



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**EDAD, CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE
Spondylus crassisquama, LAMARCK, 1819, EN LA
LAGUNA OJO DE LIEBRE, BAJA CALIFORNIA SUR,
MÉXICO**

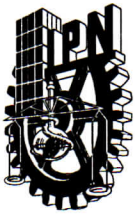
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

LIC. BIOL. OLIVIA ECHAZABAL SALAZAR

LA PAZ, B.C.S., AGOSTO DE 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 12 del mes de Agosto del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"EDAD, CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE *Spondylus crassisquama*,
LAMARCK, 1819, EN LA LAGUNA OJO DE LIEBRE, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"**

Presentada por el alumno:

ECHAZABAL Apellido paterno	SALAZAR materno	OLIVIA nombre(s)
		Con registro: B 1 6 0 7 4 3

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

M. en C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE
Director de Tesis

M en C. VÍCTOR GERARDO VARGAS LÓPEZ
2º. Director de Tesis

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

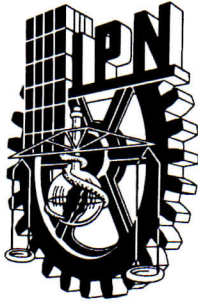
DR. ENRIQUE HIPARCO NAVA SÁNCHEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 21 del mes de Agosto del año 2018

El (la) que suscribe BIÓL. OLIVIA ECHAZABAL SALAZAR Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B160743 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

M. en C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE Y M. en C. VÍCTOR GERARDO VARGAS LÓPEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EDAD, CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE *Spondylus crassisquama*, LAMARCK, 1819,

EN LA LAGUNA OJO DE LIEBRE, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: oechazabal92@gmail.com - golfocal@yahoo.com.mx - victor.vargasl@inapesca.gob.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIÓL. OLIVIA ECHAZABAL SALAZAR

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A mis abuelos, los cuales han sido mi ejemplo a seguir

Donde sea que estén, gracias por tanto

Los extraño y amo cada segundo

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Instituto Politécnico Nacional (IPN), Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) y Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP-La Paz) por su apoyo y formación académica y profesional. A la Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) y Beca de Movilidad Académica Internacional apoyada por la Coordinación de Cooperación Académica del IPN (CCA) por su apoyo económico otorgado.

Al Centro Nacional de Acuicultura e Investigaciones Marinas de Santa Elena, Ecuador (CENAIM-ESPOL). Especialmente a los investigadores que me abrieron las puertas al inmenso campo de la acuicultura: MC. Adrián J. Márquez Montiel, MC. Jormil E. Revilla Molina, Dr. César Lodeiros Seijo y Biol. Mar. Daniel Rodríguez. Espero poder seguir colaborando con ustedes siempre, y con todos los amigos que encontré durante mi estancia: Jorge, Eduardo, Leandro, Gaby, Bolívar y todos los chicos de Manta, Quito y Guayaquil.

A mis tutores MC. Marcial T. Villalejo Fuerte, MC. Víctor G. Vargas López, a los doctores Francisco Arreguín Sánchez, Manuel J. Zetina Rejón, Enrique H. Nava Sánchez, Alberto Sánchez González y al MC. Marcelino Ruiz Domínguez por su ayuda y conocimientos siempre que los necesité. Igualmente, a todos los profesores que formaron parte de mis materias a lo largo de la maestría, al personal de CICIMAR, Laboratorio de Química y Laboratorio de Biología de Invertebrados.

A mis masas Laura, Nay, Say y Rosy. A mi querida comunidad de cubanos paceños, en especial a Lali, mis tosis Clau y Marian, Eli, Isa, Diana, Félix, Adri, Ailet y Yalén. A todos los amigos que tuve el gusto de conocer y me hicieron sentir como en casa, a Jessy, Edgar, Huguito, Rubén, Ana, Tavo, Yaromir, David, Itzi, Manuel, Harold, Rafa y a todos mis compañeros de ASCIMAR.

A José R. Vélez Tacuri, especialmente a ti, por acompañarme innumerables horas de estrés, ansiedad y cansancio, pero aún más por quererme y convertir esos momentos en alegrías y recuerdos inolvidables. Aprendí mucho de ti, eres una gran persona, inteligente y emprendedora. No sé cómo lo logras, pero siempre me hacer sonreír y por eso y mucho más te estaré siempre agradecida....

Finalmente, a mi familia, sin los cuales no hubiese llegado hasta aquí en un principio, gracias por sus consejos, amor e impulsos para superarme cada día y lograr paso a paso lo que me proponga. Los amo inmensamente....

Gracias a todos de corazón

LISTA DE FIGURAS	v
LISTA DE TABLAS	vii
GLOSARIO	viii
RESUMEN	x
ABSTRACT	xi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	4
Distribución	5
Aspectos morfológicos y ecológicos	5
Edad y crecimiento	8
Mortalidad	17
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	19
JUSTIFICACIÓN	19
HIPÓTESIS	20
OBJETIVO GENERAL	20
Objetivos específicos	20
ÁREA DE ESTUDIO	21
MATERIALES Y MÉTODOS	22
Muestreo	22
Estimación de estructura de tallas	23
Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	23
Estimación de la edad	25
Estructura de edades	26
Retrocálculo de tallas y edades	27
Estimación del crecimiento	28
Mortalidad	32
RESULTADOS	35
Muestreo	35
Estructura de tallas	35
Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	37
Edad	41
Retrocálculo de tallas y edades	42
Crecimiento	44
Mortalidad	47
DISCUSIÓN	49
Estructura de tallas	49
Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	51

Edad	55
Retrocálculo de tallas y edades	57
Crecimiento	59
Mortalidad	63
CONCLUSIONES	66
RECOMENDACIONES	67
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
ANEXO 1	85

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de <i>S. crassisquama</i> en el Pacífico (modificado de Medina-Espinoza, 2013).....	5
Figura 2. Morfología de <i>S. crassisquama</i> (tomado de Villalejo-Fuerte <i>et al.</i> , 2015). Vista externa de la valva izquierda (A) e interna de la valva derecha (B) donde se aprecia el color característico de la especie y sus espinas conspicuas.	6
Figura 3. Distribución de <i>S. crassisquama</i> al norte de la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.	21
Figura 4. Altura de la concha (AC) de <i>S. crassisquama</i> medida en los ejemplares muestreados.	22
Figura 5. Concha de <i>S. crassisquama</i> A. Corte longitudinal realizado en la valva izquierda de la concha B. Se observan las marcas de crecimiento presentes en el diente de la charnela.	23
Figura 6. Muestras de CaCO ₃ tomadas en cada marca de crecimiento presente en la concha de <i>S. crassisquama</i>	25
Figura 7. Distribución de tallas de <i>S. crassisquama</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.	35
Figura 8. Boxplot de la distribución de tallas por mes de <i>S. crassisquama</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México. Las líneas transversales representan la talla media, las cajas la desviación estándar de la media y las líneas verticales la distribución de tallas por mes.....	36
Figura 9. Distribución de tallas por mes de <i>S. crassisquama</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.	37
Figura 10. Porcentaje del tipo de borde depositado en la concha de <i>S. crassisquama</i> y su relación con la temperatura superficial del mar durante 2016 (TSM).....	38
Figura 11. Predicciones isotópicas del comportamiento del $\delta^{18}\text{O}$ en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.	39
Figura 12. Porcentaje del tipo de borde depositado en la concha de <i>S. crassisquama</i> y su relación con las predicciones isotópicas promedios del comportamiento del $\delta^{18}\text{O}$ en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México, durante 2016.....	39
Figura 13. Comportamiento del $\delta^{18}\text{O}_r$ en los anillos de crecimiento de cada ejemplar de <i>S. crassisquama</i> analizado. T: banda translúcida O: banda opaca. Cada par de T-O consiste en un año de crecimiento, corroborado por los valores isotópicos presentes en cada banda. ...	40
Figura 14. Estructura de edades de <i>S. crassisquama</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.	41
Figura 15. Estructura de edades mensuales de <i>S. crassisquama</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.	42
Figura 16. Relación entre la altura del diente de la charnela (ACh) y la altura de la concha (AC) de <i>S. crassisquama</i>	43
Figura 17. Dispersión de tallas observadas y retrocalculadas para <i>S. crassisquama</i> en Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. A: Composición total de tallas B: Tallas promedio.....	43

Figura 18. Ajuste de la curva de crecimiento de los modelos evaluados, en cuatro de los escenarios analizados para el crecimiento individual de <i>S. crassisquama</i>	44
Figura 19. Ajuste de la curva de crecimiento de los modelos evaluados, correspondiente al análisis de los anillos de crecimiento <i>S. crassisquama</i> (quinto escenario).	45
Figura 20. Curva de captura linealizada basada en los datos de composición de edades de <i>S. crassisquama</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.	48

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de crecimiento determinados a partir del enfoque multimodelos para <i>S. crassisquama</i> . (AC_{∞} : cm, k: cm/año, t_0 : años)	45
Tabla 2. Valores obtenidos a partir del análisis del criterio de selección de Akaike.	46
Tabla 3. Parámetros de crecimiento de <i>S. crassisquama</i> obtenidos por el modelo de crecimiento von Bertalanffy. (AC_{∞} : cm, k: cm/año, t_0 : años)	47

GLOSARIO

Banda translúcida: Zona menos densa de la concha debido a menor concentración de carbonato de calcio y aragonita, por lo que permite el paso de la luz. Aparece clara con luz transmitida y oscura con luz reflejada, generalmente se forma en el período de crecimiento lento.

Banda Opaca: Zona más densa de la concha debido a mayor concentración de carbonato de calcio y aragonita, por lo que inhibe el paso de la luz. Aparece oscura con luz transmitida y clara con luz reflejada, generalmente se forma en el período de crecimiento rápido.

Calceína: Compuesto fluorescente, fácil de usar y detectar, que se une con el carbonato de calcio en aquellas estructuras biomineralizadas en crecimiento. La marca es visible solo bajo la luz azul y los conjuntos de filtros apropiados, duradera y en la mayoría de los casos no afecta la supervivencia del organismo.

Criterio de información de Akaike. Método de confrontación de hipótesis múltiples donde se evalúa una serie de modelos, los cuales son jerarquizados y ponderados; obteniendo así una medida cuantitativa del soporte estadístico de cada modelo en referencia a los datos observados.

Enfoque multimodelo: Conjunto de modelos utilizados para describir el crecimiento de una especie. Según las características propias de cada uno se ajustarán mejor a los datos analizados.

Epibiontes. Organismos que viven por lo menos una fase de su ciclo vital sobre otro de mayor tamaño, al cual generalmente no le causa ningún problema.

Grupo de Edad: Grupo de organismos de edad similar o con el mismo número de marcas de crecimiento.

Marca de Crecimiento: Conjunto de una banda opaca seguida por una banda translúcida cuya deposición se encuentra asociada a un período de tiempo determinado (e.g. un año).

Retrocálculo: Técnica que permite utilizar las marcas de crecimiento presentes en estructuras como otolitos, escamas, vértebras, huesos y conchas para estimar las dimensiones corporales del ejemplar en edades previas de su historia de vida, a través de relaciones entre mediciones de la estructura donde se encuentra la marca y las dimensiones del organismo.

Tipo de borde: Banda translúcida u opaca que se deposita sobre el borde de una estructura en la concha (e.g. diente de la charnela, umbo) y que representa el crecimiento más reciente.

Validación de la edad: Confirmar por métodos cualitativos o cuantitativos la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento.

Φ' : Índice de crecimiento estándar que permite comparar diferentes estimados de la función de crecimiento

RESUMEN

La captura comercial de la concha espina *Spondylus crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, se encuentra regulada precautoriamente desde el 2013. Para proponer y mejorar dichas medidas de manejo es necesario determinar los parámetros poblacionales que caracterizan a esta especie, tales como su edad, crecimiento y mortalidad. Para ello se muestrearon mensualmente 40 ejemplares, de marzo a diciembre de 2016. Se midió la altura de la concha (AC) a los ejemplares capturados y se realizaron cortes longitudinales para cuantificar los anillos de crecimiento presentes en el diente de la charnela. La periodicidad de formación de las marcas de crecimiento fue analizada a partir del porcentaje mensual del tipo de borde encontrado en cada concha, predicciones del comportamiento de $\delta^{18}\text{O}$ y valores reales del $\delta^{18}\text{O}$ obtenidos en cada anillo. La determinación de la edad se realizó contando las bandas translúcidas en cada concha y se aplicó el retrocálculo de Fraser-Lee. Se utilizó un enfoque multimodelo para describir el crecimiento individual de la especie (von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Schnute Tipo 1) y el criterio de selección de Akaike (AIC) para determinar cuál modelo presenta un mejor ajuste. Por último, se estimó el parámetro Φ' , la longevidad y la mortalidad natural, por pesca y total. La talla promedio de *S. crassisquama* fue de 10.71 ± 1.30 cm de AC. La estacionalidad del crecimiento es anual. Se identificaron 18 grupos de edad desde el 2 al 22, para una edad media de 7 años. Se encontró que el diente de la charnela no es adecuado para realizar el retrocálculo. Finalmente, el modelo que mejor describe el crecimiento de esta especie es el de von Bertalanffy. Los parámetros para la especie quedaron definidos para $AC_{\infty} = 11.64$ cm, $k = 0.44$ cm/año, $t_0 = 0.14$ años y $\Phi' = 1.78$. La concha espina presenta una longevidad entre 6 y 7 años y una baja mortalidad natural ($M = 0.13$ /año) y por pesca ($F = 0.11$ /año).

Palabras clave: bivalvo; isótopos estables; enfoque multimodelo; parámetros poblacionales, administración pesquera.

ABSTRACT

The commercial capture of the spine shell *Spondylus crassisquama* in the Ojo de Liebre Lagoon has been precautionary regulated since 2013. To propose and improve these management measures it is necessary to determine the population parameters that characterize this species, such as its age, growth and mortality. For this, 40 specimens were sampled monthly, from March to December 2016. The height of the shell (AC) was measured to the captured specimens and longitudinal cuts were made to quantify the growth rings present in the tooth of the hinge. The periodicity of formation of the growth marks was analyzed from the monthly percentage of the type of edge found in each shell, predictions of the behavior of $\delta^{18}\text{O}$ and real values of $\delta^{18}\text{O}$ obtained in each ring. Age was determined by counting the translucent bands in each shell and the Fraser-Lee retrocalculation was applied. A multimodal approach was used to describe the individual growth of the species (von Bertalanffy, Gompertz, Logistic and Schnute Type 1) and the Akaike selection criteria (AIC) to determine which model presents a better fit. Finally, the parameter Φ' , longevity and natural mortality, fishing and total were estimated. The average size of *S. crassisquama* was 10.71 ± 1.30 cm of AC. The seasonality of the growth is annual. We identified 18 age groups from 2 to 22, for an average age of 7 years. It was found that the tooth of the hinge is not suitable for retrocalculation. Finally, the model that best describes the growth of this species is that of von Bertalanffy. The parameters for the species were defined for $AC_{\infty} = 11.64$ cm, $k = 0.44$ cm/year, $t_0 = 0.14$ years and $\Phi' = 1.78$. The spine shell has a longevity between 6 and 7 years and a low natural mortality ($M = 0.13$ /year) and fishing ($F = 0.11$ /year).

Keywords: bivalve, stable isotopes; multi-model approach; population parameters, fisheries administration.

INTRODUCCIÓN

El litoral de México presenta una gran variedad de hábitats, dado por la heterogeneidad de tipos de costa, diferentes características climáticas y regímenes hidrológicos que determinan su situación geográfica. Esto les ha permitido a las diversas especies manifestar al máximo su potencial adaptativo bajo condiciones muy variadas (Baqueiro, 1998). Los moluscos forman parte de la gran variedad de especies que se explotan en mayor o menor grado en el país. Su producción en México para 2014 fue de 13 510 330 kg, con valor total de 120 millones de pesos, correspondiente al 8.8 % del volumen y 9.6 % del valor de la producción pesquera nacional (CONAPESCA, 2016), siendo Baja California Sur el principal productor de moluscos en el país (Amezcuca-Castro *et al.*, 2015). Entre las principales capturas de este estado se encuentra el abulón (*Haliotis spp.*), callo de hacha (*Pinna rugosa* y *Atrina maura*), almeja chocolate (*Megapitaria squalida*), almeja generosa (*Panopea globosa*), pata de mula (*Anadara tuberculosa*), almeja catarina (*Argopecten ventricosus*) así como la almeja roñosa (*Chione californiensis*) y la almeja piedrera (*Chione undatella*). Estos recursos son de gran importancia para los pescadores artesanales ya que representan en muchos casos su ingreso principal o como recurso complementario. Especies de importancia como el abulón, ostión y callo de almeja catarina, son en gran parte destinados a la exportación, por lo que día a día crece su importancia como captadores de divisas y han sido objeto de un creciente aprovechamiento pesquero (Baqueiro, 1998).

Los moluscos, integrantes de la clase Bivalvia, Linnaeus, 1758, son conocidos por poseer una concha integrada por dos valvas calcáreas unidas por una bisagra (denominada charnela) en la parte dorsal; que son conectadas por un ligamento elástico parcialmente calcificado y uno o dos músculos aductores encargados del sistema de cierre-apertura de las valvas (Keen, 1971; Giribet y Wheeler, 2002). Dentro de la clase de los bivalvos se encuentra la subclase Pteriomorpha, la cual integra individuos que se caracterizan principalmente por tener conchas de formas muy variadas, por ser principalmente sedentarios, con márgenes del manto de forma libre y que pueden llegar a presentar fijación o cementación (Keen, 1971). Algunas de las familias ubicadas dentro de esta subclase tienen gran importancia

económica. Algunos ejemplos son las familias Ostreidae (ostras), Pectinidae (vieiras), Mytilidae (mejillones), Pinnidae (Callos de hacha) y Spondylidae (espondílicos u ostras espinosas).

Los espondílicos son moluscos que se aferran a sustratos rocosos y su músculo aductor es comestible. Se caracterizan por su fuerte concha, sus espinas exteriores y su coloración que va desde el blanco hasta el púrpura intenso (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2015). Particularmente en América, el género *Spondylus* se encuentra tanto en la provincia Panámica en el Océano Pacífico, como en la región del Caribe (Hocquenghem, 2010). En el Pacífico mexicano y Golfo de California se distribuyen tres especies de dicho género: *S. crassisquama* (Lamarck, 1819), *S. leucacanthus* (Broderip, 1833) y *S. limbatus* (G. B. Sowerby II, 1847); cuya identificación está respaldada por estudios genéticos (Medina-Espinoza, 2013). Aun así, la mayoría de los estudios sobre *Spondylus* están dirigidos a *S. limbatus* ya que es la especie de mayor importancia comercial, lo que conlleva a la existencia de un vacío de información respecto a la dinámica poblacional de las otras dos especies.

Las actividades del sector de la pesca artesanal para las especies del género *Spondylus* han sido poco o nada controladas por la administración y, en su mayoría, se recolectan bajo un régimen de acceso abierto (Lodeiros *et al.*, 2016). Los datos de pesca están limitados a regiones específicas, particularmente el Golfo de California, en México (Cudney-Bueno y Rowell, 2008) y las costas de las provincias de Santa Elena, Manabí y Esmeraldas, en Ecuador (Mackensen *et al.*, 2011). Los pocos estudios de población disponibles han reportado bajas densidades para los *Spondylus* en México. En Baja California Sur, por ejemplo, se estimaron densidades individuales promedio de 1/100 m² para *Spondylus limbatus* (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002). En la parte superior del Golfo de California, las poblaciones parecen estar más sanas que en otras regiones del Golfo y del Pacífico mexicano, en general, alcanzando densidades de hasta 70 - 80 individuos/100 m². Por otro lado, las áreas cercanas a la costa que una vez fueron consideradas ricas para recolectar *Spondylus* han sido virtualmente olvidadas por la casi ausencia del recurso, conduciendo la extracción de los ejemplares a áreas más remotas y más profundas (Cudney-Bueno, 2007).

Debido a que muchas especies de bivalvos son comercialmente importantes y explotadas (McLachlan *et al.*, 1996), se han estudiado las tasas de crecimiento de moluscos para estimar la edad y el crecimiento de los mismos, pero existen problemas prácticos con la mayoría de ellos. Se han usado varios métodos para medir las tasas de crecimiento en la concha, incluyendo análisis de tamaño de distribución de cohortes individuales, análisis de incremento de talla luego de experimentos de marcaje y recaptura, usando diferentes técnicas de etiquetado, análisis de anillos de crecimiento en la superficie externa e interna de la concha, análisis elemental y análisis de isótopos de oxígeno estables. Los análisis de distribución de frecuencia de tallas son ampliamente utilizados para estimar la tasa de crecimiento en especies templadas con cohortes identificables y temporadas con picos de crecimiento. Sin embargo, en las especies subtropicales la reproducción y el crecimiento a menudo ocurren durante todo el año, lo que resulta en la ausencia de cohortes claramente definidas (Urban, 2001). En tales especies, los experimentos de marcaje y recaptura parecen más adecuados para estimar las tasas de crecimiento, más aún porque son baratos y fáciles de aplicar (Fujikura *et al.*, 2003). Sin embargo, los métodos de marcaje tradicionales (por ejemplo, limado de superficie, muescas de borde, pintura de etiquetas, etiquetado) implican el manejo físico de las conchas y la eliminación de su hábitat natural (Jones *et al.*, 1978). Además, los juveniles a menudo no pueden ser marcados debido a su pequeño tamaño.

Por otra parte, las tasas de mortalidad en su mayoría han sido determinadas en estudios de acuicultura, debido a la importancia de este parámetro y la sobrevivencia durante las etapas larvales de los organismos. Son pocos los trabajos que abordan la mortalidad en bivalvos adultos y aquellos que hacen referencia a la misma están dirigidos solo a especies de importancia comercial.

ANTECEDENTES

La familia Spondylidae (Gray, 1826) solo está constituida por el género: *Spondylus* (Linnaeus, 1758). Se estima que existen 76 especies que viven en aguas tropicales y subtropicales en todo el mundo (Lamprell, 2006). Pertenecen a la superfamilia Pectinoidea (Rafinesque, 1815), que incluye a los *Pectinidae*, *Entoliidae* (Teppner, 1922), *Propeamussiidae* (Abbott, 1954), el extinto *Entolioidesidae* (Kasum-Zade, 2003), *Neitheidae* (Sobetski, 1960), *Pernopectinidae* (Newell, 1938) y *Tosapectinidae* (Bieler *et al.*, 2010); con la cual se encuentran emparentados por presentar un resilium triangular con un núcleo medial no mineralizado que se encuentra debajo de la línea de charnela (Waller, 2006). En la ontogenia temprana, todas las especies exhiben una etapa de crecimiento pectiniforme completa, con una muesca de biso, por el cual presumiblemente estas especies se pueden unir al sustrato (Waller, 2006).

Clasificación taxonómica de *Spondylus crassisquama*, tomado de Villalejo-Fuerte *et al.* (2015):

Phyllum: Mollusca

Clase: Bivalvia

Subclase: Pteriomorphia

Orden: Pectinoidea

Superfamilia: Pectinoidea

Familia: Spondylidae

Género: *Spondylus*

Especie: *Spondylus crassisquama* (Lamarck, 1819)

En la literatura también se conoce a *S. crassisquama* como *S. princeps* (Broderip, 1833) (de León-González *et al.*, 1993; Villalejo-Fuerte *et al.*, 2005; Cobo *et al.*, 2008). Recientemente Coan y Valentich-Scott (2012) revisaron la clasificación de *S. princeps* y propusieron como nombre válido *Spondylus crassisquama*, nomenclatura que ha sido mantenida por algunos autores hasta el presente (Mackensen *et al.*, 2012; Mackensen, 2013; Gutiérrez-González y Vargas-López, 2015). No obstante, *S. crassisquama* es el nombre oficial que aparece en World

Register of Marine Species (WoRMS, 2018). Por estas razones, las referencias en el texto del presente trabajo hacen mención a *S. crassisquama* mientras que en los trabajos originales en su mayoría a *S. princeps*.

Distribución

Según Abbot (1974), *S. crassisquama* se distribuye desde el Golfo de California hasta el Golfo de Guayaquil en Ecuador, aunque posteriormente, Skoglund y Mulliner (1996) reportan su aparición desde la Isla de Cedros en el Pacífico mexicano hasta la Isla La Plata en Ecuador (Fig. 1). Se ha reportado que el género puede colonizar las costas de Perú (Puerto Lima) como resultado de eventos El Niño, cuando las aguas cálidas imperan en el lugar (Poutiers, 1995).



Figura 1. Distribución de *S. crassisquama* en el Pacífico (modificado de Medina-Espinoza, 2013).

Aspectos morfológicos y ecológicos

Los Spondylidae están estrechamente relacionados con los Pectinidae (conocidos como pectínidos o vieiras), con quienes comparten los ojos complejos alrededor del manto y un sistema nervioso relativamente desarrollado. En contraste con la biología y ecología general del género, la anatomía general y la morfología son bien conocidas y documentadas (Lamprell, 2006). La valva izquierda de los representantes de dicho género casi siempre es la superior. La cicatriz del músculo

aductor es mayormente posterior a la línea media de la concha, por lo tanto, la valva izquierda presenta la cicatriz del músculo aductor principalmente a la izquierda de la línea media, mientras que la valva derecha tiene una cicatriz principalmente a la derecha de la línea media. En particular, *S. crassisquama* se caracteriza por presentar espinas o dientes de color anaranjado o blanco sobre sus valvas (Fig. 2) y un margen de color rojo brillante que la hace valiosa para la artesanía (Fabara, 2008). La valva izquierda presenta costillas radiales elevadas; seis hileras primarias de espinas en forma de espátula de una longitud media, de una a seis hileras de espinas intersticiales cortas, puntiagudas u ocasionalmente espatuladas. La valva derecha difiere en la zona de fijación, estando apoyadas por costillas concéntricas foliáceas (Lodeiros *et al.*, 2016). El color exterior varía en tonalidad yendo del naranja claro al rojo oscuro e incluso morado, el margen interior de la concha presenta una banda de color amplia a juego con el color exterior (Fig. 2). Existen dos variedades principales: rosa y púrpura, ambas con espinas de color naranja. Pueden encontrarse distintos colores en las dos variedades, con colores menos evidentes en aquellas con discos de color púrpura. El exterior de la concha y sus espinas nunca son blancos, con excepción de una pequeña población en Isla Coronado, al norte de Loreto, Baja California Sur, la cual tiene las puntas de las espinas blancas. Los dientes de la charnela de la valva izquierda son de un color marrón (Skoglund y Mulliner, 1996).

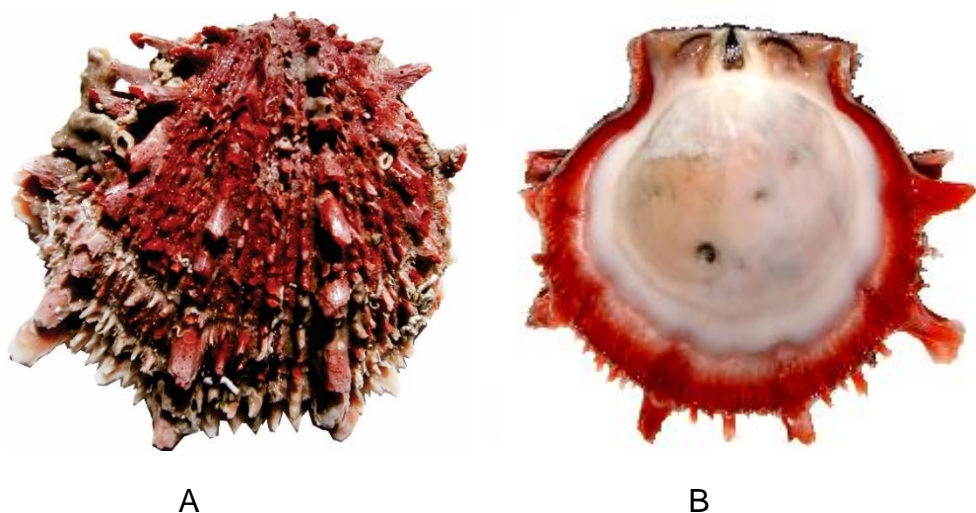


Figura 2. Morfología de *S. crassisquama* (tomado de Villalejo-Fuerte *et al.*, 2015). Vista externa de la valva izquierda (A) e interna de la valva derecha (B) donde se aprecia el color característico de la especie y sus espinas conspicuas.

Generalmente a estos bivalvos se les observa adheridos por la valva derecha (inferior) a fragmentos de roca o coral, habitando fondos arenosos y rocosos, que constituyen islas ecológicas ya que las espinas alargadas y delgadas que recubren las valvas son estructuras donde se fijan organismos epibiontes (de León-González *et al.*, 1993).

En el Golfo de California y el Pacífico mexicano, las conchas de *S. crassisquama* se capturan por buceo libre, con equipo autónomo o semi-autónomo, a profundidades de hasta 50 m. Las tallas de captura van desde los 70 mm de altura de la concha (AC) hasta los 155 mm, aunque son más frecuentes los organismos que miden desde 100 mm de altura de concha hasta los 135 mm (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2015). Los organismos de esta especie, se agregan en “bancos” con una densidad de hasta 2 individuos/m² (Gutiérrez-González y Vargas-López, 2015), se alimentan de fitoplancton y detritus cerca de la base de la pirámide trófica dando al medio ambiente marino el servicio de filtrado de aguas. Al igual que el coral, este bivalvo es fijador de calcio y con el crecimiento de sus valvas calcáreo-silíceas firmemente cementadas a la roca y el coral, contribuye al crecimiento de arrecifes (Fabara, 2008).

En lo que se refiere a investigaciones relacionadas a la embriología y desarrollo larvario en *Spondylus spp.*, solo se ha descrito este ciclo para *Spondylus tenebrosus*, cuyas larvas alcanzan la metamorfosis alrededor de los 21 días (Parnell, 2002) y para *S. limbatus* (Soria *et al.*, 2010; Looor *et al.*, 2016). Esta información ha sido relevante, ya que ha permitido en algunos casos, como el de *S. limbatus*, producciones sostenidas de semillas para impulsar programas pilotos de reintroducción de juveniles en las áreas diezmadas por la sobre-explotación. Sobre *S. crassisquama* solamente se ha realizado un informe técnico donde se aborda, sin profundizar, las fases embriogénicas del desarrollo larval (Cobo *et al.*, 2008). No obstante, la escasa información sobre el ciclo de vida completo de la especie representa una limitante para el avance en las técnicas de cultivo. Solo se ha descrito una talla media de la larva D a las 24h de 115 µm y una talla media de la larva pediveliger a los 15 días de 308 µm (Cobo *et al.*, 2008). Para *S. limbatus*, en dependencia de la densidad de larvas por mL y el fitoplancton que se utilice como alimento, se ha determinado un diámetro de 60.2 ± 1.3 µm para los huevos

fertilizados, una longitud de concha de $98.0 \pm 2.2 \mu\text{m}$ para larvas D obtenidas en 26h y pediveliger ($185.2 \pm 3.9 \mu\text{m}$) en 12 - 14 días. Hacia el día 16 ocurre la metamorfosis y las post-larvas alcanzan un promedio de crecimiento de 5 - 10 $\mu\text{m}/\text{día}$ (Soria *et al.*, 2010; Loor *et al.*, 2016). Las post-larvas en este estadio son capaces de permanecer libres (en estado plantígrado) durante 2 - 3 meses, con movimientos de arrastre hasta que el asentamiento por cementación ocurre en sustratos duros. Loor *et al.* (2016) sugiere que el comportamiento de sedimentación posterior a la larva es característico del género.

La evidencia del tamaño del huevo y la proporción de larvas indica que casi todos los pectínidos y espondílicos tienen desarrollo planctotrófico, ya sea en la Antártida (*Adamussium*), aguas templadas (*Pecten*), aguas tropicales (*Bractechlamys*, *Spondylus*) o profundidades batiales (*Delectopecten*). La planctotrofia es el modo de desarrollo dominante en aguas eufóticas, pero donde los alimentos particulados en suspensión son limitados (por ejemplo, en cuevas poco profundas y en el borde de la plataforma) o donde el entorno parental es extremadamente irregular (arrecifes de coral, crestas oceánicas) (Baqueiro, 1998).

Edad y crecimiento

El crecimiento estacional en los bivalvos está influenciado por la interacción de varias variables ambientales, particularmente la temperatura del agua y el suministro de alimentos (Broom y Mason, 1978; Bayne y Newell, 1983). Se ha encontrado a menudo que la disponibilidad de alimentos ejerce una mayor influencia que la temperatura en la tasa de crecimiento en especies de pectínidos (Orensanz, 1984), así como en especies que habitan en regiones de temperaturas continuamente bajas, como *Chlamys islandica* (Vahl, 1978) y *Adamussium colbecki* (Stockton, 1984). Los pectínidos generalmente son muy vulnerables a los efectos de las bajas salinidades, ya que no pueden mantener un cierre prolongado de la concha. En *Argopecten purpuratus*, el alcance positivo para el crecimiento (determinado a partir de las medidas de la tasa fisiológica) solo se obtuvo a los 27 a 30 ppt. En salinidades más bajas (24 a 18 ppt), el alcance para el crecimiento fue negativo como resultado de los efectos combinados de la reducción del

aclaramiento y las tasas de ingestión y las altas tasas de excreción y respiración aeróbica (Navarro y González, 1998).

Los métodos basados en distribución de longitudes identifican, directa o indirectamente, modas en la distribución de frecuencia, que a su vez, se asumen como grupos de edad (el seguimiento de estos permite la estimación por “barrido o rastreo” de los parámetros de crecimiento) y su variabilidad se debe tanto al crecimiento como a la estructura de tallas. En cambio, los métodos directos proveen la edad real del organismo y la estimación de los parámetros es por ajuste a dichas edades, aproximándose más a la variabilidad en el crecimiento *per se* (Sparre y Venema, 1995). Los experimentos de marcado y recaptura requieren mucho tiempo para recopilar datos, solo deben llevarse a cabo en áreas donde se previenen las actividades pesqueras y en muchos casos resultan costosos por el esfuerzo en la recuperación de las marcas (ya sea por la baja probabilidad de recuperación, o por la necesidad de garantizar un cierto nivel de recuperaciones para realizar el estudio). Los análisis de composición isotópica de oxígeno y carbono también se utilizan para determinar la edad de los bivalvos, aunque la determinación de las condiciones de equilibrio o desequilibrio entre carbonato y agua de mar suele ser difícil, principalmente cuando se producen grandes cambios en la temperatura y composición isotópica en el agua de mar a lo largo del tiempo (Cudney-Bueno y Rowell, 2008).

El recuento de anillos de crecimiento en la concha representa el método más rápido y económico. Dichos anillos o líneas generalmente se producen anualmente durante el período invernal de crecimiento de la concha. Los estudios de marcado-recaptura se utilizan para confirmar que las líneas de crecimiento se forman anualmente, y dicha confirmación es esencial antes de que se puedan usar para construir curvas de crecimiento. Existen muchas dificultades asociadas al uso de anillos en la superficie de la concha. Primero, aunque el método es exitoso para la mayoría de las especies de pectínidos y almejas, es de poca utilidad en los mejillones y las ostras porque los anillos están ausentes o son difíciles de discernir. Las marcas anuales a menudo pueden ser difíciles de distinguir de las líneas de desove o perturbación en la concha, causadas como resultado de tormentas, actividades de dragado, manipulación, trasplante o depredación (Richardson,

2001). Algunos anillos de invierno de pectínidos coinciden con la temporada de desove, pero en otras especies el invierno y los anillos de desove están separados, aunque un tipo es generalmente más llamativo que el otro (Orensanz *et al.*, 1991). La determinación de la edad a menudo no es confiable en especies que no marcan un anillo claro durante el primer año de vida, y también en bivalvos más viejos donde los anillos de crecimiento se cierran al borde de la concha, encontrándose tan cerca que son difíciles o imposibles de diferenciar. Aunque se usa con frecuencia, este método tiene varias debilidades, como la presencia de anillos falsos y en especímenes más antiguos una región umbonal erosionada (Pannella y MacClintock, 1968).

El uso de líneas de crecimiento en secciones de concha es un método alternativo para especies donde los anillos de crecimiento externos están ausentes o son difíciles de ver, como es el caso de *Spondylus spp.* Se toman secciones enteras, o se incrustan en epoxi-resina y luego se seccionan a lo largo del eje de crecimiento máximo. También se pueden usar otras partes de la concha, por ejemplo, el umbo, el diente de la charnela, la cicatriz de la línea paliativa o la cicatriz del músculo aductor posterior (Cota, 2011).

Por otra parte, los isótopos estables de oxígeno han jugado un papel muy importante en la esclerocronología y paleoclimatología, ya que los isótopos de oxígeno (^{16}O y ^{18}O) componen el agua del océano, las nubes y los glaciares. El ^{18}O es más pesado que el ^{16}O , y es por esta razón que el ^{18}O tiende a evaporarse menos, a diferencia del ^{16}O que puede evaporarse con mayor facilidad. Así, el agua del mar se encuentra enriquecida en ^{18}O , mientras que las nubes, la lluvia y los glaciares están enriquecidos en ^{16}O . Durante una época glacial, el hielo sobre los continentes retiene el ^{16}O haciendo aún más rico el agua del océano en ^{18}O , de esta forma, las conchas de los moluscos registran un aumento en la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Cuando existe un periodo más cálido o interglacial, el agua de los continentes (glaciares y lluvia) rica en ^{16}O se va al océano haciendo que el ^{18}O no sea tan abundante como en la época glacial, propiciando que la relación de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ disminuya. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de muestras secuenciales de calcita tomadas a lo largo del crecimiento en la concha, desde el umbo al borde, producen un registro de la temperatura relativa del agua durante la vida del bivalvo mientras estuvo

depositando material (Chute *et al.*, 2012). El incremento significativo del $\delta^{18}\text{O}$ en la concha aumenta conforme la profundidad el cual es un resultado directo del descenso de la temperatura en la columna de agua (es decir la proporción entre ^{18}O con respecto al ^{16}O aumenta) (Fontainer *et al.*, 2006). A medida que la temperatura aumenta, el $\delta^{18}\text{O}$ de carbonato biogénico disminuye en aproximadamente 1, por cada 4 °C a 5 °C de aumento en la temperatura (Grossman y Ku, 1986). Los valores negativos de $\delta^{18}\text{O}$ se asocian con las temperaturas de verano y valores más positivos con temperaturas más frías. Por esto, el perfil del isótopo de oxígeno a lo largo del eje de crecimiento de la concha refleja una cronología de las variaciones estacionales de la temperatura que proporciona una escala de tiempo estacional para medir la tasa de crecimiento (Allmon *et al.*, 1992). Por lo tanto, un año de crecimiento se define como un ciclo anual completo de temperatura y su relación inversa con el $\delta^{18}\text{O}$. Esta relación ya se estableció para los carbonatos biogénicos de *Chione cortezi* (Goodwin *et al.*, 2001) y *S. limbatus* (Cudney-Bueno y Rowell, 2008), en el alto Golfo de California.

Hasta la fecha, se han utilizado registros de alta resolución de $\delta^{18}\text{O}$ de fósiles y bivalvos recientes para reconstruir las temperaturas superficiales del mar (Goodwin *et al.*, 2001; Schöne *et al.*, 2002; Henry y Cerrato, 2007), donde los registros o las temperaturas de la superficie del mar (TSM) medidos están disponibles para comparar directamente con los registros de $\delta^{18}\text{O}$. También se han utilizado registros estables de oxígeno e isótopos de carbono de incrementos de crecimiento anual para reconstruir cambios en la salinidad del agua superficial, concentraciones de nutrientes, profundidad del agua, floraciones estacionales de fitoplancton, corrientes ascendentes, afluencia de agua de fusión e influencias climáticas, por ejemplo, El Niño (Harding *et al.*, 2010). Las proporciones elementales, por ejemplo, Mg/Ca o Sr/Ca en el carbonato de la concha, también se han utilizado como proxies de temperatura, aunque Freitas *et al.* (2006) advierten contra el uso de la relación Mg/Ca como proxy de temperatura debido a la variación sustancial intra e interespecies en la incorporación de Mg a la calcita de concha.

Las conchas contienen excelentes registros de crecimiento y condiciones ambientales. Las proporciones de isótopos de oxígeno en la aragonita proporcionan un reloj estacional (Jones y Quitmyer, 1996; Goodwin *et al.*, 2001), ya que la

relación entre ^{18}O y ^{16}O de aragonita biogénica ($\delta^{18}\text{O}$) se controla principalmente por la relación de temperatura e isótopo de oxígeno del agua en que vivía el molusco (Grossman y Ku, 1986). En los últimos años también se han utilizado varios químicos como marcadores fluorescentes del crecimiento en la concha (calceína, manganeso, rojo alizarina, estroncio, blue comassie). Obviamente, para ser un marcador de crecimiento adecuado, los fluorocromos no deben ser tóxicos y no deben afectar negativamente el crecimiento o la supervivencia. Dentro de la diversidad de marcadores, se ha demostrado que la calceína es una de las más apropiada para determinar los incrementos de crecimiento en bivalvos luego del marcaje (*Perna*: Kaehler y McQuaid 1999; *Mesdesma mactroides*: Lepore *et al.*, 2009; *Donax hanleyanus*: Herrmann *et al.* 2009; *Cerastoderma edule*: Mahé *et al.*, 2010; *Pinctada mazatlanica*: McCoy-Loria y Huato-Soberanis, 2014). La calceína es un compuesto fluorescente, fácil de usar y detectar, que se une con el carbonato de calcio en aquellas estructuras biomineralizadas en crecimiento. Para organismos pequeños como larvas de moluscos, peces y equinodermos con esqueletos calcificados, otolitos o estatolitos, la calceína se puede usar para marcar grandes cantidades de animales. La marca es visible solo bajo la luz azul y los conjuntos de filtros apropiados, por lo que no aumenta la vulnerabilidad de las larvas a los depredadores visuales. La marca es duradera y en taxones como moluscos y peces, en los que las estructuras larvarias de CaCO_3 son retenidos en juveniles y adultos, las etapas posteriores de la vida pueden identificarse potencialmente a partir de estructuras larvarias marcadas. Junto con estas características, un marcador larval útil para los estudios de dispersión debe ser no tóxico y no debe afectar negativamente el crecimiento o la supervivencia. Aunque la calceína en muchos casos no parece tener efectos perjudiciales (Kaehler y McQuaid 1999), algunos estudios han demostrado que las etapas tempranas de vida (larvas y juveniles) son sensible a este marcador (reducción en la supervivencia y/o crecimiento incluso a bajas concentraciones de marcado). No obstante, un número cada vez mayor de investigadores en los últimos años han utilizado la calceína como marcador (Moran y Marko, 2005; McCoy-Loria y Huato-Soberanis, 2014).

La mayoría de los estudios de edad y crecimiento en bivalvos se han enfocado a describir el crecimiento en pectínidos, debido a su importancia comercial. La variabilidad intraespecífica en las tasas de crecimiento y el peso del tejido de estos organismos para una altura de concha dada se ha correlacionado con mayor frecuencia con las diferencias en la profundidad del agua (Shumway y Parsons, 2016, Montero-Serra *et al.*, 2018). Los pectínidos de aguas someras, menos profundas, típicamente muestran mayores tasas de crecimiento que las de aguas más profundas, como lo reportan varios autores para diferentes especies como *Placopecten magellanicus* (MacDonald y Thompson, 1986), *Patinopecten caurinus* (Haynes y Hitz, 1971; MacDonald y Bourne, 1987) y *Pecten maximus* (Mason, 1957). De acuerdo con estos estudios la profundidad *per se* no es el factor limitante, pero, como lo demostró MacDonald y Thompson (1986) para *P. magellanicus*, el crecimiento es promovido por temperaturas relativamente altas y aún más importante, niveles alimenticios más altos en aguas poco profundas que se encuentran dentro de la zona eufótica productiva. Para *Placopecten* de aguas canadienses, las diferencias en el peso somático entre las profundidades fueron más pronunciadas que las diferencias en la altura de la concha. La correlación negativa entre el tamaño máximo y la profundidad reportada para muchas poblaciones de pectínidos apoya el modelo teórico de crecimiento de Sebens (1982), que predice que el tamaño máximo alcanzado por animales con crecimiento indeterminado aumenta con la idoneidad del hábitat (menor estrés fisiológico).

Las curvas de crecimiento ilustran la notable variabilidad en las tasas de crecimiento, longevidad y tamaño máximo exhibidas por los pectínidos. El crecimiento de sus conchas ha sido comúnmente descrito por el modelo de von Bertalanffy, y la información de edad obtenida de los anillos de crecimiento externo. Las especies de pectínidos más grandes, que alcanzan alturas asintóticas (AC_{∞}) de hasta 160 - 170 mm, son generalmente de larga longevidad, con períodos de vida que oscilan entre los 18 y los 23 años. Estas especies son a menudo características de aguas más profundas (hasta 100 - 200 m), como *Chlamys islandica* (Vahl, 1981), *Patinopecten caurinus* (MacDonald y Bourne, 1987) y *Placopecten magellanicus* (Schick, *et al.*, 1988), o de profundidades moderadas (hasta 50 - 60 m) tales como *Pecten maximus* (Mason, 1957) y *Crassadoma*

gigantea (MacDonald y Bourne, 1989). Por el contrario, las especies restringidas a las aguas costeras poco profundas (<10 m) se caracterizan generalmente por períodos de vida más cortos (2 - 8 años) y menor tamaño asintótico. Por ejemplo, *Argopecten irradians* alcanza un tamaño máximo de 80 mm a los 2 años (Bricelj y Krause, 1992), *Chlamys varia* alcanza 54 mm a los 7 - 8 años (Conan y Shafee, 1978) y *C. tehuelcha* ($L_{\infty} = 83 - 91$ mm) vive alrededor de 6 años (Orensanz, 1984). Sin embargo, el gran tamaño, la vida prolongada y el hábitat de aguas profundas no siempre se correlacionan con un crecimiento lento.

El coeficiente de crecimiento (k) proporciona una medida de la velocidad con que los animales alcanzan su altura asintótica de la concha. El pectínido *Crassadoma gigantea* crece lentamente, como se refleja por su bajo valor $k = 0.17$ cm/año (MacDonald y Bourne, 1989), mientras que *Patinopecten caurinus* crece bastante rápido ($k = 0.39$ cm/año) (MacDonald y Bourne, 1987). Una revisión de la literatura de los parámetros de crecimiento para *Placopecten magellanicus* (Schick *et al.*, 1988) proporciona un valor promedio de k de 0.24 cm/año que varía ampliamente entre 0.17 y 0.38 dependiendo de la idoneidad del hábitat.

Como ejemplo de otros estudios sobre bivalvos en México, se encuentran los realizados en la Laguna Ojo de Liebre, donde solo se han llevado a cabo estimaciones de crecimiento para la almeja catarina *Argopecten ventricosus* ($AC_{\infty} = 8.7$ cm, $k = 1.10$ cm/año, $\Phi' = 3.92$, $t_0 = 0.16$ años, Baqueiro y Aldana, 2003) y descripciones del ciclo reproductivo para la mano de león *Nodipecten subnodosus* (Reinecke, 1981; García-Domínguez *et al.*, 1991; Arellano-Martínez, 2005) y la almeja chocolata *Megapitaria squalida* (Arellano-Martínez *et al.*, 2006). No obstante, otros autores como Casas-Valdez y Ponce-Díaz (1996), han caracterizado el potencial pesquero y acuícola de las pesquerías de importancia comercial en Baja California Sur, México. En dicha compilación detallan el comportamiento de la pesquería de la almeja catarina, almeja mano de león y callos de hacha (*Atrina maura* y *Pinna rugosa*) en la Laguna Ojo de Liebre. En dicha zona también se ha evaluado la pesquería de la almeja chocolata (López-Rocha *et al.*, 2010). Para la almeja *Panopea globosa* en la región del centro del Golfo California en México, (Cortez-Lucero *et al.*, 2011). Estos investigadores determinaron para la especie una longitud asintótica (L_{∞}) de 122.86 mm, una tasa de crecimiento $k = 0.33$

/año y además encontraron que el crecimiento de la concha es rápido durante los 5 primeros años y, posteriormente disminuye considerablemente, siendo muy lento para los organismos mayores de 10 años. También se han realizado estudios sobre la abundancia y estructura poblacional de la almeja roñosa *Chione californiensis* en Sinaloa, México (Evans y Alonso, 2011). Los parámetros de crecimiento para la almeja roñosa fueron: $AC_{\infty} = 69.00$ mm, $k = 0.28$ mm/año y $t_0 = -0.064$ años. Siendo estos diferentes a los reportados por Wright-López *et al.* (2001), los cuales reportan para esta misma especie una $AC_{\infty} = 48.2$ mm, $k = 0.735$ mm/año y $t_0 = -0.64$ años. Para, *N. subnodosus*, en Bahía de Los Ángeles, en la costa oeste del golfo de California, México, se han establecido parámetros de crecimiento estimados de $AC_{\infty} = 19.06$ cm, $k = 0.47$ cm/año, $t_0 = -0.19$ años (Velázquez-Abunader *et al.*, 2016).

Dentro de la familia Spondylidae se han reportado tallas para *S. crassisquama* en Isla Cedros y Punta Eugenia de 4.5 - 14.2 cm de altura de la concha (AC) (Villalejo *et al.*, 2005) y para *S. leucacanthus* en Isla Danzante, B.C.S. de 3.0 - 12.0 cm de AC (Villalejo-Fuerte y García-Domínguez, 1998); siendo *S. limbatus* la especie más grande del género *Spondylus* en el Pacífico mexicano con tallas de 4.3 - 16.9 cm de AC (Villalejo-Fuerte y Muñetón-Gómez, 2002; Cota, 2011). No obstante, los trabajos que abordan la edad y crecimiento del género *Spondylus* son muy escasos. Para el Pacífico ecuatoriano, Mackensen (2013) reporta para 14 ejemplares de *S. crassisquama* con una edad de entre 6 y 24 años, $AC_{\infty} = 11.7$ cm y $k = 0.08$ cm/año, mientras que para 4 ejemplares de *S. limbatus* edades de entre 6 a 22 años, $AC_{\infty} = 9.93$ cm y $k = 0.03$ cm/año. Cudney-Bueno y Rowell (2008) estimaron la periodicidad de las marcas de crecimiento en las conchas de *S. limbatus* a través de isótopos $\delta^{18}O$ en el norte del Golfo de California, y concluyeron que estas son depositadas cada año. Las bandas de crecimiento blancas (translúcidas) se forman en temperaturas frías (invierno-primavera) y las oscuras (opacas) en temperaturas cálidas (verano-otoño). Además, encontraron organismos de hasta 10 años, pero se cree que estos pudieran tener más de 12 años, esto debido a los daños que presentan las valvas por organismos incrustantes dificultando la estimación de la edad. Cabe destacar que, en el estudio antes mencionado, solo se estimó la edad a ocho ejemplares, lo que limita el alcance de la investigación. Los parámetros de crecimiento de esta especie también fueron determinados por Cota (2011) para la

zona centro del Golfo de California ($AC_{\infty} = 18.07$ cm, $k = 0.15$ cm/año y $t_0 = -2.62$ años).

Los parámetros de crecimiento se pueden obtener a partir de muchas funciones matemáticas. En estudios de dinámica poblacional, el modelo de crecimiento von Bertalanffy (VBGM) es el más utilizado ya que vincula fácilmente la estimación de los parámetros a procesos metabólicos de los organismos (balance de anabolismo y catabolismo a lo largo de la ontogenia) (Pauly, 2010). Sus parámetros se utilizan para evaluar otros modelos de pesca, por ejemplo, rendimiento por recluta (Caddy y Mahon, 1995; Sparre y Venema, 1995; Zhu y Liang, 2009). La literatura proporciona alternativas al VBGM; las más utilizadas son el modelo de crecimiento de Gompertz, el modelo logístico (Ricker, 1975), el modelo Schnute (Schnute, 1981) y el modelo Schnute-Richards (Schnute y Richards, 1990), cuyos atributos difieren entre sí (bases teóricas, algoritmos de solución, demanda de datos específicos). Sin embargo, estos modelos requieren datos de longitud por edad, que pueden provenir de muestras dependientes o independientes de la pesca. En caso de ser dependientes pues se corre el riesgo de que el muestreo realizado no sea el más adecuado, ya que la selección de tamaños por arte de pesca puede sesgar las estimaciones de crecimiento. Otro enfoque es el empleo de más de un modelo y elegir el mejor, basado en lo que se conoce como teoría de la información. Una de las razones de aplicar varios modelos es porque se desconoce la especie sujeta a estudio; y su aplicación permite explorar posibles ajustes para posteriormente validarlos con bases en el conocimiento de la biología poblacional. Dicha teoría libera al investigador del concepto limitante de que existe solo un modelo apropiado de crecimiento para cada especie. Cuando los datos respaldan la evidencia de más de un modelo, el promedio de las variables pronosticadas entre los modelos es ventajosa para alcanzar una inferencia robusta que no está condicionada a un único modelo. En lugar de estimar parámetros solo del "mejor" modelo de crecimiento, la estimación de los parámetros se puede hacer desde varios o incluso todos los modelos (Katsanevakis y Maravelias, 2008), siempre y cuando los modelos expliquen los procesos biológicos que experimenta la especie. Cuando se usa más de un modelo, la selección generalmente se basa en la forma de la curva anticipada, las suposiciones y el ajuste a los datos. Este enfoque ha sido sugerido como una alternativa respecto a los enfoques tradicionales

(Katsanevakis, 2006). El análisis más común de la teoría de la información es utilizar el criterio de información Akaike (AIC) para discriminar entre los modelos que mejor describan el crecimiento de la especie (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008).

Mortalidad

La tasa instantánea de mortalidad natural (M) es uno de los parámetros poblacionales para los cuales es más difícil obtener estimaciones a partir de los datos observados. La mortalidad natural representa todas aquellas posibles causas de muerte, excepto las inducidas por el hombre. Por lo tanto, las estimaciones directas de M pueden obtenerse únicamente de poblaciones no perturbadas por el hombre. La mortalidad total (Z) en una población dada es el resultado de la interacción de la mortalidad por pesca (F) y M . A su vez, $F = qf$, no es más que la interacción entre la capturabilidad q de la especie y el esfuerzo pesquero f (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2012). Si se representa Z contra datos de esfuerzo (f), donde M es ordenada al origen y q la pendiente, solamente Z sería igual a M si $f = 0$ (Ricker, 1975; Pauly, 1983). Las limitaciones de estas determinaciones se deben básicamente a que la mayoría de los stocks se encuentran explotados y que tanto la mortalidad como los datos de esfuerzos usualmente no se encuentran disponibles.

Entre los diversos parámetros que se analizan para describir la dinámica poblacional de las especies, parece ser que M se encuentra estrechamente relacionado con el coeficiente de crecimiento individual de la ecuación de von Bertalanffy, k (Pauly, 1983). Como se explicó anteriormente k tiene una interpretación fisiológica y por lo tanto se ve afectada por aquellos factores que causan consumo de O_2 , como, por ejemplo, el aumento de las temperaturas (Pauly, 1983). Por esta razón, k tiene una relación directa con la longevidad de cualquier especie. Esto es obvio si consideramos que los ejemplares más viejos en un stock no explotado dado en la naturaleza, generalmente alcanzan alrededor del 95% de su longitud asintótica. Por lo tanto, es posible estimar, para cualquier valor de AC_{∞} , un valor aproximado para la longevidad ($t_{\text{máx}}$). La relación entre talla y mortalidad, sin embargo, no es simple. Los valores altos de M generalmente se correlacionan

con tamaños asintóticos pequeños, pero esto se debe principalmente al hecho de que los valores bajos de tamaño asintótico se correlacionan con altos valores de k . La relación directa entre M y talla solo se puede demostrar sobre la base de un gran conjunto de datos y después de que se han eliminado los efectos de un tercer factor, la temperatura ambiental (T). Pauly (1983) finalmente concluye que de existir una relación directa entre M y T la base principal de esta puede ser que las especies que se encuentren a mayor temperatura presenten una mayor probabilidad de encontrarse con depredadores más hambrientos, debido a que necesitan satisfacer su alta tasa metabólica, o sea, consumir mayor número de presas por unidad de tiempo y esto conllevaría a un aumento en la mortalidad natural.

Existen pocos estudios que abarquen la estimación de mortalidad en bancos naturales de moluscos, en su mayoría dirigidos a ostras y almejas de importancia comercial. En el Pacífico colombiano se han determinado tasas de mortalidad para la especie *Anadara tuberculosa*, utilizando diferentes métodos para estimar M y F (Borda y Cruz, 2004). Los valores de M , fluctuaron ampliamente entre 0.23 y 1.38 /año, mientras que F fue de 1.97 /año. Para la madreperla *Pinctada mazatlanica*, Wright-López *et al.* (2009) reportan una Z de 2.03 /año en el litoral oriental de Baja California Sur, México, a través de un análisis de sus longitudes convertidas a curvas de captura. Cortez-Lucero *et al.* (2011) describen por primera vez la mortalidad de la almeja *Panopea globosa*, la cual comenzó a capturarse durante el 2002 y ha llegado a presentar capturas de 1200 ton. Se utilizaron varios métodos para estimar la mortalidad natural para esta especie, siendo el método de Chapman-Robson el más adecuado (0.079 /año, similar a los valores reportados para otras especies del mismo género). Durante 2010 - 2011 se estudió la densidad y abundancia poblacional de *Chione californiensis* en Bahía Altata, Sinaloa, México, para la cual se obtuvo una tasa de mortalidad Z de 0.38 /año (Camacho, 2011). Para dicha especie, Arreguín-Sánchez *et al.* (2012) en Bahía de La Paz, reporta un valor de $M = 0.25$ /mes, a través de un análisis correspondiente a una base de datos de 1988 - 1989, en la cual estima valores de M que pueden variar con la talla y el tiempo. En la Laguna Ojo de Liebre para *Argopecten ventricosus* se reporta una $Z = 3.94$ /año, $M = 1.63$ /año, $F = 2.31$ /año (Baqueiro y Aldana, 2003).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Durante el año 2013, se observó en la Laguna Ojo de Liebre un incremento en las poblaciones de la concha espina *Spondylus crassisquama*, por lo que se inició la captura comercial de la misma. Como medidas precautorias para el aprovechamiento de la especie, sin haberse realizados estudios previos sobre su biología, se ha establecido un período de pesca comprendido desde finales de marzo a principios de junio, una talla precautoria de captura de 11 cm de AC, cuotas de captura y tasa de aprovechamiento del 25% de los organismos mayores a la TML. Por ello se hace imprescindible determinar los parámetros poblacionales que caracterizan a *S. crassisquama*, en aras de sustentar dichas regulaciones y que estas contribuyan al manejo sustentable de su reciente pesquería.

JUSTIFICACIÓN

El conocimiento sobre los parámetros de crecimiento es esencial para comprender la biología y la productividad de los organismos. Las tasas vitales de crecimiento indican cuánto tiempo se necesita para alcanzar cierto tamaño comercial y la relación entre tamaño-edad, lo cual es esencial para implementar estrategias de manejo apropiadas y modelar su dinámica poblacional. Lo anterior, a su vez, es crucial para apoyar el aprovechamiento y la gestión pesquera y para proponer medidas efectivas para la protección de las especies. Con base en estas estimaciones se llega a definir la longevidad de las especies, se identifican las clases anuales que forman el stock, se estima la edad de reclutamiento a la reproducción y en conjunto con la talla y el peso se logra estimar el crecimiento. Adicionalmente, mediante modelos adecuados, se estima la tasa de mortalidad y la biomasa de una población.

El aumento de las capturas comerciales de esta especie es indicativo de lo necesario que se hace fomentar su uso racional y reforzar las medidas de manejo. Por ello, es fundamental la determinación de parámetros poblacionales como el crecimiento, longevidad y mortalidad para lograr una mejor administración del recurso que garantice su sustentabilidad y sostenibilidad.

HIPÓTESIS

La concha espina *Spondylus crassisquama* es una especie longeva que presenta un patrón de crecimiento relativamente lento, con marcas de crecimiento que se depositan anualmente y una baja mortalidad.

OBJETIVO GENERAL

Estimar la edad, crecimiento individual y mortalidad de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur (B.C.S.), México.

Objetivos específicos

1. Determinar la estructura de tallas de *S. crassisquama*.
2. Establecer la periodicidad de las marcas de crecimiento en *S. crassisquama*.
3. Analizar la estructura de edades de *S. crassisquama*.
4. Describir el crecimiento individual de *S. crassisquama*.
5. Estimar la mortalidad (natural, por pesca y total) de *S. crassisquama*.

ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras de *S. crassisquama* se obtuvieron en las costas de la Laguna Ojo de Liebre que se ubica entre 27° 55' y 27° 35' N y 114° 20' y 113° 50' O (Arellano-Martínez, 2005). Se localiza en el municipio de Mulegé, cerca de la ciudad de Guerrero Negro, en la parte noroeste del Estado mexicano de Baja California Sur (Fig. 3).

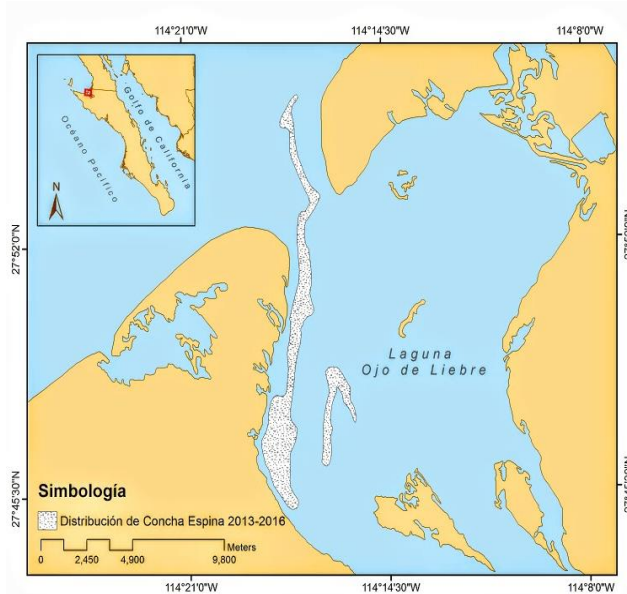


Figura 3. Distribución de *S. crassisquama* al norte de la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.

La Laguna Ojo de Liebre es un ecosistema lagunar-antiestuarino grande y poco profundo, con 48 km de largo, 9 km de ancho y de 5 a 12 m de profundidad. Su superficie total es de 46,000 hectáreas. Estos ecosistemas son cuerpos de agua someros, semicerrados que presentan volumen variable dependiendo de las condiciones locales climáticas e hidrológicas (Yañez-Arancibia, 1986). Su boca de 3.7 km de amplitud, comunica al noreste con bahía de San Sebastián Vizcaíno. El cuerpo de agua penetra 47 km tierra adentro (Baquero, 1998). Hay canales relativamente profundos que cortan a través de la laguna entre sus grandes pisos mareales. El rango máximo de mareas es de 2.61 m, que provocan corrientes de 50 cm/seg (Phleger, 1965), formando canales de hasta 6 m de profundidad, entre bajos de arena, limo y pastos marinos, que quedan expuestos durante la bajamar. La temperatura superficial del mar promedio es de 20.46 °C, con mínimos y máximos de 17.36 °C y 24.20 °C respectivamente. La salinidad presenta

generalmente gradientes hipersalinos, con valores en la parte interna de la laguna de hasta 47 ups (Contreras, 1985), la cual se incrementa de la boca al interior de la laguna, lo que limita a las poblaciones de almeja a los bancos intermareales de la boca a la porción central de la laguna (Groen, 1967).

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Se realizó un muestreo mensual de marzo a diciembre de 2016, recolectando al azar 40 individuos de *S. crassisquama*, a una profundidad de entre 5 a 10 m. Los muestreos se realizaron a bordo de las embarcaciones comerciales que operan alrededor de los bancos de esta especie en la zona de estudio, utilizando lanchas de fibra de vidrio de 22 - 26 pies, con motor fuera de borda y compresor de aire tipo hooka. A pesar de ello el muestreo fue independiente a la pesca comercial y los ejemplares obtenidos fueron colocados en bolsas. Una vez desembarcadas las muestras se les extrajo todo el material interno para trabajar únicamente con la concha. Los ejemplares se limpiaron, se secaron y con un vernier ($\pm 0.1\text{mm}$) se midió en cada caso la altura dorso-ventral de la valva izquierda de la concha (AC, distancia desde la charnela hasta el margen ventral) (Fig. 4).

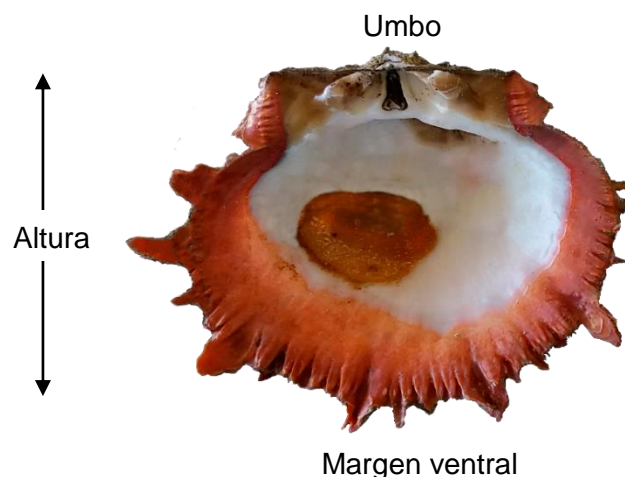


Figura 4. Altura de la concha (AC) de *S. crassisquama* medida en los ejemplares muestreados.

Estimación de estructura de tallas

La estructura de tallas de los ejemplares de *S. crassisquama* se determinó en forma general y mensual agrupando a los individuos en intervalos de 1 cm de AC. Se evaluó la normalidad de ambas distribuciones aplicando la prueba de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov. Se aplicaron pruebas paramétricas o no paramétricas de acuerdo a la naturaleza de los datos para determinar si existían diferencias significativas entre las tallas mensuales. Todo el procesamiento estadístico se llevó a cabo en el software R.

Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

Para observar los anillos de crecimiento en los ejemplares de *S. crassisquama* se realizaron cortes en el diámetro mayor de la valva izquierda, con la ayuda de una cortadora comercial con filo de diamante. El corte se realizó desde el diente de la charnela hasta el margen ventral (Fig.5 A), quedando evidenciadas las marcas de crecimiento en el diente de la charnela (Fig. 5 B). Las muestras obtenidas fueron pulidas utilizando abrasivos de grano decreciente (200 - 600).

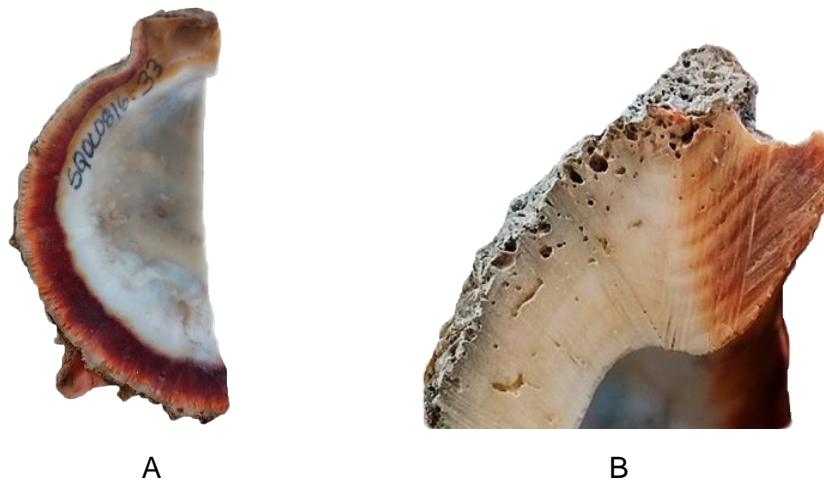


Figura 5. Concha de *S. crassisquama* A. Corte longitudinal realizado en la valva izquierda de la concha B. Se observan las marcas de crecimiento presentes en el diente de la charnela.

La periodicidad de formación de las marcas de crecimiento fue analizada a partir del porcentaje mensual del tipo de borde encontrado en cada concha (Fig. 5 B). El mínimo de bordes blancos en esta distribución indica la finalización de la formación

de la marca de crecimiento, mientras que el máximo de bordes oscuros indica su inicio.

Se desarrollaron predicciones isotópicas de oxígeno para la concha ($\delta^{18}\text{O}_p$), lo cual permitió determinar la estacionalidad del crecimiento de la especie, relacionado con la temperatura y la deposición de bandas translúcidas y opacas. Para ello se aplicó el algoritmo propuesto por Goodwin *et al.*, (2001), utilizando series mensuales y anuales de temperatura superficial del mar (TSM) y salinidad (S) obtenidas de la NOAA <http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/> y Arellano-Martínez (2005) en la zona de estudio:

$$TSM = 20 - [4.2 * (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_w)]$$

Ec. 1

$$\delta^{18}\text{O}_w = (0.39 * S) - 10.49$$

Ec. 2

El período cálido y frío quedó definido a partir del promedio mensual de la TSM comprendido entre 2001 y 2016. Se consideraron las anomalías térmicas como referencia para agrupar los meses en dichos períodos.

Con el fin de evaluar la precisión de esta técnica también se analizó la composición isotópica de oxígeno real ($\delta^{18}\text{O}_r$) presente en las conchas de *Spondylus crassisquama*. Los resultados obtenidos fueron comparados mediante la prueba estadística Kolmogorov-Smirnov, para establecer la correspondencia entre los procesos ambientales y metabólicos a los que está sometida la especie.

Para determinar el $\delta^{18}\text{O}_r$ se tomaron muestras de 200 μg de carbonato de calcio (CaCO_3), a partir de dos perforaciones en cada anillo de crecimiento presente en el diente de la charnela (Fig. 6). Se utilizaron aquellos ejemplares en los que mejor se evidenciara el crecimiento. Esto con el fin de analizar los perfiles de $\delta^{18}\text{O}$ que se obtienen a partir de la deposición de oxígeno en la concha. Las muestras, obtenidas a partir de un microtaladro Cameron con broca de 0.5 mm, fueron depositadas en

tubos eppendorf, posteriormente se les introdujo helio (He) para eliminar todo el aire presente en la muestra y luego se les adicionó ácido fosfórico (H_3PO_4). Dicha reacción libera agua, fosfato de calcio ($CaPO_4$) y CO_2 . Este último producto es medido por el analizador elemental para determinar la relación isotópica $^{16}O/^{18}O$.

El carbonato de calcio se analizó en el Laboratorio de Isótopos Estables del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), utilizando un espectrómetro de masas de razones isotópicas Delta V Plus Thermo Scientific, equipado con un dispositivo de muestreo automático de carbonato Finnigan Gas Bench 2. La estandarización de las proporciones de isótopos de oxígeno se basó en la normalización de las proporciones publicadas de NBS-19, CORAL y MARMOL. El error analítico fue ± 0.1 .



Figura 6. Muestras de $CaCO_3$ tomadas en cada marca de crecimiento presente en la concha de *S. crassisquama*.

Estimación de la edad

La lectura de las marcas de crecimiento se llevó a cabo de manera independiente por dos lectores. Los individuos se clasificaron en grupos de edad de acuerdo al número de marcas de crecimiento, las cuales consistieron en el conjunto de una banda translúcida y una opaca (Fig. 5B). La determinación de la edad se realizó contando bandas translúcidas, considerándose una marca de crecimiento completamente depositada hasta que aparece el inicio de la siguiente banda opaca.

Una vez obtenidas las lecturas de marcas de crecimiento por ambos lectores, se evaluó la precisión de dichas lecturas, utilizando los siguientes índices (Ec. 3 y Ec. 4):

Porcentaje Promedio de Error (APE) propuesto por Beamish y Fournier (1981):

$$APE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^n \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)}{X_j} \right] * 100$$

Ec. 3

Coefficiente de Variación (Chang 1982):

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^n \sqrt{\frac{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}{\frac{X_j}{X_j}} * 100$$

Ec. 4

Donde:

N: número de organismos a los que se les determinó la edad

R: número de lecturas por estructura

X_{ij}: *i*-ésima lectura de la *j*-ésima estructura

X_j: promedio del número de marcas de crecimiento para la *j*-ésima estructura

En ambos casos, valores inferiores a 10% se consideran adecuados (Morison *et al.*, 1998).

Estructura de edades

El grupo de edad anual de adultos fue definido por el número de bandas translúcidas en la concha. La estructura por edades se estimó con base en la frecuencia de aparición de cada grupo de edad en toda la muestra, anual y mensualmente. Se evaluó la normalidad de ambas distribuciones aplicando la prueba de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov y se aplicaron pruebas paramétricas o no paramétricas de acuerdo a la naturaleza de los datos para determinar si existían diferencias significativas entre las edades mensuales. Todo el procesamiento estadístico se llevó a cabo en el software R.

Retrocálculo de tallas y edades

La extracción de ejemplares pequeños se dificultó ya que los mismos se encuentran fuertemente adheridos al sustrato y cubiertos por epibiontes. Debido a la ausencia de información sobre dichas tallas se procedió a realizar el retrocálculo correspondiente, para determinar la talla y edad de organismos pequeños que no pudieron ser capturados y así, además, aumentar el tamaño de muestra. En este caso por tratarse de un bivalvo se trabajó con las dimensiones del diente de la charnela de la concha, donde se observaron los anillos de crecimiento, para estimar la altura al tiempo de formación de cada una de estas marcas.

Para establecer la proporcionalidad existente entre el diente de la charnela y la altura de la concha, se relacionó la altura de la charnela (ACh) contra la altura total de la concha (AC). El método de retrocálculo utilizado fue propuesto por Fraser-Lee (Francis, 1990) (Ec. 5), el cual se basa en el supuesto de que el incremento de crecimiento de la estructura dura, en promedio, es una proporción constante del incremento de crecimiento del organismo:

$$AC_e = a + (AC - a) * \frac{r_i}{r_t}$$

Ec. 5

Donde:

AC_e : altura de la concha estimada

a : pendiente de la regresión lineal entre AC y r_t

r_i : distancia del centro a la primera marca de crecimiento en el diente de la charnela

r_t : distancia del centro a la última marca de crecimiento en el diente de la charnela

Mediante la prueba de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov se evaluó si las tallas retrocalculadas se ajustaron a la normalidad y si existen diferencias significativas de dicha distribución respecto a las tallas muestreadas (prueba paramétrica T-Student o no paramétrica U de Mann-Whitney).

Estimación del crecimiento

Para describir el crecimiento individual de *Spondylus crassisquama* se utilizó un enfoque multimodelo. Por las distintas características como tipo (asintótico, no asíntico), forma de curva y complejidad dada por el número de parámetros se decidió evaluar los modelos von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Schnute Tipo 1. Con esto se pretende explorar ajustes de diferente naturaleza realizar un estimado de crecimiento más robusto para la especie, con relación a los realizados anteriormente. Las estadísticas de ajustes, confiabilidad y realidad biológica de los distintos modelos puestos a prueba evidencian el modelo que mejor representa el crecimiento de la especie con base en los datos analizados.

El modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938), que es el más utilizado en la estimación del crecimiento de organismos acuáticos, es un modelo simple, con bases fisiológicas y se ha visto que se ajusta a un amplio intervalo de patrones de crecimiento. Este modelo está representado con la siguiente fórmula:

$$AC_t = AC_\infty \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)$$

Ec. 6

Donde (Ec. 6, 7, 8):

AC_t : altura de la concha a la edad t (expresada en cm).

AC_∞ : altura asíntica de la concha.

k : coeficiente de crecimiento que determina cuán rápido es alcanzado el AC_t .

t_0 : edad hipotética cuando AC_t es cero.

t : edad

El modelo de Gompertz (1825) ha demostrado que describe mejor el crecimiento absoluto de muchas especies acuáticas (Katsanevakis, 2006). Presenta una forma sigmoidea en su curva y asume un decremento exponencial de la tasa de crecimiento con relación a la edad (Katsanevakis y Maravelias, 2008). El modelo es de tipo asíntico y presenta tres parámetros en su ecuación:

$$AC_t = AC_\infty e^{-e^{-k(t-t_0)}}$$

Ec. 7

El modelo logístico (Ricker, 1975) es un modelo que al igual que el de Gompertz, tiende a caracterizar bien el crecimiento cuando éste es relativamente lento en estadios tempranos de vida (Griffiths *et al.*, 2010). Presenta una curva sigmoidea, es de tipo asintótico y presenta también tres parámetros en su ecuación:

$$AC_t = \frac{AC_\infty}{\left(1 + e^{-k(t-t_0)}\right)}$$

Ec. 8

El modelo general de Schnute (1981) presenta una curva versátil que permite hacer comparaciones de funciones de crecimiento, en las que se puede mostrar un crecimiento de tipo asintótico y no asintótico dependiendo del valor de los parámetros (Montgomery *et al.*, 2010). La ecuación se describe de la siguiente manera:

$$AC_t = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-T_1)}}{1 - e^{-a(T_2-T_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$$

Ec. 9

Donde:

T₁: edad más pequeña en los datos

T₂: edad más grande en los datos

a: tasa relativa de crecimiento (equivalente a k en los modelos von Bertalanffy, Gompertz y Logístico)

b: incremento relativo en la tasa de crecimiento (incremento constante en tiempo)

Y₁: talla a la edad T₁;

Y₂: talla a la edad T₂

Los parámetros a estimar en el modelo son: a, b, Y₁ y Y₂. En el caso del modelo de crecimiento de Schnute, una vez calculado los parámetros, estos se utilizaron para calcular AC_∞ y t₀ con las siguientes ecuaciones (Schnute, 1981):

$$t_0 = t_1 + t_2 - \frac{1}{a} \operatorname{Ln} \left| \frac{e^{at_2} y_2^b - e^{at_1} y_1^b}{y_2^b - y_1^b} \right|$$

Ec. 10

$$AC_\infty = \left| \frac{e^{at_2} y_2^b - e^{at_1} y_1^b}{e^{at_2} - e^{at_1}} \right|^{\frac{1}{b}}$$

Ec. 11

En los cuatro modelos utilizados, los parámetros fueron estimados a través de la minimización de la Suma del Cuadrado de los Residuales (SCR), siguiendo el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996), asumiendo un error de tipo aditivo y que $a \neq 0$ y $b \neq 0$ (Schnute, 1981).

El valor del criterio de ajuste SCR (Ec. 12) se obtuvo a partir de la suma de las diferencias cuadráticas de los valores observados y los valores teóricos de cada modelo:

$$SCR = \sum_{i=1}^n \left(AC_{t_{i_{obs}}} - AC_{t_{i_{calc}}} \right)^2$$

Ec. 12

Donde:

SCR: suma del cuadrado de los residuales

$AC_{t_{i_{obs}}}$: longitud al tiempo i para cada talla observada

$AC_{t_{i_{calc}}}$: longitud al tiempo i para cada talla calculada

Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) (Ec. 13) para seleccionar aquel modelo cuyos resultados reflejen el mejor ajuste estadístico (Burnham y Anderson, 2002). Para ello se tuvo en cuenta los valores SRC y el número de parámetros de cada modelo (k).

$$AIC = n \left(\log \left(2\pi \frac{SRC}{n} \right) + 1 \right) + 2k$$

Ec. 13

Luego se realizó una corrección de los valores de AIC (AIC_c) en cada uno de los modelos (Ec. 14), el cual consiste en un procedimiento para muestras pequeñas, donde el valor de n/k es menor a 40 (para esta ecuación entiéndase k como el número de parámetros en cada modelo), aunque se recomienda realizarlo aun cuando el tamaño de la muestra sea mayor (Burnham y Anderson, 2002).

$$AIC_c = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

Ec. 14

El modelo con el valor más bajo de AIC_c será el más adecuado entre los evaluados. También se estimaron las diferencias de AIC_c (Δ_i) (Ec. 15) para todos los modelos. Modelos con $\Delta_i > 10$ no presentan un soporte estadístico y son descartados mientras que aquellos con $\Delta_i < 2$ si lo tienen (Burnham y Anderson, 2002).

$$\Delta_i = AIC_{C_i} - AIC_{C_{\min}}$$

Ec. 15

Para estimar la veracidad de cada modelo, dado los datos, se calculó el peso de Akaike (w_i):

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{k=1}^4 \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_k\right)}$$

Ec. 16

El peso de Akaike se considera como el peso de la evidencia a favor del mejor modelo del conjunto de modelos disponibles (Akaike, 1983). Con los valores del peso ponderado de Akaike se obtuvo el valor porcentual multiplicando $w_i * 100$ para cada uno de los modelos, seleccionándose el modelo con el mayor valor porcentual

como aquel que explica de mejor manera, según los datos analizados, el crecimiento individual de *S. crassisquama*.

Se utilizó la técnica de remuestreo o “bootstrapping” para cuantificar el efecto de la variación en los datos de entrada en los estimados de los parámetros de crecimiento del modelo elegido según el AIC, la cual consistió en omitir con reemplazo secuencialmente cada muestra y así generar diferentes combinaciones de los parámetros de crecimiento. Los intervalos de confianza al 2.5 y 97.5% de cada parámetro de crecimiento estimado (k) fueron calculados con una prueba t de Student. Todo el procesamiento estadístico se llevó a cabo en el programa R Studio.

Se estimó el parámetro Φ' (Phi prima), como una medida del desempeño del crecimiento (Ec. 17) a partir de los parámetros de crecimientos y los resultantes del bootstrap. Φ' deriva de los valores de k y AC_{∞} , sin embargo, no muestra grandes variaciones tal como sucede en otros parámetros clásicos (Pauly y Munro, 1984).

$$\Phi' = \log k + 2 \log AC_{\infty}$$

Ec. 17

La longevidad ($t_{m\acute{a}x}$) fue estimada mediante la ecuación Ec. 18, considerando que la máxima talla observada en la naturaleza corresponde aproximadamente al 95% de AC_{∞} según Taylor (1962) y Beverton (1963):

$$t_{m\acute{a}x} = (2.9957/k) + t_0$$

Ec. 18

Mortalidad

En la actualidad no se conoce un modelo validado para la estimación de la tasa de mortalidad natural (M) en moluscos bivalvos, por tal motivo se tuvieron en cuenta tres modelos. Primero a través de la ecuación de Pauly (1983), dada por la relación empírica entre los parámetros del modelo escogido a partir del AIC, que se ajuste al crecimiento de la especie y la temperatura ambiental:

$$M = k^{0.65} * AC_{\infty}^{-0.279} * T^{0.463}$$

Ec. 19

Donde:

M: tasa de mortalidad natural anual instantánea

T: temperatura promedio del agua (°C) para el periodo de estudio

El segundo método fue a través del estimador de mortalidad de Chapman-Robson (CR) (Chapman y Robson, 1960) que determina la mortalidad utilizando datos de captura y edad:

$$CR = \ln\left(\frac{1 + a - 1/n}{a}\right)$$

Ec. 20

Donde:

a: edad promedio de la muestra

n: tamaño de muestra

Y por último se utilizó la fórmula empírica propuesta por Taylor (1958):

$$M = 2.996 / A_{0.95}$$

Ec. 21

Donde:

M: mortalidad natural

$A_{0.95}$: edad al cual alcanza el 95% de AC_{∞} ($t_{\text{máx}}$)

Para estimar la mortalidad total (Z) se aplicó el método de la curva de captura linealizada, basada en la composición por edades (Sparre *et al.*, 1989) a partir de la regresión lineal simple:

$$\ln C_{(t_1, t_2)} = a - bt$$

Ec. 22

Donde:

$C_{(t_1, t_2)}$: número de ejemplares por edad

t: edad en años

El valor de la pendiente (b) es un estimado promedio de la mortalidad Z

Con los datos obtenidos de la mortalidad natural (M) y total (Z), se estimó la mortalidad por pesca (F), conforme a la siguiente fórmula:

$$F = Z - M$$

Ec. 23

RESULTADOS

Muestreo

De los 400 ejemplares adultos muestreados, solamente se pudo analizar 396 debido a que los restantes se encontraron colonizados por epibiontes y no fueron considerados para interpretar los resultados.

Estructura de tallas

El intervalo de tallas para los adultos analizados durante el estudio fue de 6.1 a 14.0 cm AC con una talla promedio de 10.7 ± 1.30 cm AC. La estructura de tallas agrupadas en intervalos de 1 cm no presentó una distribución normal (K-S, $p < 0.05$). El 55% de los ejemplares presentaron tallas menores a la de 11.0 cm, aun cuando este último intervalo conformó la moda en la distribución. (Fig. 7).

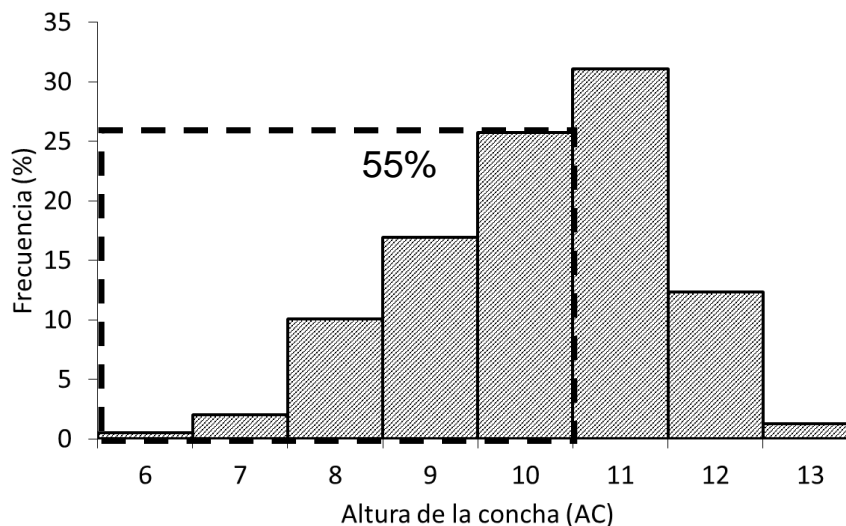


Figura 7. Distribución de tallas de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.

La estructura de tallas mensuales tampoco presentó una distribución normal (K-S, $p < 0.05$). La prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias entre las distribuciones de tallas por meses arrojó un valor de $p < 0.05$ siendo los meses de mayo, junio y septiembre diferentes al resto (*post hoc* Nemenyi) (Fig. 8). Los organismos de menor tamaño se encontraron en el mes de septiembre, talla media de 9.62 ± 1.39 cm AC, seguido de octubre y noviembre,

mientras que los mayores se obtuvieron en mayo con 11.56 ± 0.84 cm AC, seguido de junio (Fig. 9).

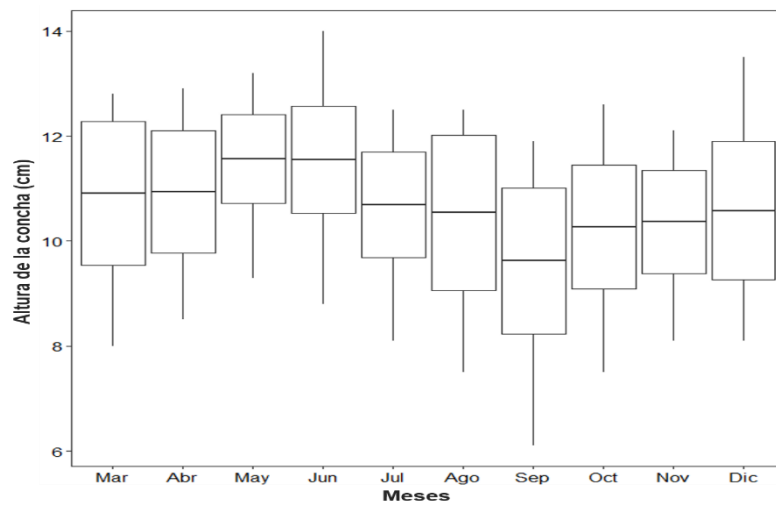


Figura 8. Boxplot de la distribución de tallas por mes de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México. Las líneas transversales representan la talla media, las cajas la desviación estándar de la media y las líneas verticales la distribución de tallas por mes.

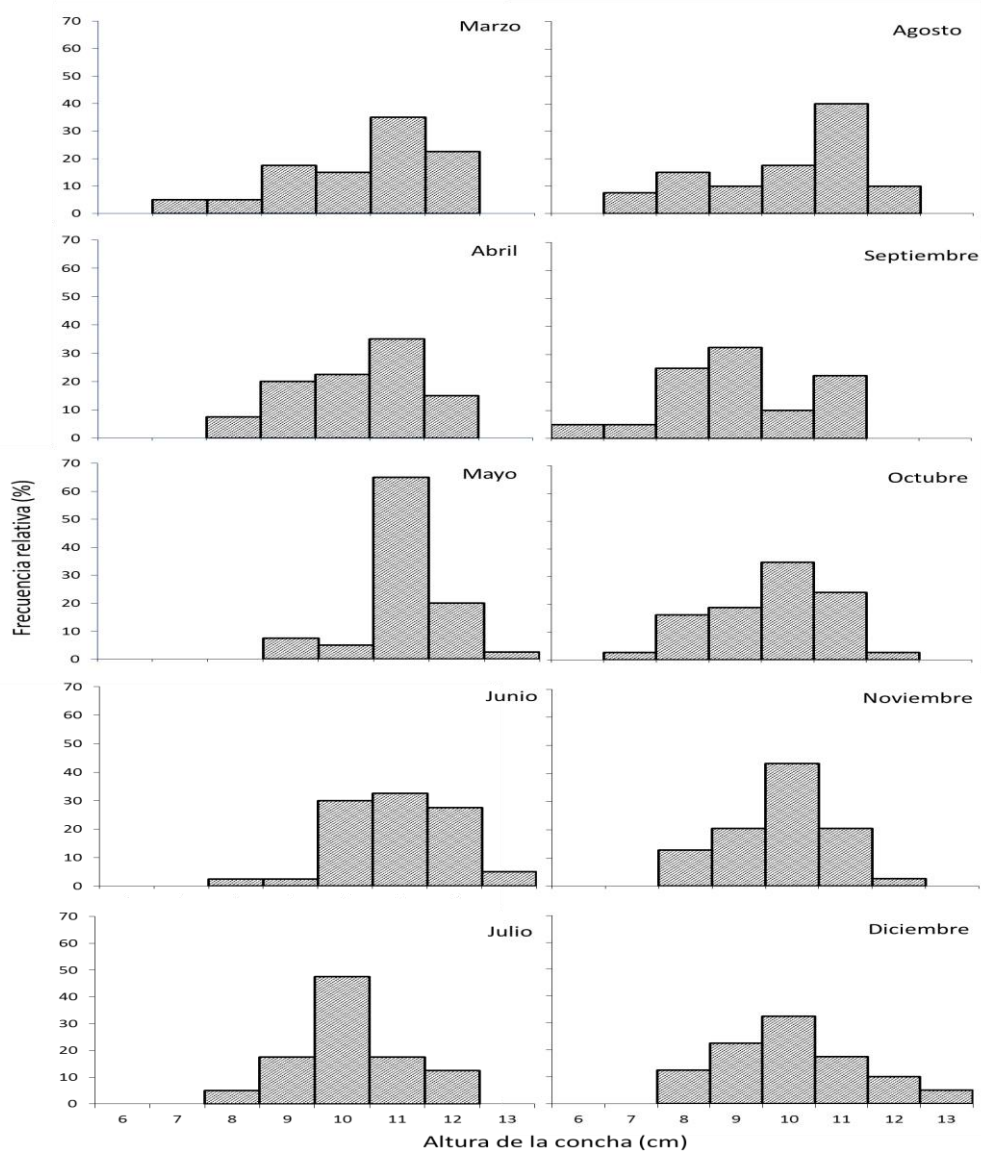


Figura 9. Distribución de tallas por mes de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

Al analizar el porcentaje de organismos con bordes translúcidos (Fig. 10), se observó que las frecuencias más altas se presentaron en marzo, ocurriendo luego un descenso hasta alcanzar los mínimos valores entre agosto y noviembre, observándose un patrón inverso en los bordes opacos. Esto sugiere que la periodicidad de formación de una marca de crecimiento es anual y termina de formarse en la transición entre agosto y noviembre. Por lo tanto, el número de marcas de crecimiento corresponde a la edad en años.

La relación entre la deposición del tipo de borde en la concha y la temperatura se ve de igual manera reflejada en la figura 10. Se puede observar un aumento en la temperatura hacia los meses de junio a noviembre, donde se encontró el mayor porcentaje de conchas con borde opaco. Dicha época que quedó definida como cálida de acuerdo a las anomalías de temperatura superficial del mar (TSM) analizadas; mientras que la época fría comprendió los meses de diciembre a mayo. Lo anterior también sugiere que la formación de las marcas de crecimiento es anual.

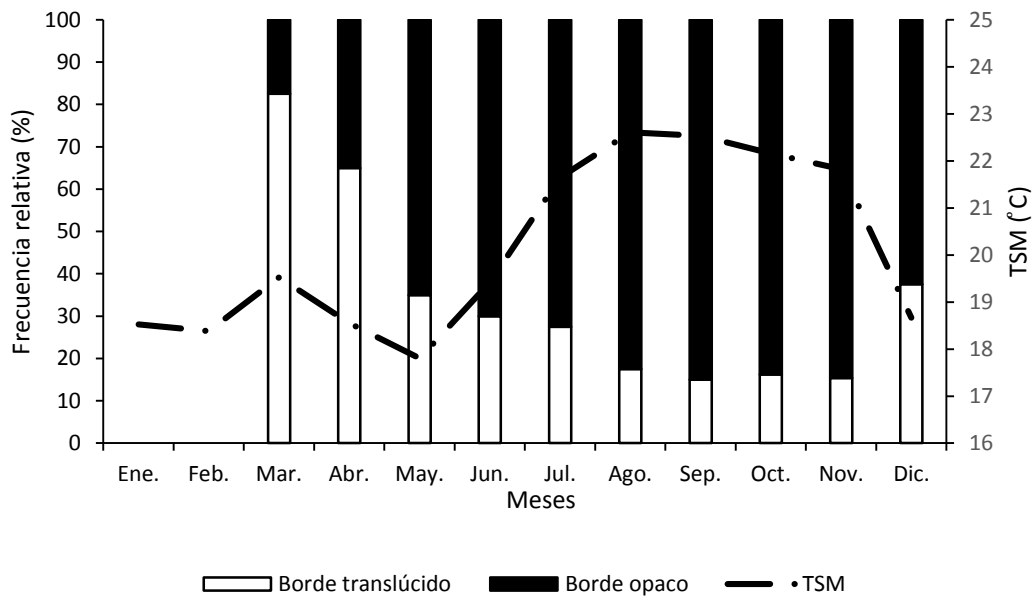


Figura 10. Porcentaje del tipo de borde depositado en la concha de *S. crassisquama* y su relación con la temperatura superficial del mar durante 2016 (TSM).

Las predicciones isotópicas ($\delta^{18}\text{O}_p$) anuales realizadas a partir de la TSM y salinidad en la Laguna Ojo de Libre presentaron los valores más positivos en 2010 y los más negativos hacia 2006 (Fig. 11).

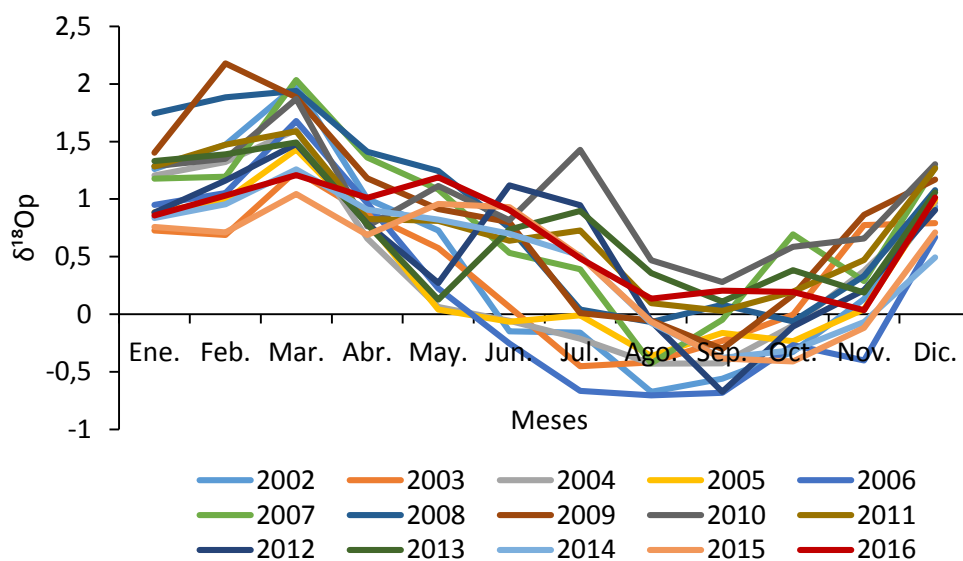


Figura 11. Predicciones isotópicas del comportamiento del $\delta^{18}O$ en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

Se observa en la Figura 12 que el comportamiento isotópico promedio mensual obtenido a partir de $\delta^{18}O_p$, presentó los valores más positivos hacia marzo, época fría durante la cual se encuentra el mayor porcentaje de especímenes con borde translúcidos en la concha. Contrario a lo anterior, los valores más negativos encontrados entre agosto y septiembre corresponden a la época cálida, durante la cual se encontró el mayor porcentaje de conchas con bordes opacos.

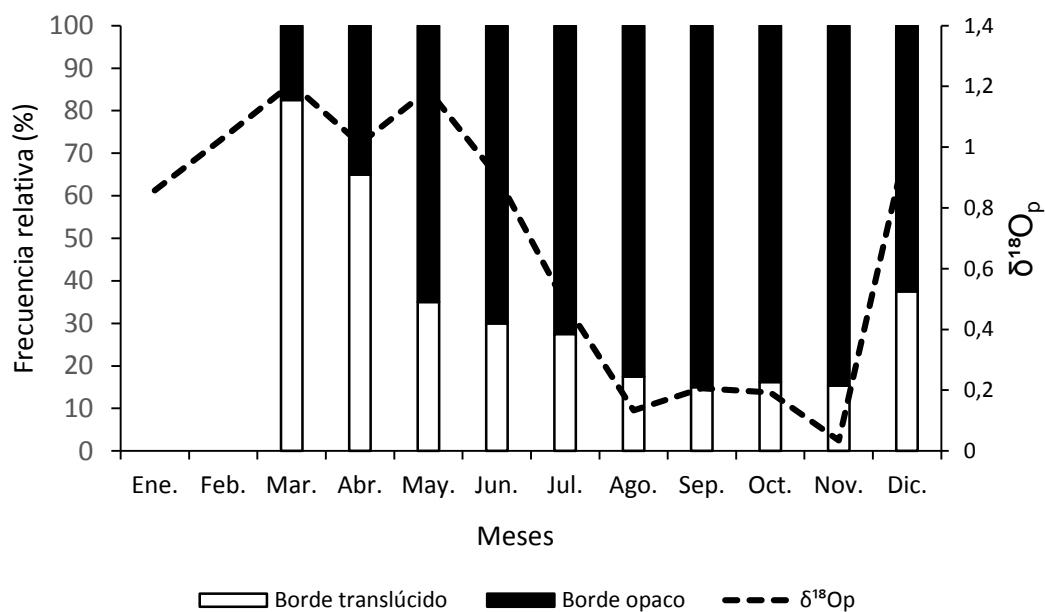


Figura 12. Porcentaje del tipo de borde depositado en la concha de *S. crassisquama* y su relación con las predicciones isotópicas promedios del

comportamiento del $\delta^{18}\text{O}$ en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México, durante 2016.

Se utilizaron 5 ejemplares para determinar su composición de $\delta^{18}\text{O}_r$ (cada uno correspondiente a los meses de marzo, abril, julio, agosto y noviembre respectivamente), los cuales presentaron entre 5 y 14 años según el análisis de bordes translúcidos y opacos. Cada valor de $\delta^{18}\text{O}$ obtenido en las bandas de crecimiento se pudo relacionar con el año en el cual se depositaron dichas marcas y así validar la edad de los ejemplares (Fig. 13). Los valores promedio anuales de $\delta^{18}\text{O}_r$ obtenidos del carbonato de calcio de las conchas oscilaron entre 0.16 y 0.55. Estos valores según el anillo de crecimiento proveniente correspondieron a los años 2015 y 2010 respectivamente. No se encontraron diferencias significativas entre los $\delta^{18}\text{O}$ obtenidos por ambas técnicas, aun cuando los valores para cada marca fueron diferentes (K-S; $p > 0.05$).

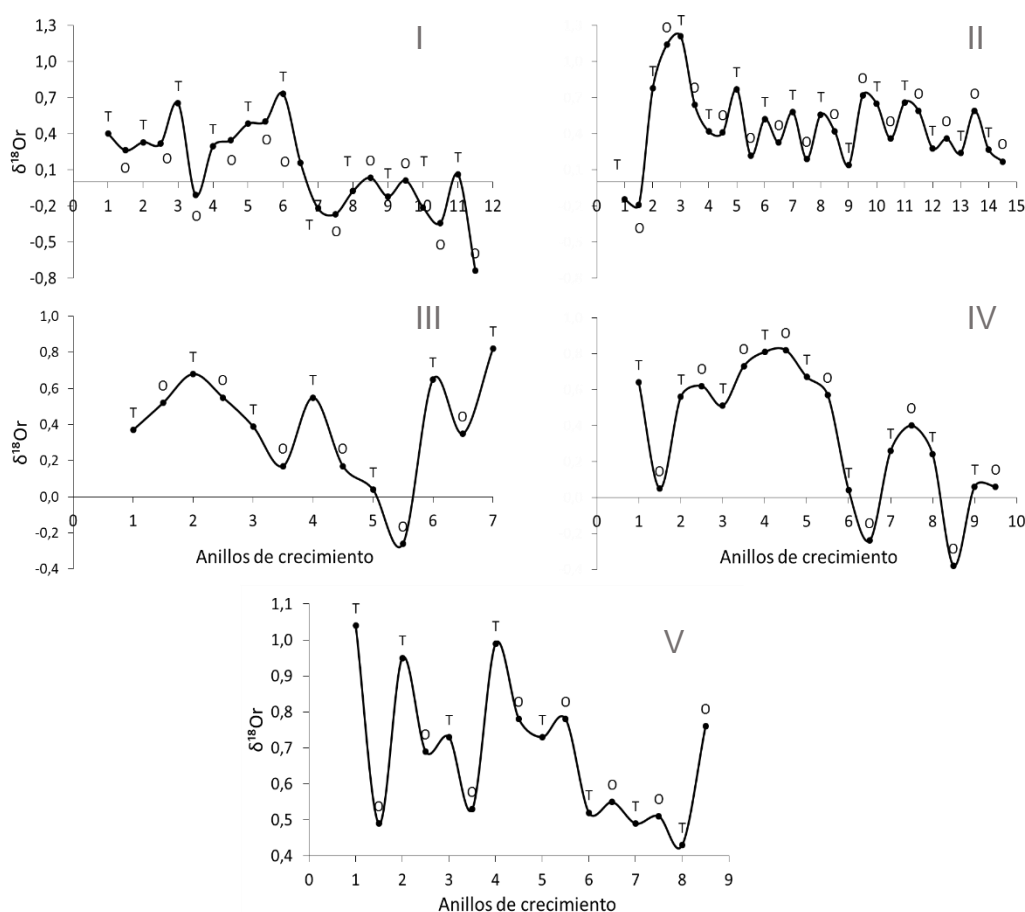


Figura 13. Comportamiento del $\delta^{18}\text{O}_r$ en los anillos de crecimiento de cada ejemplar de *S. crassisquama* analizado. T: banda translúcida O: banda opaca.

Cada par de T-O consiste en un año de crecimiento, corroborado por los valores isotópicos presentes en cada banda.

Edad

Al evaluar la precisión de las lecturas en la charnela de la concha entre lectores, los valores obtenidos del APE y CV fueron 5.12 y 7.25 % respectivamente.

Se identificaron 18 grupos de edad, del 2 al 22, aunque no se encontraron organismos menores a dos años ni de 18 a 20 años ($n = 396$). Los ejemplares presentaron una edad media de 7 años, aunque el grupo de edad que predominó en el muestreo fue el 6, con 49 ejemplares, seguido de los grupos 4 y 5 (48 y 47 ejemplares respectivamente) (Fig. 14). Solamente se encontró un organismo en los grupos de edades 16, 21 y 22. El conjunto de datos de edades no se ajustó a la normalidad (K-S, $p < 0.05$).

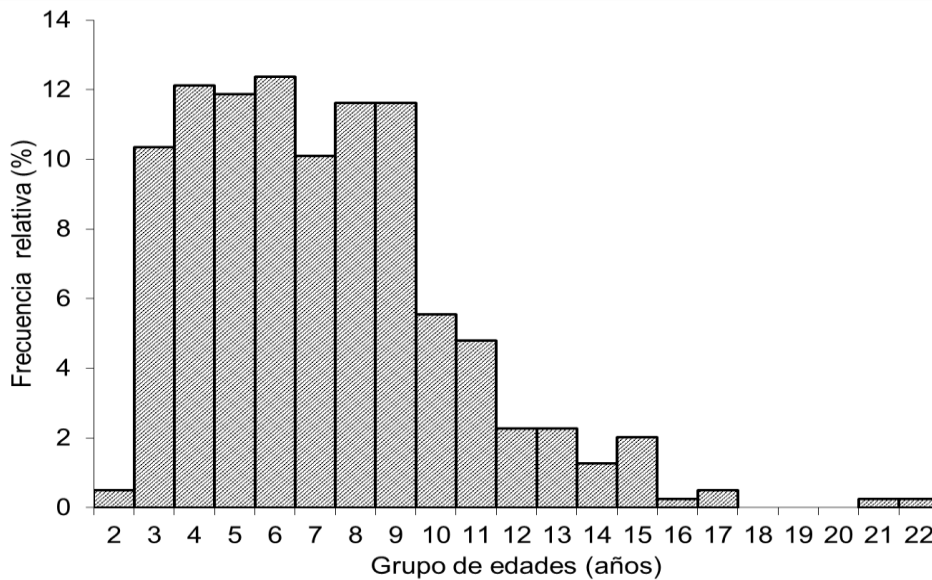


Figura 14. Estructura de edades de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.

Los ejemplares menores a seis años se encontraron en su mayoría entre los meses de septiembre y diciembre, mientras que los mayores entre marzo y agosto. En junio se encontró el espécimen de mayor edad, 22 años (Fig. 15). La estructura de edades mensuales tampoco presentó una distribución normal (K-S, $p < 0.05$), existiendo diferencias significativas entre las edades de los meses de septiembre a diciembre respecto al resto del año (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$).

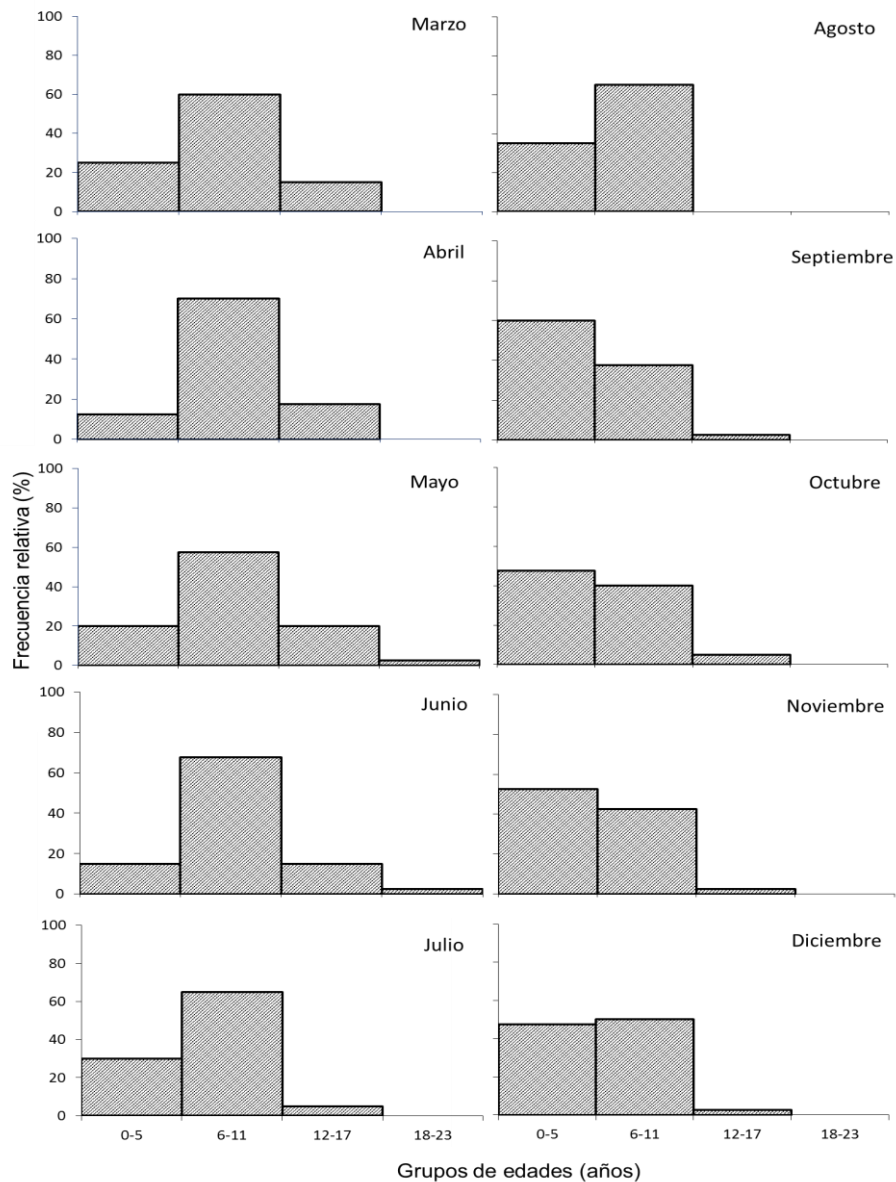


Figura 15. Estructura de edades mensuales de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México.

Retrocálculo de tallas y edades

La relación entre la altura del diente de la charnela y el crecimiento de la concha mostró una tendencia lineal, aunque se obtuvo una relación relativamente baja ($R^2 = 0.34$) (Fig. 16). Solamente se pudo retrocalcular valores de altura de la concha con 201 ejemplares debido a que los márgenes del umbo de los restantes se encontraban dañados por epibiontes (ACh media de 2.93 ± 0.78 cm y 11.04 ± 1.24 cm de AC media). Por ello se procedió a realizar un pequeño experimento con el fin de evaluar el crecimiento de larvas de la especie (Anexo 1). Se llevó a cabo un

larvario, marcando con calceína los anillos de crecimiento diario que se depositan en las mismas, para así obtener resultados confiables del crecimiento en la especie, incluir dichos valores en el análisis de retrocálculo y disminuir el sesgo en este.

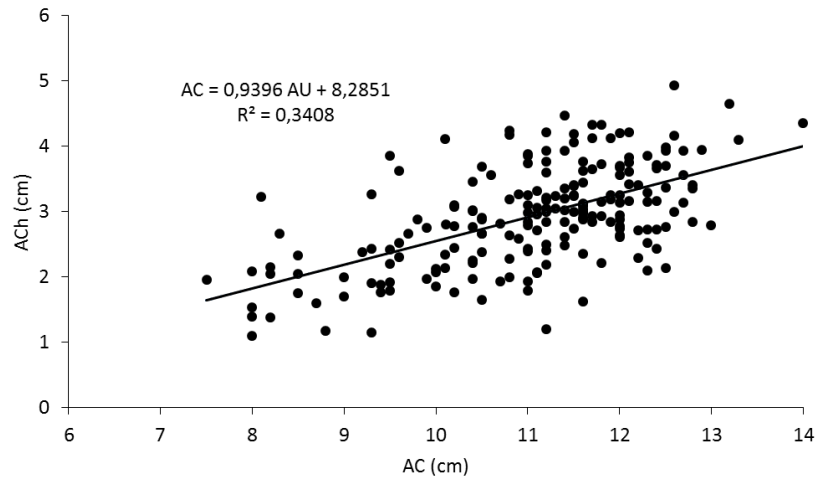


Figura 16. Relación entre la altura del diente de la charnela (ACh) y la altura de la concha (AC) de *S. crassisquama*.

Las tallas retrocalculadas no se ajustaron a la normalidad (K-S; $p < 0.05$). Se encontraron diferencias significativas entre las tallas observadas y retrocalculadas (Fig. 17 A), así como entre sus promedios (U; $p < 0.05$) (Fig. 17 B).

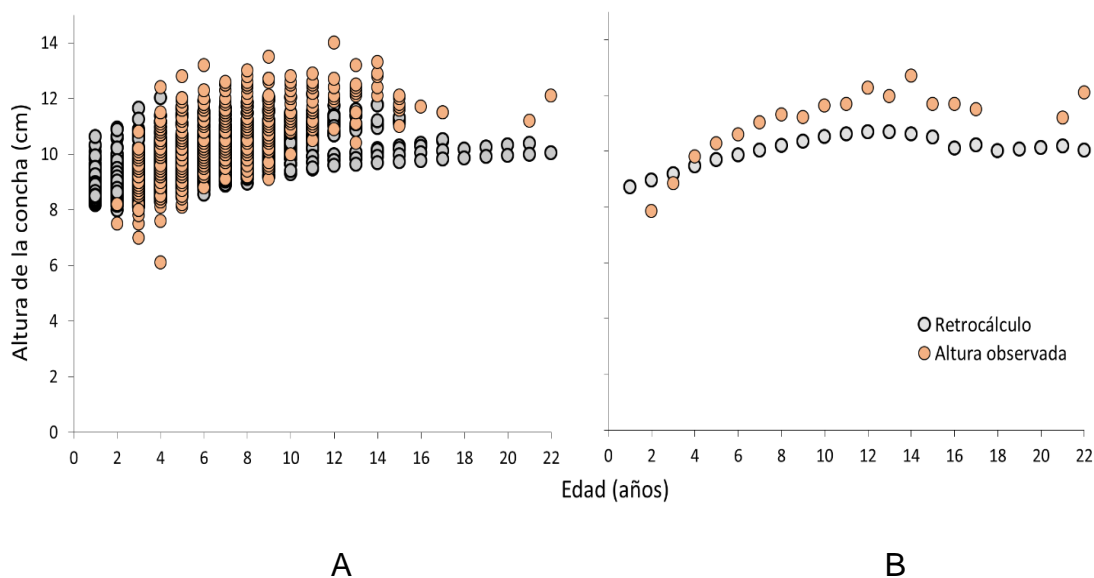


Figura 17. Dispersión de tallas observadas y retrocalculadas para *S. crassisquama* en Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. A: Composición total de tallas B: Tallas promedio

Crecimiento

Con los datos de talla y edad observados y retrocalculados se estimó el crecimiento individual de la especie en 4 escenarios (Fig. 18). Se incluyeron en los análisis las tallas de dos juveniles obtenidos durante el larvario, y se tomó como valor real de la edad a la que se fijó la primera post-larva obtenida del larvario desarrollado, convirtiéndose esta en el juvenil más pequeño (edad: 0.14 años AC: 0.12 cm (Anexo 1). El escenario 1 solo consistió en el análisis de los datos de los 398 ejemplares adultos. Para el escenario 2 se incluyeron los valores de tallas obtenidos por retrocálculo, mientras que para el 3 el promedio de las tallas observadas y retrocalculadas y el cuarto el promedio general de ambas tallas a cada edad.

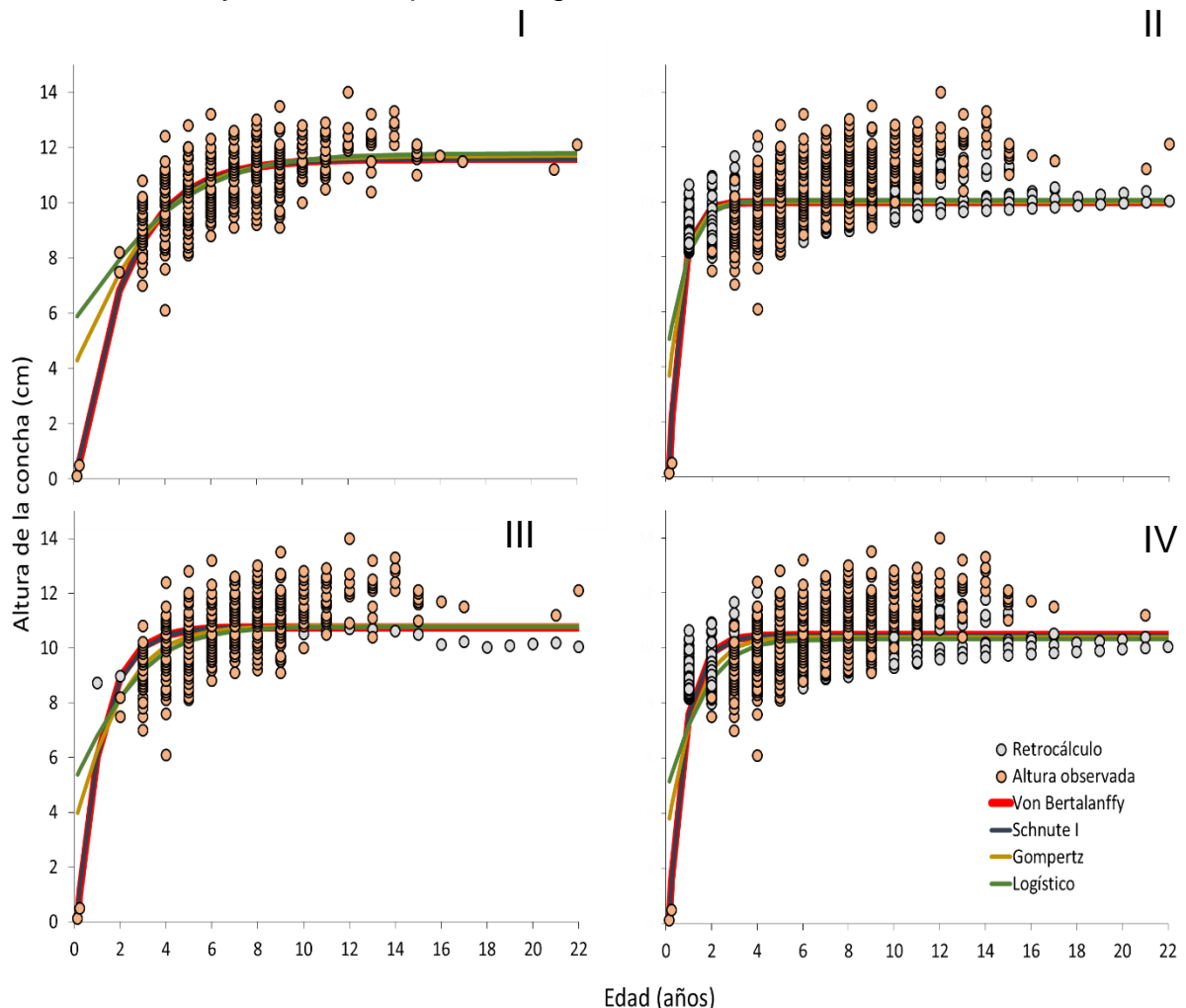


Figura 18. Ajuste de la curva de crecimiento de los modelos evaluados, en cuatro de los escenarios analizados para el crecimiento individual de *S. crassisquama*.

Por último, se desarrolló un quinto escenario donde se consideraron solo las tallas de los anillos de crecimiento (Fig. 19).

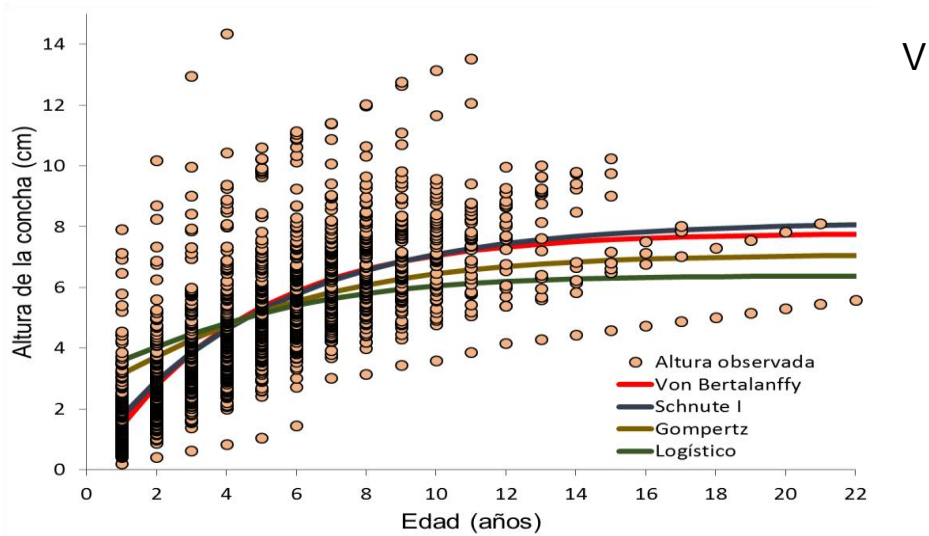


Figura 19. Ajuste de la curva de crecimiento de los modelos evaluados, correspondiente al análisis de los anillos de crecimiento *S. crassisquama* (quinto escenario).

En cada caso todos los modelos se ajustaron satisfactoriamente a los datos de talla- edad ($R^2 = 0.91$). Los parámetros obtenidos por cada escenario y modelo evaluado se muestran en la Tabla 1, mientras que los valores de ajuste según el criterio de selección de Akaike en la Tabla 2.

Tabla 1. Parámetros de crecimiento determinados a partir del enfoque multimodelos para *S. crassisquama*. (AC_{∞} : cm, k: cm/año, t_0 : años)

	VON BERTALANFFY	GOMPERTZ	LOGÍSTICO	SCHNUTE TIPO 1
ESCENARIO 1				
AC_{∞}	11.64	11.70	11.79	13.60
k	0.44	0.43	0.39	
t_0	0.14	0.14	0.14	0.14
a				0.47
b				0.89
Y_1				0.12
Y_2				13.59
ESCENARIO 2				
AC_{∞}	9.99	10.01	10.06	12.53
k	2.19	1.99	1.68	
t_0	0.14	0.14	0.14	0.14
a				2.16
b				0.84
Y_1				0.13
Y_2				12.53
ESCENARIO 3				
AC_{∞}	10.75	10.80	10.77	15.00
k	0.96	0.69	0.62	

t₀	0.14	0.14	0.14	0.14
a				0.91
b				0.79
Y₁				0.15
Y₂				15.00
ESCENARIO 4				
AC_∞	10.46	10.39	10.32	9.93
k	1.52	1.15	0.98	
t₀	0.14	0.14	0.14	0.14
a				1.50
b				1.04
Y₁				0.11
Y₂				9.93
ESCENARIO 5				
AC_∞	7.79	7.09	6.39	19.58
k	0.23	0.24	0.29	
t₀	0.14	0.14	0.14	0.14
a				0.19
b				0.29
Y₁				0.10
Y₂				18.76

El modelo von Bertalanffy obtuvo el menor valor de AIC y el mayor peso ponderado de Akaike en los primeros cuatro escenarios analizados (Tabla 2). De acuerdo a la teoría de la información de AIC, los modelos con una diferencia (Δ_i) igual o menor a 2 representan un fuerte soporte estadístico. En los primeros dos escenarios, solamente los valores obtenidos por el modelo von Bertalanffy y Schnute se encontraron entre dicho rango. Para el análisis de los anillos de crecimiento, el modelo de Schnute fue el único en presentar un fuerte soporte estadístico y el menor valor de AIC.

Tabla 2. Valores obtenidos a partir del análisis del criterio de selección de Akaike.

	VON BERTALANFFY	GOMPERTZ	LOGÍSTICO	SCHNUTE
ESCENARIO 1				
AIC	700.39	712.14	723.91	702.11
Δ_i	0.00	11.75	23.52	1.79
w_i*100	70.55	0.20	0.00	29.25
ESCENARIO 2				
AIC	3456.49	3461.87	3459.18	3457.80
Δ_i	0.00	5.38	2.70	1.33
w_i*100	54.26	3.68	14.08	27.98
ESCENARIO 3				

AIC	76.78	86.66	92.55	78.76
Δ_i	0.00	9.88	15.76	2.38
w_i*100	76.24	0.55	0.03	23.18

ESCENARIO 4

AIC	39.17	53.42	58.25	41.33
Δ_i	0.00	14.25	19.08	3.06
w_i*100	82.15	0.07	0.00	17.78

ESCENARIO 5

AIC	3471.69	3580.72	3679.40	3468.43
Δ_i	3.25	112.29	210.96	0.00
w_i*100	16.44	0.00	0.00	83.56

Para el resto de los análisis realizados con el fin de describir el crecimiento de la especie, se utilizaron los parámetros obtenidos a partir del modelo von Bertalanffy del escenario 1. El bootstrap realizado para dicha serie de datos, así como los valores Φ' se presentan en la Tabla 3.

Tabla 3. Parámetros de crecimiento de *S. crassisquama* obtenidos por el modelo de crecimiento von Bertalanffy. (AC_{∞} : cm, k: cm/año, t_0 : años)

Parámetros		2.5%	97.5%	Bootstrap	2.5%	97.5%
AC_{∞}	11.64	11.46	11.83	11.64	11.48	11.82
k	0.44	0.39	0.50	0.44	0.39	0.49
t_0	0.14	-	-	-	-	-
Φ'	1.78	-	-	1.78	-	-

La longevidad de la especie se estimó entre los 6 y 7 años.

Mortalidad

Con los parámetros de crecimiento establecidos previamente para la especie y un valor promedio de temperatura superficial del mar para el período de estudio de 20.14 °C, se calculó la tasa instantánea de mortalidad natural en 1.25 /año según la ecuación empírica propuesta por Pauly (1980). Con el método de Chapman-Robson la mortalidad se estimó en 0.13 /año y mediante el método Taylor (1958) que relaciona la mortalidad con la longevidad en 0.47 /año.

La mortalidad total Z, estimada por el método de la curva de captura linealizada de Sparre y Venema (1989) fue de 0.24 /año (pendiente de la curva) (Fig. 20). Finalmente se determinó una mortalidad por pesca F de 0.11 /año.

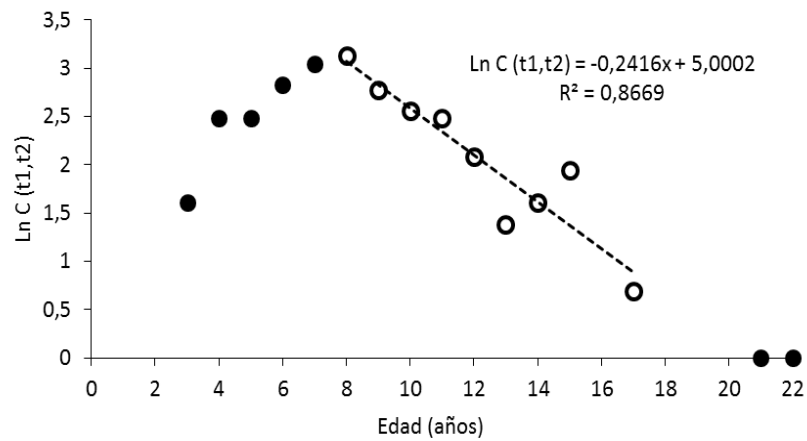


Figura 20. Curva de captura linealizada basada en los datos de composición de edades de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

DISCUSIÓN

Estructura de tallas

Las tallas de los ejemplares adultos de *S. crassisquama* obtenidas en el presente estudio oscilaron entre 6.1 - 14.0 cm AC, lo cual es similar a lo obtenido por Villalejo-Fuerte *et al.* (2005) en Isla Cedros y Punta Eugenia, (4.5 - 14.2 cm AC). Sin embargo, este intervalo es menor al reportado por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002) para *S. limbatus* que va de 7.01 - 16.52 cm AC en Bahía de Loreto, en el Golfo de California y por Cudney-Bueno y Rowell (2008) en el alto Golfo (5.14 - 16.07 cm AC), estos últimos recolectaron un ejemplar de 18.8 cm AC. En la zona centro del Golfo, Cota (2011) reporta tallas para *S. limbatus* entre 4.3 - 16 cm AC, similar a lo obtenido por Villalejo-Fuerte y Muñetón-Gómez (2002) en Isla Danzante (4.0 - 17.0 cm AC). Para *S. leucacanthus* en Isla Danzante, B.C.S., los intervalos fueron de 3 - 12 cm AC (Villalejo-Fuerte y García-Domínguez, 1998). Por lo tanto, *S. limbatus* es la especie más grande del género *Spondylus* en aguas mexicanas (Cota, 2011).

El hecho de no haber encontrado ejemplares con tallas menores a los 6.1 cm puede deberse a las condiciones y tipo de muestreo realizado, ya que la talla depende de la profundidad a la que se encuentren los individuos. Además, los organismos pequeños son menos conspicuos y se adhieren fuertemente al sustrato, lo que dificulta su extracción por los buzos y a menudo los epibiontes recubren toda la concha, restándoles visibilidad (Mackensen *et al.*, 2012). Una de las teorías más aceptadas para explicar este fenómeno, es que los individuos con tasas de crecimiento más elevadas de una clase anual, tienen una mayor tasa de mortalidad que los de crecimiento lento (Ricker, 1992), provocando que sean depredados a edades tempranas y por ello no sea posible su muestreo. Los organismos mayores a 13 cm AC también fueron muy escasos (solo se encontraron algunos ejemplares en junio, julio y diciembre). La talla promedio de *S. crassisquama* es de 10.71 ± 1.30 cm AC, la cual puede llegar a medir 14 cm de AC, siendo este tamaño superior al reportado para otros pectínidos como *Argopecten purpuratus* en Chile de 7.58 cm AC (Avedaño y Cantillán, 2005) y *Argopecten ventricosus* o *Euvola vogdesi* en México (hasta 9 cm y 10.7 de AC respectivamente) (Coan y Valentich-Scott, 2012). Dichos bivalvos presentan menor tamaño que la concha espina, pero se pescan a profundidades mayores, relación que también se ha corroborado para

Placopecten magellanicus, (MacDonald y Thompson, 1986; Schick *et al.*, 1988), *Patinopecten caurinus* (Haynes y Hitz, 1971; MacDonald y Bourne, 1987) y *Pecten maximus* (Mason, 1957). La profundidad *per se* no es el factor limitante, pero, como demostró MacDonald y Thompson (1985) para *P. magellanicus*, el crecimiento es promovido por temperaturas relativamente más altas y más importante, niveles alimenticios más altos en aguas poco profundas que encuentran dentro de la zona eufótica productiva.

La correlación negativa entre el tamaño máximo y la profundidad se ha reportado para muchas poblaciones de bivalvos, lo que apoya el modelo de crecimiento teórico, propuesto por Sebens (1982), que predice que el tamaño máximo alcanzado por animales con crecimiento indeterminado aumenta con la idoneidad del hábitat (menor estrés fisiológico). Las comparaciones entre los estudios son complicadas debido a las diferencias en las especies, los tamaños iniciales, las densidades de siembra, el arte, el lugar, la época del año y las condiciones ambientales. Algunos informes documentan una disminución en el crecimiento con un aumento en la profundidad, mientras que otros no muestran diferencias significativas o incluso un aumento en el crecimiento con profundidad (Shumway y Parsons, 2016). Lo anterior es el caso de *N. subnodosus*, la cual igualmente se pesca a mayor profundidad que *S. crassisquama* pero presenta tallas superiores de hasta 20.0 cm (Coan y Valentich-Scott, 2012). El intervalo de tallas más abundante en la muestra fue el de 11 cm de AC, este coincide con la talla precautoria de captura establecida para la zona lo cual indica que el establecimiento de esta talla a priori, sin haberse realizado estudios, se debe a la abundancia de la misma en los bancos de captura.

Las diferencias encontradas en la distribución de tallas por mes (mayo, junio y septiembre) se deben principalmente a la abundancia de tallas menores en septiembre (9.62 ± 1.39 cm AC) y las mayores en mayo (11.56 ± 0.84 cm AC). Según del Río (2018), la reproducción de *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre, es más abundante durante el período agosto-septiembre y se conoce que el asentamiento de las larvas tiene lugar aproximadamente a los 42 días (Cobo *et al.*, 2008), por lo que hacia el mes de septiembre se estarían encontrando los individuos de menor tamaño. El ciclo reproductivo de la especie es de

aproximadamente entre 50 y 60 días en condiciones experimentales, no obstante, debido a las condiciones óptimas del hábitat *in situ* puede que dicho asentamiento ocurra en menor tiempo (Anexo 1). Esta distribución de tallas menores se refleja en dicho mes y los siguientes octubre y noviembre. Por su parte, para *S. limbatus* no se ha descrito lo anterior. Cota (2011) plantea que la mayor proporción de individuos de tallas menores se encuentran entre enero y marzo, mientras que los organismos mayores no presentan un patrón definido.

Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

La formación de las marcas de crecimiento se ve afectado por el metabolismo, la alimentación, la reproducción, la temperatura, entre otros factores, por lo que es posible asociar las marcas temporales a eventos particulares, como cambios particulares en el hábitat, el fenómeno de El Niño, etc. (Cudney-Bueno y Rowell, 2008; Dalgic *et al.*, 2009; Cortez-Lucero *et al.*, 2011). Estos autores mencionan que la formación de bandas puede estar influenciada por la reproducción, que la banda opaca (más densa) se asocia a periodos de rápido crecimiento y la banda translúcida (menos densa) a períodos de lento crecimiento. Estudios realizados en almejas sugieren de igual manera que los patrones traslúcidos-opacos son determinados por la actividad metabólica asociada con cambios en la temperatura del agua del fondo marino (Morsán y Ciocco, 2004). Para muchas especies de bivalvos como *Mya arenaria* (Cerrato *et al.*, 1991), *Panopea abbreviata* (Morsan y Ciocco, 2004), *Chamelea gallina* (Dalgic *et al.*, 2009) y *P. generosa* (Calderón-Aguilera *et al.*, 2010)), se ha establecido la periodicidad anual de las marcas de crecimiento.

De acuerdo a los resultados del porcentaje mensual de conchas con borde translúcido, la mayoría de los ejemplares depositan esta banda en invierno-primavera, considerada como época fría (diciembre a mayo) y la banda opaca durante el verano-otoño, época cálida (junio a noviembre). Según lo anterior se puede plantear que existe una estacionalidad anual en el crecimiento de la especie. Aunque *S. crassisquama* se encuentre reproduciéndose durante todo el año en la Laguna Ojo de Liebre, el pico principal de reproducción se encuentra entre agosto y septiembre (del Río, 2018). En dicha época se registran las temperaturas más altas y como se observó en el presente estudio, durante la misma se encontró el

mayor porcentaje de ejemplares con bordes opacos en su concha. O sea, esta especie presenta un crecimiento lento durante los meses donde se depositan las bandas translúcidas, que suele aumentar hacia la época de reproducción durante la cual se deposita la banda opaca. Lo anterior también ha sido reportado para *S. limbatus* en la zona centro del Golfo de California (Cota, 2011). La autora encontró una correlación significativa entre la época reproductiva y el mayor porcentaje de organismos con banda opaca, concluyendo que ambos eventos ocurren durante el mismo período.

Se conoce que los valores negativos de $\delta^{18}\text{O}$ se asocian con las temperaturas de verano y valores más positivos con temperaturas más frías, lo que ha permitido reconstruir temperaturas superficiales del mar utilizando registros de alta resolución de $\delta^{18}\text{O}$ de fósiles y bivalvos recientes (Goodwin *et al.*, 2001; Henry y Cerrato, 2007; Lartaud *et al.*, 2010). Los valores isotópicos obtenidos mediante las predicciones desarrolladas en la presente investigación, presentaron sus valores más negativos durante el año 2006, año durante el cual se presentó un evento de El Niño, mientras que los valores más positivos tuvieron lugar en 2010 correspondiéndose a un evento de La Niña (Ramos, 2017). Durante El Niño, el cual se caracteriza por presentar una columna de agua estratificada con periodos de oxigenación y flujos de materia orgánica escasos, las masas de aguas cálidas superficiales, tropicales y subtropicales, viajan a lo largo de la costa hasta llegar a la parte norte de la península (Ramos, 2017). Cuando este evento finaliza, hay un cambio abrupto por la presencia de aguas frías generando un aumento en la productividad primaria, un mayor flujo de materia orgánica debido a las condiciones de alta productividad, aunado a eventos de surgencias de intensidad anómala a lo largo del Pacífico Oriental que se denomina evento La Niña (Durazo y Baumgartner, 2002). Es importante resaltar que no siempre ocurre La Niña después de El Niño y viceversa (Ramos, 2017). De esta manera se pudo determinar que la técnica de predicciones isotópicas puede ser confiable como indicador de variaciones interanuales históricas en la temperatura.

Los valores más negativos del $\delta^{18}\text{O}$ predichos mensualmente para el año 2016, durante el cual se realizó el muestreo, se obtuvieron en la época cálida y para la cual se reportó el mayor porcentaje de bandas opacas. Esto constituye una

evidencia de la relación inversa que existe entre la temperatura superficial del mar y el $\delta^{18}\text{O}$. Por el contrario, se encontraron valores más positivos de $\delta^{18}\text{O}$ en temperaturas más cálidas, en las cuales corresponde el mayor porcentaje de bandas translúcidas. Cudney-Bueno y Rowell (2008) utilizando los perfiles de isótopos estables de oxígeno del material calcáreo de las conchas y datos de marcado y recaptura de *S. limbatus* en el Alto Golfo de California, también establecen que la banda translúcida se forma en invierno-primavera y la opaca en verano-otoño. Ambos resultados indican que la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento es anual.

Los perfiles de $\delta^{18}\text{O}$ real obtenidos de los anillos de crecimiento observados en las conchas presentaron en su mayoría la misma tendencia que las predicciones isotópicas. Maier y Titschack (2010) concluyen que el $\delta^{18}\text{O}$ está fuertemente correlacionado con la TSM, y que el mejor ajuste se encuentra durante el verano. Esto concuerda con lo descrito previamente ya que se observaron valores isotópicos más negativos en la mayoría de las bandas opacas muestreadas respecto a las translúcidas. Aunque para algunos anillos no se encontró la relación previamente establecida entre la temperatura y el $\delta^{18}\text{O}$, de manera general no se encontraron diferencias entre ambas metodologías aplicadas. La no existencia de valores más positivos de $\delta^{18}\text{O}$ en las bandas translúcidas y valores más negativos en las bandas opacas puede deberse al periodo de deposición de estas. Como se mencionó anteriormente durante todo el año se encuentran organismos con bandas translúcidas u opacas, independientemente de la época ya que probablemente esta deposición también está relacionada con la reproducción (Cudney-Bueno y Rowell, 2008). Por ello en todos los ejemplares analizados se encontraron algunas bandas opacas con valores más positivos de $\delta^{18}\text{O}$ y viceversa en las bandas translúcidas. Dichos ejemplares pudieron haberse reproducido ese año durante la época fría y presentar dicho comportamiento en los valores de $\delta^{18}\text{O}$. Por lo tanto, el análisis del $\delta^{18}\text{O}$ podría utilizarse como indicador de la época de desove de la especie. También debe considerarse la posibilidad de errores cometidos al muestrear las bandas, pudiéndose haber obtenido dos muestras de la misma marca ya que se encuentran muy unidas entre sí, además de que solamente se analizaron pocos ejemplares.

Para otros bivalvos como *Chione cortezi* se ha reportado que los valores más positivos de $\delta^{18}\text{O}$ se producen en bandas opacas obtenidas tanto en la superficie de la capa exterior como en la sección transversal. Las bandas opacas de esta especie se depositan durante el invierno, por lo que estos animales crecen más durante esta época del año (Goodwin *et al.*, 2001), o sea, no todos los bivalvos presentan un patrón fijo consistente en la deposición de anillos de crecimientos opacos precisamente durante las temperaturas más altas. Estos autores destacan que los valores de isótopos de oxígeno muestran un ciclo anual fuerte que puede correlacionarse con la temperatura, debido a que el fraccionamiento de los isótopos de oxígeno está controlado en gran medida por esta variable ambiental. Jones y Quitmyer (1996) explican que incluso en ejemplares de la misma especie, pero con diferente distribución geográfica pueden existir discrepancias en la deposición de los anillos de crecimiento. Lo anterior ocurre con *Mercenaria spp.* que parece mostrar un gradiente latitudinal distinto en el momento de la formación del incremento del crecimiento de la concha, depositando bandas translúcidas durante el invierno en las poblaciones del norte de EE.UU. y durante el verano en las poblaciones del sur de dicho país.

Como se obtuvo en las predicciones isotópicas, los valores promedios anuales de $\delta^{18}\text{O}$ más altos correspondieron al año 2010, durante el cual se desarrolló un evento Niña, mientras que los más bajos se encontraron para el 2015 relacionado a un evento El Niño. Para *S. gaederopus*, un espondílido del mar Mediterráneo, de igual manera se han establecido fluctuaciones de temperatura interanuales evidenciadas a partir de los $\delta^{18}\text{O}$ registrados en su concha (Maier y Titschack, 2010). Mackensen (2013), también hace referencia a la importancia del género *Spondylus* como indicador paleoclimático ya que presenta varias ventajas sobre otras especies de bivalvos, como sus conchas grandes, de las cuales se presume una vida útil de varias décadas; y gruesas, lo que representa un alto potencial para permanecer preservadas durante las edades en comparación con otros organismos calcificadores. Además, tienen una gran importancia histórica desde la época precolombina, por lo que las conchas antiguas bien conservadas están disponibles a partir de excavaciones arqueológicas de diversas épocas y pueden ser útiles para la reconstrucción de eventos climáticos pasados (Fabara, 2008).

Cuando las marcas de crecimiento son claramente visibles pueden utilizarse como una herramienta rápida y confiable para estimar edad de un individuo. Sin embargo, las bandas de crecimiento no se observan siempre con claridad, especialmente para los individuos más jóvenes que tienen una capa delgada o aquellos que han sido fuertemente infestados por epifauna bentónica (Cudney-Bueno y Rowell, 2008). Por lo tanto, el uso de isótopos de oxígeno en combinación con el examen visual de incrementos de crecimiento, pueden proporcionar un medio robusto para evaluar la edad y crecimiento de *S. crassisquama*.

Edad

Una vez evaluada las lecturas de las marcas de crecimiento en el diente de la charnela se obtuvieron valores de APE y CV que no superaron el 10% (5.12 y 7.25 % respectivamente), lo cual indicó una buena correlación entre lectores y una alta precisión en las lecturas. Durante el proceso de lectura, los primeros grupos de edad fueron fácilmente identificables, mientras que las marcas próximas al borde de la concha fueron más difíciles de discriminar, esto debido a la proximidad entre ellas, consecuencia de la disminución del ancho de las marcas de crecimiento.

Después de haber realizado las lecturas en las conchas se encontró una edad máxima de 22 años y mínima de 2 años en todo el ciclo de muestreo. El análisis de los grupos de edades mensuales también corroboró que los individuos más jóvenes (2-5 años), los cuales presentan una menor talla, se encuentran en septiembre, esto asociado al reclutamiento ocurrido en años anteriores luego del desove que presenta su pico principal entre agosto y septiembre (del Río, 2018).

Para *S. crassisquama*, Mackensen (2013) reporta 14 ejemplares de entre 6-24 años, provenientes de Atacames, Esmeralda, Ecuador, por lo que es posible que los ejemplares mayores a 20 años, obtenidos en el presente estudio, si presenten la edad estimada para cada uno y no haya habido errores en la interpretación de la misma. Mackensen (2013) también analizó 4 ejemplares de *S. limbatus* con edades de entre 6-22 años. Sin embargo, Cudney-Bueno y Rowell (2008), para *S. limbatus* en el norte del Golfo de California, reportan edades de entre 2.5-10 años, mientras que Cota (2011) para la zona centro, grupos de edades desde 0-14. Es necesario

precisar que Cudney-Bueno y Rowell (2008) solo analizan ocho muestras para estimar la edad, con variaciones muy amplias en la talla.

Existen casos extremos como el de la almeja *Panopea generosa* al oeste de Baja California, México, que puede presentar hasta una longevidad de 94 años (Calderón-Aguilera *et al.*, 2010), mientras Hidalgo-de la Toba *et al.* (2015) reporta que su longevidad es de 12.5 años en la misma zona. Otras, como *Argopecten irradians*, alcanza un tamaño máximo de 80 mm a los 2 años (Bricelj y Krause, 1992). Orensanz (1984) reporta que *Chlamys varia* alcanza 54 mm a los 7-8 años, mientras que para *C. tehuelcha*, Conan y Shafee (1978) obtuvieron una longevidad de hasta 6 años. También se ha relacionado la edad con la profundidad a la cual se encuentren los organismos marinos. Las especies de aguas profundas (hasta 100-200 m), como *Chlamys islandica* (Vahl, 1981), *Patinopecten caurinus* (MacDonald y Bourne, 1987) y *Placopecten magellanicus* (MacDonald, 1986; Schick *et al.*, 1988), o de profundidades moderadas (hasta 50-60 m) tales como *Pecten maximus* (Mason, 1957) y *Crassadoma gigantea* (MacDonald y Bourne, 1989) presentan períodos de vida que oscilan entre los 18 y los 23 años. Por el contrario, las especies restringidas a las aguas costeras poco profundas (<10 m) se caracterizan generalmente por períodos de vida más cortos (2-8 años) y menor tamaño asintótico. En aguas más profundas, las restricciones ambientales parecen favorecer un crecimiento lento y una alta longevidad (Shumway y Parsons, 2016). El gradiente de profundidad determina cambios en factores ambientales, como la disponibilidad de luz y alimentos, la temperatura y las intensidades de perturbación. A su vez, es probable que estos factores controlen la longevidad a través de varios mecanismos. En primer lugar, los hábitats más profundos son generalmente menos productivos, lo que limita el suministro de alimentos para los consumidores, favoreciendo el crecimiento lento y con ello una mayor longevidad (Montero-Serra *et al.*, 2018). Estudios fisiológicos han demostrado que los costos metabólicos elevados de estrategias rápidas de crecimiento pueden ser perjudiciales en ausencia de una alta disponibilidad de recursos (Pauly, 2010). Además, como la luz depende fuertemente de la profundidad, los organismos que habitan en hábitats más profundos pueden experimentar una "liberación de competencia", principalmente por la ausencia de macroalgas y otros organismos autótrofos de

crecimiento rápido que están restringidos a la zona fótica. Del mismo modo, los hábitats más profundos son menos diversos y, por lo tanto, los organismos podrían enfrentar una menor presión de depredación, empujando las fuerzas selectivas para favorecer el mantenimiento somático y, por lo tanto, mayor edad (Montero-Serra *et al.*, 2018). Finalmente, la relativa predictibilidad de ambientes profundos puede permitir a las especies sobrevivir con tasas de mortalidad y reproducción más bajas. Los hábitats poco profundos están más expuestos a fuentes externas de mortalidad debido a perturbaciones físicas extremas (huracanes y tormentas) y fluctuaciones de temperatura, lo que los hace menos adecuados para organismos cuyo éxito a largo plazo depende de la supervivencia extremadamente alta de poblaciones adultas (Montero-Serra *et al.*, 2018).

Retrocálculo de tallas y edades

El análisis de la relación entre la talla de la estructura donde se leen las marcas de crecimiento y la talla total del organismo es ampliamente utilizado en numerosos estudios de crecimiento individual. A pesar de que la técnica es muy popular, es poco entendida (Francis, 1990), ya que ésta puede tener fallas por errores en el conteo de las marcas de crecimiento, en la determinación de la época de formación de las marcas y a una mala elección de la función matemática que describe la relación entre el tamaño del cuerpo y la estructura a utilizar. Existen diferentes métodos para el retrocálculo de tallas y edades, el más utilizado es el de Fraser-Lee, sin embargo, esta metodología es sensible a la edad, ya que no explica la variación del crecimiento de cada ejemplar, y no se tiene una hipótesis clara de cómo maneja la proporcionalidad entre la estructura y el tamaño del organismo (Francis, 1990).

La relación entre la altura de la concha y el diente de la charnela para *S. crassisquama* en este estudio resultó ser lineal pero poco significativa, lo que nos permite establecer que probablemente el diente de la charnela no sea una estructura adecuada para describir el crecimiento y estimar las tallas a edades pretéritas. Sin embargo, Cota (2011) evaluó la observación de las marcas de crecimiento para *S. limbatus*, tanto en la región del umbo como en el diente de la charnela, y determinó que en ésta última zona existía una mejor apreciación de las

marcas, pues se ven menos afectada por los organismos incrustantes y también la coincidencia entre los lectores fue mayor.

En muchos bivalvos, la estimación de la edad se basa en la observación de las marcas de crecimiento en la parte externa de la concha, en el caso de *S. crassisquama*, así como lo reportado por Cota (2011) para *S. limbatus*, esto no es posible debido al grosor de la concha, puesto que no quedan evidenciadas las marcas. La observación de los anillos de crecimiento sobre el eje mayor de las conchas de *S. crassisquama* tampoco es posible debido a las perforaciones ocasionadas por organismos epibiontes (esponjas, gusanos, balanos, bivalvos, etc.), sobre todo en los individuos más grandes. Sobre esto, Cudney-Bueno y Rowell (2008) mencionan que el daño en la concha de *S. limbatus* (y por ende la subestimación de la edad) es mayor en la parte más antigua de las valvas. Cerrato *et al.* (1991) utilizaron áreas diferentes al eje de crecimiento de la concha de *M. arenaria* para estimar la edad y determinaron que el condróforo (estructura asociada al umbo) es una región útil para este objetivo. De igual manera, Dalgic *et al.* (2009) encontraron para la almeja *Chamelea gallina* la presencia de bandas de crecimiento en la región del umbo.

Ricker (1992) plantea que uno de los inconvenientes que suele tener el valor del intercepto de la relación radio de la estructura-talla del organismo, es que tiende a sesgar el valor de la longitud, por efecto de la selectividad que actúa sobre el tamaño del cuerpo del organismo y no sobre el tamaño de la estructura. Esto puede explicar que al solo obtener pocos ejemplares de dos años de edad y solo uno para las edades 21 y 22 puede que se haya subestimado o sobrestimado la talla retrocalculada para dichas edades y tallas pretéritas. De hecho, se conoce que las tallas observadas deben ser mayores que las retrocalculadas. Araya y Cubillo (2002) mencionan que las tallas retrocalculadas a edades pretéritas tienden a ser menores que las observadas, lo que pareciera ser un aparente cambio en la tasa de crecimiento. Esto es conocido comúnmente como el fenómeno de Rosa Lee, lo que difiere al resultado obtenido en el presente estudio ya que para los grupos de edad 2 y 3 las tallas observadas fueron menores que las retrocalculadas. Lo anterior quizás se deba a una subestimación de las tallas observadas para al menos el grupo de edad 2 debido al bajo número de muestras encontradas (2 ejemplares),

por lo que sería necesario obtener un mayor número de organismos pequeños para descartar si los resultados obtenidos se deben realmente a esta causa.

Crecimiento

Son muchos los factores que influyen en el crecimiento de los bivalvos, entre los factores exógenos se encuentran la alimentación, considerada de las más importantes, la temperatura, las mareas, profundidad del agua y densidad poblacional, mientras que dentro de los factores endógenos el genotipo y el estado fisiológico son los más influyentes (Gosling, 2003).

La práctica común entre los investigadores que estudian el crecimiento de organismos marinos es adoptar, a priori, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy, cuyas bases tienen una significación biológica (Pauly, 2010). Sin embargo, en muchos casos este modelo parece no describir adecuadamente el proceso de crecimiento observado en la tendencia de los datos (Katsavenakis y Maravelias, 2008). Ante el escaso conocimiento sobre el crecimiento de *S. crassisquama*, en el presente estudio se evaluó el crecimiento individual de la concha espina a través de un enfoque multimodelo, utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar el mejor modelo posible desde el punto de vista estadístico. Las ventajas de utilizar el AIC recaen en el hecho de que los modelos pueden ordenarse según su ajuste a los datos. Además, el establecer una comparación entre diferentes modelos con distintos supuestos biológicos, tipos y formas de curva, resulta valioso para hacer inferencias objetivas sobre los estimados de crecimiento (Katsanevakis, 2006).

Los supuestos que definen a cada modelo de crecimiento difieren entre sí, lo que se vio reflejado en los diferentes valores de cada parámetro según el modelo y escenario analizado. De los cuatro modelos evaluados en el presente trabajo, el modelo de crecimiento individual von Bertalanffy fue el que obtuvo el menor valor del AIC, para cuatro de los escenarios establecidos y por tanto se considera que este es el más adecuado estadísticamente para describir la tendencia de los datos edad-talla analizados. No obstante, para el escenario 1 y 2, de acuerdo a la teoría de inferencia multimodelo, aquellos modelos con Δ_i menor a 2 son estadísticamente adecuados para describir el crecimiento de la concha espina (von Bertalanffy y

Schnute Tipo 1). El modelo de Schnute presenta una curva teórica versátil capaz de tomar la forma de distintos modelos dependiendo de los valores de los parámetros (Schnute, 1981), y permite hacer estimaciones de parámetros en ausencia de individuos muy jóvenes o muy viejos (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.*, 2011). Tanto este modelo como para von Bertalanffy se obtuvieron valores bajos de mínimos cuadrados, lo cual se traduce en un buen ajuste que se reflejó en el AIC. El AIC enfatiza la bondad de cada modelo. Que un modelo sea el que mejor se ajuste a los datos, no quiere decir que sea el modelo real o verdadero. Más bien, significa que es el mejor modelo de entre el resto de los candidatos, en el sentido de que proporciona la aproximación más cercana a la realidad. El modelo que mejor se ajusta a los datos, podría cambiar en función del tamaño muestral, dado que, con un tamaño mayor, los parámetros de un modelo pueden ser estimados de una manera más fiable (Akaike, 1983).

Para describir el crecimiento del pez *Caulolatilus princeps*, Manriquez (2008) utilizó el modelo von Bertalanffy a partir de promedios de tallas retrocalculadas, tal como en el escenario 3, y culmina planteando que las diferencias obtenidas entre sus estimaciones y otras investigaciones puede deberse al número de grupos de edad utilizados y al retrocálculo realizado para cada grupo de edad. Debido a que entre las tallas observadas y retrocalculadas para *S. crassisquama* se encontraron diferencias significativas, no se considera adecuado utilizar el análisis de crecimiento desarrollado para los escenarios 2, 3 y 4; los cuales incluyeron de una forma u otra, tallas retrocalculadas. En el apartado anterior se explicó como el retrocálculo realizado a partir de los anillos de crecimiento presentes en el diente de la charnela no se relaciona significativamente con la altura de la concha. Para cada edad se observó una alta variabilidad en los datos retrocalculados, esto debido a que no existe un patrón fijo en los radios de cada anillo de crecimiento. Cada marca medida en la estructura varía de amplitud, pudiendo encontrar incluso anillos más amplios para edades mayores, que para edades más pequeñas, cuando la lógica indica que el grosor de cada anillo debe disminuir con la edad debido a que disminuye la tasa de crecimiento. A consecuencia de lo anterior el escenario 5, en el cual se analizaron los anillos de crecimiento solamente como proporción a la supuesta talla de la concha, tampoco es adecuado para interpretar

el crecimiento de la especie. Los parámetros obtenidos en este último no tienen relevancia biológica puesto que, además de presentar una alta variabilidad entre los anillos, para AC_{∞} los valores fueron muy pequeños en comparación con las tallas de los ejemplares muestreados. De cualquier manera, según el AIC, el modelo a elegir durante este análisis es el de Schnute Tipo 1, el cual presente una AC_{∞} de 19.58 cm, muy superior a las predichas por los modelos restantes en cada escenario y tampoco observada en las tallas de las conchas.

Finalmente quedó definido el modelo von Bertalanffy, para el escenario 1, como el resultado más razonable para establecer los parámetros de crecimiento de *S. crassisquama*, con una interpretación biológica fuerte y un análisis estadístico que lo respalda. Este modelo está planteado bajo el supuesto de que las condiciones ambientales son constantes en este estudio y sostiene que el crecimiento está condicionado a procesos fisiológicos y que es el resultado neto de dos procesos opuestos, el catabolismo y anabolismo (Araya y Cubillos, 2006).

Para la concha espina se determinó una AC_{∞} de 11.64 cm, la cual luego de ser recalculada fue de 11.64 cm, $k = 0.44$ cm/año, $t_0 = 0.14$ años. La talla precautoria de captura establecida para la pesquería de la especie en México es de 11 cm, por tanto, el resultado obtenido en el presente estudio indica que el límite de tamaño establecido por las autoridades parece estar de acuerdo al comportamiento del crecimiento de la misma. Solamente se ha descrito el crecimiento para la especie por Mackensen (2013), la cual reporta valores de $AC_{\infty} = 11.7$ cm y k de 0.08 cm/año, obtenidos por el modelo de crecimiento von Bertalanffy y para *S. limbatus* $AC_{\infty} = 9.93$ cm y $k = 0.03$. Dicho modelo también ha sido utilizado para describir el crecimiento de *S. limbatus*, para una $AC_{\infty} = 18.07$ cm, $k = 0.15$ cm/año y t_0 de -2.62 años (Cota, 2011). Al seleccionar en este estudio el escenario 1 cabe recalcar que no se contó con representantes de la edad 1 para estimar los parámetros de crecimiento, y escasos de 0 y 2 años. Quizás a esto se deba la similitud encontrada entre los valores de AC_{∞} determinado por Mackensen (2013) y el obtenido en esta investigación.

El crecimiento de los bivalvos presenta amplias variaciones, asociadas a la historia de vida de cada una de las especies, pero como ya se ha discutido, los pectínidos

presentan una gran similitud con el género *Spondylus* y su crecimiento. En la Laguna Ojo de Liebre se ha reportado para *Argopecten ventricosus* los siguientes parámetros: $AC_{\infty} = 8.7$ cm, $k = 1.10$ cm/año e incluso una t_0 de 0.16 años (Baqueiro, 1998). Otros estudios sobre la biología poblacional de bivalvos de importancia comercial en México indican una AC_{∞} de entre 8 - 10.4 cm de AC para *Megapitaria squalida*, 32.2 cm para *Atrina maura* y 20.4 cm para *Anadara tuberculosa* (Baqueiro y Aldana, 2003). Para *Argopecten purpuratus* en Chile se ha reportado AC_{∞} de 12.04 cm (Avenidaño y Cantillánez, 2005), la cual alcanza el 50% de la talla asintótica entre los 7 y 8 años. Otros bivalvos como *Tivela mactroides*, durante el primer año de vida alcanzan más del 85% de la talla asintótica (Arrieché y Prieto, 2006). Morsan y Ciocco (2004) plantean que *Panopea abbreviata* alcanza entre 89 - 94% de su talla máxima durante los primeros 8 - 9 años, al igual que el 75% de AC_{∞} para *P. generosa* entre los 7 y 8 años (Hidalgo-de la Toba *et al.*, 2015).

El coeficiente de crecimiento (k) proporciona una medida de la velocidad con que los animales alcanzan su altura asintótica de la concha. *S. crassisquama* presenta un crecimiento más acelerado que *S. limbatus* y alcanza su longitud asintótica más rápido (k de 0.44 cm/año y 0.15 cm/año respectivamente). El bajo valor de $k = 0.08$ cm/año reportado por Mackensen (2013) para la concha espina en Ecuador, se debe al pequeño tamaño de muestra que utilizó, ya que no encontró ejemplares menores a 6 años de edad y esto influyó en el ajuste del crecimiento. Según MacDonald y Bourne (1989), el pectínido *Crassadoma gigantea* presenta un crecimiento lento, reflejado por su bajo valor de $k = 0.17$ cm/año, mientras que *Patinopecten caurinus* se considera de crecimiento bastante rápido ($k = 0.39$ cm/año) (MacDonald y Bourne, 1987). Una revisión de la literatura de los parámetros de crecimiento para *Placopecten magellanicus* (Schick *et al.*, 1988) proporciona un valor promedio de 0.24 cm/año, que varía ampliamente entre 0.17 y 0.38 dependiendo de la idoneidad del hábitat. Sin embargo, otros pectínidos como *Argopecten ventricosus* pueden presentar valores de k de hasta 1.10 cm/año (Baqueiro, 1998). Se conoce que el ajuste del modelo de crecimiento a los datos depende de la estructura demográfica de la población estudiada. Normalmente los valores grandes de k se encuentran cuando las poblaciones se componen de individuos más jóvenes (Hoffmann *et al.*, 2000). Quizás el planteamiento anterior

explica en parte el por qué la población *S. crassisquama*, de la Laguna Ojo de Liebre, puede crecer 0.44 cm/año, la cual está representada en su mayoría por ejemplares de entre 4 y 6 años (considerados relativamente jóvenes ya que la especie puede llegar a vivir hasta 22 años. Lo mismo se ha documentado en la literatura para *P. generosa*, con tasas de crecimiento de hasta 0.49 cm/año y edades máximas de hasta 25 años en Punta Canoas, Baja California Sur, México (Hidalgo-de la Toba *et al.*, 2015).

Por otro lado, Pauly y Munro (1984) consideran a Φ' como una medida de similitud del patrón de crecimiento. Los valores de Φ' para una misma especie tienden a ser muy parecidos; mientras más alejado sea el nivel taxonómico, la diferencia de los valores de Φ' será mayor (Munro y Pauly, 1983). Aunque no se han reportado valores de Φ' para los integrantes del género *Spondylus*, en el presente estudio se establece este parámetro para la concha espina ($\Phi' = 1.78$), lo que constituye un aporte a las próximas investigaciones que puedan requerir dichos valores en aras de comparar con otras especies o zonas de distribución.

Los valores de parámetros de crecimiento calculados corresponden a una longevidad estimada de 6 y 7 años. No se cuenta con información sobre la $t_{\text{máx}}$ de ningún representante del género *Spondylus*, pero se conoce que para *S. crassisquama* se han reportado edades de hasta 24 años (Mackensen, 2013) y para *S. limbatus* hasta 14 años (Cota, 2011). Con base al valor de $k = 0.54$ cm/año, estimado para *Pinctada mazatlanica* de bancos naturales del litoral oriental de Baja California Sur, se ha reportado una longevidad de 5.4 años para la especie, valores similares a los obtenidos para *P. margaritifera* (Wright-López *et al.*, 2008). Existen especies que no comparten estos resultados ya que presentan una gran longevidad, como es el caso de *Mercenaria spp.*, para la cual se han establecido valores de $t_{\text{máx}}$ de entre 30 y 90 años (Brown *et al.*, 2010; Ridgway *et al.*, 2011).

Mortalidad

Debido a la escasez de estudios relacionados con *S. crassisquama*, en este trabajo se determinó por primera vez la mortalidad de la especie. La estimación de mortalidad natural a partir de observaciones en el campo debe provenir de stocks no explotados. Para análisis pesqueros dicha información solamente puede ser

obtenida durante periodos de veda o áreas limitadas de pesca (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2012). De los métodos utilizados para estimar la mortalidad natural solo el resultado obtenido a partir de la ecuación Chapman-Robson fue adecuado (0.13 /año). Cortez-Lucero *et al.*, (2011) también describieron por primera vez la mortalidad de la almeja *Panopea globosa*, utilizando varios métodos para estimar la mortalidad natural, siendo el método de Chapman-Robson el más adecuado (0.079 /año, similar a los valores reportados para otras especies del mismo género). Cabe recalcar que en este estudio se rechazó el valor obtenido de M según la ecuación empírica de Pauly (1980) por ser irreal. La determinación de la tasa de mortalidad Z, estimada a partir de curvas de captura linealizadas ha sido ampliamente estudiado. A través de este método, Wright-López *et al.* (2009) reportan una Z de 2.03 /año para la madreperla *Pinctada mazatlanica* en el litoral oriental de Baja California Sur, México. Para *S. crassiquama* se obtuvo una Z = 0.24 /año siguiendo dicha metodología. Tanto la mortalidad estimada con la ecuación empírica de Pauly (1980), como la de Taylor (1958), fueron inadecuadas debido a que Z obtenida fue inferior a dichos valores de M. Como se conoce en la literatura, el conjunto de M y F (mortalidad por pesca) resulta en Z. Pauly (1980) indica que su método es una ecuación adecuada para peces y como se ha demostrado en este estudio no puede ser aplicada para *S. crassiquama*.

La mortalidad natural tanto en juveniles como adultos se ha podido correlacionar en forma directa con la densidad (Defeo, 1996). Se ha asociado además a efectos del ambiente, siendo frecuentes mortalidades masivas como producto de alteraciones climáticas (Margalef, 1978), así como a enfermedades que no solo han llegado a eliminar poblaciones completas, sino impedido su recuperación. La predación es un factor importante de mortalidad natural que incide en la estructura y abundancia de las poblaciones de moluscos, debido a su común selectividad sobre determinadas tallas, pudiendo producir la eliminación completa de una cohorte (Baqueiro, 1998). En el caso de los moluscos bivalvos hay problemas para el cálculo de la mortalidad total (Z). No obstante, se logran valores de Z mucho más bajos cuando se utilizan los métodos basados en la composición promedio de edades en la captura, que cuando se obtienen con los métodos con que se convierten las tallas.

Para *Argopecten ventricosus* en la Laguna Ojo de Liebre, México, la tasa de mortalidad total Z se estimó en 3.94 /año, con una menor incidencia de la mortalidad natural ($M = 1.63$ /año) con respecto a la mortalidad por pesca (2.31 /año) (Baquero, 1998). Sin embargo, para esta misma especie en La Paz, México, Z es de 9.64 /año, M de 0.93 /año y $F = 8.71$ /año. Ambas tasas de explotación mayor a 50% corresponden a una pesquería que se encuentra en estado de sobre-explotación (Baquero y Aldana, 2003). En el Pacífico colombiano se han determinado tasas de mortalidad para la especie *Anadara tuberculosa*, utilizando diferentes métodos para estimar M y F (Borda y Cruz, 2004). Los valores de M , fluctuaron ampliamente entre 0.23 y 1.38, mientras que F fue de 1.97 /año. Cuando se comparan los resultados de M y F para *S. crassisquama*, se evidencia que los individuos que mueren por efecto de la pesca ($F = 0.11$ /año), son proporcionales a los que mueren por razones naturales. La mortalidad por pesca no presenta un valor elevado debido a que el recurso solo se pesca de finales de marzo a principios de junio, el resto del año se encuentra en veda. Además, la época de pesca se determina con base en la cuota de captura total, siendo esto una alternativa para regular el aprovechamiento comercial de la especie.

CONCLUSIONES

Los organismos más pequeños de *S. crassisquama* se encuentran durante septiembre, pudiendo pertenecer a cohortes más recientes debido a que el principal periodo de reproducción de la especie ocurre en agosto. La mayor abundancia de organismos en la Laguna Ojo de Liebre presenta aproximadamente 11 cm de AC, lo cual coincide con la talla precautoria de captura en dicha zona.

Existe una estacionalidad anual en la deposición de anillos de crecimiento en la concha espina, corroborado por el porcentaje de marcas translúcidas u opacas en la concha, su relación con la temperatura anual y los valores de $\delta^{18}\text{O}$ encontrados en cada anillo.

S. crassisquama puede presentar hasta 22 años de edad. Los individuos más jóvenes se encuentran en el mes de septiembre probablemente debido al reclutamiento de la especie.

El diente de la charnela no representa un área apropiada para realizar el retrocálculo de tallas en la concha, puesto que las marcas de crecimiento son muy variables entre si y no existe una relación lineal fuerte entre el tamaño del diente y la altura total de la concha.

Con el modelo von Bertalanffy se obtiene un mejor ajuste del crecimiento individual de esta especie. La AC_{∞} para la especie es de 11.64 cm y tiene un crecimiento más rápido que el resto de los ejemplares del género en la zona del Pacífico ($k = 0.44$ cm/año).

Quedó definida una t_0 real de 0.14 años, correspondiente al juvenil más pequeño, así como el parámetro $\Phi' = 1.78$, del cual tampoco se tenía conocimiento para la especie y una longevidad de entre 6 y 7 años.

La baja mortalidad obtenida ($M = 0.13$ /año y $F = 0.11$ /año), aunado al aprovechamiento comercial al que se somete el recurso y los parámetros de crecimiento establecidos, indican que la estrategia de gestión pesquera que se desarrolla para *S. crassisquama* en la Laguna Ojo de Liebre parece ser adecuada.

RECOMENDACIONES

Se recomienda profundizar en el ciclo larval de la especie puesto que representa un recurso de importancia económica que puede ser utilizado en medios de cultivo para su engorde y comercialización. Asimismo, se puede determinar si solo con choques térmicos se puede inducir el desove de la especie y utilizar marcadores fluorescentes como la calceína para establecer posibles patrones migratorios en la dispersión larval y el crecimiento de las larvas.

Como nuevas interrogantes de los resultados de la presente investigación sería importante determinar la relación altura de la concha - peso, ya que la especie al parecer presenta un crecimiento alométrico, además correlacionar la reproducción y la deposición de bandas opacas en la concha para poder inferir de esta manera el comportamiento del metabolismo de la especie y que factores influyen en su crecimiento.

A partir de los parámetros de crecimiento determinados se sugiere realizar otros tipos de estudios enfocados hacia la pesquería de la especie para los cuales dichas estimaciones sean útiles y poder desarrollar un mejor manejo pesquero de la concha espina en la Laguna Ojo de Liebre (e.g. edad de primera madurez, análisis de poblaciones virtuales, tasa de explotación para establecer nuevas tasas de aprovechamiento pesquero, estimaciones de cuotas de captura y esfuerzo pesquero basadas en modelos predictivos de pesca así como el rendimiento máximo sostenible de esta que pueden incorporarse a modelos dinámicos de biomasa).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbot, R.T. 1974. American Seashells. Los moluscos marinos de las costas del Atlántico y del Pacífico de Norteamérica. 2da Edición. New York: Van Nostrand Reinhold Co.
- Akaike, H. 1983. Information measures and model selection. *Bulletin of the International Statistical Institute*, 50(1): 277-291.
- Alejo-Plata, C., Gómez-Márquez, J.L. y I.H. Salgado-Ugarte. 2011. Edad y crecimiento del dorado *Coryphaena hippurus*, en el Golfo de Tehuantepec, México. *Revista de Biología Marina*, 46(2): 125-134.
- Allmon, W.D. 1992. Role of temperature and nutrients in extinction of turritelline gastropods: Cenozoic of the northwestern Atlantic and northeastern Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92(1): 41-54.
- Amezcuca-Castro, S., Ramírez-Rodríguez, M., Medina-Gómez, S.P., y J.L. Gutiérrez-González. 2015. Tendencias de producción de almeja chocolate *Megapitaria squalida* en Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur, México. *Cienc. Pesq*, 23: 3-10.
- Araya, M. y L.A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. In *Special Issue: Age and Growth of Chondrichthyan Fishes: New Methods, Techniques and Analysis*: 293-300.
- Arellano-Martínez, M. 2005. Características ecofisiológicas de la reproducción de *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) (Pectinidae) en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 167 pp.
- Arellano-Martínez, M., Quiñones-Arreola, M., Ceballos-Vázquez, B.P. y M.T. Villalejo-Fuerte. 2006. Reproductive pattern of the squalid callista *Megapitaria squalida* from northwestern Mexico. *Journal of Shellfish Research* 25: 849-855.
- Arreguín-Sánchez, F., Wright-López, H. y S. Martínez-Aguilar. 2012. An approach to estimate natural mortality-at-length for unexploited stocks with an

- application to the Venus clam, *Chione californiensis* (Mollusca: Veneridae) in the Gulf of California, México. *Ciencia Pesquera*, 20(1): 21-28.
- Arrieche, D. y A. Prieto. 2006. Parámetros poblacionales del guacuco *Tivela mactroides* (Bivalvia: Veneridae) de Playa Caicara, Estado Anzoátegui, Venezuela. *Ciencias marinas*, 32(2): 285-296.
- Baqueiro, E.R. 1998. Patrones en la dinámica poblacional y ciclo reproductor de moluscos bivalvos y gasterópodos de importancia comercial en México. Tesis de Doctorado. Centro de investigación y de estudios avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Unidad Mérida. 273 pp.
- Baqueiro, E. y D. Aldana. 2000. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 66(1): 13-27.
- Baqueiro, E. y D. Aldana. 2003. Patrones en la biología poblacional de moluscos de importancia comercial en México. *Rev. Biol. Trop.*, 51 (4): 97-107.
- Bayne, B.L. y R.C. Newell. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilbur, K.M. (Eds.), *The Mollusca*, 4(1): 407-515.
- Beamish, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 982-983.
- Beverton, R.J.H. 1963. Maturation, growth and mortality of Clupeid and Engraulid stocks in relation to fishing. Rapp. P.V. Réun. CIEM. 154: 44-67.
- Bieler, R., Carter, J.G. y E.V. Coan. 2010. Classification of bivalve families. *Malacologia* 52: 113-133.
- Borda, C.A. y R. Cruz. 2004. Crecimiento y tasas de mortalidad del bivalvo *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) en el Pacífico colombiano. *Rev. Invest. Mar*, 25(3): 177-184.
- Bricelj, V.M. y M.K. Krause. 1992. Resource allocation and population genetics of the bay scallop, *Argopecten irradians*: effects of age and allozyme heterozygosity on reproductive output. *Mar. Biol.*, 113: 253-261.

Broom, M.J. y J. Mason. 1978. Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Mar. Biol.*, 47: 277-285.

Brown, A., Heilmayer, O. y S. Thatje. 2010. Metabolic rate and growth in the temperate bivalve *Mercenaria* at a biogeographical limit, from the English Channel. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 90: 1019–1023.

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

Caddy, J.F., y R. Mahon. 1995. Reference points for fishery management. Food and Agriculture Organization (FAO) Fisheries Technical Paper 347.

Calderón-Aguilera, L. E., Aragón-Noriega, E. A., Hand, C. M. 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.

Camacho, M. A. 2011. Abundancia y estructura poblacional de la almeja roñosa *Chione californiensis* (Broderip, 1835) en el sistema lagunar Altata, Navolato, Sinaloa, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Unidad Sinaloa. 62pp.

Casas-Valdez M. y G. Ponce-Díaz. 1996. Estudio de potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. SEMARNAP, CIB. FAO, GOB. EDO. INST. NAC. PESQ. UABCS, CET DEL MAR. México. 350 pp.

Cerdenares-Ladrón de Guevara, G., Morales Bojórquez, E. y R. Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research*, 7(5): 488-499.

Cerrato, R.M., Wallace, H.V. y K.G. Lightfoot. 1991. Tidal and seasonal patterns in the chondrophore of the soft-shell clam *Mya arenaria*. *The Biological Bulletin*, 181(2): 307-311.

- Chang, W.Y. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(8):1208-1210.
- Chapman, D.G. y D.S. Robson. 1960. The analysis of a catch- curve. *Biometrics*, 16: 354-368.
- Chute, A.S., Wainright, A.C. y D.R. Hart. 2012. Timing of Shell Ring Formation and Patterns of Shell Growth in the Sea Scallop *Placopecten Magellanicus* Based on Stable Oxygen Isotopes. *Journal of Shellfish Research* 31(3): 649-662.
- Coan, E.V. y P. Valentich-Scott. 2012. Bivalve seashells of tropical West America. Marine bivalve mollusks from Baja California to northern Peru.2: 1258pp.
- Cobo, Ma. L, Ortega, D y S. Sonnenholzner. 2008. Avances en la producción de semillas del molusco bivalvo *Spondylus prínceps* en el CENAIM. Área técnica. *AquaCultura*: 30-32.
- Conan, G. y M.S. Shafee. 1978. Growth and biannual recruitment of the black scallop *Chlamys varia* (L.) in Lanve´oc area, Bay of Brest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 35: 59-71.
- CONAPESCA. 2016. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. (http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca).
- Contreras, F. 1985. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, México DF. 265 pp.
- Cortez-Lucero, G., Arreola- Lizárraga J.A., Chávez-Villalba, J. 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.
- Cota, G. G. 2011. Reproducción y crecimiento de *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857) en la zona centro occidental del golfo de California (Agua Verde, B.C.S.).

Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 56 pp.

Cudney-Bueno, R. 2007. Plan de manejo regional para el aprovechamiento y la recuperación del callo de escarlopa, *Spondylus calcifer*. Centro Intercultural de Estudios de Desierto y Océanos. Puerto Peñasco, Sonora, México. 320 pp.

Cudney-Bueno, R., y K. Rowell. 2008. Establishing a baseline for management of the rock scallop, *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857): growth and reproduction in the upper Gulf of California, México. *Journal of Shellfish Research*, 27(4): 625-632.

Cushing, D.H. 1977. Fisheries Biology: a study in population dynamics. Wisconsin Univ. Press. 200 pp.

Dalgic G., Okumus, I. y S. Karayücel. 2009. The effect of fishing on growth of the clam *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) from the Turkish Black Sea coast. *Journal of the Marine Biological of the united Kingdomn*, 90(2): 261-265.

de León González, J.A., Leija-Tristan, A. y S.I. Salazar-Vallejo. 1993. Epifauna del ostión espinoso *Spondylus princeps unicolor*, de Puerto Escondido, Golfo de California. *Rev. Biol. Trop.*, 41(3): 877-881.

Defeo, O. 1996. Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 605-614.

del Rio, Y. 2018. Biología reproductiva de *Spondylus crassisquama*, Lamarck, 1819, en Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 112 pp.

Dioses, T. 2013. Edad y crecimiento del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú. *Rev. Peru. Biol.*, 20(1): 045- 052.

Durazo, R. y T.R. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Progress in Oceanography*, 54(1): 7-31.

- Evans, C., y M. Alonso. 2011. Abundancia y estructura poblacional de la almeja roñosa *Chione californiensis* (Broderip, 1835) en el sistema lagunar Altata, Navolato, Sinaloa, México (Doctoral dissertation).
- Fabara, M. 2008. Alternativas de manejo para la concha Spondylus, *Spondylus calcifer*.
- Fontanier, C., Mackensen, A., Jorissen, F.J., Anschutz, P., Licari, L. y C. Griveaud. 2006. Stable oxygen and carbon isotopes of live benthic foraminifera from the Bay of Biscay: microhabitat impact and seasonal variability. *Marine Micropaleontology*, 58: 159-183.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36(6): 883-902.
- Freitas, P., Clarke, L.J., Kennedy, H., Richardson, C.A. y F. Abrantes. 2006. Environmental and biological controls on elemental (Mg/Ca, Sr/Ca and Mn/Ca) ratios in shells of the king scallop *Pecten maximus*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 70: 5119-5133.
- Fujikura, K., Okoshi, K. y T. Naganuma. 2003. Strontium as a marker for estimation of microscopic growth rates in a bivalve. *Marine Ecology Progress Series*, 257: 295-301.
- García-Domínguez, F.A., Castro-Moroyoqui, P. y E.F. Félix-Pico. 1992. Spat settlement and early growth of *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1835) in Laguna Ojo de Liebre, B.C. México. 1989-1990. Abs. World Aquacult. Ann. Conf.
- Giribet, G. y W. Wheeler, 2002. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data. *Invert. Biol.*, 121: 271-324.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 115: 513-583.
- Goodwin, D.H., Flessa, K.W., Schöne, B.R. y D.L. Dettman. 2001. Cross-calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature

in the Gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi*: implications for paleoenvironmental analysis. *Palaios*, 16(4): 387-398.

Gosling, E. 2003. Bivalve Molluscs. Biology, Ecology and culture. Fishing News Book. Oxford, UK. 443 pp.

Griffiths, S.P., Fry G.C., Manson F.J. y D.C. Lou. 2010. Age and growth of Longtail Tuna (Thunnustonggol) in tropical and temperate waters of the central Indo-Pacific. *Journal of Marine Science*, 67(1): 125-134.

Groen, P. 1967. Physical hidrology of coastal lagoons. En: Simposio sobre Lagunas Costeras, Phleger, J y B. Lankford (Eds). U. N. A. M. - U. N. E. S. C. O., I: 258 -280.

Grossman, E.L., y T.L. Ku. 1986. Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chemical Geology: Isotope Geoscience section*, 59: 59-74.

Gutiérrez-González, J.L. y Vargas-López, V.G. 2015. Informe técnico de la almeja concha espina *Spondylus crassiquama* en Baja California Sur. Informe Técnico. Centro Regional de Investigación Pesquera La Paz. Instituto Nacional de Pesca. México. 5pp.

Harding, J.M., Mann, R., Southworth, M.J. y J.A. Wesson. 2010. Management of the Piankatank River, Virginia, in Support of Oyster (*Crassostrea virginica*, Gmelin 1791) Fishery Repletion. *Journal of Shellfish Research*, 29(4): 867-888.

Haynes, E.B. y C.R. Hitz. 1971. Age and growth of the giant Pacific sea scallop, *Patinopecten caurinus*, from the Strait of Georgia and outer Washington coast. *Can. J. Fish. Res. Bd.*, 28: 1335-1341.

Henry, K.M. y R.M. Cerrato, 2007. The annual macroscopic growth pattern of the northern quahog [=hard clam, *Mercenaria* (L.)], in Narragansett Bay, Rhode Island. *Journal of Shellfish Research*, 26(4): 985-993.

Herrmann, M., Lepore, M. L., Laudien, J., Wolf, E.A. y P.E. Penchaszadeh. 2009. Growth estimations of the Argentinean wedge clam *Donax hanleyanus*: A

comparison between length-frequency distribution and size-increment analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 379: 8–15.

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

Hocquenghem, A.M. 2010. El *Spondylus prínceps* y la edad de bronce en los andes centrales: las rutas de intercambios. En: E. Melgar, R. Solís y E. González (eds.), Producción de bienes de prestigio ornamentales y votivos de la América Antigua. 34-49pp.

Hoffmann, A., Bradbury, A. y C.L. Goodwin. 2000. Modelling geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad 1849) population dynamics growth. *Journal of Shellfish Research*, 19: 57-62.

Ibarra, L. E. 2012. Análisis de edad y crecimiento de *Octopus hubbsorum* (Berry, 1953) y *Octopus bimaculoides* (Pickford y McConnaughey, 1949) con lecturas de anillos de crecimiento en los estiletos. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noeroeste, S. C. 75 pp.

Jones, D.S. y I.R. Quitmyer. 1996. Marking time with bivalve shells: oxygen isotopes and season of annual increment formation. *Palaeos*: 340-346.

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

Kaehler, S. y C.D. McQuaid. 1999. Use of the fluorochrome calcein as an in situ growth marker in the brown mussel *Perna perna*. *Marine Biology*, 133: 455-460.

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.

Keen, A.M. 1971. Sea shells of tropical West America. Marine mollusk from Baja California to Perú. Stanford University Press, Stanford, CA. 1025 p.

Laudien, J., Brey, T., y W.E. Arntz. 2003. Population structure, growth and production of the surf clam *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) on two Namibian sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58:105-115.

Le Penneec, M., Paugam, A y G. Le Penneec. 2003. The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus* - a review. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 211–223.

Lepore, M.L., Penchaszadeh, P.E., Alfaya, J.E.F. y M. Herrmann. 2009. Aplicación de calceína para la estimación del crecimiento de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* Reeve, 1854. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(3): 767-774.

Lodeiros, C. Soria, G., Valentich-Scott, P., Munguía-Vega, A., Santana, J., Cudney-Bueno, R., Loor, A., Márquez, A. y S. Sonnenholzner. 2016. Spondylids of Eastern Pacific Ocean. *Journal of Shellfish Research*, 35(2): 279-293.

Loor, A., Ortega, D., Lodeiros, C. y S. Sonnenholzner. 2016. Early life cycle and effects of microalgal diets on larval development of the spiny rock-scallop, *Spondylus limbatus* (Sowerby II, 1847). *Aquaculture*, 450: 328-334.

López-Rocha, J.A., Ceballos-Vázquez, B.P, García-Domínguez, F.A, Arellano-Martínez, M., Villalejo-Fuerte, M.T. y A.K. Romo-Piñera. 2010. La pesquería de la almeja chocolata *Megapitaria squalida* (Bivalvia: Veneridae) en Baja California Sur, México. *Hidrobiológica* 20 (3): 230-237.

MacDonald, B.A. y N.F. Bourne. 1987. Growth, reproductive output, and energy partitioning in weathervane scallops, *Patinopecten caurinus*, from British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 152-160.

MacDonald, B.A. y N.F. Bourne. 1989. Growth of the purple-hinge rock scallop, *Crassadoma gigantea* Gray, 1825 under natural conditions and those associated with suspended culture. *J. Shellfish Res.*, 8: 179-186.

MacDonald, B.A. y R.J. Thompson. 1986. Production, dynamics and energy partitioning in two populations of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 101: 285-299.

Mackensen, A. K. 2013. Towards sustainable artisanal fisheries for the common pool resource *Spondylus* (Bivalvia, Spondylidae) in Ecuador. Tesis de Doctorado. Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany. 75 pp.

Mackensen, A.K., Brey, T. y S. Sonnenholzner. 2011. The fate of *Spondylus* stocks (Bivalvia: Spondylidae) in Ecuador: is recovery likely? *J. Shellfish Res.*, 30 (1): 115–121.

Mackensen, A.K., Brey, T., Bock C. y S. Luna. 2012. *Spondylus crassisquama*, Lamarck, 1819 as a microecosystem and the effects of associated macrofauna on its shell integrity isles of biodiversity or sleeping with the enemy? *Marine Biodiversity*, 42(4): 443- 451.

Mahé, K., Bellamy, E., Lartaud, F. y M. de Rafélis 2010. Calcein and manganese experiments for marking the shell of the common cockle (*Cerastoderma edule*): tidal rhythm validation of increments formation. *Aquat. Living Resour.*, 23: 239–245.

Maier, E. y J. Titschack. 2010. *Spondylus gaederopus*: A new Mediterranean climate archive - Based on high-resolution oxygen and carbon isotope analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291: 228-238.

Manriquez, Y. 2008. Edad y crecimiento de *Caulolatilus princeps*, (Jenyns, 1840) en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena B.C.S., México. Tesis de Maestría.

Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 70 pp.

Margalef, R. 1978. *Perspectivas de la teoría ecológica*. Editorial Blume, Barcelona. 110 pp.

Mason, J. 1957. The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* (L.) in Manx waters. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 36: 473-492.

McCoy-Loria, P.L. y L. Huato-Soberanis. 2014. Efficacy of calcein and Coomassie Blue dyeing of shell growing-edges and micro growth-bands: Ageing juvenile of *Pinctada mazatlanica* (Pterioida: Pteriidae). *Rev. Biol. Trop.*, 62(3): 957-968.

McLachlan, A., Dugan, J.E., Defeo, O., Ansell, A.D., Hubbard, D.M., Jaramillo, E. y P.E. Penschaszadeh. 1996. *Beach clam fisheries, Oceanography and Marine Biology*. U C L Press Ltd, London. 163-232 pp.

Medina-Espinoza, J. A. 2013. *Divergencia morfométrica y genética del género Spondylus L. (Bivalvia: Spondylidae) en el Pacífico mexicano y Golfo de California*. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 115pp.

Montero-Serra, I., Linares, C., Doak, D.F., Ledoux, J.B. y J. Garrabou. 2018. Strong linkages between depth, longevity and demographic stability across marine sessile species. *Proc. R. Soc. B*, 285:1-8.

Montgomery, S.S., Walsh, C.T., Haddon, M., Kesby, C.L. y D.D. Johnson. 2010. Using length data in the Schnute Model to describe growth in a metapenaeid from waters off Australia. *Marine and Freshwater Research*, 61: 1435-1445.

Moran, A.L. y P.B. Marko. 2005. A simple technique for physical marking of larvae of marine bivalves. *J. Shellfish. Res.*, 24(2): 567-571.

Morison, A.K., Robertson S.G. y D.C. Smith. 1998. An integrated system for production fish aging: image analysis and quality assurance. *North American Journal of Fisheries Management*, 18(3): 587-598.

- 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(3): 343-348.
- Munro, J.L. y D. Pauly. 1983. A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte*, 1: 5-6.
- Narvarte, M.A. y M.S. Pascual. 2003. Fertilization, larval rearing and post-larval growth of the tehuelche scallop *Aequipecten tehuelchus* D'Orb., 1846. *Aquaculture*, 217: 259-274.
- Navarro, J.M. y C.M. Gonzalez, 1998. Physiological responses of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* to decreasing salinities. *Aquaculture*, 167: 315-327.
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtschien, J. y W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. McGraw- Hill/Irwin. Chicago. 1408 pp.
- Orensanz, J. M., 1984. Size, environment, and density: the regulation of a scallop stock and its management implications. In: Jamieson, G.S., Bourne, N. (Eds.), North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates. *Can. Sp. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 92: 195-227.
- Orensanz, J.M., Pascual, M. y M. Fernández. 1991. Scallops in Argentina. In: Shumway, S. (Ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier, New York. 981-999 pp.
- Pannella, G. y C. MacClintock. 1968. Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. *Memoir (The Paleontological Society)*: 64-80.
- Parnell, P. 2002. Larval development, precompetent period, and a natural spawning event of the pectinacean bivalve *Spondylus tenebrosus* (Reeve, 1856). *The Veliger*, 45: 58-64.
- Pauly, D. 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.*234: 52.

Pauly, D. y L. Munro. 1984. Once more on growth comparison in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2: 21.

Pauly, D. 2010. Gasping Fish and Panting Squids: Oxygen, Temperature and the Growth of Water Breathing Animals International Ecology Institute, /Luhe. 218 pp.

Peñailillo, J. y M. Araya 1996. Momento de formación y periodicidad de los microincrementos de crecimiento en otolitos de larvas de pejerrey (*Austromenidia regia*) mantenidas en laboratorio. *Invest. Mar., Valparaíso*, 24: 31-38.

Phleger, F.B. 1965. Sedimentology of Guerrero Negro Lagoon, Baja California, México. *Colston Res. Soc. London*: 200–235.

Poutiers, J.M. 1995. Bivalvos. In: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V.H. Niem, Eds. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca: Pacífico centro oriental. Roma: Organizaciones de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 1: 192-195.

Ramos, J.A. 2017. Efectos de los eventos tipo ENSO sobre el nivel del mar. 85 pp.

Reinecke, M.A. 1981. Madurez y desove de *Lyropecten subnodosus*, Sowerby, 1853 (Bivalvia: Pectinidae) en Bahía Ojo de Liebre, B.C.S. México. *Documento interno*. CRIP-La Paz. INP. SEPESCA. 11 pp.

Richardson, C.A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 39: 103–164.

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

Ricker, W.E. 1992. Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length increments. *Can. j. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1018-1026.

- Ridgway, I., Richardson, D.C.A., Enos, E., Ungvari, Z., Austad, S.N., Philipp, E.E.R. y A. Csiszar. 2011. New Species Longevity Record for the Northern Quahog (=Hard Clam), *Mercenaria*. *Journal of Shellfish Research*, 30(1): 35-38.
- Schick, D.F., Shumway, S.E. y M.A. Hunter. 1988. A comparison of growth rate between shallow water and deep water populations of scallops, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1971), in the Gulf of Maine. *Am. Malac. Bull*, 6: 1-8.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(9): 1128-1140.
- Schöne, B.R., Lega, J., Flessa, K.W., Goodwin, D.H. y D.L. Dettman. 2002. Reconstructing daily temperatures from growth rate of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 184: 131-146.
- Sebens, K.P. 1982. The limits to indeterminate growth: an optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology*, 63(1): 209-222.
- Shumway, S.E y G.J. Parsons. 2016, *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture and Fisheries*. 3rd edn. 40. Elsevier Science, Boston. 1196 pp.
- Skoglund, C. y D.K. Mulliner. 1996. The genus *Spondylus* (Bivalvia: Spondylidae) of the Panamic Province. *The Festivus*, 28(9): 93- 107.
- Soria, G., Tordecillas-Guillen, J., Cudney-Bueno, R. y W. Shaw. 2010. Spawning induction, fecundity estimation, and larval culture of *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857) (Bivalvia: Spondylidae). *Journal of Shellfish Research*, 29(1): 143-149.
- Sparre, R y S.C. Venema. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 306 (1): 440.
- Sparre, P., Ursin, E. y S.C. Venema. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1 – Manual FAO. Fish. Tech. Paper. 306/1. 337 pp.

- Stockton, W.L. 1984. The biology and ecology of the epifaunal scallop *Adamussium colbecki* on the west side of McMurdo Sound, Antarctica. *Mar. Biol.*, 78: 171-178.
- Taylor, C.C. 1958. Cod growth and temperature. *J. Cons. CIEM.*, 23(3): 366-370.
- Taylor, C.C. 1962. Growth equation with metabolic parameters. *J. Cons. CIEM.*, 27: 270-86.
- Urban, H.J. 2001. Reproductive strategies in tropical bivalves (*Pteria colymbus*, *Pinctada imbricata* and *Pinna carnea*): Temporal coupling of gonad production and spat abundance related to environmental variability. *J. Shellfish Res.*, 20: 1127-1134.
- Vahl, O. 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica* (O.F. Müller)) from 70°N. *Ophelia*, 17(1): 143-154.
- Vahl, O. 1981. Energy transformations by the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller), from 70°N. I. The age-specific energy Budget and net growth efficiency. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53: 182-196.
- Velasco, L.A., Barros, J. y E. Acosta. 2007. Spawning induction and early development of the Caribbean scallops *Argopecten nucleus* and *Nodipecten nodosus*. *Aquaculture*, 266: 153-165.
- Velázquez-Abunader, I., López-Rocha, J.A., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P. y M.A. Cabrera. 2016. Estimation of growth parameters in a wild population of lion-paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) in Bahía de Los Angeles, Baja California, Mexico. *Hidrobiológica* 26 (1): 133-142.
- Villalejo-Fuerte, M.T. y M.S. Muñetón-Gómez. 2002. Tópicos sobre la biología de la almeja burra *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857) en Isla Danzante Golfo de California. *Hidrobiológica*, 12(1): 79-87.
- Villalejo-Fuerte, M.T. y F. García-Domínguez. 1998. Reproductive cycle of *Spondylus leucacantus*, Broderip, 1833 (Bivalvia: Spondylidae) at Isla Danzante, Gulf of California. *J. Shellf. Res.*, 17(4): 1037–1042.

Villalejo-Fuerte, M.T., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P. y F. García-Domínguez. 2002. Reproductive cycle of *Spondylus calcifer* Carpenter, 1857 (Bivalvia: Spondylidae) in the Bahía de Loreto National Park, Gulf of California, México. *Journal Shellfish Research*, 21: 103- 108.

Villalejo-Fuerte, M.T., Hernández-Castro, J.E., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P., Tripp-Quezada, A., Tripp-Valdéz, A., Capetillo, N., Berovides-Álvarez V. y E. Fernández. 2015. *Spondylus crassisquama* (Lamarck, 1819): antecedentes de la especie. *Amici Molluscarum*. En prensa.

Villalejo-Fuerte, M.T., Tripp-Quezada, A. y F. García-Domínguez. 2005. Variación de los índices gonádico, de rendimiento muscular y de la glándula digestiva de *Spondylus princeps* (Gray, 1825) (Mollusca: Bivalvia) en Isla Cedros y Punta Eugenia, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40(1): 87-90.

Waller, T.R. 2006. Phylogeny of families in the Pectinoidea (Mollusca: Bivalvia): importance of the fossil record. *Zool. J. Linn. Soc.*, 148: 313-342.

WoRMS. 2015. World Register of marine Species (<http://www.marineespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=543722>).

Wright-López, H., Arreguín-Sánchez, F., García-Domínguez, F., Holguín-Quiñónez, O. y D. Prado-Ancona. 2001. Evaluación de la población de almeja venus *Chione californiensis* (Broderip, 1835) en Ensenada La Paz, Baja California Sur, México. *J. Shellf. Res.*, 20(3): 1109-1115.

Yañez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A.L., Sánchez-Gil, P., Vargas-Maldonado, Ma.de la C., García, A., Alvarez-Guillen, H., Tapia-García, M., Hernández, F. y F. Amezcua-Linares. 1985. Ecology an evaluation of fish community in coastal ecosystem: Estuary-shelf interrelationship in the southern Gulf of México. Cap. 22: 475-498. En: A. Yañez-Arancibia (Eds.) Fish community Ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an Ecosystem integration. UNAM Press México. 654 pp.

Zhu, L., Li, L. y Z. Liang. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 27(3): 457-467.

ANEXO 1

CICLO LARVAL

Para determinar el crecimiento larval de la especie, el 1 de marzo de 2018 fueron obtenidos 12 ejemplares, mediante buceo autónomo y extracción manual, del islote y la playa de Salango, Manabí, Ecuador. Posterior a su captura, los ejemplares fueron llevados hasta el Laboratorio de Moluscos del Centro Nacional de Acuicultura e Investigaciones Marinas (CENAIM-ESPOL) en San Pedro, Santa Elena, Ecuador. Los mismos fueron transportados en contenedores isotérmicos con agua de mar de la zona de extracción. Una vez en el laboratorio se procedió con la limpieza superficial de los epibiontes de las valvas, y se colocaron durante un día en agua de mar en flujo continuo y a una temperatura de 27 ± 1 °C. Al siguiente día se determinó el sexo de los individuos, de los cuales solamente una hembra y dos machos se encontraban reproductivamente activos. Estos individuos maduros se colocaron en tanques de 50L de agua microfiltrada ($0,45 \mu\text{m}$) e irradiada con luz ultravioleta (AMF), durante una hora a una temperatura de 21 ± 1 °C, salinidad de 35 ppt. Posteriormente se dejaron en seco y a temperatura ambiente durante una hora. Una vez que comenzaron a abrir las valvas se les inyectó 500 μL a 2 mM de serotonina en el musculo aductor para acelerar el proceso de desove y se pasaron nuevamente a los tanques de 50 L mencionados anteriormente, pero a 30 ± 1 °C de temperatura del agua.

El desove ocurrió aproximadamente 40 min después. Un total de 28 millones de ovocitos fueron fertilizados, de los cuales se sembraron seis millones por tanque de 1000 L de agua. La densidad de larvas a las 48h fue de 3 larvas/mL, la cual hacia el día 22 alcanzó las 0.5 larvas/mL. Se controló la embriogénesis y el desarrollo de las larvas trocóforas y en estadio D. La alimentación inicial de las larvas consistió en 18 mil cél/mL de *Isochrysis galbana* y se le fue adicionando cinco mil diariamente hasta alcanzar 43 mil en el noveno día. Del día 2 al 8 la alimentación consistió 3:1 de *I. galbana*: *Chaetoceros gracilis*, luego 50:50 (día 9 - 12) y desde el día 13, se invirtió 1:3. Se realizaron recambios de agua cada 24h y se adicionaron 4 ppm de oxitetraciclina al 99% de pureza como antibiótico en cada caso.

La estructura de tallas larvales se determinó durante los recambios de agua, utilizando tamices de diferente luz de malla (80, 100 μm) donde las larvas quedan atrapadas según su tamaño y así pudieron ser clasificadas a priori. Muestras de dos réplicas de 250 μL fueron colocadas diariamente en portaobjetos excavados con 1 gota de formaldehído al 4% neutralizado, para preservar e inmovilizar los embriones y larvas para su caracterización y medición ($n = 20$). Las observaciones se realizaron empleando un microscopio óptico Olympus CX31, a 100X de magnificación, con una cámara digital adaptada (Lanoptik MDX 501). El software iWorks 2.0, se empleó como gestor gráfico para el registro fotográfico y la medición de las tallas de las larvas.

Para determinar las marcas de crecimiento en larvas se realizó un experimento con aquellas que luego de 7 días ya presentaron un metabolismo estable. Se adicionaron 35 mil larvas en 500 mL de agua y se realizaron cuatro tratamientos, añadiendo diferentes concentraciones de calceína como marcador fluorescente (25 y 50 ppm). También se evaluaron diferentes tiempos de exposición al químico, 30 min y 3h respectivamente, durante los cuales las muestras se cubrieron con una caja oscura para evitar la posible degradación lumínica del químico. Posteriormente las larvas se trasladaron a tanques de 50L con agua limpia a una temperatura de 26.5 ± 0.4 °C, a la cual se le había añadido previamente 4 ppm de oxitetraciclina como antibiótico, al 99% de pureza. El cultivo fue alimentado con *I. galbana* y *Ch. gracilis*, utilizando la misma metodología que para el cultivo inicial. A las 48, 72 y 96 h del marcaje se realizó un muestreo de 250 μL para observar la sobrevivencia y fluorescencia del crecimiento de las larvas marcadas. La observación se realizó en un microscopio Nikon Eclipse e200 con un sistema de epifluorescencia, adosado con un filtro FiTC. El software MShot Image Analysis System1.0, se empleó como gestor gráfico para el registro fotográfico y la medición de los anillos de crecimiento en las larvas marcadas con calceína.

RESULTADOS

El desarrollo larval comienza con la división celular para generar trocóforas, que son larvas ciliadas con movilidad. El primer estadio es conocido como larva veliger o larva D, las cuales al siguiente día de la fertilización representaron el 96% de las larvas presentes en el cultivo, con capacidad de desplazamiento en la columna de

agua (Fig. 1a). La larva D se mantuvo por alrededor de 7-10 días; al día 11 del cultivo larvario, fue posible distinguir el umbo en algunas larvas y al día 13 más del 90% de las larvas presentaban una clara curvatura en la región de la charnela indicando el estado de larva umbonada (Fig. 1b). La larva pedivelígera se constató el día 19 a partir del inicio del cultivo larvario; en este estado se observó el desarrollo del pie y disminuyó considerablemente el tamaño del velo (Fig. 1c). El estado de post-larva se constató el día 40 (Fig. 1d).

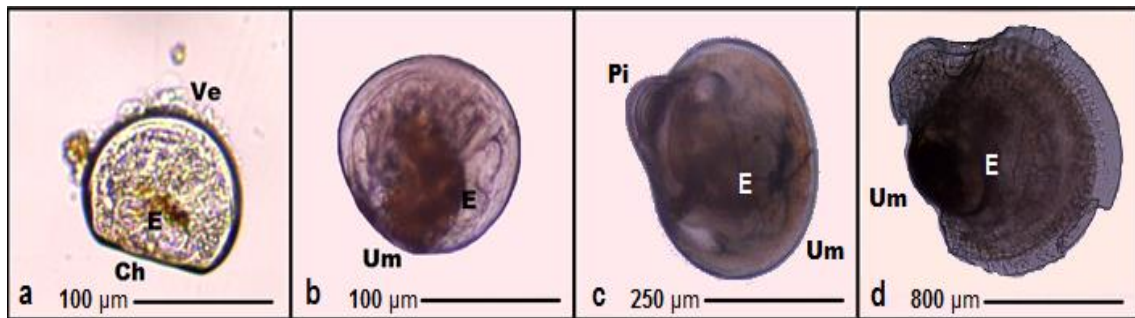


Figura 1. Estados larvarios de *S. crassisquama*. (a) larva D; (b) larva umbonada; (c) pedivelígera y (d) post-larva. Escala 40X. E: estómago, Ch: charnela, Um: umbo, Pi: pie.

La larva D al inicio de la etapa presenta una altura promedio de $95.64 \pm 4.24 \mu\text{m}$ y al final $143.28 \pm 9.58 \mu\text{m}$, siendo la duración de esta etapa de aproximadamente 10 días. La larva umbonada al inicio de la etapa tiene una altura promedio de $143.53 \pm 13.36 \mu\text{m}$ y al final $182.56 \pm 4.20 \mu\text{m}$, con una duración de esta etapa de aproximadamente 8 días. Las larvas pedivelígeras al inicio y fin presentaron tallas de 207 ± 12.97 y $385 \pm 39 \mu\text{m}$ de AC respectivamente y su duración fue de aproximadamente 21 días. Las post-larvas, al inicio de la etapa, tienen $400 \pm 18 \mu\text{m}$ de AC, las que tras 12 días alcanzaron los $800 \pm 8 \mu\text{m}$. La AC promedio alcanzada para los estados de larva D, umbonada, pedivelígera y post-larva, fue $123.19 \pm 14.09 \mu\text{m}$, $156.65 \pm 15.48 \mu\text{m}$, $285 \pm 5 \mu\text{m}$ y $800 \pm 24 \mu\text{m}$, respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Tiempo de cultivo, altura y crecimiento promedio de larvas y post-larvas de *S. crassisquama* en el cultivo experimental.

Estado	Tiempo de cultivo (días)	Altura promedio (μm)	DE	Tasa de crecimiento ($\mu\text{m}/\text{día}$)
Larva D	1	95.64	4.24	
	4	122.68	3.83	9.01
	9	138.16	8.08	3.94
Larva umbonada	11	143.53	13.36	2.03
	13	153.75	10.62	3.49
	16	169.09	9.79	5.11
Larva pedivelígera	19	207	12.97	3.91
	30	250	45.41	15.00
Post-larva	40	400	120.06	33.30
	52	800	172.08	133.00

La altura promedio en función del tiempo de las larvas y post-larvas en el cultivo experimental, siguió una relación exponencial ($R^2 = 0,969$; $P < 0,05$) (Fig. 2). La tasa de crecimiento promedio fluctuó entre $5.29 \mu\text{m}/\text{día}$ para el estado D y $4.91 \mu\text{m}/\text{día}$ para umbonada, mientras que los estados de larva pediveliger y post-larvas 9.20 y $53.33 \mu\text{m}/\text{día}$ respectivamente.

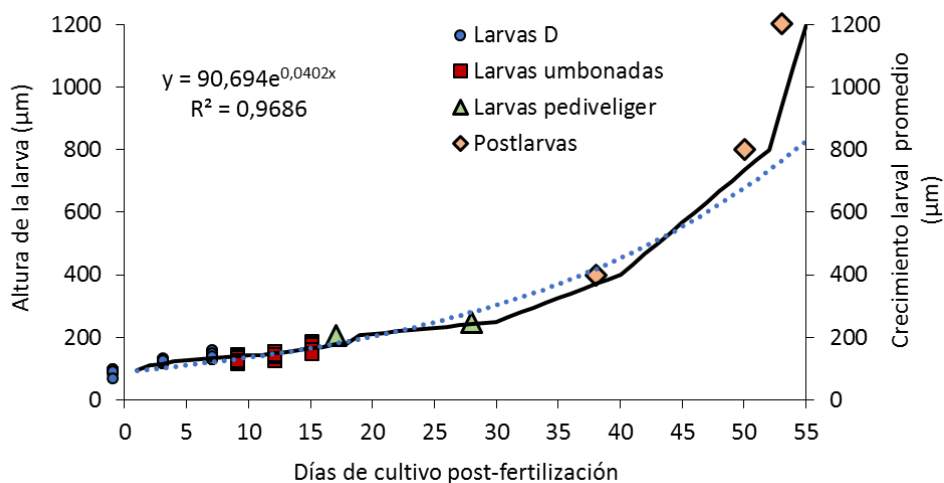


Figura 2. Distribución de tallas y tasa de crecimiento diario de las larvas de *S. crassisquama* durante el cultivo.

Se pudo determinar que la concentración de 50 ppm de calceína es la más adecuada para marcar los anillos de crecimiento en las larvas, independiente del tiempo de exposición a la misma (Fig. 3). La deposición de dichos anillos ocurre diariamente con una tasa de crecimiento de aproximadamente 25 $\mu\text{m}/\text{día}$.

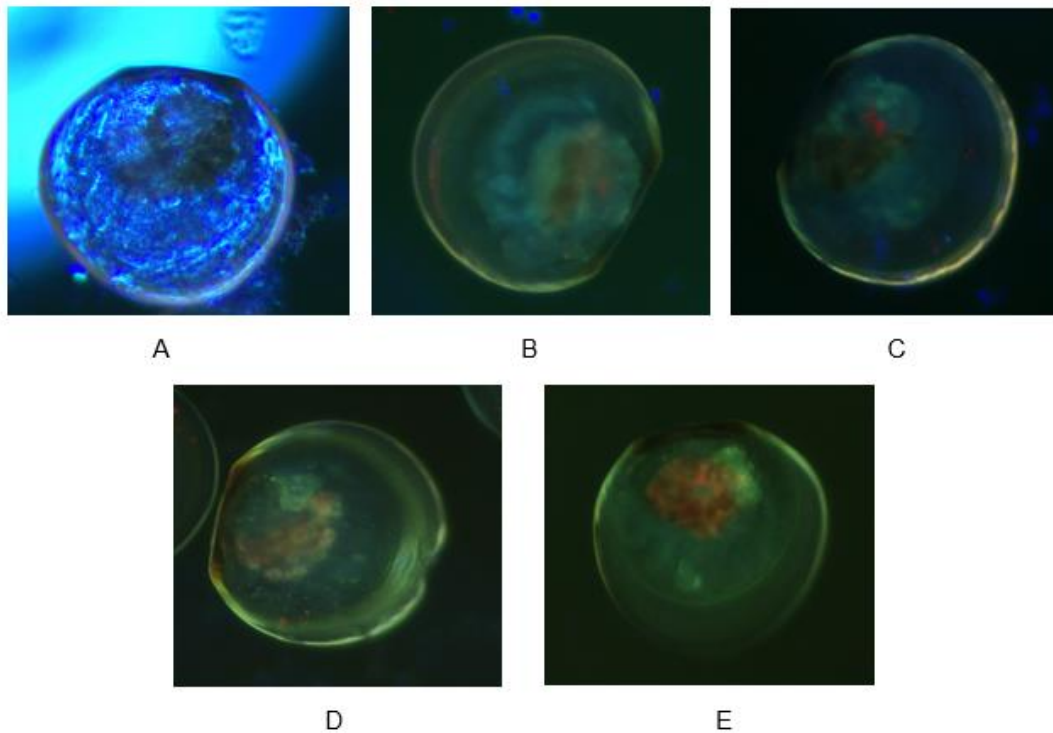


Figura 3. Observación de anillos de crecimiento diarios en larvas de *S. crassisquama* utilizando la técnica de marcado con calceína. Escala 40X. A: larva sin marcar donde no se aprecian los anillos B: larva marcada durante 30 min de exposición con 25 ppm de calceína C: larva marcada durante 3h de exposición con 25 ppm de calceína D: larva marcada durante 30 min de exposición con 50 ppm de calceína E: larva marcada durante 3h de exposición con 50 ppm de calceína.

DISCUSIÓN

En este estudio por primera vez se describe preliminarmente el ciclo larval de *Spondylus crassisquama*. El estadio de larva D en la concha espina, observado durante las primeras 24h post-fertilización, también ha sido registrado en *S. tenebrosus* (Parnell, 2002). Para *S. limbatus* se han observado larvas D entre 18 - 26 horas después de la fertilización a 25.7 °C (Loor *et al.*, 2016), aunque en otros estudios de la misma especie realizados a 29 °C, han registrado una aparición aún más temprana de dicha fase embriogénica a las 17h (Soria *et al.*, 2010). La fertilización inducida en la presente investigación se realizó a partir de choques

térmicos y una dosis de serotonina intramuscular para una temperatura final de 30 °C. Estudios realizados siguiendo esta misma metodología han obtenido un eficaz desove (Parnell, 2002), por lo que dicha combinación se considera óptima para inducir este evento. La simple utilización de choques térmicos, constituidos por una fuerte disminución de la temperatura del agua seguida de una combinación de pasos de calentamiento y enfriamiento, ha resultado útil para inducir el desove en adultos maduros de *S. limbatus* que han sido aclimatados durante 10 días y aumentándoles 1 °C cada 48 h hasta una temperatura de 30 °C (Soria *et al.*, 2010). Esta técnica también se ha documentado para otras especies de pectínidos (Navarte y Pacual, 2003). Le Pennec *et al.*, (2003) plantea que el desarrollo embrionario en los moluscos bivalvos, independientemente de las especies, depende principalmente de la temperatura del agua, lo cual podría explicar las diferencias en los tiempos transcurridos en las larvas hasta llegar al estado D. Lo anterior corrobora el estudio desarrollado por del Rio (2018), donde establece que *S. crassisquama* se reproduce durante todo el año, aunque la época principal de desove se encuentra entre los meses de agosto y septiembre, período donde se registran las temperaturas más altas. Otros ejemplares de la superfamilia Pectinoidea presentan la misma época de reproducción, siendo habitual en sus representantes el desove a mayor temperatura (Villalejo-Fuerte y García-Domínguez, 1998; Baqueiro y Aldana, 2000).

La talla media de las larvas D obtenidas durante esta etapa fue inferior a la observada para esta especie por Cobo *et al.* (2008), lo cual puede deberse a que en dicha investigación solo reportan la talla de un ejemplar el primer día de cultivo y no un promedio de todas las larvas. No obstante, en el presente estudio, la talla media de dichas larvas fue similar a la alcanzada para *S. limbatus* (Loor *et al.*, 2016) y otros pectínidos como *Nodipecten nodosus* (Velasco *et al.*, 2007).

El estadio pediveliger en *S. crassisquama* se constató a partir del día 18 post-fertilización, período superior al encontrado para *S. tenebrosus* de tan solo 12 días (Parnell, 2002) y *S. limbatus* de 12-15 días (Soria *et al.*, 2010; Loor *et al.*, 2016). La talla media de las larvas para este estadio (285-800 µm) fue similar a la reportada para la especie por Cobo *et al.*, (2008), pero superior a las tallas obtenidas por Soria *et al.*, (2010) y Loor *et al.*, (2016) para *S. limbatus* de 234.0 ± 28.03 µm y $185.2 \pm$

3.9 μm respectivamente. El desarrollo de post-larvas 31 días después no constituyó un indicio inmediato de asentamiento, aun cuando desde la aparición de las primeras pediveligers se añadieron fragmentos de conchas a los tanques donde se encontraban las larvas para inducir la metamorfosis. Lo mismo se observa con *S. limbatus* (Loor *et al.*, 2016), para la cual comienzan a aparecer post-larvas 16 días después de la fertilización, pero cuyo asentamiento no ocurre hasta alcanzar alrededor de 1mm de altura de la concha a los 2-3 meses. Este resultado difiere al reportado por Parnell (2002), el cual observó asentamiento de las larvas de *S. tenebrosus* transcurrido 9 días de aparecer las primeras pediveligers. El asentamiento en *S. crassisquama* no se evidenció hasta luego de 12 días post-metamorfosis. No obstante, en el estudio llevado a cabo por Parnell (2002), aun durante el día 60 post-fertilización se podían observar larvas pediveligers que no alcanzaron a realizar metamorfosis.

Las diferencias en los tamaños y tiempos obtenidos en el desarrollo de las larvas podrían explicarse debido a las condiciones particulares de cada cultivo, tales como la temperatura, la calidad, cantidad y tipo de los alimentos, la densidad del cultivo, la intensidad de la luz o el nivel de madurez sexual de los reproductores que influye en la calidad de los ovocitos resultantes de la fertilización (Loor *et al.*, 2016; Shumway y Parsons, 2016).

Por otro lado, este estudio demostró que la calceína puede ser utilizada con buenos resultados en larvas de *S. crassisquama*, ya que con la técnica aplicada no se observó mortalidad debido a su incorporación al medio y se lograron marcar los anillos de crecimiento. Este químico fluorescente ha sido ampliamente recomendado para marcar larvas y adultos de peces, juveniles y adultos de equinodermos, así como larvas, juveniles y adultos de moluscos (Moran y Marko, 2005). Algunos autores han comparado diferentes tipos de marcadores contra la calceína, como el azul de comassie, rojo alizarina y clorito de estroncio, los cuales siempre han obtenido que la calceína es el químico con mejores resultados (Herrmann *et al.*, 2009; Mahé *et al.*, 2010; McCoy-Loria y Huato-Soberanis, 2014). La mayoría de los estudios dirigidos a este tipo de marcado tienen como objetivo marcar las larvas para describir la dispersión larval que ocurre en el mar (Moran y Marko, 2005), o bien en juveniles y adultos como técnica de marcado-recaptura,

así como evaluar el crecimiento diario (Lepore *et al.*, 2009; McCoy-Loria y Huato-Soberanis, 2014).

La concentración del químico y el tiempo de exposición al mismo varía según la especie y el objetivo del estudio, aunque en su mayoría utilizan 50 ppm de calceína durante 3 - 48h, 100 ppm durante 72h o 150 ppm por 30 min - 6h (Herrmann *et al.*, 2009; Mahé *et al.*, 2010). Se decidió probar concentraciones de 25 y 50 ppm y cortos tiempos de exposición menores a 3h ya que previamente se realizó un experimento con 50 ppm durante 24 h y no se observó supervivencia. Quizás esto se debe a que las larvas marcadas se encontraban en estadio D y fueron muy susceptibles al químico al no poder metabolizarlo. No obstante, con las concentraciones previamente establecidas no se observó mortalidad. A los 7 días post-fertilización las larvas fueron marcadas y se observó fluorescencia luego de 24 y 48h, donde a las 48h se pudo apreciar dos anillos de crecimiento en las larvas.

La estacionalidad de deposición de anillos de crecimiento diarios en moluscos no ha sido bien abordada, pero quedó demostrada la existencia de los mismos en las larvas de esta especie. En estudios como los realizados para *Pinctada mazatlanica* (McCoy-Loria y Huato-Soberanis, 2014) se pudo determinar la deposición diaria de anillos de crecimiento en juveniles ya que cuantificaron 16 bandas tras 15 días de marcado con calceína. Para *Cerastoderma edule* (Mahé *et al.*, 2010) también se ha establecido esta relación a partir de marcado con calceína donde se ha podido apreciar la deposición de dos anillos de crecimiento diario asociados a la ocurrencia de mareas altas y bajas. En pulpos como *Octopus bimaculoides* se ha observado este crecimiento en el estilete de los juveniles más pequeños (Ibarra, 2012). La mayoría de los estudios sobre este aspecto se han enfocado a describir el crecimiento diario en peces ya que el otolito es un excelente registro de dichas marcas, por lo que se ha establecido este patrón para numerosas especies, tales como el jurel *Trachurus murphiyi* (Dioses, 2013), el pejerrey *Austromenidia regia* (Peñailillo y Araya, 1996) y el dorado *Coryphaena hippurus* (Alejo-Plata *et al.*, 2011).