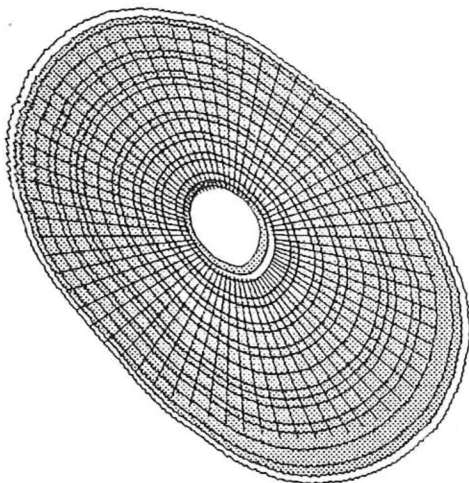




UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

CRECIMIENTO Y REPRODUCCION DE LA LAPA
Megathura crenulata EN LA BAHIA DE TODOS
SANTOS, BAJA CALIFORNIA, MEXICO.



TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:


CAROLINA ARMIJO DE VEGA


ENSENADA, B.C. FEBRERO DE 1993


"CRECIMIENTO Y REPRODUCCION DE LA LAPA Megathura crenulata EN
LA BAHIA DE TODOS SANTOS, BAJA CALIFORNIA, MEXICO".


TESIS
QUE PRESENTA :

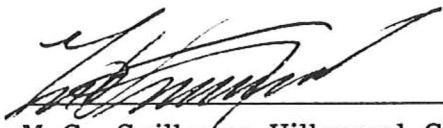
Biol. Carolina Armijo de Vega


M.C. Guillermo Torres Moya
Presidente del Jurado


Dra. Anamaria Escofet Giansone
Sinodal


Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Sinodal


M.C. Gorgonio Ruiz Campos
Sinodal


M.C. Guillermo Villarreal Ch.
Sinodal

AGRADECIMIENTOS

Al M.C. Guillermo Torres Moya, director de este trabajo, por su asesoría, paciencia y consejos para la realización del mismo y por la orientación recibida de su parte durante esta etapa de mi formación profesional.

A mis sinodales, Dra. Anamaría Escofet Gianzone, M.C. Guillermo Villarreal Chávez, M.C. Gorgonio Ruíz Campos y al Dr. Oscar Sosa Nishizaki por los consejos y observaciones hechas a este trabajo.

Al Oc. Lewis McAnally Salas por su constante ayuda y apoyo durante la realización de mi tesis.

A los "Cheos", Oc. Antonio Eliseo Almanza Heredia y Oc. Eliseo Almanza Heredia por su asesoría en el manejo de los datos obtenidos.

A mis amigos Jazmín y Victor por su ayuda en el procesamiento y obtención de las muestras.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo económico.

La realización de este trabajo se logró gracias al apoyo otorgado por la Secretaría de Educación Pública al proyecto "Estudios avanzados del caracol marino", con número de registro DGICSA 910115.

I N D I C E

RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
Antecedentes	2
OBJETIVOS	6
MATERIALES Y METODOS	7
Localizacion del area de estudio	7
Análisis de regresión	9
Madurez sexual y época de desove	10
Composición por tallas	12
Estudio de edad.	12
Validación del método para la determinación de la edad	13
Crecimiento	14
Estructura poblacional por edades	16
Caracterización del crecimiento	16
Talla y edad de primera madurez	17
RESULTADOS	17
DISCUSION	37
CONCLUSIONES	48
RECOMENDACIONES	49
BIBLIOGRAFIA	50

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Localización del área de estudio.	8
Figura 2.- Variables biométricas en la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	9
Figura 3.- Mediciones del borde del orificio apical al inicio de cada anillo de crecimiento y del incremento marginal (IM) de la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	13
Figura 4.- Frecuencia porcentual mensual de madurez gonadal de <i>Megathura crenulata</i> .	19
Figura 5.- Índice gonadosomático y tamaño de óvulos de <i>Megathura crenulata</i> , así como la temperatura promedio mensual en la región de estudio.	20
Figura 6.- Frecuencia porcentual global del largo de la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	24
Figura 7.- Incremento marginal con desviación estandar (95% de confianza) de la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	25
Figura 8.- Crecimiento promedio del lado mayor de la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	28
Figura 9.- Crecimiento promedio del largo de la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	29
Figura 10.- Crecimiento de ambos sexos según el modelo de von Bertalanffy.	31
Figura 11.- Incremento en peso según el modelo de Gompertz para <i>Megathura crenulata</i> .	33

Figura 12.- Frecuencia porcentual de edades de *Megathura crenulata*. 34

Figura 13.- Relación longitud-peso de *Megathura crenulata*. 35

Figura 14.- Porcentaje de organismos maduros en cada intervalo de clase para *Megathura crenulata*. 36

INDICE DE TABLAS

Tabla I.- Escala relativa de estadios de madurez para hembras y machos de <i>Megathura crenulata</i> .	11
Tabla II.- Ecuaciones obtenidas mediante las regresiones lineales y exponenciales de algunas relaciones biométricas con el largo de la concha de <i>Megathura crenulata</i> para ambos sexos.	18
Tabla III.- Comparaciones multiples del índice gonadosomático entre todos los meses utilizando la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95% .	21
Tabla IV.- Comparaciones multiples de diámetro de óvulos entre meses utilizando la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95% .	22
Tabla V.- Frecuencias de tallas encontradas mensualmente para <i>M. crenulata</i> .	23
Tabla VI.- Comparaciones multiples del incremento marginal entre todos los meses utilizando la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95% .	26
Tabla VII.- Prueba de hipótesis de igualdad de medias del lado mayor de la concha entre machos y hembras por edad para <i>Megathura crenulata</i> .	27
Tabla VIII.- Ecuaciones obtenidas para machos y hembras mediante la regresión lineal entre la longitud del lado mayor de la concha y el largo de la concha de <i>Megathura crenulata</i> .	30

Tabla IX.- Desviaciones porcentuales de los resultados 32
del largo de la concha de *Megathura crenulata*
calculados con el modelo de von Bertalanffy con
respecto a los valores observados.

RESUMEN

Se realizaron colectas mensuales de la lapa *Megathura crenulata* de agosto de 1991 a julio de 1992 en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Con las variables biométricas de los organismos se obtuvieron las relaciones morfométricas encontrándose que el ancho de la concha es el mejor predictor de la longitud de ésta ($r=0.95$). Por medio de la observación de la textura, color y turgencia de la gonada, se identificaron cinco estadios de madurez sexual: sexo indeterminado, parcialmente maduros, maduros, parcialmente desovados y desovados; durante todo el año se encontraron organismos en los cinco estadios. Para conocer el ciclo reproductivo se obtuvieron los índices gonadosomáticos mensuales así como el diámetro promedio mensual de los óvulos. Se encontró que *M. crenulata* presenta dos desoves al año, uno en otoño, al que le sigue la etapa de reabsorción gonadal y acumulación de reservas; y el otro en primavera, el cual tiene una recuperación rápida debido posiblemente a la abundancia de alimento durante esa estación del año. La distribución de tallas fué de los 55 a los 119 mm, con las mayores frecuencias entre los 67 y los 85 mm. Mediante el análisis del incremento marginal en la concha, se determinó que el ciclo de formación de los anillos de crecimiento es anual. La distribución de frecuencias de edades mostró que se encontraron organismos desde los cuatro a los nueve años y las mayores frecuencias se presentaron a los cinco y seis años. El crecimiento entre machos y hembras no fué significativamente diferente por lo que se sugiere la utilización de un modelo general para describir el crecimiento de la especie. La relación longitud-peso fué del tipo isométrica y la edad de primera madurez es de cinco años (63.45 mm), por lo que la edad mínima de captura sugerida es de seis años (72.48 mm), dando así oportunidad de que los organismos hayan presentado dos desoves.

INTRODUCCION

Existen organismos cuya importancia comercial apenas empieza y sobre los cuales no se han realizado estudios que contribuyan a su conocimiento y ayuden a su aprovechamiento racional. Tal es el caso de la lapa *Megathura crenulata* Sowerby, 1825 (molusco prosobranquio), la cual es registrada por Baqueiro *et al.*(1982) como un recurso potencial en las costas de la Península de Baja California. Las lapas han sido consideradas como recursos no tradicionales susceptibles de ser explotados comercialmente y los cuales están sujetos a una captura "de subsistencia" (Dethier, *et al.*, 1989); estos mismos autores resaltan la necesidad de hacer estudios básicos sobre las especies cuya explotación no es tradicional con el propósito de evitar el colapso de dichas pesquerías por la falta de información. Esta información también resulta importante para prevenir las repercusiones ecológicas que traerían la eliminación o reducción de la abundancia de una especie en particular.

Con el presente trabajo se inician los estudios sobre la lapa *Megathura crenulata* con los que se pretende comenzar a generar la información necesaria para el conocimiento de la biología de dicha especie, la cual permitirá la incorporación de bases científicas para promover una explotación racional del recurso.

Antecedentes

La Península de Baja California presenta un variado patrón climático y posee un ambiente marino tan diverso como casi ninguna otra región en el mundo (Dawson, 1951), por lo cual posee un amplio potencial de recursos marinos.

En esta región, al igual que en otras partes de mundo, se han presentado algunos casos de extracción de recursos marinos sin tomar en cuenta los estudios generados por las diferentes líneas de investigación o careciendo de éstos, lo que, aunado a la captura intensiva ha traído como consecuencia una baja en la producción pesquera (Ramos, 1989). Tal es el caso de las pesquerías de la almeja

catarina *Argopecten circularis* (Baqueiro *et al.*, 1982), el alga roja *Gelidium robustum* (Pamplona, 1989), el abulón *Haliotis* spp. y la almeja *Tivela stultorum* (Searcy y Salas, 1989), entre otros.

En la Península de Baja California existe un interés creciente de diversos grupos (cooperativas, ejidos y la iniciativa privada) por participar en actividades pesqueras. Una de las alternativas que se vienen desarrollando es la diversificación pesquera, la cual ha permitido la explotación de recursos no tradicionales dentro de los cuales se encuentra la lapa *Megathura crenulata*.

La lapa *M. crenulata* es un molusco gasterópodo que pertenece a la subclase Prosobranchia, al orden Archaeogastropoda y a la familia Fissurellidae. Es un organismo poco común que habita en sustratos rocosos en zonas de entremareas y del submareal (Smith y Carlton, 1975), se le ha encontrado en estos habitats asociada al abulón *Haliotis* spp. y al cangrejo *Opisthopus transversus* (Ricketts *et al.*, 1985); Caballero-Alegría (1989) lo encontró asociado a bancos de abulón en tres localidades de la Península: Isla San Benito, Isla de Cedros y Punta San Roque.

Se distribuye en la costa del Pacífico Oriental desde la Bahía de Monterey (California, EUA) hasta Isla Asunción (Baja California Sur, México). Posee una concha que llega a medir hasta 13 cm de largo la cual está labrada con finas líneas de crecimiento concéntrico y surcos radiales, tiene el borde aserrado y su exterior puede ser de color crema o blanco. El cuerpo llega a medir hasta 25 cm de largo y es de color negro o gris moteado (Morris *et al.*, 1980).

Los únicos estudios de que ha sido objeto *M. crenulata* son de naturaleza bioquímica (Hodgson, 1981; Menestrina y Antolini, 1982; Dissous *et al.*, 1986), pero no existe información relacionada con su crecimiento y reproducción posiblemente porque no se había visualizado la necesidad de generarla.

Para poder hacer inferencias sobre la estructura de una población de moluscos en el tiempo, es importante realizar investigaciones sobre edad y crecimiento. Por otro lado, 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 manejo adecuado y aprovechamiento de las especies de importancia económica (Kenny, 1977; Gallardo-Cabello y Santarelli, 1987; Rogers y Ruíz, 1987; Cupul-Magaña, 1990). Para conocer algunos de estos parámetros es necesario estudiar el ciclo de vida de un organismo, el cual puede estar preservado en el esqueleto de diversas maneras. Las conchas de los moluscos presentan anillos o líneas de crecimiento cuya periodicidad de formación se puede conocer y por medio de ellas se logra determinar la edad de dichos organismos. Para que un cambio en el medio ambiente externo sea registrado en la concha del molusco, la fisiología del organismo debe ser alterada; muchos cambios fisiológicos son registrados en la concha como incrementos o discontinuidades de crecimiento o cambios en la estructura, tanto mineralógica como química. Estos cambios fisiológicos que afectan el ritmo de formación de las líneas de crecimiento en las conchas, pueden ser provocados por varios factores, como la manipulación de los organismos, la contaminación, competencia intra e interespecífica por espacio y/o alimento (Underwood, 1976), variaciones latitudinales (Frank, 1975), la anaerobiosis (Lutz y Rhoads, 1977) y ciclos reproductivos (Thompson *et al.*, 1980; Cupul-Magaña, 1990). Todas estas características estructurales pueden observarse en la concha completa o en preparaciones especiales de ésta (Rhoads y Lutz, 1980).

Una especie es capaz de crecer y reproducirse tanto como su nicho lo permita. Sin embargo, no todas las partes del nicho real de la especie promueven una fecundidad y crecimiento similar. Por esta razón es importante conocer las relaciones morfométricas de los organismos de una población, lo que permite

realizar predicciones del valor que puede tener una variable con solo conocer la otra y viceversa; es decir, conociendo las relaciones de las variables se puede estudiar el crecimiento indirectamente (Aguayo y Gili, 1984).

Los moluscos cuyo habitat es la zona de entremareas muestran una marcada variación local y geográfica en su distribución y tamaño corporal (Fawcett, 1984). Generalmente, las especies de moluscos de la zona intermareal de latitudes sureñas tienen una vida más corta y alcanzan una talla final menor que las especies del norte (Newell, 1964; Frank, 1965; Frank, 1975; Edwards, 1988). En la costa de Baja California se encontró un caso contrario al mencionado previamente, en éste: *Astraea undosa* presentó tallas mayores en las latitudes más sureñas (Torres- Moye, 1990). Esta diferencia en el crecimiento fue atribuida a la competencia por el alimento con el erizo *Strongylocentrotus purpuratus* y a la pobreza en la vegetación bentónica (Aguilar- Rosas, *et al.*, 1990) presentes en las latitudes norteñas. De igual manera Quinn (1988), encontró diferencias en la tasa de crecimiento de la lapa *Shiphonaria diemenesis* como respuesta a las variaciones en la cantidad de alimento.

Al igual que el crecimiento, es muy importante tener información detallada sobre la reproducción de las especies bajo explotación o susceptibles de ser explotadas, ya que este tipo de información, permite determinar el potencial reproductivo y recomendar medidas regulatorias para su extracción. Los estudios sobre la reproducción de poblaciones silvestres consiste en la colecta de especímenes a intervalos regulares de tiempo y de mediciones simultáneas de los factores ambientales que pudieran estar afectando la reproducción como lo es la temperatura, fotoperíodo, disponibilidad de alimento, y oleaje (Hahn, 1989).

Un criterio para evaluar el estado reproductivo de un animal es el registro del grado progresivo de madurez en las gonadas de ambos sexos (Giese, 1959). La maduración de la gónada se refiere a las etapas o estadios por los que la gónada

pasa durante el ciclo reproductivo. El número de etapas de maduración usadas puede ir de cinco a diez, dependiendo de que tan rápida y completamente desove el animal. Los nombres de estas etapas difieren dependiendo del investigador; aunque usualmente se refieren al mismo fenómeno, no son totalmente equivalentes, y en algunos casos representan fenómenos que solamente ocurren en una especie o sexo (Hahn, 1989).

El ciclo reproductivo es el intervalo de tiempo entre desoves sucesivos en una población. Puede ser determinado de diferentes formas: el desove, el número de larvas, la aparición de gametas maduras en las gónadas, viabilidad y tamaño de los huevos y de las gónadas, han sido usados por diferentes investigadores para definir las épocas reproductivas (Giese, 1959; Hahn, 1989).

La condición reproductiva de un animal se puede determinar mediante el índice gonadosomático que se basa en la suposición de que las gónadas grandes se encuentran maduras y las gónadas pequeñas están desovadas o inmaduras. Una gónada con disminuciones repentinas en tamaño y peso, se considera que tuvo pérdida de gametas y se le denomina desovada (Del Angel, 1990).

La frecuencia de tamaños de huevos es uno de los mejores métodos para el estudio de los ciclos reproductivos; estos datos son más complejos que los datos de los índices gonadales o estadios de desarrollo subjetivos. El tamaño promedio de los huevos de la población no muestra un descenso hasta que la mayoría de los individuos en la población han desovado, pero de cualquier manera el índice promedio disminuye tan pronto como el desove empieza (Hahn, 1989).

OBJETIVOS

Motivada por la falta de información sobre la biología de la lapa *M. crenulata*, y con el fin de contribuir al conocimiento de su biología reproductiva y crecimiento, se decidió planear esta investigación. Los objetivos particulares son:

- Contribuir al conocimiento de la biología de la población de *Megathura crenulata* en la Bahía de Todos Santos, referido al estudio de su biometría, reproducción y crecimiento.
- Proporcionar información para la administración racional del recurso mediante la determinación de la talla mínima de captura, el ciclo reproductivo y la posible época de veda.

MATERIALES Y METODOS

Localización del area de estudio

Los muestreos se realizaron en la localidad de Tres Hermanas en Punta Banda (Bahía de Todos Santos).

La Bahía de Todos Santos está situada sobre la costa Oeste de la península de Baja California (Fig. 1) entre los 31° 40' y 31° 56' latitud Norte y 116° 36' y 116° 50' longitud Oeste (Secretaría de Marina, 1974).

De agosto de 1991 a julio de 1992 se realizaron colectas mensuales de la lapa *Megathura crenulata* mediante buceo en la región sublitoral (aproximadamente de 3 a 7 metros de profundidad), se extrajeron todos los organismos que se fueran encontrando hasta completar un total de 25 a 30 animales por muestreo. En el mes de noviembre no se realizó el muestreo debido a que se presentaron condiciones marinas adversas. Se obtuvo un total de 308 organismos y se desecharon las conchas dañadas por bioincrustaciones o daño físico.

Usando un vernier con precisión de 0.05 mm y una balanza Sartorius (precisión de 0.001g), las variables biométricas que se registraron en los especímenes fueron:

- Peso total del organismo (g)
- Peso del organismo sin concha y peso del callo (g)

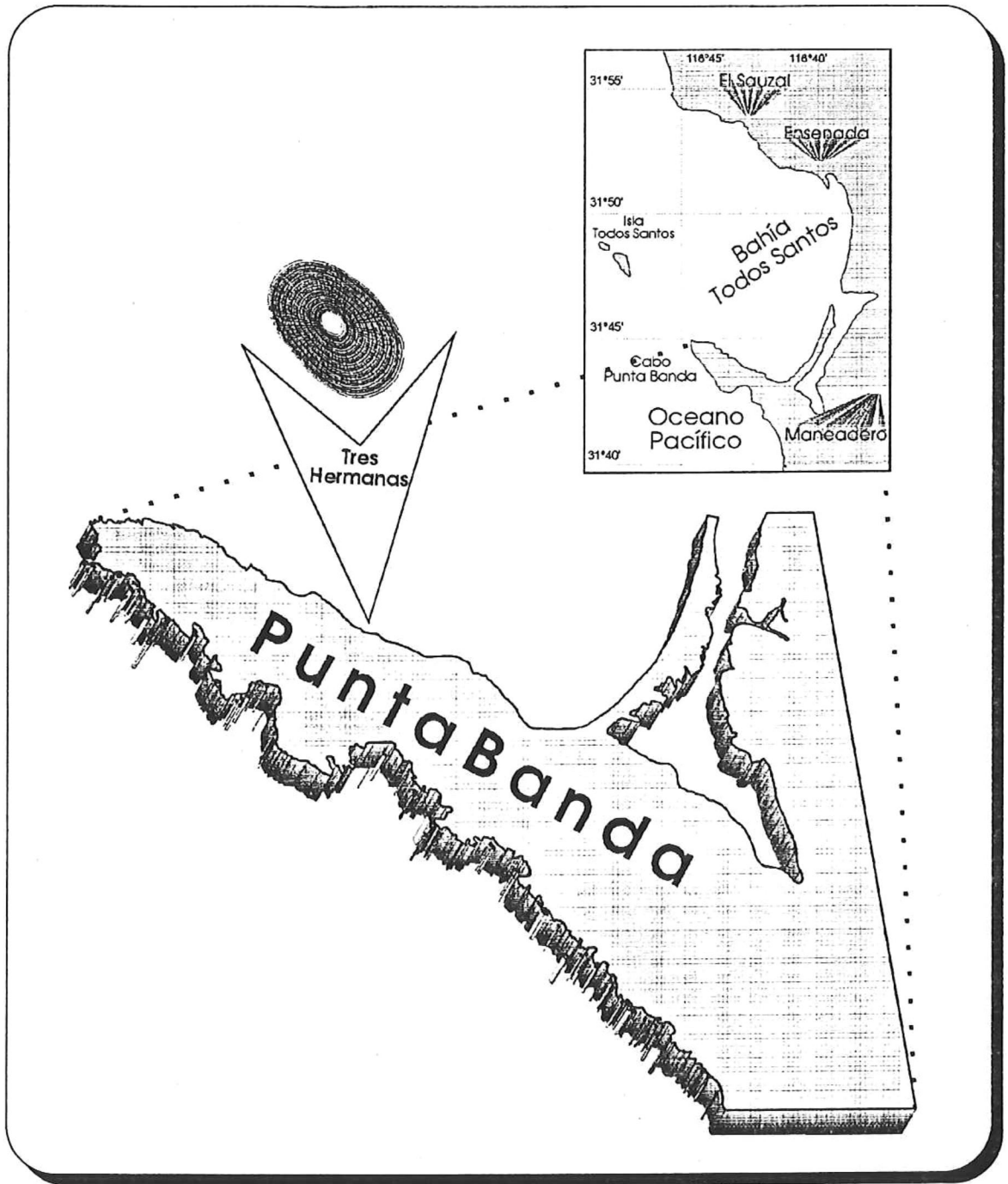


Figura 1.- Localización del área de estudio.

- Peso, largo, ancho y altura de la concha (mm) (fig. 2)
- Largo y ancho del orificio apical de la concha (mm) (fig. 2)
- Peso de la gónada (g)

Para probar el ajuste de los datos globales obtenidos a una distribución normal, éstos se sometieron a la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Steel y Torrie, 1985).

Análisis de regresión

Con el fin de identificar las variables que pudieran servir como predictores de otras, se realizaron regresiones lineales entre largo de la concha (variable X)

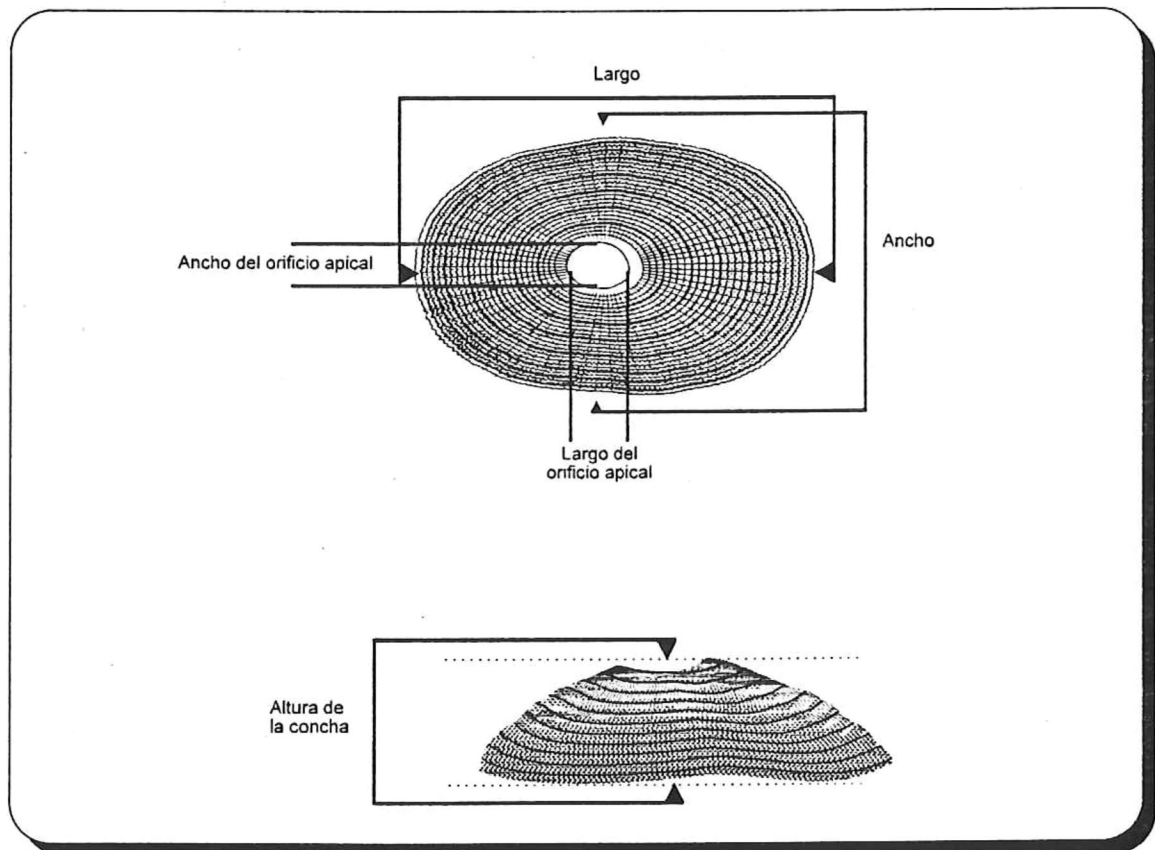


Figura 2.- Variables biométricas en la concha de *Megathura crenulata*.

contra ancho y altura de la concha (variables Y), y regresiones exponenciales entre el largo de la concha (variable X) y el peso total del organismo, el peso del callo y el peso de la concha (variables Y), de las cuales se obtuvieron los coeficientes de correlación y ecuaciones correspondientes.

Madurez sexual y época de desove

Con una tabla de contingencia y utilizando la prueba de X^2 (Ji cuadrada) al 95% de confianza se sometió a prueba la hipótesis nula de que la proporción de sexos es 1:1 (Kreyszig, 1979). Para realizar esto no se tomaron en cuenta los organismos de sexo indeterminado.

Para determinar el estado de madurez de los organismos se elaboró una escala relativa numérica basada en el tamaño, color y textura de la gónada (Tabla I). Con base en esta escala se calculó el porcentaje de individuos en cada estadio relativo de madurez, tomando como el 100% el número total de organismos muestreados en cada mes. Se construyó un histograma en el que se compararon las frecuencias de cada estadio para todos los meses.

La obtención del índice gonadosomático considerando el peso de la gónada y del callo se obtuvo por medio de una modificación de la fórmula de Giese y Pearse (1977):

$$I.G. = (\text{peso de la gónada} / \text{peso del callo}) \times 100$$

La fórmula sin modificar utiliza el peso de las partes blandas; en este caso se utilizó el peso del callo puesto que presentó una menor variabilidad.

Tabla I.- Escala relativa de estadios de madurez para hembras y machos de *Megathura crenulata*.

Código	Equivalencia	Características	COLOR	
			Machos	Hembras
0	Inmaduro	Gonada pequeña y flácida	Transparente	Transparente
1	Parcialmente maduro	Gonada pequeña y escasa presencia de huevos a la ruptura	Anaranjado-amarillo	Verde- café
2	Totalmente maduro	Gonada grande, turgente y gran emisión de huevos a la ruptura	Anaranjado	Verde olivo
3	Parcialmente desovado	Gonada grande, flácida y escasa emisión de huevos a la ruptura	Anaranjado	Verde olivo
4	Totalmente desovado	Gonada grande, con pliegues, flácida y sin emisión de huevos a la ruptura	Anaranjado-claro	Café

Para saber en que época ocurre el desove, los valores del índice gonadosomático se graficaron contra los meses del año. Para corroborar las épocas de desove, se realizó un análisis del tamaño de los óvulos en cada mes suponiendo que a mayor madurez habrá un mayor tamaño de ovulos. Este análisis consistió en medir 100 óvulos de cada hembra de las edades de 5, 6, y 7 años para evitar que pudieran encontrarse variaciones debidas a inmadurez y porque estas edades estuvieron representadas en todos los meses de muestreo . La observación y mediciones de los óvulos se realizaron en un microscopio óptico. El tamaño promedio de los óvulos durante el año se graficó en forma combinada con los valores del índice gonadosomático .

Tanto los cambios en el índice gonadosomático como en el tamaño de los óvulos durante los meses de muestreo, se contrastaron con los cambios de

temperatura superficial y de fondo (10m de profundidad). Los datos de temperatura fueron proporcionados por el M. en C. Oscar Delgado del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, U.A.B.C., y fueron tomados de septiembre de 1991 a junio de 1992 en la región de Punta Banda en la localidad denominada La Joya.

Composición por tallas

Para conocer la estructura de tallas mensual de la población muestreada, se construyó una tabla en la que se presentan las frecuencias mensuales de cada intervalo de talla, ésta se construyó con los datos de hembras y machos agrupados. Para conocer la estructura de tallas anual se construyó un histograma de frecuencias anuales del largo de la concha, éste se construyó con los datos de todos los meses para conocer la composición de tallas durante todo el periodo muestreado.

Estudio de edad.

De los 308 organismos muestreados, para este análisis solamente se utilizaron 252 conchas debido a que las demás se desecharon porque en ellas no se pudieron observar los anillos de crecimiento por estar quebradas o con bioincrustaciones de algas calcareas que impidieron distinguir las bandas de crecimiento.

Se limpiaron y blanquearon las conchas en hipoclorito de sodio al 6% para posteriormente observar los anillos de crecimiento hialinos y opacos con ayuda de una lámpara de luz transmitida. Para medir las distancias de la orilla del orificio apical al inicio de la formación de cada anillo hialino se utilizó un vernier (precisión 0.05 mm) (Fig. 3). El orificio apical divide longitudinalmente a la concha en dos lados uno de los cuales tiene mayor longitud que el otro. Debido a que el lado más largo es en el que se aprecian mejor los anillos, las mediciones siempre se realizaron en ese lado.

Validación del método para la determinación de la edad

Para conocer el ciclo de formación de los anillos se realizó un análisis mensual del incremento marginal, que consistió en el cálculo de la diferencia de la longitud del lado mayor (longitud de la orilla del orificio apical al margen de la concha) menos la longitud al anillo hialino más reciente (anillo hialino más cercano al margen de la concha, Fig. 3). Esta medida se representa por la siguiente ecuación:

$$I.M. = L_m - L_r$$

donde:

I.M. = Incremento marginal (mm)

L_m = Longitud del lado mayor de la concha (mm)

L_r = Longitud hasta el anillo hialino más reciente (mm).

Los valores más pequeños del incremento marginal correspondieron a las conchas en las que se estaba desarrollando el anillo hialino más reciente. La

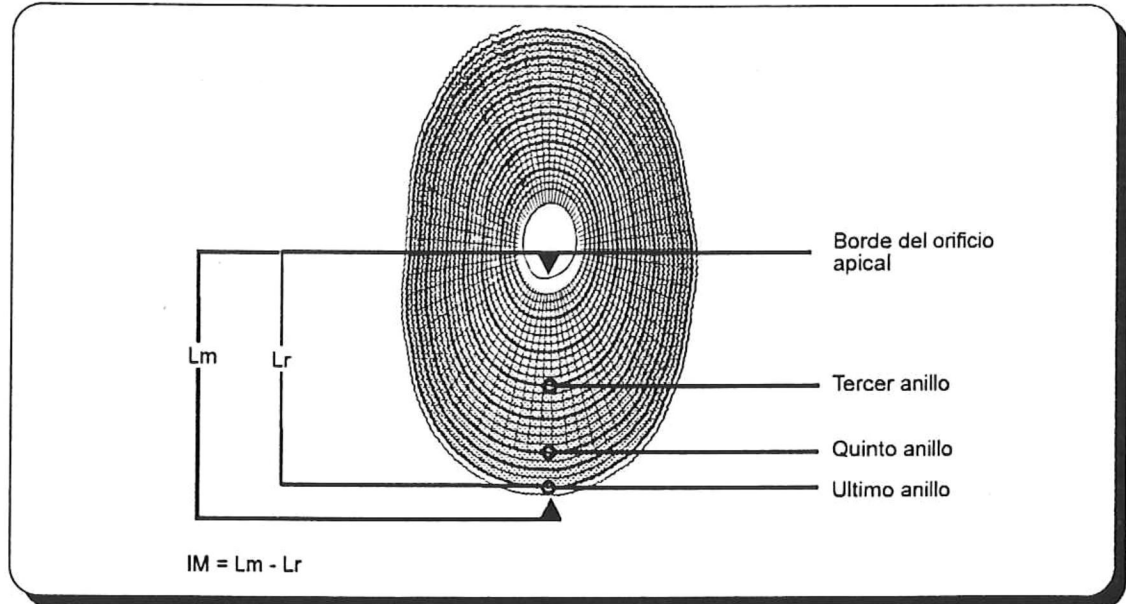


Figura 3.- Mediciones del borde del orificio apical al inicio de cada anillo de crecimiento y del incremento marginal (IM) de la concha de *Megathura crenulata*.

metodología aplicada no permite identificar anillos hialinos marginales puesto que los bordes de las conchas siempre se ven translúcidos, por lo que se podría confundir un anillo hialino con un opaco, además los anillos hialinos siempre se encuentran ubicados después de un cambio en la topografía de la concha y estos cambios no se identifican en el borde, lo que imposibilita que, aún con la luz transmitida, se identifique un anillo hialino marginal, por tal motivo nunca se reportaran valores de cero para los incrementos marginales. Para saber si existieron diferencias significativas en crecimiento entre los meses se realizó un análisis de homocedasticidad para probar la homogeneidad de las varianzas y posteriormente se hicieron comparaciones entre todos los valores promedio de incremento marginal de cada mes por medio de ANOVA. Cuando las diferencias fueron significativas a un nivel de confianza del 95%, se realizó el análisis de Tukey ($\alpha = 0.05$) para saber entre que meses existían diferencias significativas de incremento marginal.

Para identificar la fase de formación de un nuevo anillo, los valores promedio de incremento marginal se graficaron contra los meses muestreados.

Crecimiento

Con los datos de edad-largo de lado mayor de la concha se construyeron las curvas de crecimiento promedio para hembras y machos.

Con los valores de longitud promedio del lado mayor de la concha para cada edad, y empleando las ecuaciones de regresión lineal entre longitud del lado mayor de la concha y largo de la concha, se calcularon los valores del largo de la concha para cada una de las edades (retrocálculo) y se graficaron tanto para hembras como para machos. Para saber si existían diferencias en crecimiento entre sexos, se compararon los valores observados de longitud del lado mayor de la concha a cada edad, primero se probó la homogeneidad de varianzas con una prueba "F", para posteriormente comparar la longitud media del lado mayor de la

concha de hembras contra la de machos en cada edad con la aplicación de una prueba "t" con un nivel de confianza del 95%.

Se obtuvieron los valores de los parámetros de la curva de crecimiento de von Bertalanffy (Kimura, 1980) con base en el siguiente modelo:

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

donde:

L_t = Longitud mayor de la base a la edad t .

L_{∞} = Longitud máxima promedio.

k = Coeficiente de crecimiento.

t_0 = Edad teórica para la longitud de la base mayor igual a cero.

t = edad.

La obtención de estos valores se realizó con el paquete LFSAS (Prager, *et al.*, 1987).

Para saber que tan bueno había sido el ajuste del modelo, se calculó la desviación porcentual de los valores de diámetro mayor de la base obtenidos con el modelo con respecto a los observados, se designó a los observados como el 100% y a partir de estos se calculó el porcentaje que correspondió a los calculados. Posteriormente se restó del 100% de los observados los porcentajes calculados para cada edad y sexo.

Se obtuvieron los valores de los parámetros de la ecuación de Gompertz (Ricker, 1975) que describe el crecimiento en peso del organismo con respecto a la edad, dicha ecuación es la siguiente:

$$W_t = W_0 e^{G(1-e^{-gt})}$$

donde:

W_t = Peso a la edad t

W_0 = Peso inicial del organismo

G = Tasa instantánea de crecimiento cuando $t=0$ y $W=W_0$

g = Tasa instantánea de crecimiento en el punto de inflexión de la curva.

La obtención de los parámetros de crecimiento se realizó con el paquete LFSAS (Prager, *et. al.*, 1987). Se graficó la tendencia de peso a cada edad descrita por dicha ecuación.

Estructura poblacional por edades

Para conocer la estructura anual de edades por sexos de la población muestreada de *Megathura crenulata* se graficó la frecuencia porcentual de organismos de esa clase de edad haciendo distinción entre sexos.

Caracterización del crecimiento

Para conocer el tipo de crecimiento (alométrico o isométrico) experimentado por la lapa, se calculó la relación entre el largo de la concha y el peso total del organismo, utilizando la ecuación de potencia $W = a L^b$, donde W es el peso total del organismo expresado en gramos y L es la longitud de la concha expresada en milímetros. La constante a es igual a W cuando $L=1$ y es llamado índice de crecimiento inicial. La constante que tiene más sentido es la constante de equilibrio b , la cual indica la proporción de las dos tasas de crecimiento bajo estudio (Wilbur y Owen, 1964). El ajuste de esta curva se hizo con el programa FISHPARM (Prager *et al.*, 1987), que utiliza el algoritmo de Marquardt para una estimación no lineal de los parámetros por mínimos cuadrados.

Si el valor de b es igual a 3 el tipo de crecimiento es isométrico. Para saber si el valor de b fue significativamente diferente de 3 se realizó una prueba "t" para el coeficiente de regresión con un $\alpha=0.05$.

Talla y edad de primera madurez

Con el objeto de conocer la talla y edad de primera madurez de *M. crenulata* se obtuvieron los porcentajes de organismos con algún grado de madurez (estadios 2, 3 y 4 de la escala relativa hecha para esta especie Tabla 1) para cada intervalo de longitud. Dentro de cada intervalo de longitud se consideró al 100% como el número total de organismos (estadios del 0 al 4). Se graficaron los porcentajes de organismos maduros para cada intervalo de longitud para identificar en qué talla se presentaba un 50% o más de organismos maduros, lo cual se utiliza como parámetro para determinar la talla de primera madurez (Ault, 1985). Posteriormente se identificaron las edades correspondientes a esas tallas por medio de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy.

RESULTADOS

La prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró que los datos biométricos globales presentaron una distribución que no difiere significativamente (95% de confianza) de la distribución normal.

Las ecuaciones de regresión entre las variables biométricas se presentan en la tabla II. Las variables que tuvieron las correlaciones más altas fueron el largo de la concha contra ancho de la concha ($r=0.952$) y contra peso de la concha ($r=0.926$).

De los 308 organismos colectados se encontraron 159 machos, 141 hembras y ocho de sexo indeterminado. El valor de X^2 (Ji cuadrado, 95% de confianza) calculado (1.08) fué menor que el crítico (3.84) por lo cual no se puede rechazar la hipótesis nula planteada de que la proporción de sexos es similar o en equilibrio (1:1).

Tabla II.- Ecuaciones obtenidas mediante las regresiones lineales y exponenciales de algunas relaciones biométricas con el largo de la concha de *Megathura crenulata* para ambos sexos.

Largo de la concha (x) vs.:	Ecuación	r	r ²
Ancho de la concha (mm)	$y = 2.45 + (0.606 x)$	0.952	0.907
Altura de la concha (mm)	$y = -2.31 + (0.254 x)$	0.803	0.646
Peso total (g)	$y = 0.0005 (x^{2.843})$	0.850	0.711
Peso de la concha (g)	$y = 0.0006 (x^{2.327})$	0.926	0.855
Peso del callo (g)	$y = 0.0001 (x^{2.960})$	0.856	0.703

En la figura 4 se presentan los porcentajes de madurez gonadal en cada mes. En todos los meses se encontraron organismos maduros y parcialmente desovados. La mayor proporción de los primeros se presentó en febrero y marzo y en junio y julio. En general, la proporción de organismos parcialmente desovados se mantuvo alta durante todo el año pero los valores más altos se observaron en octubre, diciembre y enero. La mayor proporción de organismos totalmente desovados ocurrió durante los meses de septiembre, diciembre, abril y mayo.

El índice gonadosomático mostró que existen dos épocas de desove: la primera en los meses de septiembre a diciembre (otoño) y la segunda, de menor duración, en los meses de abril y mayo (primavera). Los valores mayores del índice se registraron en los meses de junio y julio (verano) (Fig. 5).

La prueba de ANOVA aplicada a las medias mensuales del índice gonadosomático mostró que existen diferencias significativas entre ellas ($F=12.86$, $P<0.05$). Se encontraron disminuciones significativas de septiembre a diciembre,

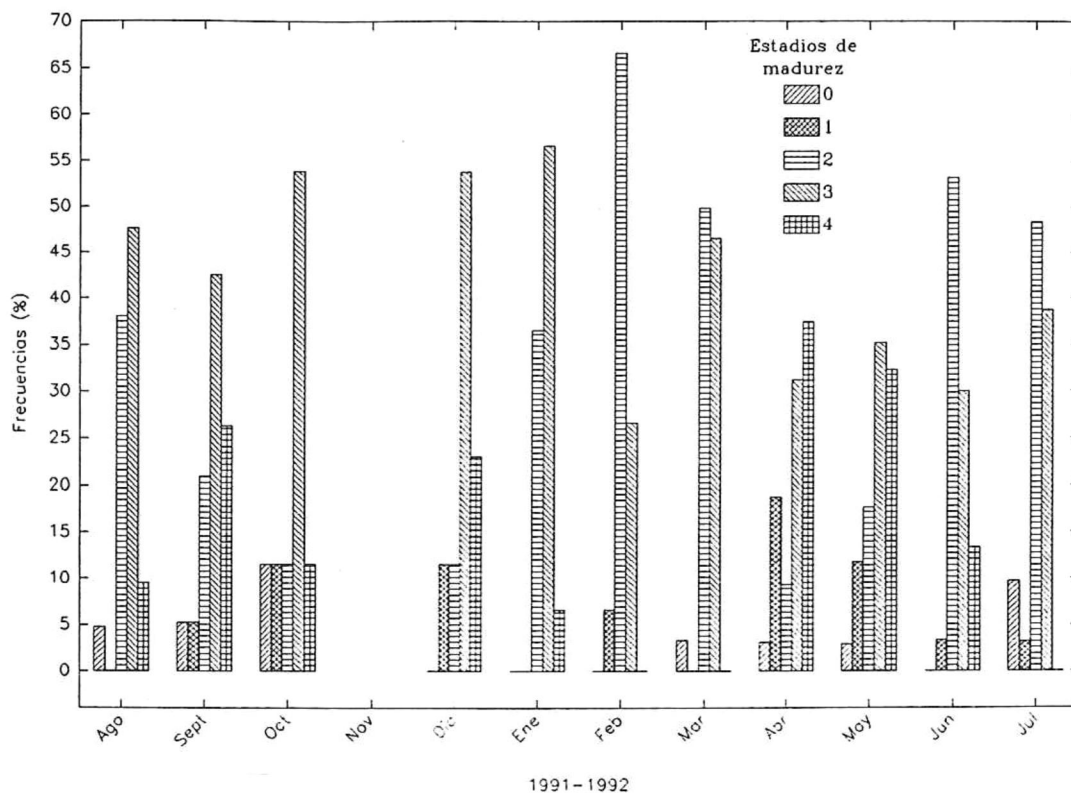


Figura 4.- Frecuencia porcentual mensual de madurez gonadal de *Megathura crenulata*.

abril y mayo; y aumentos significativos durante agosto, marzo, junio y julio (Tabla III, Fig. 5). La prueba de ANOVA aplicada a las medias mensuales del tamaño de los óvulos fué significativa ($F=11.54, P<0.05$). Con la prueba de Tukey se detectó una disminución significativa ($p<0.05$) en el mes de diciembre y un aumento significativo en octubre, y de abril a junio (Tabla IV).

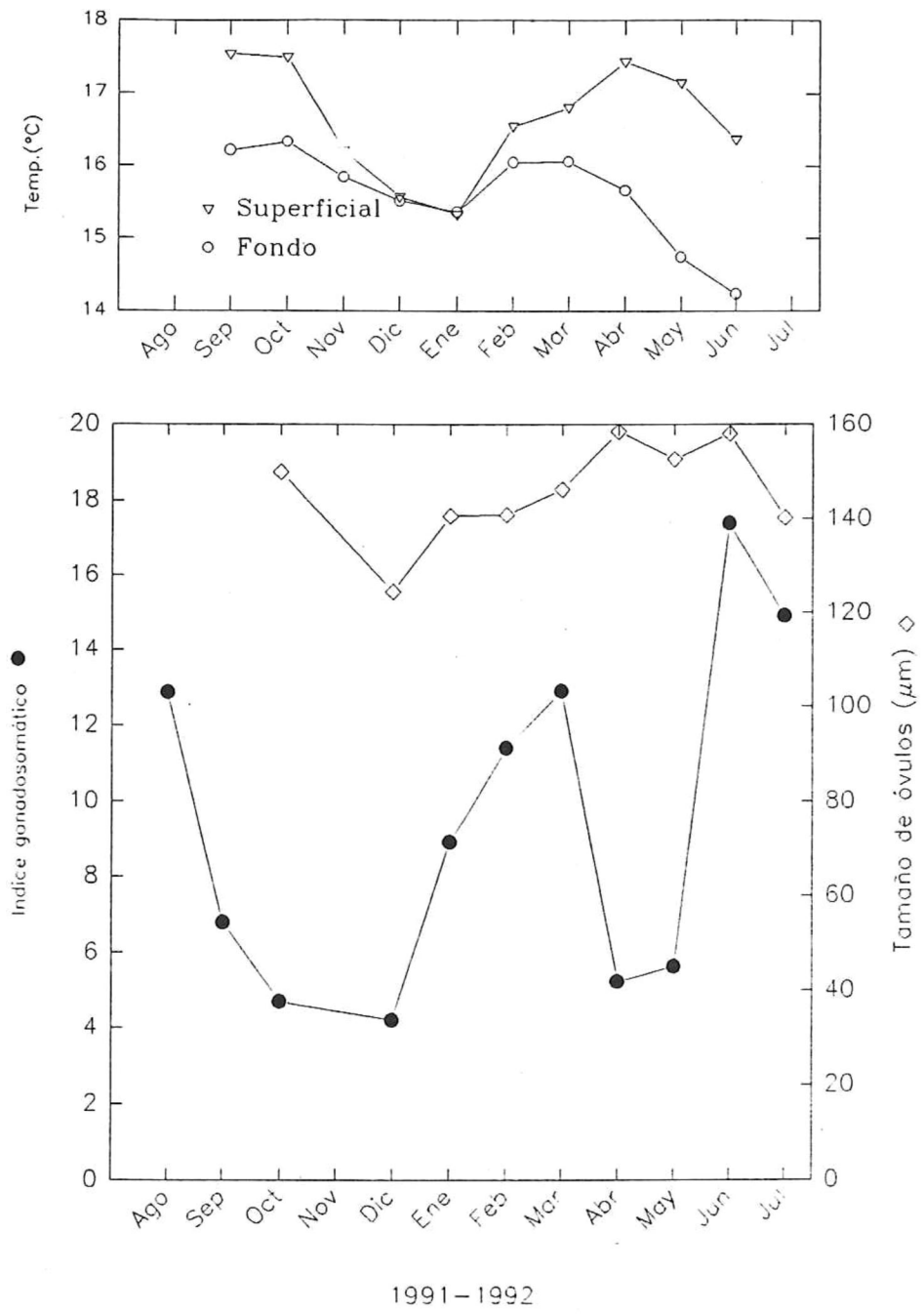


Figura 5.- Índice gonadosomático y tamaño de óvulos de *Megathura crenulata*, así como la temperatura promedio mensual en la región de estudio.

Tabla III.- Comparaciones múltiples del índice gonadosomático entre todos los meses utilizando la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95% (S=significativa, N = no significativa).

		1991				1992						
		Ago	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
1 9 9 1	Ago											
	Sep	S										
	Oct	S	N									
	Dic	S	N	N								
1 9 9 2	Ene	N	N	N	N							
	Feb	N	N	N	N	N						
	Mar	N	S	S	S	N	N					
	Abr	S	N	N	N	N	N	S				
	May	S	N	N	N	N	N	S	N			
	Jun	N	S	S	S	S	S	N	S	S		
	Jul	N	S	S	S	N	N	N	S	S	N	

La temperatura superficial más baja se presentó en enero con 15.32°C y la más alta se presentó en septiembre con 17.54°C. La temperatura de fondo más baja fue de 14.23 °C en el mes de junio y la más alta fue de 16.32°C en el mes de octubre. De septiembre a noviembre hubo estratificación de la columna de agua, que se rompió en los meses de diciembre y enero, en donde hubo mezcla de agua superficial y de fondo, en el resto de los meses la termoclina estuvo presente (Fig. 5).

La distribución mensual de frecuencias de tallas (Tabla V) mostró que las tallas más pequeñas (organismos menores de 63 mm) se presentaron en los meses de septiembre, octubre, enero, abril y mayo, las tallas máximas (organismos de más de 99 mm) se presentaron en febrero y julio. La distribución de frecuencias de tallas global (Fig.6) mostró que las tallas de *Megathura crenulata* van de los 55 a los 119 mm; las mayores frecuencias se presentaron entre los 67 y los 85 mm.

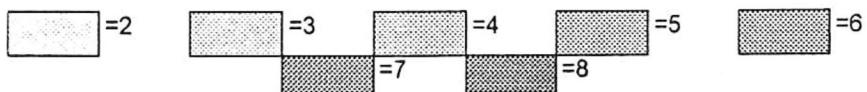
Tabla IV.- Comparaciones multiples de diámetro de óvulos entre meses utilizando la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95% (S = significativa, N = no significativa).

		1991		1992						
		Oct	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
1991										
	Oct									
	Dic	S								
1992	Ene	N	S							
	Feb	N	S	N						
	Mar	N	S	N	N					
	Abr	N	S	S	S	N				
	May	N	S	N	N	N	N			
	Jun	N	S	S	N	N	N	N		
	Jul	N	S	N	N	N	S	N	S	

Los valores más altos de incremento marginal se encontraron en los meses de octubre y diciembre y los más bajos de abril a julio (Fig. 7). La prueba de ANOVA aplicada a las medias mensuales de incremento marginal resultó ser significativa ($p < 0.05$). La prueba de Tukey mostro un aumento significativo ($p < 0.05$) durante octubre y diciembre y valores menores el resto del tiempo (Tabla VI).

Tabla V.- Frecuencias de tallas encontradas mensualmente para *M. crenulata*.

Marca de clase	1991				1992						
	Ago	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
55		1									
57		1	3						1		
59		1			1				1		
61			1					1	1		
63		1		1				1	1		
65	1			3				1			
67	3	2	2							2	3
69	1	2	3	2			1	4	3	1	1
71	2	1	3	5				3	7	1	3
73	3	1	2	3			3	2	2	2	3
75	3	2	3	1	1		1	3	8	1	1
77	5	1	5	3	1	1	1	5	2		5
79	1	3	3	5	2		2	4	2	3	
81		1	1	2	8	1	2		2	3	1
83	1			1	4	3	7	2	2	1	1
85		1			4	2	2	1		4	5
87		1			2			1		4	3
89					3	1	3		1	2	
91					1	1	2	2	1	1	3
93						1	1			4	
95					3	2	3	1		1	1
97						6	1				
99						3					
101						1					1
103						2					
105						2					
107						1					
109											
111						1					
113											
115											
117											
119						2					



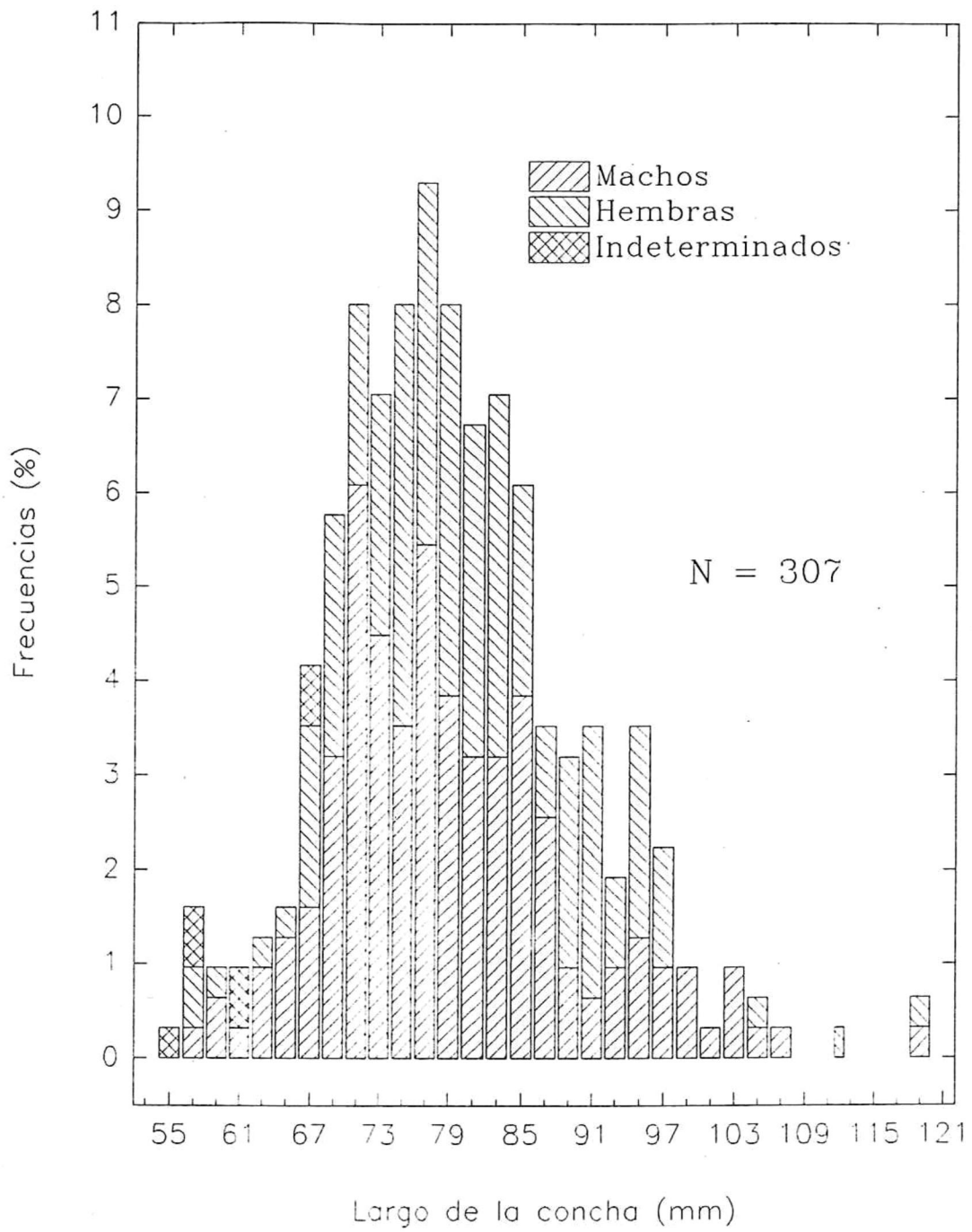


Figura 6.- Frecuencia porcentual global del largo de la concha de *Megathura crenulata*.

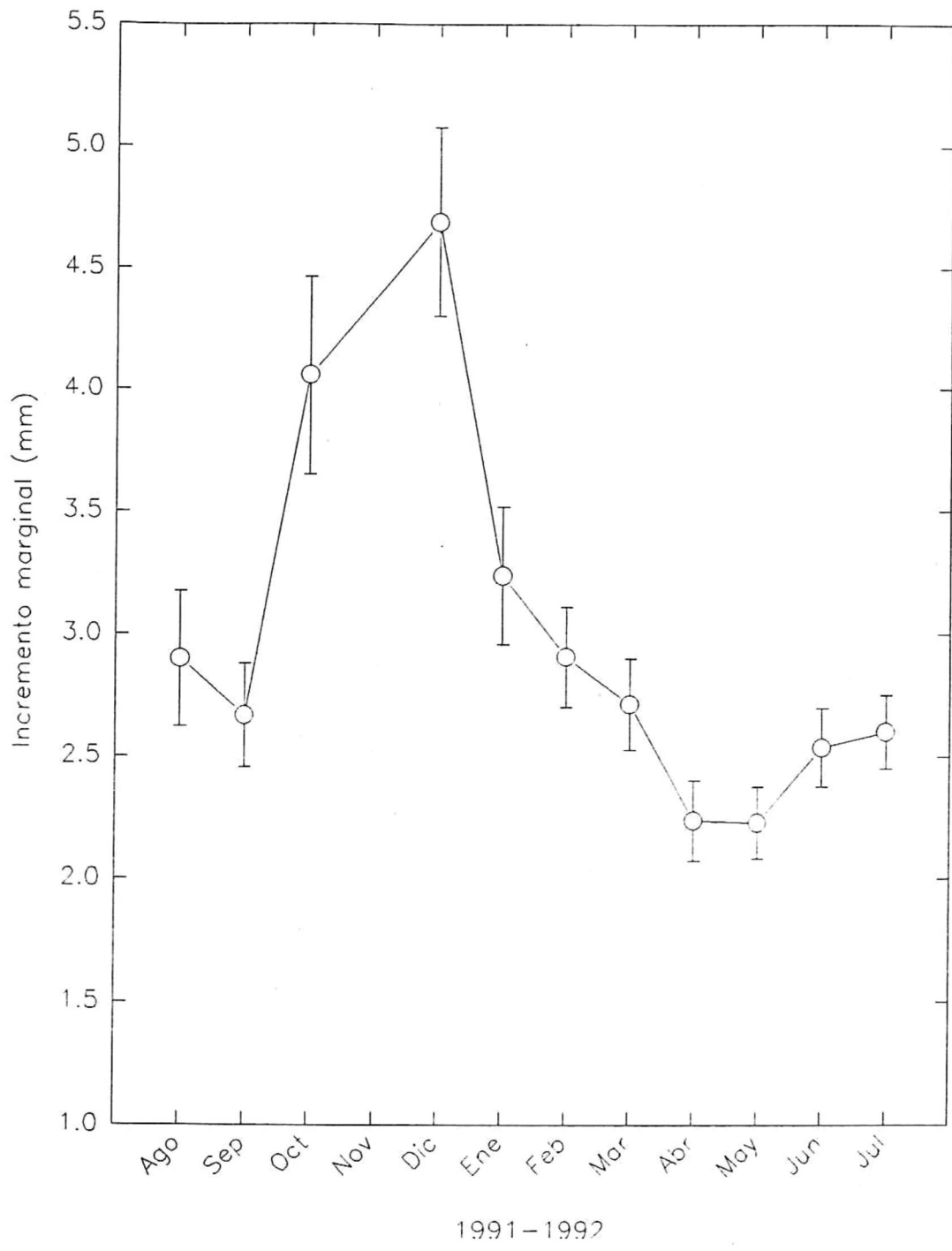


Figura 7.- Incremento marginal con desviación estandar (95% de confianza) de la concha de *Megathura crenulata*.

Tabla VI.- Comparaciones multiples del incremento marginal entre todos los meses utilizando la prueba de Tukey con un nivel de confianza del 95% (S= significativa, N= no significativa).

		1991				1992						
		Ago	Sep	Oct	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
1991	Ago											
	Sep	N										
	Oct	N	S									
	Dic	S	S	N								
1992	Ene	N	N	N	S							
	Feb	N	N	S	S	N						
	Mar	N	N	S	S	N	N					
	Abr	N	N	S	S	N	N	N				
	May	N	N	S	S	S	N	N	N			
	Jun	N	N	S	S	N	N	N	N	N		
	Jul	N	N	S	S	N	N	N	N	N	N	

Se encontraron dos bandas de crecimiento en la concha de *Megathura crenulata*, una hialina y angosta (crecimiento lento) seguida de una opaca más ancha (crecimiento rápido). Se observó que el inicio de la formación de una banda hialina coincidía con un cambio en la pendiente de la concha. La formación de cada anillo fué anual, por lo que la distancia del margen del orificio apical al inicio de la formación de cada anillo hialino correspondió a la longitud del lado mayor de la concha alcanzada a esa edad (número de años = número de anillos).

En la tabla VII aparecen los valores promedio del largo mayor de la concha a cada edad tanto para machos como para hembras, así como sus intervalos de confianza correspondientes y la prueba de hipótesis de igualdad de tallas promedio a cada edad entre sexos (prueba "t", $\alpha=0.05$). No se encontraron diferencias significativas en crecimiento entre sexos excepto a la edad de seis años.

Tabla VII.- Prueba de hipótesis de igualdad de medias del lado mayor de la concha entre machos y hembras por edad para *Megathura crenulata* (t, 95% de confianza).

Edad	$H_0: \mu_1 = \mu_2$	Talla promedio			I.C. ($\mu_1 - \mu_2$)
		N	Machos	Hembras	
1	Aceptada	143	8.29	7.94	$-0.123 < \mu_1 - \mu_2 < 0.822$
2	Aceptada	251	13.34	13.35	$-0.403 < \mu_1 - \mu_2 < 0.383$
3	Aceptada	252	20.03	20.52	$-1.011 < \mu_1 - \mu_2 < 0.031$
4	Aceptada	250	26.27	26.97	$-1.292 < \mu_1 - \mu_2 < -0.107$
5	Aceptada	245	32.14	32.99	$-1.244 < \mu_1 - \mu_2 < -0.200$
6	Rechazada	178	37.15	38.27	$-1.889 < \mu_1 - \mu_2 < -0.350$
7	Aceptada	52	42.57	42.76	$-3.470 < \mu_1 - \mu_2 < 3.090$
8	Aceptada	26	47.36	46.8	$-1.812 < \mu_1 - \mu_2 < 2.932$

En la figura 8 se presentan los crecimientos observados del lado mayor de la concha para machos y para hembras. La tendencia general de las curvas es incrementar en tamaño conforme aumenta la edad, sin presentar diferencias apreciables entre machos y hembras.

En la figura 9 se observa la curva de crecimiento para machos y hembras con respecto al largo de la concha. Aquí se observa una tendencia de aumentar el largo de la concha conforme la edad aumenta, sin llegar en ningún momento a la estabilidad hasta la edad de nueve años. Las ecuaciones con las que se obtuvieron los valores del largo del lado mayor de la concha a cada edad se presentan en la Tabla VIII.

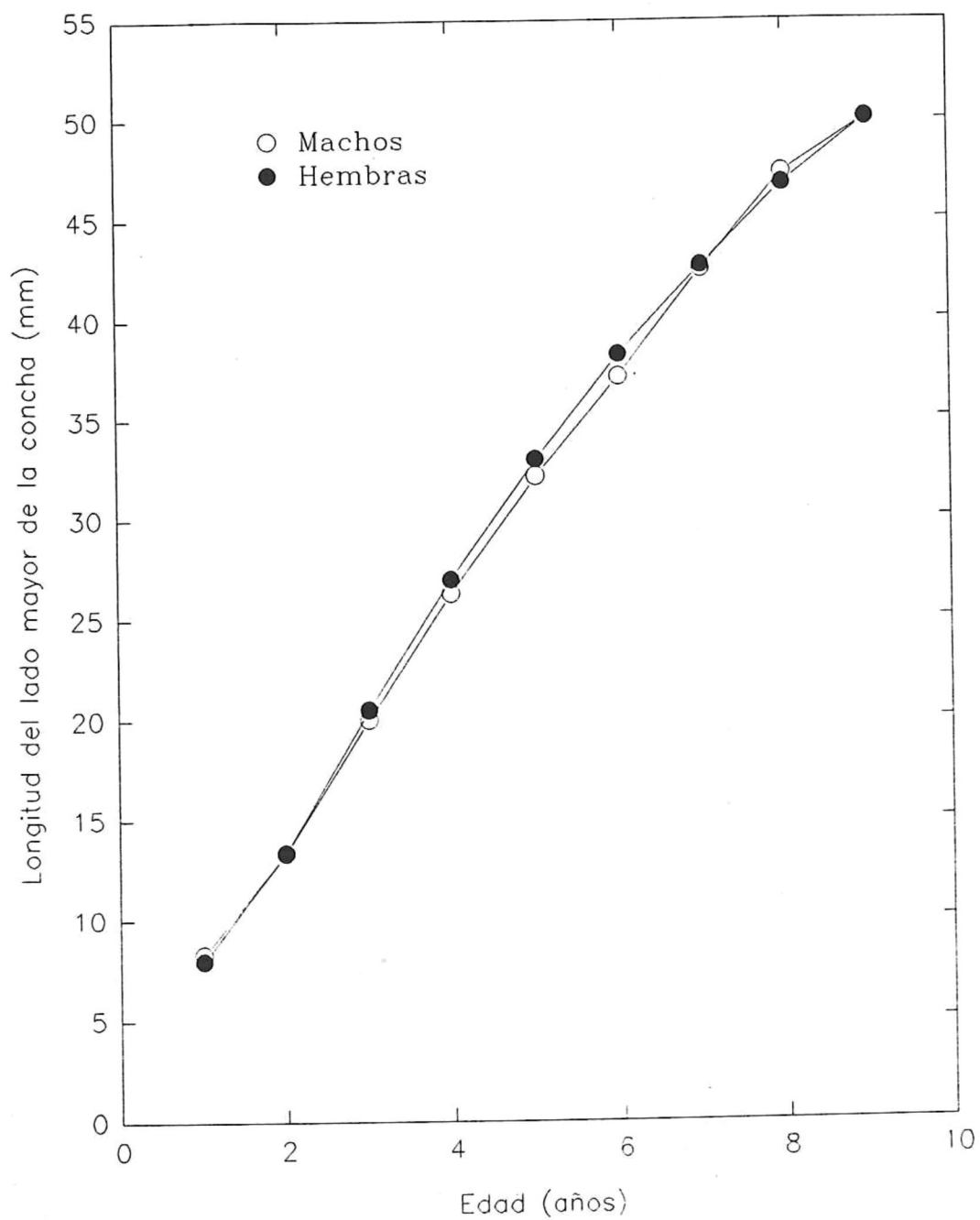


Figura 8.- Crecimiento promedio del lado mayor de la concha de *Megathura crenulata*.

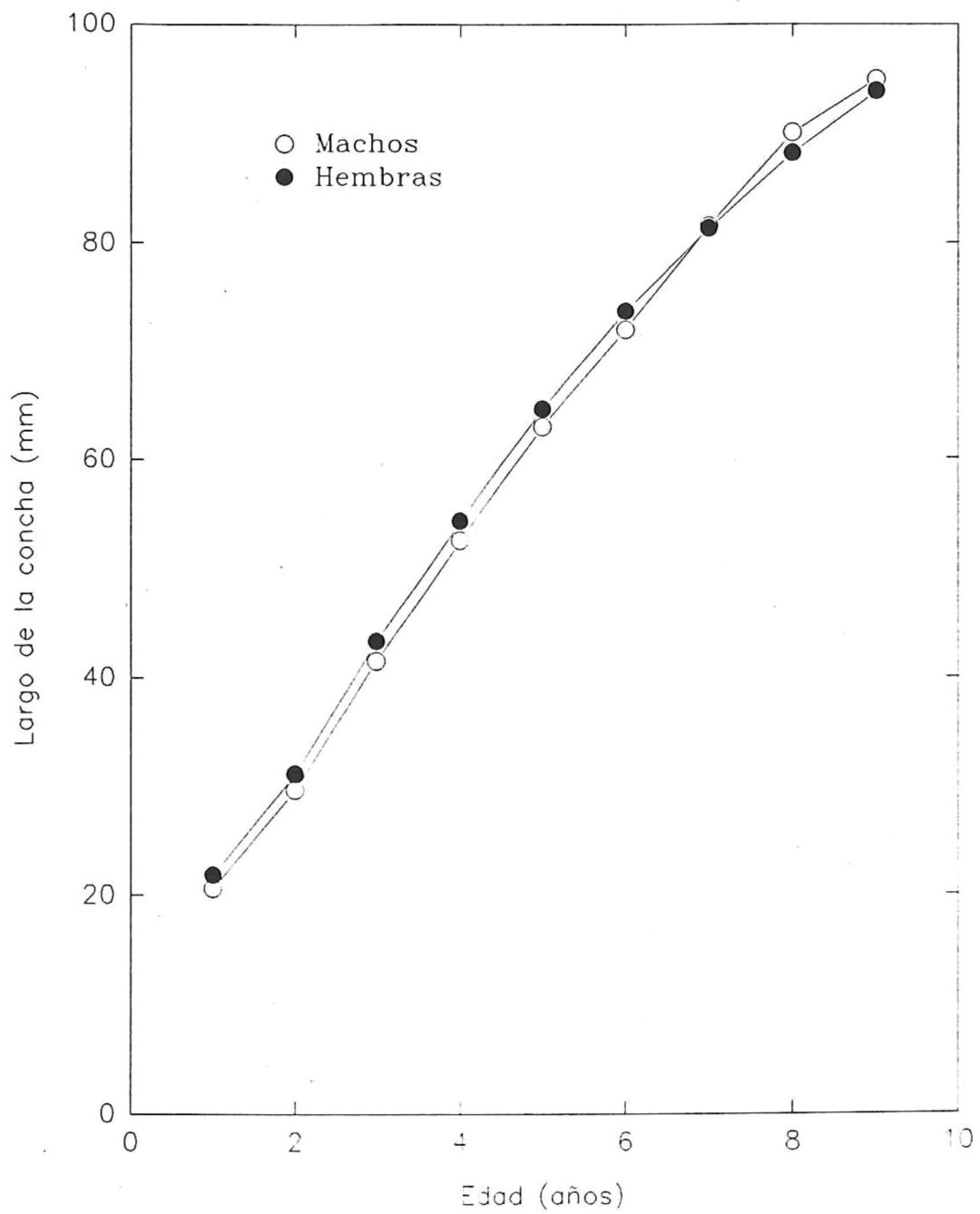


Figura 9.- Crecimiento promedio del largo de la concha de *Megathura crenulata*.

Tabla VIII.- Ecuaciones obtenidas para machos y hembras mediante la regresión lineal entre la longitud del lado mayor de la concha (x) y el largo de la concha (y) de *Megathura crenulata*.

Sexo	n	r	r ²	Ecuación
Machos	144	0.97	0.94	$y = 5.84 + (1.78 x)$
Hembras	107	0.96	0.91	$y = 8.25 + (1.71 x)$

En la figura 10 se observa la curva de crecimiento para ambos sexos obtenida con el modelo de von Bertalanffy, no se observa ninguna tendencia a la estabilidad en las primeras edades. Los valores de L_{∞} , k y t_0 obtenidos para ambos sexos se encuentran representados en la ecuación de crecimiento en la misma figura.

En la tabla IX se presentan los valores de diámetro mayor de la base observados y calculados a través del modelo de von Bertalanffy para cada edad. La desviación de los valores calculados con respecto a los observados siempre tuvo un valor absoluto menor al 2%.

En la figura 11 se observa la curva de incremento en peso obtenida con el modelo de Gompertz, los valores de W_0 , G y g se presentan en la ecuación dentro de la misma figura.

El histograma global de edades de la muestra (Fig.12) mostró la ausencia de organismos en las primeras edades (de 1 a 3 años) y una baja proporción de organismos de las máximas edades encontradas. Las mayores frecuencias porcentuales se encontraron en las edades de cinco y seis años. A partir de la edad de siete años se notó una tendencia descendente. Nunca se encontraron organismos con más de nueve años.

En la figura 13 se observa la curva que describe la relación de peso con respecto a la longitud total del organismo obtenida con una función exponencial; en la misma figura se observa también la nube de puntos correspondientes a los

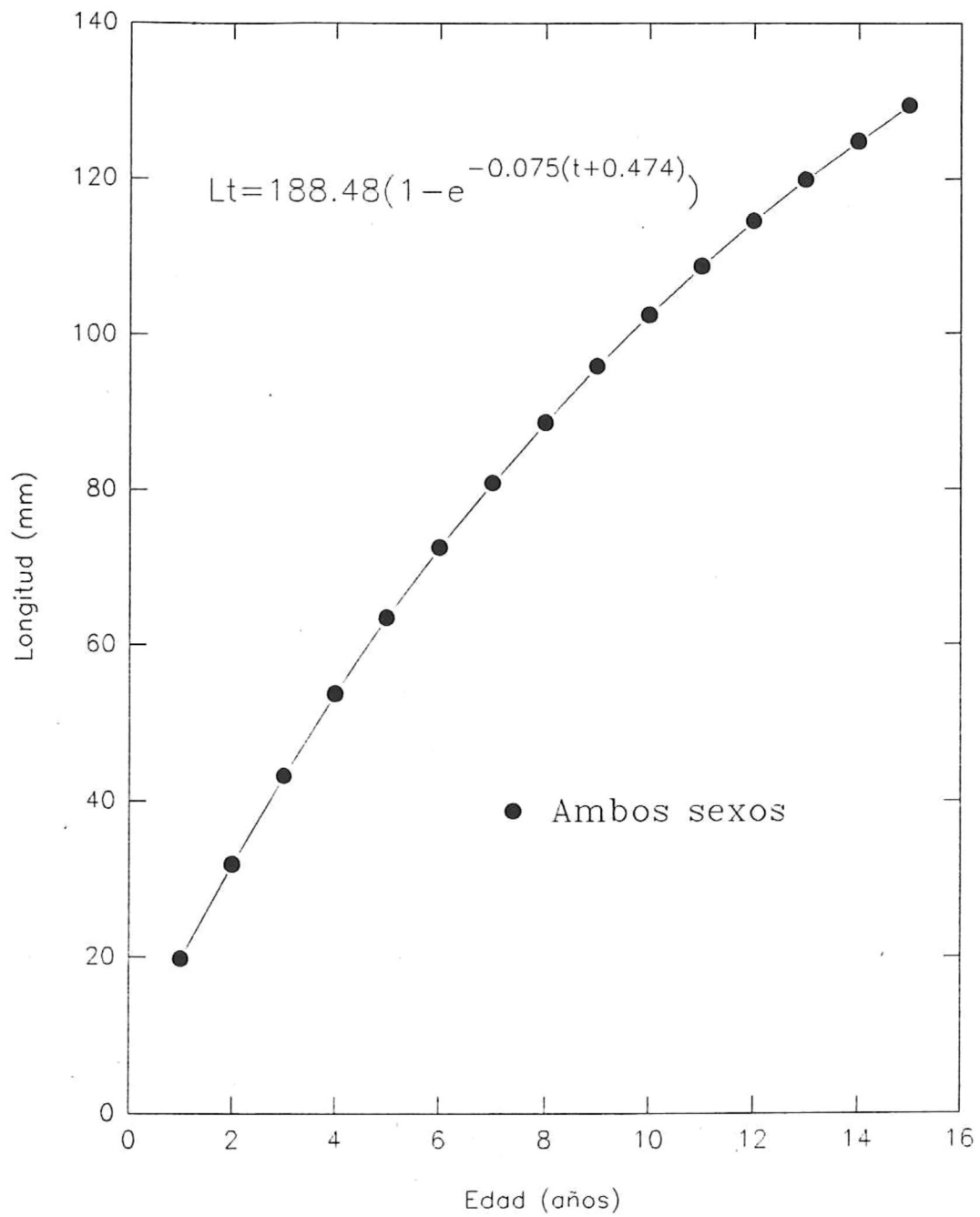


Figura 10.- Crecimiento de ambos sexos según el modelo de von Bertalanffy.

valores observados de la relación longitud-peso. La ecuación que describe este crecimiento se presenta en la misma figura. El valor de "b" obtenido fué de 2.843; al compararlo con el valor de 3 que describe un crecimiento isométrico no se encontraron diferencias significativas ($p < 0.001$), lo cual indica que *Megathura crenulata* crece isométricamente. El coeficiente de correlación obtenido en esta relación fué de 0.85.

Tabla IX.- Desviaciones porcentuales de los resultados del largo de la concha de *Megathura crenulata* calculados con el modelo de von Bertalanffy ($r^2 = 0.99$) con respecto a los valores observados.

Edad	AMBOS SEXOS		
	Largo de la concha		Desviación porcentual
	Observado	Modelo	
1	21.17	19.72	1.44
2	30.32	31.92	1.59
3	42.4	43.22	0.82
4	53.56	53.72	0.16
5	63.96	63.45	0.5
6	72.97	72.48	0.48
7	81.53	80.86	0.66
8	89.37	88.64	0.72
9	94.62	95.85	1.23

Los porcentajes de organismos maduros en cada intervalo de clase de talla (longitud total) se pueden observar en la Figura 14. En la clase de 58 a 60 mm (marca de clase = 59 mm) el 50% de los organismos se encuentran maduros, pero en las dos siguientes marcas de clase este porcentaje disminuye. A partir de la marca de clase de los 65mm los porcentajes de organismos maduros se mantienen por arriba del 50%. La edad que corresponde a los 65mm es de 5 años, lo que sugiere que es a esta edad cuando *Megathura crenulata* alcanza la

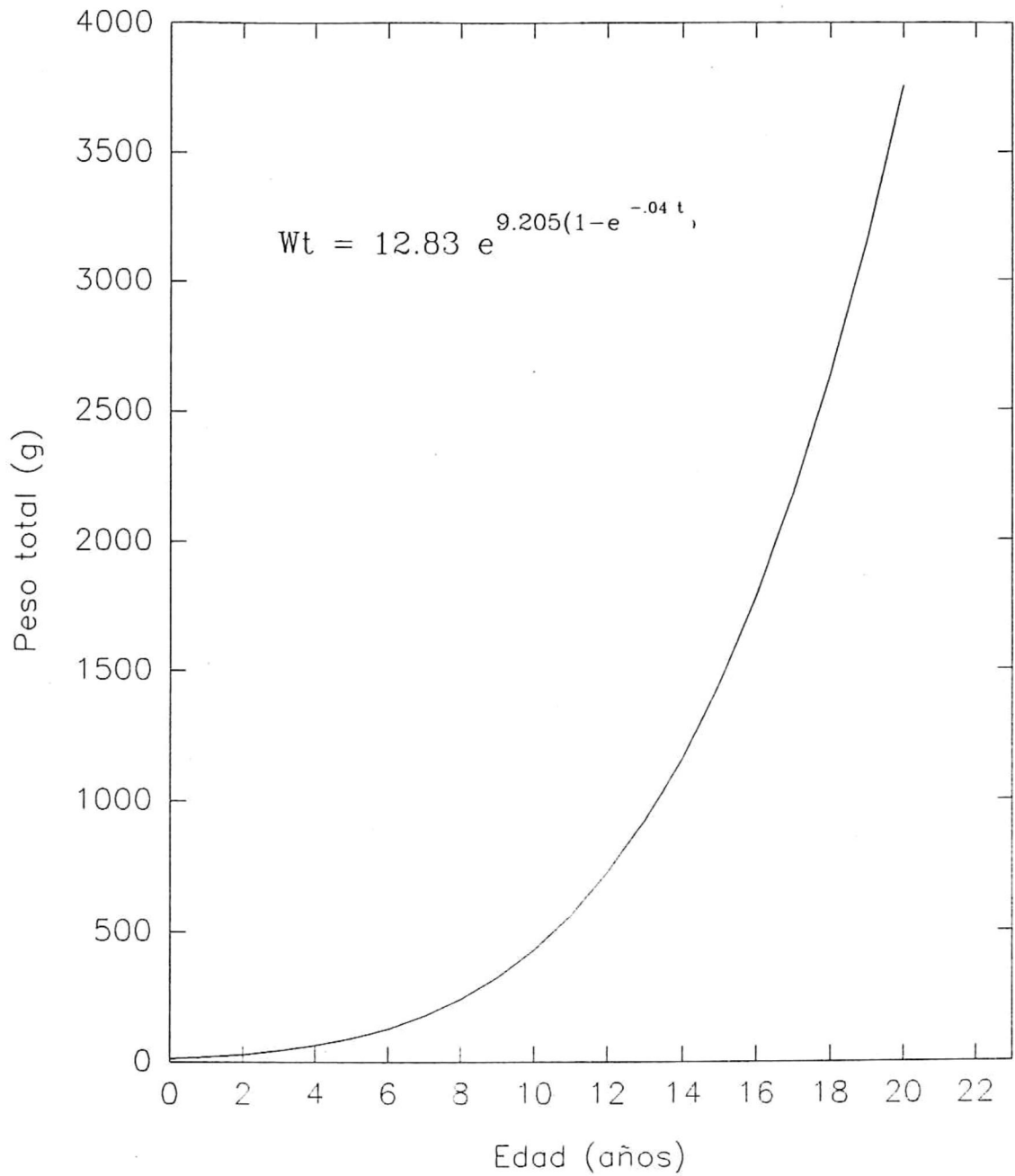


Figura 11.- Incremento en peso según el modelo de Gompertz para *Megathura crenulata*.

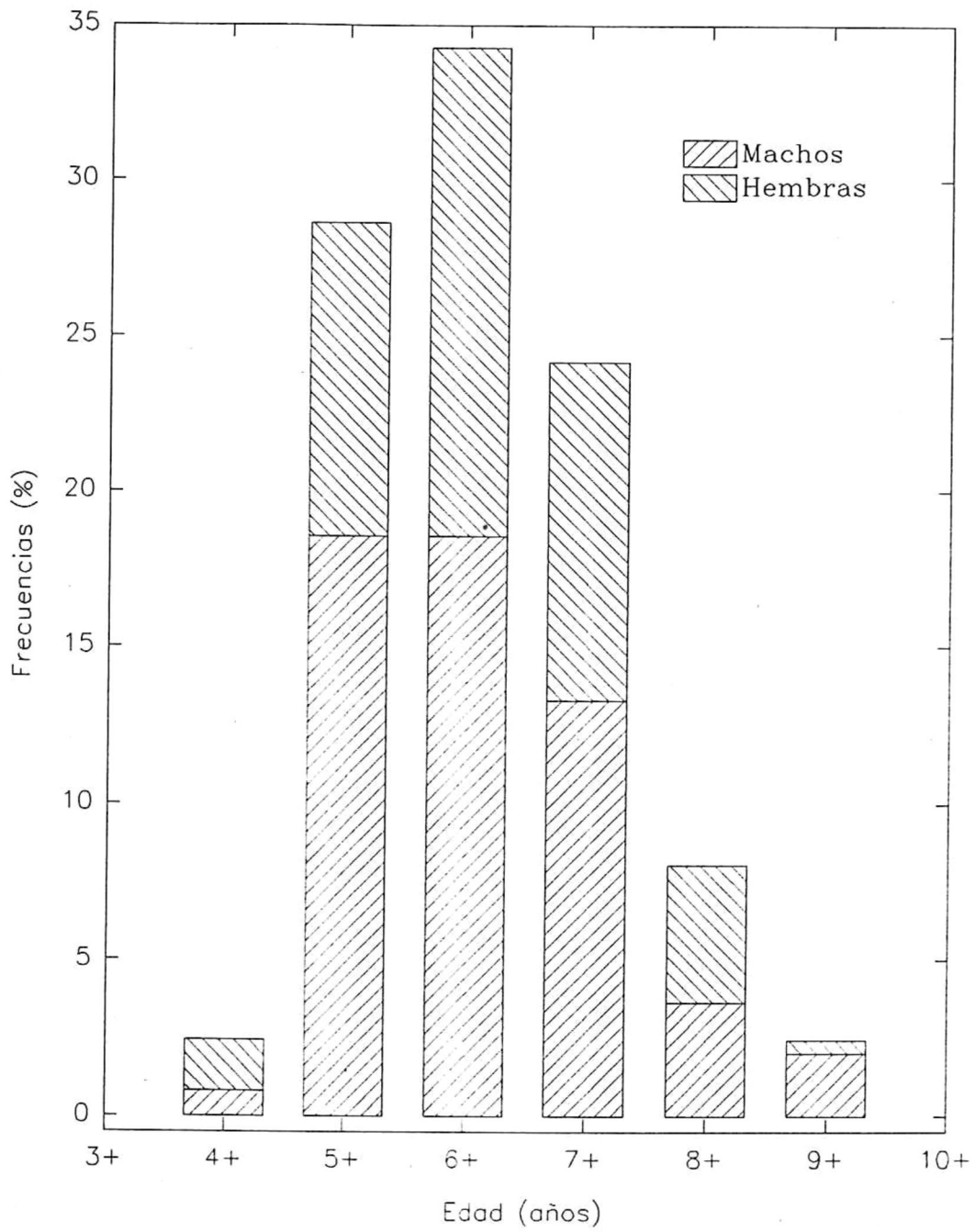


Figura 12.- Frecuencia porcentual de edades de *Megathura crenulata*.

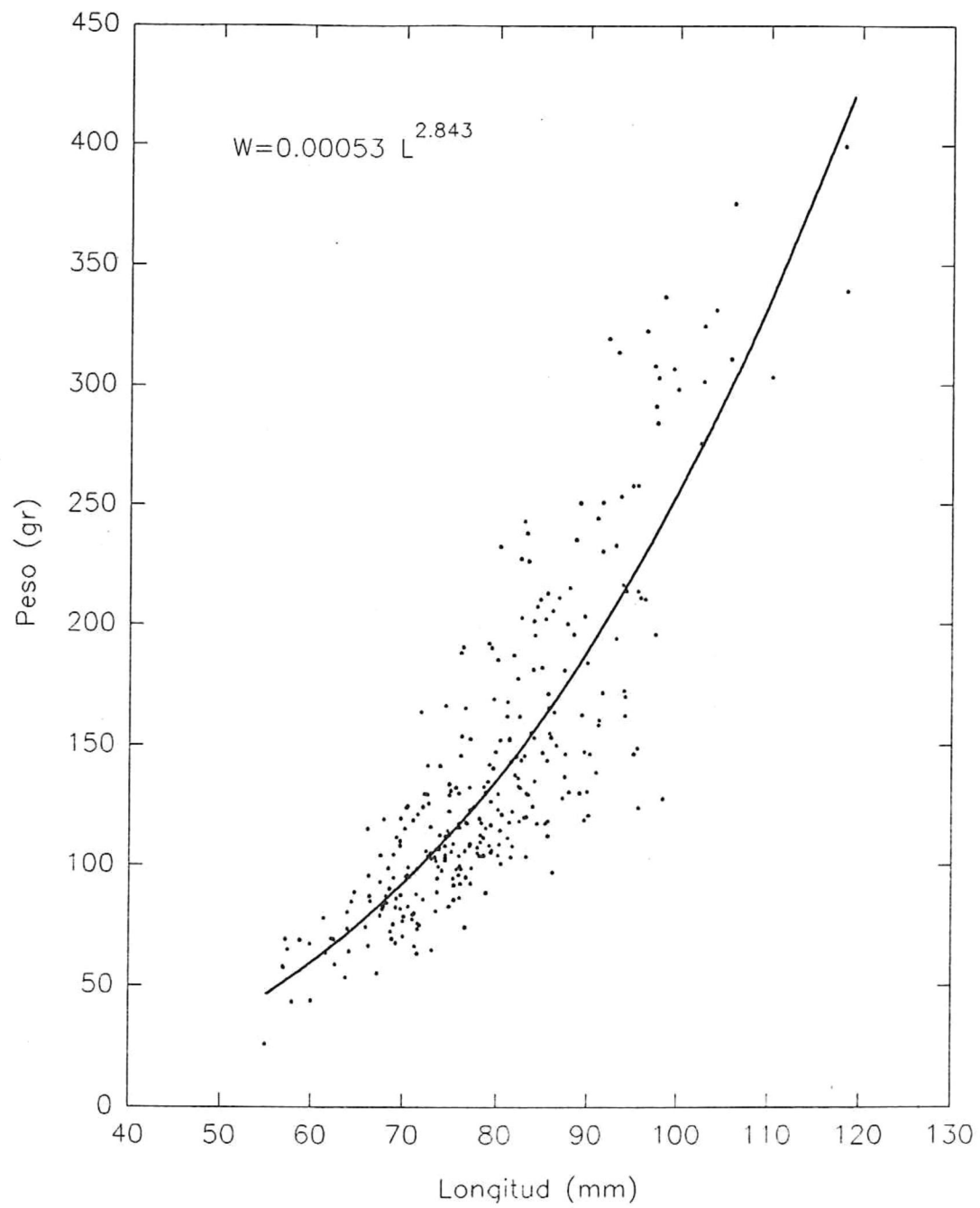


Figura 13.- Relación longitud-peso de *Megathura crenulata*.

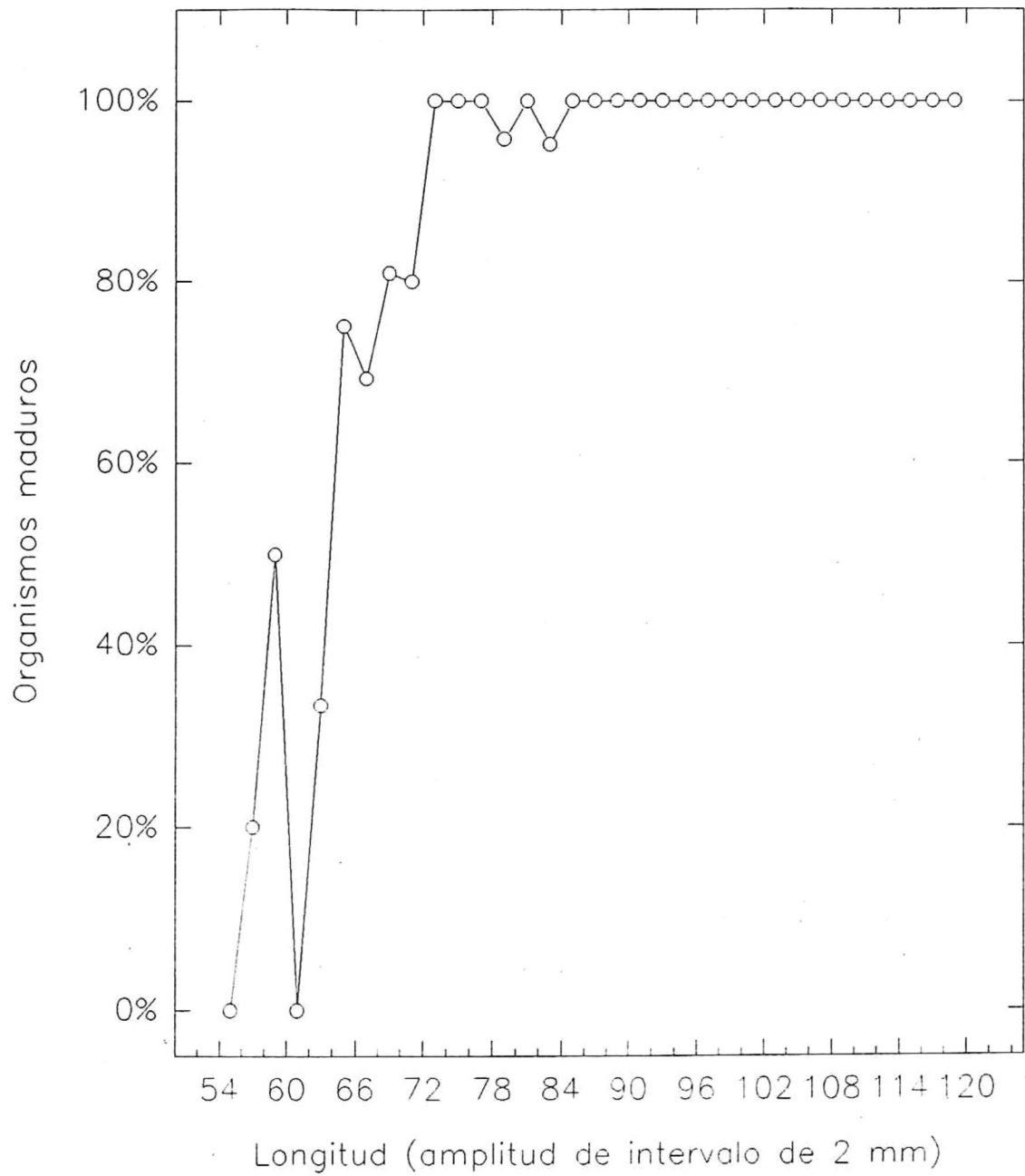


Figura 14.- Porcentaje de organismos maduros en cada intervalo de clase para *Megathura crenulata*.

primera madurez.

DISCUSION

El dimorfismo sexual secundario en moluscos rara vez es obvio, aunque se puede encontrar alguna diferenciación (algunas veces las hembras son más grandes que los machos). En la mayoría de los casos la determinación de sexos se tiene que realizar mediante la observación de la gónada (Fretter y Graham, 1964). En *Megathura crenulata* la examinación de la gónada fué necesaria debido a que no presenta un dimorfismo sexual secundario.

La interpretación de los ciclos reproductivos basada en los desoves de los organismos no siempre resulta fácil de llevarse a cabo. Existen muchos factores extrínsecos que intervienen, tales como la temperatura, oleaje, salinidad, y fotoperiodo (Giese, 1959; Walne, 1964; Picken, 1980; Nagahisa y Kikuchi, 1984; Kato y Schoroeter, 1985; Bosman y Hockey, 1988;), que pueden desencadenar el desove por periodos breves y que son muy diferentes a aquellos que inducen el ciclo completo de crecimiento de las gónadas y la maduración de las gametas. Estos factores probablemente actúan por periodos de tiempo más largos (Giese, 1959), y pueden estar controlados por un ritmo endógeno con una fase anual o lunar y un tiempo adicional dado por el ambiente exógeno (Hahn, 1989).

La proporción de sexos para la población estudiada (1:1), indica un equilibrio entre el número de hembras y machos. Proporciones de sexos similares han sido encontradas en otras especies de gasterópodos como en *Patella concinna* (Picken, 1980) y *Astraea turbanica* (Guanes-Mercado y Torres-Moye, 1991) aunque Fretter y Graham (1964) reportan que en las especies de moluscos dioicos, las hembras tienden a ser más numerosas conforme la edad de la población se incrementa, probablemente debido a la muerte temprana de los machos. Este no fue el caso de *Megathura crenulata*, lo que sugiere que en esta especie no se

presenta una muerte diferencial en organismos jóvenes, al menos para la población estudiada. En arqueogastrópodos existen muchos mecanismos que promueven la emisión simultánea de huevos y esperma, maximizando así la oportunidad de fertilización (Giese y Pearse, 1977), sobre todo si la proporción de sexos está en equilibrio. El equilibrio en la proporción de sexos presenta ventajas adaptativas para los organismos que, como *M. crenulata*, tienen una fertilización externa y una distribución por parches, puesto que habría mayor probabilidad de que dentro de un grupo de organismos se eficientizara la fertilización de los óvulos.

Aunque durante todo el año de muestreo se encontraron organismos maduros y parcialmente desovados, *Megathura crenulata* presentó dos épocas de desove, la primera en otoño (septiembre-octubre) y la segunda en primavera (abril-mayo).

La mayoría de los trabajos publicados sobre la biología reproductiva de las lapas reportan que un gran número de especies presentan un periodo reproductivo importante al año, mientras que en pocas especies el desove parece ser un proceso continuo a lo largo del año, como ocurre con la lapa *Patelloida mufria*, la cual presenta de cuatro a cinco periodos reproductivos al año (Fletcher, 1988). Uno de los factores que promueven el desove y que presentan algunos arqueogastrópodos, es el efecto de una sustancia estimulante liberada por la gónada llamada "gamona" (Giese y Pearse, 1977). En *Haliotis spp.* y *Megathura crenulata* los machos desovadores estimulan a las hembras maduras a desovar, se encontró que esta sustancia estimulante también interviene de manera importante para ayudar a la fertilización (Tyler y Fox, 1940), es por esto que en *M. crenulata*, los valores del índice gonadosomático son sincrónicos entre los sexos.

Los factores que influyen notoriamente sobre el ciclo reproductivo de los invertebrados como la temperatura, productividad primaria, fotoperiodo e intensidad luminosa están relacionados con las estaciones. La lapa *Nacella concinna* presenta un desove en primavera inducido por la temperatura, la cantidad de luz incidente y la abundancia de fitoplancton (Picken, 1980). El caracol *Astraea undosa* presenta dos desoves al año, siendo el desove principal en otoño y un desove parcial en primavera (Del Angel, 1990). Estos resultados coinciden con los reportados por Boolootian y Farmanfamain (1962) quienes mencionan que algunos haliótidos desovadores de otoño desovan también en primavera. Hahn (1989) reportó que *Haliotis rufescens* en el sur de California presenta un desove principal en el mes de abril, que se correlacionó con una disminución en la temperatura del agua del mes previo, y que este periodo de desove junto con otro de menor intensidad que se dió en septiembre, correspondieron a cambios en el fotoperiodo.

En *Megathura crenulata* los dos desoves parecen tener igual intensidad puesto que en ambos pulsos se encontraron valores bajos de índice gonadosomático significativamente diferentes a el resto de los meses. Sin embargo todo indica que al desove de otoño le sigue el proceso de reabsorción de la gónada y la acumulación de reservas. Los dos desoves coinciden con la estratificación de la columna de agua (fig. 5) , lo que podría indicar que éstos pueden estar inducidos por cambios repentinos en la temperatura del agua.

La recuperación del índice después de los desoves fué diferente entre los dos pulsos. El desove de otoño tuvo una mayor duración y la recuperación del índice gonadosomático se presentó de manera gradual, tal vez debido a la etapa de reposo después del desove (Giese, 1959); el desove de primavera tuvo una recuperación súbita de mayo a junio, siendo en éste último mes en el que se encontraron los valores más altos del índice gonadosomático. Esta recuperación

tan rápida pudo deberse a una abundancia mayor de alimento en primavera, puesto que en numerosos casos se ha encontrado que la disponibilidad de alimento es uno de los factores determinantes para el crecimiento y recuperación gonadal (Picken, 1980; Nagahisa y Kikuchi, 1984; Kato y Schoroeter, 1985; Bosman y Hockey, 1988). Otra posibilidad es que la recuperación gonadal rápida haya estado influida por las temperaturas más elevadas que prevalecieron durante el segundo desove.

El desarrollo gonadal demanda mucha energía, ésta puede derivarse directamente del alimento ingerido, de reservas almacenadas o de ambos; la relación entre la disponibilidad de alimento, almacenamiento y actividades reproductivas varía entre las especies de moluscos; pero en general los periodos de abundancia de alimento y desarrollo gonadal son casi coincidentes. La cantidad de nutrientes movilizados para la formación gonadal parece depender de la concentración de alimento, temperatura y requerimientos metabólicos básicos del individuo.

El menor tamaño de óvulos se registró en diciembre después del primer desove, que es cuando la gónada, después de un periodo de receso posterior al desove, empieza a formar nuevos óvulos. A partir de enero de 1992, el tamaño promedio de óvulos empezó a aumentar hasta llegar a su máximo en el mes de abril, justo cuando se dió el desove de primavera; después de un mes de haber finalizado el segundo desove, hubo otra disminución significativa en el tamaño promedio de los óvulos. Estos resultados coinciden con lo señalado por Hahn (1989), quien menciona que la talla media de los óvulos de la población muestra un decremento hasta que todos los individuos en la población han desovado. Así como la recuperación del índice gonadosomático fue rápida después del desove de primavera, el tamaño de los óvulos también se recuperó después de este pulso

reproductivo, aunque su disminución nunca fue tan pronunciada como al finalizar el pulso reproductivo de otoño .

El ciclo de formación de los anillos de crecimiento presentes en la concha de *Megathura crenulata* fué anual. En el análisis de incremento marginal mensual se encontró que el inicio de la formación de un anillo opaco se dió a partir de un aumento significativo del incremento marginal en los meses de octubre a diciembre, el cual coincide con la época de desove de otoño. La segunda etapa de crecimiento se dió con la formación de un anillo hialino, la cual se presentó en los meses de abril y mayo (primavera) cuando los valores de incremento marginal fueron bajos . Estos resultados sugieren que la mayor parte de la energía metabólica se canalizó hacia el crecimiento en longitud y muy poca a la elaboración de gametas, lo cual se puede corroborar al ver que los valores del índice gonadosomático disminuyeron significativamente en esa época del año. A partir de enero de 1992 el incremento marginal disminuyó y el índice gonadosomático se incrementó, lo que indica que fué entonces cuando la energía metabólica se destinó a la recuperación de las gónadas y hubo una menor canalización de energía hacia el crecimiento en concha. Se han encontrado relaciones similares de crecimiento y reproducción en otros organismos bentónicos, tal es el caso de la lapa *Cellana tramoserica* que presentó fluctuaciones estacionales en la tasa de crecimiento, el crecimiento lento coincidió con la época en la que la gónada estaba incrementando en peso (Fletcher, 1984). En estudios realizados con la lapa *Fissurella crassa* se ha encontrado que la tasa de crecimiento decrece coincidiendo con la época de desove (Bretos, 1978). De igual forma Cupul-Magaña (1990) encontró que *A. undosa* presenta una relación inversa entre el incremento marginal y el incremento del índice gonadosomático, atribuida a la canalización de la energía metabólica al crecimiento de las gónadas cuando el incremento marginal es bajo.

De las ecuaciones de regresión obtenidas entre la longitud de la concha y las demás variables, las que tuvieron correlaciones más altas fueron las realizadas con el ancho de la concha y con el peso de la misma. Estas ecuaciones de regresión, dados sus altos coeficientes de correlación, permiten realizar predicciones del valor que puede tener una variable con sólo conocer la otra y viceversa cuando solamente se cuenta con una de ellas. Por lo tanto, con las ecuaciones de regresión se puede estudiar el crecimiento indirectamente (Aguayo y Gili, 1984), ya que se están obteniendo las relaciones de proporcionalidad entre las variables que entran en juego (Cupul-Magaña, 1990).

En estudios realizados con otros moluscos bentónicos, se ha encontrado que existe una separación por tamaños de los organismos dependiendo de la profundidad a la que se haya realizado el muestreo. En este estudio no se encontraron organismos menores de cuatro años (tallas pequeñas) así como tampoco se encontró gran abundancia de las tallas mayores. Lo anterior puede indicar un comportamiento similar al que se ha descrito para el caracol *Astraea undosa* el que muestra una zonación por tallas, teniendo la franja intermareal una dominancia de las tallas pequeñas, mientras que en el submareal se encuentra un espectro de tallas más restringido, predominando los organismos adultos (Belmar-Pérez, 1988; Schwalm, 1973; Cupul-Magaña, 1990); el mismo caso se presentó en la distribución del caracol *A. turbanica* en Bahía de Todos Santos (Guanes-Mercado y Torres-Moye, 1991). Tisot (1988) menciona que en general, los gradientes de tamaño en el perfil de playa resultan de un crecimiento diferencial, y el movimiento y/o mortalidad de individuos pequeños, de manera que éstos son más abundantes donde la sobrevivencia es mayor.

Es posible que con *Megathura crenulata* se presente también este patrón de distribución que podría ser comprobado realizando muestreos a diferentes profundidades. La ausencia de tallas grandes también puede ser atribuida a la

captura comercial selectiva de tallas mayores , las cuales predominan en el mercado local, que se realiza en la Bahía de Todos Santos. Otra posibilidad de la ausencia de estas tallas puede explicarse por la migración de los individuos adultos a mayores profundidades.

Este patrón de distribución es explicado por Underwood (1976) como consecuencia de una migración ontogénica en la cual los organismos pequeños del intermareal migran hasta haber alcanzado tallas mayores. Tal comportamiento migratorio facilitaría , como estrategia de sobrevivencia, la reproducción de los individuos con talla de primera madurez, y disminuiría la competencia intraespecífica común en otros invertebrados.

Fletcher (1984) menciona que en poblaciones de la lapa *Cellana tramoserica* se han encontrado diferencias en la distribución de tallas debidas a migraciones ascendentes de los individuos, mientras que Paine y Vadas (1959) encontraron que la misma especie también presenta un patrón de migración descendente. Las variaciones en la distribución de tallas para organismos del intermareal, también puede ser atribuida a la altura de marea, competencia intraespecífica e interespecífica, exposición al oleaje y tipo y calidad de alimento (Fletcher, 1984).

El crecimiento entre machos y hembras de *Megathura crenulata* resultó ser similar. Ya había sido observado por algunos autores que en algunas especies de moluscos no existe un dimorfismo sexual en los patrones de crecimiento (Brosseau, 1979; Williamson y Kendall, 1981). Por otro lado, en numerosas ocasiones se presenta un crecimiento diferencial entre sexos, como es el caso de *Astraea undosa* en la Bahía de Todos Santos en el que se vió que el crecimiento en machos es significativamente mayor que el de las hembras, esta diferencia puede ser atribuida a la proporción de energía que cada uno de los sexos dirige hacia el crecimiento o la reproducción (Cupul- Magaña, 1991). Sin embargo, estudios similares realizados con *A. turbanica* en la misma zona mostraron que el patrón de

crecimiento entre machos y hembras fué similar para los primeros cinco años y se encontraron pequeñas diferencias a las edades de seis y siete años (Guanes-Mercado y Torres- Moya, 1991). En diferentes especies de haliótidos no se ha encontrado ninguna diferencia en el tamaño promedio entre hembras y machos (Giese y Pearse, 1977). A pesar de que en *M. crenulata* los valores de índice gonadosomático para hembras siempre se mantuvieron más altos que los de los machos, lo que podría indicar mayor canalización de energía hacia la producción gonadal, esto no se vió reflejado en el crecimiento.

La consistencia de crecimiento entre machos y hembras permite proponer una curva general de crecimiento para la especie representado por el modelo de von Bertalanffy. Un resultado similar es el reportado por Bretos (1978) quien reportó que la lapa fisurélida *Fissurella crassa* no presentó diferencias en el crecimiento entre sexos. Esta similitud en el crecimiento entre machos y hembras tiene la ventaja de poder ser utilizada posteriormente en modelos ya que la misma actividad de explotación no es selectiva por sexos.

Debido a que el análisis de desviación porcentual reportó valores muy bajos, lo cual significa que la curva de teórica de crecimiento tuvo una desviación porcentual mínima respecto a la observada, la ecuación que describe el crecimiento teórico se puede emplear con un grado de certidumbre aceptable como estimador de la talla de un organismo a una edad específica.

En moluscos, como en otros animales, la tasa de crecimiento de las diferentes partes de cuerpo puede no ser uniforme, lo que trae como resultado que las proporciones relativas del cuerpo cambien conforme el tamaño incrementa. Si la relación entre dos partes o dimensiones del cuerpo se mantiene constante conforme el animal crece, entonces se dice que es una relación isométrica; cuando no, se tipifica como alométrica (Wilbur y Owen, 1964). *Megathura crenulata* presentó una relación de crecimiento, del peso respecto a la longitud,

de tipo isométrico. Se han encontrado relaciones similares en otras lapas como son los casos de *Fissurella latemarginata* (Acuña, 1977), *Acmaea persona* (Kenny, 1969) y *Acmaea antillarum* (Kenny, 1977).

Las relaciones alométricas son alteradas por influencias ambientales, tanto estacionales como regionales y los valores numéricos que describen el crecimiento cuantitativamente pueden variar de una localidad a otra (Wilbur y Owen, 1964). Por lo tanto, esta condición de isometría en *M. crenulata* podría cambiar para poblaciones de otras localidades.

La ausencia de organismos menores de cuatro años y la utilización de una escala visual de madurez sin la realización de cortes histológicos dificulta la determinación de la edad de primera madurez en *Megathura crenulata*. En general, y como es de esperar, los organismos más grandes tienen gónadas mayores que pueden albergar más óvulos, como en el caso del caracol *Astraea undosa* (Del Angel, 1990) y de la lapa *Patella granularis* (Bosman y Hockey, 1988) en donde se encontró que se incrementa la fecundidad y la madurez gonadal respecto al tamaño o la edad.

Existe una gran variabilidad en la edad de primera madurez para los organismos de una misma especie, como parte de la variabilidad individual y provocada por restricciones de tipo ambiental como densidad poblacional y disponibilidad de alimento. En la misma zona de estudio de la presente investigación, Cupul-Magaña (1990) encontró que en el caracol *Astraea undosa* la edad de primera madurez es diferente entre machos y hembras, siendo en los primeros de los cuatro a seis años y en las segundas de los cinco a los ocho años. Para *M. crenulata* no fué posible hacer una comparación entre sexos similar a la mencionada por contar con muy pocos organismos de tallas pequeñas.

Picken (1980) encontró que la lapa *Nacella concinna* muestra una máxima madurez a la edad de 7 años en donde se encontró un incremento marcado en los pesos relativos de las gónadas de machos y hembras.

Nash (1992) encontró que el abulón *Haliotis rubra* presenta un 50% de organismos maduros a la edad de 7.5 años (talla de 64mm) en una localidad y a la edad de 10 años (talla de 110mm) en otra. Explica que no toda la diferencia en la talla de madurez entre los dos sitios puede ser explicada por las diferencias en la edad, aunque esta última contribuye de manera más importante que la longitud para dar inicio a la madurez.

Los resultados del estudio de talla y edad de primera madurez para *M. crenulata* sugieren que es a los cinco años con una talla de 63.45 mm cuando el mayor porcentaje de los organismos están maduros o ya tuvieron desoves parciales o totales. Para proponer una talla mínima de captura se considera el dar oportunidad a los organismos de que se reproduzcan por lo menos dos veces después de que han alcanzado la madurez sexual para asegurar la peristencia de la población. Esto quiere decir que para *Megathura crenulata* la edad mínima de captura sugerida es a los seis años (de 72.48 mm) cuando se puede asegurar que la mayoría de los organismos ya tuvieron por lo menos dos desoves, como lo confirma el ciclo reproductivo anual (fig. 5). De acuerdo a la prospección hecha en el mercado, es evidente que las extracciones comerciales se están realizando sobre las tallas grandes (de más de 83 mm), lo cual se ve reflejado en la distribución de frecuencias de tallas de la población de *M. crenulata* bajo estudio.

Catterall y Poiner (1987) sugieren que las consecuencias de la cosecha tradicional de moluscos están determinadas por cinco atributos biológicos, de los cuales cuatro se aplican a la lapa. El primer atributo es la talla de madurez; si ésta excede al umbral de la talla comercial de rechazo, entonces existe el riesgo de que todos o la mayoría de los reproductores activos sean extraídos de la

población, reduciendo potencialmente el reclutamiento. En el caso de *M. crenulata* no se corre tal riesgo pues el umbral de talla comercial es aproximadamente de 83 mm, con una edad de más de siete años, talla que sobrepasa a la sugerida anteriormente como talla mínima de captura . La recuperación de la población explotada por medio del reclutamiento de individuos de poblaciones adyacentes es otro de los atributos biológicos que proponen los mismos autores; la extracción de *M. crenulata* en la Bahía de Todos Santos se realiza en los lugares más accesibles a los pescadores, por lo que quedan muchas áreas sin ser explotadas las que pueden funcionar como zonas de dispersión. En especies con distribuciones submareales parciales, si las etapas bentónicas son móviles, los reproductores pueden migrar hacia las áreas explotadas, dando así una oportunidad para la recuperación local; este atributo puede aplicarse también a la lapa puesto que presenta una movilidad bentónica. El último atributo aplicable a *M. crenulata* es la presencia de una etapa larvaria pelágica que dure lo suficiente como para permitir el asentamiento de larvas liberadas por poblaciones más distantes que no hayan sido explotadas.

Bajo el régimen de explotación actual y de acuerdo a los atributos biológicos ya mencionados, a *Megathura crenulata* se le puede considerar como una especie con poco riesgo de ser eliminada localmente.

Los dos pulsos reproductivos que presenta *M. crenulata* al año dificultan la proposición de una época de veda para esta especie puesto que ésta tendría que abarcar una gran parte del año. Se podría proponer una época de veda solamente durante el primer periodo de desove que es el que tiene una mayor duración.

CONCLUSIONES

- La proporción de sexos no difirió significativamente del equilibrio (1:1).
- La lapa *Megathura crenulata* presentó dos desoves al año, el primero en otoño y el segundo en primavera.
- El ritmo de formación de los anillos de crecimiento es anual.
- La formación de los anillos de crecimiento se relacionó con el ciclo reproductivo.
- No existieron diferencias significativas en el crecimiento entre machos y hembras, por lo cual se propone un solo modelo para describir el crecimiento de la especie para la Bahía de Todos Santos.
- El tipo de crecimiento basado en la relación peso total-largo de concha es isométrico.
- La edad de primera madurez es a los cinco años por lo que se propone una talla mínima de captura de 72.48 mm que corresponde a la edad de seis años.

RECOMENDACIONES

Para complementar la descripción del ciclo reproductivo de *Megathura crenulata* se recomienda realizar un estudio histológico de la gonada para describir los cambios de los estadios de madurez gonadal durante el ciclo.

Con el fin de corroborar el modelo de crecimiento propuesto en este trabajo, se recomienda realizar un cultivo de *M. crenulata* en laboratorio para monitorear su crecimiento. Para este fin se necesita obtener organismos de tallas pequeñas, mismas que no se encontraron durante este estudio, las cuales se deberán obtener realizando muestreos más intensivos y con mayor énfasis en las zonas someras y en lugares que puedan representar refugios para los organismos pequeños. Para este mismo propósito se recomienda realizar un experimento de crecimiento de organismos en el campo por medio de el marcaje de los mismos y mediciones periódicas.

Para completar la descripción del patrón de distribución de tallas y edades se recomienda realizar muestreos a diferentes profundidades, registrando para cada organismo su profundidad exacta de extracción.

Se sugiere realizar muestreos más intensivos con el fin de encontrar un mayor número de organismos de tallas pequeñas para así ver si *M. crenulata* presenta diferencias entre sexos en la edad y talla de primera madurez. Por otro lado, esta especie se encuentra presente, y es explotada, en localidades más sureñas, por lo que se recomienda que se realicen muestreos de este organismo en las localidades en las que está siendo explotada para así poder proponer las tallas mínimas de captura correspondientes.

BIBLIOGRAFIA

- Acuña, S.E. 1977. Estudio preliminar de edad y crecimiento de *Fissurella latemarginata* (Sowerby 1834) en Tocopilla, Chile. Rev. Biol. Mar. Dep. Oceanol. Chile. 16 (2): 117-124.
- Aguayo y R. Gili. 1984. Edad y crecimiento de merluza de cola (*Macroronus magellanicus*). Invest.Pessq. (Chile), 31: 45-47.
- Aguilar-Rosas, R., G. Torres-Moye y A. Almanza-Heredia. 1990. Análisis cualitativo del contenido estomacal en el caracol *Astraea undosa* (Mollusca: Gasteropoda) en la Bahía de Todos Santos B.C., México. Ciencias Marinas, 16 (4): 111-120.
- Ault, J. S. 1985. Some quantitative aspects of reproduction and growth of the red abalone *Haliotis rufescens* SWAINSON. J. World Maricult. Soc. 16: 398-425.
- Baqueiro, C.E.; Massó, R.J. y Guajardo, B.H. 1982. Distribución y abundancia de moluscos de importancia comercial en Baja California Sur. Inst. Nal. Pesca. México. 7-32.
- Belmar-Pérez, J. 1988. Estudio preliminar sobre la biología reproductiva y aspectos ecológicos de *Astraea undosa* Wood, 1828 (Mollusca, Gastropoda: Turbinidae). Tesis de licenciatura. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 64 pp.
- Booolootian, R.A. y A. Farmanfamain. 1962. On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*. Biol.Bull. 121: 183-193.

- Bosman, A.L. y P.A.R. Hockey. 1988. Life-history patterns of populations of the limpet *Patella granularis*: The dominant roles of food supply and mortality rate. *Oecologia*;. 75 (3): 412-419.
- Bretos, M. 1978. Growth in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Mollusca: Archaeogastropoda). *The Veliger*, 21(2): 268-273.
- Brosseau, D.J. 1979. Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the von Bertalanffy equation. *Mar.Biol.* 51: 221-227.
- Caballero-Alegría, F. 1989. Notas preliminares sobre flora y fauna asociada a bancos abuloneros de Baja California. Resúmenes del VII Congreso Nacional de Oceanografía, 27-31 de julio de 1987. Ensenada, B.C., México.
- Catterall, C. P. y I. R. Poiner. 1987. The potential impact of human gathering on shellfish populations, with reference to some NE Australian intertidal flats. *OIKOS*, 50: 114 - 122.
- Cupul-Magaña, F. 1990. Estructura de edades y análisis de crecimiento del caracol *Astraea undosa* (Prosobranchia: Trochidae), en la Bahía de Todos Santos, B.C. Tesis de Maestría., F.C.M., U.A.B.C.
- Dawson, E. 1951. A further study of upwelling and associated vegetation along Pacific Baja California, México. *Jour. Mar. Res.* 10 (1): 39 - 58.
- Del Angel, M.E.R. 1990. Madurez gonadal y fecundidad del caracol *Astraea undosa* en Bahía Tortugas, B.C.S. Tesis Prof. Fac. Cienc. Mar. U.A.B.C. 58 p.

- Dethier, M.N.; D.O. Duggins; y T.F. Mumford Jr. 1989. Harvesting of non-traditional marine resources in Washington State: Trends and Concerns. Northwest Environmental Jour. 5 (1): 71-87.
- Dissous, C., J.M. Grych y A. Capron. 1986. *Schistosoma mansoni* shares a protective oligosaccharide epitope with freshwater and marine snails. Nature, 323 (6087): 443-444.
- Edwards, A. L. 1988. Latitudinal clines in shell morphologies of *Busycon carica*. Jour. Shellfish Res., 7 (1): 156-157.
- Fawcett, M. H. 1984. Local and latitudinal variation in predation on a herbivorous marine snail. Ecology; 65 (4): 1214 - 1230.
- Fletcher, W.J. 1984. Intraspecific variation in the population dynamics and growth of the limpet, *Cellana tramoserica*. Oecologia (Berlin) 63: 110-121.
- Fletcher, W.J. 1988. Reproductive effort in two subtidal populations of the limpet *Patelloida mufria*. Oecologia; 74 (4): 586-591.
- Frank, P. W. 1965. Shell growth in a natural population of the turban snail *Tegula funebris*. Growth; 29: 395-403.
- Frank, P. W. 1975. Latitudinal variation in the life history features of the black turban snail *Tegula funebris* (Prosobranchia: Trochidae). Marine Biology. 31: 181-182.
- Fretter, V. y A. Graham. 1964. Reproduction. Cap. 4 (127-156p) En: Wilbur, K.M. y Yonge (ed). *Physiology of Molluscs*. Ac. Press.
- Gallardo-Cabello, M. y L. Santarelli. 1987. Desarrollo de las investigaciones sobre dinámica de poblaciones de organismos

- marinos. Memorias de la III Reunión Nacional de Malacología y Conquiología. Oct, 1987. U.A.N.L. Soc.Mex. de Mal.México. 520-533 pp.
- Giese, A.C. 1959. Comparative Physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Ann. Rev. Physiol.*; 21: 547-576.
- Giese, A.C. y J.S. Pearse. 1977. Reproduction of marine invertebrates. Vol. IV. Molluscs: Gastropods and cephalopods pp. 1-62 . Academic Press. EUA.
- Guanes-Mercado, J. y G. Torres-Moye. 1991. Estudio de crecimiento del caracol *Astraea turbanica* (Mollusca: Gastropoda) en Bahía de Todos Santos, B.C., México. *Rev. Inv. Cient.*; 2 (1): 73-82.
- Hahn, K.O. 1989. Gonad Reproductive cycles.(pp. 153-155) *En:* Hahn, K.O. (ed). *Handbook Culture of Abalone and Other Marine Gastropods*. Academic Press. EUA.
- Hodgson, P. 1981. The activity of poikilothermal animals in different latitudes. *Nature*; 78: 839-840.
- Kato, S. y S.C. Schroeter. 1985. Biology of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* end its fishery in California. *Mar. Fish. Rev.*; 47(3): 1-20.
- Kenny, R. 1969. Growth parameters of the limpet *Acmaea persona*. *Mar. Biol.*; 38: 23-27.
- Kenny, R. 1977. Growth Studies of the tropical Intertidal- limpet *Acmaea antillarum*. *Mar. Biol.*; 39: 161-170.

- Kenny, R. 1983. Growth Characteristics of Intertidal Limpets in Relation to Temperature Trends. *Pac. Scie.*; 37 (1): 37-44.
- Kimura, D. K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *U.S. Fish. Bull.*; 77 (4): 765-776.
- Kreyszig, E. 1979. *Introducción a la estadística matemática*. Ed. Limusa, México. 505 pp.
- 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.
- Menestrina, G. y R. Antolini. 1982. The dependence of the conductance of the hemocyanin channel on applied potential and ionic concentration with mono and divalent cations. *Biochim. Biophys. ACTA*; 688 (3): 673-684.
- Morris, R.H., D.P. Abbott y E.C. Haderlie. 1980. *Intertidal Invertebrates of California*. Stanford Univ. Press. 236-243.
- Nagahisa, U. y Sh. Kikuchi. 1984. Regulation of maturation and spawning of an abalone *Haliotis* (Gastropoda) by external environmental factors. *Aquaculture*; 39 (1-4): 247-261.
- Nash, W.J. 1992. An evaluation of egg-per-recruit analysis as a means of assessing size limits for blacklip abalone (*Haliotis rubra*) in Tasmania. (pp. 318-337). *En: Shepherd, Tegner y del Prío (ed) Abalone of the world*. . Fishing News Books. Univ. Press.

- Newell, G.E. 1964. Physiological aspects of the ecology of intertidal molluscs. *En: K.M. Wilbur y C.M. Yonge (eds) Physiology of Mollusca. Vo.1 I. Academic, New York.*
- Paine, R.T. y R.L. Vadas. 1959. The effects of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus spp* on benthic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*; 14: 710-719.
- Pamplona, S.M. 1989. Almeja Pismo. 102-106 pp. *En: M. Siri-Chiesa y P. Moctezuma (eds) La Pesca en Baja California. 211 pp. Universidad Autónoma de Baja California.*
- Picken, G.B. 1980. The distribution, growth, and reproduction of the antarctic limpet *Nacella (Patinigera) concinna*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*; 42: 71-85.
- Prager, M.H., S.B. Saila, y C.W. Recksiek. 1987. FISHPARM: A microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science. Old Dominion Univ. Res. Found. Tech. Report, 87-10.
- Quinn, G. P. 1988. Ecology of the intertidal pulmonate limpet *Siphonaria diemenensis* Quoy. I. Population dynamics and availability of food. *J. Exp. Biol. Ecol.*; 117: 115 -136.
- Ramos, J.N. 1989. Sinopsis de las algas pardas (Phaeophyta) de la Península de Baja California, México. Tesis. Fac. Ciencias Marinas, UABC.
- Rhoads, D.C. y R. A. Lutz. 1980. Shell growth and form in the bivalvia. *En: Rhoads y Lutz (eds) Skeletal of Aquatic Organisms. E.U.A. 1-14 pp.*

- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Fisheries and Marine Service, Canada. 382 pp.
- Ricketts, E.F, Calvin, J., y J.W. Hedgpeth. 1985. Between Pacific Tides. 5a Ed. Stanford, Univ. Press. 652 pp.
- Rogers, P. N. y H. S. Ruíz. 1987. Diagrama para la evaluación de las poblaciones pesqueras de moluscos. Memorias III Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. U.A.N.L. Soc. Mex. Malac: 457-467.
- Schwalm, C.C. 1973. Population dynamics and energetics of *Astraea undosa*. Tesis de Maestría. California State University, San Diego. 113 p.
- Searcy, B.R. y G.A. Salas. 1989. Abulón. 91-101 pp. En: La Pesca en Baja California. M. Siri-Chiesa y P. Moctezuma (eds.) 211 pp. Universidad Autónoma de Baja California.
- Secretaría de Marina. 1974. Estudio geográfico de la región de Ensenada, B.C. Dirección General de Oceanografía y Señalamiento Marítimo. 463 pp.
- Smith, C. y J. Carlton. 1975. Light's Manual. Intertidal Invertebrates of the Central California Coast. 3a Ed. Univ. Cal. Press. 464-500 pp.
- Steel, R. G. y J. H. Torrie. 1985. Bioestadística. 2da. ed. McGraw Hill. 622 pp.

- Thompson, I., D.S. Jones y D. Dreibelbis. 1980. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Artica islandica* (Mollusca: Bivalvia). *Mar. Biol.*; 57: 25-34.
- Tisot, B.N. 1988. Morphological variation along intertidal gradients in a population of black abalone *Haliotis cracherodii* Leach 1814. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*; 117: 71-90.
- Torres-Moye, G. 1990. Crecimiento del caracol *Astraea undosa* en la Península de Baja California. VII Simposium Internacional de Biología Marina: 4-8 Junio de 1990. Ensenada, B.C.
- Torres-Moye, G. (En preparación). Ecología poblacional del caracol *Astraea undosa* (Wood) en Punta Banda, Baja California, México.
- Tutschulte, T.C. 1976. The comparative Ecology of three sympatric abalones. Requirements for the degree Doctor of Philosophy in Marine Biology. Univ. of Cal. Sn. Diego. 335 p.
- Tyler, A. y S. W. Fox. 1940. Evidence for the protein nature of the sperm agglutinins of the keyhole limpet and sea urchin. *Biol. Bull.* 79: 153 - 165.
- 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.
- Vermeij, G. J. 1980. Gastropod shell growth rate, allometry, and adult size environmental implications. 379-394. *En*: D.C. Rhoads y R.A. Lutz (ed). *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press. 750 p.

- Walne, P.R. 1964. The culture of Marine Bivalve Larvae. (pp. 197-207)
En: K.M. Wilbur y C.M. Yonge (ed). *Physiology of molluscs*. Ac.
Press. EUA.
- Wilbur, K.M. y G. Owen. 1964. Growth (pp. 211-242). *En:* K.M. Wilbur
y C.M. Yonge (ed). *Physiology of Mollusca*. Ac. Press. EUA.
- 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.