representar una herramienta metodológica innovadora para el análisis de edad y crecimiento, proveer mejores estimaciones de los parámetros de historia de vida y trayectorias teóricas, generar nueva información sobre la biología de la especie, así como contribuir en mejores estimaciones para la evaluación de stock y estrategias de manejo.

2. ANTECEDENTES

La variabilidad en el crecimiento individual ha sido una característica común en las especies del género *Panopea*, mostrando alta heterogeneidad en la composición de longitud de concha con respecto a cada grupo de edad dentro y entre poblaciones. Este rasgo ha sido generalmente relacionado a factores biológicos y ecológicos, tales como: tipo de sustrato, temperatura del agua, productividad primaria, latitud y profundidad (Goodwin y Pease, 1989, 1991; Hoffman *et al.*, 2000; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Morsan *et al.*, 2010; Cruz-Vásquez *et al.*, 2012; González-Peláez *et al.*, 2015). Un primer análisis de crecimiento fue realizado por Shaul y Goodwin (1982) quienes asociaron la formación de la línea de crecimiento de *P. generosa* a un periodo de crecimiento lento durante la época de invierno. De acuerdo con Goodwin y Pease (1989) la variabilidad de longitud de concha y tasas de crecimiento de *P. generosa* están relacionadas a cambios en el tipo de sedimento, flujo de corriente y profundidad del agua. Cuando los individuos habitan sustratos compactos de gravilla o grava el crecimiento es limitado, por el contrario, si los individuos crecen en sustratos de lodo-arena o arena presentan un mayor crecimiento. Tales observaciones coincidieron con Hoffman *et al.* (2000) quienes sugirieron que altos valores de coeficiente de crecimiento en *P. generosa* están asociados con áreas de sedimentos compuestos de lodo y arena, mientras que tasas bajas de crecimiento fueron estimadas para individuos presentes en sustratos de grava y gravilla.

Posteriormente, Goodwin y Pease (1991) sugirieron que las diferencias en crecimiento pueden estar influenciadas por la velocidad de corriente y no por el tipo de sustrato. Dado que la deposición de sedimentos finos es común en áreas de baja corriente, el acceso a alimento puede ser limitado, así los individuos presentes en estas áreas mostraron longitudes de concha más pequeñas que aquellos que habitan zonas con alta velocidad de corriente. Recientemente, Navas (2015) reportó una correlación positiva entre el crecimiento individual y la productividad primaria, aunque negativa con respecto a la temperatura superficial

del mar, concluyendo que *P. generosa* alcanza mayores longitudes en regiones con alta productividad y bajas temperaturas del mar. Adicionalmente, las almejas presentes en zonas submareales fueron caracterizadas por individuos más viejos en comparación con las zonas intermareales. En este sentido, la modelación de crecimiento de *Panopea* spp analizando su variación en el tiempo, se ha limitado a describir los cambios ambientales asociados a la formación de la línea e incrementos de crecimiento. Strom *et al.* (2004, 2005) propusieron el uso de una “curva de estandarización regional” para analizar el incremento en los anillos de crecimiento de *P. generosa* como una señal del cambio climático en escalas decadales y centenares, sus resultados mostraron que la especie presenta un patrón de correlación entre el crecimiento y la variación interdecadal de la temperatura superficial del mar. Black *et al.* (2008) aplicaron la técnica de “crossdating” para determinar la edad de *P. generosa*, este enfoque se basa sobre la tendencia de la variabilidad ambiental para sincronizar el crecimiento de todos los individuos en un sitio dado y permite asignar correctamente el año a cada incremento de crecimiento. Bautista-Romero *et al.* (2015) desarrollaron una curva sinusoidal para validar la periodicidad de las bandas de crecimiento en *P. generosa* de Punta Canoas y *P. globosa* de Bahía Magdalena, BCS y analizaron su relación con la temperatura y clorofila *a*. Este modelo fue capaz de identificar una progresión mensual en la formación de los incrementos de crecimiento y cambios estacionales en las variables ambientales con relación al índice de incremento marginal.

Tradicionalmente, la parametrización del crecimiento en poblaciones de almeja generosa ha sido basada en el modelo de crecimiento de von Bertalanffy, suponiendo que las especies exhiben un crecimiento rápido en las primeras etapas de desarrollo, decreciendo gradualmente hasta alcanzar la longitud infinita. En E.E.U.U. y Canadá las poblaciones de *P. generosa* han sido analizadas con este enfoque; Hoffman *et al.* (2000) describieron el patrón de crecimiento en 11 sitios del estado de Washington, E.E.U.U. sus resultados mostraron una diferencia

significativa en el crecimiento individual entre sitios, siendo la tasa de crecimiento (k) el parámetro más influyente sobre la tasa de mortalidad por pesca (F). Por lo tanto, si las tasas de crecimiento son elevadas, los individuos pronto alcanzarán la talla de recluta y serán incorporados a la población, aumentando las tasas de captura; no obstante, si las tasas de captura son altas en áreas donde el crecimiento es lento se podría conducir a sobrepesca. Bureau *et al.* (2002, 2003) analizaron la estructura poblacional en 41 localidades de Columbia Británica, Canadá y encontraron que los individuos de las regiones del sur son más jóvenes y su crecimiento es más acelerado en comparación con los individuos de las regiones del norte. Resultados similares fueron reportados por Campbell y Ming (2003) denotando diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre sitios y una variabilidad considerable en longitud de concha dentro de cada grupo de edad analizado.

En México, las poblaciones de *P. generosa* (distribuida en la costa Este de la Península de Baja California) y *P. globosa* (distribuida en el golfo de California y Bahía Magdalena) (González-Peláez *et al.*, 2013) inicialmente fueron modeladas siguiendo el supuesto de von Bertalanffy. Calderon-Aguilera *et al.* (2010) reportaron para *P. generosa* de Bahía San Quintín e Islas Coronado, Baja California, un patrón de crecimiento similar a las poblaciones del norte. Posteriormente, Cortez-Lucero *et al.* (2011) analizaron el crecimiento individual de *P. globosa* de Bahía del Sol, Sonora, señalando diferencias en longitud entre especies y poblaciones. Sus resultados mostraron que *P. globosa* tiene longitudes menores que *P. generosa* de Baja California, E.E.U.U. y Canadá, sin embargo es mayor que las especies del sur *P. abbreviata* de Argentina y *P. zelandica* de Nueva Zelanda. Recientemente, ambas especies han sido analizadas suponiendo un enfoque de inferencia multimodelo (Cruz-Vásquez *et al.*, 2012; Aragón-Noriega *et al.*, 2014, 2015; González-Peláez *et al.*, 2015; Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015). La ventaja de este enfoque es que permite analizar hipótesis alternativas sobre el crecimiento de las especies, proporcionando una herramienta metodológica para

definir la trayectoria de crecimiento más adecuada y describir la compleja historia de vida del género *Panopea*; de esta manera, diferentes tipos de crecimiento pueden ser evaluados simultáneamente (Burnham y Anderson, 2002).

Bajo este contexto, la modelación de edad y crecimiento del género *Panopea* ha sido principalmente basada en modelos determinísticos, los cuales utilizan estimadores con distribuciones de tipo normal y log normal, representando la varianza mediante dos tipos de error en los residuales: el error aditivo supone que la varianza se distribuye de manera constante para todos los individuos (varianza homocedástica); por el contrario, cuando un error multiplicativo es aplicado la varianza es estabilizada mediante la transformación logarítmica suponiendo un incremento en función de la edad (varianza heterocedástica) (Haddon, 2001). En ambos casos la variabilidad en la longitud de concha a la edad es discriminada y sólo un valor de varianza puede ser estimado para todos los individuos de la población. Adicionalmente, dado que la distribución normal tiene colas pequeñas y los datos dispersos son alejados de la media, la función de verosimilitud basada en distribución normal es incapaz de describir la distribución de errores de forma adecuada y la estimación de los parámetros puede resultar sesgada (Chen *et al.*, 2003).

De manera general, los estudios de crecimiento individual incorporando la variabilidad de la longitud a la edad han sido desarrollados en tres direcciones principales: El primer enfoque permite disminuir la variabilidad de longitud a la edad mediante la evaluación de datos atípicos. Francis (1988) propuso la eliminación de los datos atípicos a partir de la estimación de datos promedio de longitud para cada edad, este procedimiento ofrece el mismo peso a todos los datos y un mejor ajuste en las curvas de crecimiento. De acuerdo a la biología de las especies del género *Panopea*, la dispersión en los datos de longitud de concha a la edad puede ser común para individuos viejos, causando efectos negativos en la estimación de parámetros de crecimiento. Así, este método ha sido usado en estudios de crecimiento individual de *P. globosa* para mejorar el ajuste de las

curvas de crecimiento y evitar el sesgo en parámetros (González-Peláez *et al.*, 2015; Perez-Valencia y Aragón-Noriega, 2013). Chen *et al.* (2003) sugirieron el uso de una función de densidad probabilística de cola gorda, como una alternativa para la limitación de la distribución normal a los datos atípicos. De esta manera, proponen tres métodos donde el tamaño de las colas puede ser ajustado con respecto a la proporción de datos atípicos presentes en la muestra:

- 1) Distribución t de Student: El grosor de las colas es determinado mediante los grados de libertad usados en la función de densidad. Si existen valores atípicos en los datos, los grados de libertad deben tener un valor pequeño, el cual permite aumentar el grosor y tamaño de las colas para alcanzar los datos dispersos. Si el valor de los grados de libertad es grande ($gl = 30$), entonces la distribución t es idéntica a la distribución normal.
- 2) Distribución normal: El tamaño de las colas se incrementa mediante la suma de un valor pequeño fijo (0.01) definido como λ en la función de distribución normal. Para ajustar el tamaño de las colas de acuerdo a la distribución de datos atípicos, el valor de λ también puede ser estimado como un parámetro desconocido adicional. Mientras más pequeño sea el valor de λ , mayor será el ajuste a los datos.
- 3) Distribución mixta: dos tipos de distribución diferentes pueden ser usados para el ajuste de tamaño de las colas, incorporando un valor α como una proporción de los datos sujetos a valores atípicos. El valor de α puede ser estimado como un parámetro desconocido, el cual será determinado de acuerdo a los datos.

Morales-Bojórquez *et al.* (2015) analizaron el efecto de los datos atípicos sobre el patrón de crecimiento de *P. globosa* de Puerto Peñasco, Sonora, usando una función de distribución mixta. Su estudio sugirió que un patrón de crecimiento compensatorio actúa sobre la población del alto Golfo de California, mostrando

que los datos de longitud de concha a la edad fueron más dispersos en los individuos jóvenes que en los adultos.

El segundo enfoque supone que la varianza es diferente para cada individuo y varios tipos de datos (marcado-recaptura, frecuencias de longitud, longitud a la edad) pueden ser incorporados usando una función de verosimilitud conjunta. Sainsbury (1980) determinó que en poblaciones con alta heterogeneidad en el crecimiento, la estimación de parámetros promedio no es adecuada, en su lugar, los parámetros deben ser estimados individualmente. Por lo tanto, si la variabilidad individual no es incorporada en el análisis puede conducir a subestimación o sobreestimación de los parámetros de crecimiento. Un procedimiento similar fue descrito por Kirkwood (1983) quien estimó la curva de crecimiento de von Bertalanffy incorporando dos fuentes de datos (marcado-recaptura y longitud a la edad). Lo anterior, bajo el supuesto de que la estimación de parámetros incluyendo dos tipos de datos permitiría una estimación más confiable de la varianza. Ambos estudios concluyeron que el análisis de crecimiento individual mediante una función de verosimilitud conjunta es más informativo que la estimación con una sola fuente de datos. Wang *et al.* (1995) propusieron una función de verosimilitud usando incrementos de longitud, su modelo consideró la variabilidad individual de la longitud asintótica y edad de marcado de *Penaeus semisulcatus*, suponiendo que cada individuo sigue la curva de von Bertalanffy. Este procedimiento fue extendido por Laslett *et al.* (2002) mejorando las curvas de crecimiento ajustadas a datos de marcado-recaptura de *Thunnus thynnus*. Su modelo examinó la variabilidad en la longitud asintótica individual e incorporó diferentes tasas de crecimiento para individuos jóvenes y adultos mediante una función de densidad conjunta. Lo anterior, disminuyó las inconsistencias en la estimación de parámetros comúnmente reportadas al usar el método de Fabens. Restrepo *et al.* (2010) analizaron la variabilidad de los datos de longitud-edad y frecuencias de longitud de *T. thynnus*, suponiendo que los residuales se distribuyen normalmente con la varianza incrementando en función de la longitud;

este enfoque fue aplicado al modelo de von Bertalanffy y permitió estimar la varianza para cada edad observada en la población. Recientemente, la variabilidad en el crecimiento de individuos adultos de *P. globosa* fue analizada por Luquin-Covarrubias *et al.* (2016b), su metodología incluyó seis modelos de crecimiento candidatos mediante un enfoque de inferencia multimodelo para determinar la trayectoria de varianza-edad que mejor describiera a la población de Bahía Magdalena, BCS. Posteriormente, la variabilidad para cada edad en la población de *P. globosa* fue analizada incorporando datos de frecuencias de longitud de estadios tempranos de desarrollo y datos de longitud a la edad de individuos adultos, determinando un patrón de crecimiento dependiente y mejorando las trayectorias de crecimiento en el origen (Luquin-Covarrubias *et al.*, 2016a).

Un tercer enfoque para analizar la variabilidad individual en el crecimiento es el uso de modelos estocásticos, los cuales consideran distribuciones de probabilidad más flexibles tales como gamma o Weibull y se basan en procesos aleatorios para la estimación de parámetros. Generalmente, en estudios de crecimiento individual los modelos estocásticos son ajustados a datos de marcado-recaptura y la función de Fabens (von Bertalanffy) es aplicada. Welch y McFarlane (1990) propusieron un modelo para cuantificar el sesgo asociado a la estimación de parámetros de crecimiento. La variación en el crecimiento somático estuvo representada por una disminución en la longitud asintótica y un incremento en el parámetro k . Estos cambios fueron atribuidos a la selectividad de pesca de individuos grandes y una posible respuesta a factores ambientales y densidad-dependientes. Por otro lado, Parma y Deriso (1990) desarrollaron un modelo demográfico donde la variabilidad en el crecimiento está asociada a la mortalidad selectiva en longitud, este aspecto fue analizado suponiendo dos hipótesis: 1) efectos ambientales asociados a la variabilidad intrínseca de crecimiento, 2) diferencias intrínsecas en la longitud asintótica individual. La variabilidad en el crecimiento influyó en los niveles de rendimiento por recluta, mostrando que la mortalidad por pesca para el máximo

rendimiento disminuyó cuando las diferencias en la variabilidad de crecimiento fueron grandes. Una propuesta novedosa para los modelos estocásticos convencionales fue la transformación del modelo determinístico de Gompertz, mostrando explícitamente una parametrización estocástica con datos de incrementos de longitud, permitiendo una mejor descripción del crecimiento en juveniles. Los parámetros k y L_{∞} fueron distribuidos asumiendo funciones de densidad probabilística gamma, log normal y Weibull, (Troynikov *et al.*, 1998). Finalmente, la variabilidad individual en el crecimiento de tres especies (alga marina *Alaria nana*, caracol *Nucella canaliculata* y pez *Oligocottus muculosus*) fue analizada desde un enfoque de crecimiento dependiente por Pfister y Stevens (2002). Ellos usaron un modelo basado en simulación para determinar los factores que conducen a cambios en la variabilidad de longitud entre individuos a través del tiempo y evaluaron tres aspectos principales: 1) efectos independientes de la longitud o autocorrelación (aspectos genéticos, especialización diferencial, asimilación de recursos, factores ambientales), 2) efectos dependientes de la longitud (captura, disponibilidad de alimento) y 3) variación estocástica. Sus resultados indicaron que la autocorrelación de crecimiento es la causa principal de un efecto de crecimiento dependiente en las tres especies.

3. HIPÓTESIS

Se conoce que la especie de *Panopea globosa* tiene un crecimiento lento asociado a una prolongada longevidad, también se ha observado que los individuos de la población muestran una variabilidad intrínseca a cada edad que se hace más notoria en la medida que se acercan a su longitud asintótica. Si, tal variabilidad se puede deber a factores biológicos como la eficiencia individual y tasas de crecimiento dependientes de la talla, entonces, la variabilidad individual en los incrementos de talla y edad de la almeja *P. globosa* están influenciados por un efecto de crecimiento dependiente.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Determinar el efecto de la variabilidad individual en longitud sobre el patrón de crecimiento de *Panopea globosa* en Bahía Magdalena, BCS.

4.2. Objetivos particulares

- Estimar la variabilidad individual para cada edad observada en la población.
- Estimar los parámetros de crecimiento incorporando la variabilidad individual en los datos de longitud de concha a la edad de individuos jóvenes y adultos.
- Analizar la estructura poblacional de *P. globosa* a partir de modelos integrados por dos fuentes de datos (longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud).

5. JUSTIFICACIÓN

Los cambios en la estructura de longitud dentro de una cohorte a través del tiempo, pueden tener importantes consecuencias sobre la dinámica poblacional de las especies marinas. En estudios de edad y crecimiento la variabilidad individual ha sido reconocida como una fuente de sesgo, afectando la estimación de parámetros y trayectorias de crecimiento, lo que conduce a interpretaciones sustentadas en información biológica poco precisa de la población analizada, mostrando repercusiones inmediatas sobre las pesquerías. Las almejas del género *Panopea* han mostrado una alta heterogeneidad en longitud entre y dentro de sus poblaciones, tal variabilidad no ha sido considerada en las estimaciones de crecimiento y los métodos utilizados solo han podido representar una varianza constante para todos los individuos de la población. Adicionalmente, dado que las tasas de mortalidad por pesca están determinadas por una talla mínima legal de 130 mm (Aragón-Noriega *et al.*, 2012) y las estimaciones de crecimiento han sido generalmente basadas sobre estos datos, los modelos de crecimiento no han sido efectivos para describir el patrón de crecimiento en los estadios tempranos de desarrollo, de tal manera que el parámetro que determina la forma inicial de la curva puede ser sesgado, afectando el ajuste de la trayectoria de crecimiento.

Bajo este contexto, el presente trabajo pretende generar nuevo conocimiento sobre el patrón de crecimiento de *P. globosa* de Bahía Magdalena, BCS, mejorar los supuestos biológicos mediante la generación de información más detallada y precisa, así como proporcionar un enfoque innovador para la estimación de crecimiento individual. El criterio estadístico propuesto, permite estimar la varianza para cada edad observada en la población e incorpora datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos y datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos; tales características no han sido examinadas en estudios previos de crecimiento y su análisis ofrece la ventaja de modelar trayectorias de crecimiento mejor ajustadas a las fases tempranas de desarrollo

(edad 0), la obtención de parámetros de crecimiento más descriptivos, permitiendo caracterizar adecuadamente a la población, así como contribuir en mejores estimaciones para la evaluación de stock y estrategias de manejo.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

El complejo lagunar de Bahía Magdalena se localiza en la costa occidental de la Península de Baja California entre 24°30'-24°48' Norte y 111°51'-112°09' Oeste. Comprende un área total de 114, 600 ha, se encuentra protegido por una serie de islas (Isla Magdalena, Isla Margarita e Isla Creciente) y barras de arena paralelas a la costa (Cruz-Argüero *et al.*, 1994). El sistema está constituido por tres zonas bien definidas: 1) Zona noroeste o zona de canales, compuesta por esteros y canales someros, con profundidades menores a 12 m; 2) Zona central o Bahía Magdalena, comunicada con mar abierto mediante una boca pronunciada de 5.6 km, alcanza una profundidad máxima de 40 m; y 3) Zona sureste o Bahía Almejas, se conecta con el mar abierto a través de un canal somero y una boca con profundidad de hasta 30 m (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007). El complejo lagunar, es considerado un sistema altamente productivo y diverso; presenta eventos de surgencia durante todo el año, debido a los vientos dominantes del noroeste-sureste, tal proceso influye en la elevada productividad primaria y transporte de nutrientes desde la región oceánica al interior del sistema (Sánchez *et al.*, 2010). El clima es seco, semi-cálido, con temperatura del aire promedio anual superior a los 18° C. Presenta condiciones anti-estuarinas como resultado de una reducida tasa de precipitación y escasa afluencia de agua dulce, así como de una elevada tasa de evaporación (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975) (Fig. 1).

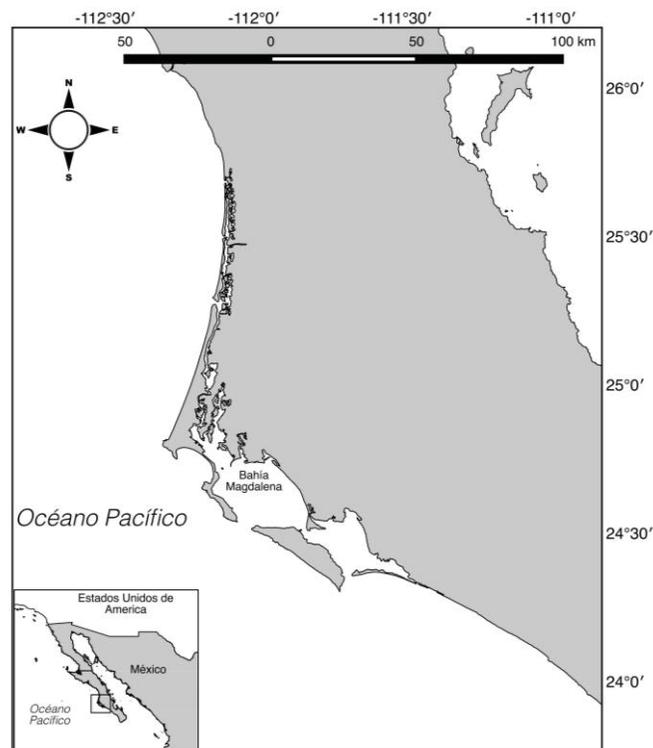


Figura 1. Localización geográfica de la zona de estudio en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México.

6.2. Obtención de datos

6.2.1. Datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos

Los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos (3-47 años) fueron obtenidos de (González-Peláez *et al.*, 2015). De noviembre de 2006 a octubre de 2007 una muestra de 392 individuos de *P. globosa* fueron colectados mediante buceo semiautónomo entre 11 y 17 m de profundidad, usando una motobomba que expulsa agua a presión para remover el sedimento, la cual permite extraer a las almejas sin dañarlas. Posteriormente, los individuos fueron trasladados a tierra, se registraron las medidas de longitud de sus valvas y fueron disectados removiendo el tejido de la concha. Las conchas fueron usadas para estimar la edad de acuerdo al procedimiento descrito por Shaul y Goodwin (1982),

que consiste en el conteo de las líneas de crecimiento grabadas en una sección transversal de la placa del ligamento. La lectura de edad fue realizada por dos lectores, iniciando el conteo de líneas de crecimiento desde el umbo hacia el borde de la concha. La exactitud en la verificación del conteo entre lectores fue evaluada usando el coeficiente de variación (CV) propuesto por Chang (1982). Finalmente, la validación de la edad fue apoyada en el índice de incremento marginal (IIM) que permite verificar la periodicidad anual en la formación de la línea de crecimiento (Kilada *et al.*, 2007).

6.2.2. Datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos.

Los datos de frecuencias de longitud de estadios tempranos (0.105-7.04 mm, $n = 867$) fueron obtenidos de condiciones experimentales de cultivo, los individuos desde la fertilización (*in vitro*) hasta 68 días fueron conservados a temperatura de 19 °C. Las medidas de longitud de concha de estadios de crecimiento larval (0-21 días) fueron basadas sobre la selección aleatoria de individuos; a partir del día 34 el crecimiento de 72 juveniles fue registrado mediante un muestreo aleatorio simple semanal. La longitud de concha fue medida mediante la captura de imágenes digitales, las cuales fueron procesadas con Sigma Scan Pro, ver. 5.0 (Systat Software, Richmond, CA, USA). Las larvas fueron cultivadas en una densidad de 1 ind/mL y el suplemento alimenticio fue *Isochrysis galbana*, mientras que los juveniles fueron aislados individualmente y alimentados con una mezcla de microalgas *I. galbana* (50 %) y *Chaetoceros sp* (50 %). Para ambos estadios larvarios la tasa de alimentación fue entre 30,000 y 45,000 células/mL.

6.3. Modelación de crecimiento

Los modelos de crecimiento permiten analizar la relación longitud y edad durante el ciclo de vida de un individuo. Sin embargo, el patrón de crecimiento puede ser diferente para cada estadio de desarrollo y entre especies. Dado que es difícil asumir *a priori* el patrón de crecimiento de un organismo, la elección de los modelos candidatos se basó en analizar posibles hipótesis asociadas a la biología

de *P. globosa*, considerando los supuestos de cada modelo candidato y confrontándolos con los datos observados para evidenciar el patrón de crecimiento de individuos jóvenes y adultos. Así, seis modelos de tipo asintótico fueron seleccionados para evaluar el crecimiento individual y las trayectorias de varianza para cada edad observada en la población. A su vez, tales modelos incluyeron curvas de tipo sigmoide, logístico y generalizado, éstas últimas tienen mayor flexibilidad y permiten describir diferentes formas de crecimiento. Los seis modelos candidatos se describen a continuación:

Modelo de crecimiento de von Bertalanffy

Considera el crecimiento como el resultado de dos procesos fisiológicos opuestos: anabolismo y catabolismo. Exhibe una primera fase de crecimiento acelerado, disminuyendo gradualmente hasta alcanzar la longitud asintótica, tiene una curva sigmoide y no presenta punto de inflexión (Katsanevakis, 2006).

$$\hat{l}(t) = L_{\infty} [1 - \exp^{-k(t-t_0)}] \quad (1)$$

Modelo de crecimiento de Gompertz

Asume que la tasa de crecimiento decrece exponencialmente con el tiempo, presenta una curva asimétrica sigmoideal en la cual el parámetro t_0 corresponde a la abcisa del punto de inflexión, este es controlado por la longitud asintótica y no tiene una posición simétrica (Grosjean, 2001).

$$\hat{l}(t) = L_{\infty} \exp^{-\exp[-k(t-t_0)]} \quad (2)$$

Modelo de crecimiento Johnson

Describe un patrón de crecimiento asintótico, con una fuerte asimetría y punto de inflexión muy bajo, cercano a cero. Biológicamente se ajusta a organismos con

crecimiento acelerado posterior a una fase corta de retraso (Grosjean, 2001).

$$\hat{l}(t) = L_{\infty} \exp^{-\left[\frac{1}{k}(t-t_0)\right]} \quad (3)$$

Modelo de crecimiento Logístico

Describe un crecimiento sigmoide, con dos asíntotas horizontales en $L(t) = 0$ y $L(t) = L_{\infty}$. La curva es simétrica alrededor del punto de inflexión, el cual está situado en la parte media de la longitud asíntótica (Karkach, 2006).

$$\hat{l}(t) = L_{\infty} \left[1 + \exp^{-k(t-t_0)}\right]^{-1} \quad (4)$$

Modelo generalizado de von Bertalanffy (GVB)

La interpretación biológica de los parámetros de crecimiento es similar al modelo de von Bertalanffy. Sin embargo, la incorporación de un parámetro adicional (δ_1) provee mayor flexibilidad a la curva y un punto de inflexión en $t = t_0 + \ln(\delta_1)k^{-1}$, que describe una curva sigmoide (Katsanevakis, 2006).

$$\hat{l}(t) = L_{\infty} \left[1 - \exp^{-k(t-t_0)}\right]^{\delta_1} \quad (5)$$

Modelo de crecimiento de Richards

Exhibe diferentes alternativas de crecimiento dependiendo del valor asignado a δ_1 ; Si $\delta_1 = 1$, el modelo adquiere la forma del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, si $\delta_1 = 3$ la curva puede adoptar una forma asimétrica, similar al modelo de crecimiento de Gompertz, finalmente si $\delta_1 = -1$ se reduce a la forma del modelo Logístico (Grosjean, 2001).

$$\hat{l}(t) = L_{\infty} \left[1 + \frac{1}{\alpha} \exp^{-k(t-t_0)}\right]^{-\delta_1} \quad (6)$$

Los parámetros (θ_i) para los seis modelos de crecimiento candidatos donde $\hat{l}(t)$ es la longitud de concha (mm) a la edad t (años) son: L_∞ es la longitud máxima promedio alcanzada para los individuos viejos; para los parámetros k y t_0 la interpretación cambia de acuerdo a cada modelo de crecimiento candidato, en el caso del modelo de crecimiento de von Bertalanffy k representa la tasa de crecimiento individual, una interpretación similar es descrita para los modelos GVB y Richards, mientras que para el modelo de Gompertz el parámetro k es la tasa de crecimiento exponencial que decrece con la edad, en el modelo Logístico k es la tasa de crecimiento relativa y en el modelo de Johnson k es la tasa en la cual la longitud asintótica es alcanzada (Katsanevakis, 2006; González-Peláez *et al.*, 2015); bajo el supuesto de von Bertalanffy, el parámetro t_0 es la edad cuando la longitud es teóricamente cero; esta definición aplica también para los modelos GVB y Richards, mientras que en los modelos Logístico, Johnson y Gompertz corresponde al punto de inflexión para la curva (Katsanevakis, 2006; Magnifico, 2007). Finalmente, α representa el crecimiento por año y δ_i provee mayor flexibilidad a la curva, ambos son parámetros adimensionales y no tienen un significado biológico.

6.3.1. Análisis de datos de longitud de concha a la edad

Los datos de longitud de concha a la edad (l_i) de individuos adultos, fueron analizados asumiendo que los residuales son normalmente distribuidos, con la varianza incrementando en función de la longitud, tal que los individuos pequeños muestran menor varianza a la edad que los individuos grandes, por consiguiente, los θ_i parámetros fueron determinados minimizando la siguiente función negativa de verosimilitud (\mathcal{L}_1) mediante el algoritmo de Newton:

$$\mathcal{L}_1 = -\ln L(\theta_i|data) = \sum_i \left[\frac{\ln(2\pi\sigma_i^2)}{2} + \frac{(l_i - \hat{l}_i)^2}{2\sigma_i^2} \right] \quad (7)$$

donde la longitud predicha (\hat{l}_i) esta dada por la estimación de cada modelo de crecimiento candidato seleccionado y σ_i^2 es la varianza para cada observación de edad i . Restrepo *et al.* (2010) aplicaron este enfoque usando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy; en el presente estudio el procedimiento estadístico para estimar la variabilidad intrínseca de los datos de longitud de concha a la edad fue extendido para los modelos de crecimiento de Gompertz, Johnson, Logístico, GVB y Richards, tabla I (ecuaciones 8-13). El supuesto principal sobre la función matemática propuesta para σ_i^2 se basa en una varianza cambiante a la edad, la cual se propaga desde los individuos más viejos de la población hacia los individuos más jóvenes. La estimación del modelo constituye una sobreparametrización a partir de la incorporación del parámetro $\sigma_{L_\infty}^2$, correspondiente a la varianza de los individuos más viejos o cercanos a la longitud asintótica. De esta manera, las trayectorias de crecimiento para cada modelo candidato analizado iniciaron con un último valor correspondiente a la estimación de $\sigma_{L_\infty}^2$, estimando de manera inversa σ_i^2 para cada edad observada en la población.

Tabla I. Función matemática de varianza σ_i^2 para cada edad i de acuerdo a los datos de longitud de concha a la edad de *P. globosa*.

Modelo	Función σ_i^2	Referencia	Ecuación
von Bertalanffy	$\sigma_{iVB}^2 = \sigma_{L_\infty VB}^2 [1 - \exp^{-k(t-t_0)}]^2$	Restrepo <i>et al.</i> (2010)	(8)
Gompertz	$\sigma_{iGM}^2 = \sigma_{L_\infty GM}^2 [\exp^{-\exp(-k(t-t_0))}]^2$	Presente estudio	(9)
Johnson	$\sigma_{iJN}^2 = \sigma_{L_\infty JN}^2 \left[\exp^{-\left(\frac{1}{k}(t-t_0)\right)} \right]^2$	Presente estudio	(10)
Logístico	$\sigma_{iLG}^2 = \sigma_{L_\infty LG}^2 \left[(1 + \exp^{-k(t-t_0)})^{-1} \right]^2$	Presente estudio	(11)
GVB	$\sigma_{iGVB}^2 = \sigma_{L_\infty GVB}^2 \left[(1 - \exp^{-k(t-t_0)})^{\delta_1} \right]^2$	Presente estudio	(12)
Richards	$\sigma_{iRC}^2 = \sigma_{L_\infty RC}^2 \left[\left(1 + \frac{1}{\alpha} \exp^{-k(t-t_0)} \right)^{-\delta_1} \right]^2$	Presente estudio	(13)

Nota: Los subíndices para las estimaciones de σ_i^2 son definidos como: VB = von Bertalanffy, GM = Gompertz, JN = Johnson, LG = Logístico, GVB = generalizado de von Bertalanffy y RC = Richards.

6.3.2. Análisis de datos de distribución de frecuencias de longitud

Las distribuciones de frecuencias de longitud de individuos en estadios tempranos de desarrollo de *P. globosa* fueron representadas gráficamente en histogramas de frecuencias. Para determinar estadísticamente los grupos de edad o modas observadas, un análisis multimodal fue realizado usando la siguiente ecuación:

$$P\{x_i|n, p_1, p_2, \dots, p_k\} = n! \prod_{i=1}^k \frac{p_i^{x_i}}{x_i!} \quad (14)$$

donde P es la probabilidad, x_i es el número de veces que el evento i ocurre en n experimentos y p_i es la probabilidad de que cada evento k suceda. El supuesto principal para la estimación de parámetros considera que la distribución de frecuencias para cada longitud de concha promedio o moda, puede ser analizado mediante una función de densidad probabilística normal, lo anterior permite determinar que cada moda corresponde a un grupo de edad o cohorte diferente en la población. Así, la distribución de frecuencias de longitud dentro de cada cohorte o grupo modal a , fueron descritas usando la siguiente función de densidad probabilística (Morales-Bojórquez y Pacheco-Bedoya, 2016):

$$\hat{f}(L_a) = \sum_{a=1}^n \left[\int_{-\infty}^{L_{a,a_i}} \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_a^2}} \exp \left[-\frac{1}{2\sigma_a^2} (L_a - \hat{\mu}_a)^2 \right] dL_{a_i} \right] \lambda_{a_i} \quad (15)$$

donde (L_a) es la longitud de concha observada dentro de cada grupo modal a , $(\hat{\mu}_a)$ es la longitud de concha media para cada grupo modal a , (λ_{a_i}) es un parámetro de ajuste para los datos de frecuencias observadas dentro de cada grupo modal a , i representa el número secuencial de valores modales estimados y σ_a^2 es la varianza para cada grupo modal a . La función matemática para estimar la $\hat{\mu}_a$ y σ_a^2 de cada grupo modal a , fue desarrollada para los modelos de crecimiento candidatos de Gompertz, Johnson, Logístico, GVB y Richards, de acuerdo al criterio estadístico descrito en la tabla II (ecuación 16-21) y tabla III (ecuación 22-27) respectivamente.

Tabla II. Función matemática de la longitud de concha esperada ($\hat{\mu}_a$) para cada grupo modal a de acuerdo a los datos de distribución de frecuencias de longitudes de estadios tempranos de *P. globosa*.

Modelo	Función $\hat{\mu}_a$	Referencia	
von Bertalanffy	$\hat{\mu}_{a_{VB}} = Y [1 - \exp^{-\omega(a-t_0)}]$	Restrepo et al. (2010)	(16)
Gompertz	$\hat{\mu}_{a_{GM}} = Y \exp^{-\exp[-\omega(a-t_0)]}$	Presente estudio	(17)
Johnson	$\hat{\mu}_{a_{JN}} = Y \exp^{-[\frac{1}{\omega}(a-t_0)]}$	Presente estudio	(18)
Logístico	$\hat{\mu}_{a_{LG}} = Y [1 + \exp^{-\omega(a-t_0)}]^{-1}$	Presente estudio	(19)
GVB	$\hat{\mu}_{a_{GVB}} = Y [1 - \exp^{-\omega(a-t_0)}]^{\delta_1}$	Presente estudio	(20)
Richards	$\hat{\mu}_{a_{RC}} = Y \left[1 + \frac{1}{\alpha} \exp^{-\omega(a-t_0)}\right]^{-\delta_1}$	Presente estudio	(21)

Tabla III. Función matemática de varianza (σ_a^2) para cada grupo modal a de acuerdo a los datos de distribución de frecuencias de longitudes de estadios tempranos de *P. globosa*.

Modelo	Función σ_a^2	Referencia	
von Bertalanffy	$\sigma_{a_{VB}}^2 = \sigma_{Y_{VB}}^2 [1 - \exp^{-\omega(a-t_0)}]^2$	Restrepo et al. (2010)	(22)
Gompertz	$\sigma_{a_{GM}}^2 = \sigma_{Y_{GM}}^2 [\exp^{-\exp(-\omega(a-t_0))}]^2$	Presente estudio	(23)
Johnson	$\sigma_{a_{JN}}^2 = \sigma_{Y_{JN}}^2 \left[\exp^{-\left(\frac{1}{\omega}(a-t_0)\right)}\right]^2$	Presente estudio	(24)
Logístico	$\sigma_{a_{LG}}^2 = \sigma_{Y_{LG}}^2 \left[(1 + \exp^{-\omega(a-t_0)})^{-1}\right]^2$	Presente estudio	(25)
GVB	$\sigma_{a_{GVB}}^2 = \sigma_{Y_{GVB}}^2 \left[(1 - \exp^{-\omega(a-t_0)})^{\delta_1}\right]^2$	Presente estudio	(26)
Richards	$\sigma_{a_{RC}}^2 = \sigma_{Y_{RC}}^2 \left[\left(1 + \frac{1}{\alpha} \exp^{-\omega(a-t_0)}\right)^{-\delta_1}\right]^2$	Presente estudio	(27)

Los parámetros asociados a las ecuaciones 16-27 son: Y es la longitud de concha máxima observada en los estadios tempranos; σ_Y^2 es la varianza para los individuos más grandes observados dentro de los estadios de crecimiento temprano. Las diferencias entre las frecuencias de longitud observadas y estimadas, fueron determinadas asumiendo una distribución multinomial, minimizando la siguiente función log-negativa de verosimilitud mediante el algoritmo de Newton (Haddon, 2001; Aguirre-Villaseñor *et al.*, 2006):

$$\mathcal{L}_2 = -\ln L(f|\theta i) = \sum_{a=1}^n f(L_a|\ln) \left[\frac{\hat{f}(L_a)}{\sum \hat{f}(L_a)} \right] - \sum_{n=1}^n (f_a - \hat{f}_a)^2 \quad (28)$$

donde $f(L_a)$ es la frecuencia de individuos observada dentro de cada clase de longitud L_a ; $\hat{f}(L_a)$ es la frecuencia de individuos estimada dentro de cada clase de longitud L_a ; f_a es la distribución de frecuencias de longitud de concha total observada en la muestra y \hat{f}_a es el número total de observaciones estimadas en la muestra. Una penalización fue incluida en la función log-negativa de verosimilitud (\mathcal{L}_2) para forzar la frecuencia de individuos para cada grupo modal. El número de grupos modales fue determinado usando el Criterio de Información Akaike, mediante: $AIC = 2\mathcal{L}_2 + 2p$, donde p es el número de parámetros para cada moda ajustada a los datos de distribución de frecuencias de longitud (Haddon, 2001). El menor valor de AIC fue usado para determinar si el ajuste estadístico fue mejorado por la adición de una nueva moda (Montgomery *et al.*, 2010). Lo anterior, permitió identificar los grupos de edad dentro de las fases tempranas de crecimiento.

6.4. Estimación de parámetros

6.4.1. Función log-negativa de verosimilitud conjunta

En términos generales, el criterio de verosimilitud se define como la probabilidad de que los datos observados puedan ocurrir dado un conjunto de parámetros (Hilborn y Walters, 1992). En este sentido, una función log-negativa de verosimilitud permite minimizar la superficie de respuesta para encontrar los

parámetros más probables que describan a los datos analizados. Al contrastar los datos observados frente al modelo, el estimador de verosimilitud considera los errores residuales y su distribución, tal como: normal, log-normal, binomial, poisson, gamma y multinomial (Haddon, 2001), cada tipo de distribución es descriptiva del conjunto de datos analizado e informativa del fenómeno que se desea explicar. En el presente estudio, una función log-negativa de verosimilitud conjunta fue usada para incorporar datos de longitud de concha a la edad con distribución normal y datos de frecuencias de longitud con distribución multinomial. Tal enfoque ofrece la ventaja de analizar simultáneamente varias fuentes de datos independientes, con diferente naturaleza, tipo de distribución y fases de desarrollo ontogénico, de tal manera que provee un análisis más descriptivo e informativo sobre el crecimiento individual de *P. globosa*. Los seis modelos de crecimiento candidatos fueron ajustados a ambas fuentes de datos minimizando la función log-negativa de verosimilitud conjunta mediante el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996).

$$\mathcal{L}_\tau = \mathcal{L}_1 + \mathcal{L}_2 \quad (29)$$

El número de parámetros estimados ($L_\infty, k, Y, \omega, t_0, \sigma_{L_\infty}^2, \sigma_Y^2, \alpha, \delta_1, \lambda_{a_1}$ y λ_{a_2}) varió según las propiedades de cada modelo. Para lograr una mejor aproximación de los θ_i parámetros, el procedimiento de minimización fue realizado por fases, los parámetros menos sensibles fueron estimados simultáneamente en un primer grupo ($Y, \omega, \sigma_Y^2, \delta_1, \lambda_{a_1}$ y λ_{a_2}), mientras que el resto permaneció con los valores asignados inicialmente. Una vez que la función objetivo fue minimizada para una fase en particular, los demás parámetros fueron evaluados de manera gradual ($L_\infty, k, t_0, \sigma_{L_\infty}^2$), hasta completar la estimación total (Legault y Restrepo, 1998).

6.5. Intervalos de confianza

Los intervalos de confianza (IC) de los θ_i parámetros en los modelos de crecimiento candidatos, fueron estimados mediante dos enfoques: a) Método de

perfiles de verosimilitud y b) Método de contornos de verosimilitud, ambos proveen la ventaja de estimar IC asimétricos de manera individual o conjunta. El método de perfiles de verosimilitud, fue aplicado cuando la estimación de IC fue individual y no existe correlación entre los θ_i parámetros $(t_0, \alpha, \delta_1, \sigma_{L_\infty}^2, \sigma_Y^2)$, así una distribución χ^2 con $n = 1$ grados de libertad (gl) fue usada y todos los valores menores o iguales a 3.84 fueron aceptados por el estimador (Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez, 2005). De acuerdo a Welch y McFarlane (1990), para evitar la correlación (covarianza) de los parámetros L_∞ y k , el método de contornos de verosimilitud debe ser usado. En este caso, cuando la estimación es conjunta, una distribución de χ^2 con $n = 2$ grados de libertad fue usada, tal que aquellos valores menores o iguales a 5.99 fueron aceptados dentro de los IC. El estimador de χ^2 es descrito como:

$$IC = 2 [\mathcal{L}_\tau - \ln L(\theta_i)] \leq \chi_{gl, 1-\alpha}^2 \quad (30)$$

donde \mathcal{L}_τ es la función negativa de verosimilitud conjunta del valor más probable de θ_i , $-\ln L(\theta_i)$ es la función negativa de verosimilitud basada en la hipótesis del valor de θ_i (perfil o contorno) y $\chi_{1-\alpha}^2$ es el valor de la distribución de χ^2 con el nivel de confianza de $1 - \alpha = 0.05$ y $gl = 1$ (perfil) o 2 (contorno). Así, el número de grados de libertad fue seleccionado de manera individual (perfil) o conjunta (contorno) (Haddon, 2001).

6.6. Selección del modelo

La selección de modelos basada sobre teoría de información, permite evaluar varios modelos de crecimiento de manera simultánea, probando cada uno de ellos como una hipótesis diferente frente a los datos observados (Morales-Bojórquez *et al.*, 2014). De acuerdo con el Criterio de Información Akaike (AIC), este enfoque proporciona un análisis más robusto para comparar, evaluar y jerarquizar las diferentes hipótesis, analizando el soporte relativo de los datos observados con respecto a cada modelo, mediante una penalización que implica el menor número

de parámetros posible (principio de parsimonia) (Katsanevakis, 2006). Así, el modelo con el menor valor de AIC es considerado el más adecuado para describir a los datos (Burnham y Anderson, 2002). En el presente estudio, los seis modelos de crecimiento candidatos fueron evaluados usando una corrección de Akaike (AIC_c) para muestras pequeñas, esta condición es definida si $n/\theta_i < 40$, en consecuencia fue usado el siguiente estimador:

$$AIC_c = 2 \times \mathcal{L}_\tau + 2 \times \theta_i + \frac{2 \times \theta_i (\theta_i + 1)}{n - \theta_i - 1} \quad (31)$$

donde \mathcal{L}_τ es la función negativa de verosimilitud conjunta, θ_i es el número de parámetros estimado y n es el número de datos observados de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud para cada modelo de crecimiento candidato. Las diferencias entre el valor de AIC_c para cada modelo i y el modelo con el menor valor de Akaike ($AIC_{c,min}$) fueron estimadas como $\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_{c,min}$. Si $\Delta_i > 10$, entonces los modelos no tienen soporte estadístico y no deben ser considerados; con $4 < \Delta_i < 7$ tienen un soporte estadístico parcial y $\Delta_i < 2$ tienen un alto soporte estadístico y son buenos indicadores de desempeño. Posteriormente, el peso Akaike (w_i) fue estimado para determinar la evidencia a favor de los modelos de crecimiento candidatos (Burnham y Anderson, 2002).

$$w_i = \frac{\exp(-0.5 \Delta_i)}{\sum_{i=1}^6 \exp(-0.5 \Delta_i)} \quad (32)$$

La longitud asintótica promedio \bar{L}_∞ fue estimada como un promedio ponderado, usando los seis modelos, con la predicción de cada modelo ponderado por w_i . Así, la longitud asintótica promedio es:

$$\bar{L}_\infty = \sum_{i=1}^6 w_i \hat{L}_\infty \quad (33)$$

Los IC para la longitud asintótica promedio \bar{L}_∞ fueron estimados como sigue:

$$SE(\bar{L}_\infty) = \sum_{i=1}^6 w_i \left[\text{var} \left(\hat{L}_\infty / g_i \right) + (\hat{L}_\infty - \bar{L}_\infty)^2 \right]^{1/2} \quad (34)$$

donde \hat{L}_∞ / g_i es la varianza estimada de los datos observados con respecto a cada modelo de crecimiento candidato g_i (Katsanevakis y Maravelias, 2008).

7. RESULTADOS

7.1. Criterio 1. Modelación de datos de longitud de concha a la edad

7.1.1. Estimación de parámetros

Los seis modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos entre 3-47 años, mostraron que *P. globosa* de Bahía Magdalena presentó un mayor crecimiento entre los 3 y 10 años de edad. El modelo de crecimiento de von Bertalanffy indicó que el incremento en la longitud de la concha disminuyó a partir de los 10 años, mientras que el resto de los modelos candidatos exhibieron un crecimiento constante a partir de los 13 años (Fig. 2).

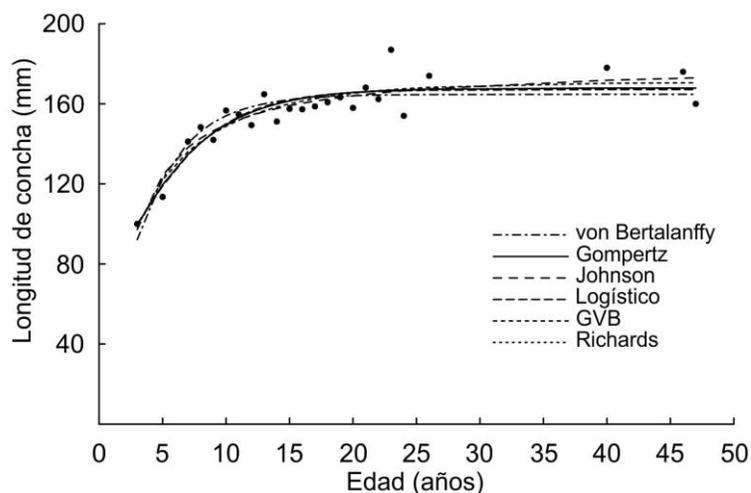


Figura 2. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de longitud de concha a la edad de *P. globosa*.

Los parámetros estimados y sus intervalos de confianza se muestran en la tabla IV; los intervalos de confianza estimados para L_{∞} y k mediante el método de contornos de verosimilitud se muestran en la figura 3.

Tabla IV. Parámetros e intervalos de confianza (IC) estimados por contornos y perfiles de verosimilitud ($P<0.05$) para los diferentes modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad.

Parámetro	von Bertalanffy	Gompertz	Johnson	Logístico	GVB	Richards
L_{∞}	164.76 (159.40-169.80)	167.89 (162.40-174.30)	179.85 (173.40-186.20)	167.13 (161.60-173.30)	170.63 (164.70-178.20)	167.90 (162.60-174.30)
k	0.27 (0.24-0.32)	0.21 (0.18-0.26)	0.54 (0.47-0.66)	0.25 (0.20-0.33)	0.13 (0.10-0.17)	0.21 (0.18-0.26)
t_0	0.00	0.00	0.00	1.43 (0.77-1.97)	0.98 (0.44-1.32)	0.00
$\sigma_{L_{\infty}}^2$	77.03 (48.00-138.00)	63.70 (43.00-113.00)	71.59 (43.00-133.00)	64.80 (44.00-121.00)	63.31 (45.60-112.00)	63.71 (43.40-118.20)
δ_1					0.37 (0.35-0.40)	951.70 (828.00-1066.00)
α						953.09 (856.00-1090.00)

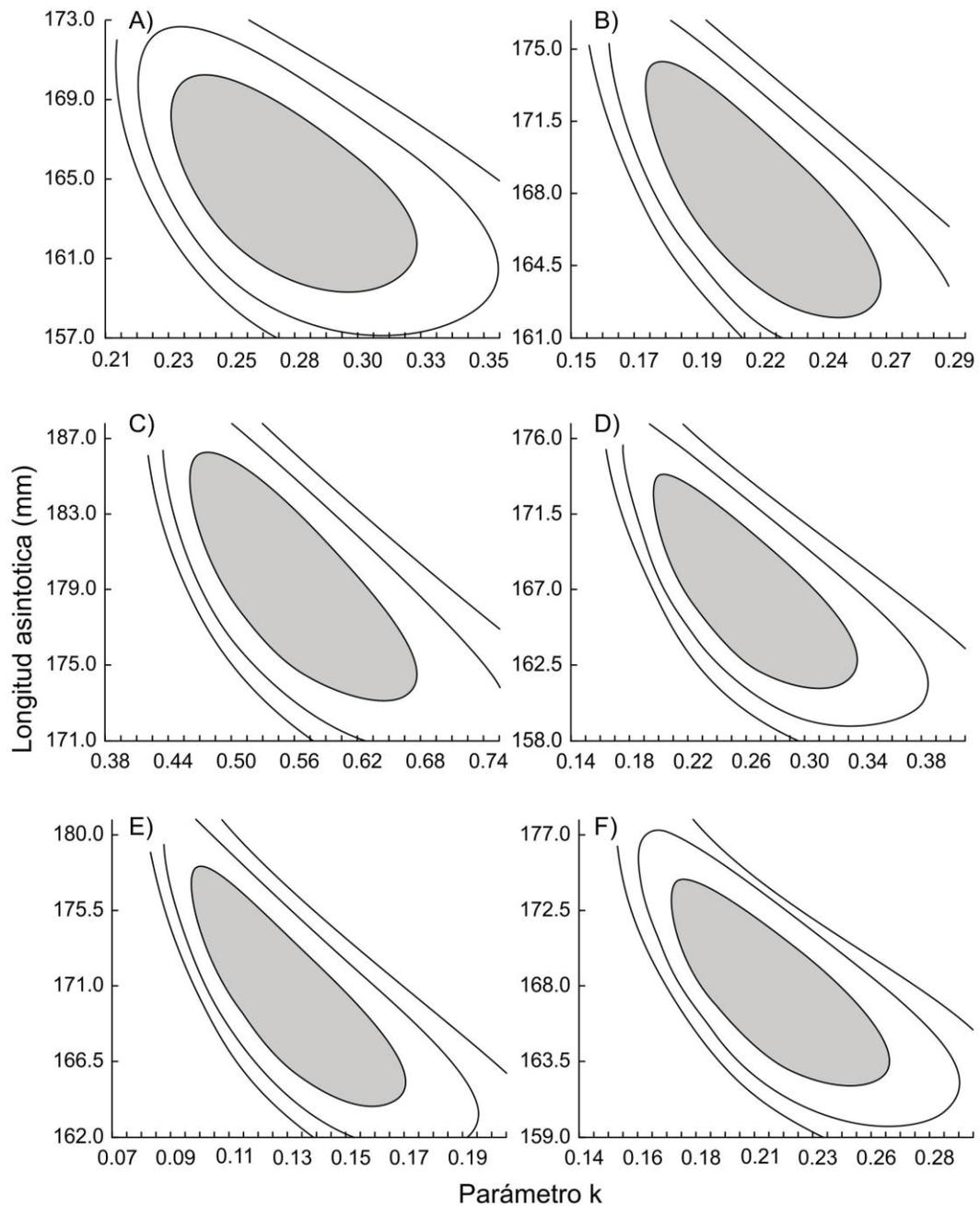


Figura 3. Contornos de verosimilitud estimados para los parámetros L_∞ y k . Los modelos de crecimiento candidatos son: A) von Bertalanffy, B) Gompertz, C) Johnson, D) Logístico, E) GVB, y F) Richards. El área oscura denota la región de confianza para L_∞ y k asumiendo una distribución chi-cuadrada con $n = 2$ gl.

La estimación más alta para la longitud máxima promedio (L_∞) fue observada en el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (164.76 mm), en contraste el valor más bajo fue estimado para el modelo de Johnson (179.85 mm), en el resto de los modelos de crecimiento la estimación de L_∞ varió entre 167-170 mm. El parámetro k osciló entre 0.13 en el GVB y 0.54 en el modelo de crecimiento de Johnson. Las estimaciones de t_0 , solo pudieron ser calculadas para GVB ($t_0 = 0.98$) y el modelo Logístico ($t_0 = 1.43$), el valor estimado para el resto de los modelos de crecimiento candidatos fue $t_0 = 0$. La mayor variación en las estimaciones de $\sigma_{L_\infty}^2$ fue observada entre el GVB (63.31) y el modelo de von Bertalanffy (77.03). Los modelos de crecimiento de Gompertz, Logístico, GVB y Richards mostraron estimaciones similares de $\sigma_{L_\infty}^2$ entre 63 y 65, mientras que el modelo de Johnson mostró el segundo valor más alto con $\sigma_{L_\infty}^2 = 71.59$. La comparación entre $\sigma_{L_\infty}^2$ para los modelos de crecimiento candidatos se muestra en la figura 4. Detalles sobre las estimaciones de los parámetros α y $\bar{\delta}_1$ y sus intervalos de confianza se muestran en la tabla IV.

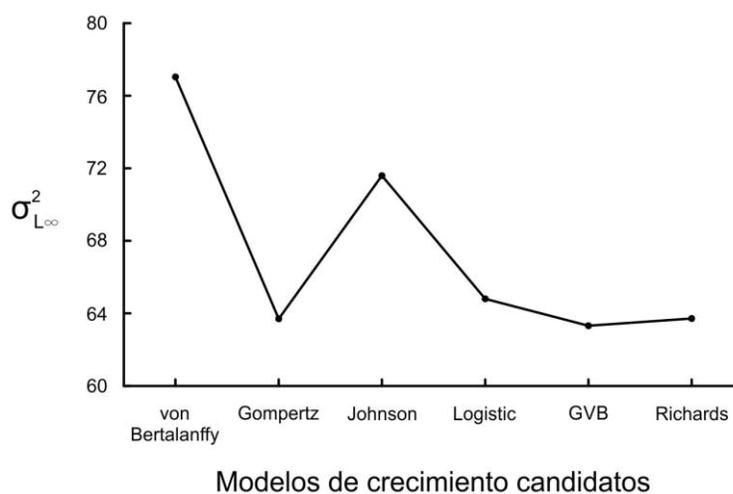


Figura 4. Comparación de $\sigma_{L_\infty}^2$ para cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos de longitud de concha a la edad.

7.1.2. Estimación de varianza a la edad de individuos adultos

Los modelos de crecimiento incluyendo la variabilidad en la longitud de concha para cada edad observada en la población, mostraron un incremento de varianza a la edad evidenciando un patrón de crecimiento depensatorio en la población de *P. globosa* de Bahía Magdalena (Fig. 5). Las trayectorias de varianza a excepción de von Bertalanffy, mostraron patrones similares con valores máximos cercanos a $\sigma_i^2 = 60$, exhibiendo un incremento en la variación desde $\sigma_i^2 = 20$ (3 años) hasta $\sigma_i^2 = 60$ (47 años), los individuos entre 3-10 años mostraron una menor variabilidad con valores de σ_i^2 entre 20-50. Comparativamente, el modelo de von Bertalanffy mostró una mayor variación de σ_i^2 , con una asíntota de $\sigma_i^2 = 72$.

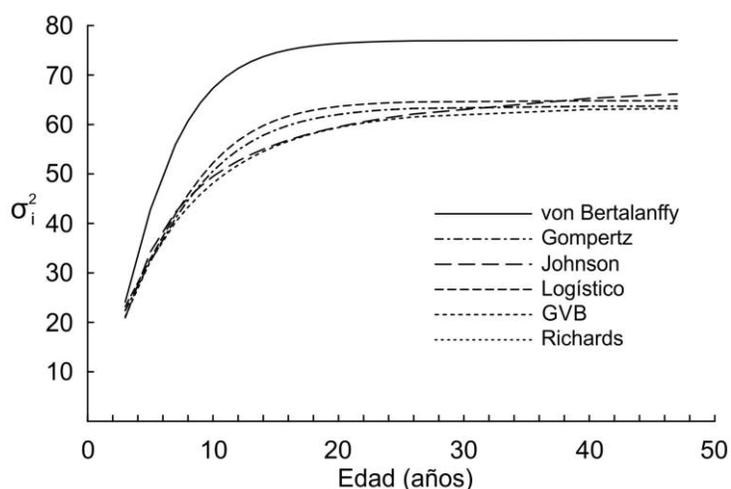


Figura 5. Trayectorias de varianza σ_i^2 para cada edad i de acuerdo a cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos de longitud de concha a la edad.

7.1.3. Selección del modelo

De acuerdo a la teoría de información, el mejor modelo de crecimiento candidato para describir los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos fue el modelo de Johnson, mostrando el valor más bajo de $AIC_c = 173.46$ y un $w_i = 0.37$. Las diferencias Akaike mostraron que los modelos de Gompertz y Logístico

fueron funciones alternativas para describir el crecimiento ($\Delta_i < 2$) con 0.50 y 1.13 respectivamente, el resto de los modelos de crecimiento mostraron un soporte parcial ($4 < \Delta_i < 7$) (Tabla V). Dado el desempeño de todos los modelos de crecimiento candidatos, el enfoque de inferencia multimodelo fue extendido para estimar la longitud asintótica promedio (\bar{L}_∞), las estimaciones específicas para cada modelo de crecimiento se muestran en la tabla VI.

Tabla V. Clasificación de los seis modelos de crecimiento candidatos basada en el criterio de información Akaike (AIC_c), diferencias Akaike (Δ_i) y peso Akaike (w_i) de acuerdo a los datos de longitud de concha a la edad.

Modelo	θ_i	AIC_c	Δ_i	w_i
Johnson	4	173.46	0.00	0.37
Gompertz	4	173.96	0.50	0.29
Logístico	4	174.59	1.13	0.21
GVB	5	176.26	2.80	0.09
von Bertalanffy	4	179.44	5.97	0.01
Richards	6	180.80	7.33	0.00

Tabla VI. Estimación de la longitud asintótica promedio (\bar{L}_∞), error estándar (E.S.), e intervalos de confianza (IC), de acuerdo a los seis modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad.

Modelo	Estimación puntual de \bar{L}_∞	E.S.	E.S. \bar{L}_∞	95% IC Inferior	95% IC Superior
von Bertalanffy	3.10	1.67	0.21	161.27	168.25
Gompertz	48.98	1.55	2.58	164.65	171.13
Johnson	67.42	1.51	3.93	176.69	183.01
Logístico	35.56	1.57	1.99	163.84	170.42
GVB	15.72	1.51	0.70	167.46	173.79
Richards	1.60	1.55	0.08	164.64	171.17
\bar{L}_∞ (promedio)	172.40		9.51	153.77	191.04

7.2. Criterio 2. Modelación conjunta de datos de distribución de frecuencias de longitud y longitud de concha a la edad

7.2.1. Estimación de distribución de frecuencias de longitud

La estimación preliminar de la distribución multinomial ajustada a los datos de distribución de frecuencias de longitud para estadios tempranos de crecimiento de *P. globosa*, fue útil para definir el número inicial de grupos de edad que serían incluidos en la minimización de la función de verosimilitud conjunta. De esta manera, cuatro grupos modales fueron definidos para el análisis. La media estimada para el grupo de edad 1 fue de 0.22 mm, (DS = 0.07, $\lambda_{a_1} = 18.49$), este grupo de edad fue claramente identificado por la función multinomial; el grupo de edad 2 mostró una media de 1.15 mm, (DS = 0.14, $\lambda_{a_2} = 1.50$), mientras que los grupos de edad 3 y 4 mostraron valores medios de 3.78 mm (DS = 1.18, $\lambda_{a_3} = 10.46$), y 2.11 mm (DS = 0.51, $\lambda_{a_4} = 9.44$), la adición del grupo de edad 5 incrementó el valor estimado de AIC, es decir, este grupo no mejoró el ajuste estadístico de la función multinomial. La estimación de AIC para cada grupo de edad incluido en el ajuste estadístico se muestra en la tabla VII. El proceso de parametrización incluyendo los datos de distribución de frecuencias de longitud y longitud de concha a la edad mostró convergencia en la función objetivo cuando sólo dos grupos de edad fueron evaluados. Es decir, que la interacción entre ambos grupos de datos estadísticamente discriminó la utilidad del tercer y cuarto grupo de edad, los cuales fueron usados como valores semilla en la función negativa de verosimilitud conjunta. Así, los nuevos grupos de edad en la distribución de frecuencias de longitud fueron reestimados para cada modelo de crecimiento candidato, el primer grupo de edad mostró un valor medio de 0.20 mm y el segundo grupo de edad un valor de 2.91 mm, ambas estimaciones fueron constantes para todos los modelos de crecimiento candidatos (Fig. 6).

Tabla VII. Número de modas seleccionado por AIC usando los datos de distribución de frecuencias de longitud de concha para estadios tempranos.

	Parámetros	Función negativa de verosimilitud (\mathcal{L}_2)	AIC
Moda 1	3	3628.84	7263.69
Moda 2	6	3186.15	6384.31
Moda 3	9	3163.44	6344.89
Moda 4	12	3156.55	6337.10
Moda 5	15	3184.68	6399.37

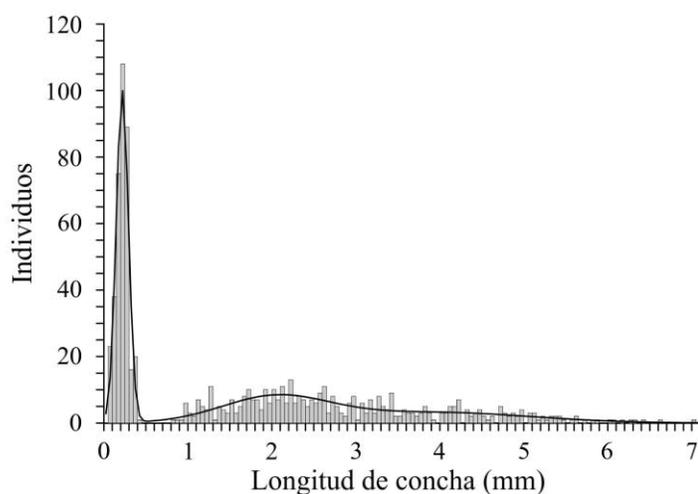


Figura 6. Distribución de frecuencias de longitud para cada grupo de edad a estimado para los estadios de crecimiento temprano.

7.2.2. Estimación conjunta de parámetros

Los parámetros para ambos tipos de datos fueron conjuntamente optimizados para cada modelo de crecimiento candidato (Tabla VIII). El ajuste de los seis modelos de crecimiento a ambas fuentes de datos se muestra en la figura 7.

Tabla VIII. Parámetros e intervalos de confianza (IC) estimados por contornos y perfiles de verosimilitud ($P<0.05$) para los diferentes modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.

Parámetro	von Bertalanffy	Gompertz	Johnson	Logístico	GVB	Richards
Y	12.11 (11.40-12.80)	0.36 (0.36-0.38)	0.06 (0.06-0.07)	16.18 (15.70-16.80)	7.23 (7.04-7.46)	0.29 (0.28-0.30)
L_{∞}	164.69 (159.80-170.00)	167.78 (163.50-173.50)	179.48 (175.00-182.50)	168.53 (161.80-175.80)	169.82 (164.20-176.20)	167.84 (162.55-173.60)
ω	0.27 (0.26-0.28)	30.41 (29.50-31.50)	18.66 (18.19-19.09)	32.25 (32.04-32.46)	0.02 (0.02-0.03)	87.47 (86.00-89.00)
k	0.27 (0.23-0.33)	0.21 (0.18-0.25)	0.55 (0.52-0.55)	0.20 (0.15-0.26)	0.15 (0.13-0.19)	0.21 (0.18-0.26)
t_0	0.027 (0.0263-0.0267)	0.067 (0.0671-0.0678)	0.069 (0.069-0.070)	0.23 (0.238-0.239)	0.032 (0.0321-0.0322)	0.04 (0.0446-0.0449)
σ_Y^2	25.46 (24.46-26.46)	0.02 (0.022-0.024)	0.0008 (0.00076-0.00084)	45.40 (43.19-47.38)	9.06 (8.57-9.48)	0.014 (0.014-0.015)
$\sigma_{L_{\infty}}^2$	77.73 (48.00-144.00)	63.65 (40.00-118.00)	71.55 (48.00-132.00)	72.47 (49.00-133.00)	63.00 (38.30-111.50)	63.74 (38.60-113.00)
δ_i					0.533 (0.530-0.535)	14.31 (14.15-14.46)
α						14.11 (13.90-14.32)
λ_{a_1}	1.84 (1.83-1.84)	1.84 (1.83-1.84)	1.84 (1.83-1.84)	1.84 (1.83-1.84)	1.84 (1.83-1.84)	1.84 (1.83-1.84)
λ_{a_2}	2.17 (2.17-2.18)	2.17 (2.17-2.18)	2.17 (2.17-2.18)	2.17 (2.17-2.18)	2.17 (2.1-2.18)	2.17 (2.17-2.18)

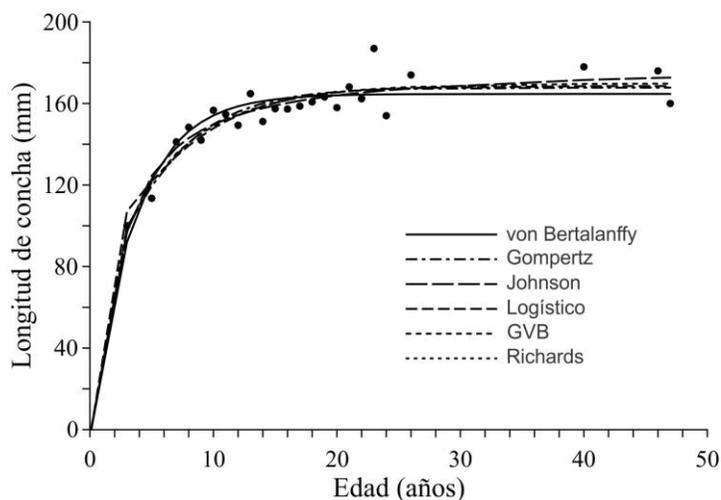


Figura 7. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud de *P. globosa*.

La variabilidad estimada en los parámetros de crecimiento mostró que L_{∞} varió desde 164.69 mm (von Bertalanffy) hasta 179.48 mm (Johnson), para el resto de los modelos de crecimiento los valores fueron menores a 169.82 mm. El parámetro k osciló entre 0.15 y 0.55 para los modelos GVB y Johnson respectivamente. Los patrones generales de variabilidad muestran valores menores a $k = 0.27$. El parámetro t_0 mostró el valor mínimo para el modelo de von Bertalanffy ($t_0 = 0.027$) y un valor máximo para el modelo Logístico ($t_0 = 0.23$), el resto de los modelos de crecimiento mostraron una variación de 0.032-0.069. El parámetro ω para los estadios tempranos varió desde 0.02 (GVB) hasta 87.47 (Richards). La longitud máxima (Y) osciló entre 0.06 y 16.18 para los modelos de Johnson y Logístico respectivamente. Las estimaciones de λ_{a_i} y sus intervalos de confianza se muestran en la tabla VIII. La estimación de $\sigma_{L_{\infty}}^2$ y σ_Y^2 mostró que el modelo de von Bertalanffy (77.73 y 25.46, respectivamente) y el modelo Logístico (72.47 y 45.40, respectivamente) tuvieron los valores más altos de varianza. Los modelos de crecimiento de Gompertz y GVB mostraron tendencias de varianza

similares entre ambos tipos de datos, mientras que los modelos de Johnson y Richards tuvieron tendencias opuestas (Fig. 8).

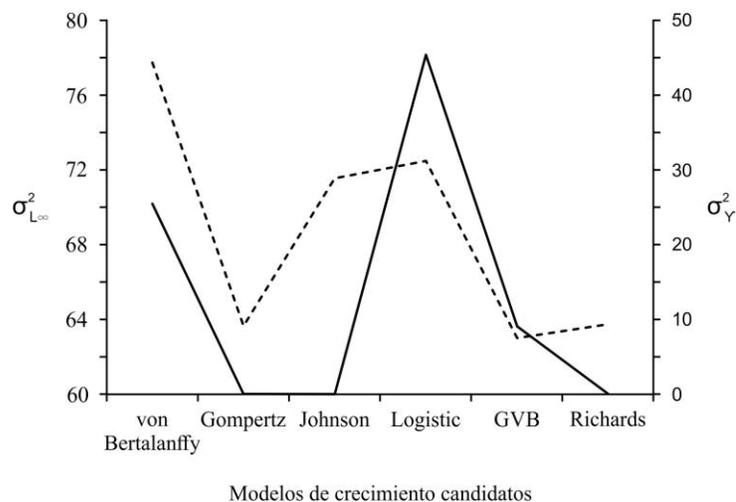


Figura 8. Comparación de la varianza $\sigma_{L\infty}^2$ para individuos viejos σ_Y^2 y individuos jóvenes para cada modelo de crecimiento candidato analizado.

7.2.3. Estimación de varianza a la edad para individuos en estadios tempranos y adultos

La estimación de $\sigma_{L\infty}^2$ y σ_Y^2 influyó en la estimación de σ_i^2 donde los modelos de crecimiento de von Bertalanffy y Logístico mostraron valores más altos de varianza para cada edad i con una asíntota de $\sigma_i^2 = 77$ y 72 respectivamente. El resto de los modelos de crecimiento candidatos mostraron trayectorias de varianza a la edad similares con valores menores a 60 (Fig. 9). La estimación de σ_a^2 para los individuos en estadios tempranos fue constante para todos los modelos de crecimiento mostrando valores de $\sigma_a^2 = 0.00076$ para el primer grupo de edad y $\sigma_a^2 = 0.14$ para el segundo grupo de edad. Los individuos mayores a 10 años mostraron una mayor variabilidad en comparación con los individuos de estadios tempranos representando un patrón de crecimiento depensatorio.

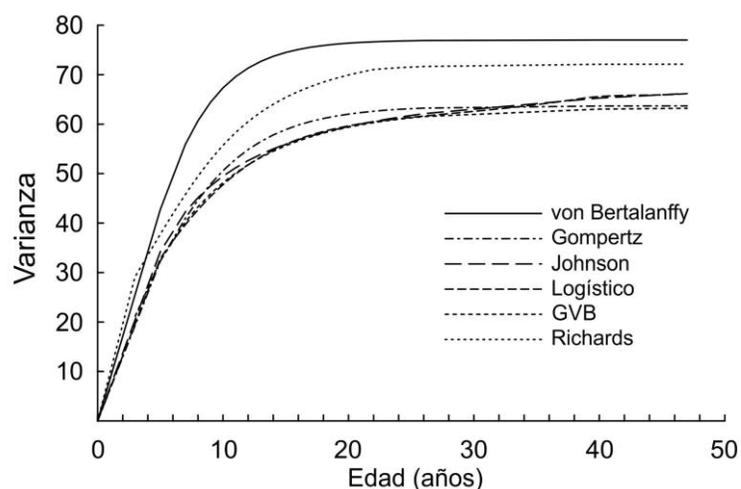


Figura 9. Trayectorias de varianza σ_i^2 para cada edad i de acuerdo a cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.

7.2.4. Selección del modelo

La estimación de AIC_c utilizando dos tipos de datos (distribución de frecuencias de longitud y longitud de concha a la edad) indicó que el modelo de crecimiento de Johnson tuvo el mejor ajuste para describir el crecimiento ontogénico de *P. globosa*, mostrando valores de $AIC_c = 6612.02$, $\Delta_i = 0.00$, $w_i = 0.47$. Una segunda función con soporte estadístico fue el modelo de crecimiento de Gompertz ($AIC_c = 6612.44$, $\Delta_i = 0.41$, $w_i = 0.38$). Aunque los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Logístico y GVB mostraron un soporte estadístico parcial ($4 < \Delta_i < 7$), estas funciones tuvieron un peso Akaike menor a 0.08. Finalmente, el modelo de crecimiento de Richards no tuvo soporte estadístico mostrando un $\Delta_i = 13.59$ (Tabla IX). Para efectos comparativos entre ambos criterios analizados, la longitud asintótica promedio (\bar{L}_∞) fue estimada usando los dos tipos de datos (Tabla X).

Tabla IX. Clasificación de los seis modelos de crecimiento candidatos basada en el criterio de información Akaike (AIC_c), diferencias Akaike (Δ_i) y peso Akaike (w_i) de acuerdo a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.

Modelo	θ_i	AIC_c	Δ_i	w_i
Johnson	9	6612.02	0.00	0.47
Gompertz	9	6612.44	0.41	0.38
Logístico	9	6615.35	3.32	0.08
GVB	10	6617.67	5.64	0.02
von Bertalanffy	9	6618.11	6.08	0.02
Richards	11	6625.62	13.59	0.00

Tabla X. Estimación de la longitud asintótica promedio (\bar{L}_∞), error estandar (E.S.), e intervalos de confianza (IC), de acuerdo a los seis modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.

Modelo	Estimación puntual de \bar{L}_∞	E.S.	E.S. \bar{L}_∞	95% IC Inferior	95% IC Superior
von Bertalanffy	3.73	1.67	0.27	161.12	168.27
Gompertz	64.53	1.55	3.63	164.47	171.10
Johnson	85.12	1.51	4.55	176.25	182.70
Logístico	15.13	1.59	0.82	165.13	171.93
GVB	4.77	1.52	0.23	166.56	173.08
Richards	0.08	1.55	0.004	164.48	171.20
\bar{L}_∞ (promedio)	173.38		9.52	154.71	192.05

8. DISCUSIÓN

En modelación de crecimiento, la variabilidad fenotípica individual ha sido considerada una de las principales fuentes de sesgo para la estimación de parámetros, los cuales son fundamentales en la evaluación de stocks y establecimiento de medidas de manejo (Sainsbury, 1980). Su análisis basado sobre las hipótesis de crecimiento compensatorio y dependetorio es relevante dado que permite determinar el efecto de la variabilidad sobre las diferentes cohortes, denotando el patrón de variación en la longitud entre individuos. En las especies del género *Panopea* la variabilidad ha sido identificada mediante cambios en la estructura de longitud dentro y entre poblaciones, así como la talla promedio. Este rasgo no ha sido considerado en las estimaciones de crecimiento previas y la información cuantitativa e inferencias biológicas dirigidas en este sentido son nulas. El presente trabajo aporta un enfoque metodológico innovador para modelar el crecimiento de *P. globosa* y provee estimaciones explícitas sobre la variabilidad en longitud de individuos en estadios tempranos de desarrollo y adultos. Los resultados mostraron que *P. globosa* exhibe un patrón de crecimiento dependetorio, el cual es definido por un incremento en la varianza de la distribución de longitud a medida que los individuos se hacen más viejos; este incremento en varianza fue medido para cada edad en la población de *P. globosa* de Bahía Magdalena, BCS y analizado a partir de dos criterios: 1) La variabilidad en los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos y 2) la variabilidad en el crecimiento de *P. globosa* incluyendo dos fuentes de datos: datos de longitud de concha a la edad y distribución de frecuencias de longitud.

8.1. Criterio 1. Modelación de datos de longitud de concha a la edad

8.1.1. Estimación de parámetros a partir de datos de longitud de concha a la edad

En el presente estudio, una ventaja de la función de verosimilitud usada para la estimación de parámetros de crecimiento es que analiza la variabilidad intrínseca de los datos de longitud de concha a la edad, la cual puede ser evaluada para

diferentes modelos de crecimiento candidatos. La optimización de la función objetivo incorpora un parámetro adicional para cada modelo de crecimiento, correspondiente a la varianza de los individuos más viejos, cercanos a la longitud asintótica ($\sigma_{L_\infty}^2$), este parámetro no ha sido calculado en otros estudios de crecimiento y es determinante en la estimación de varianza para cada edad observada en la población (σ_i^2). En general, las estimaciones de los parámetros de crecimiento basadas en los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos no tuvieron diferencias significativas en comparación con las reportadas por González-Peláez *et al.* (2015). Lo anterior debido a que los parámetros L_∞ y k son representativos de las edades adultas y los datos usados para ambos análisis fueron obtenidos a partir de capturas comerciales, dirigidas hacia individuos más grandes de la población. No obstante, las estimaciones del parámetro t_0 fueron diferentes en ambos estudios; González-Peláez *et al.* (2015) reportó valores de t_0 que oscilaron entre positivos (28.91) y negativos (-1.85), mientras que en el presente estudio las estimaciones de t_0 solo pudieron ser calculadas para Logístico y GVB, el resto de los modelos tuvieron valores de $t_0 = 0$. Por lo tanto, cuando el análisis de crecimiento es basado solo en datos de individuos adultos la estimación del parámetro t_0 y el ajuste de la curva de crecimiento en el origen pueden ser sesgados, en consecuencia la estimación de los parámetros L_∞ y k también puede ser afectada.

8.1.2. Estimación de varianza a la edad de individuos adultos

Las estimaciones usando los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos mostraron que los modelos de crecimiento candidatos analizados tienen diferentes patrones de varianza, describiendo trayectorias similares entre 3 y 10 años (con excepción del modelo de crecimiento de von Bertalanffy). En contraste, en estudios de crecimiento previos donde la varianza fue supuesta como constante no fue posible identificar la variabilidad dentro de la composición de la longitud de concha a la edad (Cruz-Vázquez *et al.*, 2012; Aragón-Noriega *et al.*, 2014, 2015; González-Peláez *et al.*, 2015; Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015). Lo

anterior, debido a que la modelación aplicada a los datos de longitud de concha a la edad para almeja generosa estuvo basada en suponer una heterocedasticidad en la varianza (Hilborn y Walters, 1992; Wang y Liu, 2006). Este procedimiento consiste en estabilizar la varianza mediante la transformación logarítmica en los residuales, conocido como error multiplicativo (Pérez-Valencia y Aragón-Noriega, 2013; Aragón-Noriega *et al.*, 2015; González-Peláez *et al.*, 2015); si este procedimiento no es aplicado, entonces la varianza puede ser incrementada; esto es común cuando los residuales son asumidos con un error aditivo (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). Para ambos casos, solo una estimación de varianza es calculada, representando de esta manera la variabilidad de los individuos jóvenes y adultos e ignorando la variabilidad observada en los datos de longitud de concha a la edad.

En este estudio fue posible estimar σ_i^2 a través de la optimización de $\sigma_{L\infty}^2$, ambas varianzas fueron útiles para en la interpretación de los datos de longitud de concha a la edad. Las estimaciones de $\sigma_{L\infty}^2$ para los modelos de crecimiento de von Bertalanffy y Johnson mostraron mayores valores en comparación con Gompertz, Logístico, GVB y Richards. De esta manera, los cambios en el parámetro $\sigma_{L\infty}^2$ no pueden ser observados si la varianza es asumida como homocedástica. Tradicionalmente, el análisis de edad y crecimiento para las especies *Panopea* ha sido basado en el supuesto de una varianza constante y la evidencia de σ_i^2 mostró que hay cambios en la varianza de la longitud de concha a la edad, representando mayor variabilidad para los individuos más viejos de la población que para los individuos jóvenes.

Adicionalmente, la comparación entre modelos de crecimiento candidatos analizando trayectorias de σ_i^2 mostró que el modelo de crecimiento de von Bertalanffy tiene mayor variabilidad en los datos de longitud de concha a la edad. Así, este modelo no fue apropiado para describir el crecimiento de *P. globosa*; sin embargo, ha sido históricamente usado en la literatura para explicar los patrones

de crecimiento en especies tales como *P. generosa* (Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003, 2004; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010), *P. globosa* (Cortez-Lucero *et al.*, 2011; Pérez-Valencia y Aragón-Noriega, 2013; Aragón-Noriega *et al.*, 2014), *Panopea abbreviata* (Morsan y Ciocco, 2004; Morsán *et al.*, 2010; Zaidman y Morsan, 2015), *Panopea zelandica* (Breen *et al.*, 1991; Gribben y Creese, 2005).

8.1.3. Selección del modelo

El criterio de información Akaike basado en una función de verosimilitud que incluye la variabilidad intrínseca en los datos de longitud de concha a la edad mostró una mayor selectividad para la selección del mejor modelo de crecimiento candidato. González-Peláez *et al.* (2015) reportó cinco modelos candidatos adecuados para explicar las trayectorias de crecimiento de *P. globosa* de Bahía Magdalena; mientras que en este análisis donde se incluye explícitamente la variabilidad de longitud de concha a la edad, solo tres modelos de crecimiento fueron seleccionados. Así, cuando la variabilidad de la longitud de concha a la edad fue supuesta, el modelo de Johnson mostró el mejor ajuste a los datos ($w_i = 0.37$), sucesivamente el modelo de crecimiento de Gompertz fue también útil en describir el crecimiento de almeja generosa ($w_i = 0.29$). En contraste, si la variabilidad de los datos de longitud de concha a la edad no fue evaluada, un orden inverso en estos modelos de crecimiento fue reportado, con una estimación de $w_i = 0.22$ para el modelo de crecimiento de Gompertz y $w_i = 0.19$ para el modelo de crecimiento de Johnson (González-Peláez *et al.*, 2015). De esta manera, cuando la selección de modelos es basada sobre un patrón de crecimiento constante el efecto asociado a la variabilidad individual de los datos de longitud de concha a la edad permanece oculto. En este sentido, cuando la comparación entre modelos de crecimiento candidatos fue basada únicamente en el ajuste de las trayectorias a los datos, estas no fueron informativas sobre la variabilidad de la longitud de concha a la edad (Cruz-Vázquez *et al.*, 2012;

Aragón-Noriega *et al.*, 2014, 2015; González-Peláez *et al.*, 2015; Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015).

8.2. Criterio 2. Modelación conjunta de datos de distribución de frecuencias de longitud y longitud de concha a la edad.

8.2.1. Estimación de parámetros

Un segundo criterio para analizar la variabilidad individual en la longitud de concha de *P. globosa*, fue basado en una función negativa de verosimilitud conjunta, integrada por datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos y datos de distribución de frecuencias de longitud de estadios tempranos, mejorando el supuesto sobre el crecimiento individual de almeja generosa y la parametrización de los modelos de crecimiento candidatos. Tradicionalmente, las almejas de género *Panopea* tienen tasas de mortalidad por pesca dependientes de la longitud, debido a que usualmente los individuos más grandes son capturados, los análisis de edad y crecimiento han sido basados sobre estos datos y la estimación de las trayectorias de crecimiento en el origen han sido sesgadas. Lorenzen (2016) mencionó que cuando los datos biológicos son limitados por la selectividad de pesca, las estimaciones de crecimiento integradas por múltiples fuentes de datos y diferentes componentes de modelos son teóricamente apropiadas. En este estudio la inclusión de dos grupos de edad asociados a los estadios tempranos de *P. globosa* dentro de los datos de longitud de concha a la edad, permitió mejorar las curvas de crecimiento en el origen, estimar tasas de crecimiento y parámetros diferentes para individuos en estadios tempranos y adultos, así como describir el crecimiento ontogénico de la especie mejorando la interpretación biológica.

Sainsbury (1980) mencionó que la variabilidad de la longitud a la edad ha sido frecuentemente observada en moluscos, debido al cambio en la composición de edad y esto a su vez ha reflejado una alta variabilidad en los parámetros de crecimiento. Así, la composición de edad de *P. globosa* mostró ser informativa de los parámetros L_{∞} y k ; sin embargo el parámetro t_0 estimado desde curvas de

crecimiento promedio de longitud de concha a la edad puede ser sobre o subestimado. De tal manera, la estimación de L_{∞} y k para cada modelo de crecimiento candidato usando esta función negativa de verosimilitud conjunta mostró valores similares a los reportados por González-Peláez *et al.* (2015). Diferentes estudios han mostrado alta variación en las estimaciones de t_0 , la falta de exactitud ha sido comúnmente reportada en diferentes especies del género *Panopea*. Para *P. abbreviata* (Argentina), *P. generosa* (Canadá), y *P. zelandica* (Nueva Zelandia) valores negativos fueron observados cuando el modelo de von Bertalanffy fue usado (Breen *et al.*, 1991; Campbell y Ming, 2003; Morsan y Ciocco *et al.*, 2004; Gribben y Creese, 2005; Morsan *et al.*, 2010). Por el contrario, para *P. generosa* distribuida en las costas de Estados Unidos, estimaciones del parámetro t_0 tuvieron valores positivos (Hoffman *et al.*, 2000) (Tabla XI).

Tabla XI. Estimaciones del parámetro t_0 para *Panopea* spp. usando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy.

Especie	País	Localidad	t_0	Referencia
<i>P. globosa</i>	México	Bahía del Sol	-0.200	Cortez-Lucero <i>et al.</i> (2011)
<i>P. generosa</i>	México	San Quintín	-3.190	Calderon-Aguilera <i>et al.</i> (2010)
		Islas Coronado	-2.040	
	E.U.	Hunter Point	0.719	Hoffman <i>et al.</i> (2000)
		Agate Passage	0.183	
		Fishermans Point	0.552	
		Dallas Bank	0.334	
	Canadá	Yellow Bank	-1.420	Campbell y Ming (2003)
		Gabriola Island	-1.020	
<i>P. abbreviata</i>	Argentina	Puerto Lobos	-1.500	Morsan y Ciocco (2004)
		Puerto Lobos	-0.487	Morsan <i>et al.</i> (2010)
		El Sótano	-2.397	Morsan <i>et al.</i> (2010)
<i>P. zelandica</i>	Nueva Zelanda	Golden Bay	-3.800	Breen <i>et al.</i> (1991)
		Shelly Bay	-1.690	Gribben y Creese (2005)
		Kennedy Bay	-1.670	Gribben y Creese (2005)

En este estudio, las estimaciones de la edad cuando la longitud es teóricamente cero variaron desde 0.027 a 0.23, valores negativos para este parámetro no fueron estimados. El mejor modelo de crecimiento candidato seleccionado por AIC_c mostró un valor de $t_0 = 0.069$ (Johnson), seguido por $t_0 = 0.067$ (Gompertz), ambas estimaciones fueron muy cercanas. En estudios de edad y crecimiento de *P. globosa*, los resultados estimados para t_0 fueron altamente variables; González-Peláez *et al.* (2015) mostraron valores desde -1.85 (VB) hasta 28.91 (Schnute) y el mejor modelo de crecimiento candidato seleccionado por AIC fue $t_0 = 0.003$ (Gompertz). Aragón-Noriega *et al.* (2015) analizó los datos de longitud de concha a la edad para dos poblaciones de *P. globosa* en el alto Golfo de California, reportando valores negativos oscilando desde $t_0 = -2.99$ (VB) hasta $t_0 = -0.005$ (Logístico) para Puerto Peñasco, Sonora y un intervalo de variación desde $t_0 = -1.20$ (VB) y $t_0 = 6.86$ (Gompertz) para San Felipe, Baja California. En la parte central del Golfo de California la estimación de t_0 varió dentro de valores positivos desde 0.24 (VB) hasta 2.26 (Logístico) (Cruz-Vázquez *et al.*, 2012). Para *P.*

generosa Hidalgo-de-la-Toba *et al.* (2015) analizó cinco modelos de crecimiento, tres calcularon $t_0 = 0$ (VB, Gompertz y Johnson), mientras que el modelo de crecimiento Logístico estimó $t_0 = 1.34$, y $t_0 = 1.78$ para el modelo de crecimiento de Schnute. Este último modelo también fue usado por Cruz-Vázquez *et al.* (2012) y Aragón-Noriega *et al.* (2015), sin embargo, ellos no reportaron resultados asociados a t_0 suponiendo que $t_0 = 0$ (ANEXO A).

Para las especies *Panopea* la formación de la concha inicia aproximadamente 48 horas después de la fertilización y desde 1.5 mm de longitud de concha son juveniles (Goodwin y Pease, 1989), por lo tanto valores negativos y extremadamente altos de t_0 no proveen información útil sobre este parámetro en los estadios tempranos. Este nuevo modelo integrado por dos fuentes de datos describió satisfactoriamente estimaciones de t_0 para seis modelos de crecimiento candidatos. Recientemente, el enfoque de inferencia multimodelo ha sido aplicado para modelar edad y crecimiento de *Panopea* spp, sin embargo, cuando un patrón de crecimiento constante es asumido, este procedimiento estadístico no ha tenido mejores estimaciones de t_0 . Para el parámetro t_0 , si la ausencia de convergencia es observada durante el proceso de optimización, entonces la estimación final de t_0 puede variar en orden de magnitud tal como fue reportado para *P. abbreviata* (-46.96, -35.76, -31.87; 133.06, 57.76); y *P. globosa* (-2.99, -1.85, -1.31) (ANEXO A). Pardo *et al.* (2013) sugirieron varias alternativas para mejorar la estimación de t_0 ; la primera es modificar el modelo de VB usando un valor fijo de la longitud promedio a la edad 0, definido como parámetro L_0 (longitud para los organismos en sus estadios de crecimiento temprano). En consecuencia, cuando L_0 es fijo, solo los parámetros L_∞ y k son estimados. Sin embargo, el parámetro L_0 puede ser iterativamente ajustado desde una distribución normal de valores posibles de longitud en un estadio de crecimiento temprano; o puede ser limitado sobre un rango de valores conocidos de L_0 y así evaluar el efecto en convergencia fijando este rango.

Este nuevo modelo integrado por dos tipos de datos permitió analizar el incremento de longitud para juveniles y adultos de *P. globosa*. Un enfoque similar fue discutido por Sainsbury (1980) y Kirkwood (1983), ellos concluyeron que una función de verosimilitud conjunta aplicada a ambos fuentes datos provee una mejor descripción del crecimiento sobre el rango de longitudes para el cual VB fue ajustado. Este nuevo enfoque basado sobre variabilidad fenotípica en el crecimiento observado en *P. globosa*; permitió calcular la varianza para cada edad y esta característica no había sido previamente modelada para las especies *Panopea*. Finalmente, este análisis permite incluir más fuentes de datos en la función de verosimilitud conjunta (ej. observaciones de marcado y recaptura), lo cual podría representar el ciclo de vida ontogénico de la especie, mejorando los parámetros. Además podría ser usado en modelos de evaluación de stock (ej. máximo rendimiento por recluta), el cual sería útil en el establecimiento de directrices de gestión para las especies *Panopea* en el Océano Pacifico Mexicano (Aragón-Noriega *et al.*, 2012).

8.2.2. Selección del modelo

En el presente estudio, la incorporación de varianza en la función de verosimilitud analizando los datos de longitud de concha a la edad de individuos adultos (criterio 1), presentó una mayor restricción sobre la selección del modelo, en comparación con los métodos convencionales. No obstante, el uso de una función de verosimilitud conjunta, incorporando dos tipos de datos (criterio 2) proporcionó mayores ventajas para la selección del mejor modelo. Aunque ambos criterios mostraron evidencia a favor del modelo de Johnson y modelo de Gompertz, en el criterio 2 las estimaciones de AICc, Δ_i , y w_i , fueron más precisas seleccionando la mejor trayectoria de crecimiento de acuerdo a la historia de vida de *P. globosa*. Ambos modelos de crecimiento seleccionados tienen como característica común una forma sigmoide y punto de inflexión bajo en el ajuste de sus curvas, este rasgo le confiere un mejor ajuste a la curva para describir a los organismos en estadios tempranos.

9. CONCLUSIONES

- El uso de una función negativa de verosimilitud que incluye la variabilidad individual de la longitud de concha a la edad, mostró un alto rendimiento para analizar el crecimiento de *P. globosa*, representando explícitamente la variación en la estructura de edades.
- El uso de una función de verosimilitud conjunta integrando dos fuentes de datos proporcionó mayor información sobre el parámetro t_0 mejorando las trayectorias de crecimiento en el origen.
- Ambos criterios para analizar el crecimiento mostraron cambios sobre los parámetros y sus intervalos de confianza, trayectorias de crecimiento, selección del modelo e interpretación biológica, comparados con los estudios de edad y crecimiento tradicionales.
- Se demostró que el modelo de von Bertalanffy no es el más adecuado para evaluar el crecimiento de *Panopea globosa*, representando mayor variabilidad que el resto de los modelos candidatos analizados.
- La inclusión de la variabilidad en el análisis de crecimiento, permitió demostrar que la población de *Panopea globosa* de Bahía Magdalena, BCS, presenta un crecimiento depensatorio, lo cual denota mayor variabilidad en los individuos más viejos.

10. LITERATURA CITADA

Aguirre-Villaseñor, H., E. Morales-Bojórquez, R.E. Morán-Angulo, J. Madrid-Vera, M.C. Valdez-Pineda. 2006. Biological indicators for the Pacific sierra (*Scomberomorus sierra*) fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 32(3):471–484.

Ali, M., A. Nicieza, R.J. Wootton. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish Fish.* 4(2):147–190.

Álvarez-Borrego, B.S., A. Galindo-Bect, A. Chee-Barragán. 1975. Características hidroquímicas de Bahía Magdalena, B.C.S. *Cienc. Mar.* 2(2):94–110.

Aragón-Noriega, E.A., E. Alcántara-Razo, L.E. Calderon-Aguilera, R. Sánchez-Fourcade. 2012. Status of geoduck clam fisheries in Mexico. *J. Shellfish. Res.* 31(3):733–738.

Aragón-Noriega, E.A., L.E. Calderon-Aguilera, S.A. Pérez-Valencia. 2015. Modeling growth of the cortes geoduck *Panopea globosa* from unexploited and exploited beds in the northern gulf of California. *J. Shellfish. Res.* 34(1):119–127.

Aragón-Noriega, E.A., R. Cruz-Vásquez, G. Rodríguez-Domínguez, E. Alcántara-Razo, G. Cortez-Lucero, C.A. Razcón-León. 2014. Teoría de la información, inferencia multimodelos y fuente de datos para modelar el crecimiento individual de almeja de sifón *Panopea globosa*. *Cienc. Pesq.* 22(1):19–28.

Bautista-Romero, J.J., S.S. González-Peláez, E. Morales-Bojórquez, J.A. Hidalgo-de-la-Toba, D.B. Lluch-Cota. 2015. Sinusoidal function modeling applied to age validation of geoduck clams *Panopea generosa* and *Panopea globosa*. *J. Shellfish. Res.* 34(1):21–29.

Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human. Biol.* 10(2):181–213.

Black, B.A., D.C. Gillespie, S.E. MacLellan, C.M. Hand. 2008. Establishing highly accurate production-age data using the tree-ring technique of crossdating: a case study for Pacific geoduck (*Panopea abrupta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65(12):2572–2578.

Breen, P.A., C. Gabriel, T. Tyson. 1991. Preliminary estimates of age, mortality, growth, and reproduction in the hiattellidae clam *Panopea zelandica* in New Zealand. *New. Zeal. J. Mar. Fresh.* 25(3):231–237.

Brisbin, I.L., C.T. Collins, G.C. White, D.A. McCallum. 1987. A new paradigm for the analysis of interpretation of growth data: The shape of things to come. *The Auk*. 104(3):552–554.

Bureau, D., W. Hajas, C.M. Hand, G. Dovey. 2003. Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from seven locations in British Columbia sampled in 2001 and 2002. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2494:29.

Bureau, D., W. Hajas, N.W. Scurry, C.M. Hand, G. Dovey, A. Campbell. 2002. Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from 34 locations in British Columbia sampled between 1993 and 2000. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2413:84.

Burnham, K.P., D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. Springer-Verlag, 2nd edition. New York. 490p.

Butler, J.L., R.N. Nishimoto. 1997. Growth and cohort dynamics of larval Pacific hake (*Merluccius productus*). *CalCOFI Rep.* 63–68.

Calderon-Aguilera, L.E., E.A. Aragón-Noriega, C.M. Hand, V.M. Moreno-Rivera. 2010. Morphometric relationships, age, growth, and mortality of the geoduck clam, *Panopea generosa*, along the Pacific coast of Baja California, Mexico. *J. Shellfish. Res.* 29(2):319–326.

Campbell, A., C.W. Yeung, G. Dovey, Z. Zhang. 2004. Population biology of the Pacific geoduck clam, *Panopea abrupta*, in experimental plots, southern British Columbia, Canada. *J. Shellfish. Res.* 23(3):661–673.

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

Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39(8):1208–1210.

Chen, Y., J.E. Paloheimo. 1998. Can a more realistic model error structure improve parameter estimation in modelling the dynamics of fish populations? *Fish Fish.* 38(1):9–17.

Chen, Y., Y. Jiao, L. Chen. 2003. Developing robust frequentist and Bayesian fish stock assessment methods. *Fish Fish.* 4(2):105–120.

Cortez-Lucero, G., J.A. Arreola-Lizárraga, J. Chávez-Villalba, E.A. Aragón-Noriega. 2011. Edad, crecimiento y mortalidad de la almeja de sifón, *Panopea*

globosa (Bivalvia: Hiatellidae) en la región central del Golfo de California, México. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 46(3):453–462.

Cruz-Agüero, J.D.L., F. Galván-Magaña, L.A. Abitia-Cardenas, J. Rodríguez-Romero, F. J Gutiérrez-Sánchez. 1994. Lista sistemática de los peces marinos de Bahía Magdalena, Baja California Sur (México). Cienc. Mar. 20(1):17–31.

Cruz-Vásquez, R., G. Rodríguez-Domínguez, E. Alcántara-Razo, E.A. Aragón-Noriega. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes geoduck *Panopea globosa* from the central gulf of California using a multimodel approach. J. Shellfish. Res. 31(3):725–732.

Francis, R.I.C.C. 1988. Maximum likelihood estimation of growth and growth variability from tagging data. New. Zeal. J. Mar. Fresh. 22(1):43–51.

Francis, R.I.C.C. 2016. Growth in age-structured stock assessment models. Fish. Res. 180:77–86

Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez, R. Palomares-García. 2007. Estudios ecológicos de Bahía Magdalena. Instituto Politécnico Nacional, Dirección de publicaciones. 1ra edición. México, D.F. 289 pp.

Goodwin, C.L., B. Pease. 1989. Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest). Pacific geoduck clam. Washington state Dept of Fisheries Brinnon Point Whitney Shellfish Lab U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report. 82(11):14.

Goodwin, C.L., B.C. Pease. 1991. Geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad, 1849), size, density, and quality as related to various environmental parameters in Puget Sound, Washington. J. Shellfish. Res. 10(1):65–77.

González-Peláez, S.S., I. Leyva-Valencia, S. Pérez-Valencia, D.B. Lluch-Cota. 2013. Distribution limits of the geoduck clams *Panopea generosa* and *P. globosa* on the Pacific coast of Mexico. Malacologia. 56(2):85–94.

González-Peláez, S.S., E. Morales-Bojórquez, D.B. Lluch-Cota, S.E. Lluch-Cota, J.J. Bautista-Romero. 2015. Modeling geoduck clam growth: multimodel inference in *Panopea globosa* from the southwestern Baja California Peninsula, Mexico. J. Shellfish. Res. 34(1):113–118.

Gribben, P.E., R.G. Creese. 2005. Age, growth, and mortality of the New Zealand geoduck clam, *Panopea zelandica* (Bivalvia: Hiatellidae) in two north islands populations. Bull. Mar. Sci. 77(1):119–135.

Grosjean, P. 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus*

(Lamarck, 1816). Ph.D.Thesis. Bruselas, Bélgica. Universite Libre de Bruxelles. 271p.

Gurney, W.S.C., G. Tyldesley, S.N. Wood, P.J. Bacon, M.R. Heath, A. Youngson, A. Ibbotson. 2007. Modelling length-at-size variability under irreversible growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64(4):638–653.

Gurney, W.S.C., A.R. Veitch. 2007. The dynamics of size-at-age variability. *Bull. Math. Biol.* 69(3):861–885.

Gwinn, D.C., M.S. Allen, M.W. Rogers. 2010. Evaluation of procedures to reduce bias in fish growth parameter estimates resulting from size-selective sampling. *Fish. Res.* 105(2):75–79.

Haddon, M. 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC Press, Boca Ratón, FL. 449p.

Hidalgo-de-la-Toba, J.A., S.S. González-Peláez, E. Morales-Bojórquez, J.J. Bautista-Romero, D.B. Lluch-Cota. 2015. Geoduck clam *Panopea generosa* growth at its southern distribution limit in North America using a multi-model inference approach. *J. Shellfish. Res.* 34(1):91–99.

Higgins, R.M., H. Diogo, E.J. Isidro. 2015. Modelling growth in fish with complex life histories. *Rev. Fish Biol. Fish.* 25(3): 449–462.

Hilborn, R., C. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, Inc. New York. 570p.

Hoffmann, A., A. Bradbury, C.L. Goodwin. 2000. Modeling geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad 1849) population dynamics: I. Growth. *J. Shellfish. Res.* 19(1):57–62.

Johnson, J.B., K.S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19(2):101–108.

Karkach, A.S. 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic research.* 15:347–400

Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: model selection, multimodel inference and model selection uncertainty. *Fish. Res.* 81(2):229–235.

Katsanevakis, S., C.D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish. Res.* 9(2):178–187.

Kilada, R.W., D. Roddick, K. Mombourquette. 2007. Age determination, validation,

growth and minimum size of sexual maturity of the Greenland smoothcockle (*Serripes groenlandicus*, Bruguiere, 1789) in Eastern Canada. *J. Shellfish. Res.* 26(2):443–450.

Kirkwood, P. 1983. Estimation of von Bertalanffy growth curve parameters using both length increment and age-length data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40(9):1405–1411.

Kolody, D.S., J.P. Eveson, R.M. Hillary. 2016. Modelling growth in tuna RFMO stock assessments: Current approaches and challenges. *Fish Res.* 180:177–193.

Laslett, G.M., J.P. Eveson, T. Polacheck. 2002. A flexible maximum likelihood approach for fitting growth curves to tag-recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59(6):976–986.

Legault, C.M., V.R. Restrepo. 1998. A flexible forward age-structured assessment program. ICCAT Working Document Col. 49:246–253.

Liermann, M., R. Hilborn. 2011. Depensation: evidence, models and implications. *Fish Fish.* 2(1):33–58.

Lorenzen, K. 2016. Toward a new paradigm for growth modeling in fisheries stock assessments: Embracing plasticity and its consequences. *Fish Res.* 180:4–22.

Luquin-Covarrubias, M.A., E. Morales-Bojórquez, S.S. González-Peláez, D.B. Lluch-Cota. 2016a. Joint likelihood function based on multinomial and normal distributions for analyzing the phenotypic growth variability of geoduck clam *Panopea globosa*. *CalCOFI Rep.* 57: In Press.

Luquin-Covarrubias, M.A., E. Morales-Bojórquez, S.S. González-Peláez, J.A. Hidalgo-De-la-Toba, D.B. Lluch-Cota. 2016b. Modeling of growth depensation of Geoduck clam *Panopea globosa* based on a multimodel inference approach. *J. Shellfish. Res.* 35(2):379–387.

Magnifico, G. 2007. New insights into fish growth parameters estimation by means of length-based methods. Ph.D. Thesis. University of Rome Tor Vergata. 202p.

Montgomery, S.S., C.T. Walsh, M. Haddon, C.L. Kesby, D.D. Johnson. 2010. Using length data in the Schnute Model to describe growth in a metapenaeid from waters off Australia. *Mar. Freshw. Res.* 61(12):1435–1445.

Morales-Bojórquez, E., M.O. Nevárez-Martínez. 2005. Spawner-recruit patterns and investigation of Allee effect in Pacific sardine *Sardinops sagax caeruleus* in the Gulf of California, Mexico. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 46:161–174.

Morales-Bojórquez, E., H. Aguirre-Villaseñor, G. Cerdaneres-Ladrón de Guevara. 2014. Confrontación de hipótesis múltiples en pesquerías, teoría de información y selección de modelos. *Cienc. Pesq.* 22(1): 9–10.

Morales-Bojórquez, E., E.A. Aragon-Noriega, H. Aguirre-Villaseñor, L.E. Calderon-Aguilera, V.Y. Zepeda-Benitez. 2015. Selection of models to predict *Panopea globosa* growth: application of a mixture probability distribution function. *J. Shellfish. Res.* 34(1):129–136.

Morales-Bojórquez, E., J.L. Pacheco-Bedoya. 2016. Population dynamics of jumbo squid *Dosidicus gigas* in Pacific Ecuadorian waters. *J. Shellfish. Res.* 35(1):211–224.

Morsan, E., P. Zaidman, M. Ocampo-Reinaldo, N. Ciocco. 2010. Population structure, distribution and harvesting of southern geoduck, *Panopea abbreviata*, in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Sci. Mar.* 74(4):763–772.

Morsan, E., N.F. Ciocco. 2004. Age and growth model for the southern geoduck, *Panopea abbreviata*, off Puerto Lobos (Patagonia, Argentina). *Fish. Res.* 69(3):343–348.

Navas, G. 2015. Geographic variation in the life history and morphology of the pacific geoduck, *Panopea generosa*. Master Thesis. San José, California. San José State University. 76p.

Neter, J., M.H. Kutner, J. Nachtschien, W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.

Pardo, S.A., A.B. Cooper, N.K. Dulvy. 2013. Avoiding fishy growth curves. *Methods. Ecol. Evol.* 4(4):353–360.

Parma, A.M., R.B. Deriso. 1990. Dynamics of age and size composition in a population subject to size-selective mortality: effects of phenotypic variability in growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47(2):274–289.

Pérez-Valencia, S.A., E.A. Aragón-Noriega. 2013. Age and growth of the Cortes geoduck *Panopea globosa* (Dall, 1898) in the upper Gulf of California. *Indian. J. Mar. Sci.* 42(2):201–205.

Pfister, C.A., F.R. Stevens. 2002. The genesis of size variability in plants and animals. *Ecology.* 83(1):59–72.

Restrepo, V.R., G.A. Díaz, J.F. Walter, J.D. Neilson, S.E. Campana, D. Secor, R.L. Wingate. 2010. Updated estimate of the growth curve of Western Atlantic bluefin tuna. *Aquat. Living Resour.* 23(4):335–342.

Rice, J.A., T.J. Miller, K.A. Rose, L.B. Crowder, E.A. Marschall, A.S. Trebitz, D.L. DeAngelis. 1993. Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(1):133–142.

Sainsbury, J. 1980. Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37(2):241–247.

Sánchez, A., E. Choumiline, B. López, S. Aguiñiga, L. Sánchez, A. Romero, D. Rodríguez. 2010. Patrón de transporte de sedimento en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México, inferido del análisis de tendencias granulométricas. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 38(2):167–177.

Shaul, W., L. Goodwin. 1982. Geoduck (*Panope generosa*: Bivalvia) age as determined by internal growth lines in the shell. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39(2):632–636.

Smith, M.E., L.A. Fuiman. 2003. Causes of growth depensation in red drum, *Sciaenops ocellatus*, larvae. *Environ. Biol. Fish.* 66(1):49–60

Strom, A., R.C. Francis, N.J. Mantua, E.L. Miles, D.L. Peterson. 2004. North Pacific climate recorded in growth rings of geoduck clams: A new tool for paleoenvironmental reconstruction. *Geophys. Res. Lett.* 31(6):L06206.

Strom A., R.C. Francis, N.J. Mantua, E.L. Miles, D.L. Peterson. 2005. Preserving low-frequency climate signals in growth records of geoduck clams (*Panopea abrupta*). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228(1):167–178.

Tovar-Ávila, J., V.S. Troynikov, T.I. Walker, R.W. Day. 2009. Use of stochastic models to estimate the growth of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, off Eastern Victoria, Australia. *Fish. Res.* 95:230–235.

Troynikov, V.S., R.W. Day, A.M. Leorke. 1998. Estimation of seasonal growth parameters using a stochastic Gompertz model for tagging data. *J. Shellfish. Res.* 17:833–838.

Valero, J.L., C. Hand, J.M. Orensanz, A.M. Parma, D. Armstrong, y R. Hilborn. 2004. Geoduck (*Panopea abrupta*) recruitment in the Pacific Northwest: long-term changes in relation to climate. *CALCOFI Rep.* 45:80–86.

Wang, Y.G., M.R. Thomas, I.F. Somers. 1995. A maximum likelihood approach for estimating growth from tag-recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52(2):252–259.

Wang, Y., Q. Liu. 2006. Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of stock–recruitment relationships. *Fish. Res.* 77(2):220–225.

Watanabe, Y., H. Zenitani, R. Kimura. 1995. Population decline off the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* owing to recruitment failures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52(8):1609-1616.

Welch, D.W., G.A. McFarlane. 1990. Quantifying growth of female Pacific hake (*Merluccius productus*): an example of measuring uncertainty and bias in non-linear parameter estimation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47(4):672–681.

Zaidman, P.C., E. Morsan. 2015. Growth variability in a metapopulation: The case of the southern geoduck (*Panopea abbreviata*). *Fish. Res.* 172:423–431.

11. ANEXOS

ANEXO A. Estimaciones del parámetro t_0 para *Panopea* spp. usando el enfoque de inferencia multimodelo.

Especie	País	Localidad	Modelo	t_0	Referencia
<i>P. globosa</i>	México	Bahía Magdalena	VB	-1.857	González-Peláez <i>et al.</i> (2015)
			GM	0.003	
			JN	-0.301	
			GVB	0.713	
			RC	5.583	
		SC	28.911		
		Puerto Peñasco	VB	-2.990	Aragón-Noriega <i>et al.</i> (2015)
			GM	-1.310	
			LG	-0.005	
			SC	-	
		SC-RC	-		
		San Felipe	VB	-1.200	Aragón-Noriega <i>et al.</i> (2015)
			GM	6.860	
			LG	2.970	
			SC	-	
SC-RC	-				
Empalme	VB	0.247	Cruz-Vázquez <i>et al.</i> (2012)		
	GM	1.401			
	LG	2.260			
	SC-RC	-			
<i>P. generosa</i>	México	Punta Canoas	VB	0.000	Hidalgo-de-la-Toba <i>et al.</i> (2015)
			GM	0.000	
			JN	0.000	
			LG	1.340	
			SC	1.780	
<i>P. abbreviata</i>	Argentina	El Sótano	VB	-3.830	Zaidman y Morsan (2015)
			GM	0.120	
			LG	-1.770	
			RC	-	
			SC	31.870	
		SC-RC	-		
		Punta Colorada	VB	-1.560	Zaidman y Morsan (2015)
			GM	0.290	
			LG	0.780	
			RC	1.400	
SC-RC	-				

ANEXO A. Continuación.

Especie	País	Localidad	Modelo	t_0	Referencia		
<i>P. abbreviata</i>	Argentina	Puerto Lobos	VB	-1.750	Zaidman y Morsan (2015)		
			GM	0.230			
			LG	0.370			
			RC	-3.760			
			SC-RC	-			
		La Tapera	VB	-2.670	Zaidman y Morsan (2015)		
			GM	0.200			
			LG	0.200			
		La Tapera	RC	-1.980	Zaidman y Morsan (2015)		
			SC-RC	-			
			Playa Fracasso	VB		-46.960	Zaidman y Morsan (2015)
				GM		0.020	
				LG		133.060	
		RC		57.760			
		SC-RC	-				
		Punta Conos	VB	-8,720	Zaidman y Morsan (2015)		
GM	0,070						
LG	-1,400						
RC	-35,760						
SC-RC	-						