

Análisis de elasticidad de *Panopea globosa* con base en la matriz de Lefkovitch

Analysis of elasticity of *Panopea globosa* using Lefkovitch's matrix

Evlin Aidée Ramírez Félix^{1 y 2}, Juan Fernando Márquez-Farías³, Zaúl García Esquivel⁴
y Sergio Gustavo Castillo Vargasmachuca²

¹Instituto Nacional de Pesca. Dirección General Adjunta de Investigación Pesquera en el Pacífico.
Calzada Sábalo-Cerritos s/n, contiguo Estero El Yugo, Mazatlán, Sinaloa, 82010. México

²Universidad Autónoma de Nayarit. Posgrado en Ciencias Biológico Agropecuarias. Km 9 carretera Tepic-Compostela,
Xalisco, Nayarit, 63155. México

³Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Paseo Claussen S/N.
Col. Los Pinos, Mazatlán, Sinaloa, 82000. México

⁴Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Universidad Autónoma de Baja California. Km 107
Carretera Tijuana-Ensenada. Ensenada, Baja California, 22860. México
e-mail: evlin.ramirez@inapesca.gob.mx

Ramírez Félix E. A., J. F. Márquez-Farías, Z. García Esquivel, S. G. Castillo Vargasmachuca. 2015. Análisis de elasticidad de *Panopea globosa* con base en la matriz de Lefkovitch. *Hidrobiológica* 25 (1): 120-126.

RESUMEN

La captura de almejas *Panopea* spp., en México es muy reciente y existe una creciente demanda para su explotación comercial, originando una fuerte presión sobre el recurso. La condición sedentaria y las características de historia de vida de estas especies, aunada a la escasa vigilancia pueden ocasionar sobrepesca de los stocks, por lo que identificar los estadios vulnerables de sus poblaciones es crucial para minimizar el impacto de la pesca sobre los mismos. Las técnicas demográficas son útiles cuando se carece de información de captura y esfuerzo pesqueros como ocurre con *P. globosa*. El presente estudio tuvo como objetivo determinar la elasticidad de la población de almeja generosa (*Panopea globosa*) para evaluar la contribución relativa de los componentes vitales (supervivencia, crecimiento y fecundidad) utilizando una matriz de Lefkovitch de 2x2 (inmaduros/maduros) en ausencia de información de la edad. Como resultado del análisis de elasticidad, la contribución de los elementos de fecundidad y crecimiento fue del orden de 62% y son los que más contribuyen a los cambios relativos de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ).

Palabras clave: Análisis de elasticidad, análisis de sensibilidad, demografía, matriz de Lefkovitch, tablas de vida.

ABSTRACT

The catch of clam *Panopea* spp. in Mexico is very recent and there is a growing demand for its commercial exploitation, causing a strong pressure on the resource. The sedentary condition and natural history of these species coupled with the lack of surveillance can lead to overfishing of the stock, so identifying vulnerable stages of their populations is crucial to minimize the impact of fishing. The demographic techniques are useful when there is a lack of information capture and fishing effort as with *P. globosa*. The present study aims to determine the elasticity of the geoduck population to assess the relative contribution of the vital components (survival, growth and fecundity) using a 2x2 matrix Lefkovitch (immature/mature) in the absence of information of age. As a result of the elasticity analysis, we have that the contribution of the elements of fertility and growth is around 62% and this are the main contributors to the relative changes of the finite rate of population growth (λ).

Key words: Demography, elasticity analysis, Lefkovitch's matrix, life table, sensitivity analysis.

INTRODUCCIÓN

En México se ha documentado la presencia de dos almejas del género *Panopea* llamadas almejas generosa, de sifón o chiluda. Por un lado, la almeja *Panopea globosa* Dall, 1898 se distribuye desde el Golfo de California (GC) hasta Mazatlán, Sinaloa (Hendrickx *et al.*, 2005) y en la costa occidental hasta Bahía Magdalena, Baja California Sur (BCS) del lado del Pacífico (Calderón-Aguilera *et al.*, 2010, DOF, 2012, Suárez-Moo, 2012; Leyva-Valencia *et al.*, 2012). Por otro lado, *P. generosa* Gould, 1850 presenta una distribución conocida desde Alaska hasta Baja California (BC) (Goodwin & Pease, 1987) en la costa occidental. Estas especies viven enterradas en sustratos arenosos y fangosos, desde la zona intermareal baja hasta profundidades de 110 m; su crecimiento corporal es rápido durante los primeros 10 años (Bureau *et al.*, 2002; Cortez-Lucero *et al.*, 2011). *P. generosa*, alcanza una longitud de concha mayor a los 25 cm y hasta 1 m de sifón (Goodwin & Pease, 1987); durante el primer año de vida, la depredación es elevada y representa una importante fuente de mortalidad natural (Sloan & Robinson, 1984); su longevidad varía entre zonas. Bureau *et al.*, (2002) la estiman en 60.4 años, aunque se tiene el registro de hasta 140 años de edad, por lo que sus tasas de reclutamiento y mortalidad son presumiblemente bajas (Orensanz *et al.*, 2000). Puede liberar de 7 a 10 millones de huevos (DFO, 2000) y alcanzar la madurez sexual a los 3 años (Bureau *et al.*, 2002), aunque aparentemente no existe una relación entre la fecundidad y la edad (Sloan & Robinson, 1984). Respecto a *P. globosa*, su información es escasa y fragmentada, en el alto Golfo de California se determinaron sus edades alcanzando hasta 34 años (Pérez-Valencia & Aragón-Noriega, 2013). Presenta una estrategia reproductiva conservadora, con acumulación de reservas energéticas antes de iniciar la gametogénesis (Tapia-Morales, 2014).

En el GC, la extracción de *P. globosa* inició en el año 2000 con fines exploratorios, y en 2003 inició su explotación comercial (DOF, 2012). Un año después se permitió la captura comercial en la costa occidental de la Península de Baja California.

Durante el periodo 2002-2009, la producción nacional de almeja *Panopea* spp. osciló entre 38 y 1959 t de peso vivo. En ese mismo periodo, el estado de Baja California generó el 98% de la producción nacional y su costa oriental el 41%. *P. globosa* tiene un alto potencial en México ya que se han localizado bancos también en BCS y Sonora (DOF, 2012). Dado el valor de la almeja, existe una creciente demanda para su explotación comercial.

La escasa información sobre la biología de la especie aunada a un insuficiente control de la pesquería pudiera resultar en una fácil sobreexplotación del recurso a corto plazo. Dada la insuficiencia de datos pesqueros, conocer la demografía, puede ser un punto de partida para entender su productividad biológica y estimar su vulnerabilidad. El objetivo del presente estudio fue determinar la elasticidad de la población de almeja generosa para evaluar la contribución relativa de los componentes vitales (supervivencia, crecimiento y fecundidad), utilizando una matriz de Lefkovich de 2x2 (inmaduros/maduros) en ausencia de información de edad. El conocimiento demográfico de una población puede ser de gran utilidad para el manejo pesquero y también para evaluar el estatus de conservación de las especies y su nivel de riesgo (Musick, 1999a).

MATERIALES Y MÉTODOS

El banco de almeja estudiado se ubica frente al puerto de San Felipe, BC; en la costa occidental superior del GC, entre 31°45'–31°00' N y 115°00'–115°30' O. El régimen de mareas en el GC es del tipo mixto semidiurno, aunque en la parte central es diurno (Ripa & Velázquez, 1993). La constante actividad tectónica, las irregularidades topográficas de las áreas terrestres que rodean al golfo y las condiciones climáticas, originan que la distribución del sedimento sea irregular. El aporte de agua dulce es pobre, en la vertiente occidental no hay ríos que drenen hacia el golfo (Van Andel, 1964).

El fondo generalmente es plano, con pendientes que rara vez exceden el 0.5 por ciento, desde la línea de costa hasta una profundidad de 15 m (Thompson, 1969).

Demografía. Se utilizó información disponible de *P. globosa* de reproducción y supervivencia. La fecundidad fue de 7'000,000 de huevos (García-Esquivel *et al.*, 2013). Por su parte, la supervivencia (S) para organismos inmaduros y organismos maduros fue calculada con valores de mortalidad natural $Minm = 0.98$ y $Mmad = 0.072$, respectivamente; utilizando la ecuación de supervivencia recomendada por Mollet & Cailliet (2002):

$$S = -exp^{-M}$$

Dónde:

M es la mortalidad de inmaduros, y *S* es la supervivencia.

La mortalidad *M* se obtuvo en condiciones de laboratorio (García-Esquivel, *com. per.* 2011, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, UABC, datos no publicados) mientras que el valor adoptado para organismos maduros fue tomado de CONAPESCA (2010).

Con la información disponible se construyó una matriz de dimensión 2x2 (Lefkovich, 1965). Los organismos inmaduros se agruparon en el estadio 1 con un intervalo de edad de 0-3 años y los organismos maduros en el estadio 2 con un intervalo de edad de 4-60 años (Bureau *et al.*, 2002).

El modelo matricial de Lefkovich está formado por un vector (*v*) y una matriz (*A*) que toma la siguiente forma:

$$A = \begin{bmatrix} P_1 & f_2 \\ G_2 & P_2 \end{bmatrix}$$

Donde P_i define la probabilidad de permanencia en el mismo estadio, G_i representa la probabilidad de que un individuo sobreviva y pase al siguiente estadio (crecimiento); y f_i representa la fecundidad (Caswell, 2001; Ebert, 1999).

Las probabilidades de que un individuo sobreviva (G_i) o pase al siguiente estadio (P_i), se estimaron en términos de: $G_i = (\sigma_i \gamma_i)$ y $P_i = \sigma(1 - \gamma_i)$. Así mismo, se calcularon los vectores propios derecho e izquierdo los cuales representaron la distribución estable por estadios (*w*) y el valor reproductivo por estadio (*v*), respectivamente (Caswell, 2001).

Sensibilidad y Elasticidad. Se evaluaron los cambios absolutos en la tasa finita de crecimiento poblacional, λ , ocasionados por cambios en los elementos de la matriz de transición mediante un análisis de sensibilidad S_{ij} (Caswell, 2001):

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{(w, v)}$$

Dónde:

w_j es el j^{th} elemento del vector propio derecho (distribución estable de estadios), v_i es el i^{th} elemento del vector propio (valor reproductivo) y $\langle w, v \rangle$ son el producto escalar de los vectores propios derecho e izquierdo. Posteriormente, se estimó la elasticidad (E_{ij}) la cual es una derivación estandarizada de las sensibilidades para evaluar los cambios relativos en λ como resultado de cambios en los elementos de la matriz de transición a_{ij} , suponiendo que todos los elementos de la matriz de transición son constantes (De Kroon *et al.*, 2000).

$$E_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{a_{ij} w_j}{\lambda} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln (a_{ij})}$$

Habiendo calculado la matriz de elasticidad, se determinó la contribución porcentual de los elementos de la matriz (P_1, P_2, f_1, G_2). La estimación de los parámetros demográficos se realizó utilizando el complemento de PopTools para Excel (Hood, 2010).

Por último, para evaluar la incertidumbre de las estimaciones de supervivencia de organismos inmaduros y maduros, se realizó una prueba de sensibilidad para ver las variaciones en la elasticidad en P_1 ,

P_2, f_1, G_2 . Los valores de supervivencia de inmaduros se exploraron en un intervalo de 0.1 a 0.75, mientras que los valores de supervivencia de maduros se exploraron en un intervalo de 0.6 a 1.25, ambos con variaciones de 0.05.

RESULTADOS

Los valores de los componentes utilizados en el análisis demográfico se presentan en forma de tabla de vida (Figura 1) y el arreglo matricial de Lefkovich por estadios, se presenta en la tabla 2. La condición binaria restringida a inmaduros/maduros, limita obtener mayor detalle sobre la distribución estable (w_j) y el valor reproductivo (v_i), ya que las cantidades se acumulan en uno de los dos estadios. Del mismo modo, esto provoca que los parámetros demográficos tengan poca veracidad pero no así la elasticidad. La demografía de la almeja reveló que la duración de la etapa adulta, tiene una gran influencia en el crecimiento de la población como se aprecia en el alto índice del valor reproductivo. Así mismo, esto es sustentado por los valores altos de sensibilidad y elasticidad de los organismos maduros de la población (Tabla 3). La fecundidad y el crecimiento tuvieron la misma contribución de elasticidad (31.3%), mientras que la elasticidad de la supervivencia fue de 37.4%, comprendida por la elasticidad de inmaduros (7.6%) y maduros (29.8%) (Figura 2).

Tabla 1. Tabla de vida de *P. globosa*. Edad = intervalo de edad (en años de la condición), T = duración de cada intervalo (años), lx = supervivencia, mx = fecundidad en número de huevos/hembra.

Código	Condición	Edad	T	lx	mx
0	Inmaduro	0-3	3	0.372	0
1	Maduro	>3	56	0.931	7000000

Figura 1. Matriz de Lefkovich (A) de *P. globosa* del golfo de California.

$$A = \begin{bmatrix} 0.372 & 3,722,120 \\ 0.0000004 & 0.931 \end{bmatrix}$$

Tabla 3. Vector propio de salida. Distribución estable por estadios (Wx), Valor reproductivo (Vx), Sensibilidad (Sx) y Elasticidad (Ex) por estado de desarrollo de la almeja *P. globosa*.

Código	Condición	Wx	Vx	Sx	Ex
0	Inmaduro	100%	1	0.389	0.076
1	Maduro	0%	3805792	1480079	0.924

Figura 2. Matriz de Sensibilidad (S) y de Elasticidad (E) de *P. globosa* del golfo de California.

$$S_{ij} = \begin{bmatrix} 0.389 & 0.000 \\ 1480079 & 0.611 \end{bmatrix}$$

$$E_{ij} = \begin{bmatrix} 0.076 & 0.313 \\ 0.313 & 0.298 \end{bmatrix}$$

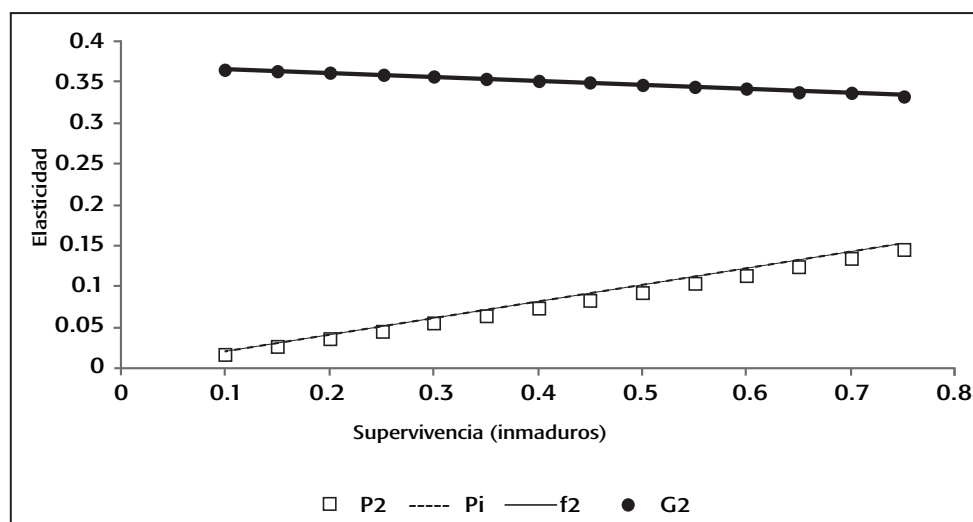


Figura 3. Elasticidad ante cambios de supervivencia de organismos inmaduros de la almeja *P. globosa*. Se observan las probabilidades de supervivencia (G_2); fecundidad (f_2) y permanencia (P_1 y P_2).

Las figuras 3 y 4 muestran el comportamiento de la elasticidad de P_1 , P_2 , f_1 , G_2 ante variaciones de la supervivencia. En la figura 3 se observa que la variación mayor en la elasticidad para la supervivencia (G_2) y fecundidad (f_2) de individuos inmaduros fue de 0.03 para todo el intervalo de la misma, siendo mayor la elasticidad a menor supervivencia. Respecto a las probabilidades de permanencia (P_1 y P_2), para ambas, a mayor supervivencia, mayor la elasticidad, aunque su variación fue también muy pequeña (0.15) para las dos.

En el caso de las elasticidades de los individuos maduros (Fig. 4) se observó un comportamiento similar al de los inmaduros tanto para G_2 como para f_2 , pero con una menor variación (0.02). El comportamiento de la permanencia de éstos, mostró que a mayor supervivencia es mayor la elasticidad.

DISCUSIÓN

La almeja *P. globosa* es un organismo del que existe muy poca información sobre su biología básica. Con base en las estimaciones de mortalidad natural utilizadas, podemos apreciar que la supervivencia de inmaduros es baja (0.372) comparada con los individuos maduros. De hecho, en su etapa pelágica parece ser muy vulnerable (~98%). Estimaciones de supervivencia de *P. abrupta* Conrad, 1849 (= *P. generosa*, Vadopalas, *et al.*, 2010) realizadas por Bradbury (1989) presentaron un intervalo de 0-10.7% a los 2 años, coincidiendo con la utilizada en el presente estudio. La estimación de M para adultos utilizada en el presente estudio, puede ser comparable con la estimada por Morsan *et al.* (2010) para *P. abbreviata* Valenciennes, 1839 ($M= 0.105-0.177$ por año) y también por Ocampo para la misma especie (2004, citado por Morsan 2007) ($M= 0.0811$). Contrariamente, Breen *et al.* (1991) reportaron un valor más elevado, $M= 0.2$, para individuos >10 años de *P. zelandica* Quoy y Gaimard, 1835.

Debido a que los valores de mortalidad y fecundidad utilizados en el presente estudio provienen de organismos mantenidos en laboratorio, consideramos dichos valores como provisionales en virtud de que hay factores que no pueden ser incluidos en condiciones controladas. Los organismos de lento crecimiento tienden a tener valores bajos de M ,

particularmente después de alcanzar la madurez, aunque este patrón está un poco más entendido en peces teleosteos y peces elasmobranchios (Musick, 1999b). Sin embargo, algunas especies que presentan etapas larvares, podrían tener un desarrollo oscilante más dependiente a las condiciones marinas.

Se ha documentado que los modelos matriciales por estadios ofrecen resultados comparables con tablas de vida o matriz de Leslie, las cuales son por lo general estructuradas por edades (Mollet & Cailliet, 2002). No obstante que su aplicación está bien justificada, dada la incertidumbre con la edad en el presente estudio, los valores de la tasa neta reproductiva R_0 y otros parámetros demográficos, pueden no ser fácilmente explicados. Por la dimensión de la matriz 2x2 construida en el presente estudio, no se tuvo la misma resolución que en los modelos por edades, lo cual resulta en estimaciones aún provisionales de los parámetros demográficos. Los modelos por estadios son difíciles de interpretar ya que suponen que los organismos transitan de un estadio a otro a una sola talla o edad, lo cual resulta idealista. La poca resolución de la matriz 2x2 no deja conocer las rutas cíclicas (transiciones cerradas), desconociendo todas las trayectorias individuales posibles que permitan tener una mayor comparación de las alternativas de su ciclo de vida (De Kroon *et al.*, 2000). Así mismo, hay que tener en cuenta también que algunas matrices nunca alcanzan la estructura estable.

En el presente estudio, la fecundidad de *P. globosa* se consideró constante, sin embargo Tapia-Vázquez *et al.* (2010) señalan que es posible que pueda declinar con la edad ya que observaron envejecimiento celular, por lo que podrá disminuir la fecundidad en función de la edad. Dichos autores señalan que las condiciones ambientales son fundamentales para estos organismos, y el comportamiento reproductivo puede ser diferente debido a variaciones latitudinales de temperatura, disponibilidad de alimento, corrientes, tipo de fondo marino, entre otros factores oceanográficos. Considerar la fecundidad variable en función de la edad, probablemente resultaría en parámetros demográficos realistas. Sin embargo, a la luz del objetivo principal del presente estudio, desconocemos si se guardarían las mismas proporciones de elasticidad obtenidas de la estructura de la población.

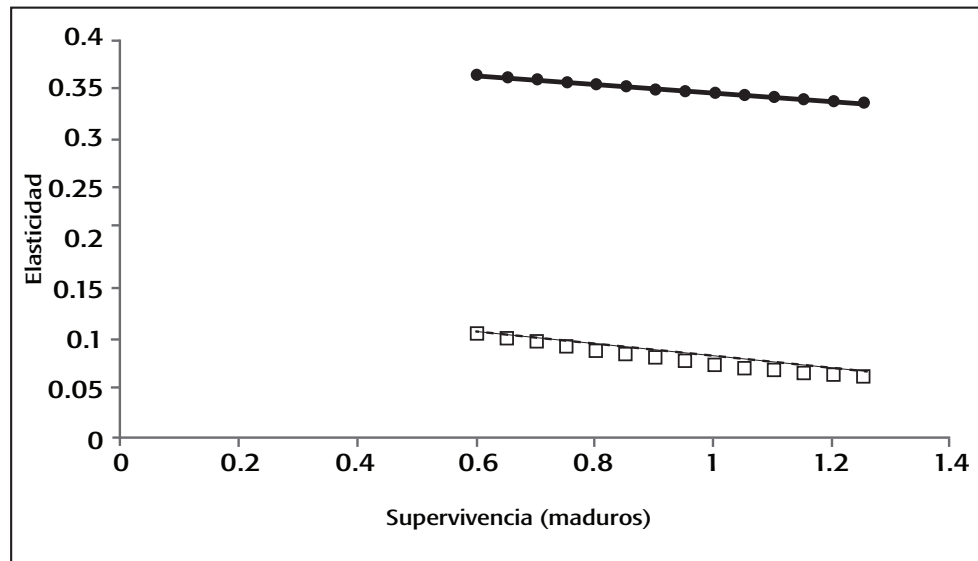


Figura 4. Elasticidad ante cambios de supervivencia de organismos maduros de la almeja *P. globosa*. Se observan las probabilidades de supervivencia (G_2); fecundidad (f_2) y permanencia (P_1 y P_2).

La edad es una fuente de incertidumbre importante en el presente estudio, por lo cual se optó por desarrollar un modelo basado en estados de desarrollo. Cortez-Lucero *et al.* (2011) señalan que al parecer, en *P. globosa* la madurez sexual está más vinculada a la longitud de la concha que a la edad, quienes observaron una alta variabilidad de las tallas en organismos de las mismas edades. Por ejemplo, al organismo más longevo, no le corresponde la longitud más grande. Arámbula-Pujol *et al.* (2008) señalan, que posterior a su etapa juvenil, *P. globosa* tiende a aumentar únicamente el volumen de su biomasa, por lo que su cuerpo llega a sobresalir de la concha. Se ha reportado que *P. generosa* no es una especie de lento crecimiento en edades tempranas, ya que presenta hasta el 50% de organismos maduros a una edad de 3 años y Andersen (1971, en Goodwin & Pease, 1989) reportan una talla variable correspondiente a madurez sexual. Los organismos de tallas más pequeñas tuvieron 45 mm de longitud de concha y el 50% presentó madurez a una talla aproximada de 75 mm y a una edad de 3 años.

Consideramos que dadas las características de historia de vida de *P. globosa*, el resultado de este estudio revela la importancia de los componentes matriciales con respecto al crecimiento de la población, sin embargo, un estudio más detallado, combinando las tasas de reproducción y supervivencia por clases de edad, revelará con más certeza la naturaleza de los parámetros demográficos. Esto es particularmente cierto para las estimaciones de M , para las cuales existen métodos basados en la edad.

De acuerdo con Pianka (1970) algunos organismos no son completamente "estrategas- r " o completamente "estrategas- K " pudiendo colocarse en un punto intermedio entre ambos tipos de estrategias. Los organismos acuáticos como los peces en particular, amplían el rango del continuo de r/K . Los dividendos de la disminución de la resistencia ambiental, alcanzados por el tamaño corporal mayor, se compensan por la pérdida de potencial biótico; los registros fósiles demuestran frecuentes tendencias evolutivas hacia un mayor tamaño (Newell, 1949). Para sobrevivir, cualquier organismo residente con un período de generación superior a un año, deberá ser adaptado para hacer frente a

toda la gama de condiciones físicas y bióticas que prevalecen en una determinada localidad.

El análisis de la elasticidad presentado en este estudio, sugiere que los aportes de la fecundidad (0.313) y el crecimiento (0.313) representan las contribuciones más fuertes al crecimiento poblacional. *P. globosa* presenta bajas tasas de mortalidad de adultos y aunque no es el caso de la fecundidad, tienen baja tasa de supervivencia de larvas (Ferreira-Arrieta *et al.*, 2014).

Los modelos demográficos matriciales han demostrado ser herramientas útiles para propósitos de conservación, ya que permiten incorporar información biológica obtenida en el campo que incluya la variabilidad de las tasas vitales (Caswell, 2001).

De la prueba de sensibilidad, para conocer los cambios en la elasticidad al variar la supervivencia, se observa que es necesario tener un cambio drástico de supervivencia tanto en G_2 como en f_2 de inmaduros y maduros para tenerlo en la elasticidad. Por ello la supervivencia es poco sensible a la elasticidad, lo que confiere certeza al análisis realizado. Lo anterior también se observa al ver el referente de la misma con los resultados primarios (supervivencia de 0.37 y 0.93 para inmaduros e inmaduros, respectivamente), puesto que al aumentar la supervivencia también lo hace la permanencia de los inmaduros. Esto pudiera ser un indicativo de la importancia en la calidad y tipo del sustrato, que a su vez determina la vulnerabilidad de la ausencia/presencia de los depredadores de la almeja. Se tiene evidencia de que las características del hábitat afectan la demografía de los animales sedentarios, ya que permiten determinar más claramente los efectos del ambiente sobre sus poblaciones, que en organismos móviles (Orians, 1991, citado por Farji-Brener *et al.*, 2003).

AGRADECIMIENTOS

Gratitud hacia Martín León Verdusco por facilitar parte de la información, a Olivia Tapia, Francisco Uribe e Isaac Rojas González por las asesorías brindadas.

REFERENCIAS

- ARÁMBULA-PUJOL, E. M., A. R. GARCÍA-JUÁREZ, E. ALCÁNTARA-RAZO & E. A. ARAGÓN-NORIEGA. 2008. Aspectos de la biología reproductiva de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Dall 1898) en el Golfo de California. *Hidrobiológica* 18 (2): 89-98.
- BRADBURY, A. 1989. Survival of hatchery-grown geoduck (*Panope abrupta*) seed in Puget Sound, Washington. Abstracts of technical papers. *Journal of Shellfish Research* 8 (1): 318.
- BREEN, P. A., C. GABRIEL & T. TYSON. 1991. Preliminary estimates of age, mortality growth and reproduction in the hiattellid clam *Panopea zelandica* in New Zealand. N.Z. Journal of Marine Freshwater Research 25 (3): 231-237.
- BUREAU, D., W. HAJAS, N. W. SURRY, C. M. HAND, G. DOVEY & A. CAMPBELL. 2002. Age, size, structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad, 1849) from 34 locations in BC sampled between 1993 and 2000. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science 2413. 84 p.
- CALDERÓN-AGUILERA, L. E., E. A. ARAGÓN-NORIEGA, H. REYES-BONILLA, C. G. PANIAGUA-CHÁVEZ, A.E. ROMO-CURIEL & V. M. MORENO-RIVERA. 2010. Reproduction of the Cortes geoduck *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae) and its relationship with temperature and ocean productivity. *Journal of Shellfish Research* 29: 135-141.
- CASWELL, H. 2001. Matrix Population Models. Construction, analysis, and interpretation. 2nd ed. (Sinauer: Sunderland, MA). 722 p.
- CORTEZ-LUCERO, G., J. A. ARREOLA-LIZÁRRAGA, J. CHÁVEZ-VILLALBA & E. A. ARAGÓN-NORIEGA. 2011. Edad, crecimiento y mortalidad de la almeja de sifón, *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae) en la región central del golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46 (3): 453-462.
- CONAPESCA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesca y Alimentación). 2010. Programa de Ordenamiento de la Pesquería de Almeja Generosa en la Región Noroeste de México. 2010. SAGARPA. CONAPESCA. INAPESCA. 111 p.
- DE KROON, H., J. VAN GROENENDAEL & J. EHLÉN. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81 (3): 607-618.
- DFO (Department of Fisheries and Oceans Canada). 2000. Geoduck clam. DFO Science. Stock Status Report C6-05. 3 p.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2012. Plan de manejo para la pesquería de almeja generosa (*Panopea* spp.) en las costas de Baja California, México. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA).
- EBERT, T. A. 1999. *Plant and animal populations; methods in demography*. Academic Press. United States of America. 312 p.
- FARJI-BRENER, A. G., M. I. DE TORRES-CURTH, P. V. CASANOVAS & P. N. NAIM. 2003. Consecuencias demográficas del sitio de nidificación en la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*: un enfoque utilizando modelos matriciales. *Ecología Austral* 13 (2): 183-194.
- FERREIRA-ARRIETA, A., Z. GARCÍA-ESQUIVEL, M. A. GONZÁLEZ-GÓMEZ & E. VALENZUELA-ESPINOZA. 2015. Growth, survival and feeding rates of the geoduck clam, *Panopea globosa*, during larval development. *Journal of Shellfish Research* 34 (1): 55-61.
- GARCÍA-ESQUIVEL, Z., E. VALENZUELA-ESPINOZA, M. I. BUTIMEA, R. SEARCY-BERNAL, C. ANGUIANO-BELTRÁN & F. LEY-LOU. 2013. Effect of lipid emulsion and kelp meal supplementation on the maturation and productive performance of the geoduck clam, *Panopea globosa*. *Aquaculture* 396-399: 25-31.
- GOODWIN, C. L. & B. C. PEASE. 1987. The distribution of geoduck (*Panope abrupta*) size, density and quality in relation to habitat characteristics such as geographic area, water depth, sediment type and associated flora and fauna in Puget Sound, Washington. State of Washington. Department of Fisheries. Technical Report 102. 44 p.
- GOODWIN, C. L. & B. C. PEASE. 1989. Species Profiles: *Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (Pacific Northwest)*. Pacific Geoduck Clam. Fish and Wildlife Service. U.S. Department of the Interior. Biological Report 8 (11.120). 14 p.
- HENDRICKX, M. E., R. C. BRUSCA & LL. T. FINDLEY. 2005. *Listado y Distribución de la Macrofauna del Golfo de California, México. Parte 1, Invertebrados. 15 Mollusca*. Arizona Sonora Desert Museum. ISBN-1-886679-32-0. 429 p.
- Hood, G. M. 2010. PopTools version 3.2.5. Disponible en línea en: <http://www.poptools.org> (consultado el 27 agosto 2014).
- LEFKOVITCH, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21 (1): 1-18.
- LEYVA-VALENCIA, I., S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, D. B. LLUCH-COTA, S. GONZÁLEZ-PELÁEZ, S. PÉREZ-VALENCIA, B. VADOPALAS, S. RAMÍREZ-PÉREZ & P. CRUZ-HERNÁNDEZ. 2012. Shell shape differences between two *Panopea* species and phenotypic variation among *P. globosa* at different sites using two geometric morphometrics approaches. *Malacologia* 55 (1): 1-13.
- MOLLET, H. F. & G. M. CAILLIET. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine Freshwater Research* 53: 503-516.
- MORSAN, E. 2007. Pesquerías de moluscos *bivalvos* y *gasterópodos* en el Mar Argentino. Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino. Disponible en línea en: <http://atlas.ambiente.gov.ar>. (Consultado enero 2011).
- MORSAN, E., P. ZAIDMAN, M. OCAMPO-REINALDO & N. GIOCCO. 2010. Population structure, distribution and harvesting of southern geoduck, *Panopea abbreviata*, in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Scientia Marina* 74 (4): 763-772.
- MUSICK, J. A. 1999a. *Criteria to define extinction risk in marine fishes*. The American Fisheries Society Initiative. Fisheries 24, pp. 6-14.
- MUSICK, J. A. 1999b. Ecology and conservation of long-lived marine animals. In: Musick, J.A. (Ed.). *Life in the slow lane. Ecology and conservation of long-lived marine animals*. American Fishery Society Symposium. Bethesda, Maryland. 23, pp 1-15.
- NEWELL, N. D., 1949. Phyletic size increase-an important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution* 3: 103-124.

- ORENSANZ, J. M., R. HILBORN & A. M. PARMA. 2000. *Harvesting Methuselah's clams- is de geoduck fishery sustainable, or just apparently so?*. Fisheries and Oceans Sciences. Canada. Research Document 200/175. 69 p.
- PÉREZ-VALENCIA, S. A. & E. A. ARAGÓN-NORIEGA. 2013. Age and growth of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* (Dall, 1898) in the upper Gulf of California. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences* 42 (2): 201-205.
- PIANKA, E. 1970. On r- and K-Selection. 1970. *The American Naturalist* 104 (940): 592-597.
- RIPA, P. & G. VELÁZQUEZ. 1993. Modelo unidimensional de la marea en el Golfo de California. *Geofísica Internacional* 3: 41-56.
- SLOAN, N. A. & S. M. C. ROBINSON. 1984. Age and gonad development in the geoduck clam *Panopea abrupta* (Conrad) from southern British Columbia, Canada. *Journal of Shellfish Research* 4 (2): 131-137.
- SUÁREZ-MOO, P. J., L. E. CALDERÓN-AGUILERA, H. REYES-BONILLA, G. DÍAZ-ERALES, V. CASTAÑEDA-FERNÁNDEZ-DE-LARA, E.A. ARAGÓN-NORIEGA & A. ROCHA-OLIVARES. 2012. Integrating genetic, phenotypic and ecological analyses to assess the variation and clarify the distribution of the Cortes geoduck (*Panopea globosa*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1-8.
- TAPIA-MORALES, S. 2014. Movilización de reservas bioquímicas y expresión del gen de la vitelina (mRNA VT/VTG), durante el desarrollo gonádico de la almeja de sifón, *Panopea globosa*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California. Maestro en Ciencias en Ecología Molecular y Biotecnología. 94 p.
- TAPIA-VÁZQUEZ, O., E. VÁZQUEZ-SOLÓRZANO, M. L. SALGADO-ROGEL, D. RODARTE-VE-NEGAS, M. I. PÉREZ-MONTES, H. ÁVALOS Y F. URIBE-OSORIO. 2010. Relaciones morfométricas y madurez gonádica de la almeja generosa *Panopea globosa* durante el ciclo reproductivo 2005-2006 de San Felipe hasta Puertecitos, en el Alto Golfo de California, México. SAGARPA. *INAPESCA. Documento Interno*. 37 p.
- THOMPSON, R. W. 1969. Tidal flat sedimentation on the Colorado River Delta, Northwestern Gulf of California. *Mem. Geological Society American* 107. 133 p.
- VADOPALAS, B., T. W. PIETSCH & C.S. FRIEDMAN. 2010. The proper name for the geoduck: resurrection of *Panopea generosa* Gould, 1859, from the synonymy of *Panopea abrupta* (Conrad, 1849) (Bivalvia: Myoida: Hiatellidae). *Malacología* 52 (1): 169-173.
- VAN ANDEL, T. H. 1964. Recent marine sediments in the Gulf of California. *In: Van Andel, T. J. & G.G. Shore (Eds.). Marine geology of the Gulf of California*. American Association of Petroleum Geologists. Memoir 3. Pp. 216-310.

Recibido: 21 de abril de 2014.

Aceptado: 16 de diciembre de 2014.