



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

CRECIMIENTO DE LA ALMEJA GENEROSA *Panopea
generosa* (Gould 1850); ANÁLISIS DEL EFECTO
AMBIENTAL EN SU LÍMITE SUR DE DISTRIBUCIÓN

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

P r e s e n t a

José Angel Hidalgo de la Toba

La Paz, Baja California Sur, septiembre de 2019

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 15 horas del día 20 del Mes de Junio del 2019, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Crecimiento de la almeja generosa *Panopea generosa* (Gould 1850); análisis del efecto ambiental en su límite sur de distribución"

Presentada por el alumno:

José Angel Hidalgo de la Toba

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

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

LA COMISIÓN REVISORA



Dr. Daniel B. Lluch Cota
Co-Director de Tesis



Dr. Sergio Scarry González Peláez
Co-Director de Tesis



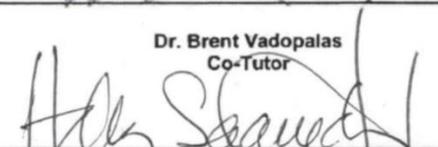
Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Tutor



Dr. Pedro Cruz Hernández
Co-Tutor



Dr. Brent Vadopalas
Co-Tutor



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

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Daniel B. Lluch Cota
Co-Director
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

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

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Dr. Pedro Cruz Hernández
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Dr. Brent Vadopalas
Co-Tutor
University of Washington

Comité Revisor de Tesis

Dr. Daniel B. Lluch Cota
Dr. Sergio Scarry González Peláez
Dr. Enrique Morales Bojórquez
Dr. Pedro Cruz Hernández
Dr. Brent Vadopalas

Jurado de Examen

Dr. Daniel B. Lluch Cota
Dr. Sergio Scarry González Peláez
Dr. Enrique Morales Bojórquez
Dr. Pedro Cruz Hernández
Dr. Brent Vadopalas

Suplentes

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Dr. Eduardo F. Balart Páez

Resumen

En las conchas de los moluscos bivalvos aparecen de manera periódica marcas de crecimiento cuya amplitud está influenciada por las variaciones ambientales. Debido a ello han sido útiles como un registro cronológico de la historia de vida de las almejas, tanto para estimar su crecimiento como para realizar reconstrucciones ambientales. En la almeja generosa, *Panopea generosa*, la modelación del crecimiento a partir de datos de talla a la edad terminal ha estado sujeta a imprecisiones debido a la ausencia de las primeras clases de edad como consecuencia de sesgos en los muestreos. En este estudio se propone el uso de perfiles de crecimiento individual (PCI) como método alternativo, mismo que permite incorporar información de talla de las primeras edades para mejorar el análisis del crecimiento. Así mismo, la amplitud de los incrementos anuales de los PCI también puede analizarse en búsqueda del efecto ambiental en el crecimiento general. Para ello se analizaron muestras de concha provenientes de la localidad de Punta Canoas, en la costa oeste de la Península de Baja California, considerada como su límite sur de distribución. Se evaluó el crecimiento individual a partir de cuatro conjuntos de datos de longitud de concha a la edad procedente de diferentes fuentes de información (PCI, edad terminal y muestreo dirigido) aplicando un enfoque multimodelo. Posteriormente, se construyó una serie de tiempo de crecimiento con la información de los incrementos anuales de los PCI. La cronología de crecimiento generada se comparó con cinco índices y variables ambientales (ENSO, PDO, clorofila *a*, temperatura superficial del mar e índice de surgencia). La incorporación del método de PCI en el análisis de las fuentes de información incrementa la capacidad de discriminación de los criterios de selección, disminuye la magnitud de la longitud asintótica estimada y el origen de la curva se aproxima a valores biológicamente realistas. Por su parte, la cronología de crecimiento identificada en las conchas exhibió en general una sincronía muy baja y no fue posible vincularla con la variabilidad de los factores ambientales, sugiriendo ausencia de una señal ambiental. Al tratarse de una población ubicada en su límite sur de distribución, la asincronía observada en la intensidad de sus incrementos de crecimiento anuales sería reflejo de la interacción de factores bióticos y abióticos particulares de esta región.

Palabras clave: *Panopea generosa*; crecimiento; marca anual; esclerocronología; señal ambiental.

Dr. Daniel B. Lluch Cota
Co-Director de tesis

Dr. Sergio S. González Peláez
Co-Director de tesis

Summary

In the shells of bivalve mollusks growth marks appear periodically, in which amplitude is influenced by environmental variations. Because of this, they have been useful as a chronological record of bivalve life history, both to estimate growth and to perform environmental reconstructions. In the geoduck *Panopea generosa*, the growth modeling from size to the terminal age has been subject to inaccuracies due to the absence of the first age classes as a consequence of sampling bias. In this study, individual growth profiles (*IGP*) is proposed as an alternative method to incorporate length-at-age data of first years to improve growth analysis. Also, the amplitude in annual growth increments of *IGP* can be analyzed in search of the environmental effect upon general growth. For this, shell samples from Punta Canoas locality, in the west coast of the Baja California Peninsula (considered its southern limit of geographical distribution) were analyzed. Individual growth was evaluated through four shell length-to-age data sets belonging to different information sources (*IGP*, terminal age and directed sampling) by applying a multi-model approach. Afterwards, a growth time series based on the *IGP* annual increments information was built. This growth chronology was compared to five environmental index and variables (ENSO, PDO, chlorophyll *a*, sea surface temperature and upwelling index). The incorporation of the *IGP* to the information sources analysis increments the discrimination capability of the selection criteria, decreasing the magnitude of the estimated asymptotic length and generating origins of the curves closest to biologically realistic values. Meanwhile, the identified growth chronology exhibited a low synchrony in general and could not be linked it to environmental factors variability, suggesting a lack of environmental signal. Being a population located in its south limit of distribution, the observed asynchrony in the growth increments intensity would be a consequence of the particular biotic and abiotic interaction in the region.

Keywords:

Panopea generosa; growth; annual mark; sclerochronology; environmental signal.

Dr. Daniel B. Lluch Cota
Co-Director de tesis

Dr. Sergio S. González Peláez
Co-Director de tesis

Dedicatoria

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

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

A mis dos alegrías, Grecia y Abraham

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. por ser la institución que me permitió realizar mis estudios de posgrado y que me apoyo con la movilidad durante mi estancia en el extranjero.

Al CONACyT por la beca de doctorado 279953 y por el financiamiento otorgado a través del Proyecto SEP-CONACyT “Extinción local, adaptación o compensación en organismos de vida larga ante el calentamiento global; *Panopea* sp. en las costas del noroeste de México” (Clave 241603), el cual fue imprescindible para el procesamiento y análisis de las muestras.

A mis co-directores de tesis, Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota y Dr. Sergio Scarry González Peláez por compartirme sus conocimientos y por el tiempo y apoyo que me otorgaron durante mi periodo de investigación.

A mi comité revisor de tesis, Dr. Enrique Morales Bojórquez, Dr. Pedro Cruz Hernández y Dr. Brent Vadopalas por sus comentarios y sugerencias que abonaron en la elaboración de mi trabajo de tesis.

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

Al Dr. Brent Vadopalas y a Bethany Stevick por brindarme hospedaje, alimentación y asesoría durante mi estancia en la Universidad de Washington y en el Departamento de Pesca y Vida Salvaje de Washington, respectivamente

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

CONTENIDO

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras.....	vii
Lista de tablas	ix
1. INTRODUCCIÓN.....	10
2. ANTECEDENTES	5
2.1 Atributos biológicos y ecológicos del género <i>Panopea</i>	5
2.2 Marcas de crecimiento como registro cronológico.....	6
2.3 Identificación de señales ambientales en el crecimiento	8
3. JUSTIFICACIÓN	9
4. HIPÓTESIS.....	10
5. OBJETIVOS	11
5.1 Objetivo general	11
5.2 Objetivos particulares	11
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
6.1 Área de estudio	12
6.2 Obtención de los organismos	13
6.3 Procesamiento de las conchas.....	14
6.4 Determinación de la periodicidad de los incrementos de crecimiento en la concha	19
6.5 Análisis del crecimiento individual contrastando fuentes de información	22
6.6 Identificación de señales ambientales relacionadas al crecimiento individual	29
7. RESULTADOS.....	35
7.1 Periodicidad de los incrementos de crecimiento en la concha	35
7.2 Análisis del crecimiento individual contrastando fuentes de información	38
7.3 Identificación de señales ambientales relacionadas al crecimiento individual	54
8. DISCUSIÓN.....	60
8.1 Periodicidad de las marcas de crecimiento en la concha	60
8.2 Análisis del crecimiento individual	66
8.3 Identificación de señales ambientales en la amplitud de los incrementos del crecimiento individual	72
9. CONCLUSIONES.....	81
10. LITERATURA CITADA	82

Lista de figuras

Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.....	13
Figura 2. Diagrama esquemático de concha de <i>P. generosa</i> a) Concha completa en dónde se muestran las marcas o estrías de crecimiento anuales y comarginales. La línea punteada indica los cortes realizados en la concha, los cuales van paralelos desde el umbo al margen ventral en la dirección de máximo crecimiento b) Corte transversal de la concha. Las flechas indican la ubicación de las marcas de crecimiento.....	16
Figura 3. Corte de concha procesado con la solución de Mutvei. Se señala con un asterisco la primera de las marcas de crecimiento anuales, correspondiente a la edad uno, cuyo término en la parte externa de la concha no fue claramente ubicada debido a la erosión. Con líneas punteadas se identifica al resto de las marcas de crecimiento anual, correspondientes a las edades 2-9, observadas en la placa de ligamento (a) y cuyos términos son indicados en los recuadros numerados a su edad correspondiente.....	18
Figura 4. Frecuencia de edades de las muestras de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas a las cuales se les determinó el índice de incremento marginal.....	35
Figura 5. Índice de incremento marginal (IIM) de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas; promedio mensual (■).....	36
Figura 6. Funciones sinusoidales simétrica (FS) y asimétrica (FA) ajustados a los valores observados del IIM de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas.....	37
Figura 7. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de la fuente de información 1 (captura comercial) para <i>P. generosa</i> de Punta Canoas...	39
Figura 8. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de la fuente de información 2 (captura comercial [x] y muestreo dirigido [▲]) para <i>P. generosa</i> de Punta Canoas.	42
Figura 9. Estimaciones de longitud para las marcas de edad registradas en el crecimiento de la concha de 31 individuos de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas; Los puntos del mismo color pertenecen a las lecturas del mismo individuo.	46
Figura 10. Integración de la fuente de información 3 (perfiles de crecimiento individual) de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas; estimaciones de longitud de las primeras marcas de edad de la concha y su respectiva edad terminal (x).	46
Figura 11. Modelos de crecimiento ajustados a la fuente de información 3 (perfiles de crecimiento individual), de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas.....	47
Figura 12. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de la fuente de información 4: (PCI [●] y captura comercial [x]), de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas.....	51
Figura 13. Valores observados en cada fuente de información y sus respectivos modelos de crecimiento seleccionados como los mejores descriptores del comportamiento de los datos de longitud a la edad de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas: a) Fuente de información 1: captura comercial (x) b)	

	Fuente de información 2: captura comercial y muestreo dirigido (▲) c)	
	Fuente de información 3: perfiles de crecimiento individual (●) d) Fuente	
	de información 4: perfiles de crecimiento individual y captura comercial.....	52
Figura 14	Valor óptimo de la longitud de concha asintótica (L_{∞}) de cada modelo	
	ganador y sus respectivos intervalos de confianza superior e inferior. 1:	
	captura comercial; 2: captura comercial y muestreo dirigido; 3: PCI; 4: PCI	
	y captura comercial.....	53
Figura 14.	Longevidad de las almejas empleadas para la construcción de las	
	cronografías. Cada línea representa la duración de la vida de cada almeja	
	iniciando al menos en la edad ontológica de un año. El final de la línea	
	señala el año de captura. El segmento de línea más grueso indica el	
	periodo de tiempo utilizado para la construcción de la serie de tiempo.....	54
Figura 15.	Proceso de indexación y estandarización de datos de talla a la edad	
	generados mediante perfiles de crecimiento individual de 34 almejas; a)	
	Valores observados, b) Índice de crecimiento (IC) y c) Índice de	
	crecimiento estandarizado por edad (ICE). El promedio se indica con una	
	línea roja.....	55
Figura 16.	Cronograma maestro para los valores observados (●) y promedios	
	(línea negra) del ICE dispuestos cronológicamente; área sombreada	
	corresponde a los intervalos de confianza al 95%.....	56
Figura 17.	Cronograma maestro de las series de tiempo del índice de	
	crecimiento estandarizado ($ICEM$) de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas y los	
	promedios anuales de los índices climáticos (panel izquierdo) y los	
	modelos de regresión correspondientes (panel derecho).....	57
Figura 18	Cronograma maestro de las series de tiempo del índice de crecimiento	
	estandarizado ($ICEM$) de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas y los promedios	
	anuales de los índices climáticos (panel izquierdo) y los modelos de	
	regresión correspondientes (panel derecho). ldc = línea de costa.	58

Lista de tablas

Tabla I. Valor de los parámetros y respectivos intervalos de confianza (IC) de la función sinusoidal simétrica (FS) y asimétrica (FA) ajustados a los IIM de <i>P. generosa</i> de la localidad de Punta Canoas.....	36
Tabla II. Prueba de la razón de la verosimilitud (LRT) para las funciones sinusoidales simétrica (FS) y asimétrica (FA); número de parámetros (θ_i), valor de verosimilitud ($-2 \ln L$).....	37
Tabla III. Estimados de talla promedio de la longitud de la concha (mm) y desviación estándar (DE) así como número de observaciones y valores extremos registrados en de cada grupo de edad de la fuente de información 1: captura comercial.....	38
Tabla IV. Parámetros de los modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 1 (captura comercial) para <i>P. generosa</i> de Punta Canoas; Se indica el promedio, desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.	40
Tabla V. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 1 (captura comercial).....	41
Tabla VI. Parámetros de los modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 2 (captura comercial y muestreo dirigido) de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas. Se indica el promedio, desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) inferior y superior estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.	43
Tabla VII. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 2: (captura comercial y muestreo dirigido).	44
Tabla VIII. Estimados de talla promedio de la longitud de la concha (mm) y desviación estándar (DE) así como número de observaciones y valores extremos registrados en de cada grupo de edad de la fuente de información 3: perfiles de crecimiento individual.....	45
Tabla IX. Parámetros de los modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 3: (perfiles de crecimiento individual) de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas. Se indica el promedio, desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) inferior y superior estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.	48
Tabla X. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 3: (perfiles de crecimiento individual).	49
Tabla XI. Parámetros de los cinco modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 4	

(PCI y captura comercial), de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas. Se indica el promedio, desviación estándar (D.E.), coeficiente de variación (C.V.), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) inferior y superior estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.	50
Tabla XII. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 4: (PCI y captura comercial).	51
Tabla XIII. Resultados de la correlación a un nivel de significancia al 95% entre el índice de crecimiento estandarizado de <i>P. generosa</i> de Punta Canoas y las variables e índices ambientales	59

1. INTRODUCCIÓN

La concha es el rasgo característico de los bivalvos, misma que está formada por dos valvas y que cumplen diferentes funciones, tales como soporte y esqueleto para la fijación de los músculos, protección contra depredadores y en especies enterradoras, es una protección que mantiene arena y lodo fuera de la cavidad del manto (Gosling, 2003). La concha se compone de tejidos acretantes consistentes en una matriz calcificante la cual está integrada por proteínas, glicoproteínas y polisacáridos (Clark, 1974; Marin y Luquet, 2004). El carbonato de calcio (CaCO_3) precipitado durante el proceso de biomineralización se presenta en diferentes polimorfismos que se diferencian entre sí por la organización y orientación de las moléculas de carbonato, siendo los más comunes la aragonita y calcita (Falini *et al.*, 1996). El proceso de biomineralización es desempeñado por el manto en el borde distal de la concha en forma de capas secuenciales (Marin y Luquet, 2004). Conforme se va formando este material van apareciendo de manera periódica marcas de crecimiento, las cuales son definidas como cambios abruptos o retardos en la formación del tejido duro (Clark, 1974; Schöne, 2008).

Al tomar una concha y examinarla externamente se pueden observar estas marcas como una serie de crestas o anillos concéntricos que van apareciendo desde el umbo hasta el margen ventral (Jones, 1983). Al evaluar la periodicidad de su formación se descubrió que se realizaba en periodos de tiempo regulares coincidiendo con un ciclo anual, por lo que se empezaron a utilizar para estimar la edad y talla de las almejas (Weymouth, 1923; Weymouth *et al.*, 1931; Weymouth y McMillin, 1930). Sin embargo, la erosión de las conchas, solapamiento de marcas y presencia de otras marcas no anuales, limitaban su uso en estudios de crecimiento.

Posteriormente, se aprovechó que las marcas de crecimiento se segmentan al interior de la concha, de manera que a partir del análisis de cortes de secciones transversales se podía determinar la edad de los organismos (Jones *et al.*, 1978; Shaul y Goodwin, 1982; Thompson *et al.*, 1980). El conteo de las marcas de crecimiento internas otorgó ventajas sobre la sola utilización de las marcas externas, ya que son menos propensas a la erosión y mejoran la precisión de su identificación (Jones *et al.*, 1978; MacDonald y Thomas, 1980). Además, debido a la periodicidad que presentan, han sido útiles como un registro cronológico de la historia de vida de las almejas (Jones *et al.*, 1990; Marali y Schöne, 2015; Thompson *et al.*, 1980), ya que la variación en sus tasas de crecimiento se ha relacionado a cambios ambientales (Hallmann *et al.*, 2008; Schöne *et al.*, 2005a; Thompson *et al.*, 1980).

En el proceso de mejora del método para la determinación de edad en conchas dejó de emplearse a las marcas externas como auxiliares en la estimación de la longitud de la concha a diferentes edades, pasando a la determinación de la edad y talla que presenta la muestra al momento de su captura (*i.e.* talla a la edad terminal). En consecuencia, el análisis derivado de esta información para la modelación del crecimiento individual de las poblaciones representa únicamente la parte correspondiente al intervalo registrado en la estructura de tallas y edades de las almejas capturadas durante los muestreos (Kilada, 2010; Kilada *et al.*, 2007; Shaul y Goodwin, 1982).

Dado que los muestreos se realizan a partir de capturas comerciales, existe cierta propensión al sesgo a ciertas tallas debido a la selectividad del arte de pesca empleado. Considerando que la información del crecimiento individual genera elementos útiles para el aprovechamiento pesquero, como la estimación de la biomasa poblacional y la determinación del tiempo óptimo de captura que maximiza esta biomasa (King, 2007), resulta claro que los sesgos en la estimación de sus parámetros debido a la omisión de información puede ocasionar una mala gestión de las poblaciones con consecuencias que van desde la sobreexplotación a la pérdida económica innecesaria del recurso (Chen, 2003; Hilborn y Walters, 1992).

En la pesquería de las almejas del género *Panopea*, el sesgo hacia la captura de individuos grandes es común debido a que los sifones de estas son visibles hasta que ha crecido lo suficiente como para ser visibles para el buzo. Esto se conoce como reclutamiento a la pesca, mismo que se define como la edad o talla a la que la población es completamente vulnerable al método de captura usado (Campbell *et al.*, 2004). Esto ocurre posterior de los cuatro años en *P. globosa* (González-Peláez *et al.*, 2015) y después de los cinco años en *P. generosa* (Zhang y Hand, 2006).

En cualquier caso, se han observado de manera recurrente que en los análisis del crecimiento individual en almejas del género *Panopea* se carece predominantemente de las primeras clases de edad (Bradbury y Tagart, 2000); e.g. *P. abbreviata* (Zaidman y Morsan, 2015), *P. zelandica* (Breen *et al.*, 1991), *P. globosa* (Aragón-Noriega *et al.*, 2015; González-Peláez *et al.*, 2015) y *P. generosa* (Bureau *et al.*, 2002, 2003; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015). Esto ha ocasionado que las inferencias derivadas del crecimiento individual se realicen en su mayoría sobre modelos generados a partir de individuos que ya han alcanzado o que están próximos a alcanzar su talla adulta, por lo que sus resultados presentan incertidumbre, sobre todo en su predicción para los primeros años de desarrollo.

Recientemente se ha buscado integrar información que permita generar mejores estimaciones del crecimiento. Hidalgo-de-la-Toba *et al.* (2015) incorporaron individuos de un muestreo selectivo enfocado a individuos jóvenes con la finalidad de aminorar el efecto del sesgo por muestreo. Esto permitió mejorar la modelación del crecimiento al enriquecer la base de datos con información de tallas de individuos que no fueron seleccionados previamente por las capturas comerciales. Sin embargo, el realizar muestreos adicionales puede resultar en mayores costos para la investigación. Además, se pueden dar casos donde en ciertas poblaciones con patrones de reclutamiento errático exista ausencia de las primeras clases de edad ya que se ha observado que algunas poblaciones de *Panopea spp.* presentan

estructuras unimodales de tallas y edades que sugieren pulsos de reclutamiento poco frecuentes (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; González-Peláez *et al.*, 2015; Goodwin y Pease, 1991; Morsán *et al.*, 2010) cuya intensidad ha sido relacionada negativamente a las descargas fluviales y positivamente a la temperatura superficial del mar (Valero *et al.*, 2004).

En el presente trabajo de tesis se aplica un método basado en la lectura de las marcas de crecimiento internas y externas para obtener datos de talla a la edad de las primeras edades de desarrollo (*i.e.* correspondientes a la fase de crecimiento acelerado) y compensar la ausencia de información como consecuencia de sesgos en el muestreo. El procedimiento denominado perfiles de crecimiento individual (PCI) se fundamenta en dos premisas: 1) las almejas a lo largo de su ciclo de vida depositan bandas de crecimiento en su concha en ciclos anuales, tal como se ha demostrado para esta almeja en la localidad de Punta Canoas (Bautista-Romero *et al.*, 2015); 2) las bandas de crecimiento están delimitadas por una marca de crecimiento anual la cual es continua desde la capa interna de la placa del ligamento hasta su terminación en la capa externa de la concha, de igual manera como ocurre en otros bivalvos (Jones *et al.*, 1978, 1990; Thompson *et al.*, 1980). Al integrar lo anterior es posible determinar el tamaño de la concha de la almeja al momento que formó cada marca de crecimiento y con ello, generar los modelos que permitan describir de una manera satisfactoria su crecimiento. Lo anterior a su vez posibilita identificar los cambios en el ritmo de crecimiento de cada organismo, información que puede ser integrada para generar series de tiempo de índices de crecimiento que para los fines de esta tesis se contrastó con variables físicas e índices de cambio climático. De esta manera, se espera determinar la influencia del ambiente (interacción físico-biológica) sobre la variabilidad del crecimiento anual como un elemento técnico útil para su implementación en el manejo pesquero.

2. ANTECEDENTES

2.1 Atributos biológicos y ecológicos del género *Panopea*

Las almejas del género *Panopea* (Familia: Hiatellidae), conocidas en México como almeja generosa, o globalmente como *geoduck*, son los organismos de hábitos infaunales más grandes de su tipo (Bureau *et al.*, 2002). Habitan principalmente en sustratos arenosos y lodoso-arenosos donde se encuentran enterradas hasta un metro de profundidad (Goodwin y Pease, 1991). Para alcanzar la superficie del lecho marino, estas almejas cuentan con un sifón muy alargado en comparación con el resto del cuerpo, mismo que se convierte en el rasgo más notorio en este género (Goodwin y Pease, 1989; Lochead *et al.*, 2012). Este carácter morfológico hace que estas almejas en etapa adulta sean prácticamente inalcanzables a los depredadores, aspecto que se ha relacionado a una esperanza de vida mayor, y por tanto longevidad del grupo (Bureau *et al.*, 2002, 2003; Morsán *et al.*, 2010; Sloan y Robinson, 1984).

Este género se encuentra ampliamente distribuido en los mares del mundo, principalmente en zonas templadas y sub tropicales; en el Océano Pacífico sur se encuentran *P. zelandica* y *P. smithae* alrededor de las costas de Nueva Zelanda (Breen *et al.*, 1991) y *P. australis* en el sureste de Australia (Beesley *et al.*, 1998). En el Mar Amarillo en el Pacífico noroccidental, se distribuye *P. japonica* (Bernard *et al.*, 1998). En el Atlántico se tienen registros de cuatro especies, *P. bitruncata* alrededor de Florida, *P. glycimeris* en el Mediterráneo y sur de África y *P. abbreviata* desde el sur de Brasil hasta la Patagonia en Argentina (Morsán *et al.*, 2010). En el Pacífico de Norteamérica habitan dos especies: *P. globosa* y *P. generosa*. En el caso de *P. globosa*, esta es una especie subtropical que se distribuye desde el Alto Golfo de California hasta Bahía Magdalena, en la costa occidental de Baja California Sur (González-Peláez *et al.*, 2013). Por otro lado, *P. generosa* es una especie con una afinidad por aguas frías, en donde su ámbito de distribución comprende prácticamente toda la región templada del Pacífico de Norteamérica, abarcando desde condiciones subárticas en Alaska, hasta ambientes de transición templado-

tropical en la península de Baja California (Coan *et al.*, 2000; González-Peláez *et al.*, 2013; Leyva-Valencia *et al.*, 2012).

La almeja *P. generosa* ha sido la especie más estudiada del género *Panopea*, principalmente en aquellas poblaciones ubicadas en Columbia Británica, Canadá, y Washigton, E.E.U.U.; núcleos históricos de explotación pesquera desde la década de los 70's del siglo pasado (Andersen, 1971; Breen y Shields, 1983). En México, el desarrollo de esta pesquería motivó la realización de estudios que han contribuido a caracterizar la especie en la región en aspectos de distribución geográfica (González-Peláez *et al.*, 2013), reproducción (Calderon-Aguilera *et al.*, 2014; Guadamud-Mejía, 2012), relaciones filogenéticas (Leyva-Valencia *et al.*, 2015) y crecimiento individual (Calderon-Aguilera *et al.*, 2010). Al respecto, el último trabajo realizado en la población más sureña registrada mostró promedios de longitud, peso y edad, así como un patrón de crecimiento individual menor que las registradas en poblaciones al centro de su distribución, atributos que pueden ser consecuencia de vivir en su margen de distribución (Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015).

Los atributos que se han observado en las poblaciones de esta especie, tales como reclutamientos variables (Breen y Shields, 1983; Orensanz *et al.*, 2000), bajas tasas de mortalidad natural (Bradbury y Tagart, 2000; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010), crecimiento principalmente en los primeros 7-12 años de vida (Breen y Shields, 1983; Bureau *et al.*, 2003), hacen que en términos generales presenten tasas de renovación bajas, aspecto que la hacen particularmente susceptible a los efectos de la pesca (Orensanz *et al.*, 2004). Aunado a ello, se ha observado que los efectos de la pesca de esta almeja es altamente disruptiva en los sustratos en los que habita, afectando el asentamiento de las larvas e incrementando la mortalidad de los juveniles recientemente asentados (Zhang y Campbell, 2004).

2.2 Marcas de crecimiento como registro cronológico

Weymouth (1923) analizó las marcas de crecimiento externas en la concha de la almeja pismo *Tivela stultorum* y descubrió que estas se formaban siguiendo una

periodicidad anual, por lo que propuso su conteo y medición como una manera de estimar la talla y edad en las almejas. Para ello se basó en la premisa de que las marcas concéntricas de crecimiento forman anillos que se extienden desde el umbo hacia la superficie del margen exterior de la concha, y cada una representa lo que fue, en su momento, el borde de la misma concha. Al medir los anillos de forma separada obtuvo datos de longitud de cada marca concéntrica, es decir, de cada año de vida de la almeja.

Este procedimiento sería posteriormente aplicado en otras especies como el berberecho del Pacífico *Cardium corbis* (Weymouth y Thompson, 1930), la navaja del Pacífico *Siliqua patula* (Weymouth *et al.*, 1931; Weymouth y McMillin, 1930) y en los mejillones *Anodonta anatina*, *A. minima*, *Unio pictorum* y *U. tumidus* (Negus, 1966). Sin embargo, este método presenta algunos problemas que ocasionan que se obtengan resultados erróneos, como los son: a) confundir marcas de crecimiento comarginales (provocadas por alteraciones del ambiente o desoves) con las verdaderas marcas anuales, haciendo necesaria una considerable experiencia para distinguir las y b) en los especímenes más viejos hay erosión de las primeras marcas de crecimiento anual y acumulación de marcas en el borde distal de la concha, dando lugar a una sobreestimación en la edad en las almejas jóvenes y una sobreestimación en la edad en las más viejas (Jones *et al.*, 1978; Negus, 1966).

Los inconvenientes anteriormente expuestos motivaron el conteo de las marcas de crecimiento internas observadas en cortes transversales de las conchas, específicamente en la placa de ligamento, con la finalidad de estimar su edad. Esta técnica fue implementada por vez primera en la almeja blanca *Spisula solidissima* (Jones *et al.*, 1978) y en la almeja de Islandia *Arctica islandica* (Thompson *et al.*, 1980), siendo posteriormente utilizado en otras especies como el berberecho de Groenlandia *Serripes groenlandicus* (Kilada *et al.*, 2007), la almeja fina *Ruditapes decussatus*, la almeja *Gafrarium pectinatum* (Kilada, 2010) y la almeja generosa *P. generosa* (Shaul y Goodwin, 1982).

2.3 Identificación de señales ambientales en el crecimiento

Para diversas especies se han observado variaciones sistemáticas en el tamaño de los incrementos de crecimiento anuales los cuales tienden a coincidir en la mayor parte de la población, sugiriendo que las conchas registran fluctuaciones en las condiciones ambientales que afectan el crecimiento (Jones, 1983; Jones y Quitmyer, 1996). Variables ambientales como la temperatura y presión a nivel del mar, así como diversos índices de cambio climático (e.g. Oscilación Decadal del Pacífico, PDO; El niño oscilación del sur, ENSO; e Índice del Régimen Climático del Ártico, ACRI, por sus siglas en inglés) se han podido vincular con los incrementos del crecimiento de la almeja de Islandia *Artica islandica* (Butler *et al.*, 2010; Lohmann y Schöne, 2013; Marali y Schöne, 2015), el berberecho de Islandia *Clinocardium ciliatum* (Carroll *et al.*, 2011) y la almeja *Margaritifera falcata* (Schöne *et al.*, 2007).

De manera particular, se ha utilizado a *P. generosa* como modelo de estudio en reconstrucciones ambientales debido a su extraordinaria longevidad y su capacidad de registrar señales sincrónicas de crecimiento en su concha (Black *et al.*, 2008; Noakes y Campbell, 1992; Strom *et al.*, 2004). Al analizar la amplitud en los incrementos de crecimiento ha sido posible relacionar los patrones de variación en la temperatura superficial del mar (Strom *et al.*, 2004) y del PDO (Helser *et al.*, 2012; Nielsen *et al.*, 2008) con su crecimiento individual en la costa noroccidental de Norteamérica. En el extremo sur de su distribución, en la costa occidental de la península de Baja California, recientemente se ha evidenciado una disminución en sus atributos biológicos, tales como estructura de tallas, edades y su crecimiento individual (Hidalgo-de la Toba *et al.*, 2015). La disminución en estos elementos claves para su eficacia biológica puede ser el resultado de encontrarse en una condición de estrés ambiental por ubicarse en su margen de distribución geográfica y donde patrones de variabilidad climática como el PDO y el ENSO tienen implicaciones ecológicas debido a los cambios que generan en los procesos físicos (Bjorkstedt *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2014; Takesue *et al.*, 2004).

3. JUSTIFICACIÓN

La almeja *P. generosa* presenta en su historia de vida rasgos que en términos generales la hacen particularmente vulnerable a la presión por pesca; las bajas tasas de reclutamiento y su alta variabilidad en intensidad, así como su lento crecimiento ocasiona que las poblaciones tengan tasas de renovación bajas. Mientras que la mortalidad, con tasas naturalmente bajas, son incrementadas sustancialmente al incorporar el efecto de la mortalidad por pesca.

Aunado a lo anterior, los recientes estudios de sus poblaciones en el noroeste de México, han mostrado el efecto de borde sobre atributos clave para su gestión pesquera, de manera que es entendible que el diseño de mejores modelos predictivos del comportamiento de sus poblaciones (biomasa) sean una herramienta significativa para el manejo de su pesquería.

Por lo anterior, para que el recurso almeja generosa pueda ser utilizado de manera sustentable, se requiere de modelos *ad hoc* a las características de las poblaciones explotadas. Dado que el crecimiento individual es un indicador de la tasa de renovación de la biomasa de las poblaciones, y que este es sensible a las variaciones ambientales, se esperaría que su análisis a partir de los perfiles de crecimiento permitiría generar modelos predictivos de mayor precisión, además, sobre la base de los incrementos, sería posible identificar cambios en las tasas de crecimiento (y biomasa) en función de la variabilidad ambiental.

4. HIPÓTESIS

Considerando que el crecimiento de la almeja *P. generosa* es sensible a los efectos del ambiente en poblaciones próximas a su centro de distribución geográfica, se esperaría que las poblaciones ubicadas en su límite sur de distribución presenten una respuesta semejante. Por ello, de existir alguna relación del crecimiento con variables ambientales, estas deberán estar registradas en la amplitud de los incrementos de crecimiento de la concha, particularmente durante los primeros años de desarrollo, que es cuando ocurre el mayor aumento de longitud de la concha de los individuos. Por lo tanto, se esperaría que el análisis de dichos incrementos respecto a las variables ambientales registradas en poblaciones localizadas próximas a su límite sur de distribución geográfica, permitan identificar su efecto sobre las tasas de crecimiento.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Aplicar perfiles de crecimiento en la modelación de la almeja *P. generosa* y analizar el efecto ambiental en el crecimiento general de una población en su límite sur de distribución.

5.2 Objetivos particulares

- Determinar la periodicidad de los incrementos de crecimiento en la concha.
- Implementar el método de perfiles de crecimiento individual para describir el crecimiento en ausencia de información en los primeros grupos de edad.
- Comparar modelos de crecimiento generados con diferentes fuentes de información.
- Identificar la existencia de patrones sincrónicos en la amplitud de los incrementos de crecimiento en la concha y su relación con variables ambientales.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

La población de la almeja *P. generosa* sujeta a estudio se encuentra ubicada en la costa occidental de Baja California, México en la localidad denominada Punta Canoas (29° 25' N, 115° 12' O) (Fig. 1). Esta región está influenciada por el Sistema de Corrientes de California, lo cual provoca una amplia variabilidad estacional en sus principales características físicas, tales como salinidad, oxígeno y temperatura (Lynn *et al.*, 2003; Lynn y Simpson, 1987). Además, es la zona de transición entre dos provincias zoogeográficas: Californiana, con dominancia de aguas templadas y alta productividad, y Panámica, con dominancia de aguas tropicales y baja productividad (Bernard *et al.*, 1991; Martínez-Fuentes *et al.*, 2016). Los vientos dominantes son en dirección noroeste y actúan durante casi todo el año. Debido a la disposición geográfica de la península estos vientos promueven la formación de surgencias a lo largo de todo el año; siendo en primavera y más notoriamente en el mes de mayo, el periodo más intenso como consecuencia de un aumento en la velocidad del viento (Palacios-Hernández *et al.*, 1996; Zaytsev *et al.*, 2003). La zona marina aledaña a la localidad de Punta Canoas registra un promedio mensual máximo de productividad primaria durante el mes de marzo (7.79 mg m⁻³ de clorofila *a*) que disminuye gradualmente hacia el mes de septiembre; mientras que el promedio mensual de la temperatura superficial del mar registra valores máximos en septiembre (21.1°C) y mínimos en abril (14.7°C), donde el promedio anual es de 17.3° ± 2.2 °C (Bautista-Romero *et al.*, 2015).

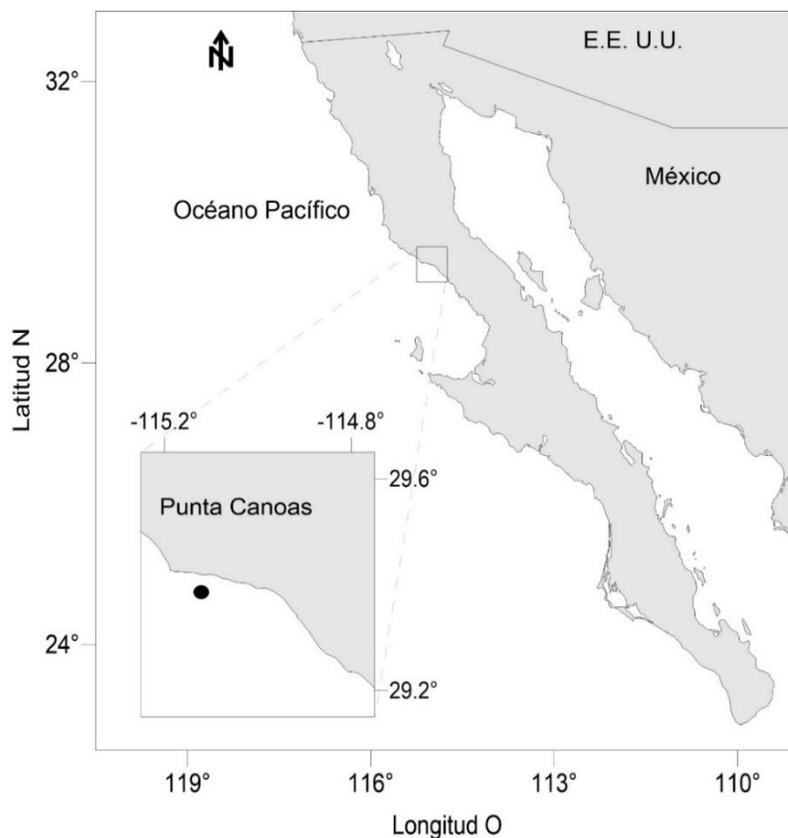


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

6.2 Obtención de los organismos

La colecta de organismos se realizó mensualmente de marzo de 2011 a enero de 2012 a partir de capturas comerciales realizadas por pescadores de la Sociedad de Producción Rural Punta Canoas S. de R. L. de C. V. Las capturas se realizaron en profundidades de 10 a 27 m mediante buceo tipo *hooka* auxiliados de una manguera conectada a una motobomba que eyecta agua a presión para remover el sedimento en torno a cada almeja, permitiendo extraerlas del sustrato sin dañarlas. Una vez en el campo pesquero las conchas de las almejas se midieron desde el margen posterior al anterior en línea recta utilizando un vernier digital (± 0.1 mm) para obtener la longitud de concha al momento de su captura (*i.e.* longitud de concha a la edad terminal). Posteriormente las almejas fueron disectadas con la finalidad de separar la concha del tejido blando.

En julio de 2013 se realizó un muestreo adicional al de la pesquería comercial el cual fue dirigido a obtener almejas de las primeras clases de edad con la finalidad de incorporar la información de edad y longitud al análisis de crecimiento. Para ello se solicitó a los pescadores que operan en el área de Punta Canoas, aquellas almejas que fueron capturadas incidentalmente por debajo de la talla mínima legal, y que generalmente son devueltas al mar por estar fuera del objetivo de la pesquería. De esta manera, el esfuerzo de esta parte del muestreo se dirigió a obtener organismos menores a 90 mm de longitud de concha. Estas almejas fueron disectadas y medidas siguiendo el mismo procedimiento que los especímenes provenientes de capturas comerciales convencionales.

6.3 Procesamiento de las conchas

Longitud de concha a la edad terminal

Se estimó la edad en las valvas derechas provenientes de la captura comercial y el muestreo dirigido mediante el conteo de marcas de crecimiento internas en la placa del ligamento, siguiendo el procedimiento descrito por Shaul y Goodwin (1982). Este método ha sido aplicado de manera tradicional en los estudios de crecimiento en las especies de *Panopea* spp. (Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003; González-Peláez *et al.*, 2015; Gribben y Creese, 2005). Este procedimiento requiere cubrir con resina epóxica la región del umbo. Una vez transcurrido el tiempo de endurecimiento de la resina (24 - 48 horas) se cortó una sección delgada de la región de la placa de ligamento con una sierra de baja velocidad (Isomet Buehler®) con dos discos de corte diamante montados en ella (Fig. 2a). Los discos de corte estaban separados entre sí de tal manera que se obtuvo una sección transversal de la concha con un espesor ≈ 2 mm (Fig. 2b). Las secciones de concha se pulieron con papel de lija de grano 1200 y se aplicó ácido clorhídrico (HCl) al 2% para resaltar las marcas de crecimiento. Para mejorar la visibilidad de estas marcas de crecimiento, se cubrieron las secciones con una delgada capa de polvo de grafito (González-Peláez *et al.*, 2015). Se utilizó un microscopio de disección para contar las marcas anuales en cada sección correspondiente y determinar la edad

individual. De esta manera, la longitud de concha a la edad de las almejas recolectadas se definió como datos terminales de la captura comercial (desde marzo de 2011 hasta enero de 2012) y muestreo dirigido (julio de 2013).

Perfiles de crecimiento individual (PCI)

Como alternativa al método tradicional para generar datos terminales de la longitud de concha a la edad terminal, se propone la implementación de los perfiles de crecimiento individual (PCI), el cual es un método para obtener datos de la longitud de concha a la edad de las primeras edades de desarrollo, adicional a su longitud a la edad terminal. El método requiere la identificación de marcas de crecimiento anuales (internas y externas) en una sección transversal de toda la concha. Tales marcas, que son continuas desde la capa interna de la placa de ligamento hasta su terminación o salida en la capa externa del margen ventral, se utilizan para estimar la longitud de la concha a diferentes edades.

Para la implementación del método de perfiles de crecimiento individual (PCI) se seleccionaron aleatoriamente las valvas izquierdas de 34 individuos de la muestra utilizada en la Fuente 1 (captura comercial). La implementación de este procedimiento, a diferencia del descrito para la generación de datos terminales, requiere de la obtención de un corte transversal de toda la concha de la almeja. Para ello, y con la finalidad de incrementar su resistencia y proteger la capa externa de la concha, se tomaron las valvas izquierdas y se les aplicó resina epóxica en forma de una franja de 2-3 cm de ancho, desde la región de la placa del ligamento hasta el margen ventral, tanto en la parte interna como externa de la concha. Las valvas derechas se reservaron para la posterior comparación y medición de las marcas externas. Una vez transcurrido el tiempo de endurecimiento de la resina se procedió a realizar el corte desde la placa de ligamento al margen ventral (Fig. 2a), empleando para ello la misma herramienta de corte y configuraciones de los discos descrita anteriormente (separación ≈ 2 mm; Fig. 2b). La sección obtenida se montó en un cristal y se pulió sobre una lija de grano 1200 con movimientos lineales para

eliminar los imperfectos provocados por el proceso de corte. Durante el proceso de pulido se auxilió con un microscopio de disección para comprobar la remoción de imperfecciones que pudieran impedir la visualización de las marcas de crecimiento. Al finalizar se lavaron las secciones con alcohol al 70% para eliminar impurezas y se dejaron secar sobre una charola de disección.

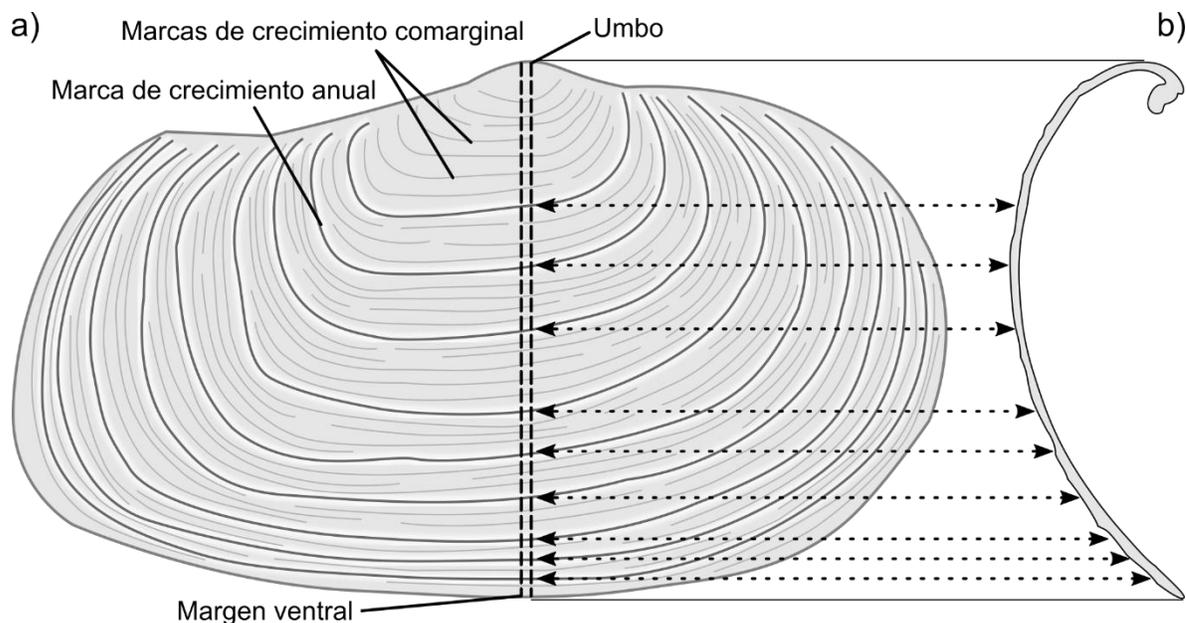


Figura 2. Diagrama esquemático de concha de *P. generosa*. a) Concha completa en donde se muestran las marcas o estrías de crecimiento anuales y comarginales. La línea punteada indica los cortes realizados en la concha, los cuales van paralelos desde el umbo al margen ventral en la dirección de máximo crecimiento; b) Corte transversal de la concha. Las flechas indican la ubicación de las marcas de crecimiento.

Se sometieron las secciones de concha a un tratamiento químico con solución de Mutvei con el propósito de que la identificación de las marcas de crecimiento se realizara de manera precisa. La solución de Mutvei se utiliza en estudios de esclerocronología para hacer más evidentes las marcas de crecimiento en estructuras duras como otolitos, vértebras, corales y en este caso en específico, en la concha (Dunca *et al.*, 2005; Marali y Schöne, 2015; Nielsen y Nielsen, 2009;

Schöne *et al.*, 2004; Walliser *et al.*, 2015). La formulación de esta solución consiste en una mezcla 1:1 de ácido acético al 1% y Glutaraldehído ($C_5H_8O_2$) al 25% con azul alcián ($C_{56}H_{68}Cl_4CuN_{16}S_4$) a saturación ($\approx 7g$ por litro de solución) (Schöne *et al.*, 2005a). El mecanismo de acción es el siguiente: El ácido acético remueve lentamente el carbonato, y a su vez asiste al glutaraldehído en la estabilización de los compuestos orgánicos. En presencia de un ácido débil el azul alcián se comporta como un tinte catiónico tetravalente para los mucopolisacáridos y glicosaminoglicanos que han sido fijados por el glutaraldehído. Las secciones de concha se sumergieron en solución de Mutvei precalentado previamente a $37^\circ C$ durante un periodo de 30 minutos con agitación constante. Al terminar se enjuagaron con agua destilada y se secaron en una charola de disección a temperatura ambiente.

Las marcas anuales de crecimiento se observaron en cada corte transversal de la concha (en sentido de la placa de ligamento al margen ventral) empleando un microscopio estereoscópico (Fig. 3). Una marca anual correctamente identificada es continua desde la capa interna de la placa del ligamento hasta su terminación o salida en la capa externa de la concha. Este lugar indica la longitud que tuvo la concha de la almeja al momento de depositar la marca anual. Para conocer la longitud de cada marca en la concha se utilizaron los sitios de salida de estas marcas para identificar su respectiva ubicación en la parte externa de la concha, tal como se representó en la figura 3. Cuando se tenían disponibles ambas valvas, se empleó la derecha (valva complementaria que no fue cortada) para realizar las mediciones de las marcas identificadas en el corte de la valva izquierda. A continuación, se midió la longitud de las marcas identificadas desde el margen posterior al anterior en línea recta utilizando un vernier digital (± 0.1 mm). Con este procedimiento se obtuvieron los PCI, los cuales son el registro de tallas alcanzadas en la concha de un organismo para cada marca anual de crecimiento identificada incluyendo la longitud de concha a la edad terminal (*i.e.* al momento de su captura).

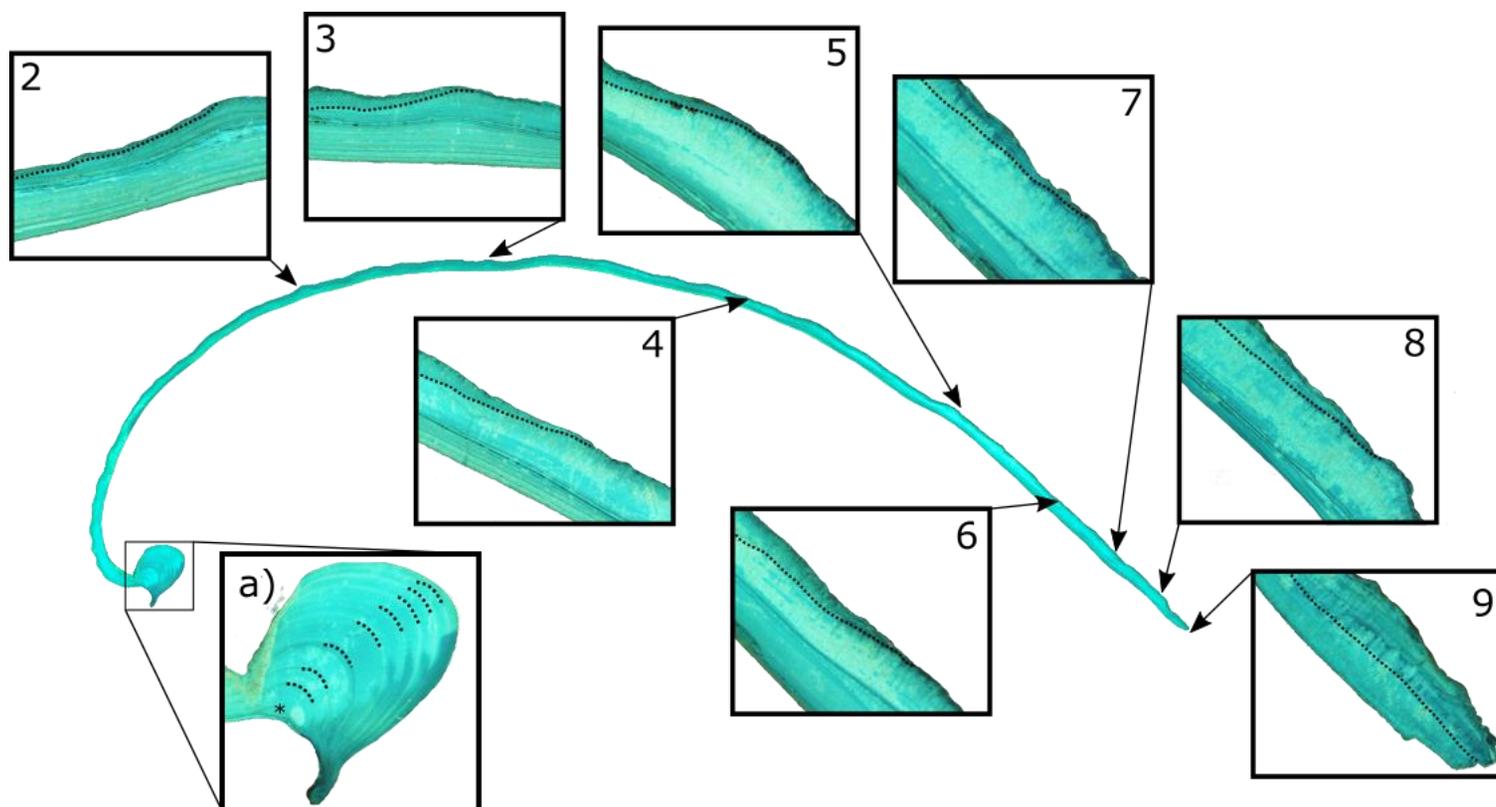


Figura 3. Corte de concha procesado con la solución de Mutvei. a) Se señala con un asterisco la primera de las marcas de crecimiento anuales, correspondiente a la edad uno, cuyo término en la parte externa de la concha no fue claramente ubicada debido a la erosión. Con líneas punteadas se identifica al resto de las marcas de crecimiento anual, correspondientes a las edades 2-9, observadas en la placa de ligamento (a) y cuyos términos son indicados en los recuadros numerados a su edad correspondiente.

6.4 Determinación de la periodicidad de los incrementos de crecimiento en la concha

La utilización de la almeja generosa como indicador de variabilidad en procesos climáticos sólo es posible si se pueden interpretar y calibrar cronológicamente las marcas de crecimiento de su concha. Para ello se requiere el cumplimiento de dos requisitos fundamentales: que las marcas de crecimiento se depositen con una periodicidad conocida y que su identificación se realice de manera precisa (Carroll *et al.*, 2011). Anteriormente varios métodos de validación de la deposición anual de las líneas de crecimiento han sido utilizados: (a) seguimiento de una sola cohorte durante un número predefinido de años (Gribben y Creese, 2005); (b) marcaje-recaptura: (Goodwin, 1976; Shaul y Goodwin, 1982); (c) datación cruzada o *cross-dating* (Black *et al.*, 2008; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; Cortez-Lucero *et al.*, 2011); y (e) datación radioquímica mediante isótopos de carbono (Kastelle *et al.*, 2011; Vadopalas *et al.*, 2011).

Aunque los métodos anteriores permiten verificar la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento, estos no permiten conocer el periodo de tiempo en la cual se presenta el crecimiento de la concha. Para ello se modeló la periodicidad del Índice de Incremento Marginal (IIM), lo cual permite identificar tanto la periodicidad de los incrementos de crecimiento como su temporalidad. Los datos del IIM consisten en la medición del Incremento Marginal (IM) y del Penúltimo Incremento (PI) en la placa de ligamento de la concha, y se expresa de la siguiente manera:

$$\text{IIM} = \frac{\text{IM}}{\text{PI}} * 100\% \quad (1)$$

El fundamento del IIM indica que, si las marcas de crecimiento se depositan de forma periódica, el estado promedio de formación del incremento más externo deberá mostrar un patrón sinusoidal cuando se grafica en el tiempo (Campana,

2001; Kilada *et al.*, 2007). Las mediciones del IM y del PI se realizaron cinco veces en diferentes ubicaciones de la placa de ligamento de cortes de concha provenientes de la fuente 1 (captura comercial) y a continuación se promediaron para obtener un estimado menos sesgado. Este procedimiento se realizó en aquellas muestras en las cuales fue posible identificar con certeza el IM y PI en el borde de la placa del ligamento.

La periodicidad del IIM fue analizada contrastando funciones trigonométricas que han sido empleadas anteriormente para explicar eventos biológicos periódicos como condición gonádica (Beamish *et al.*, 2005; Freitas *et al.*, 2011; Zhu *et al.*, 2010), formación de anillos en estructuras duras (Bautista-Romero *et al.*, 2015; Fabré y Saint-Paul, 1998) y patrones de crecimiento temporal (Fontoura y Agostinho, 1996; Pitcher y Macdonald, 1973). Para ello, se implementaron funciones armónicas de primer y segundo grado (Bliss, 1958; Restrepo y Watson, 1991), definidas para los objetivos de este trabajo como función sinusoidal simétrica (FS) y asimétrica (FA), respectivamente. La función armónica de primer grado se considera simétrica debido a que el tiempo para el valor mínimo del IIM es medio ciclo antes o después del tiempo para el máximo valor del IIM. Mientras que la función armónica de segundo grado se considera asimétrica debido a que adiciona armónicos superiores a través de un análisis de Fourier que brinda la propiedad de reducir la varianza de los datos al ajustar una curva irregular (Bliss, 1958).

- *Función sinusoidal simétrica (FS)*

$$\Psi_{e,i} = \beta_0 + \beta_1 \sin \left(2\pi \frac{t_i}{\gamma} \right) + \beta_2 \cos \left(2\pi \frac{t_i}{\gamma} \right); \quad (2)$$

- *Función sinusoidal asimétrica (FA)*

$$\Psi_{e,i} = \beta_0 + \beta_1 \sin \left(2\pi \frac{t_i}{\gamma} \right) + \beta_2 \cos \left(2\pi \frac{t_i}{\gamma} \right) + \beta_3 \sin 2 \left(2\pi \frac{t_i}{\gamma} \right) + \beta_4 \cos 2 \left(2\pi \frac{t_i}{\gamma} \right) \quad (3)$$

En donde $\psi_{e,i}$ representa el IIM estimado por el modelo sinusoidal, γ simboliza la unidad de tiempo en la cual los eventos se midieron (un valor de 12 corresponde en una escala mensual a un ciclo anual); t_i es el número del mes donde las muestras fueron colectadas; $\beta_0 \dots \beta_4$ son constantes que dictan la amplitud en el modelo.

Los modelos estimados se ajustaron a los datos utilizando la función del logaritmo -2 de la verosimilitud (Juneja *et al.*, 2009):

$$-2 \ln(\mathcal{L}) = n \left[\ln \left(2\pi \frac{\sum_{i=1}^n (\ln \psi_o - \ln \psi_e)^2}{n} \right) + 1 \right] \quad (4)$$

La búsqueda de los parámetros θ_i se realizó maximizando la función $-2 \ln(\mathcal{L})$ utilizando el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996). En la ecuación (4) la expresión n hace referencia el número de observaciones. Con la finalidad de estabilizar la varianza se utilizó el error multiplicativo de los residuales expresado como $[(\ln \psi_o - \ln \psi_e)^2]$.

Los intervalos de confianza de los parámetros θ_i de los dos modelos candidatos se estimaron a partir del método de perfiles de verosimilitud (Hilborn y Mangel, 1997) basado en la distribución χ^2 con grado de libertad = 1 (Zar, 1999).

$$CI = 2[L(Y|\theta) - L(Y|\theta_{best})] < \chi_{1,1-\alpha}^2 \quad (5)$$

Dónde $L(Y|\theta_{best})$ es el $-2\ln(\mathcal{L})$ del valor más probable del parámetro θ_i y $\chi_{1,1-\alpha}^2$ son los valores de la distribución χ^2 con grado de libertad = 1 y un nivel de confianza de $1-\alpha$.

Debido a que FS y FA son modelos anidados, se utilizó la prueba de razón de verosimilitud (*likelihood ratio test*; LRT) como prueba de hipótesis estadística para elegir al mejor modelo sinusoidal candidato:

$$LRT = 2[\mathcal{L}(\psi_o|SF) - \mathcal{L}(\psi_o|AF)] \quad (6)$$

La LRT calcula cuantas veces son más probables los datos bajo la FS vs la FA con la hipótesis nula $H_0: \mathcal{L}(\psi_o|SF) = \mathcal{L}(\psi_o|AF)$. Bajo la hipótesis nula el estadístico de prueba converge asintóticamente a una distribución χ^2 con grado de libertad = 1, $\alpha = 0.05$.

6.5 Análisis del crecimiento individual contrastando fuentes de información

Fuentes de información

Para mejorar la estimación de los parámetros de crecimiento para la población de Punta Canoas, se evaluó el desempeño de modelos generados a partir de cuatro conjuntos de datos de longitud de concha a la edad procedente de diferentes fuentes de información.

- *Fuente 1: Captura comercial*

Datos de longitud de concha a la edad terminal de las muestras de almejas provenientes de la captura comercial realizada de marzo de 2011 a enero de 2012, Esta es la fuente tradicional de información que se cuenta en los trabajos de crecimiento elaborados a partir de la estimación de edad en las especies de *Panopea* spp. (Bureau *et al.*, 2002; Campbell y Ming, 2003).

- *Fuente 2: Captura comercial y muestreo dirigido*

Dada la ausencia de individuos jóvenes generalmente presente en muestras de captura comercial, se integraron a la fuente de información 1 los datos de talla a la edad de un muestreo adicional (julio de 2013) enfocado en recolectar almejas con tallas inferiores al objetivo de la pesca comercial. De manera particular, este conjunto de datos sirvió como base para realizar una primera estimación del crecimiento para la localidad de Punta Canoas (Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015).

- *Fuente 3. Perfiles de Crecimiento Individual*

Conjunto de datos de talla a la edad generada mediante PCI, siendo el registro de tallas en la concha de un organismo para cada marca anual de crecimiento identificada incluyendo la longitud de concha a la edad terminal.

- *Fuente 4: PCI y captura comercial*

Con la finalidad de ampliar la representatividad de la información de talla a la edad se combinaron los datos de la fuente de información 1 (captura comercial) y 3 (PCI) para conformar una cuarta fuente de información.

Modelación del crecimiento individual

Con la información de talla a la edad, se modeló el crecimiento individual de las cuatro fuentes de información aplicando un enfoque de modelos múltiples, la estimación de los intervalos de confianza de sus respectivos parámetros y finalmente la aplicación de criterios de selección para elegir al mejor modelo descriptor del crecimiento.

A continuación, se enlistan los cinco modelos candidatos considerados en el análisis de crecimiento:

- *Modelo de crecimiento de von Bertalanffy*

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

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (7)$$

- *Modelo de crecimiento de Gompertz*

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

$$L_t = L_\infty e^{-\left(\frac{1}{k}\right) e^{-k(t-t_1)}} \quad (8)$$

- *Modelo de crecimiento Logístico*

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

$$L_t = L_\infty \left(1 + e^{-k(t-t_2)}\right)^{-1} \quad (9)$$

- *Modelo de crecimiento de Johnson*

El modelo de Johnson sigue un patrón asintótico muy semejante a Gompertz, donde su punto de inflexión se localiza en $t = t_0 + 1/2k$; y en $L = L_\infty e^{-2}$, por lo que se encuentra muy cercano a t_0 (Ricker, 1979). Esta propiedad le confiere una muy fuerte asimetría y biológicamente se ajusta a organismos que tienen un rápido crecimiento posterior a una fase muy corta de retraso (Grosjean, 2001).

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

- *Modelo de crecimiento de Schnute (Caso 1: $\beta \neq 0$, $\lambda \neq 0$)*

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

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

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

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

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

Los modelos estimados se ajustaron a los datos utilizando la función del logaritmo -2 de la verosimilitud (Juneja *et al.*, 2009):

$$-2 \ln(\mathcal{L}) = n \left[\ln \left(2\pi \frac{\sum_{i=1}^n (\ln Lt_o - \ln Lt_e)^2}{n} \right) + 1 \right] \quad (14)$$

La búsqueda de los parámetros θ_i se realizó maximizando la función $-2 \ln(\mathcal{L})$ utilizando el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996). En la ecuación la expresión n hace referencia el número de observaciones. Con la finalidad de estabilizar la varianza se utilizó el error multiplicativo de los residuales expresado como $(\ln Lt_o - \ln Lt_e)^2$.

Estimación de los intervalos de confianza

Los intervalos de confianza (*IC*) fueron estimados a través de simulaciones Monte Carlo. Los cálculos se basaron en el método de simulaciones paramétricas descritas por Fournier y Archibald (1982). Las simulaciones fueron paramétricas con residuales muestreados de una distribución de probabilidad normal. Cada modelo de crecimiento fue simulado 2,000 veces. Este proceso crea un nuevo conjunto de datos con las mismas propiedades estadísticas de los datos originales, así como un nuevo conjunto de parámetros, los cuales pueden ser utilizados para estudiar la distribución empírica de los parámetros estimados.

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

Los *IC* fueron estimados utilizando el método de percentiles corregidos por sesgo (Haddon, 2011). Los percentiles empleados para estimar los *IC* varían dependiendo del sesgo que presente cada valor óptimo del parámetro con respecto a la media de la distribución de las simulaciones (Haddon, 2011). Bajo esta consideración se

calculó la distribución normal estándar inversa acumulada (Φ^{-1}) de la fracción de las simulaciones replicadas menores al valor óptimo (F) mediante la ecuación 15.

$$z_0 = \Phi^{-1}(F) \quad (15)$$

Finalmente, para obtener los *IC* de los parámetros de los modelos, se calcularon los percentiles inferiores y superiores de la distribución de valores simulados de cada uno de los parámetros empleando las ecuaciones 16 y 17, respectivamente.

$$P_{inferior} = \Phi(2z_0 - 1.96) \quad (16)$$

$$P_{superior} = \Phi(2z_0 + 1.96) \quad (17)$$

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

Criterio de selección del mejor modelo candidato

Se implementaron dos criterios para seleccionar al modelo que mejor describe los datos de talla a la edad de los PCI y de esta manera brindar una mayor certidumbre respecto a la elección del modelo

- *Criterio de Información de Akaike (AIC)*

$$AIC = -2\ln(\mathcal{L}) + 2\theta_i \quad (18)$$

- *Criterio Schwartz-Bayesiano (SBC)*

$$SBC = -2\ln(\mathcal{L}) + [\ln(n) * \theta_i] \quad (19)$$

Con la finalidad de facilitar la interpretación de los resultados se calcularon las respectivas diferencias de Akaike y Schwartz-Bayesiano (Δ_{i-AIC} ; Δ_{i-SBC}), las cuales se emplean como elementos de discriminación en favor de un modelo analizado. Δ_i es la diferencia en valor del *AIC* o *SBC* de cada modelo i (AIC_i ; SBC_i) respecto al *AIC* o *SBC* del modelo con el menor valor (AIC_{min} ; SBC_{min}):

- *Diferencias de Akaike*

$$\Delta_{i-AIC} = AIC_i - AIC_{min} \quad (20)$$

- *Diferencias de Schwartz-Bayesiano*

$$\Delta_{i-SBC} = SBC_i - SBC_{min} \quad (21)$$

Un valor de $\Delta_i = 0$ corresponde al modelo ganador, sin embargo el Δ_i permite hacer más inferencias respecto a aquellos que no fueron seleccionados: modelos con valores de $\Delta_i > 10$ deben ser descartados para la estimación de parámetros debido a que no están soportados por los datos, los que presentan magnitudes de $\Delta_i > 3$ y < 7 son soportados ligeramente por los datos y aquellos con valores de $\Delta_i < 2$ ofrecen evidencia sustancial como modelos alternativos y plausibles en describir la información de talla a la edad (Spiegelhalter *et al.*, 2002).

Finalmente, y con el propósito de obtener la relativa plausibilidad de cada modelo ajustado a los datos, se calculó el porcentaje de los pesos de Akaike ($w_{i-AIC}\%$) y Schwartz-Bayesiano ($w_{i-SBC}\%$) (Burnham y Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006). Por definición es la probabilidad de que el modelo seleccionado es efectivamente el mejor modelo que describe a los datos.

- *Pesos de Akaike*

$$w_{i-AIC}\% = \frac{e^{(-1/2\Delta_{i-AIC})}}{\sum_{r=1}^R e^{(-1/2\Delta_r)}} * 100 \quad (22)$$

- *Pesos de Schwartz-Bayesiano*

$$w_{i-SBC}\% = \frac{e^{(-1/2\Delta_{i-SBC})}}{\sum_{r=1}^R e^{(-1/2\Delta_r)}} * 100 \quad (23)$$

Desempeño de los modelos

El desempeño de cada modelo ganador se evaluó mediante el coeficiente de determinación (r^2 ; ecuación 24), el cual es una medida de la fuerza del modelo, expresada como la proporción de datos que son explicados por el modelo ajustado. Además, se implementó la eficiencia de modelación (EF ; ecuación 25), que evalúa la precisión del modelo de crecimiento al comparar su varianza con la varianza de la media de las observaciones. El fundamento del EF es que cuando los valores predichos coinciden exactamente con los valores medidos, el $EF = 1$. Sin embargo, si este valor es negativo, entonces el modelo de crecimiento se está desempeñando de manera inadecuada, ya que es peor que simplemente utilizar la media observada (Loague y Green, 1991; Smith *et al.*, 1996).

$$r^2 = 1 - \frac{RSS}{TSS} \quad (24)$$

$$EF = \frac{\sum_{i=1}^n (L_{obs\ i} - \overline{L_{obs}})^2 - \sum_{i=1}^n (L_{t\ i} - \overline{L_t})^2}{\sum_{i=1}^n (L_{obs\ i} - \overline{L_{obs}})^2} \quad (25)$$

Donde L_{obs} es la longitud de concha observada para el individuo i y L_t es la longitud de concha estimada por el modelo para el individuo i .

6.6 Identificación de señales ambientales relacionadas al crecimiento individual

A partir de los datos de talla a la edad de la fuente de información 3 (PCI) se construyó una serie de tiempo de crecimiento con la finalidad de identificar señales ambientales que pudieran ser condicionantes del desarrollo somático. Para ello se requiere de una serie de pasos que permitan extraer las variaciones anuales del crecimiento de los individuos de tal manera que puedan ser comparados entre almejas de diferentes edades considerando que la tasa en la que el carbonato es precipitado en la concha está inversamente relacionado con la edad, es decir, esta

decrece conforme la almeja envejece (Schöne, 2003; Schöne *et al.*, 2005b). Estos procedimientos son la indexación y estandarización, los cuales tienen la finalidad de evitar que las series de tiempo de crecimiento estén sesgadas como consecuencia del efecto ontogénico sobre el crecimiento y de esta manera poder aislar las señales ambientales (Dunca *et al.*, 2005; Helama *et al.*, 2004; Nielsen *et al.*, 2008). Ambos procedimientos se realizaron de manera individual para cada uno de los PCI calculados de los 34 individuos, para posteriormente combinar la información generada en una serie de tiempo o cronología maestra.

Dentro de la indexación, el primer paso fue extraer las variaciones en el crecimiento promedio de cada edad estimada de los PCI de cada individuo empleando para ello el modelo generalizado de von Bertalanffy (GVB). Este modelo tiene la propiedad de modificar su geometría significativamente en función al valor del parámetro δ , por lo que resulta sumamente plástico y es capaz de describir el crecimiento de todas las etapas de desarrollo de los organismos (Katsanevakis, 2006; Urban, 2002). Además, similar al modelo de von Bertalanffy, este posee las mismas interpretaciones biológicas de sus parámetros L_∞ , k y t_0 .

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})^\delta \quad (26)$$

Donde el parámetro δ es el factor dimensional que le confiere a la curva un punto de inflexión en $t = t_0 + \ln(\delta) k^{-1}$ siendo el responsable de la flexibilidad de la función.

Una vez que se ajustó el modelo de crecimiento a cada individuo con la función del algoritmo $-2 \ln(\mathcal{L})$ se procedió a estimar las variaciones en el crecimiento promedio de cada edad mediante la división de la talla observada en los PCI (L_{obs}) entre la talla esperada (L_t) y así obtener el índice de crecimiento relativo (IC_t) correspondiente (Schöne, 2003). Este proceso también permite remover la tendencia del crecimiento relacionado con la edad.

$$IC_t = \frac{L_{obs}}{L_t} \quad (27)$$

Posteriormente se procedió a la estandarización del IC_t aplicando el índice de crecimiento estandarizado (ICE_t), el cual es una medida sin dimensiones de la magnitud de la desviación del crecimiento observado respecto al esperado (tendencia promedio) con el cual se removi6 la heterocedasticidad así como la alta correlación entre la media y la varianza de los datos permitiendo la comparación entre cronologías de crecimiento de diferentes individuos (Helama *et al.*, 2004; Marali y Sch6ne, 2015).

$$ICE_t = \frac{IC_t - \bar{x}_{IC}}{\sigma_{IC}} \quad (28)$$

D6nde \bar{x}_{IC} es la media del IC_t de la serie de tiempo i y σ_{IC} su respectiva desviaci6n estandar.

Ya generados los ICE_t para cada una de las series de tiempo estos fueron integrados en una sola cronología maestra con la finalidad de ampliar el periodo de tiempo a analizar. Para ello los ICE_t fueron alineados basándose en el a6o de reclutamiento a la poblaci6n, el cual fue estimado a partir de la fecha de captura de las almejas y su edad estimada. Una vez que las cronologías se dispusieron en un contexto temporal absoluto se calcularon las medias aritméticas de los ICE_t para cada a6o calendario ICE_a para de esta manera obtener una cronología maestra (ICE_M).

Vinculación con índices y variables ambientales

Debido a que en la localidad de Punta Canoas se carece de series multianuales de variables ambientales *in situ* se obtuvo información proveniente de imágenes satelitales contenida en la base de datos ERDDAP de la NOAA (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>).

- *El Niño-Oscilación del Sur (ENSO)*

Es considerado como uno de los modos de circulación tropical global más importantes que provocan variabilidades climáticas globales en escalas estacionales e interanuales (Wolter y Timlin, 2011). El ENSO presenta dos componentes, uno oceánico (El Niño), el cual se relaciona con calentamientos inusualmente fuertes que ocurren inter anualmente en el Pacífico tropical, y su contraparte atmosférica (Oscilación del Sur), la cual es medida como oscilaciones en la presión al nivel del mar entre los hemisferios occidental y oriental (Wang y Weisberg, 2000). La medición de la magnitud de este fenómeno acoplado océano-atmósfera se realiza a través de diversos índices.

En el presente trabajo se relacionó el ICE_a con el Índice Multivariado del ENSO (MEI). El MEI es el primer componente principal de seis campos de variables observadas en el Pacífico tropical: presión a nivel del mar, componentes de vientos superficiales zonales y meridionales, temperatura superficial del mar (TSM), temperatura del aire cercano a la superficie y nubosidad total (Wolter y Timlin, 2011). Los valores mensuales del MEI se descargaron de la base de datos de la NOAA (<https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/>)

- *Oscilación Decadal del Pacífico (PDO)*

El PDO es también un patrón de variabilidad climática al igual que el ENSO, pero a diferencia de este último sus huellas climáticas principales son más visibles en el sector del Pacífico Norte/América del Norte y las secundarias en los trópicos (Mantua y Hare, 2002). El PDO se define como el componente principal de la

variabilidad de la TSM mensual en el Pacífico Norte (desde los 20°N hacia los polos). Los valores mensuales del índice del PDO fueron descargados de la base de datos de la NOAA (<https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo/>) y sus promedios anuales estimados para construir los cronogramas.

- *Productividad primaria*

Como un indicador de la productividad primaria en la localidad se utilizó la concentración de clorofila-*a* (mg m^{-3}) en un cuadrante de 9 km^2 de la zona marina frente a Punta Canoas. Esta información se obtuvo a partir de datos satelitales (Orbview) registrados por el sensor SeaWiFS durante el periodo de septiembre de 1997 a diciembre de 2010. Este sensor cuenta con 8 bandas espectrales comprendidas entre las longitudes de onda de 412 y 865nm, con capacidad de registrar datos globales a una resolución de 4km y datos locales a 1km (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdSW2018chlamday.html>).

- *Temperatura superficial del mar (TSM)*

Los datos de *TSM* se obtuvieron a partir de datos satelitales consistentes en imágenes infrarrojas de la superficie del mar registradas con una resolución de 4km por el Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) Pathfinder SST Project Version 5.2 (PFV52) de la NOAA (Barale *et al.*, 2010) (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdPH2sstmday.html>)

- *Índice de surgencias*

Se empleó el Índice de Surgencias Costero el cual es una medición del volumen de agua que surge a lo largo de la costa (expresado en $\text{m}^3/\text{s}/100\text{m}$ de línea de costa). Las surgencias se han relacionado con una alta productividad primaria debido a la incorporación de nutrientes en la zona eufótica como resultado de los vientos prevalecientes a lo largo de la costa (Zaytsev *et al.*, 2003). Este índice es computado por la Fleet Numerical Meteorology and Oceanography Center (FNMOC) a partir de datos de presión a nivel del mar en 15 localidades a lo largo

de la costa del Pacífico de Norteamérica. En este caso se utilizó la localidad ubicada en las coordenadas 30°N 119°O al ser la más próxima al área de estudio (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdUI30mo.html>).

Para la construcción de las respectivas series de tiempo de variables e índices ambientales se estimó el promedio anual considerando los meses en el cual se presenta el crecimiento de la concha, identificado a través de la modelación del IIM. El propósito de esto es que los efectos de una posible señal ambiental sólo se registrarían durante el periodo de tiempo donde hay crecimiento (Schöne, 2008).

Finalmente, se aplicó el procedimiento estándar en los estudios de esclerocronología para determinar el posible efecto ambiental sobre los patrones en la amplitud de los incrementos de crecimiento de la concha. Este consistió en identificar la relación funcional entre los valores anuales del ICE_a con cada uno de los cinco índices y variables ambientales mediante la implementación de un análisis de regresión lineal simple (Marali y Schöne, 2015; Schöne *et al.*, 2007).

7. RESULTADOS

7.1 Periodicidad de los incrementos de crecimiento en la concha

De las 237 muestras de concha de almeja generosa de Punta Canoas fue posible estimar el IIM en 89 individuos con edades comprendidas entre 5 y 24 años (Fig. 4). Los casos en los que no fue posible estimar el IIM, se debieron a la baja legibilidad de las marcas en el margen de la placa del ligamento. Los promedios mensuales y la tendencia general de los datos observados del IIM muestran un patrón sinusoidal en la serie de tiempo en donde su promedio para el mes de enero fue menor que el de junio a octubre (Fig. 5).

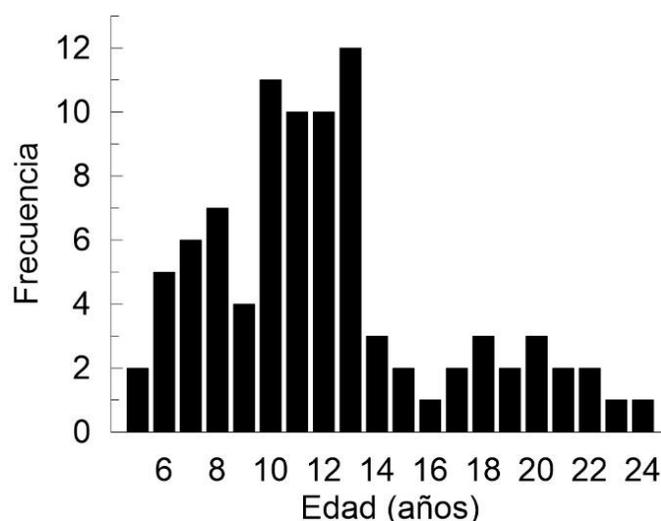


Figura 4. Frecuencia de edades de las muestras de *P. generosa* de Punta Canoas a las cuales se les determinó el índice de incremento marginal.

Por su parte, las dos funciones sinusoidales ajustadas al IIM coinciden en indicar que la formación de las marcas de crecimiento presenta una periodicidad anual ($\gamma = 12.16$ y 12.08 meses para los modelos FS y FA, respectivamente), sin embargo, difieren en sus trayectorias (Fig. 6). En este sentido, el modelo FS describió una curva seno simétrica en el cual la formación del incremento de crecimiento comenzó en enero y alcanzó su máximo en agosto, marcando la fecha a partir de la cual ocurre la deposición de la marca anual de crecimiento. Por otro lado, de acuerdo al modelo FA, la formación del incremento inició igualmente en enero, pero presentó

un punto de inflexión en su pendiente en mayo, disminuyendo la tasa de incremento en la banda hacia su valor máximo observado en septiembre, marcando de igual manera la fecha a partir de la cual ocurre la deposición de la marca anual de crecimiento. En la tabla I se presentan los parámetros estimados en las funciones FS y FA.

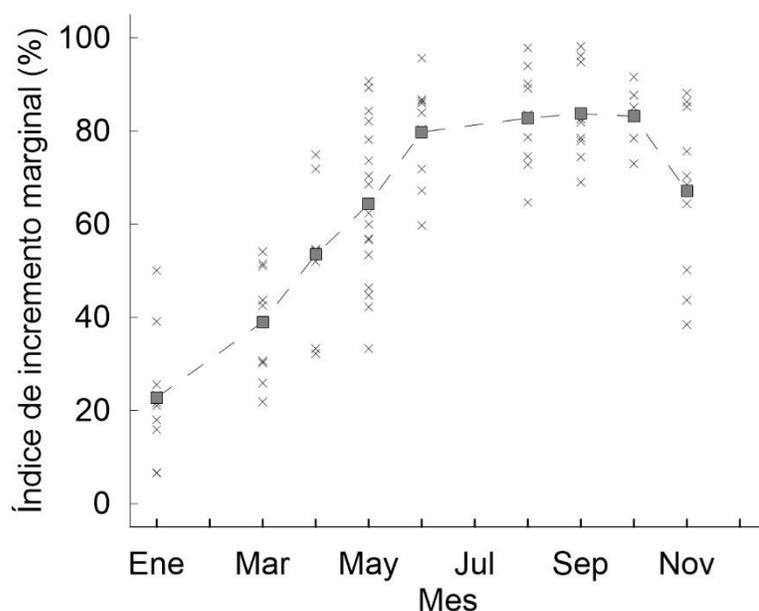


Figura 5. Índice de incremento marginal (IIM) de *P. generosa* de Punta Canoas; promedio mensual (■).

Tabla I. Valor de los parámetros y respectivos intervalos de confianza (IC) de la función sinusoidal simétrica (FS) y asimétrica (FA) ajustados a los IIM de *P. generosa* de la localidad de Punta Canoas.

Modelo	Parámetro	Valor	IC inferior	IC superior
FS	β_0	58.10	56.62	59.66
	β_1	-21.83	-23.86	-19.74
	β_2	-29.30	-31.48	-26.98
	γ	12.37	12.26	12.48
FA	β_0	57.55	56.24	58.93
	β_1	-25.36	-27.35	-23.29
	β_2	-18.54	-20.28	-16.69
	β_3	-8.40	-10.16	-6.54
	β_4	-4.80	-6.82	-2.79
	γ	12.08	11.99	12.18

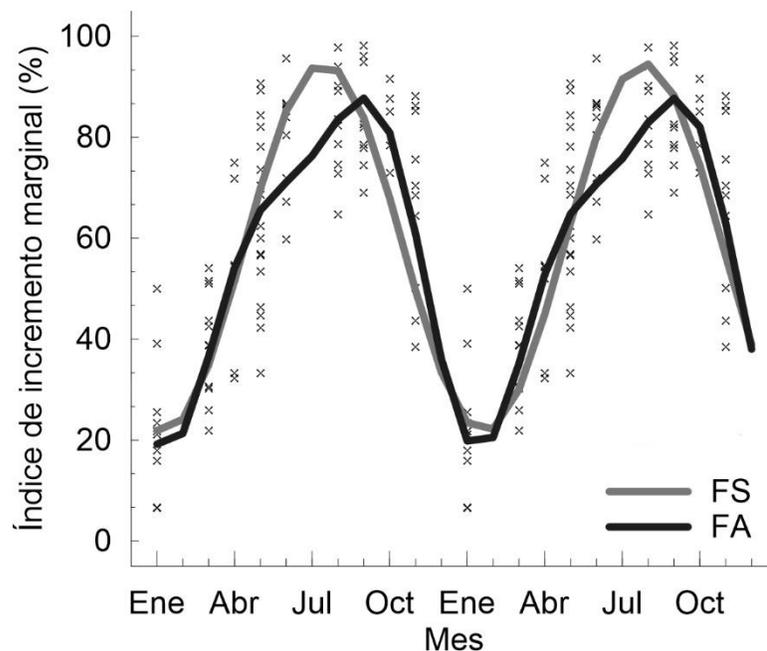


Figura 6. Funciones sinusoidales simétrica (FS) y asimétrica (FA) ajustados a los valores observados del IIM de *P. generosa* de Punta Canoas.

De acuerdo con el resultado del LRT las funciones sinusoidales mostraron diferencias significativas ($\chi^2 = 0.384$; $P < 0.05$; Tabla II). Considerando que el ajuste de la función sinusoidal asimétrica presentó el menor valor de verosimilitud, es posible considerar a este como el mejor descriptor de la periodicidad de formación del IIM.

Tabla II. Prueba de la razón de la verosimilitud (LRT) para las funciones sinusoidales simétrica (FS) y asimétrica (FA); número de parámetros (θ_i), valor de verosimilitud ($-2 \ln L$).

Modelo	θ_i	$-2 \ln(\mathcal{L})$	LRT	χ^2
FS	4	109.09	53.13	3.84
FA	6	82.53		

7.2 Análisis del crecimiento individual contrastando fuentes de información

Fuente 1: Captura comercial

El proceso de lectura de marcas de crecimiento en la placa del ligamento permitió estimar la edad de 243 almejas, las cuales presentaron una edad promedio de 12.5 años (DS = 4.7 años), con registros de los 4 años hasta los 25 años. La longitud de concha promedio correspondiente a estas muestras fue de 114.2 mm (DS = 12.5 mm), con valor mínimo de 80.9 y máximo de 144.0 mm (Tabla III).

Tabla III. Estimados de talla promedio de la longitud de la concha (mm) y desviación estándar (DE) así como número de observaciones y valores extremos registrados en de cada grupo de edad de la fuente de información 1: captura comercial.

Grupo de Edad	n	Promedio	DE	Mínimo	Máximo
1					
2					
3					
4	1	107.0	-	107.0	107.0
5	7	90.6	5.2	82.0	100.0
6	10	95.9	7.8	80.9	108.0
7	15	103.3	8.2	90.8	119.0
8	22	107.9	9.1	91.0	127.0
9	13	110.4	9.5	90.9	124.0
10	22	109.3	9.1	100.2	130.0
11	26	111.4	9.5	90.8	132.0
12	20	114.4	10.7	99.0	130.8
13	31	116.5	6.9	99.0	130.1
14	13	119.8	6.6	110.7	130.4
15	6	120.2	1.9	117.0	123.0
16	4	122.2	11.0	110.8	133.0
17	7	126.8	10.0	110.6	139.0
18	11	122.3	10.8	110.0	140.0
19	9	127.8	10.3	113.0	142.0
20	9	124.0	10.6	110.5	143.0
21	5	131.0	6.4	120.9	137.0
22	7	131.5	6.9	120.6	144.0
23	3	123.3	8.4	117.0	132.9
24	1	131.0	-	131.0	131.0
25	1	140.5	-	140.5	140.5

De manera general, el ajuste de los modelos de crecimiento a los datos de talla para la fuente de información 1 (edad terminal) describió un comportamiento similar para el crecimiento individual de la población. Destaca que las trayectorias de los modelos se traslapan por en medio de la dispersión de los datos y no logran describir una asíntota en el intervalo de edades encontradas en la población (Fig. 7); los valores extremos de las L_{∞} se encontraron entre 135.3 mm y 161.6 mm para los modelos de crecimiento Logístico y de Johnson, respectivamente (Tabla IV). Por otro lado, los orígenes de las curvas de crecimiento cruzan la ordenada a longitudes de entre 42 y 76 mm, aspecto que no permite describir el crecimiento para los primeros años de edad.

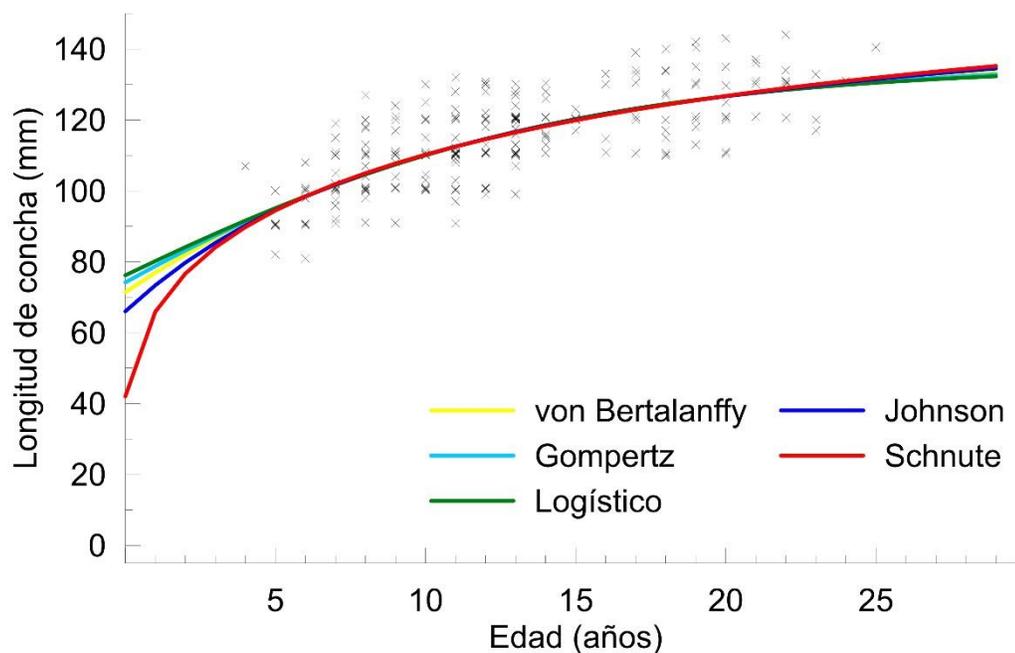


Figura 7. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de la fuente de información 1 (captura comercial) para *P. generosa* de Punta Canoas.

Tabla IV. Parámetros de los modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 1 (captura comercial) para *P. generosa* de Punta Canoas; Se indica el promedio, desviación estándar (*sd*), coeficiente de variación (CV), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	<i>sd</i>	CV	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
von Bertalanffy	L_{∞} (mm)	139.1	137.2	3.2	0.02	-1.93	-1.40	134.6	150.8
	k	0.08	0.09	0.01	0.13	0.00	4.23	0.059	0.103
	t_0 (años)	-8.50	-8.73	1.49	-0.17	-0.23	2.69	-12.13	-6.52
Gompertz	L_{∞} (mm)	137.0	135.2	2.3	0.02	-1.72	-1.27	133.7	146.3
	k	0.10	0.11	0.01	0.11	0.00	2.27	0.079	0.124
	t_0 (años)	-26.76	-26.97	4.52	-0.17	-0.22	0.81	-37.40	-20.40
Logístico	L_{∞} (mm)	135.3	133.6	1.9	0.01	-1.71	-1.28	133.5	141.5
	k	0.12	0.12	0.01	0.09	0.00	2.35	0.098	0.142
	t_0 (años)	-2.08	-2.53	0.52	-0.20	-0.45	17.72	-2.65	-1.29
Johnson	L_{∞} (mm)	161.6	158.0	5.6	0.04	-3.59	-2.27	154.6	182.0
	k	0.15	0.17	0.04	0.22	0.02	9.94	0.092	0.220
	t_0 (años)	-7.46	-7.43	1.99	-0.27	0.03	-0.43	-11.75	-4.32
Schnute	L_{∞} (mm)	155.7	153.3	22.2	0.14	-2.42	-1.58	137.1	319.4
	t_0 (años)	-0.20	-2.81	5.78	-2.06	-2.61	92.77	-12.39	2.39
	β	3.91	3.41	1.76	0.52	-0.50	-14.69	0.340	6.151
	λ	0.03	0.05	0.03	0.66	0.02	37.04	0.001	0.094
	y_1 (mm)	89.77	90.78	1.12	0.01	1.01	1.11	87.7	91.0
	y_2 (mm)	131.92	131.69	1.58	0.01	-0.23	-0.17	130.0	136.4

Los veredictos de los criterios de selección de Akaike y SBC coincidieron en señalar que de los cinco modelos candidatos, el de Johnson fue seleccionado como el mejor descriptor del comportamiento de los datos. Sin embargo, dado que el valor de las diferencias de Akaike y SBC de los modelos de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico fue menor a las 2 unidades ($\Delta_i \leq 0.6$), se consideran buenos predictores del crecimiento individual. De acuerdo con los pesos de Akaike y SBC ($w_{i-AIC}\%$; $w_{i-SBC}\%$) estos modelos tienen un porcentaje de evidencia aproximada al del mejor modelo y podrían usarse como modelos de crecimiento alternativos (Tabla V).

Tabla V. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 1 (captura comercial).

Modelo	θ_i	AIC			SBC		
		Valor	Δ_{i-AIC}	$w_{i-AIC}\%$	Valor	Δ_{i-SBC}	$w_{i-SBC}\%$
Johnson	3	-549.6	0.0	26.2%	-539.2	0.0	28.5%
von Bertalanffy	3	-549.4	0.2	23.3%	-538.9	0.2	25.3%
Gompertz	3	-549.2	0.4	21.4%	-538.7	0.4	23.3%
Logístico	3	-549.0	0.6	19.4%	-538.6	0.6	21.1%
Schnute	4	-547.6	2.0	9.7%	-533.7	5.5	1.8%

Fuente 2: Captura comercial y muestreo dirigido

Del muestreo dirigido fue posible la captura de 32 almejas a las cuales se les estimó una edad promedio de 3.6 años y registros de entre 2 y 6 años. Por su parte, la longitud de concha promedio de esta muestra fue de 76.9 mm, con valores extremos comprendidos desde los 50.9 mm hasta los 92.7 mm. Al integrarse esta información con los 243 datos de la fuente de información 1 (captura comercial) permitió incrementar la base de datos a un total de 275 registros de talla a la edad.

La curva descrita por los cinco modelos de crecimiento es similar dentro del intervalo que cubren los datos observados, evidenciándose una mayor diferenciación en los extremos, que lo observado empleando la fuente de información 1. De manera particular, los orígenes de las curvas interceptan la

ordenada en valores menores (0.8 y 47.9 mm), correspondientes a los modelos de Johnson y Logístico, respectivamente (Fig. 8). El valor de la longitud infinita de los modelos Logístico, Gompertz y von Bertalanffy ($L_{\infty} = 124.1, 124.9$ y 126.0 mm respectivamente) fue menor que el de los modelos de Schnute y Johnson ($L_{\infty} = 136.2$ y 140.0 mm respectivamente), lo que implica que las longitudes asintóticas se alcanzan a edades superiores que la edad máxima encontrada en la población (Tabla VI).

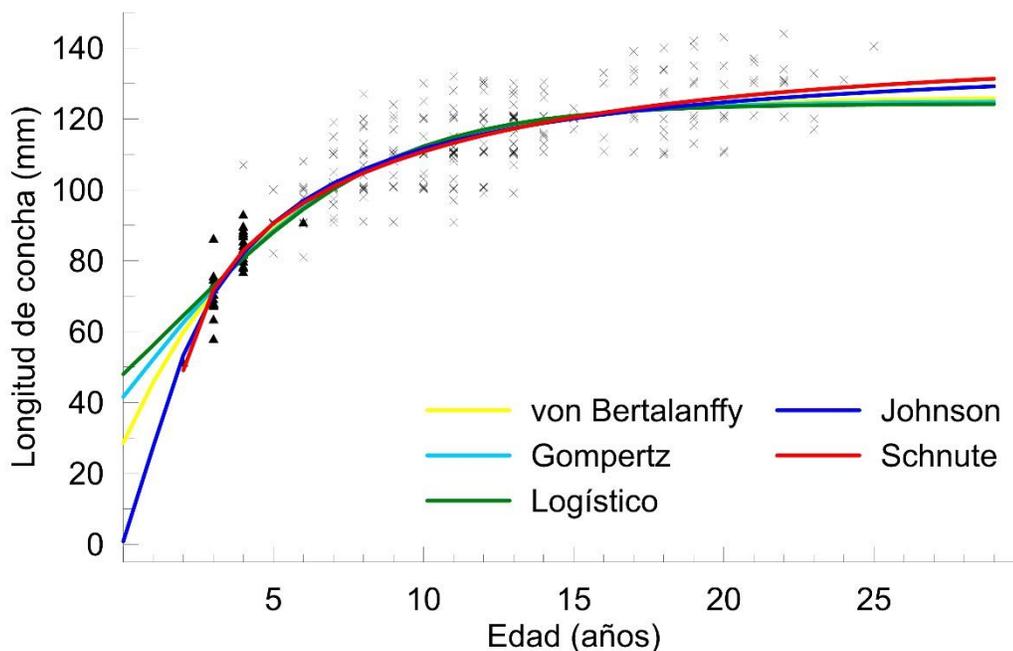


Figura 8. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de la fuente de información 2 (captura comercial [x] y muestreo dirigido [▲]) para *P. generosa* de Punta Canoas.

De acuerdo con el veredicto de ambos criterios de selección, el modelo de Johnson fue el mejor modelo candidato, con evidencia a favor de $w_{i-AIC} = 51.0\%$ y $w_{i-SBC} = 86.4\%$ (Tabla VII). Bajo estos mismos criterios, el modelo de Schnute es considerado por Akaike como un buen modelo alternativo con evidencia a favor de $w_{i-AIC} = 48.9\%$, en contraste, para SBC, el valor de la diferencia de este criterio, $\Delta_{i-SBC} = 3.7$, indica que sólo estaría ligeramente soportado por los datos, de manera que la evidencia a favor resultó baja ($w_{i-SBC}\% = 13.6\%$).

Tabla VI. Parámetros de los modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 2 (captura comercial y muestreo dirigido) de *P. generosa* de Punta Canoas. Se indica el promedio, desviación estándar (*sd*), coeficiente de variación (CV), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) inferior y superior estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	<i>sd</i>	CV	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
von Bertalanffy	L_{∞} (mm)	126.0	125.8	0.6	0.00	-0.26	-0.20	125.0	126.8
	k	0.19	0.19	0.01	0.04	0.00	-0.73	0.182	0.213
	t_0 (años)	-1.32	-1.48	0.20	-0.13	-0.15	10.41	-1.53	-1.01
Gompertz	L_{∞} (mm)	124.9	124.3	0.6	0.01	-0.62	-0.50	124.5	126.0
	k	0.23	0.24	0.01	0.04	0.01	2.54	0.212	0.246
	t_0 (años)	-5.87	-5.67	0.60	-0.11	0.20	-3.59	-7.19	-5.18
Logístico	L_{∞} (mm)	124.1	123.6	0.5	0.00	-0.54	-0.43	123.3	124.5
	k	0.27	0.28	0.01	0.04	0.00	1.42	0.257	0.287
	t_0 (años)	1.71	1.61	0.10	0.06	-0.10	-6.31	1.63	1.82
Johnson	L_{∞} (mm)	140.0	139.8	1.3	0.01	-0.25	-0.18	137.6	142.3
	k	0.42	0.42	0.03	0.07	0.00	-0.41	0.371	0.469
	t_0 (años)	-0.46	-0.60	0.22	-0.37	-0.14	22.70	-0.85	-0.22
Schnute	L_{∞} (mm)	136.2	136.0	3.1	0.02	-0.19	-0.14	131.1	141.1
	t_0 (años)	1.69	1.72	0.34	0.20	0.04	2.06	0.61	2.07
	β	3.68	3.94	0.57	0.15	0.26	6.52	2.499	4.499
	λ	0.08	0.07	0.02	0.25	0.00	-2.98	0.052	0.115
	y_1 (mm)	49.07	51.57	2.17	0.04	2.50	4.85	48.5	49.8
	y_2 (mm)	129.44	129.84	1.14	0.01	0.39	0.30	127.8	131.9

Tabla VII. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 2: (captura comercial y muestreo dirigido).

Modelo	θ_i	AIC			SBC		
		Valor	Δ_{i-AIC}	$W_{i-AIC}\%$	Valor	Δ_{i-SBC}	$W_{i-SBC}\%$
Johnson	3	-618.2	0.0	51.0%	-607.3	0.00	86.4%
Schnute	4	-618.1	0.1	48.9%	-603.6	3.70	13.6%
von Bertalanffy	3	-603.6	14.6	0.0%	-592.8	14.56	0.1%
Gompertz	3	-595.8	22.4	0.0%	-585.0	22.35	0.0%
Logístico	3	-588.5	29.7	0.0%	-577.7	29.67	0.0%

Fuente 3: Perfiles de crecimiento individual

La aplicación del método de PCI a la concha de 31 almejas permitió obtener un total de 262 datos de talla a la edad de entre 1 a 14 años (Fig. 9). Al incluir a estos datos sus respectivas estimaciones de talla a la edad terminal permitió incrementar la base de los PCI a 293 datos, con lo cual se amplió el intervalo de edad disponible hasta la edad máxima registrada para la población correspondiente a 25 años (Tabla VIII; Fig. 10).

A diferencia de las fuentes de información 1 y 2, el origen de los modelos ajustados a la información de los PCI cruza con valores cercanos a cero (desde 1.9 a 17.5 mm para VB y Logístico, respectivamente) y describen de manera similar el crecimiento hasta los diez años de edad, para posteriormente describir trayectorias diferentes entre sí (Fig. 11). De manera particular, la longitud asintótica en el caso del modelo Logístico se alcanza próximo a los 10 años de edad, siendo esta la estimación menor para este parámetro ($L_{\infty} = 116.7$ mm; Tabla IX). Modelos de Gompertz, Schnute y VB presentan valores mayores en este parámetro ($L_{\infty} = 122.5$, 127.9 y 135.0 mm de longitud de concha, respectivamente) por lo que su trayectoria describe crecimiento a edades posteriores de los 15 años. El mayor valor de longitud infinita fue estimado en el modelo de crecimiento de Johnson ($L_{\infty} = 171.4$ mm),

mismo que describe una trayectoria que indica que la fase asintótica se alcanza a edades por encima de las encontradas en la población (*i.e.* 25 años).

Tabla VIII. Estimados de talla promedio de la longitud de la concha (mm) y desviación estándar (DE) así como número de observaciones y valores extremos registrados en de cada grupo de edad de la fuente de información 3: perfiles de crecimiento individual.

Edad (años)	n	Perfiles de crecimiento individual			
		Longitud de concha (mm)			
		Promedio	DE	Mínimo	Máximo
1	25	27.1	4.5	20.3	37.0
2	30	45.7	7.6	28.4	62.2
3	31	62.0	9.4	41.4	77.9
4	31	76.5	11.0	54.3	97.3
5	31	89.4	9.2	70.7	107.4
6	31	98.3	8.4	84.0	116.4
7	30	104.6	8.7	89.6	122.0
8	23	109.5	8.7	93.6	126.7
9	20	112.2	7.6	97.8	125.0
10	14	115.6	7.8	104.6	130.3
11	6	120.8	4.7	115.0	126.7
12	3	122.2	10.2	110.5	128.2
13	3	121.8	11.6	113.0	134.9
14	3	121.7	15.2	110.7	139.1
15	1	120.1	-	120.1	120.1
16	2	122.4	10.9	114.7	130.1
17	1	130.5	-	130.5	130.5
18	3	131.8	3.6	127.7	134.0
19	1	140.4	-	140.4	140.4
20	1	129.7	-	129.7	129.7
21	1	130.2	-	130.2	130.2
23	1	132.9	-	132.9	132.9
25	1	140.5	-	140.5	140.5

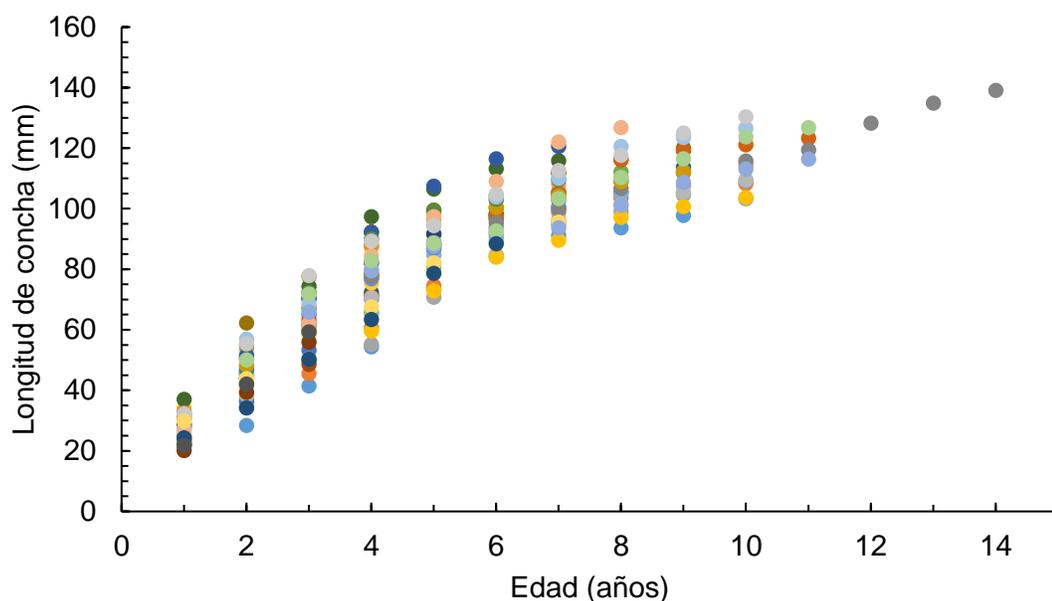


Figura 9. Estimaciones de longitud para las marcas de edad registradas en el crecimiento de la concha de 31 individuos de *P. generosa* de Punta Canoas; Los puntos del mismo color pertenecen a las lecturas del mismo individuo.

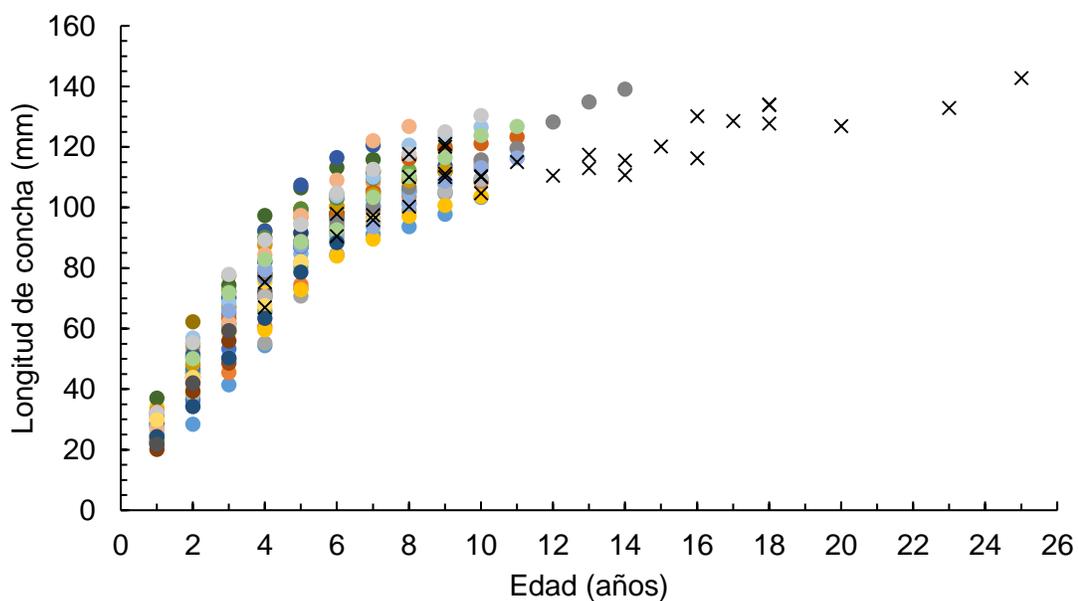


Figura 10. Integración de la fuente de información 3 (perfiles de crecimiento individual) de *P. generosa* de Punta Canoas; estimaciones de longitud de las primeras marcas de edad de la concha y su respectiva edad terminal (x).

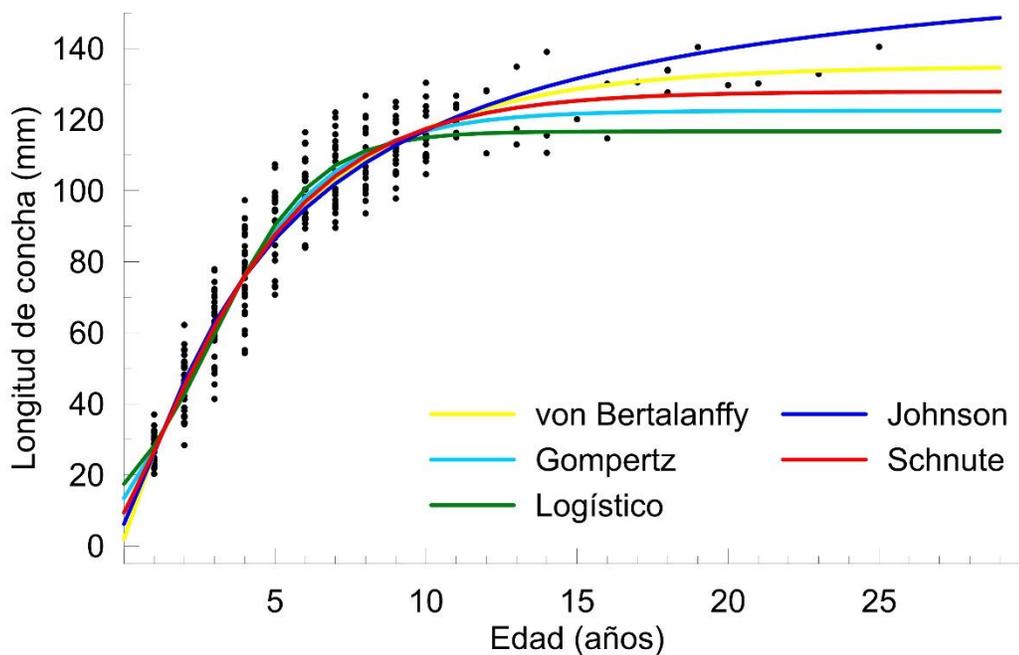


Figura 11. Modelos de crecimiento ajustados a la fuente de información 3 (perfiles de crecimiento individual), de *P. generosa* de Punta Canoas.

De acuerdo con el veredicto de ambos criterios de selección, el de Schnute fue el mejor modelo candidato, con evidencia a favor de $w_{i-AIC} = 94.4\%$ y $w_{i-SBC} = 72.6\%$ (Tabla X). Bajo estos mismos criterios, el resto de los modelos están poco respaldados para describir el crecimiento dentro de esta población ($\Delta_i > 3$).

Tabla IX. Parámetros de los modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 3: (perfiles de crecimiento individual) de *P. generosa* de Punta Canoas. Se indica el promedio, desviación estándar (*sd*), coeficiente de variación (CV), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) inferior y superior estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	<i>sd</i>	CV	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
von Bertalanffy	L_{∞} (mm)	135.0	133.6	1.2	0.01	-1.36	-1.02	133.9	137.4
	k	0.20	0.21	0.01	0.03	0.00	1.49	0.191	0.211
	t_0 (años)	-0.07	-0.09	0.03	-0.37	-0.02	19.85	-0.12	0.00
Gompertz	L_{∞} (mm)	122.5	121.5	0.6	0.01	-0.96	-0.79	122.2	123.6
	k	0.38	0.39	0.01	0.02	0.00	1.28	0.370	0.394
	t_0 (años)	-0.43	-0.41	0.08	-0.19	0.02	-4.50	-0.57	-0.30
Logístico	L_{∞} (mm)	116.7	116.0	0.6	0.00	-0.75	-0.65	116.4	117.6
	k	0.59	0.60	0.01	0.02	0.01	0.95	0.569	0.613
	t_0 (años)	2.93	2.87	0.04	0.01	-0.05	-1.81	2.89	3.00
Johnson	L_{∞} (mm)	171.4	169.2	2.0	0.01	-2.19	-1.29	169.5	175.6
	k	0.23	0.24	0.01	0.03	0.01	2.13	0.216	0.240
	t_0 (años)	-1.30	-1.29	0.07	-0.06	0.01	-0.78	-1.44	-1.16
Schnute	L_{∞} (mm)	127.9	126.2	1.3	0.01	-1.72	-1.36	126.6	129.6
	t_0 (años)	-1.00	-1.24	0.60	-0.48	-0.24	19.35	-1.97	-0.32
	β	0.54	0.50	0.14	0.28	-0.04	-8.34	0.322	0.825
	λ	0.28	0.29	0.02	0.08	0.01	4.28	0.237	0.316
	y_1 (mm)	26.69	23.88	0.71	0.03	-2.81	-11.77	*	*
	y_2 (mm)	127.73	126.06	1.28	0.01	-1.68	-1.33	126.6	129.4

Tabla X. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 3: (perfiles de crecimiento individual).

Modelo	θ_i	AIC			SBC		
		Valor	Δ_{i-AIC}	$w_{i-AIC}\%$	Valor	Δ_{i-SBC}	$w_{i-SBC}\%$
Schnute	4	-831.4	0.0	94.4%	-816.7	0.0	72.6%
von Bertalanffy	3	-824.5	6.9	3.0%	-813.5	3.2	14.7%
Gompertz	3	-824.2	7.2	2.6%	-813.2	3.5	12.5%
Johnson	3	-813.8	17.6	0.0%	-802.7	13.9	0.1%
Logístico	3	-780.1	51.3	0.0%	-769.1	47.6	0.0%

Fuente 4: PCI y captura comercial

La fuente de información 4 corresponde a la integración de las fuentes de información 1 y 2, lo que permitió generar una base de datos compuesta por 505 registros de longitud a la edad. Los modelos ajustados a la fuente de información 4 presentan trayectorias de crecimiento similares a las descritas por los modelos ajustados únicamente por la fuente de información 3 (Fig. 12). El origen de los modelos cruza con valores cercanos a cero (desde -0.1 a 17.8 mm para VB y Logístico, respectivamente), pero con la diferencia de una mayor convergencia en la fase correspondiente a la asíntota, que se alcanza entre los 15-20 años, y la excepción fue el modelo de Johnson, donde el crecimiento se prolonga a edades mayores que las encontradas en la población. En esta fuente de información los modelos que presentaron convergencia registraron valores de los parámetros de L_∞ entre 117.0 y 125.9 mm (Tabla XI), mientras que en Johnson fue de 153.0 mm de longitud de concha.

Ambos criterios de selección eligieron el modelo de crecimiento de Schnute como el mejor descriptor de los datos ($w_{i-AIC}\% = 90.2\%$; $w_{i-SBC}\% = 52.7\%$). Según AIC, se descartan modelos alternativos ($\Delta_{i-AIC} > 5$), mientras que SBC considera como modelo alternativo a Gompertz ($\Delta_{i-SBC} = 1.2$, $w_{i-SBC}\% = 28.9\%$; Tabla XII).

Tabla XI. Parámetros de los cinco modelos de crecimiento candidatos ajustados mediante máxima verosimilitud a los datos de la fuente de información 4 (PCI y captura comercial), de *P. generosa* de Punta Canoas. Se indica el promedio, desviación estándar (*sd*), coeficiente de variación (C.V.), sesgo, % de sesgo y los intervalos de confianza (IC) inferior y superior estimados a partir de 2,000 simulaciones Montecarlo.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	<i>sd</i>	C.V.	Sesgo	% Sesgo	IC Inferior	IC Superior
von Bertalanffy	L_{∞} (mm)	125.9	125.4	0.4	0.00	-0.52	-0.42	125.5	126.8
	k	0.23	0.24	0.00	0.02	0.00	1.12	0.224	0.240
	t_0 (años)	0.00	-0.01	0.03	-2.83	-0.01	134.02	-0.04	0.06
Gompertz	L_{∞} (mm)	120.0	119.6	0.3	0.00	-0.38	-0.32	119.8	120.4
	k	0.39	0.40	0.01	0.01	0.00	1.11	0.384	0.401
	t_0 (años)	-0.36	-0.34	0.07	-0.19	0.02	-5.11	-0.54	-0.25
Logístico	L_{∞} (mm)	117.0	116.7	0.3	0.00	-0.31	-0.26	116.7	117.3
	k	0.58	0.59	0.01	0.02	0.01	0.97	0.562	0.595
	t_0 (años)	2.95	2.91	0.03	0.01	-0.04	-1.44	2.93	3.00
Johnson	L_{∞} (mm)	153.0	152.3	1.0	0.01	-0.73	-0.48	152.1	155.1
	k	0.30	0.30	0.01	0.02	0.00	1.01	0.279	0.309
	t_0 (años)	-0.90	-0.91	0.05	-0.06	-0.01	0.89	-0.99	-0.79
Schnute	L_{∞} (mm)	122.5	121.9	0.6	0.00	-0.58	-0.48	122.1	123.5
	t_0 (años)	-0.97	-1.14	0.51	-0.45	-0.17	14.81	-1.92	-0.31
	β	0.52	0.49	0.12	0.25	-0.03	-5.32	0.294	0.750
	λ	0.31	0.31	0.02	0.06	0.01	2.41	0.271	0.336
	y_1 (mm)	26.60	23.57	0.80	0.03	-3.03	-12.84	*	*
	y_2 (mm)	122.43	121.89	0.54	0.00	-0.54	-0.44	121.9	123.4

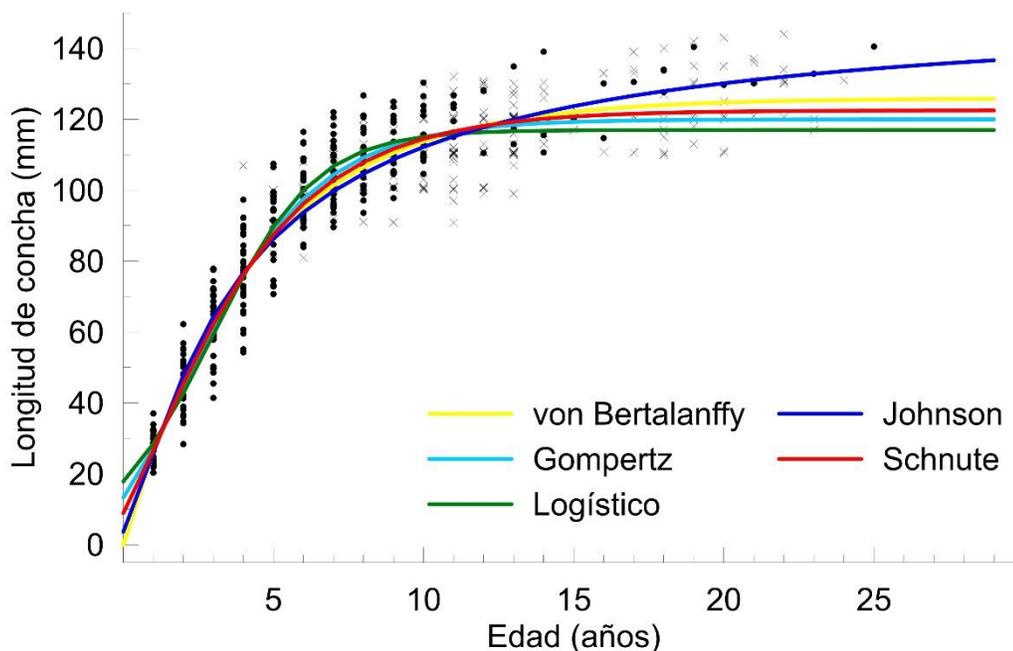


Figura 12. Modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de la fuente de información 4: (PCI [●] y captura comercial [x]), de *P. generosa* de Punta Canoa.

Tabla XII. Criterios de información de Akaike (AIC) y Schwartz-Bayesiano (SBC) aplicado a los modelos de crecimiento ajustados a los datos de la fuente de información 4: (PCI y captura comercial).

Modelo	θ_i	AIC			SBC		
		Valor	Δ_i -AIC	W_i -AIC%	Valor	Δ_i -SBC	W_i -SBC%
Schnute	4	-819.2	0.0	90.2%	-802.3	0.0	52.7%
Gompertz	3	-813.8	5.4	6.0%	-801.1	1.2	28.9%
von Bertalanffy	3	-812.9	6.3	3.8%	-800.2	2.1	18.4%
Johnson	3	-793.1	26.1	0.0%	-780.4	21.9	0.0%
Logístico	3	-775.8	43.4	0.0%	-763.1	39.2	0.0%

Comparación de los modelos ganadores

La representación gráfica de las cuatro fuentes de información y sus respectivos modelos ganadores permiten ver diferencias notorias en las trayectorias de sus curvas de crecimiento, concretamente en la predicción del incremento de la concha en los primeros años de desarrollo y en la determinación de la longitud asintótica (Fig. 13).

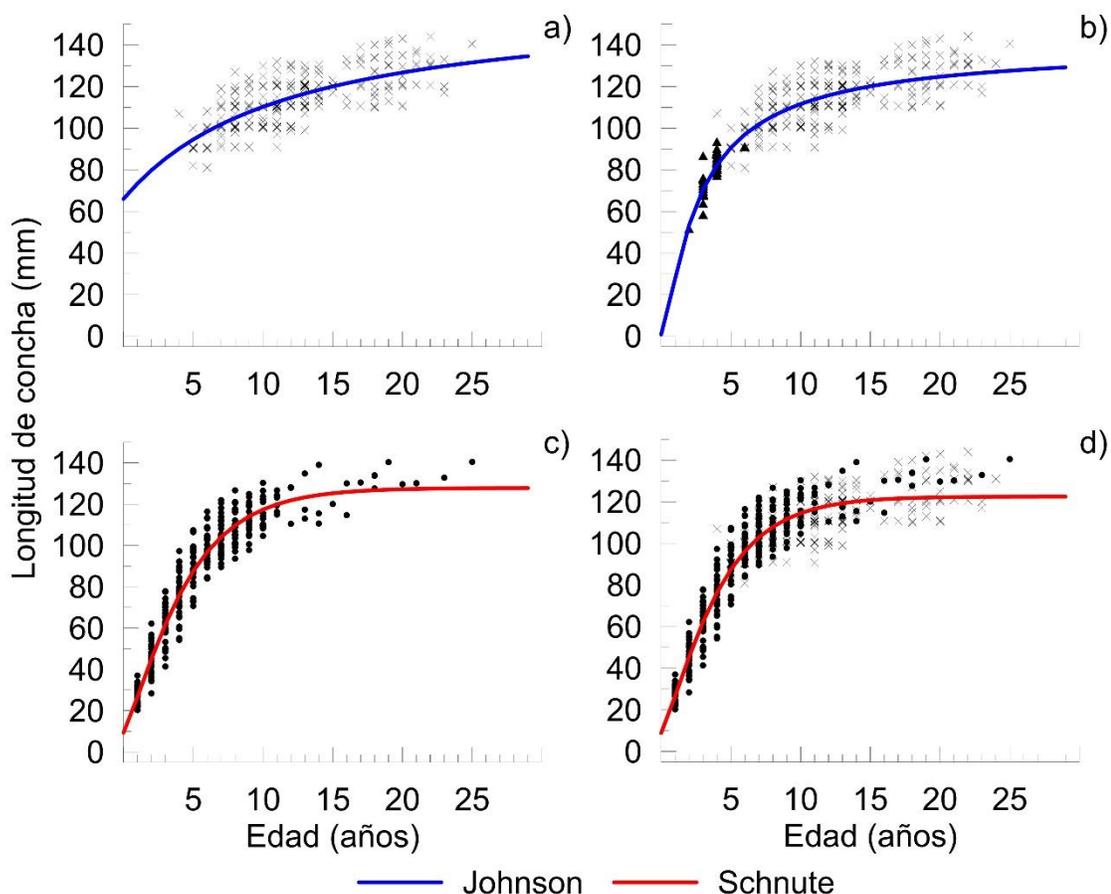


Figura 13. Valores observados en cada fuente de información y sus respectivos modelos de crecimiento seleccionados como los mejores descriptores del comportamiento de los datos de longitud a la edad de *P. generosa* de Punta Canoas: a) Fuente de información 1: captura comercial (x) b) Fuente de información 2: captura comercial y muestreo dirigido (▲) c) Fuente de información 3: perfiles de crecimiento individual (●) d) Fuente de información 4: perfiles de crecimiento individual y captura comercial.

La longitud asintótica de la concha (L_{∞}) estimada por los modelos ganadores muestra diferencias de hasta 39 mm en su valor óptimo (Fig. 14). El valor más alto, así como los intervalos de confianza más amplios corresponden a la información de longitud y edad provenientes de la captura comercial. Mientras tanto, los valores más bajos presentaron intervalos de confianza más estrechos, especialmente para la fuente de información 4 (IGP + captura comercial).

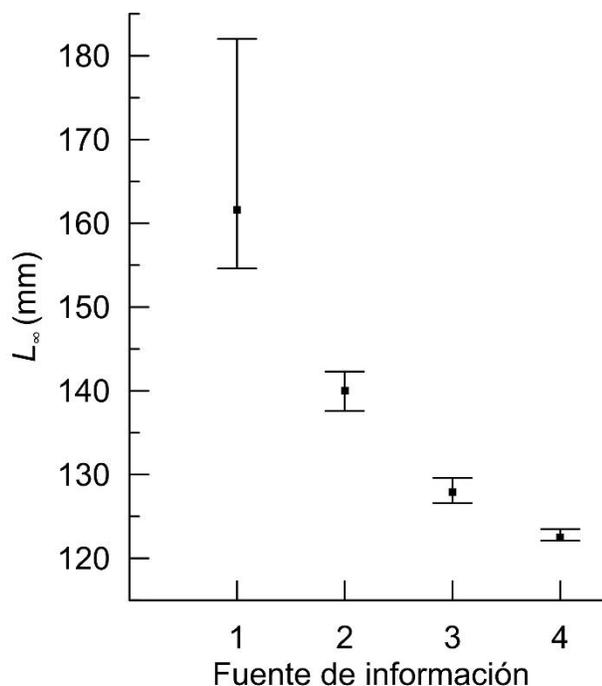


Figura 14 Valor óptimo de la longitud de concha asintótica (L_{∞}) de cada modelo ganador y sus respectivos intervalos de confianza superior e inferior. 1: captura comercial; 2: captura comercial y muestreo dirigido; 3: PCI; 4: PCI y captura comercial.

De acuerdo a los valores de r^2 , la proporción de dato que son explicados por el modelo ajustado es mayor cuando se utilizan los PCI y la combinación de PCI y captura comercial (>0.9 , Tabla XIII), así como una mayor predicción en la predicción de los datos, de acuerdo con el método EF (> 0.9 en ambos casos).

Tabla XIII. Desempeño de los modelos ganadores ajustados a las cuatro diferentes fuentes de información. CC = captura comercial

Tipo de información	PCI	CC	CC + Dirigido	PCI + CC
Modelo ganador	Schnute	Johnson	Johnson	Schnute
r^2	0.96	0.51	0.66	0.90
EF	0.93	0.51	0.72	> 0.99
Individuos	31	243	275	274

7.3 Identificación de señales ambientales relacionadas al crecimiento individual

El arreglo cronológico de 34 PCI estimados en almejas de Punta Canoas permitió generar series de tiempo de crecimiento individual que van desde el año de 1986 a 2013, cubriendo un intervalo de tiempo de 27 años (Fig. 14). El promedio de las series de tiempo individuales fue de 8 años, no obstante, se consideraron para el análisis series desde 3 hasta 14 años. La indexación y posterior estandarización de los PCI reveló una amplia variabilidad dentro de cada grupo de edad (Fig. 15).

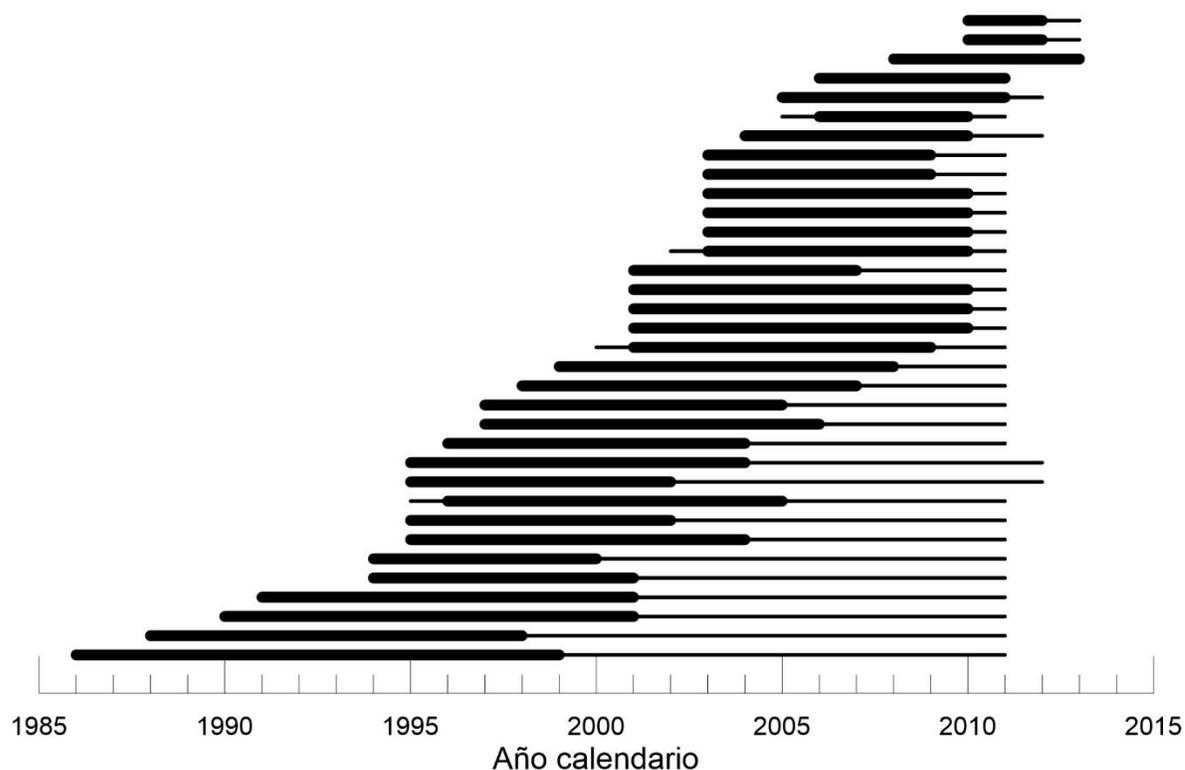


Figura 14. Longevidad de las almejas empleadas para la construcción de las cronografías. Cada línea representa la duración de la vida de cada almeja iniciando al menos en la edad ontológica de un año. El final de la línea señala el año de captura. El segmento de línea más grueso indica el periodo de tiempo utilizado para la construcción de la serie de tiempo.

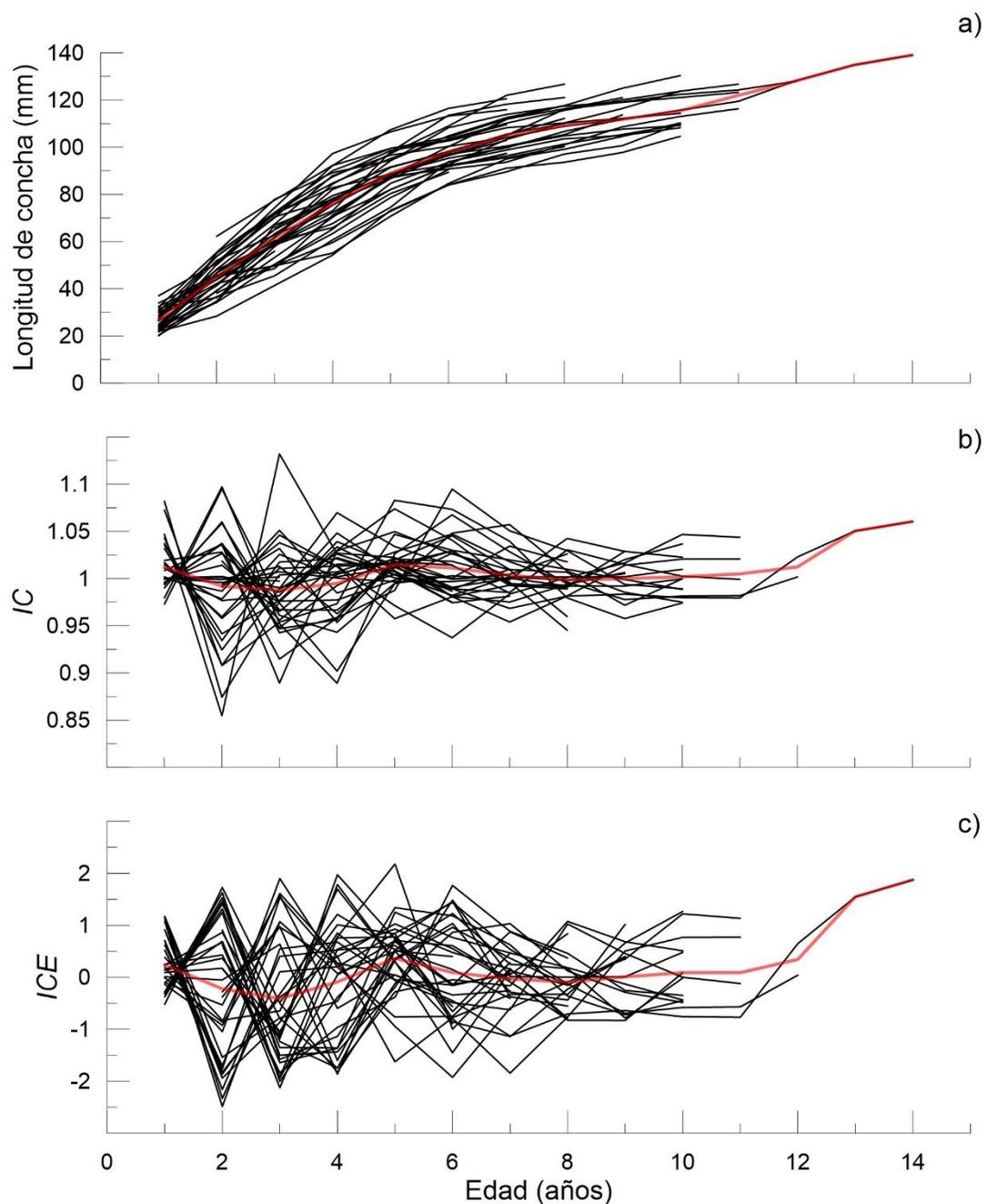


Figura 15. Proceso de indexación y estandarización de datos de talla a la edad generados mediante perfiles de crecimiento individual de 34 almejas; a) Valores observados, b) Índice de crecimiento (IC) y c) Índice de crecimiento estandarizado por edad (ICE). El promedio se indica con una línea roja.

La cronología maestra integrada por los promedios anuales de los ICE_i de las series de tiempo individuales permitió generar una serie de tiempo que se extiende desde el año de 1986 a 2013 (Fig. 16). No obstante, únicamente se correlacionó el ICE comprendido de 1990 a 2012 con los índices y variables ambientales, debido a que no fue posible obtener una alta densidad muestral en los extremos de la serie de tiempo. En esta sección de tiempo de 23 años se observó una amplia variabilidad intranual, exhibiendo con ello una baja sincronía en los incrementos del crecimiento. Pese a ello se logró registrar, que el promedio más alto fue en 2007 ($ICE = 0.34$), mientras que el más bajo fue en 1992 ($ICE = -0.67$). El periodo de tiempo con valores promedio positivos más extenso abarcó desde el año 2005 hasta el 2008, mientras que el de valores negativos se presentó desde 1991 hasta 1994.

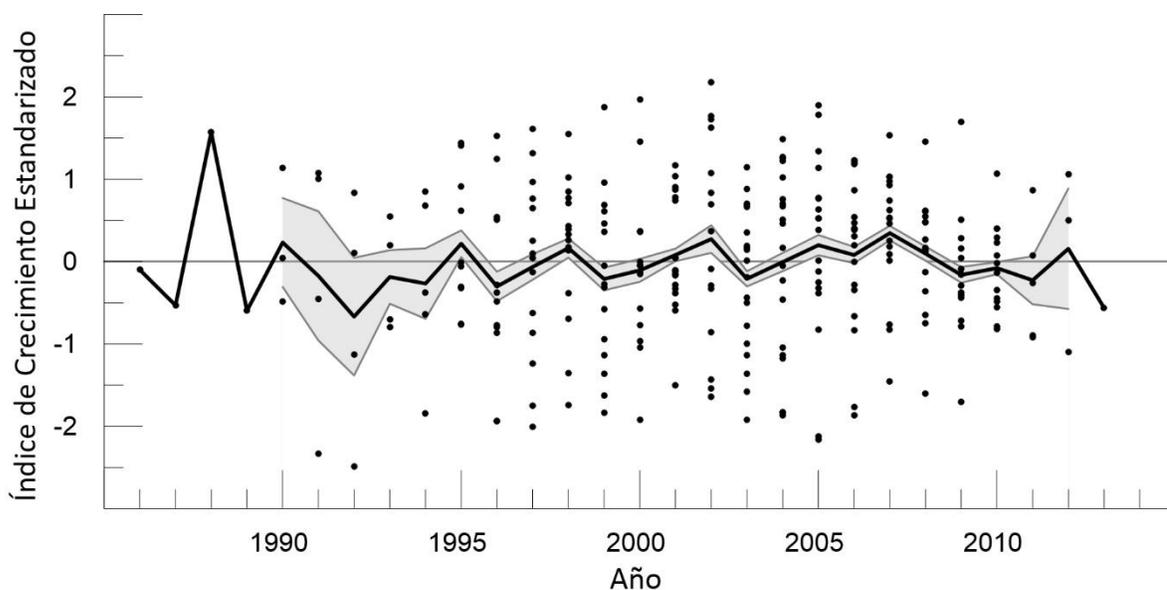


Figura 16. Cronograma maestro para los valores observados (●) y promedios (línea negra) del ICE dispuestos cronológicamente; área sombreada corresponde a los intervalos de confianza al 95%.

Los análisis de regresión con los que se buscó la relación funcional entre el crecimiento y los índices de cambio climático (MEI, y PDO; Fig. 17) y variables ambientales (clorofila a , TSM e índice de surgencias; Fig. 18) no mostraron tendencias claras en sus modelos. De manera particular, aunque la tasa de cambio

del ICE (pendiente de la regresión) sugieren una relación inversa con los factores ambientales analizados, no presentan una relación significativa ($P > 0.05$; Tabla XIV), de manera que los coeficientes de determinación fueron bajos ($R^2 < 0.1$) descartando una relación lineal entre ellas. Este resultado indica que el crecimiento individual de *P. generosa* de la población de Punta Canoas no refleja control climático directo con las variables analizadas.

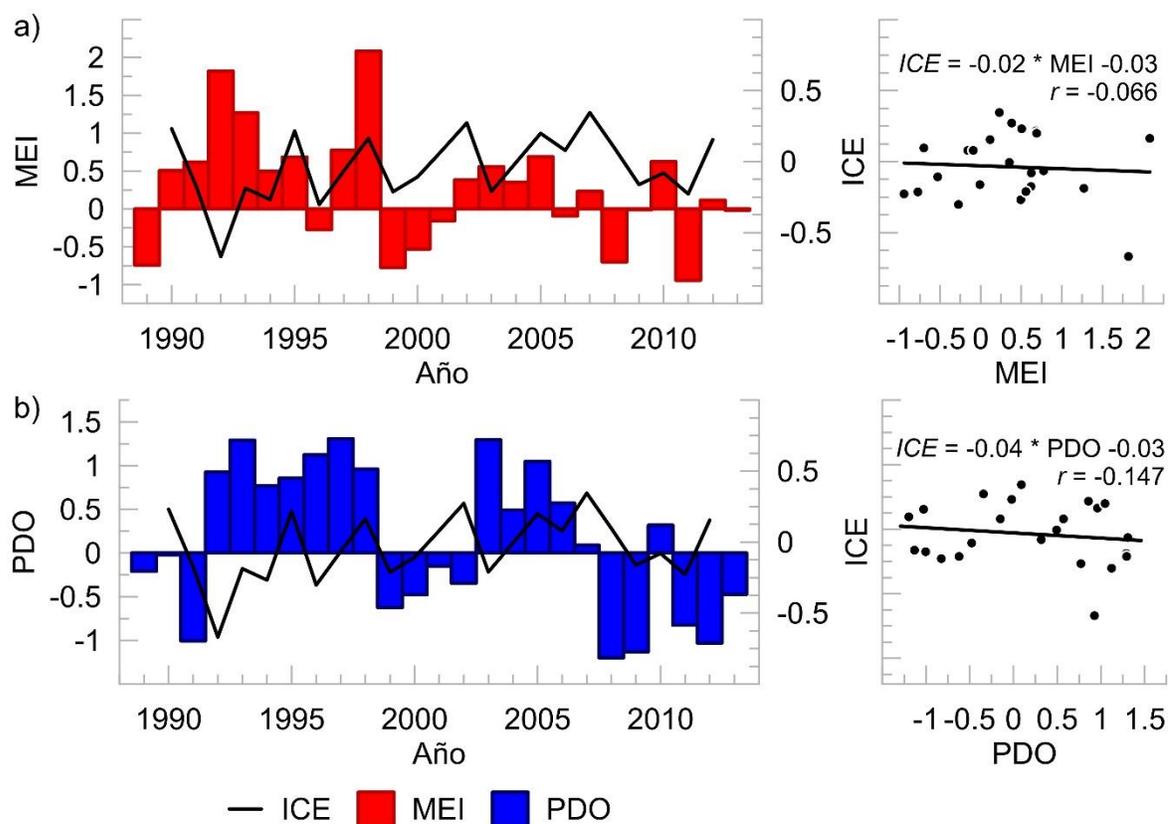


Figura 17. Cronograma maestro de las series de tiempo del índice de crecimiento estandarizado (ICE_M) de *P. generosa* de Punta Canoas y los promedios anuales de los índices climáticos (panel izquierdo) y los modelos de regresión correspondientes (panel derecho).

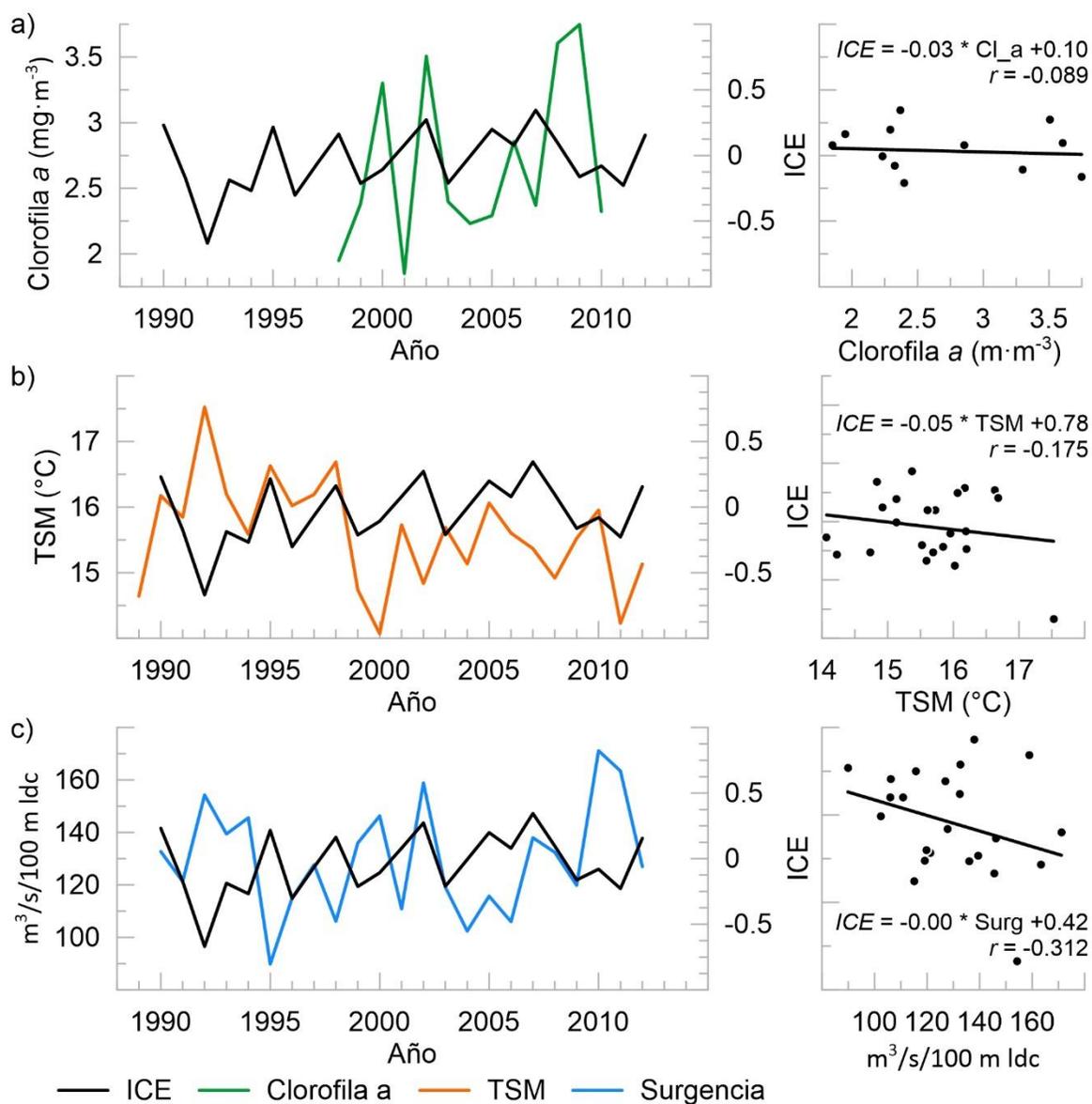


Figura 18 Cronograma maestro de las series de tiempo del índice de crecimiento estandarizado (ICE_M) de *P. generosa* de Punta Canoas y los promedios anuales de los índices climáticos (panel izquierdo) y los modelos de regresión correspondientes (panel derecho). ldc = línea de costa.

Tabla XIV. Resultados de la correlación a un nivel de significancia al 95% entre el índice de crecimiento estandarizado de *P. generosa* de Punta Canoas y las variables e índices ambientales

Variable o índice ambiental	n	r^2	Valor <i>P</i>
Índice de surgencias	23	0.098	0.147
Temperatura superficial del mar	23	0.031	0.423
PDO	23	0.022	0.502
Clorofila <i>a</i>	13	0.008	0.771
MEI	23	0.004	0.765

8. DISCUSIÓN

En *P. generosa* los incrementos de crecimiento son considerados medidas integrales de la actividad metabólica la cual es influenciada por factores estacionales como en la disponibilidad de alimento, temperatura y perturbaciones asociadas con el metabolismo anaeróbico sugiriendo la presencia de señales ambientales relativo a la amplitud de los incrementos (Black *et al.*, 2008; Hallmann *et al.*, 2008; Shaul y Goodwin, 1982; Thórarinsdótti, 1999). No obstante, a la fecha no existe antecedentes de si esto opera en los primeros años del desarrollo ontogénico de esta almeja, que es justamente cuando ocurre la mayor tasa de crecimiento en los organismos. Esta ganancia en talla es la que se traduce directamente en biomasa a la población, de ahí el interés de probar su relación con variables ambientales. Por lo anterior, la discusión de los resultados aquí obtenidos para la población de la almeja *P. generosa* de Punta Canoas será abordada en tres secciones, con la finalidad de destacar primeramente elementos implícitos en los métodos propuestos, hasta analizar la presencia de señales ambientales; en el primero, se analizó los patrones de la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento en la concha, así como del intervalo de tiempo durante el cual ocurre. Segundo, donde se discute la pertinencia del método de perfiles de crecimiento en el análisis del crecimiento individual como un procedimiento para compensar la ausencia de información proveniente de los primeros grupos de edad, y finalmente, se analiza y discute la amplitud de los incrementos de crecimiento en la concha como posible resultado de señales ambientales.

8.1 Periodicidad de las marcas de crecimiento en la concha

Con base en el patrón natural de la progresión de los IIM observados, es posible asegurar que esta población presenta un ciclo sinusoidal en los valores de este índice. Campana (2001) ha documentado que este índice es frecuentemente abusado en su interpretación, al asumir que los datos presentados corresponden a un patrón periódico de formación de marcas. No obstante, se permite eliminar la subjetividad y evidenciar rasgos específicos del proceso de formación a través de

un análisis multimodelo, contrastando hipótesis sinusoidales mediante funciones armónicas de primero y segundo orden, indicadas aquí como simétrica y asimétrica.

Considerando de manera específica que la FA fue seleccionada como el mejor descriptor del proceso de crecimiento de la concha se destacan los siguientes rasgos:

a) que el proceso de incremento en la concha es irregular a lo largo del año, por lo cual se explicó de manera satisfactoria con el modelo asimétrico. Este indicó que la formación de incremento inicia en enero y en mayo presenta un punto de inflexión reflejado en la disminución de la tasa de incremento hacia su valor máximo observado en septiembre, mes a partir del cual ocurre la deposición de la siguiente marca anual de crecimiento.

b) que se evidenció que el proceso de depositación de material en la concha está acotado a los meses de enero a julio. Debido a esto la búsqueda de los factores ambientales que pudieran condicionar el crecimiento (control ambiental) se realizó considerando el periodo de tiempo anteriormente mencionado.

Gran parte de los estudios que involucran al IIM se han limitado a la validación de la periodicidad de marcas de crecimiento basándose únicamente en conjeturas de percepción del investigador, por lo que carecen de todo soporte estadístico (Cailliet *et al.*, 2006). Es en este sentido que resultan notables los alcances para la detección de la temporalidad en el crecimiento mediante la implementación del procedimiento de modelación de los IIM con funciones simétricas y asimétricas. Particularmente, permitió contrastar modelos alternativos para la generación de inferencias robustas sobre el tipo de ciclo que presentan los datos y su duración.

Con esa visión se realizaron esfuerzos para la mejora del análisis e interpretación del IIM, en los que se incluyeron el empleo de un ANOVA (Cerdenares-Ladrón De Guevara *et al.*, 2011; González-Peláez *et al.*, 2015; Lessa y Santana, 2016) o la

versión no paramétrica de Kruskal-Wallis (Piercy *et al.*, 2007; Simpfendorfer *et al.*, 2000; Sulikowski *et al.*, 2003, 2005) sobre los valores mensuales de este índice.

No obstante, bajo ciertas circunstancias, los resultados no permiten hacer una interpretación clara de un patrón. Esto es porque, aunque ambos procedimientos permiten identificar diferencias mensuales o temporales significativas a lo largo del año, la fuerza del análisis estadístico se encuentra condicionada a la presencia de datos anómalos. Estos afectan la interpretación de las pruebas paramétricas y no paramétricas al aumentar las tasas de error y obtener estimaciones de los estadísticos con distorsiones substanciales (Zimmerman, 1994, 1998).

Por lo tanto, al incrementarse la varianza observada en la muestra se ve limitada la capacidad de identificar el periodo de formación de bandas de crecimiento y a la vez no permite diferenciar entre ciclos anuales y bianuales (Okamura *et al.*, 2013). Esto se ha observado especialmente en regiones tropicales, en dónde la varianza de los datos dificultan la detección, por estas vías, de un ciclo o patrón debido a la falta de sincronidad en la formación de las marcas de crecimiento (Haas *et al.*, 2016; Lessa y Santana, 2016; Prince *et al.*, 1988).

De manera particular en el género *Panopea*, la medición del incremento marginal en la placa del ligamento ya se había utilizado como método para identificar la periodicidad en los incrementos de crecimiento, tanto cualitativamente, al observar la ubicación del borde de crecimiento en relación con la última línea de crecimiento completa (Shaul y Goodwin, 1982) o el grado de transparencia del borde del incremento (Morsán y Ciocco, 2004), como cualitativamente, al realizar mediciones de la proporción del último incremento respecto al penúltimo (González-Peláez *et al.*, 2015). Pero no sería hasta con el trabajo de Bautista-Romero *et al.* (2015) que el análisis del IIM en las almejas generosas sería hasta cierto punto perfeccionado al implementar un modelo sinusoidal a los datos. En ese caso en particular se empleó una función que presume de un ajuste simétrico sobre los

datos, por lo que no es capaz de identificar aspectos finos en la progresión del crecimiento

En el caso del análisis aquí propuesto para la almeja *P. generosa* de Punta Canoas, fue posible contrastar hipótesis que plantean la presencia o no de un comportamiento irregular de los datos. En ambas especies analizadas la periodicidad de la formación anual de las marcas de crecimiento fue mejor descrita por la hipótesis asimétrica (modelo FA). Es por ello que las trayectorias de los modelos ajustados a los datos fueron diferentes, posibilitando la realización de inferencias biológicas particulares para cada población.

La interpretación de los resultados indica que la formación del incremento de crecimiento en *P. generosa* ocurre de manera sincrónica en la parte del año que va de enero a julio, con dos fases: La primera es una tasa de formación del incremento de crecimiento más acelerada; mientras que en la segunda fase hubo un amplio periodo en el que los incrementos de crecimiento se forman completamente y se deposita la marca de crecimiento. Estas diferencias en la deposición de la concha no fueron identificadas cuando se aplicó un solo modelo sinusoidal simétrico sobre los datos del IIM (Bautista-Romero *et al.*, 2015). La interpretación de los resultados indica que la formación del incremento de crecimiento en *P. generosa*, una especie de afinidad templada, es lenta y continua, alcanzando su máximo crecimiento en siete meses. Por el contrario, en *P. globosa*, distribuida en ambientes subtropicales (González-Peláez *et al.*, 2013), la formación del incremento de crecimiento mostró dos fases: La primera es una tasa de formación del incremento de crecimiento más acelerada; mientras que en la segunda fase hubo un amplio periodo en el que los incrementos de crecimiento se perciben completamente y se deposita la marca de crecimiento. Estas diferencias en la deposición de la concha no fueron identificadas cuando se aplicó un solo modelo sinusoidal simétrico sobre los datos del IIM (Bautista-Romero *et al.*, 2015).

Las peculiaridades encontradas en las trayectorias descritas por el modelo FA sugieren la presencia de procesos ambientales rítmicos o periódicos que influyen de manera muy peculiar sobre la acreción de la concha en las almejas en cada población (Helser *et al.*, 2012; Jones y Quitmyer, 1996), factores ambientales entre los cuales se han sugerido a la temperatura (Matta *et al.*, 2016; Wakefield *et al.*, 2016) y la disponibilidad de alimento (Ambrose *et al.*, 2012). Es por ello que el cumplimiento de este primer objetivo ha otorgado elementos suficientes para proseguir con la identificación de señales ambientales expresada en los incrementos de crecimiento, toda vez que la sincronía en la periodicidad del crecimiento de la concha sugiere la presencia de un control ambiental sobre la acreción de la concha.

La implementación de un análisis con funciones armónicas ha supuesto a su vez una mejora técnica en la modelación del IIM en el sentido de que a) utiliza de manera directa los datos del IIM sin transformación y b) es capaz de explicar comportamientos regulares o irregulares en la progresión de los incrementos de la concha. Otros estudios no exploraron esta posibilidad al considerar modelos que asumen un comportamiento simétrico de los datos o que requieren que los datos implementados sean transformados, por ejemplo, a radianes. Trabajos como los de Okamura y Semba (2009) y Wakefield *et al.* (2016) propusieron evaluar la periodicidad de la formación de bandas opacas en vértebras y otolitos, respectivamente, mediante un modelo binomial de ciclos simétricos para datos circulares para lo cual se necesitó de una transformación a radianes de los datos del IIM. Posteriormente, Okamura *et al.* (2013) modelaría la periodicidad de los datos del IIM a través de una regresión circular-lineal considerando tres diferentes hipótesis respecto al ciclo. Aunque este fue el primer trabajo que modeló directamente los datos del IIM sin transformarlos, asumió que estos transcurren en un periodo regular al implementar modelos que describían un comportamiento simétrico de los datos. Finalmente, Bautista-Romero *et al.* (2015) emplearía un modelo sinusoidal ajustado a los datos del IIM de la concha de *P. generosa* y *P.*

globosa que de igual manera era simétrico. Sin embargo, este no requirió de la transformación de los datos y la periodicidad no se fijó inicialmente debido a que esta fue calculada a través de los mismos parámetros estimados.

En el presente estudio los parámetros fueron estimados de acuerdo con una función de verosimilitud basada en una distribución normal mejorada ($-2 \ln(\mathcal{L})$). Al incrementar el ajuste del modelo asimétrico a los datos que contuvieron irregularidades, se pudo identificar particularidades en la formación del incremento de crecimiento como los de una duración extendida del periodo de deposición de la marca de crecimiento o pudo seguir un incremento lento y continuo posterior a un punto de inflexión. Dada la dispersión comúnmente observada en los datos del IIM se utilizó un error multiplicativo de los residuos. En contraste con los errores aditivos, los errores multiplicativos permiten la estabilización de la varianza (Wang y Liu, 2006). La periodicidad en los modelos candidatos no fue seleccionada de manera predeterminada, si no que fue estimada por el procedimiento de ajuste. Al asegurar que el ciclo sea libremente estimado por los modelos candidatos evitamos la subjetividad de seleccionar previamente la periodicidad de los datos. Comparativamente con los estudios previos de Okamura y Semba (2009) y Okamura *et al.* (2013), la temporalidad que define el comienzo del ciclo simétrico depende de la intersección con la abscisa estimada en el modelo circular-lineal. Dado que la abscisa es pre definida y expresada en radianes representa un valor fijo, y consecuentemente, la pendiente es el único parámetro calculado por el modelo circular lineal (Okamura *et al.*, 2013; Okamura y Semba, 2009). Dado que esta es una línea recta con una trayectoria constante, no permite realizar interpretaciones biológicas, por lo tanto, limitando la posibilidad de explicar cambios en el patrón de los incrementos de crecimiento como consecuencia de los efectos ambientales y biológicos.

En resumen, la presente propuesta metodológica posee los siguientes atributos comparados con modelaciones previas de los datos del IIM: (i) es computacionalmente más eficiente debido a que los datos del IIM no son

transformados o re escalados y que la función objetivo está basado en una función de densidad de probabilidad normal; (ii) tiene versatilidad para la identificación de patrones simétricos y asimétricos en los datos del IIM; y (iii) permite la estimación de la duración de un ciclo sin depender en periodicidades previamente definidas.

8.2 Análisis del crecimiento individual

El análisis del crecimiento individual es de importancia para las pesquerías debido a que provee de elementos útiles para su aprovechamiento, tales como la estimación de la biomasa poblacional y la determinación del tiempo óptimo de captura que maximiza esta biomasa (King, 2007). Las valoraciones del crecimiento deben realizarse sobre una adecuada representatividad de la estructura de edades de la población con la finalidad de evitar una mala gestión que pueda derivar en una sobreexplotación del recurso o pérdida económica para la actividad pesquera (Chen, 2003; Hilborn y Walters, 1992).

Si bien es clara la importancia de realizar buenas estimaciones del crecimiento, el desarrollo de la mayoría de los trabajos que analizan el crecimiento de poblaciones silvestres se ven limitados a realizar estimaciones contando solo con la información de la edad terminal de una muestra que corresponde a la parte de la población accesible, representada por lo general por la fracción adulta de la estructura poblacional, como es el caso en almejas del género *Panopea* (Aragón-Noriega *et al.*, 2015; Bradbury y Tagart, 2000; Breen *et al.*, 1991; Bureau *et al.*, 2002, 2003; Calderon-Aguilera *et al.*, 2010; González-Peláez *et al.*, 2015; Zaidman y Morsan, 2015). El aspecto crítico de ello es que la capacidad de predicción de los modelos se ve limitada a la fracción donde hay información, o sea cuando ya no hay crecimiento, o bien este es mínimo.

En búsqueda de mejorar las estimaciones del crecimiento individual de las poblaciones, se ha explorado la incorporación de fuentes de información adicionales a los datos de la muestra original (longitud a la edad). Algunos han buscado complementar la descripción del crecimiento mediante la integración de información

de análisis de la distribución de las frecuencias de edad y mediciones de individuos marcados observando mejoría en el desempeño de los modelos (Adjei-Boateng y Wilson, 2013; Seed y Brown, 1978). Si bien con este proceso pueden realizar inferencias del crecimiento desde los primeros años de edad, los resultados están sujetos a las limitaciones propias de los métodos: la distribución de frecuencias de edad es un método subjetivo que resulta inapropiado cuando los individuos presentan tasas de crecimiento altamente variables que enmascaran las diferencias de edad (Richardson *et al.*, 1990); y el método de marcaje-recaptura es un procedimiento que demanda mucho tiempo y debe ser limitado a áreas excluidas de la explotación pesquera (Shaul y Goodwin, 1982). Otras propuestas consideraron la incorporación de información de los primeros estadios de desarrollo en la almeja *P. globosa* a los datos de longitud a la edad terminal (Luquin-Covarrubias *et al.*, 2016). Si bien este procedimiento tiene la capacidad de incrementar la precisión de las estimaciones del origen de la curva y dar un mejor significado biológico a t_0 , queda limitado a la disponibilidad de información de edades tempranas (larvas, juveniles) y la estimación de las tallas de los individuos durante los primeros años son solo la proyección del origen de la curva hasta la zona correspondiente a donde existe información real para modelar el crecimiento.

En el presente trabajo de investigación se comparó la modelación del crecimiento considerando diferentes fuentes de información buscando mejorar la estimación de parámetros. En términos generales, se observó que a medida que se incrementa la representatividad de las clases de edad en las fuentes de información se logran mejores resultados (*e.g.* intervalos de confianza más estrechos, mayor discriminación en los veredictos de los criterios de selección y un origen de la curva y longitud asintótica más próximo a un significado biológico). No obstante, algunos procedimientos para la integración de las fuentes de información pueden estar limitados por la accesibilidad y presencia de ciertos grupos de edad de la población. Por lo que la implementación de los perfiles de crecimiento ayuda a solventar la

ausencia de estos grupos de edad mediante la estimación de longitudes y edades no disponibles en la muestra de una población.

La implementación de PCI no es una práctica aislada en los trabajos de modelación del crecimiento de recursos como las almejas. Puede considerarse que un primer antecedente es el trabajo de Weymouth (1923) en la almeja pismo y replicado posteriormente en otras especies (Negus, 1966; Weymouth *et al.*, 1931; Weymouth y McMillin, 1930; Weymouth y Thompson, 1930), quienes a través de la identificación y medición de las marcas externas de crecimiento fueron capaces de caracterizar el crecimiento en moluscos bivalvos a lo largo de su vida. Sin embargo, al basarse exclusivamente en la identificación visual de estas estructuras, la sobreestimación en la edad en las almejas jóvenes y sobreestimación en las más viejas eran frecuentes debido a errores en la lectura a consecuencia de la erosión de las primeras marcas de crecimiento y amontonamiento de las últimas en el margen de la concha (Jones *et al.*, 1978; Negus, 1966). Debido a lo anterior, se optó por la estimación de edad en partes de la concha libres de efectos de erosión, como la placa del ligamento (Kilada *et al.*, 2007; Shaul y Goodwin, 1982). Aunque la implementación de este proceso aumenta la precisión de las lecturas, está sujeta a la representatividad de los grupos de edad en la muestra. En el género *Panopea* se dificulta encontrar individuos pertenecientes a las primeras clases de edad debido al sesgo en el muestreo y a sus características demográficas, *i.e.* una prolongada longevidad y un reclutamiento poblacional altamente variable a lo largo de los años (Orensanz *et al.*, 2004; Zhang y Campbell, 2004). Por ejemplo, en la población de *P. globosa* de Bahía Magdalena, la estructura de edades indica que en un periodo largo de tiempo (>10 años) los reclutamientos fueron escasos, limitando la representatividad de individuos jóvenes en la muestra analizada (González-Peláez *et al.*, 2015). En consecuencia, el análisis de crecimiento se sustentó en individuos provenientes de la fracción adulta de la población con desconocimiento de la información que proporcionan las almejas jóvenes que se encuentran en la fase acelerada de crecimiento.

Anteriormente Moura *et al.* (2009) ya había propuesto modelar el crecimiento en *Callista chione* comparando dos métodos de obtención de datos: la medición de la longitud de las marcas anuales externas en la concha y estimaciones de altura de la concha a partir de las marcas anuales internas en la concha (medida que posteriormente sería convertida a longitud utilizando una relación alométrica). Mediante ese trabajo se demostraría que la descripción del crecimiento por ambos procedimientos fue similar hasta los diez años de edad, y que, debido al amontonamiento de marcas en el borde la concha a edades posteriores, se obtenían mejores resultados en individuos por encima de esa edad utilizando los datos de talla a la edad de las marcas internas. De esta manera recomendaría la implementación del método de marcas internas.

En el presente trabajo, las combinaciones de las diferentes fuentes de información de datos de talla a la edad demuestran que al integrarse pueden solventar las limitaciones que enfrentarían por sí solas, evidenciando que estas no deberían de recibir un tratamiento excluyente, tal como lo demostramos con la inclusión de los PCI. Además, los modelos de crecimiento ajustados a este conjunto de datos más informativos tienen relaciones más sólidas ($r^2 > 0.9$) y son más precisos ($EF > 0.9$) para describir el crecimiento individual que los ajustados solo a los datos provenientes de la captura comercial ($r^2 = 0.51$; $EF = 0.51$) o apoyados con un muestreo dirigido ($r^2 = 0.66$; $EF = 0.72$). Esta afirmación se adecua a lo expuesto por Hilborn y Walters (1992), quienes señalan que los datos de longitud a la edad son más informativos para la modelación del crecimiento si hay representatividad en la estructura de crecimiento de la población, por lo que recomiendan incluir datos que cubran la totalidad de los rangos de edad. Además, aunque los PCI se construyeron a partir de la información de longitud de concha a la edad de 31 individuos, el número de datos es aún mayor (293) que en la información proveniente de la captura comercial (243) y de la captura comercial y muestreo dirigido (275). Por lo tanto, se pueden hacer descripciones precisas del crecimiento individual con un menor tiempo de procesamiento y un muestreo más

pequeño, una característica que sería útil cuando el acceso a las almejas de las poblaciones a evaluar está restringido o cuando se prefiere un menor impacto biológico.

Considerando que este estudio contó con la asistencia de criterios de selección de modelos que mejor representan a la población de Punta Canoas, vale la pena resaltar que la capacidad de discriminación de estos se incrementó conforme se incluyeron datos informativos de las diferentes clases de edad. Debido a que el ajuste de los modelos sobre los datos de la Fuente de información 1 se realizó en individuos que ya alcanzaron su talla adulta, o muy próximos a alcanzarla, la trayectoria de los modelos fue muy similar entre sí. Es por ello que, aunque Johnson fue el modelo ganador de acuerdo a ambos criterios de selección, prácticamente el resto de los modelos candidatos podrían ser utilizados como modelos alternativos. Posteriormente, con la inclusión de datos provenientes del muestreo dirigido (Fuente de información 2), Johnson continuó siendo seleccionado como el modelo ganador con una mayor evidencia a favor respecto al caso anterior, con la diferencia de que Schnute se perfiló como único modelo alternativo. En el caso de las propuestas que involucran la implementación de los PCI (Fuentes de información 3 y 4), Schnute fue el modelo ganador de acuerdo a ambos criterios. Aunque sólo el criterio SBC considera un modelo alternativo, en este caso Gompertz, debido principalmente a que el criterio SBC tiende a seleccionar modelos más parsimoniosos (Burnham, 2004).

Desde el punto de vista de los parámetros de los modelos ganadores se observa que la subsecuente incorporación de datos de más clases de edad disminuyó la magnitud de la longitud asintótica estimada y el origen de la curva se aproximó a valores biológicamente realistas. De manera particular, la L_{∞} estimada a partir del ajuste del modelo de Johnson a los datos de la Fuente de información 1 es la que predice individuos de mayor tamaño (161.6 mm). Al incluir datos de almejas jóvenes (edades de 2-5 años) provenientes de la captura dirigida para la conformación de la Fuente de información 2 se obtiene una disminución del 13% en el valor de L_{∞} del

mismo modelo. De la misma manera, la inclusión de los PCI al análisis del crecimiento individual también presentó valores menores de la L_{∞} estimada por el modelo de Schnute en un 21% y 24% (Fuentes de información 3 y 4, respectivamente) y alcanzada en edades encontradas en la población (alrededor de 15 años). Por su parte, las estimaciones del origen de la curva presentaron un mejor significado biológico posibilitando la adecuada descripción del crecimiento de los individuos durante los primeros años, particularmente cuando se analizaron las Fuentes de información 3 y 4. Si estos resultados son trasladados al campo del manejo pesquero nos podemos dar cuenta que tomar decisiones basándonos en los resultados obtenidos con la primer fuente de información, en donde se carece de una adecuada representatividad de clases de edad, podría generar estimaciones de biomasa que no se apeguen a lo realmente observado en la población.

Como se observó anteriormente, aunque se tienen criterios de selección favorables a modelos candidatos en condiciones de información parcial de la estructura de edades de una población, la interpretación de sus parámetros no necesariamente sería representativa del crecimiento en toda la estructura de edades de la población. Particularmente, cuando se trata de hacer inferencias del crecimiento de una población a partir de datos que en términos estrictos se encuentran próximos a su asíntota. Ante condiciones de información limitada es posible que se tengan que aceptar parámetros aproximados bajo la reserva que su interpretación podría traer problemas posteriores para el manejo de las pesquerías, como serían estimaciones erróneas de mortalidad y proyecciones de biomasa a futuro (Chen, 2003; Hilborn y Walters, 1992; King, 2007).

En síntesis, la implementación de los PCI proporciona modelos de crecimiento que de otra manera no sería posible generar, en este caso, con datos de edad terminal de muestras de la pesquería comercial, o bien, con muestreos adicionales enfocados a organismos jóvenes que representan un costo económico adicional a la investigación y que no en todos los casos es posible de obtener debido al arte de pesca y a la estructura de tallas y edades presentes en la población. Sobre todo, es

notable mencionar que, en el caso de la Fuente de información 3, con tan solo la información proveniente de 31 individuos, fue posible obtener mejores resultados que con muestreos masivos. De esta manera podemos obtener una información confiable del crecimiento individual a partir de un menor número de organismos, una característica que sería de gran utilidad cuando el acceso a las almejas de las poblaciones a evaluar se encuentre restringido.

Finalmente, los incrementos de crecimiento anuales en la concha, además de ser una herramienta para la determinación de la edad y la estimación del crecimiento individual, también son considerados como un registro de los cambios ambientales expresado en forma de tasas de crecimiento variables (Hallmann *et al.*, 2008; Thompson *et al.*, 1980), es por ello que se ofrece la posibilidad de que los PCI sean empleados como una herramienta para la vinculación de variables ambientales con el crecimiento.

8.3 Identificación de señales ambientales en la amplitud de los incrementos del crecimiento individual

Se ha demostrado que la variabilidad climática tiene efectos notables sobre la dinámica poblacional de los recursos marinos, incidiendo particularmente en la abundancia, crecimiento, biomasa, así como los patrones de dispersión y reclutamiento de las especies (Cheung *et al.*, 2012; Perry *et al.*, 2005). De los anteriores, el crecimiento es uno de los atributos poblacionales más importantes, debido a que en términos demográficos indica la capacidad de renovación de una especie (*e.g.*, tiempo para alcanzar la talla de madurez reproductiva) y provocar cambios en la biomasa poblacional en el tiempo (Quinn II y Deriso, 1999). Por lo tanto, la generación de elementos técnicos que permitan predecir dichos cambios en las tasas de crecimiento resultaría de utilidad en la planeación de su aprovechamiento.

Al integrar los incrementos de crecimiento de los individuos de una misma población se espera identificar un patrón sincrónico, (a pesar de que a nivel

individual pueden presentar diferentes tasas de crecimiento) (Black, 2009; Shaul y Goodwin, 1982). Por lo tanto, es posible obtener una señal común expresada en la amplitud de los incrementos de crecimiento de la concha como evidencia de la influencia de procesos ambientales rítmicos o periódicos sobre el desarrollo de los individuos (Helser *et al.*, 2012; Jones y Quitmyer, 1996). Esta señal ambiental representa la respuesta promedio de la población a los forzamientos integrados de todos los factores ambientales relevantes (Butler *et al.*, 2010).

Para el caso de moluscos bivalvos se han obtenido series de tiempo de crecimiento mediante técnicas de esclerocronología basadas en la magnitud de los incrementos de crecimiento de cortes transversales de la concha, concretamente en la placa de ligamento o a lo largo del margen exterior, generando *proxy* o indicadores climáticos indirectos a partir de su análisis para realizar una reconstrucción de variables ambientales utilizadas como línea base en modelos ambientales de zonas específicas (Lohmann y Schöne, 2013; Steinhardt *et al.*, 2016). No obstante, la medición de estos incrementos no refleja propiamente el crecimiento de los individuos, si no la ganancia en espesor de sus conchas, por lo que no sería un indicador adecuado para la predicción de los cambios en su crecimiento y, por consiguiente, de la biomasa de la población como consecuencia de variaciones ambientales.

En el presente trabajo de tesis se propuso como alternativa a la obtención de las series de tiempo de crecimiento la utilización de los incrementos en la longitud de la concha estimada a partir de los perfiles de crecimiento individual (PCI), ya que reflejan el incremento real en crecimiento del individuo, tal como se demostró en la sección anterior al reconstruir el historial de crecimiento de cada almeja. La principal fortaleza de este procedimiento es que con la información de talla a la edad y la fecha de captura fue posible construir series de tiempo del crecimiento. De esta manera, la misma información de los PCI utilizada para estimar el crecimiento individual en la población pudo ser empleada para establecer las cronologías del crecimiento, lo que permite ahorrar tiempo de análisis en comparación con otros

métodos aplicados en moluscos en los que se han realizado mediciones adicionales en otras porciones de la concha (Reynolds *et al.*, 2017; Schöne, 2003; Walliser *et al.*, 2015).

Específicamente para *P. genorosa*, hay una serie de características clave que la hacen un sujeto de estudio ideal dentro de la esclerocronología: a) ser sésiles (*i.e.* al permanecer en un mismo sitio el crecimiento del individuo sólo es afectado por las variaciones ambientales locales), b) su longevidad, lo que permite registrar las condiciones ambientales durante un periodo de tiempo prolongado, y c) la capacidad de presentar una respuesta sincrónica en el crecimiento (Strom *et al.*, 2004). Lo anterior ha permitido asociar las variaciones en el crecimiento con los promedios anuales de la TSM (Black *et al.*, 2009), disturbios a nivel local (Noakes y Campbell, 1992), oscilaciones climáticas de baja frecuencia como el PDO (Helser *et al.*, 2012; Nielsen *et al.*, 2008) y la reconstrucción de series de tiempo en zonas donde no se cuenta con registros ambientales (Strom *et al.*, 2004). De esta manera se han conocido los efectos de determinadas condiciones ambientales sobre la dinámica del crecimiento individual de *P. genorosa*, generando información de línea base para el monitoreo de cambios en el medio marino, aunque vale la pena destacar que esto sólo se ha aplicado en una región típicamente templada, considerada como centro de distribución geográfica de la especie (González-Peláez *et al.*, 2013; Goodwin y Pease, 1989).

Considerando las características anteriormente mencionadas para esta especie, se buscó identificar señales ambientales condicionantes del crecimiento en una población próxima a su límite de distribución geográfico, precisamente en una región de transición templado-tropical en la Península de Baja California. De esta manera, el análisis del índice de incremento marginal (IIM), además de haber sido útil como elemento para validar la formación anual de las marcas de crecimiento, también lo fue para identificar la sincronía en la acreción de la concha. De acuerdo al modelo sinusoidal asimétrico, este periodo estaría comprendido de enero hasta julio. Por lo tanto, esta estacionalidad sugiere la influencia ambiental sobre el crecimiento y se

consideró útil analizar su relación en términos estadísticos respecto a las series de tiempo de factores ambientales correspondientes al periodo de mayor crecimiento (enero-julio). Sin embargo, a diferencia de lo observado en poblaciones de latitudes altas (Black *et al.*, 2009; Nielsen *et al.*, 2008; Noakes y Campbell, 1992; Strom *et al.*, 2004), no se encontró una relación significativa entre el crecimiento y los factores ambientales, indicando ausencia de un control climático general sobre la población. Es decir, no hay evidencia de un control climático generalizado sobre el crecimiento de la concha en la población de almeja generosa de Punta Canoas. Esto pudo ser ocasionado por la amplia variabilidad inter-individual observada en los incrementos de crecimiento que se obtuvo de los PCI (Figs. 15 y 16), provocando que la comparación entre el índice de crecimiento estandarizado y los factores climáticos arrojaran resultados no significativos y carentes de tendencia.

La ausencia de señales climáticas registradas en los incrementos de crecimiento dentro de una población se encuentra escasamente reportada en la literatura de bivalvos, sin embargo, cuando esta se presenta, ha sido atribuida a la alta variabilidad ambiental del área de estudio (Epplé *et al.*, 2006). En el caso particular de *P. generosa*, se ha llegado a reportar ausencia de control climático como excepción a las observaciones generales de la influencia que tienen los procesos ambientales sobre el crecimiento. Como una posible explicación, tanto Nielsen *et al.* (2008) como Black *et al.* (2009) atribuyeron la ausencia de vínculos con los factores climáticos a variaciones micro-hábitat (*i.e.* peculiaridades del hábitat), lo que podría ocasionar que los sitios se encuentren parcialmente aislados de las señales climáticas regionales. De manera específica, Nielsen *et al.* (2008) vinculó las variaciones en los incrementos de la concha con el índice del PDO en cinco de las seis series de tiempo de crecimiento analizadas (~83%), en Columbia Británica, lo cual sugiere que incluso en almejas que habitan el centro de su distribución geográfica, hay un porcentaje de individuos que no reflejan el mismo control climático en su crecimiento. Mientras que Black *et al.* (2009), en un estudio más extensivo para la misma región y donde correlacionó la TSM y los patrones de

teleconexión del PDO y el ENSO, encontró que la TSM mantiene un control positivo en la tasa de crecimiento de la concha en cuatro de seis sitios estudiados; las dos localidades que no mostraron una señal ambiental bien definida sobre las cronologías de crecimiento son evidencia de que a nivel de poblaciones no se presente el mismo control climático en el crecimiento. Para este caso particular, un análisis de la localización geográfica de los seis sitios permitió identificar que las poblaciones que no mostraron una señal ambiental se encontraban en ambientes donde se presume alta energía del agua (corrientes, mareas, etc.), lo cual se ha demostrado que influye en la actividad de la almeja. De manera experimental y con observaciones en campo se ha demostrado que, en la almeja americana *Mercenaria mercenaria* que habita sustratos semejantes en zonas de alta energía, hay un menor crecimiento en comparación con aquellas donde hay estructuras que disminuyen la velocidad de las corrientes (e.g. pastos marinos o macroalgas) (Irlandi, 1996; Irlandi y Peterson, 1991). Al respecto, tanto Sobral y Widdows (2000) como Newell *et al.* (2001) observaron que la capacidad de filtración en moluscos bivalvos es afectada por la velocidad de las corrientes marinas, siendo menor el consumo de alimento cuando la velocidad es mayor ($> 17 \text{ cm s}^{-1}$). Incluso esta capacidad se ve aún más comprometida cuando las corrientes fuertes en zonas desprotegidas provocan un aumento en la concentración de materia particulada en suspensión (Irlandi y Peterson, 1991). El mecanismo de respuesta de las almejas cuando se encuentran sometidas a una alta concentración de partículas suspendidas es reducir la tasa de respiración (Grant y Thorpe, 1991; Wilber y Clarke, 2001) y/o aumentar la producción de secreción mucosa en branquias, mecanismo que asiste en el control del volumen de ingestión cuando están por encima de los niveles normales, expresándose en la acumulación de partículas y consecuente producción de pseudoheces que son expulsadas por el organismo (Gosling, 2003; Sobral y Widdows, 2000). En ambos casos, cuando se prolongan los eventos que implican una mayor turbidez se pueden presentar periodos de inanición y gasto de energía por la producción de pseudoheces.

En este sentido, la localidad de Punta Canoas presenta un ambiente con una fuerte hidrodinámica derivada de su fisiografía. Este sitio se encuentra en el límite superior de la Bahía de Sebastián Vizcaíno, región considerada como una zona de transición templado-subtropical con una compleja condición hidrográfica como consecuencia de la influencia del Sistema de Corrientes de California y la variabilidad del régimen de vientos del noroeste (Mancilla-Peraza *et al.*, 1993; Palacios-Hernández *et al.*, 1996). Estos vientos ocasionan que al norte de la mencionada Bahía, precisamente enfrente al área de estudio, se generen de manera persistente surgencias costeras que trasladan masas de agua de una mayor salinidad y con menor contenido de oxígeno disuelto (< 3ml/l) hacia las capas más superficiales (~30m) (Mancilla-Peraza *et al.*, 1993). Además, el fondo marino de la zona en la que se distribuyen las almejas consiste de un sustrato arenoso uniforme que se extiende por varios kilómetros con una pendiente muy suave y carente de vegetación (González-Peláez, *com. pers.*), rasgo que permite a las corrientes marinas circular sin obstáculo.

Algunos permisionarios de pesca que han laborado en Punta Canoas, a la pregunta expresa sobre el periodo de pesca respondieron que este queda restringido principalmente a las estaciones de primavera y verano (de abril a septiembre), siendo los meses de abril, mayo y junio los que presentan mejores capturas; los sifones de las almejas emergen del sustrato con mayor frecuencia y por un tiempo más prolongado, facilitando de esta manera su ubicación y posterior captura (Raúl García Mercado¹, *com. pers.*). Como se mencionó anteriormente, es en este periodo de tiempo cuando se presentan los vientos más fuertes y se producen surgencias de mayor intensidad (Palacios-Hernández *et al.*, 1996; Wyllie, 1960; Zaytsev *et al.*, 2003).

¹ Tesorero de la Sociedad de Producción Rural Punta Canoas, S. de R.L. de C.V.

Aun en meses considerados como idóneos para la pesca se presentan condiciones que suponen ser limitantes para la actividad alimenticia de la almeja (marejadas, tormentas, mar de fondo, etc.) y en consecuencia afectar su crecimiento de manera que no sea uniforme en la población. En poblaciones boreales se han indicado periodos de inactividad que imperan durante el invierno, en donde las almejas retraen sus sifones como consecuencia de las condiciones ambientales, por lo que disminuye o cesa la formación de la concha (Shaul y Goodwin, 1982).

Es decir, aunque las condiciones ambientales favorezcan el crecimiento, la condición fisiología de un organismo puede ser imperante en la forma de como los cambios ambientales son registrados en la concha. Aspectos como la reproducción y la tolerancia a estresores ambientales pueden ser determinantes en la disminución de las tasas de crecimiento o incluso, su interrupción (Poulain *et al.*, 2011; Schwartzmann *et al.*, 2011), toda vez que cuando se interrumpe el crecimiento, se detiene el monitoreo ambiental (Schöne, 2008).

En el caso de las almejas de la población de Punta Canoas, se ha reportado que la actividad reproductiva ocurre durante todo el año, concentrándose los desoves entre los meses de julio a septiembre (Guadamud-Mejía, 2012), periodo que coincide con el cese de crecimiento y la formación de la marca anual de crecimiento. Ambos procesos concuerdan con los meses en donde se presentan las temperaturas más altas ($TSM > 19^{\circ}\text{C}$). Esta observación difiere a lo reportado por Goodwin (1976), Sloan y Robinson (1984) y Vadopalas *et al.* (2015) para poblaciones más norteñas, en donde el periodo de desove ocurre principalmente en primavera (marzo-julio), alrededor del periodo de tiempo donde se presenta el mayor crecimiento de la concha (abril-agosto).

Respecto a la ubicación geográfica de los organismos, se tiene que considerar que las almejas de la población de Punta Canoas están en el margen de distribución sur para la especie, donde se ha observado una respuesta fenotípica diferente a la de aquellas poblaciones próximas al centro de su distribución geográfica (Hidalgo-

de-la-Toba *et al.*, 2015). Por ello se esperaría que sus poblaciones presentaran aislamiento, que fueran reducidas número y estuvieran fragmentadas, lo que estaría expresado en una reducción del potencial adaptativo y los niveles de aptitud física para rasgos complejos, como consecuencia de pérdida de la diversidad genética provocado por procesos de deriva genética y/o presión selectiva (Pearson *et al.*, 2009; Provan y Maggs, 2011). Bajo estas condiciones, el crecimiento se ve comprometido al afrontar condiciones estresantes, por lo que indicadores como tasa metabólica, índice de condición y contenido de carbonatos podrán tener un desempeño reducido (Broitman *et al.*, 2018). Por otro lado, algunos estudios han demostrado en moluscos que cuando se supera cierto umbral de temperatura se pueden presentar perturbaciones en el crecimiento de la concha (*i.e.* grosor de incremento errático y disminución en la tasa de crecimiento) (Broitman *et al.*, 2018; Schwartzmann *et al.*, 2011). En este sentido, y considerando que *P. generosa* de Punta canoas está sometida a condiciones de tolerancia próximas a su límite térmico superior, se esperaría que una parte significativa de su energía este destinada a evitar la desnaturalización de las proteínas y mantener la eficiencia de la respiración celular (Fangue *et al.*, 2006; Jansen *et al.*, 2007; Pörtner y Knust, 2007; Sørensen *et al.*, 2003). En apoyo a esta observación, y como prueba del efecto de borde en esta especie, se han documentado cambios en algunos atributos poblacionales ligados directamente al crecimiento en esta población: pesos totales, longitudes de concha y edades que en promedio son menores a las registradas en poblaciones de ambientes más templados (Hidalgo-de-la-Toba *et al.*, 2015). En síntesis, el menor crecimiento podría ser el reflejo de la sensibilidad a los estresores ambientales producto de una mayor presión selectiva dado su carácter marginal.

Finalmente, al no poder identificar patrones sincrónicos en la amplitud de los incrementos de crecimiento en los cuales se permitieran diferenciar aquellos procesos ambientales que generaran una señal común expresada en el crecimiento en la concha, se puede inferir que en la localidad de Punta Canoas se presenta una serie de factores bióticos y abióticos que en conjunto desencadenarían en una

aparente ausencia de control climático. Si estas observaciones se trasladan a un contexto de cambio climático, donde se pronostican incrementos en la temperatura y acidificación del mar, regímenes de vientos, etc., se esperaría que, en la costa occidental de Baja California, se lleguen a experimentar condiciones en las que se puedan ver superados los límites de tolerancia, de esta y otras especies templadas.

9. CONCLUSIONES

- La formación de las marcas de crecimiento en *P. generosa* de Punta Canoas tiene una periodicidad anual y un patrón cíclico irregular.
- Dado su carácter irregular, en el periodo de mayor incremento de la banda de crecimiento, el cual va de enero a septiembre, se presenta un punto de inflexión alrededor del mes de mayo después del cual va disminuyendo su velocidad de formación.
- La incorporación de fuentes adicionales de información de PCI demuestra que se pueden solventar las limitaciones comunes que enfrentan los estudios de crecimiento individual en moluscos bivalvos.
- La capacidad de discriminación de los criterios de selección se incrementó conforme se incluyeron datos informativos de las diferentes clases de edad.
- El modelo que mejor describió el crecimiento de la población de almeja generosa de Punta Canoas fue Schnute e incorporó en sus fuentes de información datos de PCI y captura comercial.
- Las cronologías de crecimiento identificadas en las conchas de almeja generosa de Punta Canoas exhibieron en general una sincronía muy baja.
- La ausencia de una señal ambiental expresada en las cronologías de crecimiento sugiere la existencia de una serie de factores bióticos o abióticos como heterogeneidad en el hábitat y/o intensa presión selectiva las cuales enmascaran el efecto de un solo factor ambiental sobre el crecimiento.

10. LITERATURA CITADA

- Adjei-Boateng, D., G.J. Wilson. 2013. Age determination and growth rate of the freshwater clam *Galatea paradoxa* (Born 1778) from the Volta River estuary, Ghana. *J. Aquat. Sci.* 1(2):31-38.
- Ambrose, W.G., P.E. Renaud, W.L. Locke V, F.R. Cottier, J. Berge, M.L. Carroll, B. Levin, S. Ryan. 2012. Growth line deposition and variability in growth of two circumpolar bivalves (*Serripes groenlandicus*, and *Clinocardium ciliatum*). *Polar Biol.* 35(3):345-354.
- Andersen, A.M. 1971. Spawning, growth, and spatial distribution of the geoduck clam, *Panope generosa* Gould, in Hood Canal, Washington. University of Washington,
- Aragón-Noriega, E.A., L.E. Calderon-Aguilera, S.A. Pérez-Valencia. 2015. Modeling Growth of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* from Unexploited and Exploited Beds in the Northern Gulf of California. *J. Shellfish Res.* 34(1):119-127.
- Barale, V., J.F.R. Gower, L. Alberotanza. 2010. Oceanography from space: Revisited.
- Bautista-Romero, J.J., S.S. González-Peláez, E. Morales-Bojórquez, J.A. Hidalgo-de-la-Toba, D.B. Lluch-Cota. 2015. Sinusoidal function modeling applied to age validation of geoducks *Panopea generosa* and *Panopea globosa*. *J. Shellfish Res.* 34(1):21-29.
- Beamish, C.A., A.J. Booth, N. Deacon. 2005. Age, growth and reproduction of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in Lake Manyame, Zimbabwe. *African Zool.* 40(1):63-69.
- Beesley, P.L., G.J.B. Ross, A. Wells. 1998. Mollusca - a southern synthesis. Part A: Fauna of Australia. Australian Govt. Publishing Service, Canberra.
- Bernard, F.R., S.M. McKinnell, G.S. Jamieson. 1991. Distribution and zoogeography of the bivalvia of the eastern Pacific Ocean. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 112:60.
- Bernard, F.R., Y.Y. Cai, B. Morton. 1998. Catalogue of the living marine bivalve molluscs of China. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Bjorkstedt, E., R. Goericke, S. McClatchie. 2010. State of the California Current 2009–2010: Regional variation persists through transition from La Niña to El Niño (and back?). *CalCOFI Reports.* 51:1-31.
- Black, B.A., D.C. Gillespie, S.E. MacLellan, C.M. Hand. 2008. Establishing highly accurate production-age data using the tree-ring technique of crossdating: a case study for Pacific geoduck (*Panopea abrupta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65(12):2572-2578.

- Black, B.A. 2009. Climate-driven synchrony across tree, bivalve, and rockfish growth-increment chronologies of the northeast Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 378(Campana 2001):37-46.
- Black, B.A., C.A. Copenheaver, D.C. Frank, M.J. Stuckey, R.E. Kormanyos. 2009. Multi-proxy reconstructions of northeastern Pacific sea surface temperature data from trees and Pacific geoduck. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 278(1-4):40-47.
- Bliss, C. 1958. Periodic Regression in Biology and Climatology. *Connect. Agric. Exp. Stn.* 615:3-55.
- Bradbury, A., J. V. Tagart. 2000. Modeling Geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad, 1849) population dynamics. II. Natural mortality and equilibrium yield. *J. Shellfish Res.* 19(1):63-70.
- Breen, P.A., C. Gabriel, T. Tyson. 1991. Preliminary estimates of age, mortality, growth, and reproduction in the hiatellid clam *Panopea zelandica* in New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 25(3):231-237.
- Breen, P.A., T.L. Shields. 1983. Age and size structure in five populations of geoduck clams (*Panopea generosa*) in British Columbia. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 4:62.
- Broitman, B.R., M.A. Aguilera, N.A. Lagos, M.A. Lardies. 2018. Phenotypic plasticity at the edge: Contrasting population-level responses at the overlap of the leading and rear edges of the geographical distribution of two *Scurria* limpets. *J. Biogeogr.* 45(10):2314-2325.
- Bureau, D., W. Hajas, N.W. Scurry, C.M. Hand, G. Dovey, A. Campbell. 2002. Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from 34 Locations in British Columbia sampled between 1993 and 2000. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2413:84.
- Bureau, D., W. Hajas, C.M. Hand, G. Dovey. 2003. Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from seven locations in British Columbia sampled in 2001 and 2002. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2494:29.
- Burnham, K.P. 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociol. Methods Res.* 33(2):261-304.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Butler, P.G., C.A. Richardson, J.D. Scourse, A.D. Wanamaker, T.M. Shammon, J.D. Bennell. 2010. Marine climate in the Irish Sea: analysis of a 489-year marine master chronology derived from growth increments in the shell of the clam *Arctica islandica*. *Quat. Sci. Rev.* 29(13-14):1614-1632.
- Cailliet, G.M., W.D. Smith, H.F. Mollet, K.J. Goldman. 2006. Age and growth studies

- of chondrichthyan fishes: The need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ. Biol. Fishes.* 77(3-4):211-228.
- Calderon-Aguilera, L.E., E.A. Aragón-Noriega, C.M. Hand, V.M. Moreno-Rivera. 2010. Morphometric relationships, age, growth, and mortality of the geoduck clam, *Panopea generosa*, along the Pacific coast of Baja California, Mexico. *J. Shellfish Res.* 29(2):319-326.
- Calderon-Aguilera, L.E., E. a. Aragón-Noriega, E. Morales-Bojórquez, E. Alcántara-Razo, J. Chávez-Villalba. 2014. Reproductive cycle of the geoduck clam *Panopea generosa* at its southernmost distribution limit. *Mar. Biol. Res.* 10(1):61-72.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol.* 59(2):197-242.
- Campbell, A., C.W. Yeung, G. Dovey, Z. Zhang. 2004. Population biology of the pacific geoduck clam, *Panopea abrupta*, in experimental plots, Southern British Columbia, Canada. *J. Shellfish Res.* 23(3):661-673.
- Campbell, A., M.D. Ming. 2003. Maturity and growth of the Pacific geoduck clam, *Panopea abrupta*, in southern British Columbia, Canada. *J. Shellfish Res.* 22(1):85-90.
- Carroll, M.L., W.G. Ambrose, B.S. Levin, S.K. Ryan, A.R. Ratner, G.A. Henkes, M.J. Greenacre. 2011. Climatic regulation of *Clinocardium ciliatum* (bivalvia) growth in the northwestern Barents Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 302(1):10-20.
- Cerdenares-Ladrón De Guevara, G., E. Morales-Bojórquez, R. Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Mar. Biol. Res.* 7(5):488-499.
- Chen, Y. 2003. Quality of fisheries data and uncertainty in stock assessment. *Sci. Mar.* 67(Suppl. 1):75-87.
- Cheung, W.W.L., J.L. Sarmiento, J. Dunne, T.L. Frölicher, V.W.Y. Lam, M.L.D. Palomares, R. Watson, D. Pauly. 2012. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 3, 254-258p.
- Clark, G.R. 1974. Growth Lines in Invertebrate Skeletons. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2(1):77-99.
- Coan, E. V, P. Valentich-Scott, F.R. Bernard. 2000. Bivalve seashells of western North America. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara.
- Cortez-Lucero, G., J.A. Arreola-Lizárraga, J. Chávez-Villalba, E.A. Aragón-Noriega. 2011. Edad, crecimiento y mortalidad de la almeja de sifón, *Panopea globosa* (Bivalvia : Hiattellidae) en la región central del Golfo de California , México. *Rev.*

- Biol. Mar. Oceanogr. 46(3):453-462.
- Deriso, R.B., T.J. Quinn II, P.R. Neal. 1985. Catch-age analysis with auxiliary information. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42(4):815-824.
- Dunca, E., B.R. Schöne, H. Mutvei. 2005. Freshwater bivalves tell of past climates: But how clearly do shells from polluted rivers speak? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228:43-57.
- Epplé, V.M., T. Brey, R. Witbaard, H. Kuhnert, J. Pätzold. 2006. Sclerochronological records of *Arctica islandica* from the inner German Bight. *Holocene.* 16(5):763-769.
- Fabré, N.N., U. Saint-Paul. 1998. Annulus formation on scales and seasonal growth of the Central Amazonian anostomid *Schizodon fasciatus*. *J. Fish Biol.* 53:1-11.
- Falini, G., S. Albeck, S. Weiner, L. Addadi, G. Falini, S. Albeck, S. Weiner, L. Addadi. 1996. Control of Aragonite or Calcite Polymorphism by Mollusk Shell Macromolecules Published by : American Association for the Advancement of Science Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2890374> Control of Aragonite or Calcite Polymorphism by Mollusk Shell. *Science (80-)*. 271(5245):67-69.
- Fangue, N. a, M. Hofmeister, P.M. Schulte. 2006. Intraspecific variation in thermal tolerance and heat shock protein gene expression in common killifish, *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Biol.* 209(15):2859-72.
- Fontoura, N.F., A.A. Agostinho. 1996. Growth with seasonally varying temperatures: an expansion of the von Bertalanffy growth model. *J. Fish Biol.* 48(4):569-584.
- Fournier, D., C.P. Archibald. 1982. A general theory for analyzing catch at age data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:1195-1203.
- Freitas, T.M. da S., V.H.H. Almeida, L.F.D.A. Montag, R.M. Rocha, N.F. Fontoura. 2011. Seasonal changes in the gonadosomatic index , allometric condition factor and sex ratio of an auchenipterid catfish from eastern Amazonia. *9(4):839-847.*
- González-Peláez, S.S., I. Leyva-Valencia, S. Pérez-Valencia, D.B. Lluch-Cota. 2013. Distribution limits of the geoduck clams *Panopea generosa* and *P. globosa* on the Pacific coast of Mexico. *Malacologia.* 56(2):85-94.
- González-Peláez, S.S., E. Morales-Bojórquez, D.B. Lluch-Cota, S.E. Lluch-Cota, J.J. Bautista-Romero. 2015. Modeling Geoduck Growth: Multimodel Inference in *Panopea globosa* from the Southwestern Baja California Peninsula, Mexico. *J. Shellfish Res.* 34(1):101-112.
- Goodwin, C.L. 1976. Observations on spawning and growth of subtidal geoducks (*Panope generosa*, Gould). *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.* 65:49-58.
- Goodwin, C.L., B. Pease. 1989. Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest) - Pacific geoduck clam. *U. S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 82(11):14.

- Goodwin, C.L., B.C. Pease. 1991. Geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad, 1849), size, density, and quality as related to various environmental parameters in Puget Sound, Washington. *J. Shellfish Res.* 10(1):65-77.
- Gosling, E. 2003. Bivalve molluscs: biology, ecology and culture. Fishing News Books, Oxford.
- Grant, J., B. Thorpe. 1991. Effects of Suspended Sediment on Growth, Respiration, and Excretion of the Soft-Shell Clam (*Mya arenaria*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(Dabom 1983):1285-1292.
- Gribben, P.E., R.G. Creese. 2005. Age, Growth, and Mortality of the New Zealand Geoduck Clam, *Panopea zelandica* (Bivalvia: Hiatellidae) in Two North Islands Populations. *Bull. Mar. Sci.* 77(1):119-135.
- Grosjean, P. 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck , 1816). Université Libre de Bruxelles,
- Guadamud-Mejía, T.X. 2012. Desarrollo gonadal de la almeja *Panopea generosa* en Punta Canoas, Baja California, México. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada,
- Haas, D.L., D.A. Ebert, G.M. Cailliet. 2016. Comparative age and growth of the Aleutian skate, *Bathyraja aleutica*, from the eastern Bering Sea and Gulf of Alaska. *Environ. Biol. Fishes.*
- Haddon, M. 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Hallmann, N., B.R. Schöne, A. Strom, J. Fiebig. 2008. An intractable climate archive - Sclerochronological and shell oxygen isotope analyses of the Pacific geoduck, *Panopea abrupta* (bivalve mollusk) from Protection Island (Washington State, USA). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 269(1-2):115-126.
- Helama, S., M. Lindholm, M. Timonen, M. Eronen. 2004. Detection of climate signal in dendrochronological data analysis: a comparison of tree-ring standardization methods. *Theor. Appl. Climatol.* 79:239-254.
- Helser, T.E., H. Lai, B. a. Black. 2012. Bayesian hierarchical modeling of Pacific geoduck growth increment data and climate indices. *Ecol. Modell.* 247:210-220.
- Hidalgo-de-la-Toba, J.A., S.S. González-Peláez, E. Morales-Bojórquez, J.J. Bautista-Romero, D.B. Lluch-Cota. 2015. Geoduck *Panopea generosa* Growth at its southern distribution limit in north america using a multimodel inference approach. *J. Shellfish Res.* 34(1):91-99.
- Hilborn, R., M. Mangel. 1997. The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in population biology. Princeton Academic Press, Princeton, NJ.
- Hilborn, R., C.J. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assesment: choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, Inc., New York.

- Irlandi, E.A. 1996. The effects of seagrass patch size and energy regime on growth of a suspension-feeding bivalve. *J. Mar. Res.* 54(1):161-185.
- Irlandi, E.A., C.H. Peterson. 1991. Modification of animal habitat by large plants: mechanisms by which seagrasses influence clam growth. *Oecologia.* 87(3):307-318.
- Jacobson, L.D., N.C.H. Lo, J.T. Barnes. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 92(4):711-724.
- Jansen, J.M., A.E. Pronker, S. Kube, A. Sokolowski, J.C. Sola, M. a Marquiegui, D. Schiedek, S. Wendelaar Bonga, M. Wolowicz, H. Hummel. 2007. Geographic and seasonal patterns and limits on the adaptive response to temperature of European *Mytilus spp.* and *Macoma balthica* populations. *Oecologia.* 154(1):23-34.
- Jones, D.S., I. Thompson, W. Ambrose. 1978. Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. *Mar. Biol.* 47(1):63-70.
- Jones, D.S. 1983. Sclerochronology : Reading the record of the the Molluscan Shell: Annual growth increments in the shells of bivalve molluscs record marine climatic changes and reveal surprising longevity. *Am. Sci.* 71(4):384-391.
- Jones, D.S., I.R. Quitmyer, W.S. Arnold, D.C. Marellp. 1990. Annual shell banding, age, and growth rate of hard clams (*Mercenaria spp.*) from Florida. *J. Shellfish Res.* 9(1):215-225.
- Jones, D.S., I.R. Quitmyer. 1996. Marking Time with Bivalve Shells: Oxygen Isotopes and Season of Annual Increment Formation. *Palaios.* 11(4):340-346.
- Juneja, V.K., M.V. Melendres, L. Huang, J. Subbiah, H. Thippareddi. 2009. Mathematical modeling of growth of *Salmonella* in raw ground beef under isothermal conditions from 10 to 45 °C. *Int. J. Food Microbiol.* 131(2-3):106-111.
- Kastelle, C.R., T.E. Helser, B.A. Black, M.J. Stuckey, D. C. Gillespie, J. McArthur, D. Little, K. D. Charles, R.S. Khan. 2011. Bomb-produced radiocarbon validation of growth-increment crossdating allows marine paleoclimate reconstruction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 311(1-2):126-135.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fish. Res.* 81(2-3):229-235.
- Kilada, R. 2010. Validated age and growth estimates of two clam species in a saltwater lake on the Suez Canal in Egypt. *Egypt. J. Aquat. Biol. Fish.* 14(2):111-126.
- Kilada, R.W., D. Roddick, K. Mombourquette. 2007. Age determination, validation, growth and minimum size of sexual maturity of the Greenland smoothcockle (*Serripes groenlandicus*, Bruguiere, 1789) in Eastern Canada. *J. Shellfish Res.* 26(2):443-450.

- King, M. 2007. Fisheries Biology, Assessment and management. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Lessa, R., F.M. Santana. 2016. Growth of the dolphinfish *Coryphaena hippurus* from north-eastern Brazil with an appraisal of the efficacy of scales and otoliths for ageing. *J. Fish Biol.* 89(1):977-989.
- Leyva-Valencia, I., S.T. Álvarez-Castañeda, D.B. Lluch-Cota, S. González-Peláez, S. Pérez-Valencia, B. Vadopalas, P. Cruz-Hernández. 2012. Shell shape differences between two *Panopea* species and phenotypic variation among *P. globosa* at different sites using two geometric morphometrics approaches. *Malacologia.* 55(1):1-13.
- Leyva-Valencia, I., P. Cruz-Hernández, S.T. Álvarez-Castañeda, D.I. Rojas-Posadas, M.M. Correa-Ramírez, B. Vadopalas, D.B. Lluch-Cota. 2015. Phylogeny and Phylogeography of the Geoduck *Panopea* (Bivalvia: Hiatellidae). *J. Shellfish Res.* 34(1):11-20.
- Loague, K., R.E. Green. 1991. Statistical and graphical methods for evaluating solute transport models: Overview and application. *J. Contam. Hydrol.* 7(1-2):51-73.
- Lothead, J., D. Gillespie, C. Hand. 2012. Storm-induced anastrophic burial of the Pacific geoduck (*Panopea generosa*) on the west coast of Vancouver Island. *J. Shellfish Res.* 31(4):959-967.
- Lohmann, G., B.R. Schöne. 2013. Climate signatures on decadal to interdecadal time scales as obtained from mollusk shells (*Arctica islandica*) from Iceland. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 373:152-162.
- Luquin-Covarrubias, M.A., E. Morales-Bojórquez, S.S. González-Peláez, D.B. Lluch-Cota. 2016. Joint likelihood function based on multinomial and normal distributions for analyzing the phenotypic growth variability of geoduck clam *Panopea globosa*. *CalCOFI Rep.* 57:151-162.
- Lynn, R.J., S.J. Bograd, T.K. Chereskin, A. Huyer. 2003. Seasonal renewal of the California Current: The spring transition off California. *J. Geophys. Res.* 108(C8):3279.
- Lynn, R.J., J.J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J. Mar. Res.* 92:12947-12966.
- MacDonald, B.A., M.L.H. Thomas. 1980. Age determination of the soft-shell clam *Mya arenaria* using shell internal growth lines. *Mar. Biol.* 58(2):105-109.
- Mancilla-Peraza, M., E. Palacios-Hernández, G. López-Castillo. 1993. Hydrographic variability in Bahía Vizcaíno, Baja California, México. *Ciencias Mar.* 19(3):265-284.
- Mantua, N.J., S.R. Hare. 2002. The Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Oceanography*, 58, 35-44p.

- Marali, S., B.R. Schöne. 2015. Oceanographic control on shell growth of *Arctica islandica* (Bivalvia) in surface waters of Northeast Iceland — Implications for paleoclimate reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 420:138-149.
- Marin, F., G. Luquet. 2004. Molluscan shell proteins. *Gen. Palaeontol.* 3:469-492.
- Martínez-Fuentes, L.M., G. Gaxiola-Castro, E. Gómez-Ocampo, M. Kahru. 2016. Effects of interannual events (1997–2012) on the hydrography and phytoplankton biomass of Sebastián Vizcaíno Bay. *Ciencias Mar.* 42(2):81-97.
- Matta, M.E., T.E. Helser, B.A. Black. 2016. Otolith biochronologies reveal latitudinal differences in growth of Bering Sea yellowfin sole *Limanda aspera*. *Polar Biol.* 1-13.
- Morsán, E., P. Zaidman, M. Ocampo-Reinaldo, N. Ciocco. 2010. Population structure, distribution and harvesting of southern geoduck, *Panopea abbreviata*, in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Sci. Mar.* 74(4):763-772.
- Morsán, E., N.F. Ciocco. 2004. Age and growth model for the southern geoduck, *Panopea abbreviata*, off Puerto Lobos (Patagonia, Argentina). *Fish. Res.* 69:343-348.
- Moura, P., M.B. Gaspar, C.C. Monteiro. 2009. Age determination and growth rate of a *Callista chione* population from the southwestern coast of Portugal. *Aquat. Biol.* 5:97-106.
- Negus, C.L. 1966. A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.* 35(3):513-532.
- Neter, J., M.H. Kutner, J. Nachtschien, W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. McGraw-Hill/Irwin, Chicago.
- Newell, C.R., D.J. Wildish, B.A. Macdonald. 2001. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 262:1-21.
- Nielsen, J.K., S. Helama, B. Schöne. 2008. Shell Growth History of Geoduck Clam (*Panopea abrupta*) in Parry Passage, British Columbia, Canada: Temporal Variation in Annuli and the Pacific Decadal Oscillation. *J. Oceanogr.* 64:951-960.
- Nielsen, J.K., J.K. Nielsen. 2009. Geoducks (*Panopea abrupta*) as isotopic bioarchives of seasonality in the climate of British Columbia. *Ecol. Res.* 24(5):987-995.
- Noakes, D.J., A. Campbell. 1992. Use of Geoduck Clams to Indicate Changes in the Marine Environment of Ladysmith Harbour, British Columbia. *Environmetrics.* 3(1):81-97.
- Okamura, H., A.E. Punt, Y. Semba, M. Ichinokawa. 2013. Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age

- verification. *J. Fish Biol.* 82(4):1239-49.
- Okamura, H., Y. Semba. 2009. A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66(5):771-780.
- Orensanz, J.M., R. Hilborn, A.M. Parma. 2000. Harvesting Methuselah's clams- Is the geoduck fishery sustainable, or just apparently so? *Can. Stock Assessment Secr. Res. Doc.* 175:2-65.
- Orensanz, J.M.L., C.M. Hand, A.M. Parma, J. Valero. 2004. Precaution in the harvest of Methuselah's clams — the difficulty of getting timely feedback from slow-paced dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61:1355-1372.
- Palacios-Hernández, E., M.L. Argote-Espinosa, A. Amador-Buenrostro, M. Mancilla-Peraza. 1996. Simulación de la circulación barotrópica inducida por viento en Bahía Sebastián Vizcaíno, B. C. *Atmósfera.* 9(3):171-188.
- Pearson, G.A., A. Lago-Leston, C. Mota. 2009. Frayed at the edges: Selective pressure and adaptive response to abiotic stressors are mismatched in low diversity edge populations. *J. Ecol.* 97(3):450-462.
- Perry, A.L., P.J. Low, J.R. Ellis, J.D. Reynolds. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science.* 308(5730):1912-5.
- Peterson, W.T., R.I.C. Brodeur, J.A. Hildebrand. 2014. State of the California Current 2013 – 14 : El Niño Looming. *CalCOFI Reports.* 55:51-87.
- Piercy, A.N., J.K. Carlson, J.A. Sulikowski, G.H. Burgess. 2007. Age and growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the north-west Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Mar. Freshw. Res.* 58(1):34-40.
- Pitcher, T.J., P.D.M. Macdonald. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. *J. Appl. Ecol.* 10(2):599-606.
- Pörtner, H.O., R. Knust. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science.* 315(5808):95-97.
- Poulain, C., A. Lorrain, J. Flye-Sainte-Marie, E. Amice, E. Morize, Y.M. Paulet. 2011. An environmentally induced tidal periodicity of microgrowth increment formation in subtidal populations of the clam *Ruditapes philippinarum*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 397(1):58-64.
- Prince, E.D., D.W. Lee, S.A. Berkeley. 1988. Use of marginal increment analysis to validate the anal spine method for ageing atlantic swordfish and other alternatives for age determination. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT.* 27:194-201.
- Provan, J., C.A. Maggs. 2011. Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate change. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279(1726):39-47.
- Quinn II, T.J., R.B. Deriso. 1999. Quantitative fish dynamics. Oxford University

Press, New York.

- Restrepo, V.R., R.A. Watson. 1991. An approach to modeling crustacean egg-bearing fractions as a function of size and season. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(8):1431-1436.
- Reynolds, D.J., C.A. Richardson, J.D. Scourse, P.G. Butler, P. Hollyman, A. Román-González, I.R. Hall. 2017. Reconstructing North Atlantic marine climate variability using an absolutely-dated sclerochronological network. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 465:333-346.
- Richardson, C.A., R. Seed, E. Naylor. 1990. Use of internal growth bands for measuring individual and population growth rates in *Mytilus edulis* from offshore production platforms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66:259-265.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. *Fish Physiology Vol. VIII.* Academic Press, Inc., New York.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38:1128-1140.
- Schöne, B.R. 2003. A «clam-ring» master-chronology constructed from a short-lived bivalve mollusc from the northern Gulf of California, USA. *Holocene.* 13(1):39-49.
- Schöne, B.R., A.D. Freyre Castro, J. Fiebig, S.D. Houk, W. Oschmann, I. Kröncke. 2004. Sea surface water temperatures over the period 1884-1983 reconstructed from oxygen isotope ratios of a bivalve mollusk shell (*Arctica islandica*, southern North Sea). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 212:215-232.
- Schöne, B.R., E. Dunca, J. Fiebig, M. Pfeiffer. 2005a. Mutvei's solution: An ideal agent for resolving microgrowth structures of biogenic carbonates. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228:149-166.
- Schöne, B.R., J. Fiebig, M. Pfeiffer, R. Gleß, J. Hickson, A.L. a Johnson, W. Dreyer, W. Oschmann. 2005b. Climate records from a bivalved Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228:130-148.
- Schöne, B.R., N.A. Page, D.L. Rodland, J. Fiebig, S. Baier, S.O. Helama, W. Oschmann. 2007. ENSO-coupled precipitation records (1959-2004) based on shells of freshwater bivalve mollusks (*Margaritifera falcata*) from British Columbia. *Int. J. Earth Sci.* 96(3):525-540.
- Schöne, B.R. 2008. The curse of physiology - Challenges and opportunities in the interpretation of geochemical data from mollusk shells. *Geo-Marine Lett.* 28(5-6):269-285.
- Schwartzmann, C., G. Durrieu, M. Sow, P. Ciret, C.E. Lazareth, J.C. Massabuau. 2011. In situ giant clam growth rate behavior in relation to temperature: A one-year coupled study of high-frequency noninvasive valvometry and

- sclerochronology. *Limnol. Oceanogr.* 56(5):1940-1951.
- Seed, R., R.A. Brown. 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *J. Anim. Ecol.* 47(1):283-292.
- Shaul, W., L. Goodwin. 1982. Geoduck (*Panope generosa*: Bivalvia) age as determined by internal growth lines in the shell. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:632-636.
- Simpfendorfer, C.A., J. Chidlow, R. McAuley, P. Unsworth. 2000. Age and growth of the whiskery shark, *Furgaleus macki*, from southwestern Australia. *Environ. Biol. Fishes.* 58:335-343.
- Sloan, N.A., S.M.C. Robinson. 1984. Age and gonad development in the geoduck clam *Panope abrupta* (Conrad) from Southern British Columbia, Canada. *J. Shellfish Res.* 4(2):131-137.
- Smith, J., P. Smith, T. Addiscott. 1996. Quantitative methods to evaluate and compare Soil Organic Matter (SOM) Models. *Evaluation of Soil Organic Matter Models.* 181-199p.
- Sobral, P., J. Widdows. 2000. Effects of increasing current velocity, turbidity and particle-size selection on the feeding activity and scope for growth of *Ruditapes decussatus* from Ria Formosa, southern Portugal. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 245(1):111-125.
- Sørensen, J.G., T.N. Kristensen, V. Loeschcke. 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecol. Lett.* 6(11):1025-1037.
- Spiegelhalter, D.J., N.G. Best, B.P. Carlin, A. van der Linde. 2002. Bayesian Measures of Model Complexity and Fit. *J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.* 64(4):583-639.
- Steinhardt, J., P.G. Butler, M.L. Carroll, J. Hartley. 2016. The Application of Long-Lived Bivalve Sclerochronology in Environmental Baseline Monitoring. *Front. Mar. Sci.* 3(September):1-26.
- Strom, A., R.C. Francis, N.J. Mantua, E.L. Miles, D.L. Peterson. 2004. North Pacific climate recorded in growth rings of geoduck clams: A new tool for paleoenvironmental reconstruction. *Geophys. Res. Lett.* 31(6):L06206.
- Sulikowski, J.A., M.D. Morin, S.H. Suk, W.H. Howell. 2003. Age and growth estimates of the winter skate (*Leucoraja ocellata*) in the western Gulf of Maine. *Fish. Bull.* 101:405-413.
- Sulikowski, J.A., J. Kneebone, S. Elzey, J. Jurek, P.D. Danley, W.H. Howell, P.C.W. Tsang. 2005. Age and growth estimates of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. *Fish. Bull.* 103(1):161-168.
- Takesue, R.K., A. van Geen, J.D. Carriquiry, E. Ortiz, L. Godínez-Orta, I. Granados, M. Saldívar, L. Ortlieb, R. Escribano, N. Guzman, J.C. Castilla, M. Varas, M. Salamanca, C. Figueroa. 2004. Influence of coastal upwelling and El Niño—

- Southern Oscillation on nearshore water along Baja California and Chile: Shore-based monitoring during 1997–2000. *J. Geophys. Res.* 109:1-14.
- Thompson, I., D.S. Jones, D. Dreibelbis. 1980. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Mollusca: Bivalvia). *Mar. Biol.* 57(1):25-34.
- Thórarinsdótti, G.G. 1999. Lifespan of two long-lived bivalves, *Arctica islandica* and *Panopea generosa*. *Phuket Mar. Biol. Cent. Spec. Publ. no.* 19(1):41-46.
- Urban, H.J. 2002. Modeling growth of different developmental stages in bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 238(1938):109-114.
- Vadopalas, B., C. Weidman, E.K. Cronin. 2011. Validation of age estimation in geoduck clams using the bomb radiocarbon signal. *J. Shellfish Res.* 30(2):303-307.
- Vadopalas, B., J.P. Davis, C.S. Friedman. 2015. Maturation, Spawning, and Fecundity of the Farmed Pacific Geoduck *Panopea generosa* in Puget Sound, Washington . *J. Shellfish Res.* 34(1):31-37.
- Valero, J.L., C. Hand, J.M. Orensanz, A.M. Parma, D. Armstrong, R. Hilborn. 2004. Geoduck (*Panopea abrupta*) recruitment in the Pacific northwest: long-term changes in relation to climate. *CalCOFI Rep.* 45:80-86.
- Wakefield, C.B., I.C. Potter, N.G. Hall, R.C.J. Lenanton, S.A. Hesp. 2016. Timing of growth zone formations in otoliths of the snapper, *Chrysophrys auratus*, in subtropical and temperate waters differ and growth follows a parabolic relationship with latitude. *ICES J. Mar. Sci.* doi:10.1093/icesjms/fsw137.
- Walliser, E.O., B.R. Schöne, T. Tütken, J. Zirkel, K.I. Grimm, J. Pross. 2015. The bivalve *Glycymeris planicostalis* as a high-resolution paleoclimate archive for the Rupelian (Early Oligocene) of central Europe. *Clim. Past.* 11:653-668.
- Wang, C., R. Weisberg. 2000. The 1997 – 98 El Niño Evolution Relative to Previous El Niño Events. *Phys. Oceanogr.* 13:488-501.
- Wang, Y., Q. Liu. 2006. Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of stock–recruitment relationships. *Fish. Res.* 77:220-225.
- Weymouth, F.W. 1923. The Life-History and Growth of the Pismo Clam (*Tivela stultorum* Mawe). *Calif. Fish Game Comm. Fish Bull. no.7.* 1-119.
- Weymouth, F.W., H.C. McMillin, W.H. Rich. 1931. Latitude and relative growth in the razor clam, *Siliqua patula*. *J. Exp. Biol.* 8:228-249.
- Weymouth, F.W., H.C. McMillin. 1930. The relative growth and mortality of the Pacific razor clam (*Siliqua patula*, Dixon), and their bearing on the commercial fishery. *Bull. Bur. Fish.* 1099(543):567.
- Weymouth, F.W., S.H. Thompson. 1930. The Age and Growth of the Pacific Cackle

- (*Cardium corbis*, Martyn). Bulliten Bur. Fish. 46:633-641.
- Wilber, D.H., D.G. Clarke. 2001. Biological effects of suspended sediments: a review of suspended sediment impacts on fish and shellfish with relation to dredging activities in estuaries. North Am. J. Fish. Manag. 21(October 2012):855-875.
- Wolter, K., M.S. Timlin. 2011. El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI.ext). Int. J. Climatol. 31(7):1074-1087.
- Wyllie, J.G. 1960. The water masses of Sebastian Vizcaino Bay. Calif. Coop. Ocean. Fish. Investig. VIII:83-93.
- Zaidman, P.C., E. Morsan. 2015. Growth variability in a metapopulation: The case of the southern geoduck (*Panopea abbreviata*). Fish. Res. 172:423-431.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Zaytsev, O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante, A. Gallegos-Garcia. 2003. Coastal upwelling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. J. Oceanogr. 59:489-502.
- Zhang, Z., A. Campbell. 2004. Natural mortality and recruitment rates of the Pacific geoduck clam (*Panopea abrupta*) in experimental plots. J. Shellfish Res. 23(3):675-682.
- Zhang, Z., C. Hand. 2006. Recruitment patterns and precautionary exploitation rates for geoduck (*Panopea abrupta*) populations in British Columbia. J. Shellfish Res. 25(2):445-453.
- Zhu, G., X. Dai, L. Xu, Y. Zhou. 2010. Reproductive biology of Bigeye Tuna, *Thunnus obesus*, (Scombridae) in the eastern and central tropical Pacific Ocean. Environ. Biol. Fishes. 88(3):253-260.
- Zimmerman, D.W. 1994. A Note on the Influence of Outliers on Parametric and Nonparametric Tests. J. Gen. Psychol. 121(4):391-401.
- Zimmerman, D.W. 1998. Invalidation of Parametric and Nonparametric Statistical Tests by Concurrent Violation of Two Assumptions. J. Exp. Educ. 67(1):55-68.