



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ASPECTOS BIOLÓGICO-PESQUEROS DE LOS GASTERÓPODOS
Hexaplex princeps* (BRODERIP, 1833) Y *Opeatostoma pseudodon
(BURROW, 1815) DE LA PESCA ARTESANAL EN PUERTO ÁNGEL,
OAXACA, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

VERÓNICA MITSUI SAITO QUEZADA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DE LOURDES JIMÉNEZ BADILLO

INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS, UNIVERSIDAD VERACRUZANA

DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

AGOSTO 2018.



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ASPECTOS BIOLÓGICO-PESQUEROS DE LOS GASTERÓPODOS
Hexaplex princeps* (BRODERIP, 1833) Y *Opeatostoma pseudodon
(BURROW, 1815) DE LA PESCA ARTESANAL EN PUERTO ÁNGEL,
OAXACA, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

VERÓNICA MITSUI SAITO QUEZADA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DE LOURDES JIMÉNEZ BADILLO

INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS, UNIVERSIDAD VERACRUZANA

DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

JUNIO 2018.

OFICIO CPCB/521/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que el subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 23 de abril de 2018, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna, **SAITO QUEZADA VERÓNICA MITSUI** con número de cuenta **89557992** con la tesis titulada "**ASPECTOS BIOLÓGICO-PESQUEROS DE LOS GASTERÓPODOS *Hexaplex princeps* (BRODERIP, 1833) y *Opeatostoma pseudodon* (BURROW, 1815) DE LA PESCA ARTESANAL EN PUERTO ANGEL, OAXACA, MÉXICO**", bajo la dirección del Tutor Principal: **DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUE**.

Presidente: DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA
Vocal: DRA. LAURA ELENA SANVICENTE AÑORVE
Secretario: DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ
Suplente: DRA. EDNA NARANJO GARCÍA
Suplente: DR. ADOLFO GRACIA GASCA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 25 de abril de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

Al Programa del Posgrado en Ciencias Biológicas y a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la Universidad Nacional Autónoma de México que me dieron la oportunidad de cursar el doctorado.

A CONACyT por la beca otorgada (Registro CVU 215996) que gracias a esta pude dedicar el tiempo completo al doctorado.

A los proyectos:

PAPIME:

PE206213 (2013-2015), RL200316 (2016) y PE207417 (2017-2019) bajo la responsabilidad del Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte.

PE205513 (2013-2015) bajo la responsabilidad del Dr. José Luis Gómez Márquez;

PAPIIT:

IG201215 (2015-2017) bajo la corresponsabilidad de los doctores Felipe Amezcua (ICMyL), Píndaro Díaz Jaimes (ICMyL) e Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte (FES Zaragoza).

(IN102016) bajo la responsabilidad de la Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez (Instituto de Geología).

A los miembros del Comité Tutor: Dr. José Luis Gómez Márquez, Dra. Ma. De Lourdes Jiménez Badillo, por su apoyo, dirección y acompañamiento y en especial a la Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez que aparte de lo anterior siempre fue un pilar y parte esencial durante todo el tiempo de mi doctorado.

A los miembros del Sínodo: Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara (Presidente), Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez (Secretario), Dra. Edna Naranjo García (Suplente), Dr. Adolfo Gracia Gasca (Suplente). Por dedicarme sus tiempos y sus valiosas aportaciones a la mejoría de mi tesis y en especial a la Dra. Laura Elena Sanvicente Añorve (Vocal) que aparte de lo anterior siempre me da su amistad y palabras de aliento.

Al Dr. Isaías H. Salgado Ugarte, por ser parte fundamental en la realización mi doctorado.

A la Mtra. Esther Uría Galicia del Instituto Politécnico Nacional. Por su valiosa amistad y que también gracias a ella pude comprender y realizar la histología.

A la Dra. Alicia Arronte Rosales Secretaría Técnica de Posgrado de la FES Zaragoza, por todo su apoyo para llevar a cabo el examen de grado.

DEDICATORIAS

A Dios, la Virgen y San Judas Tadeo.

A la UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO mi alma máter que me ha dado la oportunidad de realizarme académicamente.

A mis padres Taro[♀] y Esperanza por sus dedicación, amor en mi enseñanza y apoyo en todo momento.

A mis hijitas Mitsui y Mayumi, por ser el amor, motor y ejemplo para seguir mi vida.

A mi esposo Isaías por su amor, tolerancia y comprensión que me da siempre y por ser el amor de mi vida.

A mis hermanos Momochan, Kikuko, Yuri, Sachie, Tazo, Erika, Katsuo. Por sus consejos, apoyo y acompañamiento en todo momento.

A la Sra. Mirna Ugarte Mejía[♀], por su apoyo.

A los Alumnos del LBBP por su apoyo en especial Evelyn, Omar y Julio.

A la Dra. Bertha Peña, por su amistad, sus consejos y apoyo.

A la Dra. Esther Matiana mi jefa del diplomado por su apoyo, comprensión y amistad.

A las maestras del Museo de Zoología; Fabiola por su amistad y en especial Guadalupe por su amistad y consejos.

Cuando hablas solo repites lo que ya sabes; pero cuando escuchas quizás aprendas algo nuevo.

Dalai Lama.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
INTRODUCCIÓN	7
Diagnóstico de las especies	11
Antecedentes	14
Área de estudio	19
Justificación	24
Hipótesis	24
Objetivo general	24
Objetivos particulares	25
CAPÍTULO I	
Edad y crecimiento de <i>Hexaplex princeps</i>	26
INTRODUCCIÓN	26
Área de estudio	27
Material y método	28
RESULTADOS	31
Estructura poblacional por sexos (proporción) y por talla EDK's (Estimadores de densidad por kernel).....	31
Lectura de opérculos	39
Validación de la periodicidad de las marcas	42
Crecimiento	45
Retrocálculo	52
Funciones de crecimiento ponderadas	61
Comparación de funciones de crecimiento entre sexos	68
DISCUSIÓN	76
CAPÍTULO II	
Índices Morfofisiológicos de <i>Hexaplex princeps</i>	87
INTRODUCCIÓN	87
Material y método	87
RESULTADOS	90
Índice por sexos	94
Índice de condición (IC)	94
Índice Gónada-Glándula (IGG)	95
Análisis multivariado de covarianza (ANMUCIVA)	97
Valores suavizados	103
DISCUSIÓN	108
CAPÍTULO III	
Ciclo reproductivo de <i>Hexaplex princeps</i>	113
INTRODUCCIÓN	113

Material y método	114
RESULTADOS	118
Proporción de sexos	118
Ciclo reproductivo	118
Concentración de Clorofila y Ciclo Gonádico	122
Temperatura y Ciclo Gonádico	124
Suavización y correlación cruzada	124
DISCUSIÓN	133

CAPÍTULO IV

Edad y crecimiento de <i>Opeatostoma pseudodon</i>	136
INTRODUCCIÓN	136
Área de estudio	138
Material y método	139
RESULTADOS	142
Estructura poblacional por sexos (proporción) y por talla EDK's (Estimadores de densidad por kernel).....	142
Lectura de opérculos	148
Validación de la periodicidad de las marcas	149
Crecimiento	153
Retrocálculo	160
Comparación de funciones de crecimiento entre sexos	170
DISCUSIÓN	177

CAPÍTULO V

Índices Morfofisiológicos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>	189
INTRODUCCIÓN	189
Material y método	189
RESULTADOS	190
Índice por sexos	196
Factor de condición relativa (<i>FCr</i>)	196
Índice Gónada-Glándula (<i>IGG</i>)	197
Análisis multivariado de covarianza (ANMUNCOVA)	198
Valores suavizados	204
DISCUSIÓN	209

CAPÍTULO VI

Ciclo reproductivo de <i>Opeatostoma pseudodon</i>	212
INTRODUCCIÓN	212
Material y método	213
RESULTADOS	216
Proporción de sexos	216
Ciclo reproductivo	217
Concentración de Clorofila y Ciclo Gonádico	222
Temperatura y Ciclo Gonádico	223

Suavización y correlación cruzada	224
DISCUSIÓN	232
CONCLUSIONES	234
BIBLIOGRAFÍA	240
ARTÍCULO DE REQUISITO	257

RESUMEN

El objetivo de esta investigación es estudiar aspectos biológico-pesqueros de los gasterópodos *Hexaplex princeps* (Broderip 1833) y *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815) de la pesca artesanal en Puerto Ángel, Oaxaca, México. De febrero 2012 a noviembre 2015 se analizaron 1,350 individuos de *H princeps*; la proporción de sexos (Machos:Hembras) no fue significativamente diferente de la paridad (1:1). Los estimadores de densidad por kernel (*EDKs*) para la longitud de la concha en machos y hembras mostraron distribuciones multimodales con mayores frecuencias en tallas intermedias y pocos individuos pequeños y grandes sin diferencias significativas. Las hembras predominaron a tallas menores y los machos a mayores aunque el individuo más grande capturado (10.88cm) fue hembra. Para estimar la edad se examinaron 665 opérculos que proporcionaron 10,808 mediciones. El análisis de la razón del incremento marginal sugirió una periodicidad anual en la formación de las marcas. La suavización no lineal resistente mostró claramente este patrón. Se contaron hasta 25 marcas. Para el total de la muestra, considerando la longitud asintótica, el modelo de von Bertalanffy para el total de la muestra tuvo el ajuste más razonable: $l_t = 14.197 (1 - \exp[-0.083 \{t - 2.015\}])$. Los tres modelos considerados (excepto von Bertalanffy para machos) se pudieron ajustar a machos y hembras. Los tamaños retrocalculados mostraron un patrón ligeramente sigmoideal con la edad por lo que en ambos sexos, los ajustes con longitud infinita más razonable fueron los Logísticos: $l_t = 13.040 / (1 - \exp[-0.129 \{t - 9.512\}])$ y $l_t = 13.985 / (1 - \exp[-0.012 \{t - 11.222\}])$ respectivamente. Ponderando por la frecuencia de cada edad el modelo Logístico tuvo el mejor ajuste tanto en machos como en hembras: $l_t = 15.325 / (1 - \exp[-0.110 \{t - 12.448\}])$ y $l_t = 14.944 / (1 - \exp[-0.115 \{t - 12.322\}])$ respectivamente. Las comparaciones multivariadas, de razón y máxima verosimilitud para el modelo Logístico destacaron a la t_0 como el parámetro más significativo en la diferencia. El menor valor del criterio de información de Akaike señaló, tanto para machos (825.91) como hembras (912.26) a la función Logística como el mejor modelo. Por lo general, se observó que los valores altos del Índice gónada-glándula digestiva (*IGG*) ocurrieron en los meses de estío y fríos con valores del Índice de Condición (*IC*) altos durante la mitad caliente del año. La suavización de estos índices esclareció el patrón anterior corroborando valores altos de condición (*IC*) con bajos del *IGG* en los meses cálidos. Después del aumento de clorofila en el agua en la temporada fría y gradualmente con el calentamiento de las aguas la condición aumentó y mostró disminución luego de que la clorofila disminuyera durante la temporada cálida del año e inicio de la temporada fría para repetir el ciclo. El *IGG* fue alto durante la temporada cálida con bajas concentraciones de clorofila y disminuyó abruptamente durante los meses invernates fríos con altas

concentraciones de clorofila. La tendencia de las medias ajustadas del análisis multivariado de covarianza (ANMUCOVA) coincidieron con la de los índices. El análisis histológico de las gónadas permitió la caracterización de 6 estadios reproductivos en las hembras: 1) Ovogénesis, 2) Madurez Previtelogénica, 3) Madurez Vitelogénica, 4) Madurez, 5) Desove y 6) Reposo. En los machos las fases de desarrollo fueron 5: 1) Gametogénesis Inicial, 2) Madurez, 3) Expulsión, 4) Inicio del reposo y 5) Reposo. La correlación cruzada de los porcentajes suavizados de las frecuencias de las fases gonádicas mostró claramente la alternancia de la madurez y desove/expulsión en los meses fríos (noviembre a febrero) con el reposo durante la mitad cálida del año (abril a septiembre). Asimismo el Desove y la Expulsión se corresponden significativamente con bajas temperaturas de agua superficial y altas concentraciones de clorofila-a. Las fases de Reposo coinciden significativamente con altas temperaturas y bajas concentraciones de clorofila. En el caso de *Opeatostoma pseudodon* se analizaron 1,604 organismos en total; la proporción de sexos (M:H) no fue significativamente diferente de la paridad (1:1). Los *EDKs* tanto para machos como para las hembras, mostraron distribuciones multimodales con mayores frecuencias en tallas intermedias y pocos individuos de tallas pequeñas y grandes sin diferencias significativas. En general los machos fueron más pequeños que las hembras. La distribución de las tallas fue variable en el periodo de estudio. La lectura de las marcas de crecimiento se llevó a cabo en 825 opérculos para la determinación de la edad y modelación del crecimiento (con un total de 13,413 mediciones) y como resultado se observaron hasta 17 anillos; la Razón del Incremento Marginal sugirió la formación de marcas una vez al año. Con los datos talla-edad se modeló el crecimiento mediante las expresiones de von Bertalanffy, Gompertz y Logística. Para el total de datos, considerando a la longitud asintótica, el modelo Logístico $l_t = 6.307 / (1 - \exp[-0.158\{t - 3.922\}])$ fue el más razonable. Asimismo tanto para hembras como para machos el modelo Logístico fue el más razonable: $l_t = 6.122 / (1 - \exp[-0.175\{t - 3.593\}])$ y $l_t = 6.090 / (1 - \exp[-0.153\{t - 3.391\}])$ respectivamente. Por retrocálculo, el ajuste más razonable fue el obtenido por el modelo Logístico: $l_t = 5.329 / (1 - \exp[-0.274\{t - 3.691\}])$ para el total de la muestra. Los tres modelos se pudieron ajustar tanto en hembras como en machos pero el mejor ajuste se obtuvo con el modelo Logístico: $l_t = 5.308 / (1 - \exp[-0.285\{t - 3.617\}])$ y $l_t = 4.232 / (1 - \exp[-0.452\{t - 2.254\}])$ respectivamente. Todas las pruebas estadísticas de comparación de curvas de crecimiento (multivariada y razón y máxima verosimilitud) indicaron diferencias de los modelos entre sexos. La prueba de T^2 de Hotelling destacó como responsables de la diferencia a la longitud asintótica, la t_0 y por último al parámetro de curvatura (K). El

criterio de información de Akaike señaló al modelo Logístico como el mejor tanto en machos (519.83) como en hembras (549.84).

Para el estudio del ciclo reproductivo se analizaron el Factor de Condición relativa *FCr* y el Índice Gónada-Glándula Digestiva *IGG*. Por lo general los valores del *IGG* estuvieron por debajo del *FCr*. Para esclarecer el patrón de comportamiento de estos índices se suavizaron y el resultado mostró que cuando el *FCr* era alto el *IGG* era bajo y viceversa. De manera semejante, los valores medios ajustados del ANMUCOVA indicaron una época reproductiva durante la parte fría del año e inicios de primavera (enero a marzo), si bien en las hembras el comportamiento fue más errático con un valor mínimo en la parte cálida del año de 2014. Se observó que los valores bajos de condición se asociaron con altos de temperatura; valores altos de condición ocurrieron después o durante los altos de clorofila-a. Se pudo notar que el aumento en la condición corresponde con una disminución paulatina de la concentración de clorofila en las aguas. Los valores suavizados del *IGG* preceden por uno o dos meses a los aumentos de temperatura y los bajos valores, indicadores de desove-expulsión ocurren a bajas temperaturas y durante el inicio del florecimiento fitoplanctónico. El análisis histológico de las gónadas permitió observar en hembras 5 fases de desarrollo: 1) Ovogénesis, 2) Madurez Vitelogénica, 3) Madurez, 4) Desove y 5) Post-desove. En los machos se caracterizaron 4 estadios: 1) Espermatogénesis, 2) Madurez, 3) Expulsión y 4) Post-expulsión. El desove en ambos sexos se presenta cuando las temperaturas son bajas y la cantidad de clorofila es alta. En contraste, la fase de Post-desove/expulsión (más corta en machos) se presentó cuando las temperaturas eran altas con baja cantidad de clorofila. Este estudio proporciona información básica que puede servir para establecer medidas adecuadas de explotación y para el establecimiento de procedimientos acuaculturales de estas especies en un futuro cercano.

ABSTRACT

The objective of this research is to study fishery-biological aspects of the rock shell *Hexaplex princeps* (Broderip 1833) and thorn latirus *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815) gastropods from the artisanal catch at Puerto Angel, Oaxaca, Mexico. From February 2012 to November 2015, 1,350 *H. princeps* individuals were analyzed; the sexual ratio (Male:Female) was not significantly different from parity (1:1). Kernel density estimators (*KDE*'s) for shell length both for males and females showed multimodal distributions with larger frequencies of middle size and few small and longer individuals with no significant difference. Females dominated at smaller sizes and males in longer in spite that the longer (10.88cm) caught individual was a female. To estimate the age 665 opercula were examined which provided a total of 10,808 measurements. Marginal increment ratio suggested a yearly periodicity for the growth marks formation. Non linear resistant smoothing procedure clearly showed this yearly pattern. Up to 25 growth marks were counted. Considering the asymptotic shell length, for the total sample von Bertalanffy model produced the most reasonable fitting: $l_t = 14.197 (1 - \exp[-0.032\{t - 2.015\}])$. The three growth models considered were fitted (except von Bertalanffy for males) to male and female size-age data. The backcalculated sizes produced values with a slightly sigmoidal trend with age so the best fit was obtained with the Logistic models: $l_t = 13.040/(1 - \exp[-0.129\{t - 9.512\}])$ and $l_t = 13.985/(1 - \exp[-0.012\{t - 11.222\}])$ respectively. These models were analyzed by using each measure frequency as weights and the Logistic growth function had the best fit both with male and female data: $l_t = 15.325/(1 - \exp[-0.110\{t - 12.448\}])$ and $l_t = 14.944/(1 - \exp[-0.115\{t - 12.322\}])$ respectively. The multivariate, ratio and maximum likelihood comparisons resulted in significant differences among all the adjusted models. For the Logistic function, the three tests pointed out t_0 as the parameter most significant to explain the difference. The Akaike's Information Criterion smaller value pointed out both, for males (825.91) and females (912.26) the Logistic function as the "best" model. It was observed that reproduction indicated by high *IGG* values occurred during the dry and cool months of the year with high *IC* values during the warm half of the year. The smoothing of these indexes made clear the former pattern corroborating high condition (*IC*) and low *IGG* values during spring and warm year months and vice versa during winter. After the water chlorophyll concentration rise and gradually with the sea warming the condition increased and decreased after the chlorophyll concentration decreasing during the warm and beginning of the cool seasons to repeat the cycle. The *IGG* was high during the warm season with low chlorophyll concentrations and diminished abruptly during

the cool with high chlorophyll concentrations winter months. The trend of the adjusted means from the MANCOVA results were coincident with that of the morphophysiological indexes. The histological analysis of the gonads permitted the characterization of six female reproductive stages: Initial Oogenesis, 2) Previtellogenic Mature, 3) Vitellogenic Mature, 4) Mature, 5) Spawning, and 5) Resting. For males the gonadic developmental stages were five: 1) Initial Spermatogenesis, 2) Mature, 3) Spawning, 4) Onset of Resting, and 5) Resting. Cross correlation of the smoothed gonadic stages percentages show clearly the alternation of Spawning-Maturity at the cool months of the year (November to February) with the Repose during the warm season (April to September). Additionally Spawning stage significantly correspond with low sea surface water temperatures and high chlorophyll-a concentrations. Resting stages significantly coincide with high temperatures and low chlorophyll concentrations. For *Opeatostoma pseudodon* a total of 1,604 organisms were analyzed with no significantly different from parity (1:1) global sexual ratio (male:female). The KDE's for both males and females showed multimodal distributions with larger frequencies of middle shell lengths and a few small and longer individuals with no significant difference. In general, males were smaller than females. Shell length distribution was variable throughout the study period. Reading of growth marks was carried out with 825 opercula to estimate age and to model growth (from a total of 13,413 measurements) and as a result it was observed up to 17 growth rings. The marginal increment ratio suggested growth mark formation once a year. With the estimated age and observed size growth was modeled by the expressions of von Bertalanffy, Gompertz and Logistic. Considering the asymptotic shell length for the total collection the Logistic model $l_t = 6.307/(1 - \exp[-0.158\{t - 3.922\}])$ was the most reasonable. Both in females and males the most appropriate model was the Logistic: $l_t = 6.122/(1 - \exp[-0.175\{t - 3.593\}])$ and $l_t = 6.090/(1 - \exp[-0.153\{t - 3.391\}])$ respectively. With the backcalculated values for the total individuals, the most reasonable model was the Logistic: $l_t = 5.329/(1 - \exp[-0.274\{t - 3.691\}])$. The three modes were fitted to male and female size-age data but the best fit were the Logistic: $l_t = 5.308/(1 - \exp[-0.285\{t - 3.617\}])$ y $l_t = 4.232/(1 - \exp[-0.452\{t - 2.254\}])$ respectively. All the statistical tests for all the growth curve comparisons (multivariate, ratio and maximum likelihood) indicated significant differences between sexes. Hotelling T^2 test pointed out t_0 and K as the more significant estimations to explain these differences. Akaike's information criterion noted the Logistic model as the "best" both for males (519.83) and females (549.84). To study *O. pseudodon* reproductive cycle relative condition factor (FCr) and gonad-digestive gland index (IGG) were analyzed. In general IGG values were under FCr figures. To make clear

their pattern these indexes were smoothed and the resulting values showed that when *FCr* was high *IGG* was low and vice versa. Similarly, the adjusted means from MANCOVA indicated a reproductive period during the cool and early Spring seasons (January to March), even though the female mean values behavior was more erratic with a minimum mean during the warm season of 2014. It was observed that high condition values occurred after or during high chlorophyll concentrations. It was possible to note that the condition increasing corresponds with a gradual water chlorophyll concentration decrease. The *IGG* smoothed values precede by one or two months high temperatures and *IGG* low values, indicating spawning occurred at low temperatures at the beginning of fitoplankton blooming (indirectly indicated by the rising of chlorophyll-a concentration). Histological analysis of the gonads allowed to characterize five female reproductive stages: 1) Oogenesis, 2) Vitellogenic maturity, 3) Spawning and 5) Post-spawning. For males four stages were recognized: 1) Spermatogenesis, 2) Maturity, 3) Spawning and 4) Post-spawning. The Spawning in both sexes occurred at low sea water temperatures and high chlorophyll concentrations. In contrast, Post-spawning stage happened at high temperatures and low chlorophyll concentrations. This study provides baseline information that may serve to establish measures for adequate exploitation and for aquaculture implementation for these species in the near future.

INTRODUCCIÓN

La pesca es una actividad de extracción de una parte de los recursos acuáticos, que tiene como objetivos principales proporcionar alimento a la población y contribuir al desarrollo económico. Sin embargo, esta operación es capaz de introducir cambios serios en las poblaciones en explotación, alterando su tamaño, estructura y dinámica, lo cual en algunos casos, puede reducir excesivamente su tamaño, con el consecuente deterioro de la pesquería (Elizondo y Rodríguez, 1993). Además, las aplicaciones ecológicas y paleoecológicas de tales datos incluyen el estudio de la respuesta adaptativa de las poblaciones a las presiones del medio, ya sean naturales (calentamiento global) o antropogénicas (pesca, contaminación, desarrollo de la zona costera) (Panfili *et al.*, 2002).

Asimismo, la pesca ribereña, artesanal o de pequeña escala es una actividad que genera más de 214 mil empleos directos en las costas de México, la mayoría en las zonas rurales; produce 200,000 toneladas de pescado y mariscos por año para el consumo directo (Espino-Barr *et al.*, 2014). Este tipo de pesca se caracteriza en México por su incidencia en una amplia diversidad de especies, aunque con bajos volúmenes de captura comparadas con aquellas pocas especies que son capturadas por la pesca industrial (Espino-Barr *et al.*, 2012).

Dentro de la captura de la pesca se encuentran como recursos los moluscos estos, que han sido de interés desde los inicios de la humanidad primeramente fue como comida, después como ornamentación y por último como herramienta (Sturm *et al.*, 2006). Aunado a esto, los moluscos se encuentran entre las pesquerías de invertebrados más importantes del mundo (Leiva y Castilla, 2002). En 2016 se reporta que de los principales grupos de especies en el comercio mundial, los moluscos tienen una proporción en valor de 9.8 y de cantidad de 10.4 (FAO, 2016).

En el litoral mexicano se explotan más de 80 especies de bivalvos y gasterópodos, producto de la situación geográfica de México, que determina una gran diversidad climática y ambiental. Además, existen una gran variedad de hábitats dada por la heterogeneidad de tipos de costa, diferentes características climáticas y regímenes hidrológicos, lo que ha permitido que las diversas especies manifiesten al máximo su potencial adaptativo bajo condiciones muy variadas (Baqueiro-Cárdenas y Aldana Aranda, 2003).

En México la captura de caracol (gasterópodos) en 2013 tenía el 19° lugar con 6,011 toneladas (SAGARPA, 2015). La captura de caracol reportada en el estado de Oaxaca para el 2011 fue de 1 tonelada (SAGARPA, 2011).

Uno de los aspectos sobre este recurso que ha recibido poca atención es la estimación de la edad y el crecimiento de los gasterópodos en comparación con los pelecípodos. Generalmente el estudio de la edad y el crecimiento en los gasterópodos está basado en las marcas de crecimiento de las estrías de las conchas o en los anillos de los opérculos (Chen y Soong, 2002). La edad y el crecimiento se han evaluado por modelos específicos sin discriminación entre ellos (Miranda *et al.*, 2008). En el programa de manejo del Parque Nacional Huatulco (aledaño a Puerto Ángel), se tiene registro de explotación pesquera de nueve especies de gasterópodos. En el litoral del Pacífico, en las costas de Oaxaca se captura predominantemente al caracol chino rosa *Hexaplex erythrostomus* y al chino negro *Muricanthus nigritus*; también a *Pleuroploca princeps*, *Malea ringens*, *Hexaplex princeps*, *Phyllonothus brassica*, *Olivia porphiria*, *Cypraea annettae* y a *C. cervinetta*. Se utilizan tanto para consumo como para la elaboración de artesanías (CONANP, 2003).

Por otro lado el análisis de la edad y el crecimiento es un tópico fundamental dentro de las pesquerías. El estudio de la dimensión temporal a partir de estructuras duras en los organismos se ha denominado como “Esclerocronología”. Esta disciplina se encarga de la estimación de la edad y en general de la estimación del tiempo y duración de los eventos en la vida de los organismos. Los métodos esclerocronológicos están basados en el estudio de varios tipos de señales que proveen referencias temporales, ya sea estructurales, químicas y ópticas (Panfili *et al.*, 2002). Debido al escaso conocimiento biológico de muchos recursos acuáticos, la demanda de datos esclerocronológicos confiables para la toma de decisiones en el manejo de las pesquerías está creciendo.

La esclerocronología se ha usado para determinar la correlación temporal en conchas de *Arctica islandica* del Holoceno (Marchitto *et al.*, 2000). En algunos bivalvos de la zona templada (Seed, 1980) se encuentran marcas o anillos visibles en las conchas (*annuli*) los cuales se forman en el invierno o al inicio del crecimiento de primavera; en ciertas especies de aguas frías, las marcas en el esqueleto calcáreo pueden ser resultado de la inhibición del crecimiento por las elevadas temperaturas del verano (Wilbur y Owen, 1964). Los moluscos muestran bandas características que son

influenciadas por el ambiente. Se puede esperar que parte del registro del crecimiento de individuos dentro de una población sea similar; por ejemplo, cada miembro de una población puede formar una banda gruesa durante un año bueno y una banda delgada durante un subsecuente año malo. Teóricamente los registros de la anchura y la cantidad de esas bandas de diferentes individuos pueden ser correlacionados y conjuntados para producir la esclerocronología (Marchitto *et al.*, 2000).

Así mismo, el estudio de los índices morfofisiológicos (como es el caso del índice gonadosomático) es fundamental y resultan ser complementarios para los estudios de reproducción (Jaramillo *et al.*, 1995). Gabbot y Walker (1971) mencionan que los índices de condición son útiles para caracterizar el ciclo sexual, pero se utiliza principalmente para determinar el estado de salud del organismo como respuesta al estrés y los valores de estos índices están basados en medidas de la masa corporal tales como: el peso del cuerpo (total y eviscerado), el peso de las gónadas, el peso del hígado y otras estructuras análogas en organismos invertebrados, considerando la talla (longitud) del organismo. Estas medidas están correlacionadas positivamente con el tamaño y se usan para estimar otros procesos relacionados. De esta forma el peso de las gónadas está relacionado con la madurez y el desove, los cuales dependen a su vez del sexo, etapa de madurez sexual, tamaño individual, estación del año, etc. El peso eviscerado se usa para estimar la condición (grado de bienestar) suponiendo que organismos más pesados a una longitud dada están en mejor condición. El peso corporal está relacionado con procesos fisiológicos de la reproducción y supervivencia (García-Berthou y Moreno-Amich, 1993).

Los moluscos están dentro del grupo Spiralia o Protostomia, donde se encuentran incluidos también los anélidos, artrópodos, entre otros. Los Spiraliós incluyen más del 90% de los animales multicelulares, comparten varias características del desarrollo incluyendo la escisión espiral de los blastómeros, la formación de la boca derivada del blastoporo, y el destino celular predecible tales como el mesodermo formado por un sola célula 4d. Los anillos nerviosos circunfaríngeos están presente en muchos Espiraliós, el grupo Eutrocozoa incluye a los moluscos, anélidos y otros pequeños phyla, los cuales comparten una larva trocófora (larva de forma superior con una banda ciliada ecuatorial y un penacho dorsal), esquizocele (formación de cavidades del cuerpo de múltiples masas bilateralmente emparejadas con el mesodermo) y pares de órganos excretores y conductos que abren externamente (Eernisse *et al.*, 1992; Haszprunar, 2000).

Dentro del phylum Mollusca, el grupo de los gasterópodos es el más exitoso con más de 100,000 especies (cerca del 80% de todos los moluscos). Su gran

variabilidad abarca todos los aspectos de su anatomía, fisiología, ecología y reproducción, de manera que establecer una característica única generalizada sobre los gasterópodos es difícil. Sinapomorfias básicas de esta clase se correlacionan con la torsión larval, giro de 180° de la parte visceral contra la parte cerebropedal del cuerpo (Ponder y Lindberg, 2008).

Por tiempos históricos la secreción de los buccinos del Mediterráneo fue utilizada para elaborar el colorante “púrpura real romano” (Sturm *et al.*, 2006). Son importantes por ser recurso alimenticio en muchos países; por la ornamentación y coloración de las conchas son artículos de colección (Ponder y Lindberg, 2008). Las conchas y opérculos se utilizan para elaborar artículos de joyería y artesanías; de algunas especies se fabrican botones bellamente coloreados. La famosa joyería de ojo de gato del Pacífico Sur utiliza el opérculo colorido de *Turbo petholatus* (Gluyas-Millán *et al.*, 2000).

Los gasterópodos han sido utilizados desde la antigüedad en la medicina cerca del siglo V a.C. El moco de los caracoles fue usado para tratar dolores de quemaduras, abscesos y otros trastornos en la piel. En el siglo XVIII varios gasterópodos fueron usados en trastornos dermatológicos y síntomas asociados con la tuberculosis y nefritis. Desde el siglo XIX los heterobranquios han sido utilizados en el estudio de la enfermedad de Alzheimer (Ponder y Lindberg, 2008). También se han sintetizado drogas derivadas de los péptidos del veneno de *Conus* (e.g. ziconotida) que han sido utilizadas para el tratamiento del dolor crónico (Leong *et al.*, 2001).

Algunos gasterópodos de agua dulce y terrestres actúan como hospederos de parásitos trematodos responsables de enfermedades hepáticas (*Fasciola* y *Opisthorchis*) y pulmonares (*Paragonimus*) (Ponder y Lindberg, 2008).

DIAGNOSIS DE LAS ESPECIES

Los Caenogasterópodos constituyen el clado más diverso del phylum Mollusca. Incluye a casi todos los gasterópodos con concha y son los más exitosos en todos los hábitats marinos. Sinapomorfias que sostienen al clado incluyen la presencia de una sola branquia monopectina con barras esqueléticas, un buen desarrollo del osfradio bipectinado, diferenciación renal de la lamela, la presencia de parasperma en muchos clados, de una a tres hileras transversales de dientes en la rádula (raquiglosada), reducción del intestino en vueltas y ano en posición anterior, anillo nervioso epiátrico y varios nervios pedales anteriores, una aurícula y un nefridio (Ponder y Lindberg, 1997).

***Hexaplex princeps* (Broderip 1833)** el cual, de acuerdo con Keen (1971), se distribuye del Golfo de California a Perú, habita en aguas moderadamente someras, tiene una concha muy espinosa, una altura de 7 a 15 cm y cuenta de 6 a 7 vueltas; el borde del labio no es grueso, pero está armado con espinas largas, huecas y frondosas. Alrededor de la concha cuenta de 4 a 5 costillas compuestas por espinas decoradas. Dentro del labio forma un callo pulido sobre la pared parietal. El canal es curvo, ancho, amplio y espinado de color blanquecino con bandas de color café oscuro y negro (Morris, 1976; Merle, et al., 2011). (Fig. 1)

Subclase: Caenogastropoda.

Orden: Neogastropoda.

Superfamilia: Muricea.

Familia: Muricidea.

Subfamilia: Muricinea.

Género: *Hexaplex* Perry, 1810.

Hexaplex princeps (Broderip, 1833).



Figura 1.- Distribución geográfica de *Hexaplex princeps* (Broderip, 1833)

Opeotostoma pseudodon (Burrow, 1815), según Keen (1971) la concha es blanca debajo de un periostraco café amarillento; tiene varias aristas espirales lisas de color café oscuro que dan la apariencia de estar dobladas hacia dentro de un torno. Posee una espira larga a manera de diente en la parte inferior del labio externo. Su longitud es alrededor de 42 mm con diámetro de 31mm. Se distribuye desde Cabo San Lucas, Baja California Sur, el Golfo de California, hasta Perú (Morris, 1976). Es un depredador activo con adaptabilidad para alimentarse de carroña. Hacia la región interior de la columbela (fasciola) se encuentran de dos o tres pliegues. Es una especie no muy frecuente que puede ser o no gregaria y ocasionalmente se encuentra asociada a sustratos coralinos (Keen, 1971; Harasewych y Moretzohn, 2010). Actualización. Se amplía su distribución a la Isla Gorgona, Colombia y su talla a 62.7 mm de largo (Morris, 1976) (Fig. 2).

Subclase: Caenogastropoda.

Orden: Neogastropoda

Superfamilia: Buccinacea

Familia: Faciolaridae

Género *Opeatostoma* Berry, 1958

Opeatostoma pseudodon (Burrow, 1815)



Figura 2.-Distribución geográfica de *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815)

ANTECEDENTES

A continuación se presentan estudios reportados a nivel nacional sobre *Hexaplex princeps*:

González-Villareal (2005), realizó una guía ilustrada de los gasterópodos marinos de la Bahía de Tenacatita, Jalisco, donde reporta la presencia de *Hexaplex princeps*.

Holguín-Quiñones (2006) analizó a los moluscos bentónicos de interés económico y potencial de las costas de Michoacán, Colima y Jalisco, México; reportó 104 especies de gasterópodos, de las cuales 30 de éstas eran de interés comercial incluyendo a *H. princeps*.

Ríos-Jara *et al.* (2006) estudiaron la diversidad de los moluscos marinos de la costa de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la región; reportaron 327 especies de gasterópodos en 59 localidades y 89 sitios, de estas especies mencionan a *H. princeps* como una especie de interés comercial para el consumo humano.

Ramírez-González y Barrientos-Luján (2007) identificaron tres clases del phylum Mollusca: Gastropoda, Poliplacophora y Bivalvia en la zona intermareal de Cacaluta, Bahía de Huatulco, Oaxaca, y la clase Gastropoda fue la más abundante. Estos autores reportan la presencia de *H. princeps*.

Herrero-Pérezrul (2008) analizó la diversidad y abundancia de macro invertebrados de arrecife (Mollusca, Echinodermata) en el sur del Golfo de California, México en 2007; encontró 23 especies de moluscos con la mayor diversidad en la Isla San José y dentro de esas especies se encontró *H. princeps*.

Flores-Garza *et al.* (2012) estudiaron moluscos marinos comercialmente importantes para el consumo humano en Acapulco, México, y encontraron que la mayoría de las especies que se pescan en Acapulco pertenecieron a la clase gasterópoda dentro de la cual, la familia Muricidae es la mejor representada y de esta familia reportaron a *H. princeps*.

Castrejon-Rios *et al.* (2015) estudiaron la diversidad, abundancia y distribución de la Familia Muricidae (Mollusca: Gastropoda) en el intermareal rocoso de Acapulco,

México. Analizaron 2,386 organismos, se identificaron 13 especies y reportaron que el gasterópodo con la mayor talla fue *Hexaplex (Muricanthus) princeps* (Broderip, 1833) sin mencionar la talla de ningún gasterópodo.

Bastida-Zavala *et al.* (2013) analizaron 198 registros de la diversidad marina y costera de Oaxaca de los cuales se reportó la presencia de *H. princeps*.

Landa-Jaime *et al.* (2013) reportaron una lista sistemática de moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco en el Pacífico central mexicano. La lista fue integrada por moluscos pertenecientes a las clases Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora y Cephalopoda, de las que fueron encontradas un total de 123 especies contenidas en 48 familias, y reportan la presencia de *H. princeps*.

En el estudio sobre la biodiversidad del estado de Colima (CONABIO, 2016), en la parte de moluscos marinos se reporta la presencia de *H. princeps* en playas rocoso-arenosas, en sistemas estuarinos y aguas marinas someras sobre sustratos rocosos y coralinos.

En el ámbito internacional, reportes sobre *Hexaplex princeps* son los siguientes:

Spight (1976) realizó un censo de Prosobranquios en Costa Rica. Menciona que *Muricanthus princeps* se encontró con una densidad de 5/m² entre los guijarros y el número de organismos colectados fueron 26 con una talla de 8 a 23 mm.

Vega y González (2002) realizaron la revisión de listados de gasterópodos de la costa Pacífica de Veraguas y encontraron un total 490 especies de gasterópodos agrupadas en 74 familias, dentro de la cuales se encuentra *Hexaplex princeps*.

Luque-Sánchez (2008) analizó la diversidad hidrobiológica en Tumbes, Perú y registró 187 especies de moluscos siendo el 35% de los grupos taxonómicos que analizó y registró la presencia *H. princeps* dentro de los gasterópodos.

Finet *et al.*, (2011) realizaron la revisión de listas taxonómicas de Galápagos en cinco biorregiones del archipiélago en el Extremo Norte, Norte, Oeste, Sureste y Biorregión de la Bahía Elizabeth; para los moluscos reportaron 1,154 nombres de

taxones (883 aceptados, 31 identificados, 200 dudosos, 2 problemáticos, 1 nuevo en la ciencia y 37 rechazados). En cuanto al origen de los taxones incluidos reportaron a 149 endémicos, 78 indígenas, 2 endémicos cuestionables y dentro de los gasterópodos citan la presencia de *H. princeps*

García Suárez (2011), analizó a los organismos móviles y sésiles del litoral rocoso del Pacífico colombiano y propuso una guía de identificación en la cual registra la presencia de *H. princeps*.

Para el caso de trabajos en México sobre *Opeatostoma pseudodon* históricamente se encontraron:

Salcedo Martínez *et al.* (1988) realizaron una guía de microalgas y macroinvertebrados; hicieron sus muestreos desde la Isla de Ixtapa al norte hasta Manzanillo al sur. Encontraron 439 especies, de las cuales 392 fueron identificadas a nivel específico, 41 a nivel genérico y una a nivel supragenérico. De este total, los mejor representados en las localidades en general fueron especies del Phylum Mollusca con 38.72 % y dentro de las cuales se encontró a *Opeatostoma pseudodon*.

Ramón Contreras *et al.* (1991) observaron con enfoque ecológico a los moluscos de la Bahía de Chamela, Jalisco. Durante su muestreo colectaron 8,995 especímenes de los cuales 29 especies corresponden a 26 gasterópodos y tres bivalvos. De los gasterópodos sólo reportan la presencia de *O. pseudodon* con baja abundancia (sin especificar números).

Esqueda *et al.* (2000) analizaron la distribución vertical y abundancia de gasterópodos y bivalvos de las playas rocosas de la Bahía de Cuastecomate, Jalisco, con 5 estaciones de muestreo, en las cuales, el número de moluscos fue de 6,643 y de éstos 6,272 fueron gasterópodos con 44 especies donde *O. pseudodon* se encontró en tres estaciones con baja densidad (individuos/m²) en cada una: “La Calechosa” 4.0, “El Laboratorio 1” 1.8, “El Laboratorio 2” 1.8.

Valdés-González *et al.* (2004) estudiaron la comunidades de moluscos de la zona intermareal rocosa en Acapulco, Guerrero donde reportaron que la distribución de *O. pseudodon* fue sobre las rocas y no resultó ser una especie dominante.

González-Villareal (2005) realizó una guía ilustrada de los gasterópodos marinos de la Bahía de Tenacatita, Jalisco, donde reporta la presencia de *O. pseudodon*.

Bautista-Moreno y Lechuga-Medina, (2007) reportaron la presencia de *O. pseudodon* en los Archipiélagos de Revillagigedo en Colima, e Islas Marías, Nayarit.

Flores-Rodríguez et al. (2007) trabajaron la variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión de Guerrero, donde registraron 33 especies de gasterópodos entre ellos a *O. pseudodon* con 100% de frecuencia de aparición.

Landa-Jaime et al. (2007) realizaron una guía ilustrada para la identificación de moluscos intermareales y de arrecife en la Bahía de Tenacatita, Jalisco, donde habla sobre aspectos de su anatomía y hábitos alimenticios.

López-Uriarte et al. (2007) estudiaron la composición y abundancia de los moluscos en Bahía Chamela La Rosada en Jalisco, donde reportaron que el número de especies de gasterópodos fue la más abundante (≥ 0.11 ind/m²) con una amplia distribución y entre los gasterópodos que registraron la presencia de *O. pseudodon*.

Pérez-Peña et al. (2007) realizaron un inventario de los gasterópodos de la zona intermareal de la Isla Isabel, Nayarit, y ellos reportaron la presencia de *O. pseudodon* sólo en una Playa del Ocaso, de cinco localidades que consideraron.

Ramírez-González y Barrientos-Lujan (2007) identificaron tres clases del phylum Mollusca: Gastropoda, Polyplacophora y Bivalvia en la Zona Intermareal de Cacaluta, Bahía de Huatulco, Oaxaca, y la Clase Gastropoda fue la más abundante, reportan la presencia de *O. pseudodon*

Flores-Garza et al. (2012) estudiaron moluscos marinos comercialmente importantes para el consumo humano en Acapulco, México, y encontraron que la mayoría de las especies que se pescan en Acapulco a la clase gasterópoda dentro de la cual reportaron a *O. pseudodon*.

Bastida-Zavala *et al.* (2013) analizaron 198 registros en Oaxaca de la diversidad marina y costera de los cuales se reportó la presencia de *O. pseudodon*.

Flores-Rodríguez *et al.* (2014) analizaron la fauna de moluscos en la zona intermareal de Oaxaca siendo los gasterópodos los de mayor abundancia (67.66%) y en los cuales registraron la presencia de *O. pseudodon* con una densidad de 0.04%

Guzmán-Urieta (2015) analizó la edad y crecimiento de *O. pseudodon* en Puerto Ángel, Oaxaca. Registró una proporción sexual M:H de 1.00:0.82; las edades mínimas fueron de 3 años y la mayor de 12 años; las ecuaciones de von Bertalanffy fueron: $l_t = 5.38[1 - \exp\{-0.18(t+4.16)\}]$ en machos y $l_t = 6.38[1 - \exp\{-0.129(t+4.61)\}]$ para las hembras.

Haro-Capetillo (2017) estudió el ciclo reproductivo de acuerdo con índices morfofisiológicos. Reportó dos temporadas de actividad (junio y septiembre) y una de reposo reproductivo (diciembre a abril); no encontró dimorfismo sexual y la proporción de sexos (hembras:machos) fue de 1:1.02.

En el ámbito internacional *O. pseudodon*:

Paine (1967) estudió la función de las espinas labiales, la composición de la dieta y el tamaño de algunos gasterópodos marinos y menciona que *O. pseudodon* puede tener una espina labial de 14 mm. Observó que es depredador con dieta natural de poliquetos (86%) y pequeños bivalvos (16%); también que los adultos pueden tener 4.8 cm de largo y sugiere que tiene hábitos nocturnos.

Bakus (1968) realizó estudios de zonación en gasterópodos marinos en Costa Rica y la diversidad por especie menciona que colectaron en la zona litoral y sublitoral dos especímenes y uno en la playa.

Spight (1976) realizó un censo de prosobranquios en Costa Rica. Menciona que *O. pseudodon* se encontró en las rocas y entre los guijarros y colectó 62 organismos con tallas de 8 a 48 mm de largo de concha.

Spight (1979) observó los cambios temporales en una comunidad tropical de caracoles de la orilla rocosa, en Costa Rica y determinó que *O. pseudodon* se encontró

en una porción plana de 6m² de una roca en el lado norte de Punta Miga (a 0.67 m por encima de la bajamar media).

Finet *et al.* (2011) analizaron listas de verificación de Galápagos en cinco biorregiones del archipiélago en el Extremo Norte, Norte, Oeste, Sureste y Bioregión de la Bahía Elizabeth y para los moluscos reportaron; nombres de taxones incluidos en esta lista: 1154 (883 aceptados, 31 taxones no identificados, 200 dudosos, 2 problemáticos, 1 nuevo en la ciencia y 37 rechazados). En cuanto al origen de los taxones incluidos: 149 endémicos, 78 indígenas, 2 endémicos cuestionables y dentro de los gasterópodos reportan la presencia de *O. pseudodon*.

Luque Sanchez (2008), analizó la diversidad hidrobiológica en Tumbes, Perú y registró 187 especies de moluscos siendo es 35% de grupos taxonómicos que analizó y registró la presencia *O. pseudodon* dentro de la clase gastropoda.

ÁREA DE ESTUDIO

Puerto Ángel se ubica al Suroeste de México en el estado de Oaxaca y de acuerdo a la clasificación tectónica, genética y geomorfológica de Shepard, Oaxaca se encuentra en la Planicie Costera Suroccidental, la cual se limita al norte por la Sierra Madre del Sur, al oeste por la Cordillera Neovolcánica y al este por el Portillo Ístmico (Tamayo, 1970). Por otro lado se encuentra dentro del municipio de Pochutla, dentro de la Región Marítima Prioritaria número 35 Puerto Ángel-Mazunte, ubicada de los 15°43'48" a 15°38'24" de latitud Norte, 96°18' a 96°21' de longitud Oeste. En esta zona se encuentran acantilados, playas, bahías y arrecifes. El oleaje es alto, con surgencias invernales, aporte dulceacuícola de ríos con ocurrencia de mareas rojas y el fenómeno de "El Niño" (Arriaga-Cabrera *et al.*, 1998) (Fig. 3).

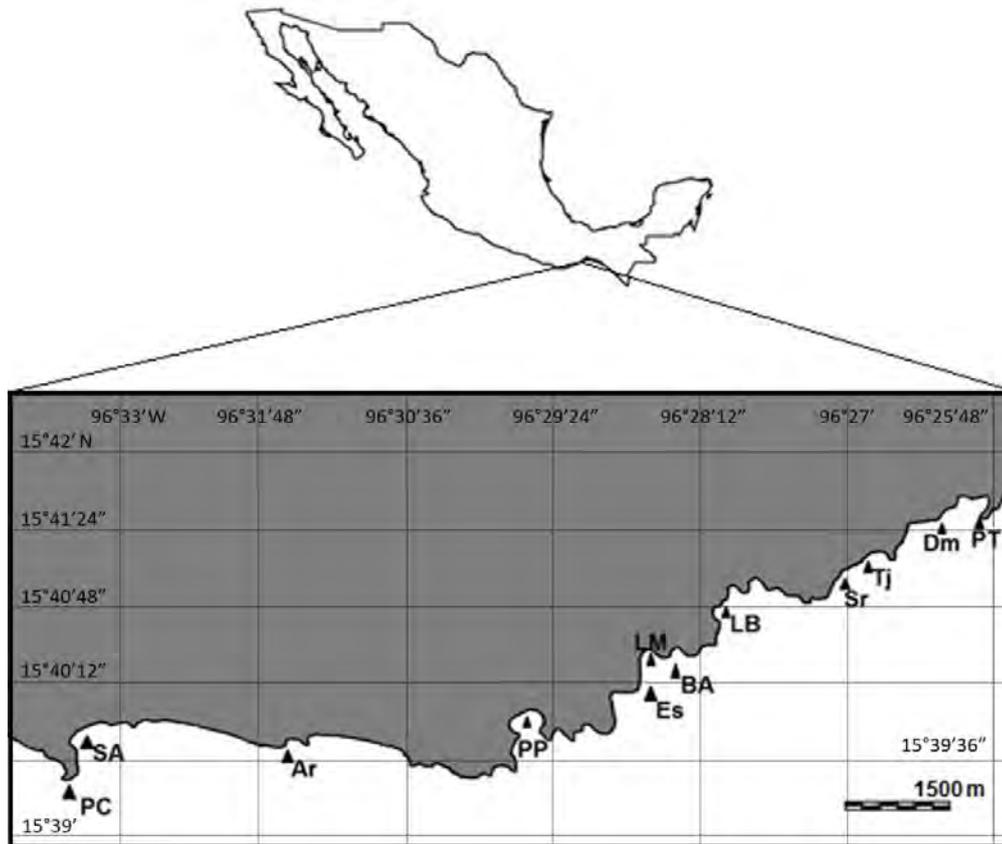


Figura 3. Localización geográfica del área de estudio, Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico. Se indican los sitios de colecta: PC = Punta Cometa; SA = San Agustín; Ar = Aragón; PP = Playa Panteón; Es = Estacahuite; LM = La Mina; BA = Bajos de Aceite; LB = La Boquilla; Sr = Secretario; Tj = Tijera; Dm = Dominguillo; PT = Playita, Tembo

Asimismo, esta zona es parte del complejo de Xolapa en donde afloran rocas gneis intrusionadas por rocas ígneas de edad del Paleógeno al Mioceno sin metamorfismo regional (Fig. 4). Por otra parte, la región de Puerto Ángel se ve afectada por el contacto de la Placa Norteamericana y la Placa de Cocos (Tolson, 2005) (Fig. 5)

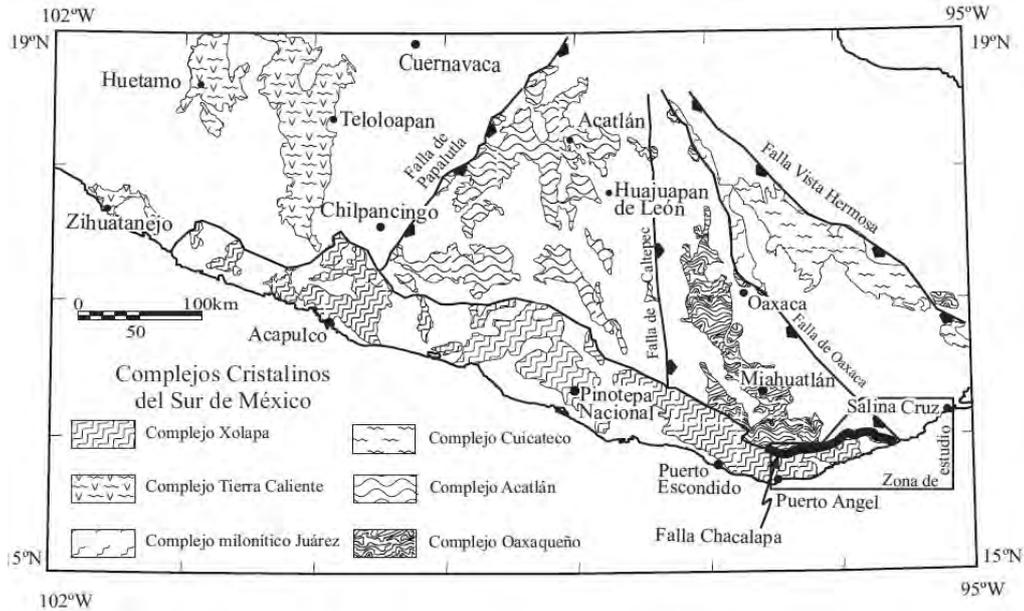


Figura 4.- Mapa general del sur de México donde se muestra la distribución de rocas metamórficas y las principales fallas regionales que han sido documentadas (Sánchez-Zavala, 2008; Tolson 2005).



Figura 5.- Dinámica del área de estudio (Tolson, 2005)

Las condiciones del agua de mar en Puerto Ángel están influenciadas por los sistemas fríos de alta presión atmosférica que se originan en América del Norte y que

se desplazan hacia el sur (latitudes tropicales) propiciando fuertes gradientes horizontales de presión entre el Golfo de México y los aires relativamente cálidos de baja presión del Océano Pacífico. Los vientos del Atlántico cruzan el continente hacia el Pacífico a través del paso de Chivela en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca, y producen un viento intenso ($> 10 \text{ ms}^{-1}$) del Norte en forma de chorro, con duración típica de 2 a 6 días y comúnmente durante el invierno. Estos vientos en chorro, conocidos localmente como “Tehuano” (Fig. 6), producen modificaciones importantes en la superficie oceánica del Golfo de Tehuantepec (GT) (Steenburgh *et al.*, 1997).

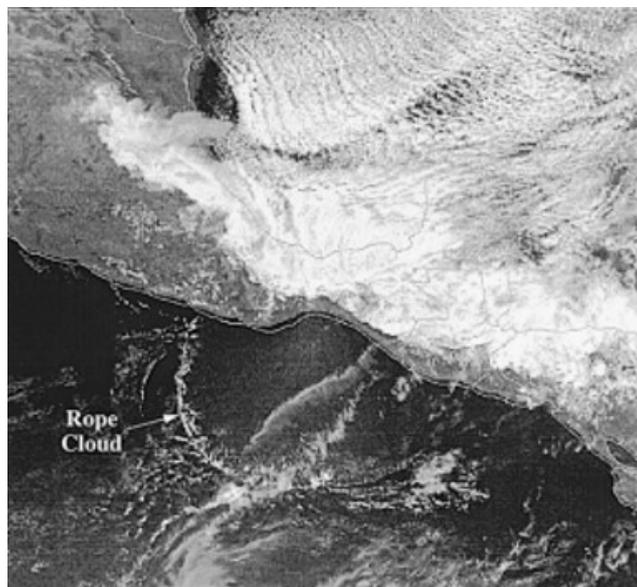


Figura 6.- Vientos Tehuanos. Imágenes visibles del satélite GOES-7 a las 1801 UTC 13 de marzo (tomado de Steenburgh *et al.*, 1997)

La dinámica oceánica está influenciada por la Corriente Norecuatorial (CNE) que es alimentada por la Corriente de California a lo largo de la costa sur de Baja California y por agua que fluyen del este de la Corriente Norecuatorial (CCNE), la cual es el flujo de masas de aguas más importante y está presente sólo una parte del año originando que la circulación varíe estacionalmente (Trasviña y Barton, 1997).

En un ciclo anual la CCNE inicia su formación entre mayo y julio, de agosto a diciembre presenta su máximo flujo con dirección a la línea de costa, convergiendo desde el norte con la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) cuyo flujo es del sur; durante este periodo, ambos flujo penetran en la región de la Corriente Norecuatorial (CNE). Entre febrero y abril, la CCNE y la CCCR no son evidentes en el Golfo de Tehuantepec (Trasviña y Barton, 1997).

La CCCR confluye con la corriente de California (CC) aproximadamente frente a la boca del Golfo de California, de allí se separa de la costa para configurar el inicio de la corriente Norecuatoriana, el sistema de la Corriente de California está delimitado al norte y al sur por la Corriente Subártica y la Corriente Nor-Ecuatorial (Parés-Sierra *et al.*, 1997). Por otra parte Kessler (2006) menciona que la cuenca de Tehuantepec, produce una corriente fuerte hacia el noroeste a lo largo de la costa de Oaxaca, la Corriente Occidental Mexicana (COM), la cual transporta agua caliente y se vuelve costera, se alimenta eventualmente la CNE. La COM no parece ser una continuación de la CCR y el autor propone que es la conexión del Golfo de Tehuantepec con el Golfo de California (fig. 7).

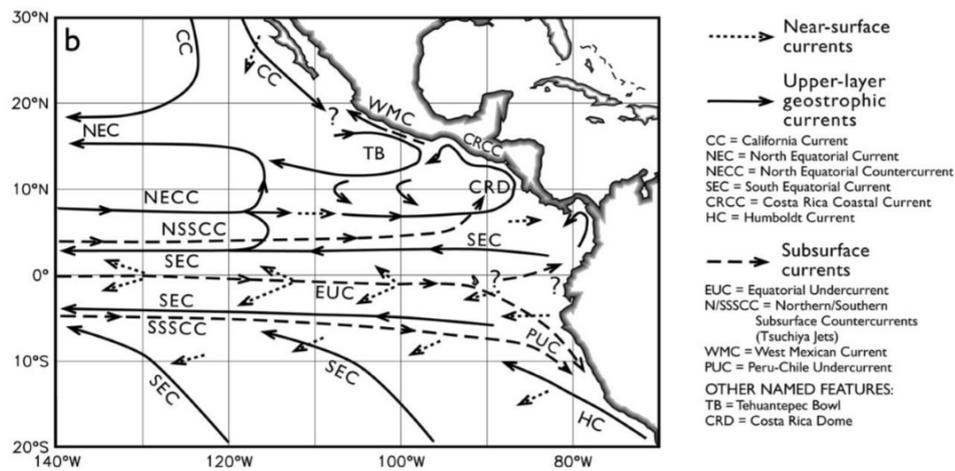


Figura 7. La circulación basada en datos modernos. La leyenda de la derecha muestra los nombres de las corrientes y características a las que se hace referencia en el texto (Kessler (2006)).

La estación climática 20-074 de Puerto Ángel está (15°39'N y 96°29'O) tiene un clima $Aw_0(w)igw''$, es decir, cálido húmedo con lluvias en verano, con promedio de lluvia invernal menor al 5%, isotermal, con marcha anual de temperatura tipo Ganges (temperatura media mensual más alta antes del solsticio de verano). La precipitación media anual es de 905.5 mm con una mínima en abril de 0.8 mm y una máxima en septiembre de 250.6 mm. La temperatura ambiental media anual es de 28°C con mínima en enero (27.2°C) y máxima en mayo (28.9°C). Se presentan dos condiciones estacionales bien definidas la temporada de sequía de noviembre a abril y de lluvias de mayo a octubre (García, 2004).

JUSTIFICACIÓN

La captura de los caracoles, *Hexaplex princeps* (Broderip 1833), *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815), proporciona una fuente importante de alimento y de beneficios económicos para la comunidad (por generación de empleos y venta, entre otros); sin embargo, se tiene poco documentado el estudio de aspectos biológicos de esta especie, en especial en la región costera central del estado de Oaxaca (donde se localiza Puerto Ángel). En estos sitios se captura mayoritariamente de forma artesanal por lo que tienen un potencial de desarrollo. Debido a esto, se hace necesario el estudio de aspectos biológico-pesqueros (edad, crecimiento, posición trófica, distribución y abundancia) que sirvan como antecedentes para una explotación racional y sustentable de estas especies como recursos.

HIPÓTESIS

Las estructuras duras (opérculos y conchas) mostrarán marcas periódicas (por influencia de las condiciones establecidas por las temporadas de lluvias (cálida con nutrimentos) y estío (fría) de la zona de estudio, lo que permitirá estudiar el crecimiento de la especie. Esta variación estacional se manifestará en el cambio de valores de los índices morfofisiológicos lo que permitirá tener evidencia de los ciclos biológicos (reproducción en estación cálida, baja condición en temporada fría desfavorable) de las especies.

OBJETIVO GENERAL

Describir aspectos biológicos-pesqueros haciendo énfasis en el análisis de la estructura poblacional (por tallas y por sexos), en la estimación de la edad y el crecimiento, y la estimación de índices morfofisiológicos y los ciclos reproductivos de los gasterópodos *Hexaplex princeps* (Broderip 1833), *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815).

OBJETIVOS PARTICULARES

- a)** Analizar la estructura poblacional por sexos (proporción) y por talla (estimadores de densidad por kernel).
- b)** Estimar la edad por la lectura de marcas de crecimiento periódicas en opérculos.
- c)** Validar la periodicidad de las marcas en los opérculos por medio del análisis de la razón del incremento marginal.
- d)** Estimar los parámetros de funciones que se ajusten a los datos talla-edad (von Bertalanffy, Gompertz ó Logística) por métodos de regresión lineal y no lineal, simple y ponderada.
- e)** Comparar de las funciones de crecimiento por medio de pruebas multivariadas (T^2 de Hotelling), de razón y de máxima verosimilitud.
- f)** Analizar los índices de condición y de gónada-glándula (complejo espiral visceral) y su variación temporal.
- g)** Estimar las medias ajustadas provenientes del Análisis Multivariado de Covarianza (ANMUCOVA)
- h)** Comparar los índices morfofisiológicos con los valores medios ajustados por tamaño derivadas del Análisis Multivariado de Covarianza.
- i)** Determinar el efecto de la temperatura y concentración de clorofila sobre los índices morfofisiológicos y medias ajustadas.
- j)** Investigar el ciclo gonádico mediante el análisis histológico del complejo espiral-visceral)
- k)** Analizar la variación temporal de los estadios de maduración sexual
- l)** Relacionar los estadios de maduración con valores medios de temperatura superficial del agua y concentración de clorofila

Capítulo I.

Edad y crecimiento de *Hexaplex princeps*

INTRODUCCIÓN

El estudio del crecimiento individual es esencial para la aplicación de los modelos analíticos. Aunque es observado rápidamente y se mide fácilmente, el crecimiento es una de las más complejas actividades del organismo. Representa el resultado neto de una serie de procesos conductuales y fisiológicos que se inician cuando el alimento es consumido y termina en el depósito de sustancias animal. Los procesos de digestión, absorción, asimilación, gasto metabólico y excreción, todos interrelacionados efectúan el producto final (Wootton, 1990; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

El crecimiento es un parámetro básico para el análisis de las pesquerías, ya que implican el incremento en biomasa de la población y para su determinación es importante establecer la edad de los organismos. El término de crecimiento significa cambio en magnitud. La variable de cambio puede ser la longitud u otra variable de dimensiones físicas, incluyendo el volumen, peso o masa de un organismo completo o parte del tejido corporal; puede estar relacionado con el contenido de proteína, lípido u otro constituyente químico del cuerpo, o puede estar relacionado con el contenido calórico del cuerpo o de alguna parte de él (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

Hexaplex princeps (Broderip 1833) de acuerdo con Keen (1971), se distribuye del Golfo de California a Perú, habita en aguas moderadamente someras, tiene una concha muy espinosa, una altura de 7.62 a 15.24 cm y cuenta de 6 a 7 vueltas; el borde del labio no es grueso, pero está armado con espinas largas, huecas y frondosas. Alrededor de la concha cuenta de 4 a 5 costillas compuestas por espinas decoradas. Dentro del labio forma un callo pulido sobre la pared parietal. El canal es curvo, ancho, amplio y espinado de color blanquecino con bandas de color café oscuro y negro (Morris, 1976) (Figura I.1).

Clasificación de *Hexaplex princeps*

Orden Neogastropoda

Superfamilia: Muricacea

Familia: Muricidae

Subfamilia: Muricinae

Género: *Hexaplex* Perry, 1810

Hexaplex princeps (Broderip, 1833)



Figura I.1. *Hexaplex princeps*

ÁREA DE ESTUDIO

Los especímenes fueron colectados a lo largo de la zona costera desde “Punta Cometa” hasta “Playita Tembo” en un total de 12 sitios de litoral rocoso (Tabla I.1 y Figura I.2).

Tabla I.1. Posición geográfica de los sitios de colecta de especímenes

Sitio	Latitud (N)	Longitud (W)
Punta Cometa (PC)	15° 39' 35.4"	96° 33' 16.5"
San Agustínillo (SA)	15° 39' 48.6"	96° 33' 01.0"
Playa Panteón (PP)	15° 39' 56.1"	96° 29' 27.1"
Aragón (Ar)	15° 39' 38.2"	96° 31' 46.8"
Estacahuite (Es)	15° 40' 04.7"	96° 28' 54.5"
Bajos de Aceite (BA)	15° 40' 10.6"	96° 28' 29.6"
La Mina (LM)	15° 40' 26.7"	96° 28' 35.7"
La Boquilla (LB)	15° 40' 48.3"	96° 27' 58.4"
Secretario (Sr)	15° 41' 02.3"	96° 27' 00.5"
Tijera (Tj)	15° 41' 20.2"	96° 26' 26.3"
Dominguillo (Dm)	15° 41' 35.0"	96° 26' 02.2"
Playita, Tembo (PT)	15° 41' 36.1"	96° 25' 54.3"

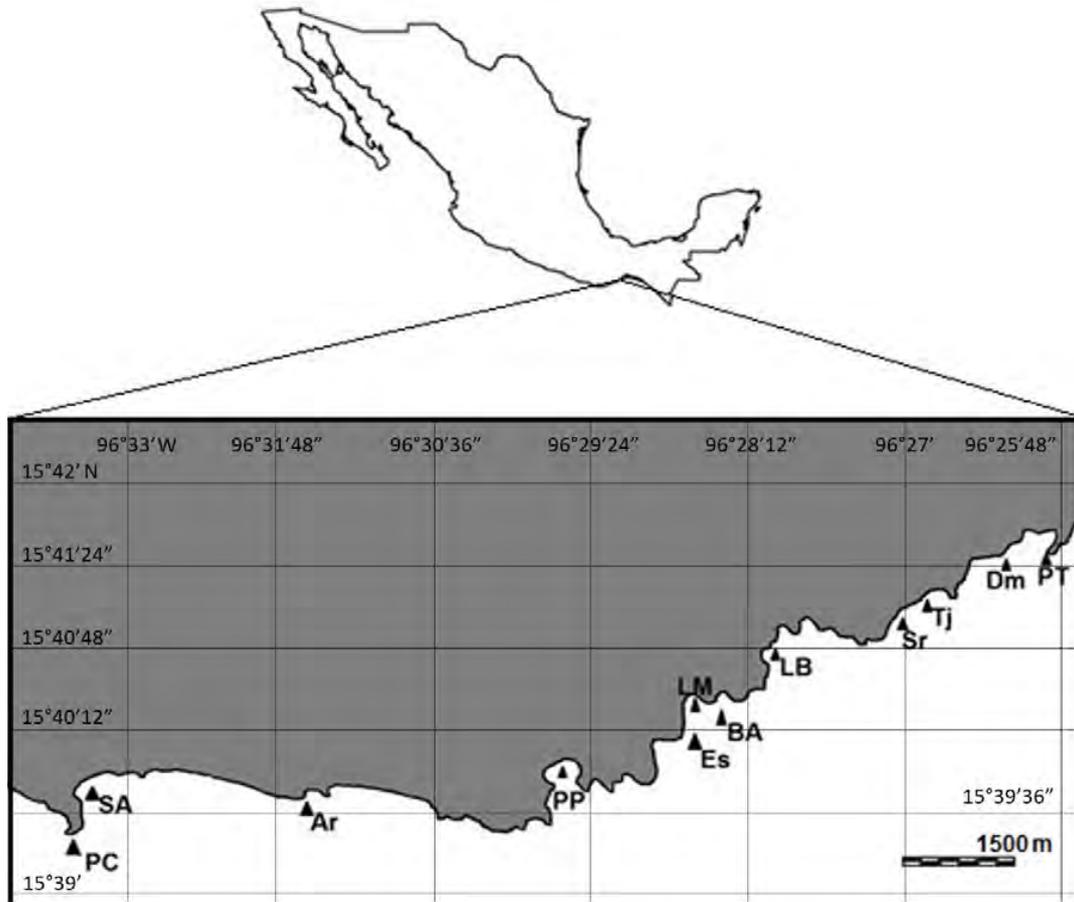


Figura I.2. Localización geográfica del área de estudio, Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico. Se indican los sitios de colecta: PC = Punta Cometa; SA = San Agustín; Ar = Aragón; PP = Playa Panteón; Es = Estacahuite; LM = La Mina; BA = Bajos de Aceite; LB = La Boquilla; Sr = Secretario; Tj = Tijera; Dm = Dominguillo; PT = Playita, Tembo

MATERIAL Y MÉTODO

Las muestras se obtuvieron con periodicidad aproximadamente mensual de febrero de 2012 a noviembre de 2014 a partir de la captura artesanal en varias localidades con litoral rocoso aledañas a Puerto Ángel, Oaxaca, México, desde Punta Cometa al Oeste hasta Playita Tembo al Occidente. Las localidades en detalle se muestran en la Figura I.1 y su geoposición se incluye en la Tabla 1. Estos sitios se encuentran dentro de la Región Marítima Prioritaria No. 35: Mazunte-Puerto Ángel caracterizada por un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano y tormentas tropicales; se encuentra en la Trinchera Mesoamericana (subducción) con

afloramientos rocosos ígneos y metamórficos; existen acantilados, playas, bahías y arrecifes además de que en sus aguas se manifiestan surgencias invernales, influencia de las corrientes Norecuatorial y Costera de Costa Rica, oleaje alto, aporte dulceacuícola por ríos así como la ocurrencia de marea roja y el fenómeno de “El Niño” (Arriaga-Cabrera *et al.*, 1998, actualizado en Junio, 2017).

Los organismos fueron capturados con la ayuda de dos buzos locales (mediante buceo libre) con una embarcación de 8 m de eslora con motor fuera de borda de 40 caballos de fuerza. Se colectaron individuos en litorales rocosos a profundidades de 5 a 15 m y de las 9:00 a las 12:00 hrs. tiempo local. Los sitios de colecta se determinaron en cada fecha de acuerdo a las condiciones atmosféricas y oceánicas así como por el conocimiento de los buzos acerca de la disponibilidad de la especie en la zona. Los especímenes se conservaron en mezcla frigorífica (hielo-sal) y se llevaron a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. A una submuestra de la captura (10 a 15 individuos) se les extrajeron las partes blandas y se fijaron en formol al 10% con agua de mar para el estudio histológico posterior de las gónadas; en el laboratorio, el resto de organismos se analizaron en detalle, siendo evaluados en longitud, ancho, peso total y se determinó su sexo.

Se separaron los opérculos, los cuales fueron lavados y pesados (po), y las conchas individuales se midieron en altura (desde el ápice hasta la base) con un vernier (± 0.01 cm) siguiendo las recomendaciones de Morris (1969) y Gluyas-Millán *et al.* (1999), para después pulirlos con el propósito de ver los anillos de crecimiento y medirlos (Saito-Quezada, 2010). Posteriormente la concha se cortó horizontalmente con una sierra (Cudney-Bueno, 2007); lo anterior para facilitar la observación y conteo de las marcas indicadoras de la edad. Con las edades estimadas y las tallas correspondientes se analizó el crecimiento por medio de los modelos de von Bertalanffy, de Gompertz y Logístico. Los parámetros de estas funciones se estimaron por métodos de regresión lineal y no lineal, simple y ponderada (Salgado-Ugarte, *et al.* 2005).

Una vez separada la concha del tejido blando, este se pesó para obtener el peso total de tejido (ptt); a éste, se le separaron y pesaron: el callo (pc) y el complejo espiral gónada-glándula digestiva (pgd) para el cálculo de los índices morfofisiológicos (Gabbot y Walker, 1971; Salgado-Ugarte, 1995; Salgado-Ugarte *et al.* 2005; Vasconcelos *et al.*, 2008).

Todos los datos cuantitativos y cualitativos fueron sometidos a métodos de análisis estadístico exploratorio y confirmatorio (Salgado-Ugarte, 1992; 2013; 2017).

La distribución de las medidas de longitud, ancho y peso total se examinaron por medio de histogramas mejorados, conocidos como **estimadores de densidad por kernel** (Silverman, 1986; Härdle, 1990; Scott, 1992; Salgado-Ugarte, 2002) para determinar la estructura poblacional por tallas. El número de individuos de cada sexo se utilizó para analizar la proporción sexual.

Para la lectura de las marcas de crecimiento se llevaron a cabo en los opérculos, el conteo se realizó con una lupa y luz reflejada, las medidas se llevaron a cabo con un calibrador vernier digital del núcleo a cada marca.

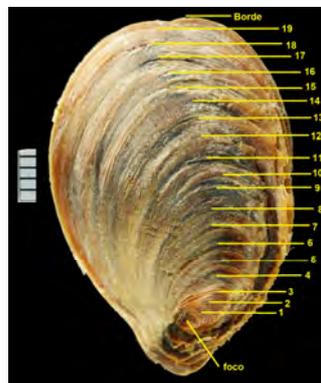


Figura I.3.- opérculo de *Hexaplex princeps*.

La estimación de los parámetros de las funciones de crecimiento se llevó a cabo por medio de regresión no lineal simple y ponderada a los datos de talla-edad por medio de rutinas computarizadas específicas para los programas Stata y R (Salgado-Ugarte, *et al.*, 2005; Salgado-Ugarte, 2017; Verzani, 2014; Ogle, 2016; Gómez-Márquez, *et al.*, 2017)

Para la comparación de los parámetros (L_{∞} , k , t_0) de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico obtenidos de las lecturas de edad de los opérculos, se realizó la prueba multivariada de T^2 de Hotelling (Bernard, 1981; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005), la prueba de razón de verosimilitud y la prueba F de Roff (Kimura, 1980; Haddon, 2001; Salgado-Ugarte, *et al.* 2005; Roff, 2006; Ogle, 2016; Gómez-Márquez, *et al.* 2016).

Para los cálculos cuantitativos y cualitativos se utilizaron diversos programas (Excel, Stata, NCSS, MINITAB, SPSS y R entre otros).

RESULTADOS

Estructura poblacional por sexos (proporción) y por talla EDK's (estimadores de densidad por kernel).

La relación de organismos considerados para este apartado capturados en cada muestreo se presenta en el Tabla I.2. En total se obtuvieron 804 individuos, de febrero de 2012 a diciembre de 2014.

Tabla I.2. Resumen del número de individuos de <i>Hexaplex princeps</i>			
Fecha	Frecuencia	Porcentaje	Acumulado
23/02/2012	26	3.23	3.23
22/03/2012	64	7.96	11.19
26/04/2012	11	1.37	12.56
18/05/2012	13	1.62	14.18
15/06/2012	23	2.86	17.04
20/07/2012	8	1.00	18.03
23/08/2012	25	3.11	21.14
28/09/2012	109	13.56	34.70
26/10/2012	30	3.73	38.43
24/11/2012	25	3.11	41.54
26/04/2013	46	5.72	47.26
23/08/2013	14	1.74	49.00
25/10/2013	14	1.74	50.75
22/11/2013	38	4.73	55.47
24/01/2014	93	11.57	67.04
21/02/2014	2	0.25	67.29
21/03/2014	26	3.23	70.52
25/04/2014	60	7.46	77.99
23/05/2014	53	6.59	84.58
15/08/2014	42	5.22	89.80
24/10/2014	13	1.62	91.42
28/11/2014	57	7.09	98.51
21/12/2014	12	1.49	100.00
Total	804	100.00	

Tabla I.3a. Número de individuos por sexo y fecha de colecta. Se incluye la proporción sexual y su significancia estadística (χ^2 con corrección de Yates)

Fecha de colecta	Total	Machos	Hembras	Proporción Macho:Hembra	χ^2 (Yates)	<i>P</i>
23/02/2012	26	15	11	1.36:1.00	0.3461	0.55
22/03/2012	34	18	16	1.12:1.00	0.029	0.86
26/04/2012	11	6	5	1.20:1.00	0.000	1.00
18/05/2012	13	9	4	2.25:1.00	1.231	0.27
15/06/2012	23	9	14	1.00:1.56	0.696	0.40
20/07/2012	8	6	2	3.00:1.00	1.125	0.29
23/08/2012	25	8	17	1.00:2.13	2.560	0.11
28/09/2012	109	42	67	1.00:1.60	5.284	0.02*
26/10/2012	30	18	12	1.50:1.00	0.833	0.36
24/11/2012	25	13	12	1.08:1.00	0.000	1.00
26/03/2013	46	20	26	1.00:1.30	0.543	0.46
23/08/2013	14	10	4	2.50:1.00	1.786	0.181
25/10/2013	14	9	5	1.80:1.00	0.643	0.423
22/11/2013	38	16	22	1.00:1.38	0.660	0.427
24/01/2014	93	40	53	1.00:1.33	1.548	0.213
21/02/2014	2	2	0		0.500	0.479
21/03/2014	26	16	10	1.6:1.00	0.961	0.327
25/04/2014	60	33	27	1.22:1.00	0.417	0.519
23/05/2014	53	27	26	1.03:1.00	0.000	1.000
15/08/2014	42	25	17	1.47:1.00	1.167	0.280
24/10/2014	13	4	9	1.00:2.25	1.231	0.267
28/11/2014	57	32	25	1.28:1.00	0.632	0.427
21/12/2014	12	7	5	1.40:1.00	0.083	0.773
Total	774	385	389	1:00:1.03	0.011	0.914

Solamente en el mes de agosto de 2012 el número de hembras fue significativamente mayor que el de machos con una proporción aproximada de tres hembras por cada dos machos (Tabla I.3). En todos los demás meses y años, la prueba no señaló proporciones diferentes de un macho por hembra (1:1).

La composición por tallas se describe por medio de los estimadores de densidad por kernel. Para el total de las hembras ($N = 389$) la distribución de tallas se concentró entre los 9 y 10 cm de largo. Disminuyendo la amplitud de banda “óptima” de Silverman (1986) a la mitad se pudieron distinguir 7 modas, de las cuales las dominantes fueron 8.5, 9.25 y 9.52 y las menores (a tallas menores o mayores) fueron 4.76, 5.85, 6.60 y 12.58 (Figura I.4)

La distribución del largo de la concha para el total de machos ($N = 385$) mostró un comportamiento semejante al de las hembras, con cuatro modas dominantes (8.51, 9.28, 10.17 y 10.88 cm) y cuatro de baja frecuencia indicando los ejemplares más pequeños (6.21) y los más grandes (12.42, 13.76 y 14.34) (Figura I.5).

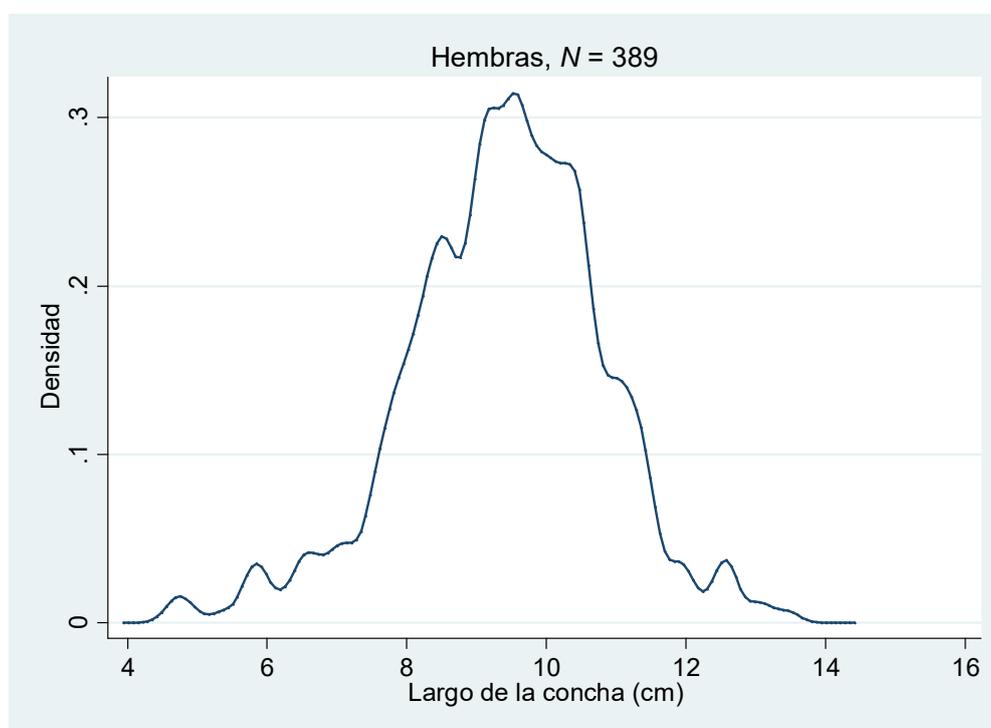


Figura I.4. EDK gaussiano para el largo de la concha del total de las hembras ($N = 389$), con banda de 0.17 (1/2 de “óptima” de Silverman). Las modas principales están a los 8.5, 9.25 y 9.52 cm y las de bajas frecuencias a los 4.76, 5.85, 6.6 (individuos pequeños) y 12.58 cm (individuos grandes).

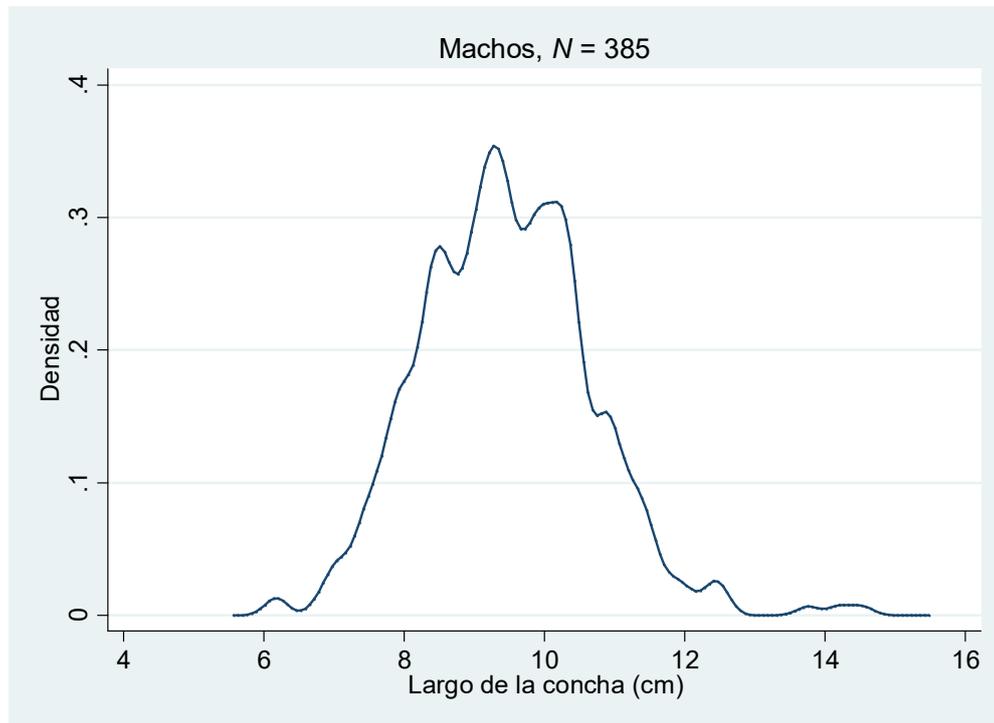


Figura I.5. EDK gaussiano para el largo de la concha del total de los machos ($N = 385$), con banda de 0.16 (1/2 de “óptima”). Las modas principales están a los 8.51, 9.28, 10.18 y 10.88 cm y las de baja frecuencia a los 6.21 (individuos pequeños) y 12.41, 13.76 y 14.34 cm (individuos grandes).

El recorrido del largo de la concha para los machos fue de $14.6 - 6.23 = 8.37$ cm y el de las hembras de $13.45 - 4.66 = 8.79$. Los machos abarcaron tallas un poco mayores que las hembras, sin embargo la prueba para comparar dos distribuciones de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rolf, 1995; Conover, 1999; StataCorp, 2013) no mostró diferencia significativa ($D = 0.0556$, P (corregida) = 0.561).

Tabla I.3b. Número de individuos por sexo y categoría de largo de la concha. Se incluye la proporción sexual y su significancia estadística (χ^2 con corrección de Yates)						
Fecha de colecta	Total	Machos	Hembras	Proporción Macho:Hembra	χ^2 (Yates)	<i>P</i>
4.00-4.99	3	0	3		1.333	0.25
5.00-5.99	6	0	6		4.166	0.04*
6.00-6.99	16	4	12	1.00:3.00	3.062	0.08*
7.00-7.99	61	28	33	1.00:1.18	0.262	0.61
8.00-8.99	166	90	76	1.18:1.00	1.018	0.31
9.00-9.99	245	124	121	1.02:1.00	0.016	0.90
10.00-10.99	186	95	91	1.04:1.00	0.048	0.83
11.00-11.99	68	33	35	1.00:1.06	0.014	0.90
12.00-12.99	16	7	9	1.00:1.28	0.062	0.80
13.00-13.99	4	1	3	1.00:3.00	0.250	0.62
14.00-14.99	2	2	0		0.500	0.48
Total	773	384	389	1.00:1.01	0.020	0.89

En la Tabla I.3b se ha incluido la proporción sexual por categoría de tamaño en la que se aprecia que hay una predominancia significativa de hembras a tallas menores y una dominancia de machos a tallas mayores.

La distribución de tallas (largo de la concha en cm) para cada fecha de muestreo se presenta en las Figuras I.6 (hembras) y I.7 (machos). En ellas se ha indicado la moda principal total de los tamaños.

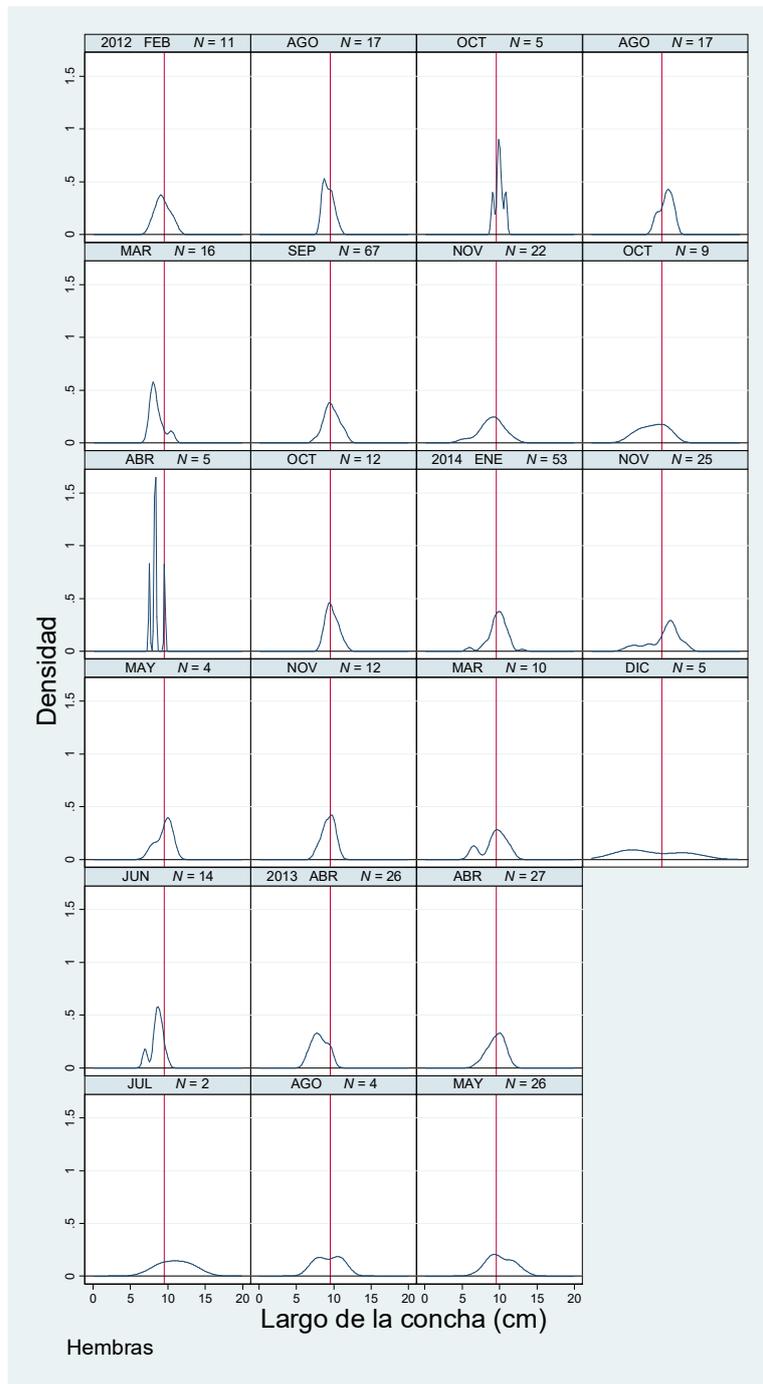


Figura I.6. Distribución del largo de la concha (cm) por fecha de muestreo para las hembras de *H. princeps*. La línea vertical indica la moda predominante del total de tallas (9.52 cm).

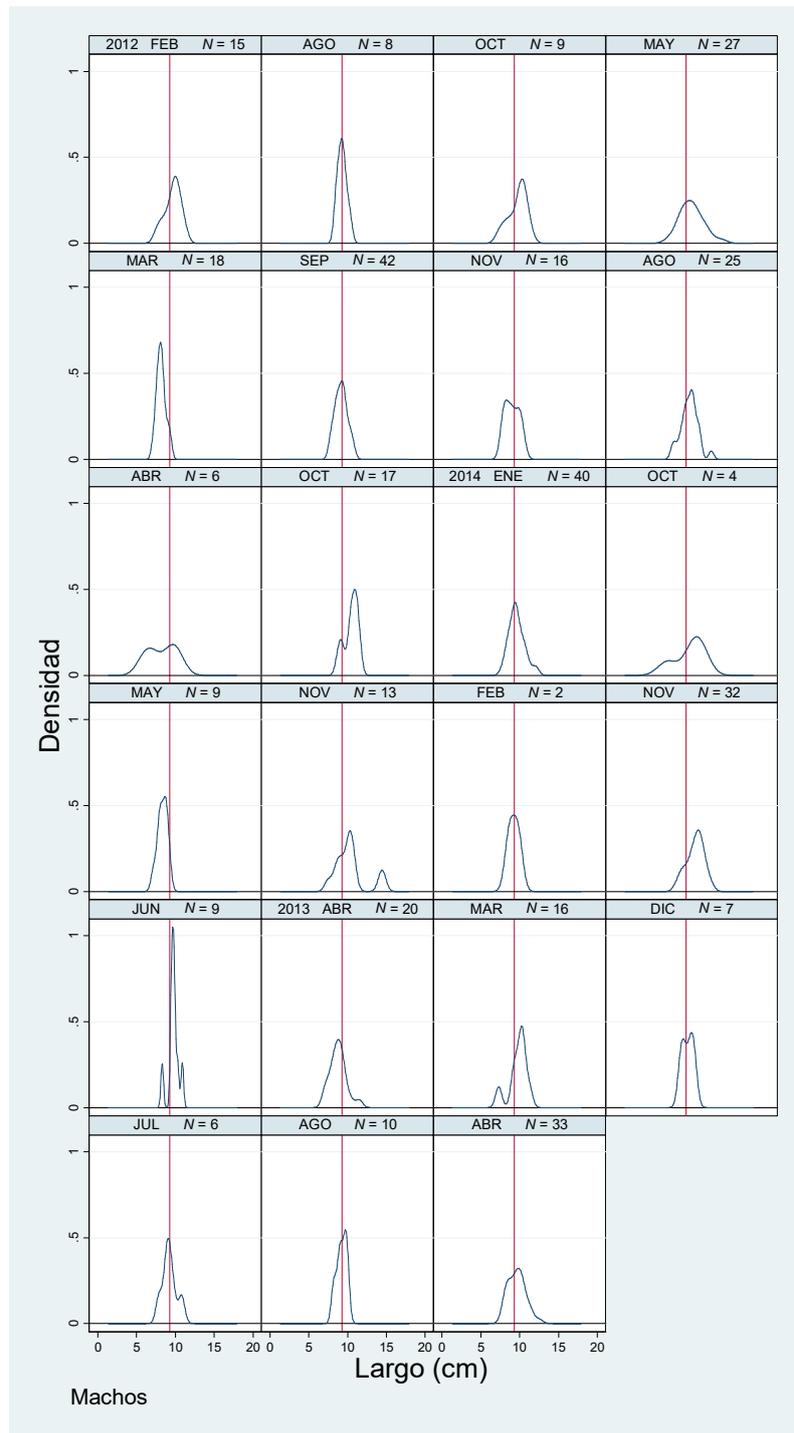


Figura I.7. Distribución del largo de la concha (cm) por fecha de muestreo para los machos de *H. princeps*. La línea vertical indica la moda predominante del total de tallas (9.28 cm).

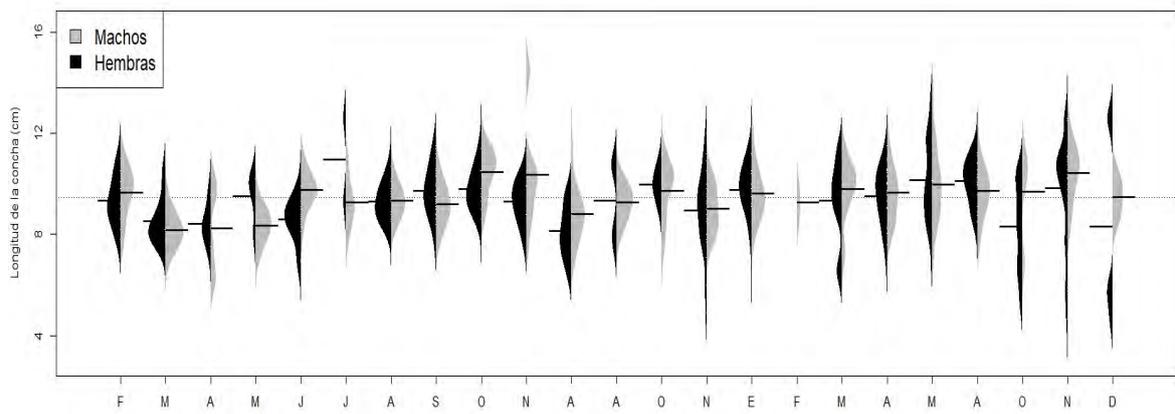


Figura I.7.5. Diagrama “Beanplot” para largo de la concha (cm) por sexos y fecha de muestreo de *H. princeps*.

Lectura de opérculos

De los 804 individuos obtenidos en 21 recolectas, fue posible analizar 665 opérculos. Los restantes no pudieron ser estudiados debido a su mal estado que no permitió distinguir las marcas de crecimiento (Tabla I.4). En un espécimen no se midió el borde por estar dañado.

Tabla I.4. Resumen del número de opérculos de <i>Hexaplex princeps</i> obtenidos			
Fecha de colecta	Frecuencia	Porcentaje	% Acumulado
23/02/2012	25	3.76	3.76
26/04/2012	35	5.26	9.02
18/05/2012	13	1.95	10.98
15/06/2012	23	3.46	14.44
20/07/2012	8	1.20	15.64
15/08/2012	25	3.76	19.40
28/09/2012	108	16.24	35.64
26/10/2012	29	4.36	40.00
24/11/2012	25	3.76	43.76
26/04/2013	45	6.77	50.53
23/08/2013	11	1.65	52.18
25/10/2013	14	2.11	54.29
22/11/2013	38	5.71	60.00
24/01/2014	72	10.83	70.83
21/02/2014	4	0.60	71.43
21/03/2014	19	2.86	74.29
25/04/2014	48	7.22	81.50
23/05/2014	34	5.11	86.62
15/08/2014	35	5.26	91.88
24/10/2014	11	1.65	93.53
28/11/2014	43	6.47	100.00
Total	665	100.00	

En cuanto a los radios, la marca más pequeña fue de 1.09 mm y la más grande alcanzó los 35.01 mm. El opérculo más pequeño midió 3.5 mm y el más grande 38.95 mm (Tabla I.5). Los valores promedio para cada radio incluidos en esta tabla se representan gráficamente por diagramas de caja y bigotes (Figura I.8). El número máximo de marcas fue de 26 observándose en un solo individuo, el cual fue el único con anillos 24 y 25.

En conjunto, la cantidad de medidas tomadas en los opérculos y por todos los radios representan un total de 10,808 mediciones (Tabla I.5).

Tabla I.5. Resumen numérico de las medidas de los anillos en los opérculos de <i>H. princeps</i>					
Anillo	Frecuencia	Media	D. Estándar	Mínimo	Máximo
a1	663	2.6708	0.2349	1.09	3.92
a2	664	4.4228	0.4443	1.68	6.14
a3	665	6.0862	0.6674	2.42	8.48
a4	665	7.6744	0.9056	3.71	11.11
a5	665	9.2106	1.1021	4.61	13.55
a6	665	10.8230	1.2787	5.74	16.15
a7	664	12.4292	1.4420	6.80	17.92
a8	663	14.1189	1.6721	7.54	20
a9	662	15.8272	1.8378	8.99	21.51
a10	658	17.5735	2.0250	10.06	24.73
a11	651	19.3803	2.2203	11.99	28.07
a12	636	21.1773	2.3185	12.85	29.73
a13	596	22.8867	2.4193	13.31	32.22
a14	538	24.4263	2.3616	16.19	32.01
a15	414	25.7385	2.3722	17.69	32.55
a16	281	26.9275	2.4503	18.91	34.61
a17	182	28.1220	2.4342	20.42	33.61
a18	110	29.2079	2.2966	22.53	33.95
a19	55	30.3131	2.3202	23.83	36.63
a20	26	31.0177	2.4115	25.63	35.05
a21	11	31.5636	2.9446	27.06	35.05
a22	4	31.6550	3.1058	28.52	35.28
a23	3	34.3433	2.5637	31.62	36.71
a24	1	32.7900	-	32.79	32.79
a25	1	34.0100	-	34.01	34.01
a26	1	35.0100	-	35.01	35.01
Borde	664	7.6348	1.1646	3.50	38.95
Total Acum.	10808	15.5318	8.2814	1.09	38.95

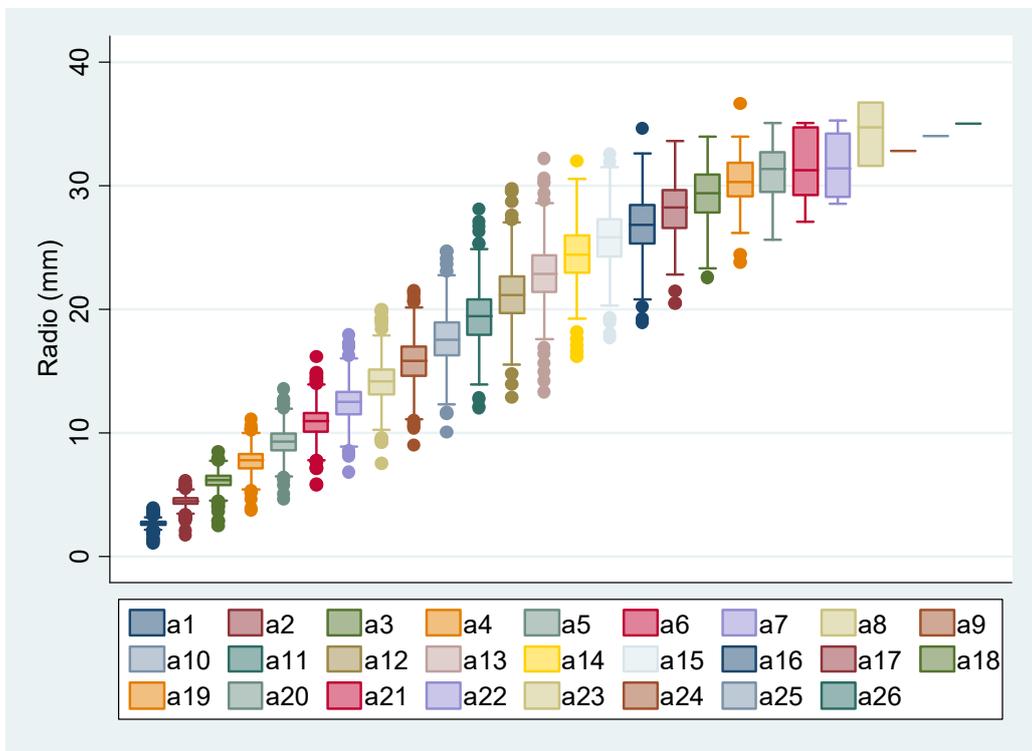


Figura I.8. Diagramas de caja y bigotes para los radios de los anillos en opérculos de *H. princeps*.

Validación de la periodicidad de las marcas

La razón del incremento marginal de los opérculos se presenta en las Figuras I.9 (hembras) y I.10 (machos). En ambas se observan valores altos en agosto y valores bajos a fines e inicios de año, lo que sugiere una periodicidad de formación anual.

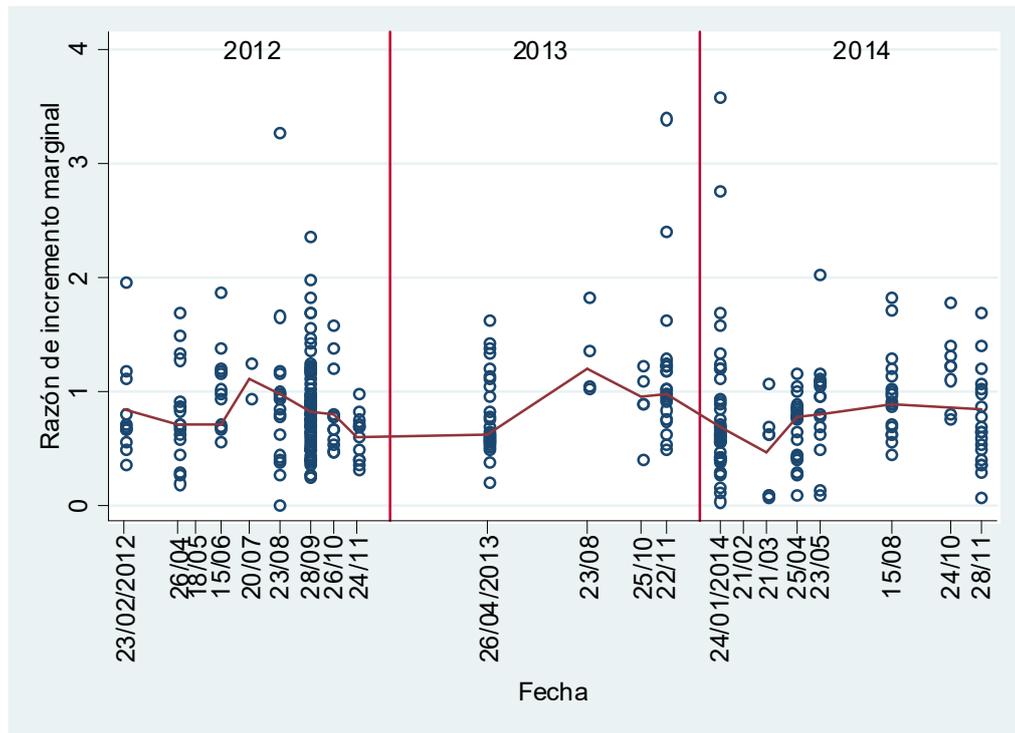


Figura I.9. Razón del incremento marginal para las hembras. La línea conecta valores medianos de cada fecha.

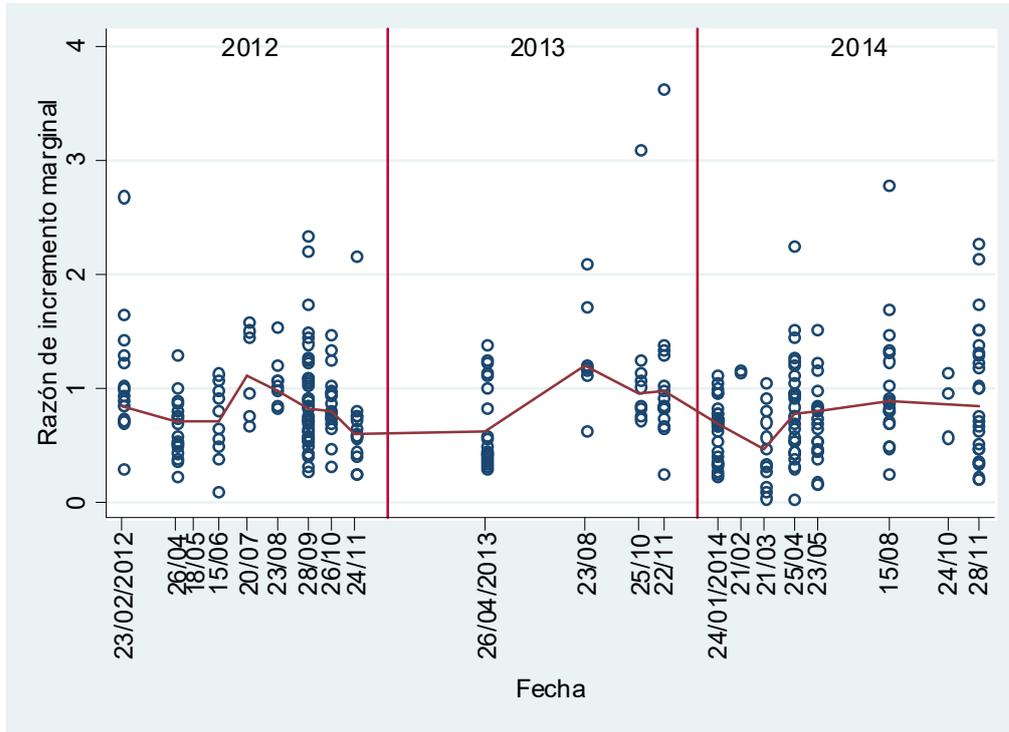


Figura I.10. Razón del incremento marginal para los machos. La línea conecta valores medianos de cada fecha.

Debido a que las tendencias no son claramente observables se decidió aplicar la suavización no lineal resistente (Velleman, 1980; Salgado-Ugarte, 2017), método eficiente para recuperar la tendencia de los datos evitando la influencia de casos extraordinarios y valores faltantes. Para sustituir a los valores faltantes y para seguir la tendencia de los datos y evitar la introducción de valores extraordinarios se utilizó una interpolación lineal simple previa a la suavización. Los resultados se presentan en las Figuras I.11 (machos) y I.12 (hembras).

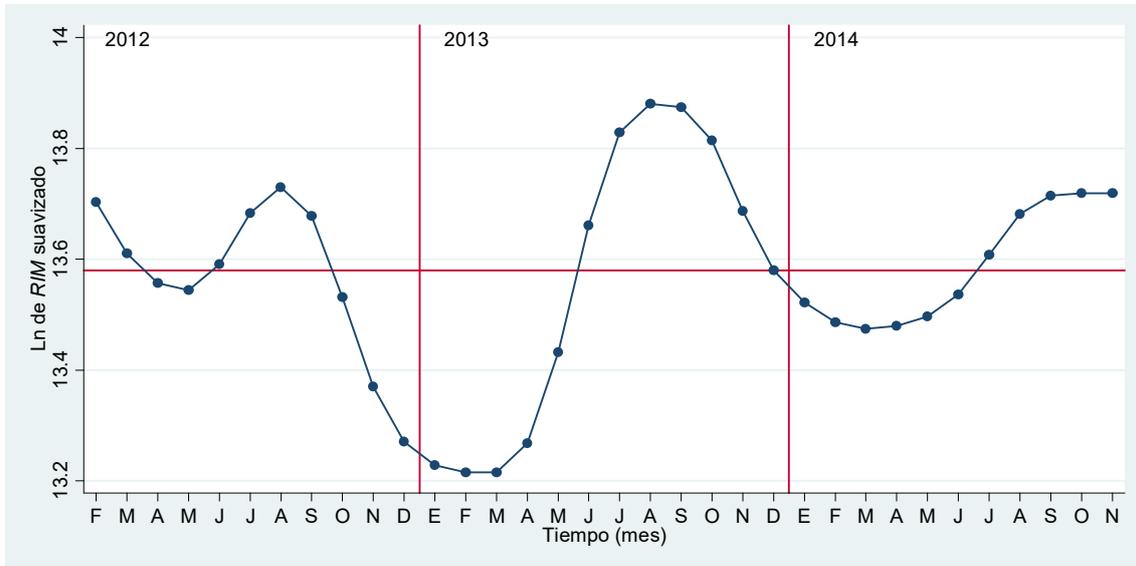


Figura I.11. Valores medianos logarítmicos (por 10^6) de *RIM* suavizados (4253EH,doble) para los machos a lo largo de la temporada de estudio. Se incluye línea horizontal con la mediana de los valores (como referencia) y líneas verticales para separar años.

Es claro de estas figuras que valores mínimos se observaron a fines e inicios del año sobre todo en las hembras. En los machos el mínimo 2013-2014 se atrasa y se hace menos evidente. No obstante, parece razonable considerar una periodicidad anual en la formación de las marcas de crecimiento, las cuales parecen originarse a fines de cada año.

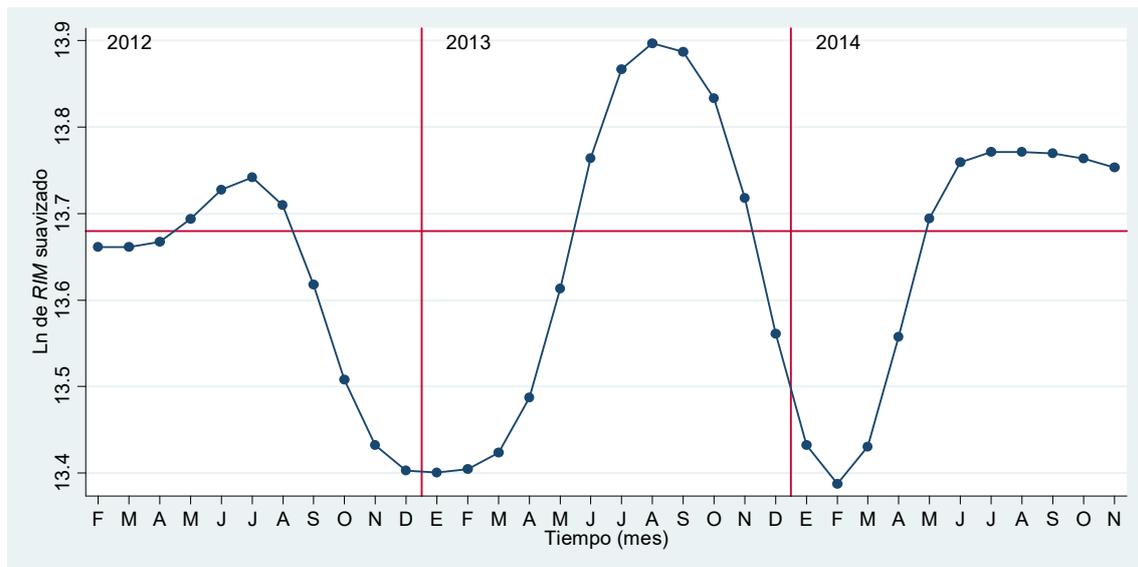


Figura I.12. Valores medianos logarítmicos (por 10^6) de *RIM* suavizados (4253EH,doble) para las hembras a lo largo de la temporada de estudio. Se incluye línea horizontal con la mediana de los valores (como referencia) y líneas verticales para separar años.

Crecimiento

Considerando que el incremento marginal de los opérculos sugiere una formación de marca cada año, se estimaron funciones de crecimiento por medio de regresión no lineal. Los resultados de estas estimaciones se presentan en las Tablas I.6 a I.8 y en la Figura I.13.

Tabla I.6. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy para el total de individuos					
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	662
Modelo	58883.4514	3	19627.8171	F(3,659) =	22858.17
Residual	565.869123	659	0.8586	Prob > F =	0.0000
Total	59449.3206	662	89.8026	R ² =	0.9905
				R ² ajustada =	0.9904
				Error estimación =	0.9266
				Desv. Residual =	1774.805
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$					
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%
L_∞	14.1970	1.2024	11.81	0.000	11.8360 16.5579
k	0.0830	0.0202	4.12	0.000	0.4340 0.1226
t_0	2.0148	1.1897	1.69	0.091	-0.3213 4.3508
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)					

Tabla I.7. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de Gompertz para el total de individuos

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	662	
Modelo	58883.1915	3	19627.7305	F(3,659) =	22847.57	
Residual	566.1291	659	0.8591	Prob > F =	0.0000	
Total	59449.3206	662	89.8026	R ² =	0.9905	
				R ² ajustada =	0.9904	
				Error estimación =	0.9269	
				Desv. Residual =	1775.109	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	13.0493	0.7316	17.84	0.000	11.6127	14.4859
k	0.1315	0.02213	5.94	0.000	0.0880	0.1749
t_0	6.6013	0.3272	20.18	0.000	5.9589	7.2437
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.8. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento Logística para el total de individuos

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	662	
Modelo	58882.594	3	19627.5313	F(3,659) =	22823.25	
Residual	566.7265	659	0.8599	Prob > F =	0.0000	
Total	59449.3206	662	89.8026	R ² =	0.9905	
				R ² ajustada =	0.9904	
				Error estimación =	0.9273	
				Desv. Residual =	1775.807	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_\infty / (1 + \exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
L_∞	12.4726	0.5410	23.06	0.000	11.4106	13.5347
k	0.1780	0.0240	7.42	0.000	0.1309	0.2251
t_0	8.7921	0.3434	25.60	0.000	8.1177	9.4663
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

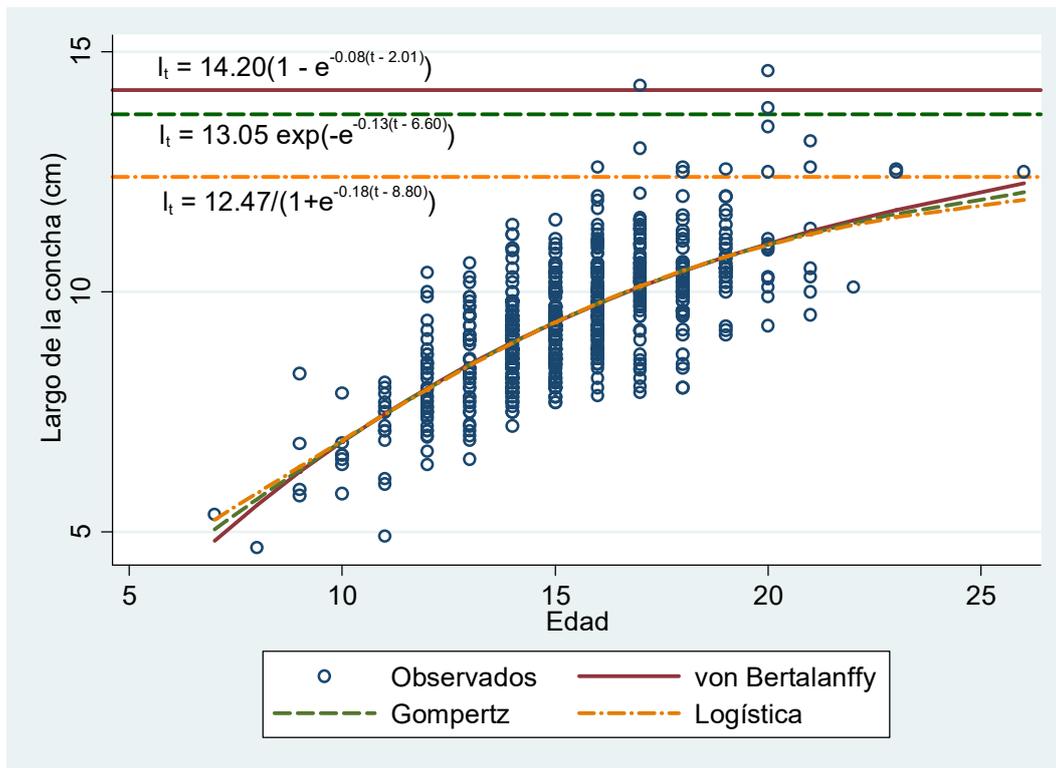


Figura I.13. Funciones de crecimiento (von Bertalanffy, Gompertz y Logística) para el total de individuos de *Hexaplex princeps*

Crecimiento por sexo

Para investigar si existe diferencia de crecimiento entre individuos de sexo diferente, se llevó a cabo el ajuste de las funciones a los datos de edad – talla para machos y para hembras (Tabla I.9).

El ajuste de la función de crecimiento de von Bertalanffy sólo fue posible para las hembras. Los resultados de las regresiones para las hembras se muestran en las Tablas I.12 a I.14 y en la Figura I.15. Las Tablas I.12 y I.13 presentan los valores numéricos de los ajustes de las funciones de Gompertz y Logística para los machos y su versión gráfica se incluye en la Figura I.14. Puede apreciarse que en estos dos últimos casos, los resultados no parecen tan apropiados considerando la baja significancia de los estimadores paramétricos, sobre todo el alto valor de la longitud asíntótica.

Tabla I.9. Frecuencia de individuos de cada sexo y por cada edad			
Edad	Machos	Hembras	Total
7	0	1	1
8	0	1	1
9	1	3	4
10	1	6	7
11	7	8	15
12	21	19	40
13	30	26	56
14	58	61	119
15	64	66	130
16	42	55	97
17	30	41	71
18	29	25	54
19	19	9	28
20	7	8	15
21	2	5	7
22	1	1	2
23	0	1	1
26	1	0	1
Total	313	336	649

Tabla I.10. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de Gompertz para machos

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	313	
Modelo	28442.5642	3	9474.18815	F(3,310) =	11719.84	
Residual	250.6006	310	0.8084	Prob > F =	0.0000	
Total	28673.1648	313	91.6075	R ² =	0.9913	
				R ² ajustada =	0.9912	
				Error estimación =	0.8991	
				Desv. Residual =	818.6623	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_{\infty} \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_{∞}	29.2826	28.5881	1.02	0.306	-26.9687	85.5339
K	0.0350	0.0311	1.12	0.262	-0.0263	0.0962
t_0	18.7711	27.8751	0.67	0.501	-36.0772	73.6194
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.11. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento Logística para machos

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	313	
Modelo	28422.7352	3	19627.5313	F(3,310) =	11727.91	
Residual	250.4296	310	0.8078	Prob > F =	0.0000	
Total	28673.1648	313	91.6075	R ² =	0.9913	
				R ² ajustada =	0.9912	
				Error estimación =	0.8987	
				Desv. Residual =	818.4486	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 + \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_{∞}	20.3505	9.0575	2.25	0.025	2.5285	38.1725
K	0.0742	0.0309	2.40	0.017	0.0134	0.1351
t_0	17.1763	12.0546	1.42	0.155	-6.5429	40.8954
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

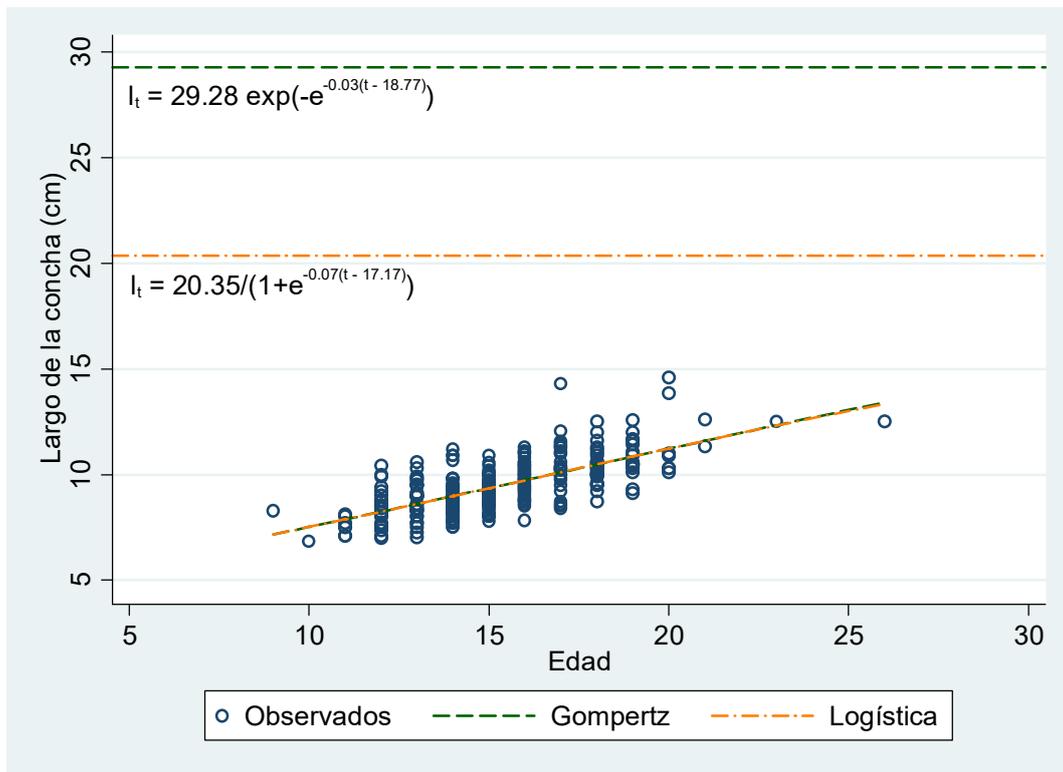


Figura I.14. Funciones de crecimiento para machos de *Hexaplex princeps*

Tabla I.12. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy para las hembras

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	336
Modelo	29490.7101	3	9830.2367	F(3,333) =	11165.17
Residual	293.1857	333	0.8804	Prob > F =	0.0000
Total	29783.8958	336	88.6425	R ² =	0.9902
				R ² ajustada =	0.9901
				Error estimación =	0.9383
				Desv. Residual =	907.7282
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$					
Largo	Coef.	Error.est.	T	P	I. De C. del 95%
L_∞	12.5315	0.7230	17.33	0.000	11.8360 16.5579
K	0.1255	0.0251	5.00	0.000	0.4340 0.1226
t_0	4.0125	0.8554	4.69	0.000	-0.3213 4.3508
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asíntóticas)					

Tabla I.13. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de Gompertz para hembras						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	336	
Modelo	29492.6211	3	9830.8737	F(3,333) =	11239.15	
Residual	291.2747	333	0.8747	Prob > F =	0.0000	
Total	29783.8958	336	88.6425	R ² =	0.9902	
				R ² ajustada =	0.9901	
				Error estimación =	0.9353	
				Desv. Residual =	905.531	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	11.7405	0.4528	25.93	0.000	10.8498	12.6312
K	0.1935	0.0287	6.73	0.000	0.1369	0.2499
t_0	7.2343	0.3728	19.40	0.000	6.5009	7.9676
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.14. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento Logística para hembras						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	336	
Modelo	29493.7138	3	9831.2379	F(3,333) =	11281.90	
Residual	290.1819	333	0.8714	Prob > F =	0.0000	
Total	29783.8958	336	88.6425	R ² =	0.9903	
				R ² ajustada =	0.9902	
				Error estimación =	0.9335	
				Desv. Residual =	904.268	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_\infty / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	11.3386	0.3383	33.52	0.000	10.6732	12.0040
K	0.2589	0.03249	7.99	0.000	0.1951	0.3226
t_0	8.8685	0.2869	30.91	0.0005	8.3041	9.4330
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

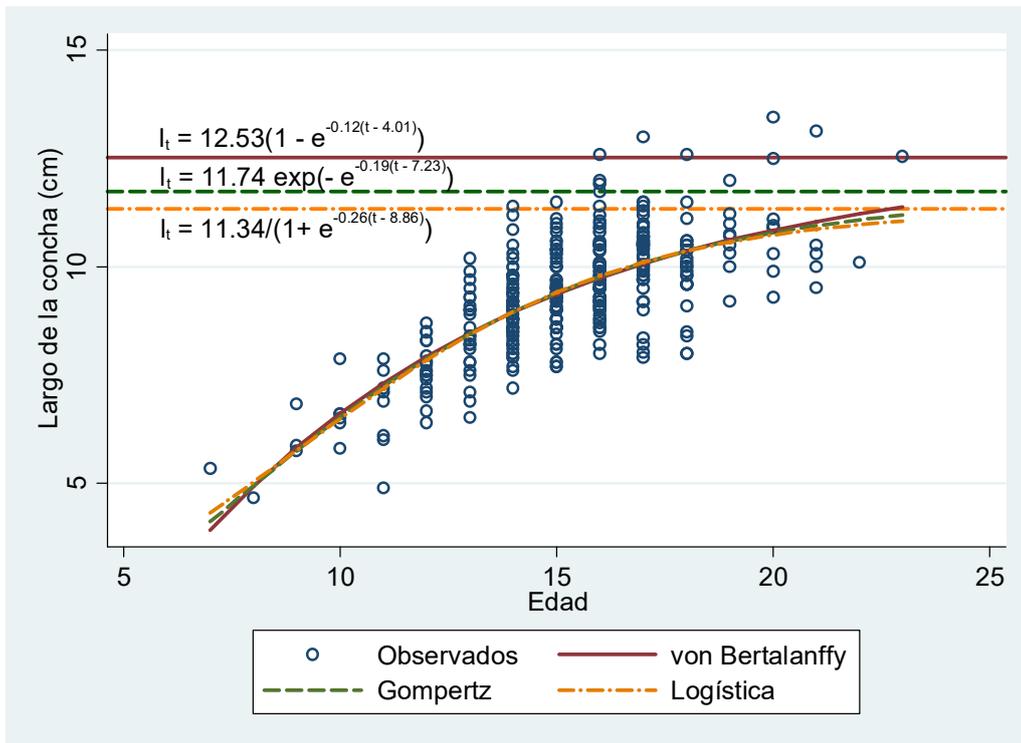


Figura I.15. Funciones de crecimiento para hembras de *Hexaplex princeps*

Retrocálculo

En primer lugar se presenta la relación longitud de la concha con radio del opérculo (Figura I.16). La regresión cuadrática dio el mejor ajuste a estos datos (Tabla I.15).

Tabla I.15. Resumen estadístico del ajuste por regresión cuadrática para el largo de la concha con el radio total del opérculo para el total de individuos

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	662
Modelo	822.6491	2	411.3245	F(2,659) =	865.31
Residual	313.2553	659	0.4753	Prob > F =	0.0000
Total	1135.9044	661	1.7185	R ² =	0.7242
				R ² ajustada =	0.7234
				Error estimación =	0.6895
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%
Lb	0.1748	0.05923	33.52	0.000	10.6732 12.0040
Lb ²	0.0024	0.0011	7.99	0.000	0.1951 0.3226
Cte.	2.6514	0.7947	30.91	0.0005	8.3041 9.4330

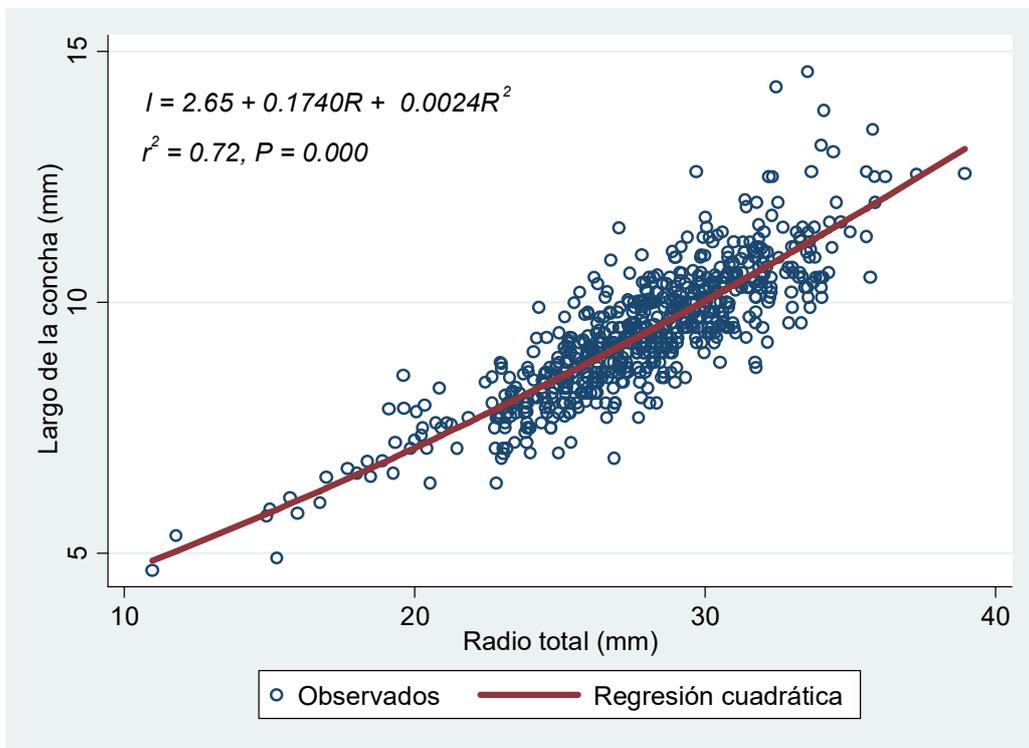


Figura I.16. Relación largo de la concha – radio total del opérculo, total de individuos de *Hexaplex princeps*

Con la información de esta regresión, se hace el retrocálculo (Tabla I.16) y se calculan las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para el total de individuos: von Bertalanffy (Tabla I.17), Gompertz (Tabla I.18) y Logística (Tabla I.19), (Figura I.17).

Tabla I.16. Retrocálculo para el total de individuos de *Hexaplex princeps* de acuerdo a la regresión cuadrática:

$$l = 2.65 + .01740R + 0.0024R^2; R = \text{radio a cada marca}$$

Frecuencia	Radio	Desv.Est.	Longitud de la concha por retrocálculo (cm)	Edad estimada (años)
662	2.67	0.23	3.1354	1
663	4.42	0.44	3.4712	2
664	6.09	0.67	3.8036	3
664	7.68	0.91	4.1334	4
664	9.21	1.10	4.4637	5
664	10.83	1.28	4.8225	6
664	12.43	1.44	5.1917	7
663	14.12	1.67	5.5937	8
662	15.83	1.84	6.0139	9
658	17.57	2.03	6.4579	10
651	19.38	2.22	6.9325	11
636	21.18	2.32	7.4198	12
596	22.89	2.42	7.8977	13
538	24.43	2.36	8.3400	14
414	25.74	2.37	8.7258	15
281	26.93	2.45	9.0825	16
182	28.12	2.43	9.4476	17
110	29.21	2.30	9.7854	18
55	30.31	2.32	10.1350	19
26	31.02	2.41	10.3609	20
11	31.56	2.94	10.5375	21
4	31.66	3.11	10.5672	22
3	34.34	2.56	11.4589	23
1	32.79	0.00	10.9395	24
1	34.01	0.00	11.3464	25
1	35.01	0.00	11.6853	26

Tabla I.17. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy por retrocálculo para el total de individuos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	26	
Modelo	1759.0331	3	586.3444	F(3,23) =	9495.23	
Residual	1.4203	23	0.0617	Prob > F =	0.0000	
Total	1760.4534	26	67.7097	R ² =	0.9992	
				R ² ajustada =	0.9991	
				Error estimación =	0.2485	
				Desv. Residual =	-1.8034	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	23.3821	3.5904	6.51	0.000	15.9547	30.8095
K	0.0233	0.0054	4.34	0.000	0.0122	0.0345
t_0	-4.4194	0.6345	-6.96	0.000	-5.7320	-3.1068
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.18. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para el total de individuos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	26	
Modelo	1759.6657	3	586.5552	F(3,23) =	17127.00	
Residual	0.7877	23	0.0325	Prob > F =	0.0000	
Total	1760.4534	26	67.7097	R ² =	0.9996	
				R ² ajustada =	0.9995	
				Error estimación =	0.1851	
				Desv. Residual =	-17.1306	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	T	P	I. De C. del 95%	
L_∞	14.7002	0.4930	29.82	0.000	13.6804	15.7201
K	0.0789	0.0046	17.21	0.000	0.0694	0.0884
t_0	7.0962	0.4626	15.34	0.000	6.1392	8.0533
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.19. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para el total de individuos						
Fuente	SC	Gl	CM	No. de observaciones =	26	
Modelo	1759.9771	3	586.6590	F(3,23) =	28327.24	
Residual	0.4763	23	0.0207	Prob > F =	0.0000	
Total	1760.4534	26	67.7097	R ² =	0.9997	
				R ² ajustada =	0.9997	
				Error estimación =	0.1439	
				Desv. Residual =	-30.2084	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
L_{∞}	12.9071	0.2002	64.48	0.000	12.4930	13.3212
K	0.1345	0.00420	32.34	0.000	0.1259	0.1432
t_0	9.7269	0.2854	34.09	0.000	9.1365	10.3172
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

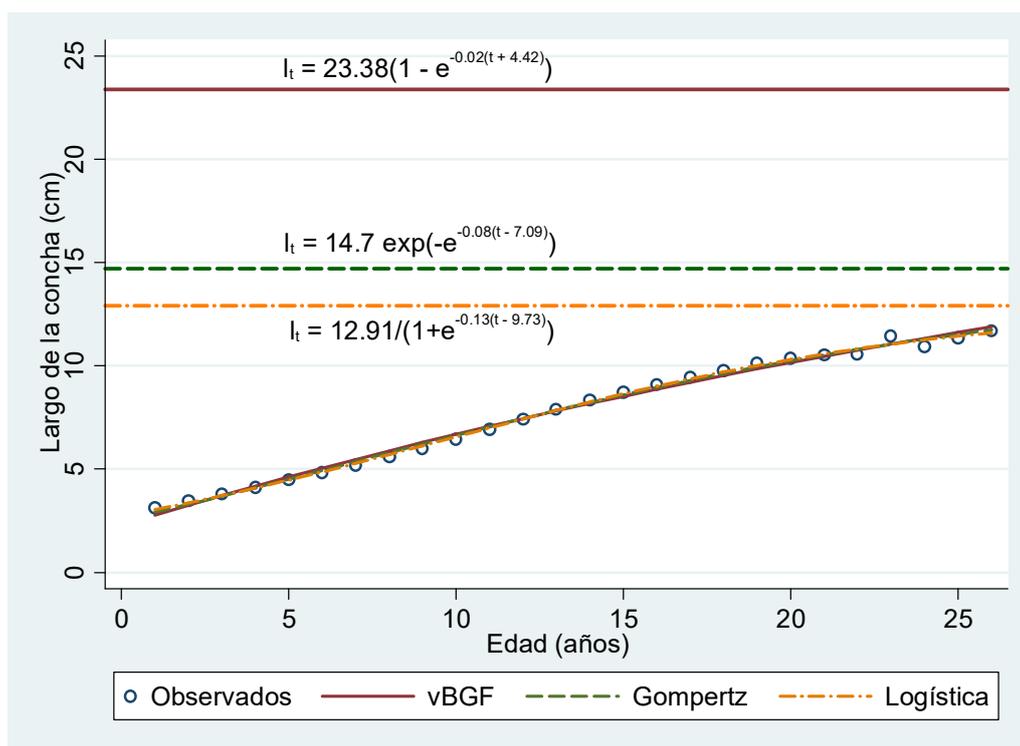


Figura I.17. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para el total de individuos de *Hexaplex princeps*

Retrocálculo por sexos

Para los machos

El resumen numérico de la regresión cuadrática para la relación largo de la concha – radio del opérculo se muestra en la Tabla I.20 y su gráfica se incluye en la Figura I.18.

Tabla I.20. Resumen estadístico del ajuste por regresión cuadrática para el largo de la concha con el radio total del opérculo para los machos de <i>Hexaplex princeps</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	313	
Modelo	325.0709	2	162.5354	F(2,310) =	326.04	
Residual	154.5374	310	0.4985	Prob > F =	0.0000	
Total	479.6083	312	1.5372	R ² =	0.6778	
				R ² ajustada =	0.6757	
				Error estimación =	0.7060	
Radio total	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
R	0.1619	0.1469	1.10	0.271	-0.1272	0.4510
R ²	0.0025	0.0026	0.98	0.330	-0.0026	0.0077
Cte.	2.9578	2.0594	1.44	0.152	-1.0944	7.0101

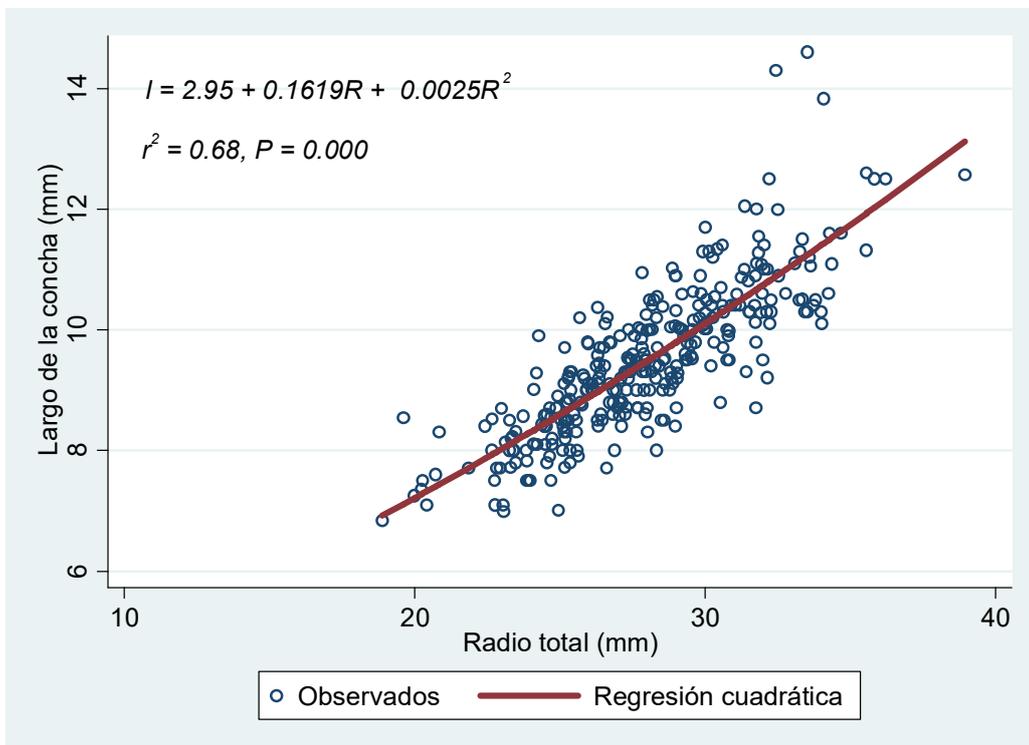


Figura I.18. Relación largo de la concha – radio total del opérculo, machos de *Hexaplex princeps*

Las longitudes retrocalculadas por la regresión cuadrática se resumen en la Tabla I.21.

Tabla I.21. Retrocálculo para los machos de *Hexaplex princeps* de acuerdo a la regresión cuadrática:
 $l = 2.95 + .01619R + 0.0025R^2$; R = radio a cada marca

Frecuencia	Radio (mm)	Desviación.e estándar	Longitud de la concha por retrocálculo (cm)	Edad estimada (años)
312	2.6628	0.2235	3.4070	1
312	4.4345	0.4395	3.7258	2
313	6.1041	0.6408	4.0408	3
313	7.6923	0.8568	4.3537	4
313	9.2315	1.0141	4.6691	5
313	10.8264	1.1734	5.0086	6
313	12.4454	1.3577	5.3665	7
313	14.1519	1.6006	5.7581	8
313	15.8812	1.7941	6.1701	9
312	17.5864	2.0269	6.5912	10
311	19.3736	2.2149	7.0484	11
304	21.1075	2.3208	7.5075	12
283	22.7836	2.2566	7.9658	13
253	24.2626	2.1829	8.3821	14
196	25.6061	2.2157	8.7699	15
131	26.8805	2.2428	9.1462	16
89	28.2007	2.2412	9.5448	17
59	29.4010	2.1257	9.9148	18
30	30.6187	2.4882	10.2977	19
11	31.3400	2.5862	10.5280	20
4	31.9600	3.6785	10.7282	21
2	31.4100	2.4183	10.5505	22
2	33.1600	2.1779	11.1210	23
1	32.7900	0.0000	10.9991	24
1	34.0100	0.0000	11.4037	25
1	35.0100	0.0000	11.7410	26

Los ajustes de las ecuaciones de crecimiento por regresión no lineal (simple) se resumen en las Tablas I.22 a I.24 y en la Figura I.19

Tabla I.22. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy por retrocálculo para los machos						
Fuente	SC	Gl	CM	No. de observaciones =	26	
Modelo	1795.2825	3	598.4275	F(3,23) =	9699.86	
Residual	1.4190	23	0.0669	Prob > F =	0.0000	
Total	1796.7014	26	69.1039	R ² =	0.9992	
				R ² ajustada =	0.9991	
				Error estimación =	0.2484	
				Desv. Residual =	-1.8274	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>T</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_∞	23.5487	3.8193	6.17	0.000	15.6479	31.4495
<i>K</i>	0.0226	0.0055	4.09	0.000	0.0112	0.0341
t_0	-5.1179	0.7111	-7.20	0.000	-6.5891	-3.6468
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.23. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para los machos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	26	
Modelo	1795.8887	3	598.6296	F(3,23) =	16940.87	
Residual	0.8127	23	0.0353	Prob > F =	0.0000	
Total	1796.7014	26	69.1039	R ² =	0.9995	
				R ² ajustada =	0.9995	
				Error estimación =	0.1879	
				Desv. Residual =	-16.3167	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_∞	14.8799	0.5402	27.55	0.000	13.7624	15.9974
<i>K</i>	0.0755	0.0047	15.98	0.000	0.0657	0.0853
t_0	6.8070	0.5143	13.23	0.000	5.7430	7.8710
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.24. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para los machos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	26	
Modelo	1796.2406	3	598.7469	F(3,23) =	29885.88	
Residual	0.4608	23	0.0200	Prob > F =	0.0000	
Total	1796.7014	26	69.1039	R ² =	0.9997	
				R ² ajustada =	0.9997	
				Error estimación =	0.1415	
				Desv. Residual =	-31.0707	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_{∞}	13.0406	0.2108	61.85	0.000	12.6044	13.4768
K	0.1286	0.0041	31.34	0.000	0.1201	0.1371
t_0	9.5120	0.3052	31.17	0.000	8.8807	10.1433
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

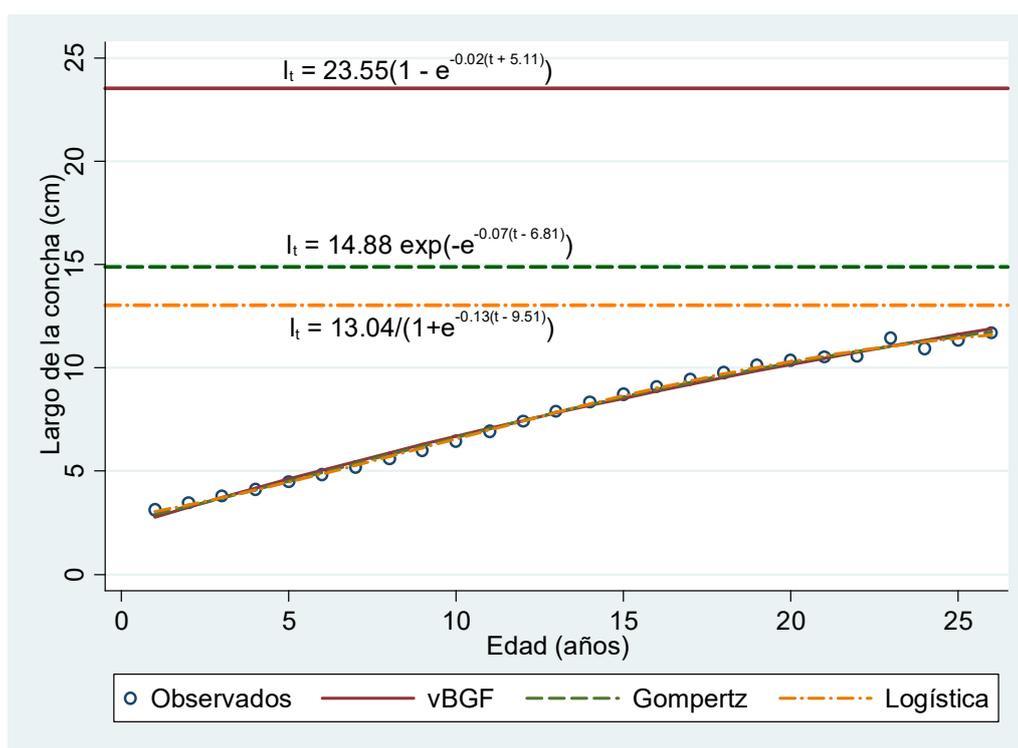


Figura I.19. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para los machos de *Hexaplex princeps*

Funciones de crecimiento ponderadas.

Para machos de *H. princeps*

Los ajustes de las ecuaciones de crecimiento por regresión no lineal (simple) se resumen en las Tablas I.25 y I.26 y en la Figura I.20.

Tabla I.25. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (ponderada) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para los machos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	4805	
Modelo	192484.786	3	64161.5954	F(3,4802) =	1.08*10 ⁷	
Residual	28.6355	4802	00060	Prob > F =	0.0000	
Total	192513.422	4805	40.0652	R ² =	0.9999	
				R ² ajustada =	0.9999	
				Error estimación =	0.0772	
				Desv. Residual =	-5744.592	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_∞	23.9649	0.1576	152.08	0.000	23.6560	24.2739
<i>K</i>	0.0475	0.0002	197.20	0.000	0.0471	0.0480
t_0	15.2588	0.1368	111.54	0.000	14.9906	15.5270
(Errores estándar, valores de <i>P</i> , I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla 26. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (ponderada) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para los machos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	4805	
Modelo	192499.418	3	64166.4728	F(3,4802) =	2.2*10 ⁷	
Residual	14.0035	4802	0.0029	Prob > F =	0.0000	
Total	192513.422	4805	40.0652	R ² =	0.9999	
				R ² ajustada =	0.9999	
				Error estimación =	0.0540	
				Desv. Residual =	-9181.8	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_\infty / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C.	
L_∞	15.3251	0.0311	493.46	0.000	15.2642	15.3859
<i>K</i>	0.1103	0.0002	617.86	0.000	0.1099	0.1107
t_0	12.4480	0.0379	327.97	0.000	12.3737	12.5225
(Errores estándar, valores de <i>P</i> , I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

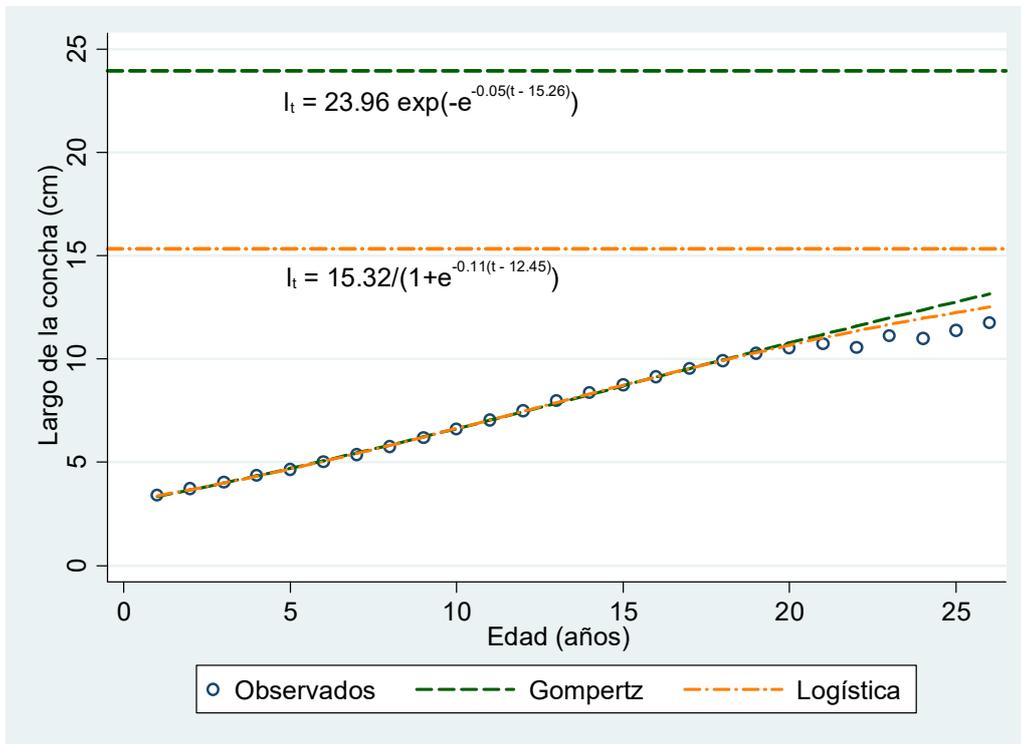


Figura I.20. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (ponderada) por retrocálculo para los machos de *Hexaplex princeps*

Para las hembras

El resumen numérico de la regresión cuadrática para la relación largo de la concha – radio del opérculo se muestra en la Tabla I.27 y su gráfica se incluye en la Figura I.21.

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	336	
Modelo	482.0650	2	241.0325	F(2,333) =	525.38	
Residual	152.7736	333	0.4588	Prob > F =	0.0000	
Total	634.8385	335	1.8950	R ² =	0.7594	
				R ² ajustada =	0.7579	
				Error estimación =	0.6773	
Radio total	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
R	0.15789	0.0684	2.31	0.022	0.0231	0.292
R ²	0.0027	0.0013	2.05	0.041	0.0001	0.005
Cte.	2.8061	0.8850	3.17	0.002	1.0652	4.547

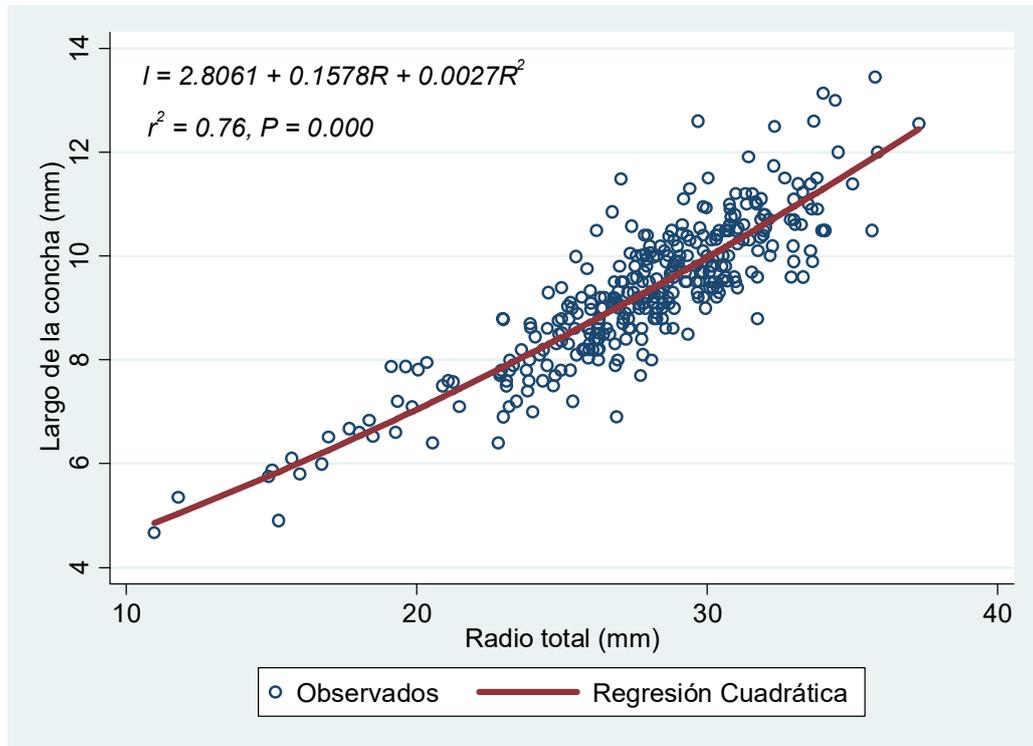


Figura I.21. Relación largo de la concha – radio total del opérculo, hembras de *Hexaplex princeps*

Tabla I.28. Retrocálculo para los machos de *Hexaplex princeps* de acuerdo a la regresión cuadrática:

$$l = 2.8061 + .1578R + 0.0027R^2; R = \text{radio a cada marca}$$

Frecuencia	Radio (mm)	Desviación estándar	Longitud de la concha por retrocálculo (cm)	Edad estimada (años)
336	2.6801	0.2481	3.2483	1
337	4.4182	0.4556	3.5559	2
337	6.0886	0.6922	3.8670	3
337	7.6722	0.9577	4.1758	4
337	9.2138	1.1860	4.4894	5
337	10.8409	1.3828	4.8344	6
336	12.4352	1.5335	5.1863	7
335	14.1172	1.7557	5.5725	8
334	15.8001	1.9000	5.9742	9
331	17.5817	2.0518	6.4161	10
325	19.4080	2.2592	6.8870	11
317	21.25647	2.3546	7.3819	12
298	23.0057	2.6032	7.8673	13
272	24.6070	2.5450	8.3262	14
211	25.8869	2.5357	8.7029	15
145	26.9805	2.6664	9.0319	16
90	28.0496	2.6587	9.3597	17
49	28.9849	2.5310	9.6515	18
24	29.9808	2.1293	9.9675	19
15	30.7813	2.3378	10.2254	20
7	31.3371	2.7425	10.4065	21
2	31.9000	4.7800	10.5915	22
1	36.7100	.	12.2431	26*

* Esta edad se asignó desplazando los últimos radios hasta posición equivalente. El último quedó en la edad 26.

Los ajustes de las ecuaciones de crecimiento por regresión no lineal (simple) se resumen en las Tablas I.29 a I.31 y en la Figura I.22.

Tabla I.29. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy por retrocálculo para las hembras						
Fuente	SC	Gl	CM	No. de observaciones =	23	
Modelo	1378.6798	3	459.5600	F(3,20) =	12524.26	
Residual	0.7339	20	0.0669	Prob > F =	0.0000	
Total	1379.4137	23	69.1039	R ² =	0.9995	
				R ² ajustada =	0.9994	
				Error estimación =	0.1916	
				Desv. Residual =	-13.9619	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	46.7239	18.9481	2.47	0.023	7.1988	86.2489
K	0.0095	0.0046	2.07	0.051	-0.0001	0.0191
t_0	-5.9212	0.6770	-8.75	0.000	-7.3326	-4.5082
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.30. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para las hembras						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	23	
Modelo	1378.9332	3	459.6444	F(3,20) =	19131.09	
Residual	0.4805	20	0.0240	Prob > F =	0.0000	
Total	1379.4137	23	59.9745	R ² =	0.9997	
				R ² ajustada =	0.9996	
				Error estimación =	0.1550	
				Desv. Residual =	-23.7015	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	17.0029	0.8347	20.37	0.000	15.2617	18.7440
K	0.0642	0.0041	15.65	0.000	0.0556	0.0728
t_0	9.2939	0.8251	11.26	0.000	7.5727	11.0150
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.31. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para las hembras						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	23	
Modelo	1378.9676	3	459.6559	F(3,20) =	20609.42	
Residual	0.4460	20	0.0223	Prob > F =	0.0000	
Total	1379.4137	23	59.9745	R ² =	0.9997	
				R ² ajustada =	0.9996	
				Error estimación =	0.1493	
				Desv. Residual =	-25.4129	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
L_{∞}	13.9836	0.3694	37.86	0.000	13.2131	14.7541
K	0.1186	0.0045	26.52	0.000	0.1092	0.1279
t_0	11.2218	0.5148	21.80	0.000	10.1479	12.2957
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

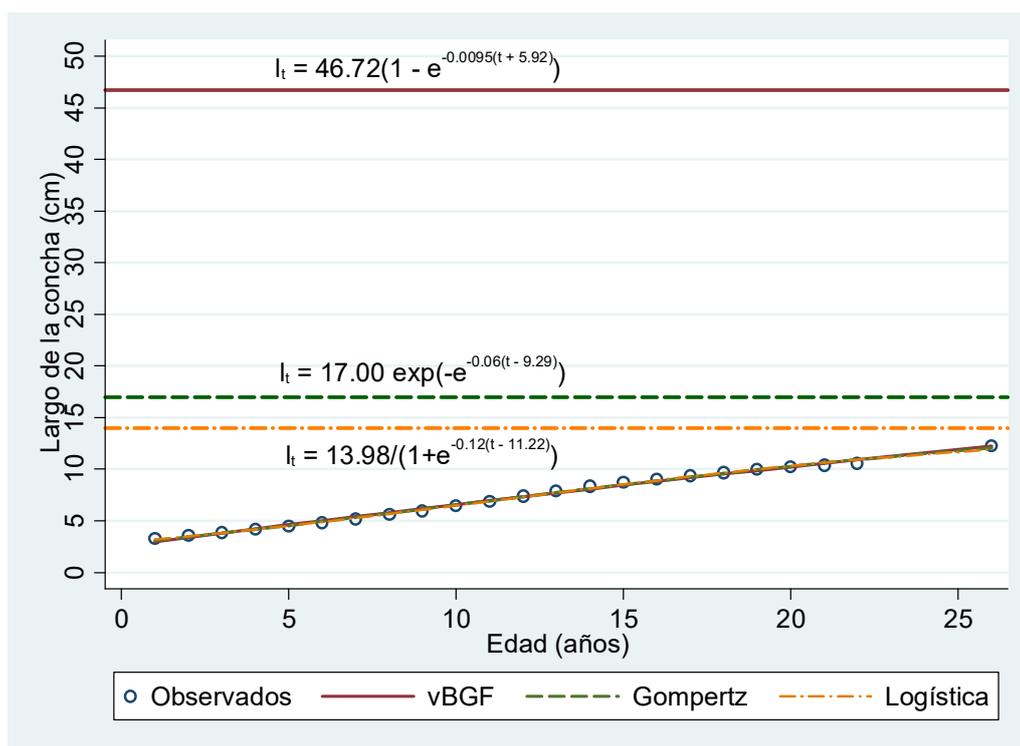


Figura I.22. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para las hembras de *Hexaplex princeps*

Para hembras de *H. princeps*

Adicionalmente se calcularon regresiones no lineales ponderadas. La expresión de crecimiento de von Bertalanffy no convergió a una solución por lo que los resultados para las funciones Gompertz y Logística se presentan en las Tablas I.32 a I.33 y en la Figura I.23.

Tabla I.32. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (ponderada) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para las hembras						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	5113	
Modelo	193662.062	3	64554.0207	F(3,5110) =	6.68*10 ⁶	
Residual	49.4029	5110	0.0097	Prob > F =	0.0000	
Total	192513.422	5113	37.8861	R ² =	0.9997	
				R ² ajustada =	0.9997	
				Error estimación =	0.0983	
				Desv. Residual =	-5646.091	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_{\infty} \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_{∞}	23.9563	0.2010	119.20	0.000	23.5623	24.3503
<i>K</i>	0.0485	0.0003	157.99	0.000	0.0479	0.0491
t_0	15.5271	0.1703	91.19	0.000	15.1932	15.8609
(Errores estándar, valores de <i>P</i> , <i>I. de C.</i> y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla I.33. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (ponderada) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para las hembras						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	5113	
Modelo	193681.16	3	64560.3865	F(3,4802) =	1.09*10 ⁷	
Residual	30.3056	5110	0.0059	Prob > F =	0.0000	
Total	193711.465	5113	37.8861	R ² =	0.9998	
				R ² ajustada =	0.9998	
				Error estimación =	0.0770	
				Desv. Residual =	-8144.69	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_{∞}	14.9441	0.0419	356.69	0.000	14.8620	15.0262
<i>K</i>	0.1148	0.0002	448.34	0.000	0.1143	0.1153
t_0	12.3216	0.0505	243.78	0.000	12.2225	12.4207
(Errores estándar, valores de <i>P</i> , <i>I. de C.</i> y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

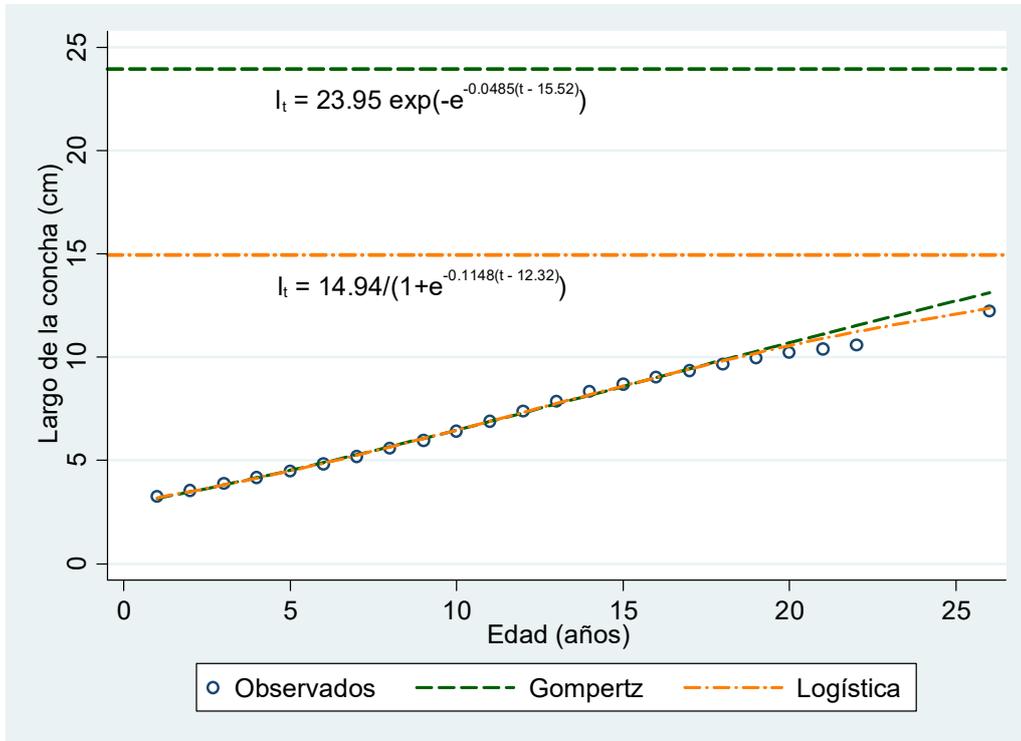


Figura I.23. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (ponderada) por retrocálculo para las hembras de *Hexaplex princeps*

Comparación de funciones de crecimiento entre sexos

A continuación se incluye la comparación de las funciones de crecimiento de von Bertalanffy por sexos. Se han considerado varias pruebas: T^2 de Hotelling (Bernard, 1981), razón de verosimilitud (Kimura, 1980) y la prueba de máxima verosimilitud (Chen, *et al.*, 1992; Haddon, 2001; Roff, 2006). Una versión actualizada de estas pruebas se presenta en Ogle (2016). Los resultados se muestran en las Tablas I.34 a I.36.

Tabla I.34 Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la FCVB (Bernard, 1981) de hembras y machos de *Hexaplex princeps*

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
175.81569	-0.0519976	-6.7118942	0.03934853	22.1603807	0.044350998
	0.00002619	0.0032528		267483.026	-1491.72972
		0.48355263			12.7183117
[23.1752 - 0.0131 - 0.8025] = [PI - P2]'					
$T^2 = 184.4681$ $T^2_{0.01: 3,45} = 13.3142$ $F_{0.01: 3,45} = 4.2492$					
				<i>F crítica</i>	
9.3257	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	37.0247		11.8984	
-0.0184	$\leq K_1 - K_2 \leq$	-0.0078		25.5323	
-1.5288	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	-0.0762		5.1874	

Tabla I.35 Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la función de crecimiento de Gompertz (adaptada de la prueba para dos FCVB de Bernard, 1981) de hembras y machos de *Hexaplex princeps*

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
0.48134467	-0.00287705	0.46361667	142.708034	5748.18675	-110.336717
	0.00001975	-0.0026921		483120.598	-2969.90573
		0.45938375			96.1255957
[2.1230 - 0.0113 2.4869] = [PI - P2]'					
$T^2 = 310.4933$ $T^2_{0.01: 3,45} = 13.3142$ $F_{0.01: 3,45} = 4.2492$					
				<i>F crítica</i>	
1.3983	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	2.8476		36.4689	
-0.0159	$\leq K_1 - K_2 \leq$	-0.0067		25.1889	
1.7790	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	3.1948		52.4376	

Tabla I.36 Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la función de crecimiento Logística (adaptada de la prueba para dos FCVB de Bernard, 1981) de hembras y machos de *Hexaplex princeps*

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
0.08751745	-0.00113154	0.1206424	354.153484	4771.80938	-203.868087
	0.00001831	-0.0015370		276881.058	-864.669099
		0.17359993			139.781785
[0.9430 - 0.0101 1.7098] = [PI - P2]'					
$T^2 = 407.4279$ $T^2_{0.01: 3,45} = 13.3142$ $F_{0.01: 3,45} = 4.2492$					
				<i>F crítica</i>	
0.6340	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	1.2520		39.5767	
-0.0145	$\leq K_1 - K_2 \leq$	-0.0056		21.5251	
1.2746	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	2.1449		65.5865	

Las tres Tablas indican una diferencia significativa en las curvas de crecimiento entre sexos y señalan además que la diferencia está dada más por el parámetro de curvatura (K) para von Bertalanffy y por la edad al tamaño cero (t_0) y el tamaño asintótico (L_∞) para Gompertz y Logística.

Las Tablas I.37 e I.38 muestran los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente. Ambas indican diferencias en las expresiones de crecimiento de von Bertalanffy destacando la influencia de la longitud asintótica y el parámetro de curvatura en la diferenciación, con una diferencia no significativa en la edad al tamaño cero.

Tabla I.37 Pruebas de razón de verosimilitud para la FCVB para hembras (1) y machos (2) (Kimura, 1980)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 46.72 [1 - \exp\{-0.010(t_{1j} + 5.920)\}]$ $l_{2j} = 23.55 [1 - \exp\{-0.023(t_{2j} + 5.118)\}]$	2.15			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 28.86 [1 - \exp\{-0.017(t_{ij} + 5.403)\}]$	2.58	8.95	3	0.030
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 29.38 [1 - \exp\{-0.017(t_{1j} + 5.022)\}]$ $l_{2j} = 29.38 [1 - \exp\{-0.016(t_{2j} + 5.882)\}]$	2.34	4.09	1	0.043
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 29.78 [1 - \exp\{-0.017(t_{1j} + 5.032)\}]$ $l_{2j} = 28.99 [1 - \exp\{-0.017(t_{2j} + 5.862)\}]$	2.32	3.76	1	0.053
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 37.75 [1 - \exp\{-0.012(t_{1j} + 5.471)\}]$ $l_{2j} = 25.34 [1 - \exp\{-0.020(t_{2j} + 5.471)\}]$	2.19	0.76	1	0.382

Tabla I.38 Pruebas de máxima verosimilitud para la FCVB de hembras (1) y machos (2) (Roff, 2006)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 46.72 [1 - \exp\{-0.010(t_{1j} + 5.920)\}]$ $l_{2j} = 23.55 [1 - \exp\{-0.023(t_{2j} + 5.118)\}]$	2.15			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 28.86 [1 - \exp\{-0.017(t_{ij} + 5.403)\}]$	2.58	2.87	3, 43	0.0472
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 29.38 [1 - \exp\{-0.017(t_{1j} + 5.022)\}]$ $l_{2j} = 29.38 [1 - \exp\{-0.016(t_{2j} + 5.882)\}]$	2.34	3.74	1, 43	0.0597
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 29.78 [1 - \exp\{-0.017(t_{1j} + 5.032)\}]$ $l_{2j} = 28.99 [1 - \exp\{-0.017(t_{2j} + 5.862)\}]$	2.32	3.47	1, 43	0.071
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 37.75 [1 - \exp\{-0.012(t_{1j} + 5.471)\}]$ $l_{2j} = 25.34 [1 - \exp\{-0.020(t_{2j} + 5.471)\}]$	2.19	0.67	1, 43	0.416

Las Tablas I.39 e I.40 muestran los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente. Ambas indican diferencias en las expresiones de crecimiento de Gompertz destacando la influencia de la edad al tamaño cero y la longitud asintótica en la diferenciación y en menor grado el del parámetro de curvatura.

Tabla I.39 Pruebas de razón de verosimilitud para la Función de Crecimiento de Gompertz para hembras (1) y machos (2) (Kimura, 1980)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 17.00 \exp[-\exp\{-0.064(t_{1j} - 9.294)\}]$ $l_{2j} = 14.88 \exp[-\exp\{-0.076(t_{2j} - 6.807)\}]$	1.29			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 15.61 \exp[-\exp\{-0.071(t_{ij} - 7.727)\}]$	1.69	12.99	3	0.005
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 15.64 \exp[-\exp\{-0.072(t_{1j} - 7.973)\}]$ $l_{2j} = 15.64 \exp[-\exp\{-0.070(t_{2j} - 7.522)\}]$	1.44	5.27	1	0.022
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 15.92 \exp[-\exp\{-0.070(t_{1j} - 8.255)\}]$ $l_{2j} = 15.50 \exp[-\exp\{-0.070(t_{2j} - 7.367)\}]$	1.39	3.59	1	0.058
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 15.48 \exp[-\exp\{-0.073(t_{1j} - 7.789)\}]$ $l_{2j} = 15.88 \exp[-\exp\{-0.068(t_{2j} + 7.789)\}]$	1.51	7.56	1	0.006

Tabla I.40 Pruebas de máxima verosimilitud para la Función de Crecimiento de Gompertz de hembras (1) y machos (2) (Roff, 2006)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 17.00 \exp[-\exp\{-0.064(t_{1j} - 9.294)\}]$ $l_{2j} = 14.88 \exp[-\exp\{-0.076(t_{2j} - 6.807)\}]$	1.29			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 15.61 \exp[-\exp\{-0.071(t_{ij} - 7.727)\}]$	1.69	4.35	3, 43	0.0092
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 15.64 \exp[-\exp\{-0.072(t_{1j} - 7.973)\}]$ $l_{2j} = 15.64 \exp[-\exp\{-0.070(t_{2j} - 7.522)\}]$	1.44	4.88	1, 43	0.0325
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 15.92 \exp[-\exp\{-0.070(t_{1j} - 8.255)\}]$ $l_{2j} = 15.50 \exp[-\exp\{-0.070(t_{2j} - 7.367)\}]$	1.39	3.27	1, 43	0.078
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 15.48 \exp[-\exp\{-0.073(t_{1j} - 7.789)\}]$ $l_{2j} = 15.88 \exp[-\exp\{-0.068(t_{2j} + 7.789)\}]$	1.51	7.18	1, 43	0.010

Las Tablas I.41 e I.42 muestran los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente. Ambas indican diferencias en las expresiones de crecimiento Logísticas destacando, como con las ecuaciones de Gompertz, la influencia de la edad al tamaño cero y la longitud asintótica en la diferenciación y en menor grado el del parámetro de curvatura.

Tabla I.41 Pruebas de razón de verosimilitud para la Función de Crecimiento Logístico para hembras (1) y machos (2) (Kimura, 1980)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 13.98/[1 + \exp\{-0.119(t_{1j} - 11.222)\}]$ $l_{2j} = 13.04/[1 + \exp\{-0.129(t_{2j} - 9.512)\}]$	0.91			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 13.37/[1 + \exp\{-0.125(t_j - 10.178)\}]$	1.27	16.54	3	0.001
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 13.37/[1 + \exp\{-0.126(t_{1j} - 10.376)\}]$ $l_{2j} = 13.37/[1 + \exp\{-0.123(t_{2j} - 9.967)\}]$	1.02	5.87	1	0.015
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 13.59/[1 + \exp\{-0.124(t_{1j} - 10.692)\}]$ $l_{2j} = 13.27/[1 + \exp\{-0.124(t_{2j} - 9.815)\}]$	0.96	3.00	1	0.083
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 13.25/[1 + \exp\{-0.128(t_{1j} - 10.183)\}]$ $l_{2j} = 13.49/[1 + \exp\{-0.121(t_{2j} + 10.183)\}]$	1.10	9.45	1	0.002

Tabla I.42 Pruebas de máxima verosimilitud para la Función de Crecimiento Logístico de hembras (1) y machos (2) (Roff, 2006)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 13.98/[1 + \exp\{-0.119(t_{1j} - 11.222)\}]$ $l_{2j} = 13.04/[1 + \exp\{-0.129(t_{2j} - 9.512)\}]$	0.91			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 13.37/[1 + \exp\{-0.125(t_j - 10.178)\}]$	1.27	5.75	3, 43	0.0021
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 13.37/[1 + \exp\{-0.126(t_{1j} - 10.376)\}]$ $l_{2j} = 13.37/[1 + \exp\{-0.123(t_{2j} - 9.967)\}]$	1.02	5.47	1, 43	0.0240
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 13.59/[1 + \exp\{-0.124(t_{1j} - 10.692)\}]$ $l_{2j} = 13.27/[1 + \exp\{-0.124(t_{2j} - 9.815)\}]$	0.96	2.72	1, 43	0.106
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 13.25/[1 + \exp\{-0.128(t_{1j} - 10.183)\}]$ $l_{2j} = 13.49/[1 + \exp\{-0.121(t_{2j} + 10.183)\}]$	1.10	9.14	1, 43	0.004

La Figura I.24 muestra la comparación de las curvas logísticas de crecimiento para cada sexo señalando los diferentes valores de la longitud asintótica, siendo las hembras las que alcanzan mayor valor asintótico de crecimiento en longitud.

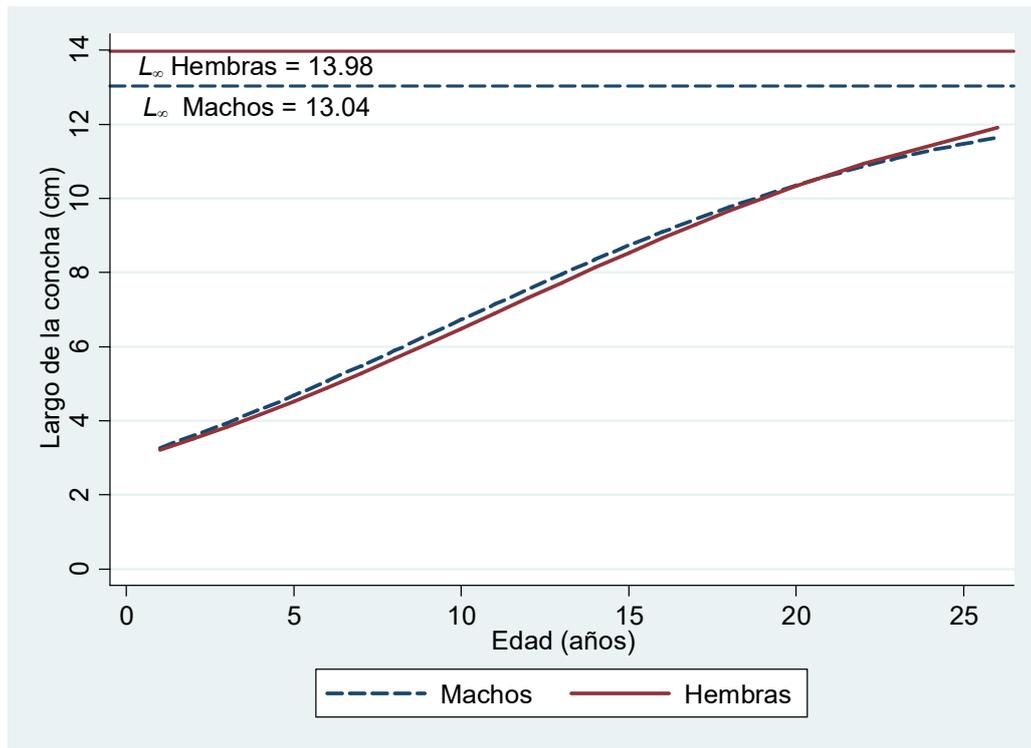


Figura I.24. Curvas Logísticas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para las hembras de *Hexaplex princeps*. Se indican los valores de longitud asíntótica para cada sexo.

En la Tabla I.43 se incluyen los valores del Criterio de Información de Akaike (*AIC*) con el fin de tener indicaciones adicionales para elegir el mejor modelo de crecimiento basado en los datos de retrocálculo. En todos los casos, los valores menores sugieren al modelo Logístico como el más adecuado.

Tabla I.43 Valores del Criterio de Información de Akaike para modelos de crecimiento por retrocálculo. El modelo recomendado está marcado con un asterisco

	Machos	Hembras
vBGF	6.17	-5.96
Gompertz	-8.31	-15.70
Logístico	-23.07*	-17.41*

Se incluyen además los valores del Criterio de Información de Akaike para los modelos de crecimiento obtenidos de los datos edad-talla en la Tabla I.44.

Tabla I.44 Valores del Criterio de Información de Akaike (<i>AIC</i>) para modelos de crecimiento para todos los datos. El modelo recomendado está marcado con un asterisco		
vBGF		1782.112*
Gompertz		1782.438
Logístico		1783.161
Modelos de crecimiento por sexo		
	Machos	Hembras
vBGF	-	915.72
Gompertz	826.13	913.53
Logístico	825.91*	912.26*

Es interesante notar que para los datos en conjunto el valor menor en el *AIC* es el obtenido con la función de crecimiento de von Bertalanffy, pero, al considerar los datos por separado para cada sexo, los mejores modelos son los Logísticos.

DISCUSIÓN

Para este estudio se capturaron en total 804 individuos de *H. princeps* entre febrero de 2012 a diciembre de 2014 (Tabla I.2)

Proporción de sexos

Para la proporción de sexos, la identificación de hembras y machos se basó en la presencia y ausencia del pene (a simple vista) y se verificó microscópicamente mediante la observación de los cortes histológicos, los cuales confirmaron que no existía hermafroditismo y tenían sexos separados. En el análisis se observó que solamente en el mes de agosto de 2012 el número de hembras fue significativamente mayor (macho-hembra, 1.0:2.13) (Tabla I.3). En todos los otros meses y años, la prueba no señaló proporciones diferentes a un macho por una hembra (1:1). En ningún otro caso se registró diferencia significativa (χ^2 , $P>0.05$). En el estudio de *Hexaplex trunculus*, (Gharsallah *et al.*, 2010), las hembras dominaban (H:M = 1.2:1.0) durante los 15 meses del estudio, excepto en febrero cuando los machos predominaron. Observaron también que la proporción de sexos siempre fue diferente. Solamente en el mes de agosto se obtuvo una proporción semejante a la del presente estudio, en contraste con los demás meses donde se vieron diferencias en la proporción. En el presente trabajo se observó igualdad en la proporción de machos con hembras. La proporción 1:1 se ha registrado en otras especies de gasterópodos del Pacífico mexicano como en *Tegula funebris* (Paine, 1969), *Astraea undosa* (Belmar-Pérez *et al.*, 1991), *Tegula eiseni* (Vélez-Arellano *et al.*, 2009) y *Tegula aureotincta* (Vélez-Arellano *et al.*, 2011).

Estructura por tallas

El largo de la concha es una medida importante ya que en *Hexaplex princeps* expresa el cambio de talla respecto al tiempo; por consiguiente el análisis de la distribución de tallas es parte importante porque permite determinar cuáles son los tamaños que predominan (mayores o menores) en la extracción los organismos dentro de la pesca y en que época. La composición por tallas se describió por medio de los estimadores de densidad por kernel (*EDKs*) los que a diferencia de los histogramas tradicionales utilizan intervalos centrados en cada dato o en los puntos en los que se desea realizar la estimación de la densidad y de esta forma se tienen estimaciones independientes de un origen. En el histograma se utiliza una función cuadrada centrada en cada uno de los datos; los *EDKs* por su parte pueden utilizar funciones de variación

gradual respecto al punto de estimación (dato), por lo que sus resultados son más suaves (Salgado-Ugarte, 2002). Para el total de las hembras ($N = 389$) la distribución del largo de la concha se concentró entre los 9 y 10 cm de largo. Disminuyendo la amplitud de banda “óptima” de Silverman (1986) a la mitad, se pudieron distinguir 7 modas, de las cuales las dominantes fueron 8.5, 9.25 y la de mayor densidad (frecuencia) 9.52 y las menos frecuentes (a tallas menores o mayores) fueron 4.76 (la de menor frecuencia), 5.85, 6.60 y 12.58 (Figura I.4); resaltó el sesgo negativo con multimodalidad.

La distribución del largo de la concha del total de machos ($N = 385$) mostró un comportamiento semejante al de las hembras, con cuatro modas dominantes: 8.51, 9.28 (mayor frecuencia), 10.17 y 10.88 cm y cuatro de baja frecuencia representando a los ejemplares más pequeños (6.21) y a los más grandes: 12.42, 13.76 (la menos frecuente de todas) y 14.34cm (Figura I.5); se resaltó un sesgo positivo y la multimodalidad.

No obstante el recorrido del largo de concha para machos fue de $14.6 - 6.23 = 8.37$ cm y el de las hembras de $13.45 - 4.66 = 8.79$. Los machos abarcaron tallas un poco mayores que las hembras, sin embargo la prueba para comparar dos distribuciones de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rolf, 1995; Conover, 1999; StataCorp, 2013) no mostró diferencia significativa ($D = 0.0556$, P (corregida) = 0.561). En el caso de *Hexaplex trunculus* (Gharsallah, *et al.*, 2010) a tallas menores dominaron los machos (<40mm), a tallas intermedias machos y hembras mostraron frecuencias similares y a tallas mayores (>50mm) dominaron las hembras. Lo contrario se observó en el presente estudio ya que para *H. princeps*, las hembras dominaron significativamente a tallas menores y hubo una indicación de predominio de machos a tallas mayores (Tabla I.3b). A tallas intermedias la abundancia de sexos estuvo equilibrada.

Los *EDKs* para la distribución del largo de la concha (cm) por mes de muestreo para las hembras de *H. princeps* con línea vertical indica la moda predominante del total de tallas (9.52 cm) (Figura I.6), describieron que, en 2012 tallas mayores que la modal se registraron en mayo, julio, septiembre, octubre y noviembre; en el 2013 octubre y para 2014 se observaron en enero, agosto y noviembre; capturas con tallas alrededor de la moda principal se registraron en octubre y noviembre.

Para los machos los *EDKs* en la distribución del largo de la concha (cm) por mes de muestreo con la línea vertical que indica la moda predominante del total de

tallas (9.28 cm) (Figura I.7), mostraron que tallas mayores a la modal predominante ocurrieron: en 2012: febrero, junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre; en 2013: agosto y octubre; en 2014: enero, abril, agosto, octubre, noviembre y diciembre. Las tallas mayores a la modal predominante ocurren concordantemente durante agosto, octubre y noviembre.

La comparación de tallas de machos y hembras por fecha de muestreo por medio de los *EDKs* anteriores y del gráfico “Beanplot” (Kampstra, 2008) de la Figura I.7.5, mostró variaciones en las distribuciones, yendo de unimodales a multimodales con predominio de bimodalidad. En los meses fríos coinciden tanto individuos de tallas grandes como pequeños. En los meses cálidos (mayo y junio) se observaron individuos relativamente largos.

Edad

Para la determinación de la edad de los 804 individuos obtenidos en 21 eventos de colecta, fue posible analizar 665 opérculos (Tabla I.4), los restantes no pudieron ser estudiados debido al mal estado que no permitió distinguir las marcas de crecimiento. Para la lectura de las marcas de crecimiento se llevó a cabo del núcleo a cada marca (Figura I.3). En cuanto a los radios, la marca más pequeña fue de 1.09 mm y la más grande alcanzó los 35.01. El opérculo más pequeño midió 3.5 mm y el más grande 38.95. Los valores promedio para cada radio incluidos en esta tabla se representan gráficamente por diagramas de caja y bigotes (Figura I.8). El número máximo de marcas fue de 26 observándose en un solo individuo, el cual fue el único con anillos 24 y 25. Aunado a esto, la cantidad de medidas tomadas en los opérculos y por todos los radios representan un total de 10,808 mediciones (Tabla I.5).

En el diagrama de caja y bigotes para los radios de los anillos en opérculos (Figura I.8) se observó ya la tendencia del crecimiento de *H. princeps*.

Validación de la periodicidad de las marcas

Para la validación de la periodicidad de las marcas de crecimiento por medio de la razón del incremento marginal, este seguimiento mensual de la medida del borde es una prueba cuantitativa que permite identificar la estacionalidad del crecimiento y observar el tiempo transcurrido entre dos periodos de crecimiento promedio extremos (Gluyas-Millán y Martínez-Quiroz, 2010). En el presente estudio tanto en hembras

(Figura I.9) como en machos (Figura I.10), se observaron valores similares; altos en agosto cuando está presente la época de lluvias y las temperaturas son altas y valores bajos a fines e inicios de año, esto es, en época de estío y temperaturas bajas, lo que sugiere una periodicidad de formación anual.

Ya que las tendencias no fueron claramente observables se aplicó la suavización no lineal resistente con el procedimiento 4253EH, doble, siglas que significan el uso de medianas corredizas de amplitud 4, 2, 5 y 3, el ajuste (suavización) de los valores terminales (Endpoint rule), el uso de un promedio ponderado de amplitud 3 (Hanning) y la adición de los valores residuales suavizados de la misma forma a los valores suavizados de los datos (Tukey, 1977; Velleman, 1980; Velleman y Hoaglin, 1981; Goodall, 1990; Salgado-Ugarte, 1992; 2013; 2016). Las Figuras I.11 (machos) e I.12 (hembras) muestran un patrón de disminución en los valores de RIM durante los meses fríos del año, lo cual indica también la formación de las marcas de crecimiento una vez al año durante la temporada más fresca del año (diciembre a febrero).

Esto no coincide con Vasconcelos *et al.*, (2012) quienes determinaron el envejecimiento de *Hexaplex trunculus* con las marcas de crecimiento en el opérculo. En su estudio, los individuos criados en Portugal presentaron incrementos marginales muy variables sin un patrón estacional definido. Si bien, los incrementos de los individuos capturados en Túnez fueron variables, si es posible distinguir una tendencia a valores menores durante los meses de invierno, lo que sugiere una formación anual en esta población.

En otras especies de gasterópodos como en el caso de *Megastrea undosa* (Cupul-Magaña & Torres-Moye, 1996; Gluyas-Millán *et al.* 2000); *Neptunea arthritica* (Miranda *et al.*, 2008); *Buccinum isaotakii* (Ilano *et al.*, 2004) se ha reportado una periodicidad coincidente con lo encontrado en el presente estudio al encontrar también, a través del incremento marginal, la formación de los anillos de crecimiento una vez al año.

Crecimiento

Considerando que el incremento marginal sugiere una formación de marca cada año, se estimaron funciones de crecimiento por medio de regresión no lineal. Los resultados de estas estimaciones para el modelo de von Bertalanffy la $L_{\infty} = 14.1970$, $K = 0.0830$, $t_0 = 2.0148$ y $r^2 = 0.9904$ (tabla I.6), para el modelo de Gompertz $L_{\infty} = 13.0493$, $K = 0.1315$, $t_0 = 6.6013$ y $r^2 = 0.9904$ (tabla I.7) y por último el modelo Logístico donde

$L_{\infty}= 12.4726$, $K= 0.1780$, $t_0= 8.7921$ y $r^2= 0.9905$ (Tabla I.8). Se observó que los tres modelos (Figura I.13) tuvieron buen ajuste a los datos, sin embargo el mejor ajuste fue en el modelo de von Bertalanffy por el valor de la L_{∞} ya que el organismo de mayor talla que se capturó fue de 14.6 cm. A modo de comparación, esto concuerda con Baqueiro *et al.*, (1983) estudio hecho en *Hexaplex erythrostomus* de Bahía Concepción en B.C.S., donde se determinó el crecimiento por medio del modelo de von Bertalanffy estimando los parámetros por la técnica de Cassie: $L_{\infty}= 128.36$ mm y por marcaje-recaptura por el método de Ford-Walford: $L_{\infty}= 78.67$ mm; el organismo de mayor tamaño que capturaron fue de 123 mm. Por consiguiente, los parámetros que utilizaron fueron los de Cassie. Este estudio utilizó métodos indirectos (frecuencia de tallas) y directos (marcaje-recaptura múltiple) para estimar los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy.

Es importante, en el estudio de las pesquerías el entendimiento de la dinámica de la población verificar si hay la diferencia entre machos y hembras. Por esto se llevó a cabo el ajuste de las funciones a los datos de talla – edad tanto para machos como para hembras (Tabla I.9). Se observó que el organismo más pequeño que se capturó fue de 7 años el cual fue hembra y el más grande fue un macho de 26 años. Cabe mencionar que los buzos extraen las tallas comerciales pero en ocasiones capturan tallas pequeñas, las cuales se incorporaron a la muestra.

En el análisis de crecimiento para las hembras los parámetros de ajustaron por regresión no lineal en los tres modelos, von Bertalanffy $R^2= 0.9902$ y $L_{\infty}= 12.5315$ (Tabla I.12), en Gompertz $R^2= 0.9902$ y $L_{\infty}= 11.7405$ (Figura I.15) y por último el modelo Logístico $R^2= 0.9903$ y $L_{\infty}= 11.3386$ (Figura I.15). Los resultados de las regresiones para las hembras se muestran en las Tablas I.12 a I.14 de acuerdo con los resultados de la R^2 se podría inferir que el mejor ajuste es en el modelo Logístico, sin embargo por el resultado de la L_{∞} el mejor ajuste se dio en el modelo de von Bertalanffy que también se observa en la Figura I.15.

En los machos se pudieron estimar los parámetros de los modelos de Gompertz $R^2= 0.9913$ y $L_{\infty}= 29.2826$ y Logístico $R^2= 0.9913$ y $L_{\infty}= 20.3505$, pero el modelo de von Bertalanffy no se pudo ajustar por medio de la regresión no lineal. Las Tablas I.10 y I.11 presentan los valores numéricos de los ajustes de las funciones de Gompertz y Logística para los machos y su versión gráfica se incluye en la Figura I.14. Puede apreciarse que en estos dos últimos casos, los resultados no parecen tan apropiados considerando la baja significancia de los estimadores paramétricos, sobre todo el alto

valor de la longitud asintótica. En algunos casos como en el trabajo de Chen y Soong (2002) el modelo de crecimiento que ajustaron en *Coralliophila violacea* fue Gompertz. Esta función es una curva sigmoideal asintótica antisimétrica que se ha empleado exitosamente para describir la talla (o el peso) a la edad de numerosos organismos. Ellos al igual que en el presente trabajo, determinaron la edad en los opérculos de los gasterópodos; la diferencia es que los organismos que utilizaron fueron marcados y recapturados. Katsanevakis (2007) menciona que para el mejillón *Pinna nobilis* el mejor ajuste se dio en los modelos de Gompertz y Logístico. Asimismo Aragón-Noriega (2012) en otra especie de molusco *Atrina maura* (Bivalva: Pinnidae) ajustó varios modelos de crecimiento para encontrar el mejor y concluyó que en orden decreciente de mejor ajuste fue Gompertz, Logístico y (por último) von Bertalanffy.

Retróculo

Este método consiste en estimar las longitudes que tuvieron los individuos en épocas pasadas utilizando las relaciones morfométricas que se presentan entre el tamaño del organismo con las medidas lineales de las partes duras tales como las escamas u otolitos (Gómez-Márquez, 1994). En primer lugar se calculó la relación longitud de la concha con la medida de cada radio en donde la regresión cuadrática dio el mejor ajuste a estos datos (Tabla I.15). En la representación gráfica se observa la relación (Figura I.16); una vez obtenida la regresión se procede a realizar el retrocálculo ($l = 2.65 + .01740R + 0.0024R^2$; $R =$ radio a cada marca). Como consecuencia de este análisis se mostró un gradual incremento en las longitudes retrocalculadas con permanencia en la misma magnitud en las longitudes de la concha para cada edad entre las edades de 1 a 3 (3 cm), de 4 a 6 (4 cm), de 7 y 8 (5 cm), de 9 a 11 (6 cm), de 12 y 13 (7 cm), 14 y 15 (8 cm), de 16 a 18 (9 cm), de 19 a 22 y 24 (10 cm) y por último 23, 25 y 26 (11 cm) (Tabla I.16). Este patrón hasta cierto punto obedece al cambio en las tasas de crecimiento – bajas, mayores y bajas- por lo que pudieron ajustarse al modelo de von Bertalanffy y a los modelos de crecimiento sigmoideales (Gompertz y Logístico).

Con la información del retrocálculo se ajustó, primeramente, a toda la muestra las funciones de crecimiento por medio de regresión no lineal (simple) donde el mejor ajuste tomando en cuenta la cercanía de la longitud infinita estimada con la retrocalculada (11.68), se obtuvo con modelo Logístico con $L_{\infty} = 12.9071$ (Tabla I.19), seguido por el de Gompertz con $L_{\infty} = 14.7002$ (Tabla I.18) y por último el de von

Bertalanffy con $L_{\infty} = 23.3821$ (Tabla I.17) (Figura I.17). Se pudo realizar el ajuste de los parámetros a estos modelos de crecimiento debido al gradual aumento de la talla con la edad con ligera desviación de curvas sigmoidales. Por esto, se ajustó el modelo de von Bertalanffy.

El análisis también se realizó por sexos y en el caso de los machos también la regresión cuadrática dio el mejor ajuste a los datos de longitud de la concha-radio total del opérculo (Tabla I.20) (Figura I.18) y la regresión dio como resultado $l = 2.95 + .01619R + 0.0025R^2$; $R = \text{radio a cada marca}$, una vez obtenida la regresión se observó una similitud de la longitud de la concha con los radios de los opérculos en los cuales las edades 1 y 2, de 3 a 5, de 6 a 8, 9 y 10, de 11 a 13, 14 y 15, de 16 a 18, sin embargo de 19 a 26 existe traslape entre la longitud de la concha esto debido a que el crecimiento disminuye conforme *H. princeps* envejece (Tabla I.21).

Una vez con el retrocálculo realizado se ajustaron por regresión lineal (simple) y ponderada los modelos de crecimiento y como consecuencia, en machos el mejor modelo se observó en los ajustes no lineales (simple) primero Logístico $L_{\infty} = 13.0406$; $r^2 = 0.9997$ (Tabla I.24), en segundo lugar Gompertz $L_{\infty} = 14.8799$; $r^2 = 0.9995$ (Tabla I.23) y por último von Bertalanffy $L_{\infty} = 23.5487$; $r^2 = 0.9992$ (Tabla I.22) la representación gráfica (Figura I.20) muestra que los tres modelos representan adecuadamente a los datos observados, si bien es posible notar una tendencia sigmoidal en los puntos, lo que explica la secuencia observada de adecuación de ajuste de los modelos. En relación al ajuste por regresión no lineal ponderada no se pudieron ajustar los parámetros al modelo de von Bertalanffy y para el caso del modelo de Gompertz se obtuvo $L_{\infty} = 23.9649$ (Tabla I.25) y del Logístico $L_{\infty} = 15.3251$ (Tabla I.26) siendo este último el de mejor ajuste (considerando la concordancia entre la longitud asintótica y la longitud máxima retrocalculada).

Así mismo, para las hembras se realizó la regresión cuadrática para la relación del largo de la concha y el radio del opérculo (Tabla I.27, Figura I.21). Las longitudes retrocalculadas de acuerdo a la regresión cuadrática $l = 2.8061 + .1578R + 0.0027R^2$; $R = \text{radio a cada marca}$ (Tabla I.28) mostraron semejanzas en unidades (cm) entre las edades de 1 a 3, 4 a 6, 7 a 9, 10 y 11, 12 y 13, 14 y 15, 16 a 19, 20 a 22, (la edad 26 se asignó como posición equivalente a los machos) de nuevo sugiriendo un crecimiento lento a edades menores y mayores, patrón compatible con una curva sigmoidal de crecimiento para *H. princeps*.

Con los valores obtenidos del retrocálculo se realizó el análisis del ajuste de los modelos de crecimiento por regresión no lineal simple y ponderada; en el caso del análisis con la regresión no lineal (simple) resultó que el mejor ajuste considerando los valores de la longitud asintótica y de r^2 se llevó a cabo en el modelo Logístico $L_{\infty}= 13.9836$; $r^2= 0.9997$ (Tabla I.31), seguido por Gompertz $L_{\infty}= 17.0029$; $r^2= 0.9997$ (Tabla I.30) y por último von Bertalanffy $L_{\infty}= 46.7539$; $r^2= 0.9995$ (Tabla I.29) y se observa esto con la representación gráfica (Figura I.22). Aunado a esto el modelo Logístico es mejor que Gompertz dado que el largo de la concha mayor fue de 12.2431 cm, y esto se aproxima más a la realidad y a que no se capturó ningún organismo mayor de 13 cm. Por otro lado, al igual que en los machos, el análisis del ajuste no lineal (ponderado) no se pudo realizar para el modelo de von Bertalanffy y consecuentemente el modelo Logístico donde $L_{\infty}= 14.9441$; $r^2= 0.9998$ (Tabla I.33) y el de Gompertz $L_{\infty}= 23.9563$; $r^2= 0.9997$ (Tabla I.32) fueron los mejores ajustes en orden decreciente de adecuación (Figura I.23).

Comparación de funciones de crecimiento entre sexos

Para comparar las funciones de crecimiento de machos y hembras se utilizó la prueba multivariada de T^2 de Hotelling. Esta prueba se basa en los vectores de los valores paramétricos y sus matrices de varianza-covarianza suponiendo una distribución de probabilidad multivariada conjunta. Así pues, toma las diferencias entre los valores paramétricos considerando las covarianzas entre los parámetros (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Gómez-Márquez *et al.*, 2016). En el presente estudio se obtuvo en von Bertalanffy (Tabla I.34) que el valor de T^2 calculado (184.4681) es mayor que el valor de tablas (13.3142) por lo que se rechaza la hipótesis de que el vector de parámetros de las curvas entre hembras y machos son iguales. Además ningún intervalo de confianza para las diferencias entre los valores de L_{∞} , K y t_0 contuvo al cero por lo que, en consecuencia, existen diferencias significativas. Por último los valores de F crítica determinaron que la mayor influencia para determinar las diferencias entre machos y hembras fueron primeramente los valores de K , seguidos por los de L_{∞} y finalmente t_0 . Por otro lado esta prueba se ha utilizado en otras especies del Pacífico como *Astraea undosa* (Wood, 1828) (Saito-Quezada, 2010) donde se hizo el análisis con opérculos pulidos y no pulidos y en *Opetostoma pseudodon* (Burrow, 1815) (Guzmán-Urieta, 2015) que se realizó el análisis para comparar entre machos y hembras. En ambos trabajos se realizó sólo en el modelo de von Bertalanffy y se observaron también diferencias significativas entre los parámetros de los modelos macho-hembra.

Para este trabajo y para la comparación de los modelos ajustados a datos de hembras y machos se adaptó el programa para la prueba de Hotelling de comparación de curvas de von Bertalanffy de Bernard (1981) descritas en Salgado-Ugarte, *et al.* (2005) para aplicarlas a los modelos de Gompertz y Logístico. Como consecuencia, en el modelo de Gompertz (Tabla I.35) los valores obtenidos de T^2 calculada (310.4933) y la T^2 de tablas (13.3142) indican el rechazo de la hipótesis nula de igualdad ($P < 0.05$); así mismo, los intervalos de confianza de L_∞ , K , t_0 indican que existen diferencias en el crecimiento entre machos y hembras; los valores de F crítica indicaron que $t_0 = 52.4376$ tiene más influencia para la determinación de las diferencias entre las curvas, seguida de $L_\infty = 36.4689$ y $K = 25.1889$ subsecuentemente.

Por otro lado en la Logística (Tabla I.36), la prueba mostró que la T^2 calculada de 407.4279 fue mayor que la T^2 de tablas (13.3142) por lo cual se rechaza la hipótesis nula de igualdad de parámetros y los intervalos de confianza para L_∞ , K y t_0 no pasan por el cero lo que confirma las diferencias del crecimiento entre machos y hembras. Además, los valores de F crítica nos indicaron que $t_0 = 65.5865$ tiene más influencia para la determinación de las diferencias entre las curvas, seguida de $L_\infty = 39.5767$ y $K = 21.5251$.

Otro enfoque para analizar las diferencias en crecimiento son las pruebas de razón de verosimilitud (PRV), donde los parámetros de los modelos pueden compararse usando este método. Estas estimaciones son deseables porque son consistentes, asintóticamente normales y asintóticamente alcanzan el valor menor posible de la varianza (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Kimura, 1980; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Gómez-Márquez *et al.*, 2016). Para la FCVB (Tabla I.37), se observó que al comparar los valores del caso sin restricciones (ecuaciones separadas) con las estimaciones de una sola ecuación el valor de $P = 0.030$ señala diferencias significativas entre los modelos y por tanto se rechaza la hipótesis nula de igualdad. Las comparaciones entre los valores correspondientes de L_∞ indicaron diferencias ($P = 0.0439$), los parámetros de curvatura K son diferentes con una significancia del 1 % ($P = 0.053$), pero no así para las t_0 ($P = 0.385$) que no mostraron diferencias. Por tanto, es posible afirmar que los modelos de crecimiento de machos y hembras son diferentes. Las expresiones de crecimiento también se compararon por medio de las pruebas de verosimilitud propuestas por Roff (2006) (Tabla I.38), las cuales resultaron en diferencias de las expresiones separadas para cada sexo ($P = 0.047$) como lo obtenido con las pruebas anteriores de T^2 de Hotelling, y razón de verosimilitud, sin embargo

los parámetros L_{∞} ($P = 0.597$) y t_0 ($P = 0.416$) no mostraron diferencias significativas, siendo sólo K ($P = 0.071$) el parámetro que manifestó una diferencia significativa al 1% entre machos y hembras.

Otros trabajos han utilizado estas pruebas para la comparación de funciones de crecimiento entre dos grupos de datos. Saito-Quezada (2010) las utilizó para comparar las funciones de crecimiento de von Bertalanffy obtenidas por dos métodos de lectura de opérculos (pulidos y sin pulir) del caracol *Astraea undosa* de Baja California Sur y Guzmán-Urieta (2015) para comparar expresiones de von Bertalanffy de machos y hembras del caracol *Opeatostoma pseudodon*. En ambos reportes se observaron diferencias significativas entre los parámetros de L_{∞} , K y t_0 entre sexos de manera semejante a las encontradas en el presente estudio.

En lo que sigue, se hará referencia a las pruebas anteriores pero modificadas para comparar expresiones diferentes a la de von Bertalanffy. En cuanto al modelo de Gompertz la prueba de razón de verosimilitud Kimura (1980) (Tabla I.39), el valor de ($P = 0.005$) indicó que diferencias entre los machos y hembras, aunado a que los valores de L_{∞} ($P = 0.022$), K ($P = 0.058$) y t_0 ($P = 0.006$) mostraron diferencias significativas lo que indicó claramente que el crecimiento entre machos y hembras no es igual; esto se confirma con el resultado de la prueba de T^2 de Hotelling. La prueba de máxima verosimilitud Roff (2006) (Tabla I.40) indicó diferencia entre los modelos en general ($P = 0.009$) así como la existencia de diferencias significativas para los parámetros L_{∞} ($P = 0.032$) y t_0 ($P = 0.01$); para K ($P = 0.078$) sólo se rechaza la hipótesis de igualdad al 1 %.

Para el modelo Logístico la prueba de razón de verosimilitud Kimura (1980) (Tabla I.40), tuvo una $P = 0.001$, lo que indicó diferencias entre los machos y hembras. Ésto se confirma con la prueba de T^2 de Hotelling, con valores para las diferencias de L_{∞} ($P = 0.022$) y t_0 ($P = 0.006$) que mostraron diferencias altamente significativas entre el crecimiento de machos y hembras, si bien el valor de K ($P = 0.083$) sólo indicó diferencias con 1% de significancia. Al igual que en los otros modelos se aplicó la prueba con la propuesta de Roff (2006) (Tabla I.42). El valor de significancia para la diferencia entre los modelos en general fue ($P = 0.002$) lo que indica la existencia de diferencias significativas, lo mismo que para los parámetros L_{∞} ($P = 0.024$) y t_0 ($P = 0.004$), sin embargo la comparación de los valores de K ($P = 0.106$) no llevó al rechazo de la hipótesis de igualdad. Dado que las curvas logísticas de crecimiento para cada sexo mostraron ser el mejor ajuste en los diferentes valores de la longitud asintótica

(Figura I.24), se hace notar que las hembras alcanzan el mayor valor asintótico de crecimiento en longitud.

Finalmente y para complementar la manera de selección de modelo que mejor describe el patrón de crecimiento de *H. princeps* se utilizó el Criterio de Información de Akaike (Akaike Information Criterion, *AIC*). Las métricas de los criterios de información simples combinan una medida de la “falta de ajuste” de un modelo a los datos con una penalización para el número de parámetros (k) en ese modelo. La “falta de ajuste” de un modelo es igual a dos veces el inverso de la función de verosimilitud (FV) para los datos y el modelo, evaluada en los parámetros que maximizan la FV . Los parámetros que maximizan la FV minimizarán dos veces el inverso de esa función. El *AIC* usa $2k$ como la penalización. Valores bajos del *AIC* indican un mejor modelo (Ogle, 2016). Otra forma de explicar la acción de los criterios de información es que en cierto modo, no buscan el modelo que mejor se ajusta sino el que menos información pierde de todos los modelos considerados (Martínez *et al*, 2009). La Tabla I.44 presenta los valores del Criterio de Información de Akaike (*AIC*) para los diferentes modelos considerados en este estudio. Resulta interesante observar que para los datos en conjunto, el mejor modelo es el de von Bertalanffy (1782.112) seguido por Gompertz y finalmente el Logístico. Para los modelos con sexos separados, tanto en machos como hembras el mejor modelo fue el Logístico.

En breve, los resultados del presente estudio sugieren la posibilidad de que *H. princeps* viva alrededor de veinte años, con un crecimiento diferente entre machos y hembras, las cuales, a largo plazo, alcanzan tallas mayores y ambos con aumento lento en longitud al principio, acelerado a edades intermedias y de nuevo lento en los individuos de más edad.

Capítulo II

Índices Morfofisiológicos de *Hexaplex princeps*

INTRODUCCIÓN

El estudio de la reproducción es un tópico fundamental en las ciencias pesqueras. Se han establecido varios métodos para llevar a cabo este objetivo que van desde procedimientos histológicos detallados hasta índices derivados de medidas corporales (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Jaramillo *et al.* (1993) y Rodríguez (1992), mencionan que el índice gonadosomático (*IGS*) está directamente relacionado con el estado de desarrollo gonádico, ya que relaciona el peso de la gónada con el peso total del organismo. Este índice alcanza un valor máximo justo antes del desove y cada pico indica el número posible de desoves en un año. Aunado a que son indicadores de estrés o de actividad sexual. Los índices de condición dan la pauta para determinar actividades fisiológicas de los organismos, tales como crecimiento, reproducción y secreción, debido a que la proporción de tejido del cuerpo puede presentar grandes variaciones, dependiendo de la actividad sexual y metabólica del organismo. En este sentido, Lucas y Beninger (1985) clasifican estos índices de condición en dos grupos: estáticos y dinámicos. Los estáticos son generalizados y son aplicables a la mayoría de los organismos a nivel de órganos. Los dinámicos son determinados en un período de tiempo y para un conjunto de individuos, proporcionan información acerca de los cambios fisiológicos de los organismos que integran la población y son útiles para realizar estudios de biología pesquera, ecológicos y para evaluar una población. Webber y Giese (1969) concluyen que en gasterópodos el índice de condición es un buen indicador del estado de madurez ya que estos organismos no almacenan sus reservas en la gónada, si no en la glándula digestiva y el musculo. Por lo tanto, el incremento en el volumen de la gónada, es un incremento de gametos en maduración. En algunos gasterópodos la gónada está embebida en la glándula digestiva como es el caso de *Hexaplex trunculus* (Vasconcelos *et al.*, 2008; Gharsallah *et al.*, 2010; Elhasni *et al.*, 2010), *Turbinella angulata* (Santos-Valencia *et al.*, 2009).

MATERIAL Y MÉTODO

Para el **Índice de Condición (IC)** se consideró el peso del callo (pie) expresado como un porcentaje del peso corporal, para tener el seguimiento del grado de bienestar de los individuos en el periodo de estudio.

El **Índice Gónada-Glándula (IGG)** se calculó con el peso de la espiral visceral (gónada+glándula digestiva) expresado como un porcentaje del peso corporal (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Vasconcelos et al. 2012).

Como alternativa a los índices morfofisiológicos (*IC, IGG*) se utilizó el **Análisis Multivariado de Covarianza (ANMUCOVA)** y se analizaron las medias mensuales ajustadas por tamaño (largo de la concha como covariada) de los pesos de la espiral visceral y el peso del callo. Para asegurar la linealidad de las relaciones, la homogeneización de las varianzas y evitar el uso de valores negativos se utilizó la transformación logarítmica (neperiana) y multiplicación de los valores originales por una constante (10^6) (García-Berthou y Moreno Amich, 1993; Salgado-Ugarte, 1995; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

Tabla II.1.- Resumen del número de individuos por sexo y por fecha			
	Sexo		
Fecha	Hembras	Machos	Total
23/02/2012	11	15	26
22/03/2012	16	18	34
26/04/2012	5	6	11
18/05/2012	4	9	13
15/06/2012	14	9	23
20/07/2012	2	6	8
23/08/2012	17	8	25
28/09/2012	67	42	109
26/10/2012	12	18	30
24/11/2012	12	13	25
26/04/2013	26	20	46
23/08/2013	4	10	14
25/10/2013	5	9	14
22/11/2013	22	16	38
24/01/2014	53	40	93
21/02/2014	0	2	2
21/03/2014	10	16	26
25/04/2014	27	33	60
23/05/2014	26	27	53
15/08/2014	17	25	42
24/10/2014	9	4	13
28/11/2014	25	32	57
21/12/2014	5	7	12
Total	389	385	774

Para reducir el ruido y aclarar los patrones en las tendencias de los valores de los índices y las medias ajustadas se empleó un suavizador no lineal resistente, especificado por las siguientes siglas: 4253eh,doble, que significa el uso de medianas corredizas de amplitud 4, seguidas por medianas corredizas de amplitud 2, 5 y 3; ajuste de valor terminal (e), promedio móvil ponderado “Hanning” y aplicación del mismo tratamiento (4253eh) a los residuales para adicionarlos a los valores obtenidos (doble) según lo recomendado por Tukey (1977), Velleman (1980), Velleman y Hoaglin (1981), Goodall (1990), Salgado-Ugarte y Curts-García (1992, 1993), Salgado-Ugarte (1992, 2013, 2017). Al requerir estos procedimientos secuencias completas faltantes se utilizó un procedimiento de interpolación simple (media aritmética) entre valores adyacentes a los faltantes.

RESULTADOS

Se inició con el análisis de los índices morfofisiológicos. Se presentan los índices de condición (peso callo/ peso total \times 100) y el índice gónada-glándula (peso de la espiral visceral / peso total \times 100). La Tabla II.1 presenta el resumen de individuos de cada sexo y el total por fecha de colecta. Se analizaron 774 individuos de los cuales 389 fueron hembras y 385 machos colectados del 23 de febrero de 2012 al 21 de diciembre de 2014 (Tabla II.1). Las Tablas II.2 y II.3 muestran el número de organismos para los cuales fue posible el cálculo de los índices respectivos. Este número varió debido a que en algunas ocasiones no fue posible pesar todas las estructuras involucradas.

Tabla II.2.- Resumen del número de individuos por sexo y por fecha para el cálculo del Índice de Condición (IC)			
Fecha	Sexo		Total
	Hembras	Machos	
23/02/2012	11	15	26
22/03/2012	16	18	34
26/04/2012	-	-	-
18/05/2012	4	9	13
15/06/2012	14	9	23
20/07/2012	2	6	8
23/08/2012	17	8	25
28/09/2012	67	42	109
26/10/2012	12	18	30
24/11/2012	12	13	25
26/04/2013	26	20	46
23/08/2013	4	10	14
25/10/2013	5	9	14
22/11/2013	22	16	38
24/01/2014	53	40	93
21/02/2014	0	2	2
21/03/2014	10	16	26
25/04/2014	27	33	60
23/05/2014	26	27	53
15/08/2014	17	25	42
24/10/2014	9	4	13
28/11/2014	25	32	57
21/12/2014	5	7	12
Total	384	379	763

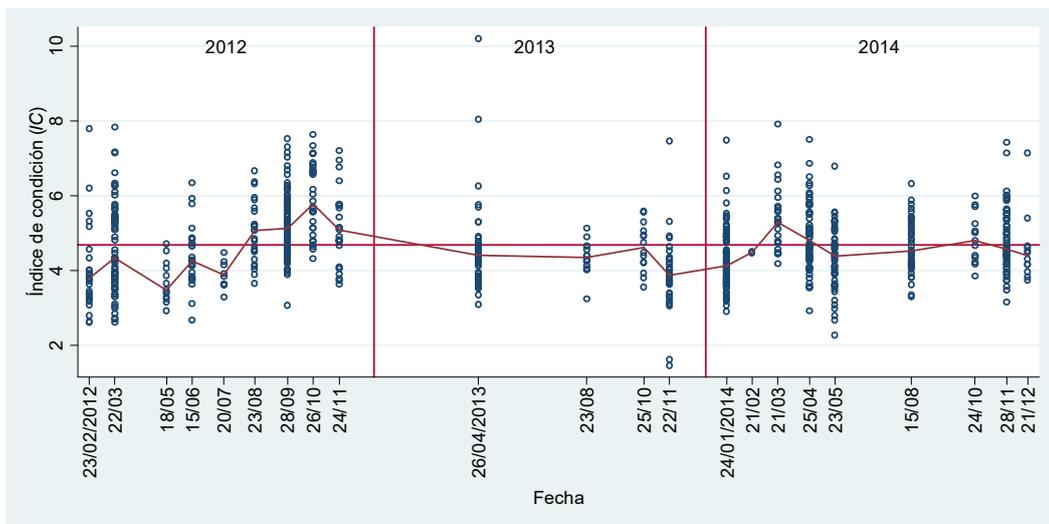


Figura II.1. Índice de condición (*IC*) para el total de individuos de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están conectados linealmente. La línea horizontal es el promedio total.

Tabla II.3. Resumen del número de individuos por sexo y por fecha para el cálculo del Índice Gónada-Glándula (*IGG*).

Fecha	Sexo		Total
	Hembras	Machos	
23/02/2012	-	-	-
22/03/2012	-	-	-
26/04/2012	-	-	-
18/05/2012	-	-	-
15/06/2012	-	-	-
20/07/2012	-	-	-
23/08/2012	-	-	-
28/09/2012	-	-	-
26/10/2012	-	-	-
24/11/2012	12	13	25
26/04/2013	26	20	46
23/08/2013	4	10	14
25/10/2013	5	9	14
22/11/2013	22	16	38
24/01/2014	53	40	93
21/02/2014	0	2	2
21/03/2014	10	16	26
25/04/2014	27	33	60
23/05/2014	26	27	53
15/08/2014	17	25	42
24/10/2014	9	4	13
28/11/2014	25	32	57
21/12/2014	5	7	12
Total	241	254	495

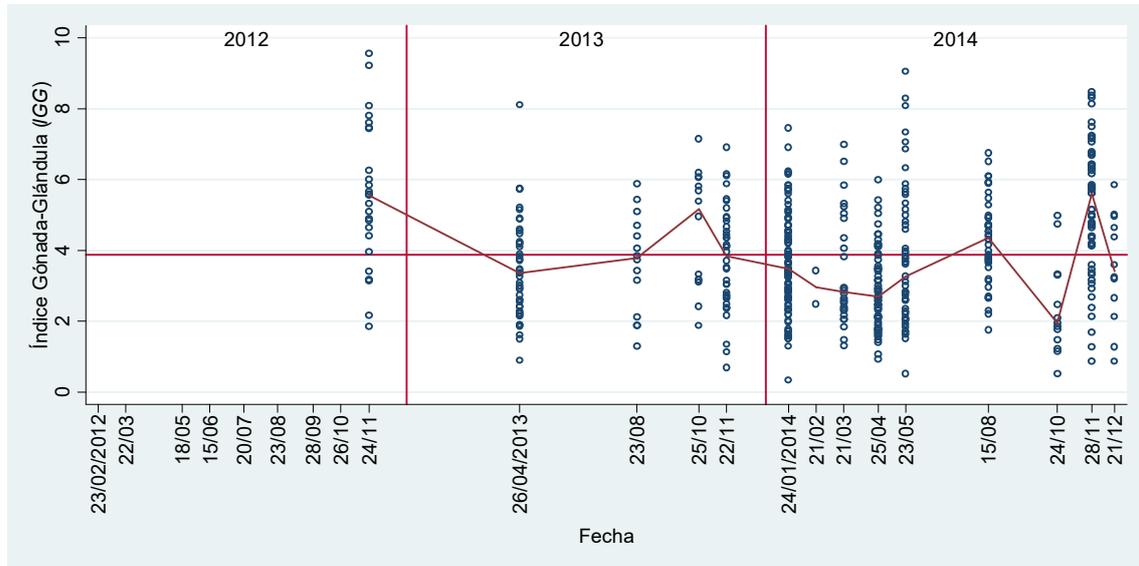


Figura II.2. Índice Gónada-Glándula (*IGG*) para el total de individuos de *H. princeps* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están unidos linealmente y la línea horizontal es el promedio total.

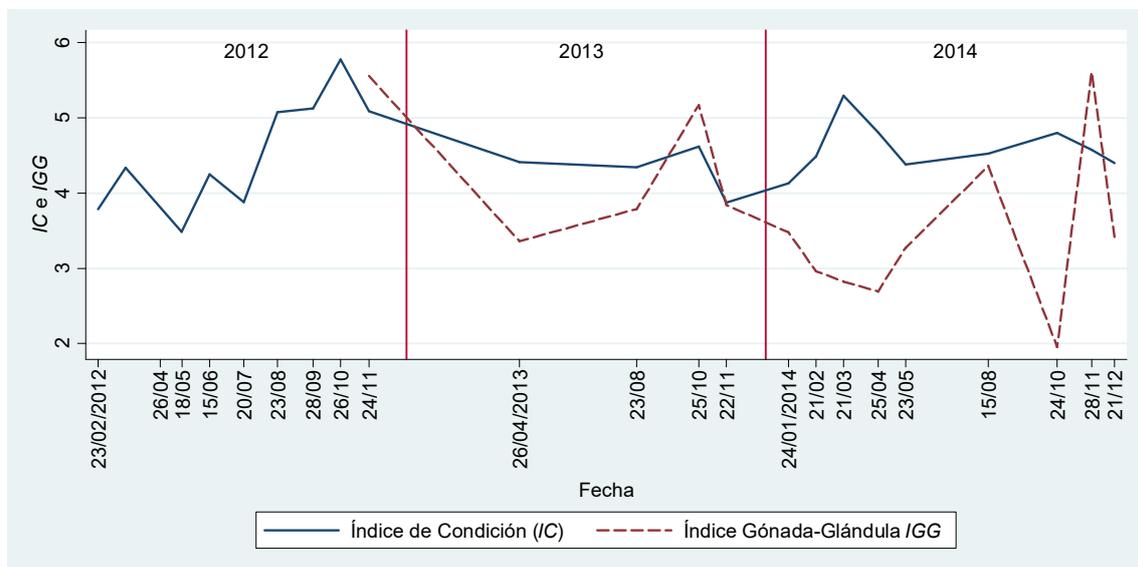


Figura II.3. Gráfico de comparación de los valores medianos de los dos índices (*IC* e *IGG*) considerados.

Índices por sexo

El análisis de los índices se llevó a cabo también para cada sexo. Los gráficos de los valores puntuales y medianos (conectados por una línea) por fecha de colecta se presentan en las siguientes figuras: Condición II.4 y II.5; Gónada-Glándula II.6 y II.7.

Índice de Condición (IC)

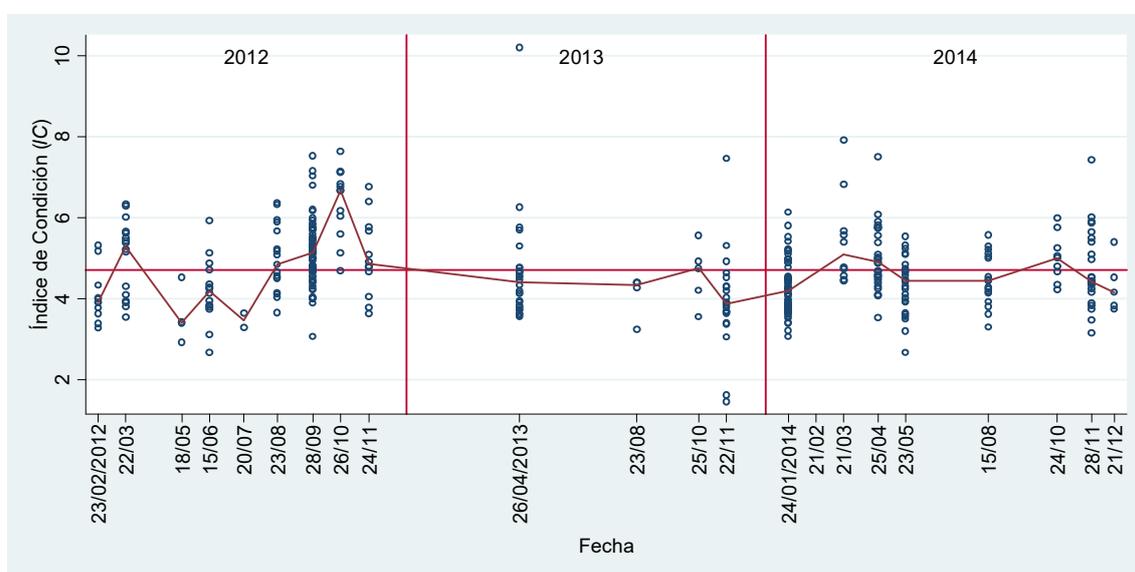


Figura II.4. Índice de condición (IC) para las hembras de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están conectados linealmente y la línea horizontal es el promedio total.

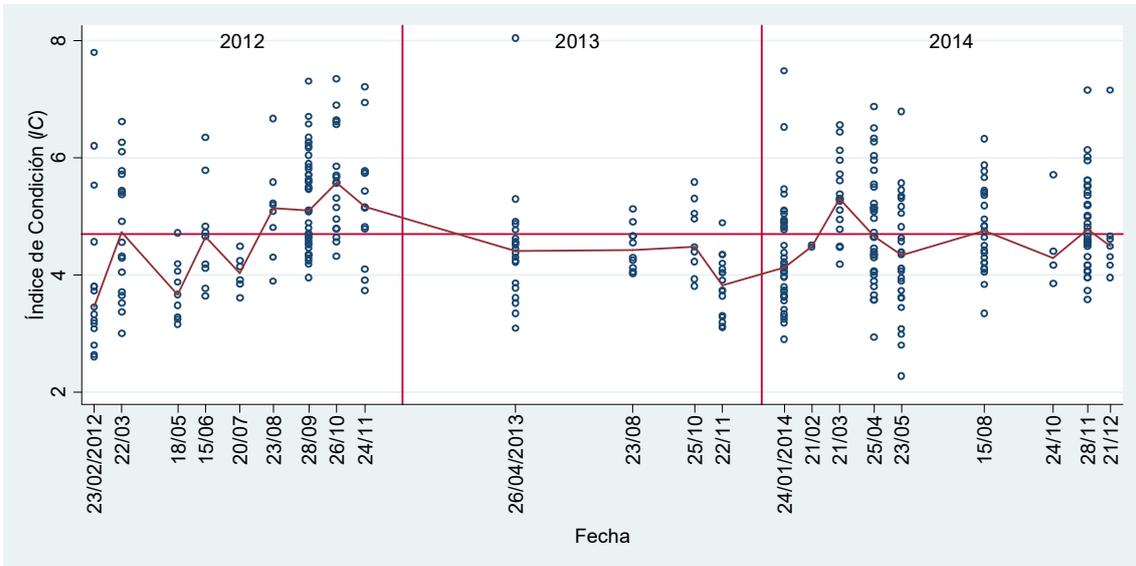


Figura II.5. Índice de condición (IC) para los machos de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta. La línea une los valores medianos de cada colecta.

Índice Gónada-Glándula

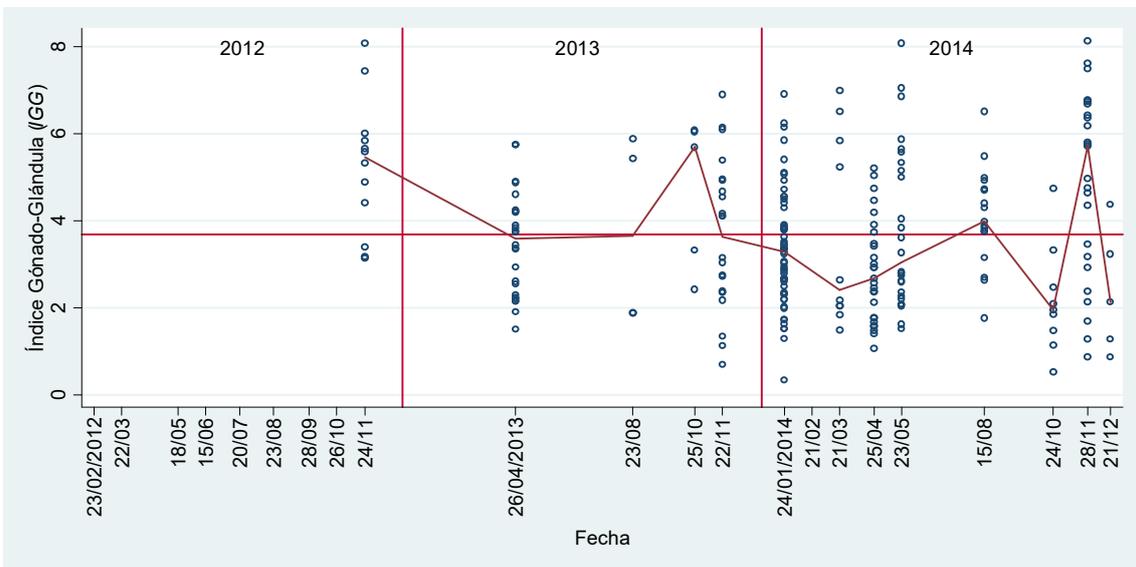


Figura II.6. Índice Gónada-Glándula para las hembras de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están conectados linealmente y la línea horizontal es el valor promedio.

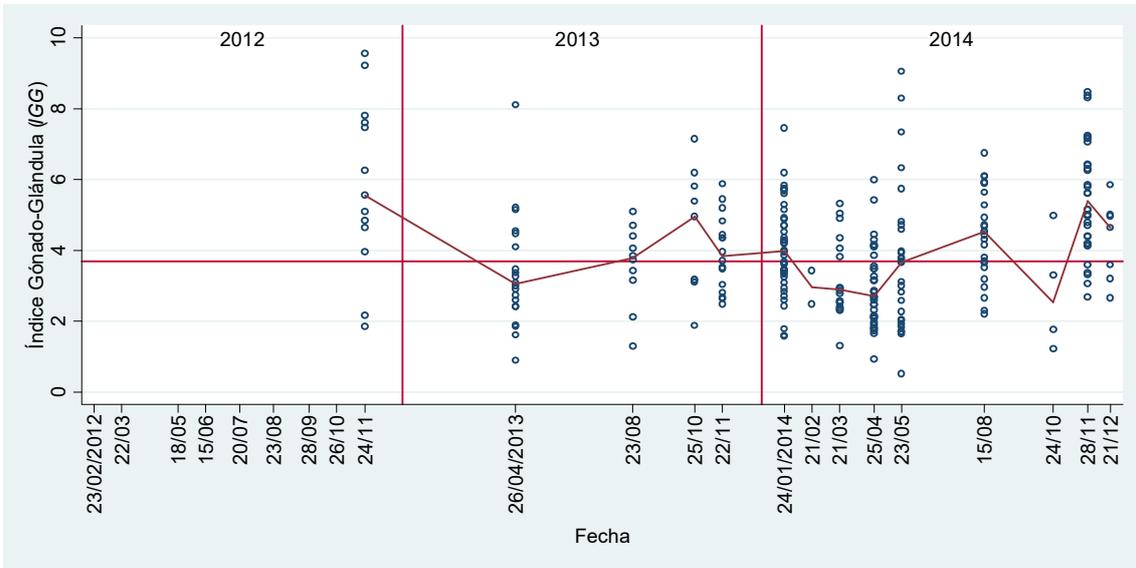


Figura II.7. Índice Gónada-Glándula para los machos de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están conectados linealmente y la línea horizontal es el valor promedio.

Comparación del Índice de Condición con el Índice Gónada-Glándula

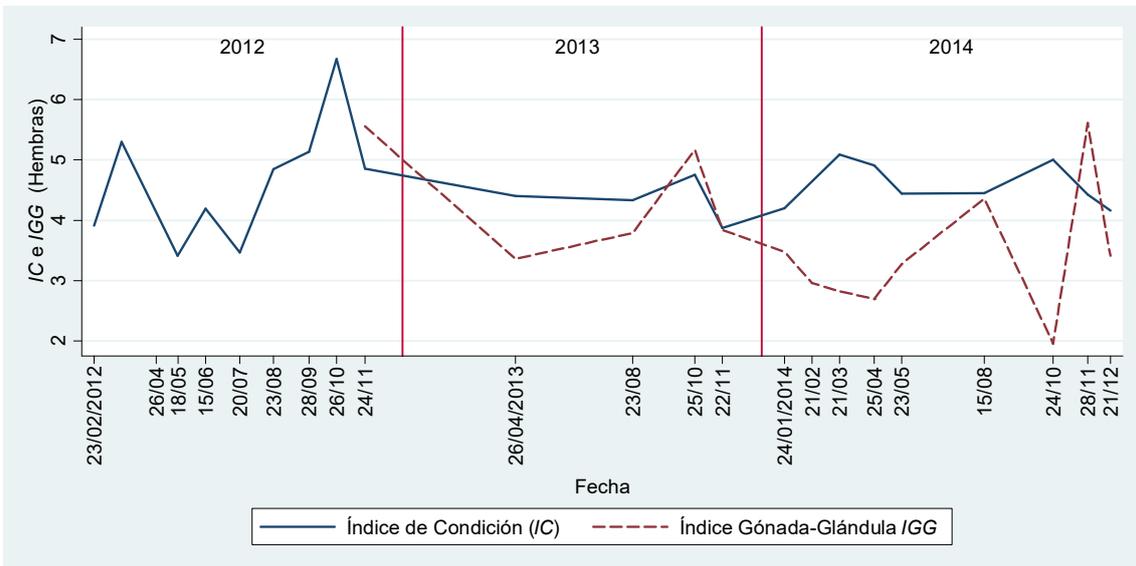


Figura II.8. Comparación de los valores medianos del Índice de Condición (IC) y del Índice Gónada-Glándula (IGG) para las hembras de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta.

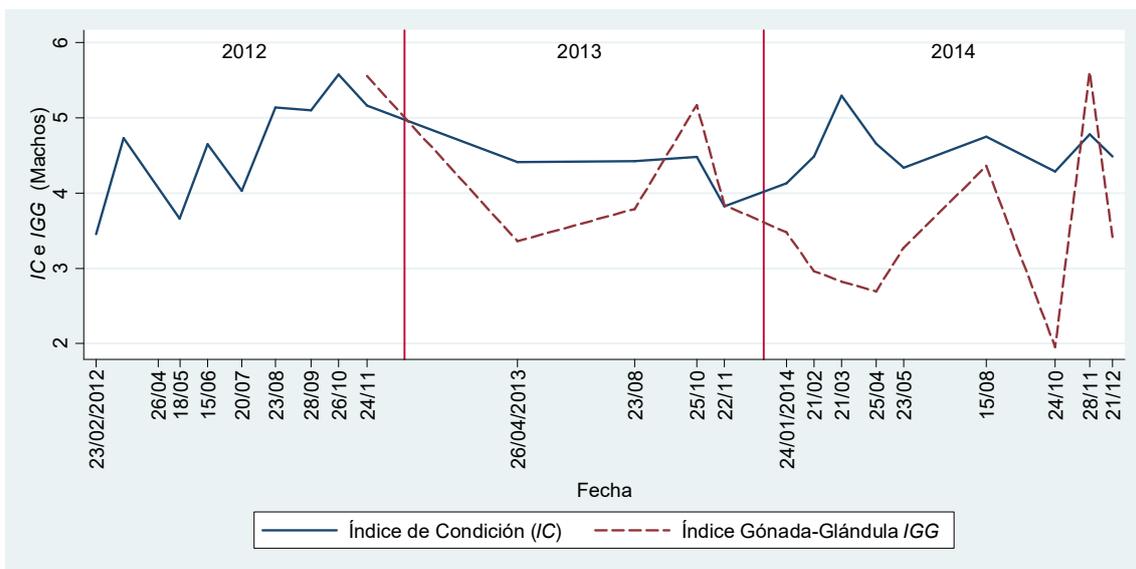


Figura II.9. Comparación de los valores medianos del Índice de Condición (IC) y del Índice Gónada-Glándula (IGG) para los machos de *Hexaplex princeps* por fecha de colecta.

Análisis multivariado de covarianza.

El número de individuos considerados para este análisis se muestran en la Tabla II.5. En ella se incluyen aquellos en las que fue posible medir las variables consideradas: largo de la concha, peso de la gónada, peso del callo, peso del complejo gónada-glándula digestiva y peso blando.

Tabla II.5. Número de individuos considerados para el Análisis Multivariado de Covarianza (ANMUCOVA)			
Fecha	Hembras	Machos	Total
26/04/2013	26	20	46
23/08/2013	4	10	14
25/10/2013	5	9	14
22/11/2013	22	16	38
24/01/2014	53	40	93
21/02/2014	0	2	2
21/03/2014	10	16	26
25/04/2014	27	33	60
23/05/2014	26	27	53
15/08/2014	17	25	42
24/10/2014	9	4	13
28/11/2014	25	32	57
21/12/2014	5	7	12
Total	229	241	470

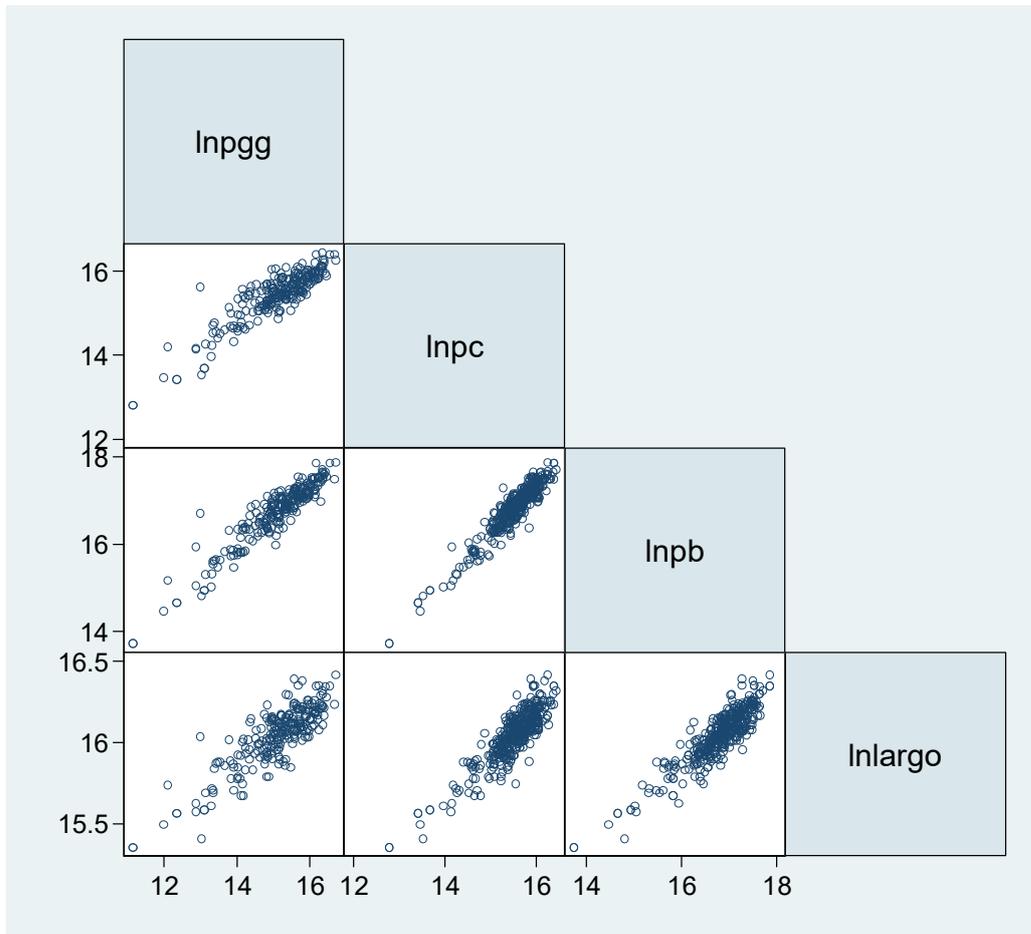


Figura II.10. Matriz de gráficos de dispersión (mitad) para los datos de las hembras de *H. princeps*; \lnpgg = Logaritmo natural del peso de gónada; \lnpc = Logaritmo natural del peso de callo; \lnpb = Logaritmo natural del peso blando; \lnlargo = Logaritmo natural del largo de la concha.

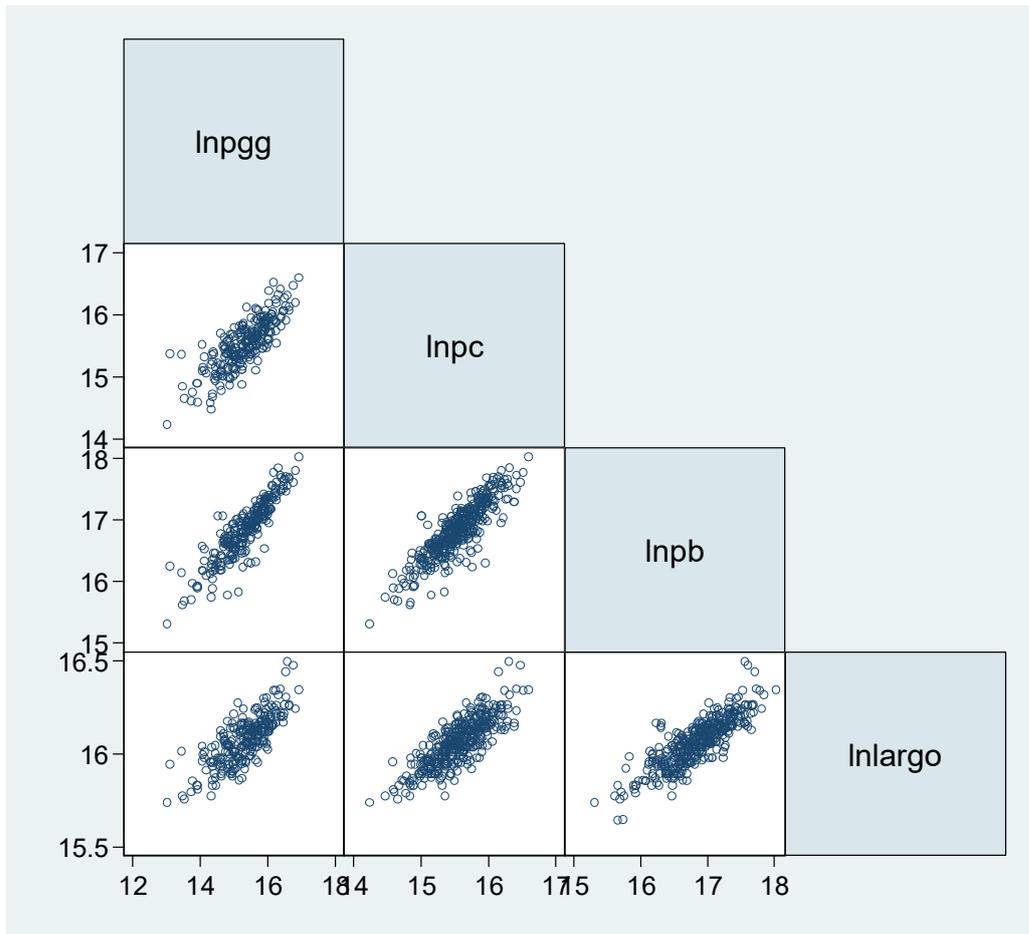


Figura II.11. Matriz de gráficos de dispersión (mitad) para los datos de los machos de *H. princeps*; lnpgg = Logaritmo natural del peso de gónada; lnpc = Logaritmo natural del peso de callo; lnpb = Logaritmo natural del peso blando; lnlargo = Logaritmo natural del largo de la concha.

En el diseño preliminar, la interacción de factor con covariada resultó significativa en las hembras y se incluyó en el análisis. Para los machos, esta interacción no fue significativa, por lo que en el diseño final no se incluyó.

Los resultados se presentan en las Tablas II.6 (hembras) y II.7 (machos).

Fuente	Criterio		gl	gl(F)	F	P	
Modelo	W	0.0530	25	(75,637.6)	14.20	0.0000	a
	P	1.4306		(75,645)	7.84	0.0000	a
	L	9.9238		(75,635)	28.01	0.0000	a
	R	9.2051		(25,215)	79.16	0.0000	u
Residual			215				
Fecha	W	0.7684	12	(36,630.1)	1.63	0.0124	a
	P	0.2481		(36,645)	1.62	0.0140	a
	L	0.2803		(36,635)	1.65	0.0110	a
	R	0.1776		(12,215)	3.18	0.0003	u
LnLargo	W	0.3684	1	(3,213)	121.73	0.0000	e
	P	0.6316		(3,213)	121.73	0.0000	e
	L	1.7146		(3,213)	121.73	0.0000	e
	R	1.7146		(3,213)	121.73	0.0000	e
Interacción	W	0.7707	12	(36,630.1)	1.61	0.0143	a
	P	0.2455		(36,630.1)	1.60	0.0160	a
	L	0.2769		(36,630.1)	1.63	0.0127	a
	R	0.1751		(12,215)	3.14	0.0004	u
Residual			215				
Total			240				

e = exacto, a = aproximado, u = límite superior en F

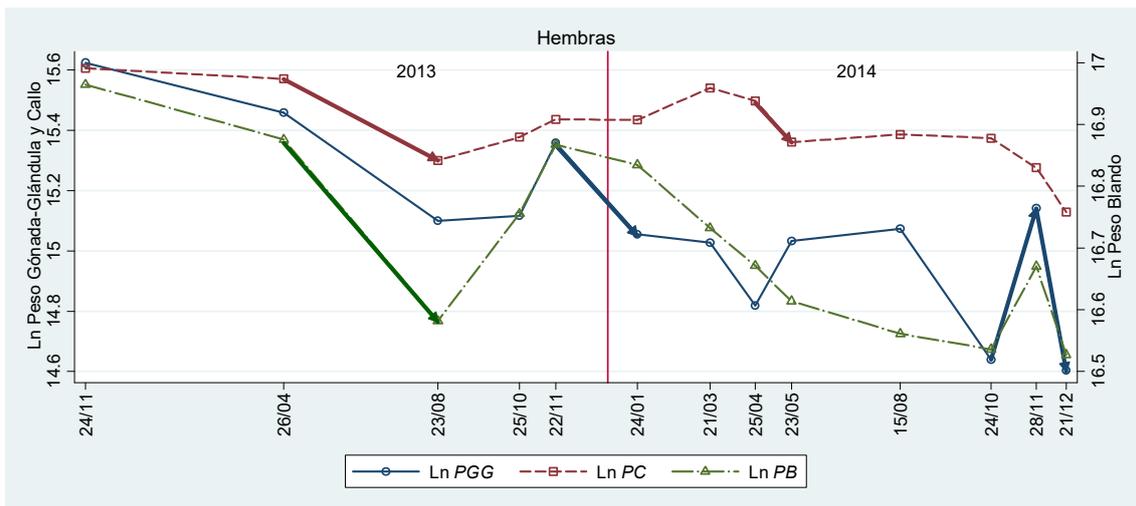


Figura II.12. Medias ajustadas por covariada (Largo de la concha) de peso gónada,-glándula digestiva (PGG), callo (PC) y peso blando (PB) (en escala logarítmica) por

fecha de colecta para las hembras de *H. princeps*. Las flechas indican sentido y significancia estadística del cambio de una fecha a otra.

Tabla II.7 Análisis Multivariado de Covarianza (sin interacción) para datos de machos de <i>H. princeps</i> , $N = 254$							
Fuente	Criterio		gl	gfl	F	P	
Modelo	W	0.1200	14	(42,703.8)	17.49	0.0000	a
	P	1.1952		(42,717)	11.31	0.0000	a
	L	4.9223		(42,707)	27.62	0.0000	a
	R	4.4386		(14,239)	75.77	0.0000	u
Residual			239				
Fecha	W	0.5485	13	(39,702.6)	4.05	0.0000	a
	P	0.5269		(39,717)	3.92	0.0000	a
	L	0.6924		(39,707)	4.18	0.0000	a
	R	0.4471		(13,239)	8.22	0.0000	u
Ln Largo	W	0.2076	1	(3,237)	301.57	0.0000	e
	P	0.7924		(3,237)	301.57	0.0000	e
	L	3.8173		(3,237)	301.57	0.0000	e
	R	3.8173		(3,237)	301.57	0.0000	e
Residual			239				
Total			253				

e = exacto, a = aproximado, u = límite superior en F

Los resultados del ANMUCOVA se presentan resumidos en las Figuras II.14 (hembras) y II.15 (machos).

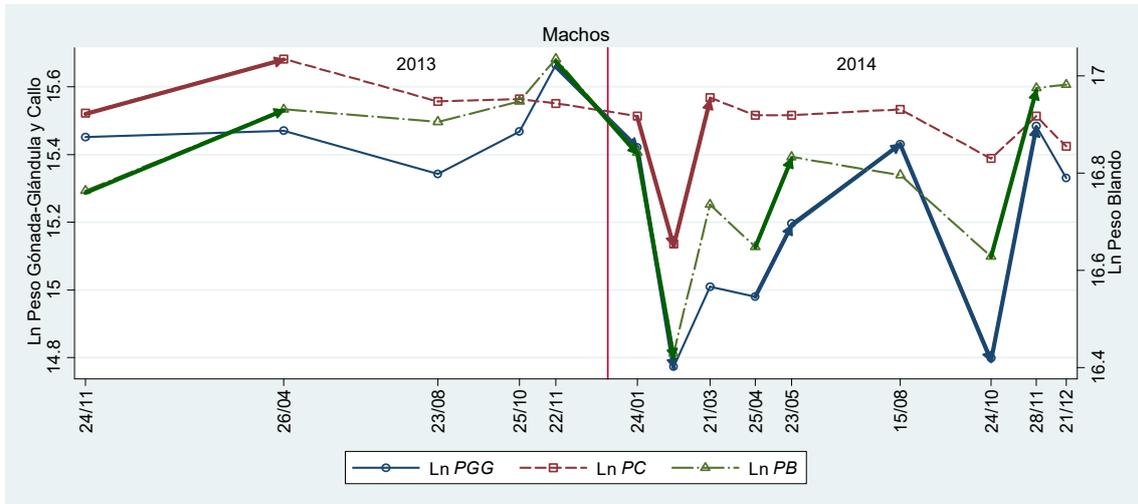


Figura II.13. Medias ajustadas por covariada (Largo de la concha) de peso gónada,-glándula digestiva (*PGG*), peso callo (*PC*) y peso blando (*PB*) (en escala logarítmica) por fecha de colecta para los machos de *H. princeps*. Las flechas indican sentido y significancia estadística del cambio de una fecha a otra.

Valores suavizados.

En las Figuras II.14 y II.15 se presenta una comparación entre el Índice de Condición (*IC*) el Índice Gónada-Glándula (*IGG*) para las hembras y los machos (respectivamente) de *H. princeps*.

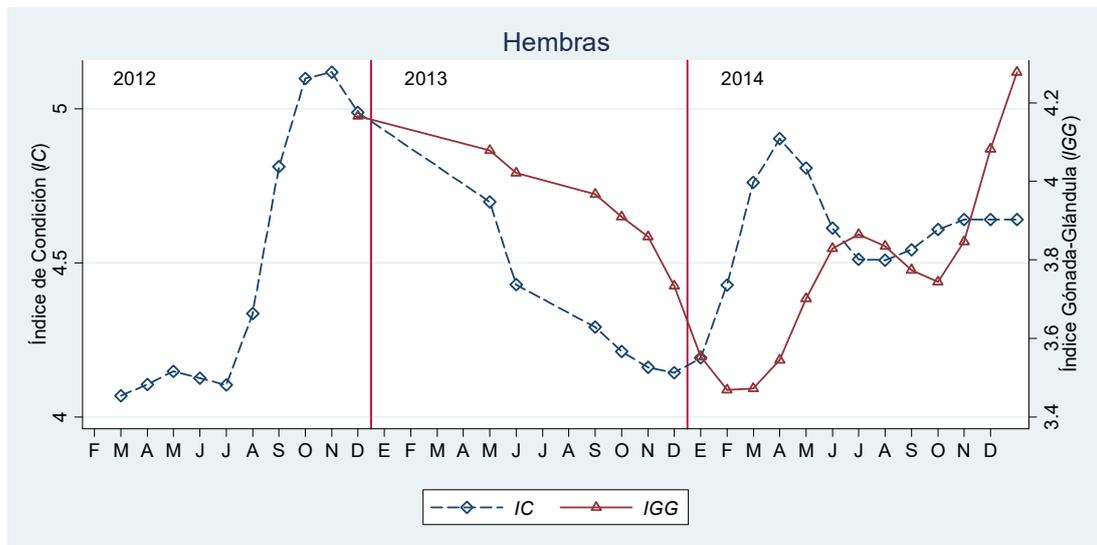


Figura II.14. Comparación de valores suavizados (4253EH,doble) del Índice de Condición y del Índice Gónada-Glándula por fecha de colecta para las hembras de *H. princeps*.



Figura II.15. Comparación de valores suavizados (4253EH,doble) del Índice de Condición e Índice Gónada-Glándula por fecha de colecta para los machos de *H. princeps*.

Medias ajustadas suavizadas.

En las siguientes figuras se comparan las medias ajustadas por covariada del ANMUCOVA (Figuras II.18 y II.19). En general puede apreciarse, más claramente en los machos, un comportamiento opuesto entre las medias ajustadas del peso de las

gónadas con la condición con máximos gonádicos antes de los meses fríos (noviembre) y mínimos posteriormente (febrero, marzo) con una tendencia semejante pero adelantada en el peso de la glándula digestiva, con mínimos en enero-febrero.

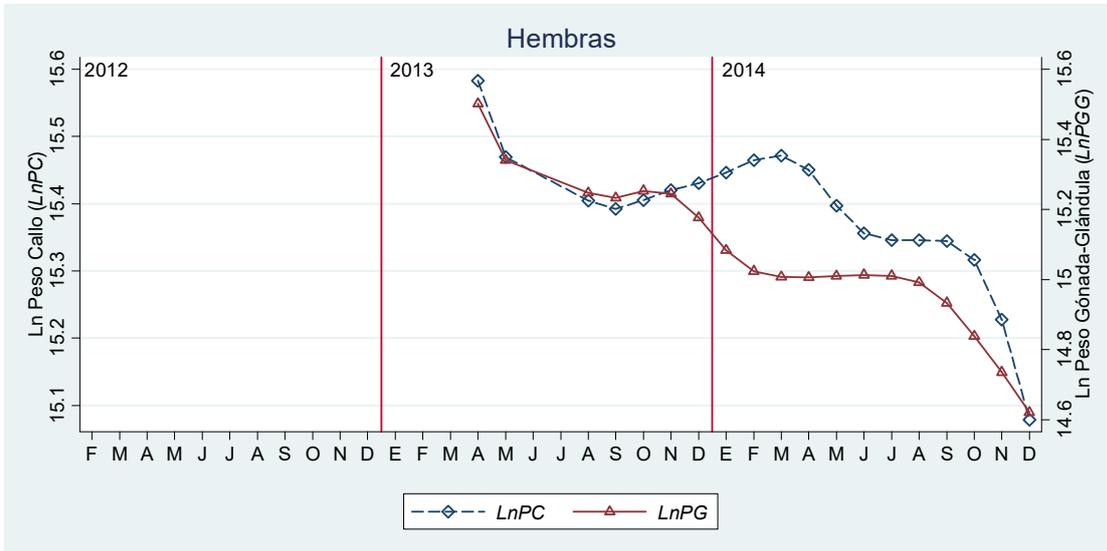


Figura II.16. Comparación de valores suavizados (4253EH,doble) de las medias ajustadas del (en escala logarítmica) peso del callo (*PC*) y del peso de Gónada-Glándula (*PGG*) por fecha de colecta para las hembras de *H. princeps*.

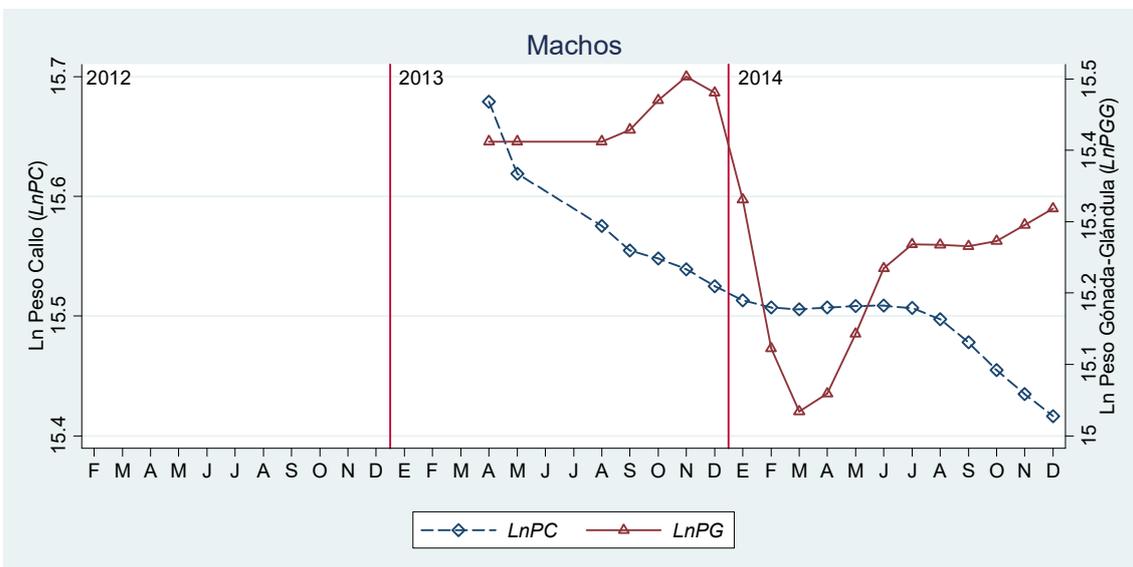
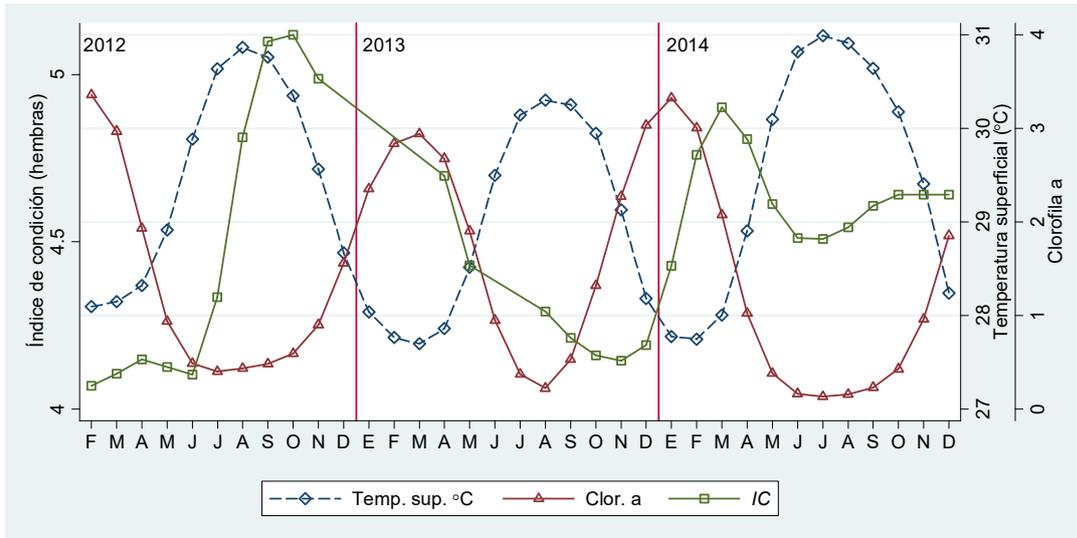


Figura II.17. Comparación de valores suavizados (4253EH,doble) de las medias ajustadas del (en escala logarítmica) peso del callo (*PC*) y del peso Gónada-Glándula (*PGG*) por fecha de colecta para los machos de *H. princeps*.

Comparación de índices con Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a

A continuación se presentan los valores suavizados de los índices morfofisiológicos con la temperatura superficial del océano y la concentración de clorofila a en la zona. La Figura II.20 muestra el Factor de Condición.



Factor II.18. Índice de Condición, Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para hembras de *H. princeps*.

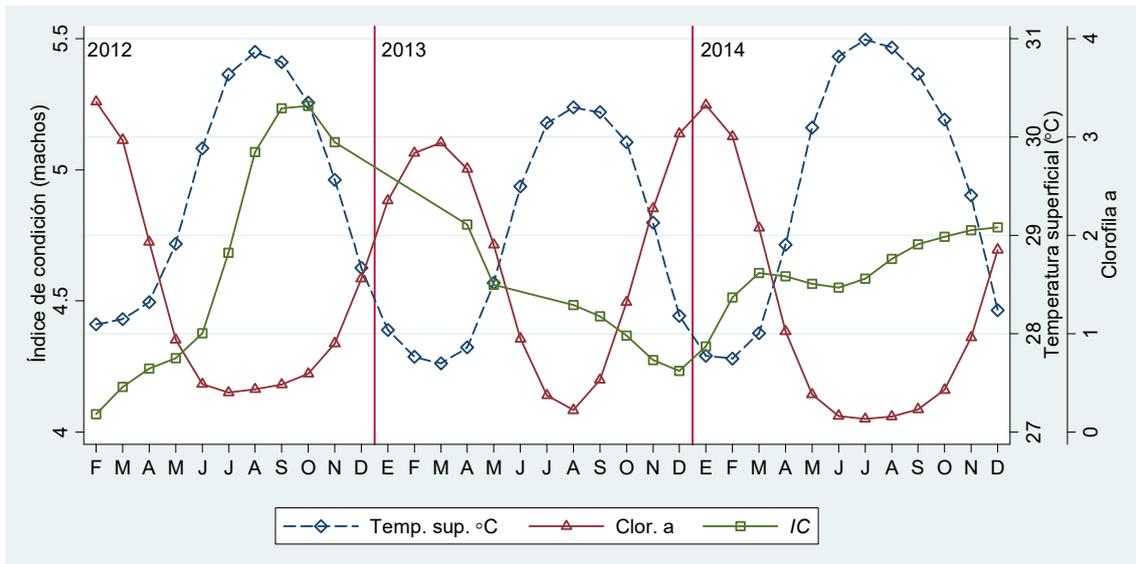


Figura II.19. Índice de Condición, Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para machos de *H. princeps*.

El índice gónada-glándula suavizado tanto para hembras como para machos mostró valores altos durante los meses cálidos del año con máximos en noviembre y mínimos en enero y febrero, lo que sugiere una reproducción invernal (Figuras II.22 y II.23).

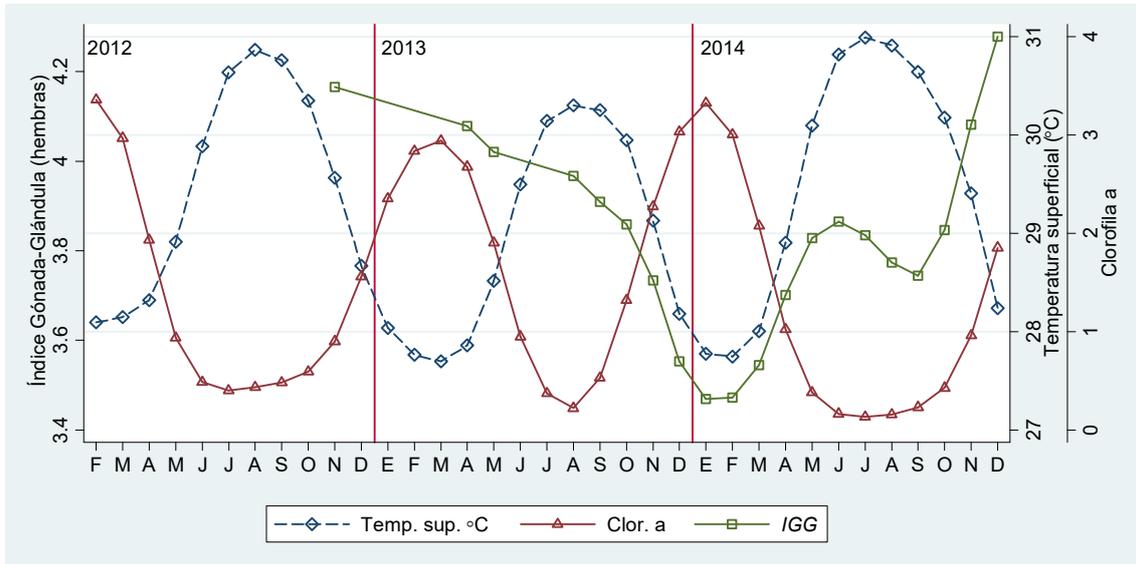


Figura II.22. Índice Gónada-Glándula, Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para hembras de *H. princeps*.

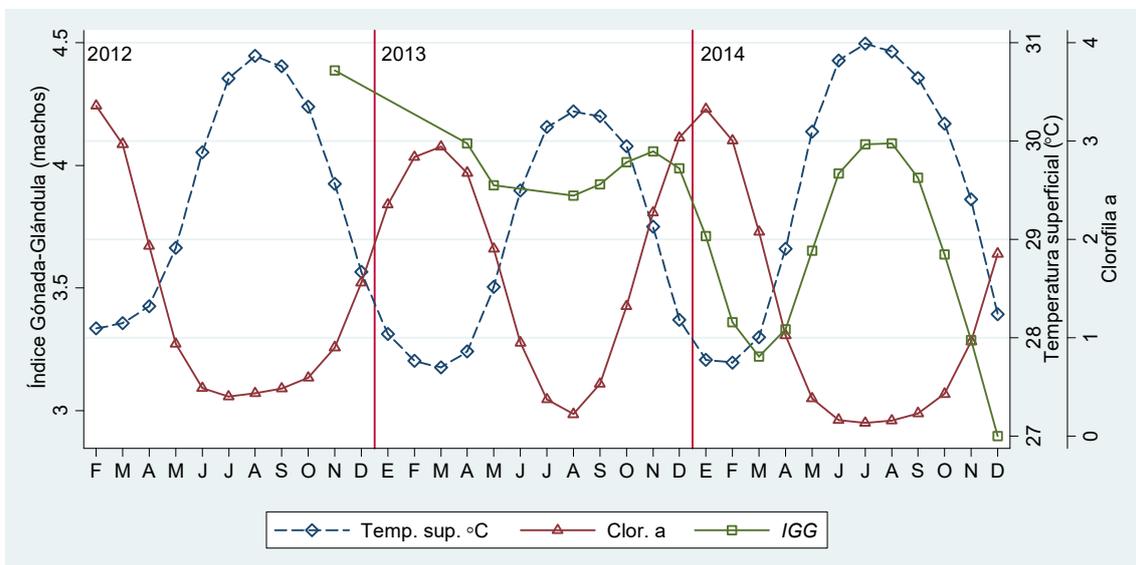


Figura II.23. Índice Gónada-Glándula, Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para machos de *H. princeps*.

DISCUSIÓN

Debido a que en algunos casos no fue posible pesar todas las estructuras consideradas, de la muestra total de 774 individuos de *H. princeps* se analizaron 763 (384 hembras y 379 machos) para calcular el *IC* (Tabla II.2). Por otro lado en 2012 los meses con valores por debajo de la línea promedio, se encontraron de febrero a julio y por encima a agosto, septiembre y noviembre, el valor mayor se observó en octubre. En 2013 debido a que los muestreos no fueron tan seguidos por el mar de fondo, el valor de *IC* estuvo por debajo de la línea horizontal promedio sin embargo en octubre el valor aumentó. En 2014 en marzo se observó el mayor valor de *IC* y octubre aunque no resultó ser el de mayor valor igual que los años anteriores mostró ser uno de los mayores valores (Figura II.1).

Por otro lado se calculó el índice gónada-glándula (*IGG*) siendo una variación del índice gonadosomático tradicional al considerar estos dos órganos, los cuales han sido nombrados como el “complejo de la espiral visceral” debido que la glándula digestiva y la gónada están cercanamente dispuestas. Este índice está sujeto a las variaciones en la proporción de la gónada y la glándula digestiva a lo largo del año. Este análisis tuvo diferencia con el índice de condición (*IC*), dado que las muestras para este se obtuvieron de febrero de 2012 a diciembre de 2014 mientras que para el *IGG* se empezaron a procesar de noviembre de 2012 a diciembre de 2014; la muestra en total fue de 495 organismos de los cuales fueron 241 hembras y 254 machos.

En 2012 se observó que los valores del *IGG* fueron altos y para 2013 los valores resultaron ser bajos, sin embargo en octubre se obtuvo el mayor valor. En 2014 se observó que los valores de enero a mayo estuvieron por debajo de la línea promedio y en agosto y noviembre se obtuvieron los mayores valores (Figura II.2).

Asimismo en lo general, el *IGG* siempre estuvo por debajo del *IC*; por el contrario en 2012 el valor del *IGG* en noviembre estuvo por encima del *IC*; en 2013 cuando el *IC* es constante se observa que el *IGG* baja y en el caso de octubre los valores de *IGG* e *IC* son altos. Aún así, se observa que el *IGG* es mayor. En 2014 se observa claramente que cuando el *IC* es alto el *IGG* baja tanto en marzo como en abril y octubre. En este mismo año en noviembre el mayor valor de *IGG* está por encima del *IC*. Esto sugiere que la reproducción se lleva a cabo durante los meses más fríos y en época de estío (invierno). En contraste, el índice gónada-glándula de *Hexaplex trunculus* en el sur de Túnez, mostró que la reproducción se llevaba a cabo a finales de

la primavera y principios de verano (Elhasni *et al.*, 2010). Vasconcelos *et al.* (2008), observaron que *H. trunculus* en Portugal de acuerdo con el *IG* (complejo espiral visceral) la reproducción se presentaba en dos eventos: a principio de primavera y en octubre (el principal). Por otro lado, en el presente estudio, el *IC* con valores bajos cuando el *IGG* sube, concuerda con lo reportado para *H. trunculus* tanto en Portugal como en el Mar Mediterráneo y Océano Atlántico en Túnez (Elhasni *et al.*, 2010; Vasconcelos *et al.*, 2008).

Por sexo

El análisis de los índices se llevó a cabo también para cada sexo. Los valores del *IC* en el caso de las hembras en 2012 estuvieron por encima de la línea promedio en marzo y octubre; en febrero, mayo, junio y julio se observaron valores por debajo del promedio. En 2013 todos los valores estuvieron por debajo del promedio excepto en octubre cuando se observó que los valores alcanzaron la línea promedio. Para 2014 los valores más grandes se observaron en febrero, marzo y octubre (Figura II.4). En el caso de los machos, se observó que en 2012 los valores más bajos se obtuvieron en febrero, mayo y julio; en marzo y junio los valores alcanzan la línea promedio. En 2014 todos los valores se encontraron por debajo de la línea promedio; aun así, se observó que en el mes octubre se obtuvo el mayor valor y en noviembre el valor más bajo. Asimismo en febrero se observó un pico con el mayor valor; por otro lado en agosto y noviembre los valores alcanzaron la línea promedio y los valores más bajos estuvieron en los meses de mayo y octubre. Con esto se deduce que existe sincronía en los eventos de reproducción por lo general a excepción de octubre de 2014 donde se observó que las hembras tuvieron un valor alto mientras que al mismo tiempo los machos presentaron un valor bajo. El comportamiento de los índices para cada sexo mostró comportamiento semejante con valores altos de condición en el mes de octubre de cada año (2012 a 2014) y bajos a inicios y fin de año. El índice gónada-glándula fue más variable para las hembras pero con tendencias semejantes a las descritas previamente, con valores altos en octubre de 2013 y noviembre de 2014 y bajos en enero y octubre de 2014. En el caso de *H. trunculus* en Túnez, Elhasni *et al.*, (2010) observaron que entre sexos cuando bajaba el *IC* no había reproducción. Así mismo Elhasni *et al.*, (2010), observaron que *H. trunculus* en Portugal mostró un patrón similar en el comportamiento del *IC*.

En el análisis del *IGG* de las hembras se observó durante 2012 que noviembre presentaba un valor alto por encima de la línea promedio; para 2013 los valores se encontraron en la línea promedio y el mayor valor se observó en octubre. En 2014 los

valores más bajos se observaron en marzo y octubre; en agosto los valores alcanzaron la línea promedio y el mayor valor se encontró en noviembre. Ahora bien, en el caso de los machos en 2012 noviembre mostró valores altos; en 2013 en abril se presentaron los valores más bajos y los más altos en octubre. Para 2014, los valores por debajo de la línea promedio se observaron en febrero, marzo, abril y octubre a diferencia de enero, agosto y noviembre donde este último mes los valores resultaron ser más altos. De acuerdo con lo anterior entre ambos sexos se observó sincronía en *IGG*; en el caso del *IC* se observó que fue alto cuando el *IGG* fue bajo. No obstante, en octubre de 2013 y noviembre de 2014 se observó que el *IC* presentaba valores altos así como los valores de *IGG*. En otros trabajos sobre el índice del complejo espiral visceral, está el caso de *H. trunculus* en Túnez, Elhasni *et al*, (2010) observaron que entre sexos existe una ligera asincronía debido a que las hembras de esa especie guardan el esperma pero concuerdan con Elhasni *et al*, 2010, donde ellos observaron sincronía en la reproducción de *H. trunculus* en Portugal en condiciones de laboratorio.

En resumen, en el presente estudio se observó en general un comportamiento inverso entre *IGG* e *IC*, es decir que cuando sube uno, el otro baja.

Análisis multivariado de covarianza (ANMUCOVA)

En primer lugar se verificó la linealidad en las relaciones de las variables consideradas, lo cual puede apreciarse en las Figuras II.10 y II.11 que muestran matrices de gráficos de dispersión (mitad inferior) entre las variables a considerar, transformadas logarítmicamente (García-Berthou y Moreno-Amich, 1993). A pesar de la dispersión de los datos, en general se aprecian claramente tendencias lineales de comportamiento en la relación de las variables consideradas, lo cual indica que el uso de este procedimiento es adecuado (Salgado-Ugarte, et al. 2005).

El diseño preliminar probado mostró que la interacción entre la covariada (longitud de la concha) con el factor (fecha de colecta) fue significativo para las hembras y se dejó en el diseño final. Por otro lado, en los machos esta interacción no fue significativa por lo que se utilizó el análisis sin este término. Tanto en hembras como en machos, tanto el factor (fecha) como la covariada (largo de la concha) mostraron efectos estadísticos altamente significativos ($P < 0.001$; Tablas II.6 y II.7). Los resultados de las comparaciones entre valores medios ajustados contiguos se resumen gráficamente (Figuras II.12 y II.13).

El peso medio de la gónada-glándula de las hembras disminuyó significativamente de noviembre 2013 a enero 2014, de agosto a octubre y noviembre

a diciembre de 2014. Los machos mostraron descensos significativos en el peso de la gónada-glándula de diciembre 2013 a febrero 2014. Valores altos se tuvieron en noviembre de ambos años.

Valores Suavizados

La suavización aclaró de manera significativa el comportamiento de los valores de los índices morfofisiológicos. En las Figuras II.16 II.17 puede apreciarse que a lo largo de los tres años de estudio ocurrieron variaciones en los ciclos, sin embargo pueden notarse ciertos patrones. Tanto para las hembras como para los machos, valores bajos de condición ocurrieron en los meses fríos del año y se fueron recuperando hasta alcanzar valores altos antes de los mismos. En 2014 la condición fue alta también en los meses de primavera. El índice gónada-glándula mostró valores altos antes de los meses fríos y mínima después de los mismos, con una ligera tendencia a ser opuesta a la condición.

Las medias ajustadas suavizadas (Figuras II.18 y II.19) mostraron patrones más claros en el caso de los machos (Figura II.19), con valores mínimos de peso de callo y gónada en los meses fríos e inicios de primavera y altos a fin de año. La condición fue alta durante los meses cálidos del año. Debido a lo observado *Hexaplex princeps* invierte más energía en el crecimiento gonadal que en el crecimiento somático.

Comparación de índices con Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a

En lo que respecta a las variaciones del índice de condición, valores máximos se relacionan con épocas de intenso desarrollo gametogénico o de crecimiento activo, mientras que los descensos suelen asociarse con liberación de gametos o con condiciones nutritivas desfavorables. Por lo anterior. En dos de los tres años de estudios, valores bajos de condición se asociaron con altos de temperatura; valores altos de condición ocurrieron después o durante los altos de clorofila a. Los resultados parecen indicar una relación entre la clorofila a y el desarrollo gonadal y el desove, ya que los tres repuntes observados en los valores de clorofila a (finales de septiembre, mediados de enero y mediados de mayo) coinciden con aumentos significativos en el número de individuos en estos estados.

Es posible reconocer varios patrones biológicos después de analizar todos los indicadores anteriores. Primeramente se observó que en términos generales, los índices

de condición se relacionan de manera inversa con los índices de reproducción. Los valores altos de condición coincidieron con altas temperaturas (mitad cálida del año) y altos índices reproductivos durante la temporada fría y seca. La condición elevada se manifestó posterior al florecimiento fitoplanctónico debido a que *H. princeps* es carnívoro, la influencia del aumento de organismos autótrofos produce un incremento posterior de organismos presa herbívoros.

Capítulo III

Ciclo reproductivo de *Hexaplex princeps*

INTRODUCCIÓN

Los moluscos marinos constituyen una de las pesquerías más importantes que representan alrededor del 10% del valor y cantidad total (FAO, 2016). Estos invertebrados han sido explotados desde tiempos antiguos. Además, estudios recientes sugieren que los ácidos grasos omega, que incluyen al ácido docosahexaenoico (DHA) son cruciales para la salud del cerebro y muy probablemente ayudaron a conducir la evolución del cerebro humano moderno cuando los ancestros homíninos hicieron uso de los mariscos marinos (Marean, 2014). En el mundo, se explotan aproximadamente 720 especies de gasterópodos (Leiva & Castilla 2002; Elhasni *et al.*, 2013). En México, la captura en 2013 tuvo el lugar 19 con 6,011 toneladas (SAGARPA, 2015).

El gasterópodo *Hexaplex princeps* (Broderip 1833) es capturado de forma artesanal en Puerto Ángel Oaxaca. Este soporta el 80 por ciento de la captura de los gasterópodos en la localidad y tiene importancia pesquera ya que es consumido por la población local y el turismo. *H. princeps* se distribuye del Golfo de California a Perú, habita en aguas moderadamente someras, tiene una concha muy espinosa, una altura de 7 a 15 centímetros y cuenta con 6 a 7 vueltas; el borde del labio no es grueso, pero está armado con espinas largas, huecas y frondosas. Alrededor de la concha presenta de 4 a 5 costillas compuestas por espinas decoradas (Keen, 1971). Dentro del labio forma un callo pulido sobre la pared parietal. El canal es curvo, ancho, amplio y espinado de color blanquecino con bandas de color café oscuro y negro (Morris, 1976). Tiene sexos separados (gonocórico), el macho tiene pene y la gónada con la glándula digestiva constituyen la espiral visceral (Fretter, 1984; Gharsallah, *et al.* 2010).

Por otro lado, los estudios reportados de esta especie tratan de su presencia en el Golfo de Panamá (Vega y González, 2002). *H. princeps* es capturado artesanalmente en otras regiones de México. De acuerdo a Landa-Jaime *et al.* (2013) por causa de su tamaño y apreciable sabor en el arrecife de Tenacatita (Jalisco) es observado con menos frecuencia en la zona sublitoral aunque puede encontrarse al buscarse otros gasterópodos. En Acapulco, *H. princeps* es la segunda especie de importancia capturada después del ostión *Striostrea prismatica* (Castro-Mondragón *et al.*, 2015). Debido a la creciente demanda de las especies apreciadas, las pesquerías artesanales están en continua expansión con un crecimiento del esfuerzo pesquero a nivel mundial (Defeo & Castilla, 2005). Bajo este escenario, es aconsejable (si no indispensable) recopilar información biológica básica para ser utilizada en la propuesta de medidas de manejo que promuevan la explotación del recurso de manera sostenible a largo plazo (Elhasni *et al.*, 2013.)

El estudio de los procesos reproductivos de los organismos marinos es un aspecto biológico fundamental que permite el entendimiento de su dinámica

poblacional (Underwooe & Keough, 2001). La temporada reproductiva es un rasgo crucial en la historia de vida de la especie; la ocurrencia de la reproducción en el tiempo apropiado puede ser muy importante para proporcionar a la descendencia su nacimiento bajo condiciones ambientales favorables y con ello favorecer positivamente la adecuación de los padres (Varpe et al., 2007; Avaca et al., 2015). El análisis del ciclo reproductivo de los organismos permite conocer el momento y la intensidad adecuados de captura para evitar su agotamiento.

La reproducción de los miembros de la familia Muricidae (a la cual pertenece *H. princeps*) ha sido objeto de varios estudios: el ciclo gonádico de *Bolinus brandaris* en el sur de Portugal (Vasconcelos et al., 2012) y el sur de Túnez (Elhasni et al., 2013). En el Golfo de California, México, Cudney-Bueno et al. (2008) llevaron a cabo observaciones sobre la ovoposición del caracol “chino negro” (“black murex”) *H. nigritus* y encontraron semejanzas con lo reportado previamente por Wolfson (1968) para *H. erythrostomus*. A pesar de la importancia de *H. princeps* como un recurso pesquero, no se encontró información sobre su ciclo reproductivo. Esta carencia de conocimiento hace necesario el llevar a cabo estudios sobre el ciclo biológico de esta especie con el fin de tomar decisiones de manejo adecuadas encaminadas hacia su explotación sostenible.

Por tanto, el objetivo de este estudio es investigar el ciclo gonádico de *Hexaplex princeps* considerando la proporción sexual, maduración gonádica, períodos de desove, estadios de madurez y su variación con respecto a la temperatura superficial del agua de mar y la concentración de clorofila a lo largo de dos ciclos anuales en litorales rocosos aledaños a Puerto Ángel Oaxaca, México.

MATERIAL Y MÉTODO

Los organismos se obtuvieron de la captura comercial artesanal con periodicidad en lo posible mensual durante dos ciclos anuales desde enero de 2014 hasta noviembre de 2015. Los especímenes se capturaron mediante buceo libre con la ayuda de dos buzos locales y el capitán de una embarcación de 8 m de eslora con motor fuera de borda de 40 caballos de fuerza en localidades de litoral rocoso cercanas a Puerto Ángel, Oaxaca, México con coordenadas 15°39'N y 96°29'O (Tabla III.1, Fig. III.1).

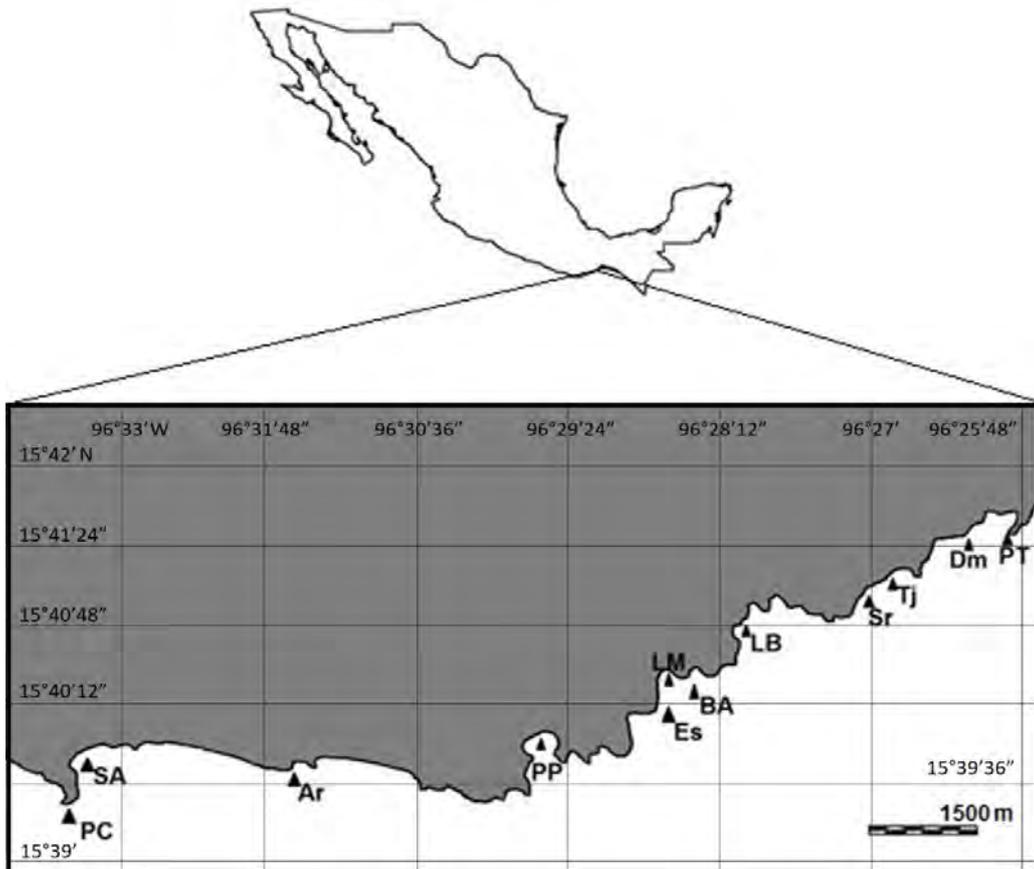


Figura III.1. Localización geográfica del área de estudio, Puerto Ángel, Oaxaca, México. Se indican los sitios de colecta: PC: Punta Cometa, SA: San Agustín, Ar: Aragón, PP: Playa Panteón, Es: Estacahuite, LM: La Mina, BA: Bajos de Aceite, LB: La Boquilla, Sr: Secretario, Tj: Tijera, Dm: Dominguillo, PT: Playita Tembo.

De los organismos capturados se separaron de 10 a 15 individuos dentro de un intervalo de longitud de concha de 8 a 12 cm (intervalo que contiene más del 90% de las longitudes colectadas desde 2012) a los cuales se les extrajo la parte blanda rompiendo la concha para después fijarlos en formol al 10% con agua de mar de acuerdo con Ortíz-Ordóñez *et al.* (2009). Una vez fijados fueron trasladados al Laboratorio de Biometría y Biología Pesquera de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM donde después de 48 horas fueron lavados con agua corriente y conservados en alcohol al 70%. Al no existir caracteres externos para distinguir a los sexos, los especímenes fueron disectados para examinar y buscar la presencia o ausencia del pene.

Tabla III.1. Geolocalización de los sitios de colecta de especímenes y de la medición de variables ambientales, temperatura superficial del agua y concentración de clorofila a (GES DISC – NASA, 2016).

Sitio	Latitud (N)	Longitud (W)
Punta Cometa (PC)	15° 39' 35.4"	96° 33' 16.5"
San Agustínillo (SA)	15° 39' 48.6"	96° 33' 01.0"
Playa Panteón (PP)	15° 39' 56.1"	96° 29' 27.1"
Aragón (Ar)	15° 39' 38.2"	96° 31' 46.8"
Estacahuite (Es)	15° 40' 04.7"	96° 28' 54.5"
Bajos de Aceite (BA)	15° 40' 10.6"	96° 28' 29.6"
La Mina (LM)	15° 40' 26.7"	96° 28' 35.7"
La Boquilla (LB)	15° 40' 48.3"	96° 27' 58.4"
Secretario (Sr)	15° 41' 02.3"	96° 27' 00.5"
Tijera (Tj)	15° 41' 20.2"	96° 26' 26.3"
Dominguillo (Dm)	15° 41' 35.0"	96° 26' 02.2"
Playita, Tembo (PT)	15° 41' 36.1"	96° 25' 54.3"
Temperatura (SST) y Clorofila (CL)	15° 38' 44.9"	96° 28' 45.0"

Para el análisis de proporción de sexos se utilizó la prueba de bondad de ajuste de Ji-cuadrada con la expresión corregida de Yates (Sokal & Rohlf, 1995; Crawley, 2002).

Los cortes histológicos de la espiral visceral se llevaron a cabo en el Laboratorio de Histología en el Departamento de Morfología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, bajo la supervisión de la Profesora Esther Uría Galicia.

La preparación de los especímenes histológicos involucró el corte transversal de las gónadas y la glándula digestiva (fusionadas en la espiral visceral) con un microtomo Leyca RM2125RTS, así como el proceso usual del tren de alcoholes y xilol para la deshidratación y su inclusión posterior en Paraplast y parafina utilizando un dispensador Tissue-Tek II (Uría y Mora, 1996). Los cortes fueron teñidos con el método de Hematoxilina-Eosina (Uría y Mora 1996) para facilitar la determinación de las fases de desarrollo gonádico y finalmente se tomaron fotografías con un microscopio Olympus EX41 Evolution MP color (cámara) media Cybernetics.

Los datos de temperatura y clorofila para Puerto Ángel Oaxaca, fueron consultados de la base de datos (GES DISC - NASA), 2016. Los valores mensuales se tomaron de un sitio en las vecindades de la Bahía de Puerto Ángel (Tabla 1; Fig. 1).

Para evaluar la significancia estadística de las relaciones entre los estados de madurez y los valores medios de temperatura y clorofila se emplearon dos procedimientos: en primer lugar, para aclarar los patrones mostrados por los porcentajes de fases gonádicas a lo largo del tiempo, se aplicó un suavizador no lineal resistente de secuencias. El suavizador elegido fue el “4253eh,doble” que combina los resultados suaves de suavizadores de medianas corredizas de amplitud par (4,2) con la

resistencia de las medianas corredizas de amplitud impar (5,3) con el ajuste de puntos terminales (e), el “Hanning”, suavizador de medias móviles ponderadas (h) y el “re-roughing” (doble), que consiste en la aplicación de los suavizadores considerados (4253eh) a los residuos de los valores suavizados y los originales y su adición a los datos suavizados (Velleman, 1980; Velleman & Hoaglin, 1981; Goodall, 1990; Salgado-Ugarte, 1992, 2017; Salgado-Ugarte & Curts-García, 1992, 1993).

La comparación de los datos de series de tiempo resultantes se efectuaron por medio de análisis de correlación cruzada (Davis, 2002; Beckett, 2013) entre los porcentajes de los estados de madurez contra los valores de temperatura y clorofila. También se llevaron a cabo análisis de correlación-cruzada entre los estadios de madurez.

Tabla III.2. Número de individuos por sexo y fecha de colecta. Se incluye la proporción sexual y su significancia estadística (χ^2 con corrección de Yates).

Fecha de colecta	Sexo			Proporción Macho:Hembra	χ^2 (Yates)	P
	Total	Machos	Hembras			
24/ENE/14	30	17	13	1.31 : 1.00	0.30	0.58
21/FEB/14	10	05	05	1.00 : 1.00	0.10	0.75
21/MAR/14	15	06	09	1.00 : 1.50	0.27	0.61
25/ABR/14	20	09	11	1.00 : 1.22	0.05	0.82
23/MAY/14	17	08	09	1.00 : 1.13	0.00	1.00
15/AGO/14	18	08	10	1.00 : 1.25	0.06	0.81
24/OCT/14	10	07	03	2.33 : 1.00	0.90	0.34
28/NOV/14	21	10	11	1.00 : 1.10	0.00	1.00
21/DIC/14	15	07	08	1.00 : 1.14	0.00	1.00
30/ENE/15	08	05	03	1.67 : 1.00	0.13	0.72
27/MAR/15	07	05	02	2.50 : 1.00	0.57	0.45
30/ABR/15	08	03	05	1.00 : 1.67	0.13	0.72
15/MAY/15	08	04	04	1.00 : 1.00	0.13	0.72
12/JUN/15	11	05	06	1.00 : 1.20	0.00	1.00
15/JUL/15	09	03	06	1.00 : 2.00	0.44	0.50
21/AGO/15	09	04	05	1.00 : 1.25	0.00	1.00
25/SEP/15	10	05	05	1.00 : 1.00	0.10	0.75
16/OCT/15	08	04	04	1.00 : 1.00	0.13	0.72
27/NOV/15	10	04	06	1.00 : 1.50	0.10	0.75
Total	244	119	125	1.00 : 1.08	0.65	0.42

RESULTADOS

Se analizó un total de 244 individuos, 119 machos y 125 hembras (Tabla III.2). Debido a condiciones ambientales adversas (mar de fondo) y a la falta de captura, en febrero de 2015 no fue posible obtener especímenes.

Proporción de sexos

La proporción sexual macho:hembra total fue de 1.00 : 1.08 la cual, de acuerdo a la prueba χ^2 (Yates) no fue significativamente diferente de una proporción 1:1 ($P > 0.05$). Ninguna de las muestras parciales se apartó de la paridad (1:1) (Tabla III.2).

Ciclo Reproductivo

Para el reconocimiento y caracterización de las fases gonádicas se tomó en cuenta el grado de desarrollo así como la presencia y abundancia de los gametos. Las diferentes fases de desarrollo gonádico se clasificaron de la siguiente manera: para hembras cinco fases (Tabla III.3); Fase 1 (Ovogénesis), Fase 2 (Madurez Vitelogénica), Fase 3 (Madurez postvitelogénica), Fase 4 (Fin de la madurez), Fase 5 (Desove) y por último Fase 6 (Reposo), para el caso de los machos (Tabla III.4) se establecieron cinco fases: Fase 1 (Gametogénesis inicial), Fase 2 (Madurez), Fase 3 (Expulsión), Fase 4 (Fin de la expulsión inicio de reposo) y por último Fase 5 (Reposo).

Tabla III.3. Caracterización de los estadios del desarrollo gonádico para hembras de *H. princeps*.

Hembras	Descripción
Estadio 1 (Ovogénesis)	Presencia ovogonias y ovocitos en desarrollo, la pared de los folículos gruesas.
Estadio 2 (Madurez vitelogénica)	Ovocitos llenos de gránulos de vitelo en algunos ovocitos se observa el núcleo y nucléolo, los folículos están completamente maduros llenos de ovocitos, con tejido conjuntivo evidente.
Estadio 3 (Madurez postvitelogénica)	Folículos con paredes delgadas y se observan ovocitos en desarrollo, se observan los gránulos de vitelo y la aparición plaquetas vitelinas.
Estadio 4 (Fin de la Madurez)	Los folículos están llenos de gránulos de vitelo y plaquetas de vitelo, las paredes de los folículos se observa delgadas.
Estadio 5 (Desove)	Se observa la luz en los folículos y parcialmente vacíos, las paredes de los folículos están delgadas, existen algunos ovocitos remanentes.
Estadio 6 (Reposo)	Se encuentran algunos folículos en reposo, así como también células o fagocitos y la pared folicular gruesa.

Tabla III.4. Caracterización de los estadios del desarrollo gonádico para machos de *H. princeps*.

Machos	Descripción
Estadio 1 (Espermatogénesis)	Folículos activamente en desarrollo se observan células inmaduras. Inicia con folículos pequeños alejados, numerosas espermatogonias y espermatocitos; las paredes de los folículos gruesas
Estadio 2 (Madurez)	Los folículos están completamente llenos y se observa en ellos mayor cantidad de espermatozoides, Espermatogonias, espermatocitos, espermátidas.
Estadio 3 (Expulsión)	Espermatozoides maduros en expulsión, epitelio cilíndrico ciliado con pliegues.
Estadio 4 (Fin de expulsión, inicio de reposo)	Existen algunos folículos en expulsión, se observan folículos vacíos y folículos en reposo.
Estadio 5 (Reposo)	El lumen de los folículos se encuentra vacío y también se observa que los folículos están en reposo, debido a que se ha completado la expulsión de espermatozoides.

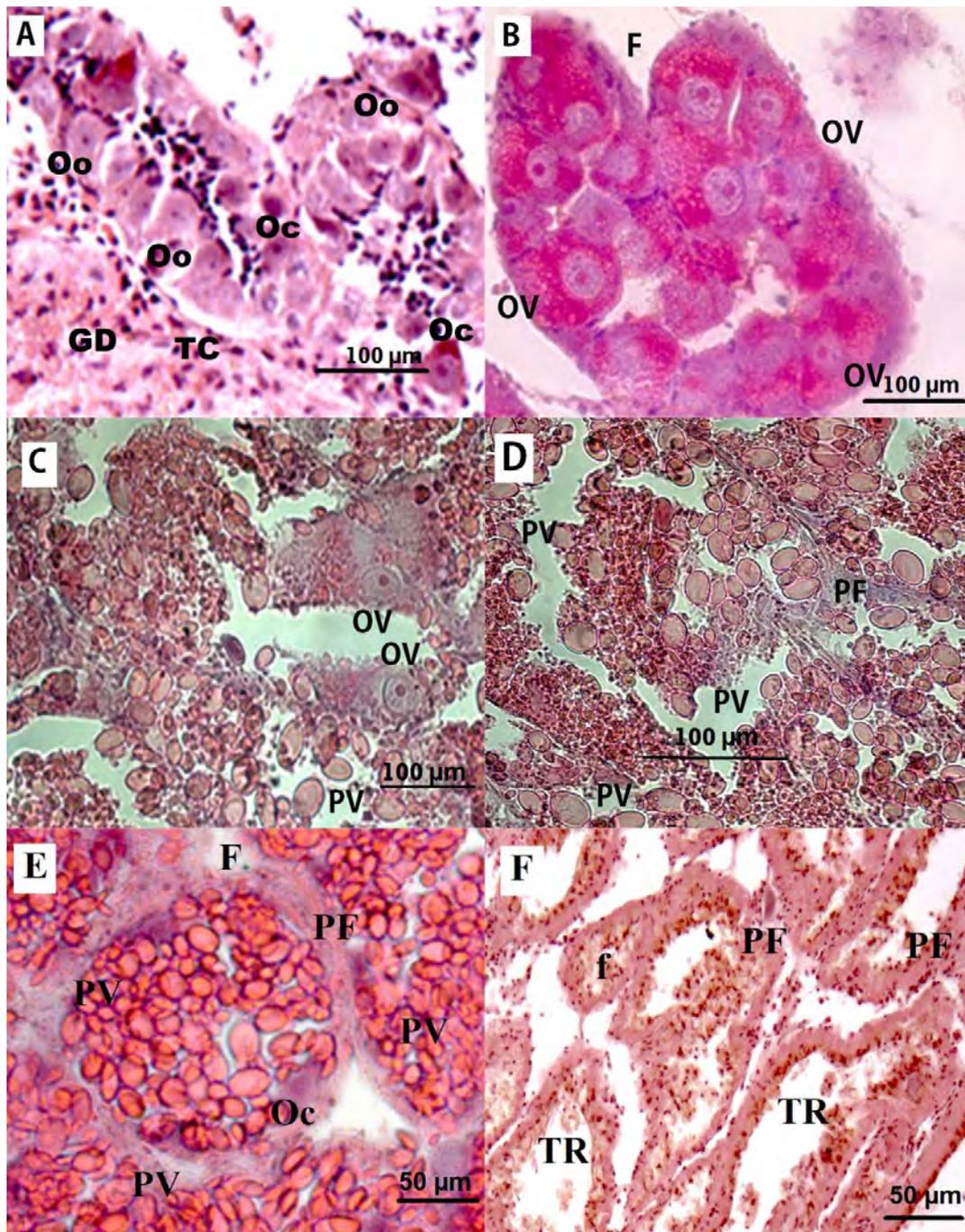


Figura III.2. Secciones histológicas de las hembras de *Hexaplex princeps* que muestran los estadios ováricos: **A:** Ovogénesis inicial, **B:** Madurez previtelogénica, **C:** Madurez vitelogénica, **D:** Madurez, **E:** Desove, **F:** Reposo. Abreviaturas; (Oo) Oogonias, (Oc) Ovocitos, (DG) Glándula Digestiva, (TC) Tejido Conectivo, (PV) Plaquetas Vitelinas, (OV) Ovocitos Vitelogénicos, (F) Folículo, (PF) Pared Folicular, (f) fagocitos.

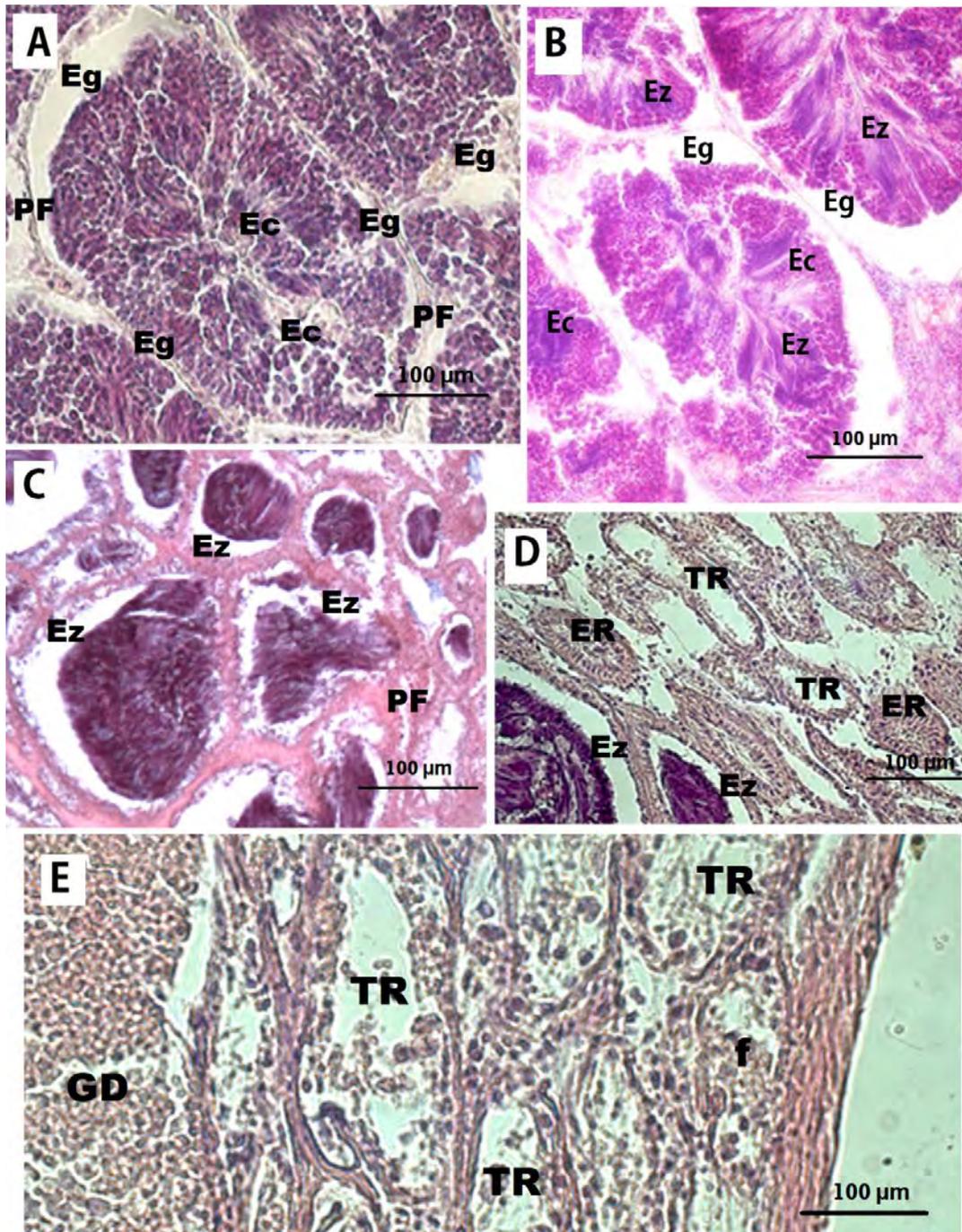


Figura III.3. Secciones histológicas de los machos de *Hexaplex princeps* que muestran los estadios de los testículos. **A:** Espermatogénesis Inicial, **B:** Madurez, **C:** Expulsión, **D:** Fin de expulsión, inicio del reposo, **E:** Reposo. Abreviaturas. (Eg) Espermatogonias, (Ec) Espermatocitos, (Ez) Espermatozoides, (ER) Espermatozoides Residuales, (GD) Glándula Digestiva, (TR) Túbulos en Reposo, (f) fagocitos.

Concentración de Clorofila y Ciclo Gonádico

De acuerdo con las gráficas de frecuencia gonádica, para las hembras de *H. princeps* (Figura III.2) se denota que los meses con mayor porcentaje de desove en 2014 fueron enero 60%, marzo 67% y noviembre 67%. Por otra parte se denota que para la fase de reposo el mayor porcentaje (100) fue en julio de 2014. Los meses con mayor porcentaje de desove en 2015 fueron enero (60%), marzo (80%) y noviembre (75%), y los meses con mayor frecuencia de reposo fueron abril (75%) y julio (75%).

Para los machos de *H. princeps*, se puede observar en la gráfica de frecuencia de fases gonádicas (Figura III.3) que los meses de expulsión para 2014 fueron enero 100%, marzo 50% y la fase de reposo ocurrió en los meses de mayo (60%), junio (75%) y julio (67%). Así mismo, los meses de mayor porcentaje de expulsión en 2015 fueron, enero (100%) y marzo (50%). Finalmente, los meses con mayor frecuencia de la fase de reposo fueron mayo 60% y junio 75%.

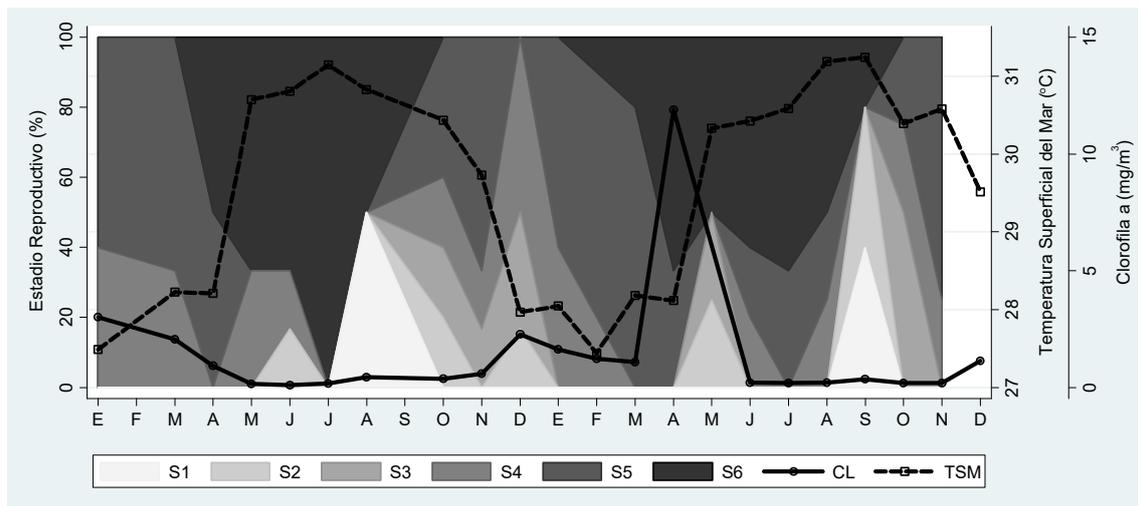


Figura III.4. Frecuencia de estadios gonádicos 2014-2015 para las hembras de *H. princeps* por fecha de muestreo. Se muestran los valores de concentración de Clorofila a (mg m^{-3} , CL) y Temperatura Superficial del Mar ($^{\circ}\text{C}$, TSM).

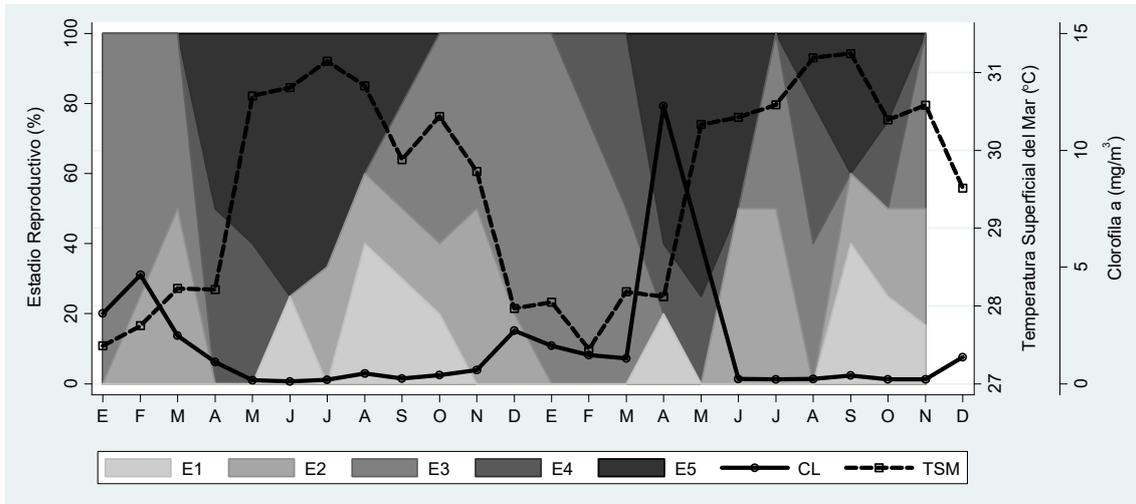


Figura III.5. Frecuencia de estadios gonádicos 2014-2015 para los machos de *H. princeps* por fecha de muestreo. Se muestran los valores de concentración de Clorofila a (mg m^{-3} , CL) y Temperatura Superficial del Mar ($^{\circ}\text{C}$, TSM).

Las concentraciones de clorofila se obtuvieron de la base de datos GES DISC - NASA, (2016), específicamente para la región de Puerto Ángel Oaxaca. En 2014 las concentraciones más altas de clorofila a se observaron en los meses de enero (3.01 mg m^{-3}), febrero (4.00 mg m^{-3}), marzo (2.05 mg m^{-3}) y diciembre (2.27 mg m^{-3}); en estos mismos meses se observa la mayor frecuencia de hembras en el estadio 5 (desove) (Figura III.4) y en los machos la fase 3 (expulsión) (Figura III.5). Para el mismo año, las concentraciones más bajas de clorofila a se observaron en los meses de junio (0.15 mg m^{-3}) y julio (1.11 mg m^{-3}). Estos mismos meses corresponden con frecuencias altas de estadios gonádicos de reposo para hembras (6, Figura III.4) y machos (5, Figura III.5).

En 2015 concentraciones altas de clorofila se observaron en enero (1.62 mg m^{-3}), febrero (1.23 mg m^{-3}), marzo (1.09 mg m^{-3}) y abril (11.89 mg m^{-3}); a excepción de abril, en los demás meses se observó la mayor frecuencia de fase gonádica 5 (desove) en hembras (Figura III.4) y de la fase 3 (expulsión) en machos (Figura III.5). Para ese mismo año las concentraciones de clorofila más bajas se dieron en julio (0.19 mg m^{-3}), octubre (0.19 mg m^{-3}) y noviembre (0.19 mg m^{-3}); se observó que los valores de clorofila de estos meses están relacionados con la fase gonádica de reposo tanto en hembras (6) y machos (5) (Figuras III.4 y III.5 respectivamente).

En abril de 2015 la concentración de clorofila notablemente alta ($11.8915 \text{ mg m}^{-3}$), ocasionó una diferencia con el mismo mes del año anterior (2014) y que la fase de reposo en hembras y machos se observara en menor frecuencia y que para los meses de junio, julio y agosto se produjera una frecuencia gonádica de desove baja (Figuras III.4 y III.5)

Temperatura y Ciclo Gonádico

La temperatura también se obtuvo de la base de datos GES DISC - NASA (2016) para Puerto Ángel Oaxaca. Las temperaturas más bajas registradas se dieron en 2014 en los meses de enero (27.48 °C), febrero (27.74 °C) y diciembre (27.96 °C), en estos meses se observó que la fase 5 (desove) de las hembras (Figura III.4) y la fase 3 de expulsión de los machos fueron las de mayor frecuencia (Figura III.5). Los meses de mayor temperatura se registraron en mayo (30.70 °C), junio (31.14 °C) y agosto (30.83 °C). Estas temperaturas están relacionadas con los meses de mayor frecuencia de la fase 6 de reposo en hembras (Figura III.4) y la fase 4 de reposo de los machos (Figura III.5).

Las temperaturas más bajas para 2015 se registraron en enero (28.04 °C), febrero (27.44 °C) y marzo (28.11 °C), las cuales corresponden con los meses de mayor frecuencia de la fase gonádica 5 (desove) en hembras y la fase 3 (expulsión) en los machos. Los meses de mayor temperatura fueron agosto (31.19 °C) y septiembre (31.24 °C). En estos meses se observó un 25% de hembras en fase 4, 25% en la fase 5 y 50% en fase 6 de reposo; para los machos se observó un 50% de fase 3 (expulsión), 30% de la fase 4 (fin de la expulsión e inicio del reposo) y en septiembre se observó un 35% de la fase 2 (madurez), 25% de la fase 3 de expulsión y 40% de la fase 5 (reposo).

Suavización y correlación cruzada

Para describir en mayor detalle la variación y las relaciones de los estadios reproductivos y las variables ambientales (temperatura superficial del mar y concentración de clorofila a) a lo largo del periodo de estudio, se analizaron por correlación cruzada los valores de frecuencia suavizada de las etapas reproductivas.

Puede apreciarse claramente (Figura III.6) que durante los meses fríos del año (octubre a febrero) las hembras maduran (E4) y desovan (E5) de octubre a marzo. En 2015, el periodo de desove duró más tiempo que el del año anterior. Muy claramente, las hembras se encuentran en reposo reproductivo (E6) durante la mitad cálida del año (abril a agosto). La correlación cruzada de las series mostró una tendencia positiva significativa entre los estadios E4 y E5 sincrónicamente y una correlación inversa con un retraso de 4-5 meses entre el desove (E5) y el reposo (E6).

Los machos parecen madurar (E2) temprano (julio) pero la tendencia es clara de septiembre a enero (Figura III.7). Los machos en expulsión (E3) ocurren de octubre a febrero. De manera semejante a las hembras, los machos alcanzan la etapa reproductiva de reposo (S5) de abril a agosto, durante los meses más cálidos.

Tabla III.5. Resumen de los resultados del análisis por correlación cruzada: Sexo, secuencias comparadas, retraso temporal (lag) mensual, valores de correlación cruzada y valores de significancia.

Sexo	Secuencia	Retraso (Lag)	Correlación	Valor de <i>P</i>
Hembras	S4-S5	0	0.7144	0.0001
	S5-S6	4	0.7525	0.0000
Machos	S2-S3	2	0.4165	0.0182
	S3-S5	5	0.7192	0.0000
Hembras	S5-SST	6	0.6278	0.0001
	S5-CL	0	0.8442	0.0000
Machos	S3-SST	7	0.5366	0.0013
	S3-CL	1	0.6835	0.0000
Hembras	S6-SST	2	0.7281	0.0000
	S6-CL	-4	0.8384	0.0000
Machos	S5-SST	2	0.7159	0.0000
	S5-CL	-4	0.8467	0.0000

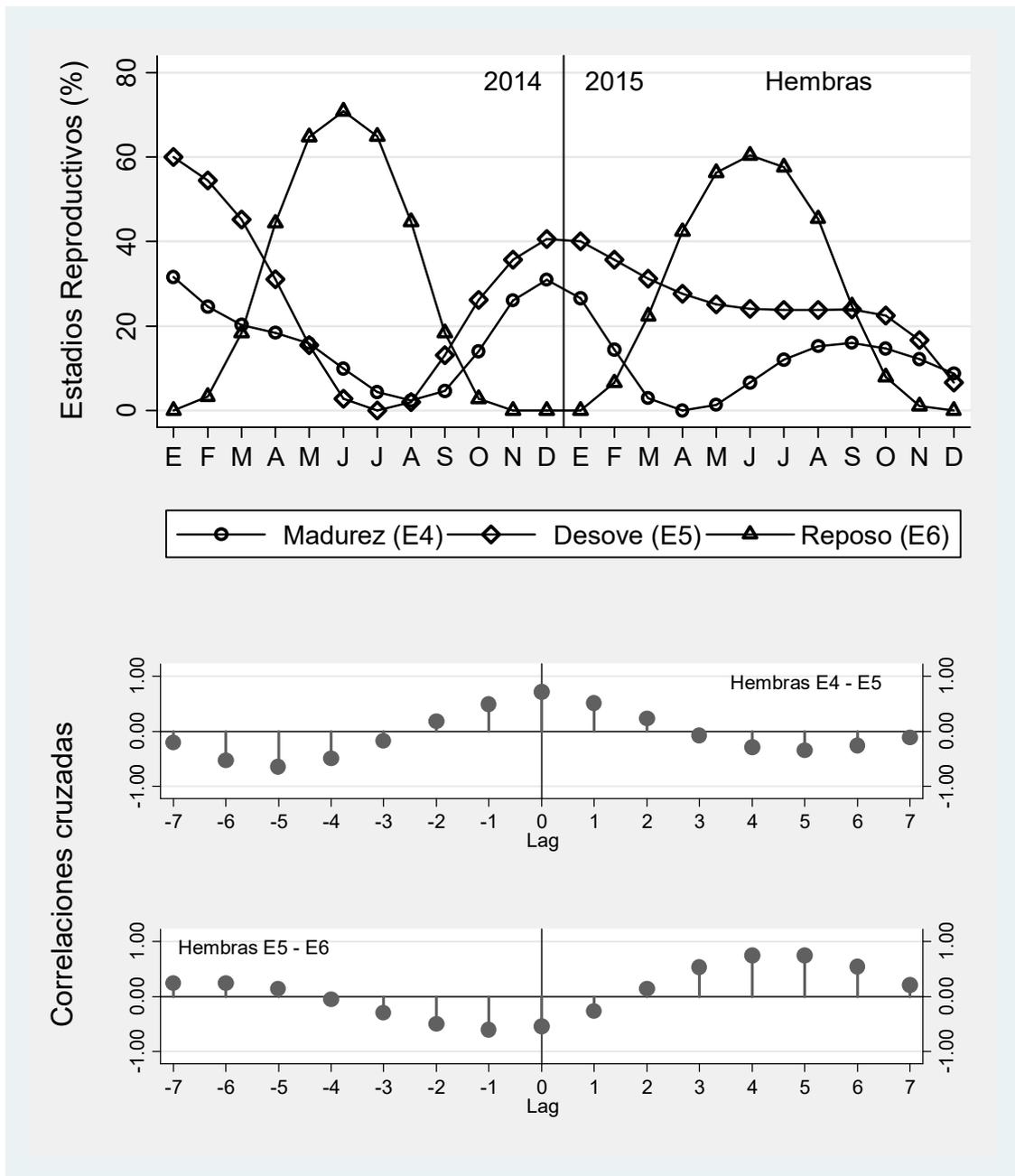


Figura III.6. Frecuencia suavizada de hembras maduras (E4), en desove (E5) y en reposo (E6) durante el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para la comparación de E4-E5 y E5-E6.

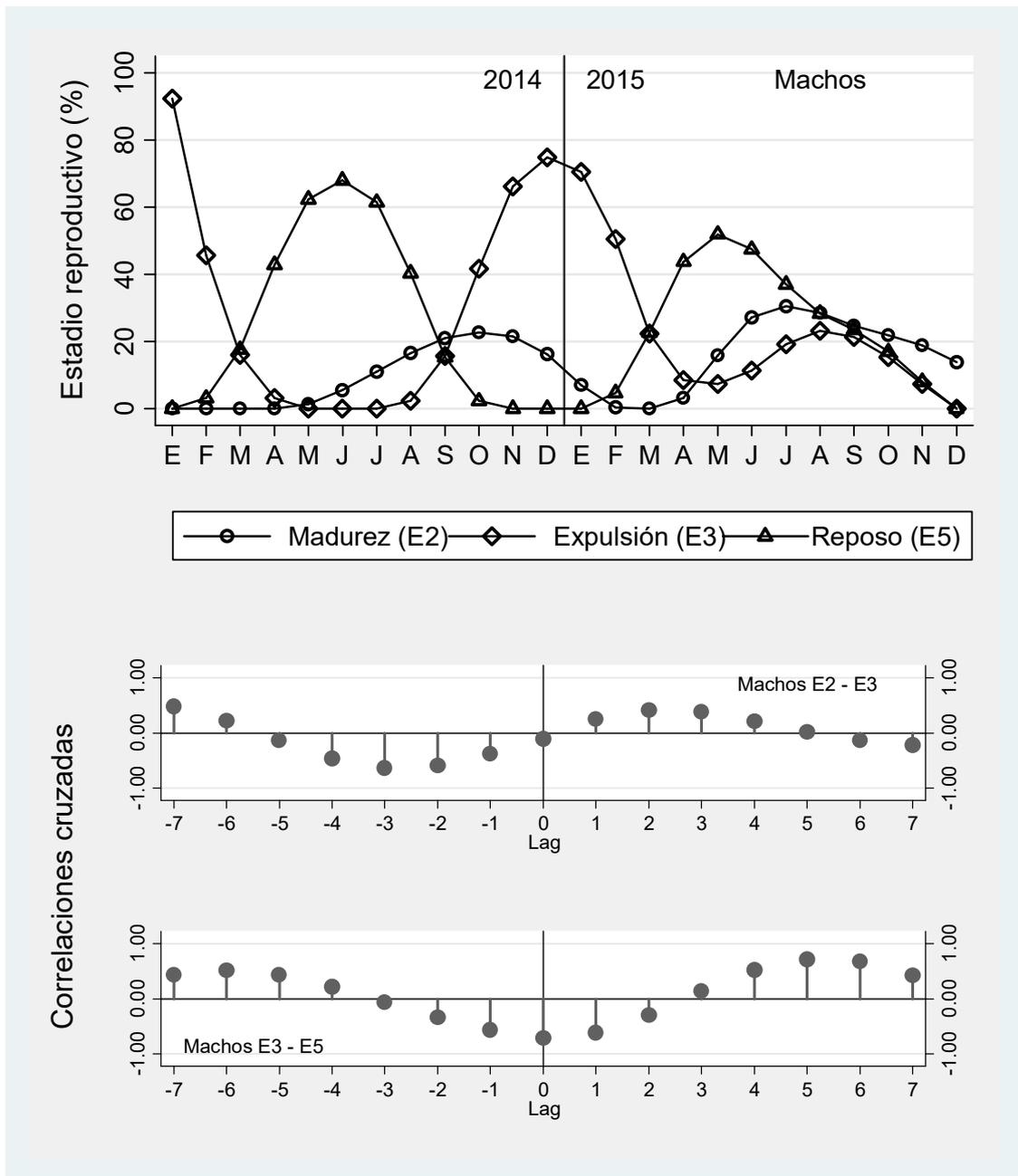


Figura III.7. Frecuencia suavizada de machos maduros (E2), en expulsión (E3) y en reposo (E5) durante el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para la comparación de E2-E3 y E3-E5.

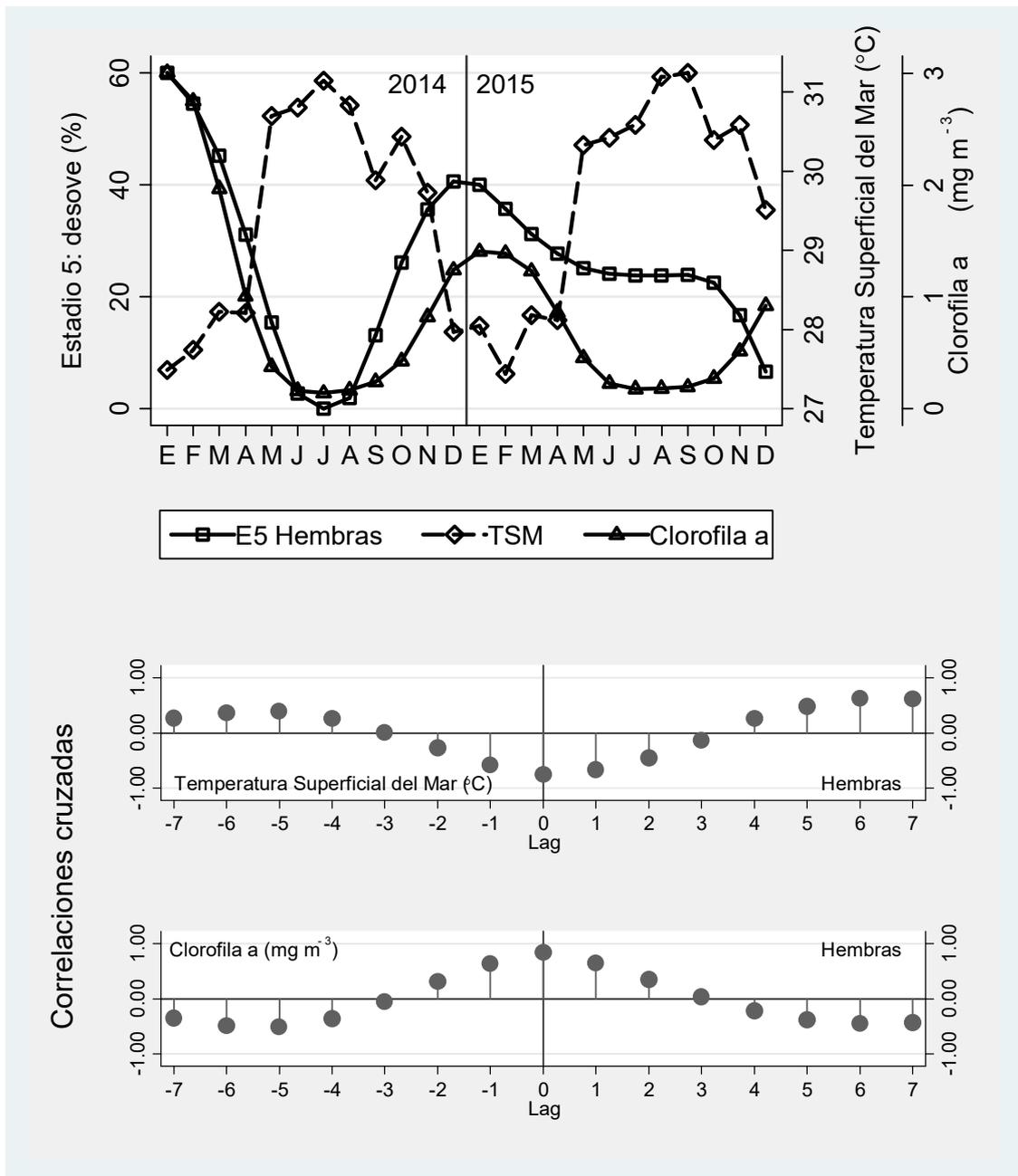


Figura III.8. Frecuencia suavizada de hembras en desove (E5), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (CL) durante el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para la comparación de E5-TSM y E5-CL.

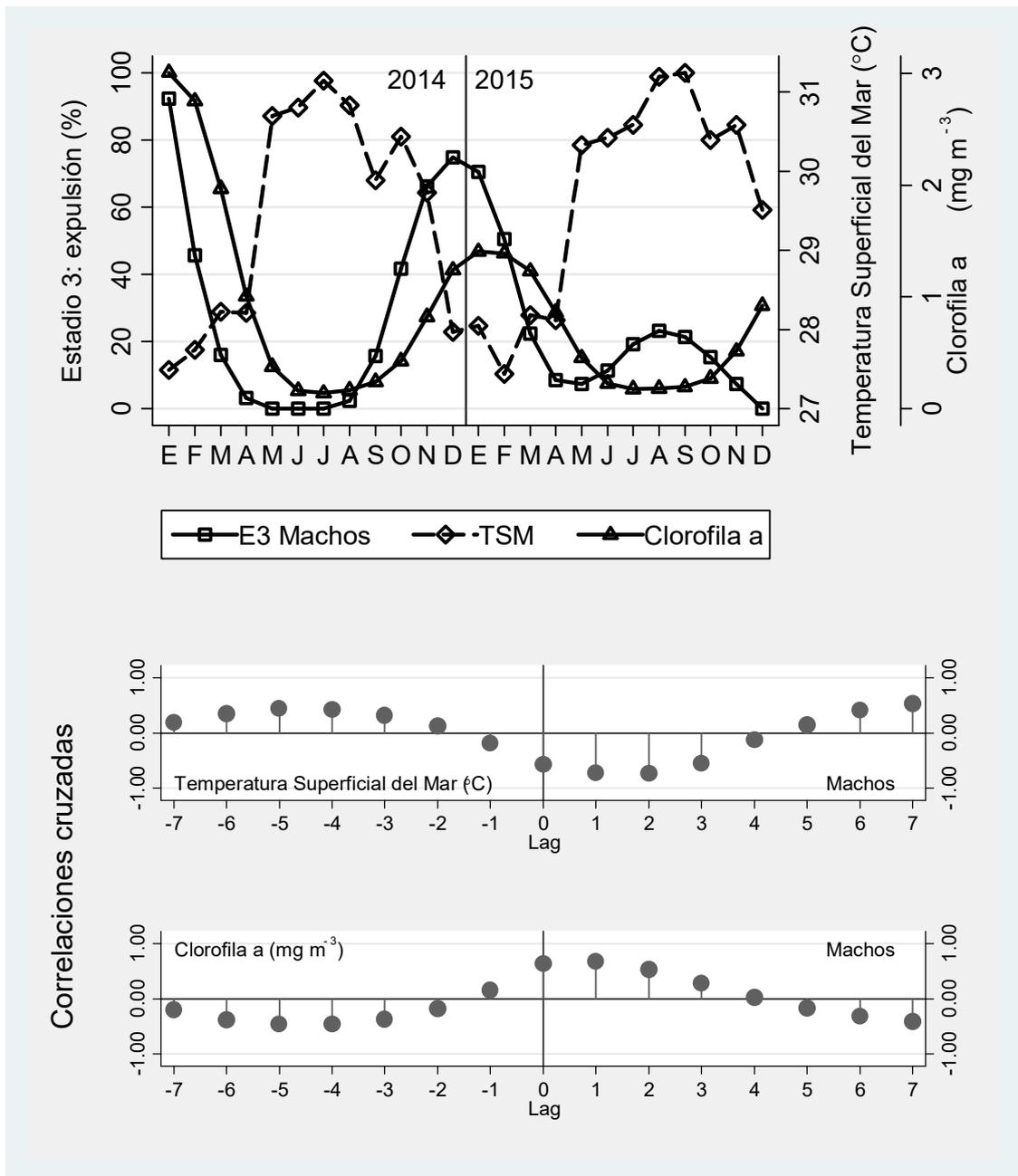


Figura III.9. Frecuencia suavizada de machos en expulsión (E3), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (CL) durante el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para la comparación de E3-TSM y E3-CL.

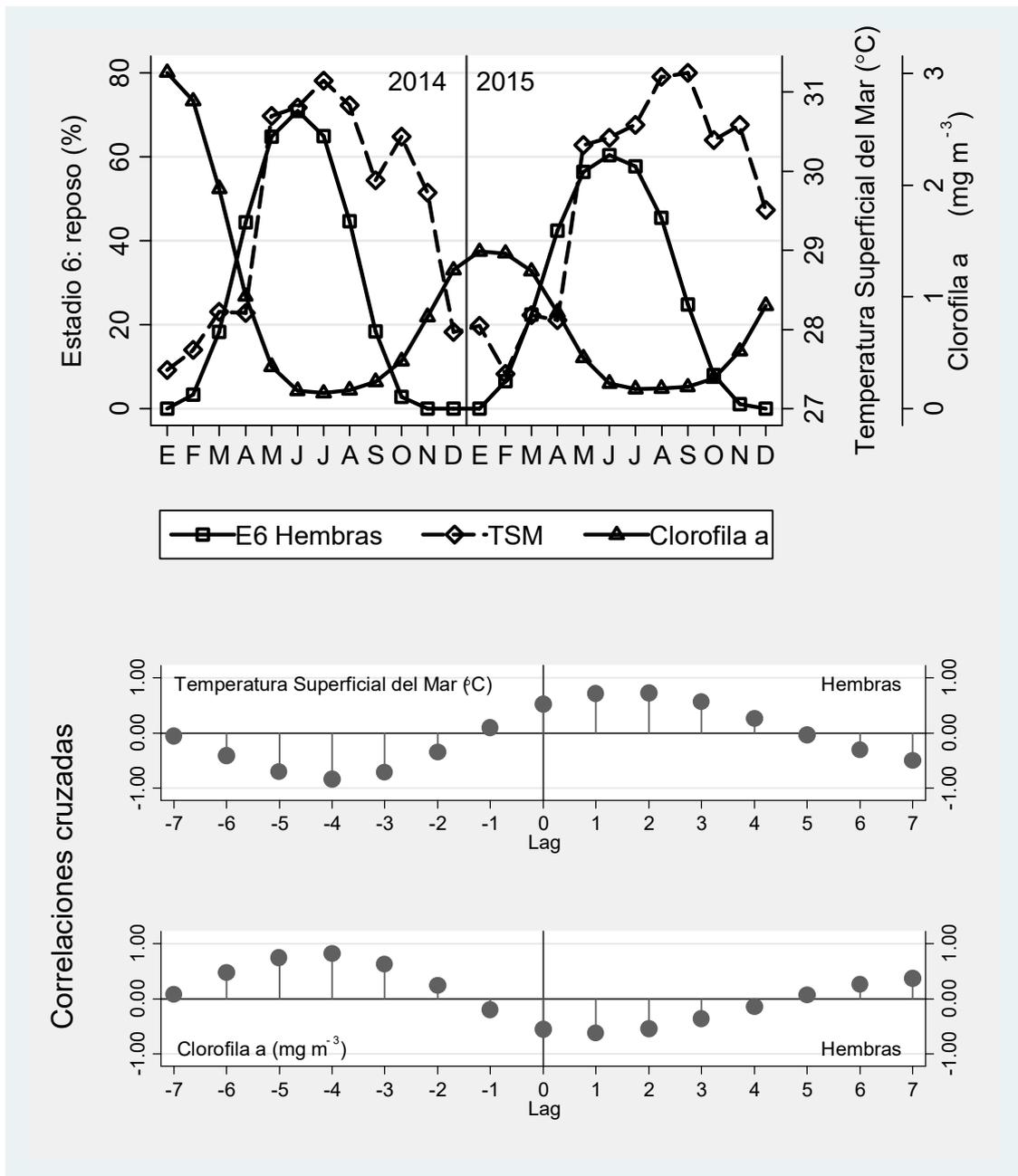


Figura III.10. Frecuencia suavizada de hembras en reposo (E6), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (CL) durante el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para la comparación de E6-TSM y E6-CL.

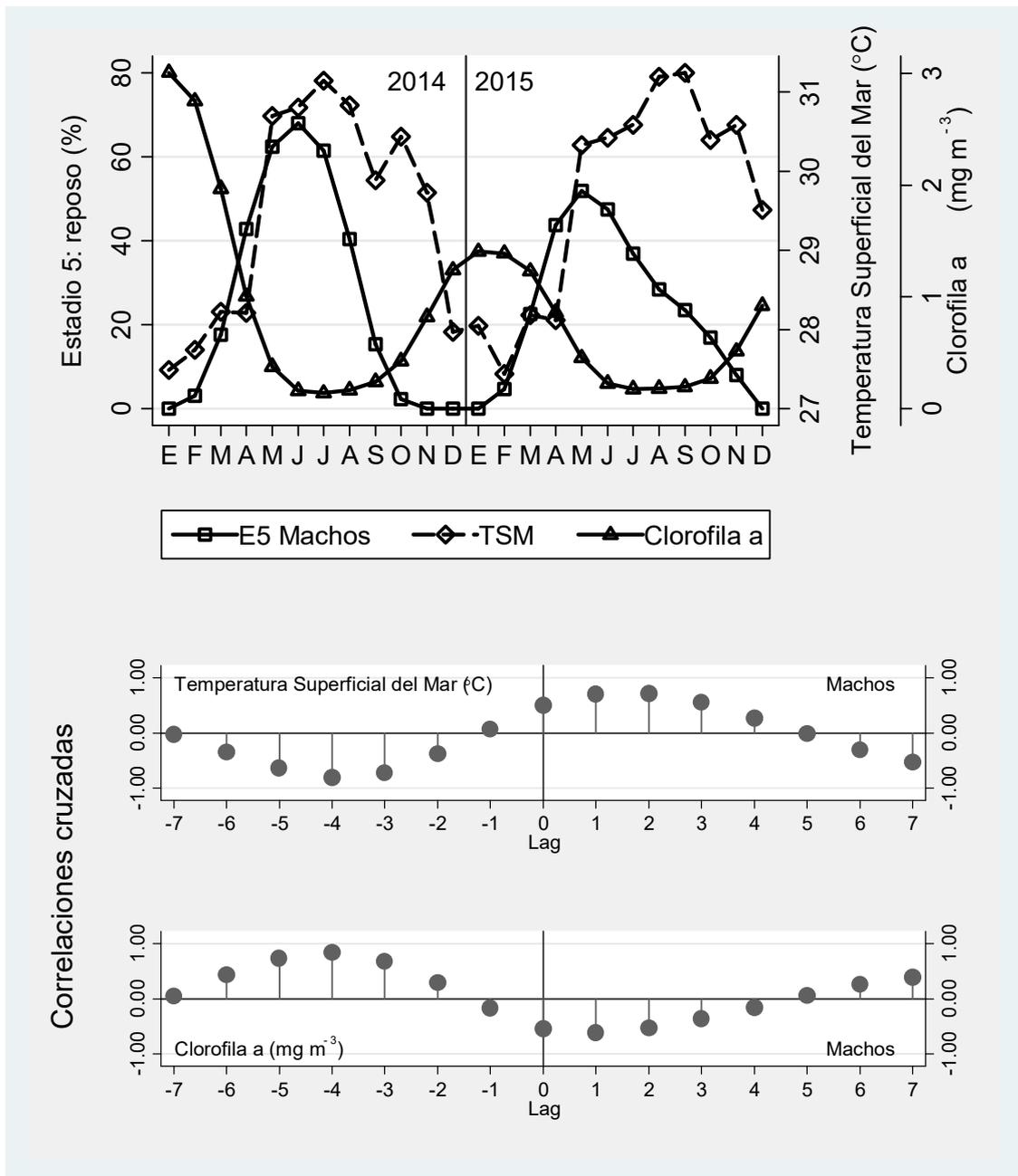


Figura III.11. Frecuencia suavizada de machos en reposo (E5), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (CL) durante el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para la comparación de E5-TSM y E5-CL.

Los correlogramas cruzados muestran una relación directa retrasada 2 meses entre E2-E3 (madurez-expulsión) y una alta correlación cruzada con retraso de 6 meses entre desove (E3) y reposo (E5) en los machos, lo que corrobora las afirmaciones anteriores (Figura III.7).

Las hembras en desove (E5) mostraron una clara correlación opuesta (inversa) con los valores de temperatura superficial del agua marina con un retraso de seis meses y una correlación cruzada concordante (directa) con la concentración de clorofila sin retraso (Fig. III.8). En la Figura III.9 es posible apreciar que, como en las hembras los machos en expulsión (E3) tuvieron una correlación cruzada opuesta con los valores de temperatura (con un retraso de unos siete meses) y directa con la clorofila (un mes de retraso). En contraste con las tendencias anteriores, las hembras en reposo (E6) mostraron una correlación cruzada directa (retraso de dos meses) con la temperatura y opuesta (con retraso de 7 meses) con las concentraciones de clorofila (Fig. III.10). De manera semejante a las hembras en reposo, los machos en reposo reproductivo (E5) mostraron una tendencia directa con la temperatura (con retraso de uno o dos meses) y opuesta a los valores de clorofila (retraso de 7 meses) (Fig. III.11). Un resumen de las correlaciones cruzadas y su significancia se incluyen en la Tabla III.5.

DISCUSIÓN

La proporción sexual de *H. princeps* de Puerto Ángel fue balanceada y estadísticamente significativa con una ligera predominancia de machos durante los meses cálidos del año. Estos hallazgos corresponden con el estudio de Vasconcelos *et al.* (2008) quienes reportaron una proporción sexual balanceada y con los machos dominando entre los individuos más pequeños de *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* en la Laguna Ria Formosa de Portugal. Esto es opuesto a la razón sexual desbalanceada reportada por Elhasni *et al.* (2013) para *Bolinus brandaris* (otro murícido) de Túnez donde las hembras superaron en número a los machos principalmente durante el periodo de la reproducción. Aunque no fueron estadísticamente significativos, en los meses fríos de Puerto Ángel (enero 2014 y enero, marzo de 2015), cuando la reproducción ocurre, el número de hembras fue mayor que el de los machos, lo cual puede estar asociado con el comportamiento reproductivo de esta especie ya que las hembras tienden a agregarse para la ovoposición.

El examen histológico de las gónadas de *Hexaplex princeps* en Puerto Ángel permitió la caracterización de seis estadios de madurez en las hembras (Tabla III.3) y cinco para los machos (Tabla III.4). Aunque no hay reportes previos sobre las fases de madurez de *H. princeps*, los estadios caracterizados en el presente estudio corresponden cercanamente a los sugeridos por Vasconcelos *et al.* (2008) para *H. trunculus* en Portugal. Para la madurez de los machos y con base en nuestras observaciones de las secciones histológicas consideramos que sólo cinco estadios son suficientes para describir el ciclo espermatogénico.

Al comparar ambos sexos, los meses coincidentes con el desove y la expulsión de esperma fueron enero, abril, mayo, octubre y noviembre y los meses con las frecuencias más grandes de individuos en reposo fueron junio y julio. De esta forma, es posible reconocer un periodo de desove y expulsión de esperma de noviembre a marzo con picos en enero y febrero. El periodo de reposo de las hembras ocurrió de marzo a octubre con picos en julio (2014) y abril-julio (2015) y los machos en reposo presentaron valores altos de frecuencia en junio (2014) y mayo (2015). Esto no corresponde con los tiempos de reproducción reportados por Baqueiro *et al.* (1983) para *H. erythrostomus* de Bahía Concepción, Baja California Sur quienes establecieron eventos reproductivos durante los meses cálidos (mayo a julio), aunque la temperatura superficial del agua de mar más alta de 28 °C en la Bahía Concepción corresponde con las temperaturas más frescas de Puerto Ángel. La temperatura es uno de los factores ambientales externos más importantes que afectan la reproducción de los moluscos y en el caso de *H. princeps*, en ambos sexos, los estadios de desove y expulsión de esperma ocurrieron a temperaturas relativamente bajas y el reposo reproductivo ocurrió a temperaturas más cálidas.

Las concentraciones de clorofila tuvieron una relación directa con el desarrollo de las gónadas al ser éste un proceso que demanda grandes cantidades de energía que debe obtenerse del alimento ingerido y extraído del medio, de reservas previamente acumuladas o de ambos (Fretter, 1984; García-Domínguez et al. 2008). *H. princeps* es un gasterópodo depredador que depende de la energía extraída de sus presas. Así, durante 2014 tanto para las hembras como para los machos, se notó que cuando las concentraciones de clorofila fueron altas, los estadios de madurez y desove/expulsión presentaron porcentajes de frecuencia altos y cuando las concentraciones de clorofila fueron bajas, el estadio más frecuente fue el de reposo. En 2015 las concentraciones de clorofila fueron muy variables con valores altos de enero a marzo y un incremento en noviembre que se corresponde con porcentajes mayores de frecuencia de hembras en desove y machos en expulsión. Sin embargo, un pico anómalo de concentración de clorofila ocurrió en abril cuando, a diferencia del mismo mes en 2014, pudo haber causado la reducción de la etapa de reposo y provocar la ocurrencia de ovogénesis y espermatogénesis como lo indican los valores de frecuencia de los estadios de desove y expulsión. Por lo tanto, los periodos con gran disponibilidad de clorofila coinciden con el desarrollo gonádico hacia madurez y desove/expulsión. *H. princeps* tiende a reproducirse cuando las poblaciones fitoplanctónicas florecen de tal forma que su descendencia pueda tener mayor probabilidad de supervivencia por la abundancia de alimento (Varpe et al., 2007; Avaca, et al., 2015).

En relación con la temperatura vale la pena mencionar que a lo largo del periodo de estudio no se detectaron diferencias de temperatura entre las lecturas superficie-fondo. La explicación directa de esta observación es que las localidades rocosas costeras donde se colectaron los individuos de *H. princeps* son lugares muy energéticos bajo los efectos de intensa acción de las olas, siendo las zonas precisamente habitadas por este organismo (Keen, 1971; Morris, 1976).

En este estudio, la predominancia de estadios reproductivos ocurrió durante los meses de invierno bajo relativamente bajas temperaturas. Como se señaló anteriormente, la reproducción de la especie relacionada *H. erythrostomus* en el Golfo de California se presentó cuando la temperatura del agua fue alrededor de los 28 °C (Baqueiro et al. 1983) semejante a la temperatura superficial de enero en Puerto Ángel.

De octubre a abril y en especial de noviembre a febrero, en la región, los vientos predominantes conocidos como “Tehuano” dan lugar a surgencias y la mezcla vertical de aguas produce altas concentraciones de clorofila (Barton et al., 1993; Trasviña & Barton, 1997). Este proceso de mezcla de agua promueve desove, apareamiento y alimentación de las especies acuáticas (Alejo-Plata, 2012). Por lo tanto es posible que la disponibilidad de alimento es el factor principal que afecta el establecimiento de la reproducción de *H. princeps* en esta región.

Por otra parte, me gustaría mencionar que la técnica de suavización aplicada a las frecuencias de etapas de madurez permitió distinguir de forma clara el patrón subyacente del ciclo reproductivo. Con la disponibilidad de registros de datos durante un tiempo relativamente largo es posible utilizar técnicas estadísticas destinadas al

análisis de series de tiempo, lo que hace posible el evaluar la significancia estadística de los comportamientos observados. De aquí que se pueda establecer que *H. princeps* madura y se reproduce durante los meses fríos del año (octubre a marzo) y reposan su reproducción durante la parte cálida del año (mayo a agosto). Se observó una correlación sincrónica con la cantidad de alimento (indicada indirectamente por la concentración de clorofila) y en todos los casos los adelantos y retrasos de las variables pudieron determinarse (Beckett, 2013).

Hasta donde sabemos, este es el primer estudio del ciclo reproductivo de *H. princeps* en la región y proporciona una línea base de información para i) establecer medidas de manejo, en particular, el conocimiento del tiempo de la temporada reproductiva y ii) evaluar su potencial de cultivo. Es necesario continuar con el estudio de otros aspectos de importancia biológica y pesquera.

Capítulo IV.

Edad y crecimiento de *Opeatostoma pseudodon*

INTRODUCCIÓN

El crecimiento es una característica específico individual, donde cada individuo exhibe un modelo de crecimiento propio que está definido por factores genéticos y ambientales, pero que puede extrapolarse a todos los individuos de una población y ser descrito por parámetros de una función de crecimiento común, que represente el crecimiento teórico de un individuo (Zabala, 2012) este crecimiento individual se define como: el proceso por el cual los organismos presentan cambios en su masa corporal, respecto al tiempo, este cambio puede ser positivos o negativos (Jiménez-Ordaz, 2005).

Para establecer un modelo óptimo de crecimiento de debe saber la edad la cual se puede estimar en aquellas especies que producen alguna estructura persistente que muestre variaciones en su tasa de crecimiento a lo largo del tiempo. En algunos gasterópodos las estructuras como los estatolitos, conchas u opérculos, proveen esta información. Algunos autores como Sire y Bonnet (1984), Gluyas-Millan *et al.* (1999 y 2000), Richardson *et al.* (2005) Peemoeller y Stevens (2013) han realizado el opérculo para la determinación de la edad y crecimiento en otras especies de gasterópodos.

Opeatostoma pseudodon (Burrow, 1815), según Keen (1971) la concha es blanca debajo de un periostraco café amarillento. Varias aristas espirales lisas de color café oscuro dan la apariencia de estar dobladas hacia dentro de un torno. El labio externo lleva una muesca en el ángulo superior y en la parte inferior tiene un diente largo y agudo único entre los fascioláridos. Longitud cerca de 42 mm; diámetro 31mm. Distribución Desde Cabo San Lucas, Baja California Sur, el Golfo de California, hasta Perú. Es un depredador activo de almejas y balanos, con adaptabilidad a alimentarse de carroña, hacia la región interior de la columna (fasciola) se encuentra dos o tres pliegues, es una especie no muy frecuente que puede ser o no gregaria y ocasionalmente se encuentra asociada a sustratos coralinos (Keen, 1971; Morris, 1976; Harasewich & Moretzsohn, 2010).

Subclase: Caenogastropoda.

Orden: Neogastropoda

Superfamilia: Buccinacea

Familia: Fasciolariidae

Género *Opeatostoma* Berry, 1958

Opeatostoma pseudodon (Burrow, 1815).



Figura IV.1:- *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815).

ÁREA DE ESTUDIO

Los especímenes fueron colectados a lo largo de la zona costera desde “Punta Cometa” hasta “Playita Tembo” en un total de 12 sitios del litoral rocoso (Tabla IV.1 y Figura IV.2).

Tabla IV.1. Posición geográfica de los sitios de colecta de especímenes y datos ambientales (temperatura superficial del agua y concentración de clorofila a)

Sitio	Latitud (N)	Longitud (W)
Punta Cometa (PC)	15° 39' 35.4"	96° 33' 16.5"
San Agustínillo (SA)	15° 39' 48.6"	96° 33' 01.0"
Playa Panteón (PP)	15° 39' 56.1"	96° 29' 27.1"
Aragón (Ar)	15° 39' 38.2"	96° 31' 46.8"
Estacahuite (Es)	15° 40' 04.7"	96° 28' 54.5"
Bajos de Aceite (BA)	15° 40' 10.6"	96° 28' 29.6"
La Mina (LM)	15° 40' 26.7"	96° 28' 35.7"
La Boquilla (LB)	15° 40' 48.3"	96° 27' 58.4"
Secretario (Sr)	15° 41' 02.3"	96° 27' 00.5"
Tijera (Tj)	15° 41' 20.2"	96° 26' 26.3"
Dominguillo (Dm)	15° 41' 35.0"	96° 26' 02.2"
Playita, Tembo (PT)	15° 41' 36.1"	96° 25' 54.3"
Temperatura (TSM) y Clorofila (CL)	15° 38' 44.9"	96° 28' 45.0"

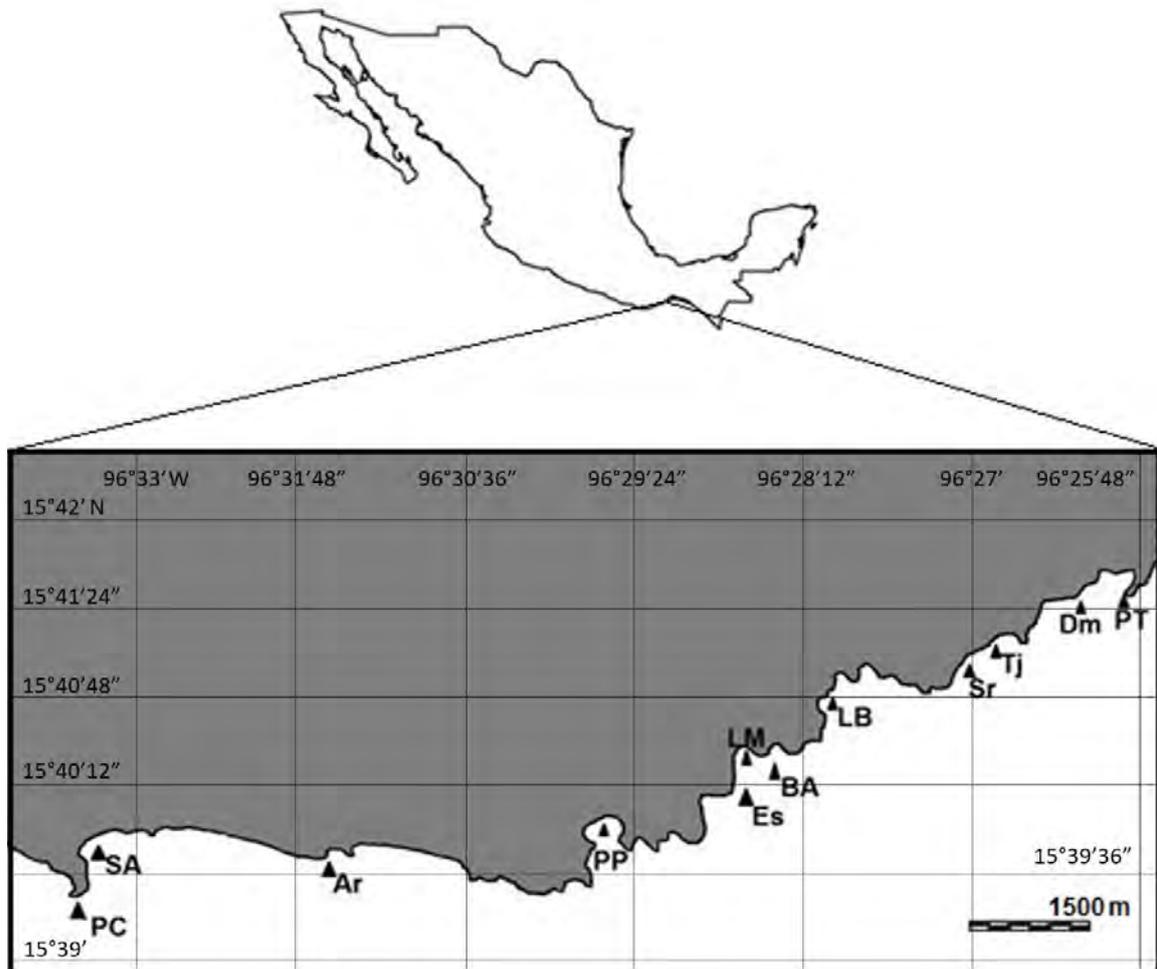


Figura IV.2. Localización geográfica del área de estudio, Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico. Se indican los sitios de colecta: PC = Punta Cometa; SA = San Agustinillo; Ar = Aragón; PP = Playa Panteón; Es = Estacahuite; LM = La Mina; BA = Bajos de Aceite; LB = La Boquilla; Sr = Secretario; Tj = Tijera; Dm = Dominguillo; PT = Playita, Tembo

MATERIAL Y MÉTODO

Las muestras se obtuvieron con periodicidad aproximadamente mensual de febrero de 2012 a noviembre de 2014 a partir de la captura artesanal en varias localidades con litoral rocoso aledañas a Puerto Ángel, Oaxaca, México, desde Punta Cometa al oeste hasta Playita Tembo al occidente. Las localidades en detalle se muestran en la Figura 1 y su geoposición se incluye en la Tabla 1. Estos sitios se encuentran dentro de la Región Marítima Prioritaria No. 35: Mazunte-Puerto Ángel

caracterizada por un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano y tormentas tropicales; se encuentra en la Trinchera Mesoamericana (subducción) con afloramientos rocosos ígneos y metamórficos; existen acantilados, playas, bahías y arrecifes además de que en sus aguas se manifiestan surgencias invernales, influencia de las corrientes Norecuatorial y Costera de Costa Rica, oleaje alto, aporte dulceacuícola por ríos así como la ocurrencia de marea roja y el fenómeno de “El Niño” (Arriaga-Cabrera et al. 1998; actualizado en Junio, 2017)

Los organismos fueron capturados con la ayuda de dos buzos locales mediante buceo libre con una embarcación de 8 m de eslora con motor fuera de borda de 40 caballos de fuerza. Se colectaron individuos en litorales rocosos a profundidades de 5 a 15 m y de las 9:00 a las 12:00 hrs. tiempo local. Los sitios de colecta se determinaron en cada fecha de acuerdo a las condiciones atmosféricas y oceánicas así como por el conocimiento de los buzos acerca de la disponibilidad de la especie en la zona. Los especímenes se conservaron en mezcla frigorífica (hielo-sal) y se llevaron a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. A una submuestra de la captura (10 a 15 individuos) se les extrajeron las partes blandas y se fijaron en formol al 10% con agua de mar para el estudio histológico posterior de las gónadas; en el laboratorio, el resto de organismos se analizaron en detalle, siendo evaluados en longitud, ancho, peso total y se determinó su sexo.

Se separaron los opérculos, los cuales fueron lavados y pesados (po), y las conchas individuales se midieron en altura (desde el ápice hasta la base) con un vernier (± 0.01 cm) siguiendo las recomendaciones de Morris (1969) y Gluyas-Millán *et al.* (1999), para después pulirlos con el propósito de ver los anillos de crecimiento y medirlos (Saito-Quezada, 2010). Posteriormente la concha se cortó horizontalmente con una sierra (Cudney-Bueno, 2007); lo anterior para facilitar la observación y conteo de las marcas indicadoras de la edad. Con las edades estimadas y las tallas correspondientes se analizó el crecimiento por medio de los modelos de von Bertalanffy, de Gompertz y Logístico. Los parámetros de estas funciones se estimaron por métodos de regresión lineal y no lineal, simple y ponderada (Salgado-Ugarte, *et al.* 2005).

Una vez que se separó la concha del tejido blando este se pesó para obtener el peso total de tejido (ptt); a éste, se le separaron y pesaron: el callo (pc), la gónada (pg) y la glándula digestiva (pd) para el cálculo de los índices morfofisiológicos (Gabbot y Walker, 1971; Salgado-Ugarte, 1995; Salgado-Ugarte *et al.* 2005).

Todos los datos cuantitativos y cualitativos fueron sometidos a métodos de análisis estadístico exploratorio y confirmatorio (Salgado-Ugarte, 1992; 2013; 2017).

La distribución de las medidas de longitud, ancho y peso total se examinó por medio de histogramas mejorados, conocidos como **estimadores de densidad por kernel** (Silverman, 1986; Härdle, 1990; Scott, 1992; Salgado-Ugarte, 2002). Para determinar la estructura poblacional por tallas; el número de individuos de cada sexo se utilizó para analizar la proporción sexual.

Para la lectura de las marcas de crecimiento se llevaron a cabo en los opérculos, el conteo se realizó con una lupa y luz reflejada, las medidas se llevaron a cabo con un calíper digital del núcleo a cada marca (Figura IV.3)

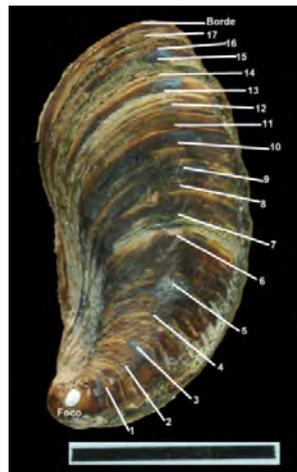


Figura IV.3.- Opérculo de *O. pseudodon*, número de anillos, escala (1 cm)

La estimación de los parámetros de las funciones de crecimiento se llevó a cabo por medio de regresión no lineal simple y ponderada a los datos de talla-edad por medio de rutinas computarizadas específicas para los programas Stata y R (Salgado-Ugarte, *et al.*, 2005; Salgado-Ugarte, 2016; Verzani, 2014; Ogle, 2016; Gómez-Márquez, *et al.*, 2017)

Para la comparación de los parámetros (L_{∞} , k , t_0) de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico obtenidos de las lecturas de edad de los opérculos, se realizó la prueba multivariada de T^2 de Hotelling (Bernard, 1981; Salgado-Ugarte *et al.* 2005), la prueba de razón de verosimilitud y la prueba F de Roff

(Kimura, 1980; Haddon, 2000; Salgado-Ugarte, *et al.* 2005; Roff, 2006; Ogle, 2016; Gómez-Márquez, *et al.*, 2017).

Para los cálculos cuantitativos y cualitativos se utilizaron diversos programas (Excel, Stata y R).

RESULTADOS

Estructura poblacional por sexos (proporción) y por talla EDK's (Estimadores de densidad por kernel).

La relación de organismos considerados para este apartado, capturados en cada muestreo se presenta en la Tabla IV.2. En total se obtuvieron 836 individuos, de agosto de 2013 a abril de 2016 a los cuales fue posible medir el largo de la concha..

Tabla IV.2. Resumen del número de individuos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>			
Fecha	Frecuencia	Porcentaje	Acumulado
23/08/2013	4	0.48	0.48
25/10/2013	7	0.84	1.32
22/11/2013	16	1.91	3.23
24/01/2014	55	6.58	9.81
21/02/2014	39	4.67	14.47
21/03/2014	23	2.75	17.22
25/04/2014	14	1.67	18.90
23/05/2014	41	4.90	23.80
26/07/2014	3	0.36	24.16
15/08/2014	20	2.39	26.56
24/10/2014	97	11.60	38.16
21/11/2014	44	5.26	43.42
28/01/2015	62	7.42	50.84
22/03/2015	5	0.60	51.44
30/04/2015	55	6.58	58.01
11/06/2015	60	7.18	65.19
21/08/2015	51	6.10	71.29
24/09/2015	54	6.46	77.75
16/10/2015	59	7.06	84.81
04/12/2015	59	7.06	91.87
12/02/2016	51	6.10	97.97
01/04/2016	17	2.03	100.00
Total	836	100.00	

Tabla IV.3. Número de individuos por sexo y fecha de colecta que pudieron medirse en largo de la concha. Se incluye la proporción sexual y su significancia estadística (χ^2 con corrección de Yates)

Fecha de colecta	Total	Machos	Hembras	Proporción Macho:Hembra	χ^2 (Yates)	P
23/08/2013	4	0	4		2.250	0.134
25/10/2013	7	1	6	1.00:6.00	2.286	0.130
22/11/2013	16	10	6	1.67:1.00	0.562	0.453
24/01/2014	55	36	19	1.89:1.00	4.655	0.031*
21/02/2014	39	18	21	1.00:1.17	0.103	0.749
21/03/2014	23	9	14	1.00:1.55	0.696	0.404
25/04/2014	14	6	8	1.00:1.33	0.071	0.789
23/05/2014	41	17	24	1.00:1.41	0.878	0.349
26/07/2014	3	2	1	2.00:1.00	0.000	1.000
15/08/2014	20	10	10	1.00:1.00	0.050	0.823
24/10/2014	96	58	38	1.53:1.00	3.760	0.052*
21/11/2014	44	32	12	2.67:1.00	8.204	0.004*
28/01/2015	62	29	33	1.00:1.13	0.145	0.703
22/03/2015	5	1	4	1.00:4.00	0.800	0.371
30/04/2015	54	28	26	1.08:1.00	0.019	0.892
11/06/2015	60	34	26	1.31:1.00	0.817	0.366
21/08/2015	51	31	20	1.55:1.00	1.961	0.161
24/09/2015	54	27	27	1.00:1.00	0.019	0.892
16/10/2015	59	29	30	1.00:1.00	0.017	0.897
04/12/2015	59	27	32	1.00:1.18	0.271	0.602
12/02/2016	51	25	26	1.00:1.04	0.000	1.000
01/04/2016	17	7	10	1.00:1.42	0.235	0.627
Total	834	437	397	1:10:1.00	0.717	0.190

En enero, octubre y noviembre de 2014, los machos predominaron (hasta aproximadamente 8 machos por cada 3 hembras en noviembre) significativamente sobre las hembras. Sin embargo en marzo de 2015 la proporción de hembras predominó sobre la de los machos (1 macho por 4 hembras); no obstante, la proporción sexual total no fue significativamente diferente de una relación 1:1 (Tabla IV.3).

La distribución de tallas (largo de la concha) del total de machos ($N = 437$) se concentró entre los 3 y 5 cm. El *EDK* con la mitad de la amplitud de banda “óptima” de Silverman (1986) permitió distinguir 6 modas, de las cuales, las dominantes (mayores frecuencias) fueron tres (3.47, 4.00 y 4.31) y las menores (a tallas pequeñas)

estuvieron a los 2.29, 2.57 y 2.88 cm con una indicación de un individuo alrededor de 5 cm de largo (Figura IV.4)

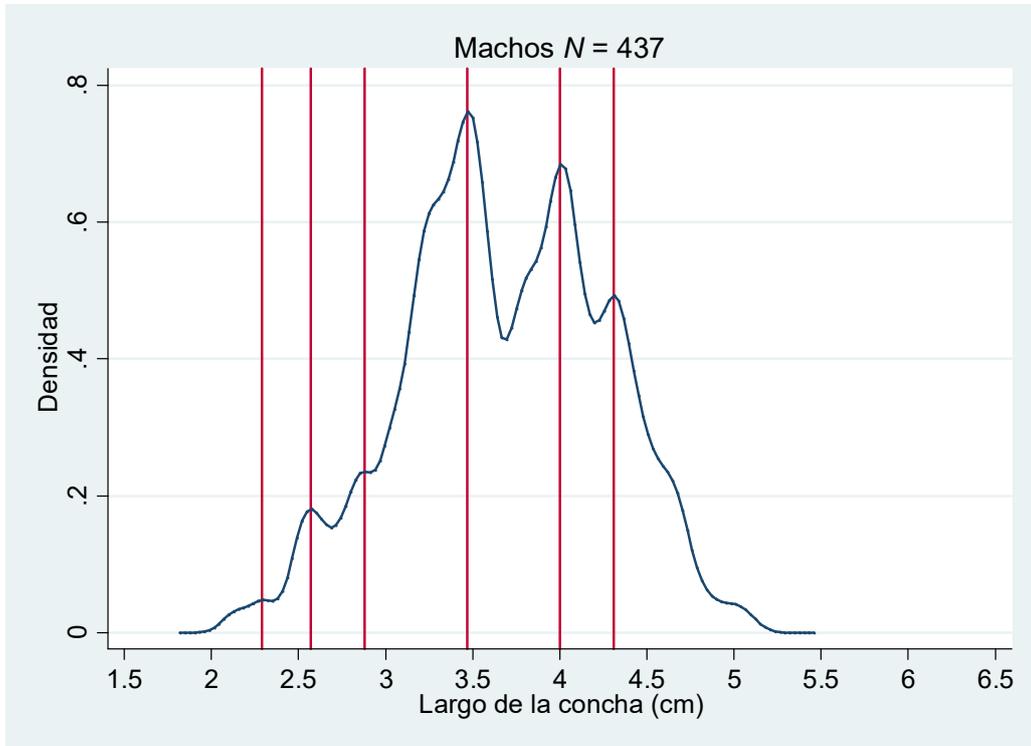


Figura IV.4. Estimador de densidad por kernel gaussiano para el largo de la concha del total de machos ($N = 437$), con amplitud de banda de 0.07 (mitad de “óptima” de Silverman). Las modas principales están a los 3.47, 4.00 y 4.31 cm y las de bajas frecuencias a los 2.29, 2.57 y 2.88 (individuos pequeños) y un pequeño grupo (indicado por el hombro) a los 5 cm de largo (individuos grandes).

La distribución del largo de la concha (cm) para el total de hembras ($N = 401$) mostró un comportamiento semejante al de los machos, con cuatro modas dominantes (3.13, 3.53, 3.89 y 4.57) y tres de baja frecuencia, una para los ejemplares más pequeños (1.80) y dos (5.00 y 5.86) para los más grandes (Figura IV.5).

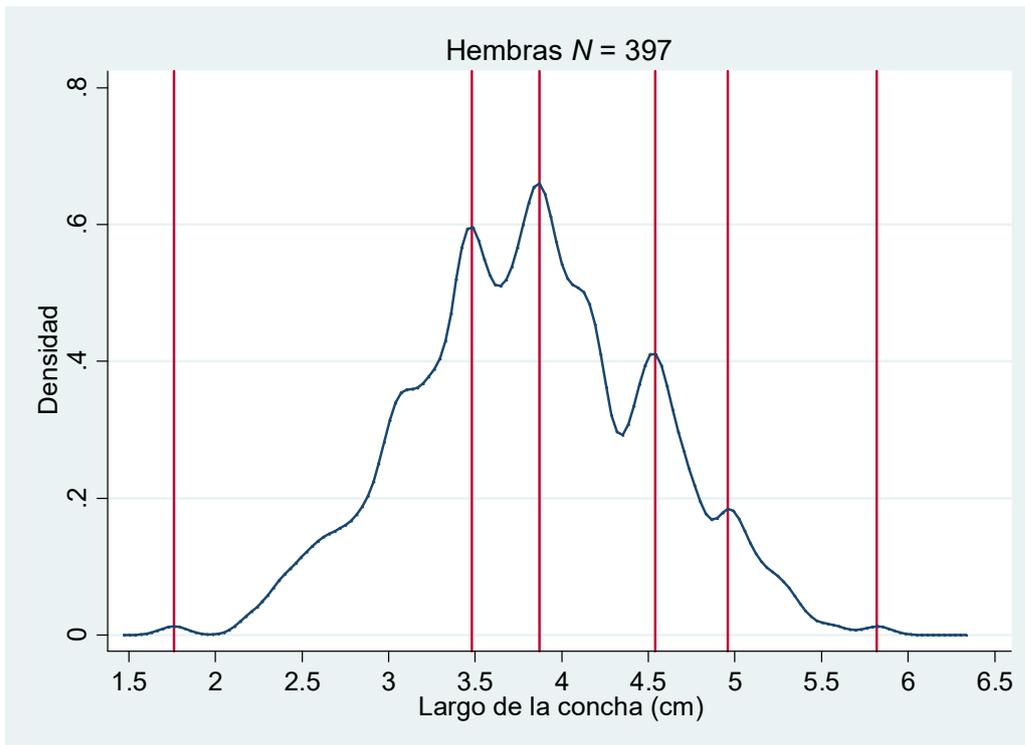


Figura IV.5. Estimador de densidad por kernel gaussiano para el largo de la concha del total de hembras ($N = 363$), con amplitud de banda de 0.08 (mitad de “óptima” de Silverman). Las modas principales están a los 3.48, 3.87 y 4.54 cm y las de bajas frecuencias a los 1.76 (individuos más pequeños), 4.96 y 5.82 (individuos más grandes) cm de largo.

El recorrido del largo de concha para machos fue de $5.09 - 2.13 = 2.96$ cm y el de las hembras de $5.87 - 1.80 = 4.07$. Las hembras abarcaron tallas desde un poco más pequeñas hasta unos poco más grandes que los machos. La prueba de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1995; Conover, 1999; StataCorp, 2013) para comparar dos distribuciones mostró diferencia significativa ($D = 0.1244$, P (corregida) = 0.002).

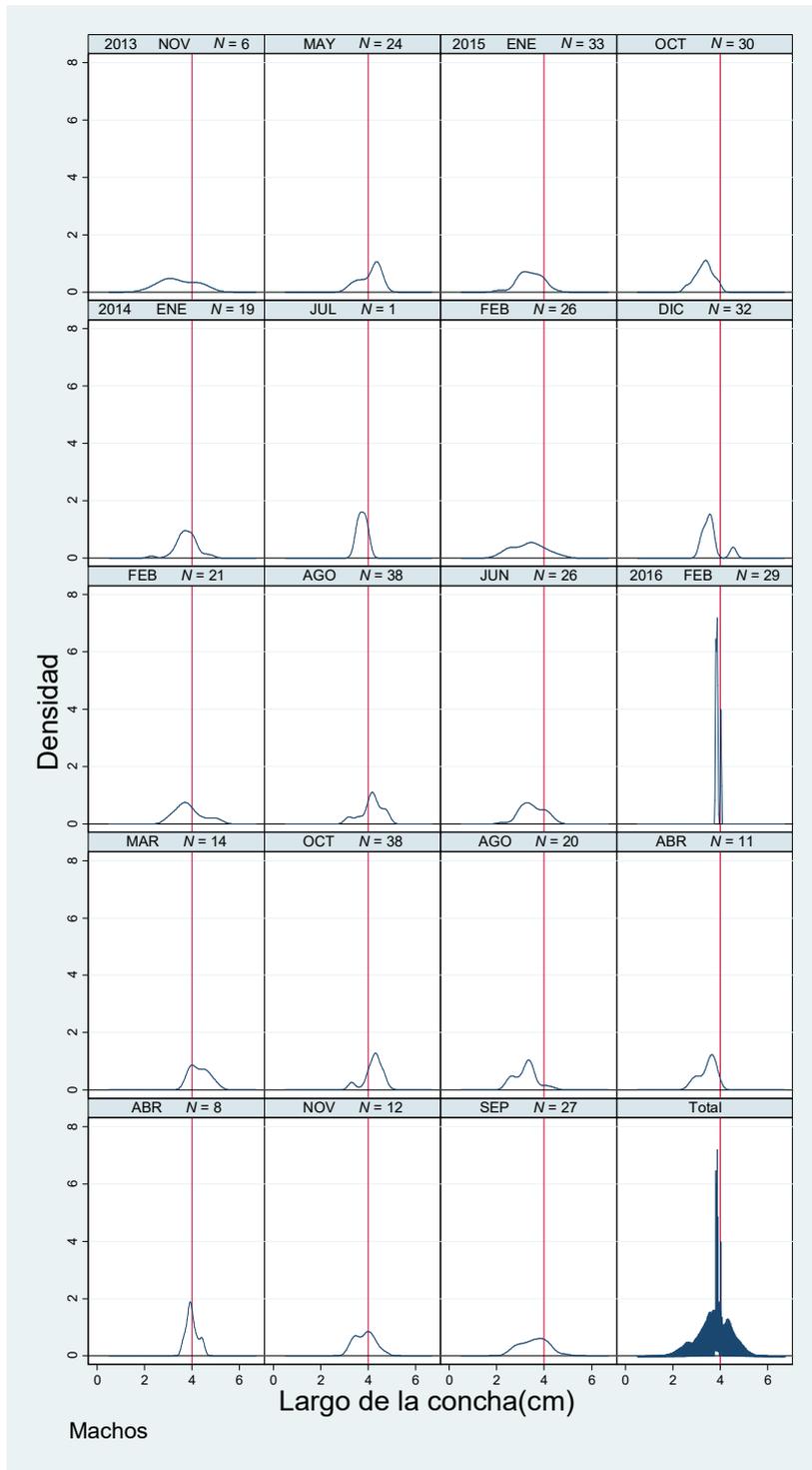


Figura IV.6. Distribución del largo de la concha (cm) por fecha de muestreo para los machos de *O. pseudodon*. La línea vertical indica la moda principal del total de tallas (4.00 cm).

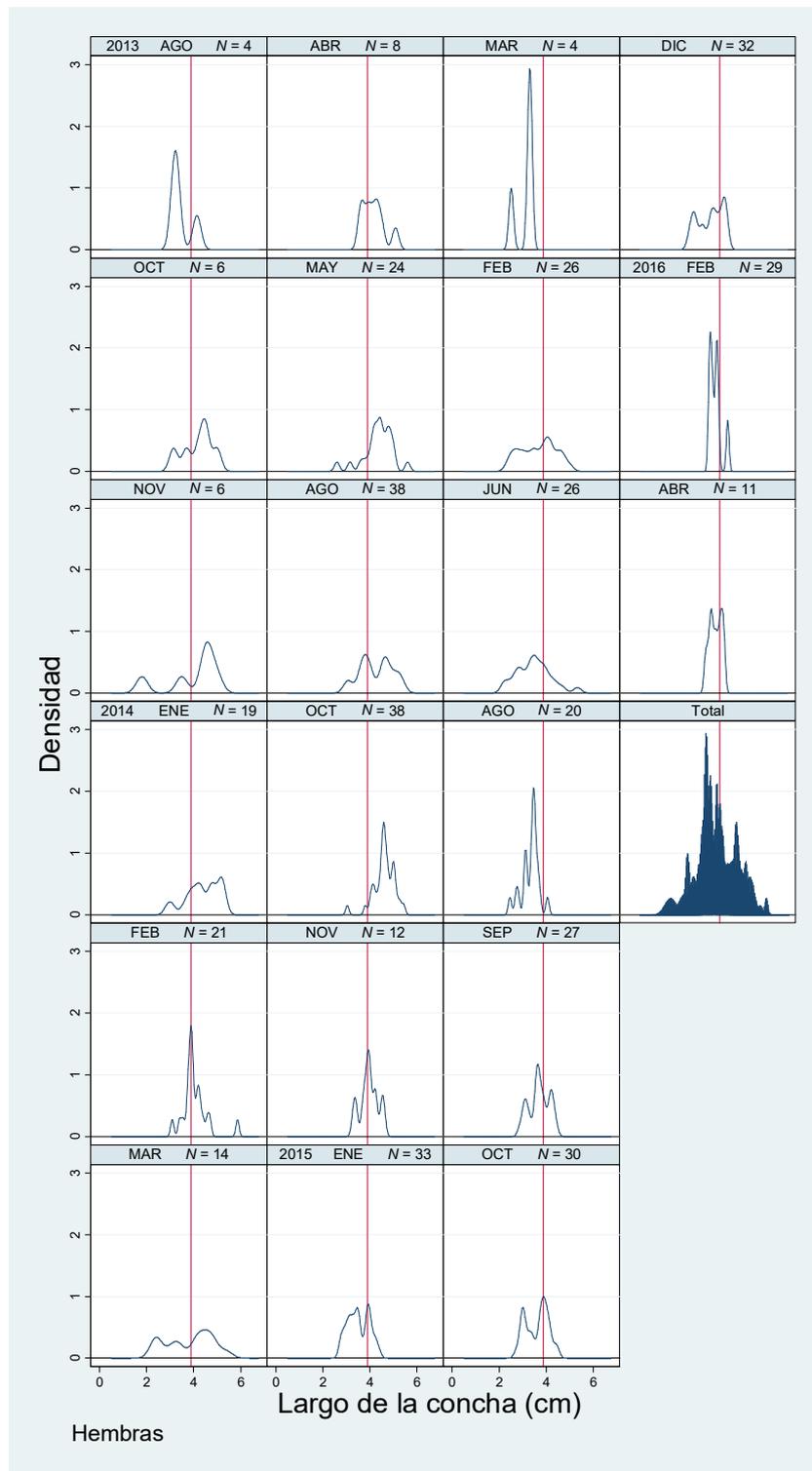


Figura IV.7. Distribución del largo de la concha (cm) por fecha de muestreo para las hembras de *O. pseudodon*. La línea vertical indica la moda predominante del total de tallas (3.89 cm).

Lectura de opérculos

De los 843 individuos colectados en 19 fechas de colecta, fue posible analizar 825 opérculos. Los restantes no pudieron ser estudiados principalmente por su estado inadecuado para distinguir en ellos las marcas de crecimiento (Tabla IV.4).

En cuanto a los radios, la marca más pequeña fue de 3.06 y la más grande alcanzó los 52 mm. El opérculo con el radio más pequeño midió 4.18 y el más grande 24.13 mm (Tabla IV.5). Los valores para cada radio se representan por medio del diagrama de caja y bigotes (Figura IV.8). El número máximo de marcas fue de 17 observándose en un solo individuo el cual fue el único con anillos mayores a 13 (14, 15, 16 y 17).

Fecha de colecta	Frecuencia	Porcentaje	% Acumulado
24/01/2014	48	5.82	5.82
21/02/2014	51	6.18	12.00
21/03/2014	23	2.79	14.79
25/04/2014	17	2.06	16.85
23/05/2014	41	4.97	21.82
26/07/2014	4	0.48	22.30
15/08/2014	20	2.42	24.73
24/10/2014	97	11.76	36.48
21/11/2014	44	5.33	41.82
28/01/2015	62	7.52	49.33
22/03/2015	5	0.61	49.94
30/04/2015	55	6.67	56.61
11/06/2015	60	7.27	63.88
21/08/2015	51	6.18	70.06
24/09/2015	54	6.55	76.61
16/10/2015	60	7.27	83.88
04/12/2015	60	7.27	91.15
12/02/2016	55	6.67	97.82
01/04/2016	18	2.18	100.00
Total	825	100.00	

En conjunto, la cantidad de medidas registradas en los opérculos y por todos los radios llegan a 13,413 mediciones (Total acumulado en la Tabla IV.5).

Validación de la periodicidad de las marcas

La razón del incremento marginal se presenta en las Figuras IV.9 (machos) y IV.10 (hembras). Debido al fuerte sesgo positivo en la escala original se optó por presentar la versión logarítmica con la recomendación de García-Berthou y Moreno-Amich (1993) y Salgado-Ugarte et al. (2005) de multiplicar los valores por una constante (10^6) para evitar trabajar con valores negativos.

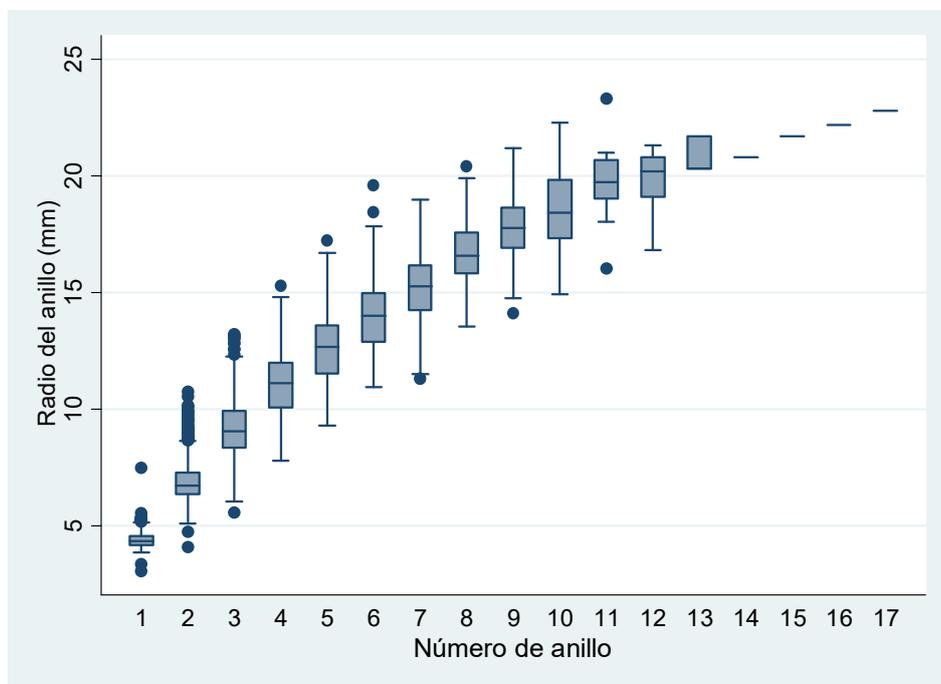


Figura IV.8. Diagramas de caja y bigotes para los radios de cada marca de crecimiento en los opérculos de *Opeatostoma pseudodon*.

Tabla IV.5. Resumen numérico de las medidas de los anillos en los opérculos de <i>O. pseudodon</i>					
Anillo	Frecuencia	Media	D. Estándar	Mínimo	Máximo
a1	791	4.5623	2.7244	3.06	52
a2	791	6.8981	0.8479	4.08	10.75
a3	786	20.2965	93.2720	5.56	809
a4	764	11.1278	1.2828	7.79	15.3
a5	682	12.6896	1.3162	9.31	17.24
a6	543	14.0084	1.4689	4.63	19.59
a7	354	20.0216	90.3554	7.24	1715
a8	186	16.6235	1.3424	13.55	20.42
a9	81	17.6303	1.6767	10.18	21.18
a10	32	18.3794	1.6448	14.94	22.27
a11	13	19.6831	1.7323	16.01	23.3
a12	7	19.8729	1.5145	16.83	21.3
a13	3	20.7700	0.7968	20.3	21.69
a14	1	20.7900	-	20.79	20.79
a15	1	21.6900	-	21.69	21.69
a16	1	22.1800	-	22.18	22.18
a17	1	22.8000	-	22.8	22.8
Borde	789	15.09049	2.4784	4.18	24.13
Total Acum.	13413	15.1083	2.4419	8.24	24.13

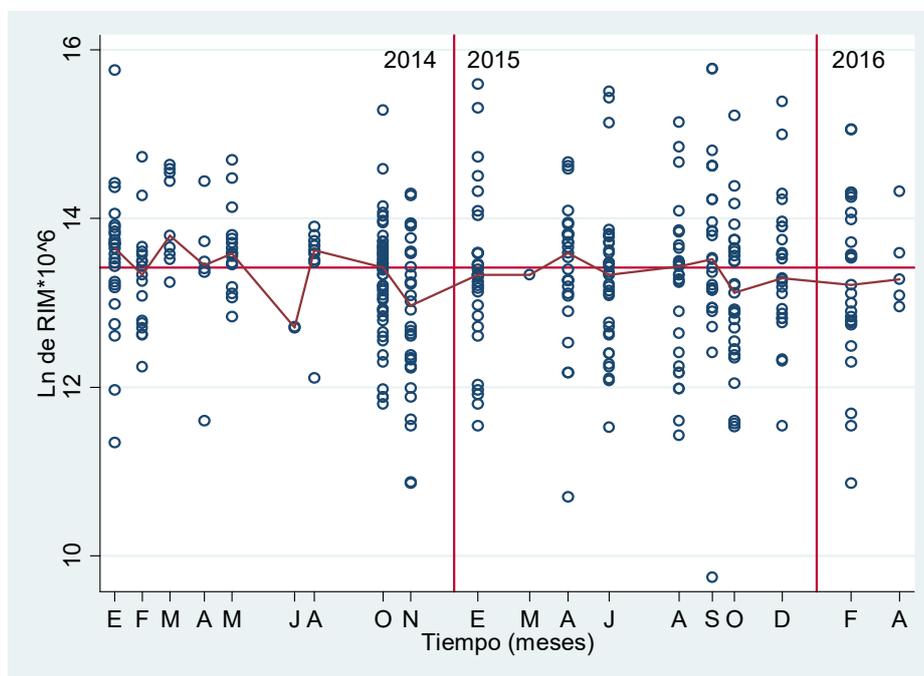


Figura IV.9. Logaritmo (natural) de la razón de incremento marginal (*RIM*) para los machos. La línea conecta valores medianos de cada fecha. Se incluye el valor promedio como referencia y líneas verticales para indicar los años de estudio.

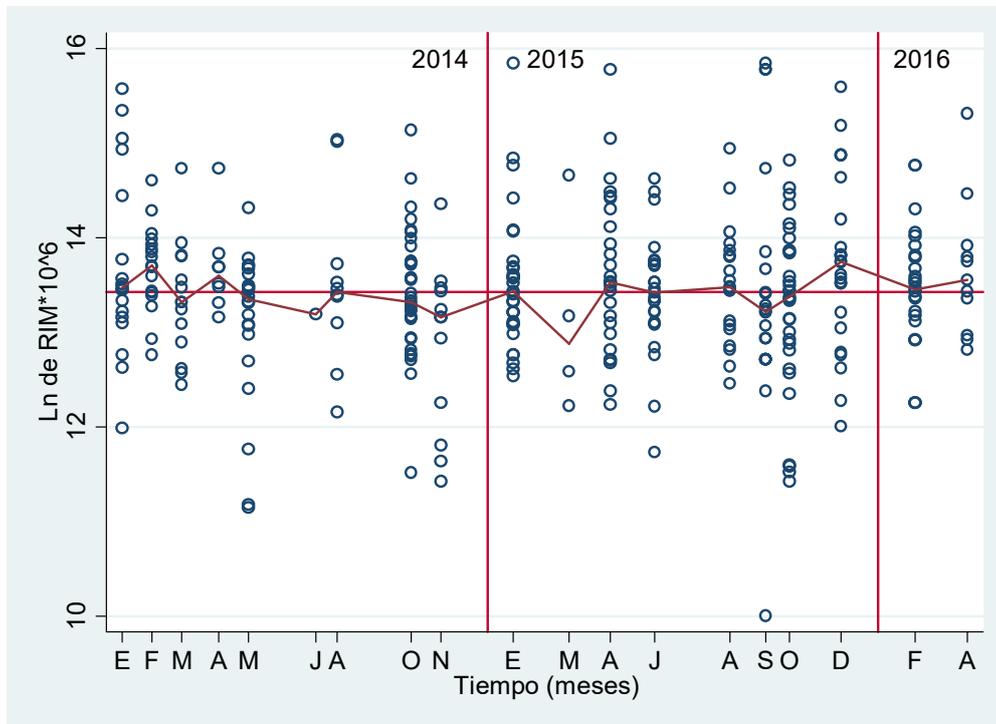


Figura IV.10. Logaritmo (natural) de la razón de incremento marginal (*RIM*) para las hembras. La línea conecta valores medianos de cada fecha. Se incluye el valor promedio como referencia y líneas verticales para indicar los años de estudio.

Debido a que las tendencias no son claramente observables se decidió aplicar la suavización no lineal resistente (Velleman, 1980; Salgado-Ugarte, 2017), método eficiente para recuperar la tendencia de los datos evitando la influencia de casos extraordinarios y valores faltantes. Los resultados se presentan en las Figuras IV.11 (hembras) y IV.12 (machos).

En estas Figuras resulta claro observar claramente que durante diciembre, enero y febrero (2014-2015) tanto en machos como en hembras se tienen valores mínimos de incremento. En los machos se sugiere un mínimo en los meses cálidos del 2014. Sin embargo, es razonable inferir una periodicidad anual de formación de marcas durante la temporada relativamente fría del año al ser éste el patrón más consistente.

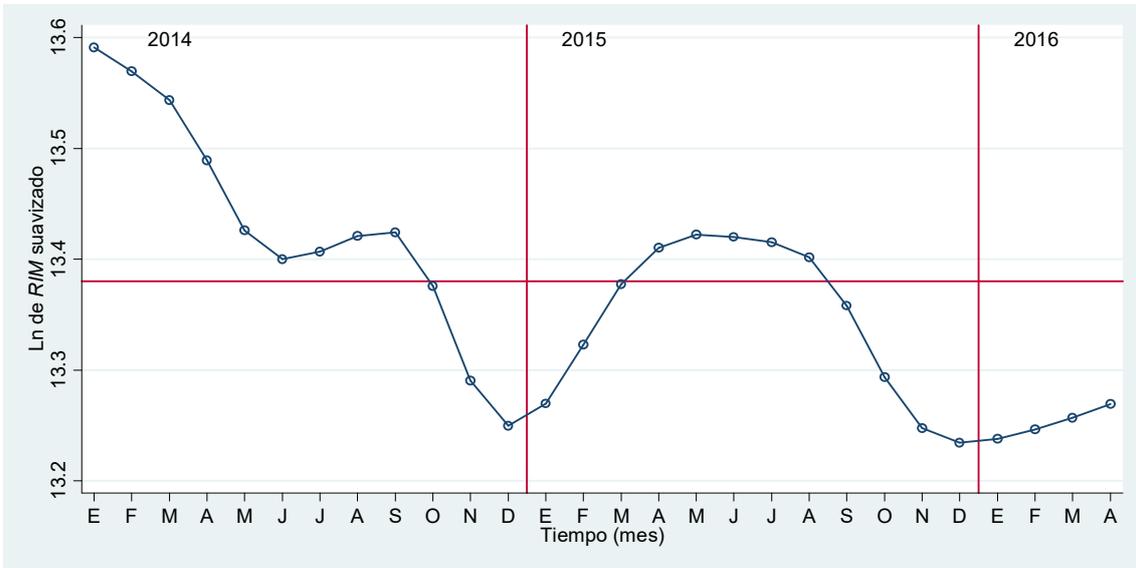


Figura IV.11. Valores medianos logarítmicos (por 10^6) de RIM suavizados (4253EH,doble) para las hembras a lo largo de la temporada de estudio. Se incluye línea horizontal con la mediana de los valores (como referencia) y líneas verticales para separar años.



Figura IV.12. Valores medianos logarítmicos (por 10^6) de RIM suavizados (4253EH,doble) para los machos a lo largo de la temporada de estudio. Se incluye línea horizontal con la mediana de los valores (como referencia) y líneas verticales para separar años.

Crecimiento

Considerando que el análisis de la razón del incremento marginal sugiere una formación anual de marcas de crecimiento, se estimó la edad de los organismos en años. Con la información talla-edad se procedió al ajuste de funciones de crecimiento por regresión no lineal (Tablas IV.6 a IV.8; Figura IV.13).

Tabla IV.6. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy para el total de individuos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	778	
Modelo	11073.6425	3	3691.2141	F(3,775) =	15949.54	
Residual	179.3588	775	0.2314	Prob > F =	0.0000	
Total	11253.0013	778	14.4640	R ² =	0.9841	
				R ² ajustada =	0.9840	
				Error estimación =	0.4811	
				Desv. Residual =	1066.279	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	9.3298	3.6778	2.54	0.011	2.1103	16.5495
k	0.0423	0.0283	1.50	0.135	-0.0132	0.0978
t_0	-5.8303	1.8792	-3.10	0.002	-9.5193	-2.1413
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.7. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de Gompertz para el total de individuos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	778	
Modelo	11073.8125	3	3691.2708	F(3,775) =	15964.92	
Residual	179.1888	775	0.2312	Prob > F =	0.0000	
Total	11253.0013	778	14.4640	R ² =	0.9841	
				R ² ajustada =	0.9840	
				Error estimación =	0.4808	
				Desv. Residual =	1065.541	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	7.0665	1.2123	5.83	0.000	4.6867	9.4464
k	0.1005	0.0286	3.51	0.000	0.0443	0.1566
t_0	1.7877	1.4724	1.21	0.225	-1.1026	4.6780
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.8. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento Logística para el total de individuos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>					
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	778
Modelo	11073.957	3	3691.3191	F(3,775) =	15978.05
Residual	179.0439	775	0.2310	Prob > F =	0.0000
Total	11253.0013	778	14.4640	R ² =	0.9841
				R ² ajustada =	0.9840
				Error estimación =	0.4806
				Desv. Residual =	1064.912
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$					
largo	Coef.	Error.est.	T	P	I. De C.
L_{∞}	6.3070	0.7137	8.84	0.000	4.9059
k	0.1585	0.0291	5.45	0.000	0.1014
t_0	3.9218	1.3744	2.85	0.004	1.2237
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)					

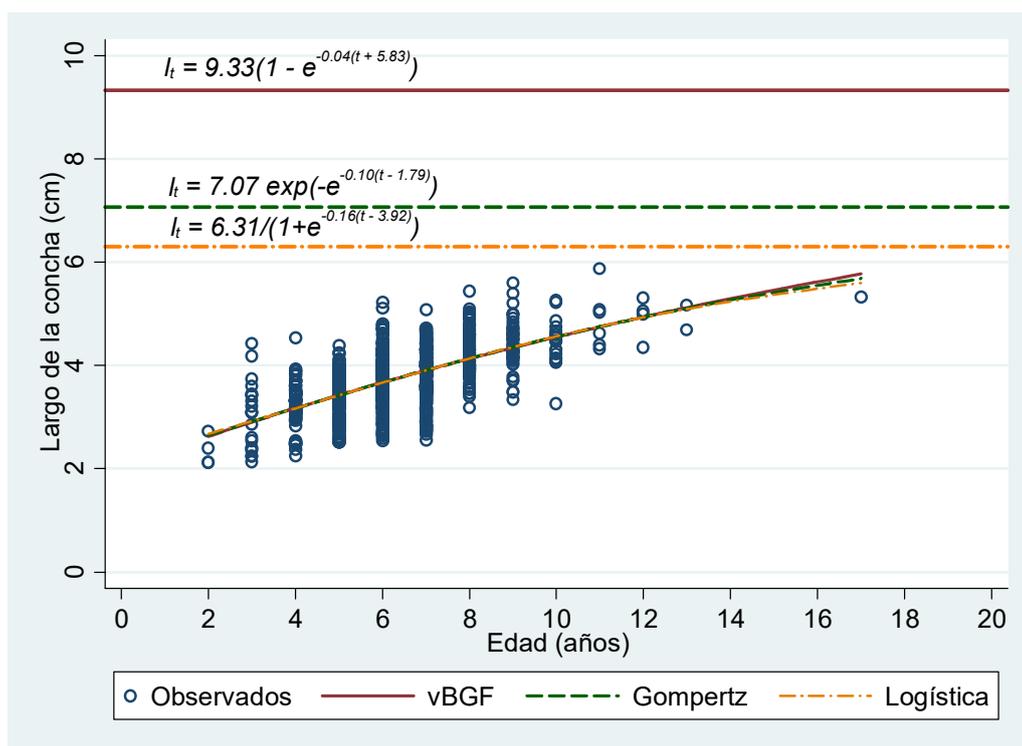


Figura IV.13. Funciones de crecimiento (von Bertalanffy, Gompertz y Logística) para el total de individuos de *Opeatostoma pseudodon*

Tabla IV.9. Frecuencia de individuos de *O. pseudodon* de cada sexo y por cada edad

Edad	Machos	Hembras	Total
2	2	1	3
3	11	10	21
4	46	35	81
5	79	56	135
6	98	88	186
7	95	71	166
8	47	56	103
9	19	31	50
10	8	11	19
11	0	6	6
12	1	3	4
13	0	2	2
17	0	1	1
Total	406	371	777

Crecimiento por sexo

Se ajustaron también las funciones de crecimiento para cada sexo con el fin de investigar acerca de dimorfismo sexual. Para ello se utilizaron los datos edad-talla para machos y para hembras (Tabla IV.9).

Crecimiento en hembras.

Una vez analizados el ajuste en el total de los individuos se procedió al ajuste de funciones de crecimiento por regresión no lineal para las hembras. A continuación se muestran los resultados en las Tablas IV.10 a IV.12 y en la Figura IV.14.

Tabla IV.10. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy para las hembras de <i>Opeatostoma pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	370	
Modelo	5519.5769	3	1839.8590	F(3,367) =	7189.68	
Residual	93.9163	367	0.2559	Prob > F =	0.0000	
Total	5613.4932	370	15.1716	R ² =	0.9833	
				R ² ajustada =	0.9831	
				Error estimación =	0.5059	
				Desv. Residual =	542.7079	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	7.8748	2.3896	3.30	0.001	3.1757	12.5740
k	0.0606	0.0368	1.65	0.100	-0.0117	0.1329
t_0	-4.4924	1.9442	-2.31	0.021	-8.3156	-0.6693
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.11. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de Gompertz para las hembras de <i>Opeatostoma pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	370	
Modelo	5519.6976	3	1839.8992	F(3,367) =	7199.09	
Residual	93.7956	367	0.2556	Prob > F =	0.0000	
Total	5613.4932	370	15.1716	R ² =	0.9833	
				R ² ajustada =	0.9832	
				Error estimación =	0.5055	
				Desv. Residual =	542.2321	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	T	P	I. De C. del 95%	
L_∞	6.6375	1.0795	6.15	0.000	4.5148	8.7602
k	0.1180	0.0375	3.15	0.002	0.0443	0.1918
t_0	1.4438	1.0339	1.40	0.163	-0.5892	3.4769
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.12. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento Logística para las hembras de *Opeatostoma pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	370
Modelo	5519.7955	3	1839.9318	F(3, 367) =	7206.74
Residual	93.6977	367	0.2553	Prob > F =	0.0000
Total	5613.493	370	15.1716	R ² =	0.9833
				R ² ajustada =	0.9832
				Error estimación =	0.5052
				Desv. Residual =	541.8456

Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$

largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_{∞}	6.1215	0.7041	8.69	0.000	4.7369	7.5061
k	0.1754	0.03849	4.56	0.000	0.0997	0.2512
t_0	3.5928	1.207889	2.97	0.003	1.2175	5.9681

(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)

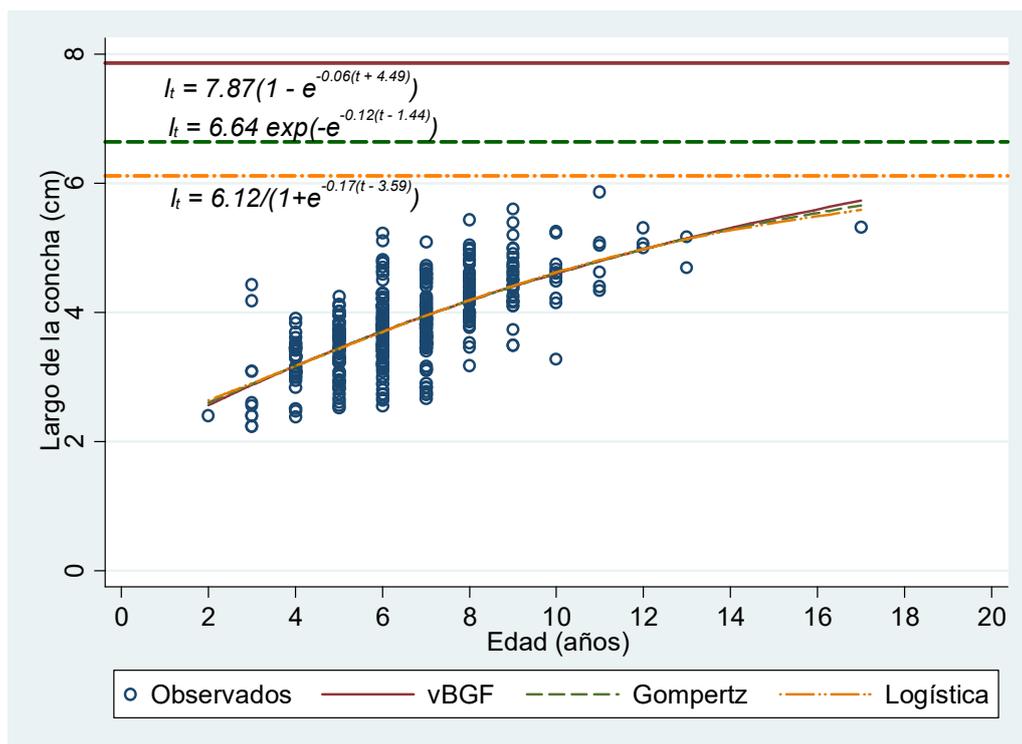


Figura IV.14. Funciones de crecimiento (von Bertalanffy, Gompertz y Logística) para las hembras de *Opeatostoma pseudodon*

Crecimiento en machos

Asimismo se procedió al ajuste de funciones de crecimiento por regresión no lineal para los machos. A continuación se muestran los resultados en las Tablas IV.13 a IV.15 y en la Figura IV.15.

Tabla IV.13. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy para los machos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	406	
Modelo	5535.3470	3	1845.1157	F(3,403) =	8854.18	
Residual	83.9808	403	0.2084	Prob > F =	0.0000	
Total	5619.3278	406	13.8407	R ² =	0.9851	
				R ² ajustada =	0.9849	
				Error estimación =	0.4565	
				Desv. Residual =	512.4178	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	11.5025	16.6771	0.69	0.491	-21.2824	44.2874
k	0.0280	0.0599	0.47	0.640	-0.0898	0.1458
t_0	-7.5899	5.0546	-1.50	0.134	-17.5267	2.3468
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.14. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento de Gompertz para los machos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	406	
Modelo	5535.40602	3	1845.13534	F(3,403) =	8860.50	
Residual	83.921804	403	0.208242	Prob > F =	0.0000	
Total	5619.32782	406	13.840708	R ² =	0.9851	
				R ² ajustada =	0.9850	
				Error estimación =	0.45633	
				Desv. Residual =	512.1322	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	T	P	I. De C. del 95%	
L_∞	7.145443	3.124998	2.29	0.023	1.00211	13.28878
k	0.090586	0.060698	1.49	0.136	-0.02873	0.209911
t_0	1.628583	4.340369	0.38	0.708	-6.90401	10.16118
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.15. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal de la Función de Crecimiento Logística para los machos de <i>Opeatostoma pseudodon</i>					
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	406
Modelo	5535.4673	3	1845.1558	F(3,403) =	8867.08
Residual	83.8605	403	0.2081	Prob > F =	0.0000
Total	5619.3278	406	13.8407	R ² =	0.9851
				R ² ajustada =	0.9850
				Error estimación =	0.4562
				Desv. Residual =	511.8354
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_{\infty} / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$					
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%
L_{∞}	6.0901	1.5403	3.95	0.000	3.0621 9.1181
k	0.1532	0.0617	2.48	0.013	0.0318 0.2745
t_0	3.3911	3.1513	1.08	0.283	-2.8047 9.5870
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)					

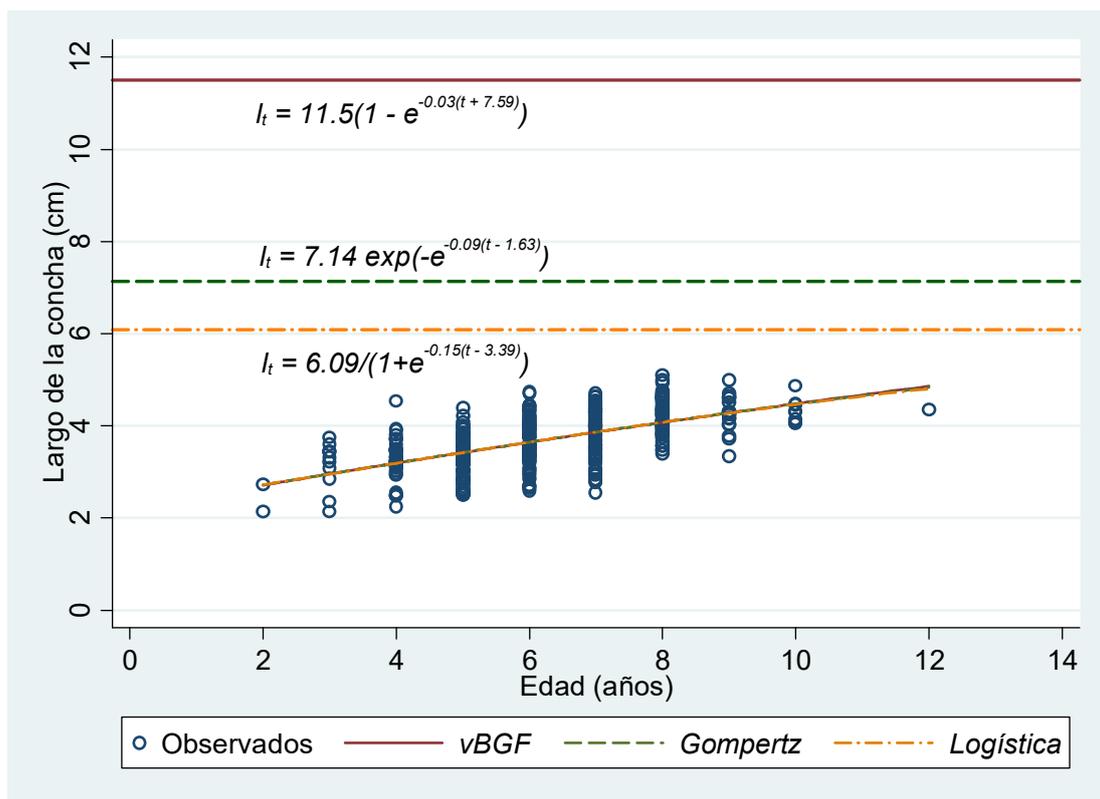


Figura IV.15. Funciones de crecimiento (von Bertalanffy y Logística) para los machos de *Opeatostoma pseudodon*

Retrocálculo

Para el caso de *O. pseudodon* la relación longitud de la concha con el radio del opérculo (Figura IV.16) que mostró un buen ajuste fue la regresión lineal, cuyos resultados se muestran en la Tabla IV.16; con los valores calculados se procedió a realizar el ajuste por regresión lineal para el largo de la concha con el radio total del opérculo para el total de individuos (Tabla IV.17).

Tabla IV.16. Retrocálculo para el total de individuos de *Opeatostoma pseudodon* de acuerdo a la regresión lineal: $l = 0.59 + 0.21R$, R = radio a cada marca

Frecuencia	Radio (mm)	Desv. Est.	Longitud de la concha por retrocálculo (cm)	Edad estimada (años)
791	4.3975	0.3114	1.5066	1
791	6.8988	0.8475	2.0286	2
786	9.1797	1.1243	2.5046	3
764	11.1262	1.2810	2.9108	4
682	12.6873	1.3170	3.2366	5
543	14.0271	1.4117	3.5163	6
354	15.2517	1.4844	3.7718	7
186	16.6165	1.3412	4.0567	8
82	17.7419	1.4097	4.2915	9
32	18.3997	1.6413	4.4288	10
13	19.7261	1.7055	4.7056	11
7	19.8728	1.5145	4.7363	12
3	20.7700	0.7968	4.9235	13
1	20.7900	0	4.9277	14
1	21.6900	0	5.1155	15
1	22.1800	0	5.2178	16
1	22.8000	0	5.3471	17

Tabla IV.17. Resumen estadístico del ajuste por regresión lineal para el largo de la concha con el radio total del opérculo para el total de individuos						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	776	
Modelo	201.1071	1	201.1071	F(1,774) =	1428.43	
Residual	108.9708	774	0.1407	Prob > F =	0.0000	
Total	310.0778	775	0.4001	R ² =	0.6486	
				R ² ajustada =	0.6481	
				Error estimación =	0.3752	
<hr/>						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
Lb	0.2087	0.0055	37.79	0.000	0.1978	0.2195
Cte.	0.5888	0.0847	6.95	0.000	0.4224	0.7551

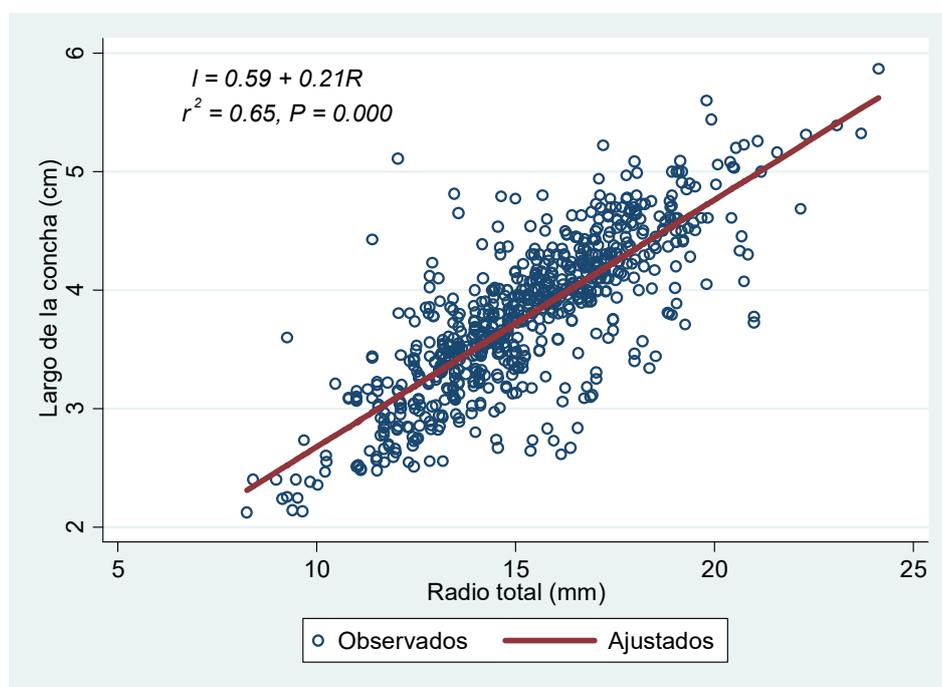


Figura IV.16. Relación largo de la concha – radio total del opérculo, total de individuos de *Opeatostoma pseudodon*.

Con las longitudes retrocalculadas y las edades estimadas se calculan las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para el total de individuos; von Bertalanffy (Tabla IV.18) Gompertz (Tabla IV.19) y Logística (Tabla IV.20) y (Figura IV.17).

Tabla IV.18. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy por retrocálculo para el total de individuos de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	17	
Modelo	287.7444	3	95.9148	F(3,14) =	53020.01	
Residual	0.0253	14	0.0018	Prob > F =	0.0000	
Total	287.7697	17	16.9276	R ² =	0.9999	
				R ² ajustada =	0.9999	
				Error estimación =	0.0425	
				Desv. Residual =	-62.4111	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	5.9061	0.0713	82.81	0.000	5.7531	6.0590
k	0.1229	0.0046	26.70	0.000	0.1130	0.1328
t_0	-1.4324	0.1097	-13.05	0.000	-1.6677	-1.1970
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.19. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para el total de individuos de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	17	
Modelo	287.7013	3	95.9004	F(3,14) =	19622.98	
Residual	0.0684	14	0.0049	Prob > F =	0.0000	
Total	287.7697	17	16.9276	R ² =	0.9998	
				R ² ajustada =	0.9997	
				Error estimación =	0.0699	
				Desv. Residual =	-45.5162	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	5.5083	0.0713	77.27	0.000	5.3554	5.6612
k	0.1990	0.0089	22.29	0.000	0.1799	0.2181
t_0	1.9857	0.0940	21.12	0.000	1.7840	2.1874
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.20. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para el total de individuos de <i>O. pseudodon</i>					
Fuente	SC	Gl	CM	No. de observaciones =	17
Modelo	287.6242	3	95.8747	F(3,14) =	9225.05
Residual	0.1455	14	0.0104	Prob > F =	0.0000
Total	287.7697	17	16.9276	R ² =	0.9995
				R ² ajustada =	0.9994
				Error estimación =	0.1019
				Desv. Residual =	-32.6895
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_\infty / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$					
largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C.
L_∞	5.3288	0.0783	68.05	0.000	5.1608
<i>k</i>	0.2743	0.0153	17.90	0.000	0.2414
t_0	3.6906	0.1572	23.47	0.000	3.3534
(Errores estándar, valores de <i>P</i> , I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)					

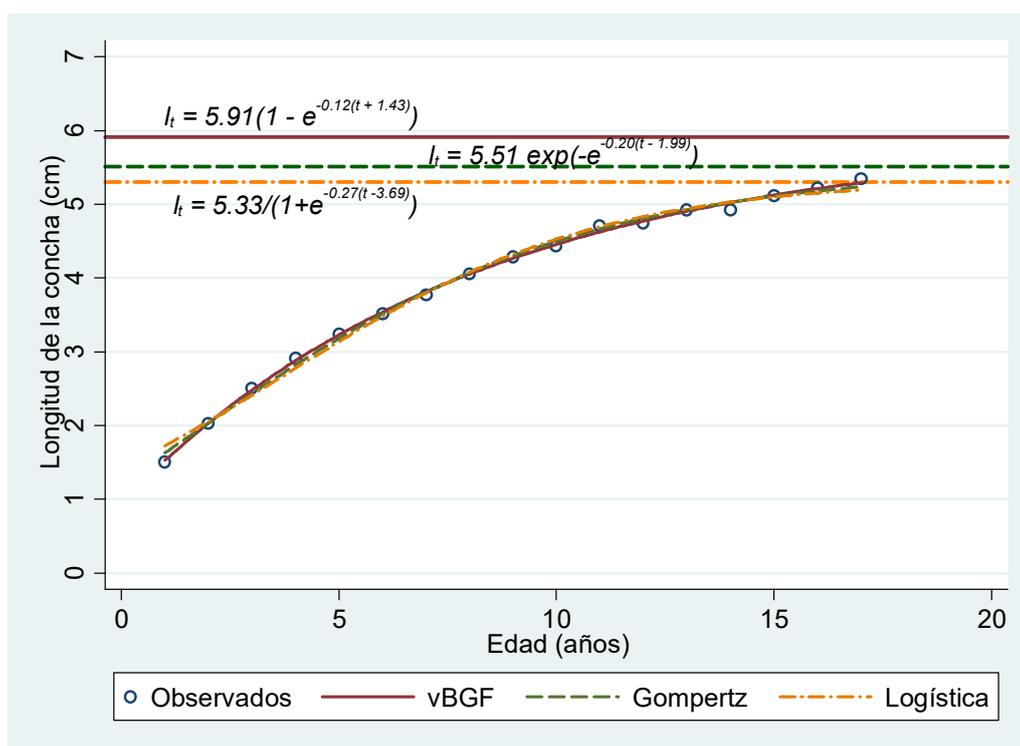


Figura IV.17. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para el total de individuos de *Opeatostoma pseudodon*

Retrocálculo por sexos.

El análisis se realizó también para cada sexo.

Para las hembras.

Para las hembras de *O. pseudodon* la relación longitud de la concha con el radio del opérculo que mostró un buen ajuste fue la regresión lineal, cuyos resultados se muestran en la Tabla IV.21; con los valores calculados se procedió a realizar el ajuste por regresión lineal para el largo de la concha con el radio total del opérculo (Tabla IV.22).

Tabla IV.21. Retrocálculo para las hembras de *Opeatostoma pseudodon* de acuerdo a la regresión lineal: $l = 0.61 + 0.21R$, R = radio a cada marca

Frecuencia	Radio (mm)	Desv. Est.	Longitud de la concha por retrocálculo (cm)	Edad estimada (años)
369	4.3991	0.2792	1.5208	1
369	6.8414	0.8712	2.0279	2
368	9.1354	1.1135	2.5042	3
358	11.1415	1.2710	2.9208	4
324	12.7823	1.3116	3.2614	5
268	14.1463	1.4506	3.5447	6
180	15.4106	1.5488	3.8072	7
109	16.7786	1.3905	4.0912	8
54	17.8656	1.3167	4.3169	9
23	18.6713	1.4613	4.4842	10
12	20.0358	1.3466	4.7675	11
6	20.3800	0.7694	4.8390	12
3	20.7700	0.7968	4.9200	13
1	20.7900	0.0000	4.9241	14
1	21.6900	0.0000	5.1110	15
1	22.1800	0.0000	5.2127	16
1	22.8000	0.0000	5.3415	17

Con las longitudes retrocalculadas y las edades estimadas se calcularon las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para las hembras; von Bertalanffy (Tabla IV.22) Gompertz (Tabla IV.23) y Logística (Tabla IV.24) y (Figura IV.18).

Tabla IV.22. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy por retrocálculo para las hembras de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	17	
Modelo	290.7964	3	96.9321	F(3,14) =	40996.94	
Residual	0.0331	9	0.0024	Prob > F =	0.0000	
Total	290.8295	14	17.1076	R ² =	0.9999	
				R ² ajustada =	0.9999	
				Error estimación =	0.0486	
				Desv. Residual =	-57.8598	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	5.8435	0.07446	78.33	0.000	5.6835	6.0035
K	0.1293	0.0053	24.39	0.000	0.1179	0.1406
t_0	-1.3170	0.1190	-11.06	0.097	-1.5723	-1.0617
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.23. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para las hembras de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	17	
Modelo	290.7721	3	96.9240	F(3,14) =	23626.29	
Residual	0.0574	14	0.0041	Prob > F =	0.0000	
Total	290.8295	17	17.1076	R ² =	0.9998	
				R ² ajustada =	0.9998	
				Error estimación =	0.0640	
				Desv. Residual =	-48.4919	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C. del 95%	
L_∞	5.4752	0.0607	90.17	0.000	5.3449	5.6054
K	0.2073	0.0083	25.02	0.000	0.1896	0.2251
t_0	1.9596	0.0828	23.66	0.000	1.7820	2.1373
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.24. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para las hembras de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	17	
Modelo	290.7077	3	96.9026	F(3,14) =	11134.27	
Residual	0.1218	14	0.0087	Prob > F =	0.0000	
Total	290.8295	17	17.1076	R ² =	0.9996	
				R ² ajustada =	0.9995	
				Error estimación =	0.0933	
				Desv. Residual =	-35.7061	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_\infty / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
L_∞	5.3078	0.0672	78.92	0.000	5.1635	5.4520
K	0.2847	0.0143	19.93	0.000	0.2541	0.3154
t_0	3.6168	0.1359	26.62	0.000	3.3254	3.9083
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

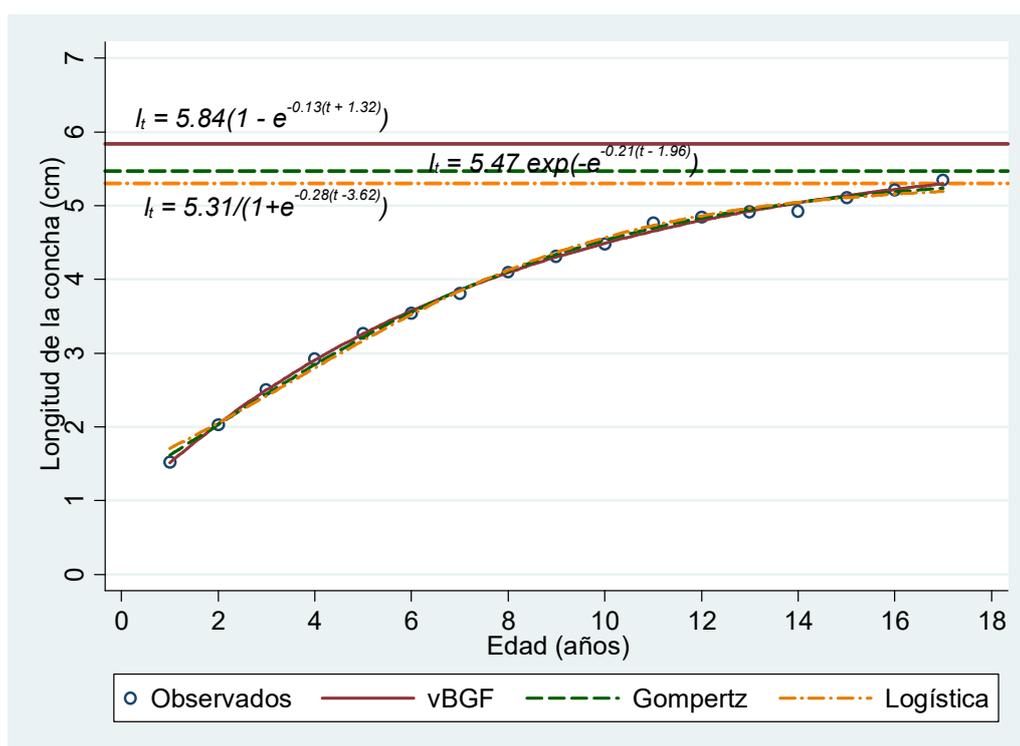


Figura IV.18. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para las hembras de *Opeatostoma pseudodon*

Para los machos:

En el caso los machos de *O. pseudodon* la relación longitud de la concha con el radio del opérculo que mostró un buen ajuste fue la regresión lineal, cuyos resultados se muestran en la Tabla IV.25; con los valores calculados se procedió a realizar el ajuste por regresión lineal para el largo de la concha con el radio total del opérculo (Tabla IV.26).

Tabla IV.25. Retrocálculo para los machos de *Opeatostoma pseudodon* de acuerdo a la regresión lineal: $l = 0.58 + 0.21R$, R = radio a cada marca

Frecuencia	Radio (mm)	Desv. Est.	Longitud de la concha por retrocálculo (cm)	Edad estimada (años)
406	4.3969	0.3349	1.4999	1
406	6.9551	0.8208	2.0349	2
404	9.2466	1.1304	2.5141	3
393	11.1394	1.2953	2.9100	4
347	12.6232	1.3301	3.2203	5
268	13.9208	1.3745	3.4917	6
170	15.0970	1.4140	3.7377	7
75	16.4243	1.2359	4.0152	8
28	17.5036	1.5712	4.2409	9
9	17.7055	1.9525	4.2832	10
1	16.0100	0	3.9286	11
1	16.8300	0	4.1001	12

Con las longitudes retrocalculadas y las edades estimadas se calculan las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para los machos; von Bertalanffy (Tabla IV.26) Gompertz (Tabla IV.27) y Logística (Tabla IV.28) y (Figura IV.19).

Tabla IV.26. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de von Bertalanffy por retrocálculo para los machos de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	12	
Modelo	142.2040	3	47.4013	F(3,9) =	2072.54	
Residual	0.2058	9	0.0229	Prob > F =	0.0000	
Total	142.4098	17	11.8675	R ² =	0.9986	
				R ² ajustada =	0.9981	
				Error estimación =	0.1512	
				Desv. Residual =	-14.7322	
Función de crecimiento de von Bertalanffy, $l_t = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_∞	4.4733	0.1848	24.20	0.000	4.0551	4.8914
<i>K</i>	0.2339	0.0392	5.97	0.000	0.1453	0.3226
t_0	-0.6481	0.3499	-1.85	0.097	-1.4397	-0.1434
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.27. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento de Gompertz por retrocálculo para los machos de *O. pseudodon*

Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	12	
Modelo	142.2433	3	47.4144	F(3,9) =	2562.41	
Residual	0.1665	9	0.0185	Prob > F =	0.0000	
Total	142.4098	12	11.8675	R ² =	0.9988	
				R ² ajustada =	0.9984	
				Error estimación =	0.1360	
				Desv. Residual =	-17.2750	
Función de crecimiento de Gompertz, $l_t = L_\infty \exp(-\exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	<i>t</i>	<i>P</i>	I. De C. del 95%	
L_∞	4.3125	0.1171	36.82	0.000	4.0476	4.5774
<i>K</i>	0.3228	0.0415	8.26	0.000	0.2489	0.4366
t_0	1.1990	0.1734	6.91	0.000	0.8067	1.5912
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

Tabla IV.28. Resumen estadístico del ajuste por regresión no lineal (simple) de la Función de Crecimiento Logística por retrocálculo para los machos de <i>O. pseudodon</i>						
Fuente	SC	gl	CM	No. de observaciones =	12	
Modelo	142.2585	3	47.4195	F(3,9) =	2820.25	
Residual	0.1513	9	0.0168	Prob > F =	0.0000	
Total	142.4098	12	11.8675	R ² =	0.9989	
				R ² ajustada =	0.9986	
				Error estimación =	0.1297	
				Desv. Residual =	-18.4242	
Función de crecimiento Logística, $l_t = L_\infty / (1 - \exp(-k(t - t_0)))$						
Largo	Coef.	Error.est.	t	P	I. De C.	
L_∞	4.2319	0.0908	46.63	0.000	4.0266	4.4372
K	0.4522	0.0467	9.69	0.000	0.3467	0.5577
t_0	2.2536	0.1688	13.35	0.000	1.8717	2.6354
(Errores estándar, valores de P, I. de C. y correlaciones son aproximaciones asintóticas)						

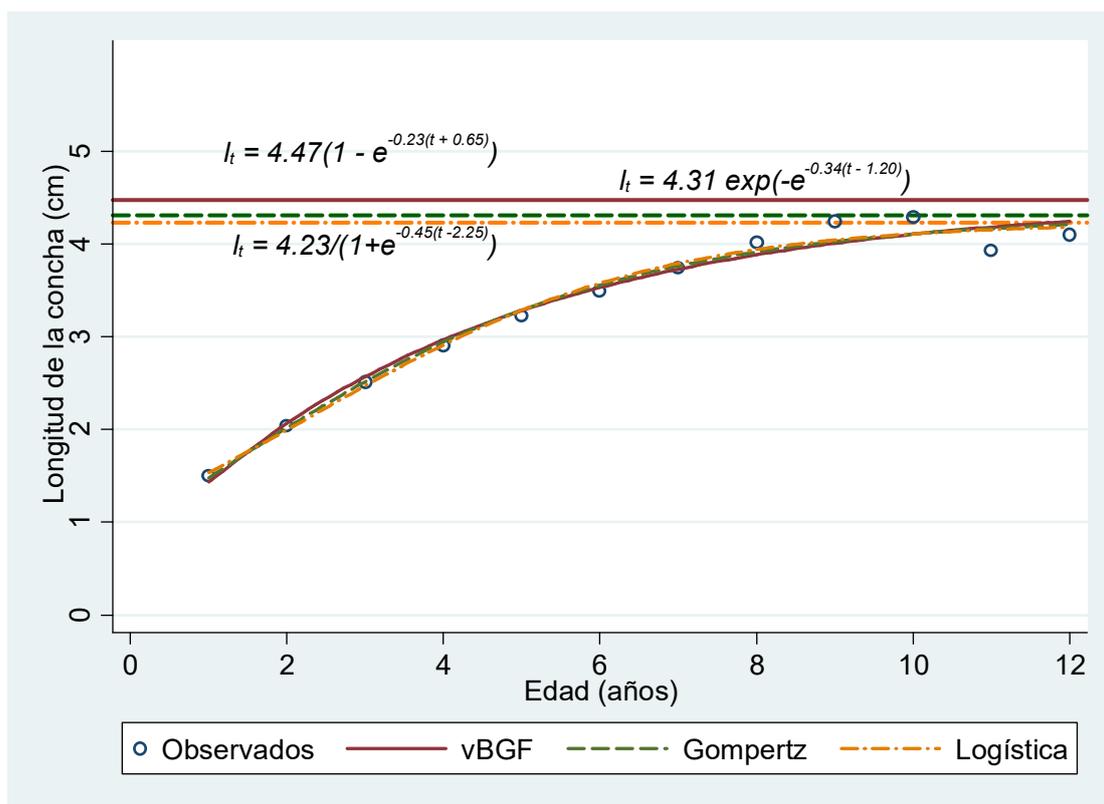


Figura IV.19. Curvas de crecimiento por regresión no lineal (simple) por retrocálculo para los machos de *Opeatostoma pseudodon*

Comparación de funciones de crecimiento entre sexos

Tabla IV.29. Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la FCVB (Bernard, 1981) de hembras y machos de *Opeatostoma pseudodon*

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
0.017217	-0.002941	-0.222514	281.360759	1553.78112	-32.582505
	0.0006	0.005251		14482.9644	-711.799665
		0.058277			68.859198
[-1.3703 0.1047 0.6689] = [P ₁ - P ₂]'					
$T^2 = 1632.9195$ $T^2_{0.01; 3,25} = 15.1485$ $F_{0.01; 3,152} = 4.6755$					
				<i>F crítica</i>	
-1.5628	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	-1.1777		236.7792	
0.0675	$\leq K_1 - K_2 \leq$	0.1419		37.0137	
0.3146	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	1.0231		16.6670	

Tabla IV.30. Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la función de crecimiento de Gompertz (adaptada de la prueba para dos FCVB de Bernard, 1981) de hembras y machos de *Opeatostoma pseudodon*

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
0.00777242	-0.00191893	0.00165706	559.404449	1619.78117	-144.641897
	0.00074171	0.00088462		6131.59735	-496.973665
		0.0163152			102.929436
[-1.1626 0.1354 -0.7607] = [P ₁ - P ₂]'					
$T^2 = 1861.6209$ $T^2_{0.01; 3,25} = 15.1485$ $F_{0.01; 3,25} = 4.6755$					
				<i>F crítica</i>	
-1.2920	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	-1.0332		377.5802	
0.0955	$\leq K_1 - K_2 \leq$	0.1754		53.6866	
-0.9481	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	-0.5732		76.9976	

Tabla IV.31. Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la función de crecimiento Logística (adaptada de la prueba para dos FCVB de Bernard, 1981) de hembras y machos de *Opeatostoma pseudodon*

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
0.00603689	-0.001733609	0.00692571	611.834294	932.008139	-155.29505
	0.00100826	-0.00078879		2439.44048	-200.895561
		0.02255209			85.0060366
[-1.0759 0.1675 -1.3633] = [P ₁ - P ₂]'					
$T^2 = 1652.7498$ $T^2_{0.01; 3,25} = 15.1485$ $F_{0.01; 3,25} = 4.6755$					
				<i>F crítica</i>	
-1.1899	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	-0.9619		416.2919	
0.1209	$\leq K_1 - K_2 \leq$	0.2140		60.3812	

-1.5836	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	-1.1429		178.9178	
---------	-----------------------------	---------	--	----------	--

Las Tablas IV.32 y IV.33 muestran los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente. Ambas indican diferencias en las expresiones de crecimiento de von Bertalanffy destacando la influencia de la longitud asintótica y el parámetro de curvatura en la diferenciación, con una diferencia poco significativa (al 1 % en la prueba de máxima verosimilitud) en la edad al tamaño cero.

Tabla IV.32. Pruebas de razón de verosimilitud para la FCVB para machos (1) y hembras (2) (Kimura, 1980)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 4.47 [1 - \exp\{-0.234(t_{1j} - 0.171)\}]$ $l_{2j} = 5.84 [1 - \exp\{-0.129(t_{2j} + 1.317)\}]$	0.24			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 5.78 [1 - \exp\{-0.123(t_j + 1.555)\}]$	0.92	39.02	3	0.0000
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 5.62 [1 - \exp\{-0.114(t_{1j} + 2.100)\}]$ $l_{2j} = 5.62 [1 - \exp\{-0.146(t_{2j} + 1.057)\}]$	0.55	24.39	1	0.0000
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 5.04 [1 - \exp\{-0.150(t_{1j} + 1.589)\}]$ $l_{2j} = 5.61 [1 - \exp\{-0.150(t_{2j} + 0.957)\}]$	0.41	15.36	1	0.0000
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 4.61 [1 - \exp\{-0.201(t_{1j} + 1.034)\}]$ $l_{2j} = 5.72 [1 - \exp\{-0.141(t_{2j} + 1.034)\}]$	0.28	4.46	1	0.035

Tabla IV.33. Pruebas de máxima Verosimilitud para la FCVB de machos (1) y hembras (2) (Roff, 2006)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 4.47 [1 - \exp\{-0.234(t_{1j} - 0.171)\}]$ $l_{2j} = 5.84 [1 - \exp\{-0.129(t_{2j} + 1.317)\}]$	0.24			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 5.78 [1 - \exp\{-0.123(t_j + 1.555)\}]$	0.92	21.77	3, 23	0.0000
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 5.62 [1 - \exp\{-0.114(t_{1j} + 2.100)\}]$ $l_{2j} = 5.62 [1 - \exp\{-0.146(t_{2j} + 1.057)\}]$	0.55	30.33	1, 23	0.0000
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 5.04 [1 - \exp\{-0.150(t_{1j} + 1.589)\}]$ $l_{2j} = 5.61 [1 - \exp\{-0.150(t_{2j} + 0.957)\}]$	0.41	16.06	1, 23	0.001
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 4.61 [1 - \exp\{-0.201(t_{1j} + 1.034)\}]$ $l_{2j} = 5.72 [1 - \exp\{-0.141(t_{2j} + 1.034)\}]$	0.28	3.826	1, 23	0.063

Las Tablas IV.34 y IV.35 muestran los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente para la función de crecimiento de Gompertz. Ambas pruebas marcan una clara diferencia significativa entre las funciones por sexo y entre sus tres parámetros.

Tabla IV.34. Pruebas de razón de verosimilitud para la Función de Crecimiento de Gompertz para hembras (1) y machos (2) (Kimura, 1980)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 4.31 \exp[-\exp\{-0.343(t_{1j} - 1.199)\}]$ $l_{2j} = 5.48 \exp[-\exp\{-0.207(t_{2j} - 1.960)\}]$	0.22			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 5.37 \exp[-\exp\{-0.200(t_j - 1.805)\}]$	1.07	45.37	3	0.000
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 5.31 \exp[-\exp\{-0.174(t_{1j} - 1.511)\}]$ $l_{2j} = 5.31 \exp[-\exp\{-0.229(t_{2j} - 1.890)\}]$	0.70	33.25	1	0.000
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 4.69 \exp[-\exp\{-0.237(t_{1j} - 1.071)\}]$ $l_{2j} = 5.31 \exp[-\exp\{-0.237(t_{2j} - 1.969)\}]$	0.42	18.53	1	0.000
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 4.36 \exp[-\exp\{-0.355(t_{1j} - 1.520)\}]$ $l_{2j} = 5.41 \exp[-\exp\{-0.202(t_{2j} + 1.520)\}]$	0.40	17.10	1	0.000

Tabla IV.35. Pruebas de máxima verosimilitud para la Función de Crecimiento de Gompertz de hembras (1) y machos (2) (Roff, 2006)					
Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 4.31 \exp[-\exp\{-0.343(t_{1j} - 1.199)\}]$ $l_{2j} = 5.48 \exp[-\exp\{-0.207(t_{2j} - 1.960)\}]$	0.22			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 5.37 \exp[-\exp\{-0.200(t_j - 1.805)\}]$	1.07	28.98	3, 23	0.000
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 5.31 \exp[-\exp\{-0.174(t_{1j} - 1.511)\}]$ $l_{2j} = 5.31 \exp[-\exp\{-0.229(t_{2j} - 1.890)\}]$	0.70	49.38	1, 23	0.000
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 4.69 \exp[-\exp\{-0.237(t_{1j} - 1.071)\}]$ $l_{2j} = 5.31 \exp[-\exp\{-0.237(t_{2j} - 1.969)\}]$	0.42	20.57	1, 23	0.000
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 4.36 \exp[-\exp\{-0.355(t_{1j} - 1.520)\}]$ $l_{2j} = 5.41 \exp[-\exp\{-0.202(t_{2j} + 1.520)\}]$	0.40	18.48	1, 23	0.000

Tabla IV.36. Pruebas de razón de verosimilitud para la Función de Crecimiento Logístico para hembras (1) y machos (2) (Kimura, 1980)

Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 4.23/[1 + \exp\{-0.452(t_{1j} - 2.254)\}]$ $l_{2j} = 5.31/[1 + \exp\{-0.285(t_{2j} - 3.617)\}]$	0.27			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 5.18/[1 + \exp\{-0.276(t_j - 3.461)\}]$	1.27	44.56	3	0.000
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 5.17/[1 + \exp\{-0.234(t_{1j} - 3.427)\}]$ $l_{2j} = 5.17/[1 + \exp\{-0.310(t_{2j} - 3.4287)\}]$	0.91	35.03	1	0.000
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 4.50/[1 + \exp\{-0.324(t_{1j} - 2.379)\}]$ $l_{2j} = 5.18/[1 + \exp\{-0.324(t_{2j} - 3.501)\}]$	0.49	17.13	1	0.000
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 4.58/[1 + \exp\{-0.363(t_{1j} - 3.002)\}]$ $l_{2j} = 5.14/[1 + \exp\{-0.298(t_{2j} + 3.002)\}]$	0.74	29.01	1	0.000

Tabla IV.37. Pruebas de máxima verosimilitud para la Función de Crecimiento Logístico de hembras (1) y machos (2) (Roff, 2006)

Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 4.23/[1 + \exp\{-0.452(t_{1j} - 2.254)\}]$ $l_{2j} = 5.31/[1 + \exp\{-0.285(t_{2j} - 3.617)\}]$	0.27			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 5.18/[1 + \exp\{-0.276(t_j - 3.461)\}]$	1.27	27.97	3, 23	0.0000
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 5.17/[1 + \exp\{-0.234(t_{1j} - 3.427)\}]$ $l_{2j} = 5.17/[1 + \exp\{-0.310(t_{2j} - 3.4287)\}]$	0.91	53.96	1, 23	0.0000
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 4.50/[1 + \exp\{-0.324(t_{1j} - 2.379)\}]$ $l_{2j} = 5.18/[1 + \exp\{-0.324(t_{2j} - 3.501)\}]$	0.49	18.52	1, 23	0.000
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 4.58/[1 + \exp\{-0.363(t_{1j} - 3.002)\}]$ $l_{2j} = 5.14/[1 + \exp\{-0.298(t_{2j} + 3.002)\}]$	0.74	39.55	1, 23	0.000

Las Tablas IV.36 y IV.37 a manera similar como las anteriores (IV.34 y IV.35) muestran una diferencia significativa entre modelos Logísticos y sus parámetros entre machos y hembras.

En la Tabla IV.38 se incluyen los valores del Criterio de Información de Akaike (*AIC*) con el fin de tener indicaciones adicionales para elegir el mejor modelo de crecimiento basado en los datos de retrocálculo. Resultó interesante que para las hembras el modelo recomendado por este criterio fue el de von Bertalanffy y para los machos el Logístico. Esta recomendación se muestra en la Figura IV.20.

	Hembras	Machos
vBGF	-49.86*	-6.73
Gompertz	-40.4916	-9.2749
Logístico	-27.70	-10.42*

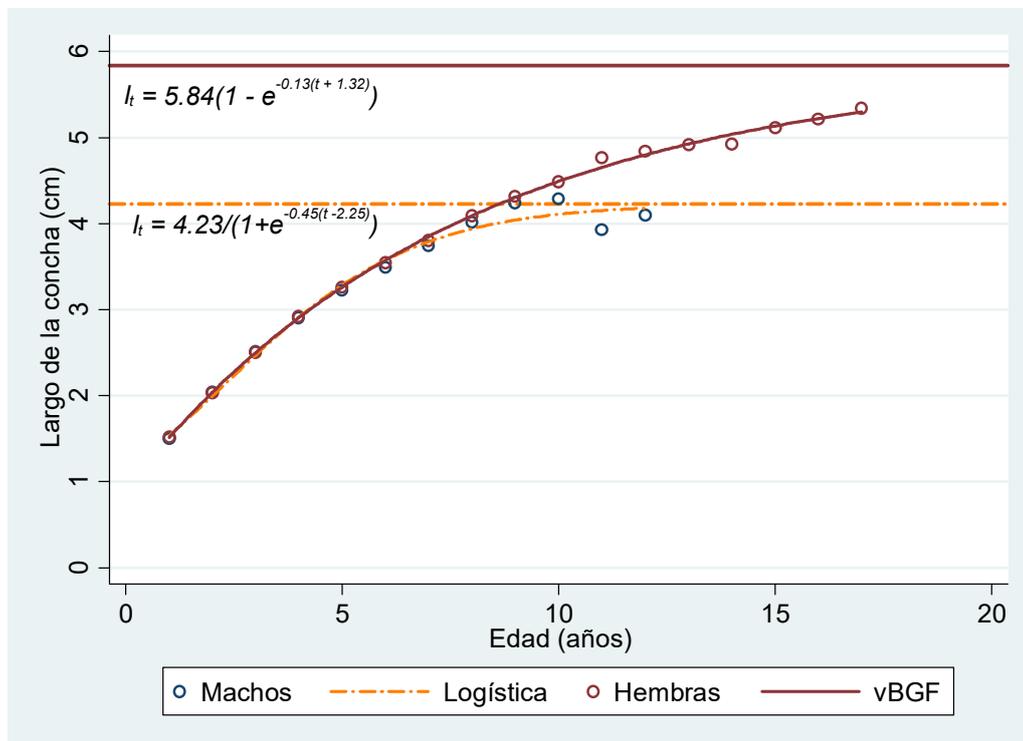


Figura IV.20. Curvas de crecimiento por retrocálculo recomendadas por el Criterio de Información de Akaike: Machos: Logística; Hembras: von Bertalanffy.

Al considerar los datos de talla-edad directamente, en todos los casos, en conjunto y separados machos y hembras, el modelo recomendado fue el Logístico (Tabla IV.39).

Tabla IV.39. Valores del Criterio de Información de Akaike para modelos de crecimiento para todos los datos. El modelo recomendado está marcado con un asterisco		
vBGF	1074.279	
Gompertz	1073.541	
Logístico	1072.912*	
Modelos de crecimiento por sexo		
	Machos	Hembras
vBGF	520.42	550.71
Gompertz	520.13	550.23
Logístico	519.83*	549.84*

DISCUSIÓN.

El total de los organismos considerados para este apartado capturados en cada muestreo se presenta en el (Tabla IV.2.) en total se obtuvieron 843 individuos, de agosto de 2013 a enero de 2016.

Proporción de sexos

Para la proporción de sexos la identificación de hembras y machos en *O. pseudodon*, se basó en la presencia y ausencia de pene y se confirmó con la histología de gónadas la cual confirmó que no existía hermafroditismo; por ende tienen sexos separados. Se observó que en enero, octubre y noviembre de 2014, los machos predominaron (hasta aproximadamente 8 machos por cada 3 hembras en noviembre) significativamente sobre las hembras. Sin embargo en marzo de 2015 las hembras predominaron sobre los machos (1 macho por 4 hembras) lo cual puede atribuirse al tamaño de la muestra ya que por las condiciones del ambiente solo se pudieron capturar 5 organismos. Por otra parte, también se observó que la mayor frecuencia de machos se dio en los meses más fríos. Aun así, la proporción sexual total no fue significativamente diferente de una relación 1:1 (Tabla IV.3). Guzmán-Urieta (2015) encontró que para *O. pseudodon* en Oaxaca la cantidad de machos era significativamente mayor que la de hembras ($P < 0.1$), lo que no indica una diferencia considerable de la proporción 1:1; así mismo Haro-Capetillo (2017) en *O. pseudodon* en Puerto Ángel, Oaxaca, observó que la proporción de sexos resultó de (1:1 H:M). De acuerdo con el “Principio de Fisher”, la selección natural tenderá a igualar el gasto parental enfocado a la producción de individuos de los dos sexos (Fisher, 1930). La proporción 1:1 se ha observado en otras especies de gasterópodos del Pacífico mexicano como en *Tegula funebris* (Paine, 1969), *Astrea undosa* (Belmar-Pérez *et al.*, 1991, Gluyas-Millán, 1999), *Tegula eiseni* (Vélez-Arellano *et al.*, 2009), *Tegula aureotincta* (Vélez-Arellano *et al.*, 2011).

Estructuras por tallas

La distribución de tallas es una de los aspectos biológicos más importantes en la evaluación de las pesquerías ya que puede considerarse como una imagen instantánea que refleja las interacciones de las tasas dinámicas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad (Neumann y Allen, 2007; Ogle, 2016). El conocimiento de la estructura de los tamaños permite determinar cuáles son las tallas que predominan en la extracción los organismos dentro de la pesca y en que época se extraen las mayores tallas. La composición por tallas se describió por medio de los estimadores de densidad por

kernel (*EDKs*) los que a diferencia de los histogramas tradicionales utilizan intervalos centrados en cada dato o en los puntos en los que se desea realizar la estimación de la densidad y de esta forma se tienen estimaciones independientes de un origen. En el histograma se utiliza una función cuadrada para cada uno de los datos; los *EDKs* por su parte, pueden utilizar funciones de variación gradual respecto al punto de estimación, por lo que sus resultados son más suaves (Salgado-Ugarte, 2002).

Ya que es importante considerar el sexo de los individuos, se analizó la composición por tallas para cada sexo. Así la distribución de tallas (largo de la concha) del total de machos ($N = 437$) se concentró entre los 3 y 5 cm. Con la mitad de la amplitud de banda “óptima” de Silverman (1986) se pudieron distinguir 6 modas, de las cuales, las dominantes fueron tres (3.47, 4.00 y 4.31) y las menores (a tallas pequeñas) estuvieron a los 2.29, 2.57 y 2.88 cm de largo (Figura IV.4). Las hembras presentaron cuatro modas dominantes (3.13, 3.53, 3.89 y 4.57) y tres de baja frecuencia, una para ejemplares pequeños (1.80) y dos (5.00 y 5.86) para las hembras más largas. El recorrido del largo de la concha para machos fue de $5.09 - 2.13 = 2.96$ cm y el de las hembras de $5.87 - 1.80 = 4.07$. Esto coincide con el reporte previo de Haro-Capetillo (2017) sobre *O. pseudodon* en la misma zona de estudio (litoral rocoso en las vecindades de Puerto Ángel, Oax.) donde los individuos más pequeños que se analizaron fueron de 2.23 y la moda para los más grandes resultó ser de 5.33. La prueba de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1995; Conover, 1999; StataCorp, 2013) para comparar dos distribuciones mostró diferencia significativa ($D = 0.1244$, P (corregida) = 0.002).

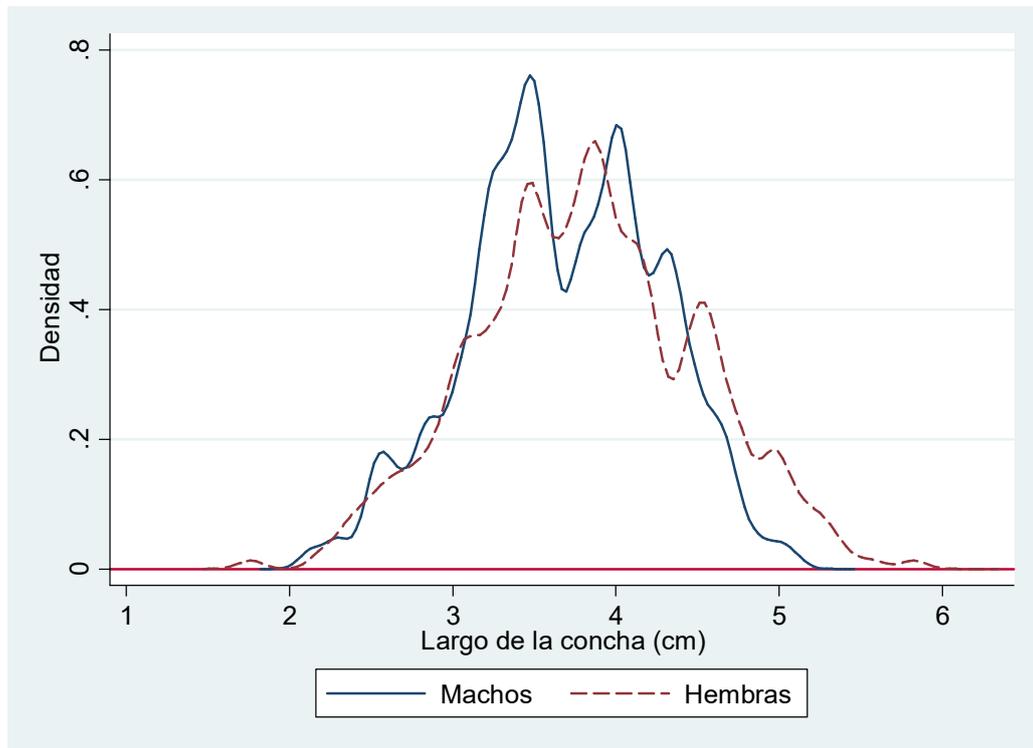


Figura IV.21. Comparación de frecuencia de tallas entre sexos de *Opeatostoma pseudodon*

Para facilitar la comparación de tallas globales de machos y hembras por medio de EDKs, se presenta la Figura IV.21 en la cual es posible observar que las hembras tuvieron las tallas mayores y menores. La observación simultánea de las frecuencias permite distinguir que los tamaños de las hembras fueron más frecuentes hacia tallas mayores que la mayoría de los machos (a partir de los 4.5 cm de largo), que tuvieron frecuencias mayores a tallas menores (menos de 4 cm).

Los EDKs para la distribución del largo de la concha (cm) por mes de muestreo para los machos de *O. pseudodon* con línea vertical que indica la moda principal del total de tallas (4.00 cm) (Figura IV.5) en general fueron multimodales; describieron además que, en noviembre de 2013 los machos presentaron tallas más pequeñas; para 2014 se observó un aumento paulatino de tallas excepto en julio, con predominio de organismos grandes de octubre a noviembre. En 2015 se observó que en general las tallas se mantuvieron por debajo de la moda predominante total (4.00 cm) y los mínimos se observaron en junio, agosto, octubre y diciembre. Haro-Capetillo (2017), observó que las moda de individuos pequeños para los machos fue de 2.15 cm y de los más grandes de 4.87 cm.

De manera semejante a los machos, los EDKs para la distribución del largo de la concha (cm) por mes de muestreo para las hembras de *O. pseudodon* con línea vertical indica la moda predominante del total de tallas (3.89 cm) en general fueron multimodales; se observó además que en 2013 los tamaños más frecuentes aumentaron de agosto a noviembre; para 2014 durante todos los meses de muestreo se observaron con mayor frecuencia individuos mayores a la moda general (3.89 cm) y las modas con los tamaños más grandes se observaron en enero, febrero, marzo y octubre (Figura IV.6). Sin embargo, durante 2015 sólo en diciembre las hembras presentaron modas con talla mayor que la moda general y durante los meses restantes de muestreo las tallas resultaron ser menores a 3.89 cm. Los meses con modas de talla mínima ocurrieron en marzo y agosto. En 2016 los dos meses de muestreo tuvieron EDKs con modas menores a la moda general. Como se ha señalado, las hembras abarcaron un recorrido mayor que los machos. Esto coincide con Haro-Capetillo (2017) donde los tamaños más grandes se observaron en las hembras. Gluyas-Millan *et al.* (2000) en *Astraea undosa* en la Península de Baja California no encontraron diferencias significativas en las tallas entre sexos, lo que destaca la influencia de la forma diferente de la concha entre *O. pseudodon* y *A. undosa*; en la primera se midió el largo de la concha, mientras que para la segunda, la medida adecuada es el diámetro basal.

Lectura de marcas de crecimiento.

De los 843 individuos colectados en 19 fechas de colecta, fue posible analizar 825 opérculos. Los restantes no pudieron ser estudiados principalmente a su estado inadecuado para distinguir en ellos las marcas de crecimiento (Tabla IV.4). La medición de los anillos se realizó del núcleo a cada anillo (Figura IV.3). En cuanto a las marcas de crecimiento, la más pequeña fue de 3.06mm y la más grande alcanzó los 52 mm. El opérculo con la marca más pequeño midió 4.18mm y el más grande 24.13 mm (Tabla IV.5). El número máximo de marcas fue de 17 observándose en un solo individuo con marcas mayores a 13 (14, 15, 16 y 17). Guzmán-Urieta (2015). Encontró en *O. pseudodon* en Oaxaca 12 marcas lo que indicó que este autor trabajó con individuos más jóvenes.

Los diagramas de caja y bigotes de la Figura IV.8 muestran de manera clara la tendencia del crecimiento de la estructura, si bien, la existencia de casos extraordinarios acentúa la dificultad en la determinación y medición de las marcas de crecimiento de *O. pseudodon*. Resulta pertinente señalar que estos valores se obtuvieron de la anotación combinada de 13,413 lecturas individuales, una cantidad muy importante (del orden de las decenas de miles).

Razón de incremento marginal.

La validación de la periodicidad de las marcas de crecimiento por medio de la razón del incremento marginal, es un seguimiento mensual de la medida del borde. Por lo tanto proporciona una evidencia cuantitativa que permite identificar la estacionalidad del crecimiento y observar el tiempo transcurrido entre dos periodos de crecimiento promedio extremos (Gluyas-Millán y Martínez-Quiroz, 2010). Para calcular la razón del incremento marginal, debido a que se observó el fuerte sesgo positivo en la escala original se optó por presentar la versión logarítmica con la recomendación de García-Berthou y Moreno-Amich (1993) y Salgado-Ugarte et al. (2005) de multiplicar los valores por una constante (10^6) para evitar trabajar con valores negativos Figuras IV.9 (machos) y IV.10 (hembras). Debido a que las tendencias no son claramente observables se decidió aplicar la suavización no lineal resistente (Velleman, 1980; Salgado-Ugarte, 2017), método eficiente para recuperar la tendencia de los datos evitando la influencia de casos extraordinarios y valores faltantes. Los resultados se presentan en las Figuras IV.11 (hembras) y IV.12 (machos) en las cuales resultó claro observar que durante diciembre, enero y febrero (2014-2015) tanto en machos como en hembras se tienen valores mínimos de incremento. En los machos se sugiere un mínimo en los meses cálidos del 2014. Sin embargo, es razonable inferir una periodicidad anual de formación de marcas durante la temporada relativamente fría del año al ser éste el patrón más consistente (al repetirse durante dos años, 2014-2015 y 2015-2016). Este patrón también fue observado por Guzmán-Urieta (2015) para *O. pseudodon* en la misma zona de estudio, con valores mínimos en los meses de enero y de octubre (temporada fría del año). Cupul-Magaña y Torres-Moye (1996) determinaron por el análisis de la razón de incremento marginal en *Astraea undosa* Wood, en Baja California México, que la formación de las marcas ocurría una vez al año; Gluyas-Millan et al. (2000) determinaron también por medio del incremento marginal que la periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento de *Astraea undosa* en la Península de Baja California Sur se daba una vez al año. Entre otras especies de gasterópodos como en el caso de *Neptunea arthritica* (Miranda et al., 2008) y en *Buccinum isaotakii* (Ilano et al., 2004) se ha reportado una periodicidad coincidente con lo encontrado en el presente estudio al encontrar también, a través del incremento marginal, la formación de los anillos de crecimiento una vez al año.

Crecimiento.

Una vez con el análisis de la razón del incremento marginal que sugirió la formación anual de una marca de crecimiento, se estimó la edad de los organismos en años. Ya con la información talla-edad se procedió al ajuste de las funciones de crecimiento por regresión no lineal, primero al total de los organismos, tomando de las ecuaciones los valores de los parámetros, el mejor ajuste se observó en el modelo Logístico $L_{\infty}= 6.3070$, $k= 0.1585$, $t_0= 3.9218$ (Tabla IV.8), seguido por Gompertz $L_{\infty}= 7.0665$, $k= 0.1005$, $t_0= 1.7877$, $R^2= 0.9841$ y $R^2= 0.9841$ (Figura IV.7) y por último la función de crecimiento de von Bertalanffy ($FCvB$) $L_{\infty}= 9.3298$, $k= 0.0423$, $t_0= -5.8303$ y $R^2= 0.9841$ (Figura IV.6). En el presente estudio se consideró como criterio para elegir el mejor ajuste, al valor de L_{∞} ya que el valor de R^2 en todas las funciones resultaron ser altamente significativo. Guzmán-Urieta (2015) también realizó el ajuste de los modelos de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico; sin embargo este autor encontró que el mejor ajuste se obtuvo con la función de crecimiento de von Bertalanffy con una $R^2= 0.9967$. Baqueiro *et al.*, (1983) estudiaron el crecimiento de la especie relacionada *Hexaplex erythrostomus* de Bahía Concepción en B.C.S. ajustando los modelos de von Bertalanffy y Gompertz. Aplicando la técnica de Cassie, estimaron para $FCvB$ una $L_{\infty}= 128.36$ mm y con datos de marcaje-recaptura y aplicando el método de Ford-Walford, una $L_{\infty}= 78.67$ mm. Considerando que el organismo de mayor tamaño que capturaron tuvo 123 mm, concluyeron que el parámetro fue estimado de una mejor manera por el procedimiento de Cassie. Es importante resaltar que este estudio utilizó métodos indirectos, basados en el análisis de frecuencia de tallas (Cassie) y que estas estimaciones resultaron mejores que las directas basadas en la información obtenida por marcaje y recaptura múltiple.

Una vez analizado el ajuste en el total de los individuos se procedió al ajuste de funciones de crecimiento por regresión no lineal para las hembras de *O. pseudodon*. De acuerdo con el valor de L_{∞} el mejor ajuste se llevó a cabo en Logística $L_{\infty}= 6.1215$, $k= 0.1754$ y $t_0= 3.5928$ (Figura IV.12) seguido por Gompertz $L_{\infty}= 6.6375$, $k= 0.1180$ y $t_0= 1.4438$ (Figura IV.11), y von Bertalanffy $L_{\infty}= 7.8748$, $k= 0.606$ y $t_0= -4.4924$ y todos los modelos con $R^2= 0.9833$. (Figura IV.10). Lo contrario observó Guzmán-Urieta (2015) en hembras, donde el valor de R^2 resultó ser el determinante para la elección del mejor ajuste y este se dio en von Bertalanffy con $R^2= 0.9967$.

Asimismo se llevó a cabo el ajuste de funciones de crecimiento por regresión no lineal para los machos. Al igual que en las hembras el valor de L_{∞} y de acuerdo con este valor el mejor ajuste se llevó en el modelos Logístico con $L_{\infty}= 6.0901$, $k= 0.1532$ (Figura IV.15), como segundo lugar el de Gompertz con $L_{\infty}= 7.1454$, $k= 0.905$ y $t_0= 1.6285$ (Figura IV.14) y por último von Bertalanffy $L_{\infty}= 11.5025$, $k= 0.028$ y $t_0= -$

7.5899. Esto no coincide con Guzmán-Urieta (2015), que para los machos el mejor ajuste lo observó en von Bertalanffy. Otros autores investigando otras especies (*Astraea undosa*) Cupul-Magaña y Torres-Moye (1996); Gluyas-Millan *et al.* (2000) también encontraron al modelo crecimiento de von Bertalanffy como el mejor ajuste. No obstante, en otros estudios para el total de los individuos se observó que von Bertalanffy no es siempre el modelo con el mejor ajuste. Tal es el caso de Chen y Soong (2002) quienes encontraron que el modelo de crecimiento con mejor ajuste del crecimiento para *Coralliophila violacea* fue el modelo de Gompertz. Esta función es una curva sigmoideal asintótica que se ha empleado exitosamente para describir la talla a la edad de diversos grupos de organismos, desde mamíferos (Zullinger, et al., 1984; Ahrestani y Prins, 2011) hasta equinodermos (Verzani, 2014; Grosjean, 2001). Ellos al igual que en el presente trabajo, determinaron la edad en los opérculos de los gasterópodos; la diferencia es que para ello utilizaron el método de marcaje-recaptura. Katsanevakis (2007) menciona que para el mejillón *Pinna nobilis* el mejor ajuste se dio en los modelos de Gompertz y Logístico. Asimismo Aragón-Noriega (2012) en otra especie de molusco *Atrina maura* (Bivalva: Pinnidae) estimó cual fue el mejor modelo de crecimiento y concluyó que los modelos con los cuales se obtuvo un mejor ajuste fueron Gompertz y Logístico y por último von Bertalanffy.

Retrocálculo

Este método consiste en estimar las longitudes que tuvieron los individuos en épocas pasadas utilizando las relaciones morfométricas que se presentan entre el tamaño del organismo con las medidas lineales de las partes duras tales como las escamas u otolitos (Gómez-Márquez, 1994; Vigliola & Meekan, 2009; Fisher, 2015). Este procedimiento se ha extendido al estudio del crecimiento de los moluscos relacionando las partes duras como los estatolitos (Galante-Oliveira, et al. 2013) o los opérculos con el tamaño del organismo (Vasconcelos, et al., 2012; Fisher, 2015). En primer lugar se calculó la relación longitud de la concha con la medida de cada radio. El análisis que mostró un buen ajuste fue la regresión lineal de la relación de longitud de la concha con el radio del opérculo donde se obtuvo para el total de individuos de *Opeatostoma pseudodon* la expresión: $l = 0.59 + 0.21R$, en donde R = radio a cada marca (Tabla IV.16). El resumen estadístico de esta regresión se presenta en la Tabla IV.17, y los datos con la recta resultante se presentan en la Figura IV.16.

Como consecuencia de este análisis se mostró una importante similitud de las longitudes de la concha para cada edad entre las edades de 2 a 4, de 5 a 7, de 8 a 14, de

15 a 17, este hecho obedece a que en esas etapas la tasa de crecimiento fue baja y que conforme va aumentando la edad las tallas aumentan en menor proporción (Tabla IV.16).

Con las longitudes retrocalculadas y las edades estimadas se calcularon las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para el total de individuos y de acuerdo con los valores de L_{∞} (más acordes con los tamaños observados) el modelo con mejor ajuste fue el de la función Logística $L_{\infty}= 5.3288$ (Tabla IV.20, Figura IV.17), seguido por la función de Gompertz $L_{\infty}= 5.5083$ (Tabla IV.19, Figura IV.17) y por último la de von Bertalanffy $L_{\infty}= 5.9061$ (Tabla IV.18, Figura IV.17). Otros investigadores han utilizado el método de retro-cálculo para estudiar el crecimiento de diversas especies de gasterópodos aunque no de *O. pseudodon*: Cupul-Magaña y Torres-Moye (1996) analizaron la edad y crecimiento de *Astraea undosa* Wood, en Baja California y con los valores del retrocálculo analizaron el crecimiento con el modelo de von Bertalanffy.

Por otro lado para las hembras de *O. pseudodon*, la relación longitud de la concha con el radio del opérculo que mostró un buen ajuste fue la regresión lineal, cuyos resultados se resumen en la siguiente expresión: $l = 0.61 + 0.21R$; en donde R = radio a cada marca (Tabla IV.21.). Como consecuencia de este análisis se observó una tendencia semejante a la de los machos con poco aumento de las edades 2 a 4, 5 a 7 y 8 a 14 lo que nos llevó a que en esas etapas que la tasa de crecimiento fue baja y que conforme va aumentando la edad las tallas lo hacen en menor proporción (Tabla IV.21).

Con las longitudes retrocalculadas y las edades estimadas se obtuvieron las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para las hembras. Se observó que los tres modelos obtuvieron ajuste altamente significativos de acuerdo a los valores de R^2 por lo cual el valor L_{∞} fue el valor que se tomó en cuenta para inferir el mejor ajuste. Asimismo los mejores ajustes en orden decreciente fueron: la función Logística donde $L_{\infty}= 5.3078$ (Tabla IV.24.), la de Gompertz $L_{\infty}= 5.4752$ (Tabla IV.23) y finalmente la función de crecimiento de von Bertalanffy $L_{\infty}= 5.8435$ (Tabla IV.22) (Figura IV.18).

En el caso los machos de *O. pseudodon* la relación longitud de la concha con el radio del opérculo que mostró un buen ajuste fue la regresión lineal de acuerdo a la siguiente expresión: $l = 0.58 + 0.21R$, R = radio a cada marca (Tabla IV.25). Este análisis arrojó que existía similitud en el largo de las conchas entre los años de 2 a 4, 5 a 7 y 8 a 10 y 12, esto debido a la baja tasa de crecimiento. A diferencia de las hembras

donde el crecimiento resultó ser continuo en los primeros años de crecimiento en los machos se observó que su crecimiento fue pausado y resultaron ser más pequeños que las hembras.

Con las longitudes retrocalculadas y las edades estimadas se calculan las funciones de crecimiento por regresión no lineal simple para los machos, de acuerdo a los de R^2 y L_∞ en orden decreciente fueron: la Logística $R^2=0.9989$, $L_\infty=4.2319$ (Tabla IV.28), la de Gompertz $R^2=0.9988$, $L_\infty=4.3125$ (Tabla IV.27), y finalmente la de von Bertalanffy $R^2=0.9986$, $L_\infty=4.4733$ (Tabla IV.26) (Figura IV.19).

Comparación de funciones de crecimiento entre sexos.

Para la comparación de las funciones de crecimiento de von Bertalanffy, Gompertz y Logística por sexos. Se han considerado la prueba de la T^2 de Hotelling (Bernard, 1981), la prueba de razón de verosimilitud (Kimura, 1980) y la prueba de máxima verosimilitud (Chen, et al., 1992; Haddon, 2001; Roff, 2006). Una versión actualizada de estas pruebas se presenta en Ogle (2016).

En el presente estudio, la prueba de la T^2 de Hotelling aplicada a la función de von Bertalanffy (Tabla IV.29) indicó que el valor calculado (1632.9195) es mayor que el valor de tablas (15.1485) por lo que se rechaza la hipótesis de que las curvas de hembras y machos son iguales; lo anterior reafirmado por el hecho de que ningún intervalo de confianza para los estimadores de L_∞ , K y t_0 contuvo al cero (por lo que en consecuencia indica la existencia de diferencias significativas); en los valores de F crítica se interpretó que la mayor influencia para determinar la diferencias entre machos y hembras fue dada por los valores del parámetro de curvatura (K), seguido por los valores de L_∞ y t_0 respectivamente. Por otro lado esta prueba se ha utilizado en otras especies del Pacífico como *Astraea undosa* (Wood, 1828) (Saito-Quezada, 2010) en donde la prueba se hizo con los parámetros obtenidos del análisis de opérculos pulidos y no pulidos y en *Opetostoma pseudodon* (Burrow, 1815) (Guzmán-Urieta, 2015) quien realizó el análisis para comparar machos y hembras. En ambos trabajos se aplicó sólo con el modelo de von Bertalanffy y se observaron también diferencias significativas entre los parámetros.

En el presente estudio, esta prueba para comparar dos funciones de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB) (Bernard, 1981; Salgado-Ugarte *et al*, 2005) para aplicarla a otras funciones. Como consecuencia, para el modelo de Gompertz (Tabla IV.30) los valores obtenidos de T^2 calculada = 1861.6209 y la T de tablas = 15.1485 indican el

rechazo de la hipótesis nula ($P < 0.05$) de igualdad; así mismo los intervalos de confianza de L_{∞} , K , t_0 indican que existen diferencias en el crecimiento entre machos y hembras; los valores críticos de F indicaron que L_{∞} tuvo la mayor influencia en las diferencias.

Por otro lado en la Logística (Tabla IV.31), la prueba indicó diferencias: T^2 calculada = 1652.7498 y T de tablas = 15.1485 (rechazo de hipótesis nula) y los intervalos de confianza para L_{∞} , K y t_0 no incluyen al cero lo que confirma las diferencias del crecimiento entre machos y hembras; los valores de F crítica indicaron que $L_{\infty} = 416.2919$ tiene más influencia para la determinación de las diferencias entre las curvas, seguida de t_0 y por último K .

Las tres pruebas indican diferencia entre las funciones de machos y hembras, destacándose la longitud asintótica y el parámetro de curvatura como las principales responsables de la diferencia y en menor grado la t_0 en la FCVB; para las funciones Logística y Gompertz los valores críticos de F resaltaron la longitud asintótica y la t_0 y en menor grado el parámetro de curvatura (K).

Para corroborar se realizaron las pruebas de razón de verosimilitud (PRV), donde los parámetros de los modelos pueden estimarse maximizando la función de verosimilitud. Estas estimaciones son deseables porque son consistentes, asintóticamente normales y asintóticamente alcanza el valor menor posible de la varianza (Salgado-Ugarte *et al*, 2005; Kimura, 1980). Para von Bertalanffy (FCVB) (Tabla IV.32), se observó que al comparar los valores del caso sin restricciones (ecuaciones separadas) con las estimaciones de una sola ecuación el valor de P (< 0.001) señala diferencias significativas entre los modelos ya que se rechaza la hipótesis nula de igualdad. Las comparaciones entre los valores correspondientes de L_{∞} y K indicaron diferencias ($P < 0.001$) altamente significativas y por último t_0 ($P = 0.035$) mostró diferencia con menor significancia. Por tanto, por el método de razón de verosimilitud se mostró que existen diferencias entre las funciones de crecimiento de machos y hembras.

Por otro lado, con la prueba de verosimilitud propuesta por Roff (2006) para FCVB (Tabla IV.33), el valor de $P = 0.000$ para la comparación del modelo en general, L_{∞} ($P = 0.000$) y K ($P = 0.001$) indican que existe diferencias entre estos parámetros, lo que concuerda con la prueba de T^2 de Hotelling, sin embargo t_0 ($P = 0.416$) no mostró diferencias significativas. En comparación con otros trabajos esta prueba en el modelo de von Bertalanffy con la propuesta de Kimura, en *Astraea undosa* Saito-Quezada (2010) y en *Opeatostoma pseudodon* Guzmán Urieta (2015) observaron diferencias

significativas entre los parámetros de L_{∞} , K y t_0 , al igual que en presente trabajo. Estas pruebas muestran los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente. Ambas indican diferencias en las expresiones de crecimiento de von Bertalanffy destacando la influencia de la longitud asintótica y el parámetro de curvatura en la diferenciación, con una diferencia poco significativa en la edad al tamaño cero.

Para el modelo de Gompertz la prueba de razón de verosimilitud Kimura (1980) (Tabla IV.34), el valor de ($P = 0.000$) indicó que diferencias entre los machos y hembras, aunado a que los valores de L_{∞} , K y t_0 mostraron diferencias significativas lo que nos indicó que el crecimiento entre machos y hembras es diferente, lo que ayuda a confirmar el resultado de la prueba de T^2 de Hotelling. Al igual que en FCVB se aplicó la prueba con la propuesta de Roff (2006) (Tabla IV.39) y el valor de la diferencia entre los modelos en general fue ($P= 0.000$) lo que propone que existe diferencias significativas lo mismo para los parámetros L_{∞} , K y t_0 los tres parámetros con $P= 0.000$ lo que indicó que existen diferencias entre el crecimientos de hembras y machos. Por lo tanto los resultados de las pruebas de Razón y Máxima Verosimilitud respectivamente para la función de crecimiento de Gompertz, muestran que ambas pruebas marcan una clara diferencia significativa entre las funciones por sexo y entre sus tres parámetros.

Además el modelo Logístico la prueba de razón de verosimilitud Kimura (1980) (Tabla IV.36) arrojó que el valor de ($P = 0.000$) para ambos modelos indicó diferencias entre los machos y hembras; así mismo, los valores de L_{∞} , K y t_0 con ($P= 0.000$) mostraron diferencias significativas lo que nos indicó que el crecimiento entre machos y hembras, esto confirma la prueba de T^2 de Hotelling.

Al igual que en los otros modelos también se aplicó la prueba con la propuesta de Roff (2006) (Tabla IV.37), el valor de la diferencia entre los modelos en general fue ($P= 0.000$) lo que propone que existe diferencias significativas al igual para los parámetros L_{∞} , K y t_0 ($P= 0.000$ en los tres parámetros). Por los tanto muestran una diferencia significativa entre modelos Logísticos y sus parámetros entre machos y hembras.

Para selección del mejor modelo se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés) el cual proporciona un método para la selección del mejor modelo. Este criterio formula el problema de selección de modelos como una búsqueda del modelo que presente un menor valor de AIC, entre un conjunto de modelos candidatos. En cierto modo, no busca el modelo que mejor se ajusta sino el que menos información pierde de todos los modelos considerados (Martínez *et al*,

2009). El Criterio de Información de Akaike (*AIC*) (Tabla IV.38) se utilizó en el presente estudio con el fin de tener indicaciones adicionales para elegir el mejor modelo de crecimiento basado en los datos de retrocálculo. Resultó interesante que para las hembras el modelo recomendado por este criterio fue el de von Bertalanffy y para los machos el Logístico. Esta recomendación se muestra en la Figura IV.20. Al considerar los datos de talla-edad directamente, en todos los casos, en conjunto y separados machos y hembras, el modelo recomendado fue el Logístico (Tabla IV.39).

En breve, en este capítulo se mostró que para *Opeatostoma pseudodon*, la distribución de la frecuencia del largo de la concha fue multimodal, con predominio de valores intermedios y unos pocos pequeños y grandes. Las distribuciones de machos y hembras fueron diferentes. Se encontró que el opérculo crece proporcionalmente al largo de la concha por lo que es una estructura que puede ser utilizada para estudiar el crecimiento de los organismos de esta especie. El estudio de los bordes sugirió la formación de una marca cada año. Por tanto, el conteo de marcas permite la estimación de la edad de los individuos. Con los datos de edad y largo de la concha, tanto de manera directa como por medio de la relación entre largo de la concha con largo del opérculo (retrocálculo) permitió la descripción del crecimiento por reglas matemáticas (modelos). El crecimiento encontrado fue relativamente lento en los jóvenes, más rápido en los adultos y se hizo lento en los más viejos, patrón compatible con una función Logística para el crecimiento. Asimismo, se encontró que los machos y hembras crecen de manera diferente. A largo plazo las hembras alcanzan mayores tallas.

Capítulo V

Índices Morfofisiológicos de *Opeatostoma pseudodon*

INTRODUCCIÓN

El estudio de la reproducción es un tópico fundamental en las ciencias pesqueras. Se han establecido varios métodos para llevar a cabo este objetivo que van desde procedimientos histológicos de tallados hasta índices derivados de medidas corporales (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). La existencia de diferentes índices reproductivos está dada por las diferentes interpretaciones de la energía disponible que tiene un organismo, así mismo los que representan mejor el concepto de esfuerzo reproductivo son aquellos que incluyen estimaciones de la tasa metabólica a la de absorción o asimilación en la cuantificación de la energía disponible del organismo, esto permite conocer la distribución de la energía de un organismo o población, predecir su salida reproductiva (Velasco, 2013). Jaramillo *et al.* (1993) y Rodríguez (1992), menciona que el IGS está directamente relacionado con el estado de desarrollo gonádico, ya que relaciona el peso de la gónada con el peso total del organismo. Este índice alcanza un valor máximo, justo antes del desove y cada pico indica el número posible posibles en un año. Aunado a que son indicadores de estrés o de actividad sexual. Los índices de condición dan la pauta para determinar la actividad fisiológica de los organismos, tales como crecimiento, reproducción, y secreción, debido a que la proporción de tejido del cuerpo puede presentar grandes variaciones, dependiendo de la actividad sexual y metabólica del organismo. Como en el caso de *Opeatostoma pseudodon* en otros gasterópodos la gónada está embebida en la glándula digestiva como es el caso de *Hexaplex trunculus* (Vasconcelos *et al.* 2008; Gharsallah *et al.* 2010; Elhasni *et al.* 2010), *Turbinella angulata* (Santos-Valencia *et al.* 2009).

MATERIAL Y MÉTODO

Para el **Índice de Condición Relativa (FCr)** se consideró el peso total observado expresado en relación al peso corporal calculado por la relación longitud-peso para toda la muestra, machos y hembras, para tener el seguimiento del grado de bienestar de los individuos en el periodo de estudio.

El **Índice Gonada-glándula (IGG)** se calculó con el peso de la espiral visceral (gónada + glándula digestiva) expresado como un porcentaje del peso corporal (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Vasconcelos *et al.* 2012).

Como alternativa a los índices morfofisiológicos (condición e *IGS*) se utilizó el **Análisis Multivariado de Covarianza (ANMUCOVA)** y se analizaron las medias mensuales ajustadas por tamaño (longitud como covariada) del peso del complejo gónada-glándula digestiva (espiral visceral), de la parte muscular (peso del callo y peso del callo + pie) y el peso de las partes blandas (García-Berthou y Moreno-Amich, 1993; Salgado-Ugarte, 1995; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Dado que el peso de la parte muscular fue tomado de dos maneras diferentes, se procedió a obtener la relación no lineal de cada estimación con el largo de la concha y se descontaron de los valores observados para trabajar con medidas equivalentes. Con la finalidad de trabajar con valores positivos, las variables para este apartado se multiplicaron por un valor constante grande (10^6) y se transformaron logarítmicamente (neperiano) con la ventaja adicional de obtener relaciones lineales (rectas) y no de otra índole (curvas).

Para reducir el ruido y aclarar los patrones en las tendencias de los valores de los índices y las medias ajustadas se empleó un suavizador no lineal resistente, especificado por las siguientes siglas: 4253eh, doble, que significa el uso de medianas corredizas de amplitud 4, seguidas por medianas corredizas de amplitud 2, 5 y 3; ajuste de valor terminal (e), promedio móvil ponderado “Hanning” y aplicación del mismo tratamiento (4253eh) a los residuales para adicionarlos a los valores obtenidos (doble) según lo recomendado por Tukey (1977), Velleman (1980), Velleman y Hoaglin (1981), Goodall (1990), Salgado-Ugarte y Curts-García (1992, 1993), Salgado-Ugarte (1992, 2013, 2017). Al requerir estos procedimientos secuencias completas faltantes se utilizó un procedimiento de interpolación simple (media aritmética) entre valores adyacentes a los faltantes.

RESULTADOS

Se inició con el análisis de los índices morfofisiológicos. Se presentan los índices de condición relativa (peso observado/ peso relación longitud-talla), el índice gónada-glándula (peso espiral visceral / peso total) y el índice de la parte muscular (residuos peso callo / peso total). La Tabla V.1 presenta el resumen de individuos de cada sexo y el total por fecha de colecta. Se analizaron 841 individuos de los cuales 441 fueron machos y 400 hembras colectados del 23 de agosto de 2013 al 01 de abril de 2016. Las

Tablas V.2 y V.3 muestran el número de organismos para los cuales fue posible el cálculo de los índices respectivos. Este número varió debido a que en algunas ocasiones no fue posible pesar todas las estructuras involucradas.

De esta forma, para el cálculo del Factor de Condición Relativa (*FCr*) se analizaron 834 individuos (437 machos, 397 hembras) y para el Índice Gónada-glándula (IGG) se pudieron medir 834 especímenes (438 machos, 397 hembras).

Tabla V.1.- Resumen del número de individuos por sexo y por fecha			
Fecha	Sexo		Total
	Machos	Hembras	
23/08/2013	0	4	4
25/10/2013	1	6	7
22/11/2013	10	6	16
24/01/2014	36	19	55
21/02/2014	18	21	39
21/03/2014	9	14	23
25/04/2014	6	8	14
23/05/2014	17	24	41
26/07/2014	2	1	3
15/08/2014	10	10	20
24/10/2014	58	38	96
21/11/2014	32	12	44
28/01/2015	29	33	62
22/03/2015	1	4	5
30/04/2015	28	26	54
11/06/2015	34	26	60
21/08/2015	31	20	51
24/09/2015	27	27	54
16/10/2015	30	30	60
04/12/2015	28	32	60
12/02/2016	27	28	55
01/04/2016	7	11	18
Total	441	400	841

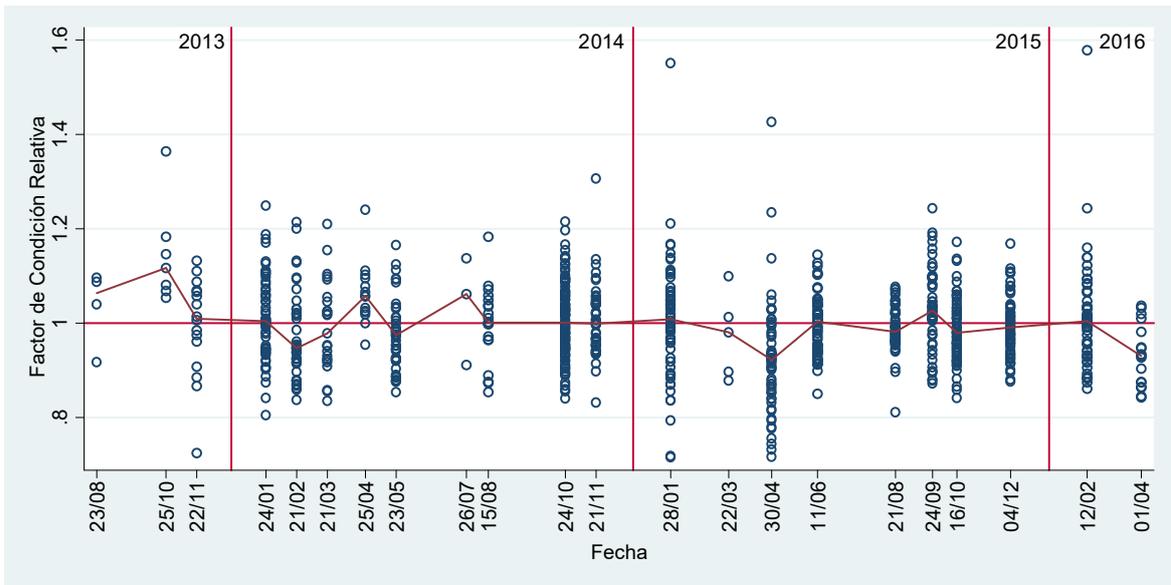


Figura V.1. Factor de condición para el total de individuos de *Opeatostoma pseudodon* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están conectados linealmente. La línea horizontal (con valor de uno) marca la condición “ideal”.

Tabla V.2.- Resumen del número de individuos por sexo y por fecha para el cálculo del Factor de Condición Relativa (<i>FCr</i>)			
	Sexo		
Fecha	Machos	Hembras	Total
23/08/2013	0	4	4
25/10/2013	1	6	7
22/11/2013	10	6	16
24/01/2014	36	19	55
21/02/2014	18	21	39
21/03/2014	9	14	23
25/04/2014	6	8	14
23/05/2014	17	24	41
26/07/2014	2	1	3
15/08/2014	10	10	20
24/10/2014	58	38	96
21/11/2014	32	12	44
28/01/2015	29	33	62
22/03/2015	1	4	5
30/04/2015	28	26	54
11/06/2015	34	26	60
21/08/2015	31	20	51
24/09/2015	27	27	54
16/10/2015	29	30	60
04/12/2015	27	32	59
12/02/2016	25	26	51
01/04/2016	7	10	17
Total	437	397	834

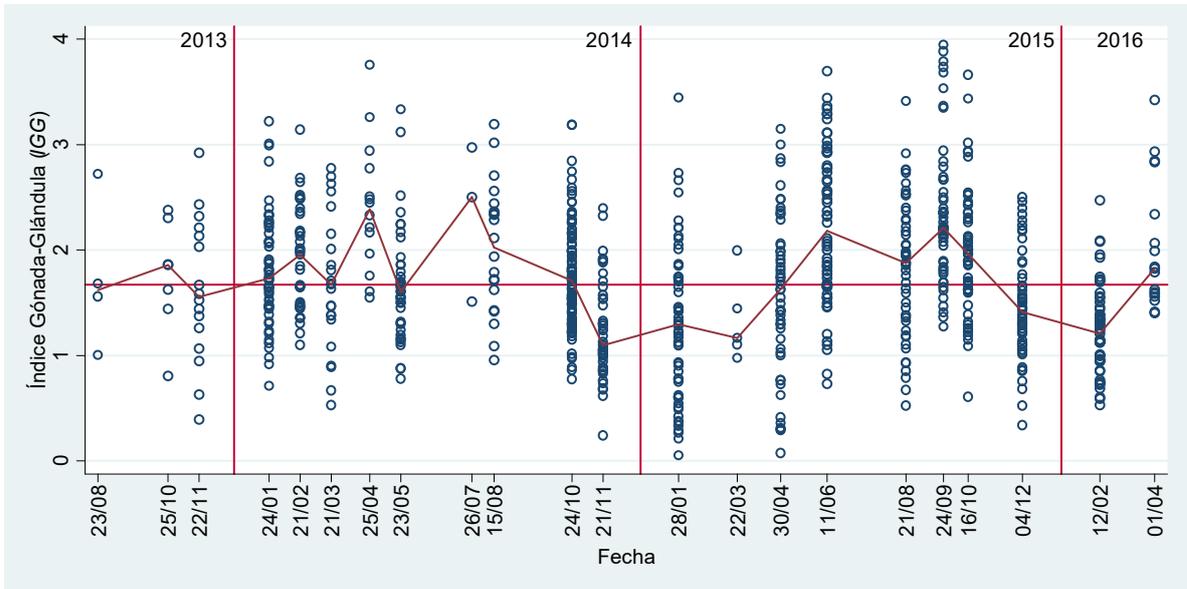


Figura V.2. Índice Gónada-Glándula para el total de individuos de *Opeatostoma pseudodon* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta están conectados linealmente. La línea horizontal marca el valor mediano del IGG(1.67).

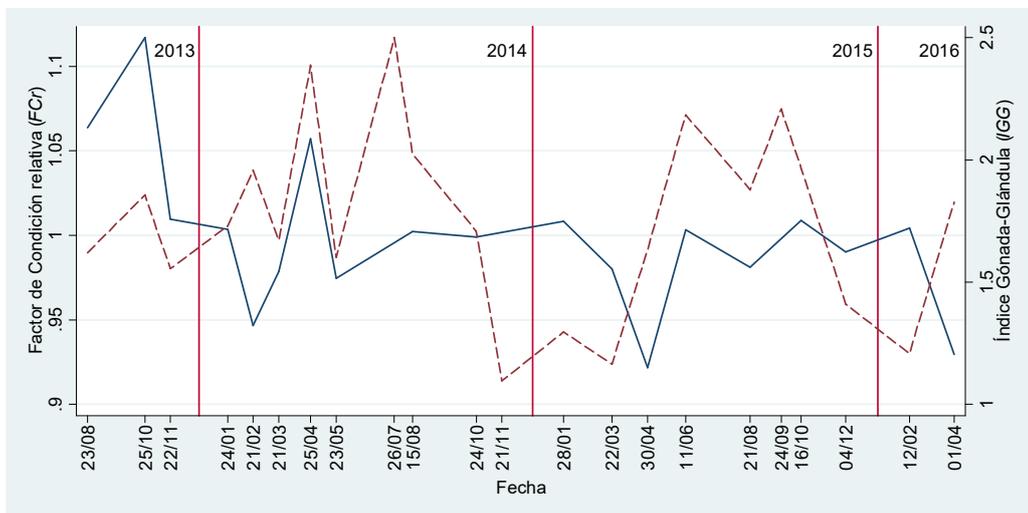


Figura V.3. Gráfico de comparación de los valores medianos de los índices de Condición (*FCr*) y Gónada-Glándula (*IGG*), líneas continua y punteada respectivamente.

Tabla V.3. Resumen del número de individuos por sexo y por fecha para el cálculo del Índice Gónada-Glándula (*IGG*) (espiral visceral/peso total).

Fecha	Sexo		Total
	Hembras	Machos	
Fecha	Machos	Hembras	Total
23/08/2013	0	4	4
25/10/2013	1	6	7
22/11/2013	10	6	16
24/01/2014	36	19	55
21/02/2014	18	21	39
21/03/2014	9	14	23
25/04/2014	6	8	14
23/05/2014	17	24	41
26/07/2014	2	1	3
15/08/2014	10	10	20
24/10/2014	58	38	96
21/11/2014	32	12	44
28/01/2015	29	32	61
22/03/2015	1	4	5
30/04/2015	28	26	54
11/06/2015	34	26	60
21/08/2015	30	20	50
24/09/2015	27	27	54
16/10/2015	29	29	58
04/12/2015	28	32	60
12/02/2016	26	27	53
01/04/2016	7	10	17
Total	438	396	834

Para observar con mayor detalle la variación de estos dos índices se construyó la gráfica de la Figura V.3. A pesar de la variabilidad de los valores, es posible observar de manera general que hubo una tendencia de condición alta con bajos valores de índice de la espiral visceral (*IGG*) y viceversa.

Índices por sexo

Factor de condición relativa.

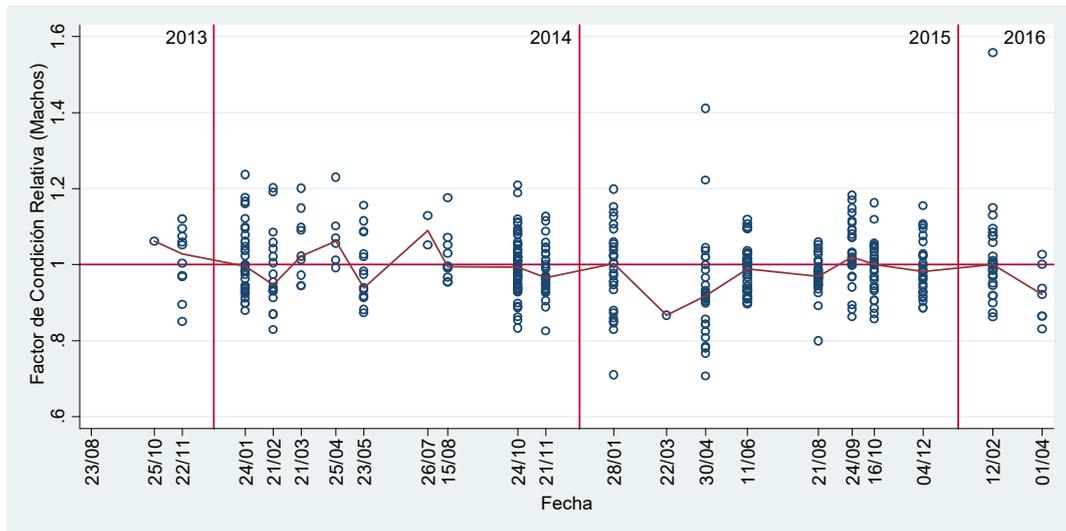


Figura V.4. Factor de condición relativa (FCr) para los machos de *Opeatostoma pseudodon* por fecha de colecta. La línea une los valores medianos de cada colecta. La línea horizontal marca la condición “ideal”.

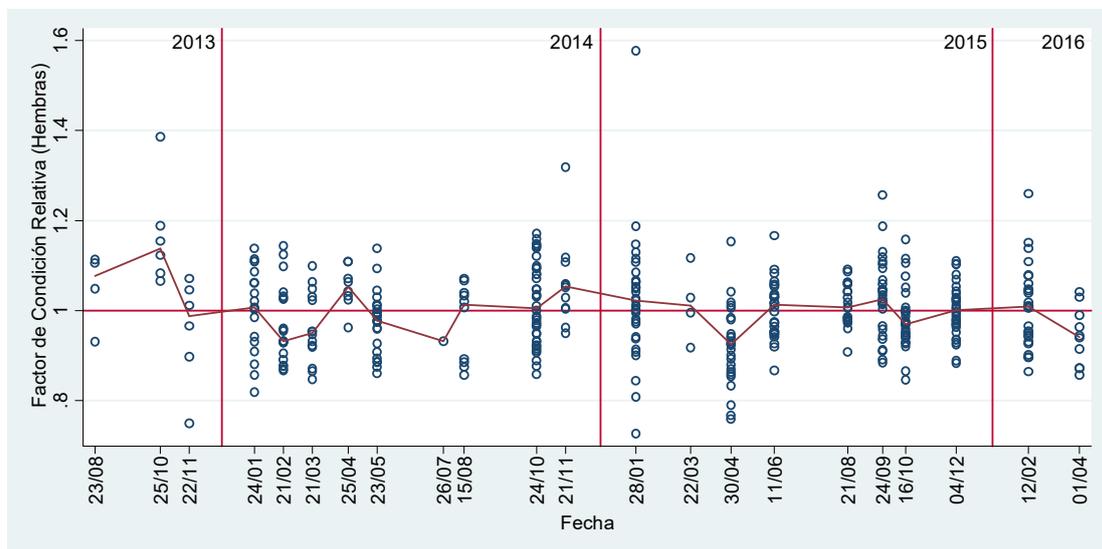


Figura V.5. Factor de condición (FCr) para las hembras de *Opeatostoma pseudodon* por fecha de colecta. La línea une los valores medianos de cada colecta. La línea horizontal marca la condición “ideal”.

Índice Gónada-Glándula (*IGG*)

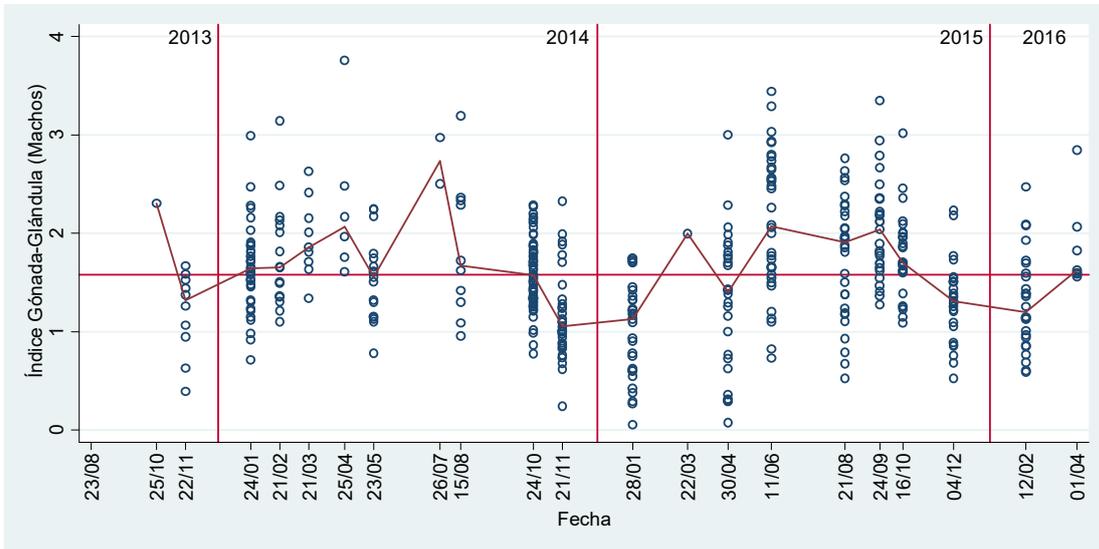


Figura V.6. Índice Gónada-Glándula (*IGG*) para los machos de *Opeatostoma pseudodon* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta se unen con segmentos lineales; la línea horizontal indica el valor mediano del *IGG*.

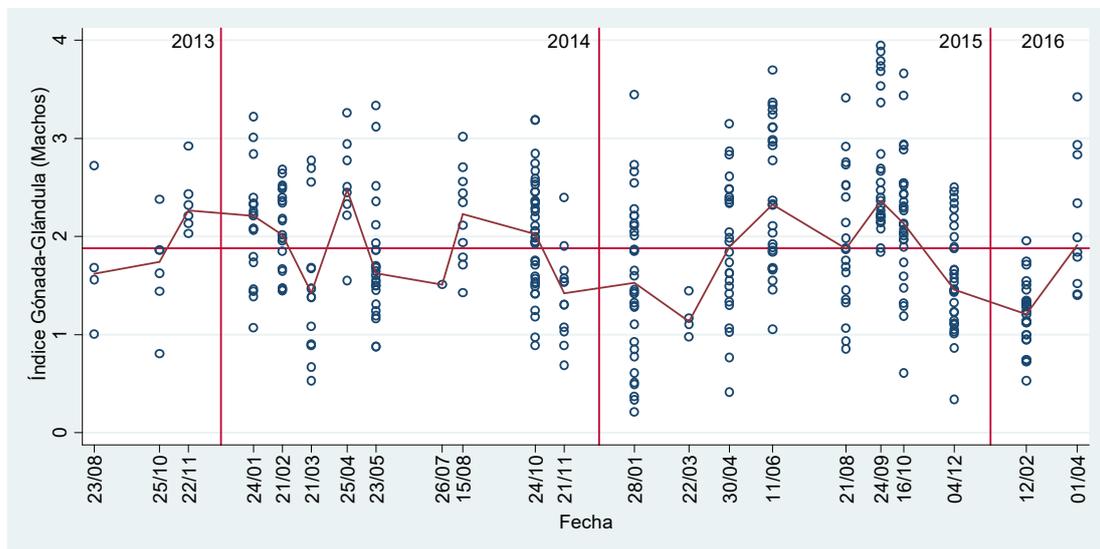


Figura V.7. Índice gonadosomático para las hembras de *Opeatostoma pseudodon* por fecha de colecta. Los valores medianos de cada colecta se unen con segmentos lineales; la línea horizontal indica el valor mediano del *IGG*.

La variación en el *FCr* no es muy clara, si bien la condición parece bajar a fines e inicios de año y ser alta en la parte cálida del año. Otro patrón interesante es observar aproximadamente una tendencia opuesta entre estos dos índices (*FCr* y *IGG*)

Análisis multivariado de covarianza.

El número de individuos considerados para este análisis se muestran en la Tabla V.4. En ella se incluyen aquellos en las que fue posible medir las variables a considerar: largo de la concha, peso de la espiral visceral (gónada y glándula digestiva), peso de la parte muscular (incluye al callo y pie) y el peso de las partes blandas. En total se analizaron 647 individuos (326 machos y 331 hembras) del 23 de agosto de 2013 al 01 abril de 2016.

Las Figuras V.8 y V.9 muestran, respectivamente la relación entre las variables en escala logarítmica, observándose una correlación directa aproximada necesaria para la correcta aplicación del análisis multivariado de covarianza.

Tabla V.4. Número de individuos considerados para el Análisis Multivariado de Covarianza (ANMUCOVA)			
	Sexo		
Fecha	Hembras	Machos	Total
Fecha	Machos	Hembras	Total
23/08/2013	0	4	4
25/10/2013	1	6	7
22/11/2013	7	6	13
24/01/2014	30	15	45
21/02/2014	11	16	27
21/03/2014	8	11	19
25/04/2014	6	8	14
23/05/2014	12	22	34
26/07/2014	2	1	3
15/08/2014	9	10	19
24/10/2014	41	30	71
21/11/2014	21	12	33
28/01/2015	14	24	38
22/03/2015	0	1	1
30/04/2015	16	23	39
11/06/2015	30	25	55
21/08/2015	24	19	43
24/09/2015	25	26	51
16/10/2015	26	24	50
04/12/2015	14	22	36
12/02/2016	13	18	31
01/04/2016	6	8	14
Total	316	331	647

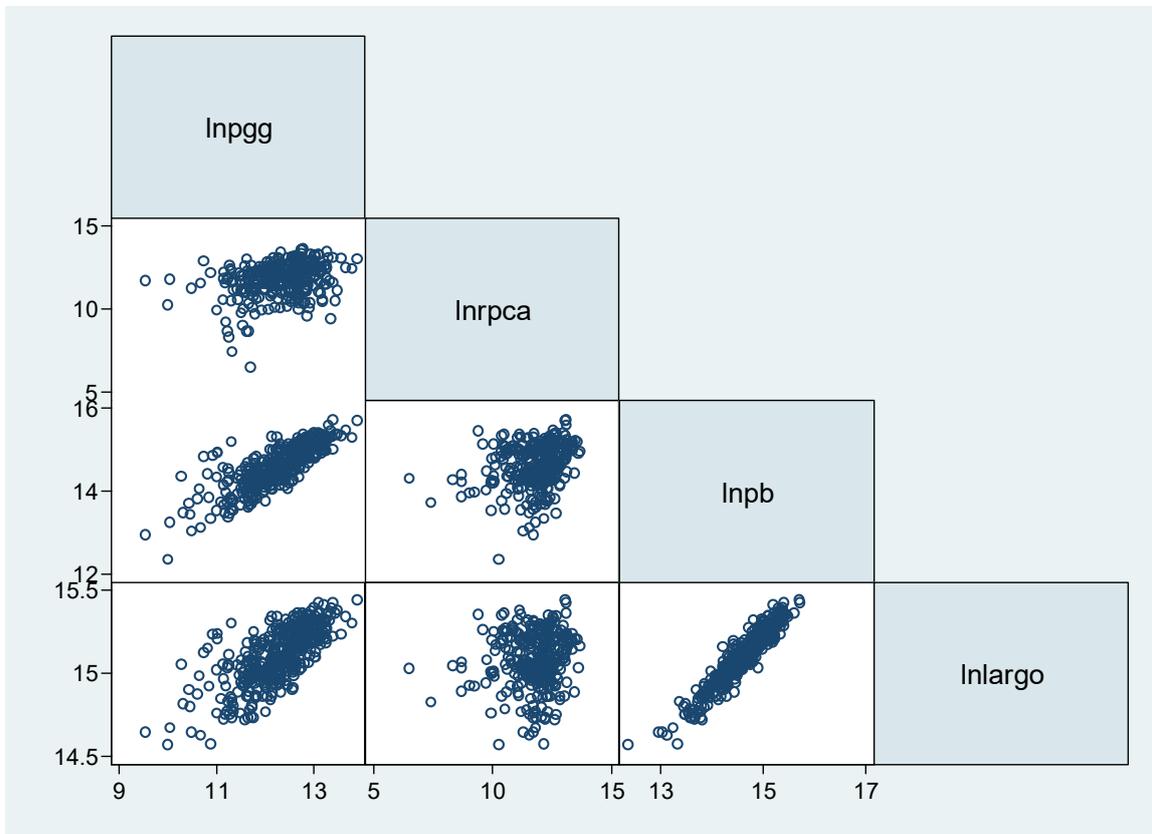


Figura V.8. Matriz de gráficos de dispersión (diagonal inferior) para los datos de los machos de *O. pseudodon*; lnpgg = Logaritmo natural del peso de la espiral visceral (gónada y glándula digestiva); lnrpca = Logaritmo natural de los residuales de peso músculo (callo y pie); lnrb = Logaritmo natural del peso de partes blandas; lnlar = Logaritmo natural del largo de la concha.

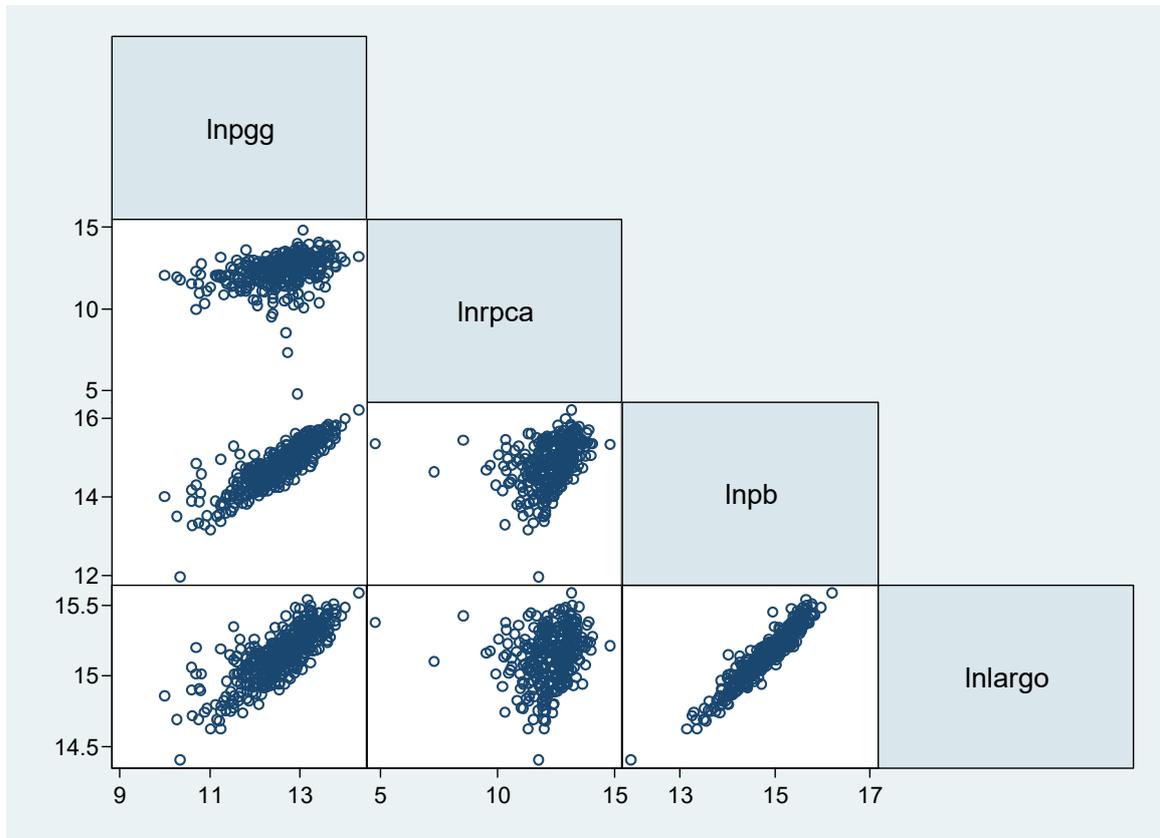


Figura V.9. Matriz de gráficos de dispersión (mitad) para los datos de las hembras de *O. pseudodon*; lnpgg = Logaritmo natural del peso de la espiral visceral (gónada y glándula digestiva); lnrpca = Logaritmo natural de los residuales de peso músculo (callo y pie); lnspb = Logaritmo natural del peso de partes blandas; lnlargo = Logaritmo natural del largo de la concha.

El diseño preliminar del análisis multivariado de covarianza mostró que tanto para hembras como machos la interacción entre la covariada (largo de la concha) y el factor (fecha de colecta) fue significativa, por lo que se procedió al análisis con la interacción. Los resultados se presentan en las Tablas V.5 (machos) y V.6 (hembras).

Tabla V.5 Análisis Multivariado de Covarianza para datos de machos de *O. pseudodon*, $N = 316$

Fuente	Criterio		gl	gfl	F	P	
Modelo	W	0.0163	38	(114,824.6)	21.38	0.0000	a
	P	1.5253		(114,831)	7.54	0.0000	a
	L	31.2472		(114,821)	75.01	0.0000	a
	R	30.4234		(38,277)	221.77	0.0000	u
Residual			277				
Fecha	W	0.7442	11	(57,830.8)	1.50	0.0000	a
	P	0.2802		(57,831)	1.50	0.0000	a
	L	0.3119		(57,821)	1.50	0.0000	a
	R	0.1454		(19,277)	2.12	0.0000	u
Ln Largo	W	0.2680	1	(3,275)	250.38	0.0000	e
	P	0.7320		(3,275)	250.38	0.0000	e
	L	2.7315		(3,275)	250.38	0.0000	e
	R	2.7315		(3,275)	250.38	0.0000	e
Días#lnlargo	W	0.7474	18	(54,820.2)	1.56	0.0073	a
	P	0.2762		(54,831)	1.56	0.0072	a
	L	0.3072		(54,821)	1.56	0.0075	a
	R	0.1454		(18,277)	2.24	0.0031	u
Residual			277				
Total			315				

e = exacto, a = aproximado, u = límite superior en F

Tabla V.6 Análisis Multivariado de Covarianza para datos de hembras de <i>O. pseudodon</i> , $N = 331$							
Fuente	Criterio		Gl	gfl	F	P	
Modelo	W	0.0160	41	(123,860.8)	20.82	0.0000	a
	P	1.4795		(123,867)	6.86	0.0000	a
	L	33.8504		(123,857)	78.62	0.0000	a
	R	33.1215		(41,289)	233.47	0.0000	u
Residual			289				
Fecha	W	0.7157	21	(63,857.5)	1.61	0.0023	a
	P	0.3061		(63,867)	1.56	0.0042	a
	L	0.3676		(63,857)	1.67	0.0012	a
	R	0.2678		(21,289)	3.68	0.0000	u
Ln Largo	W	0.1015	1	(3,287)	846.61	0.0000	e
	P	0.8985		(3,287)	846.61	0.0000	e
	L	8.8496		(3,287)	846.61	0.0000	e
	R	8.8496		(3,287)	846.61	0.0000	e
Días#lnlargo	W	0.7399	19	(57,856.6)	1.60	0.0041	
	P	0.2777		(57,867)	1.55	0.0066	
	L	0.3281		(57,857)	1.64	0.0024	
	R	0.2391		(19,289)	3.64	0.0000	
Residual			289				
Total			330				

e = exacto, a = aproximado, u = límite superior en F

Los resultados del ANMUCOVA se presentan resumidos en las Figuras V.10 (machos) y V.11 (hembras).

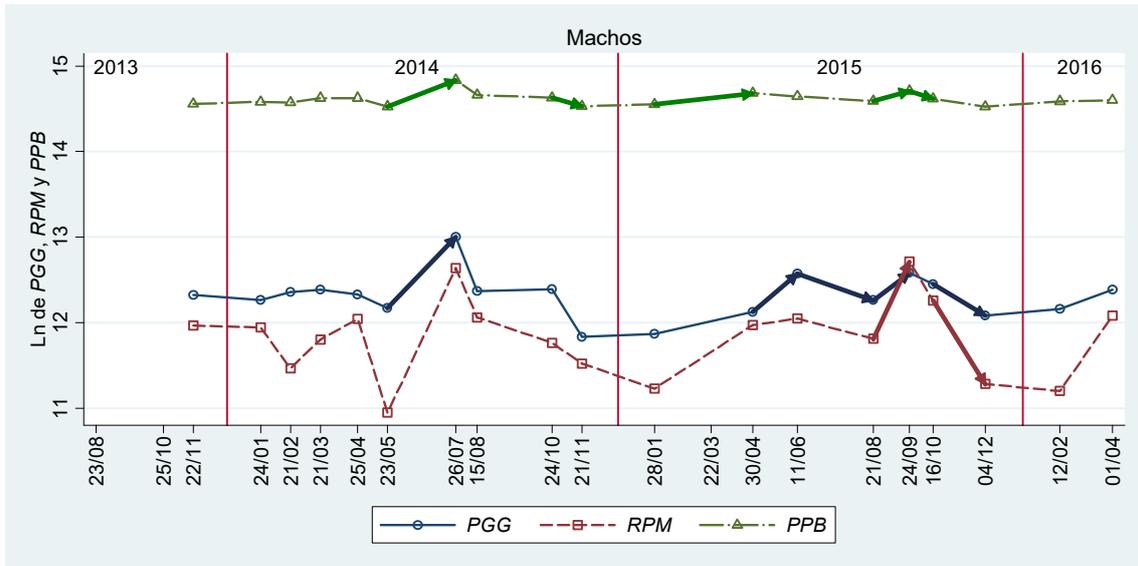


Figura V.10. Medias ajustadas por covariada (Largo de la concha) del peso de la espiral gonadal (gónada y glándula digestiva, *PGG*), residuales de peso del músculo (callo y pie *RPM*) y peso de las partes blandas (*PPB*) en escala logarítmica, por fecha de colecta para los machos de *O. pseudodon*. Las flechas indican sentido y significancia estadística del cambio de una fecha a otra.

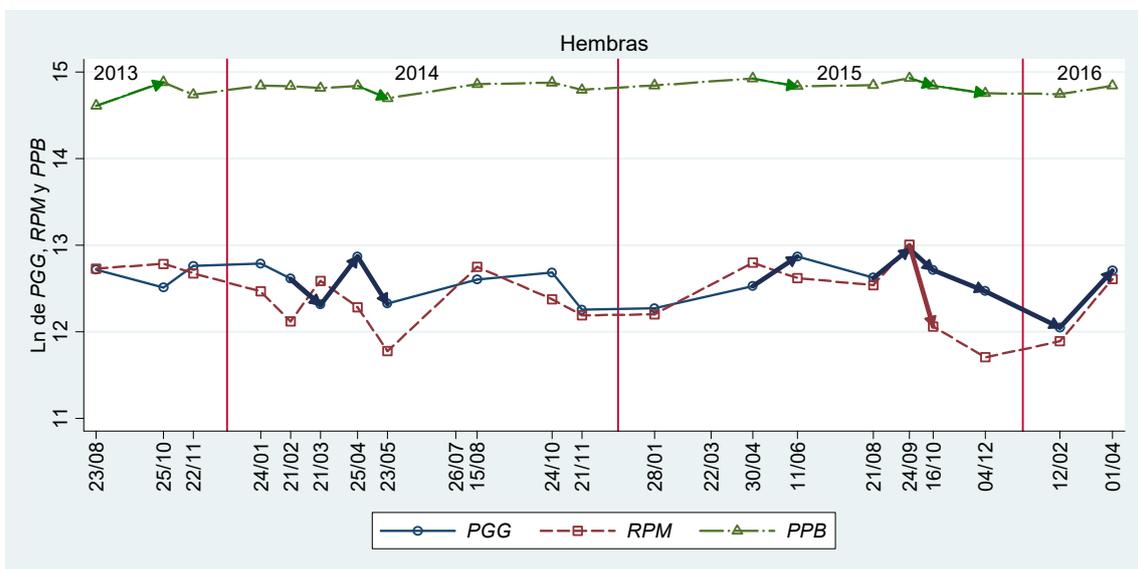


Figura V.10. Medias ajustadas por covariada (Largo de la concha) del peso de la espiral gonadal (gónada y glándula digestiva, *PGG*), residuales de peso del músculo (callo y pie *RPM*) y peso de las partes blandas (*PPB*) en escala logarítmica, por fecha de colecta para las hembras de *O. pseudodon*. Las flechas indican sentido y significancia estadística del cambio de una fecha a otra.

Valores suavizados
Comparación de Condición con Gónadas

En las Figuras V.11 y V.12 se presenta una comparación entre el Factor de Condición relativa (*FCr*) con el Índice Gónada-Glándula (*IGG*) para las hembras y los machos (respectivamente) de *O. pseudodon*.

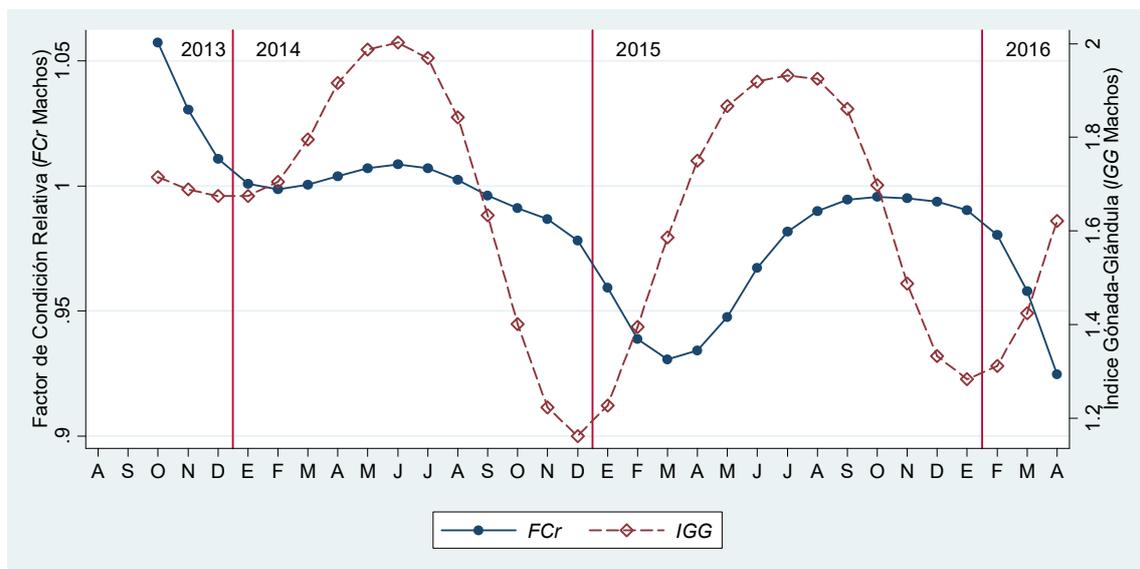


Figura V.11. Comparación de valores suavizados (4253EH,doble) del Factor de Condición Relativa e Índice Gónada-Glándula por fecha de colecta para los machos de *O. pseudodon*.

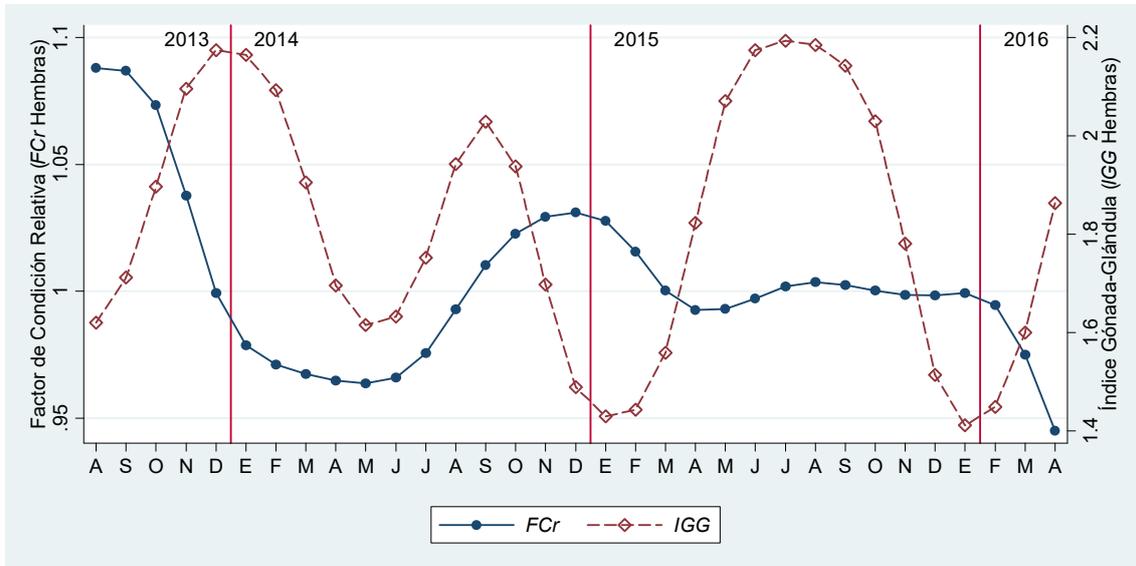


Figura V.12. Comparación de valores suavizados (4253EH,doble) del Factor de Condición Relativa e Índice Gónada-Glándula por fecha de colecta para las hembras de *O. pseudodon*.

Medias ajustadas suavizadas

En las siguientes figuras se comparan las medias ajustadas por covariada del ANMUCOVA (Figuras V.13 y V.14). Como en los índices ya presentados, para completar la secuencia de datos se interpolaron linealmente los valores faltantes (promedio simple de valores adyacentes). Las tres secuencias: peso gónada (espiral visceral), músculo (callo) y partes blandas (en escala logarítmica), mostraron tendencias semejantes, si bien entre 2015 y 2016, se presentó una ligera tendencia opuesta entre el peso de partes blandas y gónada (por arriba) respecto al músculo tanto en machos como en hembras. Ambos sexos presentaron valores bajos a fines e inicios de año. Las hembras mostraron valores bajos en los meses cálidos (junio-julio) de 2014.

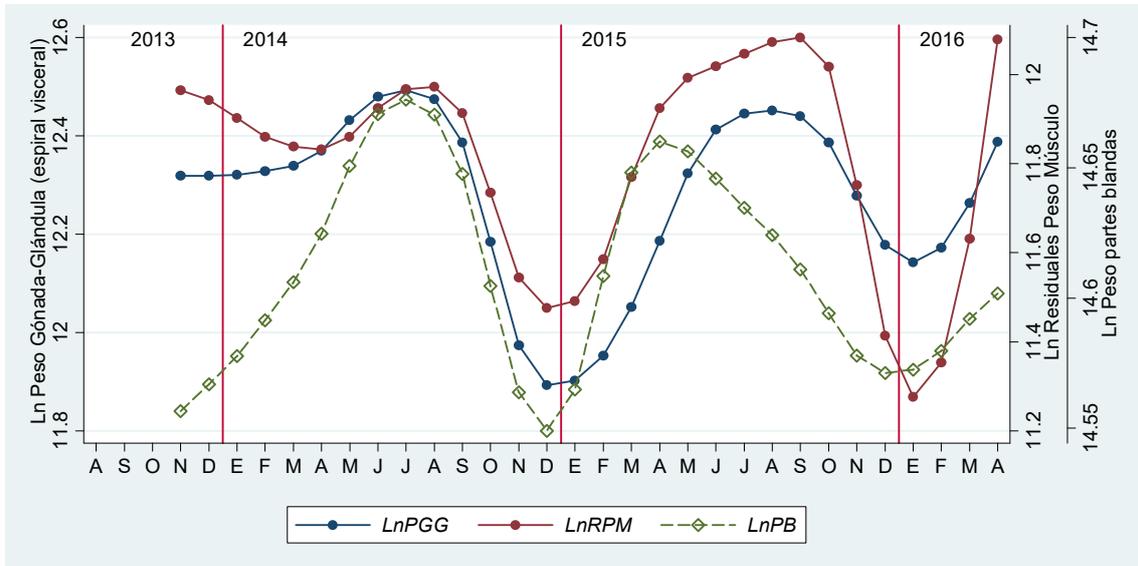


Figura V.13. Medias ajustadas del Peso Gónada-Glándula (espiral visceral *PGG*), de los Residuales de Peso Músculo (callo y pie, *RPM*) y del Peso de las partes blandas (*PPB*), en escala logarítmica, de los machos *O. pseudodon*.

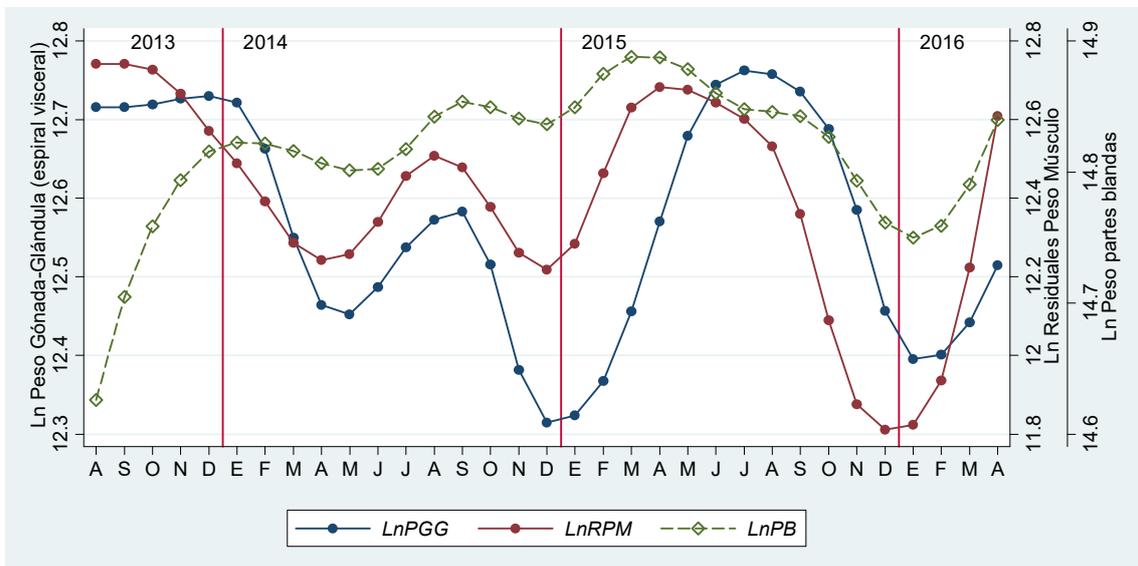


Figura V.14. Medias ajustadas del Peso Gónada-Glándula (espiral visceral *PGG*), de los Residuales de Peso Músculo (callo y pie, *RPM*) y del Peso de las partes blandas (*PPB*), en escala logarítmica, de las hembras de *O. pseudodon*.

Comparación de índices con Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a

A continuación se presentan los valores suavizados de los índices morfofisiológicos con la temperatura superficial del océano y la concentración de clorofila a en la zona. La Figura V.15 muestra el Factor de Condición Relativa.

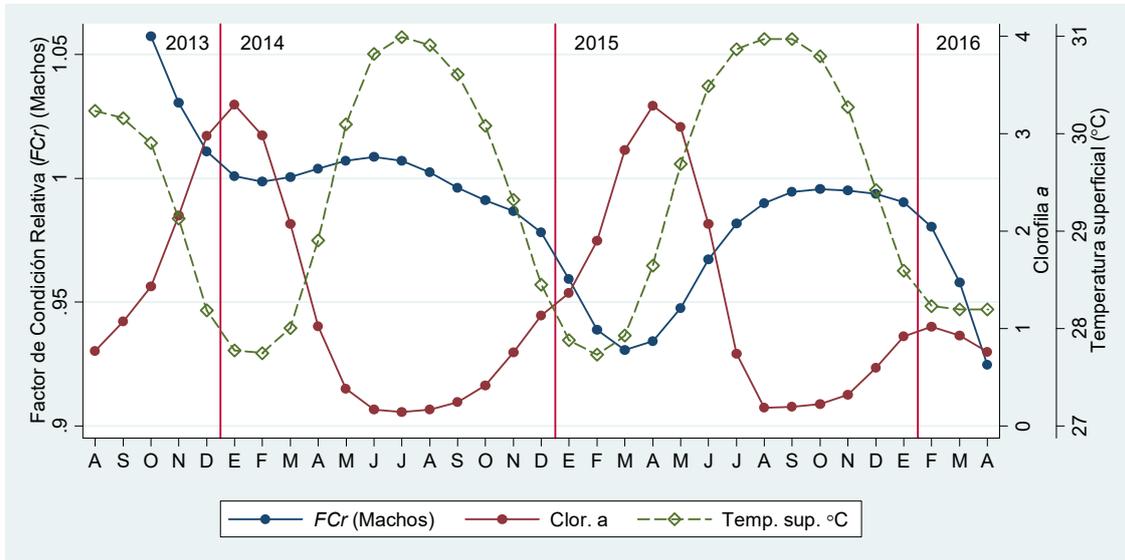


Figura V.15. Factor de Condición Relativa, Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para machos de *O. pseudodon*.

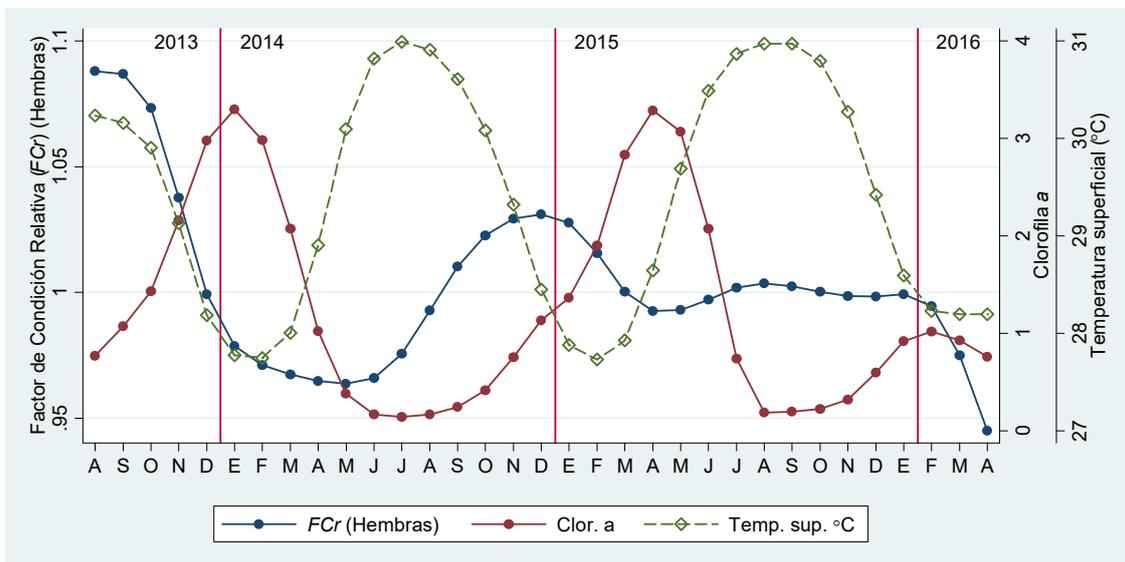


Figura V.16. Factor de Condición Relativa, Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para hembras de *O. pseudodon*.

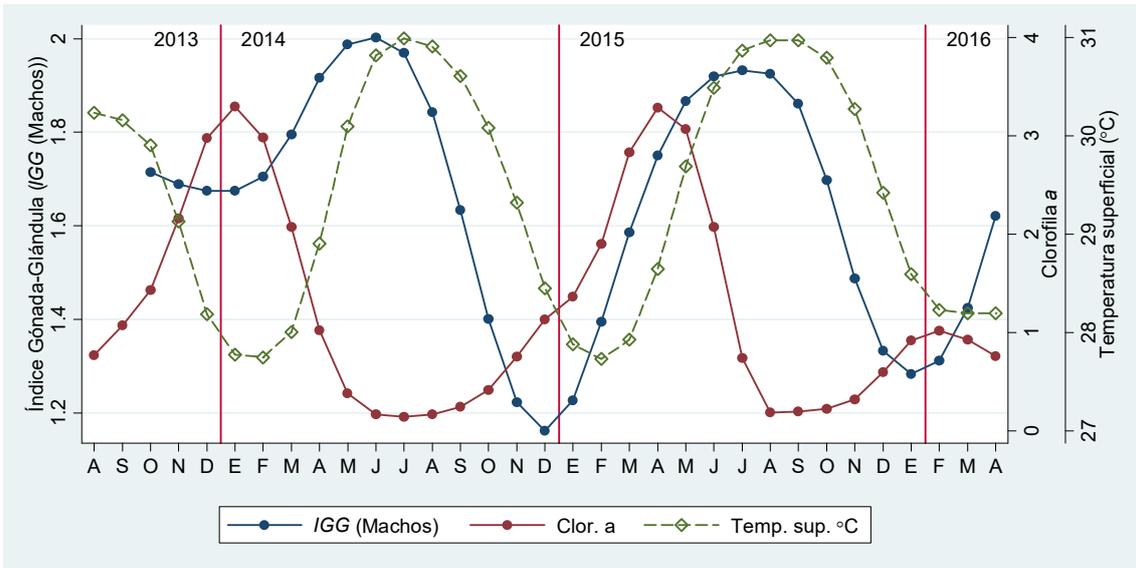


Figura V.17. Índice Gónada-Glándula (IGG), Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para machos de *O. pseudodon*.

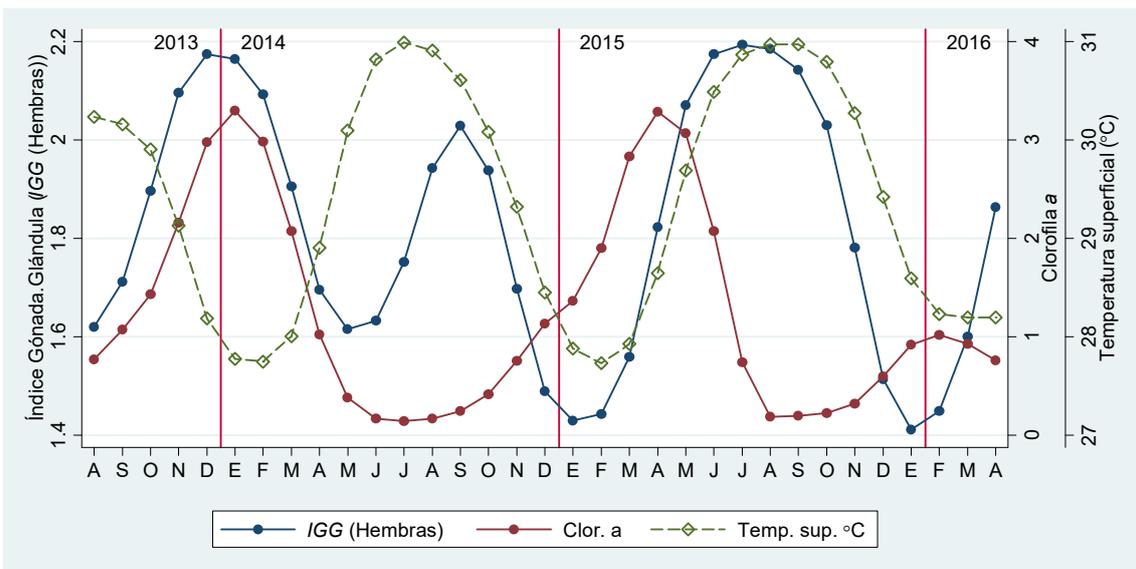


Figura V.18. Índice Gónada-Glándula (IGG), Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a por fecha de colecta para hembras de *O. pseudodon*.

DISCUSIÓN

En este estudio fue posible tener medidas de los organismos desde fines (agosto) de 2013, hasta inicios (abril) del 2016, es decir casi durante tres años. El análisis del Factor de condición se realizó en 834 organismos de los cuales 437 fueron machos y 397 hembras (Tabla V.2). En general y a pesar de la dispersión de los valores en las fechas de colecta, el patrón muestra que en los meses cálidos la condición está un poco por arriba del promedio y durante el invierno esta baja. Los índices gónada-glándula fueron altos durante los meses de invierno (noviembre a marzo).

Por sexo, los machos tuvieron condiciones por debajo del promedio de noviembre a marzo, mientras que las hembras manifestaron valores bajos de febrero a abril con excepción del valor bajo en julio de 2013.

Para analizar la reproducción se utilizó el índice gónada-glándula (IGG) el complejo de la gónada y glándula digestiva ya que estas se encuentran fusionadas (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005; Vasconcelos *et al.* 2012). El total de organismos analizados fueron 834 de los cuales 438 fueron machos y 396 hembras. Se observó que el *IGG* más bajo en 2013 fue en noviembre, en enero y noviembre del 2014, enero, marzo y diciembre del 2015, febrero de 2016 lo que indicó que el desove se presentó en épocas frías (Figura V.3). A pesar de la variabilidad de los valores, es posible observar de manera general que hubo una tendencia de condición alta con bajos valores de índice de la espiral visceral (*IGG*) y viceversa.

El análisis del *FCr* por sexos separados mostró que en general tienden a ser similares; solo en noviembre de 2014 los machos se encuentran por arriba y las hembras por debajo del promedio, aun así se observa que los meses con mayor porcentaje son los cálidos. En el caso del *IGG* se observó en ambos sexos que los valores más bajos se obtuvieron en los meses más fríos (Figuras V.6 y V.7). La variación en el *FCr* no es muy clara, si bien la condición parece bajar a fines e inicios de año y ser alta en la parte cálida del año. Otro patrón interesante es observar aproximadamente una tendencia opuesta entre estos dos índices (*FCr* y *IGG*)

ANMUCOVA

Se corroboró la linealidad en las relaciones de las variables consideradas con una correlación positiva en escala logarítmica a pesar de la dispersión de los puntos. Este comportamiento indica que la aplicación del análisis multivariado de covarianza es adecuado (Salgado-Ugarte, *et al.* 2005).

En el diseño preliminar se verificó que la interacción entre el factor (fecha de colecta) y la covariada (largo de la concha) fue significativo en hembras y en machos, por lo que se esta interacción se incluyó en el diseño final. El peso promedio de la gónada-glándula tendió a ser significativamente alta en los meses cálidos y a disminuir en la temporada fría. Para los machos, los promedios de los residuales de callo-pie mostraron valores significativamente altos en septiembre de 2015 y bajos en diciembre del mismo año. Las hembras mostraron tendencias semejantes, valores medios relativamente altos de PGG en los meses cálidos y una disminución de octubre a febrero (Fig. V.10). Las partes blandas mostraron poca variación y en los machos cierta tendencia a ser altos en meses cálidos (julio) y bajos en la temporada fría (noviembre). Opuesto a otro análisis de ANMUCOVA también se realizado en Puerto Ángel, Oaxaca, el bivalvo *Pinctada mazatlanica* Meléndez-Contreras (2015) que observó un aumento en el peso de la gónada que es equivalente del peso gónada-glándula, de agosto a octubre y de noviembre a diciembre. La condición (peso del callo) disminuyó de abril a mayo y noviembre a diciembre de 2014, esto concuerda con Meléndez-Contreras (2015) quien observó una disminución del peso músculo (equivalente al peso del callo en este estudio) de abril a mayo en 2014 y de noviembre de 2013 a enero 2014.

Valores suavizados

Los valores suavizados del Factor de Condición relativa y del Índice Gónada-Glándula presentan un comportamiento desfasado en el tiempo con valores bajos de IGG en invierno y un aumento paulatino de FCr a partir de la primavera (marzo). El mínimo de IGG marca claramente un evento reproductivo (desove-expulsión) en los meses fríos del año (noviembre-febrero) con máximos en los meses cálidos (marzo a julio). La condición presenta un comportamiento desfasado en unos cuatro meses, con mínimos de febrero a abril y máximos de septiembre a febrero en los machos. En las hembras se manifestó un mínimo durante la temporada cálida de 2014.

De manera semejante, los valores medios ajustados del ANMUCOVA indicaron que la reproducción se efectuó durante la parte fría del año e inicios de primavera (enero a marzo), si bien en las hembras el comportamiento fue más errático con un valor mínimo en la parte cálida del año de 2014.

Comparación de índices con Temperatura superficial y Concentración de Clorofila a

Los valores suavizados de los diversos índices considerados en este estudio mostraron un patrón bastante evidente con aumento de la condición posterior a los florecimientos

fitoplanctónicos y durante la temporada cálida del año así como bajas condiciones durante los meses previos e iniciales de la primavera. Se puede notar que el aumento en la condición corresponde con una disminución paulatina de la concentración de clorofila en las aguas. Los valores suavizados del IGG preceden por uno o dos meses a los aumentos de temperatura y los bajos valores, indicadores de desove-expulsión ocurren a bajas temperaturas y durante el inicio del florecimiento fitoplanctónico. Una programación ecológica está sugerida: el nacimiento de crías cuando aumenta la cantidad de alimento y con un aumento paulatino de la temperatura del agua a lo largo del año.

Capítulo VI.

Ciclo reproductivo de *Opeatostoma pseudodon*

INTRODUCCIÓN

Los moluscos marinos se encuentran entre las pesquerías de invertebrados más importantes del mundo (Leiva & Castilla 2002). En 2016 se reporta que de los principales grupos de especies en el comercio mundial los moluscos tiene una proporción en valor de 9.8 y de proporción en cantidad de 10.4 (FAO 2016). Para el caso de México, la captura de gasterópodos en 2013 ocupó el 19° lugar con una producción de 6,011 toneladas (SAGARPA 2015). La pesca artesanal de invertebrados bentónicos ha desempeñado un papel importante en el desarrollo de nuevos principios y herramientas de manejo. En algunos casos (abulón) la pesca de moluscos ha tenido un papel económico y social importante por su consumo local y alto valor en los mercados internacionales (Leiva y Castilla 2002). Este pudiera ser el caso del gasterópodo *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815) que es capturado de forma artesanal para su consumo local (habitantes y turistas) en Oaxaca y Guerrero, México (Villegas-Maldonado *et al.*, 2007; Flores-Garza *et al.*, 2012).

Opeatostoma pseudodon (Burrow, 1815). Es un gasterópodo carnívoro, cuenta con un opérculo córneo (Harasewych y Moretsohn 2010), su concha es blanca debajo de un periostraco café amarillento con varias aristas espirales lisas de color café oscuro, con una espina larga a manera de diente en la parte inferior del labio externo; se distribuye desde Cabo San Lucas, Baja California Sur, el Golfo de California, hasta Perú (Keen, 1971; Harasewych y Moretsohn, 2010).

Históricamente para esta especie se han realizado estudios enfocados en su distribución vertical, abundancia, densidad y hábitat. Como en Costa Rica (Bakus, 1968; Salcedo-Martínez *et al.*, 1988), en el mar Pacífico mexicano (Esqueda *et al.*, 2000; Willis y Cortés, 2001; Ríos-Jara *et al.*, 2002; Valdés-González, *et al.*, 2004; González-Villareal, 2005; López-Uriarte *et al.*, 2009; Flores-Rodríguez, *et al.*, 2012; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012). Otros autores solo reportan su presencia como en Costa Rica (Shasky, 1984; Roe, 1988), en el mar Pacífico mexicano (Biasca, 1983; De León-Herrera, 2000; Bautista-Moreno y Lechuga-Medina, 2007; Caicedo-Rivas *et al.*, 2007; Pérez-Peña *et al.*, 2007; Ramírez-González y Barrientos Luján, 2007). Otros autores reportan características de *O. pseudodon* como sus hábitos alimenticios, hábitos (Paine, 1966; Spight 1979). Y también algunos aspectos de su anatomía en México (Landa-Jaime *et al.*, 2007) en Panamá (Price, 2003; Kosyan *et al.*, 2009). Y

para la misma localidad reportan su presencia Oaxaca México (Flores-Rodríguez *et al.*, 2014) y un estudio de la edad y crecimiento (Guzmán, 2015)

Por otro lado el análisis del ciclo reproductivo de los organismos es un tópico fundamental dentro de las pesquerías ya que permite conocer cual es el momento adecuado para hacer capturas sin afectar a la población. Para el caso de *O. pseudodon* no existe estudio alguno sobre este aspecto. Debido a que no hay conocimiento biológico pesquero de *O. pseudodon*, es importante dar a conocer el ciclo reproductivo de este, proponer medidas específicas de ordenación pesquera y promover la explotación sostenible a largo plazo del recurso (Elhasni *et al.*, 2013). Dentro de este concepto el objetivo de este estudio es dar a conocer el ciclo gonádico y su variación con respecto a la temperatura y la concentración de clorofilas en dos ciclos anuales de *O. pseudodon* en Puerto Ángel Oaxaca, México.

MATERIAL Y MÉTODO

Se obtuvieron muestras de la venta comercial con periodicidad mensual durante aproximadamente dos ciclos anuales de enero del 2014 a noviembre del 2015. La captura fue artesanal, y realizada en varias localidades de litoral rocoso aledaño a Puerto Ángel, de Oaxaca, México (Figura VI.1)

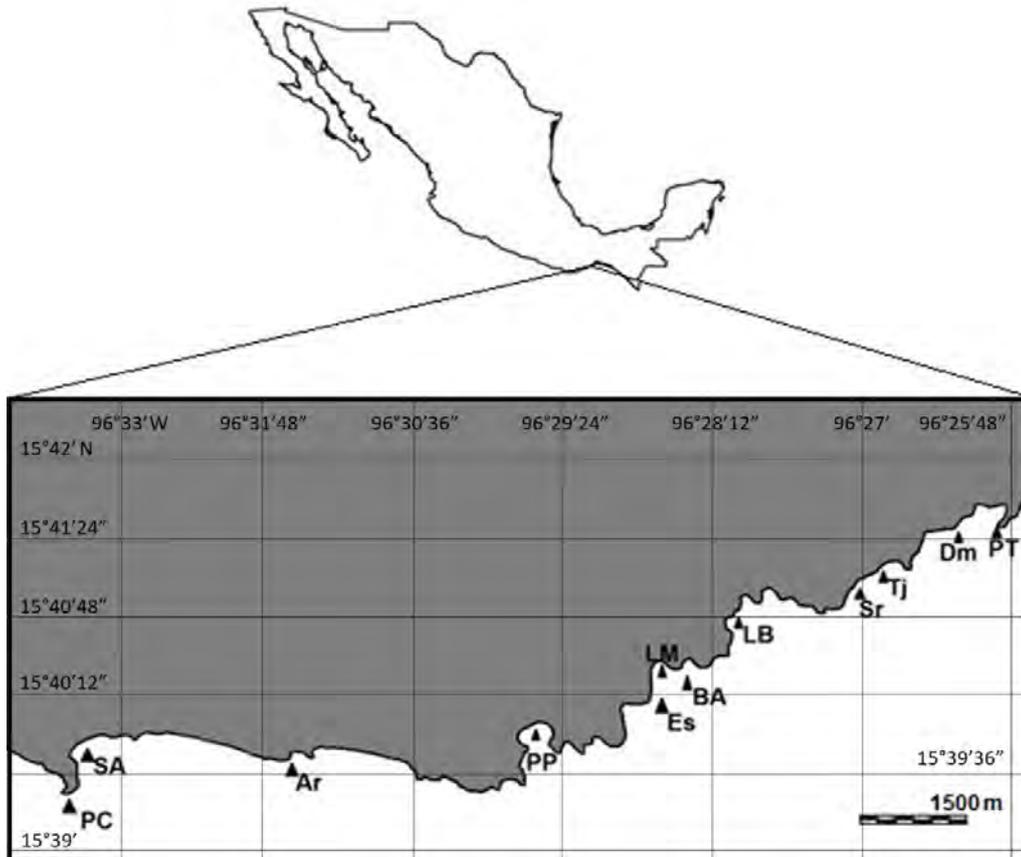


Figura VI.1. Localización geográfica del área de estudio, Puerto Ángel, Oaxaca, México. Se indican los sitios de colecta: PC: Punta Cometa, SA: San Agustínillo, Ar: Aragón, PP: Playa Panteón, Es: Estacahuíte, LM: La Mina, BA: Bajos de Aceite, LB: La Boquilla, Sr: Secretario, Tj: Tijera, Dm: Dominguillo, PT: Playita Tembo.

De la muestra se utilizaron individuos adultos, a los cuales se les extrajo la parte blanda rompiendo la concha para después fijarlos en formol al 10% con agua de mar de acuerdo con Ortíz-Ordóñez *et al.* (2009). Una vez fijados fueron trasladados al laboratorio de Biometría y Biología Pesquera de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM donde después de 48 horas fueron lavados y conservados en alcohol al 70%. Al no haber caracteres externos para distinguir al sexo, los especímenes fueron disectados para observar la existencia o carencia de un pene (órgano copulativo masculino).

La proporción sexual se analizó por medio de la prueba de bondad de ajuste Ji-cuadrada de Pearson de acuerdo con la expresión corregida de Yates (Sokal y Rolf, 1995; Crawley, 2002).

Se realizaron cortes histológicos de manera transversal en la espiral visceral, el cual está formado por el complejo gónada-glándula digestiva ya que estas dos estructuras están fusionadas. Los cortes se hicieron con el apoyo del Laboratorio de Histología en el Departamento de Morfología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas IPN. Las preparaciones histológicas se llevaron a cabo de acuerdo a los procedimientos establecidos con algunos ajustes: deshidratación por el tren de alcoholes y xilol; corte transversal en la espiral visceral (gónada-glándula digestiva); inclusión en Paraplax y parafina de acuerdo con Uría y Mora, (1996). Los cortes se realizaron en secciones de 5 μm , la tinción con el método de Hematoxilina-Eosina y se montaron en un portaobjeto (Uría y Mora 1996). Para determinar las fases de desarrollo gonádico y su registro fotográfico se utilizó un microscopio Olympus EX41.

Los datos de temperatura y clorofila para Puerto Ángel Oaxaca, fueron consultados de la base de datos (GES DISC - NASA), 2016.

RESULTADOS

Se obtuvieron muestras con periodicidad mensual durante aproximadamente dos ciclos anuales de enero del 2014 a noviembre del 2015, faltando en 2014 el mes de febrero y diciembre. En febrero, marzo y diciembre del 2015, no fue posible obtener ejemplares por la ocurrencia de mar de fondo que impidió la captura.

Proporción de sexos

En total se analizaron 318 organismos, 163 machos y 155 hembras; en el análisis de la proporción de sexos de acuerdo con la prueba estadística de χ^2 con corrección de Yates, no se observaron diferencias significativas ($P < 0.05$) respecto de la paridad entre machos y hembras excepto durante el mes de diciembre de 2014 cuando predominaron los machos (2.67:1.00). La proporción total obtenida fue de 1.05 : 1.00, estadísticamente no diferente de una relación 1:1 (Tabla VI.1).

Tabla VI.1. Número de individuos por sexo y fecha de colecta. Se incluye la proporción sexual y su significancia estadística (χ^2 con corrección de Yates) de *Opeatostoma pseudodon*.

Fecha de colecta	Total	Machos	Hembras	Proporción Macho:Hembra	χ^2 (Yates)	
24/ENE/14	16	10	06	1.67 : 1.00	0.56	0.45
21/FEB/14	15	07	08	1.00 : 1.14	0.00	1.00
21/MAR/14	14	06	08	1.00 : 1.33	0.07	0.79
25/ABR/14	15	07	08	1.00 : 1.14	0.00	1.00
23/MAY/14	15	06	09	1.00 : 1.50	0.27	0.61
15/AGO/14	06	04	02	2.00 : 1.00	0.17	0.68
24/OCT/14	14	07	07	1.00 : 1.00	0.07	0.79
28/NOV/14	30	18	12	1.50 : 1.00	0.83	0.36
21/DIC/14	23	14	09	1.56 : 1.00	0.69	0.40
30/ENE/15	22	10	12	1.00 : 1.20	0.05	0.83
27/MAR/15	10	02	08	1.00 : 4.00	2.50	0.11
30/ABR/15	17	09	08	1.13 : 1.00	0.00	1.00
15/MAY/15	18	09	09	1.00 : 1.00	0.06	0.81
12/JUN/15	22	12	10	1.20 : 1.00	0.05	0.83
15/JUL/15	10	05	05	1.00 : 1.00	0.10	0.75
21/AGO/15	17	10	07	1.43 : 1.00	0.24	0.63
25/SEP/15	14	07	07	1.00 : 1.00	0.07	0.79
16/OCT/15	21	12	11	1.09 : 1.00	0.00	1.00
27/NOV/15	17	08	09	1.00 : 1.13	0.00	1.00
Total	318	163	155	1.05 : 1.00	0.15	0.69

Ciclo Reproductivo

Para el reconocimiento y caracterización de las fases del desarrollo gonádico, se tomó en cuenta el grado de desarrollo, la presencia y la abundancia de los gametos. Las diferentes fases de desarrollo gonádico que se clasificaron fueron las siguientes: para hembras cinco fases (Tabla VI.2; Fig. VI.2); Ovogénesis (fase 1), Madurez vitelogénica (fase 2), Madurez (fase 3), Desove (fase 4) y por último Reposo (fase 5). En el caso de los machos; se clasificaron cuatro fases; Fase 1 (Gametogénesis inicial), Fase 2 (Madurez), Fase 3 (Expulsión) y Fase 4 (Reposo) (Tabla VI.3; Fig. VI.3).

Tabla VI.2. Caracterización de las fases del desarrollo gonádico para *Opeatostoma pseudodon* en hembras.

Fase 1 (Ovogénesis)	Se encuentran folículos con ovogonias y ovocitos con núcleo adheridos a la pared del folículo, se observan escasos gránulos de vitelo.
Phase 2 (Madurez vitelogénica)	Se observa los folículos maduros se encuentran completamente llenos, se distinguen ovocitos con núcleo, nucléolo, los cuales se encuentran adheridos a pared folicular. Se observa los gránulos de vitelo y escasas plaqueta de vitelo.
Phase 3 (Madurez)	Se distinguen ovocitos con núcleo, nucléolo, los cuales se encuentran adheridos a pared folicular. Se observa mayor número de gránulos de vitelo, se observan plaquetas de vitelo.
Phase 4 (Desove)	Se observan plaquetas de vitelo en los folículos, los cuales encuentran se encuentran escasos ovocito, las paredes de los folículos delgadas, también quedan ovocitos remanentes en los cuales se observan el núcleo y nucléolo y en otros únicamente el núcleo.
Phase 5 (Reposo)	Los folículos de encuentran vacíos con escasos adheridos a la pared, se observan células cafés o fagocitos.

Tabla VI.3 Caracterización de los estadios del desarrollo gonádico para *Opeatostoma pseudodon* en machos.

Phase 1 (Espermatogénesis)	Folículos con mayor número espermatogonias, espermatidas y escaso espermatozoides.
Phase 2 (Madurez)	Los folículos se encuentran mayor cantidad de espermatozoides y se encuentran orientados hacia el lumen, se observa menor cantidad de espermatogonia, espermatocitos, espermatidas.
Phase 3 (Expulsión)	Folículos con abundantes espermatozoides en expulsión, orientados hacia el lumen.
Phase 4 (Reposo)	Con espermatozoides en expulsión, epitelio cilíndrico ciliado con pliegues, los folículos se encuentran parcialmente y se observan túbulos en reposo.

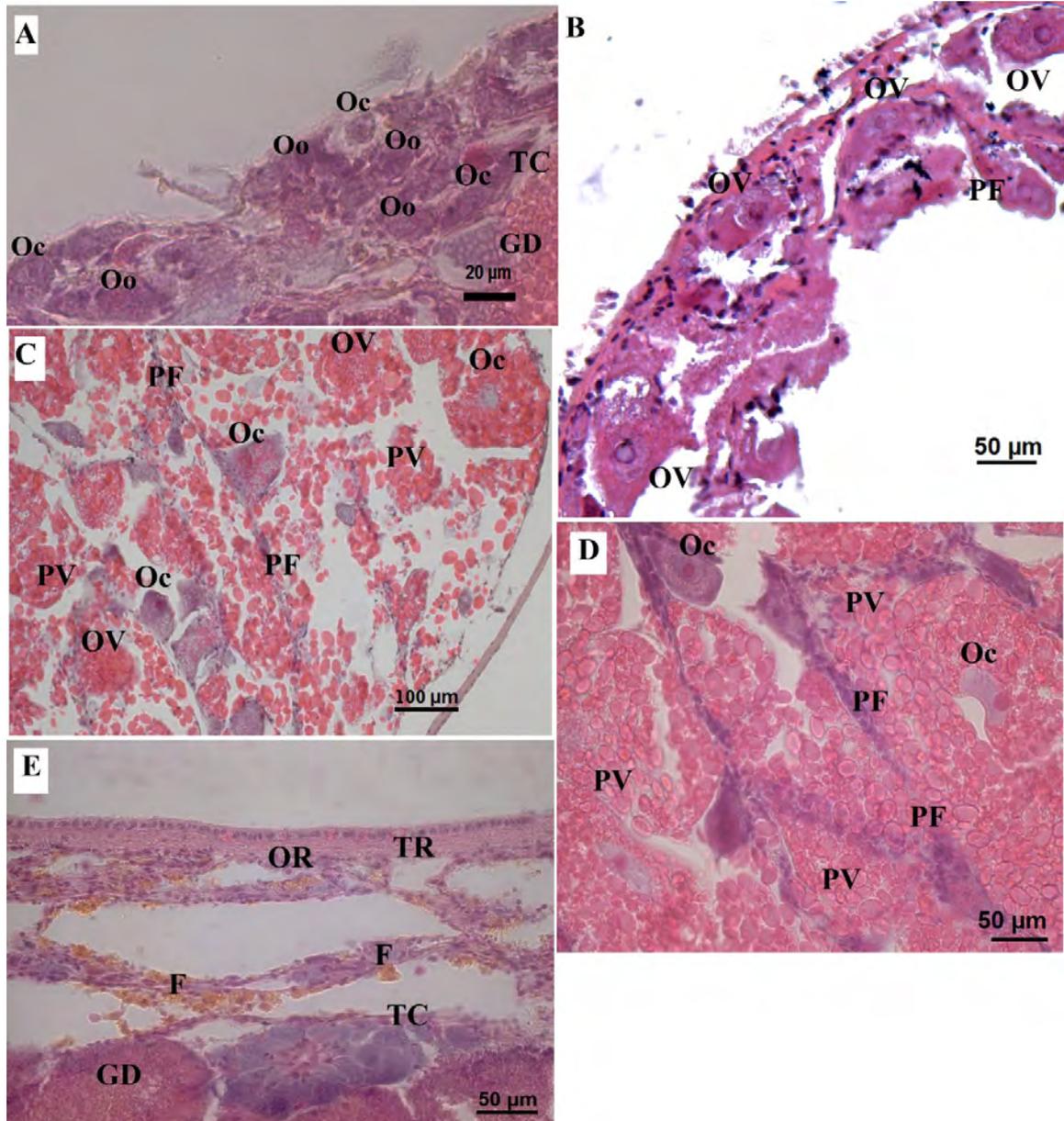


Figura VI.2. Cortes histológicos de tejido gonadal *Opeatostoma pseudodon*; Fases en las hembras: A. Ovogénesis, B. Madurez vitelogénica, C. Madurez, D. Desove, E. Reposo. Abreviaturas: (Oo) Oogonias, (Oc) ovocitos, (GD) Glándula Digestiva, (TC) Tejido Conectivo, (PV) Plaquetas Vitelinas, (OPv) Ovocitos Previtelogénicos, (OV) Ovocitos Vitelogénicos, (PF) Pared Folicular, (OR) Ovocitos Residuales, (F) Fagocitos, (TR) Túbulos en Reposo.

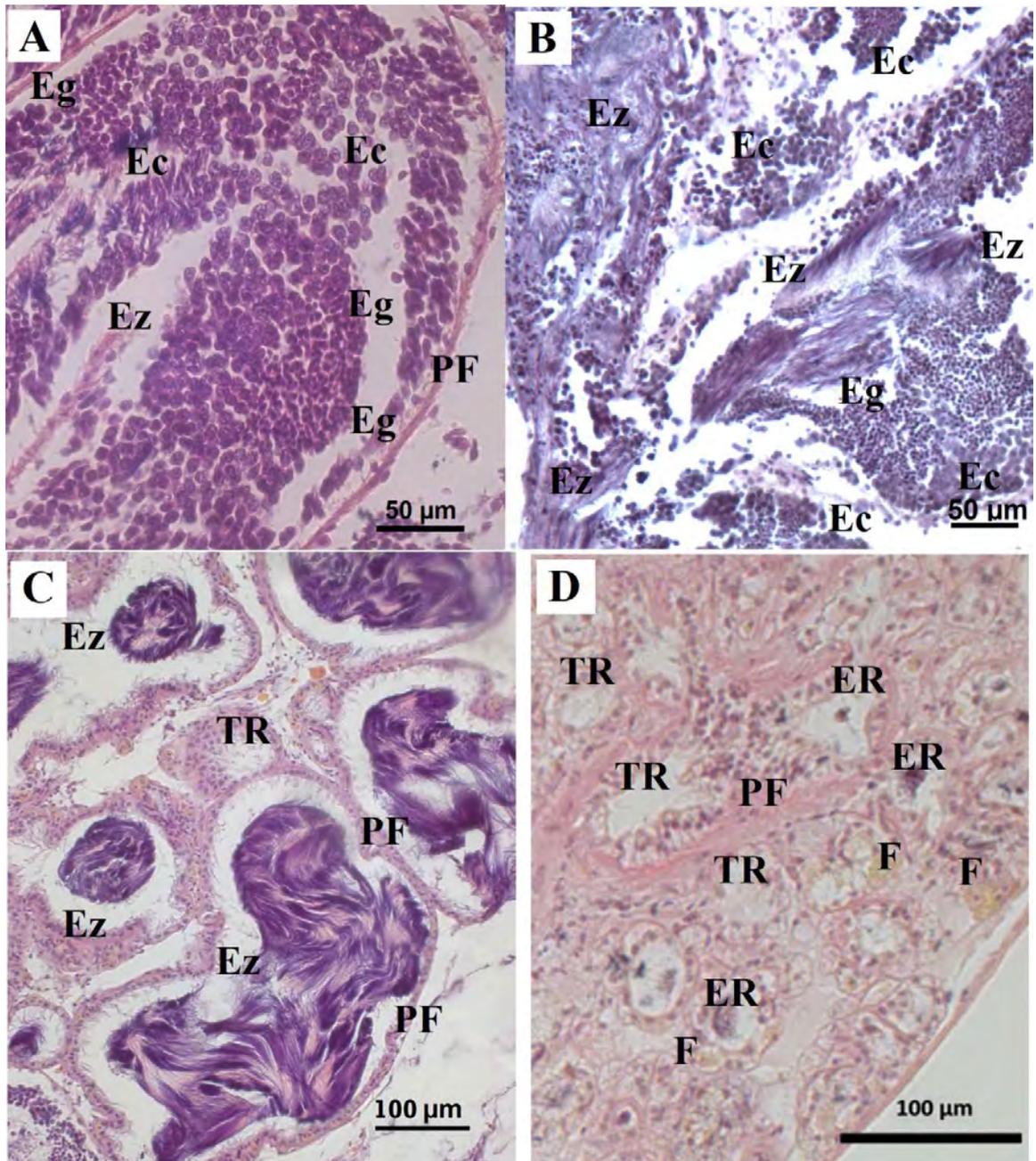


Figura VI.3. Cortes histológicos de tejido gonádico de *Opeatostoma pseudodon*; Fases en machos: A. Espermatogénesis, B. Madurez, C. Expulsión, D. Reposo. Abreviaturas: (Eg) Espermatogonias, (Ec) Espermatocitos, (Ez) Espermatozoides, (ER) Espermatozoides Residuales, (PF) Pared Folicular (F) Fagocitos, (RT) Túbulos en Reposo.

De acuerdo con las frecuencias de las fases en el caso de las hembras de *O. pseudodon* se observó en 2014 que mantienen una reproducción casi todo el año a excepción de julio y los meses de mayor frecuencia de desove fueron, enero con el 60%, mayo con el 70%, noviembre 80% y diciembre 80%. Así mismo la fase de reposo se presentó de enero a octubre y los meses mayor frecuencia fueron: abril con el 70%, y julio 100%. En 2015 se observó que mantuvieron la reproducción casi todo el tiempo a excepción de agosto y los meses con mayor frecuencia de la fase IV fueron enero con 70%, febrero 70% y Noviembre 70%. En 2015 la fase de reposo fue más amplia de enero a noviembre pero a diferencia de 2014 se observaron frecuencias bajas aun así los meses mayores fueron abril 50% y julio 70% (Fig. VI.4).

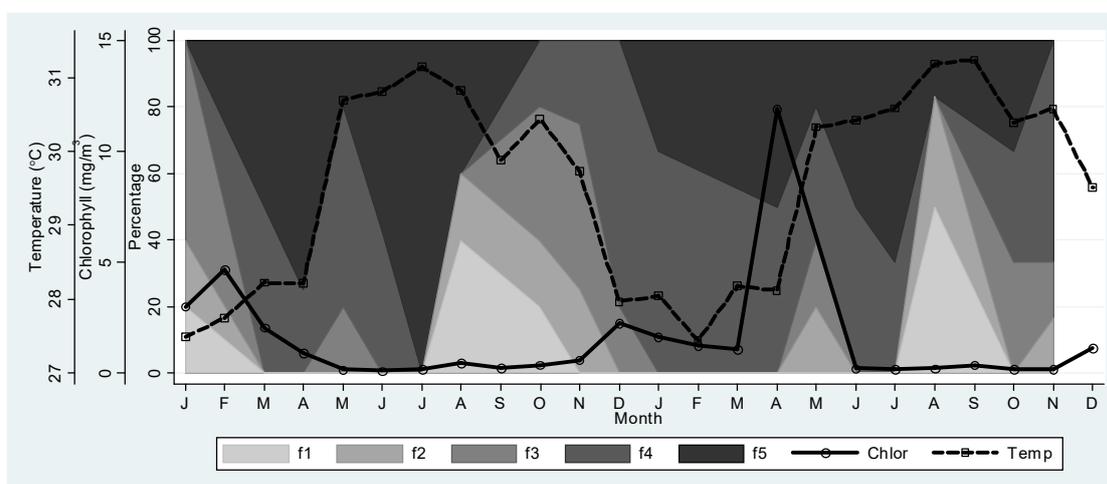
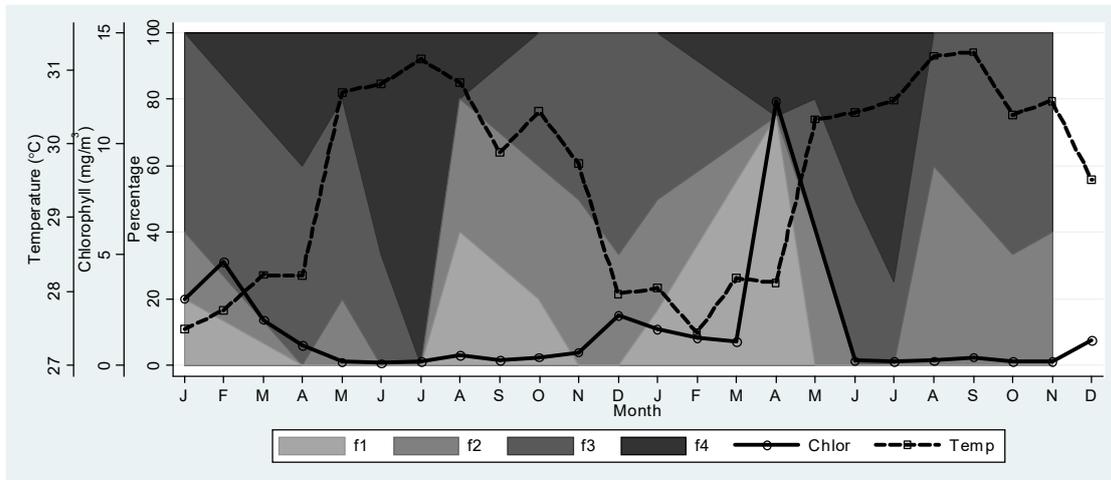


Figura VI.4. Frecuencia de fases gonádica 2014-2015 para *Opeatostoma pseudodon* en hembras por fecha de colecta. Se muestran los valores de concentración de Clorofila a (mg m^{-3}) y temperatura superficial del agua ($^{\circ}\text{C}$).

Para el caso de los machos de *O. pseudodon*, en 2014 se observó que mantienen una reproducción casi todo el año a excepción del mes de julio, sin embargo los meses con mayor frecuencia de expulsión fueron: enero 60%, mayo 70%, noviembre 80% y diciembre 70%; en 2015 mantuvieron casi todo el año la reproducción a excepción de abril. Los meses de mayor frecuencia fueron de Expulsión (Fase 3), enero 60%, mayo 80% y octubre 80% noviembre 80%. En 2014 la fase de reposo (Fase 4) se presentó de enero a octubre y los meses de mayor frecuencia se observaron en abril 40% y julio 100%; en 2015 la fase de reposo se presentó de enero a agosto y los meses de mayor frecuencia fueron abril 30% y julio 70% (Fig. VI.5).



Fig

ura VI.5. Frecuencia de fases gonádica 2014-2015 para *Opeatostoma pseudodon* en machos. Se muestran los valores de concentración de Clorofila a (mg m^{-3}) y temperatura superficial del agua ($^{\circ}\text{C}$).

Concentración de Clorofila y Ciclo Gonádico

Hembras

En 2014 que las concentraciones más alta de clorofila ocurrieron en los meses de enero (3.0095 mg m^{-3}), febrero (4.0012 mg m^{-3}), marzo (2.0537 mg m^{-3}), diciembre (2.2707 mg m^{-3}). De acuerdo con esto, los picos de mayor frecuencia en el desove (Fase 4) se dieron en enero (60%) y diciembre (80%). Asimismo, las concentraciones más bajas de clorofila se observaron en junio (0.1554 mg m^{-3}) y julio (1.1057 mg m^{-3}). De acuerdo con esto, la fase gonádica de reposo (Fase 5) se registró en julio con una frecuencia del 100% (Fig. VI.4).

En 2015 las concentraciones altas de clorofila se observaron en enero (1.6228 mg m^{-3}), febrero (1.2329 mg m^{-3}) y abril ($11.8915 \text{ mg m}^{-3}$). En algunos de estos meses se presentó con mayor frecuencia la fase gonádica de desove (Fase 4) (Fig. VI.4): en enero (80%) y febrero (60%). Las concentraciones más bajas de clorofila en 2015 se dieron en julio (0.1894 mg m^{-3}), octubre (0.1871 mg m^{-3}), noviembre (0.1913 mg m^{-3}). Se observó en hembras que el mes de julio está relacionado con la fase gonádica de reposo (Fase 5) con frecuencia de 70% (Fig. VI.4). Cabe mencionar que en abril se observó el máximo de concentración de clorofila y se presentaron las fases gonádicas de desove y reposo ambas con 50% de frecuencia.

Machos

En 2014 las concentraciones más alta de clorofila se presentaron en los meses de enero (3.0095 mg m^{-3}), febrero (4.0012 mg m^{-3}), marzo (2.0537 mg m^{-3}), diciembre (2.2707 mg m^{-3}). De acuerdo con estos valores los picos de mayor frecuencia de expulsión (Fase 3) concuerdan con los meses de enero (60%), febrero (55%) y diciembre (70%). Las concentraciones más bajas de clorofila en este mismo año se observaron en junio (0.1554 mg m^{-3}) y julio (1.1057 mg m^{-3}) y se observó que la fase gonádica de reposo (Fase 4) en julio fue del 100% (Fig. VI.5).

En 2015 las concentraciones altas de clorofila se observaron en enero (1.6228 mg m^{-3}), febrero (1.2329 mg m^{-3}) y abril ($11.8915 \text{ mg m}^{-3}$) y diciembre (2.2707 mg m^{-3}). En algunos de estos meses se observó que la fase de expulsión (Fase 3) (Fig. VI.5) fue la de mayor frecuencia como en el caso de enero con 80%, febrero con 55% y diciembre con el 70% (Fig. VI.5). Las concentraciones de clorofila más bajas se dieron en julio (0.1894 mg m^{-3}), octubre (0.1871 mg m^{-3}) y noviembre (0.1913 mg m^{-3}). Se observó que el mes de julio con el 70% está relacionado con la fase gonádica de reposo (Fase 4) (Fig. VI.5). Cabe mencionar que en abril se registró el máximo de concentración de clorofila y se observó el segundo pico en 30% de reposo y 70% de espermatogénesis inicial.

Temperatura superficial del mar y Ciclo Gonádico

Hembras

Los meses de mayor temperatura en 2014 se registraron en mayo ($30.70 \text{ }^\circ\text{C}$), junio ($30.81 \text{ }^\circ\text{C}$), julio ($31.14 \text{ }^\circ\text{C}$) y agosto ($30.83 \text{ }^\circ\text{C}$). Estas temperaturas están relacionadas con los meses de mayor frecuencia gonádica de reposo (Fase 5) (Fig. VI.4) en especial en julio que fue de 100%. Las temperaturas más bajas registradas se dieron en enero ($27.48 \text{ }^\circ\text{C}$), febrero ($27.74 \text{ }^\circ\text{C}$) y diciembre ($27.96 \text{ }^\circ\text{C}$). En los casos de enero con 60% y diciembre con 80% se observó que la mayor frecuencia de la fase gonádica de desove (Fase 4). Se debe mencionar que se observó también que en abril la temperatura registrada fue de $28.20 \text{ }^\circ\text{C}$ y en este mes se dio un pico en la frecuencia gonádica de reposo (Fase 5) con el 70% y en mayo cuando la temperatura sube a $30.80 \text{ }^\circ\text{C}$ la fase de desove (fase 4) manifestó un pico de frecuencia del 60%.

En 2015 los meses de mayor temperatura se registraron en julio ($30.58 \text{ }^\circ\text{C}$), agosto ($31.19 \text{ }^\circ\text{C}$) y septiembre ($31.24 \text{ }^\circ\text{C}$). En el caso del mes de julio se observó el máximo de reposo (Fase 5) con 70%. Las temperaturas más bajas se registraron en enero ($28.04 \text{ }^\circ\text{C}$), febrero ($27.44 \text{ }^\circ\text{C}$) y marzo ($28.11 \text{ }^\circ\text{C}$) y se observó que los máximos

de frecuencia gonádica de desove (Fase 4) fueron en enero con 70%, febrero 60% y marzo 55%. Cabe mencionar que la temperatura de abril fue de 28.11 °C y se presentaron la fase de desove (Fase 4) y la fase de reposo (Fase 5) con la misma frecuencia del 50%.

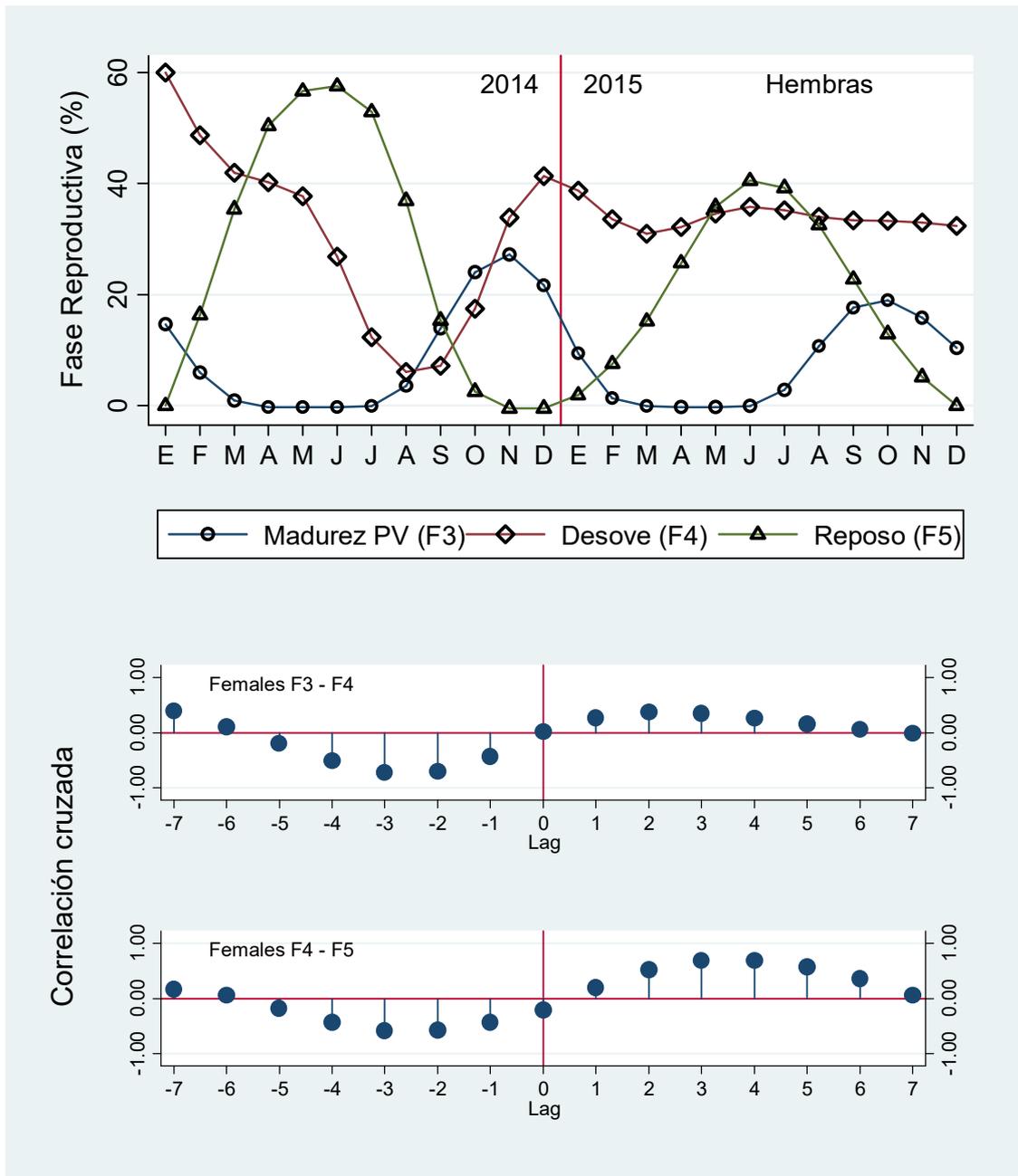
Machos

Los meses de mayor temperatura en 2014 se registraron en mayo (30.70 °C), junio (31.14 °C), julio (31.14 °C) y agosto (30.83 °C). En el caso de julio se presentó la mayor frecuencia gonádica de reposo (Fase 4) (Fig. VI.5) en 100%. Las temperaturas más bajas registradas se dieron en enero (27.48 °C), febrero (27.74 °C) y diciembre (27.96 °C). En algunos de estos meses se observó frecuencias altas de expulsión (Fase 3) (Fig. VI.5) y estos fueron enero con 60%, febrero 55% y diciembre con 80%. Por otro lado la temperatura en abril fue de 28.11°C con frecuencia de expulsión del 70% y así mismo en abril se presentó el segundo pico de reposo con 30% de frecuencia.

En 2015 los meses de mayor temperatura fueron julio (30.58 °C), agosto (31.19 °C) y septiembre (31.24 °C); en julio se observó la mayor frecuencia de reposo (Fase 4) con 70% (Fig. VI.5), sin embargo las frecuencias mayores resultaron, en el caso de la expulsión (Fase 3), en agosto (40%), septiembre (50%). La madurez (Fase 2) se presentó con mayor frecuencia en agosto (60%) y septiembre (50%). Las temperaturas más bajas se registraron en enero (28.04 °C), febrero (27.44 °C) y marzo (28.11 °C) que correspondieron a los meses con mayor frecuencia de gonádica de expulsión (Fase 3, Fig. VI.5).

Suavización y correlación cruzada

Para describir en mayor detalle las variaciones y relaciones de las fases reproductivas y las variables ambientales (temperatura superficial del mar y concentraciones de clorofila a) a lo largo del periodo de estudio, la frecuencia suavizada de las fases reproductivas se analizaron por medio de correlación cruzada. Puede notarse de manera clara (Fig. VI.6) que durante los meses fríos del año (septiembre a enero) las hembras maduran (F3) y desovan (F4) un poco después de octubre a marzo. Durante 2015 se observó que la fase de desove se mantuvo en frecuencias altas durante más tiempo que en el año anterior. De manera muy clara, las hembras están en etapa de reposo (F5) durante la mitad cálida del año (abril a agosto). La correlación cruzada de las secuencias muestra un ligero desfaseamiento, primero madurez (F3) y después desove (F4) y un corrimiento de cuatro meses entre desove (F4) y reposo (F5).



Como en las hembras, los machos se encuentran en etapa de reposo (F4) de abril a agosto, durante los meses cálidos del año.

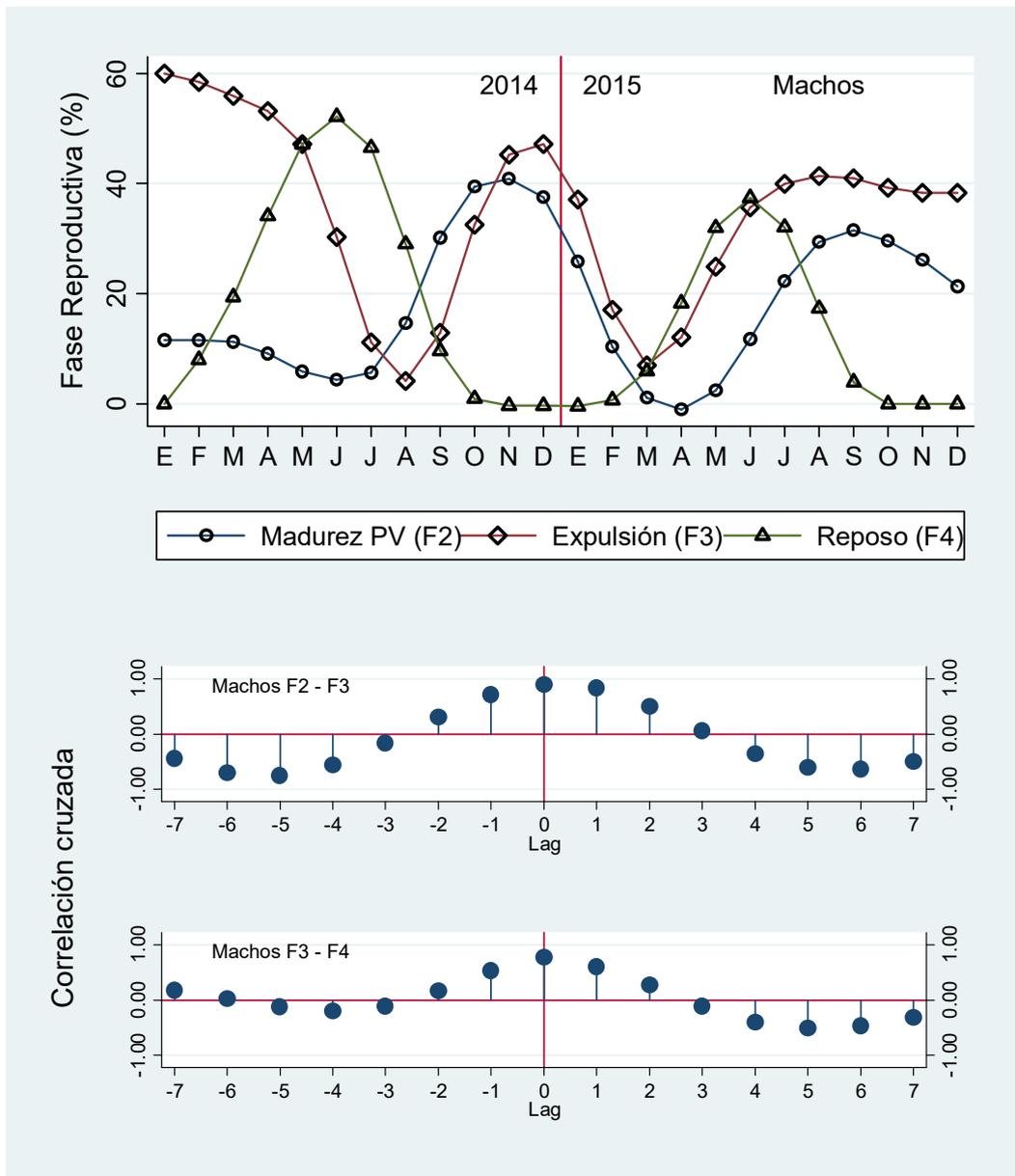


Figura VI.7 Frecuencia suavizada de las fases de madurez gonádica de los machos en el periodo de estudio y correlogramas de correlación cruzada para comparación de fases de madurez-expulsión (F2 – F3) y expulsión - reposo (F3 – F4).

Los correlogramas cruzados para las fases en las hembras (Fig. VI.6) muestran un desfase de tres meses entre madurez (F3) – desove (F4) y desove (F4) –

reposito (F5). En los machos (Fig. VI.7), ocurre un desfase de un mes entre madurez (F2) - expulsión (F3) y de cuatro meses entre expulsión (F3) – reposo (F4) (Tabla VI.4).

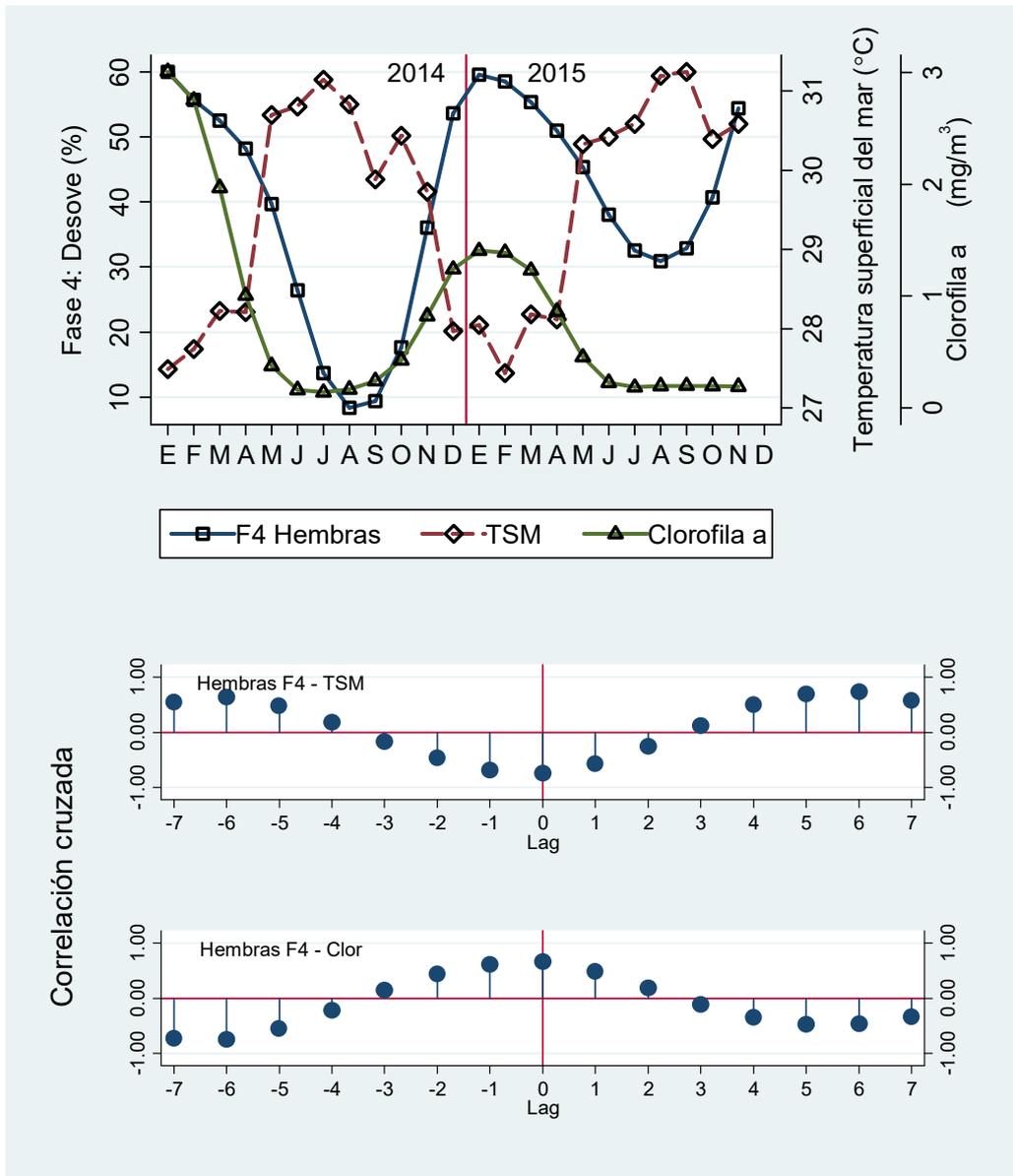


Figura VI.8. Frecuencia suavizada de hembras en desove (F4), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (Clor) por fecha de colecta y

correlogramas de correlación cruzada para comparación de secuencias F4-TSM y F4-Clor.

Tabla VI.4. Resumen de resultados de correlación cruzada: Sexo, secuencias comparadas, desplazamiento de tiempo en meses (lag), correlación cruzada y valores de significancia.

Sexo	Secuencia	Lag	Correlación-cruzada	Valor de <i>P</i>
Hembras	F3-F4	3	0.6819	0.0000
	F4-F5	3	0.7879	0.0000
Machos	F2-F3	1	0.4288	0.0277
	F3-F4	4	0.6189	0.0006
Hembras	F4-SST	6	0.7336	0.0000
	F4-CL	0	0.6751	0.0004
Machos	F3-SST	6	0.3615	0.0340
	F3-CL	0	0.4964	0.0160
Hembras	F5-SST	3	0.6892	0.0000
	F5-CL	-3	0.7283	0.0000
Machos	F4-SST	2	0.6598	0.0000
	F4-CL	-4	0.8410	0.0000

El desove (F4) de las hembras y la expulsión (F3) de los machos presentan ambos un desfase de seis meses respecto a la temperatura superficial del mar mientras que con la clorofila las tendencias varían de la misma forma sincrónicamente (lag = 0). Un comportamiento parecido ocurre con la etapa de reposo entre hembras (F5) y machos (F4) respecto de la temperatura superficial del mar (desfase de 3 y 2 meses respectivamente) y la concentración de clorofila (desfase de -3 y -4 meses, respectivamente) (Tabla VI.4).

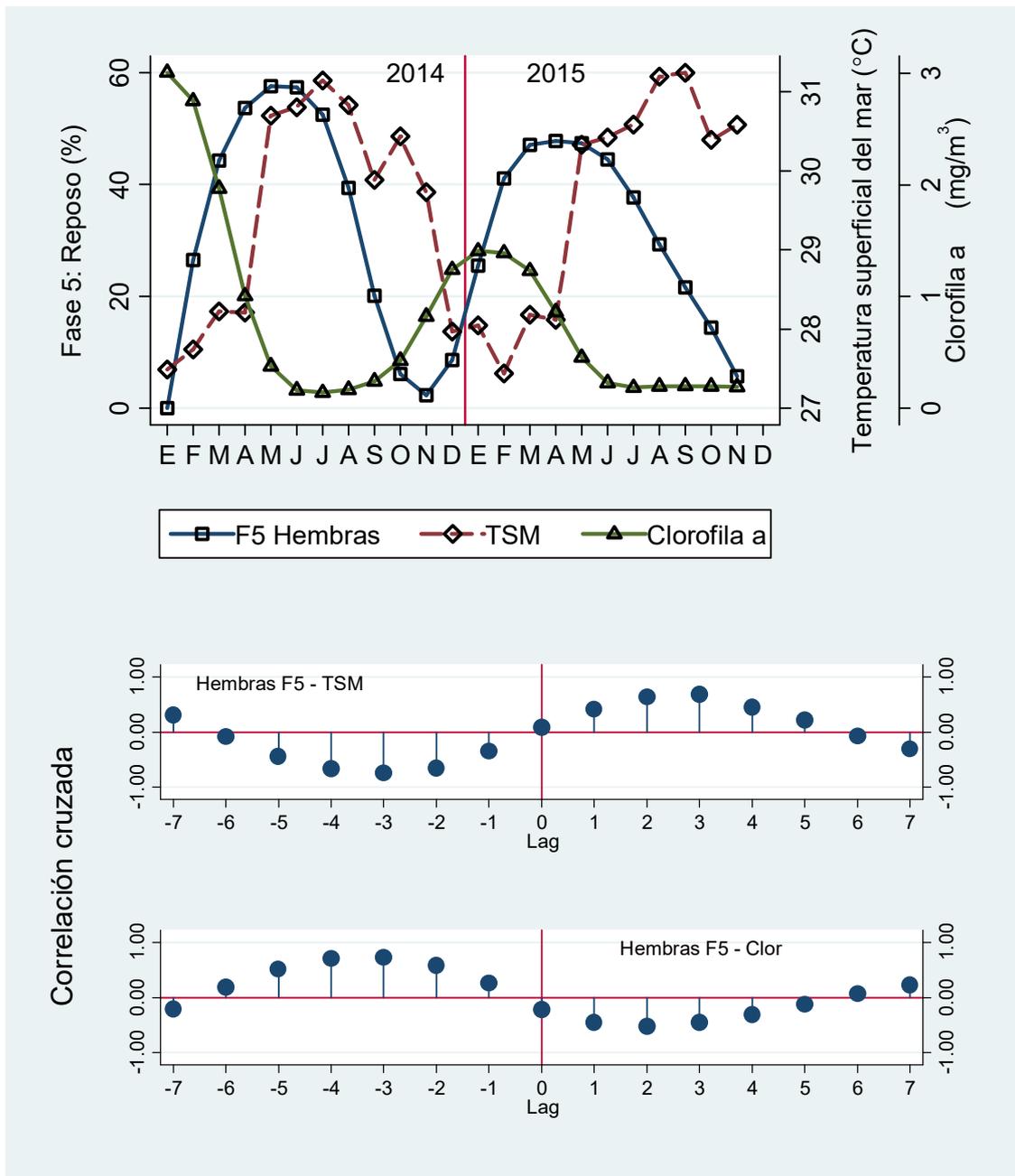


Figura VI.9. Frecuencia suavizada de hembras en Post-desove (F5), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (Clor) por fecha de colecta y correlogramas de correlación cruzada para comparación de secuencias F5-TSM y F5-Clor.

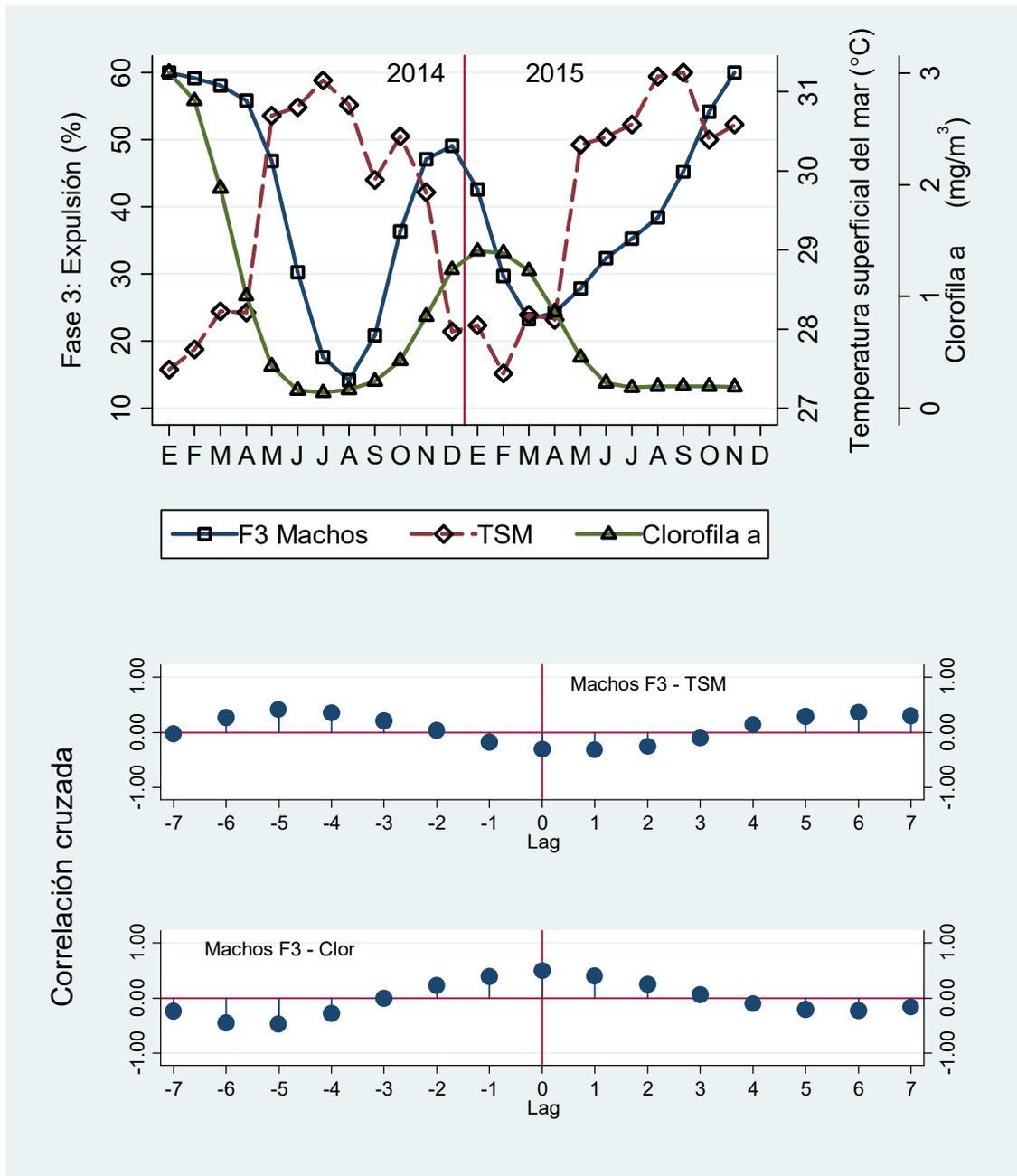


Figura VI.10. Frecuencia suavizada de machos en expulsión (F3), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (Clor) por fecha de colecta y correlogramas de correlación cruzada para comparación de secuencias F3-TSM y F3-Clor.

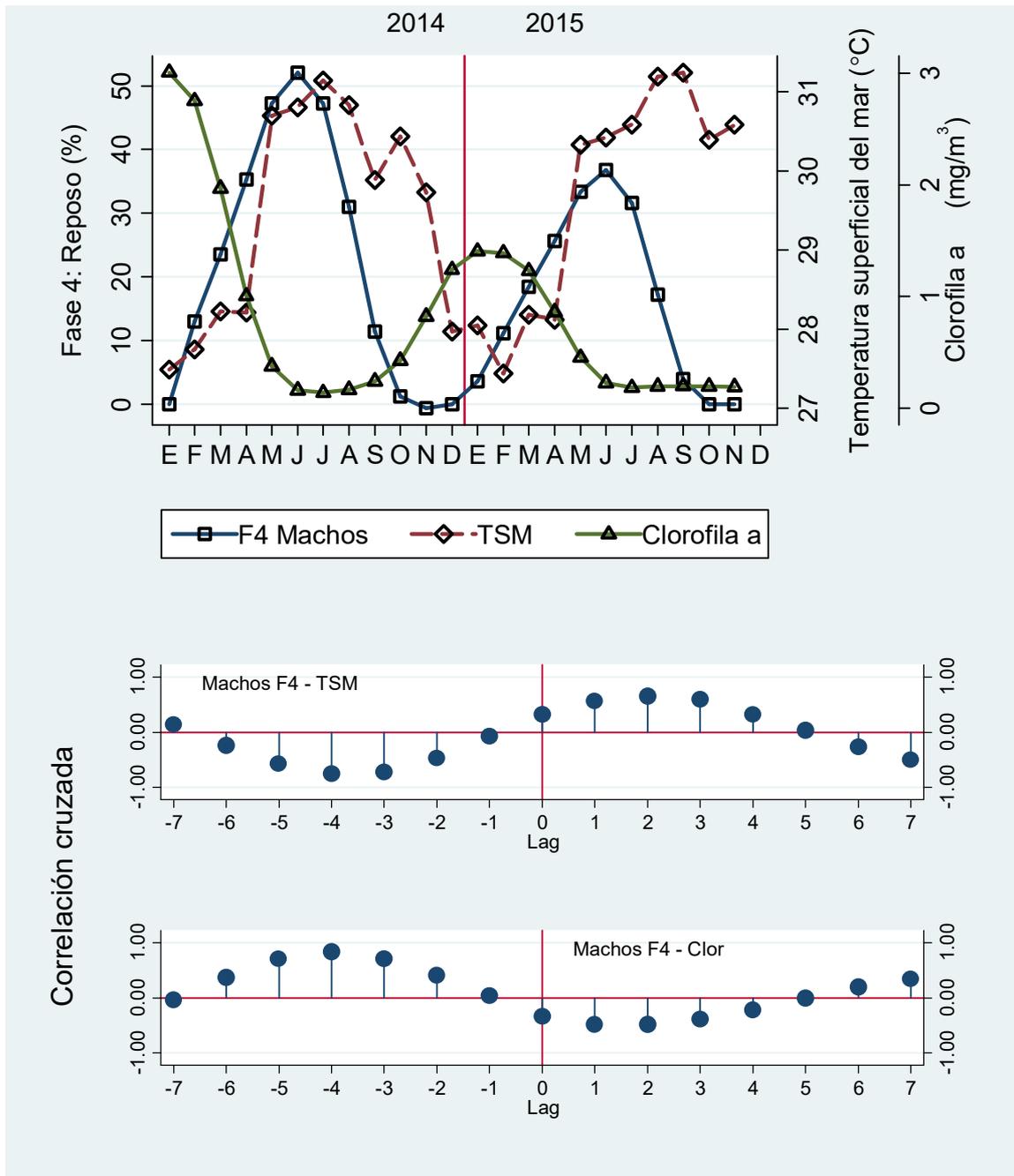


Figura VI.10. Frecuencia suavizada de machos en post-expulsión (F4), temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a (Clor) por fecha de colecta y correlogramas de correlación cruzada para comparación de secuencias F4-TSM y F4-Clor.

DISCUSIÓN

En la caracterización del ciclo gonádico de *Opeatostoma pseudodon* en Puerto Ángel Oaxaca, las hembras presentaron 5 fases, las cuales fueron Ovogénesis inicial, madurez vitologénica, madurez, desove y reposo. Para los machos se reconocieron cuatro fases: espermatogénesis, madurez, expulsión y reposo. Baqueiro *et al.* (2003) en Isla Arenas Campeche encontraron para machos y hembras de *Fasciolaria tulipa* cinco fases: reposo, gametogénesis, madurez, desove y reposo, esta especie se encuentra en la misma familia que *O. pseudodon*.

Comparando entre ambos sexos en el 2014 se observó que mantienen una reproducción casi todo el año a excepción de julio. Así los meses de mayor frecuencia de desove y expulsión coincidieron siendo; enero, mayo, noviembre y diciembre. Para 2015 se observó que los dos sexos mantenían reproducción casi todo el tiempo a excepción de agosto en las hembras y abril en los machos. Para la fase de desove y expulsión la mayor frecuencia resultaron los mismos meses: enero, mayo, octubre y noviembre. Lo contrario se observó en *F. tulipa* donde la mayor frecuencia de desove fue en a fines de verano (60%) y en otoño (50%) (Baqueiro *et al.*, 2003).

Para la fase de reposo en machos y hembras en 2014 coincidieron de enero a octubre y el mes de mayor frecuencia de reposo se observó con 100% en julio. Para 2015 la fase de reposo difirió por los meses de septiembre, octubre y noviembre en los machos. Y el mes con mayor frecuencia coincidió en julio de manera semejante a lo reportado por Baqueiro *et al.* (2003) quienes observaron que *F. tulipa* tuvo la mayor frecuencia de reposo en julio (54%) seguido por noviembre (43%).

Las concentraciones de clorofila tienen relación con el desarrollo de la gónada lo que implica una gran demanda de energía la cual procede del alimento ingerido extraído del medio ambiente y de las sustancias de reserva acumulada en el organismo en épocas de abundancia (Mackie, 1984). *O. pseudodon* es un gasterópodo depredador y depende de la energía obtenida de las presas las cuales a su vez dependen de los organismos autótrofos representados de manera indirecta por concentración de clorofila. Durante los meses con concentraciones altas de clorofila en 2014, ambos sexos presentaron fases de madurez, desove y expulsión, mientras que cuando las concentraciones fueron bajas, la fase con mayor frecuencia fue la de reposo. En 2015 el comportamiento fue similar con concentraciones altas de enero a marzo las cuales coinciden con el desove y la expulsión en hembras y machos respectivamente siendo

la fase de gonádica (desove, expulsión) de mayor frecuencia que la de madurez. Sin embargo, en ese año se registró un pico de concentración de clorofila en abril lo que a diferencia de 2014 puede ser causa de que en las hembras la frecuencia de reposo resultara menor y se presentara con mayor frecuencia la fase de desove con una diferencia del 20%. Este valor extraordinario de clorofila, por otro lado en los machos ocasionó que la frecuencia en la fase de reposo resultara menor y se presentara la fase de espermatogénesis inicial (fase 1) con un 70%. Debido a lo observado en este estudio se puede decir que la concentración de clorofila afecta de manera directa al ciclo reproductivo a *O. pseudodon*. Por lo tanto los periodos de mayor disponibilidad de clorofilas coinciden con el desarrollo de la gónada. *O. pseudodon* tiende a reproducirse cuando la disponibilidad de fitoplancton es alta, brindando a su progenie mayor probabilidad de alimentarse de los organismos que dependen de alimentarse de fitoplancton.

La temperatura es uno de los factores ambientales externos más importantes que influyen en el ciclo reproductivo (Mackie, 1984) de los moluscos y esto se vio reflejado en los resultados obtenidos sobre la frecuencia de fases gonádicas de *O. pseudodon*, en esta investigación, dado que en los años analizados (2014 y 2015) tanto machos como hembras presentaron sincronía de la época de desove y expulsión con el registro de temperaturas frías y la época de reposo con temperaturas más cálidas. Sin embargo en 2015 en los machos se observó un incremento gradual de la madurez durante la época cálida del año (abril a agosto). Se sabe que la temperatura no es el único factor importante en la regulación del ciclo reproductivo pues existen otros como el estado fisiológico de los individuos así como la abundancia, calidad y disponibilidad de alimento (Sastri 1968). Por lo que en *O. pseudodon*, se observó que las temperaturas más altas en 2014 en ambos sexos concordaron sincrónicamente con la fase de reposo. No obstante, el comportamiento ligeramente diferente de la madurez en los machos durante los meses cálidos de 2015, sugieren que las temperaturas altas no fueron el factor determinante para establecer la fase de reposo reproductivo, quizás por la influencia de la elevada (extraordinaria) concentración de clorofila registrada en abril de 2015.

CONCLUSIONES

Este estudio se llevó a cabo en 12 localidades del litoral rocoso aledaño a Puerto Ángel, Oax. de febrero 2012 a noviembre de 2015 y se analizaron aspectos biológico-pesqueros (edad, crecimiento y reproducción) de los gasterópodos marinos *Hexaplex princeps* (Broderip, 1833) y *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815).

***Hexaplex princeps* (Broderip, 1833)**

- La proporción de sexos (M:H) total fue 1:1. Sólo en agosto de 2012 se obtuvo una relación de tres hembras por cada macho.
- La composición por tallas (largo de la concha) pudo describirse adecuadamente por medio de los estimadores de densidad por kernel (EDKs).
- Para la distribución de tallas (largo de la concha) en las hembras se pudieron distinguir 7 modas, las principales a los 8.5, 9.25 y 9.52 cm (la de mayor densidad-frecuencia) y modas menores a tallas pequeñas (4.76, 5.85 y 6.6 cm) y grandes (12.58 cm). En los machos se distinguieron cuatro modas dominantes: 8.51, 9.28 (mayor frecuencia), 10.17 y 10.88 cm. y modas menores (a tallas pequeñas y grandes) a los 4.76, 5.85, 6.60 y 12.58 cm.
- Se contaron hasta 25 marcas de crecimiento de los opérculos; con el análisis de incremento marginal, se tuvo indicación de que cada marca se forma una vez al año. Por lo tanto el gasterópodo más viejo tendría una edad de 25 años.
- El ajuste de la expresión de crecimiento con la longitud asintótica más razonable fue el obtenido para el modelo Logístico, seguido por el de Gompertz y por último el de von Bertalanffy.
- El crecimiento Logístico implica que los organismos jóvenes crecen con relativa lentitud, los mayores aceleran su crecimiento y finalmente los más viejos crecen de nuevo con lentitud, describiendo un patrón “sigmoidal”.
- El retrocálculo también señaló al modelo Logístico como el ajuste más razonable, seguido por el de Gompertz y al final von Bertalanffy. Esto por la ligera tendencia sigmoidal presentada por los datos de talla – edad.

- Las comparaciones multivariadas, razón y máxima verosimilitud mostraron diferencias significativas en los tres modelos de crecimiento destacando la t_0 como principal responsable de las diferencias.
- El criterio de información de Akaike mostró que el mejor modelo fue von Bertalanffy para los datos en conjunto y el Logístico para machos y hembras por separado.
- El complejo gónada-glándula digestiva es adecuado para usarlo como índice y analizar el ciclo reproductivo.
- De acuerdo con el índice gónada-glándula *IGG*, tanto el total de la muestra como en sexos separados el desove se presentó en temporadas de estío y frías.
- El peso del callo (utilizado para calcular el índice de condición *IC*) puede considerarse como adecuado para expresar la condición de los individuos.
- Se encontró sincronía en los valores de *IGG* e *IC* en ambos sexos.
- El análisis multivariado de covarianza mostró que el peso medio ajustado de la gónada-glándula digestiva disminuyó de noviembre a enero.
- El desove se presenta de noviembre a enero de acuerdo con los índices morfofisiológicos (*IGG* e *IC*) y los valores medios ajustados por tamaño del ANMUCOVA.
- La suavización no lineal resistente aclara de manera significativa el comportamiento de los índices morfofisiológicos.
- Los valores bajos de condición se asociaron con altos de temperatura; los valores altos de condición ocurrieron después o durante meses con altas concentraciones de clorofila a.
- Existe relación entre la clorofila a con la madurez gonádica y el desove, ya que los tres repuntes observados en los valores de clorofila a (finales de septiembre,

mediados de enero y mediados de mayo) coinciden con aumentos significativos en el número de individuos en estos estados.

- Se observaron en hembras 6 fases: 1) Ovogénesis, 2) Madurez Previtelogénica, 3) Madurez Vitelogénica, 4) Madurez, 5) Desove y 6) Reposo, en la descripción del desarrollo gonádico.
- La descripción del desarrollo gonádico en machos permitió la caracterización de 5 estadios: 1) Espermatogénesis Inicial, 2) Madurez, 3) Expulsión, 4) Fin de la Expulsión, Inicio del Reposo y 5) Reposo.
- El desove y la expulsión se presentan cuando las temperaturas son bajas y cuando la cantidad de clorofila es alta.
- La fase de reposo se presentó cuando las temperaturas eran altas y la cantidad de clorofila baja.
- La validación estadística de estas tendencias se verificó por medio de la “Correlación Cruzada”.

***Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815)**

- La proporción de sexos (M:H) total fue 1:1. Los machos predominaron sólo en algunos meses (enero, octubre y noviembre 2014) y las hembras en marzo de 2015.
- Los EDKs para el largo de la concha de los machos presentaron 6 modas, de las cuales las dominantes fueron tres (3.47, 4.00 y 4.31 cm) y las menores (a tallas pequeñas) estuvieron a los 2.29, 2.57 y 2.88 cm.
- Los EDKs del largo de la concha de las hembras presentaron cuatro modas dominantes (3.13, 3.53, 3.89 y 4.57) y tres de baja frecuencia, una para ejemplares pequeños (1.80) y dos (5.00 y 5.86) para las hembras más largas.
- Se contó un máximo de 17 marcas de crecimiento en los opérculos; ya que el análisis de incremento marginal sugirió que cada marca aparece una vez al año. El individuo con más edad tendría 17 años.

- Considerando la talla asintótica más razonable (cercana a los valores mayores observados o reportados en la literatura para la especie) el ajuste más razonable del crecimiento para el total de la muestra se dio con el modelo Logístico, seguido por Gompertz y por último von Bertalanffy.
- Por sexos separados el mejor ajuste se presentó en el modelo Logístico, seguido por Gompertz.
- El modelo de von Bertalanffy no pudo ajustarse en los datos de los sexos por separados.
- El método de retrocálculo permitió que el modelo de von Bertalanffy se ajustara a los parámetros del modelo.
- Con las longitudes retrocalculadas el mejor (más razonable) ajuste se obtuvo con la función Logística, seguido por el de Gompertz y por último la función de crecimiento de von Bertalanffy tanto en la muestra total como por sexos separados.
- El crecimiento Logístico implica que los organismos jóvenes crecen con relativa lentitud, los mayores aceleran su crecimiento y finalmente los más viejos crecen de nuevo con lentitud, describiendo un patrón “sigmoideal”.
- En la comparación de los modelos de crecimiento entre sexos, el análisis de Hotelling (T^2) indicó el rechazo de H_0 y por tanto hubo diferencia significativa en los parámetros de las ecuaciones de cada sexo.
- Las pruebas de razón y máxima verosimilitud también indicaron diferencia en las funciones de crecimiento por sexo.
- Se acuerdo con el método de Akaike el mejor ajuste es el obtenido con el modelo Logístico, seguido por el de Gompertz y por último el de von Bertalanffy.
- El uso del complejo gónada - glándula digestiva permite el cálculo de un índice morfofisiológico adecuado para el análisis del estado reproductivo de los organismos.

- De acuerdo con el índice gónada-glándula (*IGG*), tanto el total de la muestra como en sexos separados el desove se presentó en temporadas de estío y frías.
- Se encontró que el peso del callo es adecuado para calcular el índice (factor) de condición, (Factor de Condición relativa *FCr*) y mostrar la condición somática de los individuos.
- Se mostró sincronía temporal en los valores del *IGG* en el análisis del estado reproductivo de cada sexo por separado.
- En el análisis del *IC* los valores medios relativamente altos se presentaron en los meses cálidos y disminuyeron de octubre a febrero. Los valores del *IC* por sexo mostraron sincronía temporal.
- El análisis multivariado de covarianza, mostró que el peso de la gónada-glándula digestiva disminuía significativamente de noviembre a enero.
- La suavización no lineal resistente aclara de manera significativa el comportamiento de los índices morfofisiológicos y facilita su análisis por medio de procedimientos de series de tiempo (correlación cruzada).
- Los índices morfofisiológicos sugieren buena condición durante los meses cálidos del año (abril, junio, agosto, septiembre) y bajos en los meses fríos (noviembre a marzo). Los valores altos del índice de gónada-glándula sugieren un periodo reproductivo durante la parte fría del año (noviembre a marzo), con reposo y recuperación de abril a octubre.
- Los valores promedios ajustados por longitud de concha (*ANMUCOVA*) también sugieren un evento reproductivo en la temporada fría del año.
- Los índices suavizados (Factor de Condición relativa e Índice Gónada-Glándula) sugieren claramente una temporada de reproducción durante los meses fríos del año (noviembre a febrero).
- La comparación de los índices de condición y reproductivos tanto en machos como en hembras con la temperatura y concentración de clorofila permitieron

observar que la maduración ocurre en los meses cálidos con poca clorofila y un evento reproductivo en los meses fríos del año a concentraciones clorofílicas mayores.

- El estudio histológico del desarrollo gonádico permitió la caracterización de 5 fases: 1) Ovogénesis, 2) Madurez Vitelogénica, 3) Madurez, 4) Desove y 5) Reposo.
- La descripción histológica del desarrollo gonádico en los machos permitió la caracterización de 4 fases: 1) Espermatogénesis, 2) Madurez, 3) Expulsión y 4) Reposo.
- El análisis histológico permitió observar que el desove/expulsión en hembras/machos ocurre cuando las temperaturas son bajas y cuando la cantidad de clorofila es alta.
- Histológicamente, la fase de reposo se manifestó durante un tiempo más corto en machos pero en general ocurrió cuando las temperaturas eran altas y la cantidad de clorofila era baja.
- Con base en lo encontrado, sería pertinente establecer un control (veda) en la explotación de las especies durante los meses fríos y secos del año (noviembre a febrero) y limitar la captura a individuos mayores a 10 cm (*H. princeps*) y 4 cm (*O. pseudodon*) de largo de la concha.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahrestani, F.S & H.H.T. Prins. 2011. Age and sex determination of gaur *Bos gaurus* (Bovidae). *Mammalia* 75(2011): 151-155.
- Alejo-Plata, M. del C. 2012. Biología del dorado *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) y sus implicaciones para la pesquería artesanal del Pacífico Sur de México. Tesis de Doctorado, Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México D.F., 234 pp.
- Aragón-Noriega, E.A., 2012. Modelación del crecimiento individual del callo de hacha *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) a partir de la inferencia multi modelo. *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)*, **61**(3): 1167-1174.
- Arriaga-Cabrera, L., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez-Rosenberg, E. Muñoz-López & V. Aguilar-Sierra (coordinadores). 1998. *Regiones marinas prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Actualizado 26 de junio de 2017.
- Avaca, M.S., P. Martín, S. van der Molen & M. Narvarte. 2015. Comparative study of the female gametogenic cycle in three populations of *Buccinanops globulosus* (Caenogastropoda: Nassariidae) from Patagonia. *Helgoland Marine Research*, **69**: 87-99.
- Bakus, G. J. 1968. Zonation in Marine Gastropods of Costa Rica and Species Diversity. *The Veliger*. **10**(3): 207-211.
- Baqueiro-Cárdenas E. y D. Aldana-Aranda. 2003. Patrones en la biología poblacional de moluscos de importancia comercial en México. *Revista de Biología Tropical*, Supl. 4: 97-107.
- Baqueiro-Cárdenas E., J.A. Massó-Rojas y A. Vélez-Barajas. 1983. Crecimiento y reproducción de una población de caracol chino *Hexaplex erythrostomus* (Swainson, 1831) de Bahía Concepción, B.C.S. *Ciencia Pesquera*, Instituto Nacional de Pesca Secretaría de Pesca, México, (4): 19-31.
- Barnes D.R. 1985, *Zoología de los Invertebrados*, Editorial Interamericana, Cuarta edición, México, pp 1157.

- Barton, D.E., M.L. Argote, J. Brown, M.P. Kosro, M. Lavin, J.M. Robles, R.L. Smith, A. Trasviña & H.S. Vélez. 1993. Super squirt: dynamics of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Oceanography*, 6: 23-30.
- Bastida-Zavala, J.R., M. del S. García-Madrigal, E.F. Rosas-Alquicira, R.A. López-Pérez, F. Benítez-Villalobos, J.F. Meraz-Hernando, A.M. Torres-Huerta, A. Montoya-Márquez & N. A. Barrientos-Luján, 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Check List* 9(2): 329-390.
- Bautista-Moreno L.M. & A. Lechuga-Medina. 2007. Colecciones Biológicas de Moluscos de los Archipiélagos de Revillagigedo, Colima e Islas Mariás, Nayarit, México. Pp105-107, En: Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Ríos-Jara, E., M.C. Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds) Universidad de Guadalajara, México. 286 p.
- Beckett, S. 2013. *Introduction to Time Series Using Stata*. Stata Press, College Station, 443 pp.
- Belmar-Pérez, J., S. Guzmán del Proo & I. Martínez-Morales, 1991. Madurez gonádica y ciclo reproductor del caracol panocha (*Astraea undosa* Wood, 1828; Gasterópodo: Turbinidae) en Bahía Tortugas, Baja California Sur. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México, 18(2):169-187.
- Bernard, D.R. 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 233-236.
- Biasca, C. 1983. Cabo San Lucas, Baja California. *Texas Conchologist*, 19(3): 68-69.
- Bravo-Olivas, M.L. 2008. Aspectos reproductivos del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953, en el parque nacional “Bahía de Loreto”, Baja California. Tesis de Maestría en Ciencias de Manejo de Recursos Marinos. La Paz, B.C.S. 102 p
- Caicedo-Rivas, R.E., R. León-Pinto, V. Ortega-Chávez, J.S. Hernández-Zepeda & S.J. Serrano-Guzmán. 2007. Estudio comparativo de tres comunidades malacológicas en las costas del estado de Oaxaca. 26-28. En: Ríos-Jara, E., M.C. Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds.) *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Universidad de Guadalajara, México: 286 p.
- Castrejón-Ríos A., R. Flores-Garza, P. Flores-Rodríguez & C. Torreblanca-Ramírez, 2015. Diversidad, abundancia y distribución de la Familia Muricidae (Mollusca: Gastropoda) en el intermareal rocoso de Acapulco, México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*. 2(5): 25-34.

- Castro-Mondragón, H., R. Flores-Garza, J.L. Rosas-Acevedo, P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez, A. Valdéz-González. 2015. Escenario biológico pesquero y socio-económico de la pesca ribereña de moluscos en Acapulco. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, **2**(7): 7-23.
- Chen, M.H. & K. Soong, 2002. Estimation of age in the sex-changing, coral-inhabiting snail *Coralliophila violacea* from the growth striae on opercula and a mark-recapture experiment. *Marine Biology* (2002) 140: 337-342. DOI 10.1007/S002270100700
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2016. *La Biodiversidad en Colima: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 287 p.
- CONANP, 2003. Plan de Manejo Parque Nacional Huatulco. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), México: 209 p.
- Conover, W.J. 1999. *Practical Nonparametric Statistics*. 3a. ed. Wiley, Nueva York, EUA: 584 p.
- Crawley, M.J. 2002. *Statistical computing. An Introduction to Data Analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, Chichester, 184 pp.
- Cudney-Bueno, R. 2007. Marine Reserves, Community-Based Management, and Small-Scale Benthic Fisheries in the Gulf of California, Mexico. Tesis de Doctorado de la Universidad de Arizona. 320 p.
- Cudney-Bueno, R., R. Prescott & O. Hinojosa-Huerta. 2008. The black murex snail, *Hexaplex nigritus* (Mollusca, Muricidae), in the Gulf of California, Mexico. I. reproductive ecology and breeding aggregations. *Bull. Mar. Sci.*, **83**(2): 299-313.
- Cupul-Magaña, F.G. & G. Torres-Moye. 1996. Age and growth of *Astraea undosa* Wood (Mollusca: Gastropoda) in Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* **59**(3): 490-497.
- Davis, J.C. 2002. *Statistics and Data Analysis in Geology*. John Wiley & Sons, Nueva York, 638 pp.
- Defeo, O. & J.C. Castilla. 2005. More than one bag for the world fishery crisis and keys for co-management successes in selected artisanal Latin American shellfisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 265-283.

- De León-Herrera, M.G., 2000. Listado taxonómico de las especies de moluscos en la zona central del litoral oaxaqueño. *Ciencia y Mar*, 4(12): 49-51.
- Eernisse, D.J., J.S. Albert & F.E. Anderson. 1992. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan phylogeny. *Systematic Biology*, 41: 305-330.
- Elhasni, K., M. Ghorbel, P. Vasconcelos & O. Jarboui, 2010. Reproductive cycle and size at first sexual maturity of *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae) in the Gulf of Gabès (southern Tunisia). *Invertebrate Reproduction and Development*, 54(4): 213-225.
- Elhasni, K., P. Vasconcelos, M. Ghorbel & O. Jarboui. 2013. Reproductive cycle of *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae) in the Gulf of Gabès (southern Tunisia). *Mediterranean Marine Science*, 14: 24-35.
- Elizondo G.R. y P.A.E. Rodríguez. 1993. Análisis sobre capturas comerciales y su relación con las artes de pescas en el lago de Chapala (Jalisco Michoacán), *Ciencia y Pesca* (9):1-146.
- Espino-Barr E., M.A. Carrasco-Águila, S. Sarmiento-Náfate & O. Miranda-Carrillo, 2012. *VI Foro Científico de Pesca Ribereña Memorias*. Del 22 al 24 de mayo 2012 Tuxtla Gutiérrez Chiapas, SAGARPA, Instituto Nacional de Pesca, Dirección General de Investigación Pesquera. <http://www.sagarpa.gob.mx/saladeprensa/2012/Paginas/2014B625.aspx>.
- Espino-Barr E., M.T. Gaspar-Dillanes, L. Huidobro-Campos, M.A. Carrasco-Águila & O. Miranda-Carrillo, 2014. *VII Foro Científico de Pesca Ribereña Memorias*. 2014 Mazatlán Sinaloa. SAGARPA, Instituto Nacional de Pesca, Dirección General de Investigación Pesquera: 202 p.
- Esqueda M.C., E. Ríos-Jara, J.E. Michel-Morfin & V. Landa-Jaime. 2000. The vertical distribution and abundance of gastropods and bivalves from rocky beaches of Cuastecomate Bay, Jalisco. México, *Rev. Biol. Trop.*, 48(4): 765-775.
- FAO, 2016. *The estate of world fisheries and aquaculture (SOFIA)*. United Nations Food and Agricultural Organization, Roma, <http://www.fao.org/3/a-i5555e.pdf>.
- Finet, Y., Chiriboga, A., Ruiz, D., Banks, S., Tirado, N., 2011. CDF Checklist of Galapagos Marine mollusks - FCD Lista de especies de Moluscos Marinos de Galápagos. In: Bungartz, F., Herrera, H., Jaramillo, P., Tirado, N., Jiménez-Uzategui, G., Ruiz, D., Guézou, A. Ziemmeck, F. (eds.). Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklist - Lista de Especies de Galápagos de la Fundación Charles Darwin. Charles Darwin Foundation / Fundación Charles

Darwin, Puerto Ayora, Galapagos:
<http://www.darwinfoundation.org/datazone/checklists/marine-invertebrates/mollusca/> Last updated 06 Jul 2011.

- Fisher, R.A. 2015. Age, growth, size at sexual maturity and reproductive biology of channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the U.S. mid-Atlantic. VIMS Marine Resource Report No. 2015-15, VSG-15-09. Virginia Institute of Marine Science, Marine Advisory Services. EUA: 26 p.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. The Clarendon Press, Oxford, Londres: 308 p.
- Flores-Garza R., García-Ibáñez S., Flores-Rodríguez P., Torreblanca-Ramírez C., Galeana-Rebolledo L., Valdés-González A., Suástegui-Zárate A. & Violante-González J. 2012. Commercially Important Marine Mollusks for Human Consumption in Acapulco, México. *Scientific Research on Natural Resources*, 3:11-17.
- Flores-Rodríguez P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez, A. Valdés-González, 2007, Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, Guerrero, México., *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 33S- 40S.
- Flores-Rodríguez P., R. E. Santiago-Cortés, R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez, C. Torreblanca-Ramírez, L. Galeana-Rebolledo, A. Rojas-Herrera, 2012. Malacofauna de la zona intermarieal rocosa de San Pedro Mixtepec y de Santa María Tonameca, Oaxaca, México. *Tlamati Sabiduría. Universidad Autónoma de Guerrero* 4(1): 28-34.
- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez, C. Torreblanca-Ramírez, L. Galeana-Rebolledo & E. Santiago-Cortés. 2014, Mollusks of the Rocky Intertidal Zone at Three Sites in Oaxaca, Mexico. *Open Journal of Marine Science*, 4, 326-337. <http://dx.doi.org/10.4236/ojms.2014.44029>.
- Fretter, V. 1984. Prosobranchs. In: A.S. Tompa, H.H. Verdonk & J. Van Der Biggelaar (eds.). *The Mollusca: Reproduction*. Academic Press, London, Vol. 7: 1-45.
- Gabbott P.A. y A.J.M. Walker. 1971. Changes in the Condition Index and Biochemical Content of Adult Oysters (*Ostrea edulis* L.) Maintained Under Hatchery Conditions. *Journal du Conseil International pour L'Exploration de la Mer*, 34(1): 99-106.

- Galante-Oliveira, S., R. Marcal, F. Ribas, J. Machado & C. Barroso. 2013. Studies on the morphology and growth of statoliths in Caenogastropoda. *Journal of Molluscan Studies* (2013) 79: 304-345. doi:10.1093/mollus/eyt028.
- García E. 2004, *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 5ª edición, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 90 p.
- García-Berthou E. y R. Moreno-Amich. 1993. Multivariate Analysis of Covariance in Morphometric Studies of the Reproductive Cycle; *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**; 1394-1399.
- García-Domínguez F.A., A. De Haro-Hernández, A. García-Cuellar, M. Villalejo-Fuerte y S. Rodríguez-Astudillo. 2008. Ciclo reproductivo de *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) (Arcidae) en Bahía Magdalena, México, *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **43**(1): 143-152.
- García-Suárez, S.D. 2011. Organismos móviles y sésiles de litoral rocoso del Pacífico colombiano: Una guía visual para su identificación. Tesis de licenciatura (Biólogo), Carrera de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia: 28 p.
- GES DISC – NASA. 2016. Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center, National Aeronautics and Space Administration.
- Gharsallah, I.H., P. Vasconcelos, N. Zamouri-Langar & H. Missaoul, 2010. Reproductive cycle and biochemical composition of *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae) from Bizerte lagoon, northern Tunisia. *Aquatic Biology*, **10**: 155-166.
- Gluyas-Millán, M.G. & D.Z. 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.G., C. Quiñonez Velázquez, & J. Talavera-Maya. 2000. Population parameters of the snail *Astraea undosa* (Wood 1828) from the West coast of the Baja California Peninsula. *Ciencias Marinas* **26**(4): 643-658.
- Gluyas-Millán M.G., C. Quiñonez-Velázquez, J.A. Massó-Rojas & F.N. Melo-Barrera. 1999. Diferencias en la relación talla-edad del caracol panocha *Astraea undosa* (Wood 1828) entre dos localidades de Bahía Tortugas, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* **25**(1): 91-106.
- Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center, National Aeronautics and Space Administration (GES DISC - NASA). 2016a. 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). 2016b. 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.

Goodall, C. 1990. A survey of smoothing techniques. In: *Modern Methods of Data Analysis*, eds. J. Fox y J.S. Long, 58-125. Newbury Park, CA: Sage publications.

Gómez-Márquez, J.L., A. Cervantes-Sandoval, I.H. Salgado-Ugarte, B. Peña-Mendoza, M. del C. Alejo-Plata, J.L. Guzmán-Santiago, E. Mendoza-Vallejo y C. Machuca-Rodríguez. 2016. *Temas Selectos de Biología Pesquera*. DGAPA y FES Zaragoza, UNAM, México: 337 p.

González-Villareal L.M. 2005, Guía ilustrada de los gasterópodos marinos de la Bahía de Tenacatita, Jalisco, México, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, *Scientia CUCBA*, 7(1): 1-84

Grosjean, P. 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Tesis de Doctorado. Universidad Libre de Bruselas, Facultad de Ciencias, Laboratorio de Biología Marina, Bélgica: 271 p.

Guerra-Sierra, A., y J.L. Sánchez-Lizaso, 1998. *Fundamentos de Explotación de Recursos Vivos Marinos*. Acribia, Zaragoza, España. 269 p.

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, Universidad Autónoma Nacional de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza: 97 p.

Haddon, M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman & Hall/CRC, Boca Ratón: 404 p.

Harasewych M.G. & F. Moretzsohn. 2010. *The Book of Shells. A Life-Size Guide to Identifying and Classifying Six Hundred Seashells*. The University of Chicago Press. 655 pp.

Härdle, W. 1990. *Smoothing Techniques. With Implementations in S*. Springer-Verlag. Nueva York: 272 p.

- Haro-Capetillo J.C. 2017. Ciclo Reproductivo y Dimorfismo Sexual del Gasterópodo *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815), en Puerto Ángel, Oaxaca. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México: 74 p.
- Haszprunar, G. 2000. Is the Aplacophora monophyletic? A cladistics point of view. *American Malacological Bulletin*, **15**: 115-130.
- Herrero-Pérezrul M.D. 2008. Diversity and abundance of reef macro invertebrates (Mollusca; Echinodermata) in the Southern Gulf of California, México., Actas del 11° Simposio Internacional de Arrecifes de Coral, Ft. Lauderdale, Florida: 1343-1347 p.
- Holguín Quiñones O.E. 2006. Moluscos Bentónicos de interés comercial y potencial de las costas de Michoacán, Colima y Jalisco, México, Recursos Pesqueros y Acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, Instituto Nacional de la Pesca: 121-130 p.
- Ilano, A.S., I.A. Ito, K. Fujinaga y S. Nakao, 2004. Age determination of *Buccinum isaotakii* (Gastropoda: Buccinidae) from the growth striae on operculum and growth under laboratory conditions, *Aquaculture* 242: 181-195.
- Jaramillo R. y J. Navarro. 1995, Reproductive cycle of the Chilean Ribbed Mussel *Aulacomya ater* (Molina, 1782), *Journal of Shellfish Research*, **14**(1): 165-171.
- Jaramillo, R., J. Winter, J. Valencia & A. Rivera, 1993. Gametogenic cycle of the Chicloe Scallop (*Chlamys amandi*). *Journal of Shellfish Research*, **12**: 59-64.
- Jimenez-Ordaz, F.J. 2005. Análisis de la tella del caracol purpura *Plicopurpura pansa* (GOULD, 1853) de Bahía de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis para obtener el grado de licenciatura en Biología Marina. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca. 58 pag.
- Kampstra, P. 2008. Beanplot: A Boxplot Alternative for Visual Comparison of Distributions. *Journal of Statistical Software*, **28**(1): 1-9.
- Katsanevakis, S. 2007. Density surface modelling with line transect sampling as a tool for abundance estimation of marine benthic species: the *Pinna nobilis* example in a marine lake. *Marine Biology*, 152: 77–85.
- Keen, A.M., 1971. *Sea Shells of Tropical West America (Marine Mollusks from Baja California to Peru)*, 2a, ed., Stanford University Press, Stanford California: 1068 p.

- Kessler, W.S., 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 181-217.
- Kimura, D.K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin*, 77(4): 765-776.
- Kosyan, A.R., M.V. Modica & M. Oliverio. 2009. The anatomy and relationships of Trochelia (Neogastropod: Buccinidae): New evidence for a closer fasciolariid-buccinid relationship? *The Nautilus*, 123(3): 95-105.
- Landa-Jaime V., M. De La Cruz-Urzuu, E. Michel-Morfin, J. Arciniega-Flores, R. Flores-Vargas & C. Amescua. 2007. Guía ilustrada para la identificación de moluscos intermareales y de arrecife en la Bahía de Tenacatita, Jalisco. Pp. 62-64. En: *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Ríos-Jara E., M.C. Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds) Universidad de Guadalajara, México: 299 p.
- Landa-Jaime V., E. Michel-Morfin, J. Arciniega-Flores, S. Castillo-Vargasmachuca & M. Saucedo-Lozano. 2013. Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano, *Revista Mexicana de Biodiversidad* (84): 1121-1136.
- Leiva G.E., J.C. Castilla. 2002. A review of the world marine gastropod fishery: evolution of the catches, management and the Chilean experience. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11: 283–300.
- Leong C.C.W., N.I. Syed & F.L. Lorscheider. 2001. Retrograde degeneration of neurite membrane structural integrity of nerve growth cones following *in vitro* exposure to mercury. *NeuroReport* 12(4): 733-737.
- López-Urriarte E., I. Enciso-Padilla, M. Pérez-Peña, E.G. Robles-Jarero, E. Juárez-Carrillo, C.M. Galván-Villa & E. Ríos-Jara. 2007. Moluscos del Submareal Somero de la localidad “La Rosada”, Bahía Chamela, Jalisco, pp 196-198. En: Ríos-Jara E., M.C. Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds): *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Universidad de Guadalajara, México: 299 p.
- López-Urriarte, E., E. Ríos-Jara, C.M. Galván-Villa, E. Juárez-Carrillo, I. Enciso-Padilla, E.G. Robles-Jarero & M. Pérez-Peña. 2009. Macroinvertebrados bénticos del litoral somero de Punta La Rosada, Bahía Chamela, Jalisco. *Scientia-CUCBA*, 11(1-2): 57-68.
- Luque Sánchez, C. 2008. Estudio de la Diversidad Hidrobiológica en Tumbes, Instituto del Mar del Perú- IMARPE sede regional de Tumbes, Tumbes Perú, 33p.

- Mackie G.L. 1984. Bivalves. En: Tompa A.S., N.H. Verdonk & J. Van Der Biggelaar (eds), *The Mollusca: Reproduction*, Academic Press, Londres, vol 7: 351-418.
- Marchitto T.M. jr., G.A. Jones, G.A. Goodfriends y R.C. Weidman. 2000. Precise Temporal Correlation of Holoceno Mollusk Shell using Sclerochronology, *Quaternary Research*, 53: 236-246.
- Marean, C.W. 2014. The origins and significance of coastal resource use in Africa and Western Eurasia. *Journal of Human Evolution*, 77: 17-40.
- Meléndez-Contreras, M.E. 2015. Ciclo reproductivo de la madreperla *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) en zonas del litoral rocoso adyacentes a Puerto Ángel, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México: 74 p.
- Merle, D., B. Garrigues & J.P. Pointier, 2011. *Fossil and Recent Muricidae of the World. Part Muricinae*. ConchBooks, Hackenheim, Bélgica: 648 p.
- Miranda, R.M., K. Fujinaga & S. Nakao. 2008. Age and growth of *Neptunae arhrtritica* estimated from growth marks in the operculum. *Marine Biology Research*, 4(3): 224-235. DOI: 10.1080/17451000701881706.
- Morris A.P. 1976. *A field guide to Pacific coast shells including shells of Hawaii and the Gulf of California*, Houghton Mifflin Company Boston, E.U.A. 297 p.
- Neumann, R.M. & M.S. Allen, 2007. Size structure. In: Guy, C.S. & M.L. Brown, Eds. *Analysis and Interpretation of Freshwater Fisheries Data*, Capítulo 9: 375-421. American Fisheries Society. Bethesda, E.U.A.
- Ogle, D.H. 2016. *Introductory Fisheries Analyses with R*. CRC Press, Boca Raton, FL. EUA: 317 p.
- Ortíz-Ordoñez, E., E.L. Mendoza-Santana, J. Belmar-Pérez & T.N.J. Padilla-Benavides. 2009. Histological Description of the Male and Female Gonads in *Tegula eiseni*, *T. funebris*, *T. aureotincta*, *T. gallina* and *T. regina*, from Bahia Tortugas BCS., Mexico. *International Journal of Morphology*, 27(3): 691-697.
- Paine R.T. 1966. Function of labial spines, composition of diet, and size of certain marine Gastropods. *The Veliger* 9(1): 17-24.
- Panfili J., H. De Pontual, H. Troadec & P.J. Wright (Eds), 2002. *Manual of Fish Sclerochronology*, IFREMER-IRD, Brest, France: 463 p.

- Peemoller, B.J. y B.G. Stevens. 2013. Age, size and sexual maturity of channelled whelk (*Bosycotypus canaliculatus*) in Buzzard Bay, Massachusetts. *Fishery Bulletin*, **111**(3):265-278.
- Parés Sierra, A., M. López y E.G. Pavia, 1997. Oceanografía Física del Océano Pacífico Nororiental, En: M.F. Lavin (Ed) *Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Monografía No.3*. Unión Geofísica Mexicana: 1-24.
- Pérez-Peña, M., E. López-Uriarte, E.G. Robles-Jarero, C.M. Galván-Villa, I. Enciso-Padilla, V.T. Muñoz-Fernández y E. Ríos-Jara, 2007, Estudio Prospectivo de los Moluscos Gasterópodos de Cinco Localidades Intermareales del Parque Nacional Isla Isabel, México. pp. 59-61. En: *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Ríos-Jara E., M.C. Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds). Universidad de Guadalajara, México. 299 p.
- Ponder, F.W. y R.D. Lindberg, 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs – a preliminary analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **119**: 83-265.
- Ponder, F.W. y R.D. Lindberg, 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*, University of California Press: 469 p.
- Price, R.M. 2003. Columellar muscle of Neogastropods: muscle attachment and the function of columellar folds. *Marine Biological Laboratory Biological Bulletin*, **205**: 351-366.
- R Core Team. 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-González, A y N.A. Barrientos-Luján. 2007. Moluscos de la Zona Intermareal de Cacaluta, Bahía de Huatulco, Oaxaca, México. pp 294-296. En: *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Ríos-Jara E., M.C. Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds). Universidad de Guadalajara, México. 299 p.
- Richardson, C.A., Saurel, C.M. Arroso & J. Thain. 2005. Evaluation of the age of the red whelk *Neptunea antiqua* using statoliths, opercula and element ratios in Shell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **325**:55-64.
- Ríos-Jara E., M. Pérez-Peña, E. López-Uriarte, I. Enciso-Padilla y E. Juárez-Carrillo, 2006, *Biodiversidad de los moluscos marinos de la costa de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la región, Recursos Pesqueros y Acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. Instituto Nacional de la Pesca: 102-120.

- Rodríguez, G.M. 1992. *Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces*. AGT Editor. México D.F. 59 p.
- Roe, C. 1988. Shelling in Costa Rica. *Texas Conchologist*, 24(4): 126-128.
- Roff, D.A. 2006. *Computer-Intensive Methods of Data Analysis in Biology*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido: 368 p.
- Román-Contreras R., F.M. Cruz Abrego y A.L. Ibáñez Aguirre. 1991. Observaciones ecológicas de los moluscos de la zona intermareal rocosa de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología UNAM. Ser. Zool.* 62(1): 17-32.
- SAGARPA, 2010. *Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca*, Comisión Nacional de Acuicultura, Edición 2012, México: 305 p.
- SAGARPA. 2011. *Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2011* de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. 295 p, <http://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca>
- SAGARPA. 2015. *Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2013* de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. 295 p, <http://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca>
- Saito-Quezada V.M. 2010. Edad y Crecimiento del Caracol *Astrea undosa* (Wood, 1828), (Gastropoda: Turbinidae) de “La Bocana”, Baja California Sur, México, Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM, México: 122 p.
- Salcedo–Martínez, S., G. Green, A. Gamboa–Contreras y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15:73–95.
- Salgado-Ugarte, I.H. 1992. *El análisis exploratorio de datos biológicos. Fundamentos y aplicaciones*. Libro de texto, E.N.E.P. Zaragoza U.N.A.M.y Ediciones Marc, 250 p. (14 capítulos, 2 apéndices). I.S.B.N. 968-36-2439-1.
- Salgado-Ugarte, I.H. 1995. Nonparametric methods for fisheries data analysis and their application in conjunction with other statistical techniques to study biological data of the Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* in Tokyo Bay. Tesis de doctorado, Facultad de Agricultura, Departamento de Biociencia Acuática, Universidad de Tokio, Japón. 389 p.

- Salgado-Ugarte, I.H. 1992. *El análisis exploratorio de datos biológicos. Fundamentos y aplicaciones*. ENEP Zaragoza UNAM y Marc ediciones, México: 243 p.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2002. *Suavización no paramétrica para análisis de datos*. FES Zaragoza y DGAPA, UNAM, México: 139 p.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2013. *Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque biométrico*. FES Zaragoza y DGAPA, UNAM, México: 299 p.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2017. *Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque biométrico*. FES Zaragoza y DGAPA, UNAM, México. Open Access: www.libros.unam.mx.
- Salgado-Ugarte, I.H. y J. Curts-García. 1992. Resistant smoothing using Stata. *Stata Technical Bulletin* 7: 8 - 11.
- Salgado-Ugarte, I.H. y J. Curts-García. 1993. Twice reroughing procedure for resistant nonlinear smoothing. *Stata Technical Bulletin* 11: 14 - 16.
- Salgado-Ugarte, I.H., J.L. Gómez-Márquez y B. Peña-Mendoza. 2005. *Métodos Actualizados para Análisis de Datos Biológicos-Pesqueros*. F.E.S., Zaragoza, U.N.A.M., México. 240 p.
- Salgado-Ugarte, I.H., J. Martínez-Ramírez, J.L. Gómez-Márquez y B. Peña-Mendoza. 2000. Some programs for growth estimation in fisheries biology. *Stata Technical Bulletin*, 53: 35-47.
- Sánchez-Zavala, J.L. 2008. Estratigrafía, sedimentología y análisis de procedencia de la Formación Tecamate y su papel en la evolución del Complejo Acatlán, sur de México: Ciudad de México, Posgrado en Ciencias de la Tierra, UNAM, Tesis doctoral: 226 p.
- Santos-Valencia, J., I. Martínez, M. Enríquez-Díaz & D. Aldana-Aranda, 2009. Ciclo reproductor de *Turbinella angulate* (Mollusca:Gastropoda) en Campeche, Golfo de México. In: Proceedings of the 62nd Gulf and Caribbean Fisheries Institute, November 2-6, 2009. Cumana, Venezuela: 408-414.
- Sastry A.N. 1968. Relationship among food, temperature and gonad development of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiological Zoology*, **41**(1): 44-53.
- Scott, D.W. 1992. *Multivariate Density Estimation. Theory, Practice and Visualization*. John Willey & Sons, Nueva York: 317 p.

- Scott, D.W. 2015. *Multivariate Density Estimation. Theory, Practice and Visualization*. 2a. Ed. John Willey & Sons, Nueva York: 350 p.
- Seed, R. 1980. Shell growth and form in the bivalvia. In: Rhoads, D.C. y R.A. Lutz (Eds). *Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change*. Plenum Press, Nueva York, E.U.A. pp. 23-68.
- Shasky, D.R. 1984. A preliminar checklist of marine molluscs from Manabí province. Ecuador. *Western Society of Malacologists Annual Report*. 16: 25-32.
- Silverman, B.W. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. Chapman y Hall, Londres: 175 p.
- Sire, J.Y. Bonnet. 1984. Croissance et structure de l'opercule du gasteroode polynisien Turbo setosu (Prosobranchia: Turbinidae): détermination de l'âge individual, *Marine Biology*, 79: 75-87.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman & Co., New York, 887 pp.
- Solís Del Vecchio, F. 2002. El criterio "facilidad de obtención" para explicar las frecuencias relativas de moluscos en los depósitos de conchas precolombinos de la península de Nacasclo. *Vínculos* 27: 63.
- Spight T.M., 1976, Censuses of Rocky Shore Prosobranchs from Washington and Costa Rica. *The Veliger*, 18(3): 309-317.
- Spight, T.M. 1979. Environment and life history: the case of two marine snails. *B.W. Baruch Library of Marine Science*, 9: 135-143.
- StataCorp. 2013. *Stata: Release 13. Statistical Software*. StataCorp LP, College Station, TX, EUA: 1008-1011.
- Steenburgh W.J., D.M. Schultz & B.A. Coll. 1998. The structure and evolution of gap outflow over the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Monthly Weather Review*, 126: 2673-2691.
- Sturm C.F, T.A. Pearce, Á. Valdés. 2006. *The Mollusks A Guide to Their Study, Collection, and Preservation*. Universal Publishers, Boca Raton, Florida USA: 445 p.
- Tamayo, J. L., 1970. *Geografía Moderna de México*. Ed. Trillas México: 390 p.

- Tolson G., 2005, La falla Chacalapa en el sur de Oaxaca, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Volumen Conmemorativo del Centenario Grandes Fronteras tectónicas de México. Tomo LVII (1): 111-122.
- Torreblanca-Ramírez, C., R. Flores-Garza, P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez, A. Valdés-González & L. Galeana-Rebolledo. 2012. Gastrópodos del intermareal rocoso en tlacopanocha, Acapulco, México. *Tlamati Sabiduría. Universidad Autónoma de Guerrero*, 4(1): 47-57.
- Trasviña A. y E.D. Barton, 1997. Los “Nortes” del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. Pp: 25-46 En: *Unión de Geofísica Mexicana. Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía No. 3*: 272 p.
- Tukey, J.W. 1977. *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley, Reading, EUA.
- Uría-Galicia, E: y C. Mora-Vázquez. 1996. *Apuntes para el curso teórico práctico de histología animal*, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Underwood, A.J. & M.J. Keough. 2001. Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. In: M. Hay, S. Gaines & M. Bertness (eds.) *Marine Community Ecology*. Sinauer Association, Sunderland, pp. 183-200.
- Valdes-Gonzalez A., P. Flores-Rodriguez, R. Flores-Garza & S. Garcia-Ibanez. 2004. Molluscan communities of the rocky intertidal zone at two sites with different wave action on Isla La Roqueta, Acapulco, Guerrero, Mexico, *Journal of Shellfish Research*, 23(3): 875-880.
- Varpe, O., C. Jorgensen, G.A. Tarling & O. Fiksen. 2007. Early is better: seasonal egg fitness and timing of reproduction in a zooplankton life-history model. *Oikos*, 116: 1331-1342.
- Vasconcelos P., B. Lopes, M. Castro & M.B. Gaspar. 2008. Gametogenic cycle of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* (Gastropoda: Muricidae) in the Ria Formosa lagoon (Algarve coast, southern Portugal). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82: 321-329.
- Vasconcelos, P., P. Moura, C.M. Barroso & M.B. Gaspar. 2012. Reproductive cycle of *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae) in the Ria Formosa lagoon (southern Portugal). *Aquatic Biology*, 16: 69-83. doi: 10.3354/ab00434.

- Vasconcelos, P., I.H. Gharsallah, P. Moura, N. Zamouri-Langar, A. Gaamour, H. Missaoui, O. Jarbout & M.B. Gaspar. 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*, 2012(8): 141-153.
- Vega, A.J. y A. González. 2002, Moluscos del Pacífico Veragüense, parte II (Gasteropoda), *Biología 2. Tecnociencia* 4(1):23-45.
- Velasco, L.A., 2013. Esfuerzo reproductivo en moluscos: Una revisión. *Revista Intrópica* 8: 87-97.
- Vélez-Arellano, N., L.E. Mendoza-Santana, E. Ortiz-Ordóñez y S.A. Guzmán del Proó. 2011. Ciclo gonádico de *Tegula aureotincta* (Mollusca: Gastropoda) en Bahía Asunción, Baja California Sur, México. *Hidrobiológica* 21(2): 178-184.
- Velleman, P.F., 1980. Definition and comparison of robust nonlinear data smoothing algorithms. *Journal of the American Statistical Association*, 75: 609-615.
- Velleman P.F. y D.C. Hoaglin, 1981. *Applications, Basics, and Computing of Exploratory Data Analysis*, Duxbury Press, p. 41-63.
- Verzani, J. 2014. *Using R for Introductory Statistics*. 2a. ed. CRC Press, Boca Ratón, FL. EUA: 502 p.
- Vigliola, L. & M.G. Meekan, 2009. 6. The back-calculation of fish growth from otoliths. In: Green, B.S. (Ed.) *Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries 11*. DOI 10.1007/978-1-4020-5775-5_6. Springer Science+Business Media B.V. 2009.
- Villegas-Maldonado, S., E. Neri-García, R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez, P. Flores-Rodríguez y D.G. Arana-Salvador. 2007. Datos preliminares de la diversidad de moluscos para el consumo humano que se expenden en Acapulco, Guerrero. Pp 57-59. En: *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Rios-Jara, E., M.C., Esqueda-González y C.M. Galván-Villa (eds). Universidad de Guadalajara, México. 299 p.
- Webber, H.H. & A.C. Giese, 1969. Reproductive cycle and gametogénesis in the black abalone *Haliotis cracherodii* (Gastropoda: Prosobranchia). *Marine Biology* 4: 152-159.
- Wilbur, K.M. y G. Owen. 1964, Growth in K.M. Wilbur y C.M. Yonge, (Eds.) *Physiology of Mollusca. Volume 1*: 211-242, Academic Press, Nueva York, E.U.A.

- Willis, S. y J. Cortés. 2001. Mollusks of Manuel Antonio National Park, Pacific Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, **49**(Supl. 2): 25-36.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall. *Fish and Fisheries Series 1*:159-195.
- Zabala, M. S. 2012. Ecología trófica, crecimiento y reproducción en el gasterópodos *Adelomelon ancilla* en el Golfo de Nuevo. Tesis Doctoral. Biblioteca Digital de la facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 202.
- Zullinger, E.M., R.E. Ricklefs, K.H. Redford & G.M. Mace, 1984. Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *Journal of Mammalogy*, **65**(4): 607-636.

Research Article

Reproductive cycle of *Hexaplex princeps* (Broderip, 1833) from one artisanal fishery at the southern coast of Mexico

Verónica Mitsui Saito-Quezada^{1,2}, Esther Uría-Galicia³, José Luis Gómez-Márquez⁴, Ana Bertha Villaseñor-Martínez⁵, Ma. De Lourdes Jiménez-Badillo⁶ & Isaías Hazarmabeth Salgado-Ugarte²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, FES Zaragoza, UNAM, Iztapalapa, 09230, Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrado, Coyoacán, México

²Laboratorio de Biometría y Biología Pesquera, FES Zaragoza, Iztapalapa, México

³Laboratorio de Histología, Departamento de Morfología, ENCB, IPN, Santo Tomás, México

⁴Laboratorio de Limnología, FES Zaragoza, Iztapalapa, México

⁵Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Ciudad de México, México

⁶Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Veracruz, México

Correspondence author: Verónica Mitsui Saito-Quezada (mitsuisaito@gmail.com)

ABSTRACT. The reproductive cycle of the gastropod *Hexaplex princeps* (Broderip, 1833) from Puerto Ángel was studied through gonadal histology during two annual periods. The sex proportion for the total collected individuals was not statistically different from parity although most of the time the number of males was slightly larger than that of females, which only outnumbered males during the spawning season. The histological analysis of gonad sections permitted to establish six maturity stages for females: 1 Initial oogenesis, 2 Previtellogenic maturity, 3 Vitellogenic maturity, 4 Maturity, 5 Spawning, 6 Resting, and five for males: 1 Initial spermatogenesis, 2 Maturity, 3 Spawning, 4 Onset of the rest, 5 Resting. Monthly variations in the gonad maturation stages showed that *H. princeps* has an annual reproductive cycle with a long period of gonadal activity. The spawning season comprised from November to March (females) and from December to March (males) with peaks of activity for both sexes in January. Resting periods of females comprised from March to October and for males May and June. Thus the reproductive events were related to high Chlorophyll concentrations which in turn are due to the upwelling processes resulting from the winds during winter months (November to March). This study provides baseline information that may serve to establish measures for adequate exploitation and for aquaculture implementation of this species in the future.

Keywords: *Hexaplex princeps*, reproductive cycle, sexual proportion, histological analysis, maturity scales.

INTRODUCTION

Marine mollusks constitute one of the more important world fisheries representing around 10% of the total value and quantity (FAO, 2016). These invertebrates have been exploited since ancient times. Moreover, recent studies suggest that the omega fatty acids, including docosahexaenoic acid (DHA), are key to brain health and most likely helped to drive the evolution of the modern human brain when hominin ancestors made use of marine shellfish (Marean, 2014). In the world, approximately 720 gastropod species are exploited (Leiva & Castilla, 2002; Elhasni *et al.*, 2013).

In Mexico, the gastropod catch in 2013 has the 19th place with 6,011 ton (SAGARPA, 2015).

The gastropod *H. princeps* has a spiny shell, height from 7.6 to 15.2 cm and whirl count 6 or 9; edge of lip armed with long, hollow and frondlike spines; is gonochoristic and the gonad with the digestive gland occupies the visceral coils (Fretter, 1984); distributes from the Gulf of California to Peru inhabiting moderately shallow waters (Keen, 1971; Morris, 1976). Vega & González (2002) report on the presence of this species in Panama. *Hexaplex princeps* (Broderip, 1833) is captured by several artisanal fisheries of Mexico. According to Landa-Jaime *et al.* (2013) at the Tenacatita

(Jalisco) coral reef, by its size and taste *H. princeps* is observed with less frequency in the subtidal zone although can be found in the reef searching other gastropods as preys. At Acapulco, *H. princeps* is the second major exploited species after *Striostrea prismatica* (Castro-Mondragón *et al.*, 2015). Our observations along the study period suggest that at Puerto Ángel, Oaxaca this species supports around 80 percent of the gastropod catch in the locality and has fishery importance as is consumed by the local tourism and population. Due to the growing demand and increasing value of appreciated species, the artisanal fisheries are continuously expanding and thus, augmenting the artisanal fisheries effort in the world (Defeo & Castilla, 2005). Under this scenario, it is advisable (if not indispensable) to gather baseline biological information that may be used to propose management measures promoting long-term sustainable resource exploitation (Elhasni *et al.*, 2013).

The study of the reproductive processes in marine organisms is a fundamental biological aspect which permits to understand their population dynamics (Underwood & Keough, 2001). The reproductive season is a crucial life-history trait; the proper timing of breeding may be important to provide the offspring with favorable environmental conditions and to influence parental fitness (Varpe *et al.*, 2007; Avaca *et al.*, 2015). The analysis of the reproductive cycle of organisms permits to know the adequate moment and intensity of the capture to avoid the population depletion.

The reproduction of members of the Muricidae family (at which *H. princeps* belongs) has been studied in several instances: the gonad cycle of *Bolinus brandaris* at the South of Portugal (Vasconcelos *et al.*, 2012) and at the South of Tunes (Elhasni *et al.*, 2013). In the Gulf of California, Mexico, Cudney-Bueno *et al.* (2008) carried out observations on the oviposition of the "Black murex" *H. nigritus* whose findings were similar to those made before by Wolfson (1968) for *H. erythrostomus*. In spite of the importance of *H. princeps* as a fishery resource, there is no information on its reproductive cycle. This knowledge gap makes necessary to carry out studies on the biological cycle of this species in order to take adequate management decisions leading towards its sustainable exploitation.

Thus, this study is aimed to investigate the gonad cycle of *Hexaplex princeps*, including aspects such as sexual proportion, gonad maturation, spawning periods and maturity stages variation in relation with the surface temperature and chlorophyll concentrations along two annual cycles at Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico.

MATERIALS AND METHODS

The organisms were obtained from the artisanal fishery with (as possible) monthly periodicity during two annual periods from January 2014 to November 2015. The organisms were caught with the help of two local free divers and the captain of an 8 m length vessel with a 40 HP outboard motor at depths from 5 to 15 m in rocky coast localities at the vicinity of Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico, between 9:00 and 12:00 h local time (Table 1, Fig. 1). The collecting sites were determined each date according to the atmospheric and sea conditions as well as the diver's knowledge on the species available in the zone. Our aim was to have a representative number of specimens from the region to gather the histological information from reproductive organs and tissues.

From the caught organisms, 10 to 15 individuals in the interval from 8 to 12 cm in length, (interval that contained more than 90% of the lengths we collected since 2012) were separated and their shell broken to extract the soft parts which were fixed in formalin 10% prepared with seawater according to Ortiz-Ordóñez *et al.* (2009). Once fixed, the specimens were transported to the Biometry and Fisheries Biology Laboratory of the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM where after 48 h were washed with tap water and preserved in 70% ethylic alcohol. As there are no external characters to distinguish sex, the specimens were dissected to examine and search for the presence or absence of a penis.

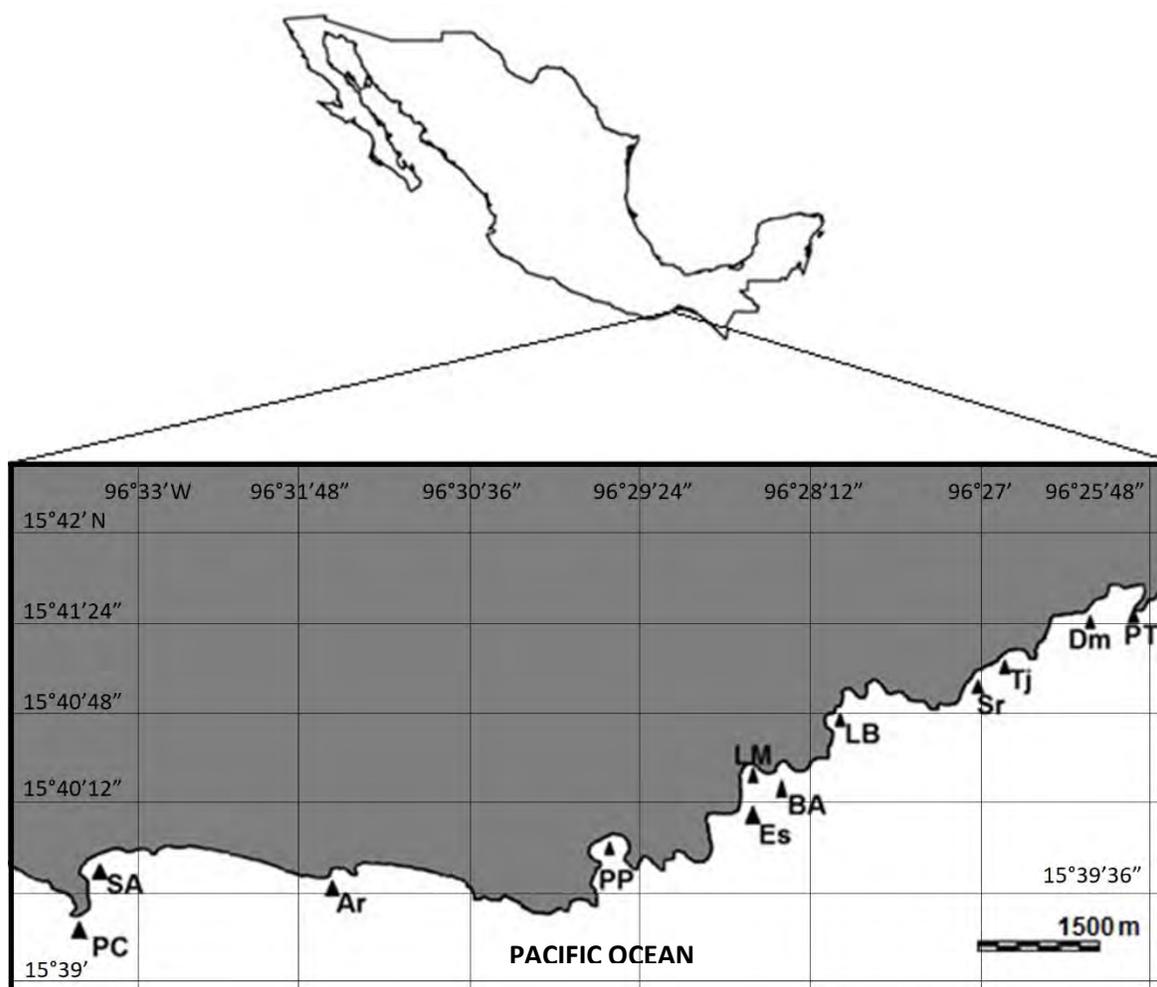
The sexual proportion was analyzed by means of the chi-squared goodness of fit test following the corrected Yates expression (Sokal & Rolf, 1995; Crawley, 2002).

The histological sections were carried out at the Histology Laboratory from the Morphology Department at the Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. The alcohol-preserved specimens were dehydrated following the usual alcohol series (70-100%) and cleared in xylol before being included in paraplast and paraffin. The embedded tissues were sliced into sections of 5 µm thickness using a microtome and mounted over glass slides. The preparations were stained with the Hematoxyline-Eosine method (Uriá-Galicia & Mora-Vázquez, 1996) to facilitate the determination of the gonad development stages. The sections were fixed with Entalan and covered with glass slips. Finally, the preparations were observed and photographed by means of an optical microscope with attached camera.

The surface temperature and chlorophyll of Puerto Ángel data were consulted from the GES DISC-NASA (2016a; 2016b) database. The monthly values were taken from a site in the vicinities of the Puerto Ángel

Table 1. Specimen collection and environmental variables (surface sea temperature and chlorophyll) measure site geositions.

Site	Latitude (N)	Longitude (W)
Punta Cometa (PC)	15°39'35.4"	96°33'16.5"
San Agustinillo (SA)	15°39'48.6"	96°33'01.0"
Playa Panteón (PP)	15°39'56.1"	96°29'27.1"
Aragón (Ar)	15°39'38.2"	96°31'46.8"
Estacahuite (Es)	15°40'04.7"	96°28'54.5"
Bajos de Aceite (BA)	15°40'10.6"	96°28'29.6"
La Mina (LM)	15°40'26.7"	96°28'35.7"
La Boquilla (LB)	15°40'48.3"	96°27'58.4"
Secretario (Sr)	15°41'02.3"	96°27'00.5"
Tijera (Tj)	15°41'20.2"	96°26'26.3"
Dominguillo (Dm)	15°41'35.0"	96°26'02.2"
Playita, Tembo (PT)	15°41'36.1"	96°25'54.3"
Temperature (SST) and chlorophyll (CL)	15°38'44.9"	96°28'45.0"

**Figure 1.** Geographical location of the study area, Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico. The collection sites are indicated: PC: Punta Cometa, SA: San Agustinillo, Ar: Aragón, PP: Playa Panteón, Es: Estacahuite, LM: La Mina, BA: Bajos de Aceite, LB: La Boquilla, Sr: Secretario, Tj: Tijera, Dm: Dominguillo, PT: Playita Tembo.

Bay (Table 1). To assess the statistical significance of the relationships between the maturity stages and the mean values of temperature and chlorophyll, two procedures were employed. In the first place, in order to clarify the pattern showed by the gonad stage percentages a nonlinear resistant smoothing procedure was applied. The preferred smoother was the 4253eh, twice which combines the smooth result of even span running median smoothers (4.2), the resistance of odd running medians (5.3) with end point adjustment (e), the "Hanning" weighted mean smoother (h) and the "re-roughing" (twice) step (Velleman, 1980; Velleman & Hoaglin, 1981; Goodall, 1990; Salgado-Ugarte, 1992, 2017; Salgado-Ugarte & Curts-García, 1992, 1993).

The comparison of the resulting time series data was performed by means of the cross-correlation analysis (Davis, 2002; Beckett, 2013) between the percentages of maturity stages against the temperature and chlorophyll values. Additional cross-correlation analyses among maturity stages were performed too.

RESULTS

A total of 446 individuals, 232 males, and 214 females were analyzed (Table 2) resulting in a sexual male:female proportion of 1.08:1.00 which according to the χ^2 (Yates) test was not significantly different from the 1:1 proportion. No one of the partial samples departed from parity (1:1).

Reproductive cycle

From the 446 captured organisms 250 were analyzed for recognition and characterization of the gonad stages considering the degree of development besides the occurrence and abundance of gametes. The different stages of gonad development were classified as follows: For female six stages were established (Table 2, Fig. 2). Stages 1 initial oogenesis, 2 previtellogenic maturity, 3 vitellogenic maturity, 4 maturity, 5 spawning and finally, 6 resting. For the males, five stages were recognized (Table 3, Fig. 3), 1 initial spermatogenesis, 2 maturity, 3 expulsion, 4 onset of rest, and 5 resting.

Spawning (S5) females of *H. princeps* (Fig. 4) presented large percentages during January (60%), March (67%) and November (67%) of 2014. On the other hand, it is noted that a 100% of the resting stage (S6) was registered in July. The months with larger spawning (S5) percentages during 2015 were January (60%), March (80%) and November (75%) and the months with resting (S6) larger frequency values were April (75%) and July (75%).

Males of *H. princeps* (Fig. 5), presented spawning (S3) stage in January (100%) and March (50%); the reproductive resting stage (S5) occurred in May (60%), June (75%) and July (67%) 2014. The months of 2015 with larger spawning (S3) percentages were January (100%) and March (50%); finally, the months with the larger frequency of resting individuals (S5) were May (60%) and June (75%).

Chlorophyll-*a* concentration and gonad cycle

In 2014, the highest chlorophyll concentrations were observed in January (3.00 mg m⁻³), February (4.00 mg m⁻³), March (2.05 mg m⁻³) and December (2.27 mg m⁻³); in these same months the larger frequency of individuals in the spawning stages (S5 females, S3 males) (Figs. 4-5) was observed. For the same year, low chlorophyll concentrations were recorded in June (0.15 mg m⁻³) and July (1.10 mg m⁻³), months which correspond with the larger frequency of females and males in the resting stages (S6 and S5 respectively) (Figs. 4-5).

In 2015 the high chlorophyll concentrations were observed in January (1.62 mg m⁻³), February (1.23 mg m⁻³), March (1.08 mg m⁻³) and (exceptionally) April (11.89 mg m⁻³); except for April, in all the other months the stage with larger frequency was spawning (S5 and S3 for females and males, respectively) (Figs. 4-5). In the same year, the lower chlorophyll concentrations occurred in July (0.18 mg m⁻³), October (0.18 mg m⁻³) and November (0.19 mg m⁻³). These values were related to the resting stage of females and males (S6 and S5, respectively) (Figs. 4-5).

It is possible that the April 2015 notably high (11.89 mg m⁻³) chlorophyll concentration originated a different pattern, in comparison with that from the same month of the previous year. The resting phase of females (S6) and males (S5) occurred with less frequency and the spawning gonad stage (S5 females and S3 males) extended to June, July, and August (Figs. 4-5).

Temperature and gonad cycle

The lowest registered temperatures occurred in January, (27.48°C), February (27.74°C) and December (27.96°C). In these months it was observed that the spawning females (S6) and males (S3) were those with the highest frequency (Figs. 4-5). The months with the highest temperatures were May (30.70°C), June (31.14°C) and August (30.83°C) which were related to the larger frequency of the resting stages of females (S6) and males (S5) (Figs. 4-5).

The lowest temperatures for 2015 were registered in January (28.04°C), February (27.44°C) and March (28.11°C), which corresponded with the highest fre-

Table 2. Number of individuals by collecting date and site (main); sexual proportion and its statistical significance are included (χ^2 with Yates correction). Site abbreviations according to Table 1.

Collecting data and site (main)	Total	Males	Females	Male:Female proportion	χ^2 (Yates)	P
24/Jan/14 (Es)	93	40	53	1.00 : 1.33	1.55	0.21
21/Feb/14 (Dm)	02	02	0	----- : -----	0.50	0.48
21/Mar/14 (Ar)	26	16	10	1.60 : 1.00	0.96	0.33
25/Apr/14 (PP)	60	33	27	1.22 : 1.00	0.42	0.52
23/May/14 (ML)	53	27	26	1.04 : 1.00	0.00	1.00
15/Aug/14 (PC)	42	25	17	1.47 : 1.00	1.17	0.28
24/Oct/14 (PC)	13	04	09	1.00 : 2.25	1.23	0.27
28/Nov/14 (PT)	57	32	25	1.28 : 1.00	0.63	0.43
21/Dec/14 (Es)	12	07	05	1.40 : 1.00	0.08	0.77
30/Jan/15 (PT)	08	03	05	1.00 : 1.67	0.13	0.72
27/Mar/15 (PP)	07	02	05	1.00 : 2.50	0.57	0.45
30/Apr/15 (PP)	08	05	03	1.67 : 1.00	0.13	0.72
15/May/15 (LM)	08	04	04	1.00 : 1.00	0.13	0.72
12/Jun/15 (SA)	11	06	05	1.20 : 1.00	0.00	1.00
15/Jul/15 (BA)	09	06	03	2.00 : 1.00	0.44	0.50
21/Aug/15 (PP)	09	05	04	1.25 : 1.00	0.00	1.00
25/Sep/15 (PP)	10	05	05	1.00 : 1.00	0.10	0.75
16/Oct/15 (PP)	08	04	04	1.00 : 1.00	0.13	0.72
27/Nov/15 (PP)	10	06	04	1.50 : 1.00	0.10	0.75
Total	446	232	214	1.08 : 1.00	0.65	0.42

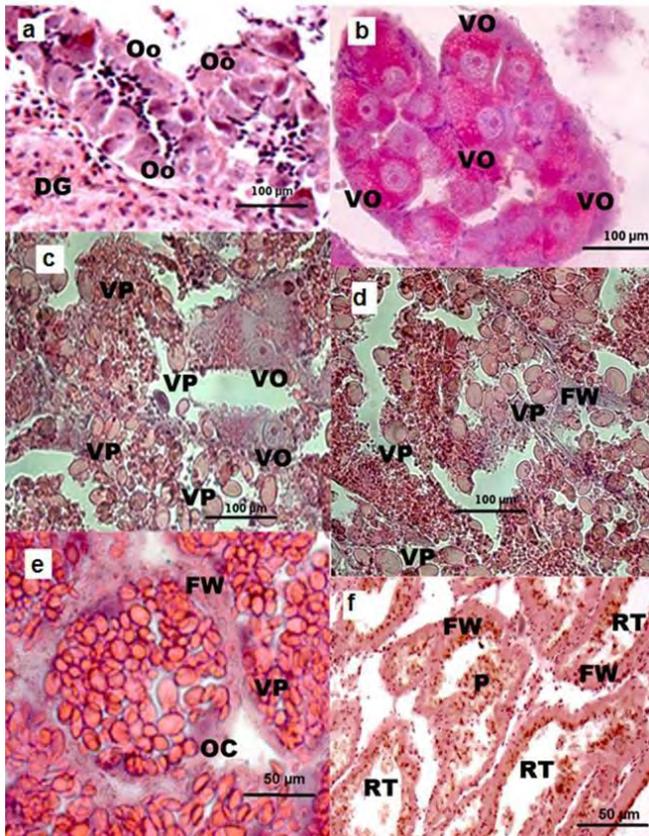


Figure 2. Histological sections of *Hexaplex princeps* females showing ovary stages. a) initial oogenesis (20x), b) previtellogenic mature (10x), c) vitellogenic mature (20x), d) mature (10x), e) spawning (10x), f) resting (10x). Oo: oogonia, Oc: oocytes, DG: digestive gland, CT: connective tissue, PV: vitelline platelets, PvO: previtellogenic oocytes, VO: vitello-genic oocytes, FW: follicular wall, RO: residual oocytes, P: phagocytes.

Table 3. Characterization of gonad development stages for females of *Hexaplex princeps*.

Stage 1 initial oogenesis (S1)	Occurrence of developing ovogonia and oocytes, thick follicle walls
Stage 2 previtellogenic maturity (S2)	Oocytes full of yolk granules; in some oocytes, the nucleus and nucleolus are observed; follicles completely mature full of oocytes.
Stage 3 vitellogenic maturity (S3)	Follicles with thin walls and developing oocytes; yolk granules are observed and yolk platelets appear.
Stage 4 maturity (S4)	Follicles full of yolk granules and platelets; thin follicle walls.
Stage 5 spawning (S5)	Light in the follicles is observed; follicles partially empty; follicle walls thin with some remnant oocytes.
Stage 6 resting (S6)	Some resting follicles besides cells or phagocytes in thick follicle walls; conspicuous conjunctive tissue.

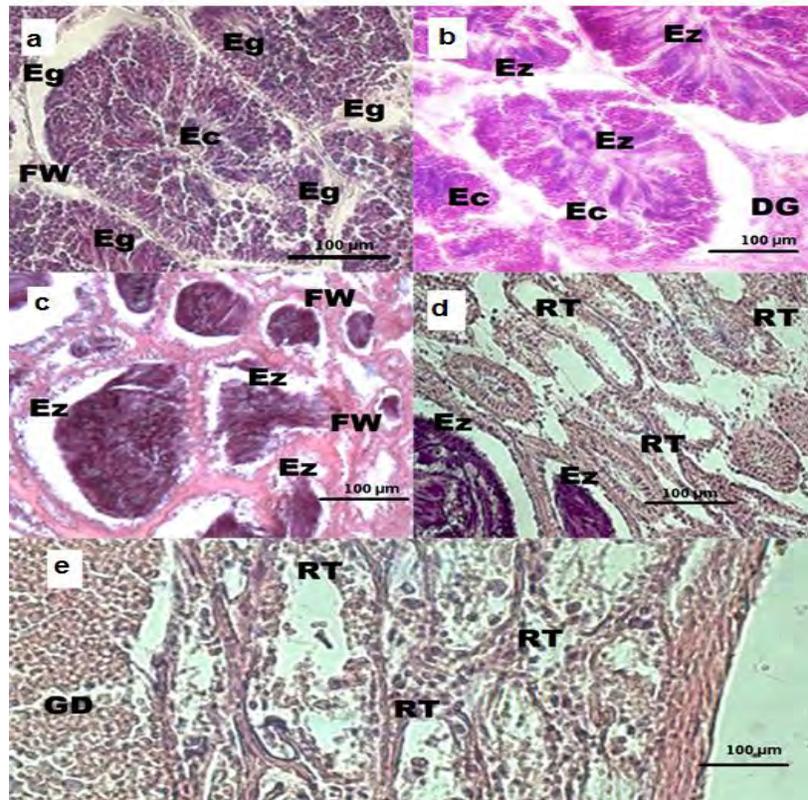


Figure 3. Histological sections of *Hexaplex princeps* males showing testis stages. a) initial spermatogenesis (50 µm), b) mature (100 µm), c) spawning (10x), d) onset of rest (100 µm), e) resting (50 µm). Eg: spermatogonia, Ec: spermatocytes, Ez: spermatozoa, RS: residual spermatozoa, DG: digestive gland, CT: connective tissue, P: phagocytes.

quencies of female and male in the spawning stage (S5 and S3, respectively). The months with the larger temperature values were August (31.19°C) and September (31.24°C). In these months female stage 4 (mature), 5 (spawning) and 6 (resting) were observed with 25, 25 and 50% respectively; the male stages were 3 (spawning) and 4 (end of spawning, onset of the rest) (50 and 30 % respectively) and in September a 35% of stage 2 (maturity), 25% of stage 3 (spawning) and 40% of stage 5 (resting) were observed.

Smoothing and cross-correlation

To describe in more detail the variation and relationships of the reproduction stages and the environmental variables (surface sea temperature and chlorophyll concentrations) along the study period, the smoothed frequency of the reproductive stages were analyzed by cross-correlation. It can be seen easily (Fig. 6) that during the cool months of the year the females mature (S4) from October to February and spawn (S5)

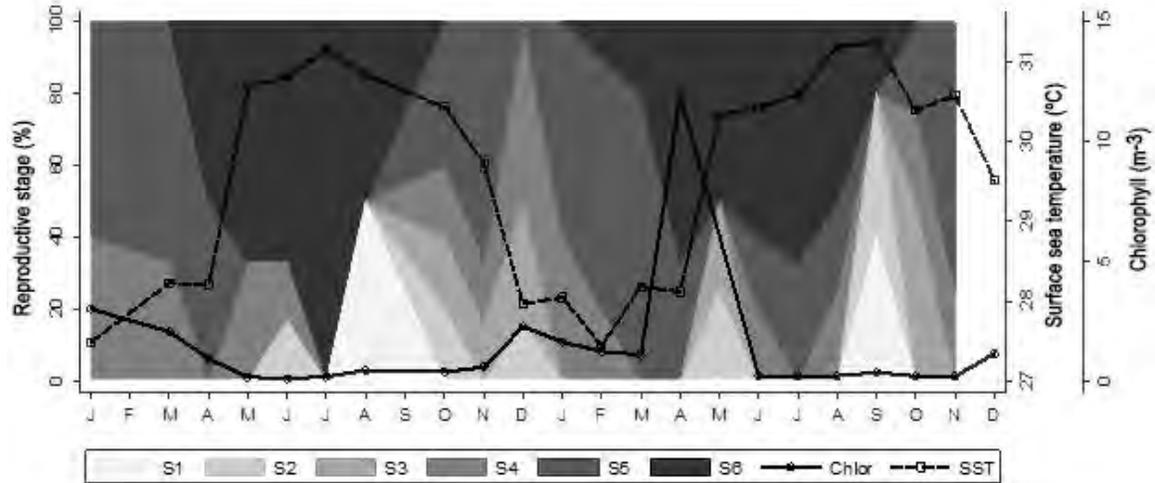


Figure 4. Gonad stage frequency 2014-2015 for *H. princeps* females by sampling date. Chlorophyll concentration (mg m^{-3}) and Surface Water Temperature ($^{\circ}\text{C}$) values are shown.

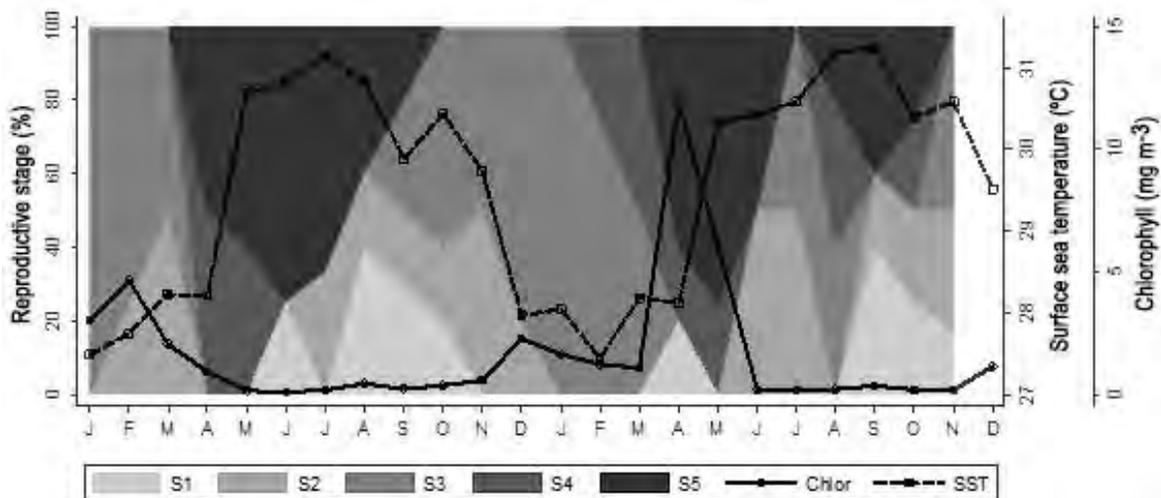


Figure 5. Gonad stage frequency 2014-2015 for *H. princeps* males by sampling date. Chlorophyll concentration (mg m^{-3}) and temperature ($^{\circ}\text{C}$) values are included.

from October to March. During 2015 the spawning period lasted longer than the previous year. Very clearly, the females are in reproductive rest (S6) during the warmer half of the year (April to August). The cross-correlation of the series shows a significant positive trend between S4 and S5 stages synchronically and an inverse correlation with 4-5 months lag between spawning (S5) and rest (S6).

The males seem to mature (S2) early (July) but the trend is clear from September to January (Fig. 7). The spawning males (S3) occur from October to February. Similarly, than females, males attain the reproductive rest stage (S5) from April to August, during the more warm months.

The cross-correlograms show a direct relationship lagged 2 months between S2-S3 (maturity, spawning stage) and a 6 month lagged high cross-correlation between spawning (S3) and resting (S5) males, corroborating significantly the above statements.

The spawning (S5) females showed a clear opposite (negative) correlation with the surface sea temperature values with a lag of six months, and concordant (positive) cross-correlation with chlorophyll concentration with no lag (Fig. 8). In Figure 9 it is possible to see that, as the females, spawning (S3) males had negative cross-correlation values with SST values (lagged around seven months), and positive with chlorophyll (1-month lag). In contrast with the former

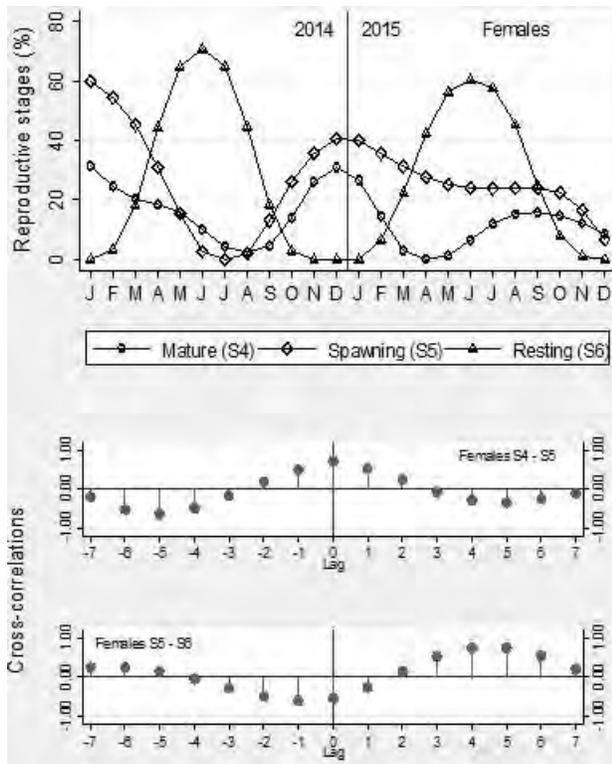


Figure 6. The smoothed frequency of the female reproductive stages along the study period and cross-correlation correlograms for mature-spawning (S4-S5) and spawning-resting (S5-S6) reproductive stages comparison.

trends, the resting females (S6) showed positive cross-correlations (lagged two months) with SST and negative relationship (with a lag of seven months) with the chlorophyll concentrations (Fig. 10). In a similar way as resting females, males in reproductive rest stage (S5) showed a direct trend with SST (lagged one or two months) and the opposite of the chlorophyll values (a lag of seven months) (Fig. 11). A resume of the cross-correlations significances is included in Table 5.

DISCUSSION

The sex proportion of *H. princeps* from Puerto Ángel was found to be statistically balanced with a slight preponderance of males during the warmer months of the year. These findings correspond with the study of Vasconcelos *et al.* (2008) who reported a balanced sex ratio and males dominating among smaller individuals of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* in the Ria Formosa Lagoon in Portugal. This is contrary to the unbalanced sex ratio reported by Elhasni *et al.* (2013) for *Bolinus brandaris* (another Muricid) in Tunisia where females surpassed males, mainly during the repro-

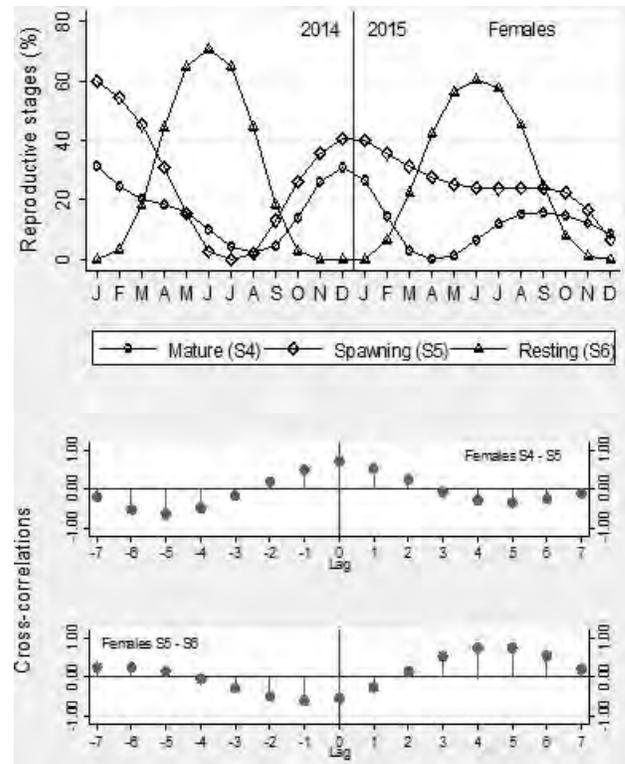


Figure 7. The smoothed frequency of the male reproductive stages along the study period and cross-correlation correlograms for mature-spawning (S2-S3) and spawning-resting (S3-S5) reproductive stages comparison.

duction period. Although not significant, at Puerto Ángel in the cold months (January 2014 and January, March 2015), where the reproductive event occurs, the number of females was larger than that of males which may be associated with the reproductive behavior of this species as the females tend to aggregate for oviposition.)

The histological examination of the gonads of *Hexaplex princeps* of Puerto Ángel permitted to characterize six stages of maturity development in females (Table 3) and five for the males (Table 4). Although there are no previous reports on the histological maturity stages for *H. princeps*, the stages characterized in the present study for the females correspond closely to those suggested by Vasconcelos, *et al.* (2008) for *H. trunculus* from Portugal. For the male maturity and based on our observations of the histological sections we consider that only five stages are enough to describe the spermatogenic cycle.

Comparing both sexes, the coincident months with spawning and expulsion were January, April, May, October, and November, and the months with the larger frequency of resting individuals were June and July. In

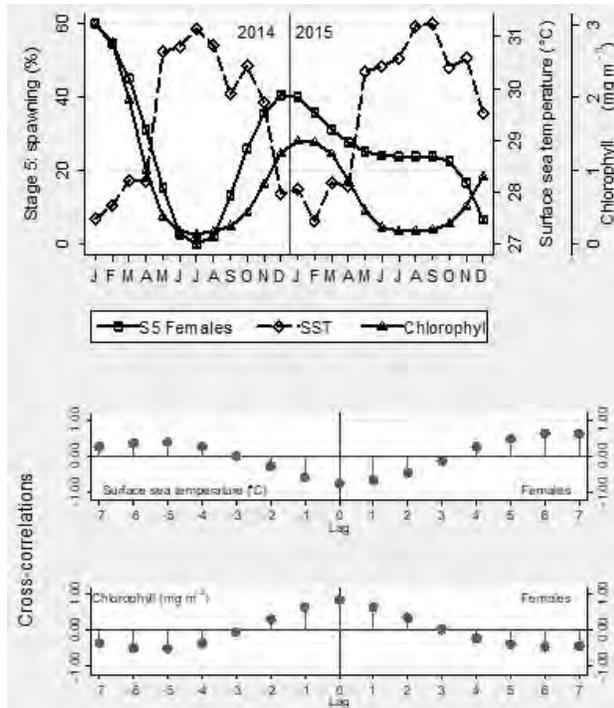


Figure 8. The smoothed frequency of spawning females (S5), surface sea temperature (SST) and chlorophyll concentration (CL) along the study period and cross-correlation correlograms for S5-SST and S5-CL comparison.

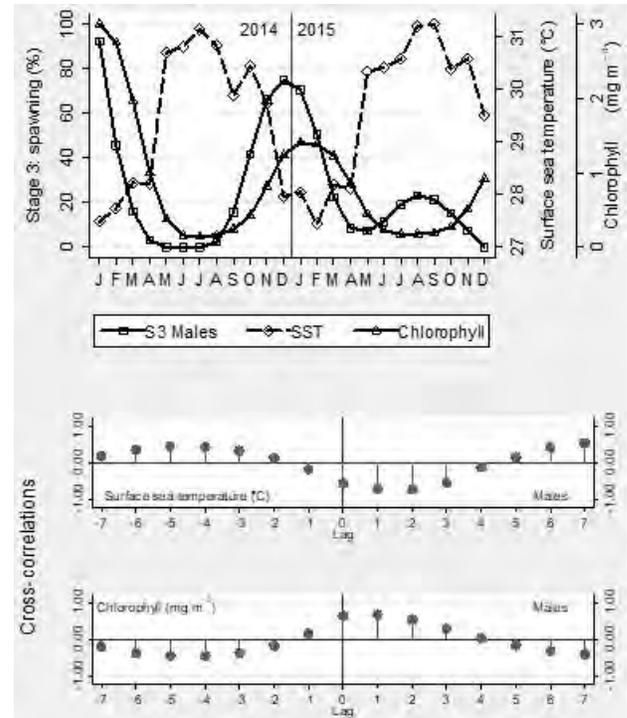


Figure 9. The smoothed frequency of spawning males (S3), surface sea temperature (SST) and chlorophyll concentration (CL) along the study period and cross-correlation correlograms for S3-SST and S3-CL comparison.

Table 4. Characterization of gonad development stage for males of *Hexaplex princeps*.

Stage 1 initial spermatogenesis (S1)	Follicles active, developed with immature cells; small separated follicles with numerous immature cells (spermatogonia and spermatocytes), thick follicle walls.
Stage 2 maturity (S2)	Follicles utterly full with a greater quantity of spermatozooids, spermatogonia, spermatocytes, and spermatids.
Stage 3 spawning (S3)	Mature spermatozooids in expulsion, ciliated cylindrical epithelium with foldings.
Stage 4 onset of rest (S4)	Some follicles in expulsion; empty and resting follicles are observed.
Stage 5 resting (S5)	Empty follicle lumen; resting follicles due to the expulsion of spermatozooids are observed; conspicuous conjunctive tissue.

this way, it is possible to recognize a period of spawning and expulsion from November to March with pikes in January and February. The resting period of females occurred from March to October, with peaks in July (2014) and April-July (2015) and the males presented high resting frequency values in June (2014) and May (2015). This not corresponds to the reproduction times reported by Baqueiro-Cárdenas *et al.* (1983) for *H. erythrostomus* from Bahía Concepción, Baja California Sur who establish the reproductive events during the warmer months (May to July), though the highest temperature of 28°C of the Bahía Concepción surface water temperature corresponds with the cooler temperatures of Puerto Ángel. The temperature is one of the external environmental factors

most important that affects molluscan reproduction and in the case of *H. princeps*, for both sexes, the spawning and expulsion stages occurred at relatively low temperatures and the resting period at warmer temperatures.

Chlorophyll concentrations have a direct relationship with the development of gonads as this process demands high energetic quantities that must be obtained from the eaten food extracted from the environment or from reserves previously accumulated or from both (Fretter, 1984; García-Domínguez *et al.*, 2008). *H. princeps* is a predator gastropod that depends on the energy obtained from its preys. So, during 2014 for the females it was noted that when the chlorophyll

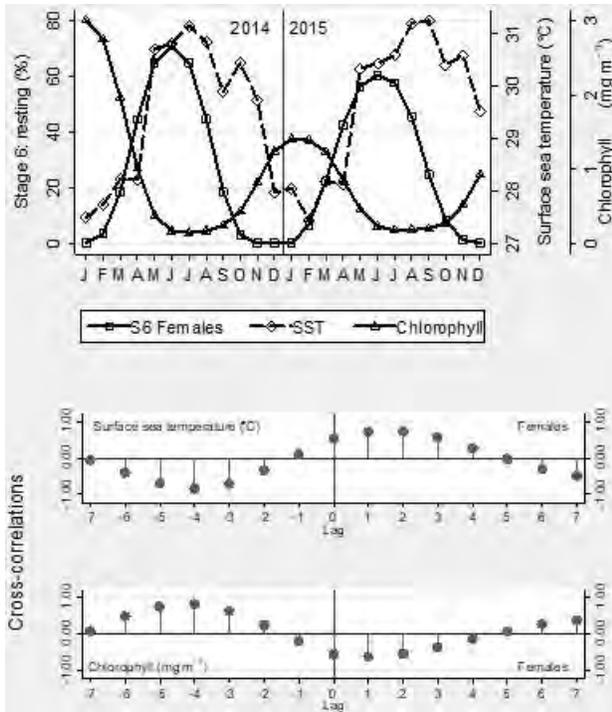


Figure 10. The smoothed frequency of resting females (S6), surface sea temperature (SST) and chlorophyll concentration (CL) along the study period and cross-correlation correlograms for S6-SST and S6-CL comparison.

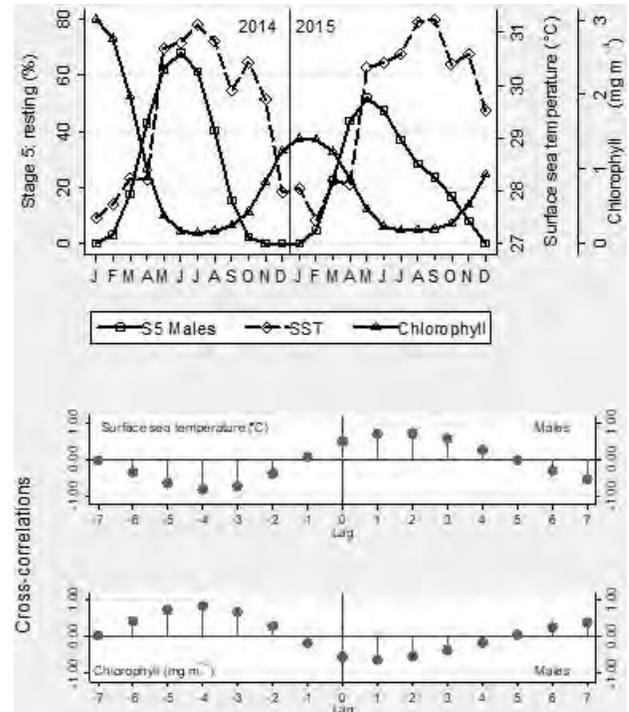


Figure 11. The smoothed frequency of resting males (S5), surface sea temperature (SST) and chlorophyll concentration (CL) along the study period and cross-correlation correlograms for S5-SST and S5-CL comparison.

Table 5. Cross-correlation analysis results resume: Sex, sequences compared, time lag (month), cross-correlation and significance values.

Sex	Sequence	Lag	Cross-correlation	P-value
Females	S4-S5	0	0.7144	0.0001
	S5-S6	4	0.7525	0.0000
Males	S2-S3	2	0.4165	0.0182
	S3-S5	5	0.7192	0.0000
Females	S5-SST	6	0.6278	0.0001
	S5-CL	0	0.8442	0.0000
Males	S3-SST	7	0.5366	0.0013
	S3-CL	1	0.6835	0.0000
Females	S6-SST	2	0.7281	0.0000
	S6-CL	-4	0.8384	0.0000
Males	S5-SST	2	0.7159	0.0000
	S5-CL	-4	0.8467	0.0000

concentrations are high, maturity and spawning stages present a higher occurrence percentage and when the concentrations are low the most frequent gonad stages is resting. For the males, when the chlorophyll concentrations were high, the most frequent gonad stages was the expulsion and when low concentrations occurred, the most frequent gonad stages was resting. In 2015 chlorophyll concentrations were very variable

having high values from January to March and an increment in November corresponding with larger percentages of spawning females and expelling males. However, an anomalous high peak of chlorophyll concentration occurred in April when, unlike the same month from 2014, could have caused the reduction of the resting stage and oogenesis and spermatogenesis occurred as indicated by the spawning stage. Therefore,

the periods with large chlorophyll availability coincide with the gonad development. *H. princeps* tends to reproduce when the phytoplankton population is blooming, so its offspring could have a higher probability of survival due to food abundance (Varpe *et al.*, 2007; Avaca, *et al.*, 2015).

In relation to temperature is worth to mention that along the period of study there were not detected water temperature differences between surface-bottom lectures. The direct explanation for this finding is that the rocky coast localities where the individuals of *H. princeps* were collected are places very energetic under the effects of strong wave action, precisely the zones inhabited by this organism (Keen, 1971; Morris, 1976).

In this study, the predominance of reproductive stages occurred during the winter months under relatively colder temperatures. As noted before, the reproduction of the related species *H. erythrostomus* in the Gulf of California happened when the water temperature was around 28°C (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 1983) similar to the January surface temperatures of Puerto Ángel.

From October to April and maxima during the period November to February in the region, the blowing winds, known as the "Tehuano", originate upwelling and water vertical mixing having higher chlorophyll concentrations (Barton *et al.*, 1993; Trasviña & Barton, 1997). This water mixing process promotes spawning, breeding, and feeding of the aquatic species (Alejo-Plata, 2012). Thus, it is possible that the food availability is the main factor affecting the onset of reproduction of *H. princeps* in this region.

On the other side, we would like to mention that the smoothing technique applied to the maturity stage frequencies allow distinguishing in a clearer way the subjacent pattern of the reproductive cycle. With the availability of long data records, it is possible to use statistical techniques aimed at the analysis of time series, making possible to assess the significance of the observed behaviors. From this, it can be stated that *H. princeps* mature and spawn during the cold months of the year (October to March) and rest its reproduction during the warm part of the year (May to August). It was observed a positive correlation with the quantity of food (indirectly indicated by the chlorophyll concentrations) and in all the cases the leads and lags of the variables can be determined (Beckett, 2013).

This is the first study on the reproductive cycle of *H. princeps* in the region and present baseline information for i) potential management measures, in particular, the knowledge of the timing of spawning season, ii) assessment of aquaculture potential. More research on the subject is needed.

ACKNOWLEDGMENTS

We express our thankfulness to the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, and CONACyT for their support. Without the help of the local divers Manolo Jarquín, Primitivo Herrera Ordóñez and Captain "Beto" (Abraham Reyes López), the collection of specimens would not have been possible. We are grateful to Dr. Erika Rosales Cruz for her help with the histological photographs and to the Central de Instrumentación de Microscopía, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. This research received support from Dirección del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) under the programs PAPIME (PE206213) and (partially) PAPIIT (IG201215). Besides, we received support from the Carrera de Biología at the Facultad de Estudios Superiores (FES) Zaragoza, UNAM. Lastly, we would thank all the students and colleagues of the Laboratorio de Biometría y Biología Pesquera, FES Zaragoza, UNAM.

REFERENCES

- Alejo-Plata, M. del C. 2012. Biología del dorado *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) y sus implicaciones para la pesquería artesanal del Pacífico Sur de México. Tesis de Doctorado, Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 234 pp.
- Avaca, M.S., P. Martín, S. van der Molen & M. Narvarte. 2015. Comparative study of the female gametogenic cycle in three populations of *Buccinanops globulosus* (Caenogastropoda: Nassariidae) from Patagonia. *Helgoland Mar. Res.*, 69: 87-99.
- Baqueiro-Cárdenas, E., J.A. Massó-Rojas & A. Vélez-Barajas. 1983. Crecimiento y reproducción de una población de caracol chino *Hexaplex erythrostomus* (Swainson, 1831) de Bahía Concepción, B.C.S. *Cienc. Pesq.*, 4: 19-31.
- Barton, D.E., M.L. Argote, J. Brown, M.P. Kosro, M. Lavin, J.M. Robles, R.L. Smith, A. Trasviña & H.S. Vélez. 1993. Super squirt: dynamics of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Oceanography*, 6: 23-30.
- Beckett, 2013. Introduction to time series using stata. Stata Press, College Station, 443 pp.
- Castro-Mondragón, H., R. Flores-Garza, J.L. Rosas-Acevedo, P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez, A. Valdéz-González. 2015. Escenario biológico pesquero y socio-económico de la pesca ribereña de moluscos en Acapulco. *Rev. Iberoam. Cienc.*, 2(7): 7-23.
- Crawley, M.J. 2002. Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus. John Wiley & Sons, Chichester, 184 pp.

- Cudney-Bueno, R., R. Prescott & O. Hinojosa-Huerta. 2008. The black murex snail, *Hexaplex nigritus* (Mollusca, Muricidae), in the Gulf of California, Mexico. I. Reproductive ecology and breeding aggregations. *Bull. Mar. Sci.*, 83(2): 299-313.
- Davis, J.C. 2002. *Statistics and data analysis in geology*. John Wiley & Sons, Nueva York, 638 pp.
- Defeo, O. & J.C. Castilla. 2005. More than one bag for the world fishery crisis and keys for co-management successes in selected artisanal Latin American shellfisheries. *Rev. Fish. Biol. Fish.*, 15: 265-283.
- Elhasni, K., P. Vasconcelos, M. Ghorbel & O. Jarbout. 2013. Reproductive cycle of *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae) in the Gulf of Gabès (southern Tunisia), *Aquat. Biol.*, 16: 69-83.
- Food and Agricultural Organization (FAO). 2016. *The estate of world fisheries and aquaculture (SOFIA)*. United Nations Food and Agricultural Organization, Roma. [<http://www.fao.org/3/a-i5555e.pdf>].
- Fretter, V. 1984. Prosobranchs. In: A.S. Tompa, H.H. Verdonk & J. Van Der Biggelaar (eds.). *The Mollusca: reproduction*. Academic Press, London, Vol. 7: 1-45.
- Goodall, C. 1990. A survey of smoothing techniques. In: J. Fox & J.S. Long (eds.). *Modern methods of data analysis*. Sage publications, Newbury Park, pp. 58-125.
- García-Domínguez, F.A., A. De Haro-Hernández, A. García-Cuellar, M. Villalejo-Fuerte & S. Rodríguez-Astudillo. 2008. Ciclo reproductivo de *Anasara tuberculosa* (Sowerby, 1833) (Arcidae) en Bahía Magdalena, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 43(1): 143-152.
- Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center, National Aeronautics and Space Administration (GES DISC - NASA). 2016a. 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/>]. Reviewed: 1 June 2016.
- Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center, National Aeronautics and Space Administration (GES DISC - NASA). 2016b. 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.
- Keen, A.M. 1971. *Sea shells of tropical West America (Marine mollusks from Baja California to Peru)*. Stanford University Press, Stanford California, 632 pp.
- Landa-Jaime, V., E. Michel-Morfin, J. Arciniega-Flores, S. Castillo-Vargasmachuca & M. Saucedo-Lozano. 2013. Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Rev. Mex. Biodivers.*, 84: 1121-1136.
- Leiva, G.E. & J.C. Castilla. 2002. A review of the world marine gastropod fishery: evolution of the catches, management and the Chilean experience. *Rev. Fish Biol.*, 11: 283-300.
- Marean, C.W. 2014. The origins and significance of coastal resource use in Africa and Western Eurasia. *J. Hum. Evol.*, 77: 17-40.
- Morris, A.P. 1976. *A field guide to Pacific coast shells including shells of Hawaii and the Gulf of California*. Houghton Mifflin Company, Boston, 176: 57 pp.
- Ortíz-Ordoñez, E., E.L. Mendoza-Santana, J. Belmar-Pérez & T. Padilla-Benavides. 2009. Histological description of the male and female gonads in *Tegula eiseni*, *T. funebraris*, *T. aureotincta*, *T. gallina* and *T. regina*, from Bahía Tortugas BCS., Mexico. *Int. J. Morphol.*, 27(3): 691-697.
- Salgado-Ugarte, I.H. 1992. *El análisis exploratorio de datos biológicos. Fundamentos y aplicaciones*. Marc Ediciones y E.N.E.P. Zaragoza, UNAM, México, 243 pp.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2017. *Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque biométrico*. DGAPA y FES Zaragoza UNAM, México, 299 pp.
- Salgado-Ugarte, I.H. & J. Curts-García. 1992. sed7: resistant smoothing using Stata. *Stata Technical Bulletin* 7: 8-11. Reprinted in *Stata Technical Bulletin Reprints*, College Station, TX: Stata Press, 2: 99-103.
- Salgado-Ugarte, I.H. & J. Curts-García. 1993. sed7.2: Twice reroughing procedure for resistant nonlinear smoothing. *Stata Technical Bulletin* 11: 14-16. Reprinted in *Stata Technical Bulletin Reprints*, College Station, TX: Stata Press, 2: 108-111.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). 2015. *Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2013 de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca*, México D.F., 299 pp.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman & Co., New York, 887 pp.
- Trasviña, A. & E.D. Barton. 1997. Los Nortes del Golfo de Tehuantepec: dinámica del océano costero. In: M.F. Lavin. (ed.). *Contribuciones a la oceanografía física en México*, Monografía N°3, Unión Geofísica Mexicana, pp. 25-46.
- Uría-Galicia, E. & C. Mora-Vázquez. 1996. *Apuntes para el curso teórico práctico de histología animal*. Instituto Politécnico Nacional, México, 277 pp.
- Underwood, A.J. & M.J. Keough. 2001. *Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in*

- recruitment of intertidal organisms. In: M. Hay, S. Gaines & M. Bertness (eds.) Marine community ecology, Sinauer Association, Sunderland, pp. 183-200.
- Varpe, O., C. Jorgensen, G.A. Tarling & O. Fiksen. 2007. Early is better: seasonal egg fitness and timing of reproduction in a zooplankton life-history model. *Oikos*, 116: 1331-1342.
- Vasconcelos, P., B. Lopes, M. Castro & M.B. Gaspar. 2008. Gametogenic cycle of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* (Gastropoda: Muricidae) in the Ria Formosa lagoon (Algarve coast, southern Portugal). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 82: 321-329.
- Vasconcelos, P., P. Moura, C.M. Barroso & M.B. Gaspar. 2012. Reproductive cycle of *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae) in the Ria Formosa lagoon (southern Portugal). *Aquat. Biol.*, 16: 69-83. doi: 10.3354/ab00434.
- Vega, A.J. & A. González. 2002. Moluscos del Pacífico Veraguense. Parte II (Gastropoda). *Tecnociencia*, 4(1): 23-45.
- Velleman, P.F. 1980. Definition and comparison of robust nonlinear data smoothing algorithms. *J. Am. Statist. Assoc.*, 75(371): 609-615.
- Velleman, P.F. & D.C. Hoaglin. 1981. Applications, basics, and computing of exploratory data analysis. Duxbury Press, Boston, pp. 41-63.
- Wolfson, F.H. 1968. Spawning notes. I. *Hexaplex erythrostomus*. *Veliger*, 10(3): 292.

Received: 12 December 2016; Accepted: 4 September 2017