
UNIVERSIDAD CATOLICA DE VALPARAISO
FACULTAD DE RECURSOS NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS DEL MAR

**“Determinación de un modelo apropiado para describir
el crecimiento de la almeja *Eurhomalea lenticularis*
a ser empleado en el Área de Manejo de Algarrobo, V Región.”**

Trabajo de Titulación para Optar al Título de

Ingeniero Pesquero

Dante Queirolo Palma

- 2001 -

**“Determinación de un modelo apropiado para describir
el crecimiento de la almeja *Eurhomalea lenticularis*
a ser empleado en el Área de Manejo de Algarrobo, V Región.”**

por

Dante Queirolo Palma

Trabajo de Titulación para Optar al Título de

Ingeniero Pesquero

Comité de Titulación:

Profesor Guía	: Sr. Patricio Pavez Carrera
Profesor	: Sr. Gabriel Yany González
Profesor	: Sr. Rodolfo Olivari Muñoz

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo agradecer a los profesores miembros de esta comisión por su valiosa disposición en la evaluación del presente trabajo. Mención especial para el profesor guía Sr. Patricio Pavez Carrera quien a través de sus sabios consejos y observaciones permitió la realización de este objetivo.

Agradezco al Sr. Sergio Palma G. por las facilidades prestadas en la utilización del material fotográfico del Laboratorio de Planctología de la Escuela de Ciencias del Mar.

Me permito nombrar también a la Sra. Vania Gómez por la valiosa información proporcionada referente a crecimiento en moluscos bivalvos y su asesoría sobre observaciones de marcas de crecimiento.

Finalmente quiero agradecer muy sinceramente a todos quienes me apoyaron e impulsaron a la conclusión de este trabajo; mis padres, familia, profesores y amigos, cuyas palabras fueron siempre de gran ayuda.

Deseo dedicar este trabajo a mis padres por su eterna entrega y ejemplo de perseverancia, a mi familia por su cariño y preocupación, y en especial a Ivonne por ser mi inspiración y mi mañana.

AUTORIZACIÓN DE USO

Al presentar este trabajo de titulación como complemento parcial de los requisitos para la obtención del Título de Ingeniero Pesquero, autorizo para que la Biblioteca disponga libremente de ésta. Autorizo además reproducciones *in extenso* de este trabajo, solamente con propósitos académicos. Sin mi consentimiento escrito, no se permitirán reproducciones totales o parciales con propósitos comerciales o fines de lucro.

Firma : 
Fecha : 24 - Enero - 2001

RESUMEN

En el presente trabajo se aplican diversos modelos que permitan describir el crecimiento de la almeja *Eurhomalea lenticularis* capturada mensualmente en la caleta de Algarrobo durante el año 1998, para lo cual se trabajó con una muestra de 231 almejas de un rango de talla entre 12,6 y 74,9 mm de longitud.

La primera etapa consistió en determinar la edad individual, para lo que fue necesario realizar un análisis estadístico de concordancias de lecturas de marcas de crecimiento sobre y dentro de la estructura valvar. Esto arrojó como resultado la conveniencia de utilizar las marcas internas, debido tanto a la claridad que estas marcas presentan como por la dificultad que existe en la observación de la superficie externa de la concha.

Luego, mediante el análisis del margen de la valva fue posible determinar la periodicidad y estacionalidad de formación de las marcas internas, concluyendo que éstas se forman una vez al año en el periodo julio-agosto.

Una vez que fue posible obtener la talla-edad individual, se procedió a ajustar los parámetros de crecimiento de la función logística, ecuación de Gompertz y función de von Bertalanffy, y calcular el coeficiente de correlación de estos ajustes. De la misma forma, se realizó paralelamente el ajuste a la información con respecto a las edades pretéritas que fue posible obtener dada las características de la valva de esta especie.

Se comparó las curvas y su ajuste demostrando que no existe evidencia significativa para optar o descartar un modelo, debido a que en todos los casos se logró valores elevados de R^2 .

CONTENIDO

1.- INTRODUCCIÓN	1
2.- ANTECEDENTES	3
2.1.- De la especie	3
2.1.1.- Morfología	3
2.1.2.- Distribución	3
2.2.- De la pesquería	4
2.3.- Edad y crecimiento en bivalvos	5
2.3.1.- Formación e interpretación de anillos	5
2.3.2.- Métodos para determinar la edad	7
2.3.3.- Validación de los métodos	10
2.4.- Modelos de crecimiento	11
2.4.1.- Curva logística	13
2.4.2.- Ecuación de Gompertz	14
2.4.3.- Función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB)	15
3.- MATERIALES Y METODOS	20
3.1.- Obtención de las muestras	20
3.2.- Numeración de valvas	21
3.3.- Determinación de relaciones morfométricas	21
3.4.- Lectura externa de anillos	23
3.5.1.- Análisis de concordancias	24
3.5.2.- Supuestos del Test Binomial	25
3.5.3.- Procedimiento para docimar	26
3.5.- Lectura interna de anillos	27
3.5.1.- Preparación de las muestras	27
3.5.2.- Corte de las valvas	28

3.6.-	Análisis de variabilidad entre lectura interna y externa	29
3.7.-	Mediciones internas	31
3.8.-	Periodicidad y estacionalidad de formación de los anillos	31
3.9.-	Determinación del error estándar	33
3.10.-	Aplicación de modelos de crecimiento	34
3.10.1.-	Función Logística	34
3.10.2.-	Ecuación de Gompertz	35
3.10.3.-	Función de crecimiento de von Bertalanffy (1938)	35
3.11.-	Determinación del modelo más adecuado	36
4.-	RESULTADOS	37
4.1.-	Tamaño muestral	37
4.2.-	Relaciones morfométricas	38
4.3.-	Lectura externa de anillos	38
4.4.-	Lectura interna	40
4.5.-	Comparación entre lecturas interna y externa	41
4.6.-	Periodicidad y estacionalidad de formación de anillos	41
4.7.-	Error estándar y límites de confianza	43
4.8.-	Aplicación de modelos de crecimiento	45
5.-	DISCUSIÓN	47
6.-	CONCLUSIONES	52
7.-	REFERENCIAS	54

1.- INTRODUCCIÓN

La extracción de almejas constituye una de las pesquerías más tradicionales de mariscos en Chile, particularmente en el sector artesanal (Jerez *et al.*, 1991). De acuerdo a las estadísticas del Servicio Nacional de Pesca (Sernapesca, 1999), las especies mayormente explotadas en la última década son *Protothca thaca*, *Mulinia sp.*, *Semele solida* y *Venus antiqua*, de las cuales sólo esta última ha sido profundamente estudiada debido a la gran importancia económica que significa para el desarrollo artesanal de la X región.

Además de las especies antes señaladas existen otras, que sin ser menos importantes ayudan a sustentar pesquerías locales, como es el caso de la almeja *Eurhomalea lenticularis* en la caleta de Algarrobo. Esta importancia queda reflejada en los desembarques logrados en los últimos años, especialmente en 1997 donde con 189 toneladas este recurso representó el 80,8% del total de almejas en la V Región. Aunque estos desembarques han disminuido, la relevancia de las capturas en la Región se mantiene elevada (Sernapesca, 1999). Es por ello que esta especie debería ser objeto de investigaciones en su ambiente natural, de tal manera de poder administrar y manejar su extracción.

Una forma de comenzar dicha investigación es por medio de la determinación de la edad individual, la cual es una de las herramientas más poderosas en biología pesquera, ya que permite el cálculo de curvas de crecimiento, el análisis de distribuciones de frecuencia de clases de edad, que a su vez puede servir en el estudio de tasas de mortalidad, así como la determinación de relaciones entre este parámetro y diversas características biológicas (Rhoads & Lutz, 1980).

En base a lo anterior y debido a la escasa información existente sobre esta especie, se desarrolla el presente trabajo de titulación que tiene como objetivo general determinar un modelo apropiado para describir el crecimiento de la almeja *E. lenticularis* para ser empleado en el Área de Manejo de Algarrobo, V Región.

Los objetivos específicos necesarios para el satisfactorio cumplimiento de este trabajo son:

- Determinar la periodicidad de la formación de los anillos de crecimiento y su estacionalidad, utilizando para ello el procedimiento de análisis distal.
- Determinar la edad de la almeja (*E. lenticularis*) mediante la lectura de anillos interna y externa.
- Aplicar tres modelos y optar por uno que permita el mejor ajuste para el crecimiento de la almeja *E. lenticularis*.

2.- ANTECEDENTES

2.1.- De la especie

Nombre científico : *Eurhomalea lenticularis* (Sowerby, 1835)

Nombre común : Almeja

2.1.1.- Morfología

Esta especie posee una concha oval, subcuadrangular y con estrias concéntricas poco sobresalientes (Anexo I). La lúnula es conspicua. La charnela tiene tres dientes cardinales en cada valva; de ellos, el cardinal mediano de la valva izquierda y los dos posteriores de la valva derecha son bifidos. El seno paleal es agudo y profundo y su extremo sobrepasa ligeramente la mitad del largo de la concha. Esta es de color blanco. Su longitud máxima controlada es de 95 mm (Lorenzen *et al.*, 1979).

Existen dos especies semejantes, que son *E. rufa* y *E. exalbida*. *E. rufa* tiene una concha oval, una lúnula poco conspicua y un seno paleal más corto, sin llegar a la mitad del largo de la concha. En *E. exalbida*, la concha es algo truncada en su borde posterior y cubierta por estrias concéntricas lamelares muy sobresalientes (Lorenzen *et al.*, 1979).

2.1.2.- Distribución

La distribución conocida de *E. lenticularis* comprende desde Coquimbo (30° S) hasta Bahía Ralún en el estuario de Reloncaví (41° S). Habita zonas arenosas, costeras y con menor frecuencia arenas fangosas. En muestreos submareales

practicados en la Bahía de Valparaíso, se ha encontrado ejemplares juveniles y algunos adultos en profundidades de 20-30 m (Lorenzen *et al.*, 1979).

2.2.- De la pesquería

En 1991 el recurso almeja (*E. lenticularis*) desembarcado en Algarrobo representó el 13,7% del total regional, con una cantidad aproximada a las 16 toneladas. Este porcentaje aumentó considerablemente en el año 1997, donde representa el 80,8% con 189 toneladas. Sin embargo, es durante el año 1995 donde se registran los más altos desembarques de almeja en Algarrobo, alcanzando en dicho periodo un total de 309 toneladas (Figura 1).

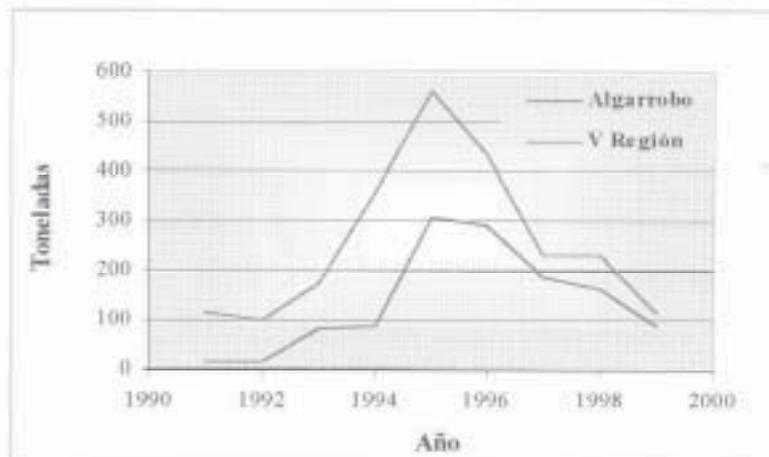


Figura 1: Desembarque de almejas en la V región entre 1991 y 1999.

Fuente: Anuario Estadístico de Pesca, Sernapesca (1999)

Con relación a las medidas de manejo, la única norma que rige la pesquería de almejas en Chile se basa en información extraída de *Venus antiqua*, la cual fija como talla mínima de extracción una longitud antero-posterior de 55 mm, según lo establecido en el D.S. N° 683 de 1980.

2.3.- Edad y crecimiento en bivalvos

Los bivalvos forman un exoesqueleto relativamente indestructible que contiene elementos estructurales que son útiles para determinar la edad y el crecimiento. Estos elementos pueden reconocerse como bandas concéntricas o anillos en el exterior de la valva. Estas bandas también aparecen en el interior de la valva, siendo relativamente más sutiles que en el exterior (Wilbur, 1964).

Se han encontrado incrementos periódicos extremadamente finos para algunas especies, como la almeja *Mercenaria mercenaria* (Gordon & Carricker, 1978). Sin embargo, Carter (1980) reconoce una considerable variación interespecifica en la formación microestructural de la concha en bivalvos.

2.3.1.- Formación e interpretación de anillos

La concha de bivalvos está compuesta por una matriz orgánica y cristales de carbonato de calcio (CaCO_3). Existen tres grandes aspectos para la formación y crecimiento de la concha: (1) el rol del metabolismo en la formación de CaCO_3 y la síntesis de la matriz orgánica; (2) secreción de los componentes de la concha por el manto; y (3) crecimiento de los cristales de CaCO_3 (Wilbur, 1964; Wilbur & Saleuddin, 1983).

El crecimiento en bivalvos ocurre a lo largo del margen de la concha, y la secreción de ésta tiene lugar en el exterior del manto, con una capa superficial bajo el periostraco y una secreción superficial exterior de una capa calcárea (Barnes, 1980). El principal encargado de la formación de la concha es el fluido extracelular que está entre el manto y la superficie interna de la concha. Esta composición es controlada por la actividad metabólica del epitelio del manto exterior (Wilbur, 1964; Wilbur,

1972; Wilbur & Simkiss, 1968), y éste, por el fluido extrapalial, pasa a todos los componentes necesarios para aumentar la concha (Crenshaw, 1980).

Coker *et al.* (1921) explican la formación de marcas de crecimiento como el resultado de una retracción del manto, lo cual produce una alteración en la depositación de material, y posteriormente sucede una reextensión del manto sobre la misma área. Lutz & Rhoads (1977) suponen que los microincrementos se deben a periodos consecutivos de fases aeróbicas, y que en las fases anaeróbicas se produce la detención del crecimiento.

Los anillos sobre la concha o líneas de crecimiento están definidos como cambios abruptos y repetitivos en el carácter de aumento de tejido en bivalvos (Dillon & Clark, 1980) y, dependiendo de las circunstancias, pueden utilizarse como indicadores de crecimiento post-mortem. El periodo de formación de estas líneas está usualmente asociado con temperaturas extremas, acción mecánica, o periodos reproductivos. Aquellos bivalvos de ambientes con condiciones uniformes generalmente no exhiben anillos, siendo la formación de líneas variable entre un hábitat y otro (Dame, 1996).

Seed (1976) afirma que los anillos se forman por suspensión del crecimiento, asociándose esto con temperaturas extremas, tormentas prolongadas o con el ciclo reproductivo. Autores como Kato & Hamai (1975), Jones *et al.* (1990) y Gaspar *et al.* (1995) coinciden en que la línea anual se origina debido al desove.

Ya en el año 1923, Weymouth demostró que la formación de anillos en muestras de almejas jóvenes ocurre en asociación con temperaturas bajas, a fines de Otoño y principios de Invierno. Otros autores como Castro *et al.* (1992), Jones *et al.* (1990) y Arnold *et al.* (1991) afirman que la disminución de la temperatura retarda el crecimiento, formando así anillos visibles tanto interior como exteriormente.

Con respecto al modelo anual de crecimiento, Jones *et al.* (1990) explican que éste consiste, en forma macroscópica, en alternancia de incrementos claros y oscuros, con líneas en el interior, medio y exterior de la concha, siendo mejor visualizados en secciones radiales de la concha.

Los trabajos de Clark & Lutz (1982), Peterson *et al.* (1983) y Grizzle & Lutz (1988) referentes a la estacionalidad de formación de incrementos, sugieren la existencia de diferencias significativas en los patrones de crecimiento anual de la concha, dadas las diferencias estacionales por fluctuaciones de temperatura en el ambiente marino. Particular importancia existe en verano e invierno (Lutz & Rhoads, 1980).

2.3.2.- Métodos para determinar la edad

Poseer marcas de edad fiables en conchas de bivalvos permite a los biólogos-pesqueros construir distribuciones de frecuencia de tallas a la edad para poblaciones, las cuales pueden utilizarse en tasas de mortalidad específicas y así permitir estimaciones de captura sustentable. Además, son utilizadas para calcular las tasa de crecimiento individual y su variabilidad en distintos hábitats, y para determinar las edades específicas reproductivas que son utilizadas para la explotación de los recursos (Peterson *et al.*, 1985).

En el estudio de edad en poblaciones de bivalvos comúnmente han sido utilizados los componentes estructurales de su concha, ya que en ellos quedan grabadas las alteraciones fisiológicas, debido tanto a ciclos propios del crecimiento del individuo, como por las alteraciones ambientales que lo afectan. Entre los métodos utilizados se destaca la lectura externa e interna de anillos de crecimiento (Anexo II).

2.3.2.1.- *Lectura externa*

Consiste en observar y contar las marcas concéntricas de color oscuro que se encuentran en la superficie externa de la concha, diferenciándolas de las bandas de coloración clara (Vakily, 1992). Generalmente estas marcas provocan relieves y surcos en la superficie lo que facilita la observación.

Según Vakily (1992), el uso de marcas externas en estudios de edad puede aportar ciertas ventajas en investigaciones de bivalvos a gran escala. Sin embargo, es necesario tener claro ciertas limitaciones:

- En bivalvos muy viejos, como resultado de una disminución en las tasas de crecimiento, un gran número de bandas de crecimiento se agrupan densamente en el perímetro de la concha, donde son difíciles de distinguir entre ellas.
- En bivalvos que están frecuentemente expuestos a cambios drásticos en el ambiente, como es común en zonas tropicales, resulta un crecimiento aperiódico.

2.3.2.2.- *Lectura interna*

Los problemas de asignación de edad causados principalmente por la corrosión de las conchas en individuos adultos o por la acumulación de líneas externas en el borde, pueden ser solucionados utilizando la observación de líneas de crecimiento en secciones internas de ésta (Gaspar *et al.*, 1995).

El método consiste en seccionar la concha desde el umbo hasta el margen ventral, de tal manera de observar las marcas de crecimiento con mayor claridad. El

modiolus (Anwar *et al.*, 1990), *Chamelea gallina* (Ramón & Richardson, 1992) y *Ensis siliqua* (Gaspar *et al.*, 1995). Los resultados obtenidos por estos autores, aunque deben ser validados por otros métodos, ratifican la practicidad de utilización de anillos internos para determinar la edad individual en diversas especies de bivalvos.

2.3.3.- Validación de los métodos

Las lecturas de anillos tanto interna como externa son métodos que permiten asignar edad individual. Sin embargo, primeramente es necesario definir el significado de dichos anillos de crecimiento, ya que estos no solamente pueden significar anualidad. Frecuentemente se ha supuesto que estas líneas o marcas corresponden a anillos depositados anualmente, sin haber probado rigurosamente esta hipótesis (Clark, 1974; Peterson *et al.*, 1985).

Rhoads & Lutz (1980) explican que numerosas especies de bivalvos forman líneas de crecimiento periódicas en sus conchas, aunque algunos estudios no informan sobre las metodologías utilizadas para determinar dicha periodicidad (Turner, 1949; Losanoff, 1953). Loven (1929), Chandler (1965) y Caddy *et al.* (1974) asumen anualidad en la depositación de las marcas, sin realizar una validación de esta suposición.

Bala (1996) determinó por lectura externa que *Mytilus edulis* forma tres anillos anuales de los cuales uno es el más notable, esto le permitió asumir anualidad en la depositación de anillos lo cual ratificó por medio de marcaje y recaptura. Este último método permite estudiar los incrementos que se producen en la concha por un periodo de tiempo conocido, por rango de tallas. En general, consiste en capturar un número de individuos por cada rango de tallas previamente determinado, para luego realizar una marca sobre la concha que permita medir el incremento en el crecimiento e identificarlo posteriormente (Peterson *et al.*, 1983). Otros autores como Ropes *et al.*

corte de la concha presenta ciertas ventajas para la determinación de la edad, ya que permite distinguir los anillos reales de algunos falsos, que pueden formarse por algún desorden fisiológico, y la claridad para observar anillos en individuos adultos (Kato & Hamai, 1975).

Las marcas internas son visibles como bandas oscuras o incrementos traslúcidos, y su uso está asociado a la facilidad en la observación y la menor ambigüedad, especialmente en individuos viejos (Jones *et al.*, 1978; McDonald & Thomas, 1980) (Figura 2). Del uso de marcas internas es posible obtener una curva de crecimiento que presenta una mejor estimación en comparación al uso de marcas externas, ya que este último método tiende a sobrestimar la edad (Gaspar *et al.*, 1995).

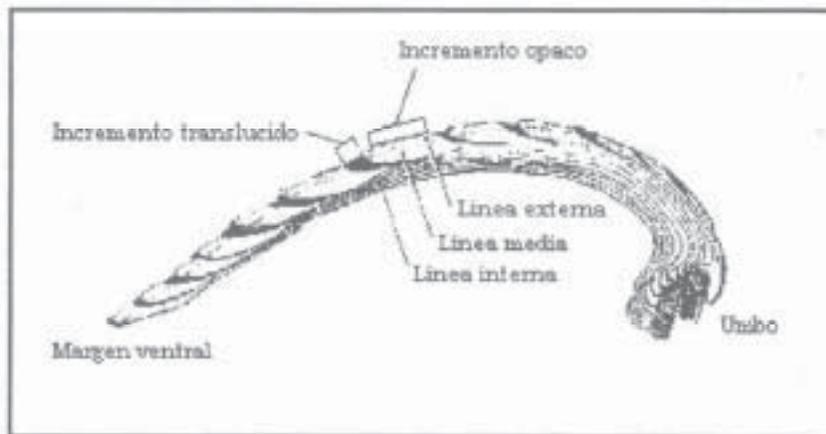


Figura 2: Corte radial de una valva de almeja (Jones *et al.*, 1990).

Gaspar *et al.* (1995) trabajaron con secciones de concha de *Spisula solida* para observar los anillos internos y así poder estimar la edad y las tasas de crecimiento. Otros autores también han utilizado esta técnica en diversas especies: *Spisula solidissima* (Jones *et al.*, 1978), *Spisula subtruncata* (Richardson, 1988), *Mercenaria mercenaria* (Jones *et al.*, 1990), *Mytilus edulis* (Richardson & Seed, 1990), *Modiolus*

(1984), Peterson *et al.* (1985) y Searcy *et al.* (1989) también estudiaron el crecimiento de bivalvos mediante esta técnica. Sin embargo, mediante la utilización de esta técnica en cajas sumergidas, Harger (1970) encontró una disminución en las tasas de crecimiento al comparar con individuos que no fueron marcados, posiblemente asociado a la reducida acción mecánica en el interior de las cajas.

Otro método para validar la periodicidad de formación de anillos consiste en realizar un análisis de borde durante un ciclo anual, en el cual se miden los incrementos marginales de crecimiento, pudiendo así ratificar en que momento se genera un nuevo anillo (Jones *et al.*, 1989). El análisis mensual de borde e incremento marginal también fue utilizado por Bustos *et al.* (1986) para validar la periodicidad de formación de anillos sobre la concha de *Concholepas concholepas*. El mismo análisis fue realizado por Reyes *et al.* (1993) para demostrar la formación de un anillo primario y otro secundario en un ciclo anual en *Venus antiqua*.

El uso de isótopos estables de oxígeno y carbono, ha permitido verificar el incremento anual en el crecimiento. Este método ha sido utilizado por Witbaard *et al.* (1994), demostrando su alta eficacia en determinar edad y estudiar el crecimiento en *Artica islandica*, sin embargo este requiere de alta sofisticación, tanto por los equipos empleados como por los costos asociados a dicho procedimiento.

2.4.- Modelos de crecimiento

Las características deseables en una ecuación de crecimiento, según Gulland (1971), son las siguientes:

- Que el trabajo necesario para ajustar los datos observados sea bajo.

- Un pequeño número de constantes utilizadas.
- Siempre que sea posible, las constantes tengan significado biológico.
- Si se extrapola hasta edades más allá de las usadas al ajustarlas, no lleve a resultados poco razonables.

Con respecto a los modelos comúnmente utilizados en la evaluación del crecimiento en bivalvos, Schnute (1981) demostró que las funciones de von Bertalanffy (FCVB), logística y Gompertz son modelaciones diferentes de un mismo concepto.

Jones *et al.* (1990) utilizaron la FCVB para los datos alto de la concha versus edad en *Mercenaria spp.* Esta función fue usada en análisis de crecimiento de bivalvos por Brousseau (1979), Gallucci & Quinn (1979), Appeldoorn (1983), Shick *et al.* (1988), Tanabe (1988) y Jones *et al.* (1989).

Sin embargo, la FCVB no es la única función utilizada que describe el crecimiento en moluscos (Peterson & Black, 1987). De hecho, Kennish & Leveland (1980) reportaron que el crecimiento ontogénico de *Mercenaria mercenaria* es mejor descrito por la ecuación de Gompertz. Por otra parte, la función de poder fue utilizada por Walker & Humphrey (1984) en la costa de Georgia para describir el crecimiento de bivalvos (Walker, 1984; Walker & Tenore, 1984).

En la búsqueda de la función más adecuada para describir el crecimiento en *Mercenaria spp.*, Jones *et al.* (1989) ajustaron los datos a las funciones de von Bertalanffy, logística, exponencial, de poder y Gompertz, determinando que la primera de ellas producía el mejor ajuste, reflejándose en el alto valor del coeficiente de correlación (R^2). Sin embargo, Gulland (1971) discute la probabilidad de que una

fórmula simple sea siempre capaz de describir el crecimiento de un solo individuo a lo largo de la mayor parte de su vida.

2.4.1.- Curva logística

Moreau (1987) describe la curva de crecimiento logística como una representación de la ley autocatalítica fisiológica y química. La forma diferencial de esta curva es la siguiente:

$$\frac{dy}{dt} = ay - by^2$$

la cual llevada a peso es descrita como:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{gW}{W_{\infty}} (W_{\infty} - W)$$

La tasa instantánea de incremento en peso es proporcional a la diferencia entre el peso asintótico (W_{∞}) y el peso actual (W). La forma integral de esta ecuación puede ser escrita como:

$$W = \frac{W_{\infty}}{1 + \exp(-g(t - t_0))}$$

Esta es la ecuación de una curva sigmoide con un punto de inflexión para que W sea igual a $W_{\infty}/2$. Las dos mitades de la curva son asimétricas, donde g es la tasa instantánea de crecimiento cuando $W=0$ y t_0 es el tiempo en el cual la tasa de crecimiento es máxima; también es la abscisa del punto de inflexión de la curva para que $W=W_{\infty}/2$.

2.4.2.- Ecuación de Gompertz

La curva descrita por esta ecuación posee dos asíntotas, una inferior y otra superior, y un punto de inflexión, siendo ambas mitades asimétricas. Esto expresa la disminución de la tasa de crecimiento en la fase adulta de vida de los organismos (Moreau, 1987). Algunos investigadores han interpretado la curva Gompertz como una respuesta de la actividad de dos diferentes y opuestos tipos de factores regulatorios durante el crecimiento (Ricker, 1979).

La ecuación de Gompertz es usualmente aplicada para describir el crecimiento de peces en su etapa larval, y también se utiliza para ajustar datos de peso a la edad. Esta ecuación puede permitir la inclusión de un rango más amplio de edades que la función de crecimiento de von Bertalanffy, debido a que considera periodos de rápida y lenta velocidad de crecimiento (Ricker, 1975).

La principal desventaja de esta ecuación es que sus parámetros son biológicamente menos significantes en comparación con la curva de von Bertalanffy. Sin embargo, la ecuación de Gompertz posee puntos de inflexión que pueden ajustarse mejor a los datos en rangos particulares de tallas (Clasing *et al.*, 1994).

La forma diferencial de la curva de Gompertz se escribe como sigue:

$$\frac{dy}{dt} = ay - by(\log_e y)$$

Usando el crecimiento en peso:

$$\frac{dW}{dt} = aW - bW(\log_e W)$$

Algunos métodos para ajustar esta curva han sido desarrollados por Riffenburg (1960), Ricklefs (1967) y Regner (1980). Por su parte, Zweifel & Lasker (1976) utilizaron dos ciclos sucesivos para describir el crecimiento de larvas de anchoveta *Engraulis mordax*.

Clasing *et al.* (1994) discuten sobre la posibilidad de ajustar los datos de *Venus antiqua* de tallas pequeñas en una ecuación de Gompertz, ya que al utilizar la función de von Bertalanffy se produce una sobreestimación del crecimiento en ese rango particular de tallas.

2.4.3.- Función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB)

La FCVB para peces, es utilizable también en bivalvos dadas las consideraciones hechas por Pauly (1979), y que se resumen principalmente en la aplicabilidad a éstos, de la denominada base fisiológica del comportamiento del crecimiento animal.

Esta función es ampliamente usada para relacionar el tamaño y la edad, siendo aplicada en peces, moluscos y crustáceos, ya que la mayoría de los biólogos están familiarizados con los parámetros y su interpretación (Anexo III). Otra ventaja, es que los parámetros pueden incorporarse fácilmente en los modelos de evaluación de stock (Moreau, 1987). Según Allen (1966), una ventaja teórica es que esta función se basa en procesos subyacentes de catabolismo y anabolismo.

La FCVB resulta de la integración de la siguiente relación:

$$\frac{dW}{dt} = HW^a - KW^m$$

donde dW/dt es el crecimiento en peso con HW^d y KW^m que representan la síntesis (anabolismo) y la degradación (catabolismo) de sustancias corporales, respectivamente, las que se asumen proporcionales al peso del cuerpo en una cierta potencia (d y m respectivamente) (von Bertalanffy, 1957; von Bertalanffy, 1964).

Si la tasa de aumento de longitud está relacionada linealmente con la longitud, entonces, en términos matemáticos, se puede escribir:

$$\frac{dl}{dt} = K(L_{\infty} - l)$$

donde L_{∞} es el valor de l para el cual la tasa de crecimiento es nula.

La función de crecimiento de von Bertalanffy expresada en longitud puede ser escrita de la siguiente forma general:

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

donde L_{∞} es la talla asintótica, K es una constante y t_0 es la edad de un individuo cuando su longitud es cero.

Moreau (1987) señala algunos problemas usualmente asociados con respecto a la FCVB, los cuales se mencionan a continuación:

- a) La FCVB es incapaz de describir la curva sigmoide de longitud-crecimiento que es el resultado temprano de un punto de inflexión en la vida del individuo. Esta limitación ocurre en especies de vida corta, que muestran un punto de inflexión y son explotadas tempranamente en sus vidas (Yamaguchi, 1975).

- b) Pauly (1979) afirmó que L_{∞} es a menudo sobreestimado. Esto ocurre cuando no es probado el lento crecimiento de algunos peces viejos, como es el caso de peces de agua dulce de África (Merona *et al.*, 1985).
- c) El concepto de longitud asintótica requiere una extensa clarificación. Ricker (1975), lo definió como la talla media que alcanzaría un individuo de una población si vive y crece indefinidamente. Sin embargo, varios autores han discutido la validez de este concepto. Por ejemplo, Paloheimo y Dickie (1965) discuten que "...en muchos casos la curva de crecimiento de von Bertalanffy se ajusta a datos que consisten principalmente en individuos jóvenes bajo la talla final proyectada. Por lo tanto, el valor de L_{∞} aparentemente refleja el crecimiento temprano."
- d) Knight (1968) sostuvo que para peces la talla asintótica era una ficción matemática. Otros mantuvieron que el crecimiento asintótico era real pero que las estimaciones de los valores asintóticos estaban sujetos a amplia variación que depende de la curva de ajuste.

El factor K es el parámetro más difícil de visualizar, ya que este se refiere a la tasa de degradación de las sustancias corporales, especialmente proteínas. Sin embargo, esta degradación en el cuerpo de un individuo vivo puede ser continuamente compensado por la síntesis de proteínas. Así, además de expresar la degradación de la proteína, K expresa los factores bióticos y abióticos que limitan la disponibilidad de oxígeno para la síntesis de la proteína (Moreau, 1987). Con respecto al parámetro K , Pauly (1979) argumentó que este debería ser considerado como un factor del stress en lugar de un coeficiente de catabolismo.

El origen de la curva de crecimiento (t_0) se define como la edad hipotética que debería tener un individuo a una longitud cero (Ricker, 1975). Cabe señalar que t_0 no es un parámetro biológico, sino que sólo se utiliza como un parámetro conveniente para un buen ajuste de la curva.

El cálculo de t_0 requiere la puesta de una fecha de nacimiento que coincida con el peak de la estación reproductiva (López Veiga, 1979). Cuando se asigna una fecha de nacimiento individual, la calidad en la estimación de t_0 es ciertamente afectado, particularmente la variación alrededor de t_0 .

En Chile, la función de von Bertalanffy también ha sido utilizada para evaluar el crecimiento de bivalvos, como es el caso de *Mulinia edulis*, *Gari solida*, *Protothaca thaca*, *Semele solida*, *Tawera gayi* y *Eurhomalea exalbida* (Figura 3). Esta última especie pertenece a la familia de la almeja *E. lenticularis*.

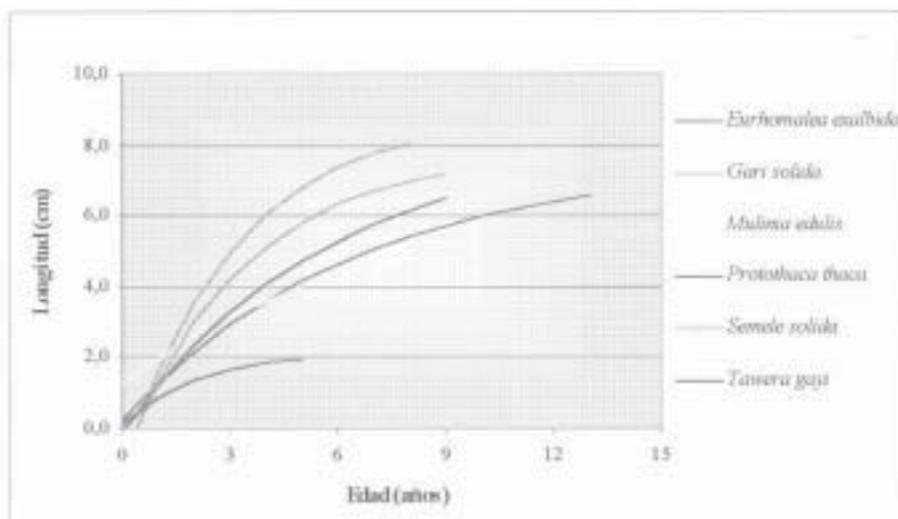


Figura 3: Función de crecimiento de von Bertalanffy en bivalvos chilenos.

Sin embargo, la especie chilena más estudiada es *Venus antiqua*, debido a su gran importancia económica principalmente en la décima región del país. *V. antiqua*

ha sido parte tanto de investigación biológica como de su dinámica poblacional por diversos autores, empleando la función de von Bertalanffy para describir su crecimiento, obteniendo variados y discordantes resultados (Figura 4).

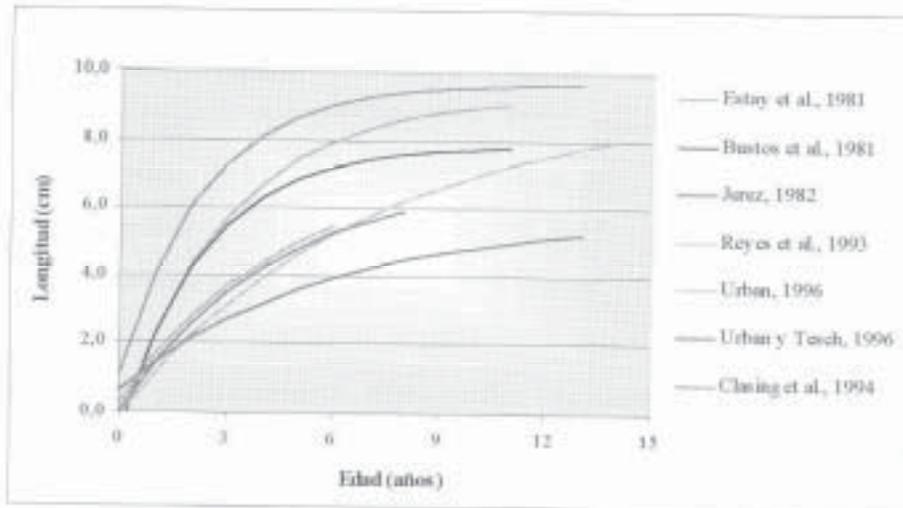


Figura 4: Función de von Bertalanffy en estudios de crecimiento de *Venus antiqua* en Chile.

3.- MATERIALES Y METODOS

3.1.- Obtención de las muestras

Los individuos utilizados en este trabajo de titulación, fueron capturados con motivo de la realización del proyecto FIP 97/32, entre enero y diciembre del año 1998, con excepción de febrero. Dicho proyecto tuvo como objetivo el estudio de crecimiento y reproducción de tres especies de bivalvos: *Mulinia edulis*, *Protothaca thaca* y *Eurhomalea lenticularis*, de la IV y V región.

En el caso particular de *E. lenticularis*, los muestreos fueron llevados a cabo mensualmente durante un año, por medio de buceo semiautónomo, en la caleta de Algarrobo ($33^{\circ} 21' S$) (Figura 5). El muestreo fue de tipo dirigido, y estratificado por tallas. La profundidad de trabajo fue variable entre 10 y 20 metros, en bancos naturales que a la fecha son explotados por pescadores artesanales de la zona.

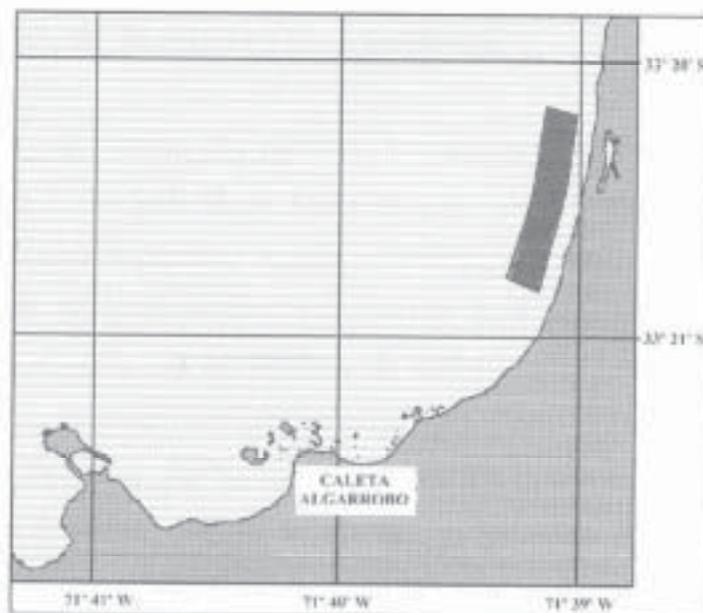


Figura 5: Zona de estudio, Caleta Algarrobo (V Región).

3.2.- Numeración de valvas

La finalidad de numerar las valvas se basa en la necesidad de identificar los individuos en las distintas etapas del estudio, desde las mediciones externas hasta la determinación del número de anillos internos. De esta manera fue posible confeccionar fichas mensuales de datos (Anexo IV), donde se registró lo siguiente:

- Número del individuo
- Longitud total (L)
- Alto máximo (A)
- Distancia lineal entre umbo y cada anillo (L_{ua})
- Distancia del último anillo al borde (DM)
- Número de anillos por lectura externa
- Número de anillos por lectura interna

3.3.- Determinación de relaciones morfométricas

Para fines de manejo del recurso, fue necesario expresar el crecimiento en función del largo de los individuos. Las ecuaciones de crecimiento conocidas, y que han sido aplicadas en el presente estudio, consideran el alto en función de la edad y de una constante de crecimiento. Una relación entre alto y largo de la valva es necesaria si se considera que las medidas de manejo de la pesquería de este recurso están referidas a la longitud total (antero-posterior). Como el crecimiento se estima en forma indirecta, debido a que las mediciones de los anillos están asociadas al largo umbo-anillo y umbo-borde (alto de la concha), es necesario establecer una ecuación funcional que presente el mejor ajuste entre longitud y alto y, que además, permita estimar la longitud total de acuerdo al anillo formado (Reyes *et al.*, 1993).

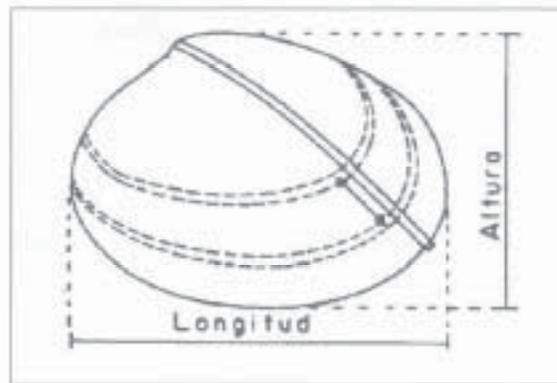


Figura 6: Medidas realizadas en *E. lenticularis*.

En este trabajo se hizo uso intensivo del alto de la valva, principalmente para describir el crecimiento, relacionándolo con el número de anillos. Además, el incremento marginal sólo puede ser asociado al alto de la valva. Para realizar las mediciones de longitud y alto de las valvas se utilizó un Vernier marca Mitutoyo, con una precisión de 0,1 mm.

La ecuación utilizada para describir la relación largo-alto es del tipo lineal, y está dada por:

$$A = a + bL$$

donde,

- A : Alto máximo de la valva
- a y b : Intercepto y pendiente, respectivamente
- L : Longitud total de la valva

3.4.- Lectura externa de anillos

La determinación del número de anillos externos sobre la superficie de la valva es bastante complicado de determinar, sobre todo cuando los individuos son viejos. Además, la experiencia y objetividad del lector juegan un rol importante, debido a que se debe aplicar un mismo criterio en todos los casos. Para realizar la lectura externa de anillos, se deben aplicar ciertos patrones citados en bibliografía, para especies similares a *E. lenticularis*, los cuales se señalan a continuación:

- Continuidad de la marca: Es necesario observar aquí cada una de las líneas presentes en las valvas, con respecto a su longitud y continuidad, desde el origen hasta su fin. Esto permite descartar algunas alteraciones fisiológicas o erosión que podrían ser consideradas como anillos periódicos.
- Profundidad: En algunas especies de bivalvos las marcas de crecimiento se expresan en la superficie con surcos de características especiales.
- Coloración: En asociación con la profundidad de los surcos de cada marca se encuentra una coloración que, aunque puede apoyar la hipótesis de periodicidad, también es considerada como un factor perturbador, debido a las condiciones erosivas del medio ambiente.
- Separación: Entre cada marca es posible observar un espacio que, según la edad, puede aumentar o disminuir. Este factor, junto con los anteriores, permite corroborar aquellas marcas que representan periodicidad en el crecimiento.

Para disminuir el error por efecto de subjetividades, se realizó la lectura de cada valva en dos oportunidades distintas, por tres lectores, para luego llevar a cabo un análisis de concordancias producto de la lectura.

3.4.1.- Análisis de concordancias

El análisis de concordancia consistió en estudiar las proporciones de aciertos entre las lecturas de un mismo lector, y entre lectores, de manera tal de determinar la complejidad de observación de la estructura valvar externa. Este análisis permite también seleccionar al lector con mayor número de aciertos, siendo esto de gran importancia si se quiere aplicar un criterio similar en la asignación del número de anillos a cada valva.

Este análisis de concordancias es semejante al desarrollado por Leiva (1993) en lectura de cortes de aleta anal y dorsal en Pez Espada (*Xiphias gladius*). Para ello, se comparó en cada valva las siguientes lecturas:

- Caso 1: 1ª lectura Lector 1 v/s 2ª lectura Lector 1
- Caso 2: 1ª lectura Lector 2 v/s 2ª lectura Lector 2
- Caso 3: 1ª lectura Lector 3 v/s 2ª lectura Lector 3
- Caso 4: 2ª lectura Lector 1 v/s 2ª lectura Lector 2
- Caso 5: 2ª lectura Lector 1 v/s 2ª lectura Lector 3
- Caso 6: 2ª lectura Lector 2 v/s 2ª lectura Lector 3

Se consideró la existencia de concordancia si la diferencia entre las lecturas esta en un rango absoluto de 1. La notación que describe esto fue la siguiente:

- 1: Hay concordancia en las lecturas, o sea la diferencia se encuentra entre -1 y 1 .
- 0: No hay concordancia en las lecturas

Con esta información, fue posible crear una matriz de concordancias, en que se registró las comparaciones entre lectores y lecturas, tomando la característica de

matriz de datos dicotómicos. Así entonces, fue posible aplicar el test no paramétrico binomial.

3.4.2.- Supuestos del Test Binomial

- a) Los resultados de cada ensayo pueden clasificarse en “éxito” ó “fracaso”. En el contexto de lo que se llevó a cabo, cada ensayo correspondió a cada comparación realizada en los diversos casos; el éxito del ensayo equivale a lo que se ha entendido por concordancia y el fracaso a la no concordancia.
- b) La probabilidad de éxito (p), se entiende como la probabilidad de que dos lecturas dadas concuerden y éste se supone que permanece constante a través de los “ n ” ensayos.
- c) Los “ n ” ensayos son independientes, por lo que las comparaciones son consideradas independientes, y donde la hipótesis de interés es:

$$H_0: p \geq 0,90 \quad \text{v/s} \quad H_1: p < 0,90$$

Se consideró aceptable una probabilidad de concordancia (p) de 0,9.

Si la hipótesis nula no es rechazada, se concluirá que la concordancia es alta, lo que contribuirá a decidir cual es el mejor lector de las valvas externas en estudio.

Se consideró un criterio para determinar la dificultad en la lectura de anillos externos, el cual se basa en el cumplimiento de la hipótesis nula propuesta anteriormente. El criterio empleado fue el siguiente: “Si al menos 4 de las 6 hipótesis

nulas planteadas no fueron rechazadas, la valva en estudio no presenta dificultad para su lectura”.

3.4.3.- Procedimiento para Docimar

Para realizar las d6cimas de hip6tesis, fue necesario convenir en la terminologfa ha utilizar, por lo que se se~ala lo siguiente:

Sea,

- B : N6mero de concordancias en los “n” ensayos
- n : N6mero de lecturas realizadas por cada lector
- P : Probabilidad de concordancia en una lectura

En la realizaci6n de este estudio, se cont6 con un elevado n6mero de valvas, por lo cual se prob6 la hip6tesis acudiendo a la aproximaci6n para muestras grandes del test. Para ello se utiliz6 el estadistico modificado:

$$B^* = \frac{B - Ep(B)}{\sqrt{Varp(B)}} = \frac{B - np}{\sqrt{np(1-p)}}$$

donde,

- Ep(B) : Esperanza de ocurrencia de una concordancia
- Varp(B) : Varianza

Cuando la hip6tesis nula es verdadera, el estadistico B* tiene una distribuci6n aproximadamente Normal (0,1). La regi6n critica est6 dada por:

$$\frac{B}{B^*} = Z(\alpha)$$

Donde $Z(\alpha)$ es el percentil α inferior de la distribución $N(0, 1)$. Así, cuando el número de concordancias es bajo, la hipótesis es rechazada, con un nivel de significación α . Además, un estimador de la probabilidad de éxitos asociado con el estadístico B es:

$$\hat{p}_i = \frac{B}{n^{\circ} \text{ ensayos}}$$

Lo anterior, expresa la proporción estimada de concordancias en un caso “Y” determinado.

3.5.- Lectura interna de anillos

A diferencia del método de lectura externa, la lectura interna permite una clara visualización de los anillos, facilitando la aplicabilidad de patrones estándar en todas las muestras. Sin embargo, en individuos de tallas grandes la separación entre anillos es muy reducida existiendo, además, un engrosamiento de la concha, lo que dificulta su lectura.

3.5.1.- Preparación de las muestras

Para realizar la lectura interna de anillos, se debió descartar aquellas conchas que estuviesen dañadas en la superficie, ya que esto conduce a error en la apreciación. Con el fin de evitar dichos daños en las valvas producto del corte, se procedió a realizar un tratamiento previo a las muestras, el cual consistió en colocar las valvas en una mezcla de resina epóxica, catalizador y acelerante, para formar así un bloque perfectamente sólido que permite evitar cualquier daño superficial. Esta

mezcla tiene la característica de ser transparente, por lo que fue posible distinguir en todo momento el número de la valva, manteniendo así el registro individual.

3.5.2.- Corte de las valvas

Para realizar la lectura interna de anillos es indispensable cortar una sección de la valva, la cual ha sido tratada previamente, formando un bloque. El corte se realizó en sentido umbo-extremo ventral, procurando cortar perpendicularmente las líneas de crecimiento (Figura 7). Esto es particularmente importante si se quiere minimizar el error de las mediciones radiales entre el umbo y los anillos, y también para la facilitar la determinación del incremento marginal.

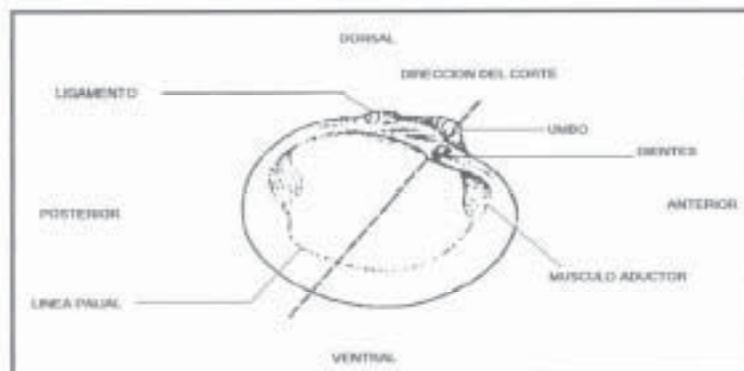


Figura 7: Dirección del corte de las valvas (Gaspar *et al.*, 1995).

Para realizar el corte, se utilizó una máquina diseñada para esta finalidad, que consta de:

- Un motor de ½ HP y 1500 RPM
- Un disco inoxidable o galleta marca Rasta de 1.0 mm de ancho
- Una correa dentada marca Bosch de 625 mm de diámetro interno

Con el fin de facilitar la observación, fue necesario pulir los márgenes de las muestras con líquido abrasivo y lija fina (Nº 12).

La lectura interna se realizó por un único lector, utilizando una lupa Kyowa Optical (modelo SDZ-TR-DL), cámara de video color JVC (modelo TK-C600) y televisor Samsung (modelo CT-6835W). Para dejar registro fotográfico de los anillos internos se utilizó una lupa Leica Wild M8 y un equipo fotográfico Leica Wild MPS12.

3.6.- Análisis de variabilidad entre lectura interna y externa

Con el objetivo de demostrar la existencia de diferencias significativas entre las lecturas, se realizó un test estadístico que pruebe dicha hipótesis. Se propone la aplicación de un test no-paramétrico, propuesto por Ansari & Bradley *vide* Hollander (1973), cuyo objetivo es investigar, desde la información contenida en las muestras de dos poblaciones, las posibles diferencias entre los parámetros de escala de las poblaciones en estudio. En este caso particular corresponden a las lecturas de anillos interna y externa.

Para efecto del análisis, y tal como lo señala Leiva (1993), se seleccionó la lectura externa de aquel lector con mayor proporción de concordancias consigo mismo, utilizándose su segunda lectura en la aplicación del test propuesto.

El test supone que la media de las poblaciones es la misma, lo que concuerda con la naturaleza de las estructuras que son analizadas, ya que si bien se obtienen por métodos distintos, representa lo mismo, la edad de los individuos o en su defecto marcas periódicas.

Se aplica un test para docimar diferencias de medias en muestras pareadas, ya que las lecturas internas y externas corresponden a una misma almeja, con lo que se prueba, dado un $\alpha = 0,05$, si efectivamente el número medio de anillos es el mismo en ambas observaciones.

Se define entonces:

- a) X_i : i-ésima lectura interna
 Y_i : i-ésima lectura externa
- b) (X_i, Y_i) : i-ésimo par de lecturas
- c) Diferencia entre lecturas $(D_i) = X_i - Y_i$
- d) Dócima de hipótesis: $H_0: \mu_D = 0$ v/s $H_1: \mu_D \neq 0$
- e) Estadístico de prueba:

$$T = \frac{(D - \delta_0)}{\frac{Sd}{n}}$$

donde,

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n (D_i)}{n}$$

y

$$Sd^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (D_i - \bar{D})^2}{(n-1)}$$

n: número de lecturas consideradas

- f) Dado que se considera un número grande de lecturas, la región crítica estará dada por:

$$RC = (T : Z(\alpha/2) \geq T \text{ ó } T \geq Z(1 - \alpha/2))$$

3.7.- Mediciones internas

En las secciones de concha se realizaron dos mediciones de interés para el presente trabajo. La primera de ellas consistió en obtener la separación lineal entre el umbo y cada uno de los anillos presentes en la concha, con lo cual es posible realizar un análisis de crecimiento con edades pretéritas, o sea, con el registro de talla de un individuo a lo largo de su vida (Figura 8). La segunda medición se realizó entre el último anillo y el margen de la concha (o margen ventral), con lo cual es posible determinar la periodicidad y estacionalidad de formación de las marcas internas.

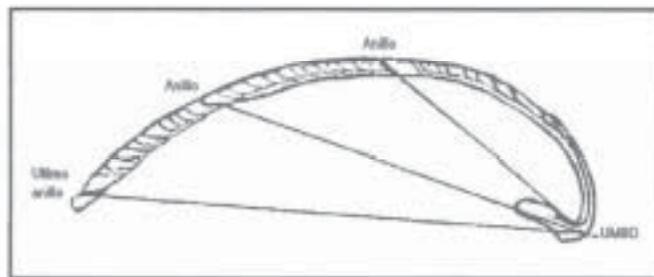


Figura 8: Distancia lineal umbo-anillo (Gaspar *et al.*, 1995).

3.8.- Periodicidad y estacionalidad de formación de los anillos

Este es sin duda un punto de gran importancia dentro del presente estudio, debido a que resulta indispensable determinar la periodicidad (frecuencia) de

formación de anillos para realizar un estudio de crecimiento. Este análisis debe entregar resultados claros y precisos, sin que exista duda alguna del tiempo que transcurre entre la formación de dos anillos consecutivos, ya que es posible incurrir en errores graves al aplicar los modelos de crecimiento y, posteriormente, en el manejo de la pesquería.

Para lograr este objetivo, se aplicó el procedimiento de análisis de borde de la concha, el cual consiste en calcular un índice que relacione la longitud umbo-último anillo (L_{ua}) y el alto total de la valva (A), como se muestra en la siguiente ecuación:

$$ID = \frac{L_{ua}}{A}$$

Este índice distal (ID) se calcula para las muestras de cada uno de los meses en estudio, con lo cual es posible determinar el mes o meses en que el anillo está en el borde de la valva o próximo a él, punto en el cual este cociente tiende a 1. En cambio, en aquellos meses que no se generan anillos el cociente se aleja de 1 tendiendo a cero.

Con el fin de corroborar la periodicidad y estacionalidad de formación de anillos de crecimiento determinada por medio del índice distal (ID), se midió en forma lineal la separación entre el último anillo y el borde de la valva, denominándose ésta como distancia marginal (DM). Estas mediciones se clasificaron en dos categorías bajo un criterio de proximidad del anillo al borde de la concha; "T" de borde translúcido, cuando DM es igual o menor a 2 mm, y "O" de borde opaco, cuando DM es mayor a 2 mm.

La acción combinada del índice distal y distancia marginal permiten determinar en que mes del año se forma un anillo de crecimiento, y además, si se

forma una o más veces en dicho periodo. Una vez clarificado este punto, es posible aplicar diversos modelos de crecimiento para ajustar la información obtenida tanto de las mediciones de longitud como de edad individual.

3.9.- Determinación del error estándar

Para el desarrollo de este trabajo se contó con un número limitado de muestras por mes, lo que no permitió realizar un cálculo de tamaño muestral. No obstante, se procedió a estimar el error promedio mensual de la muestra para la variable crítica en estudio, o sea, la longitud entre el último anillo y el borde de la concha.

Las medias de muestras aleatorias de una misma población (\bar{x}) se distribuyen aproximadamente normal con media igual a la media poblacional real (μ) (Elliott, 1977). A su vez la varianza está relacionada con la varianza poblacional (σ^2) dado que la varianza de la media muestral es σ^2/n y donde la desviación estándar de la media muestral es igual a $(\sigma^2/n)^{1/2}$. El error estándar de la media (esm) está dado entonces por:

$$esm = \sqrt{\frac{S^2}{n}}$$

Por su parte, el límite de confianza define el valor inferior y superior de un rango dentro del cual se encuentra la media poblacional, considerando para este caso un 95% de confianza, o sea, que exista una probabilidad de 95 a 5 (o 19 a 1) de que la media poblacional se encuentre dentro de este límite (Elliott, 1977). De esta manera, los límites de confianza de están dados por:

$$\bar{x} \pm t \times \sqrt{\frac{S^2}{n}}$$

donde t depende del tamaño de la muestra y del nivel de confianza, siendo en este caso igual a 1,96.

3.10.- Aplicación de modelos de crecimiento

En la búsqueda de un modelo que describa el crecimiento de la almeja *E. lenticularis*, fue necesario ajustar los datos obtenidos referentes a talla (mediciones externas de altura de la concha) y edad (número de anillos y su periodicidad de formación), en modelos mundialmente empleados, y con los cuales se han obtenido buenos resultados, como son: función logística, ecuación de Gompertz y función de crecimiento de von Bertalanffy.

3.10.1.- Función Logística

$$A_t = \frac{A_{\infty}}{1 + \exp(-g(t - t_0))}$$

donde,

- A_t : Altura al tiempo t
- A_{∞} : Altura asintótica
- g : Constante
- t : Edad observada
- t_0 : Edad teórica a la longitud cero

3.10.2.- Ecuación de Gompertz (Kubo & Yoshiwara, 1970)

$$A_t = A_{\infty} e[-ae(-bt)]$$

donde,

- A_t : Altura en el tiempo t
- A_{∞} : Altura asintótica
- b : Tasa de crecimiento
- a : Constante
- t : Edad observada

3.10.3.- Función de crecimiento de von Bertalanffy (1938)

$$A_t = A_{\infty} [1 - e(-k(t - t_0))]$$

donde,

- A_t : Altura a la edad t
- A_{∞} : Altura asintótica de la concha
- K : Constante de crecimiento
- t : Edad observada
- t_0 : Edad teórica de un individuo a la longitud cero

El procedimiento de ajuste de los parámetros de estos modelos se realizó mediante mínimos cuadrados, empleando para ello la función SOLVER del programa MS EXCEL.

3.11.- Determinación del modelo adecuado

Luego de aplicar los modelos anteriores, se procedió a determinar aquel que describiese de mejor forma el crecimiento de la almeja *E. lenticularis*. Por lo tanto, fue necesario inferir entre los modelos probados el que permite un mejor ajuste de sus parámetros con respecto a los valores observados. Para ello se calculó el coeficiente de correlación (R^2) entre valores ajustados y observaciones.

Los modelos serán aplicados a la muestra completa, y además, se aplicará a los datos por rangos de talla. Lo anterior, tiene la finalidad de determinar si existe algún modelo que presente un mejor ajuste en un rango específico de talla, como lo señala Clasing *et al.* (1994).

Se realizará posteriormente una comparación entre los coeficientes de correlación obtenidos, ya sea con la muestra completa o con los rangos de talla, para luego realizar una dócima que permita determinar con un nivel elevado de significancia el modelo que mejor describe el crecimiento de la Almeja (*E. lenticularis*).

4.- RESULTADOS

4.1.- Tamaño muestral

En el desarrollo del presente trabajo se contó con un número limitado de muestras, siendo esta cantidad variable por cada mes (Figura 9). En total se midió y analizó un total de 231 almejas provenientes de la caleta de Algarrobo.

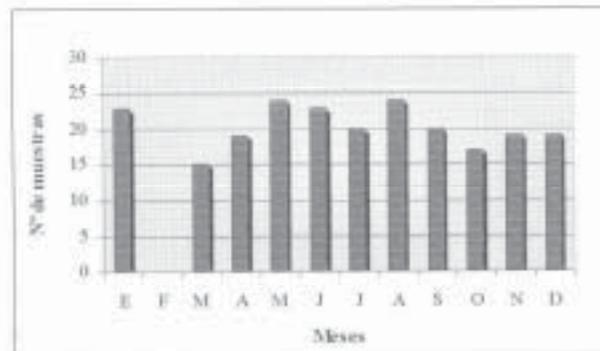


Figura 9: Número de muestras analizadas por cada mes.

La longitud promedio de las almejas utilizadas en este trabajo fue de 44,4 mm, siendo el valor mínimo y máximo igual a 12,6 y 74,9 mm, respectivamente. La frecuencia relativa de tallas de los individuos muestrados se presenta en la Figura 10.

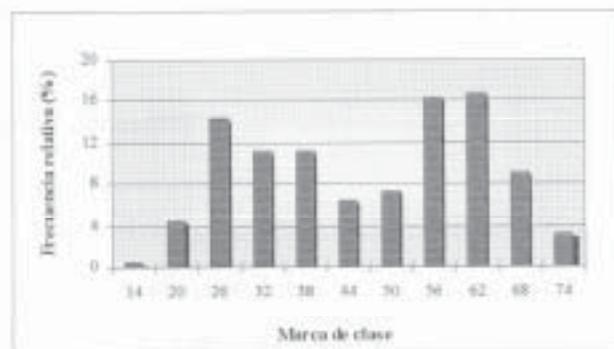


Figura 10: Frecuencia relativa de tallas por marca de clase.

4.2.- Relación largo-alto

Junto con la medición de longitud se obtuvo el ancho valvar máximo (A), para luego realizar un ajuste lineal entre ambas medidas. Esta relación es de gran importancia si se considera que en el manejo de la pesquería se utiliza la longitud, y para determinar el crecimiento se emplea el alto de la concha. Por lo tanto, se ajustaron los parámetros a y b de la ecuación lineal obteniéndose la siguiente relación entre ambas mediciones, con un coeficiente de correlación (R^2) igual a 0,992 (Figura 11).

$$A = 0,947 \times L - 1,101$$

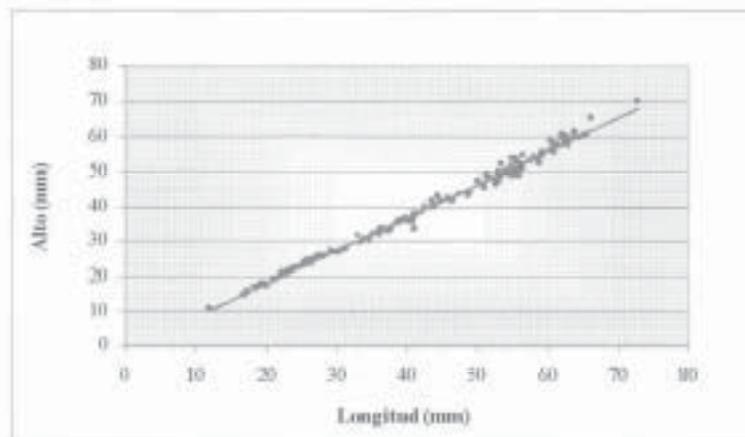


Figura 11: Relación lineal entre Alto (A) y Longitud (L).

4.3.- Lectura externa de anillos

Se realizó la lectura externa de 126 valvas de almeja por tres lectores, en dos oportunidades cada uno. Para ello, los lectores fueron previamente capacitados en la observación de anillos externos, con especial cuidado en los patrones comunes sobre las valvas. El procedimiento general que se utilizó en la lectura externa se basó en la observación de:

- 1°.- Separación entre marcas externas
- 2°.- Coloración
- 3°.- Relieve y forma de las líneas
- 4°.- Continuidad de las líneas hacia los extremos

La aplicación del test binomial sobre las comparación de lecturas de un mismo lector presentó un rechazo de la hipótesis nula en los tres casos. El resultado del test, como del análisis de concordancia sobre la observación de marcas externas de crecimiento, se muestra a continuación en la Tabla I.

Tabla I: Concordancia entre lecturas de un mismo lector

<i>Lector</i>	<i>Concordancias</i>	<i>Estadístico B*</i>	<i>Décima</i>
1	78,6 %	-4,28	Rechazo Ho
2	80,2 %	-3,68	Rechazo Ho
3	69,0 %	-7,84	Rechazo Ho

Posteriormente, se procedió a calcular el porcentaje de concordancias entre las segundas lecturas de cada lector, asumiendo que ésta es más precisa por poseer un entrenamiento previo de los lectores (Tabla II). El resultado del test arrojó un rechazo de la hipótesis nula en todos los casos.

Tabla II: Concordancia entre las segundas lecturas realizadas

<i>Lectores</i>	<i>Concordancias</i>	<i>Estadístico B*</i>	<i>Décima</i>
1 – 2	75,4 %	-5,46	Rechazo Ho
1 – 3	72,2 %	-6,65	Rechazo Ho
2 – 3	67,5 %	-8,43	Rechazo Ho

A partir de los resultados anteriores fue posible constatar la dificultad que presenta realizar lectura externa de anillos, debido al bajo porcentaje de

concordancias entre las observaciones de un mismo lector, y entre lectores. Para una posterior comparación de éstas con respecto a lecturas internas, se empleará los resultados obtenidos por el lector 2, ya que posee un mayor número de concordancia entre sus observaciones.

4.4.- Lectura interna

Se cortaron un total de 231 conchas para realizar la lectura interna de anillos, de las cuales 215 (93,1%) fueron leídas, y sólo el 6,9% restante no fueron posibles de analizar debido a los daños que presentaron en la superficie durante el proceso de corte. Dentro de las conchas descartadas del análisis, se cuenta un bajo porcentaje de ellas que no fueron consideradas por incertidumbre en la determinación del número de anillos.

En esta etapa se procedió a medir y registrar individualmente la longitud entre el umbo y cada anillo de crecimiento que poseen las conchas, junto con la separación entre el último anillo y el borde (extremo ventral). Lo anterior fue relativamente simple de realizar debido a las características de las marcas internas, sus patrones y coloración (Figura 12).

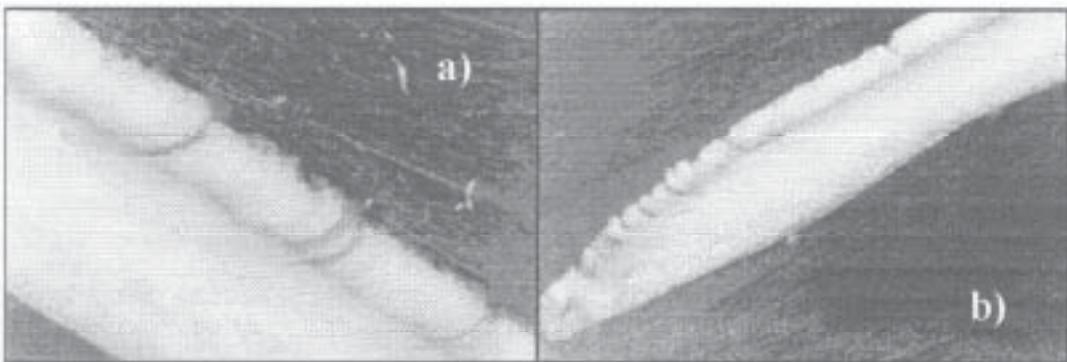


Figura 12: Secciones de concha de almeja: a) centro y b) extremo distal.

4.5.- Comparación entre lecturas interna y externa

La comparación entre lecturas de anillos se realizó con un total de 126 almejas. Se encontró en este análisis un 67,5 % de concordancia (85 almejas) entre las lecturas interna y externa.

Se aplicó el test no paramétrico para docimar la diferencia de medias entre lecturas interna y externa, por medio del cual se determinó que el valor del estadístico de prueba T es igual a 76,7.

Las regiones críticas calculadas para un $\alpha = 0,05$ son las siguientes:

$$\begin{aligned} RC_1 & \quad \text{Si } T \geq t_{\alpha/2, n-1} && \text{donde } t_{(\alpha/2, n-1)} \text{ es igual a } 1,982 \\ RC_2 & \quad \text{Si } T \leq t_{1-\alpha/2, n-1} && \text{donde } t_{(1-\alpha/2, n-1)} \text{ es igual a } -1,982 \end{aligned}$$

Con el bajo porcentaje de concordancias obtenido, y dado que el valor del estadístico cae dentro de la región de rechazo RC_1 , es posible afirmar la diferencia existente entre ambas metodologías de lectura de anillos. Es por ello, que en la determinación de la edad individual se utilizó la lectura interna, debido a la mayor precisión y menor ambigüedad que este método permite.

4.6.- Periodicidad y estacionalidad de formación de anillos

Una vez que fue seleccionado el método para determinar el número de anillos, se procedió a establecer la periodicidad de la depositación de dichos anillos, para así asignar edad a cada almeja.

Se utilizó el índice distal (II) determinado a partir de la relación entre la longitud umbo-último anillo (Lua) y el alto de la concha (A), con lo cual se obtuvo el valor medio mensual del índice (Figura 13).

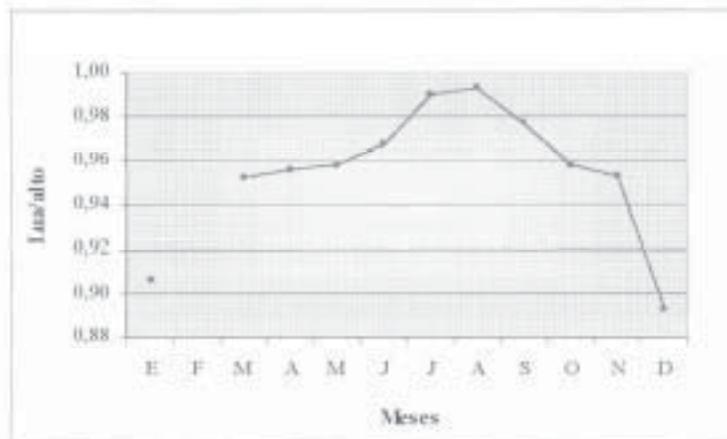


Figura 13: Variación del índice Lua/A durante el año.

De la observación gráfica del comportamiento del índice Lua/A durante el año, se desprenden dos resultados importantes: el primero tiene relación con la periodicidad y el segundo con la estacionalidad de formación de anillos. Es fácilmente observable que entre julio y agosto el índice está muy próximo a uno, lo que quiere decir que casi no existe diferencia entre el alto de la concha y la longitud al último anillo. Se puede afirmar entonces que el anillo ha sido formado en este periodo de tiempo.

Por otro parte, el fenómeno de proximidad del anillo al borde sólo ocurre entre los meses antes señalados, lo cual afirma la ocurrencia de depositación anual de estos, llamándose entonces *annuli*. Esto puede ser confirmado mediante la clasificación del tipo de borde que presentaron las conchas en estudio, habiendo un considerable aumento de bordes traslúcidos en los meses julio y agosto (Figura 14).

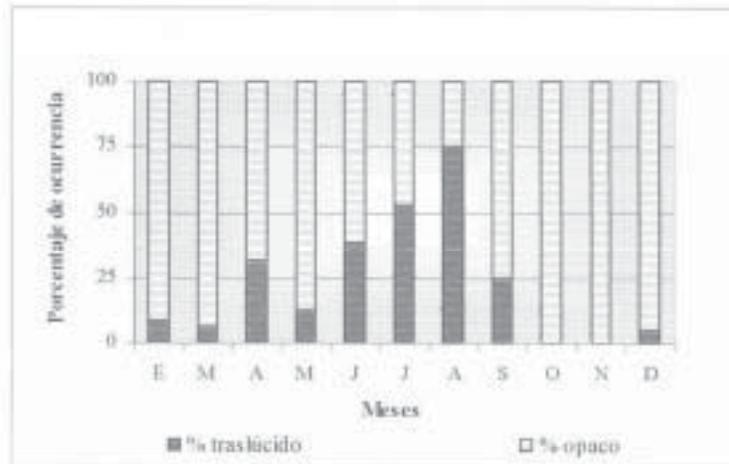


Figura 14: Clasificación del tipo de borde según la proximidad del anillo al margen de la concha.

En la figura 14 es posible apreciar que en el mes de julio el porcentaje de ocurrencia de borde traslúcido es levemente superior al 50%, para luego en agosto aumentar a un 75% de ocurrencia. Posteriormente, este porcentaje disminuye en forma brusca, para en los meses de octubre y noviembre sólo presentarse bordes opacos en las muestras, lo que sin lugar a dudas muestra una fase de crecimiento de los individuos en estos meses luego de la detención presentada en el periodo julio-agosto.

4.7.- Error estándar y límites de confianza

La variable de interés en la determinación del tamaño muestral es la distancia entre el último anillo de crecimiento y el borde de la concha, debido a que ésta permite determinar la periodicidad de formación de anillos, y con esto asociar el número de anillos con la edad de individual. Los valores máximos, mínimos y los límites determinados con un 95% de confiabilidad se muestran en la figura 15.

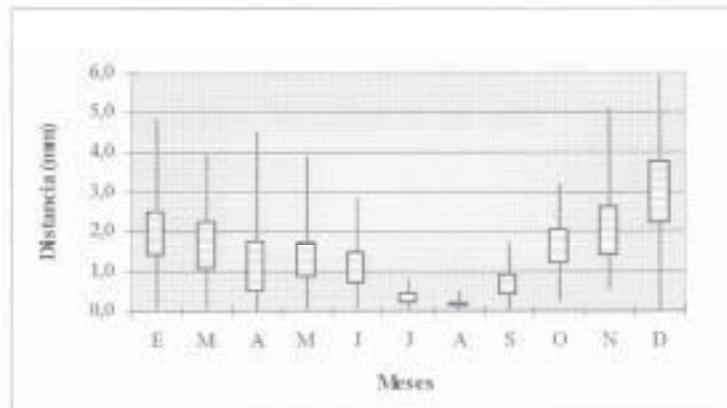


Figura 15: Valores máximos, mínimos y el rango de confiabilidad para las observaciones, por mes en estudio.

Se calcularon los errores que presenta esta variable, con respecto a la media, agrupando los individuos por cada uno de los meses en estudio, excepto febrero, ya que para dicho mes no se dispuso de muestras (Figura 16).

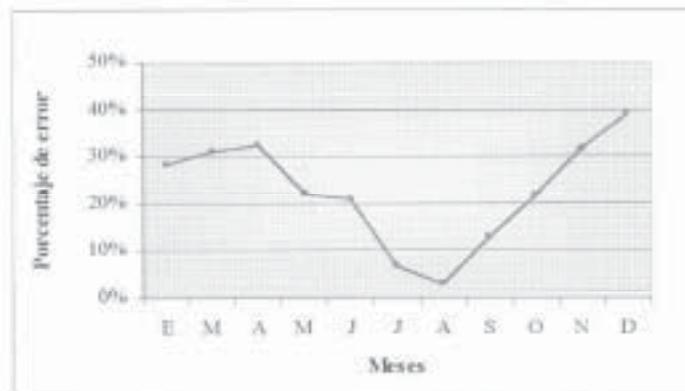


Figura 16: Error estándar de la media en los registros mensuales de distancia último anillo-borde.

En el periodo julio-agosto el error estándar calculado es inferior al 7%, lo que puede estar explicado por la baja variabilidad que presenta la distancia último anillo-borde, afirmando esto la hipótesis de anualidad.

4.8.- Aplicación de modelos de crecimiento

Se ajustó la información de edad a la talla utilizando minimización de cuadrados, para los modelos logístico, Gompertz y von Bertalanffy. Para un estudio acabado de crecimiento se utilizó dos bases de datos con las siguientes características:

- La primera contiene información de edad y talla de cada uno de los individuos muestreados.
- La segunda está compuesta por edades pretéritas y la talla que alcanzó el individuo a esa edad.

De este modo, fue posible realizar seis ajustes, dos para cada uno de los modelos seleccionados, con edad a la talla, y con edades pretéritas. Los parámetros ajustados y los coeficientes de correlación (R^2) para cada modelo se presentan en las Tablas III, IV y V.

Tabla III: Parámetros ajustados en la función logística

	A_{∞}	t_0	g	R^2
Talla-edad	60,94	3,82	0,35	0,956
Edades pretéritas	56,96	3,50	0,51	0,961

Tabla IV: Parámetros ajustados en la ecuación de Gompertz

	A_{∞}	a	b	R^2
Talla-edad	62,88	1,89	0,26	0,957
Edades pretéritas	59,26	2,33	0,34	0,962

Tabla V: Parámetros ajustados en la función von Bertalanffy

	A_{∞}	t_0	K	R^2
Talla-edad	67,30	-0,17	0,16	0,956
Edades pretéritas	65,46	0,08	0,18	0,962

En los seis modelos ajustados es posible observar coeficientes de correlación altos y muy similares entre sí. Sin embargo el valor de los parámetros es significativamente distinto al emplear datos de talla-edad con relación al uso de datos de edades pretéritas. La similitud de los modelos al emplear datos de talla-edad se puede apreciar en forma gráfica en la figura 16. De la misma forma, al usar edades pretéritas es posible observar un efecto similar.

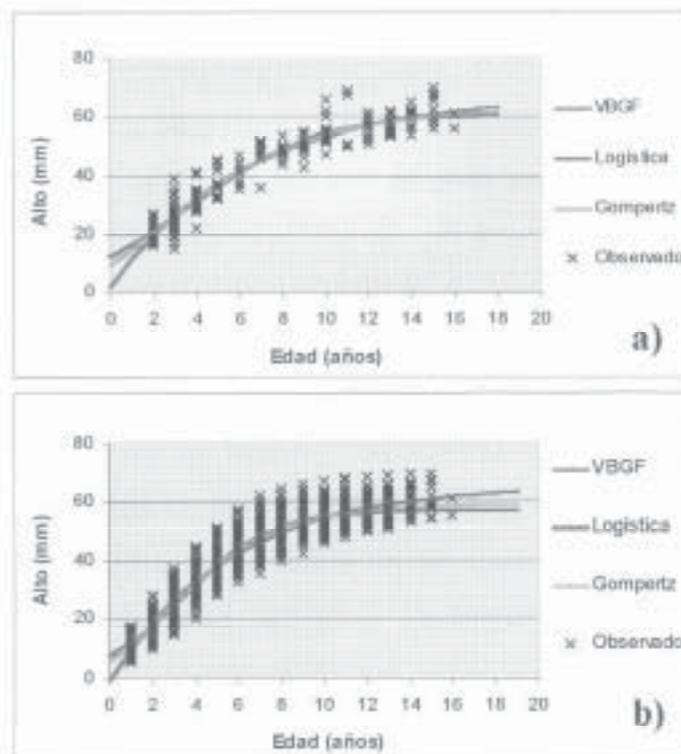


Figura 16: Modelos de crecimiento empleando a) datos de talla a la edad y b) datos de edades pretéritas.

Tabla V: Parámetros ajustados en la función von Bertalanffy

	A_{∞}	t_0	K	R^2
Talla-edad	67,30	-0,17	0,16	0,956
Edades pretéritas	65,46	0,08	0,18	0,962

En los seis modelos ajustados es posible observar coeficientes de correlación altos y muy similares entre sí. Sin embargo el valor de los parámetros es significativamente distinto al emplear datos de talla-edad con relación al uso de datos de edades pretéritas. La similitud de los modelos al emplear datos de talla-edad se puede apreciar en forma gráfica en la figura 16. De la misma forma, al usar edades pretéritas es posible observar un efecto similar.

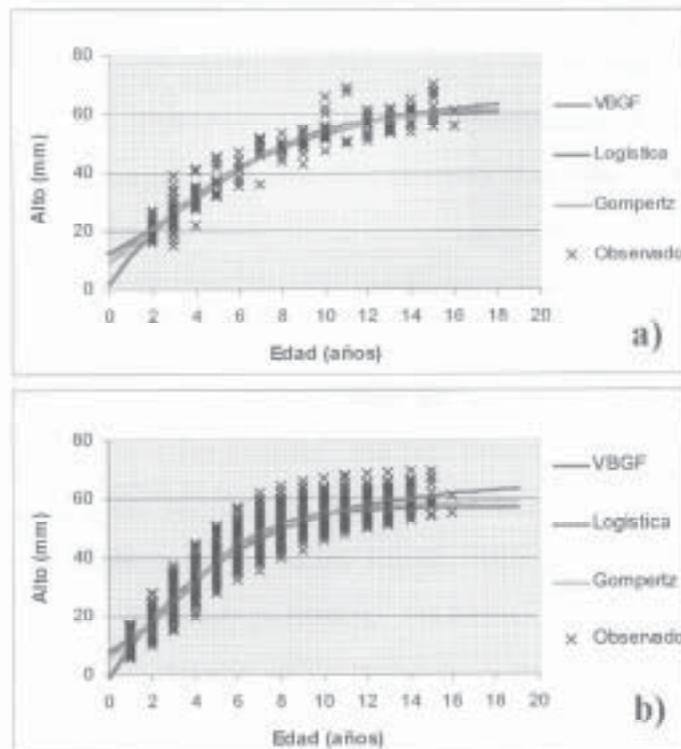


Figura 16: Modelos de crecimiento empleando a) datos de talla a la edad y b) datos de edades pretéritas.

5.- DISCUSIÓN

El primer paso en la determinación de un modelo de crecimiento consistió en realizar una adecuada asignación de la edad individual, de manera de poder asociarla con la talla de cada organismo estudiado. El problema entonces estuvo enfocado a discriminar el mejor método que permitiese realizar dicha asignación, para lo cual se observó tanto la estructura valvar externa como interna de la almeja *E. lenticularis*.

El primer método aplicado en la determinación del número de anillos fue la lectura externa que, por las características propias de la superficie de la concha, impiden una correcta asignación, coincidiendo esto con lo descrito por Vakily (1992). La principal dificultad radica en la discriminación de los anillos reales de aquellas marcas formadas por la corrosión o como producto de alteraciones fisiológicas debido generalmente a factores ambientales. Además, la visualización de los anillos a tallas pequeñas son casi imperceptibles, junto con aquellos que forman individuos adultos en el margen de la concha. En este último caso, la aparente sobreposición de dichas marcas provoca dificultad en la apreciación del número total de anillos existente.

La dificultad observada en la superficie de la concha se ve reflejada en la alta variabilidad determinada por los lectores, con baja concordancia entre sus lecturas y, también, entre las segundas lecturas de cada uno, rechazándose entonces la hipótesis de interés como se muestra en las tablas I y II. Esto hace dudar la viabilidad de realizar asignación de la edad individual mediante este método, que aunque comúnmente usado en investigaciones de esta índole, no permite tener confiabilidad en su utilización.

Por su parte, el método de lectura interna de anillos requiere un tratamiento previo de las muestras con el fin de mantener intacta la superficie valvar y, por lo

tanto, del registro de anillos que cada una posee. Este procedimiento fue desarrollado con resultados satisfactorios dado el bajo porcentaje de muestras dañadas producto del corte, dando la posibilidad de realizar una lectura clara y de alta precisión. En la figura 12 se aprecia claramente lo descrito por Gómez *et al.* (1999) respecto a las características de las marcas internas, traslúcidas de color café y bandas opacas de color blanco.

Se realizó la comparación entre los resultados obtenidos mediante ambas lecturas (interna y segunda lectura externa del lector 2) demostrándose estadísticamente la diferencia entre ambas. Se pudo visualizar también que la diferencia entre ellas radica en el menor número de marcas asignadas en el exterior de la concha, lo que provocaría luego una sobrestimación de la constante de crecimiento. A partir de esto, se desestimó el uso de marcas externas como método para asignar edad individual, viéndose esto respaldado por las características de la lectura interna.

Junto con la determinación del número de anillos, la observación interna permitió realizar mediciones de longitud lineal entre el umbo y cada uno de los anillos de crecimiento, a partir de lo cual fue posible aplicar modelos que se basan en edades pretéritas, o sea, la talla que tuvo el individuo en cada uno de los años de vida, metodología desarrollada por Jones *et al.* (1990) para determinar la edad y crecimiento de 10 poblaciones de almejas en Florida. Además, este método permitió la exacta medición entre el último anillo y el margen de la concha, lo que es altamente valioso para determinar la periodicidad de formación de los anillos, y su estacionalidad.

Algo importante de destacar es la exacta ubicación de la primera marca, ya que se observó que la magnitud de ésta en comparación al resto es menor. Un error en este aspecto influye posteriormente en la sobrestimación del parámetro de crecimiento. En este trabajo la aparición de la primera marca se observó como

promedio a los 12,5 mm de longitud, en un rango de talla que va desde 5 hasta 20 mm. Lo anterior coincide con los resultados obtenidos por Gómez *et al.* (2000) quienes encontraron el primer anillo en promedio a los 15 mm de longitud.

La observación mensual del borde de las conchas a través del índice distal junto con el tipo de borde presentado por las conchas, permitió establecer la aparición de un anillo anual, formándose este entre los meses julio y agosto, coincidiendo con lo determinado por Gómez *et al.* (1999), quienes al analizar una muestra de cinco almejas por mes en un ciclo anual observaron el mismo efecto. En la figura 13 es posible apreciar que el índice distal (L_{ua}/A) en dicho periodo está próximo a 1, lo que implica una longitud umbo-último anillo muy próxima a la altura valvar. Esto también se pudo visualizar mediante la clasificación del tipo de borde en traslúcido y opaco como se muestra en la figura 14, donde la mayor proporción de almejas presentó marcas en el borde en los meses julio y agosto.

Con respecto al comportamiento del índice distal durante el año es posible señalar que en dicho periodo la variabilidad es baja, viéndose esto reflejado en un error estándar inferior al 10% (figura 16), confirmando así la hipótesis de anualidad en la formación de anillos de crecimiento.

La aplicación de modelos Logístico, Gompertz y von Bertalanffy y el ajuste de sus parámetros mediante el método de minimización de cuadrados, permitió describir el crecimiento de esta almeja (*E. lenticularis*), considerando para ello dos vías; la primera basada en datos de talla en el momento de su captura y su correspondiente edad, en este caso el número de muestras alcanzó a 216 almejas. La segunda contó con 1519 observaciones y se basó en la talla que tuvieron los individuos en cada año a lo largo de su vida, o sea, el registro de sus edades pretéritas asociado a la talla.

El estudio de crecimiento de moluscos bivalvos mediante el uso de edades pretéritas es una herramienta con bajo grado de utilización por parte de investigadores a nivel mundial, entre los cuales es posible nombrar los estudios realizados por Jones *et al.* (1990) y Gaspar *et al.* (1995) quienes coinciden en destacar las ventajas comparativas que esta herramienta permite, contrarrestando esto con la sobrestimación que se logra al usar información de edad a la talla. Lo anterior es discutible de analizar ya que mediante este simple procedimiento se permitiría disminuir el error producto de un número relativamente bajo de muestras y, por lo tanto, de posible sobre o subestimación del crecimiento.

Se logró obtener entonces un total de seis modelos ajustados (tres por cada vía considerada), lo cual permitió comparar tanto los parámetros de un mismo modelo, como los coeficientes de correlación de las observaciones y los valores de altura asintótica entre modelos. Si bien es cierto el coeficiente de correlación es similar entre todos los modelos ajustados, se aprecia una leve diferencia en favor de aquellos que emplean edades pretéritas. Esta diferencia tan pequeña no permite discriminar por sí sola cual es el mejor modelo, lo que tampoco descarta el uso de los mismos.

Al analizar el valor de los parámetros ajustados es posible observar la gran diferencia que se produce al utilizar edad individual y edades pretéritas para la estimación de la altura asintótica (A_{∞}) en los modelos Gompertz y Logístico, siendo esta diferencia de 3,6 y 4,0 mm, respectivamente. En cambio, esta diferencia es menor al utilizar la función de von Bertalanffy, donde A_{∞} varía desde 67,3 mm (edad individual) a 65,5 mm (edades pretéritas).

Los modelos logístico, Gompertz y von Bertalanffy presentan parámetros asociados al crecimiento, estos son g , b y K respectivamente. Si bien es cierto ellos no pueden ser comparados entre sí, es posible ver su variación en datos de talla-edad frente a los resultados obtenidos con edades pretéritas. En todos los casos se pudo

observar un aumento de estos parámetros cuando se emplean edades pretéritas, lo que provoca el efecto de disminución de la altura asintótica. El valor K de la función de von Bertalanffy es el que menor variación presentó, lo cual explica la menor diferencia mostrada por la altura asintótica (Tabla VI).

Tabla VI: Diferencia generada en la altura asintótica y parámetros de crecimiento al emplear datos de talla-edad y edades pretéritas.

	Parámetro	Talla-Edad	Edades pretéritas	Variación
Función	A_{∞}	60,94	56,96	(-)
Logística	g	0,35	0,51	(+)
Ecuación de	A_{∞}	62,88	59,26	(-)
Gompertz	b	0,26	0,34	(+)
Función de	A_{∞}	67,30	65,46	(-)
von Bertalanffy	K	0,16	0,18	(+)

En base a lo anterior es posible discutir acerca del efecto que genera el uso de información de edades pretéritas que, debido a la gran cantidad de datos de edades pequeñas, tendería a sobrestimar los parámetros de crecimiento en contraste a la subestimación de la altura asintótica. Este hecho, aunque conocido por biólogos pesqueros, no ha sido mencionado en estudios de moluscos bivalvos que emplean edades pretéritas para estimar su crecimiento.

Por otra parte, la función logística y la ecuación de Gompertz poseen una gran desventaja frente a la función de von Bertalanffy, la que radica en la interpretación biológica de sus parámetros y la aplicabilidad de estos. Tal como señala Gulland (1971), el modelo de crecimiento no sólo debe presentar un buen ajuste sino también en lo posible sus parámetros tengan algún significado biológico. Más aún, los investigadores a nivel mundial se encuentran familiarizados con la función de von Bertalanffy y sus parámetros.

6.- CONCLUSIONES

En base al trabajo desarrollado y en conformidad a los objetivos planteados en la determinación de un modelo de crecimiento para la almeja *E. lenticularis* en el área de manejo de Algarrobo, es posible concluir lo siguiente:

- Del análisis de concordancia se deduce que la lectura de marcas externas de crecimiento presenta alta variabilidad. El mejor método entonces para determinar el número de marcas de crecimiento individual es la lectura interna de anillos, el cual permite obtener una mayor precisión y menor ambigüedad en las observaciones.
- Se determinó que la periodicidad de formación de anillos en la valva de esta almeja es anual (*annuli*), reflejándose esto en el valor del índice distal como en el tipo de borde que presenta la concha en su margen. Además, se determinó que dicha formación se produce entre los meses julio-agosto.
- Los tres modelos seleccionados, en seis ajustes realizados, no presentan variación significativa en el coeficiente de correlación. Por lo tanto, no es posible optar ni desechar ningún modelo mediante el análisis de la correlación entre las observaciones y los ajustes.
- El uso de edades pretéritas causó un efecto negativo sobre los ajustes en los modelos, ya que subestimó la altura asintótica y sobrestimó los parámetros de crecimiento, debido al gran número de observaciones a edades pequeñas. Es por ello que se descartan aquellos ajustes que emplean dicha información.

- Al descartar los modelos que emplean edades pretéritas es posible afirmar que cualquiera de los tres modelos restantes, estos son Logístico, Gompertz y von Bertalanffy con datos de talla-edad, son adecuados para describir el crecimiento de esta almeja. Sin embargo, la representación biológica de los parámetros junto con la familiaridad de la función de von Bertalanffy entre los modelos conocidos son criterios válidamente aceptables para considerar a ésta como la más adecuada. Entonces, el modelo optado para describir el crecimiento de la almeja *E. lenticularis* es el siguiente:

$$At = 67,3 \times \left[1 - e^{(-0,16 \cdot (t+0,17))} \right]$$

7.- REFERENCIAS

- Allen, K. R. 1966.** A method of fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 23: 163-179.
- Ansell, A. D., A. H. Parulekar & J. A. Allen. 1978.** On the rate of growth of *Nuculana mimuta* (Mueller) (Bivalvia; Nuculanidae). *J. Molluscan Stud.* 44: 71-82.
- Ansell, A. D., P. Sivadas, B. Narayanan & A. Trevallion. 1972.** The ecology of two sandy beaches in south west India. III. Observations on the population of *Donax incarnatus* and *D. spiculum*. *Mar. Biol.* 17: 318-332.
- Ansell, A. D. & F. Lagadere. 1980.** Observations on the biology of *Donax trunculus* and *D. vittatus* at Ile d'Oleron (French Atlantic coast). *Mar. Biol.* 57: 287-300.
- Anwar, N., C. Richardson & R. Seed. 1990.** Age determination growth rate and population structure of the horse mussel *Modiolus modiolus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 79: 441-457.
- Appledoorn, R. S. 1983.** Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the environment as analyzed through principal components analysis and the ω parameter of the von Bertalanffy equation. *Fish. Bull.* 81: 75-84.

- Arnold, W. S., D. C. Merelli, T. M. Bert, D. S. Jones & I. R. Quitmeyer. 1991.** Habitat-specific growth of hard clam *Mercenaria mercenaria* from the Indian River, Florida. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 147: 245-265.
- Arntz, W. E., T. Brey, J. Tarazona & A. Robles. 1987.** Change in the structure of a shallow sandy-beach community in Peru during an El Niño event. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5: 645-658.
- Bachelet, G. 1980.** Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). *Mar. Biol.* 59: 105-117.
- Bala, L. O. 1996.** Edad y crecimiento de *Mytilus edulis platensis* D'Orbigny, 1846, en el golfo San José, Argentina. *Biología Pesquera* 25: 59-66.
- Barnes, R. D. 1980.** Invertebrate zoology. Holt-Saunders, Philadelphia. 1089 p.
- Bertalanffy, L. von. 1938.** A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Hum. Biol.* 10(2): 181-213.
- Bertalanffy, L. von. 1957.** Quantitative laws on metabolism and growth. *Quaternary Review of Biology* 32: 217-231.
- Bertalanffy, L. von. 1964.** Basic concepts in quantitative biology of metabolism. *Helgoländer Wissenschaft and Meerensuntersuch.* 9: 5-37.
- Bodoy, A. 1982.** Croissance saisonière du bivalve *Donax trunculus* (L.) en Méditerranée nordoccidentale (France). *Malacologia* 22(1/2): 353-358.

- Breber, P. 1985.** On-growing of the carpet-shell clam (*Tapes decussatus*): two years experience in Venice Lagoon. *Aquaculture* 44: 51-56.
- Brousseau, D. J. 1979.** Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the von Bertalanffy equation. *Mar. Biol.* 51: 221-227.
- Bustos, E., H. Robotham, E. Lara y E. Pacheco. 1986.** Edad y crecimiento de *Concholepas concholepas* y consideraciones a la aplicación de la ecuación de von Bertalanffy. *Invest. Pesq.* 33: 33-45.
- Caddy, J. F., R. A. Chandler & D. G. Wilder. 1974.** Biology and potencial of several underexploited molluscs and crustaceans on the Atlantic coast of Canada. *Proceeding of a Symposium on the Industrial Development Branch of Environmental Canada, Montreal*, 111 p.
- Carter, J. G. 1980.** Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microestructure In: *Skeletal growth of aquatic organisms.* Rhoads, D. C. & R. A. Lutz (eds.). 69-113.
- Castro, J. y A. Tripp. 1994** Crecimiento de la almeja chocolata roja *Megapitaria aurantiaca*. *Inv. Mar. CICIMAR, México.* Vol. 9, Nº 2, 79-83.
- Castro, J. L., A. Tripp y B. Anguas. 1992.** Crecimiento de la almeja chocolata *Megapitaria squalida* (Sowerby, 1835) en bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Inv. Mar. CICIMAR, Vol 7, Nº 1.*
- Chandler, R. A. 1965.** Ocean quahog resources of Southeastern Northumberland Strait. *Fish. Res. Board Can., Manuscr. Rep. (Biol.)* 828, 9 p.

- Clark, G. R. 1974.** Growth lines in invertebrate skeletons. *Ann. Rev. Earth Planet Sci.*, 2: 77-99.
- Clark, G. C. & R. A. Lutz. 1982.** Seasonal patterns in shell microstructure of *Mercenaria mercenaria* along the U. S. Atlantic coast. *Abstr. Prog., Geol. Soc. America* 14 (7): 464 p.
- Clasing, E., T. Brey, R. Stead, J. Navarro & G. Asencio. 1994.** Population dynamics of *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneracea) in the Bahía Yaldad, Isla de Chiloé, Southern Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 171-186.
- Coe, W. R. 1947.** Nutrition, growth and sexuality of the Pismo clam (*Tivela stultorum*). *J. Exp. Zool.* 104(1): 1-24.
- Coe, W. R. 1948.** Nutrition, environmental conditions, and growth of marine mollusks. *J. Mar. Res.* 7(3): 596-601.
- Coker, R. E., A. F. Shira, H. W. Clark & A. D. Howard. 1921.** Natural history and propagation of freshwater mussels. *Bull. U. S. Bur. Fish.* 37: 75-181.
- Crenshaw, M. A. 1980.** Mechanisms of shell formation and dissolution. In: *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change.* Rhoads, D. C. & R. A. Lutz (Eds.), Vol. 1, 115-132.
- Dame, R. F. 1996.** *Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach.* CRC Press, Boca Raton, Florida: 254 p.

- Dillon J. F. & G. R. Clark. 1980.** Growth-line analysis as a test for contemporaneity in populations. En: Rhoads, D. C. & R. A. Lutz (eds.), Skeletal growth of aquatic organisms, Plenum Press, New York. 395-415.
- Elliott, J. M. 1983.** Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Association. Scientific publication N^o 25. 159 p.
- Erlenkeuser, H. & G. Wefer. 1981.** Seasonal growth of bivalves from Bermuda recorded in their O-18 profiles. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. 2: 643-648.
- Gallucci, V. F. & T. J. Quinn. 1979.** Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model. Trans. Am. Fish. Soc. 108: 14-25.
- Gaspar, M. B., M. Castro & C. C. Monteiro. 1995.** Age and growth rate of the clam, *Spisula solida* L., from a site off Vilamoura, South Portugal, determined from acetate replicas of shell sections. Sci. Mar., 59 (Supl. 1): 87-93.
- Gómez, V., P. Pavez y D. Queirolo. 1999.** Interpretación, lectura y validación de la periodicidad de las marcas internas de crecimiento en *Eurhomalea lenticularis* de Algarrobo, V Región de Chile. Resumen I Jornadas en Malacología, Coquimbo.
- Gómez, V., P. Pavez y D. Queirolo. 2000.** Elaboración de claves talla-edad y función de crecimiento para *Eurhomalea lenticularis* de Algarrobo, V Región de Chile, en base a un estudio de marcas internas de crecimiento. Resumen XX Congreso de Ciencias del Mar, Concepción: 123-124.

- Gordon, J. & M. R. Carriker. 1978.** Growth lines in a bivalve mollusk: Subdaily patterns and dissolution of the shell. *Science* 202 (3): 519-521.
- Green, R. H. 1973.** Growth and mortality in an arctic intertidal population of *Macoma balthica*. *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 1345-1348.
- Grizzle, R. E. & R. A. Lutz. 1988.** Descriptions of macroscopic banding patterns in sectioned polished shells of *Mercenaria mercenaria* from southern New Jersey. *J. Shellfish Res.* 7: 367-370.
- Gulland, J. A. 1971.** Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. Zaragoza, España. 164 p.
- Harger, J. R. 1970.** The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels, *Veliger* 12: 401-414.
- Hollander, M. 1973.** Nonparametrics Statistical Method. New York, Ed. Wiley: 503p.
- Hutchings, J. A. & R. L. Haedrich. 1984.** Growth and population structure in two species of bivalves (Nuculanidae) from the deep sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17: 135-142.
- Jerez, G., F. Ponce y D. Rivas. 1991.** Análisis de la explotación del recurso almeja (*Venus antiqua antiqua*, King y Broderip, 1835) en la Bahía de Ancud, Chile. *Invest. Pesq. (Chile)* 36: 3-16.
- Jones, D. S., I. Thompson & W. Ambrose. 1978.** Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* (Bivalvia:

Maत्रacea), base on internal growth lines in shell cross-sections. Mar. Biol., 47: 63-70.

- Jones, D. S., M. A. Arthur & D. J. Allard. 1989.** Sclerochronological records of temperature and growth from shells of *Mercenaria mercenaria* from Narragansett Bay, Rhode Island. Mar. Biol. 102: 225-234.
- Jones, D. S., I. R. Quitmeyer, W. S. Arnold & D. C. Marelli. 1990.** Annual shell banding, age and growth rate of hard clam (*Mercenaria spp*) from Florida. J. Shellfish Res. 9(1): 215-225.
- Kato, Y. & I. Hamai. 1975.** Growth and shell formation of the surf clam, *Spisula sachalinensis* (Schrenck). Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 25 (4): 291-303.
- Kennish, M. J. & R. E. Loveland. 1980.** Growth models of the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linné). Proc. Natl. Shellfish. Assoc. 70: 230-239.
- Knigh, W. 1968.** Asymptotic growth. An example of nonsense disguised as mathematics. J. Fish. Res. Board Can. 25: 1303-1307.
- Kubo, I. & T. Yoshiwara. 1970.** Suisan-shigen-gaku. Kyoritsu Syuppan, Tokyo. 345pp.
- Lammens, J. J. 1967.** Growth and reproduction in a tidal population of *Macoma balthica*. Neth. J. Sea Res. 3: 315-382.
- Lavoie, R., J. L. Tremblay & G. Filteau. 1968.** Age et croissance de *Macoma balthica* à Cacuna-Est dans l'estuaire du St. Laurent. Nat. Can. 95: 887-895.

- Leiva, B. 1993.** Análisis de estructuras para el cálculo de la edad y del crecimiento del Pez Espada (*Xiphias gladius*) y evaluación preliminar de los parámetros de crecimiento. Tesis, Esc. de Cienc. del Mar, Universidad Católica de Valparaíso: 83 p.
- Loosanoff, V. L. 1953.** Reproductive cycle in *Cyprina islandica*. Biol. Bull. 104: 146-153.
- Lopez Veiga, E. C. 1979.** Fitting Von Bertalanffy growth curves, a new approach. Inv. Pesq. 43: 179-186.
- Lorenzen, S., C. Gallardo, C. Jara, E. Clasing, G. Pequeño y C. Moreno. 1979.** Mariscos y peces de importancia comercial en el Sur de Chile. Universidad Austral de Chile, Valdivia. 37-38.
- Loven, P. M. 1929.** Contributions to the knowledge of *Cyprina islandica* L. in the Öresund. K. Fysiogr. Sällsk. Lund Handl. N. F. 41: 1-38.
- Lutz, R. A. & D. C. Rhoads. 1977.** Anaerobiosis and a theory of growth line formation. Science 198(4323): 1222-1227.
- Lutz, R. A. & D. C. Rhoads. 1980.** Growth patterns within the molluscan shell: an overview, p. 203-254. En: Skeletal growth of aquatic organisms. D. C. Rhoads & R. A. Lutz (eds.). Plenum Press, New York.
- McDonald, B. A. & M. L. Thomas. 1980.** Age determination of the soft-shell clam *Mya arenaria* using shell internal growth lines. Mar. Biol., 58: 105-109.

- Menzel, R. W. 1963.** Seasonal growth of the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* and the southern quahog, *M. campechiensis*, in Alligator Harbor, Florida. *Prod. Natl. Shellfish Assoc.* 52: 37-46.
- Merona, B. de, J. Moreau & T. Hetch. 1985.** La croissance. In: *Biology and Ecology of african freshwater fishes, recent trends.* Leveque, C., M. Bruton & G. W. Ssetongo (Eds.). Orstom, Paris, france, in press.
- Moreau, J. 1987.** Mathematical and biological expresión of growth fishes: recent trends and further developments. In: *The age and growth of fish.* Summerfelt, R. & E. Gordon (Eds.) Iowa State University Press. 81-113.
- Munch-Petersen, S. 1973.** An investigation of a population of the soft clam (*Mya arenaria*) in a Danish estuary. *Medd. Danm. Fisk. Havunders. N. S.* 7(3): 47-73.
- Nayar, K. N. 1955.** Studies on the growth of the wedge clam, *Donax cuneatus*. *Indian J. Fish.* 2: 325-349.
- Newcombe, C. L. 1935.** Growth of *Mya arenaria* in the Bay of Fundy region. *Can. J. Res.* 13: 97-137.
- Paloheimo, J. E. & L. M. Dickie. 1965.** Food and growth of fishes. A growth curve derived from experimental data. *J. Fish. Res. Can.* 22: 521-542.
- Pauly, D. 1979.** Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of Von Bertalanffy's growth formula. *Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel* 63, 156 pp.

- Petersen, G. H. 1978.** Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland. *Ophelia* 17(1): 95-120.
- Peterson, C. H. & R. Black. 1987.** Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: Influence of local density and tidal elevation. *Limnol. Oceanogr.* 32: 143-166.
- Peterson, C. H., P. B. Duncan, H. C. Summerson & G. W. Safrit. 1983.** A mark-recapture test of annual periodicity of internal growth band deposition in shells of hard clams, *Mercenaria mercenaria*, from a population along the southeastern United States. *Fish. Bull. U. S.*, 81(4): 765-779.
- Peterson, C. H., P. B. Duncan, H. C. Summerson & B. F. Beal. 1985.** Annual band deposition within shells of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*: Consistency across habitat near Cape Lookout, North Carolina. *Fish. Bull.*, 83(4): 671-677.
- Ramon, M. & C. A. Richardson. 1992.** Age determinations and shell growth of *Chamelea gallina* (Bivalvia:Veneridae) in the western Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 1-13.
- Regner, S. 1980.** On semigraphic estimation of parameters of Gompertz function and its application on fish growth. *Acta Adriatica* 21:227-236.
- Reyes, A., N. Barahona, A. Carmona, C. Rojas, E. Farias y E. Lozada. 1993.** Diagnóstico de la principales pesquerías nacionales bentónicas III, IV y X

- Regiones-1992. Estado de situación y perspectivas del recurso. CORFO-IFOP (SGI-IFOP 93/7), 75 pp.
- Rhoads, D. C. & R. A. Lutz. 1980.** Skeletal growth of aquatic organisms: Biological records of environmental change. Plenum Press, N. Y., 750 pp.
- Richardson, C. A. 1988.** Tidally produced bands in the shell of *Spisula subtruncata* (Da Costa). J. Mollusc. Stud. 54: 71-82.
- Richardson, C. A. & R. Seed. 1990.** Predictions of mussel (*Mytilus edulis*) biomass on an offshore platform from single population samples. Biofouling, 2: 289-297.
- Ricker, W. E. 1975.** Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. J. Fish. Res. Board Can. 191 p.
- Ricker, W. E. 1979.** Growth rate and models. In: Fish Physiology. Hoar, N. S., D. J. Randall & J. R. Brett (eds.). Volume 3. Academic Press, New York, U.S.A.
- Ricklefs, R. E. 1967.** A graphical of fitting equations to growth curves. Ecology. 48: 978-983.
- Riffenburg, R. 1960.** A new method of estimating parameters for the Gompertz growth curve. Journal du Conseil International Pour l'exploration de la Mer 23: 285-293.

- Ropes, J. W. 1984.** Procedures for preparing acetate peels and evidence validating the annual periodicity of growth lines formed in the shells of Ocean Quahogs, *Artica islandica*. Marine Fisheries Review, 46(2): 27-35.
- Ropes, J. W. 1985.** Modern methods used to age oceanic bivalves. Nautilus 99(2-3): 53-57.
- Ropes, J. D. Jones & S. Murawski. 1984.** Documentation of annual growth lines in Ocean Quahogs, *Artica islandica*. Fish. Bull. Vol. 82, N° 1.
- Sasaki, K. 1981.** Growth of Sakhalin surf clam, *Spisula sachaliensis*, in Sendai Bay. Tohoku J. Agric. Res. 32(4): 168-180.
- Schnute, J. 1981.** A versatile growth model with statistically stable parameters. Can. J. Fish. Aquatic Sci. 38: 1128-1140.
- Searcy, R., F. J. Lugo y C. Beltran. 1989.** Periodicidad de depositación de anillos internos de crecimiento en la Almeja Pismo (*Tivela stultorum*) de la Playa San Ramón, B. C., México. Ciencias Marinas 15 (3): 45-56.
- Seed, R. 1976.** Ecology. In: Marine mussels: their ecology and biology. B. L. Bayne (ed.). Cambridge University Press: 13-65.
- Sernapesca. 1999.** Anuario estadístico de pesca. Servicio Nacional de Pesca, Chile. 307 pp.
- Shick, D. F., S. E. Shumway & M. A. Hunter. 1988.** A comparison of growth rate between shallow water and deep water populations of scallops, *Placopecten*

magellanicus (Gmelin, 1791), in the gulf of Maine. Am. Malacolog. Bull. 6: 1-8.

- Tanabe, K. 1988.** Age and growth rate determinations of an intertidal bivalve, *Phacosoma japonicum*, using internal shell increments. Lethaia 21: 231-241.
- Turner, H. J. 1949.** The mahogany quahog resource of Massachusetts. In: Report on investigation of improving the shellfish resources of Massachusetts. Commonw. Mass. Dep. Conserv. Div. Mar. Fish., 12-16.
- Urban, H.-J. 1996.** Populations dynamics of the bivalves *Venus antiqua*, *Tagelus dombeii* and *Ensis macha* from Chile at 36° S. Journal of shellfish research. Vol. 15, Nº 3: 719-727.
- Urban, H.-J. & B. Campos. 1994.** Population dynamics of the bivalves *Gari solida*, *Semele solida* and *Protothaca thaca* from a small bay in Chile at 36° S. Mar. Ecol. Prog. Ser. 115: 93-102.
- Urban, H.-J. & C. Tesch. 1996.** Apects of the population dynamics of six bivalve species from Southern Chile. Arch. Fish. Mar. Res. 44(3): 243-256.
- Ursin, E. 1963.** On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. Medd. Danm. Fisk. Havunders. N. S. 4(1): 1-16.
- Vakily, J. M. 1992.** Determinations and comparison of bivalve growth, with emphasis on thailand and other tropical areas. ICLARM Techinal Reports 36, 125 pp.

magellanicus (Gmelin, 1791), in the gulf of Maine. Am. Malacolog. Bull. 6: 1-8.

Tanabe, K. 1988. Age and growth rate determinations of an intertidal bivalve, *Phacosoma japonicum*, using internal shell increments. Lethaia 21: 231-241.

Turner, H. J. 1949. The mahogany quahog resource of Massachusetts. In: Report on investigation of improving the shellfish resources of Massachusetts. Commonw. Mass. Dep. Conserv. Div. Mar. Fish., 12-16.

Urban, H.-J. 1996. Populations dynamics of the bivalves *Venus antiqua*, *Tagelus dombeii* and *Ensis macha* from Chile at 36° S. Journal of shellfish research. Vol. 15, Nº 3: 719-727.

Urban, H.-J. & B. Campos. 1994. Population dynamics of the bivalves *Gari solida*, *Semele solida* and *Protothaca thaca* from a small bay in Chile at 36° S. Mar. Ecol. Prog. Ser. 115: 93-102.

Urban, H.-J. & C. Tesch. 1996. Apects of the population dynamics of six bivalve species from Southern Chile. Arch. Fish. Mar. Res. 44(3): 243-256.

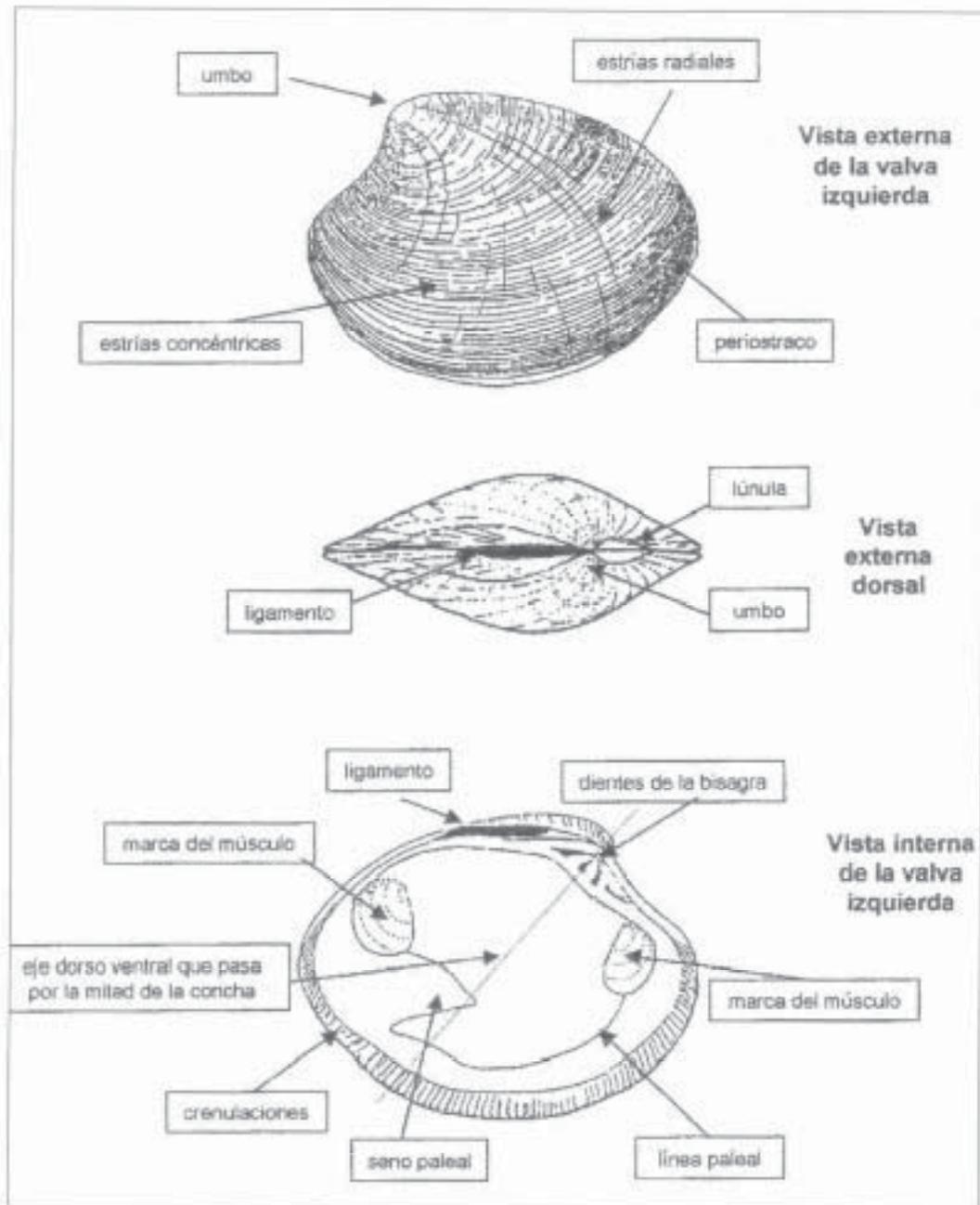
Ursin, E. 1963. On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. Medd. Danm. Fisk. Havunders. N. S. 4(1): 1-16.

Vakily, J. M. 1992. Determinations and comparison of bivalve growth, with emphasis on thailand and other tropical areas. ICLARM Techinal Reports 36, 125 pp.

- Walker, R. L. 1984.** Effects of density and sampling time on the growth of hard clam *Mercenaria mercenaria*, planted in predator-free cages in coastal Georgia. *The Nautilus* 98: 114-119.
- Walker, R. L. & C. M. Humphrey. 1984.** Growth and survival of the northern hard clam *Mercenaria mercenaria* from Georgia, Virginia, and Massachusetts in coastal waters of Georgia. *J. Shellfish. Res.* 4: 125-129.
- Walker, R. L. & K. R. Tenore. 1984.** The distributions and production of hard clam *Mercenaria mercenaria*, in Wassaw Sound, Georgia. *Estuaries* 7: 19-27.
- Weymouth, F. W. 1923.** The life history and growth of the pismo clam (*Tivela stultorum* Mawe). *Calif. Fish. Bull.*, 7, 120 p.
- Wilbur, K. M. 1964.** Shell formation and regeneration. In: *Physiology of Mollusca*. Wilbur, K. M. & C. M. Young (eds.). Academic Press, New York and London. 473 p.
- Wilbur, K. M. 1972.** Shell formation in molluscs. In: *Chemical zoology*. Florkin, M. & B. Scheer (eds.) Vol. VII. Molluscs. Academic Press, New York. 104-145.
- Wilbur, K. M. & S. M. Saleuddin. 1983.** Shell formation. En: Saleuddin, S. M. & K. M. Wilbur (eds.), *The Mollusca*, vol. 4, *Physiology*, Part 1, Academic Press, New York. 236-287
- Wilbur, K. M. & K. Simkiss. 1968.** Calcified shells. In: *Comprehensive biochemistry* 26(A). Florkin, M. & E. H. Stotz (eds.) Elsevier, Amsterdam. 229-295.

- Witbaard, R., M. I. Jenness, K. van der Borg & G. Ganssen. 1994. Verification of annual growth increments in *Artica islandica* from North Sea by means of oxygen and carbon isotopes. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33(1): 91-101.
- Yamaguchi, M. 1975. Estimating growth parameters from growth rate data. *Oecologia (Berlin)* 20: 321-332.
- Zweifel, J. R. & L. Lasker. 1976. Prehatch and posthatch growth of fishes: A general model. *Fish. Bull.* 74: 609-621.

ANEXO I: Partes de la concha de un molusco bivalvo.



ANEXO II: Asignación de edad en moluscos por lectura interna y externa.

Autor(es)	Especies	Periodicidad y Lectura	Edades en estudio	Tamaño muestra
Bala, 1996	<i>Mytilus edulis</i>	A(++)-E	1 a 7	157
Bustos <i>et al.</i> , 1986	<i>Concholepas concholepas</i>	A-E	1 a 10	2049
Castro y Tripp, 1994	<i>Megapitaria australica</i>	A(++)-E	2 a 11	198
Clasing <i>et al.</i> , 1994	<i>Venus antiqua</i>	A	1 a 8	607
Delco <i>et al.</i> , 1992	<i>Menodonta mactroides</i>	A(+)-E	1 a 3	939
Gaspar <i>et al.</i> , 1995	<i>Spatula solida</i>	A-I	1 a 5	203
Jones <i>et al.</i> , 1990	<i>Mercenaria mercenaria</i>	A-I	1 a 20	200
Jones <i>et al.</i> , 1990	<i>Mercenaria campechiana</i>	A-I	1 a 28	343
Kano y Hamai, 1975	<i>Spatula sachalinensis</i>	A-I	1 a 5	410
Peterson <i>et al.</i> , 1985	<i>Mercenaria mercenaria</i>	A-I	—	89
Peterson <i>et al.</i> , 1983	<i>Mercenaria mercenaria</i>	A-I	1 a 34	123
Reyes <i>et al.</i> , 1993	<i>Venus antiqua</i>	A-E	1 a 14	2712
Reyes <i>et al.</i> , 1994	<i>Venus antiqua</i>	A-E	1 a 14	3336
Ropes <i>et al.</i> , 1984	<i>Arctica islandica</i>	A-I	15 a 100	267
Ropes, 1984	<i>Arctica islandica</i>	A-I	0 a 100 y más	82
Searcy <i>et al.</i> , 1989	<i>Tivola stultorum</i>	A-I	4 a 20 y más	90
Urban y Campos, 1994	<i>Gast solida</i>	A(++)-E	1 a 8	59
Urban y Campos, 1994	<i>Saxidomus solida</i>	A(++)-E	1 a 9	98
Urban y Campos, 1994	<i>Prosthanax thaca</i>	A(++)-E	1 a 9	118
Urban y Tesch, 1996	<i>Aulinia edulis</i>	A(++)-E	1 a 7	103
Urban y Tesch, 1996	<i>Eurhomalea enaltila</i>	A(++)-E	1 a 13	270
Urban y Tesch, 1996	<i>Venus antiqua</i>	A(++)-E	1 a 13	122
Urban y Tesch, 1996	<i>Tanagra geyi</i>	A(++)-E	1 a 5	206
Urban y Tesch, 1996	<i>Gemmaea trapezina</i>	A(++)-E	1 a 5	100
Urban y Tesch, 1996	<i>Chlamys patagonica</i>	A(++)-E	3 a 13	95
Urban, 1996	<i>Venus antiqua</i>	A(++)-E	1 a 6	41
Urban, 1996	<i>Tagelus dombeii</i>	A(++)-E	1 a 10	54
Urban, 1996	<i>Ensis macha</i>	A(++)-E	1 a 9	60

A	Anualidad
A(+)	Existe también un anillo secundario por desove
A(++)	Asume anualidad
A(+++)	Forma tres anillos anuales, pero uno es más notable
I	Por lectura de anillos internos
E	Por lectura de anillos externos

ANEXO III: Ajuste de parámetros de la FCVB en bivalvos a nivel mundial

Especies	País	Lo _∞ (cm)	K	t ₀	Referencia
<i>Donax cuneatus</i>	India	2,47	0,92		Navar, 1955
<i>Donax incarnatus</i>	India	3,11	1,50		Ansell, 1972
<i>Donax peruvianus</i>	Perú	4,60	1,00		Arntz <i>et al.</i> , 1987
<i>Donax tranculus</i>	Francia	3,60	0,96		Bodoy, 1982
<i>Donax tranculus</i>	Francia	3,84	0,72		Ansell y Lagadere, 1980
<i>Donax tranculus</i>	Francia	4,35	0,45		Ansell y Lagadere, 1980
<i>Donax vitatus</i>	Francia	3,59	1,01		Ansell y Lagadere, 1980
<i>Donax vitatus</i>	Francia	3,13	1,06		Ansell y Lagadere, 1980
<i>Eurhomalaea exaltata</i>	Chile	7,61	0,15	-0,21	Urban y Tesch, 1996
<i>Gari solida</i>	Chile	8,96	0,31	-0,35	Urban y Campos, 1994
<i>Hyatella hyaxifera</i>	Islandia	3,85	0,25		Petersen, 1978
<i>Macoma balthica</i>	Canadá	2,11	0,31		Green, 1973
<i>Macoma balthica</i>	Canadá	3,73	0,09		Green, 1973
<i>Macoma balthica</i>	Canadá	1,59	0,14		Lavoie <i>et al.</i> , 1968
<i>Macoma balthica</i>	Francia	1,82	0,35		Bachellet, 1980
<i>Macoma balthica</i>	Holanda	2,49	0,30		Lammens, 1967
<i>Macoma californica</i>	Islandia	3,29	0,13		Petersen, 1978
<i>Macrocallista maculata</i>	Bermuda	6,60	0,44		Erlenkenser y Weiler, 1981
<i>Megapitaria urantata</i>	México	11,97	0,30	-0,02	Castro y Tripp, 1994
<i>Megapitaria spaldia</i>	México	8,61	0,21	0,06	Castro <i>et al.</i> , 1992
<i>Mercenaria campechensis</i>	USA	11,26	0,30	-0,59	Jones <i>et al.</i> , 1990
<i>Mercenaria mercenaria</i>	USA	9,63	0,64		Menzel, 1963
<i>Mercenaria mercenaria</i>	USA	8,18	0,50		Menzel, 1963
<i>Mercenaria mercenaria</i>	USA	9,09	0,16		Jones <i>et al.</i> , 1989
<i>Mercenaria mercenaria</i>	USA	7,77	0,39	0,05	Jones <i>et al.</i> , 1990
<i>Mesolema donaxum</i>	Perú	12,40	1,13		Arntz <i>et al.</i> , 1987
<i>Modiolus edulis</i>	Chile	6,88	0,14	-1,49	Urban y Tesch, 1996
<i>Mya arenaria</i>	Canadá	9,13	0,19		Newcombe, 1935
<i>Mya arenaria</i>	Dinamarca	6,01	0,30		Munch-Petersen, 1973
<i>Mya arenaria</i>	USA	6,17	0,32		Vincent <i>et al.</i> , 1957
<i>Mya arenaria</i>	USA	14,84	0,14		Vincent <i>et al.</i> , 1957
<i>Mya arenaria</i>	USA	8,52	0,39		Brousseau, 1979
<i>Mya truncata</i>	Islandia	6,87	0,08		Petersen, 1978
<i>Nacula nitida</i>	Escocia	1,84	0,50		Ansell <i>et al.</i> , 1978
<i>Naculana perrata</i>	Canadá	3,00	0,32		Hutchings y Haedrich, 1984
<i>Prosthaca thaca</i>	Chile	8,22	0,17	0,07	Urban y Campos, 1994
<i>Senole solida</i>	Chile	7,80	0,30	0,37	Urban y Campos, 1994
<i>Spisula sachalinensis</i>	Japón	9,87	0,69		Sasaki, 1981
<i>Spisula sachalinensis</i>	Japón	10,24	0,67		Sasaki, 1981
<i>Spisula sachalinensis</i>	Korea	12,64	0,26		Hang y Kim, 1983
<i>Spisula solida</i>	Portugal	4,51	0,43	-0,33	Gaspar <i>et al.</i> , 1995
<i>Spisula solidissima</i>	USA	19,11	0,23		Ropes, 1985
<i>Spisula solidissima</i>	USA	9,15	0,32		Jones <i>et al.</i> , 1978
<i>Spisula solidissima</i>	USA	11,82	0,36		Jones <i>et al.</i> , 1978
<i>Tapes decussatus</i>	Italia	5,37	0,44		Breber, 1985
<i>Tawera gairi</i>	Chile	2,17	0,46	-0,13	Urban y Tesch, 1996
<i>Tivela stultorum</i>	USA	17,31	0,18		Coe, 1947
<i>Tivela stultorum</i>	USA	20,65	0,12		Coe, 1948
<i>Fenus antigua</i>	Chile	9,34	0,32	0,11	Eslay <i>et al.</i> , 1981
<i>Fenus antigua</i>	Chile	7,87	0,42	0,16	Bustos <i>et al.</i> , 1981
<i>Fenus antigua</i>	Chile	9,70	0,43	-0,27	Jerez, 1982
<i>Fenus antigua</i>	Chile	9,31	0,14	0,04	Reyes <i>et al.</i> , 1993
<i>Fenus antigua</i>	Chile	7,39	0,22	-0,16	Urban, 1996
<i>Fenus antigua</i>	Chile	5,79	0,17	-0,67	Urban y Tesch, 1996
<i>Fenus antigua</i>	Chile	7,12	0,22		Clasing <i>et al.</i> , 1994
<i>Fenus striatula</i>	Escocia	3,29	0,23		Ursin, 1963
<i>Foldia thraciaformis</i>	Canadá	5,58	0,18		Hutchings y Haedrich, 1984

ANEXO IV: Fichas para el registro de datos a) externos e b) internos.

a) Registro externo

Mes	
-----	--

Almeja N°	Longitud (mm)	Alto (mm)	N° anillos

Observaciones	
---------------	--

b) Registro interno

Mes	
-----	--

Almeja N°	Lua ₁	Lua ₂	Lua _n	DM	N° anillos

Observaciones	
---------------	--

Lua_i : Distancia lineal entre el umbo y el anillo i (mm)

DM : Distancia del último anillo al borde (mm)