
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



MÉTODOS DE DETERMINACIÓN DE LA EDAD Y CRECIMIENTO EN MOLUSCOS MARINOS (bivalvos y gasterópodos): INVESTIGACIÓN DOCUMENTAL.

TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
P R E S E N T A
MARIA IRMA CARDENAS ORTEGA
GUADALAJARA, JAL., DICIEMBRE 1993



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Expediente

Número

Sección

C. MA. IRMA CARDENAS ORTEGA

P R E S E N T E . -

Manifiestamos a usted, que con esta fecha ha sido aprobado el tema de tesis "METODOS DE DETERMINACION DE LA EDAD Y CRECIMIENTO EN MOLUSCOS MARINOS (bilvalvos y gasterópodos): INVESTIGACION DOCUMENTAL" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado Director de dicha Tesis el M. en C. Fabios Cupul Magaña .

A T E N T A M E N T E

"PIENSA Y TRABAJA"

Guadalajara, Jal., 7 de Septiembre de 1993

EL DIRECTOR

DR. EULOGIO PIMENTA BARRIOS



FACULTAD DE
CIENCIAS BIOLÓGICAS

EL SECRETARIO

M. EN C. MA. GEORGINA GUZMAN GODINEZ

c.c.p.- El M.en C. Fabio Cupul Magaña Director de Tesis.-pte.

c.c.p.- El expediente del alumno

EPB/MGGG/cglr.

Al contestar este oficio cítese fecha y número

C. Dr. Eulogio Pimienta Barrios

Director de la Facultad de Ciencias Biológicas
de la Universidad de Guadalajara

P R E S E N T E.

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el (la) Pasante MARIA IRMA CORDERAS BOTEGA código número 78054963 con el título Métodos de esterminación de la caña y crecimiento en moluscos marinos (bivalves y gasterópodos): Investigación documental. consideramos que reúne los méritos necesarios para la impresión de la misma y la realización de los exámenes profesionales respectivos.

Comunicamos lo anterior para los fines a que haya lugar.

A T E N T A M E N T E

Guadalajara, Jal. a 29 de Noviembre 1993

EL DIRECTOR DE TESIS

José Fabián Geraña Jupul Magaña.

SINODALES

1. Biol. Rosa María Chávez Dagostino
Nombre completo

[Firma]
Firma

2. Biol. Francisco de Asis Silva Batiz
Nombre completo

[Firma]
Firma

3. Biol. Hector Romero Rodríguez.
Nombre completo

[Firma]
Firma

Dedico esta Tesis a:

A mis padres: Guillermo y Maria Alicia, que son lo más preciado que la vida me ha concedido y por todo lo que me han dado a lo largo de mi vida.

A mis hermanos: José Angel, Guillermo, Alejandro, Araceli, Roberto, Raúl, Oscar Arturo y Maria Alicia, quienes siempre han estado junto a mi cuando más los he necesitado, espero poder hacer por ellos lo mismo siempre.

A todos ellos Dios los bendiga.

Agradezco:

A mi Director de Tesis, el M. en C. Fabio German Cupul Magaña, por su amistad, ayuda desinteresada y constante motivación sin la cual no hubiera sido posible la elaboración de este trabajo.

A mis Sinodales:

Los Biols. Rosa María Chávez Dagostino, Francisco de Asis Silva Batiz y Hector Romero Rodriguez, por sus indispensables consejos y sugerencias, así como por su paciencia y comprensión, en la elaboración de esta Tesis.

A la Universidad de Guadalajara y a la Facultad de Ciencias Biológicas. Así como a todos aquellos maestros y compañeros que de una u otra forma contribuyeron a mi formación profesional a lo largo de la carrera.

RESUMEN

Este estudio presenta los resultados obtenidos de la investigación documental sobre el tema de los Métodos de determinación de la edad y crecimiento en moluscos marinos (bivalvos y gasterópodos); donde se abordan ampliamente los conceptos en los cuales se basan estos métodos y se ilustran con ejemplos adecuados. El análisis bibliográfico llevó al establecimiento de dos líneas metodológicas principales para realizar este tipo de análisis: métodos directos e indirectos. Se comentan algunos aspectos sobre la conveniencia de la utilización de diversas técnicas involucradas en cada método, así como ciertos fenómenos ambientales y fisiológicos que pueden llegar a afectar el crecimiento de moluscos marinos. Se plantea que los enfoques metodológicos expuestos en este trabajo, en conjunción con otras áreas de la ciencia pesquera, permitan establecer los criterios útiles para el uso y manejo de los recursos naturales pesqueros.

INDICE

	Pag.
I. Introducción y Antecedentes.	1
II. Objetivo.	56
III. Metodología.	57
IV. Resultados.	58
V. Discusión.	60
VI. Conclusiones.	63
VII. Literatura Citada.	64

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro No.	Pág.
1.- Grupos de edad de un individuo obtenido por la técnica de Cassie.	26

Figura No.	
1.- Variedades de moluscos formadores de concha.	8
2.- Corte transversal de concha y manto de un molusco.	9
3.- Líneas de crecimiento anuales comparativas entre un molusco y un árbol.	12
4.- Gráfica de distribución de frecuencias de talla.	20
5.- Distribución porcentual acumulada de la longitud de un grupo de organismos.	23
6.- Corte transversal de la concha de un molusco del género <u>Nautilus</u> .	34
7.- Espirales con diferentes valores de " <u>a</u> ".	35
8.- Algunas especies de bivalvos y gasterópodos con distintos valores de " <u>a</u> ".	37
9.- Relación entre peso-concha y edad.	53

I. INTRODUCCION Y ANTECEDENTES

Las investigaciones sobre edad y crecimiento en organismos marinos son de gran importancia, ya que permiten hacer inferencia sobre la estructura de la población en el tiempo. La tasa de renovación del recurso, longevidad, mortalidad, reclutamiento, edad de primera madurez, así como los tamaños mínimos de extracción, son parámetros fundamentales para el adecuado manejo y aprovechamiento de las especies de importancia económica (Haskin, 1954; Miranda, 1975; Acuña, 1977; Gallardo-Cabello y Santarelli, 1987).

La edad de un organismo puede ser conocida a través de la observación de sus estructuras anatómicas duras, en las cuales queda impresa la edad en forma de marcas, bandas o anillos de formación anual que son reflejo del crecimiento experimentado, válido para especies de regiones templadas (Bagenal, 1978). Para tal efecto se han utilizado otolitos, vértebras, escamas y huesos operculares en peces, dientes en mamíferos, anillos en la concha de los bivalvos, bandas en los interambulacros de los erizos (Acuña y Stuardo, 1979), así como marcas en las conchas de bivalvos y opérculos de los gasterópodos (Clark, 1974).

Debido a lo laborioso y a la dificultad relativa que presenta el análisis de las estructuras citadas anteriormente al procesar gran cantidad de individuos, se emplean también otros métodos alternativos para la interpretación de la edad y crecimiento somático de las poblaciones animales, dentro de los cuales se pueden citar: el análisis de frecuencias de tallas en el tiempo, método introducido por el danés C.G.J. Petersen en 1892 (Ricker, 1975, Pereiro, 1982), el análisis de frecuencias polimodales mediante el empleo de papel probabilidad (Harding, 1949; Cassie, 1954), o experimentos que involucran la captura y liberación de organismos marcados (Haskin, 1954; Frank, 1965; Horikawa y Yamakawa 1982; Saunders, 1984).

Hoffbauer (1899, citado por Miranda, 1975), desarrolló el método de interpretación de los anillos o bandas de crecimiento en escamas, como indicadores de la edad en peces de regiones templadas, con las estaciones climáticas bien definidas. La formación de los anillos es atribuida a períodos de lento o nulo crecimiento, concomitantes con la estación de invierno (Miranda, 1975), en la cual el metabolismo se ve disminuido por las bajas temperaturas presentes durante esa estación. Se cree en el mismo argumento fisiológico sobre la formación de los anillos de crecimiento en moluscos de zonas templadas, en

los cuales la formación de un anillo hialino y opaco es producto de la depositación de capas de carbonato de calcio con distinta orientación cristalográfica (Clark, 1974). Además, se ha descubierto que la manipulación de los organismos (Wilbur y Owen, 1964), la contaminación por desechos industriales (Fritz y Lutz, 1986), los ciclos reproductivos (Thompson et al., 1980), la competencia intraespecífica e interespecífica por espacio y/o alimento (Underwood, 1976), las variaciones latitudinales (Frank, 1975), la distribución en la franja costera (McQuaid, 1983) y la anaerobiosis (Lutz y Rhoads, 1977), entre otros, afectan el ritmo de formación de las líneas de crecimiento presentes en las conchas y opérculos de los moluscos.

Existen diversos estudios en gasterópodos y bivalvos que han utilizado los anillos de crecimiento presentes en concha u opérculo, como indicadores de la edad. En Japón, Kubo y Kondo (1953), interpretaron las líneas de crecimiento presentes en el opérculo de Babylonia japonica, encontraron que la formación de la marca fue anual, formándose durante el invierno. En la Bahía de Mejillones del Sur, Chile, Miranda (1975), registró marcas de crecimiento en el opérculo de Thais chocolata y obtuvo una correlación significativa entre el número de anillos y de clases anuales obtenidas mediante el empleo

del método del papel probabilidad. Williamson y Kendal (1981), estudiaron las marcas de crecimiento presentes en la concha de distintas poblaciones inglesas de Monodonta lineata, y detectaron que la formación de la marca fue anual, entre temporadas sucesivas de crecimiento; además no encontraron diferencias significativas en el crecimiento de machos con respecto al de hembras. Sire y Bonnet (1984), observaron en los opérculos de Turbo setosus de la Polinesia Francesa, tres tipos de líneas de crecimiento: (1) producidas por estrés, (2) líneas de regular periodicidad, correspondientes al ritmo de crecimiento diario y (3) líneas que reflejan un ritmo de crecimiento menor al diario. En la región del Golfo Normando-Bretón, al norte de Francia, Santarelli y Gros (1985), determinaron la edad de Buccinum undatum en base a el conteo de las estrías del opérculo, encontraron que la formación de la marca fue anual, durante los meses templados del año (entre junio y agosto). Kraeuter et al. (1989), utilizaron tres técnicas para estimar la edad y el crecimiento de Busycon carica, en las costas de Virginia, E.U.A., encontraron un crecimiento promedio de 14.4 mm/año para individuos cultivados en el laboratorio y de 6.5 mm/año a través de la observación de las líneas de crecimiento presentes en el opérculo. Además reportaron un crecimiento negativo o nulo en los estudios

de marca-recaptura en el campo. Stevenson y Dickie (1954). encontraron que los anillos de crecimiento en la escalopa Placopecten magellanicus, de la Bahía Fundy en Canadá, se formaron uno por año durante el invierno; ellos emplearon radiografías para observar la formación de las bandas de crecimiento. Brousseau (1974), realizó la determinación de la edad y crecimiento del bivalvo Mya arenaria, a través de estudios de captura-recaptura y la observación de líneas de crecimiento en su concha para poblaciones de Massachusetts, E.U. A., con lo cual encontró que las tasas de crecimiento fueron menores durante el invierno. Thompson et al. (1980), realizaron cortes de las valvas del molusco Arctica islandica del Atlántico medio y a través de ellas infirió la tasa de crecimiento y longevidad. Grizzle y Lutz (1988), estudiaron las bandas de crecimiento en cortes de la concha de la almeja Mercenaria mercenaria en el sur de Nueva Jersey, E.U., con lo cual pudieron establecer un patrón de crecimiento en base al tipo de línea presente en la valva, encontraron 4 tipos: 1) una banda ancha y clara en primavera, 2) una banda ancha oscura en verano, 3) una banda clara en otoño y 4) una banda delgada y oscura en invierno, producto del lento crecimiento.

Este trabajo tuvo como finalidad realizar una revisión documental sobre las diversas técnicas y métodos

empleados en la determinación de la edad y crecimiento en moluscos marinos, en especial bivalvos y gasterópodos.

Determinación de la edad y crecimiento en moluscos marinos.

La determinación de la edad y crecimiento en moluscos ha sido ampliamente desarrollada, principalmente con especies de importancia económica, dentro de los cuales se incluyen bivalvos, almejas, escalopas, ostras y moluscos de agua dulce, así como algunos gasterópodos. Estos estudios están encaminados generalmente a proporcionar información de crecimiento y mortalidad para la administración y control de las poblaciones naturales. Los métodos más comunes para establecer la edad y tasa de crecimiento en estos organismos, se agrupan convenientemente en 3 categorías: 1) estudios de frecuencias de tallas; 2) interpretación de las líneas de crecimiento en conchas u otras partes duras del organismo y; 3) métodos experimentales que involucran la liberación y recuperación de individuos marcados. Se recomienda que las determinaciones de la edad en moluscos tomen como base el punto (1) o el punto (2) combinados con el último punto, ya que el utilizar únicamente alguno de los métodos de manera individual, puede provocar sub- o sobre-estimaciones del crecimiento

y la edad (Haskin, 1954).

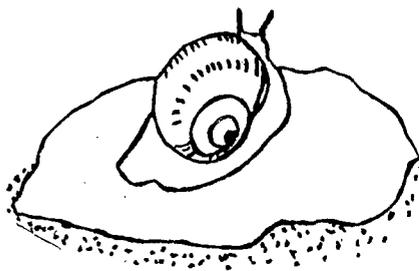
Formación de líneas de crecimiento

Las líneas de crecimiento son de alguna manera un registro de las características dinámicas del ambiente en el cual se desarrolló el organismo que las formó. Estas pueden ser definidas como cambios abruptos de un tejido esquelético que forma capas de crecimiento secuencial (Clark, 1974).

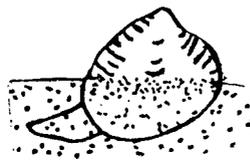
Es el molusco (caracol, alicata o mejillón) el responsable de la formación de su concha (Fig. 1), la cual le sirve principalmente como estructura de sostén y protección. Esencialmente, el proceso de formación de la concha (conocido como biomineralización), consiste en la depositación de cristales de carbonato de calcio en una matriz orgánica de naturaleza proteica denominada conchiolina (Torres-Moye, 1991).

El tejido responsable de la formación de la concha es el manto (Fig 2), el cual cubre la superficie interna de la concha y en algunas especies se encuentra también sobre la superficie externa. Entre el manto y la concha existe el fluido extra-palial, éste fluido es el medio a partir del cual se forma la matriz orgánica y los componentes cristalinos de la concha (Torres-Moye, 1991).

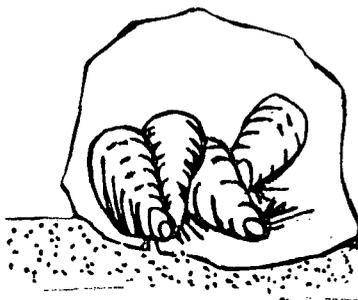
Los materiales obtenidos del alimento o del medio



CARACOLES



ALMEJAS



MEJILLONES

Figura 1.- Variedades de moluscos formadores de concha.

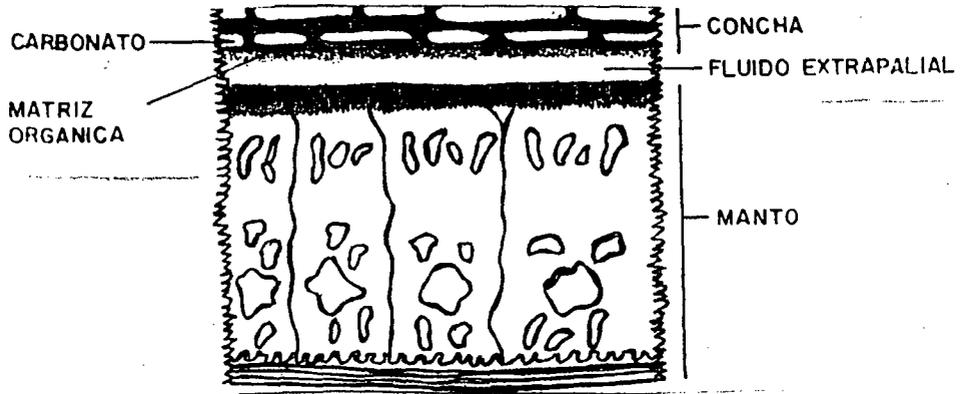
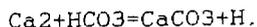


Figura 2.- Corte transversal de concha y manto de un molusco.

que baña la superficie externa del manto, pasan a través del espacio sanguíneo hacia el epitelio externo del manto y de allí al fluido extra-palial. Los moluscos son mineralizadores de gran versatilidad, tanto en la variedad de estructuras como en los tipos de minerales que emplean. Existen por lo menos 26 estructuras aparte de la concha, que son mineralizadas (como las rádulas de los caracoles) y que depositan 20 minerales diferentes. El carbonato de calcio es depositado en tres formas cristalinas (denominadas calcita, aragonita y vaterita) los cuales difieren en su estructura cristalina. Un aspecto de la fisiología de la calcificación de la concha que ha recibido poca atención es el hecho de que la calcificación es un proceso formador de ácido:



una vez que la mineralización se ha iniciado, los iones hidrógeno deben ser removidos del medio para que continúe el proceso. La enzima anhidraza carbónica cataliza la reacción de los iones hidrógeno con el bicarbonato adicional, lo cual produce bióxido de carbono, éste último puede eliminarse por difusión en los sitios de mineralización (Rhoads y Lutz, 1980).

La formación de la concha es considerada

frecuentemente como un proceso unidireccional de depositación. Sin embargo, desde hace más de 50 años se sabe que algunos moluscos experimentan disolución de su concha en condiciones de anaerobiosis. Condiciones particulares (como cuando una almeja cierra sus valvas), le conllevan a la acumulación de ácido en sus fluidos internos. en estas condiciones la concha funciona como una reserva alcalina disolviéndose y el carbonato de calcio actúa como un amortiguador, con la consecuente erosión de la superficie interna de la concha (Torres Moye, 1991).

El período mas razonable asociado con la formación de las líneas de crecimiento es el año (Fig. 3). Por un mecanismo posible; los extremos anuales ambientales (frío, calor) podrían retardar o detener el crecimiento y por lo tanto, causar una línea. Otra línea podría ser el reflejo de un crecimiento lento, el cual puede suceder al nacer o empezar la primavera o declinar el otoño (en el hemisferio boreal). Se debe hacer notar, que se dice que es anual porque sucede una vez al año, y no porque sea un período de 365 días. Otro período es el mes sinódico, que es el tiempo consecutivo entre dos lunas nuevas y puede ser medido como 29.53 días solares ó 28.51 días lunares (Clark, 1974).

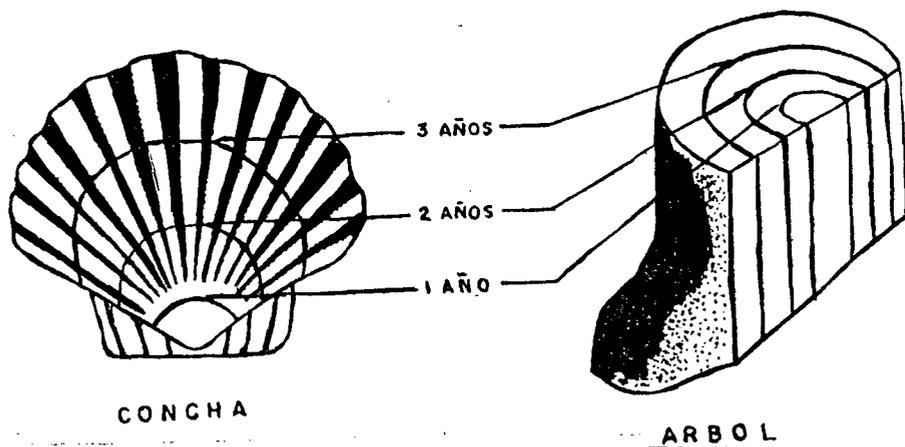


Figura 3.- Líneas de crecimiento anuales comparativas entre un molusco y un árbol.

Crecimiento

El crecimiento tiene que ver con los cambios en el tiempo, en alguna dimensión de un organismo. Cuando un individuo crece, el peso, la superficie y la longitud de sus órganos cambia en una forma bastante regular, este cambio con el tiempo comprende, en un sentido estricto, un crecimiento. No debe de suponerse que crecimiento significa siempre un crecimiento positivo, porque en este proceso algunos órganos pueden, después de un tiempo, comenzar a disminuir en tamaño y en algunos casos a desaparecer; tal es el caso del timo, el cual alcanza su máximo tamaño con la madurez sexual y luego lentamente se atrofia. Algunos aspectos cuantitativos del crecimiento son: 1) el cambio en una sola dimensión de un animal en el tiempo, es el aspecto medible básico del crecimiento, a partir del cual los otros son derivados; 2) el tamaño relativo de dos dimensiones de un único animal: si hay alguna relación funcional entre la magnitud de cada una de las dos dimensiones y el tiempo, debe haber alguna función que relacione las dos dimensiones una con otra, y mantenga constante el factor tiempo, por ejemplo: supongase que la longitud de algún órgano estuviese relacionado con la edad del animal por la función:

$$\text{longitud} = (3)(\text{edad}),$$

mientras que la relación ancho-edad fuera;

$$\text{ancho} = (2) (\text{edad}),$$

obviamente, para cualquier medida dada del animal a cualquier edad, uno podría esperar la relación:

$$\text{longitud} = (3/2) (\text{ancho}),$$

Las relaciones de crecimiento nunca son tan simples como lo descrito anteriormente, pero, para su mejor ilustración se presenta un ejemplo ingenuo: el tiempo debe ser eliminado de esta relación sólo porque se asume que es el mismo para las medidas de ancho y longitud. Esto es posible si, ambas dimensiones son medidas simultáneamente en el mismo individuo o en dos individuos que se sepá tengan la misma edad; 3) el que tiene que ver con los cambios de forma. La forma, no puede ser definida por un sólo número, excepto en unos casos muy inusuales, y por esta razón su tratamiento cuantitativo es muy difícil. Si uno intenta equiparar la noción subjetiva de forma a una medida objetiva, se hace claro que sólo en los casos más simples puede tomar la forma de un término numérico. Los cambios de una forma circular a una helicoidal pueden ser numéricamente descritos al especificar las longitudes relativas de los ejes mayor y menor de la elipse. Cuando estas dos dimensiones son iguales la forma es circular, cuando son desiguales la elipse se hace más y más aplanada. Los cambios en forma que pueden ser adecuadamente descritos, son confinados a

aquellos que pueden ser descritos por cambios en dimensiones relativas en el tiempo, y en tales casos, serán objeto de nuestra atención. Ya que los cambios puedan o no ser descritos en estos términos, ellos son ciertamente el resultado del crecimiento diferencial de un órgano u organismo en diferente lugar o a lo largo de ejes diferentes (Quantitative Zoology, 1931).

Métodos de aproximación para la determinación de la edad y el crecimiento.

Como ya se mencionó, existen 3 aproximaciones básicas para la determinación de la edad y el crecimiento. Las cuales se pueden categorizar de la manera siguiente: 1) aproximación empírica basada en la observación directa de los individuos en cautiverio ó marcados y recapturados, 2) aproximación estadística basada en las distribuciones de frecuencias de tallas, y 3) aproximación anatómica, basada en la observación directa de estructuras duras de los organismos (Jearid, 1985). A continuación se detallan aspectos importantes de cada una de las aproximaciones.

- 1) Aproximación empírica basada en la observación directa de los individuos en cautiverio o marcados y recapturados.

La aproximación empírica para la determinación de la edad es un método muy viejo usado inicialmente por los acuacultores, en el cual median el tamaño de organismos a lo largo del tiempo. Por extensión lógica, este método ayudó a descubrir la edad de un organismo marcado a determinada talla. A partir de este método se pudo establecer la posibilidad de conocer el crecimiento y la edad de un organismo que haya sido marcado, liberado y recapturado. Ambos métodos dependen de la observación de individuos y los resultados pueden ser extrapolados a la población (Jearld, 1985).

En estudios de confinamiento de organismo, la cantidad de espacio necesario para contener diversos individuos puede ser un factor limitante del método: además, las condiciones de vida del organismo en cautiverio difieren de las condiciones naturales ya que la temperatura, el ciclo de luz-oscuridad y el alimento, entre otros, afectan significativamente el ritmo de crecimiento, ya que algunos resultados muestran diferentes tamaños a la misma edad entre especies cautivas y naturales (Kraeuter et. al., 1989). Esta situación se hizo patente en un estudio realizado por Kraeuter et. al., 1989), encontraron que el crecimiento

del gasterópodo B. carica en Virginia, E.U.A., experimentó crecimientos mayores en individuos cultivados respecto a poblaciones naturales, como producto de mejores condiciones de vida en laboratorio.

Los Biólogos comunmente etiquetan o marcan organismos acuáticos con la finalidad de obtener la información necesaria para la investigación y mánejb de los recursos. Los estudios de marcaje pueden proveer información acerca de: 1) identificación de la población y evaluación del "stock" pesquero; 2) migraciones; 3) comportamiento; 4) edad, que incluye validación de los métodos de determinación de tasas de crecimiento; 5) tasas de mortalidad; 6) abundancia y 7) "stock" susceptible de cultivo. Los tipos de marcas o etiquetas pueden ser agrupadas de la siguiente manera (Wydoski y Emery, 1985):

-Marcas biológicas o naturales.- son diferencias morfológicas en los animales por un proceso natural. Son heredadas o dadas por el ambiente. Su uso a menudo depende de la interpretación matemática de la frecuencia de su presencia en un animal, de un grupo o sub-población. Se dividen en marcas por parásitos, morfológicas y genéticas.

-Marcas químicas.- Se hacen con tintes, tinciones, pinturas, latex líquido, plásticos líquidos, compuestos

metálicos, tetraciclinas e isótopos radioactivos. Animales de todo tipo se han marcado por inmersión, inyección, tatuaje o por ingesta.

-Marcas o etiquetas físicas.- Son las más variadas, muchos tipos usados actualmente son iguales a los usados en los primeros estudios, difiriendo sólo en el material del que están elaboradas. Las técnicas pueden ser simples como, la de fijar papel con clips a opérculos y conchas o mutilando valvas; también pueden ser tan complejas como marcar con rayo láser o identificar microetiquetas con rayos X.

Posgay: (citado por Haskin, 1954), trabajó con las conchas de Pecten grandis de la Bahía de Cope Cod, E.U.A., y encontró que la aplicación del método de liberación y recaptura de individuos marcados es consumidor de tiempo y debe llevarse a cabo cuando sólo se cuenta con buenas marcas.

El estudio realizado con Nautilus belavensis en Palau, oeste de las Islas Carolinas, por Saunders (1983), mostró que el crecimiento de este organismo en su habitat natural es lento (0.1 mm de concha /día, promedio) y disminuye cuando alcanza la madurez, el individuo puede vivir hasta 4 años más después de llegar a la etapa reproductiva. El profundo habitat del N. belavensis limitó su estudio directo, hasta que se descubrió que

podía ser atrapado, liberado y recapturado. Esta técnica mostró que individuos en estados similares de madurez, crecen a tasas similares. Las líneas de crecimiento de N. belavensis son depositadas diariamente; sin embargo, estas son difíciles de contar por su amplia variación en relieve y espaciamiento, el número de líneas de crecimiento varió de 1 a 2.7/mm de concha cruzando el vientre, en tiempo esto representó de 4 a 25.4 días por línea de crecimiento (media 10.6 días). Los organismos más jóvenes mostraron menos variación: de 4 a 8.2 días por línea (media 6.8 días).

2) Aproximación estadística basada en las distribuciones de frecuencia de tallas.

Si no se puede conocer la edad de cada animal de manera confiable, la estructura de la población puede ser analizada por la agrupación de las edades. Este método se basa en la determinación de un "pico" en cada distribución de frecuencias absolutas de talla, en la cual cada moda representa una clase-año (cohortes) (Fig. 4). Con la finalidad de conocer la estructura de tallas de una población, se construyen histogramas de distribución de frecuencias de algún parámetro biométrico (altura, ancho, etc.) a través del método propuesto por el danés C.G.J., Petersen en 1892 (Cerrato, 1980). Para

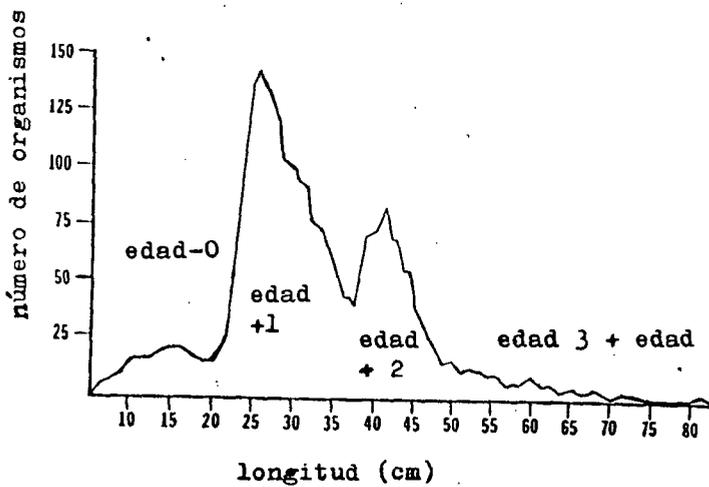


Figura 4.- Gráfica de distribución de frecuencias de talla.

la aplicación de este método, se requiere que el organismo a estudiar presente un sólo desove al año, para evitar la existencia de un traslape de las cohortes provocado por varios desoves durante un ciclo anual. Los animales incubados en el mismo año, tienden a estar en el mismo intervalo de tamaño, con la mayoría de las tallas cercanas a un valor promedio. Este tipo de distribuciones tienden a adquirir la forma de curva normal, al agruparse los valores alrededor de una o varias modas (el o los tamaños más frecuentes). Deben reconocerse los picos en la distribución de tallas de una población muestreada. Los métodos gráficos y estadísticos asumen que la distribución por tamaño dentro de cada cohorte esta normalmente distribuida y que hay cierta separación discernible entre las clases/año de la distribución. La utilidad del método sobre la determinación de edad, puede limitarse a crecimientos uniformes durante el año, si la estación de desove es prolongada o intermitente, si los individuos de una especie particular tienden a dominar de acuerdo al tamaño o madurez o si la variabilidad de tamaño entre individuos o cohortes es extrema. Clases de edad mayores con tamaños de muestras pequeñas y altos grados de solapamiento pueden ser difíciles de diferenciar. Además, ninguno de estos métodos está libre de subjetividad, diferentes técnicas

para agrupamiento y análisis de datos pueden dar resultados diferentes. Dentro de estas limitaciones, sin embargo, estos métodos son útiles para determinar la edad de poblaciones. si la validación de otras técnicas para estimar la edad es deseable o si las estadísticas alcanzadas son los únicos datos disponibles para el análisis (Jeardl, 1985).

A continuación se describirán otros métodos comunmente usados en la determinación de edad: Cassie (1954), describió los métodos por los cuales se pueden extraer los grupos de edad de una población, a través de las distribuciones polimodales de talla de muestras, mediante el uso de gráficas en papel probabilidad. Por ejemplo, la solución de una distribución con más de 2 modas y sólo un flanco expuesto se muestra en la figura 5. Aquí se observa la distribución porcentual acumulada de la longitud de un grupo de organismos capturados por una red barredora con malla de cerco de 1.5 pulgadas. Los datos al graficarlos (Fig. 5) en papel probabilidad ponen en relieve la presencia de 3 diferentes puntos de inflexión a 10, 66 y 91%, (barras) y un cuarto punto a 98,6 %. La primera inflexión ó "0" (estrictamente hablando 0+) clase por año se extrae como explica Harding (1949); al multiplicar los porcentajes originales en los puntos de inflexión por 100/10. Por lo tanto, para el

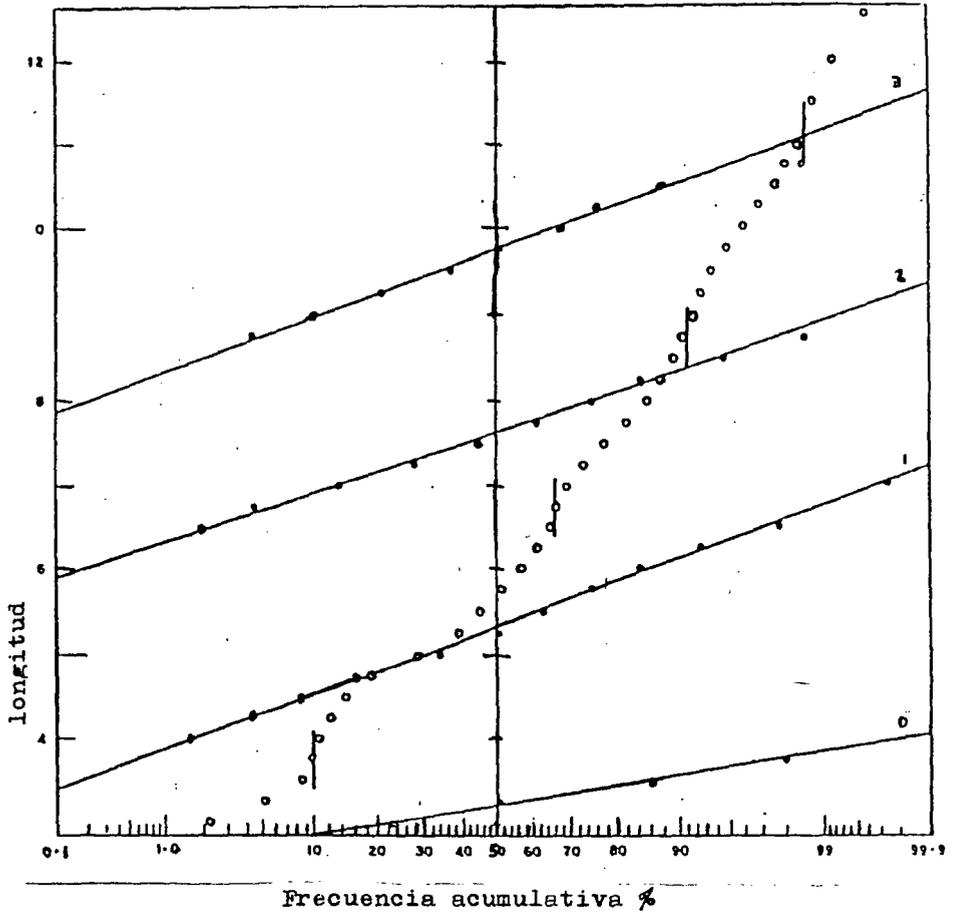


Figura 5.- Distribución porcentual acumulada de la longitud de un grupo de organismos

primer punto $2.3\% \times 100/10 = 23.0\%$. Una línea recta puede ser fácilmente graficada con los nuevos puntos. Como hay poco o ningún solapamiento entre las clases por año "0" y "1", la siguiente porción de la curva puede ser establecida de una manera similar, excepto que debe sustraerse el 10 de los porcentajes originales y del muestreador del término que multiplica; por ejemplo; para el primer punto mas allá de la inflexión se tiene:

$$(10.9-10.0) \times 100/66-10=1.6\%.$$

en éste último caso los nuevos puntos se encuentra un poco más a la derecha de la línea fijada. Esto se debe a la sobreposición con la clase por año "2" y esto es una ocurrencia normal. A mayor grado de sobreposición mayor será el número de tales puntos. Esto implica; primero, que la determinación del grupo "2" podría ser comenzada por debajo del punto de inflexión; segundo, que se debe hacer una corrección para los pocos primeros puntos, al tomar un punto a 64.8%, justo por debajo de la inflexión, el porcentaje al mismo nivel en la curva "1" es 97.0%. El porcentaje del total representado por el componente "1" será entonces: $97(66-10)/100 = 54.3\%$.añada a esto el 10% representado por la clase año "0":

$$54.3 + 10.0 = 64.3\%.$$

el primer punto nuevo en la curva "2" será:

$$(64.8-64.3)100/(91-66)= 2.0\%.$$

este proceso continua hasta el tercer punto por encima de la inflexión, el porcentaje en la curva "1" es 99.9% o casi 100, y ya no se necesita aplicar la corrección. El nuevo punto será:

$$(74.3 - 66.0) \times 100 / (91 - 66) = 28.6\%$$

para determinar el grupo "3" se procede en la misma forma, mientras sobre el último punto de inflexión hay solo 3 puntos, que representan el mismo número de organismos para este estudio, por esto, el análisis se termina a 98.6%. Los resultados de este análisis se muestran en la tabla I. Becerril-Bobadilla (1980), realizó una investigación sobre la distribución y abundancia del caracol Astraea undosa, en la Bahía de Todos Santos, B.C. donde utilizó éste método para determinar longitudes de los organismos, estos mismos datos se analizaron a través de las frecuencias de tallas y se estimaron los grupos de edades relativas por el método de probabilidad de Cassie.

El método de cálculo retrogrado, (retrocálculo) sirve para calcular las dimensiones de los anillos anuales en partes del cuerpo y estimar el tamaño del organismo en etapas más tempranas. Se asume que hay una relación proporcional entre la cantidad que el individuo se incrementa en longitud y el incremento en tamaño de la estructura dura (Jearld, 1985). Este método esta basado

Cuadro 1.- Grupos de edad de un individuo, obtenido por la técnica de Cassie.

Clase de edad.	m	s	Porcentaje del total.	n
0	3.22	0.27	10	25.6
1	5.33	0.62	56	143.4
2	7.62	0.56	25	64.0
3	9.74	0.60	7.6	19.4
4+	-	-	1.4	3.6
			<u>100.0</u>	<u>256.0</u>

donde; m= media de talla (pulgada)
s= desviación estandar (pulgada)
n= número de individuos.

en la técnica de regresión lineal. en donde existe correspondencia entre valores de X y Y (Steel y Torrie, 1989).

3) Aproximación anatómica, basada en la observación directa de estructuras duras de los organismos.

La determinación de la edad en moluscos va desde el examen visual de la concha hasta el microscópico. Cambios estacionales en tasa de crecimiento, se reflejan como zonas o bandas en las conchas de algunas almejas, y mariscos. La zonación es similar a la de las estructuras duras con una banda clara en la parte inicial de la estación de crecimiento seguida por una estrecha y oscura en invierno. El primer anillo de la concha es difícil de establecer, por lo cual la determinación de la edad en especímenes viejos se torna laborioso. Es importante considerar el tiempo de formación de los anillos; es útil completar la información con la de desove, migración y hábitos alimenticios de la especie, así como las características de su ambiente; como latitud y temperatura del agua. Todos estos factores influyen en la tasa de crecimiento, y por tanto, en la formación de zonas y estructuras duras. Dependiendo de la latitud y condiciones ambientales, el crecimiento estacional puede variar en relación al patrón general y resultar en la

formación de anillos en la primavera u otoño más que en los meses de invierno (en zonas boreales). Para especies de la zona templada donde hay cambios estacionales, se forman, durante el invierno o los meses más fríos, zonas claras anulares. Esto es en especial cierto, para especies de agua dulce donde los cambios de temperatura y parámetros químicos son más radicales que en el mar. El tiempo de formación de los anillos también cambia con la edad, los moluscos y bivalvos más jóvenes reanuncian el crecimiento más temprano que los viejos y forman los anillos más temprano. Otra consideración al examinar estructuras duras, es la formación de anillos anómalos como marcas o anillos hendidos, producto de cambios fisiológicos o estrés que disminuye el ritmo de crecimiento; las marcas se forman durante períodos de crecimiento rápido, mientras que los anillos hendidos en los de lento crecimiento; a menudo estas marcas accesorias son difíciles de distinguir de anillos verdaderos y pueden hacer que se sobreestime la edad. Los eventos periódicos parecen afectar el proceso de crecimiento; algunas líneas periódicas tales como las líneas agudas o marcadas, han sido asociadas con ritmos biológicos, las cuales sugieren que las variaciones ambientales están involucradas en menor significancia. Como ya se mencionó, el período más razonable asociado

con las líneas de crecimiento es el año. Por un mecanismo posible, los extremos anuales (frío, calor) podrían retardar o detener el crecimiento y por lo tanto causar una línea. Otra línea podría ser el reflejo de un crecimiento lento, el cual puede suceder al nacer la primavera o declinar el otoño. Se debe hacer notar que se dice que es anual, porque sucede una vez al año y no porque sea en un período de 365 días (Clark, 1974).

Los errores originales al usar todas estas estructuras para determinar edad se asocian con: 1) pérdida del primer anillo, 2) aserramiento de los anillos al incrementarse la edad, 3) sobreestimación de edad por anillos anómalos y 4) pérdida del anillo periférico por erosión o reabsorción. La validación implica usar varias técnicas independientes para establecer la edad del mismo organismo. Además, permite una verificación para que la edad final pueda ser asignada con confianza. Las más comunes son las que usan estructuras duras. Algunos métodos estándar para validar son: 1) análisis de frecuencia de longitudes, 2) análisis de progresión modal, 3) examen de gasterópodos y bivalvos de edad conocida (marcado y recapturado, organismos en cautiverio), 4) determinación de la periodicidad en zonas de formación anual, 5) comparación de edades derivadas del uso de diferentes estructuras duras, 6) comparación

de longitudes/edad por cálculo retrógrado (retrocálculo) de determinadas estructuras con longitudes calculadas de marca-recaptura ó frecuencia de longitudes y 7) comparación de edad "0" y edad "1" de diferentes fuentes para validar la interpretación del primer anillo. La ocurrencia de marcas de crecimiento puede ser un indicador de eventos como desove, cambios de temperatura, carencia de comida, cambios de habitat o la presencia de contaminación. Guanes y Torres (1991), investigaron el crecimiento del caracol A. turbanica, en la Bahía de Todos Santos, B.C., efectuaron observaciones de los anillos de crecimiento en los opérculos y utilizaron el método de retrocálculo para estimar las relaciones talla-edad para hembras y machos. Cupul (1990), aplicó los métodos de distribución de frecuencias de tallas, análisis de regresión lineal y de frecuencias polimodales de Cassie en combinación con la observación directa de anillos en el opérculo de A. undosa, en la Bahía de Todos Santos, B.C., con los cuales caracterizó el crecimiento y estructura poblacional por edades, para el caracol; además, concluyó que la formación de anillos de crecimiento fue anual al presentarse uno hialino de lento crecimiento en primavera-verano y un opaco de rápido crecimiento en otoño-invierno.

Investigaciones realizadas en secciones pulidas de

concha de M. mercenaria, del Sur de Nueva Jersey, E.U.A. por Grizzle y Lutz (1988). mostraron un patrón estacional consistente de: 1) una banda ancha clara de primavera. 2) una banda ancha de verano oscura, 3) una banda ancha clara de otoño, 4) una banda de crecimiento lento, delgada, oscura o de "ruptura" depositada en invierno.

Un experimento realizado en Inglaterra sobre el gastrópodo M. lineata, mostró que las marcas de crecimiento fueron anuales, entre temporadas sucesivas de crecimiento, lo cual fue confirmado a través del análisis de la distribución de frecuencias de tallas (Williamson y Kendall, 1981).

Ropes (1987), realizó una investigación, con 3 especies de moluscos bivalvos, sobre la determinación de edades a partir de: un examen de la superficie de la valva externa del "resilio del venero" de aguas profundas del Atlántico (P. megellanicus); delgadas secciones del condróforo de la almeja del Atlántico, Spisula solidissima; y láminas en acetato del marisco oceánico A. islandica. Los resultados obtenidos mostraron una periodicidad anual de las marcas; además, este estudio aportó un variado, pero bastante completo, enfoque metodológico para determinar edad en gasterópodos y bivalvos, se destaca el método considerado como apropiado para cada especie, lo adecuado de cada método y

los métodos alternos. Stevenson y Dickie (1954), trabajaron con P. magellanicus, observaron los anillos de crecimiento en las valvas de molusco recolectadas del área Digby de la Bahía de Fundy, Canadá, concluyeron que las líneas de crecimiento se formaron sólo una vez al año, durante el invierno. las líneas de crecimiento aparecieron como estrias concéntricas finas en la superficie externa de las valvas.

Searcy (1990), realizó un estudio sobre la dinámica de una población explotada de Tivela stultorum en Baja California, mencionó en su trabajo que, para estudiar el crecimiento durante un período mayor del ciclo de vida, es necesario utilizar diversos métodos. Uno de ellos es el análisis de la estructura de anillos de crecimiento, que aparecen periódicamente como marcas concéntricas conspicuas en las conchas de muchos bivalvos.

Formas de crecimiento

La belleza y la regularidad de los caracoles y las conchas es notable si se corta uno de ellos para observar, por ejemplo: que cada compartimento del Nautilus es un poco mayor que el anterior. Hay muchas formas de espirales en la naturaleza, las más notables y las que nos ocupan aquí, son los caracoles. La característica que les da su forma, es la siguiente: los

organismos secretan una substancia dura, y esta secreción perdurable crece conforme crece el animal. Si se pondera el fenómeno un momento, se llega a la conclusión de que sólo esa forma de caracol puede darse. Podría ser también como colmillo de elefante, pero el torcerse sobre sí mismo le da al caracol resistencia mecánica y economía en el crecimiento. La forma espiral de los caracoles se puede representar en un plano con una fórmula matemática sencilla: $r = (a)(\theta)$. Aquí r es el radio vector que parte de un origen, " θ " es un ángulo de giro y " a " es una constante que distingue a un caracol de otro. En la figura 6 se muestra un corte transversal de la concha de un molusco que puede representarse como un giro de una varilla alrededor de su eje. Cada vuelta equivale a $\theta = 360^\circ = 2\pi$. Si la varilla es de un tamaño dado, el extremo genera un círculo. Si la varilla crece con cada vuelta, el extremo recorre precisamente una espiral llamada espiral logarítmica. La rapidez con que crece la varilla, determina la rapidez con que se abre la espiral, y esto lo da la constante " a ". Resulta entonces que la cantidad $\frac{a}{2\pi}$, representa el grado de abertura de la espiral en una vuelta. La figura 7 muestra cuatro espirales dibujadas con diferentes valores de " a ", representan a un caracol distinto. La mayoría de los moluscos se ajustan a esta forma logarítmica de

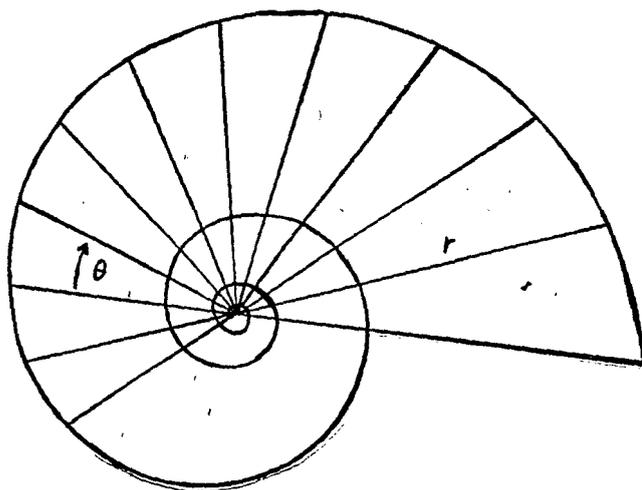


Figura 6.- Corte transversal de la concha de un molusco del género Nautilus.

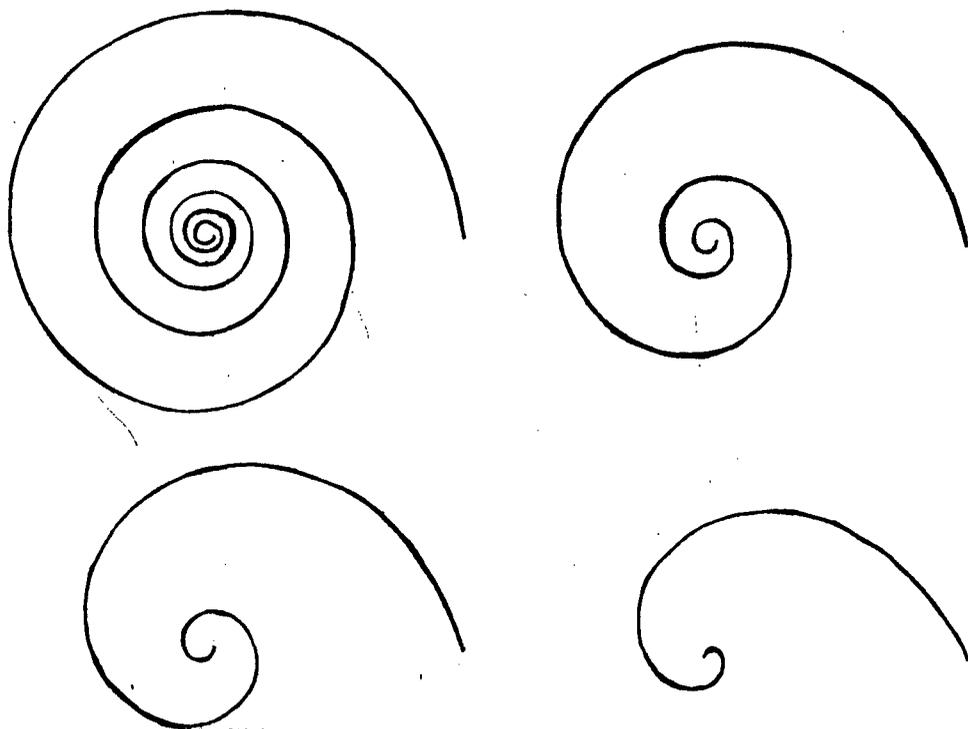


Figura 7.- Espirales con diferentes valores de "a".

crecimiento, e incluso se podría usar la constante "a" como un parámetro característico de cada especie. En la figura 8 se muestra una gráfica de $\frac{a^{2n}}{n}$, es decir, θ es el ángulo de crecimiento de una vuelta, contra "a" y, en esta se han marcado algunas especies de las más conocidas. Los gastrópodos se ubican en la curva con valores de "a" menores a 1.6, mientras que los bivalvos tienen valores de "a" mayores. Los caracoles desarrollan 2 conos diferentes. El primer cono corresponde al orificio donde vive el molusco y se abre conforme crece el animal: presenta simetría respecto a un plano que las divide por mitad. Este primer cono se abre lentamente, lo cual genera un tubo cónico, pero puede darse el caso que el cono se habrá muy rápidamente en forma de sombrero en lugar de tubo. Ejemplos de estos son las familias Patellidae y las Fisurellidae; incluso en el género Cocculina agassizi se comienza a advertir una curvatura. En estos casos el cono deja al descubierto una gran parte del animal, por lo que estas especies deben vivir adheridas a las rocas para proteger su parte blanda. La mayoría de los caracoles no crecen en un plano, sino que también crecen en dirección perpendicular. Esto da lugar a que la espiral logarítmica se envuelva sobre un segundo cono. El ángulo de este segundo cono generalmente se llama β , y puede servir como un parámetro para distinguir

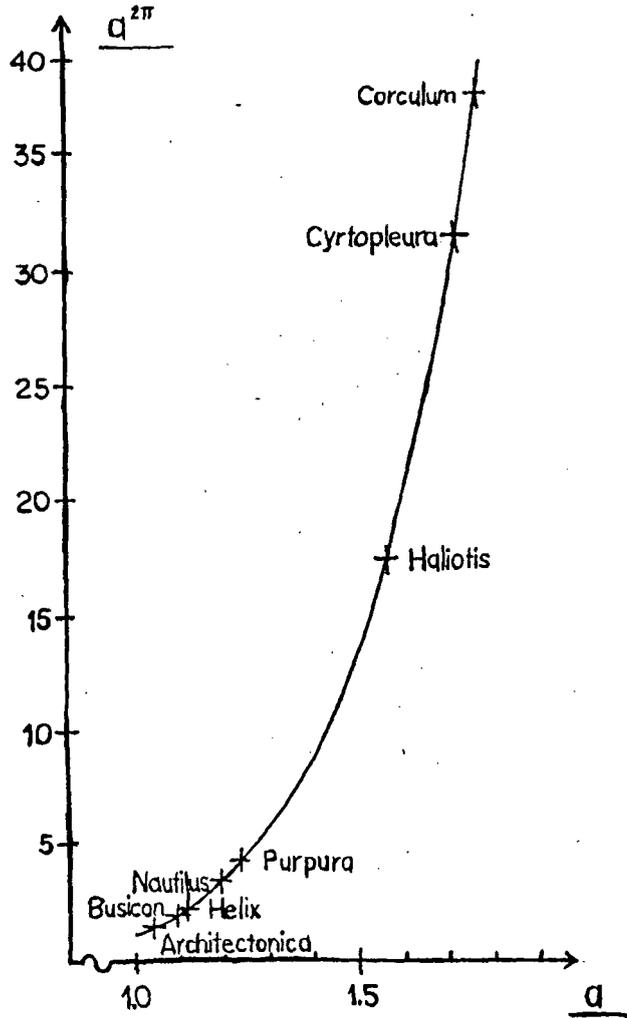


Figura 8.- Algunas especies de bivalvos y gasterópodos con distintos valores de a .

a los caracoles. Una característica extraordinaria de los caracoles es que son dextrógiros, o sea, que vistos desde arriba, la espiral crece en el sentido de las manecillas del reloj. En los caracoles existen algunas especies que esporádicamente presentan individuos levógiros. Esto se ha considerado una mutación. Hay muchas otras características que no se pueden explicar en los esquemas, como la forma de la apertura (circular, ovalada, angular), la coloración, los adornos y las marcas. Takashi (1943), realizó un estudio con Turbo cornutus solander, el cual es un gasterópodo herbívoro marino, distribuido en la zona costera de Japón, el autor explica que en condiciones naturales la concha es espinosa y de color verdoso café. En un artículo previo, se reportó que las espinas no se desarrollaron cuando el molusco fue transportado de su habitat normal a uno calmado y obscuro y que bajo estas condiciones, el color se tornaba blancusco. La comida en el habitat obscuro consistió sólo de algas cafés, por lo cual se concluyó que las condiciones de vida modifican la estructura de la concha.

Sobre el grueso de la concha, podríamos decir que obedece a una razón lógica: a la cantidad de sales disponibles en el medio que el organismo puede transformar en carbonato de calcio. En general, los

caracoles de agua dulce o salobre y de tierra tienen conchas más delgadas (Campbell, 1986). Zischke et al en (1970), realizaron un estudio con Ampullarius glaucus, sobre la formación de su concha, observaron los depósitos de calcio en varias regiones de la concha, y midieron la tasa de depósito de calcio, la cual fue más alta cerca a la apertura de la concha (7×10^{-4} mg/cm /hr.), y disminuyó muy marcadamente y progresivamente con la distancia incrementada desde la apertura dentro del rizo del cuerpo. La tasa de depósito de calcio disminuyó con el incremento en el peso de la concha. La relación entre la tasa de crecimiento lineal del manto, resultó en un incremento del grosor de la concha a medida que los rizos se depositan. Después de 10 días sin alimento la tasa media de depósito de calcio disminuyó a un 50%. En la obscuridad, el crecimiento lineal medio se redujo drásticamente, mientras la reducción en el depósito de calcio no fue significativo.

Fenómenos que afectan el crecimiento.

Las líneas de crecimiento son de alguna manera un registro del ambiente en el cual se formaron. La paleontología clásica se ocupa primeramente de la clasificación de organismos fósiles y en la interpretación de su evolución y, solamente determina las características genéticamente cuando sirven para estos

fines. Las líneas de crecimiento pueden ser definidas como cambios abruptos y repetitivos de un tejido esquelético que forma capas de crecimiento secuencial. Existen líneas de crecimiento externas e internas. Las externas comúnmente se encuentran con diferentes pigmentaciones, relieve, reflectividad o cambios de la dirección de crecimiento. Para distinguir las líneas internas se requiere de cierto esfuerzo. En algunos casos se usan técnicas no destructivas, tales como el de observar la concha a contra luz, otra técnica mejor es la de seccionar la concha y estudiar las áreas o secciones delgadas. Otras técnicas que han recibido menor atención son las que utilizan láser y análisis isotópico. Sin embargo, las líneas de crecimiento son un registro del ambiente. Ha sido observado que la principal ocupación de los organismos, es mantenerse vivos y viables hasta que han logrado reproducirse. Un corolario al respecto es que los organismos no pueden reproducirse sin antes crecer. Un metazoario típico crece rápidamente hasta que alcanza su madurez, después de lo cual la reproducción se convierte en la tarea predominante y el crecimiento reduce su tasa. Las variaciones en la razón de crecimiento, también son causadas por condiciones ambientales. Dado que el crecimiento esta fuertemente influenciado por las condiciones ambientales, variaciones

en crecimiento o líneas de crecimiento son probables que resulten de variaciones en las condiciones ambientales. Si es así, ciertas características de las líneas de crecimiento deben reflejar esas variaciones ambientales. Las líneas de crecimiento pueden ser de: disturbio o periódicas. Un evento que causa disturbio es por ejemplo las tempestades, o el ataque de algún depredador, otro es la condición de un ambiente anormal. En el caso del primer evento, el disturbio se encuentra en bivalvos de aguas poco profundas que han sido afectados por las tormentas; el segundo evento, los disturbios en las líneas se encuentran en posiciones raras o en miembros fortuitos de la población y en el último caso sólo en algunos miembros de la población. Eventos periódicos: son aquellos que parecen afectar el proceso de crecimiento. Algunas líneas periódicas, tales como las líneas agudas o marcas anuales de muchos bivalvos, parecen ser más que una reacción hacia un disturbio ambiental. Otras líneas periódicas han sido asociadas con ritmos biológicos, las cuales sugieren que las variaciones ambientales están involucradas en menor proporción. Por otra parte, se sabe que los cambios ambientales son capaces de causar cambios en el crecimiento de la concha, pero hay que establecer una relación entre los dos. Para muchos propósitos es suficiente con identificar la periodicidad

a la cual las líneas de crecimiento se forman. En algunas investigaciones es necesario identificar el ambiente particular que causa las líneas de crecimiento, esto puede ser un proceso difícil por las numerosas variables ambientales que se incluyen, algunas con la misma periodicidad y algunas con interrelaciones complejas. Una forma simple de investigación es la de muestrear una población viviente a intervalos del período estudiado, para registrar el incremento en crecimiento posterior a la última línea. Si sólo existe un tiempo en el cual no se observa ningún crecimiento, entonces la periodicidad y el tiempo de formación es establecido. Otra forma involucra la observación de organismos individuales durante largos períodos (relativos a la periodicidad bajo estudio) y mediante estos medios, se marcan, seleccionan y registran; sin embargo, estos datos no son muy relevantes y los especímenes que han sido capturados, marcados, y registrados, con frecuencia presentan un crecimiento pobre durante el período. Por otro lado, estos procedimientos dejan una línea de disturbio. A pesar de tales problemas, los experimentos de registro han gozado de considerable éxito para la demostración de líneas de crecimiento anual, diaria y mensual (Clark, 1974). A continuación se mencionaran algunos ejemplos de eventos que pueden afectar el ritmo de crecimiento de los

organismos.

-Contaminación

Las perturbaciones ambientales estacionales naturales y antropogénicas se reflejaron en los patrones de crecimiento de Corbicula fluminea. en un estudio realizado por Fritz (1986); el crecimiento de organismos en jaulas experimentales se monitoreo en estaciones localizadas río arriba, en Raritar Nueva Jersey, E.U.A., e inmediatamente río abajo del vertedero de aguas residuales industriales combinadas. Una marca de cese del crecimiento, indicó el comienzo del período de crecimiento bajo observación, se obtuvo que los especímenes sin muesca movidos al sitio perturbado crecieron a un ritmo significativamente más bajo y tuvieron menor incremento durante el periodo monitoreado que aquellos recuperados de jaulas en sitios control sin perturbación, lo cual fue probablemente debido a la injuria por hacer la muesca en el margen ventral de la concha.

-Anaerobiosis

La formación de la concha es considerada frecuentemente como un proceso unidireccional de depositación. Sin embargo, desde hace más de 50 años se

sabe que algunos moluscos y bivalvos experimentan disolución de su concha en condiciones de anaerobiosis. Condiciones particulares (como cuando una almeja cierra sus valvas), le conllevan a la acumulación de ácido en sus fluidos internos, en estas condiciones la concha funciona como una reserva alcalina disolviéndose y el carbonato de calcio actúa como un amortiguador, con la consecuente erosión de la superficie interna de la concha (Torres-Moye, 1991).

Estudios sobre la formación de líneas de crecimiento desde el punto de vista de la anaerobiosis han sido realizados por Lutz y Rhoads (1977), donde vierten sus comentarios sobre las hipótesis que tratan de explicar el origen de las capas alternantes o líneas relativamente ricas en material orgánico y establecen 3 mecanismos de formación de líneas de crecimiento durante el período de cierre de las valvas de los organismos: (1) permanentemente se deposita una capa orgánica rica o una línea en la superficie de crecimiento (o sea que, el carbonato de calcio y el material orgánico se depositan a tasas variables en el ciclo diario o de marcas); (2) la conchiolina se concentra en el borde de crecimiento, como resultado de la yuxtaposición del lado interno del periostraco en crecimiento, donde la conchiolina aun no ha sido polimerizada; o (3) se sufre un período de

erosión de la concha o disolución que resulta en una concentración de material orgánico en la superficie de crecimiento.

Incrementos de crecimiento microestructural con las conchas de numerosos moluscos recientes y fósiles, son interpretados como el reflejo de períodos alternantes de depósito de concha y disolución, que ocurren durante respiraciones aeróbicas y anaeróbicas, respectivamente. Los productos ácidos del metabolismo anaeróbico son neutralizados por el carbonato de calcio proveniente de la concha, lo cual deja un residuo relativamente insoluble orgánico en la interfase manto-concha. Con el retorno de las condiciones de oxigenación y renovación de la respiración aerobia, este material orgánico es reincorporado a la concha. Puesto que los cambios metabólicos están a menudo sincronizados con ciclos lunares o solares, se llega a la conclusión, casi paradójica, de que como resultado del proceso de destrucción de la concha, un registro relativamente completo y detallado del período de crecimiento de corto y largo plazo, está a menudo preservado dentro del exoesqueleto del molusco. Análisis de la relación entre la concentración de oxígeno ambiental y diferentes tipos de conchas, pueden eventualmente ser útiles en estudios de paleoecología para la determinación de gradientes de

oxígeno disuelto en ambientes marinos (Lutz y Rhoads, 1977).

-Alimentación-Competencia por espacio

La competición por espacio y alimento entre las clases de edad, ha sido investigada para determinar posibles mecanismos de regulación de la densidad de población. La regulación de la densidad poblacional es posible, dado que altas densidades producirán una reducción en el crecimiento de los jóvenes y un incremento en la mortalidad de los adultos, hasta que se recobre el equilibrio dinámico de la población. También, se ha encontrado que la competición inter-específica por alimento limita el crecimiento en especies coexistentes y aunque este fenómeno se presenta en poblaciones manipuladas experimentalmente, no hay evidencia clara para explicar los mecanismos de regulación (Underwood, 1976).

Underwood (1976), realizó un estudio sobre la competencia intra-específica por alimento dentro y entre clases de edad del gasterópodo Nerita atramentosa, de la zona intermaral en la plataforma rocosa de la Bahía de Botany, Nueva Gales del Sur, E.U.A., en el cual analizó la mortalidad proporcional de cada clase por tamaño, las tasas de crecimiento y peso de tejido seco; él observó

que los adultos no crecieron y los individuos jóvenes disminuyeron su crecimiento al incrementarse la densidad. Además, la mortalidad de los jóvenes no fue significativamente diferente para varias densidades, pero la mortalidad de adultos se incrementó linealmente con el incremento de densidad poblacional. Encontró también, que el peso del tejido seco de adultos y jóvenes disminuyó al incrementarse la densidad poblacional. Las investigaciones realizadas por McQuaid (1983), no dan evidencia sobre los efectos de la depredación en la estructura de la población del gasterópodo Oxysteles variegata en Africa, e indican que la disponibilidad de comida y la competencia intraespecífica pueden tener una influencia importante en las tasas de crecimiento.

-Variaciones latitudinales y distribución en la franja costera.

En revisiones de literatura sobre variaciones en la fisiología de moluscos de la zona intermarea se encontró que, en general, los organismos de regiones templadas tienen una vida más corta y alcanzan un tamaño final más pequeño que las de latitudes más altas. La evidencia obtenida en las costas del Atlántico y Pacífico norte, indican que se puede generalizar esta conclusión a las especies con una amplia distribución latitudinal. Estas

variaciones fisiológicas pueden ser explicadas tanto por un factor primario del efecto de la temperatura, junto con un incremento en el daño a las larvas planctónicas en altas latitudes, o también pueden resultar de una combinación de interacciones entre la intensidad de la depredación, densidad de población y disponibilidad de comida. Las tasas de crecimiento de individuos trasplantados hacia diferentes sitios se mantiene en algunos casos, lo cual sugiere una base genética para las diferencias en crecimiento latitudinal. En relación a la distribución de individuos en la franja costera, existe una evidencia conflictiva en la literatura ecológica; ésta habla de que la regulación de las comunidades, que están en la plataforma rocosa intermareal, ocurre por el efecto de especies depredadoras claves o por una competición intra e interespecífica. La manipulación experimental de densidades de depredadores, han indicado la importancia de la depredación para controlar la estructura de la comunidad y mantener la diversidad de especies (Frank, 1975; McQuaid, 1983).

En el estudio realizado por Frank (1975), con el caracol de turbante negro Tegula funebris, concluyó que en las latitudes más altas a lo largo de la costa oeste de los E.U.A. el caracol herbívoro de intermareal, vive más tiempo, crece más lentamente, pero alcanza un tamaño

mayor que hacia las costas del Sur.

-Ciclo reproductivo.

La determinación de la edad es llevada a cabo tradicionalmente por estudios tales como: marca-recaptura, identificación y seguimiento de clases anuales predominantes, análisis de curvas polimodales de frecuencias de longitud y el examen de borde de estructuras duras (como opérculos y/o conchas en moluscos) a través de un ciclo anual, cuya finalidad es demostrar la periodicidad de formación de los anillos de crecimiento y su discriminación con respecto a la presencia de anillos secundarios relacionados con migraciones, enfermedades, entre otros; los cuales pueden presentar a veces una apariencia similar al anillo anual, sólo diferentes por ser generalmente muy angostos e interrumpidos en alguna parte (Aguayo y Gil, 1984). Errores en la identificación de estos anillos, podrían conducir a una sub o sobreestimación de la edad en los moluscos (Gallardo-Cabello y Santarelli, 1987).

En el estudio realizado por Cupul (1990), se explicó como en el caracol A. undosa, en la Bahía de Todos Santos, Baja California, el período de formación de los anillos en el opérculo pudo ser determinado a través del análisis del incremento marginal mensual del opérculo

(I.M.), lo que permitió establecer dos etapas en su crecimiento: la primera, que abarcó el período de formación del anillo hialino en los meses de mayo a septiembre (primavera-verano), cuando los valores de I.M. fueron bajos, y coincidieron con un aumento en el porcentaje en peso gonadal con respecto al peso corporal total, lo que indicó que la energía metabólica se canalizó principalmente a la elaboración de gametos y muy poca al crecimiento en longitud; y la segunda etapa de crecimiento, donde se llevó a cabo la formación del anillo opaco y que inició a partir de un aumento significativo del I.M. entre los meses de septiembre a octubre (coincidente con el desove), extendiéndose hasta marzo del año siguiente (otoño-invierno). Esto indicó que durante el período otoño-invierno, la mayor parte de la energía metabólica fue destinada principalmente al crecimiento en longitud y muy poca a la elaboración de gametos, dado que el porcentaje en peso gonadal con respecto al peso corporal total se vio disminuido drásticamente después del desove, pues el organismo entró en una fase de madurez gonadal en reposo. En este estudio, el crecimiento para individuos maduros sexualmente, mostró una estrecha relación con el ciclo reproductivo.

Relación entre edad y peso en moluscos.

El crecimiento de los moluscos es usualmente medible como incremento de dimensiones lineales. Generalmente, no se aprecia la existencia de ventajas en medir el crecimiento en términos de peso y no ha sido usado mucho en estudios de organismos marinos. Las medidas de peso no pueden hacerse fácilmente en el mar, pero en la tierra; tanto en el laboratorio como en el campo se pueden hacer rápida y fácilmente. Esta relación ha sido empleada en estudios de crecimiento diario de ostras. Para los animales pesados dentro del agua es posible detectar cambios pequeños en el peso de sus conchas, ya que en un estudio se midió el peso total (animal y concha) de ostras con peso conocido y se encontró que el incremento anual en éste, fue constante dentro y fuera del agua, entre 1, 5, y 6 años. En otros moluscos, el incremento anual de la concha es constante durante una considerable parte de su vida y la relación entre peso de la concha y edad es por lo tanto lineal (Sheidon, 1967).

Las distribuciones de frecuencias por longitud y la biomasa poblacional, son características estructurales de las poblaciones en gasterópodos y bivalvos. Las relaciones longitud-peso, describen características estructurales de individuos dentro de poblaciones. Varios modelos de población y comunidades en gasterópodos y

bivalvos se basan en datos de frecuencia de longitudes y biomasa. Los datos de peso-longitud son los datos base para el cálculo de funciones que sirven como modelos de peso, como una relación de longitud y para determinar factores condicionantes tales como: histogramas de frecuencia de longitudes, que reflejan la interacción de tasas de reproducción, crecimiento y mortalidad; modelos de comunidad y población y modelos de biomasa. Una población buena o balanceada fue definida por Swingle (1950; citado por Sheldon, 1976) como la que puede dar una cosecha de buen tamaño en proporción a la productividad del agua. El crecimiento de la concha en caracoles como Cadium edule es estacional y ocurre durante el verano. Cuando el crecimiento se reanuda cada primavera, se deja una marca en la concha y es posible determinar la edad contando esos anillos de crecimiento. Las medidas de edad por este medio se han llevado con cuidado porque bajo ciertas condiciones, más de un anillo pueden formarse por año. La relación entre peso-concha y edad es claramente lineal (Fig. 9), aunque la dispersión del peso, alrededor de la media, es más grande que la de la longitud, la separación de grupos con más años de edad es mayor en términos de peso. El crecimiento de la concha de almejas duras como M. mercenaria, es también estacional y se forman anillos de crecimiento. La edad

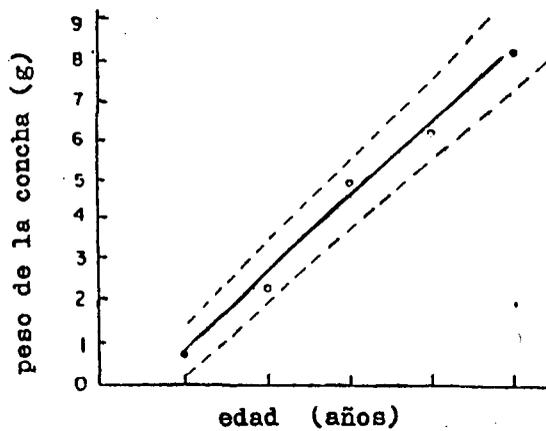


Figura 9. Relación entre peso-concha y edad.

fue determinada cuando al contar estos anillos se asumió que eran anuales, en todos los especímenes examinados. Aunque, muy pocos especímenes viejos fueron obtenidos, se observó una relación lineal entre el peso de concha / edad, para las edades entre 2 a 8 años, para la especie M. mercenaria.

Otras aplicaciones de la determinación de la edad y crecimiento.

Un examen de los surcos y anillos concéntricos en la superficie externa de las conchas puede tentar a algunos, como lo hizo con Leonardo da Vinci: "como si nosotros no pudiéramos contar, en las conchas de berberechos y caracoles, los años y meses de sus vidas". Esto lo llevó a suponer que los años de vida en un molusco están numerados en su concha. Los patrones de crecimiento en la superficie externa de la concha de moluscos han sido por mucho tiempo, materia de investigaciones biológicas y paleontológicas. No sólo tales patrones ofrecen información sobre la historia de vida de ciertas especies, sino que también prometen aportar una gran cantidad de datos concernientes a la historia de las variaciones ambientales en los océanos. El esqueleto de muchos organismos acuáticos ha sido mostrado que funciona como un registro biológico de los cambios en el ambiente.

Si estos organismos también forman estructuras periódicas de crecimiento en su esqueleto, podría ser posible obtener un registro cronológico exacto de los cambios ambientales acuáticos, análogamente a los registros dendrocronológicos del ambiente terrestre. La dendrocronología es el estudio de los anillos de los árboles. La contraparte de la dendrocronología en el ámbito marino ha sido llamada esclerocronología, el estudio de características periódicas en los esqueletos de los organismos marinos. Aunque aplicables a cualquier organismo que tenga partes duras, el término se refiere más a menudo al estudio de las bandas de densidad (bandas oscuras y claras en cortes de secciones) (Jones, 1980; Torres-Moye, 1991).

II. OBJETIVO

Realizar una investigación documental sobre las distintas metodologías empleadas en la determinación de la edad y crecimiento de moluscos marinos. *en* especial bivalvos y gasterópodos.

III. METODOLOGIA

Se realizó la consulta de las fuentes de información o documentación primarias y secundarias sobre el tema de edad y crecimiento de moluscos marinos, y se utilizaron diversas técnicas de investigación documental para el cumplimiento del objetivo propuesto (Bavarésco de Prieto, 1986).

IV. RESULTADOS

En base al análisis bibliográfico que se realizó, los métodos más comunes para establecer la edad y tasa de crecimiento en moluscos (gastrópodos y bivalvos), son dos:

- 1.- Métodos directos.
- 2.- Métodos indirectos.

Los métodos directos son los basados en la interpretación de las líneas de crecimiento presentes en conchas u otras partes duras del organismo (aproximaciones anatómicas).

Los métodos indirectos son los basados en la información generada a partir de medidas morfológicas, influenciadas por las características dinámicas del ambiente, entre estos se tiene:

- 1.- Captura y recaptura.
- 2.- Frecuencias polimodales (método de Petersen y Cassie).

Los fenómenos que causan la formación de las líneas de crecimiento se pudieron dividir en:

- a) internos: anaerobiosis, alimentación, ciclo reproductivo.

b) externos: contaminación, competencia por espacio, variaciones latitudinales.

Se encontró que la forma más común y que es considerada como una característica extraordinaria de los caracoles es la forma en espiral dextrógiro.

Las aplicaciones más comunes de la determinación de edad y crecimiento en gastrópodos y bivalvos son: la dinámica poblacional, la administración y el control de las poblaciones, así como la evaluación de la tasa de renovación del recurso.

V. DISCUSIONES

Existen métodos diversos para establecer la edad y crecimiento de moluscos (gastrópodos y bivalvos). Sin embargo, se encontró que los métodos directos (basados en la observación de estructuras anatómicas duras, en las cuales queda impresa la edad en forma de marcas, bandas o anillos), son más confiables que los métodos indirectos (basados en la información generada a partir de parámetros morfométricos del organismo). Esto se hace patente al comparar los estudios de Becerril-Bobadilla (1988) y Chávez-Morales (1988), con el de Cupul (1990) los dos primeros autores sugirieron una tasa de crecimiento en altura de 5 mm cada cinco meses para el gastrópodo A. undosa en la zona de Punta Banda, B.C., con el empleo del método indirecto de progresión modal de Petersen. El último autor propuso para el gastrópodo en la misma zona, una tasa de crecimiento en altura de 5.07 mm/año y 7.56 mm/año para machos y hembras, respectivamente, con la utilización de los anillos de crecimiento presentes en el opérculo. Se observa que al comparar las tasas de crecimiento, estas fueron mayores para la progresión modal y menores para el análisis de anillos de crecimiento. Esto porque los métodos directos

son más confiables que los indirectos, ya que los primeros se basan en la observación directa de las estructuras duras en las que se refleja el crecimiento y es más probable que exista una sobrestimación dada por los indirectos en las tasas de crecimiento. Pauly y David (1981), mencionaron que el seguimiento de las modas o análisis de progresión modal tiene algunas fallas, como las causadas por las temporadas de desoves que ocurren en espacios de tiempo muy cortos o muy largos, lo que ocasiona cambios en las modas de los histogramas de frecuencias de la población; por lo tanto se debe tener cuidado con los resultados que se generen de este tipo de análisis. Es conveniente que se utilicen ambos métodos, como lo realiza Haskin (1954), para obtener una mejor observación y estimación de la edad y el crecimiento para estos organismos.

Se hace patente en el estudio realizado por Searcy (1990), que el empleo en conjunto de los métodos de anillos de crecimiento, marcado-recaptura y frecuencia de tallas, refuerzan los criterios de determinación de edad y crecimiento en moluscos; en especial para la almeja T. stultorum, al encontrar concordancias entre la edad y crecimiento por la vía de los tres métodos, lo cual proporciona un argumento a favor de su combinación en trabajos de dinámica poblacional.

De acuerdo con Rosa-Velez y Rodríguez-Romero (1990), si se pretende implementar un programa integral para evaluar la factibilidad de explotar un recurso pesquero en particular, será necesario hacer acopio de toda aquella información que caracterice los procesos poblacionales de la especie en su medio: a través de estudios orientados a cubrir aspectos genéticos morfológicos, fisiológicos, ecológicos y biométricos básicos. De aquí que los conocimientos logrados mediante estos enfoques, permitirán establecer los criterios útiles para el uso y manejo de algunos recursos. Es evidente que el conocimiento de aspectos de edad y crecimiento forman parte fundamental de estos trabajos.

Los resultados muestran que existen diversos fenómenos que afectan el ritmo de crecimiento y formación de anillos en conchas y valvas de moluscos, en especial la contaminación; resultado que puede sugerir la utilización de este tipo de organismos como indicadores de perturbaciones ambientales antropogénicas.

Cabe hacer mención que el presente trabajo únicamente abordó los aspectos en los cuales se basan las técnicas y métodos para determinación de la edad y crecimiento de moluscos (gastropodos y bivalvos), no se realizó una descripción detallada de los mismos, al no formar parte del objetivo.

VI. CONCLUSIONES.

1.- En base a la revisión bibliográfica se establecieron 2 líneas metodológicas principales para el análisis y determinación de la edad y crecimiento de moluscos marinos: Métodos Directos (aproximaciones anatómicas) y Métodos Indirectos (aproximaciones estadísticas basadas en la distribución de frecuencia de tallas).

2.- Se observó la conveniencia de emplear la combinación tanto de métodos indirectos como directos para validar la edad y crecimiento de moluscos.

3.- Factores ambientales y fisiológicos deben ser considerados al momento de efectuar la determinación de la edad y crecimiento. en moluscos.

4.- La determinación de la edad y crecimiento de moluscos marinos se debe de tomar en cuenta para la realización de estudios de dinámica poblacional que proporcionen parte de los elementos informativos para su adecuado aprovechamiento.

VII. LITERATURA CITADA

- Acuña, E. 1977. Estudio preliminar de edad y crecimiento de Fissurella latemarginata (Sowerby 1834) en Tocopilla, Chile (Mollusca, Gastropoda, Fissurellidae). Rev. Biol. Mar. Dep. Oceanol. Univ. Chile. , 16(2):117-124.
- Acuña, E. y J. Stuardo. 1979. Una estimación de clases anuales y crecimiento relativo en muestras de dos poblaciones de Concholepas concholepas (Bruguère, 1789). Biol. Pesq., Chile, 12:131-142.
- Aguayo, L y R. Gili. 1984. Edad y crecimiento de merluza de cola (Macruronus magellanicus, Lonnberg) Invest. Pesq., 31:45-47.
- Bagenal, T. B. 1978. Methods for assessments of fish production in fresh water .3ra edición. IBP Handbook No. 3, Blackwell Scientific Publication, Oxford. 365 pp.
- Bavarésco de Prieto, A.M. 1986. Las técnicas de la investigación: manual para la elaboración de tesis.

monografías, informes. 4ta. edición. Grupo Editorial Iberoamericana. México. 302 pp.

Becerril-Bobadilla, F.J.U. 1988. Distribución y abundancia del caracol Astrea undosa Wood, 1828 (Mollusca: Gasteropoda) en la Bahía de Todos Santos de Mayo a Octubre de 1987. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada. Baja California. México. 48 pp.

Brousseau, D.J. 1979. Analysis of growth rate in Mya arenaria using the von Bertalanffy equation. Mar. Biol., 51:221-227.

Campbell, J.R. 1986. Forma y Crecimiento de los moluscos Mem. II Reunion Nal. Malacología y Conquiliología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, Villahermosa, Tabasco. 75-87.

Cassie, R. M. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency y distributions. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 5:513-522.

Cerrato, R. M. 1980. Demographic analysis of bivalve

populations. 417-465. En: D.C. Rhoads y R. A. Lutz (ed). Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change. Plenum Press. New York. 750 pp.

Chávez-Morales, D. S. 1988. Estudio de distribución y abundancia del caracol A. undosa (Wood, 1828). (Mollusca: Gasteropoda) en la Bahía de Todos Santos (Noviembre de 1987 a abril de 1988). Tesis de Licenciatura Autónoma de Baja California. Ensenada. Baja California, México. 45 pp.

Clark II, G.R.1974. Growth lines in invertebrate skeletons. Am. Rev. Earth Planet Sci., 2:77-99.

Cupul, M.F.G.1990. Estructura de edades y análisis del crecimiento del caracol Astraea undosa (prosobranchia: trochidae), en la Bahía de Todos Santos. Baja California, México. Tesis Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C. 60 pp.

Frank, P.W.1965. Shell growth in a natural population of the turban snail. Tequila funebris. Growth, 28:395-403.

- Frank, P.W. 1975. Latitudinal variation in life history features of the black turban snail Tegula funebris (Prosobranchia: Trochidae). Mar. Biol., 31:181-192.
- Fritz, L.W. y R.A. Lutz. 1986. Environmental perturbations reflected in internal shell growth patterns of Corbicula fluminea (Mollusca: Bivalvia). Veliger, 28 (4):401-417.
- Gallardo-Cabello, M. y L. Santarelli. 1987. Desarrollo de las investigaciones sobre la dinámica de poblaciones de organismos marinos. Memórias de la III Reunión Nacional de Malacología y Conquiología, Octubre de 1987. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Biológicas. Sociedad Mexicana de Malacología, A.C. Monterrey, Nuevo León, México. 520-533.
- Grizzle, R. E. y R. A. Lutz 1988. Descriptions of macroscopic banding patterns in sectioned polished shell of Mercenaria mercenaria, from southern New Jersey. Journal of Shellfish Research, 7(3):367-370.

- Guanes, R. J. y G. Torres 1991. Estudio de crecimiento del caracol Astraea turbanica Dall (Mollusca gastrópoda) en Bahía de Todos Santos, B.C., México. Rev. Inv. Cient., 2(1):73-81.
- Harding, J. P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 28:141-153.
- Haskin, H. 1954. Age determination in molluscs. Trans. New York Acad. Sci., 16 (6): 300-304.
- Horikawa, H. y H. Yamakawa. 1982. Ecological study of Omphalius pfeifferi Philippi (Gastropoda: Prosobranchia). Bull. Nansei Reg. Reg. Fish. Res. Lab., No. 14, 71-81.
- Jearld, A. 1985. Age Determination: cap. 11:301-324. En: Nelsen, L.A. y D.L. Johnson (eds) Fisheries Techniques, American Fisheries Society 468 pp.
- Jones, D. S. 1983. Sclerochronology: Reading the Record of the Molluscan Shell. American Scientist Vol. 71: 384-391.

- Kraeuter, J. N., M. Castagna y R. Bisker. 1989. Growth rate estimates for Busycon carica (Gmelin, 1791) in Virginia. Journal of Shellfish Research, 8(1):219-225.
- Kubo, I. y K. Kondo. 1953. Age determination of the Babylonia japonica, (Reeve) an edible gastropod, basing on the operculum. J. Tokyo Univ. Fish., 39(2): 199-207.
- Lutz, R. A. y D. C. Rhoads. 1977. Anaerobiosis and theory of growth line formation; micro-and ultrastructural growth patterns within the molluscan shell reflect periodic respiratory changes. Science, 198: 1222-1227.
- McQuaid, C.D. 1983. Population dynamics and growth of the gastropod Oxysteles variegata (Anton) on an exposed rocky shore. S. Afr. J. Zool., 18:56-61.
- Miranda, O. 1975. Crecimiento y estructura poblacional de Thais (Stromanita) chocolata (Duclos, 1832), en la Bahía de Mejillones del Sur, Chile (Mollusca, Gastrópoda, Thaididae). Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 15(3): 263-286.

Pauly, D. y N. David. 1981. ELEFAN I, a basic program for the objective extraction of growth parameters from length frequency data. Biometrics, 32:205-211.

Pereiro, J. A. 1982. Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. Inf. Tec. Inst. Esp. Oceanog. No. 1. 255 pp.

Quantitative Zoology, 1939. Simpson R. E. U.A.

Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. Bull. Fish. Res. Board Can., 191. 382 pp.

Rhoads, D. C. y R. A. Lutz 1980. Skeletal Growth of Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Change. Plenum Press. 750 pp.

Ropes, J. W. y A. Jearld 1987. Age determination of ocean bivalves 517-527. En: Summerfelt, R. C. y G. E. Hall. (eds) Age and growth of fish. Iowa State University Press/Ames. 544 pp.

Rosa-Velez, J. de la y F. Rodríguez-Romero, 1989. Enfoque genético para el análisis de poblaciones de

- recursos pesqueros: el caso de la población ostrícola de la laguna de Términos, Campeche. cap. 9:255-284 En: Rosa-Velez J. de la y F. González-Farías (eds). Temas de Oceanografía Biológica en México. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C., 337 pp.
- Santarelli, L. y P. Gros. 1985. Determination de la age et de la croissance de Buccinum undatum L. (Gasteropoda: Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. Oceanol. Acta, 8(2):221-229.
- Saunders, W. B. 1984. Nautilus growth and longevity: evidence from marked and recaptured animals. Science, 224 (4652): 990-992.
- Searcy, R., 1990. Dinámica de una población explotada de la almeja pismo (*Tivela stultorum*). cap. 7:193-226: En: Rosa-Velez J. de la y F. González-Farías (eds) Temas de Oceanografía Biológica en México. Universidad, Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C.. 337 pp.
- Sheldon, R. W. 1967. Relation ship between shell-weight

and Agein Certain Mollucs. J. Fish. Res. Board. Canadá, 24(5): 1165-1171.

Sire, J. Y. y P. Bonnet, 1984. Croissance et structure de l' opercule calcifié du gastéropode polynésien Turbo setosus (Prosobranchia: Turbinidae): détermination de l'age individuel. Mar. Biol., 79(1):75-87.

Steel, R. G. y J. H. Torrie. 1986. Bioestadística: principios y procedimientos. 2da. edición. McGraw-Hill. México. 622 pp.

Stevenson, J. A. y L. M. Dickie, 1954. Annual growth rings and rate of growth of the giant scallop, Placopecten magellanicus (Gmelin) in the Digby Area of Bay of Fundy. J. Fish. Res. Bd. Canadá, 11(5): 660-671.

Takashi, I. 1949. The efect of food on growth and coloration of the topshell (Turbo cornutus Solander). J. Mar Res., 8(1): 1-5.

Thompson, I., D. S. Jones y D. Dreibelbis. 1980. Annual internal growth banding and life history of the

oceanquahog Artica islandica (Mollusca: Bivalvia).

Mar. Biol., 57:25-34.

Torres-Moye, G. 1991. Conchas marinas, desifrando sus misterios. Conciencia, 2(9): 14-17.

Underwood, A. J. 1976. Food competition between age-classes in the intertidal neritacean Nerita atramentosa Reeve (Gastropoda: Prosobranchia). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 23:145-154.

Wilbur, K. M. y G. Owen. 1964. Growth. 211-242. En: K. M. Wilbur y C. M. Yonge (ed). Physiology of Mollusca. Academic Press. Nueva York. 544 pp.

Williamson, P. y M. A. Kendall. 1981. Population age structure and growth of trochid Monodonta lineata determined from shell rings. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 61: 1011-1026.

Wydoski, R. y L. Emery. 1985. Tagging and Marking. cap. 11:215-235. En: L. A. Nielsen, y D. L. Johnson (eds). Fisheries Techniques. American Fisheries Society. 468 pp.

Zischke, J. A., N. Watabe y K. M. Wilburt, 1970. Studies on shell formation: measurement of growth in the gastropod Ampullarius glaucus. Malacologia, 10(2): 423-439.