CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

CRECIMIENTO INDIVIDUAL DE LA ALMEJA *Panopea generosa* EN SU LÍMITE SUR DE DISTRIBUCIÓN: APLICACIÓN DE LA TEORÍA DE MODELOS MÚLTIPLES

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

P r e s e n t a

JOSÉ ANGEL HIDALGO DE LA TOBA

La Paz, Baja California Sur, Enero de 2015

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13 horas del día 18 del Mes de Diciembre del 2014, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Crecimiento individual de la almeja *Panopea generosa* en su límite sur de distribución: Aplicación de la teoría de modelos múltiples"

Presentada por el alumno:

José Angel Hidalgo de la Toba

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

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

LA COMISION REVISORA

Daniel Bernardo Lluch Cota
DIRECTOR DE TESIS

Enrique Morales Bojórquez
CO-TUTOR

Salvador Emilio Lluch Cota
CO-TUTOR

DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

CONFORMACIÓN DE COMITES

La presente tesis fue dirigida por:

Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota	CIBNOR, S. C.

El comité tutorial estuvo integrado por:

Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota	CIBNOR, S. C.
Dr. Enrique Morales Bojórquez	CIBNOR, S. C.
Dr. Salvador Emilio Lluch Cota	CONACyT

El comité revisor estuvo integrado por:

Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota	CIBNOR, S. C.
Dr. Enrique Morales Bojórquez	CIBNOR, S. C.
Dr. Salvador Emilio Lluch Cota	CONACyT

Miembros del jurado de defensa de tesis:

Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota	CIBNOR, S. C.
Dr. Enrique Morales Bojórquez	CIBNOR, S. C.
Dr. Salvador Emilio Lluch Cota	CONACyT
Dr. Pedro Cruz Hernández (Suplente)	CIBNOR, S. C.

Resumen

La almeja generosa, *Panopea generosa*, se distribuye a lo largo de toda la zona templada del Pacífico de Norteamérica, desde Alaska hasta Baja California y es descrita como una especie que alcanza grandes tallas, posee una prolongada longevidad y presenta un lento crecimiento. Esta investigación describió el crecimiento individual y la estructura poblacional de la población de *P. generosa* ubicada en su límite sur de distribución en la localidad de Punta Canoas. Se obtuvo información sobre la longitud de concha y el peso total de organismos provenientes de la pesquería comercial que se realiza en el sitio. La edad individual se determinó mediante el conteo de las líneas de crecimiento de 243 organismos. La longitud promedio de concha fue de 113.5 ± 13.5 mm, peso promedio total de 511.8 ± 158.1 g y edad promedio de 12.5 ± 4.7 años. La información de talla a la edad fue ajustada a los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Johnson, Generalizado de von Bertalanffy y Schnute siguiendo un enfoque de inferencia de modelos múltiples (IMM). Los modelos fueron ajustados a través de dos funciones objetivo: suma de cuadrados residuales (*SCR*) y máxima verosimilitud. El mejor modelo candidato fue elegido basado en el criterio de la información de Akaike (*AIC*) y el criterio Schwartz-Bayesiano (*SBC*). De entre los modelos ajustados por *SCR*, el *AIC* indicó que el modelo de crecimiento de Schnute fue el mejor modelo candidato, mientras que el *SBC* eligió a Johnson como el mejor. En cambio, de entre los modelos ajustados por máxima verosimilitud, el de Gompertz fue elegido como el mejor tanto por el *AIC* y como el *SBC*. Los modelos de crecimiento de Schnute y Johnson indican que entre los 7-8 años de edad los organismos alcanzan el 75% de su longitud asintótica (≈103 mm), y aunque la tasa de crecimiento disminuye posteriormente, el crecimiento continúa hasta los 25 años (máxima edad observada). El modelo de crecimiento de Gompertz muestra una etapa de rápido crecimiento donde el 75% de la longitud máxima estimada (≈117 mm) se adquiere entre los 4-5 años de edad, alcanzado la longitud asintótica próximo a los 10 años. El método de IMM aplicado al análisis de crecimiento en *P. generosa* identificó modelos alternativos que evidencian atributos poblacionales particulares que no son observables por medio del modelo de von Bertalanffy. Los atributos poblacionales de longitud, peso, edad y el patrón de crecimiento individual de *P. generosa* de Punta Canoas son los menores registrados para la especie, y son consistentes con los de una población ubicada cerca de su límite de distribución.

Abstract

The Pacific geoduck clam, *Panopea generosa*, is distributed throughout the North Pacific temperate zone, from Alaska to Baja California and is described as a species that reaches large sizes, has prolonged longevity and exhibits slow growth. This study assessed the individual growth and population structure of the *P. generosa* population located at its southernmost geographical distribution limit. Shell length and total weight data were obtained from a commercial fishery established on Punta Canoas, Baja California. Individual age was determined by counting growth lines for 243 organisms. The results showed the following averages: shell length (SL) of 113.5 mm, total weight of 511.8 g, and age of 12.5 years. Size-at-age data were adjusted to von Bertalanffy, Gompertz, Logistic, Johnson, Generalized von Bertalanffy and Schnute growth models following the multi-model inference (*MMI*) approach. Models were adjusted trough two objective functions: residual sum of squares (*RSS*) and maximum likelihood. The best candidate growth model was selected based on the Akaike information criterion (*AIC*) and the Schwartz-Bayesian criterion (*SBC*). Between *RSS* adjusted models, the *AIC* indicated that the Schnute growth model was the best candidate growth model, while the *SBC* showed that the Johnson growth model was best. Otherwise, between models adjusted by maximum likelihood, Gompertz growth model was selected as best by both *AIC* and *SBC*. Schnute and Johnson growth models indicate that between 7-8 years the organisms reaches 75% of the estimated asymptotic length (≈103 mm SL), and although the growth rate subsequently decreases, growth continues up to 25 years (maximum age observed). Gompertz growth model shows a fast growing stage where 75% of the estimated maximum SL (≈117 mm SL) is achieved between 4-5 years, and where the asymptotic length is reached around 10 years. The MMI approach applied to the analysis of growth in *P. generosa* identified particular population attributes that are not observable via the von Bertalanffy model. The population of *P. generosa* from Punta Canoas exhibited smaller mean SL, lower mean weight, an age structure with fewer age classes, as well as slower growth in comparison to northern populations in Washington, USA and British Columbia, Canada.

A mi familia, que ha sido por siempre mi orgullo y mi ejemplo a seguir

A Diana, quien estando a mi lado se ha vuelto ese impulso intangible que me motiva a superarme cada día más

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. por ser la institución que me permitió realizar mis estudios de posgrado.

Al CONACyT por la beca de maestría 493752 y por el financiamiento otorgado a través del Proyecto SEP-CONACyT “Extinción local, adaptación o compensación en organismos de vida larga ante el calentamiento global; *Panopea abrupta* en el Pacífico nororiental” (Clave 106905), el cual fue imprescindible para la obtención, procesamiento y análisis de las muestras.

A mi director de tesis, Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota por compartirme su conocimiento y por el tiempo y apoyo que me otorgó durante mi periodo de investigación.

A mi comité revisor de tesis, Dr. Enrique Morales Bojórquez y Dr. Salvador Emilio Lluch Cota por sus comentarios y sugerencias que abonaron en la elaboración de mi trabajo de tesis.

Al Dr. Sergio Scarry González Peláez por guiarme desde el principio de mi investigación, orientándome desde la implementación del método hasta las sugerencias durante la elaboración del documento de tesis.

Al personal del CIBNOR: M. en C. Jesús Bautista Romero y Lic. Carlos Armando Pacheco Ayub del Laboratorio de Modelación y Pronóstico Pesquero por auxiliarme en el análisis de los datos; Dr. Eduardo Balart Páez y Dra. Noemí Bocanegra Castillo del Laboratorio de Recursos Nectónicos y Ecología de Arrecifes por proveer las instalaciones y el equipo necesarios para el procesamiento de las muestras.

A la Sociedad de Producción Rural Punta Canoas S. de R. L. de C. V. por el apoyo logístico brindado en la obtención de los organismos y en facilitarme hospedaje y alimentación durante el tiempo que se laboró en campo.

A mis compañeros de generación, que a través de las experiencias compartidas hicieron aún más amena esta etapa de mi vida.

Contenido

Resumen i
Abstract ii
Dedicatoria iii
Agradecimientos iv
Contenido v
Lista de figuras vii
Lista de tablas ix

1. INTRODUCCIÓN 1
2. ANTEDECENTES 5
3. JUSTIFICACIÓN 9
4. HIPÓTESIS 11
5. OBJETIVO 12
6. MATERIALES Y MÉTODOS 13
6.1. Área de estudio 13
6.2. Recolecta de organismos 14
6.3. Preparación de muestras 15
6.4. Lectura de edad y precisión 16
6.5. Validación de la formación anual de las líneas de crecimiento 16
6.6. Modelos de crecimiento individual 20
6.7. Ajuste de los modelos 23
6.8. Intervalos de confianza 24
6.9. Criterio de selección del modelo 26
6.10. Comparación de modelos de crecimiento y atributos de las poblaciones 29

7. RESULTADOS 31

7.1. Longitudes y pesos de la población 31

7.2. Validación del método de lectura de edad 32

7.3. Edades de la población 34

7.4. Crecimiento individual 35

7.5. Criterio de selección de los modelos 41

7.6. Comparación de modelos de crecimiento y atributos de las poblaciones 42

8. DISCUSIÓN 45

8.1. Validación 45

8.2. Estructura poblacional 47

8.3. Modelación del crecimiento individual 49

8.4. Consideraciones generales de *P. generosa* en Punta Canoas 53

9. CONCLUSIONES 57

10. LITERATURA CITADA 58

11. ANEXO I 67

12. ANEXO II 68

13. ANEXO III 71

14. ANEXO IV 74

Lista de figuras

Figura 1. Distribución general de *P. generosa* en la costa del Pacífico de Norteamérica. El área más oscura denota la región donde se ha estudiado más intensamente a la especie, indicando con círculos blancos localidades con descripciones del crecimiento individual (Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003). Las poblaciones con estimaciones de crecimiento evaluadas en México se indican con una cruz (Calderon-Aguilera *et al*., 2010) y con un círculo negro la ubicación de la población objetivo del presente estudio.....4

Figura 2. Localización geográfica del área de estudio 14

Figura 3. Sección de la placa de ligamento de *P. generosa* de Punta Canoas. Se muestran las líneas (A) y bandas (B) de crecimiento empleadas para la determinación de la edad. En el recuadro se señalan el penúltimo (*pi*) y último incremento marginal (*ui*) empleados en la técnica del *IIM*.....18

Figura 4. Distribución de frecuencias de longitud de concha (a) y peso vivo (b) de la población de *P. generosa* en Punta Canoas, Baja California, México.....31

Figura 5. Valores promedios (cuadro negro), máximos, mínimos y su respectiva desviación estándar (caja) para el *IIM* de *P. generosa* de Punta Canoas, Baja California, México.....32

Figura 6. Modelo sinusoidal ajustado a los valores de Λ_o de *P. generosa* en Punta Canoas, Baja California, México. 34

Figura 7. Distribución de frecuencias de edad de la población de *P. generosa* en Punta Canoas, Baja California, México.....35

Figura 8. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de talla a la edad de *P. generosa* de Punta Canoas, Baja California, con el método de *SCR* (a) y máxima verosimilitud (b) 38

Figura 9. Comparación entre promedios de longitud de concha (a), peso total vivo (b) y edad (c) para *P. generosa* a lo largo de su extensión geográfica. 1. Punta Canoas; 2. Islas Coronado y San Quintín, México (Calderon-Aguilera *et al*., 2010); 3-9. Áreas de Columbia Británica (Bureau *et al*., 2003), 10. Zona de captura en Washington (Hoffman *et al*., 2000; Goodwin y Pease, 1991). El recuadro gris denota las estimaciones de las localidades norteñas 43

Figura 10. Comparación entre los cuatro modelos de crecimiento seleccionados como ganadores y el von Bertalanffy para *P. generosa* de Punta Canoas, con respecto a las curvas de crecimiento (von Bertalanffy) de poblaciones norteñas 44

Lista de tablas

Tabla I. Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy estimados para las poblaciones norteñas de *P. generosa* 30

Tabla II. Prueba *a posteriori* de Tukey para homogeneidad de grupos aplicada a los valores de índice de incremento marginal (Λ_o) de *P. generosa* de Punta Canoas (marzo de 2011 a enero de 2012). Las salidas se presentan en orden ascendente 33

Tabla III. Parámetros, estadísticos descriptivos e intervalos de confianza (IC) corregidos por sesgo del modelo sinusoidal 34

Tabla IV. Parámetros e intervalos de confianza de los seis modelos de crecimiento estimados a partir de 2,000 simulaciones Monte Carlo ajustados con *SCR*. Se excluyen los valores de t_0 de von Bertalanffy y Johnson, y t_1 de Gompertz al registrar cero en el valor óptimo y en cada una de las simulaciones. 39

Tabla V. Parámetros e intervalos de confianza de los seis modelos de crecimiento estimados a partir de 2,000 simulaciones Monte Carlo ajustados con máxima verosimilitud. Se excluyen los valores de t_0 de von Bertalanffy y Johnson, y t_1 de Gompertz al registrar cero en el valor óptimo y en cada una de las simulaciones 40

Tabla VI. Modelos de crecimiento ajustados por *SCR* clasificados por el criterio de información de Akaike (*AIC*), diferencias de Akaike (Δ_i), porcentaje de pesos de Akaike (w_i %) y criterio Schwartz-Bayesiano (*SBC*)..... 42

Tabla VII. Modelos de crecimiento ajustados por máxima verosimilitud clasificados

por el criterio de información de Akaike (*AIC*), diferencias de Akaike (Δ_i), porcentaje de pesos de Akaike (w_i %) y criterio Schwartz-Bayesiano (*SBC*) 42

Tabla VIII. Distancias cuadráticas de los modelos ganadores a los datos observados..... 53

1. INTRODUCCIÓN

De acuerdo con Brown (1995), el ámbito geográfico de distribución de cualquier especie es definido por la dinámica y compleja distribución espacial de los organismos que la componen. De esta manera, su magnitud, así como la distribución y abundancia de los organismos varían en función al nicho ecológico específico para cada especie, como resultado del conjunto de variables ambientales que establecen factores limitantes a su capacidad de dispersión, reproducción y supervivencia (Brown *et al.*, 1996; Soberón, 2007). De manera general, la estructura de distribución geográfica de una especie describe un patrón característico, donde como respuesta demográfica a las variaciones espaciales y temporales la mayor concentración de organismos se presenta en torno al núcleo de su distribución, disminuyendo gradualmente hacia los márgenes (Brown, 1995). Las complejas interacciones entre gradientes ambientales y factores abióticos resultan en un mayor estrés físico y biológico en organismos que habitan cerca de sus márgenes de distribución, derivando en una disminución de su eficiencia biológica o “fitness” en contraste con aquellas localizadas en el núcleo de su distribución (Brown *et al.*, 1996; Roy y Martien, 2001). Información proveniente de estudios paleontológicos, comparación de parámetros poblacionales y análisis biogeográficos indican que aspectos tales como tamaño corporal, crecimiento, reclutamiento, sobrevivencia y reproducción se ven modificados a lo largo de gradientes latitudinales terrestres y marinos (Roy *et al.*, 2001; Heibo *et al.*, 2005; Gaston, 2009; Sexton *et al.*, 2009). De manera particular, en el ambiente marino los límites de distribución de diferentes taxa generalmente coinciden con discontinuidades oceanográficas que se originan como consecuencia del encuentro de corrientes o masas de agua de diferentes latitudes (Gaylord y Gaines, 2000; Witman y Roy, 2009). Considerando que los recursos marinos se apegan al patrón y condiciones antes descritas, resulta entendible que el conocimiento de la demografía de poblaciones explotadas es la única herramienta que permite identificar posibles cambios en su biomasa a lo largo del tiempo, a la vez que es la base de información biológica que permite el diseño de estrategias de aprovechamiento tendientes a obtener su sustentabilidad.

En México el sector pesquero enfrenta actualmente una serie de retos ambientales, sociales y económicos que limitan el adecuado desarrollo de la actividad, producto de décadas de desinformación científica y de la ausencia de estrategias de manejo eficaces (Hernandez y Kempton, 2003). En términos generales, este es el caso de la pesquería de almeja generosa desarrollada recientemente en el noroeste de México. Esta inició como una pesquería experimental en el año 2002, con reportes de 38 t, pero debido al impulso que genera su valor económico y la continua localización de nuevos bancos de captura, sus volúmenes de captura han superado las 2,000 t de producción en años recientes; siendo mayores a las reportadas por E.E. U.U. y Canadá (Botello *et al.*, 2010; Aragón-Noriega *et al.*, 2012). Las capturas de este recurso están compuestas por dos especies; *Panopea globosa* (Dall, 1898) distribuida desde la parte norte del Golfo de California hasta Bahía Magdalena en la costa occidental de Baja California Sur (González-Peláez *et al.*, 2013) y *P. generosa* (Gould, 1850) cuya distribución ha sido redefinida constantemente y actualmente ha sido establecida desde Alaska hasta la costa de Baja California (29º N), abarcando desde la región subártica hasta la zona de transición templado-tropical de Norteamérica (Coan *et al.*, 2000; Leyva-Valencia *et al.*, 2012; González-Peláez *et al.*, 2013).

Específicamente, *P. generosa* ha sido la especie del género más intensamente estudiada, principalmente en las costas de Columbia Británica en Canadá y en Washington, E.E. U.U., desde los 54.4º N a los 47.1º N (Figura 1), describiéndose como una almeja de lento crecimiento (Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002, 2003; Campbell y Ming, 2003), con bajas tasas de mortalidad natural (Bradbury y Tagart, 2000; Zhang y Campbell, 2004) aspectos que traen por consecuencia una longevidad considerable (Shaul y Goodwin, 1982; Bureau *et al.*, 2002). Además se ha indicado que presentan reclutamiento poblacional altamente variable a lo largo de los años (Valero *et al.*, 2004; Zhang y Campbell, 2004). Pese a su amplia distribución geográfica que comprende cerca de 5,000 km de línea de costa, es en la porción sur de su distribución (correspondiente a la costa noroccidental de

México) donde la generación de información poblacional ha sido reciente; de manera general se ha indicado que las poblaciones de esta especie distribuidas en la costa Pacífico de Baja California presentan similitudes en sus atributos poblacionales respecto a los descritos en latitudes altas (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). Sin embargo las poblaciones de *P. generosa* recientemente descubiertas en la región noroeste de México requieren ser estudiadas con un enfoque de población marginal.

En el presente estudio se analizó el crecimiento individual de la población de almeja generosa de Punta Canoas, considerada actualmente como la localidad con el registro más tropical para la especie (González-Peláez *et al.*, 2013), y que está próxima a una zona de transición entre dos provincias zoogeográficas, la Californiana (templada) y Panámica (tropical) (Bernard *et al.*, 1991). Para ello se aplicó la teoría de modelos múltiples (inferencia multi-modelo; *IMM*) para la estimación de parámetros de crecimiento. Este procedimiento se ha erigido como un nuevo paradigma en las ciencias biológicas para la selección de modelos (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004; Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008). En el caso de la ecología pesquera, la aplicación de *IMM* ha permitido una alternativa metodológica en la modelación del crecimiento individual frente al tradicional empleo de la función de crecimiento de von Bertalanffy (Katsanevakis, 2007; Rabaoui *et al.*, 2007; Rogers-Bennett *et al.*, 2007; Barreto *et al.*, 2011; Mercier *et al.*, 2011; Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012). Este enfoque puede revelar adaptaciones locales en los patrones de crecimiento que puedan ser potencialmente útiles para entender su desempeño en sus límites de distribución. De manera adicional se incluye un análisis novedoso para la validación del método de lectura de edad el cual permite certidumbre en la representación de la estructura de edades de la población estudiada, aspecto que ha sido referido como esencial en el estudio de las poblaciones (Lochead *et al.*, 2012b).

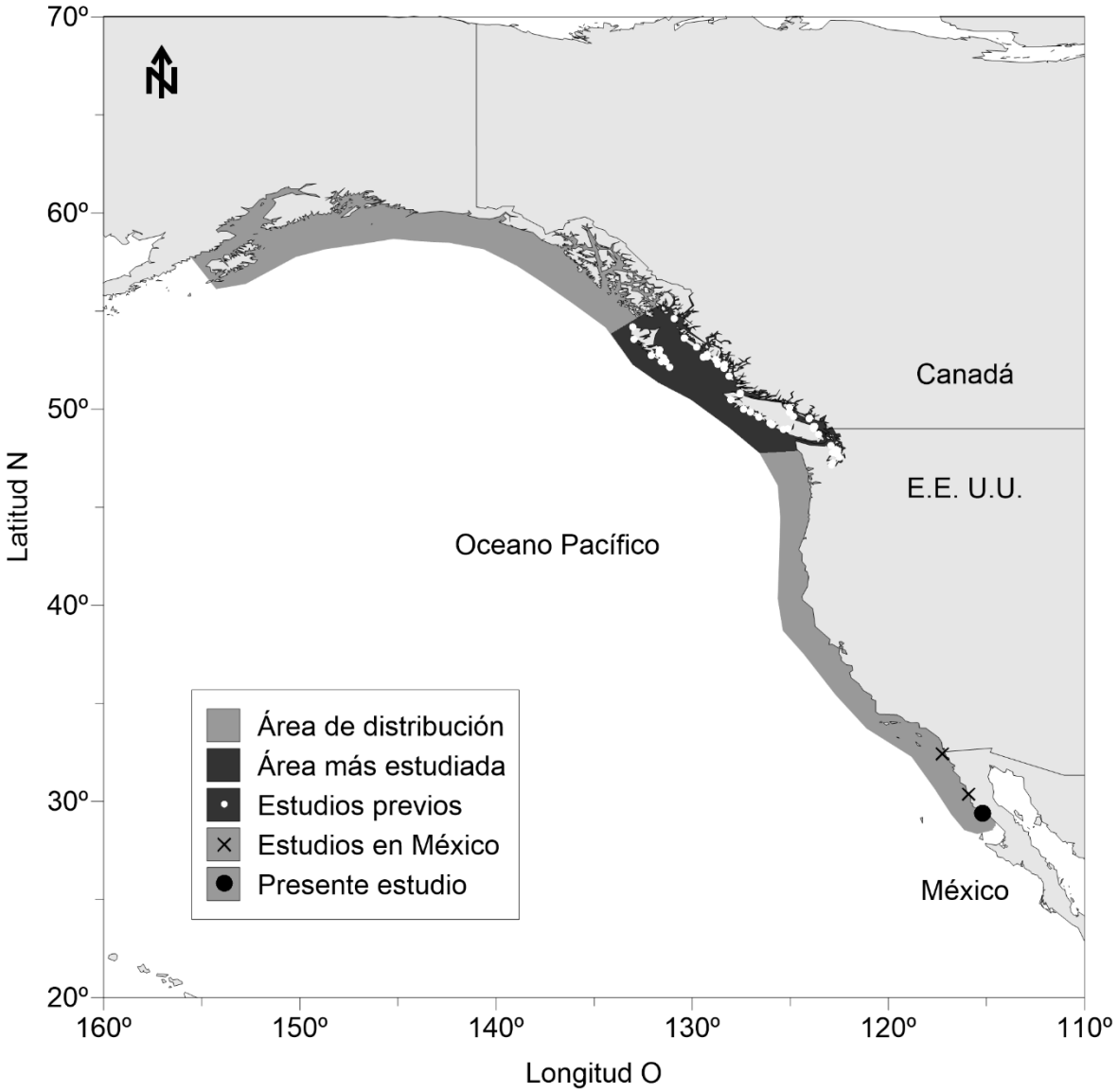


Figura 1. Distribución general de *P. generosa* en la costa del Pacífico de Norteamérica. El área más oscura denota la región donde se ha estudiado más intensamente a la especie, indicando con círculos blancos localidades con descripciones del crecimiento individual (Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003). Las poblaciones con estimaciones de crecimiento evaluadas en México se indican con una cruz (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010) y con un círculo negro la ubicación de la población objetivo del presente estudio.

2. ANTEDECENTES

Las almejas del género *Panopea* (Familia: Hiatellidae) son conocidas comúnmente como almeja generosa, de sifón, trompa de elefante o geoduck (Botello *et al.*, 2010). Son los organismos de hábitos infaunales más grandes de su tipo (Bureau *et al.*, 2002), pudiendo enterrarse hasta a un metro de profundidad en sustratos arenosos y lodoso-arenosos (Goodwin y Pease, 1991). Como consecuencia el sifón es muy largo, prolongándose hasta la superficie del lecho marino para poder cumplir con sus funciones biológicas (Goodwin y Pease, 1989; Lochead *et al.*, 2012a). Las valvas en los organismos adultos varían en grosor y rugosidad presentando a su vez una apertura muy amplia, y al ser el manto y el sifón incapaces de esconderse dentro de la concha, éstos quedan al descubierto (Goodwin y Pease, 1989). Pese a esta característica, las mayores mortalidades se dan en las primeras etapas de desarrollo, ya que llegando a la fase adulta los ejemplares se entierran en el sustrato haciéndolos prácticamente inalcanzables a los depredadores, proporcionándoles una notable longevidad (Sloan y Robinson, 1984; Bureau *et al.*, 2002, 2003; Morsán *et al.*, 2010).

Las diferentes especies de esta almeja habitan principalmente en mares templados, con algunas excepciones distribuidas en zonas sub tropicales (Yonge, 1971); en el Océano Pacífico sur se encuentran tres especies, *P. zelandica* (Quoy y Gaimard 1835) y *P. smithae* (Powell, 1950) alrededor de las costas de Nueva Zelanda (Breen *et al.*, 1991) y *P. australis* (G.B. Sowerby I., 1833) en el sureste de Australia (Beesley *et al.*, 1998). En el Pacífico noroccidental, concretamente en el Mar Amarillo, se distribuye *P. japonica* (Adams 1850) (Bernard *et al.*, 1998). En el Atlántico se tienen registros de cuatro especies, *P. bitruncata* (Conrad, 1872) alrededor de Florida, *P. glycimeris* (Born, 1778) en el Mediterráneo y sur de Africa y *P. abbreviata* (Valenciennes, 1839) desde el sur de Brasil hasta la Patagonia en Argentina (Morsán *et al.*, 2010). En el Pacífico de Norteamérica habitan dos especies: *P. globosa* y *P. generosa* (González-Peláez *et al.*, 2013).

Estas almejas han generado un gran interés en el mercado asiático, por lo que sustentan lucrativas pesquerías en la costa del Pacífico de Norteamérica y han motivado el interés de desarrollar esta actividad en el hemisferio sur, específicamente en las costas de Nueva Zelanda en el Pacifico (Breen *et al.* 1991; Gribben y Creese, 2005) y Argentina en el Atlántico (Morsán y Ciocco, 2004). En lo que respecta a *P. generosa*, sus capturas comerciales iniciaron en 1969 en Washington, E.E. U.U., (Andersen, 1971) y posteriormente en 1976 en Columbia Británica, Canadá (Breen y Shields, 1983). La escalada de los precios con que se comercializa la han vuelto muy atractiva, sobre todo a consecuencia de que a partir del año 2000 se promovió su distribución en vivo, aumentando sus precios en 250% en tan sólo tres años (Siddon, 2007). Actualmente se tienen registros en los desembarcos de 1,192 t en E.E. U.U. y de 1,600 t en Canadá, superando en conjunto los 100 millones de dólares (www.st.nmfs.noaa.gov; www.env.gov.bc.ca/omfd).

Durante el comienzo de la explotación comercial de la almeja *P. generosa* la información biológica disponible era escasa, por lo que varios de los trabajos generaron elementos que fueran aplicables al manejo de la pesquería. De esta manera, los primeros estudios realizados en esta especie proporcionaron información referente a la biomasa y densidad de los stocks, reproducción, reclutamiento, mortalidad y tasas de crecimiento (Andersen, 1971; Goodwin, 1976; Cox y Charman, 1980; Breen y Shields, 1983; Sloan y Robinson, 1984), componentes importantes para los programas de manejo.

Los primeros esfuerzos en realizar las estimaciones de edad fueron a través del conteo de las marcas externas de crecimiento; sin embargo, los resultados fueron poco satisfactorios debido a las dificultades que presentaba esta técnica al realizarse sobre organismos muy longevos (Andersen, 1971; Goodwin, 1976). Por tal motivo, Shaul y Goodwin (1982) propusieron un método para la determinación de la edad en *P. generosa,* consistente en el conteo de líneas de crecimiento en la

parte interna de la placa del ligamento de la concha. Esta técnica ya había sido implementada previamente en otros moluscos bivalvos de vida larga, como *Spisula solidísima* (Jones *et al.*, 1978) y *Artica islandica* (Thompson *et al.*, 1980), mostrando un mejor desempeño que otras técnicas.

Shaul y Goodwin (1982) validaron la formación anual de las líneas de crecimiento mediante tres mecanismos: la ubicación de la línea en relación al margen de crecimiento de la concha, el conteo de anillos de crecimiento de organismos de edad conocida, y la comparación entre estructuras de edad de áreas vírgenes y de áreas impactadas. Trabajos posteriores abordarían la validación de la edad en *P. generosa* empleando diferentes métodos, como la identificación de años firma asociados a señales ambientales a través de técnicas de dendrocronología (Strom, 2004; Black *et al.*, 2008; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Lochead *et al.*, 2012b) e identificando la señal de ^{14}C en organismos con fechas de nacimiento estimadas antes, durante y después de las pruebas atómicas de los 50's y 60's (Vadopalas *et al.*, 2011). La aportación de estos trabajos fue relevante para las posteriores valoraciones de la estructura de edad de las poblaciones de *P. generosa*, siendo elemento base para la modelación del crecimiento individual en las localidades donde habita esta especie.

De esta manera, Hoffman *et al*. (2000) estimaron los patrones de crecimiento individual en 11 sitios del estado de Washington. Sus resultados demostraron que hay diferencias significativas entre sitios analizados respecto a los parámetros calculados, siendo la tasa de crecimiento (k) el parámetro que más influye para las estimaciones de mortalidad por pesca (F). De sus observaciones se desprende la necesidad de emplear estimaciones particulares para cada zona con fines de manejo. En Columbia Británica se realizó un gran esfuerzo para estimar la estructura poblacional y el crecimiento individual en *P. generosa.* Bureau *et al.* (2002, 2003) analizaron 41 localidades con muestreos realizados entre 1993 y 2002. La información recabada mostró que hay diferencias entre las regiones norte y sur

de Columbia Británica, siendo las almejas de las localidades sureñas en general más jóvenes, chicas y de crecimiento más acelerado que las norteñas. Posteriormente, Campbell y Ming (2003) realizaron un estudio en dos localidades de Columbia Británica, encontrando de igual manera diferencias en las tasas de crecimiento entre ambas poblaciones. Al igual que los trabajos previos, dichos autores coincidieron en que las diferencias se deben a factores biológicos y ambientales particulares de cada región. Más recientemente, Calderon-Aguilera *et al.* (2010) realizarían la primera descripción del crecimiento individual de *P. generosa* en México. Los análisis se desarrollaron en almejas provenientes de las localidades de Islas Coronado (32° 25' N, 117° 15' O) y Bahía de San Quintín (30° 23' N, 115° 55' O) en la costa occidental de la Península de Baja California, evidenciando estructuras de tallas, edades, tasa de mortalidad y patrón de crecimiento similares a los observados en las poblaciones de latitudes más altas mencionadas con anterioridad.

Específicamente en México, las capturas de este recurso se realizan en el noroeste del país y están soportadas por las dos especies presentes: *P. globosa* y *P. generosa*. Pese a ser dos especies distintas, a la fecha han estado sujetas a la misma normatividad (Botello *et al.*, 2010). Lo anterior ha implicado el desarrollo de una pesquería con medidas regulatorias generalizadas para ambas especies y poco sustentadas en información biológica de las poblaciones que constituyen las capturas (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Aragón-Noriega *et al.*, 2012). La reglamentación establece un enfoque precautorio y cuatro estrategias de manejo: 1) talla legal mínima de captura de 130 mm de longitud de concha, 2) capturas máximas permitidas definidas a partir de la biomasa total estimada del 1% si es pesquería comercial y del 0.5% si son prospectivas, 3) capturas limitadas a aquellos bancos que hayan sido identificados previamente, y 4) sólo se permite la utilización de bancos donde la densidad de organismos exceda los 0.4 ind./m^2.

3. JUSTIFICACIÓN

En el ámbito de distribución geográfico de una especie se presenta un conjunto de variables ambientales, tanto bióticas como abióticas, que se establecen como factores limitantes. En el caso de las poblaciones que habitan en el límite de distribución de la especie, el efecto de estas interacciones es más acentuado, induciendo un mayor estrés sobre los organismos. Lo anterior ocasiona que las poblaciones marginales presenten una disminución en su eficacia biológica en aspectos como tamaño corporal, crecimiento, reclutamiento, supervivencia y reproducción, en comparación con poblaciones más próximas al núcleo de su distribución. Al estar los recursos marinos apegados a este patrón y condiciones, resulta inevitable el conocer la demografía de las poblaciones explotadas ya que es la base de información biológica que permite identificar posibles cambios en su biomasa a lo largo del tiempo, dando la pauta para el diseño de estrategias de aprovechamiento tendientes a obtener su sustentabilidad.

El conocimiento biológico de las poblaciones de *P. generosa* es relativamente completo para la región central de su distribución: De manera general, aspectos de la dinámica de sus poblaciones se han venido generando a la par de su pesquería a lo largo de cuatro décadas. Lo anterior ha favorecido el diseño de esquemas de manejo apegados a las características poblacionales de la especie para la región (Orensanz *et al.*, 2000, 2004), permitiendo así mantener la continuidad de la actividad pesquera. En el caso de las poblaciones que son explotadas en México, el conocimiento biológico de sus poblaciones es aún incipiente y las medidas de manejo actualmente establecidas son propiamente cautelares y sin un soporte biológico robusto (Aragón-Noriega *et al.*, 2012). Bajo esta situación, la continuidad de esta pesquería puede llegar a comprometerse y llegar al colapso si no se establecen medidas de manejo *ad hoc* para las poblaciones distribuidas en nuestros litorales.

En este sentido, el presente trabajo de tesis pretende incidir en la generación de conocimiento relativo a la estructura de edades, pesos y tallas, así como el crecimiento individual de la especie, particularmente en la población distribuida en Punta Canoas, misma que ha sido referida como una de las poblaciones más tropicales de la especie (González-Peláez *et al.*, 2013). El crecimiento es uno de los atributos poblacionales más importantes ya que en términos de demografía de una especie indica la capacidad de renovarse (*e.g.*, tiempo para alcanzar la talla de madurez reproductiva) y de cambios en la biomasa en el tiempo (Quinn II y Deriso, 1999). Los trabajos referidos al crecimiento de esta especie han aplicado de manera genérica el uso del modelo de von Bertalanffy (Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002, 2003; Campbell y Ming, 2003; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010), sin embargo, ha sido documentado que dicho modelo no siempre satisface los supuestos biológicos de las especies en las que se ha aplicado (Katsanevakis y Maravelias, 2008). Por lo anterior, el procedimiento metodológico que aquí se presentará está basado en obtención de parámetros mediante el ajuste de datos a través de máxima verosimilitud en diferentes modelos que serán confrontados mediante criterios de selección establecidos en procesos de inferencia de modelos múltiples (Burnham y Anderson, 2002), que recientemente ha venido aplicándose a poblaciones de *P. globosa* (Cruz-Vásquez *et al.*, 2012; González-Peláez, 2013).

4. HIPÓTESIS

A lo largo del ámbito de distribución geográfico de una especie se manifiestan una serie de complejas interacciones entre gradientes ambientales y factores abióticos que resultan en un mayor estrés físico y biológico en los organismos que habitan cerca de sus márgenes de distribución. Como respuesta, estas poblaciones presentan una disminución de su eficiencia biológica en contraste con aquellas localizadas en el núcleo de su distribución.

En este sentido, si la población de Punta Canoas de *P. generosa* se encuentra ubicada en el límite de distribución tropical de la especie y a su vez próxima a una zona de transición templado/tropical, se esperaría que el estrés al que es sometida se vea reflejado en una disminución de tallas, pesos, edades y crecimiento individual en comparación con poblaciones de mayores latitudes.

5. OBJETIVO

Objetivo general

Determinar el patrón de crecimiento individual y la estructura poblacional de *Panopea generosa* en su límite de distribución tropical.

Objetivos particulares

Describir la estructura de longitudes, pesos y edades de la población.

Estimar la periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento para validar el método de lectura de edad.

Describir el crecimiento individual abordando un enfoque de inferencia de modelos múltiples.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

El área de estudio se ubica en la localidad de Punta Canoas (29° 25' N, 115° 12' O), en la costa occidental de la península de Baja California, México (Figura 2). Esta región se encuentra influenciada por el Sistema de Corrientes de California, lo cual provoca una amplia variabilidad estacional en sus principales características físicas, tales como salinidad, oxígeno y temperatura (Lynn y Simpson, 1987; Lynn *et al.*, 2003). Además, es la zona de transición entre dos provincias zoogeográficas: Californiana, con dominancia de aguas templadas y alta productividad, y Panámica, con dominancia de aguas tropicales y baja productividad (Bernard *et al.*, 1991). Los vientos dominantes son en dirección noroeste y actúan durante casi todo el año, lo que aunado a la disposición geográfica de la península permite la formación de surgencias a lo largo de todo el año; siendo en primavera y más notoriamente en el mes de mayo, el periodo más intenso como consecuencia de un aumento en la velocidad del viento (Hernández-Palacios *et al.*, 1996; Zaytsev *et al.*, 2003). De esta manera, la zona marina aledaña a la localidad de Punta Canoas registra un promedio mensual máximo de productividad primaria durante el mes de marzo (7.79 mg m^{-3} de clorofila *a*) que disminuye gradualmente hacia el mes de septiembre, mientras que el promedio mensual de la temperatura superficial del mar registra valores máximos en septiembre (21.1ºC) y mínimos en abril (14.7ºC), donde el promedio anual es de 17.3º ± 2.2 C (Bautista-Romero *et al.*, 2014).

Dado que las características oceanográficas de la región favorecen la presencia de gran variedad de recursos marinos, Punta Canoas se estableció como un campo pesquero que opera regularmente desde principios del 2000 en la captura de escama, langosta y cangrejo. Recientemente, en el año de 2010 con el descubrimiento de bancos de almeja generosa, se inició la pesquería de este recurso. El fondo en los bancos de captura presenta de manera dominante un sustrato compuesto de arenas medias y limos pobremente clasificados (Daesslé *et al.*, 2000).

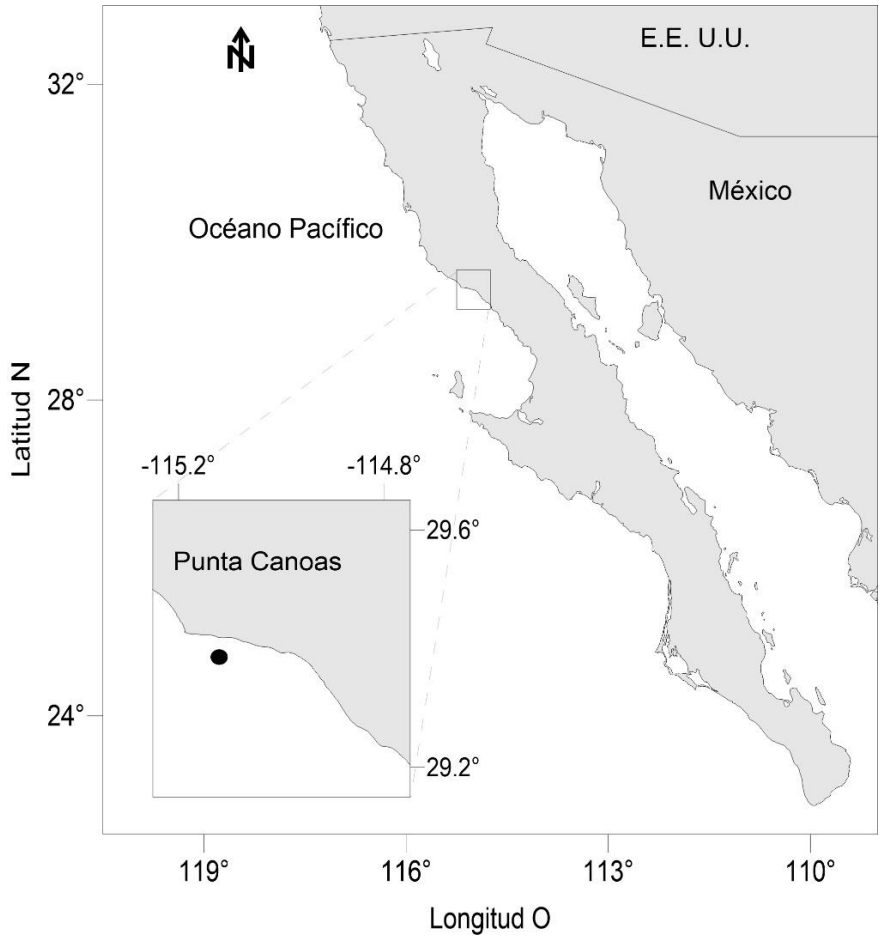


Figura 2. Localización geográfica del área de estudio.

6.2. Recolecta de organismos

La recolecta de organismos se realizó mensualmente de marzo de 2011 y enero de 2012 a partir de las capturas comerciales realizadas por pescadores de la Sociedad de Producción Rural Punta Canoas S. de R. L. de C. V. Las capturas se realizaron en profundidades de 10 a 27 m mediante buceo tipo hooka y una motobomba que a través de una manguera permite dirigir un chorro de agua a presión para remover el sedimento en torno a cada almeja, permitiendo extraerlas del sustrato sin dañarlas. Posteriormente, las almejas capturadas fueron colocadas en hieleras para evitar daños durante su traslado a tierra. Posteriormente, los organismos fueron marcados individualmente con un lápiz sobre su concha; esto permitió dar seguimiento a la toma de datos biométricos y asociarlo a los datos. En

seguida, fueron medidos desde el margen posterior al anterior en línea recta utilizando un vernier digital (± 0.1 mm) para obtener su longitud de concha (n = 292) y pesados *in vivo* con una balanza digital (± 0.1 g) para la obtención del peso total (n = 210). Posteriormente fueron disectadas con la finalidad de separar la concha del tejido blando.

Dado que las capturas comerciales están dirigidas hacia organismos que cumplen con un estándar mínimo de talla, la representatividad de organismos de la población presenta un sesgo hacia ejemplares grandes y por consiguiente de mayor edad. Con el objeto de lograr un modelo de crecimiento que represente adecuadamente a la población, en este estudio se obtuvo una muestra adicional de 32 organismos menores a 90 mm de longitud de concha (julio de 2013) provenientes de capturas incidentales y que fueron destinados exclusivamente a integrar sus datos de edad al análisis de crecimiento. Estos organismos fueron medidos y disectados siguiendo el procedimiento anteriormente descrito.

6.3. Preparación de muestras

Las conchas fueron procesadas para determinar su edad siguiendo una modificación al método de Shaul y Goodwin (1982), el cual consiste en el conteo de líneas de crecimiento en una sección de la placa del ligamento. En este estudio la valva derecha de cada organismo fue tratada previamente con la inclusión de la región de la placa de ligamento en resina epóxica para incrementar su resistencia y proteger la capa más externa de la concha. Posterior al tiempo de curado de la resina, se procedió a realizar el corte y obtención de una sección transversal de la placa de ligamento empleando para ello una sierra de baja velocidad (Isomet Buehler®). La sección obtenida se pulió sobre una lija de grano 1200 con movimientos lineales hasta eliminar las marcas provocadas por el proceso de corte. Posteriormente se le aplicó ácido clorhídrico al 2% durante siete segundos con la finalidad de eliminar la matriz orgánica de la concha y exponer las líneas de crecimiento. Como modificación al proceso original, la sección ya seca fue cubierta

con una delgada capa de grafito pulverizado usando una brocha de pelo fino para su aplicación. Este procedimiento, a diferencia del original que contempla la impresión de las marcas de crecimiento en hojas de acetato, permite diferenciar líneas de crecimiento de seudolíneas resultantes de una excesiva exposición al ácido.

6.4. Lectura de edad y precisión

La lectura de la edad se realizó mediante observación y conteo directo de marcas de crecimiento en las secciones del ligamento de la concha, en sentido del umbo al borde, de cada organismo usando un microscopio estereoscópico. En una muestra, se identifican bandas limitadas por líneas de crecimiento, que teóricamente corresponden a un año por banda. En la Figura 3 se observa un ejemplo de una sección procesada, donde se indican las líneas y bandas de crecimiento empleadas para las lecturas de edad. Con la finalidad de aumentar la precisión de los conteos de las líneas de crecimiento, cada sección fue analizada por dos lectores y comparadas utilizando el coeficiente de variación (*CV*) (Chang, 1982). El *CV* (ecuación 1) es un análisis cuantitativo que permite establecer el índice de error de las edades estimadas por ambos lectores.

$$CV_j = \frac{\sqrt{\frac{\sum\left(X_{ij} - X_j\right)^2}{R-1}}}{X_j} * 100\% \qquad (1)$$

Donde X_{ij} es la inésima determinación de la edad del organismo *j*, X_j es la edad promedio calculada para el organismo *j*, y *R* es el número de veces que se determinó la edad para ese mismo organismo.

6.5. Validación de la formación anual de las líneas de crecimiento

La estimación de la edad de las almejas con base en marcas de crecimiento requiere de verificación en su periodicidad de formación anual antes de ser

empleados con este fin (Campana, 2001; Vadopalas *et al.*, 2011). En este caso, la comprobación de la formación anual de las líneas de crecimiento para la validación del método de asignación de edad, se realizó empleando la técnica del índice de incremento marginal (*IIM*). Este método consiste en estimar la proporción entre el incremento marginal (*ui*; distancia entre la última línea de crecimiento y el borde de la placa del ligamento) y el penúltimo incremento (*pi*; la distancia entre la última y penúltima línea de crecimiento formadas) (Campana, 2001; Kilada *et al.*, 2007). En la Figura 3 se observa un corte de la sección de la placa del ligamento donde se señalan tanto el *ui* como el *pi*. Con la finalidad de obtener una estimación más insesgada del *IIM*, para cada organismo se realizaron cinco mediciones de *ui* y de *pi* las cuales fueron sumadas para estimarse el *IIM* de acuerdo a la ecuación 2.

$$IIM = \frac{ui}{pi} * 100\% \qquad (2)$$

Prueba de normalidad y homogeneidad de varianzas

Los promedios mensuales del *IIM* fueron analizados *a priori* con pruebas de Kolmogorov-Smirnov ($P < 0.05$) y de Bartlett ($P < 0.05$) para comprobar normalidad y homogeneidad de varianzas, respectivamente (Zar, 1999). De esta manera, la serie de tiempo del *IIM* (normalmente distribuida y con homogeneidad de varianza) se analizó mediante análisis de varianza (ANOVA) de una vía ($P < 0.05$) para la comparación de los valores mensuales del *IIM*. Para evidenciar las diferencias del *IIM* en el tiempo, se aplicó la prueba *a posteriori* de Tukey para grupos homogéneos (Zar, 1999).

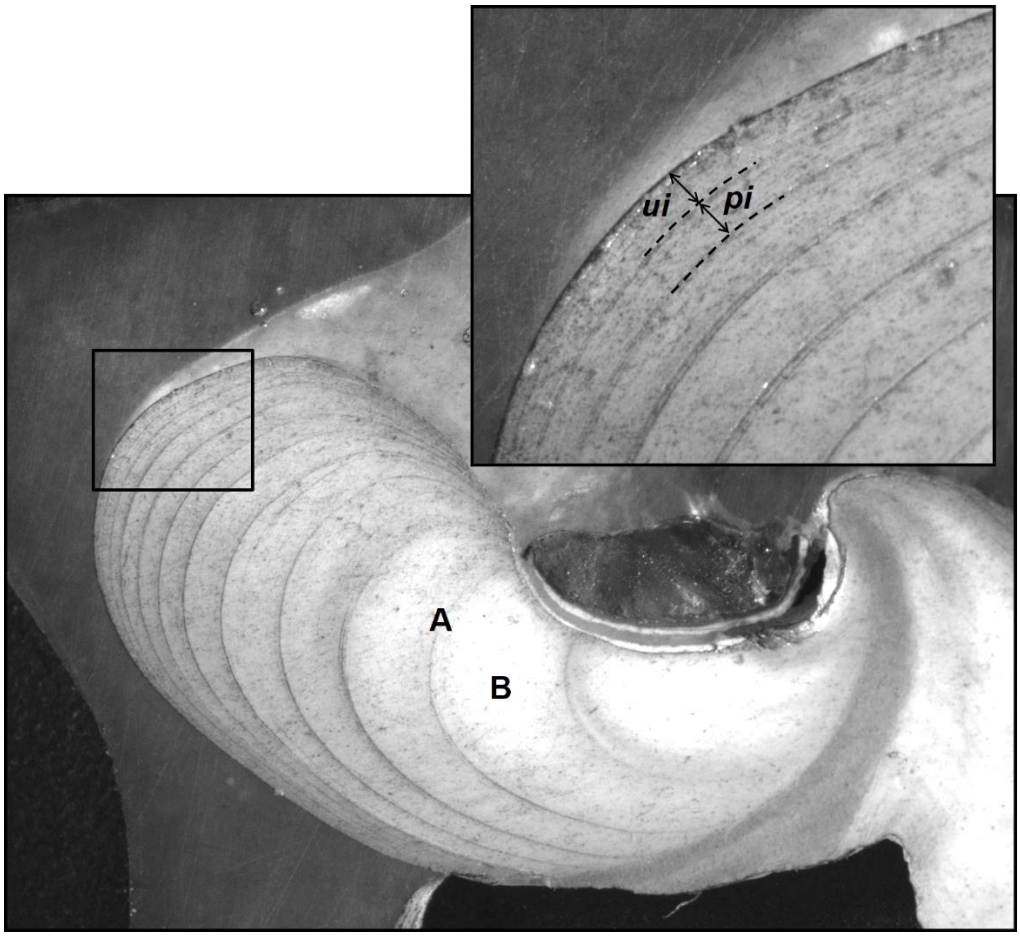


Figura 3. Sección de la placa de ligamento de *P. generosa* de Punta Canoas. Se muestran las líneas (A) y bandas (B) de crecimiento empleadas para la determinación de la edad. En el recuadro se señalan el penúltimo (*pi*) y último incremento marginal (*ui*) empleados en la técnica del *IIM*.

Modelo sinusoidal

Partiendo del principio de Campana (2001) acerca de que la formación de líneas de crecimiento presenta un patrón cíclico en periodos de tiempo determinados, es posible verificar si este patrón se ajusta a un modelo sinusoidal como elemento para validar la formación anual de esta marcas. La función sinusoidal general en la cual se aplicaron los datos del *IIM* fue propuesta por Brockwell y Davis (2010) y se describe mediante la ecuación 3.

$$\Lambda_e = \{\omega \sin[\rho(\Lambda_o - \varphi)] + \psi\} + \varepsilon_i \quad (3)$$

Donde Λ_e representa el *IIM* estimado por el modelo sinusoidal; Λ_o es el *IIM* determinado en la concha de *P. generosa*; |ω| es la amplitud, la cual se interpreta como la mitad de la distancia entre los valores más altos y más bajos de la función, y se denota como un número absoluto debido a que la distancia es siempre un número positivo; *ρ* representa al ciclo desde 0 a 2π; φ es el movimiento horizontal; ψ es el movimiento vertical o desplazamiento. Se asume que los errores ε_i en el modelo sinusoidal se distribuyen normalmente con media 0 y varianza σ^2. Una vez estimados los parámetros en la función sinusoidal se puede calcular el ciclo o periodo (Ω) mediante la siguiente fórmula: $\Omega = |2\pi/\rho|$, si $0 < \rho < 1$ (Brockwell y Davis, 2010). Campana, (2001) y Okamura et al. (2013) recomiendan que se debe de analizar un mínimo de dos ciclos completos. Por tal razón se repitió la variación anual del *IIM* con la finalidad de que dos periodos similares fueran analizados con el modelo sinusoidal propuesto.

Estimación de parámetros e intervalos de confianza

La estimación de los parámetros se realizó utilizando la función de máxima verosimilitud descrita por Walters y Ludwig (1994) asumiendo un error aditivo de los residuales (Cruz-Vásquez *et al.*, 2012; Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012). La función de máxima verosimilitud [$L(\delta,\rho,\tau,\lambda|\Lambda_o)$] se expresa en la ecuación 4.

$$L(\omega, \rho, \varphi, \psi \mid \Lambda o) = \prod_{i=1}^{n} e^{-\frac{(\Lambda_o - \Lambda_e)^2}{2\sigma^2}} \quad (4)$$

Donde la varianza de la función de verosimilitud se estimó con la ecuación 5.

$$\sigma^2 = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} (\Lambda_o - \Lambda_e)^2 \quad (5)$$

Los parámetros en la función sinusoidal fueron estimados cuando *L* fue maximizado con un ajuste no lineal utilizando el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996).

Los intervalos de confianza de los parámetros fueron estimados utilizando el método de simulaciones paramétricas de Fournier y Archibald (1982) realizando 10,000 simulaciones de los valores de Λ_0. Los datos simulados se estimaron como: $\Lambda_{sim} = \Lambda_0 e^{\varepsilon}$, donde Λ_{sim} representa el *IIM* simulado. Las simulaciones fueron paramétricas con residuales muestreados a partir de una distribución de probabilidad normal con media = 0 y varianza σ^2 (Magnusson *et al.*, 2013).

6.6. Modelos de crecimiento individual

La modelación del crecimiento de *P. generosa* se realizó aplicando un enfoque de inferencia de modelos múltiples (*IMM*). Se seleccionó este método como una alternativa al modelo de von Bertalanffy empleado tradicionalmente para esta especie (Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002, 2003; Campbell y Ming, 2003; Campbell *et al.*, 2004; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). La utilidad de la *IMM* es la de permitir una serie de deducciones incondicionales alrededor de un grupo de modelos previamente seleccionados (Burnham y Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008). Esto significa que las conclusiones a las cuales se pueden llegar no están restringidas a un modelo en particular, si no que se realizan sobre un conjunto de modelos los cuales han sido seleccionados con la base biológica del estudio a realizar. Para este caso, la elección de los modelos candidatos se realizó a partir de un primer análisis de los datos de talla a la edad de los individuos colectados. El comportamiento sugirió un crecimiento del tipo asintótico, de tal manera que la elección de modelos se basó en ecuaciones que tuvieran esta propiedad. A continuación se enlistan los seis modelos candidatos:

Modelo de crecimiento de von Bertalanffy

El modelo de von Bertalanffy (ecuación 6) presenta una curva de crecimiento sin

punto de inflexión, con una tasa de crecimiento (*k*) que disminuye linealmente en el tiempo, por lo que es más rápida al inicio de la curva y disminuye gradualmente hasta ser nula cuando alcanza la longitud infinita o asintótica (L_∞). Además incluye a t_0 que es la edad teórica a la cual un organismo tiene una talla igual a cero (Grosjean, 2001; Katsanevakis, 2006).

$$L_t = L_\infty\left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right) \tag{6}$$

Modelo de crecimiento de Gompertz

El modelo de Gompertz (ecuación 7) describe una curva sigmoide que posee dos asíntotas horizontales en $L_t = 0$ y $L_t = L_\infty$ y que asume un decrecimiento exponencial de la tasa de crecimiento con la talla. El punto de inflexión ($t_1 = k^{-1}\ln(\gamma/k)$; donde γ es la tasa teórica de crecimiento relativo inicial) puede tomar diferentes posiciones en la curva por lo que el modelo resulta asimétrico (Grosjean, 2001; Katsanevakis, 2006).

$$L_t = L_\infty e\left(-\left({}^{1}/_{k}\right)e^{-k(t-t_1)}\right) \tag{7}$$

Modelo de crecimiento Logístico

El modelo logístico (ecuación 8) describe un patrón sigmoide simétrico que posee dos asíntotas horizontales, una inferior en $L_t = 0$ y otra superior en $L_t = L_\infty$. A diferencia del modelo de Gompertz, el punto medio de la curva o punto de inflexión (t_2) se localiza en $L_\infty/2$, característica que le brinda simetría (Grosjean, 2001).

$$L_t = L_\infty\left(1 + e^{-k(t-t_2)}\right)^{-1} \tag{8}$$

Modelo de crecimiento de Johnson

El modelo de Johnson (ecuación 9) sigue un patrón asintótico muy semejante a Gompertz, donde su punto de inflexión se localiza en $t = t_0 + 1/2k$; y en $L = L_\infty e^{-2}$

(Ricker, 1979), por lo que se encuentra muy cercano a t_0. Esta propiedad le confiere una muy fuerte asimetría y biológicamente se ajusta a organismos que tienen un rápido crecimiento posterior a una fase muy corta de retraso (Grosjean, 2001).

$$L_t = L_\infty e^{-\left(1/k^*(t-t_0)\right)} \tag{9}$$

Modelo generalizado de von Bertalanffy (GVB)

El modelo generalizado de von Bertalanffy (ecuación 10) emplea una ecuación similar a von Bertalanffy con las mismas interpretaciones de los parámetros. Sin embargo emplea un factor dimensional que le confiere a la curva un punto de inflexión en $t = t_0 + \ln(\delta)\, k^{-1}$ por lo que el modelo describe una curva sigmoide (Katsanevakis, 2006).

$$L_t = L_\infty \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)^\delta \tag{10}$$

Modelo de crecimiento de Schnute

El modelo de Schnute (ecuación 11) es un modelo basado en principios biológicos por lo que sus parámetros ofrecen una interpretación biológica razonable. Una particularidad que posee es que es un modelo generalizado en el cual muchos de los modelos descritos anteriormente son casos especiales (Schnute, 1981). La función a utilizar corresponde al caso 1 ($\beta \neq 0$, $\lambda \neq 0$) donde β es la constante de crecimiento relativo y λ es la constante de crecimiento relativo teórico a la edad cero. Por su parte, τ_1 y τ_2 son la edad de la almeja más joven y más vieja de la muestra recolectada, respectivamente; siendo y_1 e y_2 las edades promedio estimadas para esas edades.

$$L_t = \left({y_1}^\beta + \left({y_2}^\beta - {y_1}^\beta\right) \frac{1 - e^{-\lambda(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\lambda(\tau_2-\tau_1)}} \right)^{1/\beta} \tag{11}$$

El modelo de Schnute precisa de cálculos adicionales para la determinación de L_∞ y t_0 por lo que se utilizaron las ecuaciones 12 y 13 (Schnute, 1981), respectivamente.

$$L_\infty = \left(\frac{e^{\lambda\tau_2 y_2^\beta} - e^{\lambda\tau_1 y_1^\beta}}{e^{\lambda\tau_2} - e^{\lambda\tau_1}} \right)^{1/\beta} \tag{12}$$

$$t_0 = \tau_1 + \tau_2 - \frac{1}{\lambda} ln \left(\frac{e^{\lambda\tau_2 y_2^\beta} - e^{\lambda\tau_1 y_1^\beta}}{y_2^\beta - y_1^\beta} \right) \tag{13}$$

6.7. Ajuste de los modelos

Un objetivo del presente trabajo de investigación consistió en realizar un comparativo entre mecanismos de búsqueda de los parámetros que permitan lograr el mejor ajuste de los modelos a los datos observados de talla a la edad. Para esto se contrastaron dos métodos que han sido ampliamente utilizados en la modelación del crecimiento individual: suma de cuadrados residuales (*SCR*) y máxima verosimilitud.

Suma de cuadrados residuales

SCR es un método basado en la búsqueda de la combinación de parámetros que permitan una menor distancia cuadrática de los residuales, los cuales resultan de la diferencia entre los valores observados (L_{obs}) y los calculados ($\hat{L}$). Lo anterior se resume en la ecuación 14 (Hilborn y Mangel, 1997).

$$SCR = \sum_{i=1}^{n} (L_{obs} - \hat{L})^2 \tag{14}$$

La búsqueda de esta combinación de parámetros se realizó mediante el algoritmo de Newton asumiendo un error multiplicativo de los residuales (Neter *et al.*, 1996; Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012).

Máxima verosimilitud

Este método de ajuste selecciona los valores de los parámetros que maximizan la probabilidad de que las actuales observaciones hubieran ocurrido si los parámetros fueran verdaderos (Hilborn y Walters, 1992). Para la estimación de los parámetros se maximizó la función del logaritmo negativo de la verosimilitud a través del algoritmo de Newton (Hilborn y Mangel, 1997) asumiendo un error multiplicativo de los residuales (Neter *et al.*, 1996).

$$-lnL(\theta|datos) = \sum\left(-\frac{1}{2} * Ln(2\pi)\right) - \left(\frac{1}{2} * Ln(\sigma^2) - \frac{\left(lnL_{obs} - ln\hat{L}\right)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (15)$$

Donde θ hace referencia a los parámetros del modelo, L_{obs} son las longitudes observadas y $\hat{L}$ las longitudes calculadas mediante el modelo. La desviación estándar de los errores (σ) se determinó a través de la ecuación 16.

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum\left(Ln\, L_{obs} - \hat{L}\right)^2}{n}} \quad (16)$$

6.8. Intervalos de confianza

Los intervalos de confianza (*IC*) se estimaron utilizando simulaciones Monte Carlo (Haddon, 2011). Los cálculos se realizaron utilizando el método de simulaciones paramétricas descrito por Fournier y Archibald (1982). Las simulaciones fueron paramétricas con residuales muestreados a partir de una distribución de probabilidad normal con media = 0 y varianza σ^2 (Magnusson *et al.*, 2013). Cada modelo de crecimiento fue simulado 2000 veces; este proceso crea un nuevo conjunto de datos con las mismas propiedades estadísticas de los datos originales así como un nuevo set de parámetros, los cuales pueden ser empleados para estudiar la distribución empírica de los parámetros estimados.

La desviación estándar de las simulaciones (*sd*) es un estimador del error estándar (EE) de los θ_i estimados. La media de las simulaciones ($\bar{x}$) es un estimador de los valores promedios de los θ_i estimados; consecuentemente, el coeficiente de variación de las simulaciones (CV_s) se calculó como $CV_s = {sd}/{\bar{x}}$ (Deriso *et al.*, 1985). El sesgo (*B*) se estimó como $B = \bar{x} - \theta_i$ mientras que el porcentaje de sesgo (*%B*) se calculó como $\%B = \frac{\bar{x}-\theta_i}{\theta_i} * 100\%$ (Jacobson *et al.*, 1994), donde θ_i es el valor del parámetro *i* estimado para cada modelo de crecimiento candidato ajustado a los datos originales. Los *IC* fueron estimados utilizando el método de percentiles corregidos por sesgo (Haddon, 2011).

Los percentiles empleados para estimar los *IC* varían dependiendo del sesgo que presente cada valor óptimo del parámetro con respecto a la media de la distribución de las simulaciones (Haddon, 2011). Bajo esta consideración se calculó la distribución normal estándar inversa acumulada (Φ^{-1}) de la fracción de las simulaciones replicadas menores al valor óptimo (*F*) mediante la ecuación 17.

$$z_0 = \Phi^{-1}(F) \tag{17}$$

Finalmente para obtener los *IC* de los parámetros de los modelos, se calcularon los percentiles inferiores y superiores de la distribución de valores simulados de cada uno de los parámetros empleando las ecuaciones 18 y 19, respectivamente.

$$P_{inferior} = \Phi(2z_0 - 1.96) \tag{18}$$

$$P_{superior} = \Phi(2z_0 + 1.96) \tag{19}$$

Donde Φ es la función de distribución normal acumulada y 1.96 es el valor crítico de la curva normal inversa para los *IC* al 95% (Haddon, 2011).

6.9. Criterio de selección del modelo

La bondad de ajuste de un modelo es un indicador útil al momento de seleccionar el mejor modelo entre dos o más candidatos. Sin embargo este valor sólo es conveniente cuando se comparan modelos con el mismo número de parámetros. Cuando no se da este caso, lo ideal es implementar un criterio de selección que permita elegir un modelo que brinde el máximo ajuste a los datos sin que por ello se comprometa la parsimonia como consecuencia de una utilización excesiva de parámetros (Johnson y Omland, 2004). Ajustar un modelo con muy pocos parámetros es un desperdicio de información, mientras que el utilizar un modelo con demasiados parámetros se da el caso de que alguno o la totalidad de ellos sean demasiado imprecisos para ser inferencialmente útiles (Burnham, 2004).

Criterio de Akaike

La selección del modelo que mejor describe el crecimiento individual de la población de *P. generosa* de Punta Canoas se realizó con base en el criterio de información de Akaike (*AIC*; Akaike information criterion). El *AIC* se basa en las distancias relativas esperadas entre el modelo ajustado y los datos observados; por lo tanto, el mejor modelo candidato será aquel que posea el menor valor de *AIC* (AIC_{min}; Burnham y Anderson, 2002). Dependiendo de la forma de abordar el ajuste de los modelos a los datos varía la ecuación del *AIC*.

Para *SCR* se utilizó la ecuación 20 (Johnson y Omland, 2004; Katsanevakis, 2006; Mercier *et al.*, 2011).

$$AIC = n * \ln(\hat{\sigma}^2) + 2k \qquad (20)$$

Mientras que para máxima verosimilitud la ecuación 20 cambió de la siguiente manera (Burnham y Anderson, 2002):

$$AIC = (2 * -lnL) + 2\theta_i \qquad (21)$$

Donde $\hat{\sigma}^2$ es la razón de la suma de cuadrados residuales y el número de datos ($\hat{\sigma}^2$ = *SCR/n*). Los argumentos *2k* y $2\theta_i$ son la penalización que se otorga al modelo por cada parámetro utilizado, donde *k* es el número de parámetros que son empleados en cada modelo (θ_i) incluyendo $\hat{\sigma}^2$ ($k = \theta_i + 1$). Finalmente *–lnL* es el logaritmo negativo de la verosimilitud. De esta manera, el modelo que resulta seleccionado es el que obtiene el menor valor de *AIC* entre todo el conjunto de candidatos, resultando favorecido sobre las bases de ajuste y parsimonia (Link y Barker, 2006). Con la finalidad de facilitar la interpretación de los resultados se calcularon las diferencias de *AIC* (Δ_i), el cual es empleado como elemento de discriminación en favor de un modelo analizado. Δ_i es la diferencia en valor del *AIC* de cada modelo *i* (AIC_i) respecto al *AIC* del modelo con el menor valor (AIC_{min}) (ecuación 22; Burnham y Anderson, 2002):

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min} \tag{22}$$

Un valor de $\Delta_i = 0$ corresponde al modelo ganador, sin embargo el Δ_i permite hacer más inferencias respecto a aquellos que no fueron seleccionados: modelos con valores de $\Delta_i > 10$ deben ser descartados para la estimación de parámetros debido a que no están soportados por los datos, los que presentan magnitudes de $\Delta_i > 4$ y < 7 son soportados ligeramente por los datos y aquellos con valores de $\Delta_i < 2$ ofrecen evidencia sustancial como modelos alternativos y plausibles en describir la información de talla a la edad (Burnham y Anderson, 2002; Barreto *et al.*, 2011).

Finalmente, y con el propósito de obtener la relativa plausibilidad de cada modelo ajustado a los datos, se calculó el porcentaje de los pesos de Akaike (w_i %) (Burnham y Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006). Por definición, el peso de Akaike es la probabilidad de que el modelo seleccionado es efectivamente el mejor modelo que describe a los datos. La formulación de la ecuación 23 aquí empleada es descrita por Katsanevakis (2007).

$$w_i\% = \frac{e^{(-1/2\Delta_i)}}{\sum_{r=1}^{R} e^{(-1/2\Delta_r)}} * 100 \quad (23)$$

Criterio Schwartz-Bayesiano

Adicionalmente, se recurrió al criterio Schwartz-Bayesiano (*SBC;* Schwartz-Bayesian criterion) como alternativa al empleo del *AIC* para proporcionar una mayor certeza acerca del modelo seleccionado como el mejor descriptor del crecimiento individual de la población (Wang y Liu, 2006). Para el cálculo del *SBC* de *SCR* se utilizó la ecuación 24 (Johnson y Omland, 2004; Rogers-Bennett *et al.*, 2007).

$$SBC = n * ln(\hat{\sigma}^2) - (n - k)\ ln(n) \quad (24)$$

En el caso de máxima verosimilitud se procedió a utilizar ecuación 25 (Burnham y Anderson, 2002):

$$SBC = (2 * -lnL) + [ln(n) * k] \quad (25)$$

Como se puede observar, los criterios de selección *AIC* y *SBC* son dos métodos muy similares, sin embargo el *SBC* penaliza aún más el número de parámetros del modelo al emplear un término que varía en función del tamaño de muestra y del número de parámetros implicados (Johnson y Omland, 2004). Por lo tanto, comparado con *AIC*, el *SBC* selecciona un modelo más parsimonioso al otorgarle un mayor peso a modelos más sencillos (Wang y Liu, 2006; Ward, 2008). Al igual que el *AIC*, el *SBC* considera como mejor modelo a aquel que haya obtenido un menor valor. En el caso de observar discrepancias respecto al veredicto del modelo ganador, esto indicaría que no hay suficiente evidencia en los datos para soportar al mejor modelo (Dennis y Otten, 2000).

6.10. Comparación de modelos de crecimiento y atributos de las poblaciones

Basado en la hipótesis que enuncia que la población de *P. generosa* de Punta Canoas al encontrarse en el límite de distribución tropical conocido de la especie reflejaría una disminución de tallas, pesos, edades y crecimiento individual en comparación con poblaciones de mayores latitudes, se procedió a comparar los promedios de longitud de concha, peso total y edades de Punta Canoas con las estimaciones provenientes de localidades más norteñas. Las localidades incluidas en el análisis fueron: Islas Coronado y San Quintín, México (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010); Columbia Británica, Canadá (Bureau *et al.*, 2002); y Hunter Point, Agate Passage, y Hood Canal de Washington, E.E. U.U (Goodwin y Pease, 1991; Hoffman *et al.*, 2000). Esta comparación fue realizada de manera cualitativa de acuerdo al criterio empleado por Vadopalas et al. (2010), donde los valores promedio, desviación estándar y tamaño de muestra fueron usados para estimar sus intervalos de confianza al 95% basado en la distribución normal estándar en cada una de las localidades (Zar, 1999). Se utilizó este procedimiento descriptivo como una alternativa a la ausencia de datos crudos de las localidades previamente mencionadas.

Adicionalmente, las funciones de crecimiento que mejor describieron los datos de edad a la talla observados y sobre la base a del ajuste de *AIC* y *SBC*, fueron comparadas con los modelos de crecimiento von Bertalanffy descritos en poblaciones de *P. generosa* de mayores latitudes; los parámetros de las curvas teóricas de estas poblaciones se generaron de información publicada (Tabla 1). Se incluyó en este análisis comparativo el modelo de von Bertalanffy ajustado a los datos de Punta Canoas.

Tabla I. Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy estimados para las poblaciones norteñas de *P. generosa*.

Localidad	n	L_∞	k	t_0	Referencia
Queen Charlotte Islands Oeste - CB	1148	147.1	0.18	*	Bureau *et al*. (2002)
Queen Charlotte Islands Este - CB	2057	147.4	0.32	*	Bureau *et al*. (2002)
Costa Norte - CB	1715	141.0	0.25	*	Bureau *et al*. (2002)
Costa Central - CB	2825	139.3	0.25	*	Bureau *et al*. (2002)
Área 24 - CB	863	161.0	0.37	*	Bureau *et al*. (2002)
Costa oeste de Vancouver Island - CB	1496	135.2	0.40	*	Bureau *et al*. (2002)
Area 12 - CB	915	145.5	0.29	*	Bureau *et al*. (2002)
Georgia Basin - CB	1780	138.7	0.31	*	Bureau *et al*. (2002)
Gabriola Island - CB	120	129.6	0.15	-1.02	Campbell y Ming (2003)
Yellow Bank - CB	108	147.7	0.19	-1.42	Campbell y Ming (2003)
Hunter Point, Estrecho Sur – WS	21	164.0	0.23	0.72	Hoffmann *et al*. (2000)
Agate Passage, Estrecho Central - WS	20	158.0	0.20	0.18	Hoffmann *et al*. (2000)
Hood Canal - WS	25	143.0	0.16	0.55	Hoffmann *et al*. (2000)
Islas Coronado, Baja California	47	138.0	0.26	-2.04	Calderon-Aguilera *et al*. (2010)
Bahía San Quintín, Baja California	186	133.0	0.20	-3.19	Calderon-Aguilera *et al*. (2010)

* Los autores utilizaron t_0 = 0, CB = Columbia Británica, WS = Washington

7. RESULTADOS

7.1. Longitudes y pesos de la población

Las colectas mensuales llevadas a cabo en la localidad de Punta Canoas permitieron la obtención de 302 organismos con los cuales se estimó las estructuras de longitud y peso vivo de la población descritas por los histogramas de frecuencia de la Figura 4. De manera general, el promedio de longitud de concha fue de 113.5 ± 13.5 mm (n = 292), con valores que van de los 80.5 a 146.0 mm. Por su parte el peso vivo promedio para la población fue de 511.8 ± 158.1 g (n = 210), con valores de los 102.8 g para el espécimen más chico hasta los 1091.8 g para el más grande.

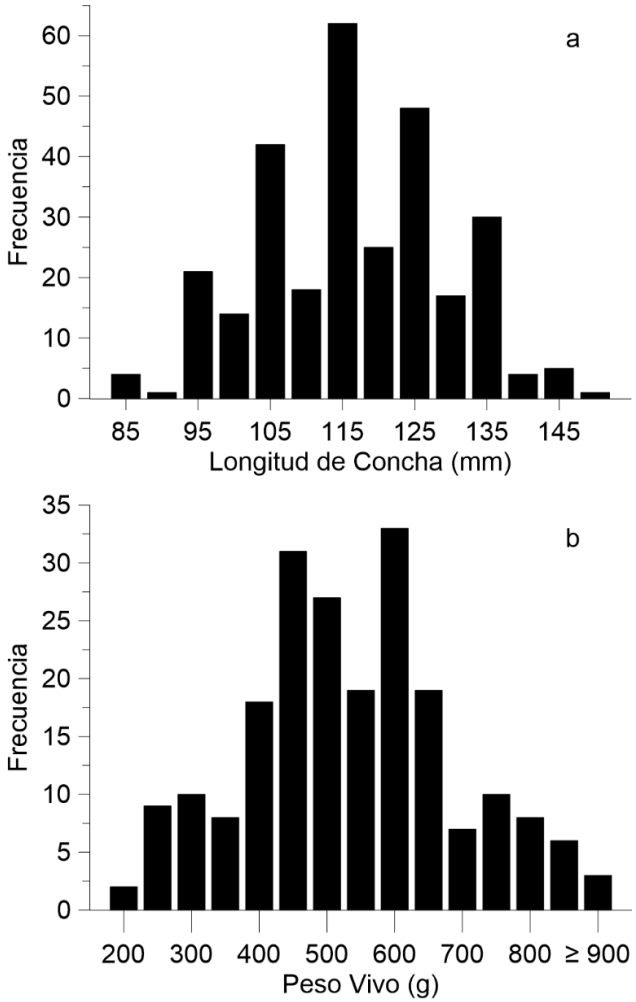


Figura 4. Distribución de frecuencias de longitud de concha (a) y peso vivo (b) de la población de *P. generosa* en Punta Canoas, Baja California, México.

7.2. Validación del método de lectura de edad

Índice de incremento marginal

La variación mensual en los valores del índice de incremento marginal (Λ_o) de las almejas de Punta Canoas presentó de manera general un patrón cíclico. Los valores menores de Λ_o se observaron durante enero de 2012 (22.8%), mientras que entre agosto y octubre (2011) se registraron los máximos (> 82%; Figura 5).

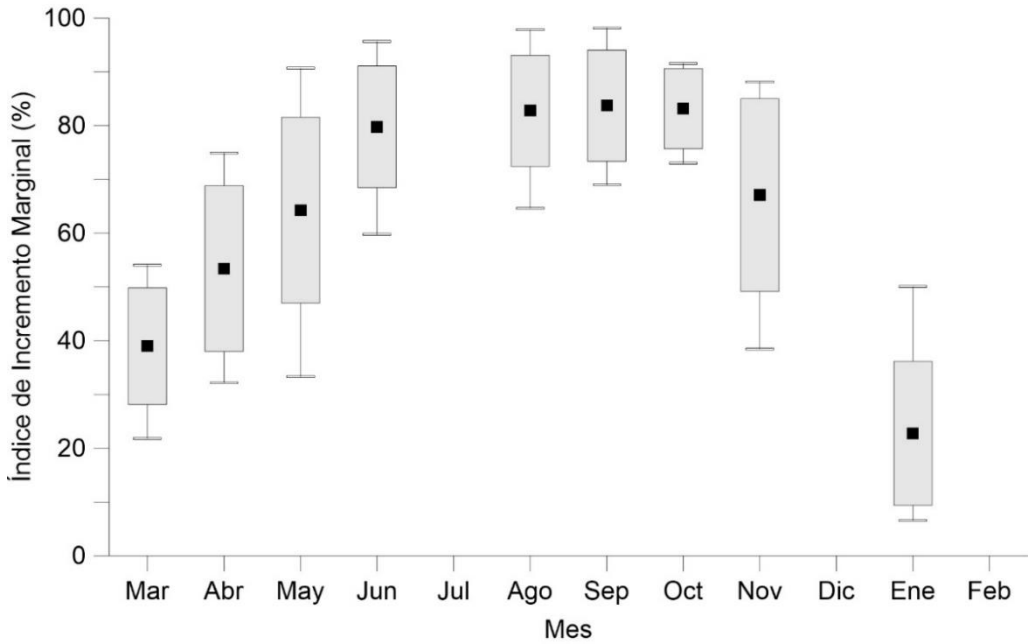


Figura 5. Valores promedios (cuadro negro), máximos, mínimos y su respectiva desviación estándar (caja) para el *IIM* de *P. generosa* de Punta Canoas, Baja California, México.

El análisis *a priori* de los datos de Λ_o indicó que estuvieron normalmente distribuidos (Kolmogorov-Smirnov = 0.21846, $P > 0.05$), y presentaron una varianza homogénea (Barttlet = 9.15, $P = 0.32$). El análisis de varianza indicó diferencias significativas entre los valores mensuales ($F_{1, 8} = 23.54$, $P < 0.001$). La prueba de Tukey indicó que de junio a octubre se encuentran los mayores valores de Λ_o, mientras que los menores se registraron de marzo a mayo y de noviembre a enero (Tabla II). La sincronía observada en los valores mensuales y sus diferencias estadísticas sugieren que el patrón en un año típico describen: 1) la fase de

incremento de las bandas de crecimiento, que ocurre entre enero y septiembre, 2) la formación de una nueva línea de crecimiento, que ocurre entre octubre y diciembre.

Tabla II. Prueba *a posteriori* de Tukey para homogeneidad de grupos en los valores de índice de incremento marginal (Λ_o) de *P. generosa* de Punta Canoas (marzo de 2011 a enero de 2012). Las salidas se presentan en orden ascendente.

Mes	**Promedio**	**Grupos homogéneos**			
		I	**II**	**III**	**IV**
Enero	22.78	X			
Marzo	38.99	X	X		
Abril	53.43		X	X	
Mayo	64.29			X	X
Noviembre	67.08			X	X
Junio	79.77				X
Agosto	82.76				X
Octubre	83.16				X
Septiembre	83.71				X

Por su parte, la función sinusoidal se ajustó a los datos de Λ_o (Figura 6), mostrando un ciclo (Ω) que se estimó en 12.16 meses (IC = 11.91 – 12.53, $P < 0.05$). Esto significa que los incrementos de Λ_e muestran una periodicidad anual en la formación de las líneas de crecimiento para las almejas de Punta Canoas. En la Tabla III se muestran los parámetros y respectivos intervalos de confianza (IC), valor promedio ($\bar{x}$), error estándar (E. E.), coeficiente de variación (CV_s) y el sesgo de los θ_i estimados mediante simulación. Las simulaciones Monte Carlo se presentan en el Anexo I, en donde se muestran las variaciones entre Ω y los parámetros del modelo sinusoidal. Se observa una tendencia de disminución de Ω conforme se incrementa el valor de ρ. Los bajos niveles en el coeficiente de variación y el sesgo de las simulaciones sugieren que los intervalos de confianza estimados para los parámetros fueron precisos.

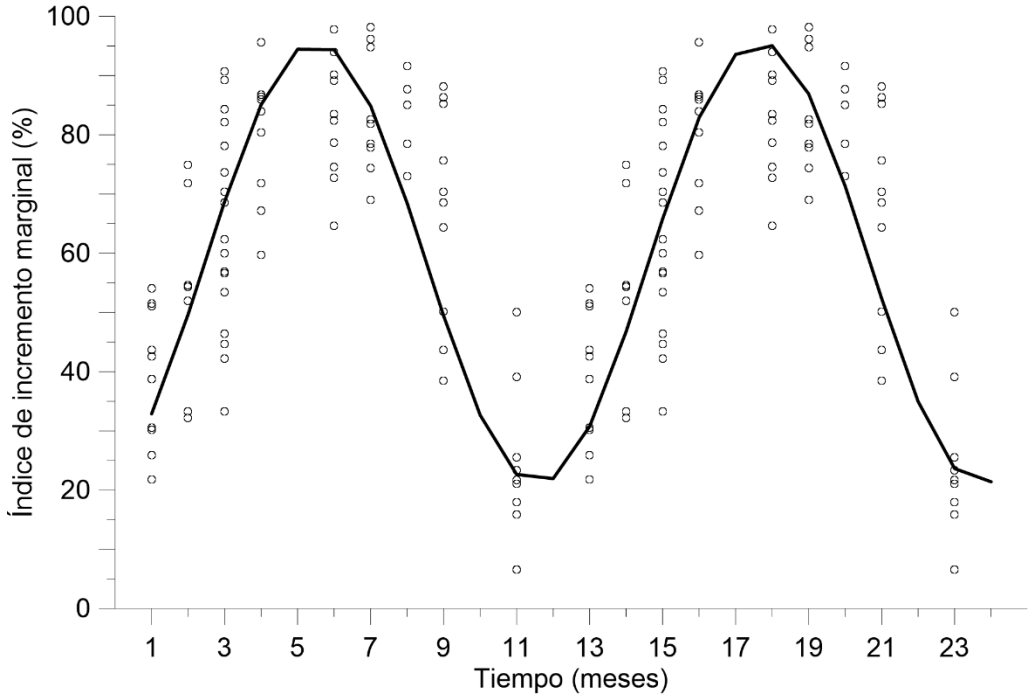


Figura 6. Modelo sinusoidal ajustado a los valores de Λ_o de *P. generosa* en Punta Canoas, Baja California, México.

Tabla III. Parámetros, estadísticos descriptivos e intervalos de confianza (IC) corregidos por sesgo del modelo sinusoidal.

Parámetro	Valor	$\bar{x}$	E. E.	CV_s	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
ω	37.31	37.57	2.22	0.06	0.27	0.71	32.54	41.77
ρ	0.52	0.52	0.01	0.01	0.00	-0.15	0.50	0.53
φ	2.45	2.44	0.15	0.06	-0.01	-0.51	2.02	2.68
ψ	58.35	58.53	1.72	0.03	0.18	0.30	55.25	62.01
Ω	12.16	12.18	0.16	0.01	0.02	0.17	11.91	12.53

7.3. Edades de la población

Lectura de la edad

Del total de 302 organismos colectados para este estudio fue posible determinar la edad en las muestras de concha de 243 individuos (82.9% del total colectado). Los motivos por los que no pudieran ser utilizadas todas las muestras en el análisis

de edad se encuentran la ruptura de la concha durante el transporte y los daños provocados en la sección de la concha durante su procesamiento que impidieron su lectura apropiada. A partir de la estimación de las edades con ambos lectores se pudo definir la precisión de las lecturas con un coeficiente de variación del 2.62%.

Estructura de la edad

La distribución de las edades de *P. generosa* de la población de Punta Canoas presentó una distribución que varió entre 4 y 25 años de edad, correspondientes a los especímenes más joven y longevo registrado en las muestras. Se observa representatividad en todos los grupos de edad dentro de este intervalo. La edad promedio para la población se estimó en 12.5 ± 4.7 años (Figura 7).

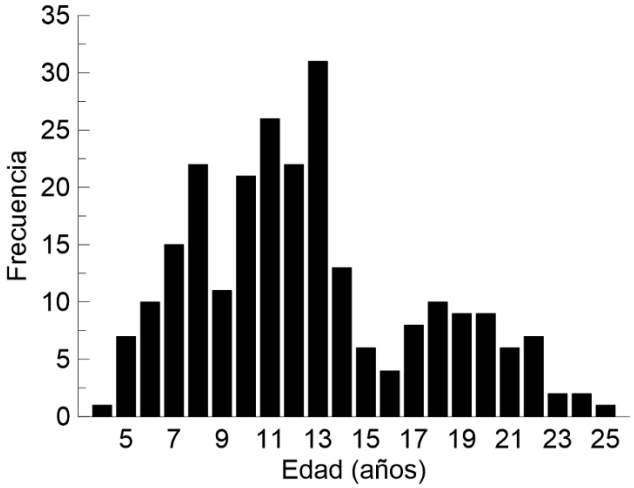


Figura 7. Distribución de frecuencias de edad de la población de *P. generosa* en Punta Canoas, Baja California, México.

7.4. Crecimiento individual

En la Figura 8 se muestran las curvas teóricas de crecimiento ajustadas por *SCR* (Figura 8a) y máxima verosimilitud (Figura 8b). En general los modelos muestran que el mayor crecimiento ocurre antes de los nueve años del organismo. Sin embargo, Gompertz considera que alrededor de los 10 años los individuos han alcanzado su talla asintótica, mientras que los modelos de von Bertalanffy y Logístico describen que esta etapa se alcanza después de los 15 años. Johnson,

GVB y Schnute consideran que la asíntota sería alcanzada a edades por encima de las registradas para esta población.

Parámetros calculados por SCR

Los parámetros obtenidos a través del ajuste de los modelos con *SCR* muestran que el modelo de Gompertz presenta la menor longitud asintótica (118.62 mm), siendo Schnute (137.38 mm), GVB (137,37 mm) y Johnson (137.65 mm) las funciones que consideran los mayores valores. La tasa de crecimiento (*k*) osciló entre 0.07 para el modelo GVB y 0.49 para Johnson. Los valores de los parámetros de estos modelos y sus *IC* se muestran en la Tabla IV.

Parámetros calculados por máxima verosimilitud

En la Tabla V se muestran los valores de parámetros e *IC* de los modelos empleados. Los valores de los parámetros muestran similitudes con los generados por el procedimiento de *SCR*. El modelo con la menor longitud asintótica es Gompertz (117.47 mm), seguido por von Bertalanffy (121.06 mm) y Logístico (123.72 mm). A su vez, GVB, Schnute (ambos con 134.20 mm de L_∞) y Johnson (136.69 m) son los que presentan las mayores longitudes asintóticas. La menor tasa de crecimiento (*k*) es para GVB (0.084), mientras que Gompertz y Johnson presentan mayores tasas (0.455 y 0.498 respectivamente).

Intervalos de confianza de los parámetros

Los *IC* de los parámetros fueron más amplios para los modelos de Schnute y GVB, observándose en el caso de Schnute los mayores porcentajes de sesgo; contrario a von Bertalanffy y Gompertz donde los *IC* de sus parámetros fueron más estrechos. Al comparar la amplitud de los *IC* entre métodos de ajuste no se observó que algún método en particular generara intervalos más estrechos que otro. La amplitud de los *IC* de los modelos de Gompertz y Logístico fue ligeramente menor cuando se ajustaron con máxima verosimilitud. Lo contrario se observó con Schnute y GVB, donde la mayor amplitud se obtuvo cuando el modelo fue ajustado con *SCR*.

Las simulaciones Monte Carlo de los modelos ajustados con *SCR* se presentan en el Anexo II. A su vez, las simulaciones de los modelos ajustados con máxima verosimilitud se encuentran en el Anexo III. En general se observa el mismo comportamiento de las variaciones de los parámetros obtenidos por ambos métodos de ajuste. Los modelos de von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Johnson y GBV aumentaron el valor de L_∞ conforme aumentó el valor de k. En el caso de von Bertalanffy, Gompertz y Johnson, el valor de t_0 y t_1 no mostró variaciones independientemente del valor del resto de los parámetros. El parámetro δ del modelo *GVB* mostró una relación positiva respecto a k y negativa conforme a L_∞ y t_0. Respecto al modelo de Schnute, el parámetro L_∞ presentó una tendencia inversa respecto a λ y directa respecto a β. Se observó una relación inversa entre β y t_0.

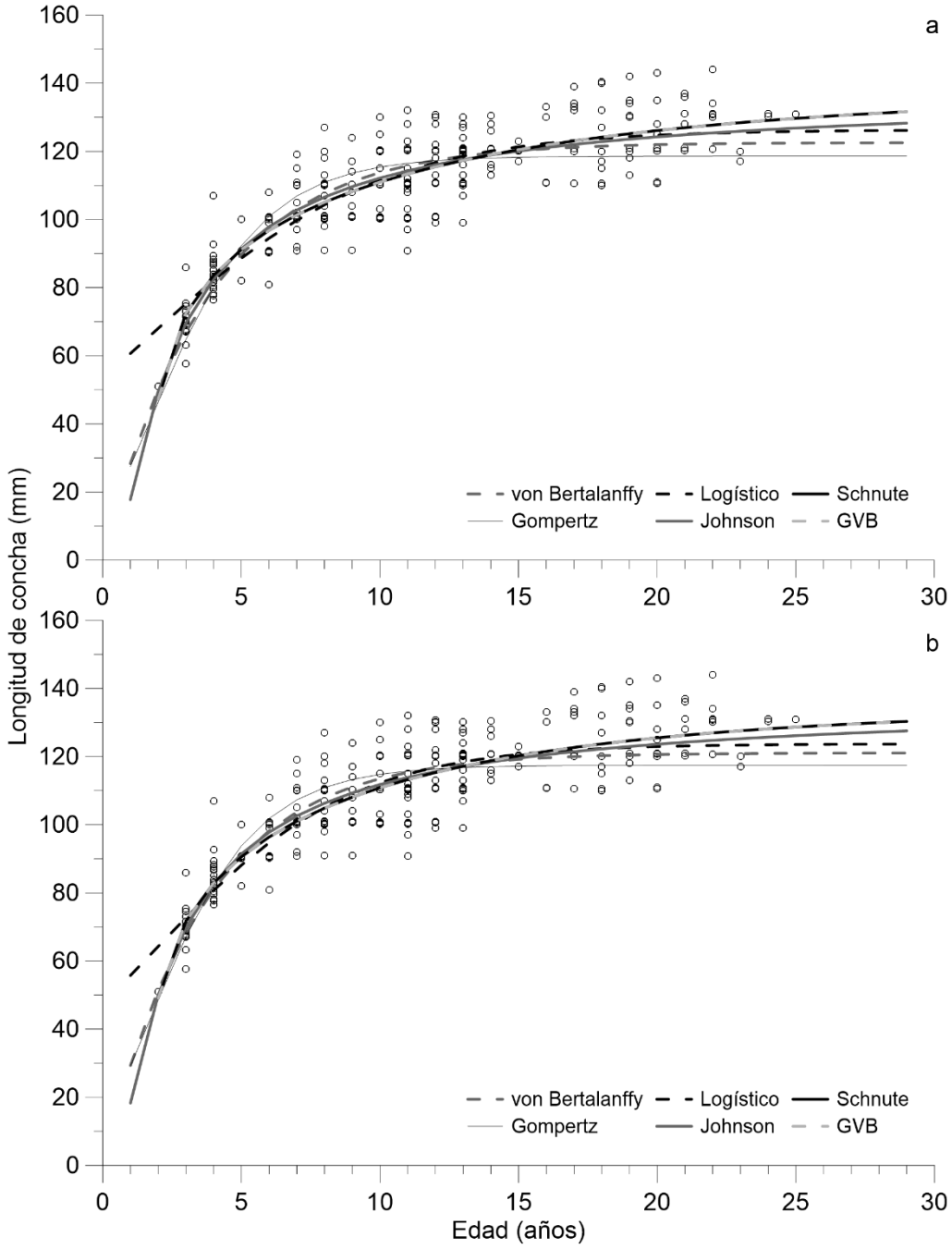


Figura 8. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de talla a la edad de *P. generosa* de Punta Canoas, Baja California, con el método de *SCR* (a) y máxima verosimilitud (b).

Tabla IV. Parámetros e intervalos de confianza de los seis modelos de crecimiento estimados a partir de 2,000 simulaciones Monte Carlo ajustados con *SCR*. Se excluyen los valores de t_0 de von Bertalanffy y Johnson, y t_1 de Gompertz al registrar cero en el valor óptimo y en cada una de las simulaciones.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	Error estándar	CV	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
von Bertalanffy	L_∞ (mm)	122.59	122.13	0.32	0.00	-0.46	-0.38	122.38	123.04
	k	0.26	0.27	0.00	0.02	0.01	2.54	0.26	0.27
Gompertz	L_∞ (mm)	118.62	118.47	0.18	0.00	-0.16	-0.13	118.41	119.20
	k	0.44	0.45	0.00	0.01	0.00	1.09	0.43	0.44
Logístico	L_∞ (mm)	126.34	125.52	0.60	0.00	-0.82	-0.66	125.73	127.22
	k	0.23	0.24	0.01	0.04	0.01	3.22	0.22	0.24
	t_2 (años)	1.34	1.28	0.10	0.08	-0.06	-4.92	1.10	1.49
Johnson	L_∞ (mm)	137.65	136.76	0.49	0.00	-0.89	-0.65	137.45	138.49
	k	0.49	0.50	0.01	0.02	0.02	3.27	0.48	0.49
GVB	L_∞ (mm)	137.37	136.07	3.19	0.02	-1.31	-0.96	132.58	154.63
	k	0.07	0.07	0.01	0.19	0.00	4.81	0.02	0.09
	δ	0.25	0.25	0.02	0.10	0.00	-1.94	0.20	0.29
	t_0 (años)	1.78	1.81	0.22	0.12	0.03	1.40	1.46	2.38
Schnute	L_∞ (mm)	137.38	134.50	3.32	0.02	-2.88	-2.14	134.07	153.14
	t_0 (años)	1.78	1.71	0.25	0.15	-0.07	-4.30	1.34	2.30
	β	3.95	3.92	0.48	0.12	-0.02	-0.62	3.21	5.10
	λ	0.07	0.08	0.02	0.21	0.01	10.13	0.03	0.09
	y_1	47.19	50.15	3.36	0.07	2.97	5.92	45.30	48.73
	y_2	129.68	129.75	0.93	0.01	0.08	0.06	127.89	131.67

Tabla V. Parámetros e intervalos de confianza de los seis modelos de crecimiento estimados a partir de 2,000 simulaciones Monte Carlo ajustados con máxima verosimilitud. Se excluyen los valores de t_0 de von Bertalanffy y Johnson, y t_1 de Gompertz al registrar cero en el valor óptimo y en cada una de las simulaciones.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	Error estándar	CV	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
von Bertalanffy	L_∞ (mm)	121.06	120.77	0.28	0.002	-0.29	-0.241	120.80	121.54
	k	0.278	0.28	0.005	0.018	0.01	2.131	0.274	0.282
Gompertz	L_∞ (mm)	117.47	117.26	0.23	0.002	-0.21	-0.177	117.24	118.06
	k	0.455	0.460	0.006	0.013	0.005	1.052	0.446	0.462
Logístico	L_∞ (mm)	123.72	123.23	0.64	0.005	-0.497	-0.404	123.06	124.82
	k	0.276	0.281	0.014	0.050	0.005	1.814	0.256	0.300
	t_2 (años)	1.717	1.633	0.095	0.058	-0.084	-5.123	1.413	1.861
Johnson	L_∞ (mm)	136.69	135.61	0.58	0.004	-1.08	-0.796	136.36	137.22
	k	0.498	0.518	0.013	0.025	0.021	4.020	0.488	0.501
GVB	L_∞ (mm)	134.20	133.81	2.58	0.019	-0.387	-0.289	129.94	140.84
	k	0.084	0.083	0.016	0.192	-0.001	-0.927	0.047	0.110
	δ	0.279	0.269	0.032	0.118	-0.010	-3.623	0.202	0.350
	t_0 (años)	1.671	1.705	0.218	0.128	0.033	1.949	1.240	2.231
Schnute	L_∞ (mm)	134.20	131.98	3.52	0.027	-2.22	-1.683	129.13	142.48
	t_0 (años)	1.671	1.522	0.258	0.170	-0.149	-9.803	1.331	2.259
	β	3.584	3.53	0.462	0.131	-0.057	-1.629	3.138	5.006
	λ	0.084	0.09	0.017	0.192	0.004	4.031	0.045	0.103
	y_1	49.128	51.63	2.822	0.055	2.499	4.840	48.260	50.050
	y_2	128.661	129.10	1.023	0.008	0.436	0.337	126.421	128.150

7.5. Criterio de selección de los modelos

Se observaron divergencias en el veredicto del mejor modelo descriptor del comportamiento de los datos dependiendo del método que se abordó para el ajuste de los modelos a los datos.

Suma de cuadrados residuales

De acuerdo al criterio de Akaike, el veredicto del mejor modelo que describe el crecimiento individual es compartido por Schnute y GVB. Ambos modelos tienen el mismo peso de evidencia a su favor (w_i % = 44.42 %). En Segundo lugar se encuentra el modelo de Johnson (w_i % = 20.06 %), que al obtener un valor de Δ_i = 2.8 nos indica que aún es posible realizar inferencias con este modelo acerca del crecimiento individual de esta población. Por otro lado, el *SBC* seleccionó como mejor modelo a Johnson. Este modelo emplea tres parámetros a diferencia de Schnute y GVB que utilizan cuatro.

Máxima verosimilitud

En este caso el modelo ganador es el de Gompertz con porcentaje de evidencia a su favor (w_i%) cercano al 100% Este resultado es apoyado por el *SBC* el cual seleccionó de igual manera a Gompertz como mejor descriptor del crecimiento individual de la población de almeja generosa de Punta Canoas. De acuerdo a ambos criterios no hubo ningún otro modelo que se aproximara a describir de manera adecuada la relación talla a la edad de las almejas al ser comparados con Gompertz.

El resumen de los valores estimados de *AIC*, Δ_i y w_i del ajuste con *SCR* se muestran en la Tabla VI, mientras que los estimados para máxima verosimilitud se muestran en la Tabla VII.

Tabla VI. Modelos de crecimiento ajustados por *SCR* clasificados por el criterio de información de Akaike (*AIC*), diferencias de Akaike (Δ_i), porcentaje de pesos de Akaike (w_i %) y criterio Schwartz-Bayesiano (*SBC*).

Modelo	θ_i	*AIC*	Δ_i	w_i %	*SBC*
Schnute	4	1160.5	0.0	44.42%	1172.8
GVB	4	1160.5	0.0	44.42%	1172.8
Johnson	3	1163.2	2.8	11.15%	1172.0
Logístico	3	1178.3	17.8	0.00%	1187.0
von Bertalanffy	3	1189.6	29.1	0.00%	1198.4
Gompertz	3	1232.1	71.7	0.00%	1240.9

Tabla VII Modelos de crecimiento ajustados por máxima verosimilitud clasificados por el criterio de información de Akaike (*AIC*), diferencias de Akaike (Δ_i), porcentaje de pesos de Akaike (w_i %) y criterio Schwartz-Bayesiano (*SBC*).

Modelo	θ_i	*AIC*	Δ_i	w_i %	*SBC*
Gompertz	3	1085.3	0.0	99.99%	1096.1
Logístico	3	1125.2	39.9	0.00%	1135.9
von Bertalanffy	3	1127.4	42.1	0.00%	1138.2
Johnson	3	1152.4	67.1	0.00%	1163.2
GVB	4	1157.0	71.7	0.00%	1171.4
Schnute	4	1157.0	71.7	0.00%	1171.4

7.6. Comparación de modelos de crecimiento y atributos de las poblaciones

La comparación cualitativa de los valores promedio de longitud de concha, peso total y edad entre las poblaciones de *P. generosa* a lo largo de su ámbito de distribución, mostró que las estimaciones obtenidas para la población de Punta Canoas fueron menores a aquellas estimadas en localidades más norteñas (Figura 9); los promedios, como sus respectivos intervalos de confianza, jamás se sobreponen. Los valores más cercanos fueron 119.4 ± 1.79 mm para longitud de concha, 599.6 ± 21.4 g para el peso vivo total y 19.6 ± 1.53 años para la edad, todos ellos reportados en localidades de Columbia Británica, Canadá.

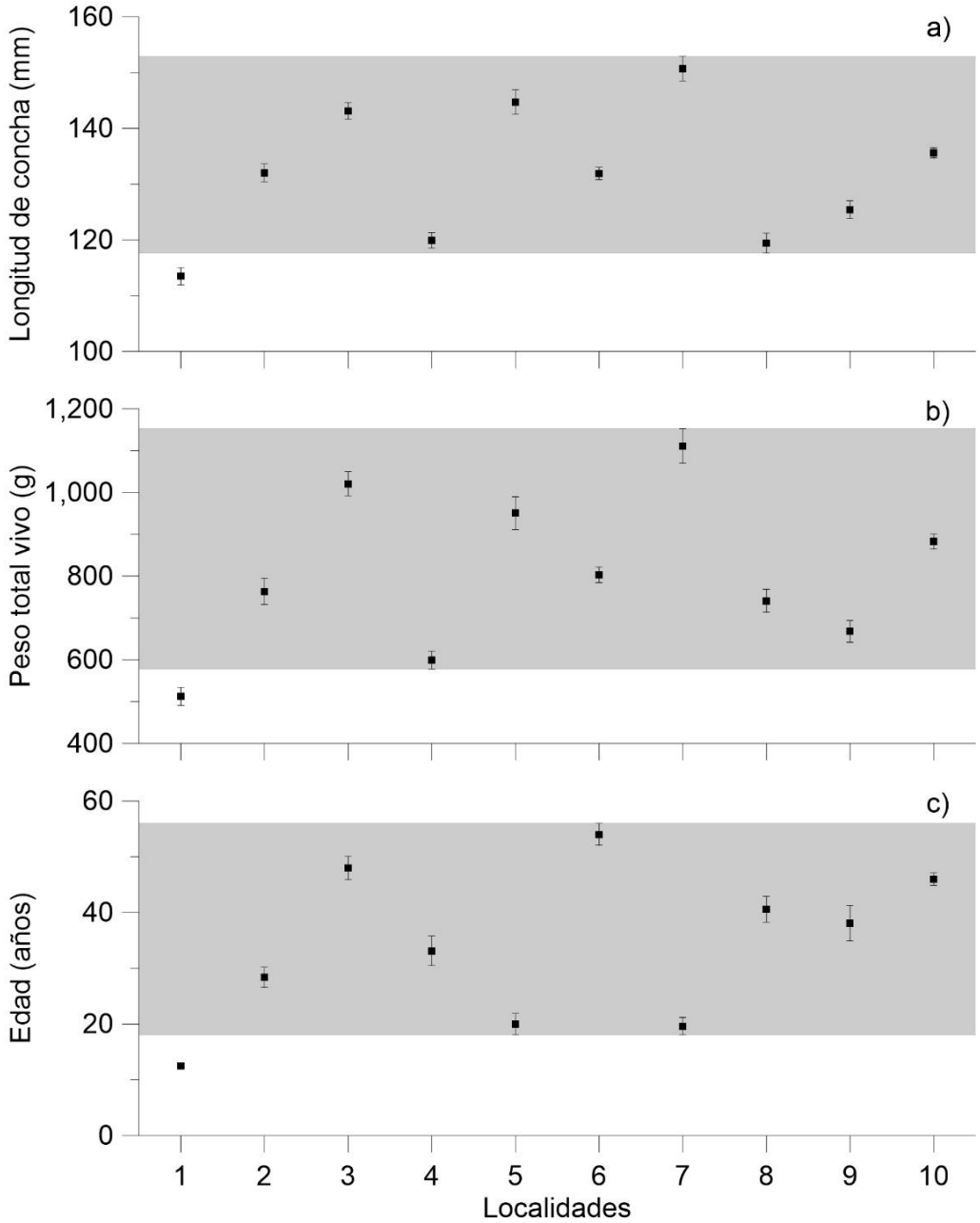


Figura 9. Comparación entre promedios de longitud de concha (a), peso total vivo (b) y edad (c) para *P. generosa* a lo largo de su extensión geográfica. 1. Punta Canoas; 2. Islas Coronado y San Quintín, México (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010); 3-9. Áreas de Columbia Británica (Bureau *et al*., 2003), 10. Zona de captura en Washington (Hoffman *et al*., 2000; Goodwin y Pease, 1991). El recuadro gris denota las estimaciones de las localidades norteñas

Comparativamente, los mejores modelos de crecimiento seleccionados por *AIC* y *SBC*, y von Bertalanffy de Punta Canoas describieron un patrón de crecimiento diferente a los estimados para poblaciones norteñas. Las suposiciones y propiedades estadísticas de los modelos de crecimiento utilizados en esta comparación no permitieron un análisis cuantitativo de sus diferencias. Sin embargo, las curvas de crecimiento estimadas con el modelo de von Bertalanffy para las poblaciones norteñas mostraron (Figura 10): a) una rápida fase de crecimiento durante un mayor intervalo de tiempo, b) una mayor longitud de concha asintótica, c) un parámetro t_0 altamente variable que osciló de -3.19 a 0 (Tabla I), denotando que este parámetro fue usado arbitrariamente o que este valor es limitado debido a la ausencia de información de talla a la edad para las primeras clases de edad. Se observó un patrón de crecimiento similar al de Punta Canoas en las localidades de Gabriola Island, CB, y Hood Canal, WS (Figura 9).

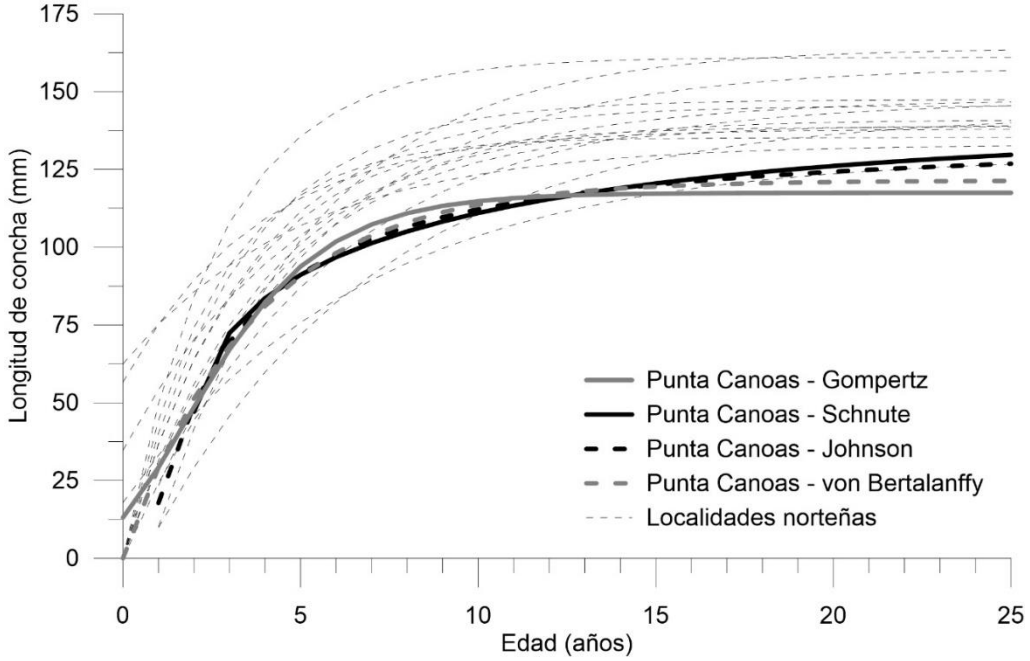


Figura 10. Comparación entre los cuatro modelos de crecimiento seleccionados como ganadores y el von Bertalanffy para *P. generosa* de Punta Canoas, con respecto a las curvas de crecimiento (von Bertalanffy) de poblaciones norteñas.

8. DISCUSIÓN

El estudio de las poblaciones a través del análisis de sus atributos, tales como tallas, edades, crecimiento, reclutamiento, reproducción y mortalidad permiten hacer inferencias de su comportamiento frente a situaciones particulares del ambiente y su explotación; de tal manera, la generación del conocimiento biológico de una especie es la única herramienta disponible para planificar su aprovechamiento y determinar los posibles cambios en su biomasa (Ulltang, 1996; King y McFarlane, 2003; King, 2007). En este sentido, y con el fin de realizar una discusión profunda de los resultados obtenidos de la población de la almeja *P. generosa* de Punta Canoas, esta sección será discutida considerando cuatro puntos relevantes para su interpretación. En el primero se abordará el proceso de validación del método de determinación de edad, por ser este el mecanismo de certidumbre para la correcta asignación de edad y su subsecuente análisis para la determinación de parámetros de crecimiento individual. En el segundo se analizará la estructura poblacional, referida en este estudio por la composición de longitudes de concha, pesos totales y edades, mismas que serán contrastadas con poblaciones de la misma especie en latitudes mayores. El tercer punto abordará el análisis del crecimiento individual de esta especie mediante el uso de un enfoque de modelos múltiples para la determinación de los parámetros que mejor se ajusten a su patrón de crecimiento. Finalmente, los resultados se analizarán de manera global desde un enfoque macroecológico para proponer la hipótesis que indica que la población de *P. generosa* de Punta Canoas se encuentra próxima a su límite sur de distribución, y por ello requiere de consideraciones particulares para su aprovechamiento.

8.1. Validación

Los estudios que involucran la determinación de edad están invariablemente acompañados de varias fuentes de error que pueden tener fuertes efectos sobre el cálculo de la estructura de edad (Campana, 2001). Es por ello que la verificación de la precisión y la validación del método de lectura deben de ser cuantificados

En este estudio, la precisión de las lecturas de edad de las almejas se realizó con un 2.62% con base en el coeficiente de variación. Si bien no se tiene un consenso general del valor de referencia aceptable para este coeficiente, algunos estudios que involucran la lectura de edad en organismos a partir de estructuras duras han considerado el 5% de error como el valor máximo aceptable (Laine *et al.*, 1991; Campana, 2001; Kilada *et al.*, 2007). Con base en lo anterior, puede considerarse que las estimaciones de edad fueron realizadas con un bajo valor de error.

Si bien la precisión se encuentra influenciada por la habilidad de las personas que realizan las lecturas, un factor importante a considerar es la especie analizada y la naturaleza de la estructura empleada en las lecturas (Campana, 2001). En este sentido, las estructuras empleadas y su procedimiento de lectura son consistentes con la premisa de ofrecer lecturas precisas. Anteriormente, este procedimiento que incluye el uso de grafito para revelar bandas de crecimiento en secciones del ligamento de la concha ofreció excelentes resultados de precisión en *P. globosa* de Bahía Magdalena, donde se estimó un valor de *CV* de1.15 (González-Peláez, 2013).

Por su parte, la validación en la formación anual de las líneas de crecimiento en el género *Panopea* se ha realizado mediante diversos métodos: la ubicación de la última línea completa de crecimiento en relación al margen de crecimiento de la concha (Shaul y Goodwin, 1982), el conteo de anillos de crecimiento de organismos de edad conocida (Shaul y Goodwin, 1982; Gribben y Creese, 2005), las diferencias entre la estructura de edades de áreas vírgenes y áreas impactadas (Shaul y Goodwin, 1982), empleando la técnica del radiocarbono ^{14}C (Vadopalas *et al.*, 2011) y mediante la implementación de la dendrocronología (*crossdating*) (Black *et al.*, 2008; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Cortez-Lucero *et al.*, 2011; Lochead *et al.*, 2012b). En este estudio se empleó por primera vez el *IIM* como método de validación. En comparación a los anteriores procedimientos, el *IIM* brinda la ventada de que se utilizan las mismas secciones de concha que fueron empleados previamente en la determinación de la edad, por lo que resulta ser un método más

económico. Debido a que las estructuras empleadas satisfacen los requerimientos para la obtención de este índice, su aplicación puede generalizarse a otras poblaciones a fin de identificar aspectos finos en la formación de bandas de crecimiento en diferentes regiones. Este procedimiento se realizó en *Serripes groenlandicus* (Bruguiere, 1789), mostrando ser exitoso en la validación de la edad en moluscos bivalvos de vida larga (Kilada *et al.*, 2007).

El análisis de ANOVA de los valores del *IIM* evidenció que hay cambios significativos ($P < 0.001$) en la progresión mensual del incremento de la banda de crecimiento durante un periodo anual, lo que indica que se pueden identificar etapas de inicio y culminación en la formación de estas bandas. Los mayores valores se presentaron durante los meses de junio y octubre de 2011, sugiriendo que es durante la temporada de verano cuando se completa la formación de la banda de crecimiento. Pese a la utilidad de una prueba estadística como el análisis de ANOVA para realizar una descripción del *IIM* (Campana, 2001), ésta no indica si existe una periodicidad en la formación de las líneas de crecimiento (Okamura *et al.*, 2013).

El problema anterior se resolvió al emplear un modelo sinusoidal que otorgara certidumbre acerca de la presencia de un ciclo anual. Este método permitió determinar que la formación de la línea de crecimiento en las conchas de almeja generosa de Punta Canoas se presenta efectivamente durante un ciclo anual (Ω = 12.16 meses). Por lo tanto, la validación de la formación anual de las líneas de crecimiento de las almejas de esta población confiere certidumbre en la determinación de la edad de los organismos, el cual es un componente central para la modelación del crecimiento individual entre otros parámetros biológicos (Campana, 2001; Lochead *et al.*, 2012b).

8.2. Estructura poblacional

Pese al amplio ámbito de distribución de *P. generosa*, que abarca toda la región templada del Pacífico nororiental (Coan *et al.*, 2000; Leyva-Valencia *et al.*, 2012;

González-Peláez *et al.*, 2013), la mayoría de los estudios realizados se han efectuado principalmente en poblaciones localizadas en las costas de Columbia Británica en Canadá y de Washington, Estados Unidos, habiéndose realizado hasta el momento sólo uno en México. A pesar de la distancia geográfica entre las poblaciones estudiadas, su estructura de tallas y edades resultó parecida, sugiriendo una similitud en estos atributos. En el caso de la población de Punta Canoas, los resultados del presente trabajo de investigación evidenciaron diferencias sustanciales en sus atributos poblacionales respecto a los reportes anteriores.

La estructura de tallas conformada por organismos pertenecientes a las capturas comerciales en la localidad de Punta Canoas es unimodal y similar a la reportada en localidades cercanas ubicadas en Islas Coronado y San Quintín (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). Sin embargo, una importante diferencia respecto a otras poblaciones es que la distribución de tallas de estas almejas tiende a estar desviada hacia la izquierda, sugiriendo que esta población presenta menores tallas. Las longitudes de la concha oscilaron para esta población entre los 80.5 mm para el espécimen más chico registrado y 146.0 mm para el más grande, con un promedio de 113.5 mm. Comparado con poblaciones más norteñas, este promedio resultó ser menor que los reportados para Columbia Británica (119.4-169.2 mm; Bureau *et al.,* 2002), Washington (120-168 mm; Hoffman *et al.,* 2000) y para las poblaciones de Baja California, siendo de 133 mm para Islas Coronado y de 132 mm para San Quintín (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010) (Figura 9a). Al igual que lo observado en la longitud de la concha, los pesos registrados fueron menores, con valores mínimos y máximos de 102.8 y 1091.8 g y promedio de 511.8 g. Comparativamente, en Columbia Británica el peso promedio de las almejas osciló entre 730.7 – 1509.9 g (Bureau *et al.*, 2002), en Washington se registró un promedio de 872.2 g (Goodwin y Pease, 1991), mientras que en San Quintín e Islas Coronado en Baja California el peso promedio combinado para ambas poblaciones fue de 763.6 g (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010) (Figura 9b).

Por su parte, las edades registradas en este estudio oscilaron entre los 4 y 25 años con un promedio de 12.5 años. Estos registros difieren a lo observado en Columbia Británica (la edad promedio fluctuó entre 14.5 y 72.2 años; Bureau *et al.,* 2002), en Washington (promedio de 46 años; Bradbury y Tagart, 2000), y en Baja California (promedio de 31.5 años para Islas Coronado y 27.6 años para San Quintín; Calderon-Aguilera *et al.,* 2010) (Figura 9c). Una de las características más significativas de *P. generosa* es su prolongada longevidad, como lo demuestra la presencia de individuos que ha sido posible datar en más de 100 años de edad en las costas de Columbia Británica y Washington (Shaul y Goodwin, 1982; Sloan y Robinson, 1984; Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003; Campbell *et al.*, 2004). Esta particularidad no se observa en la población de Punta Canoas, donde la máxima edad registrada fue de 25 años. Las características del patrón de la estructura de edades son consistentes con una población en la que se observa reclutamiento constante (González-Peláez *et al.*, 2014). Es decir, hay representatividad en todos los grupos de edad a partir de que su captura es posible (mayores a cinco años de edad).

8.3. Modelación del crecimiento individual

El ajuste de modelos mediante *SCR* ha sido un método ampliamente utilizado en diversas disciplinas, teniendo mucho éxito debido a la confianza que genera en las estimaciones y en los mínimos requerimientos en los supuestos de la distribución de los datos (Hilborn y Mangel, 1997). Por su parte, el método de máxima verosimilitud ha obteniendo bastantes adeptos como mecanismo de ajuste ya que presenta varias propiedades óptimas para la estimación de parámetros como lo son la suficiencia, consistencia, eficiencia e invariancia en la parametrización y a que realiza consideraciones acerca de cómo se originan y se distribuyen los errores aleatorios (Hilborn y Walters, 1992; Myung, 2003; Wang y Liu, 2006). En el presente trabajo de tesis el ajuste de los modelos de crecimiento a los datos de talla a la edad se realizó con ambos métodos, lo que permitió realizar una comparación entre ellos.

En esencia, los parámetros estimados con ambos mecanismos de ajuste deberán ser los mismos siempre y cuando las observaciones sean independientes y estén normalmente distribuidas con una varianza constante (Hilborn y Mangel, 1997; Myung, 2003). Al comparar los modelos entre sí, los parámetros obtenidos no son los mismos con *SCR* y máxima verosimilitud. Se observa el patrón de una mayor estimación de L_∞ por parte de *SCR*, mientras que por máxima verosimilitud en general se presentaron mayores valores para k (Tabla IV-V). No obstante que los valores de los parámetros fueron diferentes dependiendo del método de ajuste, visualmente se describen curvas teóricas similares (Figura 8).

Ha sido notable que el veredicto de los criterios de selección fue distinto dependiendo del mecanismo de ajuste. En el caso de los modelos ajustados por *SCR*, el *AIC* seleccionó como ganadores a GVB y Schnute con el mismo peso de Akaike para ambos (w_i = 44.42). Lo anterior se interpreta en que ambos modelos son igual de efectivos al momento de explicar los datos observados de talla a la edad. La similitud entre ambos modelos en cuanto a su comportamiento y parámetros radica en que Schnute es un modelo integral que incluye al GVB como caso especial cuando los parámetros β y λ son mayores a cero (Caso 1). En esencia, ambos modelos describen la misma curva de crecimiento, pero empleando diferentes conjuntos de parámetros (Schnute, 1981). En contraste, el veredicto del criterio *SBC* para los modelos ajustados por *SCR* posicionó a Johnson como ganador. El desacuerdo en el veredicto emitido por ambos criterios es reflejo de la magnitud con que cada método penaliza el número de parámetros que emplean los modelos candidatos. *AIC* es un mecanismo de selección que brinda un balance entre el ajuste y la parsimonia, pero que en comparación con el *SBC*, es un criterio que tiende a escoger modelos con un mayor número de parámetros (Quinn II y Deriso, 1999). *SBC* es más riguroso respecto al uso de parámetros adicionales ya que implementa el logaritmo natural del número de datos como término de penalización, por lo que es más probable que seleccione un modelo más

parsimonioso que el AIC (Quinn II y Deriso, 1999; Wang y Liu, 2006). De esta manera, Johnson es favorecido por el *SBC* al emplear tres parámetros en su ecuación, posicionando a Schnute/GVB como modelos alternativos ya que emplean un mayor número de parámetros en su formulación (cuatro). Kuha (2004) recomienda que cuando los veredictos de los criterios de selección no presenten el mismo resultado se continúe con la búsqueda de modelos candidatos hasta encontrar uno que sea favorecido tanto por *AIC* como por *SBC*. A diferencia de lo observado anteriormente, los veredictos de los criterios de selección sobre los modelos ajustados por máxima verosimilitud fueron concordantes en seleccionar a Gompertz como el mejor modelo candidato, dando certidumbre sobre la robustez de la decisión.

De manera global, y sobre la base de procedimientos estadísticos robustos, los resultados arrojaron dos patrones teóricos como mejores descriptores del crecimiento individual de *P. generosa* en Punta Canoas. El análisis profundo de la particularidad de cada patrón permite identificar aspectos específicos de la especie en la región de estudio, considerada la más sureña (González-Peláez *et al.*, 2013), así como similitudes y divergencias respecto al conocimiento previo y que permite evidenciar la magnitud del problema al confrontar métodos de solución y criterios de selección en busca del mejor balance entre el ajuste y la parsimonia.

En el primer caso, el patrón descrito por el modelo de Gompertz obtenido mediante ajuste por máxima verosimilitud, indica una fase de crecimiento acelerado que ocurre durante los primeros siete años de edad, alcanzando la asíntota próxima a los 10 años (L_∞ = 117.47 mm). Este comportamiento es similar al patrón descrito por el modelo de von Bertalanffy, en el cual se indica que la fase de crecimiento acelerado ocurre durante los primeros 10 años de vida y posteriormente continua a una tasa considerablemente menor hasta alcanzar su asíntota (Shaul y Goodwin, 1982; Hoffman *et al.*, 2000; Bureau *et al.*, 2002, 2003; Campbell y Ming, 2003; Campbell *et al.*, 2004; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). En el segundo caso, el patrón

descrito por los modelos de Schnute y Johnson, obtenidos mediante ajuste con *SCR*, la fase de crecimiento acelerado se mantiene próximo a los 10 años de edad, posteriormente decrece a una menor tasa que se prolonga más allá de la edad máxima registrada (25 años) para alcanzar su asíntota ($L_\infty \approx 137$ mm), Este patrón de crecimiento coincide en cierta forma con lo indicado por Bureau *et al.* (2002) en *P. generosa* de Columbia Británica, donde posterior a la fase de crecimiento acelerado observado durante los primeros 10 años de edad, el crecimiento continúa a una tasa menor que se mantiene durante al menos 10 años más.

La diferencia en los patrones observados lleva de manera natural a confrontar las estrategias de solución y sus criterios de selección, respecto a cuál método ofreció la mejor representación del crecimiento individual de *P. generosa* de la población de Punta Canoas. La complejidad de esta tarea reside en la ausencia de un procedimiento estadístico establecido para casos en los que se llega a diferentes modelos con diferentes procedimientos. En esta situación se consideró como criterio básico de desempate la distancia cuadrática de la longitud observada y la estimada por los tres modelos ganadores (Tabla VIII). Este es un elemento válido ya que ofrece el grado de aproximación del modelo teórico para explicar el comportamiento real de los datos. De esta manera se observó que el modelo que obtuvo un mejor ajuste a los datos observados fue Schnute con cuatro parámetros, seguido del modelo de Johnson que posee una formulación más sencilla de tres parámetros. Considerando que la diferencia entre ambos modelos es menor al 2% de distancia cuadrática, se esperaría que el modelo que mejor describe el crecimiento individual de *P. generosa* de Punta Canoas sea el de Johnson, al reunir un mejor balance ente los criterios de ajuste y parsimonia.

Independientemente del patrón descrito, las estimaciones de talla a la edad para *P. generosa* de Punta Canoas mostraron un crecimiento más lento que aquellas estimadas para mayores latitudes (Figura 9). En promedio, las almejas de poblaciones de mayores latitudes son más grandes cuando tienen la misma edad.

Por ejemplo, individuos de 5, 10 y 20 años tuvieron promedios de longitud de concha de 103 mm, 131 mm y 143 mm respectivamente. En contraste, las estimaciones de longitud de concha para las almejas de Punta Canoas mostraron valores de 91 a 94 mm, 111 a 115 mm, 117 a 126 mm para las mismas edades. Las poblaciones de Gabriola Island, CB, y Hood Canal, WS mostraron ser excepciones en esta tendencia, con tallas menores a la edad, sin embargo para organismos de más de 20 años el resultado fue diferente. De acuerdo a Campbell y Ming (2003) y Hoffman *et al.* (2000) el lento crecimiento reportado en estas zonas puede estar atribuido a hidrodinámicas locales particularmente fuertes (viento y olas), al tipo de sustrato (grava y lodo), y a la presión por pesca. Como consecuencia, la longitud asintótica resulta ser un parámetro muy variable, incluso entre zonas geográficamente cercanas; los registros indican que este parámetro oscila entre 135.2 – 161.0 mm para Columbia Británica (Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003) y 143 mm en Washington (Hoffman *et al.*, 2000).

Tabla VIII. Distancias cuadráticas de los modelos ganadores a los datos observados.

Modelo	Método de ajuste	Criterio de selección	Distancia cuadrática
Schnute	*SCR*	*AIC*	19371.31
Johnson	*SCR*	*SBC*	19717.46
Gompertz	Máxima verosimilitud	*AIC/SBC*	25774.90

8.4. Consideraciones generales de *P. generosa* en Punta Canoas

A las poblaciones ubicadas en los márgenes del ámbito de distribución de la especie se les atribuye la cualidad de estar sometidas a un mayor estrés físico y biológico que afecta atributos como estructuras de talla y edad, reproducción, reclutamiento, mortalidad y crecimiento individual (Gaston, 2009; Sexton *et al.*, 2009). De manera particular, el estudio realizado en la población de *P. generosa* ubicado en su límite de distribución muestra atributos poblacionales diferentes respecto a sus contrapartes de mayores latitudes: pesos y longitudes menores, estructura de edad compuesta por organismos más jóvenes, y un menor crecimiento

individual, lo cual confirma la declaración anterior.

La presencia de organismos de menores tallas en Punta Canoas respecto a las poblaciones de mayores latitudes sugiere que hay una disminución en el tamaño corporal conforme se avanza hacia el límite sur de su distribución. Estos resultados parecen adecuarse a lo señalado en la regla eco-geográfica de Bergmann, definida por Blackburn *et al.* (1999) como la relación positiva entre la masa corporal de una especie y la latitud donde encuentra. En general, esta regla manifiesta que los organismos que habitan en latitudes más altas tienden a presentar mayores tallas que aquellos ubicados en latitudes más bajas. El empleo de la latitud para ser correlacionada con el tamaño corporal de los organismos y otros atributos se debe a que varios de los gradientes ambientales a gran escala están asociados con la latitud, como por ejemplo la temperatura y la estacionalidad (Zhang y Payne, 2012). En este sentido, la población de *P. generosa* de Punta Canoas al estar ubicada en la menor latitud de su distribución geográfica estaría sometida en principio a un régimen de mayores temperaturas respecto a las poblaciones ubicadas al norte. Además, la zona experimenta el efecto de transición entre las provincias zoogeográficas Californiana (prevalecientemente templada) y Panámica (de características tropicales) (Bernard *et al.*, 1991), lo que ocasiona fluctuaciones en variables bióticas y ambientales. En específico, la temperatura es un factor condicionante para la eficiencia en el crecimiento; en condiciones más cálidas hay una mayor demanda energética para solventar los procesos de mantenimiento de los organismos por lo que disminuye la energía disponible para su crecimiento (Chauvaud *et al.*, 2012).

De manera general, la estructura de edades de la población de Punta Canoas indica ser en promedio más joven respecto a otras localidades, lo que sugiere que hay una mayor mortalidad natural en estos organismos. Los estudios que han evaluado este parámetro en poblaciones de Columbia Británica, Washington y Baja han concluido que ésta en efecto es muy baja, atribuible a que al llegar a etapas

adultas carecen de depredadores al permanecer enterradas en el sustrato (Bradbury y Tagart, 2000; Zhang y Campbell, 2004; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). Dado que la estrategia de vida de *P. generosa* la hace prácticamente inalcanzable a los depredadores, y que hay evidencia de que en los límites de distribución de las especies hay una menor supervivencia debido a la interacción de eventos ambientales y de la disponibilidad de recursos (Ebert *et al.*, 1999; Gaston, 2009), parecería que la ausencia de individuos de mayores edades en esta población está relacionada únicamente a las condiciones ambientales. Desde un punto de vista fisiológico, la tolerancia a condiciones extremas de temperatura está relacionada con la capacidad de evitar la desnaturalización de las proteínas y con la eficiencia de la respiración celular (Sørensen *et al.*, 2003; Fangue *et al.*, 2006; Jansen *et al.*, 2007; Pörtner y Knust, 2007). De esta manera la estructura de edades de la población estaría condicionada hacia los organismos más jóvenes, ya que los organismos de mayor tamaño y por consiguiente, de mayor edad, son más susceptibles a eventos extremos de temperatura (Somero, 2002; Pörtner y Knust, 2007; Cheung *et al.*, 2012).

De manera global, se le ha atribuido a los cambios en los regímenes de temperaturas del mar las migraciones de diversas especies de peces e invertebrados típicamente templadas hacia mayores latitudes o profundidades en donde se encuentran aguas con temperaturas más propicias, modificando con ello su ámbito de distribución (Perry *et al.*, 2005; Jansen *et al.*, 2007; Cheung *et al.*, 2013). Como resultado, los márgenes de distribución se vuelven más dinámicos, expandiéndose y contrayéndose como respuesta a las condiciones ambientales a las cuales están sometidos los organismos (Case y Taper, 2000; Sexton *et al.*, 2009). Si las condiciones ambientales a las cuales está sometido el actual margen de distribución sur de *P. generosa* se vuelven más adversas como resultado del cambio climático, esto provocaría una mayor restricción en su crecimiento y supervivencia.

En el presente estudio se ha discutido ampliamente que los atributos poblacionales observados en *P. generosa* de Punta Canoas la distinguen de aquellas ubicadas cerca de su núcleo de distribución geográfica de la especie; las diferencias en tallas, edades y crecimiento son notorias aún con respecto a las poblaciones estudiadas en el Pacífico Mexicano. Las particularidades de esta población y su estado de explotación comercial deben verse reflejadas en el marco normativo que regula su aprovechamiento. Las medidas cautelares establecidas deberán de considerar que esta población está sujeta a factores estresantes del medio, favoreciendo su vulnerabilidad a los efectos de la pesca. La implementación de una talla de mínima captura (130 mm de longitud de concha), ha resultado ser inoperante para la población ya que de acuerdo a este estudio menos del 20% de los organismos reúne esta característica. Así mismo, con base en el modelo de crecimiento los organismos que alcanzan esta talla superan los 20 años de edad. De manera coincidente, Calderon-Aguilera *et al.* (2010) cuestionan la aplicación de esta medida precautoria para poblaciones de mayor longitud y edad promedio.

9. CONCLUSIONES

- Las bandas de crecimiento observadas en secciones del ligamento de la concha de *P. generosa* presentaron una periodicidad anual en su formación.

- La población de *P. generosa* de Punta Canoas presentó promedios de 113.5 ± 13.5 mm de longitud de concha, 511.8 ± 158.1 g de peso total y 12.5 ± 4.7 años de edad.

- La aplicación del *MII* con base en *SCR* y máxima verosimilitud indicaron que el modelo Schnute, Johnson y Gompertz son los mejores descriptores para el crecimiento de *P. generosa* en esta población, siendo el modelo de Johnson el que presenta un mejor balance entre el ajuste y la parsimonia.

- Los atributos poblacionales de longitud, peso, edad y el patrón de crecimiento individual de *P. generosa* de Punta Canoas son los menores registrados para la especie, y son consistentes con los de una población ubicada cerca de su límite de distribución.

10. LITERATURA CITADA

Andersen, A.M. 1971. Spawning, growth, and spatial distribution of the geoduck clam, *Panope generosa* Gould, in Hood Canal, Washington. Tesis doctoral. University of Washington. 132p.

Aragón-Noriega, E.A., E. Alcántara-Razo, L.E. Calderon-Aguilera, y R. Sánchez-Fourcade. 2012. Status of Geoduck Clam Fisheries in Mexico. Journal of Shellfish Research. 31(3):733–738.

Barreto, R.R., R.P. Lessa, F.H. Hazin, y F.M. Santana. 2011. Age and growth of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus* (Poey, 1860) off the northeastern Brazilian Coast. Fisheries Research. 110(1):170–176.

Bautista-Romero, J.J., S.S. González-Peláez, E. Morales-Bojórquez, J.A. Hidalgo-de-la-Toba, y D.B. Lluch-Cota. 2014. Sinusoidal function modeling applied to age validation of geoduck clams *Panopea generosa* and *P. globosa*. Journal of Shellfish Research. En prensa.

Beesley, P.L., G.J.B. Ross, y A. Wells. 1998. Mollusca - a southern synthesis. Part A: Fauna of Australia. Australian Govt. Publishing Service, Canberra. 563p.

Bernard, F.R., Y.Y. Cai, y B. Morton. 1998. Catalogue of the living marine bivalve molluscs of China. Hong Kong University Press, Hong Kong. 146p.

Bernard, F.R., S.M. McKinnell, y G.S. Jamieson. 1991. Distribution and zoogeography of the bivalvia of the eastern Pacific Ocean. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 112:60.

Black, B. a., D.C. Gillespie, S.E. MacLellan, y 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*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 65(12):2572–2578.

Blackburn, T.M., K.J. Gaston, y N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. Diversity and Distributions. 5:165–174.

Botello, R.M., T.R. Villaseñor, y M.F. Rodriguez. 2010. Programa de ordenamiento de la pesquería de almeja generosa en la región noroeste de méxico. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA), México. 300p.

Bradbury, A. y J. V. Tagart. 2000. Modeling Geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad, 1849) population dynamics. II. Natural mortality and equilibrium yield. Journal of Shellfish Research. 19(1):63–70.

Breen, P.A., C. Gabriel, y T. Tyson. 1991. Preliminary estimates of age , mortality , growth, and reproduction in the hiatellid clam *Panopea zelandica* in New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 25(3):231–237.

Breen, P.A. y T.L. Shields. 1983. Age and size structure in five populations of geoduck clams (*Panope generosa*) in British Columbia. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 4:62.

Brockwell, P.J. y R.A. Davis. 2010. Introduction to time series and forecasting. Springer, New York. 434p.

Brown, J.H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago. 269p.

Brown, J.H., G.C. Stevens, y D.M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. Annual Review of Ecology and Systematics. 27(1):597–623.

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

Bureau, D., W. Hajas, N.W. Scurry, C.M. Hand, G. Dovey, y 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. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2413:84.

Burnham, K.P. 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. Sociological Methods & Research. 33(2):261–304.

Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York. 488p.

Calderon-Aguilera, L.E., E.A. Aragón-Noriega, C.M. Hand, y 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. Journal of Shellfish Research. 29(2):319–326.

Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of Fish Biology. 59(2):197–242.

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

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

Case, T. y M. Taper. 2000. Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. The American Naturalist. 155(5):583–605.

Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determinación. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 39:1208–1210.

Chauvaud, L., Y. Patry, A. Jolivet, E. Cam, C. Le Goff, Ø. Strand, G. Charrier, J. Thébault, P. Lazure, K. Gotthard, y J. Clavier. 2012. Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. PloS one. 7(5):e37717.

Cheung, W.W.L., J.L. Sarmiento, J. Dunne, T.L. Frölicher, V.W.Y. Lam, M.L.D. Palomares, R. Watson, y D. Pauly. 2012. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. Nature Climate Change, 3, 254–258p.

Cheung, W.W.L., R. Watson, y D. Pauly. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. Nature. 497(7449):365–8.

Coan, E. V, P. Valentich-Scott, y F.R. Bernard. 2000. Bivalve seashells of western North America. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara. 764p.

Cortez-Lucero, G., J.A. Arreola-Lizárraga, J. Chávez-Villalba, y 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. Revista de Biología Marina y Oceanografía. 46(3):453–462.

Cox, R.K. y E.M. Charman. 1980. A survey of abundance and distribution (1977) of the geoduck clam *Panope generosa* in Queen Charlotte, Johnstone and Georgia Straits, British Columbia. Marine Resources Branch Fisheries Development Report. 16:122.

Cruz-Vásquez, R., G. Rodríguez-Domínguez, E. Alcántara-Razo, y 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. Journal of Shellfish Research. 31(3):725–732.

Daesslé, L.W., J.D. Carriquiry, y R. Navarro. 2000. Geochemistry of Surficial Sediments from Sebastián Vizcaíno Bay, Baja California. Journal of Coastal Research. 16(4):1133–1145.

Dennis, B. y M.R.M. Otten. 2000. Join effects of density dependence and rainfall on abundance of San Joaquin kit fox. Journal of Wildlife Management. 64:388–400.

Deriso, R.B., T.J. Quinn II, y P.R. Neal. 1985. Catch-age analysis with auxiliary information. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 42(4):815–824.

Ebert, T.A., J.D. Dixon, S.C. Schroeter, P.E. Kalvass, N.T. Richmond, W.A. Bradbury, y D.A. Woodby. 1999. Growth and mortality of red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* across a latitudinal gradient. Marine Ecology Progress Series. 190:189–209.

Fangue, N. a, M. Hofmeister, y P.M. Schulte. 2006. Intraspecific variation in thermal tolerance and heat shock protein gene expression in common killifish, *Fundulus heteroclitus*. The Journal of Experimental Biology. 209(15):2859–72.

Fournier, D. y C.P. Archibald. 1982. A general theory for analyzing catch at age data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 39:1195–1203.

Gaston, K.J. 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciencese. 276(1661):1395–406.

Gaylord, B. y S. Gaines. 2000. Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. The American Naturalist. 155(6):769–789.

González-Peláez, S.S. 2013. Almeja generosa de Bahía Magdalena: dinámica poblacional y consideraciones para el manejo. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. 103p.

González-Peláez, S.S., I. Leyva-Valencia, S. Pérez-Valencia, y 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, y J.J. Bautista-Romero. 2014. Modelling geoduck clam growth: multimodel inference in Panopea globosa from the southwestern Baja California Peninsula, Mexico. Journal of Shellfish Research. En prensa.

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

Goodwin, C.L. y B. Pease. 1989. Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest) - Pacific geoduck clam. U. S. Fish and Wildlife Service Biological Report. 82(11):14.

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

Gribben, P.E. y R.G. Creese. 2005. Age, Growth, and Mortality of the New Zealand Geoduck Clam, *Panopea zelandica* (Bivalvia: Hiatellidae) in Two North Islands Populations. Bulletin of Marine Science. 77(1):119–135.

Grosjean, P. 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck , 1816). Universite Libre de Bruxelles,

Haddon, M. 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC Press, Boca Ratón, FL. 449p.

Heibo, E., C. Magnhagen, y L.A. Vøllestad. 2005. Latitudinal variation in life-history traits in eurasian perch. Ecology. 86(12):3377–3386.

Hernandez, A. y W. Kempton. 2003. Changes in fisheries management in Mexico: Effects of increasing scientific input and public participation. Ocean & Coastal Management. 46(6-7):507–526.

Hernández-Palacios, E., M.L. Argote-Espinoza, A. Amador-Buenrostro, y M. Mancilla-Peraza. 1996. Simulación de la circulación barotrópica inducida por viento en Bahía Sebastián Vizcaíno, B. C. Atmósfera. 9(3):171–188.

Hilborn, R. y M. Mangel. 1997. The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in population biology. Princeton Academic Press, Princeton, NJ. 315p.

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

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

Jacobson, L.D., C.H. Nancy, y J.T. Barnes. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin. 92(4):711–724.

Jansen, J.M., A.E. Pronker, S. Kube, A. Sokolowski, J.C. Sola, M. a Marquiegui, D. Schiedek, S. Wendelaar Bonga, M. Wolowicz, y H. Hummel. 2007. Geographic and seasonal patterns and limits on the adaptive response to temperature of European *Mytilus spp.* and *Macoma balthica* populations. Oecologia. 154(1):23–34.

Johnson, J.B. y K.S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends in ecology & evolution. 19(2):101–8.

Jones, D.S., I. Thompson, y W. Ambrose. 1978. Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. Marine Biology. 47(1):63–70.

Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. Fisheries Research. 81(2-3):229–235.

Katsanevakis, S. 2007. Growth and mortality rates of the fan mussel *Pinna nobilis* in Lake Vouliagmeni (Korinthiakos Gulf, Greece): a generalized additive modelling approach. Marine Biology. 152(6):1319–1331.

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

Kilada, R.W., D. Roddick, y K. Mombourquette. 2007. Age determination, validation, growth and minimum size of sexual maturity of the Greenland smoothcockle (*Serripes groenlandicus*, Bruguiere, 1789) in Eastern Canada. Journal of Shellfish Research. 26(2):443–450.

King, J.R. y G. a. McFarlane. 2003. Marine fish life history strategies: applications to fishery management. Fisheries Management and Ecology. 10(4):249–264.

King, M. 2007. Fisheries Biology, Assessment and management. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 382p.

Kuha, J. 2004. AIC and BIC: Comparisons of Assumptions and Performance. Sociological Methods & Research. 33(2):188–229.

Laine, A.O., W.T. Momot, y P.A. Ryan. 1991. Accuracy of using scales and cleithra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario Lake. North American Journal of Fisheries Management. 11(2):220–225.

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

Link, W. a y R.J. Barker. 2006. Model weights and the foundations of multimodel inference. Ecology. 87(10):2626–35.

Lochead, J., D. Gillespie, y C. Hand. 2012a. Storm-induced anastrophic burial of the Pacific geoduck (*Panopea generosa*) on the west coast of Vancouver Island. Journal of Shellfish Research. 31(4):959–967.

Lochead, J., Z. Zhang, y C. Hand. 2012b. The impact of increased accuracy in geoduck (*Panopea generosa*) age determination on recommended exploitation rates. Journal of Shellfish Research. 31(4):969–976.

Lynn, R.J., S.J. Bograd, T.K. Chereskin, y A. Huyer. 2003. Seasonal renewal of the California Current: The spring transition off California. Journal of Geophysical Research. 108(C8):3279.

Lynn, R.J. y J.J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. Journal of Marine Research. 92:12947–12966.

Magnusson, A., A.E. Punt, y R. Hilborn. 2013. Measuring uncertainty in fisheries stock assessment: the delta method, bootstrap, and MCMC. Fish and Fisheries. 14(3):325–342.

Mercier, L., J. Panfili, C. Paillon, A. N'diaye, D. Mouillot, y A.M. Darnaude. 2011. Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). Estuarine, Coastal and Shelf Science. 92(4):534–545.

Morsán, E. y N.F. Ciocco. 2004. Age and growth model for the southern geoduck, *Panopea abbreviata*, off Puerto Lobos (Patagonia, Argentina). Fisheries Research. 69:343–348.

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

Myung, I.J. 2003. Tutorial on maximum likelihood estimation. Journal of Mathematical Psychology. 47(1):90–100.

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

Okamura, H., a E. Punt, Y. Semba, y M. Ichinokawa. 2013. Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age verification. Journal of Fish Biology. 82(4):1239–49.

Orensanz, J.M., R. Hilborn, y A.M. Parma. 2000. Harvesting Methuselah's clams- Is the geoduck fishery sustainable, or just apparently so? Canadian Stock Assesment Secretariat: Research Document. 175:2–65.

Orensanz, J.M.L., C.M. Hand, A.M. Parma, y J. Valero. 2004. Precaution in the harvest of Methuselah's clams — the difficulty of getting timely feedback from slow-paced dynamics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 61:1355–1372.

Perry, A.L., P.J. Low, J.R. Ellis, y J.D. Reynolds. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science (New York, N.Y.). 308(5730):1912–5.

Pörtner, H.O. y R. Knust. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. Science (New York, N.Y.). 315(5808):95–97.

Quinn II, T.J. y R.B. Deriso. 1999. Quantitative fish dynamics. Oxford University Press, New York. 542p.

Rabaoui, L., S. Tlig Zouari, S. Katsanevakis, y O.K. Ben Hassine. 2007. Comparison of absolute and relative growth patterns among five *Pinna nobilis* populations along the Tunisian coastline: an information theory approach. Marine Biology. 152(3):537–548.

Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. Fish Physiology Vol. VIII. Academic Press, Inc., New York.

Rodríguez-Domínguez, G., S.G. Castillo-Vargasmachuca, R. Pérez-González, y E. a. Aragón-Noriega. 2012. Estimation of the individual growth parameters of the brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach. Crustaceana. 85(1):55–69.

Rogers-Bennett, L., D.W. Rogers, y S.A. Schultz. 2007. Modeling growth and mortality of red abalone (*Haliotis rufescens*) in northern California. Journal of Shellfish Research. 26(3):719–727.

Roy, K., D. Jablonski, y J.W. Valentine. 2001. Climate change, species range limits and body size in marine bivalves. Ecology Letters. 4:366–370.

Roy, K. y K.K. Martien. 2001. Latitudinal distribution of body size in north-eastern Pacific marine bivalves. Journal of Biogeography. 28(4):485–493.

Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statiscally stable parameters. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 38:1128–1140.

Sexton, J.P., P.J. McIntyre, A.L. Angert, y K.J. Rice. 2009. Evolution and ecology of species range limits. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 40(1):415–436.

Shaul, W. y L. Goodwin. 1982. Geoduck (*Panope generosa*: Bivalvia) age as determined by internal growth lines in the shell. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 39:632–636.

Siddon, C. 2007. Evaluation of the southeastern Alaska geoduck (*Panopea abrupta*) stock assessment methodologies. Alaska Department of Fish and Game, Special Publication. 07(02):14.

Sloan, N.A. y S.M.C. Robinson. 1984. Age and gonad development in the geoduck clam *Panope abrupta* (Conrad) from Southern British Columbia, Canada. Journal of Shellfish Research. 4(2):131–137.

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters. 10(12):1115–23.

Somero, G.N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. Integrative and Comparative Biology. 42(4):780–9.

Sørensen, J.G., T.N. Kristensen, y V. Loeschcke. 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. Ecology Letters. 6(11):1025–1037.

Strom, A. 2004. North Pacific climate recorded in growth rings of geoduck clams: A new tool for paleoenvironmental reconstruction. Geophysical Research Letters. 31(6):L06206.

Thompson, I., D.S. Jones, y D. Dreibelbis. 1980. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Mollusca: Bivalvia). Marine Biology. 57(1):25–34.

Ulltang, Ø. 1996. Stock assessment and biological knowledge: can prediction uncertainty be reduced? ICES Journal of Marine Science. 53(4):659–675.

Vadopalas, B., T.W. Pietsch, y C.S. Friedman. 2010. The proper name for the geoduck: resurrection of *Panopea generosa* Gould, 1850, from the synonymy of *Panopea abrupta* (Conrad, 1849) (Bivalvia: Myoida: Hiatellidae). Malacologia. 52(1):169–173.

Vadopalas, B., C. Weidman, y E.K. Cronin. 2011. Validation of age estimation in geoduck clams using the bomb radiocarbon signal. Journal of Shellfish Research. 30(2):303–307.

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.

Walters, C. y D. Ludwig. 1994. Calculation of Bayes posterior probability distribution for key population parameters. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 51:713–722.

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

Ward, E.J. 2008. A review and comparison of four commonly used Bayesian and maximum likelihood model selection tools. Ecological Modelling. 211(1-2):1–10.

Witman, J.D. y K. Roy. 2009. Marine Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago. 424p.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. 633p.

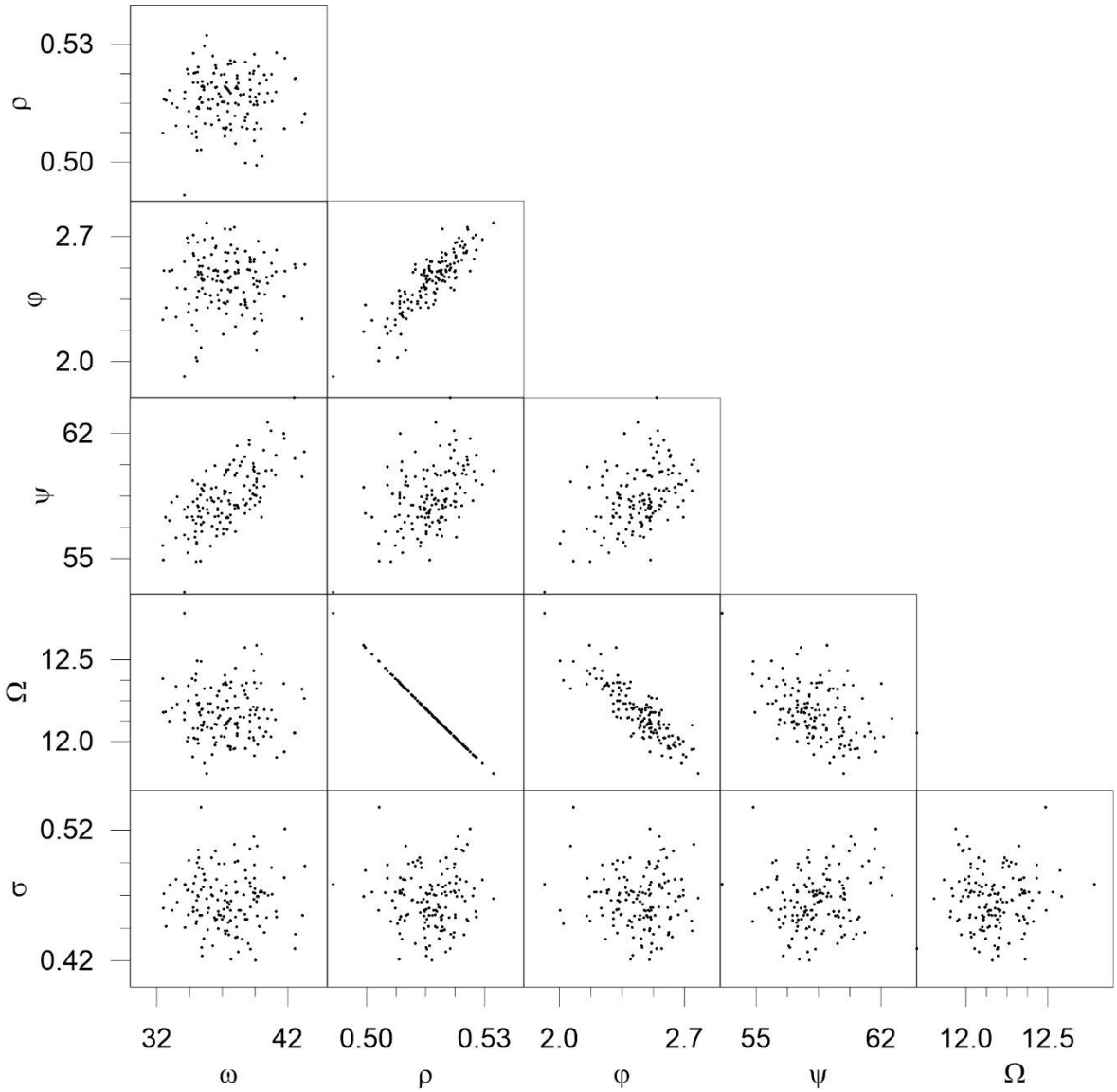
Zaytsev, O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante, y A. Gallegos-García. 2003. Coastal upwelling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. Journal of Oceanography. 59:489–502.

Zhang, Y. y J.L. Payne. 2012. Size-frequency distributions along a latitudinal gradient in middle permian fusulinoideans. PloS one. 7(6):e38603.

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

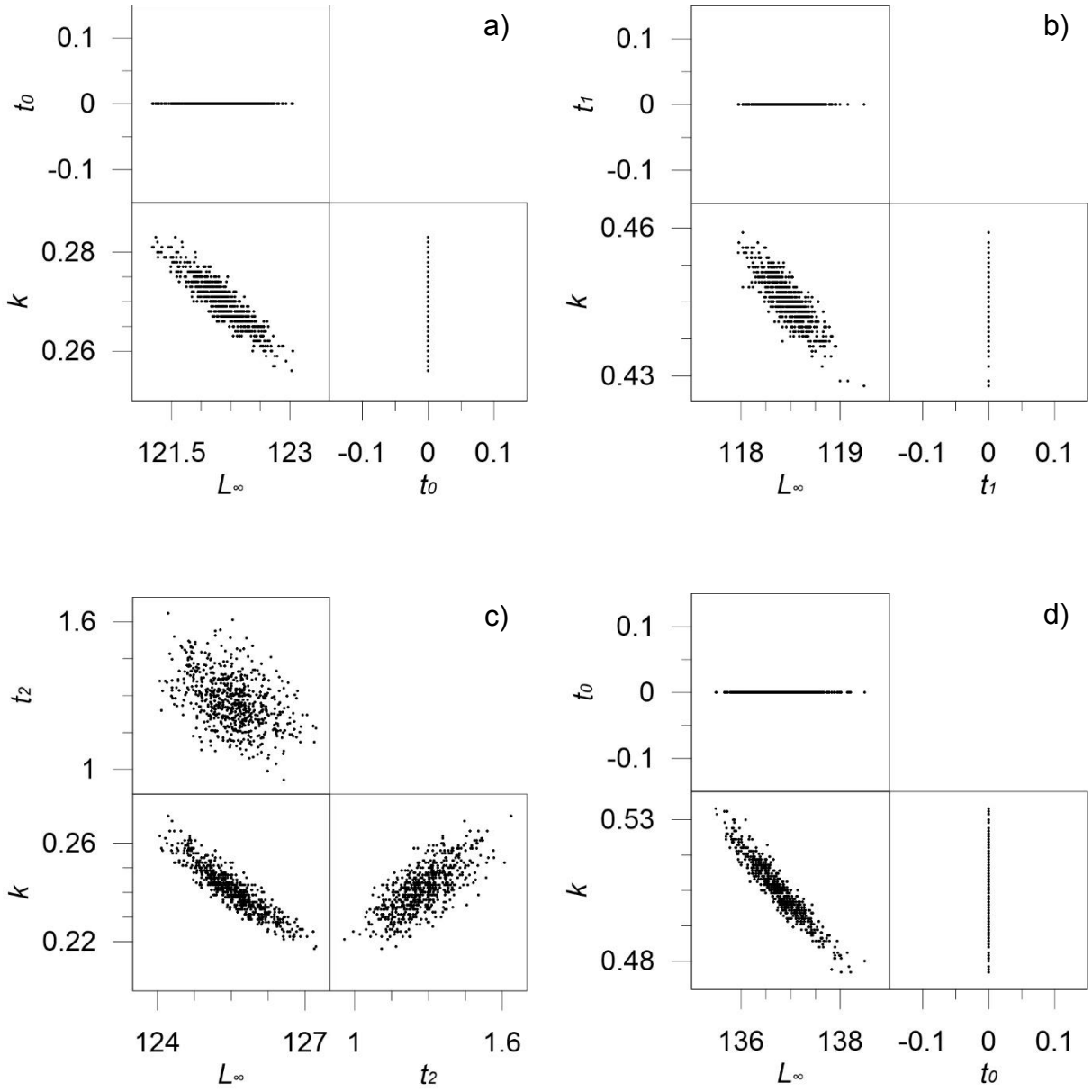
11. ANEXO I

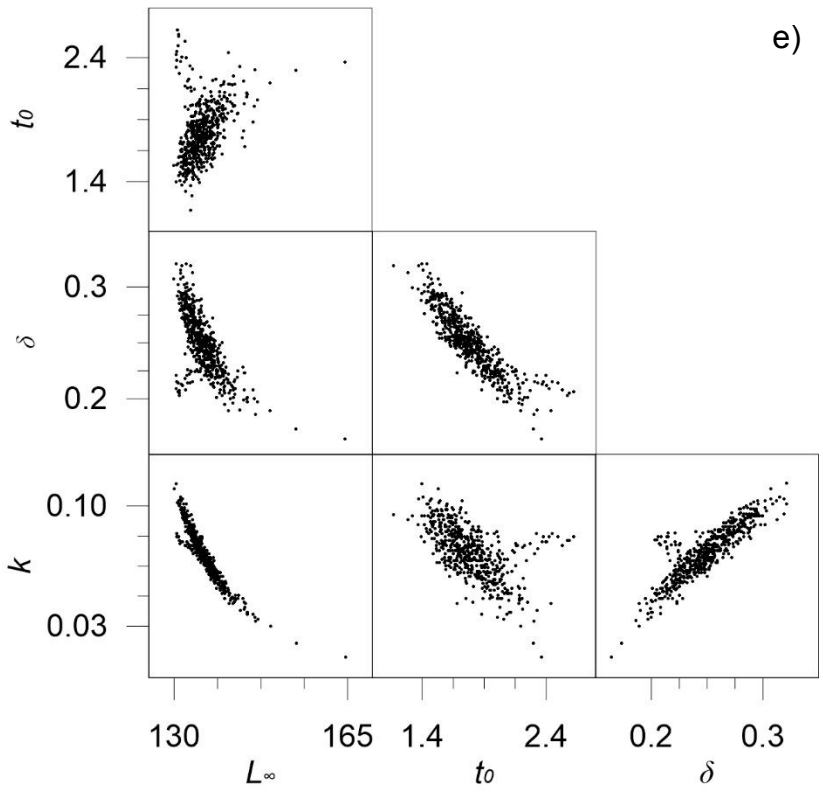
Simulaciones Monte Carlo del modelo sinusoidal del *IIM* de *P. generosa.*



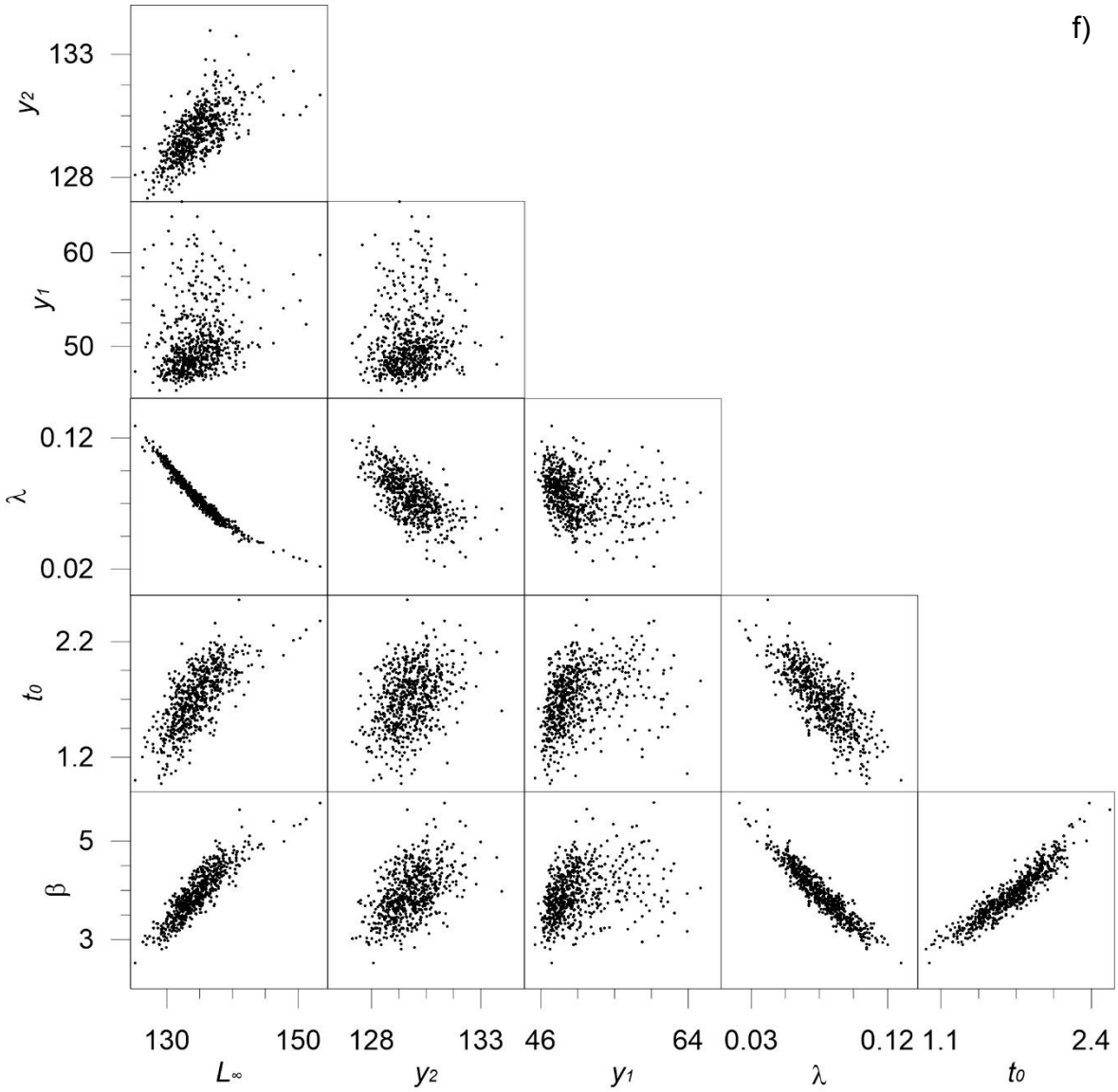
12. ANEXO II

Simulaciones Monte Carlo de los seis modelos empleados en el método de inferencia de modelos múltiples ajustados con *SCR*: von Bertalanffy (a), Gompertz (b), Logístico (c), Johnson (d), Generalizado de von Bertalanffy (e) y Schnute (f).



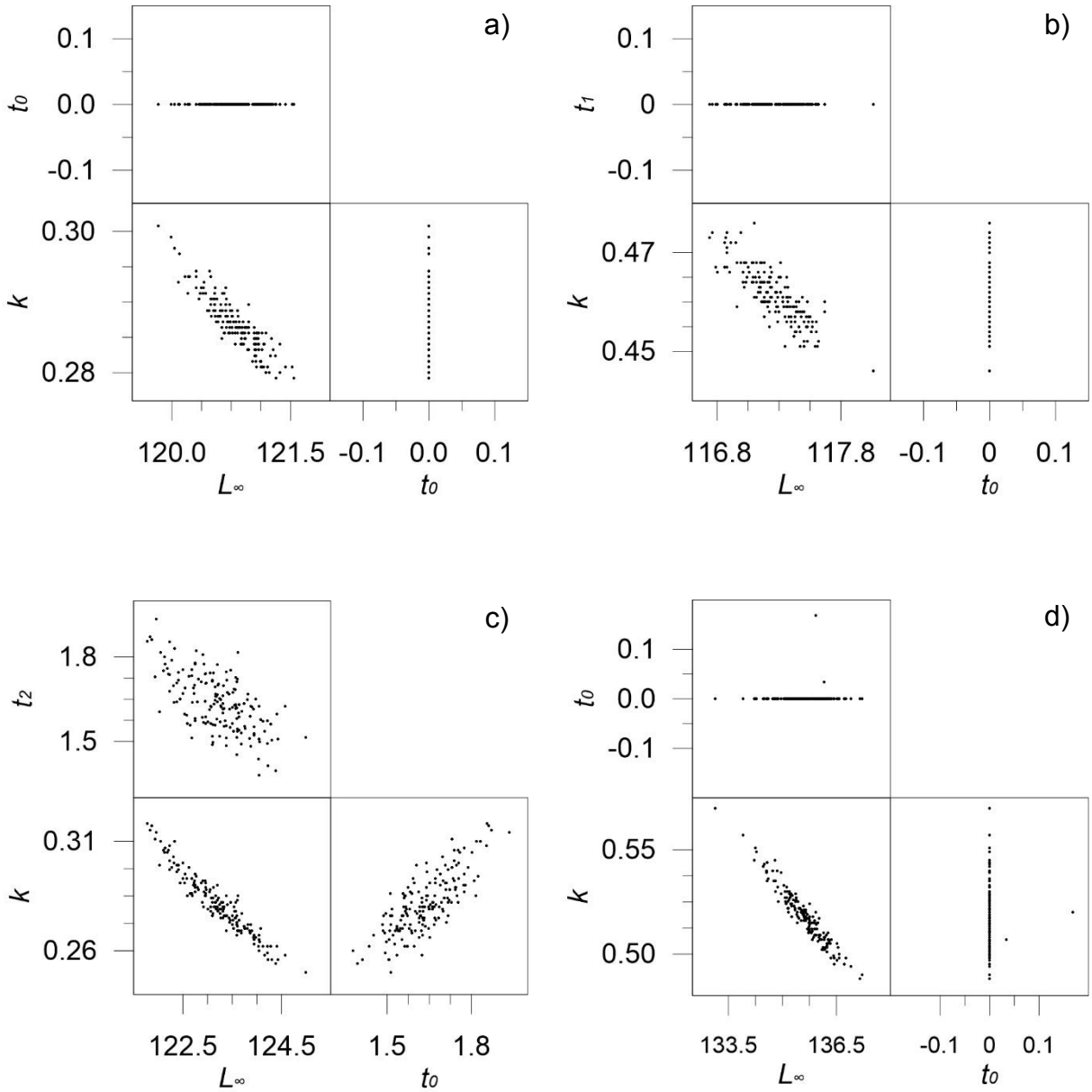

e)
2.4
1.4
t_0
0.3
0.2
δ
0.10
0.03
k
130
165
L_∞
1.4
2.4
t_0
0.2
0.3
δ

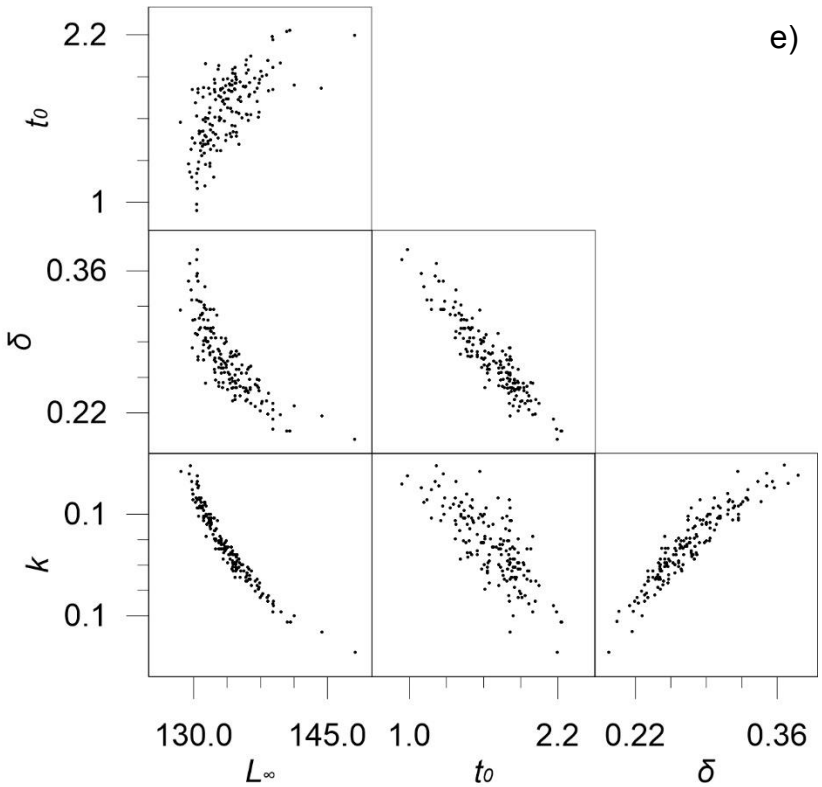
f)


133
128
y_2
60
50
y_1
0.12
0.02
λ
2.2
1.2
t_0
5
3
β
130
150
L_∞
128
133
y_2
46
64
y_1
0.03
0.12
λ
1.1
2.4
t_0

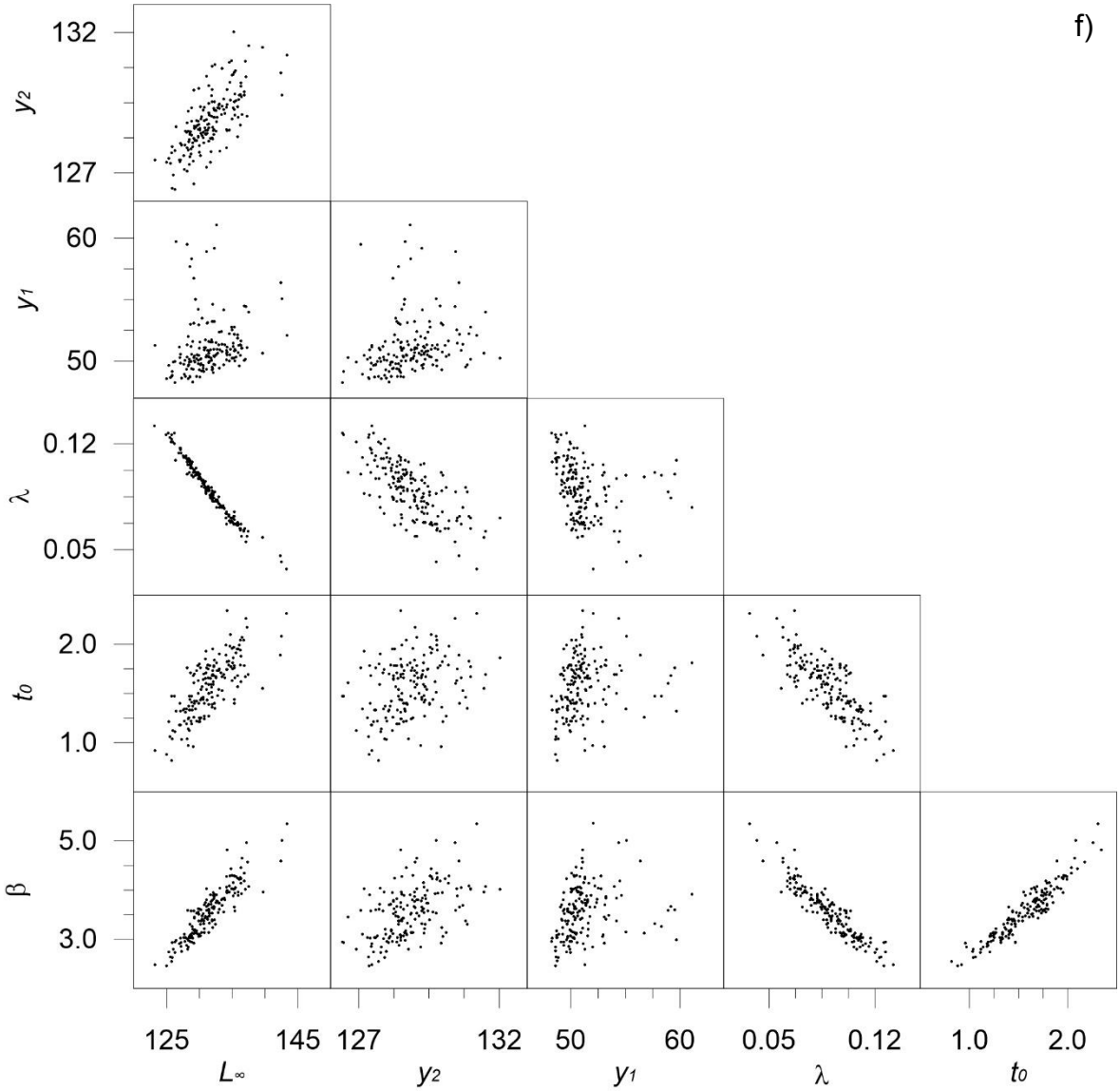
13. ANEXO III

Simulaciones Monte Carlo de los cinco modelos empleados en el método de inferencia de modelos múltiples ajustados con máxima verosimilitud: von Bertalanffy (a), Gompertz (b), Logístico (c), Johnson (d), Generalizado de von Bertalanffy (e) y Schnute (f).




e)
2.2
1
t_0
0.36
0.22
δ
0.1
0.1
k
130.0
145.0
L_∞
1.0
2.2
t_0
0.22
0.36
δ

f)


132
127
y_2
60
50
y_1
0.12
0.05
λ
2.0
1.0
t_0
5.0
3.0
β
125
145
L_∞
127
132
y_2
50
60
y_1
0.05
0.12
λ
1.0
2.0
t_0

14. ANEXO IV

Cartas de aceptación de artículos sometidos derivados del presente trabajo de investigación:

1) Sinusoidal function modeling applied to age validation of geoduck clams *Panopea generosa* and *P. globosa*.....75

2) Geoduck clam *Panopea generosa* growth at its southern distribution limit in North America using multi-model inference approach.....76

National Shellfisheries Association

Est. 1908

July 22, 2014

Dear Dr. Lluch Cota,

As guest editors for the forthcoming Journal of Shellfish Research special issue on geoduck clams, we are pleased to be able to inform you that the manuscript entitled , "Sinusoidal function modeling applied to age validation of geoduck clams *Panopea generosa* and *P. globosa*" MS # 15g, authored by J. Jesús Bautista-Romero, Sergio Scarry González-Peláez, Enrique Morales-Bojórquez, José Ángel Hidalgo-de-la-Toba, and Daniel Bernardo Lluch-Cota, has completed the peer review process and has been accepted for publication. Thank you for your contribution!

Sincerely,

Brent Vadopalas

Jonathan P. Davis

Jonathan P. Davis
Guest Co-Editors
Journal of Shellfish Research

National Shellfisheries Association

Est. 1908

November 11, 2014

Dear Dr. Lluch Cota,

As guest editors for the forthcoming Journal of Shellfish Research special issue on geoduck clams, we are pleased to be able to inform you that the manuscript entitled , "Geoduck clam Panopea generosa growth at its southern distribution limit in North America using multi-model inference approach" by José Angel Hidalgo-de-la-Toba, Sergio Scarry González-Peláez, Enrique Morales-Bojórquez, J. Jesús Bautista-Romero and Daniel Bernardo Lluch-Cota has completed the peer review process and has been accepted for publication.

Sincerely,

Brent Vadopalas

Jonathan P. Davis

Jonathan P. Davis
Guest Co-Editors
Journal of Shellfish Research