



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
CARRERA DE BIOLOGÍA

LABORATORIO DE BIOMETRÍA Y BIOLOGÍA PESQUERA

“Estimación de la edad y modelación del crecimiento por  
lectura de opérculos de *Vasula speciosa* (Valenciennes, 1832)  
(Muricidae: Gastropoda) de Puerto Ángel y costas cercanas, en  
Oaxaca, México”

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**BIÓLOGA**

PRESENTA:

**HILDA RANGEL ROCHA**

DIRECTORA DE TESIS:

**M. EN C. VERÓNICA MITSUI SAITO QUEZADA**

ASESOR INTERNO:

**DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE**



CIUDAD DE MÉXICO, MAYO 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
"ZARAGOZA"  
DIRECCIÓN

**JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR  
P R E S E N T E,**

Comunico a usted que la alumna **RANGEL ROCHA HILDA**, con número de cuenta **412013779**, de la carrera de Biología, se le ha fijado el día **05 de junio de 2018** a las **17:00 hrs.**, para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

- PRESIDENTE** M. en C. ERNESTO MENDOZA VALLEJO
- VOCAL** M. en C. VERÓNICA MITSUI SAITO QUEZADA
- SECRETARIO** Dr. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
- SUPLENTE** M. en C. ARMANDO CERVANTES SANDOVAL
- SUPLENTE** M. en C. GABRIELA SELENE ORTIZ BURGOS

El título de la tesis que presenta es: **Estimación de la edad y modelación del crecimiento por lectura de opérculos de *Vasula speciosa* (Valenciennes, 1832) (Muricidae: Gastropoda) de Puerto Ángel y costas cercanas, en Oaxaca, México.**

Upóón de titulación: Tesis

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARÉ EL ESPÍRITU"  
Ciudad de México, a 21 de mayo de 2018

**DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ**  
DIRECTOR

RECIBIDO  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES "ZARAGOZA"  
DIRECCIÓN

RECIBIÓ  
OFICINA DE EXÁMENES PROFESIONALES Y DE GRADO

RECIBIÓ  
M. EN C. ARMANDO CERVANTES SANDOVAL  
JEFE DE CARRERA

七  
転  
び  
八  
起  
き

N a n a k o r o b i y a o k i

“Cae nueve veces, levántate ocho.”

- *Proverbio japonés*

“Lo que sabemos es una gota de agua; lo que ignoramos es un océano.”

– *Isaac Newton*

“Estoy entrando en la verdad, en la naturaleza.”

– *Paul Gauguin*

# Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, por abrirme sus puertas, nutrirme académicamente a través de sus profesores y permitirme realizar mis estudios de licenciatura.

A la **M. en C. Verónica Mitsui Saito Quezada**, quien junto con el **Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte**, me brindaron vasto conocimiento, guiándome por el camino adecuado para concluir esta etapa, por el gran apoyo, asesoría y paciencia constantes durante mi último año de carrera y durante la elaboración de esta tesis en el LBBP.

Al **M. en C. Ernesto Mendoza Vallejo**; el **M. en C. Armando Cervantes Sandoval** y la **M. en C. Gabriela Selene Ortiz Burgos** por las valiosas observaciones, disposición y tiempo dedicado a la revisión de este trabajo.

A todos mis compañeros del LBBP por su ayuda y compañía.

El presente trabajo fue realizado con el apoyo de los proyectos PAPIIME: EN206213 y PE207417.

# Dedicatoria

*A Dios, por siempre colmarme de bendiciones; por permitirme alcanzar una meta más.*

*A mis padres por todo su arduo trabajo para darme la posibilidad de estudiar y alentarme a seguir.*

*A mi mamá, Hilda Rocha, por siempre dar todo de sí y ser mi gran ejemplo de persona a seguir.*

*A mi papá, J. Arturo Rangel, por brindarme todo el apoyo que necesito sin escatimar.*

*A mi hermanita, Bea, por hacer de toda situación algo divertido.*

*A Alejandro Reyes, por sus ánimos en los momentos difíciles, por todo su cariño, innumerables atenciones, e invaluable apoyo durante todo este tiempo a mi lado.*

*A todos aquellos que hicieron el camino más ameno.*

*A mis colegas Kristopher, Circe Itzel, Carlos Fernando, Viviana Axel, por su amistad y todas las experiencias vividas a lo largo de la carrera.*

GRACIAS

# Índice

Índice de figuras .....	VIII
Índice de cuadros.....	XII
Resumen .....	1
Introducción .....	3
Diagnos de la especie .....	8
Antecedentes .....	11
Zona de estudio .....	12
Justificación .....	17
Hipótesis .....	17
Objetivos .....	18
Material y Métodos .....	19
Trabajo de campo .....	19
Trabajo de laboratorio .....	19
Trabajo de gabinete .....	22
Resultados .....	29
Material de estudio .....	29
Dimorfismo sexual por tallas .....	30
Estructura de tamaños de población .....	31
Proporción sexual .....	39
Relación peso-longitud .....	40
Modelación del crecimiento .....	47
Parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB).....	49
T <sup>2</sup> de Hotelling .....	54

Validación del crecimiento .....	54
Composición por edades .....	61
Discusión .....	62
Material de estudio y dimorfismo sexual .....	62
Estructura de tamaños de población .....	63
Proporción sexual .....	64
Relación peso-longitud .....	65
Modelación del crecimiento .....	66
Parámetros de la función de crecimiento de	
von Bertalanffy (FCVB) y $T^2$ de Hotelling.....	67
Validación del crecimiento .....	69
Composición por edades .....	73
Conclusiones .....	74
Algunas consideraciones bioeconómicas .....	76
Bibliografía .....	77

# Índice de figuras

## FIGURA

1. *Vasula speciosa* y su clasificación taxonómica (Bouchet, 2012 En: MolluscaBase, 2017)..... 9
2. Distribución de *Vasula speciosa* registrada en México .....10
3. Distribución oceánica de *Vasula speciosa*, se resalta la zona de intermareal rocoso en donde se puede encontrar a poca profundidad. Tomada de Beresi et al., 2012. ....10
4. Imágenes satelitales y representaciones geográficas de la zona de estudio.
  - A) Se resaltan algunas de las playas con alto valor turístico de la zona.
  - B) Se resalta la bahía de Puerto Ángel. ....14
5. Imagen satelital del Golfo de Tehuantepec; en donde se puede apreciar que la plataforma continental es más extensa. Tomada de Google Imagery (2018). ....16
6. Algunos pasos del trabajo en campo y laboratorio.
  - A) Un individuo de *V. speciosa* al momento de la colecta, regularmente los gasterópodos de esta especie no presentan un periostraco muy grueso en su concha y los epibiontes son mayormente ausentes. Sin embargo constantemente presentaron algas fuertemente adheridas a la concha.
  - B) Una muestra de la diversidad de los moluscos de la zona de estudio extraídos por los buzos del lugar. C) Organismos en el laboratorio antes de ser analizados. D) Concha de un caracol a la que fue necesario cortar longitudinalmente para la extracción de órganos. Se aprecian las distintas partes de ésta, tales como la columnella, las espiras y la apertura. ....19
7. Biometría de *V. speciosa* en el laboratorio.
  - A) Alto, largo y ancho de la concha. B) Gónada, glándula digestiva, callo y opérculo.
  - C) Órgano reproductor masculino, encontrándose unos milímetros arriba de los ojos.
  - D) Opérculo visto a luz reflejada, y manera en que fueron medidos su alto y ancho.
  - E) Opérculo visto mediante luz reflejada.....20

8.	Lectura de marcas de crecimiento en opérculos de <i>V. speciosa</i> .	
	A) Opérculo completo en donde fue posible realizar el conteo de anillos partiendo del foco. B) Se resalta con las líneas punteadas los márgenes laterales que fueron de ayuda para estimar la ubicación del foco en los opérculos incompletos (en este caso particular el opérculo presentaba una curvatura cóncava por lo que el “semitriángulo” luce más curvo que en el inciso D)).	
	B) Opérculo incompleto en donde no es posible visualizar el foco del mismo. D) Se resalta con líneas punteadas los márgenes laterales y el punto donde convergen para así poder estimar la posible ubicación del foco.....	22
9.	Diagrama lineal de puntos de la población con respecto al largo de la concha. ....	31
10.	Histogramas mensuales de la población con respecto al largo de la concha.....	32
11.	Distribución poblacional sobreesuavizada de <i>V. speciosa</i> con amplitud de banda de Scott ( $h=0.19$ ). ....	33
12.	Distribución de tallas con amplitud de banda óptima de Silverman ( $h=0.15$ ) .....	33
13.	Distribución de tallas con amplitud de banda de la mitad del óptimo ( $h=0.07$ ) con modas resaltadas. ....	34
14.	Distribución de tallas para Hembras con amplitud de banda de la mitad del óptimo ( $h=0.09$ ) con modas resaltadas. ....	35
15.	Distribución de tallas por EDKs por muestreo para hembras. ....	36
16.	Distribución de tallas para Machos con amplitud de banda de la mitad del óptimo ( $h=0.07$ ) con modas resaltadas. ....	37
17.	Distribución de tallas por EDKs por muestreo para machos. ....	38
18.	Relación peso total – largo de la concha para machos.....	41
19.	Relación peso total – largo de la concha para hembras.....	41

20. Relación peso total – largo de la concha para la población. ....	41
21. Relación peso blando – largo de la concha para machos. ....	42
22. Relación peso blando – largo de la concha para hembras. ....	43
23. Relación peso blando – largo de la concha para la población. ....	43
24. Relación peso del callo – largo de la concha para machos. ....	44
25. Relación peso del callo – largo de la concha para hembras. ....	45
26. Relación peso del callo – largo de la concha para la población. ....	46
27. Diagrama de cajas poblacional para la distancia del foco a cada anillo de los opérculos.....	46
28. Diagrama de cajas para machos para la distancia del foco a cada anillo de los opérculos.....	47
29. Diagrama de cajas para hembras para la distancia del foco a cada anillo de los opérculos.....	48
30. Gráfico de dispersión del largo de la concha contra la edad de machos de <i>V. speciosa</i> .....	48
31. Gráfico de von Bertalanffy para machos de <i>V. speciosa</i> .....	50
32. Gráfico de dispersión del largo de la concha contra la edad de hembras de <i>V. speciosa</i> . ....	51
33. Gráfico de von Bertalanffy para hembras de <i>V. speciosa</i> .....	51
34. Gráfico de dispersión del largo de la concha contra la edad poblacional de <i>V. speciosa</i> . ....	52
35. Gráfico de von Bertalanffy para la población de <i>V. speciosa</i> . ....	52
36. Curvas de crecimiento para machos, hembras y la población de <i>V. speciosa</i> .....	53
37. Porcentaje de opérculos con bordes hialinos y opacos por fecha de colecta –en donde la cantidad de organismos colectados fue mayor a uno– para la población de <i>V. speciosa</i> . ....	53
38. Porcentaje del total de opérculos con bordes hialinos y opacos por fecha de colecta para la población de <i>V. speciosa</i> . ....	55
39. Valores medios por fecha de muestro para los valores del incremento marginal, población de <i>V.</i> <i>speciosa</i> . ....	55
40. Gráfico de la razón del incremento marginal – niveles de clorofila-a promedio por muestreo..	57
41. Gráfico de la razón del incremento marginal – temperatura superficial media por muestreo...	57
42. Gráfico de la razón del incremento marginal – índice gonadosomático por muestreo. ....	58

43. Gráfico de la razón del incremento marginal – índice gonadosomático por muestreo. Tomando en conjunto el peso de la gónada + glándula digestiva para obtener el IGS. ....	59
44. Gráfico de la razón del incremento marginal – factor de condición por muestreo. ....	60
45. Gráfico de la condición somática– índices gonadosomáticos por muestreo. ....	60
46. Gráfico del porcentaje de machos, hembras e indeterminados de <i>V. speciosa</i> con respecto a la edad. ....	61

# Índice de Cuadros

## CUADRO

1. Resumen estadístico de los datos biológicos de <i>Vasula speciosa</i> . ....	29
2. Número de individuos machos, hembras e indeterminados recolectados en cada muestreo. ...	29
3. Valores de P para las pruebas de Kolmogorov-Smirnov de las variables. ....	30
4. Modas poblacionales con ancho de banda 0.07 (mitad del óptimo de Silverman) .....	34
5. Modas para Hembras con ancho de banda 0.09 (mitad del óptimo de Silverman) .....	35
6. Modas para Machos con ancho de banda 0.07 (mitad del óptimo de Silverman) .....	37
7. Proporción sexual por muestreo de <i>V. speciosa</i> .....	39
8. Parámetros de regresiones para logaritmo natural de largo de la concha-peso total y regresión no lineal por sexo y sus valores estadísticos (valores ajustados de $r^2$ ). ....	40
9. Cuadro 9. Parámetros de regresiones para logaritmo natural de largo de la concha-peso blando y regresión no lineal por sexo y sus valores estadísticos (valores ajustados de $r^2$ ). ....	42
10. Parámetros de regresiones para logaritmo natural de largo de la concha-peso callo y regresión no lineal por sexo y sus valores estadísticos (valores ajustados de $r^2$ ). ....	44
11. Parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy por regresión no lineal. ....	50
12. Prueba de $T^2$ de Hotelling para comparación de parámetros de la FCVB de machos y hembras de <i>V. speciosa</i> . ....	54
13. Porcentaje de opérculos con borde hialino por muestreo. ....	56
14. Composición por edades y sexo para individuos de <i>V. speciosa</i> . ....	60

# RESUMEN

Se estimaron la edad y el crecimiento del caracol *Vasula speciosa* mediante el método esclerocronológico de lectura de marcas de crecimiento en el opérculo. Se analizaron 191 individuos de la captura comercial artesanal de agosto de 2013 a agosto de 2015 en Puerto Ángel y costas aledañas en el estado de Oaxaca, de los cuales se obtuvieron datos del largo (LAR)  $\bar{x}=2.89\text{cm}$ , alto (AL)  $\bar{x}=2.08\text{cm}$ , ancho (AN)  $\bar{x}=2.55\text{cm}$ , peso total (PT)  $\bar{x}=8.38\text{g}$ , peso blando (PB)  $\bar{x}=1.09\text{g}$ , peso callo (PC)  $\bar{x}=0.4\text{g}$ , peso gónada (PG)  $\bar{x}=0.12\text{g}$  y peso glándula digestiva (PGD)  $\bar{x}=0.06\text{g}$ .

Para reconocer las posibles cohortes en la muestra total, la estructura de tamaños de población se analizó con estimadores de densidad por kernel (gaussiano), con banda sobresuavizada de la mitad del óptimo de Silverman, encontrando así 7 probables cohortes en la población. La proporción sexual fue 1M:1H según la prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$ . No se encontró dimorfismo sexual estadísticamente significativo entre las variables morfométricas analizadas. Los estimadores de la relación LAR-PT fueron:  $\mathbf{a}=0.45$ ,  $\mathbf{b}=2.73$  y  $\mathbf{r}^2=0.98$ , de la relación LAR-PB fueron:  $\mathbf{a}=0.039$ ,  $\mathbf{b}=3.09$  y  $\mathbf{r}^2=0.96$  y de la relación PC-LAR fueron:  $\mathbf{a}=0.018$ ,  $\mathbf{b}=2.90$  y  $\mathbf{r}^2=0.95$ .

Se utilizó el método esclerocronológico básico de lectura de marcas de crecimiento en opérculos de *V. speciosa* por medio de luz reflejada. El análisis de estas marcas mostró edades de 8 a 13 años. Los datos se ajustaron al modelo de von Bertalanffy resultando las ecuaciones:  $L_t = 3.89(1 - e^{-0.083(t+1.707)})$  para la población ( $r^2=0.982$ );  $L_t = 3.74(1 - e^{-0.11(t-0.63)})$  para machos ( $r^2=0.984$ ); y  $L_t = 4.40(1 - e^{-0.050(t+5.61)})$  para hembras ( $r^2=0.979$ ). La prueba de  $T^2$  de Hotelling indicó que ambos sexos crecen de manera diferente, esta diferencia estuvo marcada (valores críticos de  $F$ ) por la diferencia de los parámetros de curvatura (13.797), las  $t_0$  (8.598), y finalmente por las longitudes asintóticas (4.509).

La banda hialina en el opérculo fue la que mostró mayor crecimiento en comparación con la banda opaca. El análisis de la característica de borde del opérculo sugirió más de un probable periodo de crecimiento durante el año en *V. speciosa*, confirmándose mediante el análisis de incremento marginal (IM), sugiriendo la formación de tres anillos durante el año.

Los niveles de clorofila-a promedio mostraron una relación con el IM. Además, se encontró una relación entre el IGSG y el IM, mostrando que cuando la condición reproductiva de *V. speciosa* aumenta, el crecimiento somático en el opérculo se ve disminuido y viceversa. Contrariamente, se encontró una relación significativa entre el IGSD y el IM, mostrando generalmente un aumento en el crecimiento somático cuando la condición reproductiva también aumentaba. El factor de condición (K) reveló una probable relación con el crecimiento del opérculo, existió una mejor condición en los

periodos de crecimiento y una disminución en el mismo cuando la condición del caracol también se vio disminuida. Si bien el comportamiento del IGSG y el IGSD se mostró diferente, en ambos casos se apreció una disminución en la condición reproductiva cuando la condición somática aumenta, y viceversa. Se encontró un probable reclutamiento en noviembre del 2014 en los EDKs mensuales. Las clases de edad más representativas se encontraron de 3 a 4 años con largo de concha promedio de  $2.44\text{cm}\pm 0.38\text{cm}$ .

Se sugiere que la lectura de marcas de crecimiento por luz reflejada en organismos de la familia Muricidae con opérculos de tipo córneo preferentemente debe estar respaldada con otros análisis como lo son las lecturas de marcas de crecimiento en opérculos mediante cortes transversales de éstos, lecturas de marcas en concha, seguimiento del crecimiento por marcaje y recaptura, entre otros, esto con el fin de obtener el menor ruido posible en los resultados debido a las diferentes problemáticas que se presentan en laboratorio respecto a las características de los opérculos.

# Introducción

A nivel mundial, la captura de las pesquerías ha experimentado un incremento sustancial durante los últimos 70 años. A principios de los años 50's el total de captura era aproximadamente de 20 millones de toneladas métricas (mmt), y para 1996 este valor ascendió a la cantidad de 121 mmt (FAO, 1998a en: Leiva & Castilla, 2002). Además, respecto a las pesquerías a pequeña escala, particularmente las de invertebrados bénticos han tenido un papel importante en el desarrollo de nuevos principios para el manejo de los recursos pesqueros (Leiva & Castilla, 2002).

En México, siendo éste un país en el que se desarrollan pesquerías, es necesario contar con medidas administrativas que promuevan la explotación sustentable de los recursos en el marco de una pesca responsable; y gran parte de los componentes sociales, biológicos y técnicos necesarios para este fin, provienen de la observación, la cooperación y la investigación realizada por científicos dentro de las comunidades pesqueras (Leiva & Castilla, 2002). Así, la instrumentación de esas medidas se debe realizar considerando las diferentes fuentes de información involucradas en el complejo sistema biotecnológico-socio-económico que conforma a las pesquerías (Kesteven, 1973, citado en Ramírez-Rodríguez *et al.*, 2009).

En este contexto, es de resaltar que las características del mar mexicano, tales como la presencia de amplias zonas litorales de plataforma continental, permiten la subsistencia de numerosas especies de moluscos marinos, entre ellos los caracoles (Ríos-Jara *et al.* 2006; Castillo-Rodríguez, 2014), los cuales a lo largo de los años han sido aprovechados no sólo como fuente de alimento, sino también apreciados por el atractivo de sus formas y colores de conchas desde tiempos remotos alrededor del mundo al usarlos como piezas de ornato e incluso como artículos de uso simbólico (Gutiérrez & Cabrera, 2008 citado en Gutiérrez & Cabrera, 2012; Assefa *et al.*, 2008).

Dentro del territorio marítimo mexicano, conocido por sus singulares características tales como diversidad; su posición en el sur del país; su posición en las zonas tropicales del continente americano, le han conferido al estado de Oaxaca, una amplia y compleja heterogeneidad de climas, dando lugar a una riqueza de ecosistemas y especies de seres vivos, haciendo de este, uno de los estados con mayor biodiversidad del país (García-Mendoza *et al.*, 2004). 597.5 km de litorales en la Costa Oaxaqueña (5.15% del total nacional) colindante con el Océano Pacífico y su gran variedad de especies existentes en esta área hace propicio el desarrollo de una fuerte actividad pesquera (CONAPESCA, 2010).

Los moluscos constituyen el filo más grande de invertebrados después de los artrópodos. La clase Gasterópoda es sin duda la más rica entre los moluscos con más de 75 000 especies vivientes descritas y unas 15 000 fósiles. Tiene un registro continuo desde el Cámbrico y ha experimentado la radiación adaptativa más extensa de todos los moluscos (Cameron & Cook, 1996, Waldén, 1995 citados en Yanes *et al.*, 2004; Barnes, 1985). El orden Neogastropoda es el más rico con más de 10 000 especies. Este grupo de caracoles son casi exclusivamente carnívoros y la mayoría son depredadores activos. Son importantes ecológicamente en muchas comunidades, y su radiación adaptativa se refleja en su complejo repertorio de métodos de alimentación y comportamientos (Barco *et al.*, 2010).

Los gasterópodos marinos han sido objeto de estudio a nivel internacional desde hace más de un siglo (Ríos-Jara, *et al.*, 2006; Castillo-Rodríguez, 2014), sin embargo, las investigaciones realizadas sobre este grupo a nivel nacional han sido principalmente en aspectos de diversidad y abundancia. En cuanto a estudios ecológicos - pesqueros en México, son escasos los trabajos encontrados y resaltan las especies pertenecientes al género *Strombus sp.*, *Astrea sp.*, así como *Plicopurpura pansa*.

Como es de esperarse, las especies de caracoles marinos que son mayormente consumidas son las de gran talla, las cuales se ven afectadas por la sobrecaptura, no obstante, existen especies de menor talla con potencial pesquero de las cuales se necesitan más estudios acerca de su dinámica poblacional y de crecimiento individual para evitar la sobreexplotación, una de esas especies es *Vasula speciosa* como menciona Flores-Garza (2012) en su investigación acerca de los moluscos con importancia comercial para el consumo humano en Acapulco, es una fuente de alimento; así como también es explotada para el comercio de su concha para diversos usos, en especial de ornamentación.

Los moluscos, como cualquier otro recurso natural, deben ser manejados apropiadamente, como indica Cisneros-Mata (2016), a medida que las tasas de explotación e inversión de capital crecen, la producción natural y la biomasa de los stocks pesqueros tienden a decrecer y a generar sobreexplotación y sobrecapitalización (un número excesivo de embarcaciones pesqueras y de artes de pesca, infraestructura de aterrizaje y procesamiento y, pocas veces consideradas, complejas redes socioeconómicas e incluso políticas de compromisos y expectativas de cosecha que tienen que ver con fuentes de empleo, comercio), esto aunado a la creciente tasa de pesca ilegal, no reportada y no regulada, torna el panorama más grave, llevarlos a su extinción.

En el caso particular de los Muricidae, estos son recogidos comúnmente por su carne comestible, o por la hermosa ornamentación de sus conchas que se utilizan para realizar accesorios de joyería y son populares entre los colectores de éstas. Son recogidos en su mayoría a mano en aguas poco profundas, especialmente por buceadores, o atrapados con trampas de peces y redes de arrastre de fondo. Debido

a su modo de vida carnívoro, algunas especies son consideradas plagas, ya que pueden causar una destrucción sustancial en los lechos naturales explotados y en áreas de cultivo de bivalvos comerciales (Carpenter & Niem, 1998).

En términos de tonelaje y valor económico, los moluscos marinos se encuentran entre los más importantes recursos pesqueros de invertebrados en el mundo (FAO, 1984; 1998a, b). Más de 5 millones de toneladas métricas de molusco, aproximadamente el 7% del total de captura de peces marinos, se extrajeron durante 1996. Las principales clases de moluscos extraídas son los cefalópodos y bivalvos, que representan más del 80% de la captura de molusco a nivel mundial, mientras que los gasterópodos marinos representan aproximadamente el 2% de la captura (FAO, 1998a). Sin embargo, algunas especies, tales como el abulón o también llamado “oreja de mar” *Haliotis sp.*, y el “loco” *Concholepas concholepas* tienen un significativo papel económico y social debido a su importancia en el consumo a nivel de pesca artesanal y en su gran valor comercial en el mercado internacional (Leiva & Castilla, 2002).

Para México, particularmente en la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2012), se posee información acerca del diagnóstico y evaluación integral de la actividad pesquera así como también indicadores sobre la disponibilidad y conservación de determinadas especies de caracoles de estados pertenecientes al Golfo de México y Mar Caribe, en donde cabe resaltar que de acuerdo a los últimos 10 años de producción, en Quintana Roo, el 98% de la captura de caracol corresponde al rosado (*Strombus gigas*) y en Campeche, en la temporada de pesca 2009, las especies más abundantes fueron el “tomburro” (*Turbinella angulata*) y “trompillo” (*Busycon perversum*) con el 50% y 46% respectivamente, el 4% restante estuvo integrado por caracol “blanco” (*Strombus costatus*) y caracol “rojo” (*Pleuroploca gigantea*); además, se estima que el 60% de los caracoles capturados se encuentran por debajo de la talla mínima de captura (DOF, 2012). Sin embargo, la información acerca de la explotación de las especies de caracol de estados del Pacífico, en especial del estado de Oaxaca, es escasa.

Es importante poner en contexto que el volumen en toneladas de la captura pesquera en peso vivo del estado de Oaxaca en el 2012 fue de 9 218 y para el 2013 esta cifra ascendió a 15 314 (Variación Absoluta: 6,096 %66.1) de un total de 1, 484,017 toneladas de volumen de la captura en el litoral del Océano Pacífico durante este mismo año (INEGI, 2014). En años recientes no se cuenta con datos específicos de tonelaje de pesca para caracol en Oaxaca, sin embargo, durante 1980 el volumen de captura de caracol en este estado fue de 44 toneladas, y para el año 1984, 12 toneladas (INEGI, 1986), en tanto que para los años 2003 y 2004 correspondieron 14.5 y 11.4 toneladas respectivamente

(SAGARPA, 2006). Cabe destacar que esta información es sin estimar las toneladas extraídas en pesquerías pobre o nulamente reguladas, enfatizando las pesquerías artesanales y ribereñas.

Además, de 1950 a 2010, la captura total de las pesquerías en México, incluyendo tanto las capturas ilegales como legales no declaradas y las capturas incidentales descartadas, fueron casi el doble que las estadísticas oficiales (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2013), por lo que la realización de estudios como el presente son necesarios para así apoyar en el registro, seguimiento y regulación de las pesquerías a cualquier nivel.

Así bien, para el uso y manejo adecuados de este recurso natural, deben realizarse estudios, tales como de biodiversidad, distribución, dinámica de población y comunidad, incluyendo aspectos de su ciclo reproductivo, edad y crecimiento, los cuales proporcionan información para determinar el tamaño mínimo estacional y volúmenes de captura (Bottemanne, 1972; Flores-Garza, *et al.*, 2012). Entonces, para el correcto manejo de los recursos pesqueros es necesario establecer acciones regulatorias en la pesca, mismas que deben estar basadas en el conocimiento biológico de las especies explotadas (Bottemanne, 1972; Baigún, 2013; DOF, 2012).

Un factor imprescindible el cual es una parte central de todo trabajo de investigación dirigido hacia la explotación racional de los recursos pesqueros es la determinación de la edad, (Salgado-Ugarte, *et al.*, 2005; Baigún, 2013). Por otro lado, un parámetro básico para el análisis de las pesquerías es el crecimiento, el cual implica el incremento en biomasa de la población, y establecer la edad de los organismos es importante para su determinación (Salgado-Ugarte, *et al.*, 2005). La edad puede estimarse en aquellas especies que producen conchas o alguna estructura persistente que muestre variaciones en su tasa de crecimiento a lo largo del año (Saito, 2010).

Un anillo es el resultado del proceso de crecimiento en respuesta a factores endógenos y ambientales. Visualmente, en un corte transversal de una estructura rígida, los anillos se perciben como una alternancia de capas de tonalidades claras y oscuras que se forman a través del tiempo. Esta alternancia, que implica variaciones en la densidad y en la amplitud de los incrementos de crecimiento, difiere entre individuos, poblaciones y especies (Juárez-de la Rosa & Ardisson, 2005).

Un método directo para determinar la edad se basa en el análisis de las marcas de crecimiento en opérculos, mediante la observación directa de discontinuidades del crecimiento en estructuras duras, como producto de cambios en la tasa de crecimiento o metabolismo de los individuos durante ciertos periodos y su correlación con el tiempo en que ocurrieron (Salgado-Ugarte, *et al.*, 2005), y su premisa

es que la periodicidad con que éstas se forman es cíclica (Beamish & McFarlane, 1983; Campana, 2001).

El opérculo de los gasterópodos es una estructura proteínica y algunas veces calcificada, dura, en forma de disco, localizada en la parte dorsal del final posterior del pie y asociada con la apertura de la concha. Este usualmente se encuentra presente en gasterópodos prosobranquios y heterobranquios (excepto en algunos pocos grupos), pero ausente en adultos de opistobranquios (exceptuando Acteonidae y Retusidae) y pulmonados. El opérculo también a menudo es utilizado para identificación (excepto en algunos Amphibolidae) (Hashimoto, *et al.*, 2012; Checa & Jiménez-Jiménez, 1998).

## Diagnosis de la especie

El caracol *Vasula speciosa* (Valenciennes, 1832) (Figura 1) es una especie de molusco perteneciente a la familia Muricidae la cual consiste de especies de tamaño mediano a grande de gasterópodos, variando entre los 3 y 13cm de largo (Mair *et al.*, 2002. Citado en: Mite & Gonzaba, 2009); la forma de la concha es variable, generalmente con una espiral elevada y una escultura fuerte con crestas en espiral a menudo axiales (3 o más en cada espiral), frecuentemente con espinas, tubérculos o estructuras ensiformes. El periostraco es ausente. Abertura variable, ovada a más o menos contraída, con un canal sifonal anterior bien marcado que puede ser muy largo. El labio externo es a menudo denticulado en el interior, a veces con una estructura similar a un diente en el margen. La columela es suave a débilmente estriada. Opérculo córneo, delgado a grueso (reforzado por una costilla interna pesada y pulida en la subfamilia Rapaninae), con núcleo cerca de extremo anterior o aproximadamente a la mitad del margen externo. Cabeza con un hocico largo y retráctil y tentáculos alargados y puntiagudos que llevan los ojos en o ligeramente por encima de sus bases exteriores. Pie moderadamente largo y algo truncado anteriormente. Sifón carnoso moderadamente corto a muy largo (Carpenter & Niem, 1998).

Los Muricidae constituyen un grupo muy diverso de especies, las más comunes en aguas someras tropicales y subtropicales (Figura 3). Los depredadores activos generalmente se alimentan de otros moluscos y percebes. Típicamente, el acceso a las partes blandas de la presa la obtienen perforando un agujero a través de la cáscara por medio de una secreción suavizante y la acción de raspado de la rádula. En muchas especies, la secreción, producida para anestésiar a la presa o para la defensa, se vuelve de un color púrpura por exposición a la luz y el aire, y esta se ha utilizado como un tinte natural desde la época prehispánica (Naegel & Del Prado-Rosas, 2004; Carpenter & Niem, 1998).

Como características reproductivas, los Muricidae presentan sexos separados con fecundación interna; sus huevos, colocados en cápsulas corneas protectoras (cuyo tamaño y forma varían según la especie), eclosionan generalmente como juveniles rastreadores en sustrato predominantemente duro, o más raramente como larvas planctónicas (Pappalardo *et al.*, 2014; Carpenter & Niem, 1998).

Algunas de las características particulares para identificación de *Vasula speciosa* son: concha con bandas espirales en forma de cuadros de color café sobre un fondo blanco-cremoso, apertura amarilla, alto 35mm y diámetro 24mm (Mair *et al.*, 2002. Citado en: Mite & Gonzaba, 2009). Habita en el mesolitoral inferior del intermareal rocoso. Es observada por encima de las rocas junto con otros gasterópodos de la familia Taididae. (Saucedo-Lozano *et al.*, 2013). La clasificación taxonómica de *V. speciosa* se puede observar en la Figura 1 (Bouchet, 2012 En: MolluscaBase, 2017).

Reino: Animal  
Phylum: Mollusca, 1971  
Clase: Gasterópoda Cuvier, 1797  
Subclase: Caenogastropoda Cox, 1960  
Orden: Neogastropoda  
Superfamilia: Muricoidea Rafinesque, 1815  
Familia: Muricidae Rafinesque, 1815  
Subfamilia: Rapaninae Gray, 1853  
Género: *Vasula* Mörch, 1860  
Especie: *Vasula speciosa* Valenciennes, 1832



Fotografía de la concha de *Vasula speciosa*  
Derecha: Vista desde arriba; Izquierda: Vista ventral con  
opérculo. Tomada de: marinespecies.org

Sinónimos:

- *Purpura centriquadata* Duclos, 1832
- *Purpura multilineata* Küster, 1859
- *Purpura speciosa* Valenciennes, 1832 (combinación original)
- *Purpura triserialis* Blainville, 1832
- *Mancinella speciosa* Valenciennes, 1832
- *Thais* (Thais) *speciosa* (Valenciennes, 1832)

**Figura 1. *Vasula speciosa* y su clasificación taxonómica (Bouchet, 2012 En: MolluscaBase, 2017).**

Su distribución en México está registrada en todas las costas del pacífico mexicano (Baja California Sur oeste, Baja California Sur este, Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas) (Ramírez-Rodríguez, 2013).



Figura 2. Distribución de *Vasula speciosa* registrada en México.

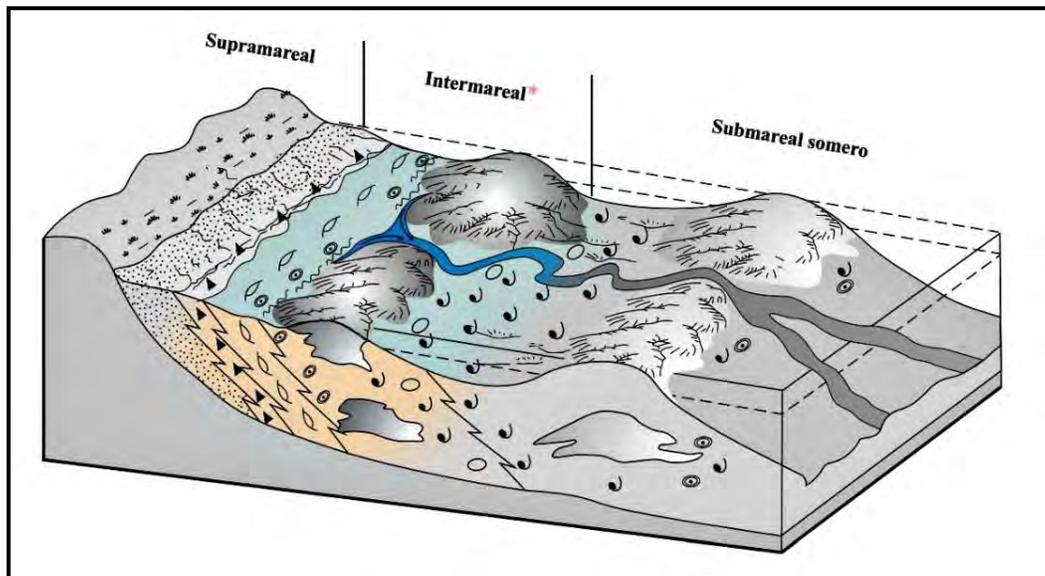


Figura 3. Distribución oceánica de *Vasula speciosa*, ★ se resalta la zona de intermareal rocoso en donde se puede encontrar a poca profundidad. Tomada de Beresi *et al.*, 2012.

# Antecedentes

Las investigaciones realizadas en *V. speciosa* a la fecha de la realización del presente trabajo en cuanto a la estimación de su edad y crecimiento son ausentes, teniendo registros solamente de su abundancia y de su potencial pesquero en el estado de Guerrero (Flores-Garza *et al.*, 2012). Sin embargo, existen algunos estudios internacionales reportados para organismos de la misma familia. Yoshimi Fujioka en Japón (1984), evaluó el dimorfismo sexual en dos especies de murícidos, *Cronia margariticola* y *Morula musiva* en rádula, revelando la existencia de éste dimorfismo además de cambios continuos con la edad en la rádula de ambas especies; la longitud de las bandas radiales y el ancho de los dientes raquídeos con respecto a la longitud de la concha aumentan con el crecimiento.

Castellanos y Cosavalente (1999), reportaron que la población de *Thais chocolata* presenta un crecimiento de tipo alométrico negativo ( $b=2.91$ ); Soto y colaboradores (2004) registraron que la población de *Acanthina monodon* presenta un crecimiento de tipo alométrico positivo ( $b=3.48$ ), ambos estudios realizados en Latinoamérica. Mientras que en Corea del Sur, Jong-duk y Dong-Ki (2009), observaron que *Rapana venosa* mostró un crecimiento de tipo alométrico positivo ( $b=3.20$ ) en la relación peso de la concha-peso total.

En la estimación de la edad y crecimiento de *Rapana venosa*. Jong-Duk y Dong-Ki (2009) en Corea del Sur, proponen la formación de anillos en opérculo como uno al año (en Julio), y el periodo de formación del primer anillo es de aprox. 13 meses. Las curvas de crecimiento ajustadas al modelo de von Bertalanffy para el peso de la concha(a) y peso total(b) resultaron: (a)= $199.653(1-e^{-0.104(t+2.478)})$  y (b)= $1484.105(1-e^{-0.104(t+2.478)})^{3.206}$ . Mientras que en México, Vasconcelos y colaboradores (2012) registraron que en *Hexaplex trunculus* la deposición en el opérculo no es anual, mostrando algunas marcas formándose en el opérculo cada año, confirmándolo en organismos criados en condiciones de laboratorio.

Naegel y López-Rocha (2007), bajo condiciones de laboratorio, observaron que *Plicopurpura pansa*, ha presentado valores del parámetro de curvatura de entre 0.04 y 0.18, además de encontrar evidencia de un crecimiento estadísticamente significativo más rápido entre los 26° y 30°C. Mientras que en *Concholepas concholepas* Rabí y Maraví (1997) observaron un crecimiento rápido ( $K=0.55$ ).

Cabe destacar que en la zona de estudio Guzmán-Urieta (2015) analizó la edad y crecimiento de un gasterópodo marino de la especie *Opeatostoma pseudodon*, perteneciente a la familia Fasciolaridae.

# Zona de estudio

El litoral de Oaxaca, que abarca desde el municipio de Jamiltepec limítrofe con Guerrero, hasta la línea divisoria del Mar Muerto con el estado de Chiapas, tiene una longitud de 597.5km (SEPESCA, 1990). Presenta características fisiográficas, climáticas y oceanográficas particulares y muy diversas, que permiten distinguir por lo menos dos regiones: la zona al Oeste de Puerto Ángel, con un litoral de características tropicales (Huerta, 1978) en la que predominan los acantilados bajos, bahías y puntas rocosas y en menor proporción playas arenosas y lagunas, y la zona del golfo de Tehuantepec, que presenta en la porción occidental, una costra formada de acantilados y bahías (zona de bahías de Huatulco), mientras que en el margen oriental se presentan playas arenosas y lagunas costeras (León-Tejera & González-González, 1993). La plataforma continental es muy estrecha, por lo que se alcanzan grandes profundidades cerca de la costa (Leyte-Morales, 2001).

Los balances de precipitación para el litoral de Oaxaca son del orden de 976 mm promedio, aunque puede alcanzar rangos más elevados. Esta precipitación, sin embargo, no es homogénea para toda la zona litoral, ya que disminuye de acuerdo a la incidencia de los vientos del norte, a la topografía y a la vegetación litoral (SEPESCA, 1990).

El área de estudio (Figura 4) pertenece a la región marina prioritaria número 35, Puerto Ángel-Mazunte, así como a la Ecorregión Marina de América del Norte número 17, Pacífico Transicional Mexicano. (Martínez *et al.*, 2014; Wilkinson *et al.*, 2009). El polígono de la zona está ubicado entre las coordenadas: Latitud norte 15°43'48" a 15°38'24" y Longitud oeste 96°18' a 96°21'.

El clima es Aw cálido subhúmedo con lluvias en verano (el más seco de los húmedos); se presentan dos condiciones estacionales bien definidas: la temporada de sequía de octubre a marzo y la de lluvias de junio a septiembre. La precipitación media anual es de 934.7 mm, con una mínima en el mes de abril de 2.4 mm y una máxima en junio de 276.7 mm. La temperatura ambiental media anual es de 27.6 °C presentando la mínima en enero de 25.6 °C y una máxima en el mes de mayo con 29.8 °C, el mes de mayor evaporación es junio con un 70% (SEPESCA, 1990; García, 1988; Leyte-Morales, 2001). La salinidad media es desde 33.5PSU hasta 43.5PSU, variando de 23PSU en septiembre a 34.7PSU en marzo; y la temperatura superficial media del mar es de 28±1.5 °C, variando de diciembre a enero de 23.4 a 23.7 °C y de mayo a septiembre de 28.4 a 29°C (Montenegro *et al.*, 1986 en: Ramos-Cruz, 2009; Leyte-Morales, 2001). La temporada de huracanes se presenta de mayo a octubre, con la presencia de algunas tormentas eléctricas (Leyte-Morales, 2001).

Además, el litoral de Oaxaca se caracteriza porque las mareas son de una variación reducida que comprende rangos de 40 a 60 cm. Normalmente son de tipo mixto con dos pleamares y dos bajamares. Los pescadores de la región conocen perfectamente la dinámica de las mareas de la zona y la aprovechan intensamente principalmente para la captura de camarón (SEPESCA, 1990).

Se presentan dos corrientes importantes: la corriente de California y la corriente Norecuatorial. La corriente de California domina durante el invierno, transporta agua fría de baja salinidad (34.05 ups), tiene una anchura aproximada de 800 Km, una profundidad de 500 m, es lenta con velocidades típicas de 20 cm/s y su movimiento es persistente de norte a sur paralelo a la costa occidental de Canadá y Estados Unidos. La corriente Norecuatorial es un sistema formado por corrientes y contra-corrientes paralelas al Ecuador. De éstas, solo la contra-corriente Ecuatorial, de aguas cálidas, tiene influencia sobre la costa oaxaqueña, dominando durante el verano (Ramírez-González, 2005). Las mareas son mixtas semi diurnas con una pleamar media de 0.98 m y una bajamar media de 0.038 m (INEGI, 1992).



Es importante destacar que la zona de estudio forma parte del denominado Golfo de Tehuantepec (Figura 5), en donde tienen lugar fenómenos oceanográficos de interés para el presente estudio. El Golfo de Tehuantepec es un triángulo curvado que parte de Puerto Ángel hasta el río Suchiate, tiene una longitud litoral de 420km y cuenta con una extensa Plataforma Continental que prácticamente es una extensión de la Llanura Costera (SEPESCA, 1990; Wilkinson *et al.*, 2009).

Dentro del litoral de Oaxaca destaca una zona que es la porción terrestre más estrecha que divide el Océano Pacífico y el Golfo de México: el istmo de Tehuantepec, el cual comparte con el estado de Veracruz. Aquí, por la interrupción de la Sierra Madre del Sur y el estrechamiento que sufre el continente en dicha zona, permite el paso de vientos provenientes del golfo de México, especialmente durante el invierno (Clarke, 1988 citado en León & González, 1993).

En esta zona del Golfo de Tehuantepec se suscitan los nortes, también conocidos como “Tehuano” o “Tehuantepecano”, masas de aire frío de invierno que se generan en el Golfo de Tehuantepec con velocidades sostenidas de 30m/s y ráfagas de hasta 50m/s (Gallegos García y Barberán Falcón, 1998 en Wilkinson *et al.*, 2009); cuando la velocidad del viento tehuantepecano llega a superar los 20 m/seg, en el golfo de Tehuantepec hay un desplazamiento considerable de la capa superficial; un abatimiento en el nivel medio del mar de hasta 25cm y fenómenos conocidos como surgencias, modificando las condiciones de temperatura, salinidad, densidad y por ende, nutrientes (Dir. Gral. Oceanogr. y Señal. Marit., 1974; Stumpf, 1975 citados en León & González, 1993).

Estos vientos tehuantepecanos hacen que el agua se desplace hacia el Sur, originando fuertes corrientes paralelas a cada ribera que se dirigen hacia el Norte para llenar el "vacío" y el surgimiento de aguas profundas hasta la superficie, causando una considerable mezcla de aguas en el proceso, habiéndose detectado un abatimiento notable de la temperatura superficial del golfo de Tehuantepec, que puede llegar a ser de varios grados por debajo de las zonas circundantes (Roden, 1961; Alvarez *et al.*, 1989 citados en León & González, 1993).

Los efectos que éstos vientos tienen sobre el océano del Golfo de Tehuantepec han sido estudiados mediante imágenes satelitales, González-Silvera y colaboradores (2004), han demostrado que éstos generan remolinos ciclónicos y anticiclónicos, estos últimos de mayor longitud que los primeros, con un tiempo de vida aproximado de 30 días. La generación de los ciclónicos tienen lugar en el meridiano 95° este del Golfo, mientras que la formación de los anticiclónicos tiene lugar en el 95° oeste, lo que corresponde a la parte occidente del Golfo de Tehuantepec (Figura 5).



**Figura 5. Imagen satelital del Golfo de Tehuantepec; en donde se puede apreciar que la plataforma continental es más extensa. Tomada de Google Imagery (2018).**

# Justificación

Para el entendimiento de la dinámica poblacional encaminada al manejo sustentable de las especies marinas, se requiere información acerca de su biología, en particular la estimación de su edad, crecimiento y longevidad (Vasconcelos *et al.*, 2012). En este contexto, las investigaciones ecológicas sobre el crecimiento de gasterópodos marinos en México se han realizado principalmente en especies con mayor importancia económica; sin embargo, existen muchas otras de las cuales no se ha reportado registros sobre su reproducción y/o crecimiento, este es el caso de *Vasula speciosa*, especie que no ha sido analizada en la zona de estudio a pesar de ser considerada como una especie de interés pesquero (Flores-Garza, 2012); por lo que se hace necesario un registro acerca de sus aspectos biológicos, a fin de que éste contribuya a su correcto manejo como recurso marino, así como que también funja como investigación de base para posteriores investigación ecológicas, en donde cabe mencionar también, que *V. speciosa*. cumple un eslabón en la red trófica, en especial como presa de otros gasterópodos como *Plicopurpura patula pansa*, también llamado caracol tintero (García, 2004) el cual ha sido altamente explotado.

# Hipótesis

Se espera encontrar la formación de un anillo anualmente, y que este corresponda con factores extrínsecos e intrínsecos, esto partiendo de que, aunque la formación de marcas de crecimiento en organismos acuáticos es variada; en algunas especies de gasterópodos estos cambios son cíclicos y por lo general el ciclo es anual. Además, los incrementos en estas marcas presentan variaciones de formación que se originan tanto por condiciones ambientales (Sparre & Venema 1992) como lo son: surgencias, temperatura promedio del mar y clorofila-a, la temporada de lluvias y secas así como la temporada de huracanes; así como también por eventos biológicos como la reproducción y la condición fisiológica de los organismos.

# Objetivos

## Objetivo general

- ❑ Estimar la edad y modelar el crecimiento de *Vasula speciosa* mediante el análisis de anillos de crecimiento en opérculos.

## Objetivos particulares

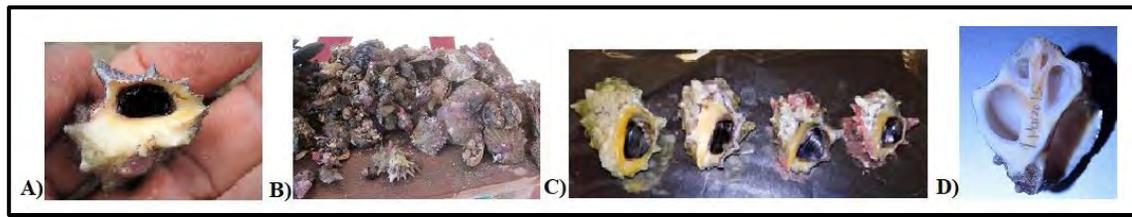
- ❑ Evaluar el dimorfismo sexual en las variables morfométricas consideradas mediante el uso de la función discriminante para encontrar diferencias significativas entre machos y hembras.
- ❑ Analizar la estructura de tamaños por medio de estimadores de densidad por kernel para encontrar las probables cohortes en la población.
- ❑ Evaluar la proporción sexual de la población mediante la prueba de bondad de ajuste para determinar si existe un sesgo de número de machos/hembras en la población.
- ❑ Realizar lecturas de marcas periódicas en opérculos de *V. speciosa* para estimar la edad y el ritmo de crecimiento de la especie.
- ❑ Estimar los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy que se ajusten al crecimiento por métodos de regresión no lineal.
- ❑ Validar los métodos por medio del análisis de incremento marginal en los opérculos.
- ❑ Comparar la condición de los organismos –factor de condición ( $K$ ) e índice gonadosomático ( $IGS$ )– y su crecimiento –incremento marginal– con la temperatura superficial y concentración de clorofila-a promedio durante las fechas de muestreo para evaluar de qué manera están relacionados.

# Material y Métodos

## Trabajo de campo

Se obtuvo una muestra en lo posible representativa de *Vasula speciosa* procedente de la captura comercial artesanal (Figura 6 inciso B) de la costa del estado de Oaxaca. El muestreo se llevó a cabo de Agosto 2013 a Agosto 2015. Los caracoles obtenidos fueron recolectados en una embarcación menor por medio de buceo semiautónomo llevada a cabo por los lugareños. Los organismos se sacrificaron conservados en una mezcla frigorífica de hielo/sal de grano desde su recolección y transporte hasta la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM al Laboratorio de Biometría y Biología Pesquera para su posterior análisis y desarrollo de la presente tesis.

## Trabajo de laboratorio



**Figura 6.** Algunos pasos del trabajo en campo y laboratorio. A) Un individuo de *V. speciosa* al momento de la colecta, regularmente los gasterópodos de esta especie no presentan un periostraco muy grueso en su concha y los epibiontes son mayormente ausentes. Sin embargo constantemente presentaron algas fuertemente adheridas a la concha. B) Una muestra de la diversidad de los moluscos de la zona de estudio extraídos por los buzos del lugar. C) Organismos en el laboratorio antes de ser analizados. D) Concha de un caracol a la que fue necesario cortar longitudinalmente para la extracción de órganos. Se aprecian las distintas partes de ésta, tales como la columella, las espiras y la apertura.

## Biometría

Una muestra de aproximadamente 200 organismos de la captura comercial fue medida, sexada y disectada. El sexo se asignó de acuerdo a la presencia/ausencia de órgano reproductor masculino (Figura 7 inciso D). A cada caracol se le realizaron mediciones de su peso (g): total; blando (peso del caracol sin la concha y con su opérculo); glándula digestiva; gónada; y callo (balanza analítica Acculab 300 g, precisión 0.001 g); así como también se midió el largo, alto y ancho de la concha (cm) (Vernier mecánico Mitutoyo) (Figura 7 incisos A, B y C).

Cuando la extracción del cuerpo blando del caracol de su concha no fue lograda a totalidad mediante el sólo uso de pinzas de disección y movimientos de halación, se utilizó una sierra Lortone LU6X

con navaja punta de diamante para cortar la concha longitudinalmente y así permitir la extracción de órganos (Figura 6 inciso D).

El opérculo de cada caracol se retiró del músculo aductor, se conservó, se le midió el alto y ancho con un vernier mecánico Mitutoyo (0.002mm) y se pesó en una balanza analítica de características antes mencionadas (Figura 7 inciso D). Se consideró también medir el grueso del opérculo, no obstante, debido a que varios presentaron una forma curvada, dificultando la toma de medidas, y al ser delicados, no se pudo obtener una medida realmente representativa de ésta característica, por lo que no se registró.

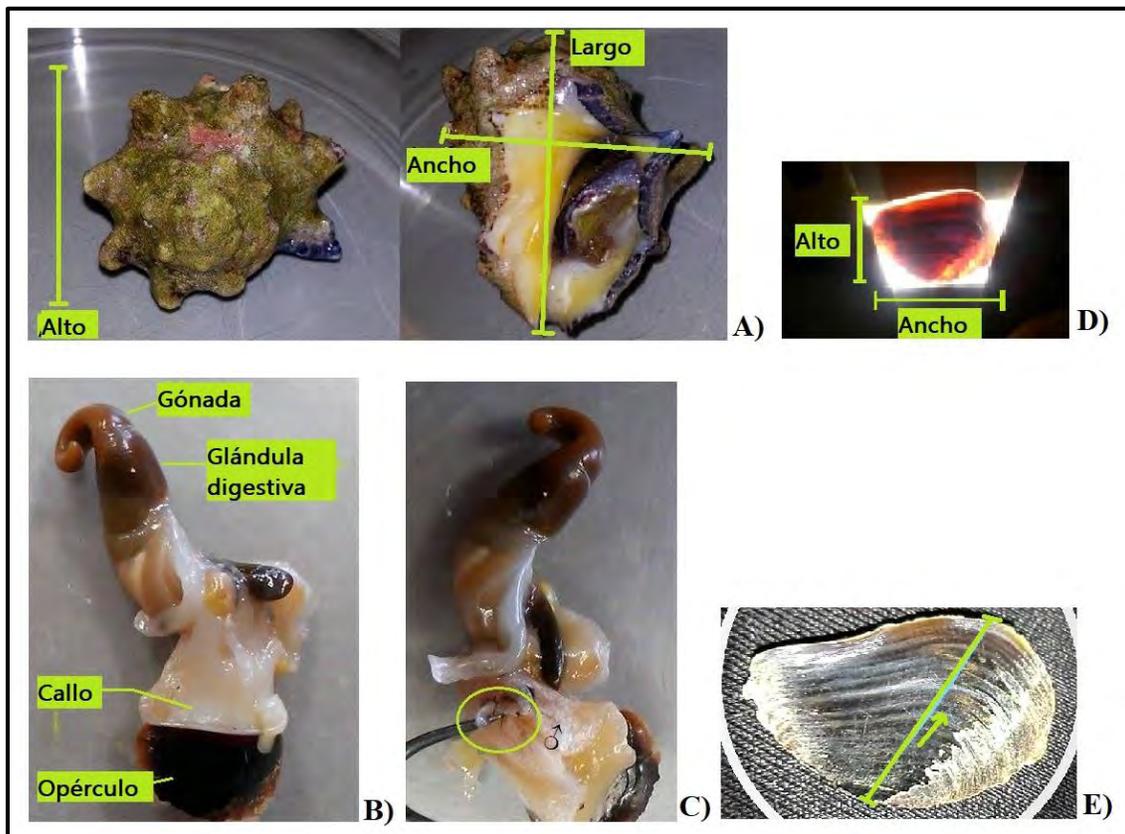


Figura 7. Biometría de *V. speciosa* en el laboratorio. A) Alto, largo y ancho de la concha. B) Gónada, glándula digestiva, callo y opérculo. C) Órgano reproductor masculino, encontrándose unos milímetros arriba de los ojos. D) Opérculo visto a luz reflejada, y manera en que fueron medidos su alto y ancho. E) Opérculo visto mediante luz reflejada, se resalta el sentido en que los anillos fueron leídos.

## Observación de los opérculos

El opérculo de *Vasula speciosa* es de tipo córneo, fino y, en comparación con opérculos de tipo calcáreo, delicados al manejo, por lo que no se realizó un tratamiento de aclarado con el fin de exponer su superficie para el reconocimiento de marcas de crecimiento, sin embargo, con el fin de determinar el método esclerocronológico adecuado a los opérculos de la muestra, con algunos de ellos se llevó a cabo un pulido con lija de agua A-99 grado 1500. Utilizando esta técnica las líneas de las marcas vistas a luz reflejada perdieron definición dificultando su lectura y algunos de los opérculos se dañaron o quebraron de manera significativa, razones por las cuales no se continuó con esta práctica para la lectura de los anillos.

Cabe aclarar que en primera instancia, la observación de los anillos de crecimiento no resultó muy complicada con luz transmitida ni con luz reflejada pese a que no se le realizaron ninguno de los métodos anteriores a la muestra total de opérculos.

### Lectura de marcas de crecimiento en los opérculos

Las características de las marcas de crecimiento se observaron inicialmente con luz transmitida, logrando identificarlas como bandas alternadas claro (hialinas)-oscuras (opacas) (Figura 7 inciso D); posteriormente mediante luz reflejada se identificaron bandas alternadas blanquecinas (hialinas)-negras (opacas) (Figura 7 inciso E). Posteriormente se realizó el conteo de los anillos en los opérculos; en ambos casos se consideró como anillo o marca de crecimiento al conjunto de una banda opaca y una hialina.

Al tratar de identificar el foco del opérculo, y conforme pasaban los meses de muestreo, se notó que la mayoría de los opérculos ya no contaban con ésta parte, así que se optó por estimar visualmente la distancia probable a la que se encontraría el foco uniendo los márgenes laterales a manera de un semitriangular en donde ambas líneas convergieran y así poder obtener la medida estimada del foco al borde del opérculo (Figura 8 incisos B y D).

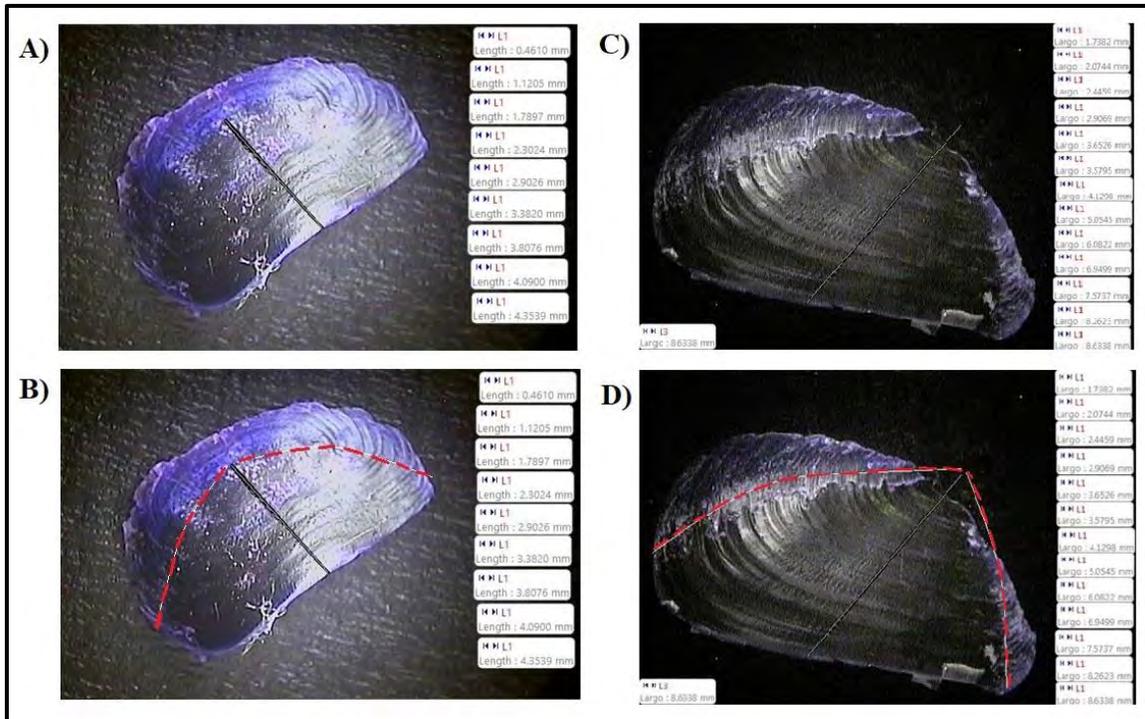


Figura 8. Lectura de marcas de crecimiento en opérculos de *V. speciosa*. A) Opérculo completo en donde fue posible realizar el conteo de anillos partiendo del foco. B) Se resalta con las líneas punteadas los márgenes laterales que fueron de ayuda para estimar la ubicación del foco en los opérculos incompletos (en este caso particular el opérculo presentaba una curvatura cóncava por lo que el “semitriángulo” luce más curvo que en el inciso D)). C) Opérculo incompleto en donde no es posible visualizar el foco del mismo. D) Se resalta con líneas punteadas los márgenes laterales y el punto donde convergen para así poder estimar la posible ubicación del foco.

## Trabajo de gabinete

### Tratamiento estadístico de la información

#### *Proporción sexual*

Para determinar la influencia de los resultados por la presencia de organismos indiferenciados y el número de individuos de cada sexo, se consideró el número de machos y hembras para calcular la proporción sexual por fecha de colecta y total. Los resultados se sometieron a una prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$  ( $\alpha = 0.05$ ), contra una distribución uniforme (proporción 1:1) con corrección de Yates (Marques de Cantú, 2004). El estadístico de prueba fue:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$$

Donde ( $O_i$ ) es la cantidad de machos/hembras observada; ( $E_i$ ) es la cantidad de machos/hembras esperada y  $k = 2$ .

### *Estructuras de tamaños de población*

Los datos de edad y longitud recabados se sometieron a este análisis por medio de histogramas suavizados, o también denominados estimadores de densidad por kernel (EDKs). Los cuales son estimadores no paramétricos de la frecuencia que resuelven los problemas que presentan los histogramas tradicionales sobre dependencia del punto de origen y discontinuidad, además de proporcionar información apropiada para elegir la amplitud y número de intervalos más adecuados (Salgado-Ugarte, 1993). Para las estimaciones se utilizó el ancho de banda óptimo propuesto por Silverman (1986) para kernel gaussiano y los programas para el paquete estadístico Stata 11 y Stata 13 escritos por Salgado-Ugarte, 1993, 1995a, y 1997).

### *Prueba de Kolmogorov-Smirnov*

Para determinar la existencia de diferencias en el crecimiento entre machos y hembras se aplicó un test de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras. Ésta prueba mide las diferencias existentes entre las frecuencias relativas acumuladas de cada muestra, por lo que se detectan diferencias no sólo en la tendencia central, sino también en la dispersión y simetría de las muestras (Guisande-González *et al.*, 2006). El estadístico de prueba en este caso fue:

$$D_{n_1, n_2} = \max | F_{n_1}(x) - F_{n_2}(x) |$$

En donde  $F_{n_1}(x)$  y  $F_{n_2}(x)$  son las funciones de distribución de machos y hembras respectivamente.

Las hipótesis para esta prueba fueron:  $H_0: F_{n_1}(x) = F_{n_2}(x)$        $H_a: F_{n_1}(x) \neq F_{n_2}(x)$

### *Relación peso-longitud*

Para conocer el nivel de relación entre las variables PT y LAR así como entre las variables PC y LAR, se realizaron análisis de regresión no lineal por medio de los programas propuestos por Salgado-Ugarte y colaboradores (2000; 2005) y Salgado-Ugarte (2013).

El tipo de crecimiento relativo que tiene un organismo a través del tiempo puede ser indicado por la relación entre su peso y longitud, la relación entre estas variables está dada por una ecuación de tipo potencial:

$$P = aL^b$$

En donde ( $P$ ) es el peso del organismo; ( $L$ ) su longitud; y ( $a$ ) y ( $b$ ) son constantes estimadas por el análisis de regresión no lineal. Además ( $b$ ), la pendiente, es una constante que determina la proporcionalidad de los incrementos de la isometría y es indicada por un valor de pendiente igual a 3 ( $b = 3$ ), mientras que valores diferentes a 3 indican alometría que puede ser negativa ( $b < 3$ ) o positiva

( $b > 3$ ). Para conocer si el valor de la pendiente era igual o diferente de 3 se realizó una prueba de  $t$  de Student (Salgado-Ugarte *et al.*, 2000).

### *Validación de las marcas de crecimiento*

Se emplearon dos métodos, ambos sobre el total de la muestra de opérculos:

1. Análisis de la característica del borde del opérculo (*CBO*). El cual consistió en determinar la variación en la proporción mensual de opérculos con borde hialino y opaco, durante el ciclo anual de cada año de muestreo. El reconocimiento de tales características de borde se llevó a cabo por dos lectores independientes. La premisa de este método, mencionada por Gluyas-Millán & Martínez-Quiroz (2010), es que si una marca se forma anualmente, el porcentaje de ejemplares cuyo opérculo tiene borde opaco sigue una trayectoria sinusoidal cuando se grafica contra los meses de un año.
2. Análisis del incremento marginal (*IM*). Siendo uno de los métodos más utilizados en la validación de la periodicidad, tiene como premisa, similar al *CBO*, que si un incremento de crecimiento se forma en un ciclo anual, el estado medio de la finalización del anillo más externo debe mostrar un ciclo anual sinusoidal cuando es representada frente a meses del año (Campana, 2001), es decir, presentará un periodo de máximo crecimiento y uno de mínimo crecimiento. El *IM* fue calculado mediante la siguiente ecuación:

$$IM = (R - r_n) / (r_n - r_{n-1})$$

En donde ( $R$ ) es la distancia del foco al borde del opérculo y ( $r_n$ ) es la distancia del foco al inicio de último anillo formado.

Una vez obtenidas las relaciones de los análisis *CBO* e *IM* con los meses de muestreo, se procedió a comparar tales análisis con la condición de los organismos, los niveles medios de clorofila-a, y la temperatura superficial media del mar

### *Factores de influencia en la formación de las marcas de crecimiento*

Existen diversos fenómenos (intrínsecos y extrínsecos) que pueden afectar la deposición del material que forma las marcas de crecimiento en el opérculo (Salgado-Ugarte, 2005). Por ejemplo, existen periodos de tiempo en que los organismos ganan una cierta cantidad de energía siendo capaces de almacenarla en sus órganos y músculos, causando en ellos un mayor peso del habitual para una longitud dada (Rodríguez-Ruiz, 1992).

### *Indicadores de la condición*

Este incremento en peso mencionado anteriormente se ha calculado tradicionalmente con los denominados *factores de condición* (Weatherley & Gill, 1987, Anderson & Neumann, 1996) que son índices basados en las proporciones entre los valores de peso observados y valores de referencia teóricos (Pou, 2004).

Partiendo de lo anterior, y debido a que es uno de los coeficientes ampliamente utilizados como índice indirecto del crecimiento (Schreck & Moyle, 1990), se procedió a calcular el factor de condición de Ricker (Ricker, 1975):

$$K = \frac{(100)W}{L^b}$$

Donde ( $W$ ) es el peso del individuo; ( $L$ ) la longitud del individuo y ( $b$ ) es el exponente de la relación longitud-peso (Anderson & Neumann, 1996).

Debido a las características de *V.speciosa* en cuanto a la presencia de epibiontes/algas en la concha, se optó por utilizar el PB en lugar del PT ya que se ha observado que lo anterior puede provocar gran variabilidad en el peso del organismo (Baqueiro et al., 1983); quedando entonces la ecuación de la siguiente manera:

$$K = \frac{(100)PB}{LAR^b}$$

### *Indicadores del evento reproductivo*

Para evaluar la condición reproductora de los organismos, se utilizó el índice gonadosomático (*IGS*), el cual ha sido utilizado ampliamente como un indicador de la madurez sexual ya que se elimina el efecto del tamaño del organismo sobre el peso gonadal al expresarse como un porcentaje del peso corporal (Nikolsky, 1963). Además, éste índice es utilizado para seguir el ciclo reproductivo de una especie determinanda en un año a intervalos mensuales o de menor tiempo (Salga-Ugarte et al., 2005). Así, se empleó la siguiente fórmula:

$$IGS = 100GW^{-1}$$

Donde ( $W$ ) es el peso total y ( $G$ ) el peso de las gónadas.

Al igual que con el factor de condición de Ricker, se tomó el criterio de utilizar el PB en lugar del PT para la determinación del índice gonadosomático; por otro lado, en el Laboratorio de Biometría y Biología Pesquera de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM y bajo consideraciones del personal académico a cargo (Saito-Quezada y Salgado-Ugarte, comunicación personal), se optó por

calcular el índice tomando en cuenta el PB como representante de la parte somática sin contar la gónada. Quedando la fórmula de la siguiente manera:

$$IGSG = 100PG(PB - PG)^{-1}$$

Donde (*IGSG*) es el índice gonadosomático empleando el peso blando menos el peso de la gónada. (*PG*) es el peso de la gónada y (*PB*) el peso blando.

Con fines comparativos y debido a que no se encontraron estudios histológicos sobre *Vasula speciosa* para confirmar la correcta morfología de ésta, y a que la disección de la gónada y la glándula digestiva fue un poco complicada por su tamaño pequeño, y a la correcta diferenciación visual entre una y otra – como lo son la coloración y la textura –, se tomó como referencia el trabajo acerca de la histología en gametogénesis y reproducción de *Reisha (Thais) clavigera* –una especie perteneciente a la subfamilia Rapaninae, al igual que *V. speciosa* (MolluscaBase,2018)– realizado por Ha-Lee (1999); en donde mencionan que la gónada se encuentra entre el hígado (glándula disgestiva) y tejido conectivo muscular separado por finas capas epiteliales. Así, teniendo en cuenta un posible error al momento de la disección, se procedió a determinar el índice gonadosomático tomando el peso de la gónada en conjunto con el peso de la glándula digestiva. Esta decisión se tomó bajo consideraciones del personal académico a cargo (Saito-Quezada y Salgado-Ugarte, comunicación personal).

### *Clorofila-a*

Diversas investigaciones enfatizan el hecho de que diversas características relacionadas a los factores ambientales influyen en la diversidad funcional y dinámica de los sistemas ecológicos (Aguilera & Navarrete, 2011; Aguilera & Navarrete, 2012). Uno de estos factores es la concentración de clorofila-a en el mar, también considerado como *estimador de la densidad primaria* al ser un indicador de la biomasa del plancton. En este aspecto, algunos estudios han encontrado una relación entre los niveles de clorofila-a y valores de talla de los individuos y densidad poblacional en moluscos (García-Ibañez *et al.*, 2014). Partiendo de esto, se obtuvieron datos de los niveles de clorofila-a media mensual ( $\text{mg m}^{-3}$ ) de Agosto 2013 a Agosto 2015 de la zona de estudio otorgados por el GES DIS de la NASA (2016) y se procedió a relacionarlos con las pruebas anteriormente mencionadas.

### *Temperatura media del mar*

Uno de los factores ambientales mayormente mencionados en la literatura como un papel importante para provocar el desove en moluscos, es la temperatura del agua (Arreola-Hernández, 1997), y en lo que respecta a representantes de la familia Muricidae éste parámetro también tiene un papel significativo en el crecimiento en estadios larvarios (Noble, 2015). Por lo tanto resulta importante relacionar éste parámetro con las pruebas de validación para así conocer su influencia en la formación

de marcas de crecimiento (Gluyas-Millán & Martínez-Quiroz, 2010). Así pues, se obtuvieron datos de la temperatura superficial media mensual (°C) de Agosto 2013 a Agosto 2015 de la zona de estudio otorgados por el GES DIS de la NASA (2016) y se procedió a relacionarlos con las pruebas antes mencionadas.

### *Evaluación del crecimiento*

El análisis del crecimiento conviene expresarlo en forma de expresión matemática. Siendo necesario obtener una expresión que aporte el tamaño del organismo estudiado, ya sea en longitud o en peso, a una determinada edad. Esta expresión debe estar acorde con los datos observados y debe tener una forma matemática que pueda ser incorporada con suficiente facilidad en expresiones utilizadas en el análisis de poblaciones (Gulland, 1971). Entonces, teniendo en cuenta que el crecimiento de los individuos de las especies explotadas es acelerado cuando son jóvenes, reduciéndose progresivamente conforme aumenta la edad, entonces este patrón puede ser descrito matemáticamente por varios modelos de crecimiento; de estos, uno de los más utilizados es el de von Bertalanffy (Gómez-Márquez, 1994; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). El cual fue utilizado para describir el crecimiento de *V. speciosa* en el presente trabajo.

El modelo de crecimiento de von Bertalanffy es un modelo para el crecimiento individual que ha demostrado ser ajustable al crecimiento observado en la mayoría de las especies de organismos acuáticos. Este modelo considera la talla del cuerpo como una función de la edad (Sparre & Venema, 1997) y está dado por la siguiente ecuación:

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

En donde los parámetros de la función son: ( $L(t)$ ) Longitud a la edad ( $t$ ); ( $L_{\infty}$ ) Longitud promedio de un organismo infinitamente viejo (longitud asintótica); ( $K$ ) Tasa instantánea de crecimiento, el cual es un *parámetro de curvatura* que determina la rapidez con la que el individuo alcanza  $L_{\infty}$  y es una constante relacionada con la tasa metabólica; ( $t$ ) es la edad a la longitud  $L(t)$ ; la constante ( $t_0$ ), a veces llamada *parámetro de condición inicial*, es el tiempo teórico en el cual el organismo inicia su crecimiento y carece de significado biológico, ya que el crecimiento comienza a nivel larval, es la edad teórica a la cual el organismo tiene una longitud igual a cero, pero se puede hablar de  $L_0$  cuando se establece que  $t$  es el día de nacimiento. Los valores de éste parámetro pueden ser positivos o negativos y su significado biológico no es fácil de interpretar (Ricker, 1975 citado en Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

Así, para realizar la modelación del crecimiento de *V. speciosa*, los datos de largo de la concha registrados por muestreo para machos, hembras y total de la muestra se ajustaron a la función de crecimiento de von Bertalanffy por métodos de regresión no lineal.

#### *Comparación de los parámetros de crecimiento*

Para saber si las diferencias observadas entre los parámetros de crecimiento de machos y hembras fueron estadísticamente significativas, se aplicó la prueba Multivariada de la  $T^2$  de Hotelling (Bernard, 1981 citado en Salgado-Ugarte *et al.*, 2005) y la prueba de razón de ajuste de verosimilitud (Kimura, 1980; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Trinidad, 2014) a los parámetros del modelo de von Bertalanffy. Los programas para realizar estas pruebas y una explicación del funcionamiento de éstas pueden consultarse en Salgado-Ugarte y colaboradores (2005).

# Resultados

## Material de estudio

El estudio biológico del caracol *V. speciosa* en Puerto Ángel y costas cercanas en Oaxaca, México proporcionó las siguientes características: Se registraron medidas (Cuadro 1) de largo (LAR), alto (AL), ancho (AN), peso total (PT), peso blando (PB), peso callo (PC), peso gónada(PG) y peso glándula digestiva(PGD) de 191 individuos: 90 machos, 89 hembras y 12 indeterminados; colectados de Agosto de 2013 a Agosto de 2015 (Cuadro 2).

Variable	Número de Observaciones	Media	Desviación estándar	Mínimo	Máximo
LAR	189	2.84	0.49	1.73	4.24
AL	189	2.08	0.38	1	3
AN	189	2.55	0.42	1.46	3.94
PT	186	8.38	4.03	1.73	26.02
PB	186	1.09	0.6	0.18	3.81
PC	186	0.4	0.22	0.08	1.34
PG	186	0.12	0.10	0.001	0.45
PGD	186	0.06	0.10	0.003	0.61

Fecha de muestreo	Sexo			Total
	Machos	Hembras	Indeterminados	
13/08/2013	6	3	1	10
13/11/2013	0	0	1	1
24/01/2014	6	13	0	19
21/02/2014	6	4	1	11
21/03/2014	12	14	0	26
25/04/2014	1	3	1	5
23/05/2014	8	6	0	14
27/07/2014	1	0	0	1
15/08/2014	1	2	0	3
25/10/2014	0	0	2	2
28/11/2014	8	10	0	18
30/01/2015	5	6	0	11
27/03/2015	0	5	1	6
14/04/2015	0	1	0	1
01/05/2015	3	1	0	4
12/06/2015	21	13	3	37
21/08/2015	12	8	2	22
Total	90	89	12	191

## Dimorfismo sexual por tallas

Por medio de la prueba de Kolmogorov-Smirnov se analizó la relación en las variables registradas de los caracoles entre machos y hembras (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores de P para las pruebas de Kolmogorov-Smirnov de las variables.			
Variable	N	Valor de <i>P</i>	Corregido
Largo de la concha	178	0.505	0.438
Ancho de la concha	178	0.505	0.438
Alto del opérculo	168	0.214	0.167
Ancho del opérculo	168	0.664	0.599
Peso total	175	0.655	0.591
Peso del callo	175	0.853	0.811
Peso del opérculo	177	0.593	0.527

En ninguna de las variables se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras, por lo que no se puede afirmar la existencia de un dimorfismo sexual en este aspecto. No obstante, con fines comparativos, los análisis siguientes se realizaron para machos, hembras y para la población.

## Estructura de tamaños de población



**Figura 9. Diagrama lineal de puntos de la población de *V. speciosa* con respecto al largo de la concha.**

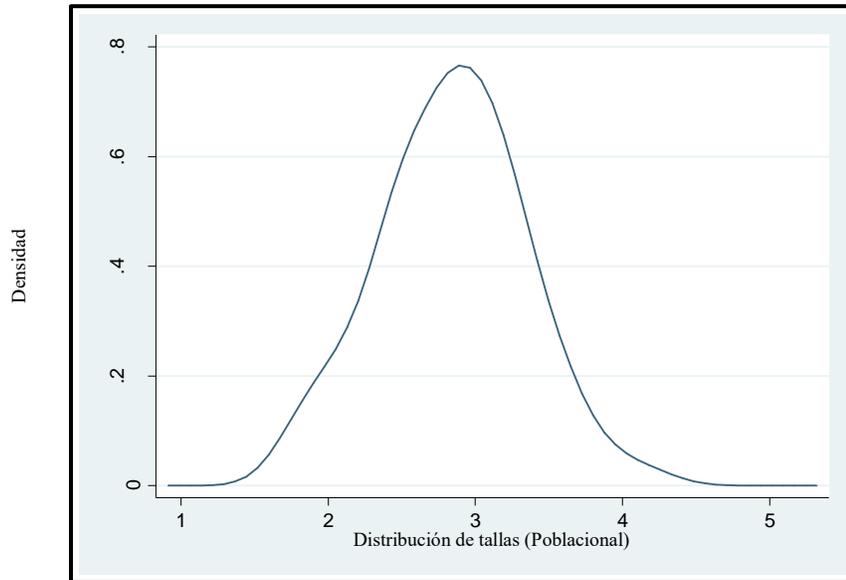
Al visualizar la distribución poblacional en un diagrama lineal de puntos (Figura 9) y en histograma (Figura 10), se encontró que, si bien el número de datos es reducido en varios meses del año, una mayor concentración de éstos se observa entre los 3 y 3.5 cm de talla durante los meses de enero, febrero y noviembre del 2014 y enero del 2015. Asimismo, durante el mes de marzo del 2014 se observa una mayor concentración alrededor de los 2.7cm de talla, y durante mayo alrededor de los 2.4cm. Por otro lado, durante junio del 2015 se aprecia que los individuos colectados se encontraron entre los 2 y 3 cm de talla.

Densidad

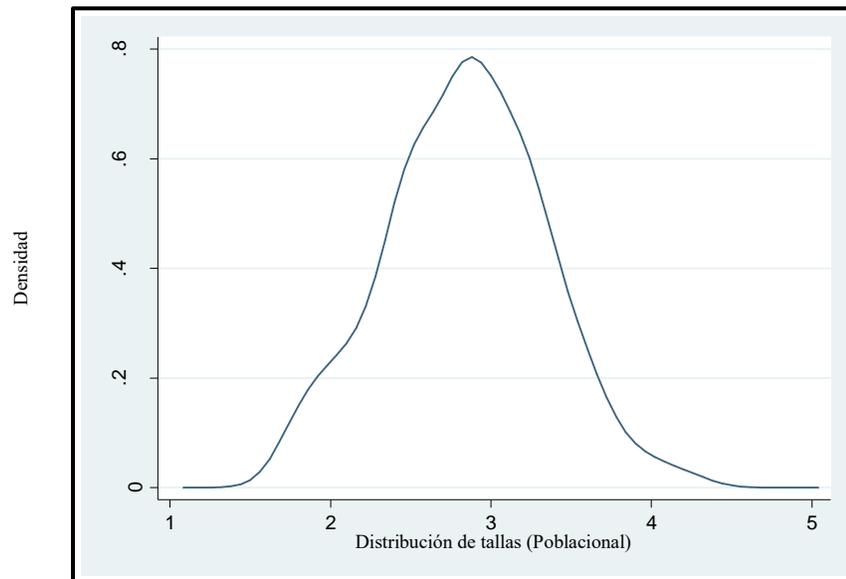


Figura 10. Histogramas mensuales de la población de *V. speciosa* con respecto al largo de la concha

Al analizar la distribución poblacional por tallas por medio de estimadores de densidad por kernel (EDKs) con amplitud de banda de Scott (Figura 11) y con la amplitud de banda óptima de Silverman (Figura 12), los datos aparentemente muestran una distribución normal, sin embargo al aplicar la mitad de la amplitud de banda óptima de Silverman (Salgado Ugarte, 2013), se puede observar la presencia de multimodalidad en la distribución (Figura 13), encontrando siete modas (Cuadro 4), esto probablemente debido a que las modas están corridas.



**Figura 11. Distribución poblacional sobreesuavizada de *V. speciosa* con amplitud de banda de Scott ( $h=0.19$ ).**



**Figura 12. Distribución de tallas con amplitud de banda óptima de Silverman ( $h=0.15$ )**

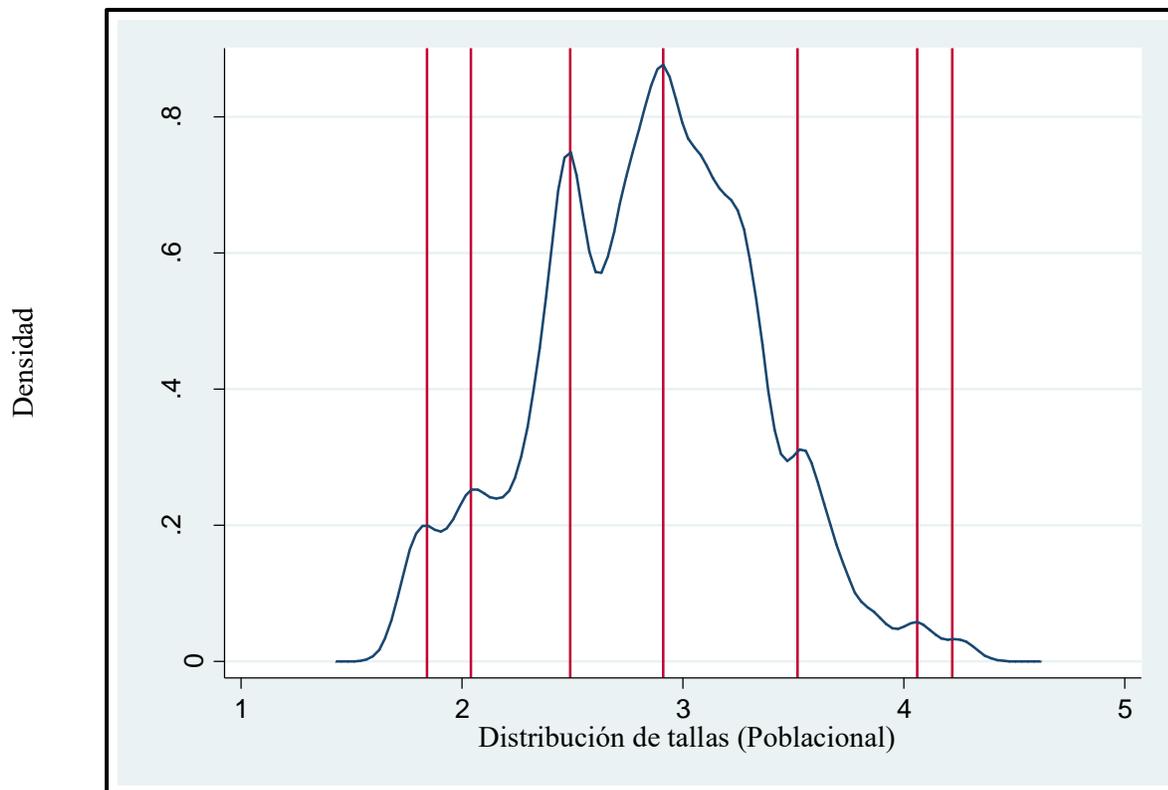


Figura 13. Distribución de tallas con amplitud de banda de la mitad del óptimo ( $h=0.07$ ) con modas resaltadas.

<b>Cuadro 4. Modas poblacionales con ancho de banda 0.07 (mitad del óptimo de Silverman)</b>	
	(cm)
Moda 1	1.84
Moda 2	2.04
Moda 3	2.49
Moda 4	2.91
Moda 5	3.52
Moda 6	4.06
Moda 7	4.22

Al analizar la distribución de las hembras en la población aplicando también la mitad del óptimo de Silverman se puede observar la presencia de multimodalidad (Figura 14), con seis modas, en donde la principal se encuentra en los 3.06cm (Cuadro 5).

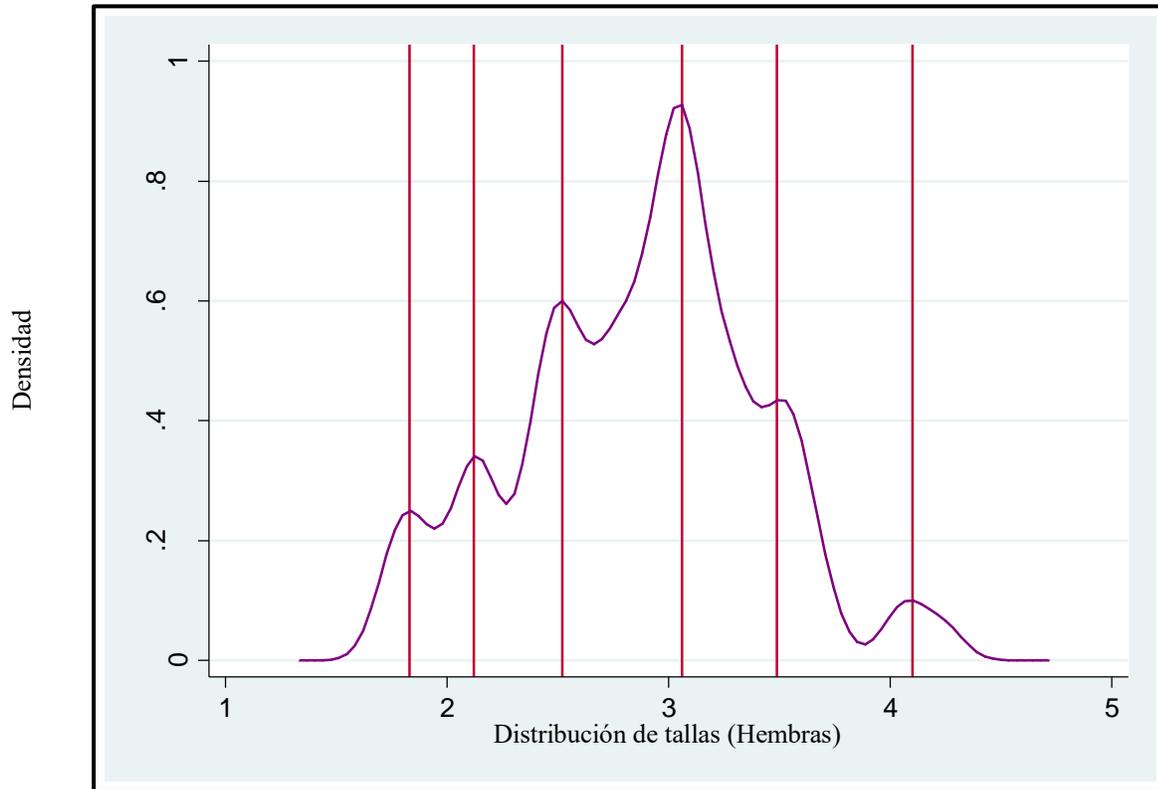


Figura 14. Distribución de tallas para Hembras con amplitud de banda de la mitad del óptimo ( $h=0.09$ ) con modas resaltadas.

<b>Cuadro 5. Modas para Hembras con ancho de banda 0.09 (mitad del óptimo de Silverman)</b>	
	(cm)
Moda 1	1.83
Moda 2	2.12
Moda 3	2.52
Moda 4	3.06
Moda 5	3.49
Moda 6	4.10

Al realizar EDKs mensuales para hembras respecto al largo de la concha, se encontró un posible reclutamiento en noviembre del 2014 (Figura 15).

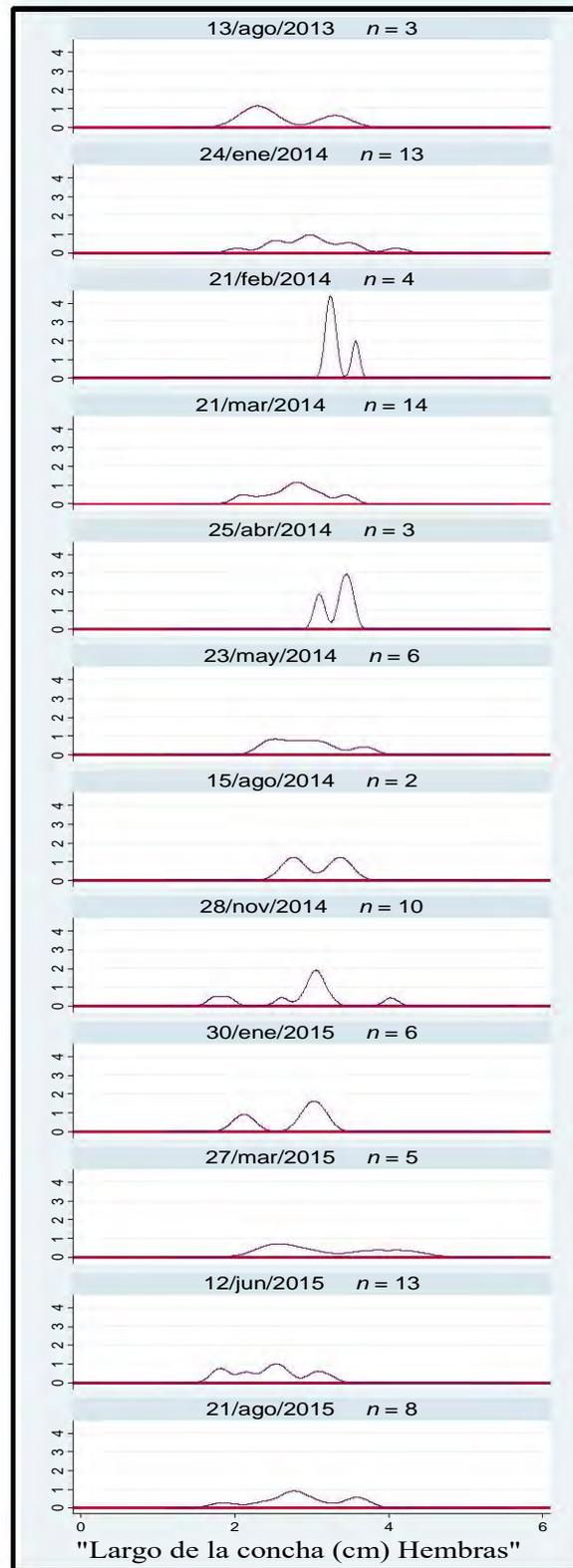


Figura 15. Distribución de tallas por EDKs por muestreo para hembras.

Por otro lado, en la distribución de machos en la población, también multimodal, se encontraron siete modas aplicando la mitad del óptimo de Silverman (Cuadro 6), de éstas sobresalen tres en 2.46cm, 3.24cm y la principal se ubica en los 2.88cm (Figura 16).

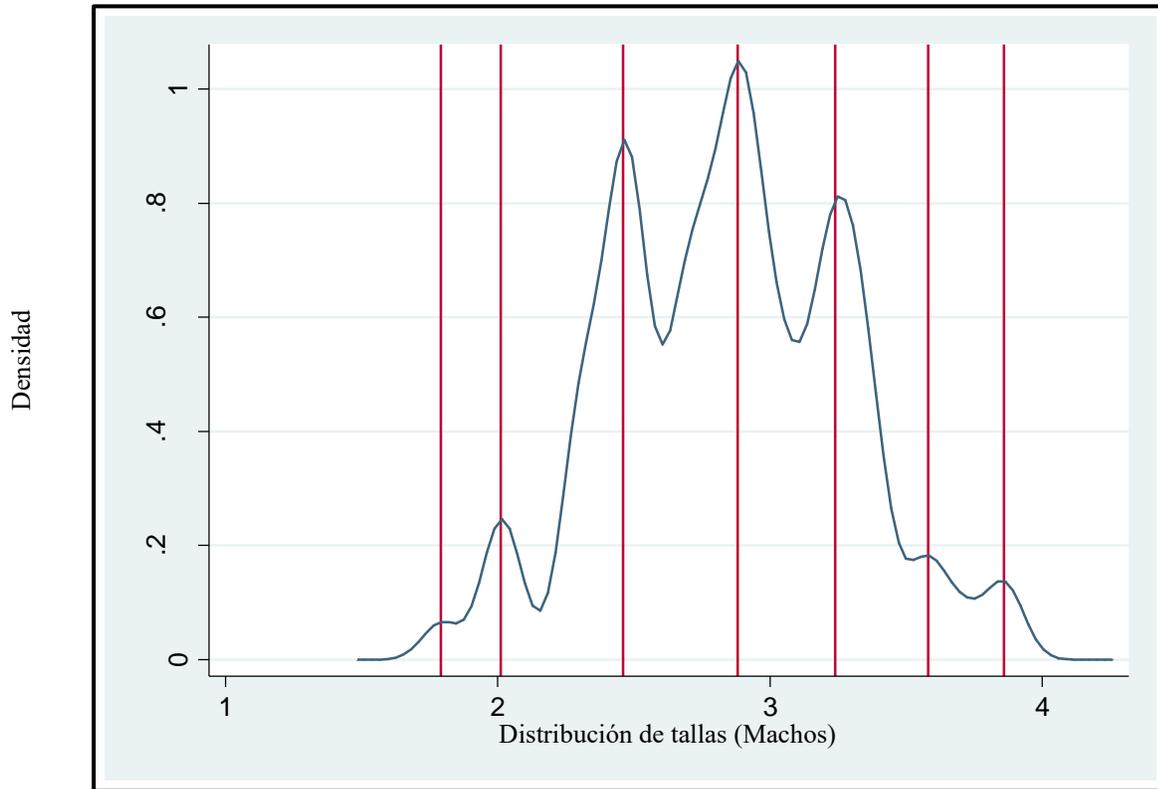


Figura 16. Distribución de tallas para Machos con amplitud de banda de la mitad del óptimo ( $h=0.07$ ) con modas resaltadas.

<b>Cuadro 6. Modas para Machos con ancho de banda 0.07 (mitad del óptimo de Silverman)</b>	
	(cm)
Moda 1	1.79
Moda 2	2.01
Moda 3	2.46
Moda 4	2.88
Moda 5	3.24
Moda 6	3.58
Moda 7	3.86

Además, los EDKs mensuales para machos respecto al largo de la concha, al igual que en las hembras, sugieren un posible reclutamiento en noviembre del 2014 (Figura 17).

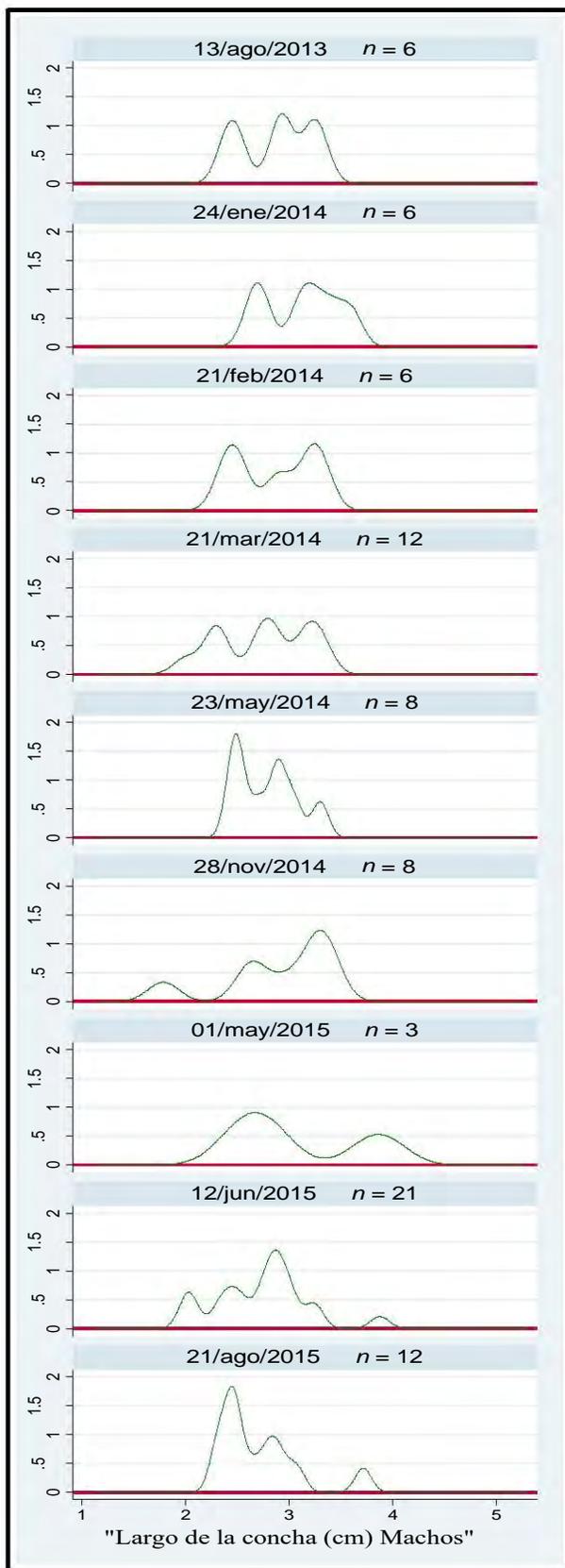


Figura 17. Distribución de tallas por EDKs por muestreo para machos.

## Proporción sexual

Tomando como premisa el principio de Fisher, se procedió a realizar un análisis de proporción sexual por colecta mensual y total por medio de la prueba de Chi cuadrada ( $\chi^2$ ). Las proporciones macho:hembra mayormente observadas fueron 2:1 y 1:1 en 4 meses de colecta cada una, durante dos meses de colecta la proporción fue 1:2, y las proporciones 1:3 y 3:1 se encontraron durante un mes cada una. La proporción total fue 1:1 aunque en algunos meses sólo se logró colectar individuos de un solo sexo (07/2014, 03/2015 y 04/2015) (Cuadro 7).

Fecha	Machos	Hembras	Indeter.	$\chi^2$ calculada	$\chi^2$ .9,1	P	Proporción	Redondeada
13/08/2013	6	3	1	0.44	2.706	0.504	2 : 1	2:1
13/11/2013	0	0	1	-	2.706	-	-	-
24/01/2014	6	13	0	1.894	2.706	0.168	1 : 2.16	1:2
21/02/2014	6	4	1	0.1	2.706	0.751	1.5 : 1	2:1
21/03/2014	12	14	0	0.038	2.706	0.844	1 : 1.16	1:1
25/04/2014	1	3	1	0.25	2.706	0.617	1 : 3	1:3
23/05/2014	8	6	0	0.071	2.706	0.789	1.33 : 1	1:1
27/07/2014	1	0	0	0	2.706	1	-	-
15/08/2014	1	2	0	0	2.706	1	1 : 2	1:2
25/10/2014	0	0	2	-	2.706	-	-	-
28/11/2014	8	10	0	0.55	2.706	0.813	1 : 1.25	1:1
30/01/2015	5	6	0	0	2.706	1	1 : 1.2	1:1
27/03/2015	0	5	1	3.2	2.706	0.073	-	-
14/04/2015	0	1	0	0	2.706	1	-	-
01/05/2015	3	1	0	0.25	2.706	0.617	3 : 1	3:1
12/06/2015	21	13	3	1.441	2.706	0.229	1.61 : 1	2:1
21/08/2015	12	8	2	0.45	2.706	0.502	1.5 : 1	2:1
TOTAL	90	89	12	0	2.706	1	1.01 : 1	1:1

## Relación peso-longitud

Para establecer esta relación se utilizaron las medidas de peso total, peso del callo y largo de la concha. Se usaron ambos pesos debido a que, si bien los organismos no presentaron una gran cantidad de epibiontes adheridos a la concha, la presencia de algas difíciles de retirar de la concha sin dañar ésta, fue constante y la cantidad variaba en cada caracol, pudiendo afectar en alguna medida el peso total real. Con fines comparativos se obtuvieron las ecuaciones por sexo y poblacional (Cuadro 8).

Cuadro 8. Parámetros de regresiones para logaritmo natural de <b>largo de la concha-peso total</b> y regresión no lineal por sexo y sus valores estadísticos (valores ajustados de $r^2$ ).					
<i>Machos</i>					
N=89 r <sup>2</sup> =0.98	Coeficiente	Error estándar	Valor de <i>t</i>	Prob.>  <i>t</i>	Intervalo de confianza 95%
b	2.56	0.0992686	25.82	0.000	2.36 < <i>b</i> < 2.76
a	0.54	0.0615321	8.78	0.000	0.41 < <i>a</i> < 0.66
<i>Hembras</i>					
N= 86 r <sup>2</sup> =0.98	Coeficiente	Error estándar	Valor de <i>t</i>	Prob.>  <i>t</i>	Intervalo de confianza 95%
b	2.85	0.0848842	33.65	0.000	2.68 < <i>b</i> < 3.02
a	0.39	0.0408657	9.73	0.000	0.31 < <i>a</i> < 0.47
<i>Población</i>					
N=186 r <sup>2</sup> =0.98	Coeficiente	Error estándar	Valor de <i>t</i>	Prob.>  <i>t</i>	Intervalo de confianza 95%
b	2.73	0.0617122	44.37	0.000	2.61 < <i>b</i> < 2.85
a	0.45	0.0327823	13.74	0.000	0.385 < <i>a</i> < 0.515

El valor de  $r^2$  fue de 0.98% para las tres regresiones –machos, hembras y poblacional– de PT-LAR, en tanto el valor de *b* para machos fue de 2.56, para hembras 2.85, y para la población 2.73 (Figuras 19, 20 y 21). El crecimiento en este caso, para machos, hembras y poblacional, resultó ser alométrico negativo, confirmándose mediante la prueba de *t* que *b* es menor de 3 (Cuadro 8).

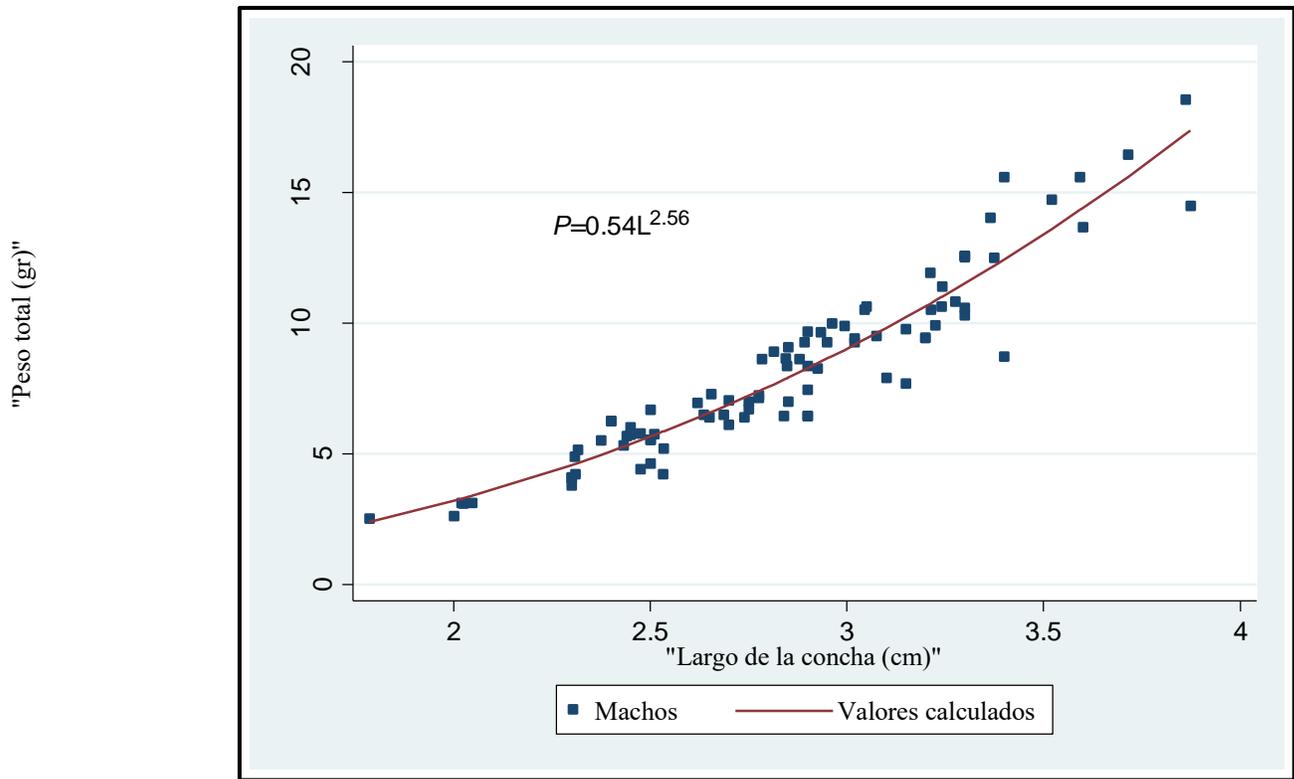


Figura 19. Relación peso total – largo de la concha para machos.

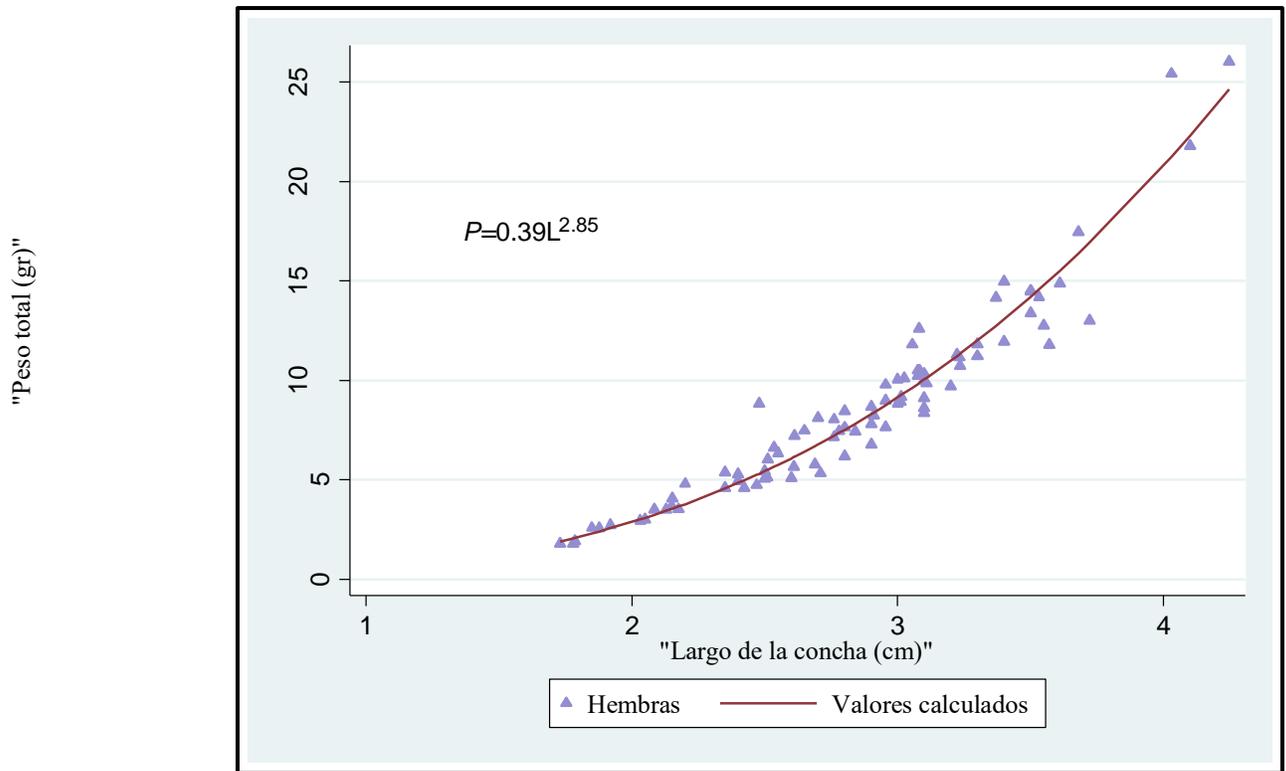


Figura 20. Relación peso total – largo de la concha para hembras.

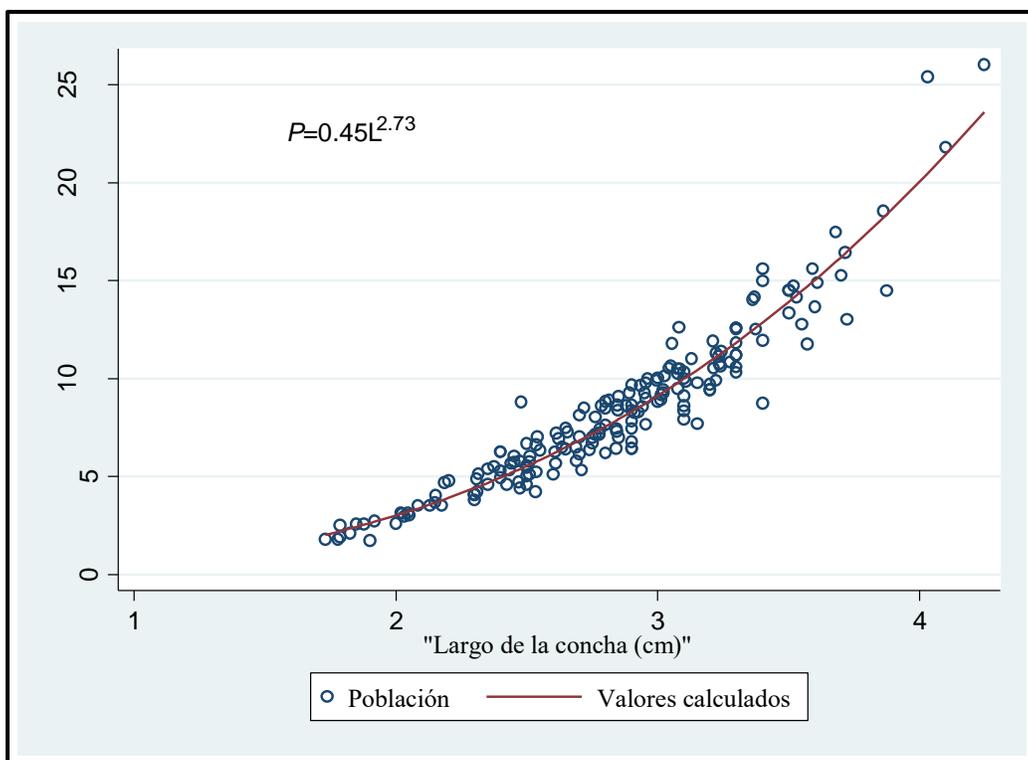


Figura 21. Relación peso total – largo de la concha para la población.

Cuadro 9. Parámetros de regresiones para logaritmo natural de <b>largo de la concha-peso blando</b> y regresión no lineal por sexo y sus valores estadísticos (valores ajustados de $r^2$ ).					
<i>Machos</i>					
N=89	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$r^2=0.96$					
b	2.75	0.1488422	18.54	0.000	$2.46 < b < 3.05$
a	0.054	0.0094195	5.82	0.000	$0.036 < a < 0.073$
<i>Hembras</i>					
N= 86	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$r^2=0.96$					
b	3.20	0.1313183	24.43	0.000	$2.96 < b < 3.46$
a	0.035	0.0057853	6.21	0.000	$0.024 < a < 0.047$
<i>Población</i>					
N=186	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$r^2=0.96$					
b	3.09	0.0989642	31.26	0.000	$2.89 < b < 3.28$
a	0.039	0.0046469	8.46	0.000	$0.030 < a < 0.048$

Para la relación PB-LAR el valor de  $r^2$  fue de 0.96% en los tres casos –machos, hembras y poblacional– en tanto el valor de  $b$  para machos fue de 2.75, para hembras 3.20 (Figuras 22 Y 23), y para la población de 3.09 (Figura 24). El crecimiento para hembras y la población, resultó ser alométrico

positivo, mientras que para los machos resultó ser alométrico negativo, esto confirmándose mediante la prueba de  $t$  (Cuadro 9).

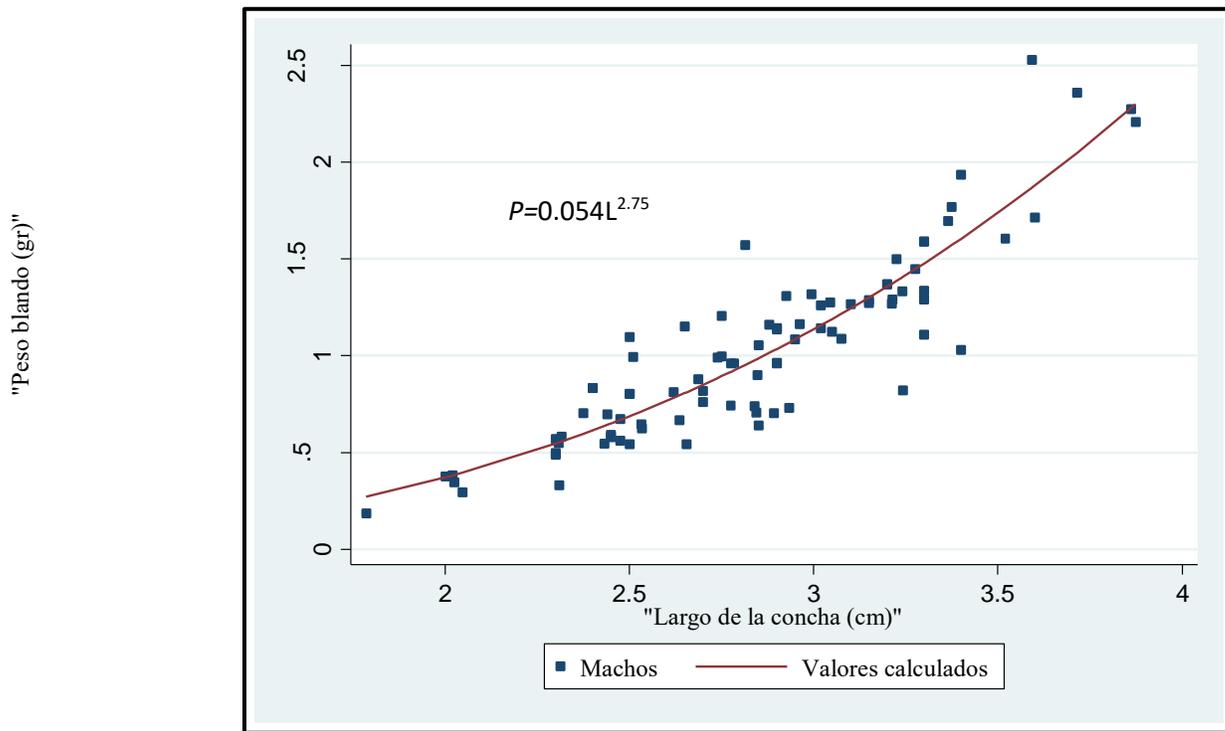


Figura 22. Relación peso blando – largo de la concha para machos.

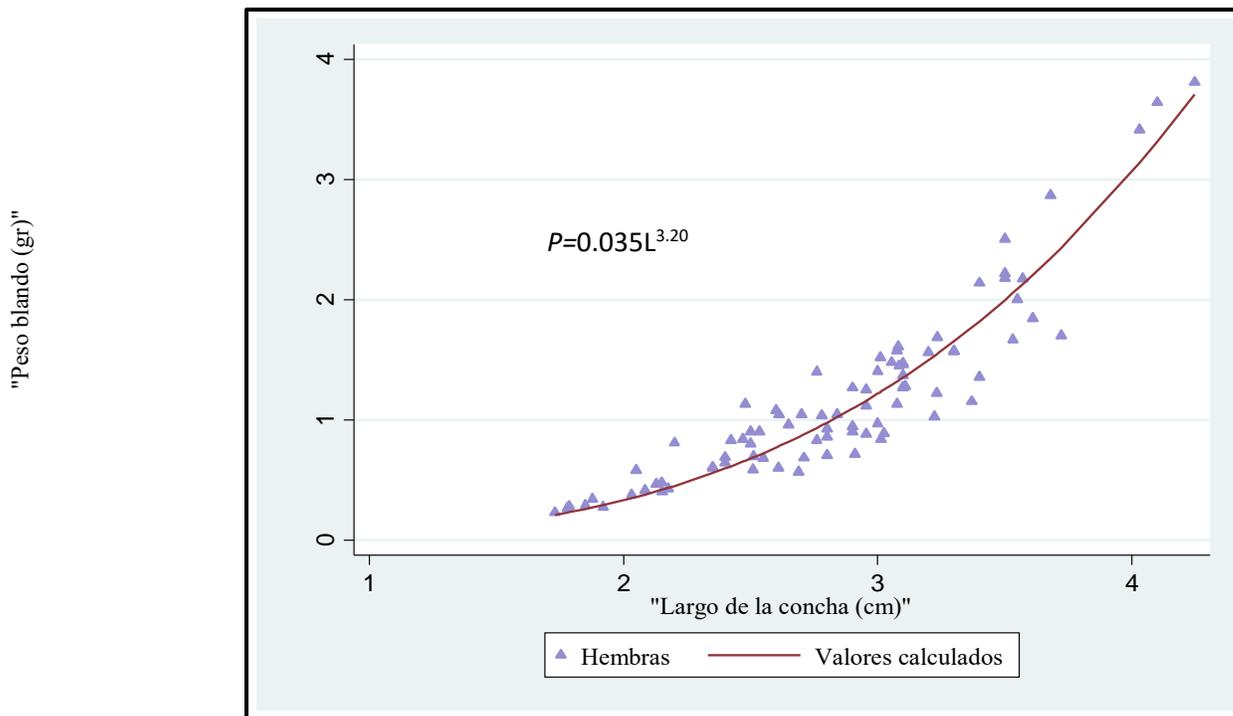


Figura 23. Relación peso blando – largo de la concha para hembras.

"Peso blando (gr"

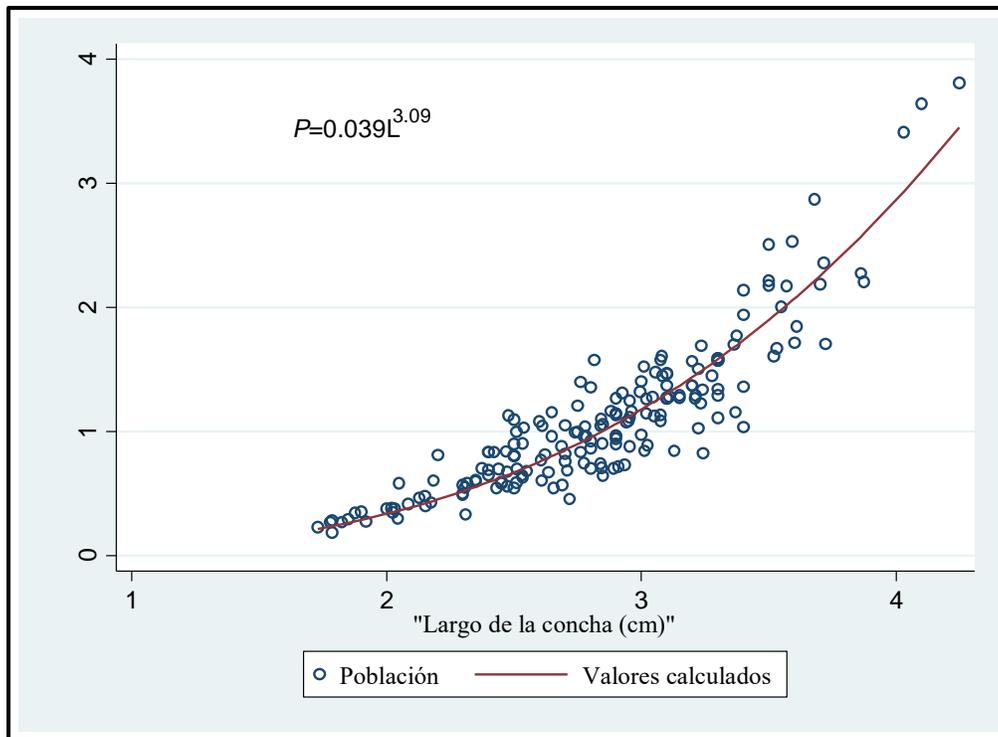


Figura 24. Relación peso blando – largo de la concha para la población.

Cuadro 10. Parámetros de regresiones para logaritmo natural de <b>largo de la concha-peso callo</b> y regresión no lineal por sexo y sus valores estadísticos (valores ajustados de $r^2$ ).					
<i>Machos</i>					
N=89	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$r^2=0.95$					
b	2.63	0.1705124	15.45	0.000	$2.29 < b < 2.97$
a	0.023	0.0046536	5.10	0.000	$0.014 < a < 0.032$
<i>Hembras</i>					
N= 86	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$r^2=0.95$					
b	3.04	0.1560607	19.49	0.000	$2.73 < b < 3.35$
a	0.015	0.0030148	5.25	0.000	$0.009 < a < 0.021$
<i>Población</i>					
N=186	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$r^2=0.95$					
b	2.90	0.1117508	26.00	0.000	$2.68 < b < 3.12$
a	0.018	0.0023946	7.54	0.000	$0.013 < a < 0.022$

El valor de  $r^2$  fue de 0.95% en los tres casos de las regresiones de PC-LAR, en tanto el valor de  $b$  para machos fue de 2.63 y para hembras 3.05 (Figuras 25 y 26), y para la población de 2.90 (Figura 27). El crecimiento para machos y la población, resultó ser alométrico negativo, mientras que para las hembras resultó ser isométrico con ligero sesgo positivo, esto confirmándose mediante la prueba de  $t$  (Cuadro 10).

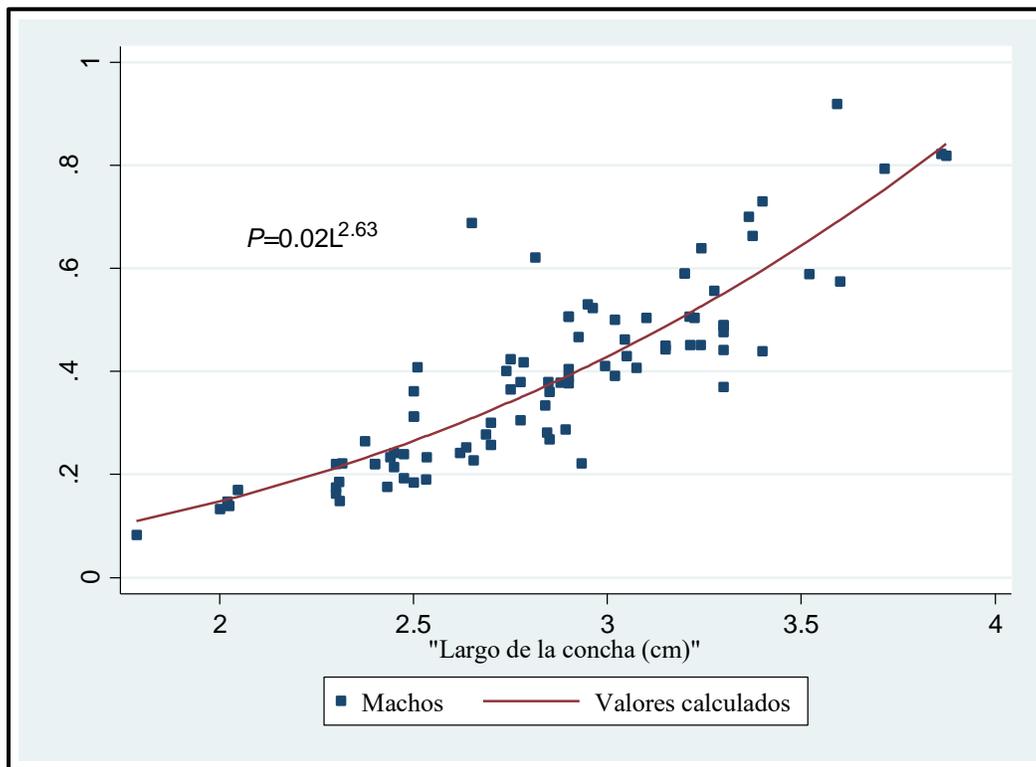


Figura 25. Relación peso del callo – largo de la concha para machos.

"Peso del callo (gr)"

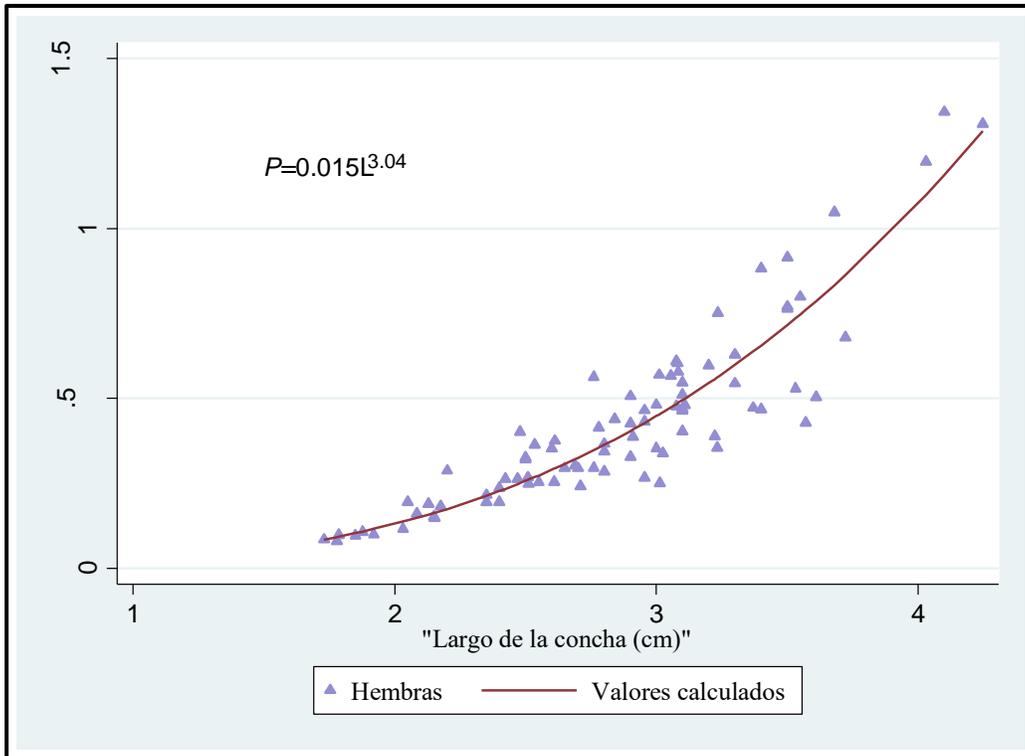


Figura 26. Relación peso del callo – largo de la concha para hembras.

"Peso del callo (gr)"

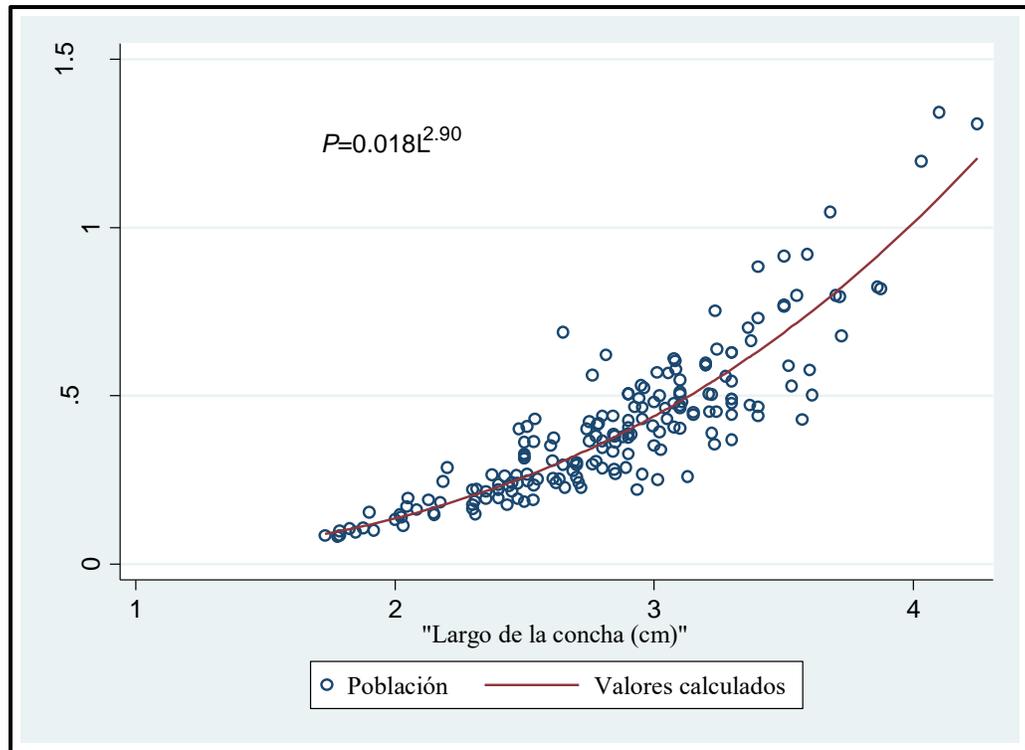


Figura 27. Relación peso del callo – largo de la concha para la población.

## Modelación del crecimiento

Al realizar las lecturas de los anillos de crecimiento por medio de luz transmitida se tuvo una coincidencia menor al 20% con el segundo lector, en tanto que mediante luz reflejada se tuvo una coincidencia del 72% por lo que los datos utilizados para analizar el crecimiento de *V. speciosa* en el presente trabajo fueron los obtenidos mediante luz reflejada, descartando los obtenidos por luz transmitida.

Al graficar la medida de la distancia del foco a cada anillo en los opérculos en un diagrama de cajas, se aprecia una distribución más o menos simétrica en machos y hembras. Se hace notar la reducida cantidad de datos de opérculos con mayor cantidad de anillos en la población (Figura 28), por otro lado, en las hembras se encontraron un mayor número de anillos –hasta 40– en comparación con los machos –hasta 34– (Figuras 29 y 30). Sin embargo al realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de marcas encontradas en opérculos de hembras respecto a los machos ( $D_{\max}=0.17 \gg D_{0.05}=-0.02$ ;  $P= 0.475$ ). Por otro lado, en éstos gráficos también se puede observar claramente la tendencia del incremento, inicialmente de una forma marcada y disminuyendo progresivamente.

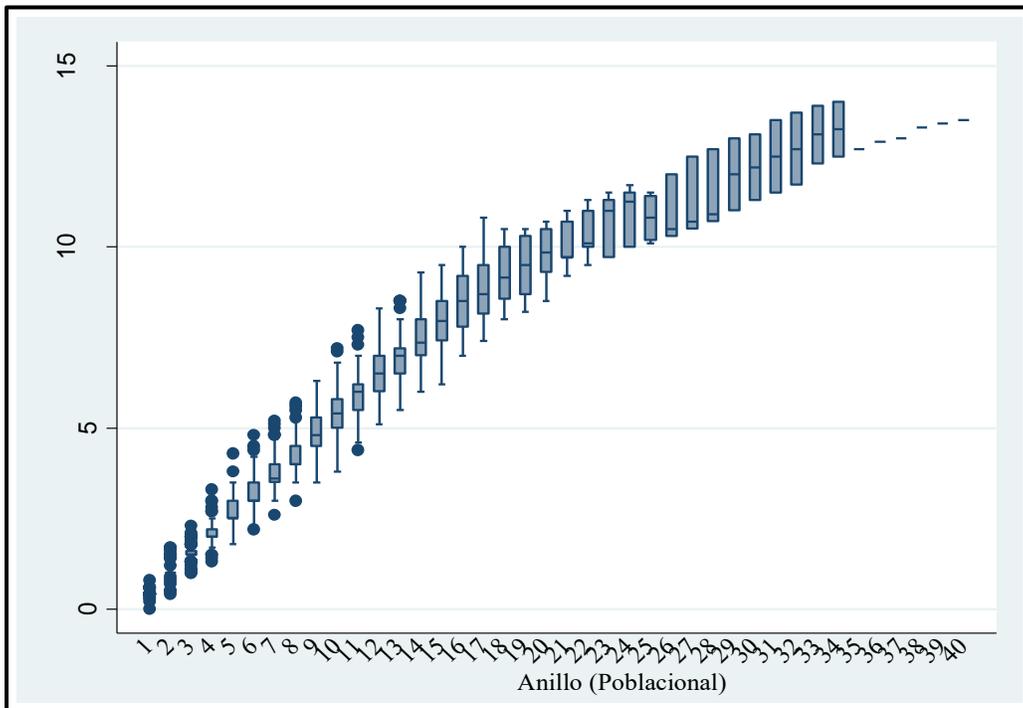


Figura 28. Diagrama de cajas poblacional para la distancia del foco a cada anillo de los opérculos.

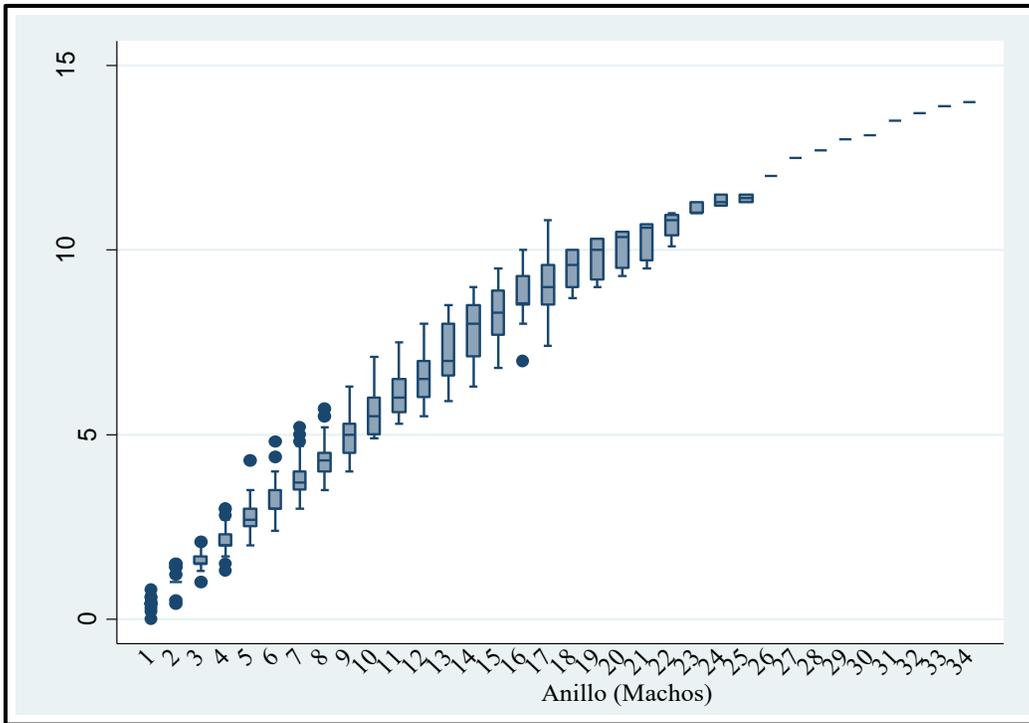


Figura 29. Diagrama de cajas para machos para la distancia del foco a cada anillo de los opérculos.

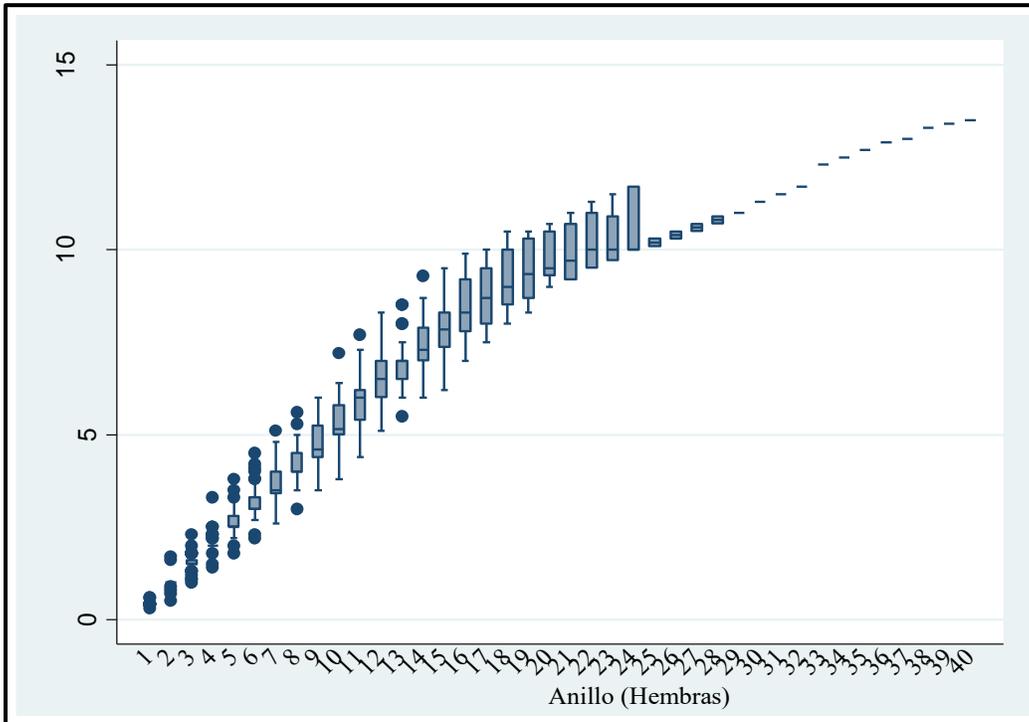


Figura 30. Diagrama de cajas para hembras para la distancia del foco a cada anillo de los opérculos.

## Parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB)

Pauly (1981) menciona que la relación que describa el crecimiento debe tener ciertas características, entre las cuales que pueda hacerlo en términos de longitud y peso; que pueda ser incorporada en modelos de producción de una manera sencilla; que sea posible hacer comparaciones interespecíficas e intraespecíficas de diferentes stocks y que pueda ser ajustada fácilmente a cualquier conjunto de datos de edad.

La ecuación de crecimiento de von Bertalanffy se ajusta al comportamiento del crecimiento individual de muchos organismos (King, 1995; Trinidad, 2014), ya sea en longitud o en peso, esbozándose gráficamente en función de la edad, obteniendo en la mayoría de los casos, una curva pendiente que disminuye continuamente después de cierta edad, aproximándose a una asíntota máxima.

Asimismo, para el estudio de especies marinas, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy ha sido ampliamente utilizado, esto posiblemente a que ha sido incorporado dentro de la ecuación de rendimiento pesquero por Beverton y Holt (1957) (Bottemanne, 1972; King, 1995 citado en Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

Además, el número de constantes de esta función no es excesivo y tienen significado biológico: ( $L_{\infty}$ ) y ( $P_{\infty}$ ) se interpreta como “*el peso o la talla media de un organismo muy viejo*”, ( $k$ ) es el “*parámetro de curvatura*” que determina la rapidez con la que el organismo alcanza  $L_{\infty}$  y está relacionada con la tasa metabólica, ( $t_0$ ) es el “*parámetro de condición inicial*” y es el tiempo teórico en el cual el organismo empieza su crecimiento, ( $b$ ) es una constante y representa la potencia a la cual el crecimiento en longitud es proporcional al crecimiento en peso y proviene de la relación peso-longitud (Gulland, 1971; Everhart & Youngs, 1981; Pereiro, 1982; Sparre & Venema, 1997 citados en Salgado-Ugarte *et al.* 2005).

Al realizar los gráficos de dispersión de la edad y la longitud para machos, hembras y poblacional de *V. speciosa* (Figuras 31, 33 y 35), se puede apreciar visualmente que los datos pueden ser ajustados a un modelo de crecimiento, debido a lo anteriormente mencionado, se procedió a obtener los parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy (Cuadro 11) y posteriormente se realizaron los gráficos correspondientes (Figuras 32, 34 y 36). En la Figura 37 se muestran las curvas de crecimiento obtenidas para machos, hembras y la población.

Cuadro 11. Parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy por regresión no lineal.					
<i>Machos</i>					
$r^2=0.984$	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$L_{\infty}$	3.74	0.3596166	10.41	0.000	$3.01 < L_{\infty} < 4.47$
$k$	0.116	0.0552268	2.12	0.040	$0.005 < k < 0.228$
$t_0$	0.632	3.106636	0.20	0.840	$-5.646 < t_0 < 6.911$
<i>Hembras</i>					
$r^2=0.979$	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$L_{\infty}$	4.40	1.111884	3.96	0.000	$2.16 < L_{\infty} < 6.64$
$k$	0.050	0.0405035	1.24	0.220	$-0.031 < k < 0.132$
$t_0$	-5.61	7.377487	-0.76	0.451	$-20.48 < t_0 < 9.26$
<i>Población</i>					
$r^2=0.982$	Coeficiente	Error estándar	Valor de $t$	Prob.>  $t$	Intervalo de confianza 95%
$L_{\infty}$	3.89	0.3782825	10.29	0.000	$3.14 < L_{\infty} < 4.64$
$k$	0.083	0.0337939	2.47	0.015	$0.016 < k < 0.150$
$t_0$	-1.707	3.126516	-0.55	0.586	$-7.91 < t_0 < 4.503$

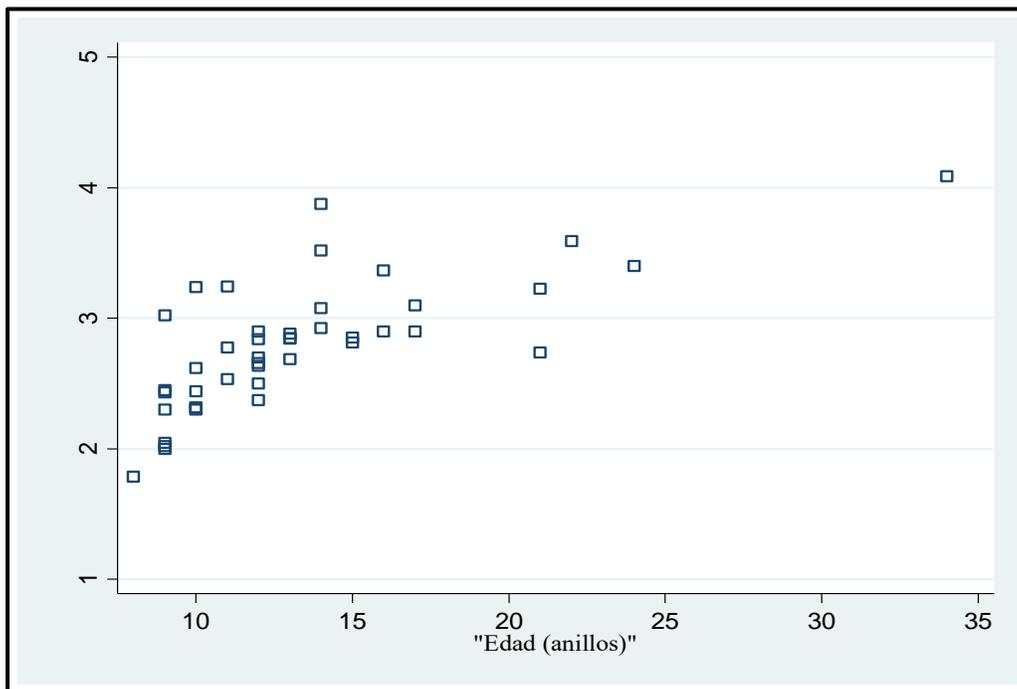


Figura 31. Gráfico de dispersión del largo de la concha contra la edad de machos de *V. speciosa*.

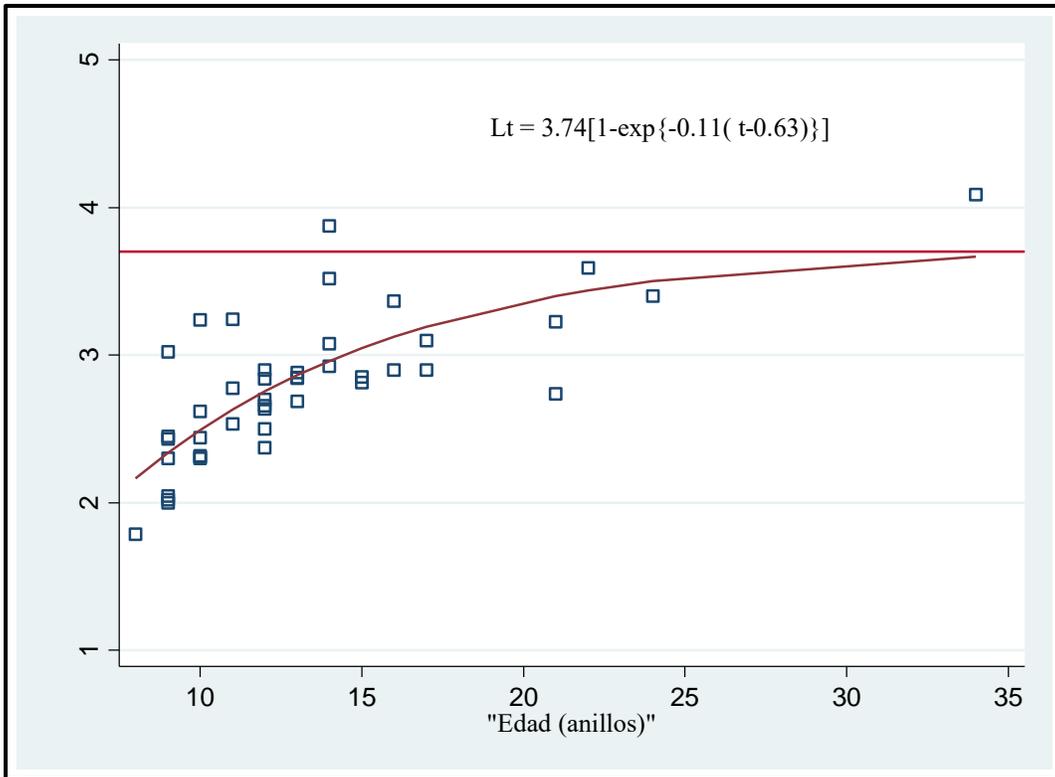


Figura 32. Gráfico de von Bertalanffy para machos de *V. speciosa*.

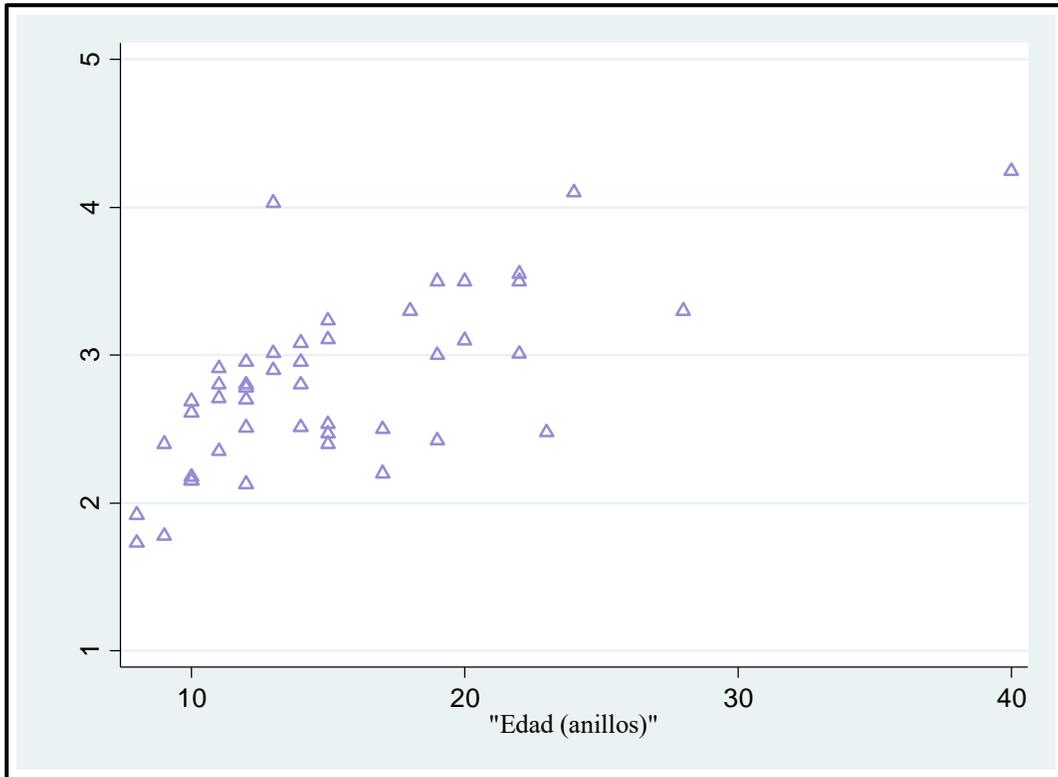


Figura 33. Gráfico de dispersión del largo de la concha contra la edad de hembras de *V. speciosa*.

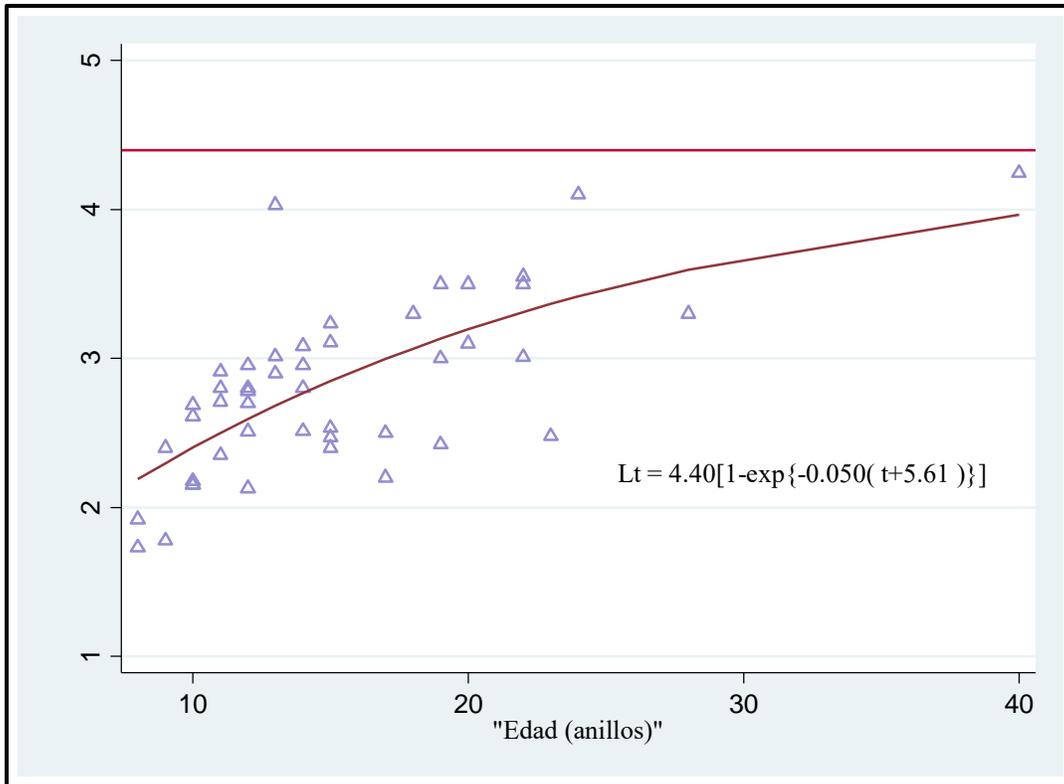


Figura 34. Gráfico de von Bertalanffy para hembras de *V. speciosa*.

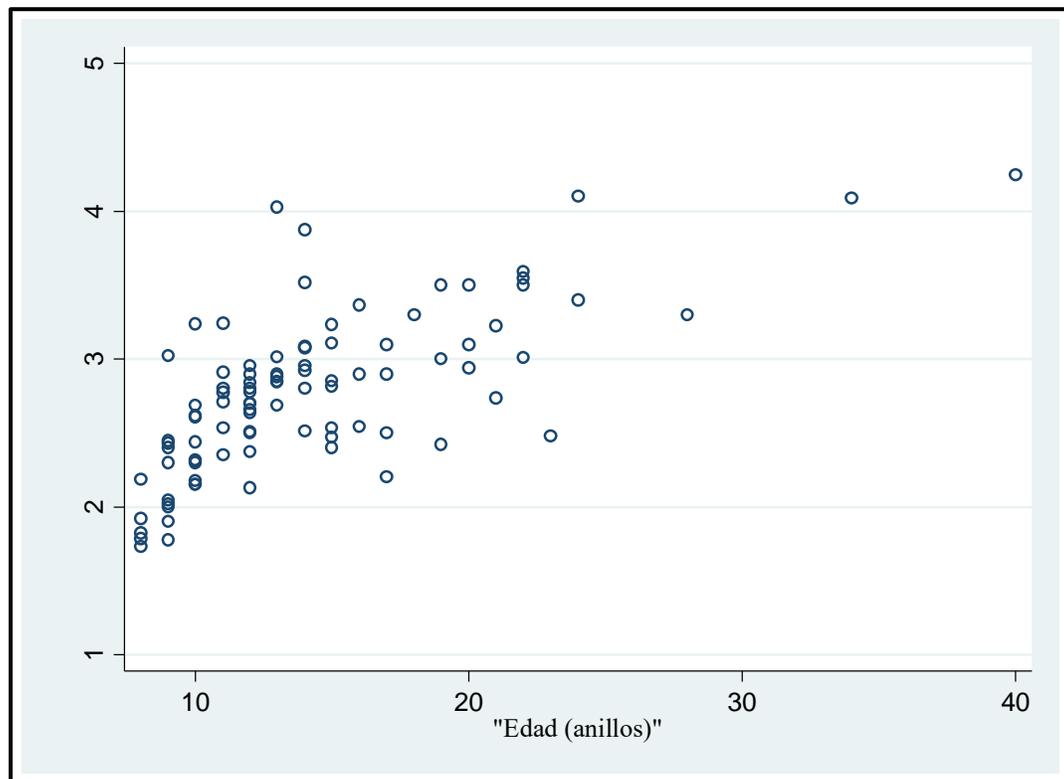


Figura 35. Gráfico de dispersión del largo de la concha contra la edad poblacional de *V. speciosa*.

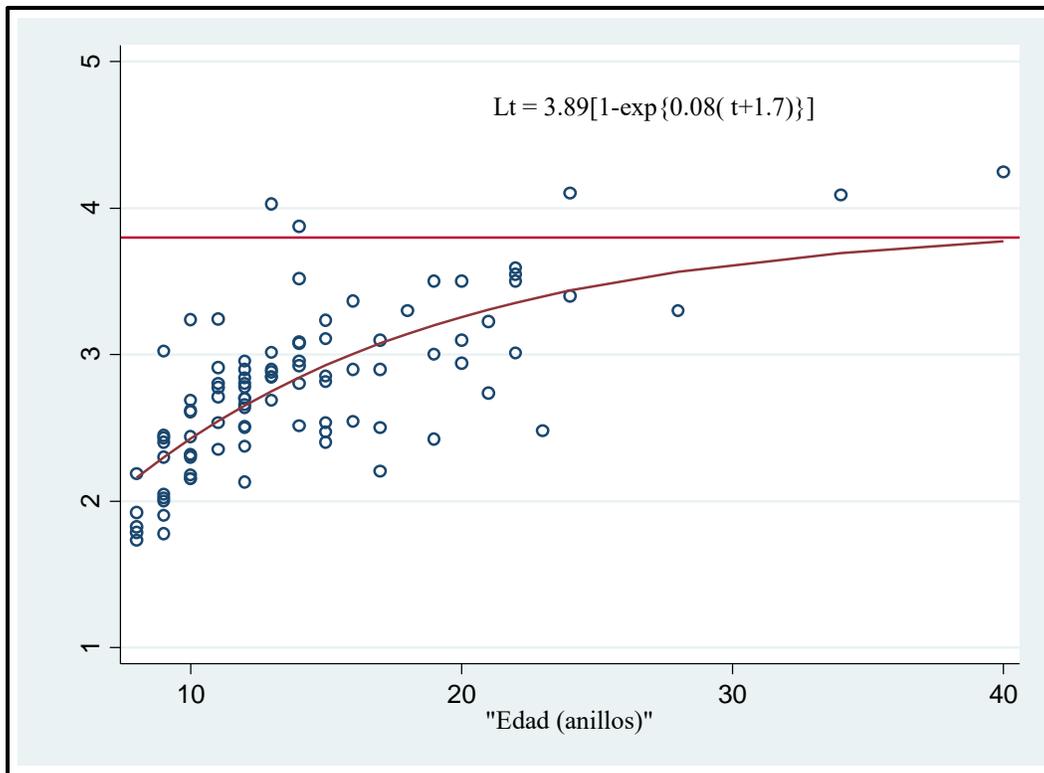


Figura 36. Gráfico de von Bertalanffy para la población de *V. speciosa*.

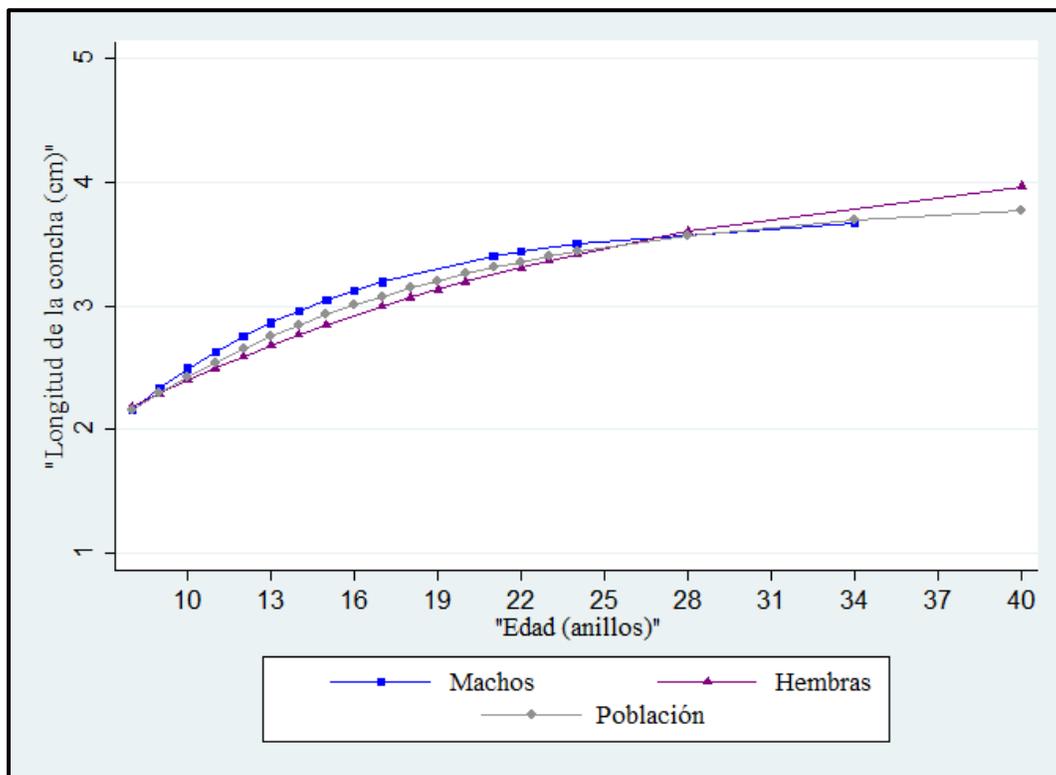


Figura 37. Curvas de crecimiento para machos, hembras y la población de *V. speciosa*

## T<sup>2</sup> de Hotelling

Al comparar los parámetros de von Bertalanffy obtenidos por regresión no lineal aplicando la prueba de T<sup>2</sup> de Hotelling por medio de los programas de Salgado-Ugarte *et al.* (2005), se obtuvieron los resultados mostrados en el Cuadro 12. Siendo el valor calculado de T<sup>2</sup> (48.2) mayor al de tablas (12.3) se observa que los vectores de la función de crecimiento de von Bertalanffy estimados para machos son significativamente diferentes a los vectores de parámetros obtenidos para las hembras. Por otro lado, comparando parámetro por parámetro, se observa que ninguno contiene al cero en el intervalo de confianza por lo que los tres ( $L_{\infty}$ ,  $K$  y  $t_0$ ) son diferentes. Los valores críticos de F indican que el parámetro que tiene mayor influencia es la diferencia es ( $K$ ), seguido de ( $t_0$ ) y finalmente ( $L_{\infty}$ ).

Cuadro 12. Prueba de T <sup>2</sup> de Hotelling para comparación de parámetros de la FCVB de machos y hembras de <i>V. speciosa</i> .					
Matriz de varianza-covarianza (S)			Matriz inversa de S		
0.70189066	-0.03142732	-4.1172966	5.73763231	22.070159	0.566775933
0.00232097	0.22776946		1436.54477		-7.20276249
32.811249			0.151599045		
-0.6613 0.0665 6.2432   = [P1 - P2]'					
T <sup>2</sup> = 48.2300		T <sup>2</sup> <sub>0.99;3,85</sub> = 12.3460		F <sub>0.99;3,85</sub> = 4.0207	
Intervalo de confianza del 99%					F crítica
-1.2857	<L <sub>∞1</sub> - L <sub>∞2</sub> <	-0.0369			4.5096
0.0306	<K <sub>1</sub> - K <sub>2</sub> <	0.1024			13.7974
1.9739	<t <sub>01</sub> - t <sub>02</sub> <	10.5125			8.5981

## Validación del crecimiento

De la muestra total de opérculos, antes de manipularlos para tomar lectura de las marcas de crecimiento, se registraron 146 (78.07%) dañados *-incompletos-*, 30 (16.04%) completos, 10 (5.35%) rotos; y uno solo (0.53%) quebrado. Cabe mencionar que debido a su fragilidad algunos de éstos resultaron dañados y uno sólo quebrado durante la lectura.

### *Análisis de la característica de borde del opérculo*

De las dos lecturas independientes para observar la característica del borde se obtuvo una coincidencia del 70%. El patrón de variación de la característica del borde tuvo un comportamiento sinusoidal al graficarse contra las fechas de colecta mensuales durante casi tres años (Figuras 38 y 39). Se registró un aumento en la proporción de borde hialino en los meses de marzo y mayo del 2014 (88% y 66.66%) y enero del 2015(54.5%), y un máximo en junio del 2015 (100%); así como una mínima en los meses de julio y octubre del 2014(0%). En el cuadro 13 se muestra el porcentaje de borde hialino en

opérculos por muestreo, en la Figura 38 no se tomaron en cuenta las fechas en donde la cantidad de individuos muestreados fueron menores a dos (noviembre 2013, agosto 2014 y abril 2015).

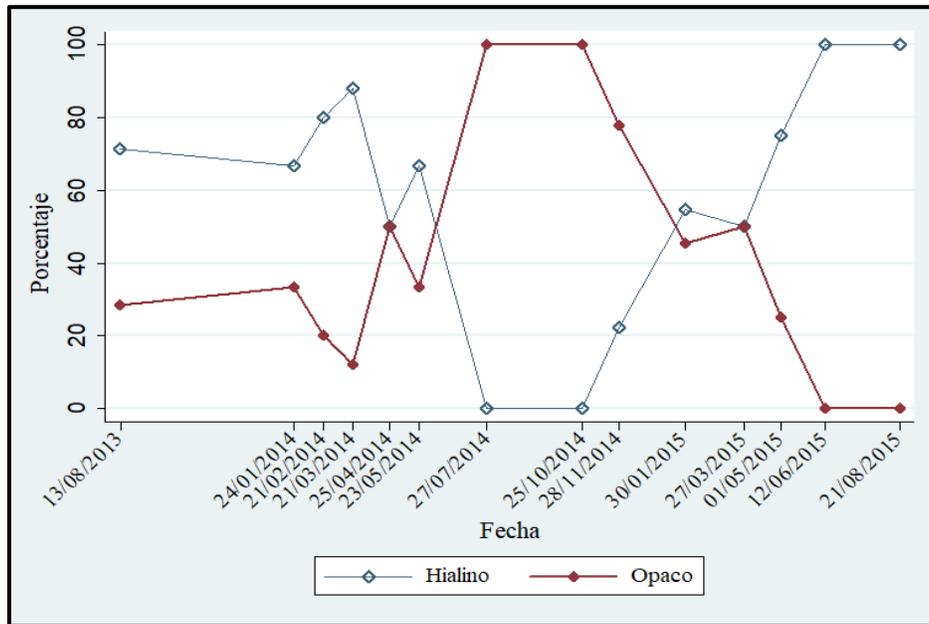


Figura 38. Porcentaje de opérculos con bordes hialinos y opacos por fecha de colecta –en donde la cantidad de organismos colectados fue mayor a uno– para la población de *V. speciosa*.

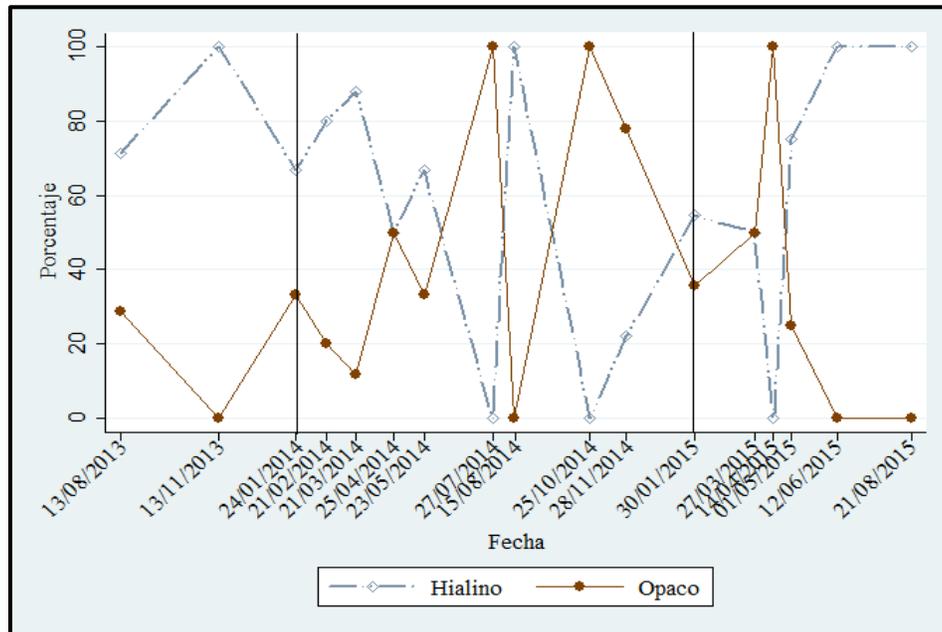


Figura 39. Porcentaje del total de opérculos con bordes hialinos y opacos por fecha de colecta para la población de *V. speciosa*.

Sin embargo, tomando en cuenta las fechas en donde solamente se colectó un individuo en el muestreo, se puede observar la posibilidad de más eventos de formación de anillos a lo largo de un año (Figura 39).

Fecha de colecta	Porcentaje de opérculos con borde hialino
13/ago/2013	71.4
13/nov/2013	100
24/ene/2014	66.6
21/feb/2014	80
21/mar/2014	88
25/abr/2014	50
23/may/2014	66.6
27/jul/2014	0
15/ago/2014	100
25/oct/2014	0
28/nov/2014	22.2
30/ene/2015	54.5
27/mar/2015	50
14/abr/2015	0
01/may/2015	75
12/jun/2015	100
21/ago/2015	100

*Condición somática y crecimiento: Análisis del incremento marginal (AIM)*

Se obtuvieron datos del nivel de clorofila-a ( $\text{mg/m}^3$ ) y temperatura superficial media ( $^{\circ}\text{C}$ ) mensuales de la zona de estudio otorgados por el GES DIS de la NASA (2016) los cuales se compararon con la razón del incremento marginal (RIM) (Figura 40), la cual se define como la división del incremento entre la longitud de la banda de crecimiento anterior (o la distancia del foco al anillo en los individuos con un solo anillo), tomando los valores medios como representaciones mensuales.

En la Figura 41 se puede apreciar visualmente una posible relación entre el RIM y los niveles de clorofila-a promedio por muestreo.

En cuanto a la temperatura superficial media y la RIM, se puede observar que en algunos meses EN donde se registraron las temperaturas más bajas, en los meses siguientes la RIM registró valores altos, y en caso contrario, cuando se registraron temperaturas altas, la RIM disminuyó en los meses posteriores. (Figura 41).

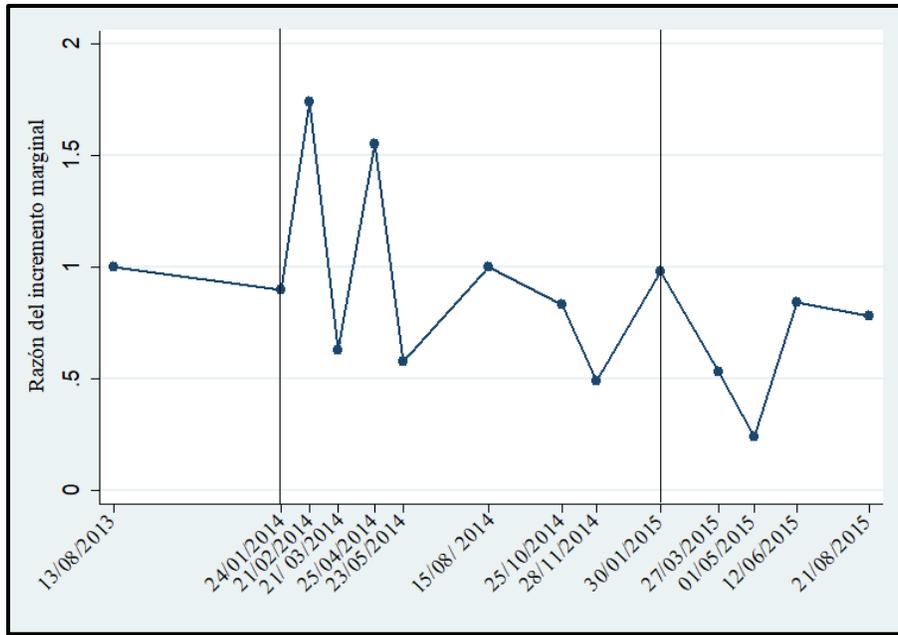


Figura 40. Valores medios por fecha de muestro para los valores del incremento marginal, población de *V. speciosa*.

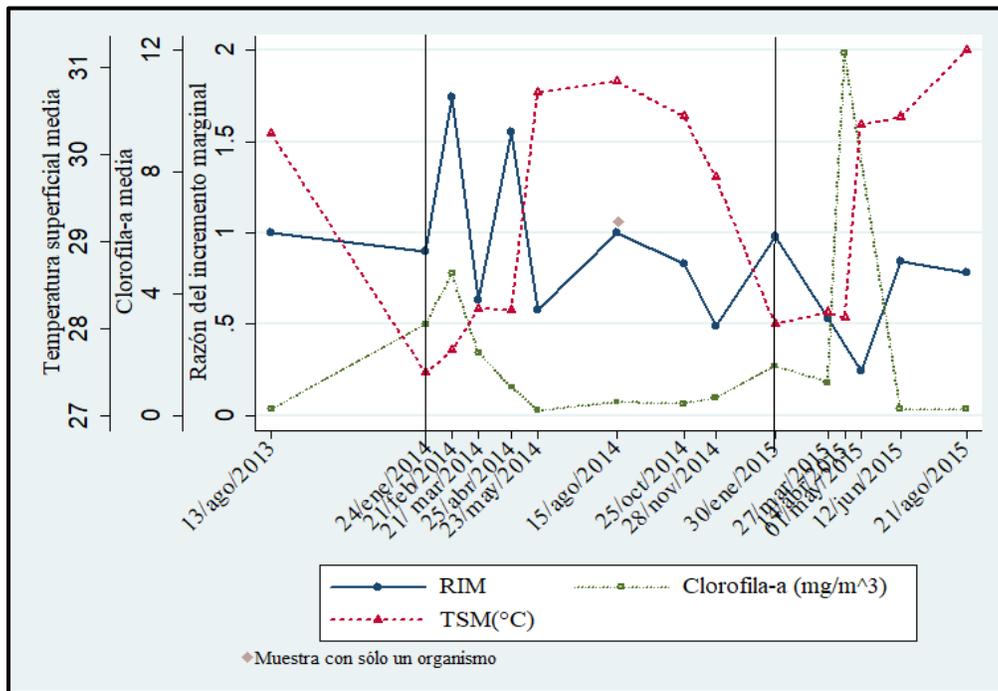


Figura 41. Gráfico de la razón del incremento marginal – niveles de clorofila-a promedio-temperatura superficial media por muestro.

Al comparar el IGSG con la RIM se puede apreciar visualmente un comportamiento mayormente inverso (Figura 42), es decir cuando los valores del IGSG se registraron altos, los valores de la RIM registró valores contrarios. En tanto que al comparar el IGSD (considerando el peso gonádico junto

con el peso de la glándula digestiva) con la RIM, visualmente se aprecia una conducta contraria en los meses de febrero, agosto, y octubre del 2014, así como en marzo del 2015 (Figura 43), tanto los valores del RIM así como los del índice presentan un comportamiento similar, cuando los valores del IGSD incrementan, la RIM también, en el resto de los meses la relación pareciera mostrar un comportamiento inverso.

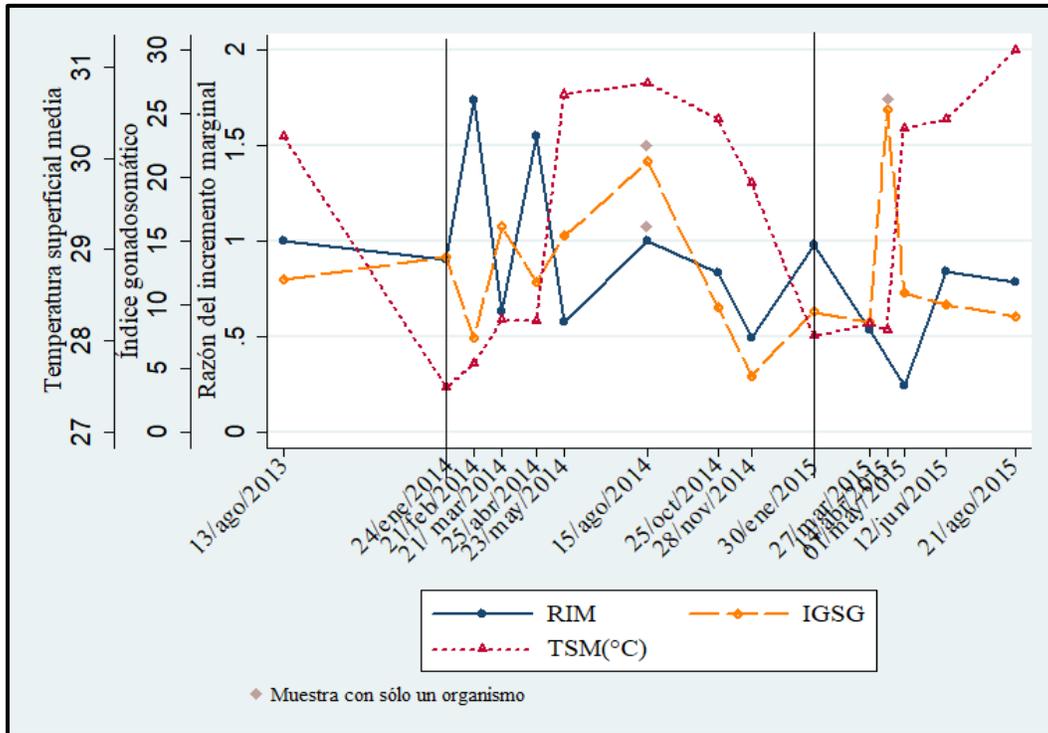


Figura 42. Gráfico de la razón del incremento marginal – índice gonadosomático por muestreo.

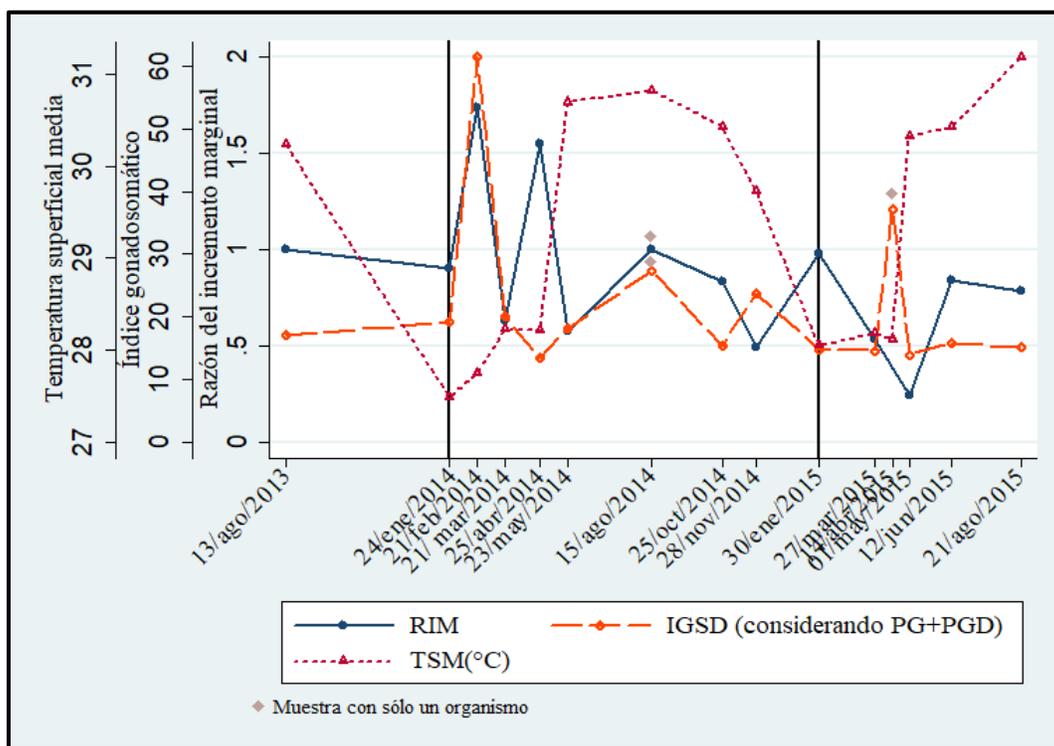


Figura 43. Gráfico de la razón del incremento marginal – índice gonadosomático por muestreo. Tomando en conjunto el peso de la gónada + peso glándula digestiva para obtener el IGS.

Un comportamiento parecido se encontró en la relación del Factor de Condición (K) con la RIM; cuando los individuos presentaron valores del factor de condición altos, los valores de la RIM se registraron altos durante o un poco después de este aumento en la condición. Por otro lado, cuando la condición disminuyó, los valores de la RIM también disminuyeron. (Figura 44). Además, si se compara el K con el IGSD e IGSG (Figura 45), se puede apreciar que en los periodos en que *V. speciosa* presentó mejores condiciones reproductivas, su condición somática disminuía, y viceversa..

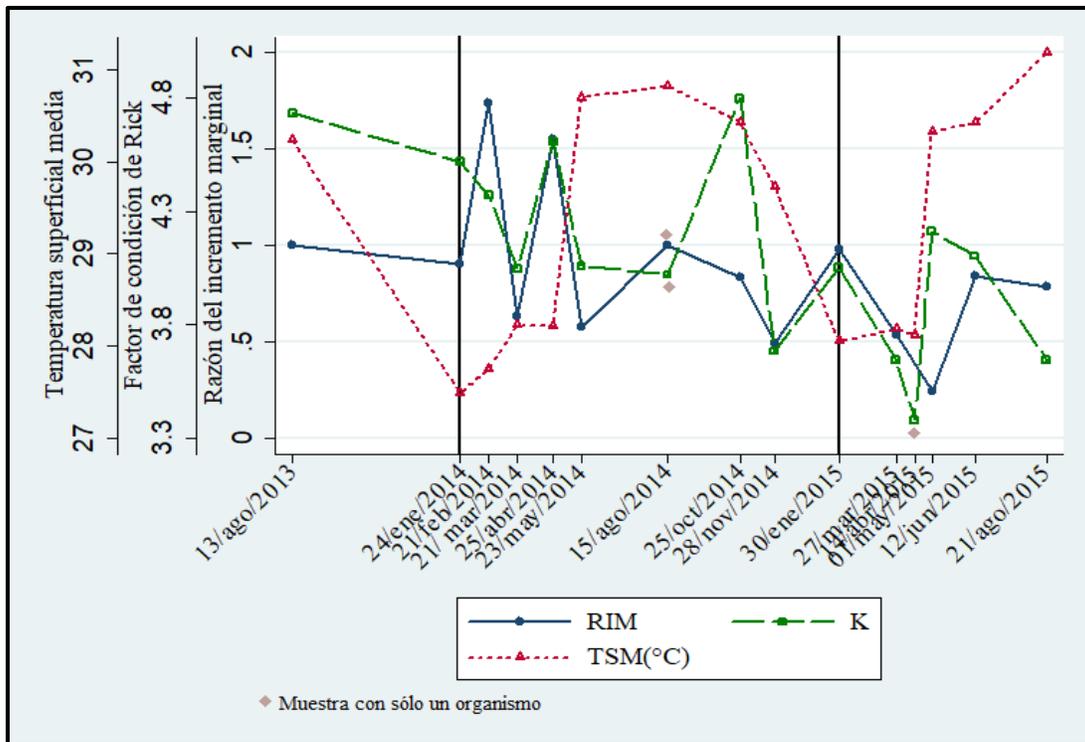


Figura 44. Gráfico de la razón del incremento marginal – factor de condición por muestreo.

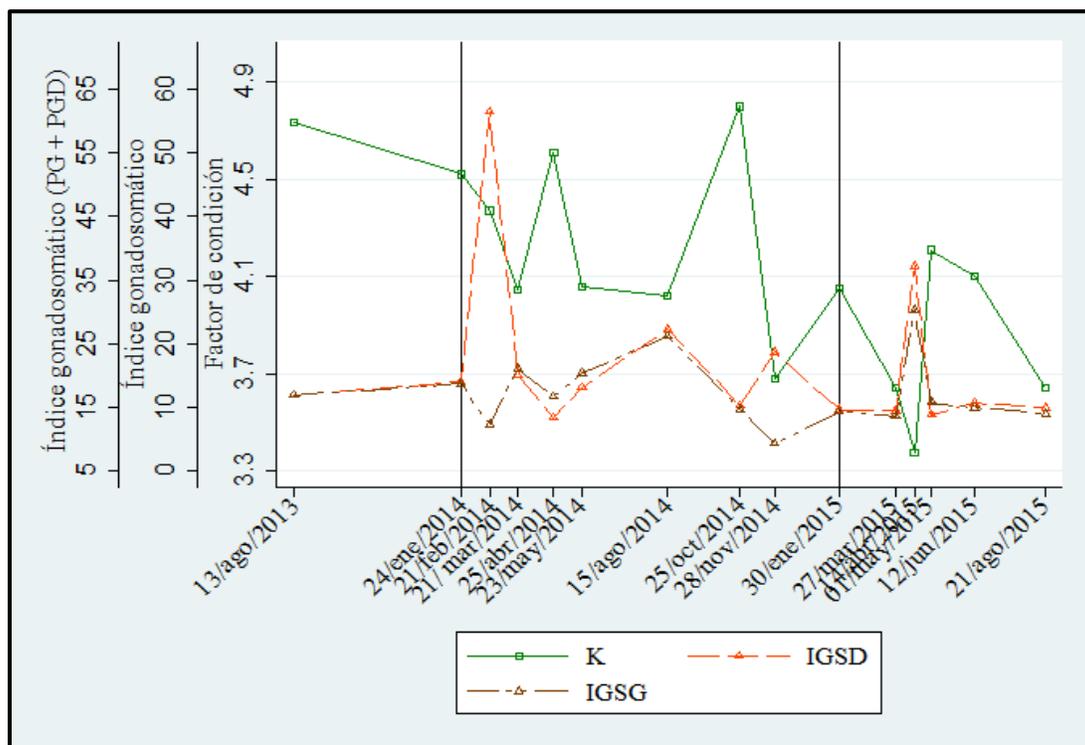


Figura 45. Gráfico de la condición somática– índices gonadosomáticos por muestreo.

## Composición por edades

Tomando en cuenta los resultados observados en los apartados sobre la validación del crecimiento de *V. speciosa*, probablemente la formación de anillos en el opérculo sea de tres marcas anualmente. Partiendo de esto, las edades abarcaron de los 3 a 13 años aproximadamente (Cuadro 14). En donde las edades mayormente observadas fueron los 3 y 4 años, con longitudes de concha promedio de  $2.44\text{cm}\pm 0.38$ . Sin embargo, no se encontraron individuos de 10 y 12 años. Por otro lado, conforme la edad aumenta, la cantidad de individuos encontrados disminuyó, hasta tener incluso solamente un individuo como representante de las edades 9, 11 y 13 años (Figura 47).

Cuadro 14. Composición por edades y sexo para individuos de <i>V. speciosa</i> .																							
	Número de anillos en el opérculo																				Total		
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	28	34		40	
	Edad estimada (años)																						
Sexo	3			4			5			6			7			8			9	11	13	Total	
M	1	7	6	3	7	4	4	2	2	2	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	0	44
H	2	2	5	4	6	3	4	5	0	2	1	3	2	0	3	1	1	0	1	1	0	1	46
I	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Total	26			27			18			8			9			4			1	1	1	95	

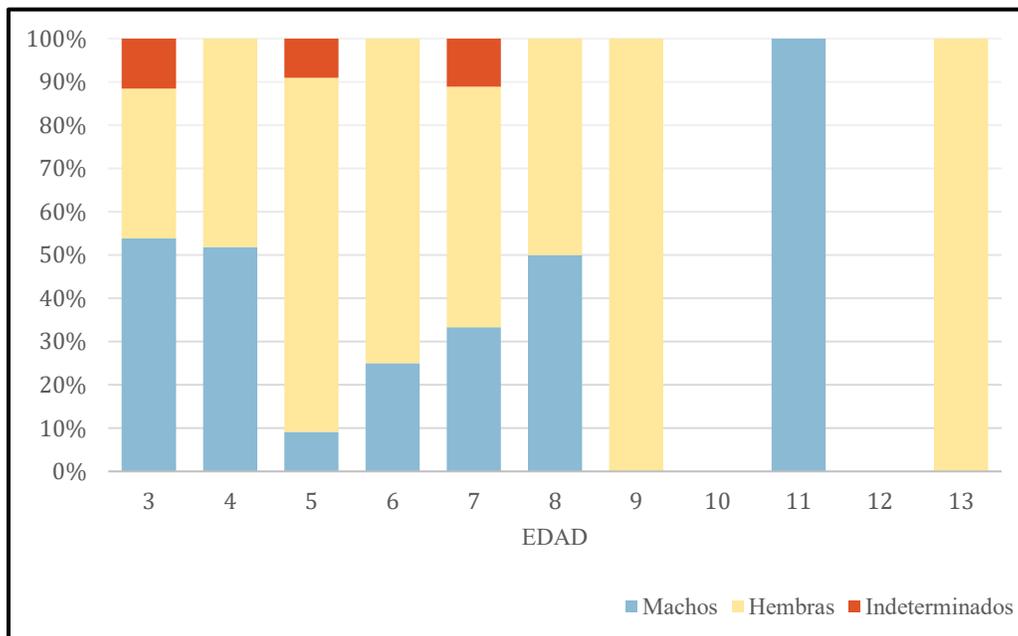


Figura 46. Gráfico del porcentaje de machos, hembras e indeterminados de *V. speciosa* con respecto a la edad.

# Discusión

A la fecha las investigaciones realizadas dentro del campo de la esclerocronología aplicada al estudio de gasterópodos marinos en México, los estudios en los cuáles usan al opérculo como la estructura analizada para determinar el crecimiento y la edad han sido pocos en comparación con los realizados en peces. Además, éstos se han visto restringidos principalmente a especies del género *Astrea*, especialmente en los estados de Baja California y Baja California sur (Cupul-Magaña & Torres-Moye, 1996; Gluyas-Millán *et al.*, 1999; Gluyas-Millán & Martínez-Quiroz, 2010; Saito-Quezada, 2010).

En lo que respecta a estudios similares a los anteriormente mencionados sobre integrantes del género *Vasula*, en específico de *V. speciosa*, éstos resultan prácticamente inexistentes, ya que no se encontraron trabajos previos a nivel nacional e internacional, al menos en investigaciones publicadas en revistas y libros escritos predominantemente en idioma español e inglés. Por lo que como se ha mencionado anteriormente, la elaboración de trabajos como el presente son necesarios.

Por esta razón, la información obtenida en este trabajo fue analizada y comparada con algunas investigaciones internacionales encontradas, las cuales fueron realizadas en organismos pertenecientes a la familia Muricidae y en donde el opérculo fue utilizado como estructura para analizar el crecimiento.

## Material de estudio y dimorfismo sexual

La información utilizada proviene de la pesca comercial artesanal, y, aunque en el caso particular de *V. speciosa*, que no es muy consumida como alimento por su menor tamaño en comparación con otras especies de caracoles atrapadas en el lugar, es apreciada por la ornamentación de su concha, por lo que los pescadores no realizan una selección exhaustiva en el tamaño del caracol al momento de la pesca. Sabiendo esto, se consideró pertinente hacer una prueba de bondad de ajuste para determinar la existencia de algún dimorfismo sexual en esta especie.

Y si bien al realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov no se encontraron diferencias morfológicas estadísticamente significativas entre machos y hembras en las variables tomadas para el presente estudio, es importante mencionar que tomando como base trabajos en este sentido realizados en organismos de la familia Muricidae, como el realizado por Fujioka (1984), existe la posibilidad que éste exista en otras características del animal, tales como en las características del largo de la rádula y características del diente.

## Estructura de tamaños de población

Como se mencionó anteriormente, el esfuerzo de pesca en el caso de *V. speciosa* no está especialmente dirigido a un tamaño mínimo o algún tamaño específico de organismos, por lo que probablemente por esta razón la distribución de tallas que se encontró fue más o menos amplia, teniendo organismos desde 1.7 cm hasta los 4.2 cm de largo, en donde la media de la población fue 2.84 cm. Sin embargo, Seijo y colaboradores (1997) mencionan que usualmente las embarcaciones artesanales, por su autonomía y características físicas, ejercen su esfuerzo pesquero en zonas cercanas a la costa donde habitan juveniles o adultos jóvenes de especies de moluscos; quizás a esto se deba que los organismos que superaban los 4cm fueran solamente tres.

Por otro parte, es sabido que una manera ampliamente utilizada para analizar y representar gráficamente la distribución de una población es por medio de histogramas, en la Figura 10, se presentan éstos estimadores de densidad por fecha de colecta, sin embargo, para realizar un análisis más detallado de la distribución de la densidad, tanto los histogramas, así como el diagrama lineal de puntos (Figura 9), resultan un tanto burdos para éste fin (Tarter y Kronmal, 1976, citados en Salgado Ugarte *et al.*, 2005).

Debido a que en el caso de los histogramas presentan varias complicaciones que los hacen poco adecuados para estimar la distribución de una población, para hacer inferencias y para hacer comparaciones entre distribuciones (Salgado-Ugarte, 2002), en este trabajo se analizó la estructura poblacional, la de machos y la de hembras por medio de estimadores de densidad por kernel (EDKs), los cuales se puede decir que son histogramas *mejorados* ya que resuelven dos de los problemas (dependencia del origen y discontinuidad) del histograma original.

En particular para éste trabajo, pese a la poca cantidad de datos que fueron muestreados, al analizar la distribución de tallas poblacional por medio de EDKs con una amplitud de banda de la mitad del óptimo de Silverman ( $h=0.07$ ) se puede observar la presencia de multimodalidad en los datos (Figura 13), estas siete modas encontradas representan posibles cohortes, es decir grupos de individuos de edad semejante (Salgado-Ugarte *et al.*, 2002). Partiendo de esto, graficando la progresión modal en diferentes tiempos de muestreo puede ayudar a confirmar la edad relativa y el crecimiento de organismos de distintos tamaños por métodos específicos, como los presentados por Salgado-Ugarte y colaboradores (2005) sin embargo, esto resulta especialmente útil cuando se dispone de una gran cantidad de datos.

Por otro lado, en las figuras 14 y 16 se puede observar los gráficos de EDKs para hembras y machos respectivamente, ambos utilizando la mitad del óptimo de Silverman (hembras  $h=0.09$  y machos

$h=0.07$ ) como amplitud de banda. En el caso de las hembras se encontraron seis posibles cohortes en donde la notablemente predominante tiene 3.06 cm de largo de la concha y la menos predominante 4.10 cm de largo. Para el caso de los machos se encontraron siete posibles cohortes, donde, a diferencia de las hembras, se encontraron tres notablemente predominantes siendo la mayor a los 2.88 cm de largo de la concha e, igualmente a diferencia de las hembras, se aprecia una posible cohorte notablemente menor a todas con 1.79 cm de largo, sin embargo como se observó en las hembras, también las tallas más grandes fueron significativamente menos sobresalientes con 3.58 y 3.86 cm.

Salgado-Ugarte y colaboradores (2002) mencionan que al estudiar la estructura de tallas, resulta difícil estimar la edad de los organismos más viejos, esto debido a que el crecimiento se hace más lento y las últimas modas pueden englobar a más de un grupo de edad. Esto se puede confirmar al contrastar los resultados obtenidos en la sección de *estructura de tamaños poblacional* con la *validación del crecimiento* así como la *composición por edades*, en donde se encontraron nueve probables grupos de edad observados (cuadro 14; figura 45) versus las siete posibles cohortes encontradas en la estructura de tallas poblacional. Reafirmando así la importancia de la estimación de la edad por medio de marcas periódicas en estructuras duras.

Por otro lado, resulta interesante que al graficar EDKs por fecha de muestreo tanto para hembras como para machos (figuras 15 y 17 respectivamente), ambos muestran un probable reclutamiento en noviembre del 2014, esto al distinguir una pequeña cohorte de individuos de talla pequeña surgir durante este mes. Aunque el muestreo se llevó a cabo durante casi tres años, y al observarse un único reclutamiento durante este lapso de tiempo, éste pudiera ser explicado en gran parte por la reducida cantidad de individuos que se logró coleccionar durante algunos meses, como lo fueron noviembre del 2013, agosto del 2014 y abril del 2015; en donde el tamaño de muestra afecta la interpretación más cercana de la población.

### Proporción sexual

Las proporciones mensuales y total de *V. speciosa* no resultaron ser significativamente diferentes a 1M:1H. No obstante los resultados obtenidos realizados en especies de la familia Muricidae han sido variados: 1M:1H en *Thais chocolata* (Castellanos & Cosavalente, 1999) en Perú; 1M:1.3H, 1M:1.4H y 1M:0.8H en *Bolinus brandaris* (Ramón & Amor, 2001) en España; 1.24M:1H en *Hexaplex trunculus* (Vasconcelos *et al.*, 2008) en México; 1.6M:1H en *Rapana venosa* (Sağlam *et al.*, 2009) en Turquía; 1M:1H y de 1M:0.76H a 0.96M:1H en *Plicopurpura pansa* (Michel, 2000; Flores-Garza *et al.*, 2012) en México. Como se aprecia, no se puede hablar acerca de un sesgo marcado por uno u otro sexo en la proporción de individuos de éstas especies de la familia Muricidae, sin embargo, para

el caso específico de *V. speciosa*, esto podría explicarse debido a que, como se mencionó anteriormente, no presenta un dimorfismo sexual respecto al tamaño de la concha, y que al momento de la pesca, los buzos no discriminan en distintas tallas de caracoles a ser atrapados como se ha visto en especies de mayor tamaño y con un marcado dimorfismo sexual en donde las hembras son significativamente más grandes que los machos, dirigiendo así el esfuerzo de pesca a éstas preferentemente que hacia los machos (Paemoeller & Stevens, 2013).

### Relación peso-longitud

La relación entre la talla de la concha y el peso total de *V. speciosa* (Cuadro 8) presentaron valores de pendiente ( $b$ ) menores a 3 (machos 2.56, hembras 2.86, poblacional 2.73) revelando que el crecimiento presentó un sesgo negativo, mostrando un crecimiento en la concha superior al crecimiento en peso total (Figuras 19,20 y 21).

Una posible explicación a lo anterior es que, a diferencia del crecimiento en peso, el cual puede variar más por la energía disponible, la tasa de crecimiento en la concha está definido por un límite intrínseco de producción de la misma antes que de la ingestión de energía o de un límite de producción de tejido (Palmer, 1981) ya que en términos de costo energético, resulta más conveniente invertir la energía en la producción de la concha al ser ésta la protección del cuerpo blando del animal. Los resultados en este aspecto sobre otros murícidos han sido variados: la población de *Thais chocolata* también presentó un crecimiento de tipo alométrico negativo ( $b=2.91$ ) (Castellanos & Cosavalente, 1999), mientras que la población de *Acanthina monodon* presentó un crecimiento de tipo alométrico positivo ( $b=3.48$ ) (Soto *et al.*, 2004).

Como se ha mencionado, la concha de *V. speciosa* se encuentra muy frecuentemente con algas adheridas a ella, debido a que la presencia de éstas varió de caracol en caracol en la muestra y con fines comparativos, se procedió a analizar también la relación entre el peso blando y el largo de la concha. En esta relación (Cuadro 9), los valores de  $b$ , y por tanto el tipo de crecimiento, resultaron diferentes a los encontrados anteriormente, ya que las hembras presentaron un crecimiento de tipo alométrico con sesgo positivo ( $b= 3.20$ ), sugiriendo un crecimiento en el peso blando superior al crecimiento en largo de la concha (Figura 23); la población presentó un tipo de crecimiento isométrico con una ligera tendencia al sesgo positivo ( $b=3.09$ ), indicando un crecimiento en peso blando y largo de la concha muy similares (Figura 24); mientras que el tipo de crecimiento visto en los machos fue de tipo alométrico negativo ( $b= 2.75$ ) al igual que en la relación PT-LAR, sugiere un mayor crecimiento en la concha que en el peso blando (Figura 22).

Posiblemente la diferencia en el tipo de crecimiento entre las relaciones PT-LAR y PB-LAR se pueden explicar debido a variables no consideradas para el presente trabajo: el peso de la concha y la profundidad a la que se recolectó cada individuo; según Palmer (1981), en algunos gasterópodos se ve influenciado el grosor de la concha de acuerdo a la profundidad en la que el caracol se encuentra, por ejemplo en *Thais lamellosa* se demostró que tanto los organismos de concha *delgada*, como los organismos de concha *gruesa*, secretaban significativamente menos concha (-22.6%) y producían menos tejido (-25.2%) en la zona alta del intermareal que en la zona baja, esto pese a que ambos caracoles, de concha gruesa y delgada, tienen el mismo tamaño inicial y pesos casi iguales en ambos niveles de profundidad; además, se encontró que si bien los organismos tenían pesos totales similares, los organismos con concha *gruesa* presentaron conchas 50% más pesadas. En el caracol murícido *Rapana venosa*, por ejemplo, se ha estudiado la relación peso de la concha-peso total, en donde el crecimiento mostró ser de tipo alométrico positivo ( $b=3.20$ ) (Jong-duk & Dong-Ki, 2009).

Si bien el principal objetivo –al menos en la zona de estudio –, de la pesca de *V. speciosa* es el explotar sus conchas como piezas de ornato, también se considera una especie de interés pesquero en otras zonas del pacífico mexicano (Flores-Garza, 2012), motivo por el cual también se analizó la relación entre el peso comestible –peso callo– y el tamaño en largo de la concha (Cuadro 10). En donde se encontró que el crecimiento en machos y para la población es de tipo alométrico negativo ( $b= 2.63$  y  $b= 2.90$  respectivamente) (Figuras 25 y 27), mientras que para las hembras la pendiente reveló un crecimiento isométrico con ligera tendencia al sesgo positivo ( $b= 3.05$ ) (Figura 26). Los resultados obtenidos en este aspecto difieren de los encontrados en la población de *Thais chocolata* (Muricidae) en donde se observó un crecimiento de tipo alométrico con sesgo positivo ( $b=3.27$ ) (Castellanos & Cosavalente, 1999).

### Modelación del crecimiento

Las marcas de crecimiento fueron observadas por medio de luz transmitida y luz reflejada en la superficie externa del opérculo, sin embargo los datos analizados solamente contemplaron a los obtenidos mediante luz reflejada ya que fue el método con el mejor porcentaje de coincidencia con la segunda lectura de marcas de crecimiento. El porcentaje obtenido mediante luz transmitida fue menor al 30%, esto posiblemente a que el primer lector fue más estricto en los criterios para la lectura.

Como un primer análisis del crecimiento individual en la población, al visualizar en un diagrama de cajas el comportamiento de los anillos respecto a la distancia en que cada uno de éstos se va formando (Figura 28), se puede apreciar el aumento de la cantidad de anillos conforme el tamaño del opérculo es más grande. Graficando a los machos y hembras por separado (Figura 29 y 30 respectivamente),

se observa que su comportamiento es muy similar. Además resulta interesante que en los machos el máximo de marcas encontradas fueron 34, mientras que en las hembras han sido 40. Al realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de marcas encontradas en opérculos de hembras respecto a los machos ( $D_{\max}=0.17 \gg D_{0.05}=-0.02$ ;  $P=0.475$ ). Sin embargo se hace notar la falta de datos conforme la cantidad de anillos aumenta, razón que puede afectar lo reflejado en esta prueba. En este contexto, cabe mencionar que se ha encontrado una tendencia estadísticamente significativa a encontrar organismos pertenecientes al género *Thais* (el cual se considera actualmente sinónimo de *Vasula*) de mayor tamaño a mayores profundidades (hasta 20 m en el caso de *T. lamellosa*,  $p$  de Spearman del 75%) (Butler, 1979), lo cual podría explicar la ausencia de tallas mayores en la muestra.

### Parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB) y $T^2$ de Hotelling

La curva de crecimiento de von Bertalanffy muestra que conforme aumenta la edad del caracol, éste también crece en talla, y este crecimiento disminuye por unidad de tiempo conforme se aproxima a su longitud asintótica, es decir la talla es una función de la edad. En el análisis de la regresión no lineal para esta función (Cuadro 11) se observó que los parámetros son estadísticamente significativos ( $P < 0.05$ ), en donde la ecuación resultante para expresar el crecimiento individual en la población de *V. speciosa* fue:  $L_t = 3.89(1 - e^{-0.083(t+1.707)})$ ; para machos:  $L_t = 3.74(1 - e^{-0.11(t-0.63)})$ ; y para hembras:  $L_t = 4.40(1 - e^{-0.050(t+5.61)})$ . Partiendo de esto, presumiblemente *Vasula speciosa* es una especie de *muy lento crecimiento* ( $k=0.083$ ), lo que posiblemente explicaría el haber encontrado una gran cantidad de marcas de crecimiento en el opérculo pese a las diferencias de tamaño entre ésta y otras especies de importancia comercial.

Este comportamiento ha sido observado también en poblaciones de otros caracoles murícidos, el más destacable *Plicopurpura pansa*, que ha presentado valores del parámetro de curvatura de entre 0.04 y 0.18 (Naegel & López-Rocha, 2007); así como también en *Rapana venosa* se ha visto un crecimiento lento ( $K=0.104$ ) (Jong-Duk & Dong-Ki, 2009). No obstante también se han observado murícidos de crecimiento *más rápido* como en *Concholepas concholepas* ( $K=0.55$ ) (Rabí & Maraví, 1997), esto bajo condiciones de laboratorio, por lo que probablemente este parámetro sea menor en condiciones naturales.

Por otra parte, aun cuando los datos poblacionales, así como los de machos y hembras se lograron ajustar adecuadamente a la FCVB con un alto coeficiente de correlación ( $r=0.9823$ ,  $r=0.9871$  y  $r=0.9794$  respectivamente), resulta interesante que en el caso de los machos se observaran dos

organismos que superaron la  $L_{\infty}$  estimada (3.74cm), reflejando que la cantidad de individuos colectados probablemente abarca edades y tamaños bastante completos, en donde se observaron cinco organismos que superaron la longitud asintótica (3.89cm); mientras que los valores de éste parámetro en las hembras (4.40cm) coinciden más con los valores máximos observados, indicando la posibilidad de que existan organismos con mayores edades y tamaños. Esto, tomando en consideración también que el parámetro de  $L_{\infty}$  es un valor que depende de los coeficientes de anabolismo y catabolismo, y que para postular este modelo, von Bertalanffy se basó en los argumentos de Püter (1920), quien establece que la tasa anabólica es proporcional a la potencia  $\frac{2}{3}$  del peso y la tasa catabólica lo es al peso mismo, todo esto asumiendo que el organismo en cuestión crece isométricamente, razones que pueden considerarse en cierto grado limitantes para la correcta descripción del crecimiento en el caso de *V.speciosa*.

Además, al acoplar las curvas de crecimiento de machos y hembras (Figura 37) resulta interesante que las hembras muestran un crecimiento constante mientras que los machos, además de que mostraron un ritmo de crecimiento más rápido ( $k=0.116$ ) comparado con las hembras ( $k=0.050$ ), se aprecia que alrededor de los 20 anillos de edad su ritmo de crecimiento disminuye notablemente.

Al realizar la prueba estadística de  $T^2$  de Hotelling con respecto a los parámetros de la FCVB de machos contra los parámetros de las hembras, se confirmó una diferencia significativa en el crecimiento de ambas muestras. También al observar este mismo gráfico (Figura 37) se podría asumir que inicialmente machos y hembras crecen a un ritmo similar ya que presentan casi los mismos valores en la medida de longitud de la concha entre los anillos 8 y 10. Sin embargo esta aseveración no puede ser corroborada debido a la falta de datos de organismos más pequeños; así como también para analizar el crecimiento a mayores edades es necesario contar con una mayor cantidad de datos de organismos más grandes.

A manera de comparación, cabe mencionar que en investigaciones sobre la edad y crecimiento de *Hexaplex trunculus* (Muricidae), se han encontrado con diferentes problemáticas, tales como la obtención de resultados irregulares en el conteo de las marcas en el opérculo –tanto en la superficie externa como interna de éste–; así como el encontrar una considerable variación en el número de conteos de marcas a una determinada longitud de la concha; además de contar con escasos opérculos con pocas marcas de crecimiento a pesar del esfuerzo de muestreo (como ocurrió en el presente trabajo con *V. speciosa*); por lo que Vasconcelos y colaboradores (2012) consideraron evidente que al ajustar los datos obtenidos al modelo de von Bertalanffy, se observaría una subestimación del coeficiente de crecimiento ( $k$ ), y una sobreestimación en la longitud asintótica de la concha ( $L_{\infty}$ ), esto al compararlos con registros de talla-edad de individuos obtenidos por marcaje y recaptura y

corroborarlos con individuos criados por acuicultura. Debido a estas complicaciones los autores sugieren interpretar estas marcas cautelosamente en *H. trunculus* ya que probablemente éstas no correspondan con mucha precisión con el crecimiento individual.

### Validación del crecimiento

En el opérculo de *V. speciosa* la banda hialina fue considerablemente más ancha que la banda opaca, por lo que con esto, aunado a las coincidencias entre el tipo de borde y los valores de IM, se puede asumir que la banda hialina presentó mayor crecimiento respecto a la opaca.

Sabiendo lo anterior, y que la característica del método cualitativo de análisis de característica del borde del opérculo radica en que permite identificar la estacionalidad del crecimiento mediante un seguimiento mensual de la característica del borde (Gluyas-Millán & Martínez-Quiroz, 2010), al graficar los valores del porcentaje de borde hialino y opaco por muestreo (Figura 38) se aprecia que *V. speciosa* mostró un mayor crecimiento durante junio del 2015, en donde presentó un 100% de bordes hialinos en los opérculos, y al compararlo con los resultados obtenidos mediante el método cuantitativo para validar el crecimiento –el análisis del incremento marginal (Figura 40)–, se observa una coincidencia entre éstos meses y un incremento observado en el opérculo, aunque éste no fue el periodo de máximo incremento registrado; sin embargo, los valores utilizados en éste gráfico contemplan solamente aquellos meses en donde la muestra fue mayor a un organismo.

Así, tomando en cuenta también los meses donde el tamaño de muestra fue de un organismo (Figura 39), se aprecia la posibilidad de que durante los años de muestreo, *V. speciosa* haya presentado varios periodos de crecimiento, en noviembre del 2013; marzo, mayo, y agosto del 2014 y durante enero, mayo y junio del 2015.

Para una mayor significancia en los resultados del análisis de borde se podría asumir que los opérculos deberían encontrarse en un óptimo estado de conservación, con el menor daño posible en el borde, empero, un problema significativo que se suscitó en el laboratorio durante la elaboración de la presente tesis, fue la complicada manipulación de los opérculos después de la disección del caracol, que es cuando aún presentaban algún grado de flexibilidad. Una vez secos, éstos se volvieron rígidos y varios de ellos presentaron forma cóncava, además de estar incompletos, dañados o erosionados tanto del foco como del borde, sobre todo en organismos más *viejos*. Ésta vicisitud también se ha observado en otras especies de murícidos, tales como *Hexaplex trunculus* (Vasconcelos *et al.*, 2012) complicando así tanto la lectura de las marcas de crecimiento como el análisis de característica del borde en estas estructuras.

Por otra parte, el análisis de incremento marginal de *Vasula speciosa* mostró estar relacionado con su factor de condición, es decir, se observó un crecimiento tanto en el peso del caracol al mismo tiempo que en su opérculo, esto al parecer, de manera independiente a la temperatura (Figura 45). Además, el AIM reveló que la deposición en el opérculo no es anual, mostrando algunas marcas formándose en el opérculo cada año. Esto se ha observado también en el caracol murícido *Hexaplex trunculus* confirmándose en organismos criados en condiciones de laboratorio (Vasconcelos *et al.*, 2012). No obstante en el caso de *Rapana venosa* (Muricidae) se obtuvieron resultados mediante el mismo análisis que sugieren que la formación de un anillo en el opérculo ocurre una vez al año (Jong-duk & Dong-ki, 2009), sin embargo es importante mencionar que las marcas de crecimiento utilizadas en esa investigación fueron las que sobresalen de la superficie interna del opérculo, cuya función probablemente es el de fungir como soporte para el músculo abductor del caracol; por otro lado cabe destacar que estas marcas también se encontraron en *V. speciosa*, pero debido a la razón antes mencionada, éstas no se consideraron para los análisis.

En otro aspecto, en gasterópodos intermareales, resulta complicado hablar de una temperatura óptima para el crecimiento, debido a la adaptación a una amplia variedad de microhábitas de diferentes temperaturas que éstos presentan (McMahon & Britton, 1983 citados en Naegel *et al.*, 2007). Por ejemplo, en el caracol murícido de *muy lento* crecimiento, *Plicopurpura pansa*, se ha encontrado evidencia de un crecimiento estadísticamente significativo más rápido entre los 26° y 30°C, esto en condiciones de laboratorio (Naegel *et al.*, 2007).

Considerando que *V. speciosa* es un caracol de hábitos carnívoros, y aunque en el presente estudio no se puede hablar de una correlación significativa entre el IM y la TSM, ésta última sí puede repercutir en el crecimiento de manera indirecta al estar relacionada con los niveles de clorofila-a registrados, ya que éste es un parámetro de la cantidad de *alimento disponible* para los productores secundarios, y se ha encontrado una estrecha relación entre esta productividad primaria y el tamaño de poliplacóforos, moluscos herbívoros como *Chiton articulatus* que son presas de gasterópodos carnívoros como *Plicopurpura pansa* (García-Ibáñez *et al.*, 2014) que también resultan ser potenciales presas de *V. speciosa*. Por lo tanto, es necesario mencionar que de acuerdo a los datos climáticos reportados por Martínez y colaboradores (2017), sobre fenómenos ENOS y tormentas registradas en México, si bien durante el año 2013 no ocurrieron fenómenos climáticos de oscilación de los parámetros meteorológicos en la zona de estudio, sí ocurrieron tormentas invernales durante noviembre (1) y diciembre (2), coincidiendo con un progresivo aumento en la productividad primaria en estos meses (Figura 41).

Durante el 2014 se registró el fenómeno climático El Niño Oscilación del Sur, generando un aumento considerable en la TSM desde abril (Figura 42), además, acontecieron tormentas invernales durante febrero (1) y marzo (1) coincidiendo con el aumento de clorofila-a que se había estado presentando desde finales del 2013, llegando a su máximo en febrero del 2014, mes en donde se registraron los valores más altos del IM, además de suscitarse otra tormenta más en diciembre de ese año, coincidiendo igualmente con un aumento en la productividad. Este fenómeno climático también se presentó durante el 2015, en donde se observa un aumento considerable en la TSM a partir de marzo, además, se registraron tormentas invernales durante enero (5), febrero (2), marzo (2), abril (1), en donde los efectos de estas constantes tempestades se ven reflejadas en un súbito aumento de la productividad primaria en abril de ese año, teniendo un descenso abrupto durante mayo y junio (Figura 41).

No obstante durante este aumento de productividad primaria no se observó un aumento inmediato en el IM, por el contrario, ocurrió un descenso en la RIM hasta mayo, mostrando un nuevo aumento en junio. Esto se puede explicar por la buena condición reproductiva (IGSG, IGSD) que *V. speciosa* presentó durante el aumento de productividad primaria (Figura 43), que en conjunto con el aumento de la TSM, conformaron un ambiente idóneo para la reproducción, concentrando la localización de la energía obtenida del alimento en esfuerzos reproductivos antes que en crecimiento somático. Algo muy similar se ha observado en *Hexaplex trunculus* (Muricidae), ya que su crecimiento marginal mostró una evidente variación mensual pero sin una clara relación estacional, en cambio, existe una clara relación entre su ciclo reproductivo con un marcado decrecimiento del incremento marginal (Vasconcelos *et al.*, 2012). Estos comportamientos también han sido reportados en otras familias de gasterópodos de la familia Turbinidae, en donde el opérculo mostró un lento crecimiento durante la temporada reproductiva (Miranda *et al.*, 2008).

Resulta intrigante que las diferencias encontradas en la relación entre el IGSGD y el IM y así como en el IGSG y el IM a simple vista parecieran comportarse de manera un poco diferente, sin embargo esto puede deberse a que al disectar la gónada y separarla de la glándula digestiva, se quedara tejido gonadal aún unido a la glándula, en cuyo caso los valores del IGSG estarían infravalorados, o por el contrario, pudieron haber existido casos en donde tejido de la glándula digestiva permaneciera unido a la gónada, sobrevalorando entonces los valores del IGSG. Este tipo de error de laboratorio puede deberse a la incorrecta identificación de ambos órganos al ser éstos similares; a que éstos se encuentran separados por finas capas epiteliales como se mencionó anteriormente, además de que en el laboratorio en varias ocasiones no se observó una clara separación a simple vista entre un órgano y otro.

En este contexto, cabe mencionar que El-Ayari y colaboradores (2015) han observado en el caracol murícido *Stramonita haemastoma* que la presencia de epibiontes en la concha provoca fluctuaciones significativas en el IGS tanto en machos como en hembras, aunque éste índice también pudo verse influenciado por otros factores como las variaciones en el peso de la glándula digestiva después de la ingestión de comida. Sin embargo, comparando las fotos mostradas en la investigación citada con lo observado en el laboratorio en *V. speciosa*, el caracol *S. haemastoma* se presenta más invadido de epibiontes, y de especies más grandes y diferentes de moluscos incluyendo juveniles de ostras.

A reserva de lo explicado, en la Figura 43 se observa un comportamiento especialmente contrario entre el IGSG y el IM, el cual resulta esperado, debido a que como se mencionó anteriormente, durante la temporada reproductiva el caracol invertiría preferencialmente su energía a esfuerzos reproductivos antes que al crecimiento somático. Además, esta hipótesis toma más peso al comparar estos valores con los obtenidos en la estructura de tamaños de población (Figuras 15 y 17), en donde se encontró un posible reclutamiento durante el mes de noviembre del 2014. Así, es posible asumir que durante el periodo de mejor condición gonadosomática del mismo año, ocurrida en agosto, los organismos de *V. speciosa* posiblemente se encontraron en época reproductiva, dando lugar al desove poco tiempo después, posteriormente ocurriría el asentamiento de las larvas de la nueva cohorte, lográndose identificar como probables reclutas en noviembre, fecha en la que el IGSG mostró un claro descenso, volviendo a aumentar en los meses próximos. Pese a la coherencia de estos supuestos, debido a la falta de meses de muestreo y de un tamaño de muestra más grande no se puede afirmar que *V. speciosa* presentó un solo reclutamiento durante los tres años de muestreo.

Además, en este sentido, los murícidos presentan diferentes comportamientos en su ciclo reproductivo, por ejemplo, Aguillón (2011) menciona al caracol *Murexiella lappa* en su trabajo sobre variación espacio-temporal del reclutamiento en mollusca y echinodermata, como una especie que presenta un reclutamiento continuo o simicontinuo con picos estacionales de abundancia. Sin embargo, en el caso de *Rapana venosa* (Muricidae) el desarrollo gonádico muestra una periodicidad anual durante la temporada reproductiva, con un agudo decrecimiento en el IGS de hembras entre los meses de verano, Julio y Agosto (esto en el Mar Muerto) (Sağlam *et al.*, 2009), además Cesari y Mizzan (1993) han registrado que su desove ocurre solamente en el verano, a temperaturas  $>18^{\circ}\text{C}$  ( $18-23^{\circ}\text{C}$ ) en el lago de Venecia, Italia. En el murícido *Thais chocolata*, aunque su desarrollo gonadal se observó asincrónico, encontrando hembras maduras durante todo el año, se han registrado periodos de agregaciones copulativas masivas coincidiendo con periodos de temperaturas  $<15^{\circ}\text{C}$  (esto en Chanavaya, Tarapacá, Chile), disminuyendo la actividad reproductiva con la temperatura (Cantillanez & Avendaño, 2013). Por lo que para confirmar y enriquecer los conocimientos acerca de los

comportamientos reproductivos de *V. speciosa* presentados en la presente tesis son necesarios más análisis, tales como talla de la primera madurez, época de desove, fisiología de su reproducción, entre otros.

### Composición por edades

Partiendo de los supuestos obtenidos en los apartados anteriores, se observa que *V. speciosa* presentó varios periodos de formación de marcas de crecimiento al año, en el caso de la presente investigación fueron tres, por lo que considerando esto, se puede agrupar a los individuos muestreados en grupos de edades que van desde los 8 hasta los 13 años, sin embargo, en la Figura 46 es claro que las frecuencias de las edades fueron bastante irregulares, en donde las más observadas fueron los 3 y 4 años. Resultando interesante que no se encontraran *juveniles* de menos de 8 años, esto posiblemente a que al ser una especie de *muy lento* crecimiento y al ser de tamaño relativamente pequeño, no son fácilmente reconocibles a primera vista por los pescadores, y por el contrario, los organismos más grandes se encuentren a mayores profundidades (Bottemanne, 1972; Butler, 1979) las cuales resultarían igualmente difíciles de obtener.

# Conclusiones

El largo de la concha (LAR) de los 191 individuos de *Vasula speciosa* presentó valores desde 1.73 cm hasta 4.24 cm, con promedio de 2.84 cm  $\pm$  0.49 cm. Al ser una especie de la que no se tiene conocimiento bioeconómico hasta ahora, su pesca no está regulada por lo que no se cuenta con una norma de talla mínima de captura legal.

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las variables morfométricas obtenidas entre machos y hembras, por lo que no se puede afirmar que el dimorfismo sexual en esta especie existe, al menos en las variables analizadas.

Los EDKs mostraron una distribución multimodal en la estructura de tamaños tanto en la población general, como en machos y hembras, encontrando 7 probables cohortes en la población en donde la principal es representada por individuos de 2.91cm de talla; 7 en machos de las cuales se encontraron tres más representativas con organismos de 2.46cm, 3.24cm y principalmente 2.88cm de talla; y 6 en hembras en donde la principal representa organismos de 3.06cm de talla.

Mediante la prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$  se obtuvo que la proporción sexual no resultó estadísticamente diferente de 1M:1H (1.01M:1H).

Las relaciones PT-LAR reflejan un crecimiento alométrico negativo, indicando un mayor crecimiento en largo que en peso. Mientras que las relaciones PB-LAR reflejan un crecimiento alométrico positivo para la población y las hembras, indicando un mayor crecimiento en peso que en la talla; y un crecimiento alométrico negativo en machos, indicando un mayor crecimiento en talla que en peso). En tanto las relaciones PC-LAR muestran un crecimiento alométrico negativo para machos y la población e isométrico con ligero sesgo positivo para hembras.

Se utilizó el método esclerocronológico básico de lectura de marcas de crecimiento en opérculos de *V. speciosa* por medio de luz reflejada. La observación de estas marcas mostró edades de 8 a 13 años.

Tomando como criterio el coeficiente de relación obtenido en las relaciones morfométricas analizadas, los datos obtenidos de la biometría del largo del caracol y la lectura de marcas de crecimiento en opérculos, se ajustaron al modelo de von Bertalanffy resultando las ecuaciones:  $L_t = 3.89(1 - e^{-0.083(t+1.707)})$  para la población ( $r^2=0.982$ );  $L_t = 3.74(1 - e^{-0.11(t-0.63)})$  para machos ( $r^2=0.984$ ); y  $L_t = 4.40(1 - e^{-0.050(t+5.61)})$  para hembras ( $r^2=0.979$ ).

La prueba de  $T^2$  de Hotelling indicó que la función de crecimiento de machos es estadísticamente diferente de la función de crecimiento de las hembras. Ambos sexos crecen de manera diferente, esta diferencia estuvo marcada (valores críticos de  $F$ ) por la diferencia de los parámetros de curvatura ( $K$ ), las  $t_0$ , y finalmente por las longitudes asintóticas. Sugiriendo estimaciones diferentes de los parámetros de curvatura y crecimiento inicial y no tanto de las longitudes asintóticas entre ambos sexos.

La banda hialina en el opérculo fue la que mostró mayor crecimiento en comparación con la banda opaca. El análisis de la característica de borde del opérculo sugirió más de un probable periodo de crecimiento durante el año en *V. speciosa*, confirmándose mediante el análisis de incremento marginal, sugiriendo la formación de tres anillos durante el año.

Los niveles de clorofila-a promedio tuvieron una relación con el IM, por lo que los fenómenos climáticos que se suscitan en la zona de estudio parecen estar relacionados con el crecimiento de *V. speciosa* al generar surgencias que promueven el incremento de la productividad primaria produciendo a su vez un aumento en la abundancia de especies presa del caracol.

Se encontró una relación principalmente negativa entre el IGSG y el IM, mostrando que cuando la condición reproductiva de *V. speciosa* aumenta, el crecimiento somático en el opérculo se ve disminuido y viceversa. Contrariamente, se visualizó una relación positiva entre el IGSD y el IM, mostrando generalmente un aumento en el crecimiento somático cuando la condición reproductiva también aumentaba.

El factor de condición ( $K$ ) mostró una posible relación con el crecimiento del opérculo, mostrando una mejor condición en los periodos de crecimiento y una disminución en el mismo cuando la condición del caracol también se vio disminuida. En tanto que, entre el  $K$  y el IGSG y el IGSD, se apreció una disminución en la condición reproductiva cuando la condición somática aumenta, y viceversa.

Se encontró un probable reclutamiento en noviembre del 2014 en los EDKs mensuales, coincidiendo con el incremento en la condición reproductiva que se dio un par de meses antes en *V. speciosa*. Sin embargo debido a la falta de muestra durante algunos meses, no se puede asumir que éste fue el único que se suscitó durante el periodo de muestreo.

Las clases de edad más representativas se encontraron de 3 a 4 años con largo de concha promedio de  $2.44\text{cm} \pm 0.38\text{cm}$ .

## Algunas consideraciones bioeconómicas

En un contexto global, es sabido que existen pocos estudios a detalle sobre la evolución de las prácticas de explotación y manejo de pesquerías a pequeña escala de invertebrados marinos, dentro de los cuales, los gasterópodos han mostrado serios problemas de sobreexplotación debido a su alto valor económico (Tegner, 1989; Castilla, 1996; Ponce-Díaz *et al.*, 1998; Hobday *et al.*, 2001).

En el caso de México, y en cuanto a captura y esfuerzo (operaciones y equipos) cabe mencionar que en Oaxaca, existen registrados en la Subdelegación de Pesca 4,268 socios, agrupados en 47 grupos en Solidaridad Mancomunada de Responsabilidad Ilimitada (GSMRI), 9 Sociedades en Solidaridad Social Pesqueras (SSSP), 81 SCPP que incluyen a las Cooperativas Pesqueras de Bienes y Servicios y 131 permisionarios, que pueden contar con varias lanchas que a su vez ocupe cada tripulación de 3 ó 4 pescadores. Por otra parte, de acuerdo a las pláticas con pescadores y a estimaciones visuales, existen aproximadamente 7,200 pescadores libres (Espino-Barr *et al.*, 2006). Todo esto, aunado al hecho de que el 60% de los caracoles capturados se encuentran por debajo de la talla mínima de captura (DOF, 2012), refuerza el hecho de la necesidad de hacer más estudios biológico-pesqueros de especies de gasterópodos, no solo los denominados con importancia pesquera, ya que cada especie cumple una función trófica en el ecosistema marino.

Además estas investigaciones no sólo beneficiarán al acervo del conocimiento biológico, sino también contribuirá a un mejor manejo de los recursos, ya que es claro que la evolución de la demanda del recurso en el corto y mediano plazo dependerá principalmente de factores como la tasa del crecimiento de la población y del ingreso disponible, los precios relativos del producto (por ejemplo el esfuerzo de pesca), consideraciones sobre captura o cultivos en acuicultura respecto a la relación costo-beneficio, etc.

En este contexto, *V. speciosa* al ser una especie que es capturada por medio de la pesca artesanal comercial en la zona de estudio, es necesario comentar que, de acuerdo con Seijo y colaboradores (1997), en pesquerías donde existen flotas artesanales o de pequeña escala y flotas industriales o mecanizadas que inciden sobre diferentes componentes de la estructura de la población de una misma especie objetivo, se generan interdependencias tecnológicas entre los dos tipos de flotas. Usualmente las embarcaciones artesanales, por su autonomía y características físicas, ejercen su esfuerzo pesquero en zonas cercanas a la costa donde habitan juveniles o adultos jóvenes de especies de peces, crustáceos y moluscos, mientras que la flota mecanizada por su mayor autonomía y tamaño opera generalmente en aguas profundas, a mayor distancia de la costa, en zonas de ocurrencia de adultos.

Entonces, incrementos sustantivos en el esfuerzo pesquero efectivo de la flota artesanal causarán una disminución en la abundancia de adultos en períodos subsiguientes, generando externalidades negativas a pescadores de la flota mecanizada. Análogamente, el aumento del esfuerzo pesquero por parte de la flota mecanizada tenderá a disminuir el stock desovante, pudiendo afectar en períodos subsiguientes el reclutamiento de juveniles y adultos jóvenes en zonas donde opera la flota artesanal. Por lo que también se hace necesario el establecimiento de normas sobre talla mínima de captura de las especies explotadas, que deben estar fundamentadas en estudios biológicos tales como talla de la primera madurez sexual.

Si bien en México cada vez son más los estudios que se han hecho en estos temas, tanto por instituciones educativas y de investigación, es notable la falta de información en el litoral del pacífico, sobre todo para los estados de Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Michoacán y Colima (DOF, 2012). Por lo que se espera el aumento de trabajos como el presente que valgan como base para un buen manejo de los recursos marinos.

# Bibliografía

- Aguilera M.A., & Navarrete S.A. (2011). Distribution and activity patterns in an intertidal grazer assemblage: Influence of temporal and spatial organization on interspecific associations. *Marine Ecology Progress Series*. **431**(1):119-136.
- Aguilera M.A., & Navarrete S.A. (2012). Functional identity and functional structure change through succession in a rocky intertidal marine herbivore assemblage. *Ecology*. **93**(1): 75-89.
- Aguillón N.A. (2011). Variación espacio-temporal del reclutamiento en mollusca y echinodermata en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis que para obtener el grado de Maestría en Ciencias en Manejo de recursos marinos. CICIMAR-IPN. 89p.
- Anderson R.O., & Neumann R.M. (1996). *Length, weight and Associated Structural Indices*. Citados en: Fisheries Techniques. Murphy B.R & Willis D.W. 2a Ed. American Fisheries Society. Virginia, Dakota. 732p.
- Assefa, Z., Lam, Y.M., & Mienis, H.K. (2008). Symbolic use of terrestrial gastropod opercula during the Middle Stone Age at Porc-Epic Cave, Ethiopia. *Current Anthropology*, **49**(4), 746-756.
- Baigún C.R.M. (2013). Manual para la gestión ambiental de la pesca artesanal y las buenas prácticas pesqueras en la cuenca del río Paraná, Argentina. Fundación Humedales/Wetlands International. Primera edición. Buenos Aires, Argentina. 90pp.
- Barco A., Claremont M., Reid D. G., Houart R., Bouchet P., Williams S.T., Cruaud C., Couloux A. & Oliverio M. (2010). A molecular phylogenetic framework for the Muricidae, a diverse family of carnivorous gastropods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **56**(1): 1025-1039
- Baqueiro E., Massó J.A. & Vélez A. (1983). Crecimiento y reproducción de una población de caracol chino *Hexaplex erythrostomus* (Swainson, 1831), de Bahía Concepción, B.C.S. *Ciencia Pesquera*. Inst. Nal. Pesca. Sría. Pesca. México. **4**(1):19-31.
- Beamish R.J., & Mcfarlane G. A. (1983). The forgotten requirement for age validation in Fisheries Biology. *Transactions of the American Fisheries Society*. **112**(1): 735-743.

- Beresi M. S., Cabaleri G. N., Buitrón-Sánchez B. E., Rodríguez M. C., Heredia E. S. & Franco T. M. (2012). Microfacies, biota y paleoambientes sedimentarios del Ordovícico Temprano-Medio del Cerro Salazar, Sonora central, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. **29**(2): 330-345.
- Bernard D.R. (1981). Multivariate analysis as means of comparing growth in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **39**(1): 233-236.
- Bouchet P. (2012). *Vasula speciosa* (Valenciennes, 1832). En: MolluscaBase. (2017). World Register of Marine Species Disponible en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=714222> visitado el 2017-07-31
- Bottemanne C.J. (1972). *Economía de la pesca*. Fondo de Cultura Económica. 1a Ed. En español. 570p.
- Butler A.J. (1979). Relationships between height on the shore and size distributions of *Thais* spp. (Gastropoda: Muricidae). *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* **41**(1): 163-194.
- Cameron R.A.D., & L.M.N Cook. (1996). Diversity and durability: Responses of the Madeiran and Porto Santan snail faunas to natural and human-induced environmental change. *American Malacological Bulletin*. **12**(1): 3-12. Citado en: Yanes Y., Castillo C., Alonso M.R., Ibáñez M. De La Nuez J., Quesada M. L., Martín-González E., La Roche Francisco, Liché David & Armas F. Ruymán. 2004. Gasterópodos terrestres cuaternarios del archipiélago Chinijo, Islas Canarias. *Vireraea*. **32**(1): 123-134.
- Campana S.E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a revive of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*. **51**(1): 197-242.
- Cancino J.M., & Gallardo J.A. (2003). Combined effects of dissolved oxygen concentration and water temperature on embryonic development and larval shell secretion in the marine snail *Chorus giganteus* (Gastropoda:Muricidae). *Marine Biology*. **142**(1): 133-139.
- Cantillanez M., & Avendaño M. (2013). Role of temperature in the reproductive cycle of *Thais chocolata* (Gastropoda, Muricidae) in Chanavaya, Tarapacá, Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **41**(5): 854-860.

- Cárdenas L., Sánchez R., Gomez D., Fuenzalida G., Gallardo-Escárate C., & Tanguy A. (2011). Transcriptome analysis in *Concholepas concholepas* (Gastropoda, Muricidae): Mining and characterization of new genomic and molecular markers. *Marine Genomics*, **4**(3): 197-205.
- Carpenter K. E., & Niem V.H. (1998). *Species Identification guide for fisheries purposes*. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 1. Seaweeds, corals, bivalves, and gastropods. FAO. Roma: 686p.
- Castellanos C.R., & Cosavalente S.M. (1999). Biología reproductiva del molusco univalvo *Thais chocolata* (Duclós, 1832). *Ciencia y Desarrollo*. **6**(1): 7-12.
- Castilla J.C. (1996). La futura red chilena de parques y reservas marinas y los conceptos de conservación, preservación y manejo en la legislación nacional. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **69**(1): 253-270.
- Castillo-Rodríguez Zoila Graciela. (2014). Biodiversidad de moluscos marinos en México. Biodiversity of marine mollusks in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **85**(1): S419-S430.
- Cervantes-Hernández P., Serrano-Guzmán S.J. & Gallardo Berumen I., (2010). Estimación de parámetros de crecimiento en longitud para el caracol púrpura *Plicopurpura pansa* (Prosobranchia: Muricidae) en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. *BIOCYT*. **3**(12): 197-209.
- Cesari P., & Mizzan L. (1993). Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda, Muricidae, Thaidinae). *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*. **42**(1): 9-21.
- Checa G.A., & Jiménez-Jiménez P.A. (1998). Constructional morphology, origin, and evolution of the gastropod operculum. *Paleobiology*. **24**(1): 109-132.
- Cisneros-Mata M.A. (2016). Some guidelines for a reform in Mexican Fisheries. *Ciencia Pesquera*. **24**(1): 77-91.
- Cisneros-Montemayor A. M., Cisneros-Mata M.A., Harper S., & Pauly D. (2013). Extent and implications of IUU catch in Mexico's marine fisheries. *Marine Policy*. **39**(1):283-288.

- Claremont M., Reid D.G., & Williams S. (2008). A molecular phylogeny of the Rapaninae and Ergalataxinae (Neogastropoda:Muricidae). *Journal of Molluscan Studies*. **74**(1): 215-221.
- Clarke A.J. (1988). Intertial wind path and sea surface temperature patterns near the Gulf of Tehuantepec and Gulf of Papagayo. *J. Geophys. Res.* **93**(1): 15491-15501.
- CONABIO. (2008) Conocimiento y regionalización  
[http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rmp\\_035.html](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rmp_035.html) ultima actualización 2008.
- CONAPESCA. (2010). Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2010. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. Mazatlán, Sinaloa México.
- Cupul-Magaña F.G., & Torres-Moye G. (1996). Age and growth of *Astrea undosa* Wood (Mollusca:Gastropoda) in Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. **59**(3): 490-497.
- Dauphin Y., Guzman N., Denis A., Cuif J.P., & Ortlieb L. (2003). Microstructure, nanostructure and composition of the shell of *Concholepas concholepas* (Gastropoda, Muricidae). *Aquatic Living Resources*. **16**(2): 95-103.
- El-Ayari T., Lahbib Y., & El-Menif N.T. (2015). Associated fauna and effects of epibiotic barnacles on the relative growth and reproductive indices of *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae). *Scientia Marina*. **79**(2): 223-232.
- Espino-Barr.E., Hernández-Montaña D., Cabrera-Mancilla E., Gutiérrez-Zavala R., Gil-López H., & Cabral-Solís E. (2006). *Huachinango del Pacífico Sur*. En I. Nacional de la Pesca, Sustentabilidad y Pesca Responsable en Mexico. Evaluación y Manejo. 112p.
- Everhart W.H., & W.D. Youngs (1981). *Principles of Fishery Science*. Segunda edición. Cornell University Press. 350p.
- DOF. (2012). Carta Nacional Pesquera. Secretaría de agricultura, ganadería, desarrollo rural, pesca y alimentación. Diario Oficial de la Federación. Segunda Sección. México. 128 p.
- FAO. (1998a). The State of World Fisheries and Aquaculture 1996, Rome, 125 p.

- FAO. (1998b). FAOSTAT Fishery Data. FAO Statistical Databases (<http://apps.fao.org>).
- Flores-Garza R., García-Ibáñez S., Flores-Rodríguez P., Torreblanca-Ramírez, Galeana-Rebolledo L., Valdés-González A., Suástegui-Zárate A., & Violante-González J. (2012). Importancia comercial de los moluscos marinos para consumo humano en Acapulco, México. *Natural Resources*. **3**(1): 11-17.
- Flores-Garza R., Valdés-González A., Flores-Rodríguez P., García-Ibáñez S., & Cruz-Ramirez N. (2012). Density, Sex Ratio, Size, Weight, and Rescruitment of *Plicopurpura pansa* (Gastropoda: Muricidae) in Costa Chica, Guerrero, México. *Open Journal of Marine Science*. **2**(1): 157-166.
- Fujioka Yoshimi (1984). Sexually Dimorphic Radulae in *Cronia margariticola* and *Morula musiva* (Gastropoda: Muricidae). *VENUS (Jap. Jour. Malac.)* **43**(4): 315-330.
- Gallegos García A., & Barberán Falcón, J. (1998). Surgencia eólica. En: Tapia-García, M. (ed.) *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*, Universidad Nacional Autónoma Metropolitana- Iztapalapa: 27-34.
- García-Ibáñez S., Flores-Rodríguez P., Nieto-Navarro J.T., Flores-Garza R., & Bernabé-Moreno I.E. (2014). Respuesta del carnívoro *Plicopurpura pansa* (Mollusca: Gastropoda) y el herbívoro *Chiton articulatus* (Mollusca: Polyplacophora) a factores ambientales en Acapulco, México. *CienciaUAT*. **8**(2): 11-21.
- García-Mendoza A. J., Ordoñez Díaz Ma. De J., & Briones-Salas M. (2004). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza. World Wildlife Fund. Redacta, S.A de C.V. 605p.
- García E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, México, 217p.
- Gluyas M. M. (1990). Edad crecimiento y la captura de la Macarela *Scomber japonicus* de Bahía Vizcana durante 1984 - 1986. Tesis para obtener el grado de maestro en ciencias con especialidad en ciencias pesqueras. Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur México, Junio 1990, 72 p.

- Gluyas-Millán M., & D. Martínez-Quiroz, (2010). Periodicidad de formación de marcas de crecimiento en opérculos del caracol *Astraea turbanica* de isla Natividad, BCS, México, *Ciencia Pesquera*, **18**(1):5 – 12.
- Gluyas-Millán M., Quiñones-Velázquez C., & Talavera-Maya J. (2000). *Parámetros poblacionales del caracol Astrea undosa (WOOD, 1828) En la costa occidental de la península de baja california*. Ciencias Marinas 658 p.
- Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center, National Aeronautics and Space Administration (GES DISC - NASA). (2016). Monthly average of the sea surface temperature at daylight, expressed in Celsius degrees. Raster digital data available at <http://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>. Published at <http://www.icmyl.unam.mx/uninmar/>. Consulted on 2016/06/01.
- Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center, National Aeronautics and Space Administration (GES DISC - NASA). (2016). Monthly average of the sea surface concentration of chlorophyll-a, expressed in milligrams per cubic meter. Raster digital data available at <http://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>. Published at <http://www.icmyl.unam.mx/uninmar/>. Consulted on 2016/06/02
- Gómez-Márquez J.L., (1994). *Métodos para determinar la edad en los organismos acuáticos*. FES Zaragoza. UNAM. México. 89p.
- Gonzalez-Silvera A., Santamaria-del-Angel E., Millán-Núñez R. & Manzo-Monroy H. (2004) Satellite observations of mesoscale eddies in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo (Eastern Tropical Pacific). *Deep-Sea Research II* **51**(1): 587-600.
- Guisado Ch., & Castilla J.C. (1983). Aspects of the ecology and growth of an intertidal juvenile population of *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda:Muricidae) at Las Cruces, Chile. *Marine Biology*. **78**(1): 99-103.
- Guisande-González C., Barreiro-Felpeto A., Maneiro-Estraviz I., Riveiro-Alarcón I., Vergara-Castaño A.R., & Vaamonde-Liste. (2006). *Tratamiento de Datos*. Ediciones Díaz de Santos. España. 356p.
- Gulland J.A. (1971) *Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces*. Editorial Acribia, Zaragoza. 193p.

- Gutiérrez Z.R.M., & Cabrera M.E. (2008). *La diversidad de "escana" en la pesca ribereña del litoral de Guerrero. Memorias IV Foro Científico de Pesca Ribereña, Acapulco, Gro., 9-11 de septiembre 2008.* Citado en: Gutiérrez ZRM y E. Cabrera M. 2012. La pesca ribereña de Guerrero. Instituto Nacional de Pesca. 62p.
- Guzmán-Urieta E.O. (2015). Edad y crecimiento del caracol marino *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815) del litoral rocoso aledaño a Puerto Ángel, Oaxaca, México. Tesis que para obtener el título de biólogo. Facultad de Estudios Superiores UNAM. 107p.
- Hashimoto Naoki, Kurita Yoshihisa & Wada Hiroshi. (2012). Developmental role of dpp in the gastropod shell plate and co-option of the dpp signaling pathway in evolution of the operculum. *Developmental Biology*. **366**(1): 367-373.
- Hobday A.J., Tegner M.J., & Haaker P.L. (2001). Overexploitation of a broadcast spawning marine invertebrate: decline of white abalone. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. **10**(1): 493-514.
- Huerta M.L. (1978). Vegetación marina litoral. En: J. Rzedowski (ed.) *Vegetación de México*. Limusa, México. pp. 328-340.
- INEGI. (1986). Oaxaca. Cuaderno de Información para la Planeación. [https://books.google.com.mx/books?id=K87ZDgAAQBAJ&pg=PA210&lpg=PA210&dq=pesquer%C3%ADas+oaxaca&source=bl&ots=PxbfIIUTnD&sig=EZdWB0IjT4T-FCnPq6\\_RB9w7sXo&hl=es-419&sa=X&ved=0ahUKEwjo-fGkwebUAhXo24MKHexHCCcQ6AEIVDAI#v=onepage&q=pesquer%C3%ADas%20oaxaca&f=false](https://books.google.com.mx/books?id=K87ZDgAAQBAJ&pg=PA210&lpg=PA210&dq=pesquer%C3%ADas+oaxaca&source=bl&ots=PxbfIIUTnD&sig=EZdWB0IjT4T-FCnPq6_RB9w7sXo&hl=es-419&sa=X&ved=0ahUKEwjo-fGkwebUAhXo24MKHexHCCcQ6AEIVDAI#v=onepage&q=pesquer%C3%ADas%20oaxaca&f=false)
- INEGI. (1992). Anuario estadístico del estado de Oaxaca, Edición 1992.
- INEGI. (2014). Boletín de información oportuna del sector alimentario. Número 314. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 104p.
- Jong-duk C. & Dong-Ki R. (2009). Age and Growth of Purple whelk, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in the West Sea of Korea. *Korean J. Malacol*. **25**(3): 189-196.
- Ju Ha Lee. (1999). Gametogenesis and Reproductive Cycle of the Rock Shell, *Reishia (Thais) clavigera* (Neogastropoda: Muricidae), on the west coast of Korea. *Korean Journal of Biological Sciences*, **3**(4): 375-383.

- Juárez- de la Rosa B. A. & Ardisson H. P. L. (2005). *Anillos de crecimiento: Fuente natural de información biológica y ambiental*. Avance y Perspectiva. 31 p.
- Kesteven G.L., (1973). Manual de fisheries science. Part 1. An introduction to fisheries science. FAO Fisheries Technical Paper. **118**(1):1-43.
- Kimura D.K. (1980). Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. Fishery Bulletin. **77**(4): 765-776.
- King M. (1995). *Fisheries biology, assessment and management*. Fishing News Books. Blackwell Science, Ltd., 341p.
- Leiva E.G. & Castilla C.J. (2002). A review of the world marine gastropod fishery: evolution of catches, management and the Chilean experience. Reviews in Fish Biology and Fisheries. **11**(1):283-300.
- León-Tejera H.P. & González-González J. (1993). Macroalgas de Oaxaca. pp. 486-498. En: Biodiversidad Marina y Costera de México. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds). Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO, México, 865p.
- Leyte-Morales G.E. (2001), *Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de bahías de Huatulco, Oaxaca, México*. Tesis de Maestría. UMAR, 94 p.
- Mair J., Mora E., & Cruz M. (2002). Manual de campo de los invertebrados bentónicos marinos: moluscos, crustáceos y equinodermos de la zona litoral ecuatoriana. Guayaquil-Ecuador. Pp. 5-90.
- Marques de Cantú M.J. (1991). *Probabilidad y Estadística para Ciencias Químico Biológicas*. McGraw-Hill, México. 657 p.
- Martínez M.L., Moreno-Casasola P., Espejel I., Jiménez-Orocio O., Infante Mata D., & Rodríguez-Revelo N. (2014). Diagnóstico de las dunas costeras de México. CONAFOR. 350 pp.
- Martínez S.N.J., Chablé P.L.A., & Ledesma L.J.I. (2017). *Tormentas Invernales. Análisis estadístico con teleconexiones oceánico-atmosféricas*. Organización Mexicana de Meteorólogos A.C. Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional. CONAGUA. México. 20p.

- McMahon R.F., & Britton J.C. (1983) *The relationship between vertical distribution, thermal tolerance, evaporative water loss rate, and behaviour on emergence in six species of mangrove gastropods from Hong Kong*. In: Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China (ed. By B. Morton & D. Dudgeon), Hong Kong University Press. Hong Kong, pp. 563-582.
- Michel M.J.E. (2000). Ecología y aprovechamiento del caracol del tinte *Plicopurpura pansa* en las costas del Pacífico Mexicano. Tesis que como requisito para obtener el grado de doctor en ciencias marinas. IPN-CICIMAR. La Paz, BCS, México. 129p.
- Miranda R.M., Fijunaga K., & Nakao S. (2008). Age and growth of *Neptunea arthritica* estimated from growth marks in the operculum. *Marine Biology Research*. **4**(1): 224-35.
- MolluscaBase (2018). *Thais clavigera* (Küster, 1860). Accessed through: World Register of Marine Species at:  
<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=817471>
- Montenegro S.B., Bernal. G.N., & Martínez. (1986). Estudios del contenido estomacal de la tortuga marina *Lepidochelys olivacea* de la costa de Oaxaca. México. *Anales Inst. Ciencias del Mar y Limnol., UNAM*. **13**(1):121-13. Citado en: Ramos-Cruz. (2009). Relación longitud-peso y factor de condición en el barrilete negro *Euthynnus lineatus* (Kishinouye, 1920) (Perciformes: Scombridae), capturado en el litoral de Oaxaca, México. **30**(1): 45-53.
- Naegel L.C.A., & Del Prado-Rosas G.Ma. Del Carmen. (2004). Embriogénesis y desarrollo larvario intra-capsular de *Plicopurpura pansa* (Gould, 1853) (Prosobranchia, Muricidae) en condiciones de laboratorio. *Ciencias Marinas*. **30**(2): 297-310.
- Naegel L.C.A., & López-Rocha A.J. (2007). Effect of temperature on growth of the intertidal purple snail *Plicopurpura pansa* (Goud 1853) under laboratory conditions. *Aquaculture Research*. **38**(1): 493-497.
- Nikolsky G.V. (1963). *The Ecology of Fishes*. Academic Press. London and New York. 352p.
- Noble J.W., Benkendorff K. & Harris J.O. (2015). Growth, settlement and survival of *Diicathais orbita* (Neogastropoda, Mollusca) larvae in response to temperature, diet and settlement cues. *Aquaculture Research*. **46**(1): 1455-1468.

- Pappalardo P., Rodríguez-Serrano E., & Fernández M. (2014). Correlated Evolution between Mode of Larval Development and Habitat in Muricid Gastropods. *PLoS ONE*. **9**(4): e94104.
- Palmer R.A. (1981). Do carbonate skeletons limit the rate of body growth? *Nature*. London. **292**(9): 150-152.
- Pauly D. (1981). The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforsch*, **28**(4): 251-282.
- Peemoeller B.J. & Stevens B.G. (2013). Age, size, and sexual maturity of channeled whelk (*Bosycotypus canaliculatus*) in Buzzards Bay, Massachusetts. *Fishery Bulletin*. **111**(3): 265-278.
- Pereiro A.J. (1982). Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanog*. **1**(1):21-57.
- Ponce-Díaz G., Vega-Velázquez A., Ramade-Villanueva M., León-Carvallo G., & Franco-Santiago R. (1998). Socioeconomic characteristics of the abalone fishery along the west coas of the Baja California península, México. *J. Shell. Res*. **17**(1): 853-857.
- Pou Q. (2004). Ecología demogràfica de la Perca Americana (*Micropterus salmoides*) a l'Estany de Banyoles. Tesis doctoral. Universidad de Girona, Girona. 651p.
- Püter A. (1920). Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI Wachstums-ähnlichkeiten. *Pflüger Archiv Gees Physiology*. **180**(1): 298-340
- Rabí M., & Maraví C. (1997). Growth curves and specific growth rate of *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789) (Gastropoda: Muricidae) in culture experiments. *Scientia Marina*. **61**(1): 49-53.
- Ramírez-González A. (2005). Las bahías de Huatulco, Oaxaca, México: ensayo geográfico-ecológico. *Ciencia y Mar*. **9**(25): 3 – 20.
- Ramírez-Rodríguez M. & Naegel L.C.A. (2003) Crecimiento del caracol de tinte *Plicopurpura pansa* en Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*. **29**(3): 283-290.

- Ramírez-Rodríguez M., López-Ferreira C. & De la Cruz-Agüero G. (2009). *Atlas de Localidades Pesqueras de México*. Libro Diez. Oaxaca. CONAPESCA. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, BCS, México. 114p.
- Ramírez-Rodríguez M. (2013). Especies de interés pesquero en el pacífico mexicano; nombres y claves para su registro. CICIMAR-Instituto Politécnico Nacional. SAGARPA. CONAPESCA.
- Ramón M., & Amor M.J. (2001). Increasing imposex in populations of *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae) in the north-western Mediterranean. *Marine Environmental Research*. **52**(1): 463-475.
- Ramos-Cruz. (2009). Relación longitud-peso y factor de condición en el barrilete negro *Euthynnus lineatus* (Kishinouye, 1920) (Perciformes: Scombridae), capturado en el litoral de Oaxaca, México. **30**(1): 45-53.
- Ricker W.E. (1975). Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 191. Ottawa. **30**(1): 409-434.
- Ríos-Jara E., Pérez-Peña M., López-Uriarte E., Enciso-Padilla I., & Juárez-Carrillo E. (2006). Biodiversidad de moluscos marinos de la costa de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la región. In: Jinénez-Quiroz M.C., & Espino-Barr E. (eds.) *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. SAGARPA, INAPESCA, CRIP Manzanillo, México: 103-120pp.
- Rodríguez-Ruíz A. (1992). *Relaciones entre la Comunidad Íctica y la Estructura del Hábitat en un río de régimen Mediterráneo*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, Sevilla. 400p.
- SAGARPA. (2006). *Anuario Estadístico Oaxaca* Edición 2006. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Geografía y Estadística. 316p.
- Sağlam H., Düzgüneş E., and Ögüt H. (2009). Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae). *ICES Journal of Marine Science*. **66**(1): 1865–1867.

- Saito-Quezada V.M. (2010). Edad y crecimiento del caracol *Astraea undosa* (WOOD, 1828), (GASTROPODA: TURBINIDAE) de "La Bocana", Baja California Sur, México. Tesis que para obtener el grado académico de Maestra en Ciencias Biológicas. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. 107 p.
- Salgado-Ugarte, I.H., Shimizu M., & Taniuchi T. (1993). Exploring the shape of univariate data using kernel density estimators. *Stata Technical Bulletin*, 16: 8 -19.
- Salgado-Ugarte, I.H., Shimizu M., & Taniuchi T. (1995a). ASH, WARPing, and kernel density estimation for univariate data. *Stata Technical Bulletin*, 26: 2 - 10.
- Salgado-Ugarte, I.H., Shimizu M., & Taniuchi T. (1997). Nonparametric assessment of multimodality for univariate data. *Stata Technical Bulletin*, 38: 27 - 35.
- Salgado-Ugarte, I.H., Martínez-Ramírez J., Gómez-Márquez J.L., & B. Peña-Mendoza. (2000). Some programs for growth estimation in Fisheries Biology. *Stata Technical Bulletin*. **53**(1): 35-47.
- Salgado-Ugarte, I. H., Shimitzu M., Taniuchi T., & Matsushita K. (2002). Nonparametric Assessment of Multimodality for Size Frequency Distributions. *Asian Fisheries Science*. Asian Fisheries Society, Manila, Phillippines. **15**(1): 295-303.
- Salgado-Ugarte, I.H., Gómez-Márquez J.L., & Peña-Mendoza B. (2005). *Métodos Actualizados para Análisis de Datos Biológico-Pesqueros*, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. 252 p.
- Saucedo-Lozano M., Landa-Jaime V., Michel-Morfin E., Arcniega-Flores J., & Castillo-Vargasmachuca S. (2013). Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **84**(1): 1121-1136.
- Schreck C.B. & Moyle P.B. (1990). *Method for fish biology*. American Fisheries Society Ed. Bethesda. Maryland. USA. 387p.
- Seijo J.C., Defeo O., & Salas S. (1997). *Bioeconomía pesquera. Teoría, modelación y manejo*. Documento técnico de pesca. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. FAO. Roma. 90p.

- SEPESCA. (1990). Bases para el ordenamiento costero-pesquero de Oaxaca y Chiapas: aspectos generales. Secretaría de Pesca, México, Distrito Federal, México. 17, 20pp.
- Soto RE., Castilla J.C., & Bozinovic F. (2004). Conducta de forrajeo del gastrópodo *Acanthina monodon* Pallas, 1774 (Gastropoda: Muricidae) en el intermareal rocoso de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*. **77**(1): 157-175.
- Sparre P., & Venema S.C. (1992). *Introduction to tropical fish stock assessment*. Part 1, Manual, FAO Fisheries Technical Paper, 306.1. Rev. 1. Roma, FAO: 376 p.
- Sparre P., & Venema S.C. (1997). *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I. Manual*. FAO Documento Técnico de Pesca, 306.1. Rev. 2 Roma, FAO: 420p.
- Tegner M.J. (1989). The California abalone fishery: production, ecological interactions, and prospects for the future. En: Caddy J.F. (ed.), *Marine Invertebrate Fisheries: Their Assessment and Management*. John Wiley and Sons. NY. 401-420pp.
- Trinidad B.A. (2014). Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección del modelo por ajuste. Tesis que para obtener el grado de Maestro en Ciencias Matemáticas Aplicadas e Industriales. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. División de Ciencias Básica e Ingenierías. México, D.F. 114p.
- Vasconcelos P., Gaspar M.B., Pereira A.M., & Castro M.C. (2006). Growth rate estimation of *Hexaplex* (Trunculariopsis) *trunculus* (Gastropoda: Muricidae) based on mark/recapture experiments in the Ria Formosa Lagoon (Algarve Coast, Southern Portugal). *Journal of Shellfish Research*. **35**(1):249-256.
- Vasconcelos P., Lopes B., Castro M., & Gaspar M.B. (2008). Comparison of indices for the assessment of reproductive activity in *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae). *Marine Biology Research*. **4**(5) : 392-399.
- Vasconcelos P., Gharsallah I. H., Moura P., Zamouri-Langar N., Gaamour A., Missaout H., Jarbout O., & Gaspar M.B. (2012). Appraisal of the usefulness of operculum growth marks for ageing *Hexaplex trunculus* (Gastropoda:Muricidae): Comparison between surface striae and adventitious layers. *Marine Biology Research*. **9**(1): 141-153.

- Waldén N.W. (1995). Engagered species of land molluscs in Sweden and Madeira: 19-24pp En: E. A. Kay (ed). *The Conservation Biology of Molluscs*. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission, 9. Citado en: Yanes Y., Castillo C., Alonso M.R., Ibáñez M. De La Nuez J., Quesada M. L., Martín-González E., La Roche Francisco, Liché David & Armas F. Ruymán. 2004. Gasterópodos terrestres cuaternarios del archipiélago Chinijo, Islas Canarias. *Vireraea*. **32**(1): 123-134.
- Weatherley A.H. & Gill H.S. (1987). *The biology of Fish Growth*. Academic Press Ed. Great Britain. 443p.
- Wilkinson T., Wiken E., Bezaury Creel J., Hourigan T., Agardy T., Herrmann H., Janishevski L., Madden C., Morgan L. & Padilla M.. (2009). *Ecorregiones marinas de América del Norte*. Comisión para la Cooperación Ambiental. Montreal. 200p.