

**Efectos de parámetros ambientales y la talla inicial sobre el crecimiento de la almeja comercial *Polymesoda solida* (Philippi, 1846) (*Bivalvia: Corbiculidae*) en condiciones naturales.<sup>1</sup>**

Effect of environmental parameters and the initial size on the growth of the commercial clam under natural conditions

Héctor J. Severeyn<sup>2</sup>

Yajaira García de Severeyn

Joseph J. Ewald

Félix Morales

**Resumen**

Con el propósito de estudiar algunos de los factores que afectan el crecimiento de la almeja estuarina *Polymesoda solida* en el Lago de Maracaibo, Venezuela, se realizaron estudios "in situ" mediante el método de marcaje y recaptura, en dos estaciones ubicadas en la costa noroccidental del Estrecho del Lago de Maracaibo, Venezuela. De 5000 animales marcados, se colectaron 480 mediciones puntuales con las cuales se estimó la cantidad de crecimiento bajo diferentes condiciones de salinidad, temperatura, talla inicial y tiempo transcurrido. Los datos fueron analizados con SAS, versión 6.00 utilizando el computador central (Mainframe) de la Universidad de Maryland, en College Park, USA. Se aplicó un análisis de regresión múltiple con el propósito de encontrar una ecuación matemática que permitiera predecir el tamaño a ser alcanzado por esta almeja en un determinado tiempo tomando en cuenta las condiciones de salinidad y temperatura. Los análisis llevados a cabo indican que el crecimiento de *P. solida* es complejo e influenciado contradictoriamente por los parámetros estudiados. En modelos uniparamétricos, la talla (SC) inicial del animal estudiado fue el más importante, explicando por sí sola el 48.8% de la variación observada. Le siguieron la salinidad (MS) con 21.9%, el tiempo transcurrido (TI) con 17.5% y la temperatura (MT) con 9.6%. El mejor modelo multiparamétrico encontrado, obtenido mediante análisis de superficie (Surface Fitting Analysis), explicó solo 78% de la variabilidad observada en los datos. De este

Recibido el 08-02-95 • Aceptado el 19-06-95

1. Proyecto financiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CONDES) de la Universidad del Zulia

2. Museo de Biología (LUZ) Facultad Experimental de Ciencias, Departamento de Biología, Edificio A-1. Apartado 526 Maracaibo 4011, Zulia, Venezuela.

porcentaje, la interacción lineal de las variables señaladas explicó 71%, quedando 5.4% y 1.9% para las interacciones cuadráticas y productos cruzados respectivamente. El 22% de la variación no explicada por el mejor modelo multiparamétrico es postulado ser producto de parámetros no considerados en este estudio. Con fines predictivos se ofrecen otras dos ecuaciones (modelo logarítmico y modelo lineal sin interacciones) que ofrecen dos soluciones más sencillas que la obtenida por el análisis de superficie.

**Palabras Claves:** Crecimiento, molusco bivalvo, Corbiculidae, *Polymesoda*, estuarino.

## Abstract

In order to know how several environmental parameters could affect the growth rate of the clam *Polymesoda solida* in the Lake of Maracaibo, Venezuela, "in situ" studies were performed using the capture and recapture method, in 2 stations located on the Northwestern shore of the Strait of Maracaibo. From 5000 animals measured and marked, 480 were recaptured and measurements of the cumulative growth under different conditions of salinity and temperature were taken. The effect of size and the time elapsed between measurements also were analyzed. The data set was analyzed using SAS statistical package installed in the mainframe of the University of Maryland at College Park, USA. In general, the multiple regression analysis approach was applied with the objective to find a mathematical equation that could predict the amount of growth expected in a specific lapse of time considering the conditions of salinity and temperature occurring during the time of study. The results indicate that the growth of *P. solida* is complex and influenced in a contradictory fashion by the parameters studied. In uniparametric models, the initial size of the animal (SC) was the most important factor explaining by itself 48.8% of the observed variation. It was followed by salinity (MS) with 21.9%, the time interval (TI) with 17.5% and temperature (MT) with 9.6%. The best multiparametric model found to predict the rate of growth of this clam, obtained by the surface analysis routine, explained only 78% of the observed variability. From this percentage, the linear interaction of the studied variables explained 71%, resting 5.4% and 1.9% for the quadratic and cross product interactions respectively. It is postulated in this paper that the missing 22% of the observed variation is the result of parameters not considered in this investigation. With a predictive goal, two additional equations (the logarithmic model and the linear model without interactions between variables) were found. They offer two additional solutions, more simple than that offered by the surface fitting analysis.

**Key words:** Growth, bivalve mollusk, Corbiculidae, *Polymesoda*, estuarine.

## Introducción

Los moluscos bivalvos juegan numerosas e importantes funciones en ecosistemas estuarinos. Debido a que sus poblaciones alcanzan altas densidades son importantes a nivel trófico, ocupando normalmente el segundo escalón (20).

El consumo de la mayoría de la productividad primaria por densas poblaciones de bivalvos estuarinos y la acumulación de esa productividad en individuos adultos de larga longevidad, resistentes a depredadores, puede no solo limitar la disponibilidad de nutrientes para la producción primaria acuática y la energía disponible para otros consumidores primarios (tal como peces y crustáceos) sino también dirigir ese flujo de energía hacia niveles tróficos más altos (e.j., peces, aves y mamíferos). Este desvío de energía primaria hacia altos niveles tróficos puede conducir a una reducción de los bancos de peces depredadores, tan importantes económicamente hablando en muchos estuarios alrededor del mundo (20).

La actividad de los bivalvos estuarinos puede también afectar directamente las características físicas de sus hábitas. Por ejemplo, la deposición de calcio en las conchas a medida que crecen puede reducir drásticamente la concentración de este elemento disuelto en agua (1) conduciendo, en poblaciones masivas de moluscos, a una considerable reducción de la dureza del agua, especialmente en ambientes lénticos. En este sentido, el crecimiento de

moluscos bivalvos produce ciclos estacionales en la concentración del calcio en el agua, la cual se ha comprobado es mayor en invierno cuando el crecimiento valvar es mínimo, y menor en verano cuando el crecimiento valvar es el más alto durante el año (14).

Las funciones tróficas señaladas en moluscos bivalvos estuarinos y muchas otras que no vienen al caso mencionar son el resultado de estrategias específicas de la historia de vida de éstos. Estas estrategias, les permiten vivir y adaptarse a ambientes inestables e impredecibles (17, 19). A este respecto, una estrategia especialmente diseñada para defenderse de ambientes inhóspitos como los estuarios, es tener una alta tasa de crecimiento (13). Esta estrategia persigue producir grandes poblaciones en corto tiempo, capaces de garantizar una progenie efectiva para la siguiente generación y de paso aprovechar al máximo los abundantes y estacionales recursos existentes en estuarios. Normalmente en especies estuarinas, el rápido crecimiento está complementado por la presencia de altas tasas de filtración y asimilación las cuales son más altas que las reportadas en especies marinas o de aguas dulces (3, 5, 7). Por ejemplo, se ha estimado que cerca del 71% del alimento asimilado por el molusco estuarino *Corbicula fluminea*, una especie que pertenece a la misma familia de la especie estudiada en esta investigación, es destinada para el crecimiento y reproducción (1).

La mayoría de los estudios acerca de la importancia de los parámetros físicos, fisicoquímicos, químicos y biológicos que controlan la tasa de crecimiento de moluscos bivalvos han estado concentrados en especies de agua dulce o marinas siendo muy poco lo estudiado en especies estuarinas. Así, el presente reporte hace una evaluación cuantitativa de cuatro parámetros ambientales y uno biológico para verificar el grado en que ellos afectan la tasa de creci-

miento de la almeja estuarina *Polymesoda solida*.

La almeja *Polymesoda solida* fue seleccionada para este estudio porque ha sido demostrado que crece rápidamente lo que facilitó y simplificó el factor tiempo, crítico en este tipo de estudios (4, 15). Además, ella está sometida a una creciente explotación comercial (16) que amenaza su papel de alimento natural para otros recursos pesqueros más importantes en la región tales como el cangrejo azul y la corvina.

## Materiales y métodos

Los especímenes analizados en el presente estudio fueron colectados en dos estaciones, Los Coquitos y San Rafael del Moján, ubicadas en la costa occidental del Estrecho del Lago de Maracaibo, Venezuela (figura 1).

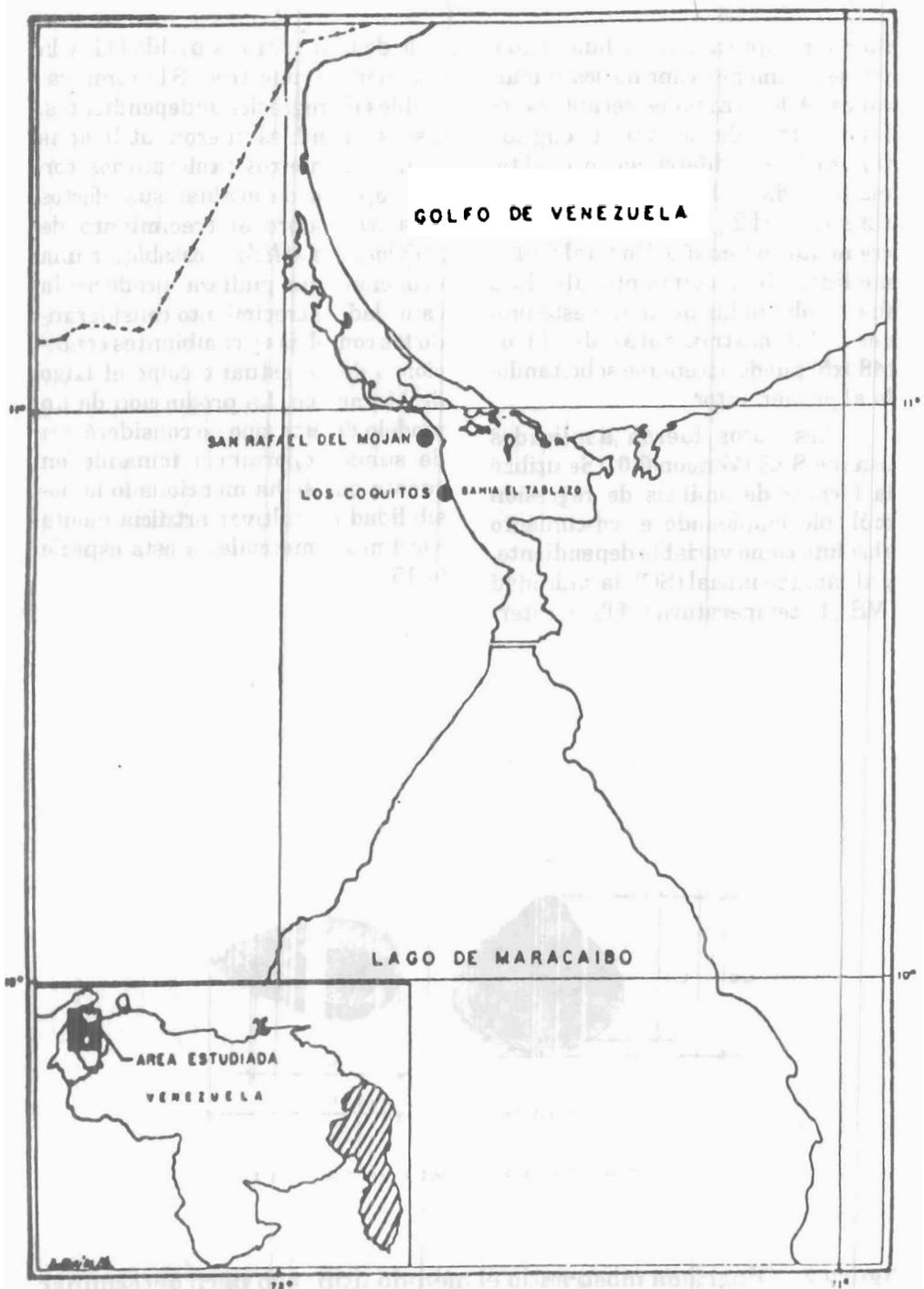
Los animales fueron capturados siguiendo un muestreo estandarizado. Este consistió en coleccionar los especímenes presentes en 10 cuadradas de 40x40 centímetros, espaciadas cada cinco metros a lo largo de transectas (cinco por muestreo) perpendiculares a la línea de marea baja. De esta manera el muestreo cubrió todo el rango de variabilidad presente entre las líneas de marea baja y alta.

Durante 17 meses en cada estación de muestreo fueron mensualmente medidos la salinidad del agua con un salinómetro refractómetro y la temperatura del agua con un termómetro convencional de mercurio. La promedios de temperatura y sali-

nidad fueron calculados obteniendo la media de las determinaciones mensuales a través del rango de tiempo durante el cual se midió el crecimiento.

Para determinar el crecimiento de las almejas se utilizó el método de marcaje y recaptura (18). A los animales se les midió la longitud de las valvas (figura 2) con un vernier y se separaron por clases de tamaños, espaciados cada dos mm. Luego, los animales fueron marcados con una lima metálica con la cual se les hizo una marca de 5 mm de largo perpendicular al centro del borde inferior de la concha, justo en la zona donde los nuevos anillos de crecimiento son agregados a medida que el animal crece (figura 2). No fue encontrada ninguna evidencia de que las marcas usadas afectaran la tasa natural de mortalidad.

A diferentes lapsos de tiempo (30, 60, 90, 150, 210 y 300 días) los animales previamente marcados

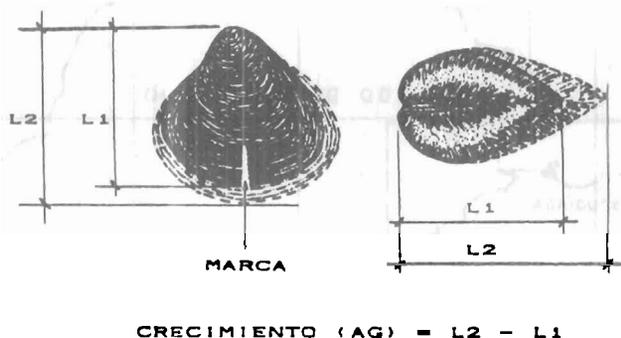


**Figura 1. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo**

fueron recapturados, medidos y nuevos especímenes capturados y marcados. A los animales recapturados les fue tomada su nueva longitud (figura 2). Por diferencia entre el tamaño inicial (L1) y el nuevo tamaño observado (L2), se determinó el incremento en tamaño. Un total de 480 medidas de crecimiento absoluto fueron obtenidas mediante este proceso. La matrix total de datos (480x5) puede obtenerse solicitándola al primer autor.

Los datos fueron analizados usando SAS (Versión 6.0). Se utilizó la técnica de análisis de regresión múltiple empleando el crecimiento absoluto como variable dependiente, y al tamaño inicial (SC), la salinidad (MS), la temperatura (MT), el inter-

valo de tiempo transcurrido (TI) y la estación de muestreo (ST) como variables de regresión independientes. Estas variables fueron utilizadas como parámetros exploratorios con el propósito de evaluar sus efectos relativos sobre el crecimiento de *Polymesoda solida* y establecer una ecuación que pudiera predecir la cantidad de crecimiento considerando las complejas y cambiantes condiciones de un estuario como el Lago de Maracaibo. La producción de un modelo de este tipo se consideró era de suma importancia tomando en cuenta que se ha mencionado la posibilidad de cultivar artificialmente con fines comerciales a esta especie (4,15).



**Figura 2.** Diagrama mostrando el método utilizado para determinar el crecimiento en *Polymesoda solida*

## Resultados y discusión

### 1.- Estudios exploratorios buscando el mejor modelo de regresión: Modelo sin interacción entre variables.

El primer paso en este análisis fue obtener el mejor modelo de regresión combinando las variables estudiadas, sin que existiera interacción entre ellas. El apéndice 1 muestra los resultados de este análisis donde puede observarse que la clase de tamaño (SC) es el parámetro que explica la mayor cantidad de variación presente en la tasa de crecimiento de *Polymesoda solida*, casi el 49%. La salinidad (MS) resultó ser la segunda mejor variable, explicando cerca del 22% de la variabilidad en los datos. El intervalo de tiempo (TI) fue la tercera con un 18% y la temperatura (MT) la cuarta con solo el 10%. Un resaltante hallazgo en esta sección del análisis es que el efecto de la estación de muestreo (ST) es prácticamente nulo (0.04%). Esto es llamativo debido a que se esperaba una marcada diferencia en el crecimiento de las almejas entre estas dos estaciones dado que ellas son consideradas ecológicamente distintas (4,15). Aparentemente, las diferencias en la salinidad y temperatura media entre las estaciones a lo largo del año no produce efecto sobre el crecimiento de *P. solida*.

A pesar de ser MT la cuarta variable en importancia al ser considerada aisladamente, cuando combinada con SC produjo el mejor modelo de dos variables explicando 66.6% del total de la variabilidad presente

en los datos. Contrariamente, MS que resultó ser la segunda mejor variable al combinarse con SC produjo un menor porcentaje de variabilidad explicada (62.3%). Ya a este nivel del análisis comenzó a ser evidente que el efecto de las variables estudiadas no es lineal ni acumulativo en favor del crecimiento de la almeja *Polymesoda solida*. Por el contrario existen claros efectos opuestos. El tercer mejor modelo de dos variables resultó de la combinación de SC y ST (56.7%), nuevamente mostrando la interacción conflictiva entre variables ya que se mencionó anteriormente que ST por sí sola tuvo efecto prácticamente nulo sobre la tasa de crecimiento con respecto a las demás variables. TI combinado con SC suman un total de 54.7%, el cuarto mejor modelo de dos variables. El resto de las combinaciones de dos variables son descartables ya que explican menos del 26% de la variabilidad observada, una cantidad muy cercana al 22% explicada solamente por SC.

La adición de una tercera variable al modelo produjo también resultados inesperados. La mejor combinación resultó la de SC, MT y TI explicando casi el 71% de la variabilidad observada aun cuando tanto MT como TI fueron las tercera y cuarta mejores variables trabajando independientemente. Se observa entonces que la acción de las dos mejores variables, SC y MS, no es aditivo. Aunque la salinidad es la segunda más importante variable, ya que ella sola explica 22% de la variación ob-

**Apéndice 1**  
**Resultados de la opción STEPWISE para encontrar la**  
**cantidad de variaciones explicada por cada variable**  
**así como en sus diferentes combinaciones**

N = 480      Regression Models for Dependent Variable: AG

Number in Model	R-square	Adjusted R-square	C(p)	Variables in Model
1	0.48958558	0.48851777	360.15858	SC
1	0.22084605	0.21921602	800.40648	MS
1	0.17654676	0.17482405	872.97737	TI
1	0.09781341	0.09592599	1002	MT
1	0.00162885	-.00045979	1160	ST
-----				
2	0.66703644	0.66564037	71.45940	SC MT
2	0.62408383	0.62250766	141.82417	SC MS
2	0.56911318	0.56730653	231.87683	SC ST
2	0.54896937	0.54707826	264.87633	SC TI
2	0.26347514	0.26038699	732.57168	MT TI
2	0.24121874	0.23803727	769.03202	MS TI
2	0.22597764	0.22273226	793.99993	MT MS
2	0.22095932	0.21769290	802.22092	MS ST
2	0.20810639	0.20478608	823.27653	MT ST
2	0.20430334	0.20096709	829.50666	TI ST
-----				
3	0.71029932	0.70847348	2.58634	SC MT TI
3	0.69045881	0.68850792	35.08898	SC MT MS
3	0.68140732	0.67939938	49.91709	SC MS ST
3	0.67368058	0.67162394	62.57500	SC MT ST
3	0.66677395	0.66467379	73.88940	SC TI ST
3	0.62409244	0.62172327	143.81006	SC MS TI
3	0.28390931	0.27939613	701.09652	MT TI ST
3	0.26871106	0.26410210	725.99422	MT MS TI
3	0.24789279	0.24315262	760.09862	MS TI ST
3	0.24001056	0.23522071	773.01127	MT MS ST
-----				
4	0.71060597	0.70816897	4.08399	SC MT TI ST
4	0.71030865	0.70786914	4.57106	SC MT MS TI
4	0.69285032	0.69026380	33.17121	SC MS TI ST
4	0.69108473	0.68848334	36.06360	SC MT MS ST
4	0.28392754	0.27789746	703.06665	MT MS TI ST
-----				
5	0.71065724	0.70760510	6.00000	SC MT MS TI ST

servada, su combinación con la clase de tamaño no produjo el mejor modelo de dos variables, el cual resultó ser aquel en él que se usa MT.

La adición de una cuarta variable no mejoró el índice de regresión con respecto al mejor modelo de tres variables. Contrariamente la adición de ST ó MS redujo ligeramente el porcentaje de variación explicada (70.81 y 70.78 respectivamente con respecto a 70.84 en el mejor modelo de 3 variables).

La inclusión de todas las variables estudiadas en esta investigación (5) produjo un modelo que tampoco mejoró la variabilidad explicada por el mejor modelo de tres variables.

Este porcentaje, 70.76, resultó incluso menor que los obtenidos en los dos mejores modelos de cuatro variables.

Si se tomara en cuenta al estadístico C(p), el mejor modelo sería él de tres variables (SC, MT, TI), sin embargo, consideramos que la salinidad debe estar incluida en el modelo debido a su demostrada importancia como factor ecológico en sistemas estuarinos (6, 9, 12) y su evidente papel controlando la tasa de crecimiento de *P. solida* (22% del total de la presente variabilidad). Por ello se escogió como el mejor modelo sin interacción de variables al siguiente:

$$CR = -16.16 - 0.29SC + 0.84MT + 0.01MS + 0.01TI$$

donde CR = Crecimiento absoluto

Este explica 70.78% de la variación observada y deja afuera a la variable ST.

## 2.- Detección de datos fuera de rango (outliers). Modelo Logarítmico.

Una vez escogido el mejor modelo libre de interacciones, se procedió a hacer estudios exploratorios de los datos. El primero de ellos buscó encontrar "outliers", datos que caen fuera del rango normal de expectancia de la línea de regresión y que pueden ser los causantes de la falta de concordancia entre la matriz de datos y la línea de regresión definida por el mejor modelo. Estos outliers son considerados estadísticamente hablando errores experimentales. A este respecto usamos la opción INFLUENCE en SAS que evalúa cada observación independientemente de las otras y reporta, si es o no, un posible dato fuera de rango. Utilizando este procedimiento se determinó que los datos # 1,3-5,11-13,20-22, 25, 29, 31, 37, 46, 47, 64, 67, 104, 113, 115, 124, 148, 160, 437 y 480 (un total de 26) podrían estar fuera de rango. En estos casos, cuando se identifican posibles outliers hay dos alternativas a seguir (2): realizar una transformación o eliminar los outliers. Aplicada cualquiera de las dos opciones se recalcula la cantidad de variación explicada y si se observa una mejoría notable se acepta que la alternativa tomada produjo un mejoramiento del modelo.

A este respecto, se probó primero la transformación logarítmica (ln) que podría reducir la dispersión de la nube de puntos incrementando la cantidad de variabilidad explicada. Sin embargo, el resultado de esta

transformación no produjo mejoras notables. La cantidad de variación explicada contrariamente bajó en .098% en vez de subir. Apesar de esto el modelo logarítmico es presentado en las recomendaciones como una alternativa logística.

Debido a que la transformación logarítmica no llenó las expectativas de mejora del modelo, se optó por probar con la eliminación de los datos fuera de rango. Esta alternativa está basada en el supuesto de que estos outliers pueden representar errores muestrales que no corresponden a valores verdaderos sino a fallas experimentales de la metodología utilizada. Sin embargo tal supuesto no necesariamente es verdadero. Estos datos fuera del rango de expectancia pueden ciertamente representar valores extremos pero correctos que reflejan el efecto de uno ó mas procesos biológicos y/ó ecológicos no evaluados por la presente investigación. El resultado de la eliminación de los 26 posibles outliers encontrados por la opción INFLUENCE tampoco produjo resultados alentadores. La cantidad de variación explicada incrementó en solo 3.77%. Esta cantidad es pequeña si se considera que 4.8% de los datos fueron eliminados. Además, cuando se re-analizaron los datos restantes (454) se encontraron 28 nuevos datos que podrían estar también fuera de rango indicando que la eliminación de los outliers previos tampoco mejoró el modelo.

### 3.- El modelo de respuesta de superficie

El análisis de los residuales,

ploteados por clase de tamaño, mostró la clásica distribución de un modelo al que le podrían faltar términos cuadráticos y las interacciones entre las variables regresoras (2) (figura 3). Para verificar esto se procedió a aplicar un análisis de ausencia de ajuste (opción LACK-OF-FIT) que calcula la significancia de los términos cuadráticos e interacciones (productos cruzados) y un análisis de respuesta de superficie (opción SURFACE RESPONSE). Esta última rutina encontró la ecuación que mejor define la respuesta observada por el crecimiento ante la combinación de los parámetros analizados. Los resultados de este análisis pueden observarse en el apéndice 2.

Efectivamente, al correr el análisis de respuesta de superficie se encontró que los términos de interacción y los términos cuadráticos eran significantes por lo que su inclusión era justificable. Los productos cruzados elevaron en 1.98% la variabilidad explicada y los términos cuadráticos en 5.42%, elevando al modelo completo a 78.8%. Las interacciones de la variable tiempo (TI)(TI\*SC, TI\*MT, TI\*MS) fueron todas significantes no siendo así el caso con la temperatura cuya interacción con la salinidad (MS) fue no significativa. Claramente se observó aquí que ambas variables afectan independientemente el crecimiento de *Polymesoda solida* ya que siendo significativa la acción de cada uno de ellos, su interacción resulta antagónica en casi un 25% de los casos.

Un resultado sorprendente del análisis de superficie fue que, de los

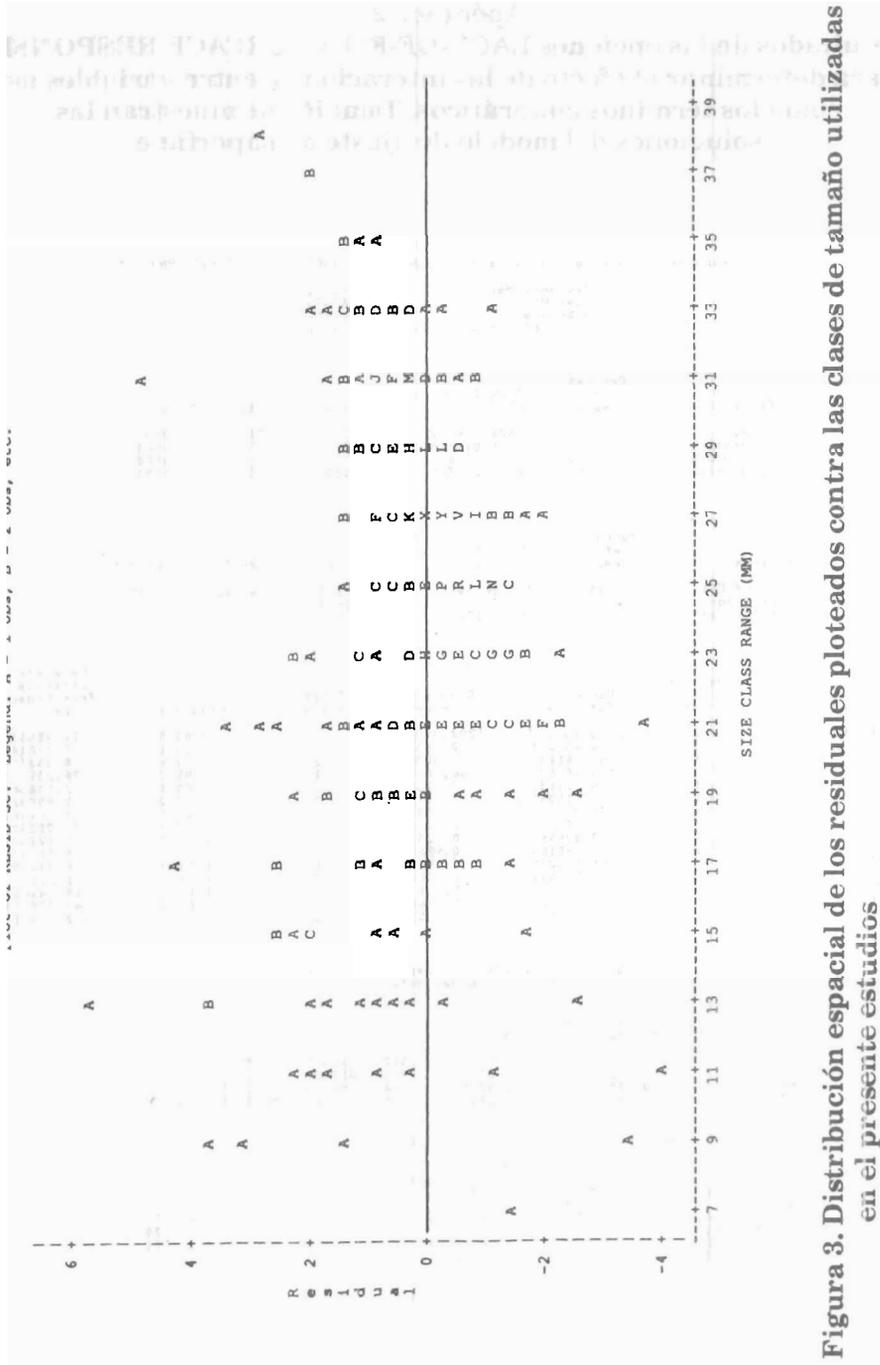


Figura 3. Distribución espacial de los residuales plotados contra las clases de tamaño utilizadas en el presente estudio

## Apéndice 2

### Resultados de las opciones LACK-OF-FIT y SURFACE RESPONSE para determinar el efecto de las interacciones entre variables así como los términos cuadráticos. También se muestran las soluciones del modelo de ajuste de superficie

Response Surface for Variable AG: MEAN GROWTH INCREASE BY CLASS (MM)

Response Mean	2.373521
Root MSE	0.987875
R-Square	0.7880
Coef. of Variation	41.6206

Regression	Degrees of Freedom	Type I Sum of Squares	R-Square	F-Ratio	Prob > F
Linear	4	1528.674292	0.7140	391.6	0.0000
Quadratic	4	116.011669	0.0542	29.719	0.0000
Crossproduct	6	42.453824	0.0198	7.250	0.0000
Total Regress	14	1687.159785	0.7880	123.5	0.0000

Residual	Degrees of Freedom	Sum of Squares	Mean Square	F-Ratio	Prob > F
Lack of Fit	69	201.065301	2.913990	4.566	0.0000
Pure Error	395	252.726463	0.638198		
Total Error	465	453.791764	0.975895		

Parameter	Degrees of Freedom	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob >  T	Parameter Estimate from Coded Data
INTERCEPT	1	-2515.253162	1202.490895	-2.092	0.0370	11.984658
SC	1	-1.232361	0.463561	-2.659	0.0081	-4.268184
MS	1	94.468857	32.300064	2.925	0.0036	0.533540
MT	1	126.265056	66.761425	1.891	0.0592	-26.239251
TI	1	6.501650	2.073805	3.135	0.0018	3.938361
SCXSC	1	0.010368	0.001275	8.130	0.0000	2.490975
MSXMS	1	0.031375	0.009773	3.210	0.0014	1.361667
MTXMS	1	-1.785788	0.369175	-4.837	0.0000	-14.000581
MTXSC	1	0.004940	0.013784	0.358	0.7202	0.122323
MTXMS	1	-1.968164	0.926100	-2.125	0.0341	-8.817976
MTXMT	1	-1.594294	0.909398	-1.753	0.0802	-4.08192
TIXSC	1	0.000581	0.000236	2.460	0.0143	1.215299
TIXMS	1	-0.050389	0.011126	-4.529	0.0000	-19.046360
TIXMT	1	-0.197129	0.066626	-2.959	0.0032	-42.579769
TIXTI	1	-0.000705	0.000155	-4.550	0.0000	-12.854517

Canonical Analysis of Response Surface  
(based on coded data)

Factor	Critical Value		
	Coded	Uncoded	
SC	0.908288	36.578464	SIZE CLASS RANGE (MM)
MS	0.478108	9.238701	MEAN SALINITY (PPT)
MT	0.378654	30.305847	MEAN TEMPERATURE (CELCIUS)
TI	-0.785220	58.995287	TIME INTERVALS MEASURED (DAYS)

Predicted value at stationary point      3.659792

Eigenvalues	Eigenvectors			
	SC	MS	MT	TI
13.544366	-0.025078	0.102041	0.755495	-0.646673
2.514459	0.998850	0.043124	0.017505	-0.011479
-9.358702	-0.035465	0.893093	-0.355652	-0.273201
-35.145638	-0.020279	0.436020	0.549938	0.712070

Stationary point is a saddle point.

valores estimados para los parámetros que incluyen la temperatura (MT) solo su acción junto al tiempo (TI) resultó significativa. Esto coincide con la baja importancia que por sí sola la temperatura tiene explicando la variabilidad observada. Aparentemente la temperatura no es un factor crítico en el crecimiento de la almeja del Lago de Maracaibo. Un importante aporte del análisis de respuesta de superficie realizado son las soluciones para la respuesta óptima de cada variable. El apéndice 2 muestra las soluciones del modelo para cada parámetro estudiado. Es llamativo por ejemplo, que el valor óptimo para que la salinidad produzca el máximo crecimiento es de 9.2 partes por mil, un valor que cae dentro del rango normal de sobrevivencia de esta especie reportado entre 2 y 20 partes por mil (4). Así mismo se observa que el valor crítico para la temperatura (30.3°C) está muy cerca al valor promedio de la temperatura en la parte central y norte de la Cuenca del Lago de Maracaibo, donde mayormente vive *Polymesoda solida* (4), de 28.3 grados centígrados (12). Más llamativos aún son los valores críticos de la clase de tamaño y el intervalo de tiempo de crecimiento. El tamaño crítico de crecimiento, 36.5 mm, constituye el inicio de la fase de menor crecimiento observada en determinaciones de campo (15, 16). *Polymesoda solida* solo crece de 0.5 a 1.5 milímetros cada 6 meses después que sobrepasa los 35 milímetros de longitud valvar. Por su parte el valor crítico para el intervalo de tiempo (TI), 58.9 días, refleja la importancia de la primera fase de

crecimiento acelerado la cual se da en los dos primeros meses de vida de este animal. Durante este tiempo *P. solida* crece más que en cualquier otro momento de su vida, alcanzando hasta 10 milímetros de longitud valvar. Esta cantidad corresponde a casi 1/4 del tamaño máximo alcanzable (45 milímetros de longitud valvar) en toda su vida, que puede ser de hasta 7 años (15). En otras palabras este animal crece en su primer 2.4% de vida (dos primeros meses) más del 22% (10 mm) de su tamaño máximo (45 mm). Evidentemente esta concentración del crecimiento en los primeros dos meses de vida es parte de su estrategia adaptativa (crecer rápido) al ambiente estuarino (9).

Como se observa, las soluciones obtenidas por el análisis de superficie para la ecuación de crecimiento son completamente compatibles con investigaciones previas. La solución general para este modelo de cuatro dimensiones corresponde al de una "silla de caballo" (Saddle Point) indicando que la interacción entre variables no produce un efecto homogéneo sobre el crecimiento. Dicho de otra forma, existen efectos opuestos durante algunas etapas de su vida donde uno ó más parámetros trabajan frenando el efecto positivo de otros.

El presente análisis ha permitido captar ideas adicionales de la biología del crecimiento de *Polymesoda solida* y cuantificar el efecto de parámetros tales como la salinidad, la temperatura del agua y el efecto general del área donde se realizó este estudio (estaciones de muestreo). Así, se encontró que los facto-

res estudiados no explican totalmente la variabilidad presente en el crecimiento de *P. solida* indicando, obviamente, que otros factores no considerados en este estudio fueron dejados afuera. Entre estos factores caben mencionar los siguientes: 1) la cantidad de alimento disponible (materia orgánica disuelta o fitoplancton), 2) Condiciones fisicoquímicas del agua tales como pH, carbonatos e iones importantes para el metabolismo del crecimiento y formación de las valvas (ej. Ca y Mg), 3) densidad poblacional y competencia intraespecífica y, 4) factores genéticos intrínsecos a cada animal. El mejor modelo matemático de crecimiento encontrado, basado en los parámetros estudiados, deja sin explicar cerca del 22% de la variabilidad observada en el crecimiento de *Polymesoda solida*, pero además nos indica

cuan complejo es el proceso en este tipo de organismo. El hecho de que considerando sólo cuatro factores (una minúscula cantidad entre los muchos posibles) sea tan sorprendente y variable el comportamiento del crecimiento de un organismo aparentemente tan simple como el estudiado, muestra cuan peligroso es hacer generalizaciones acerca de procesos como el estudiado aquí (crecimiento). Los hallazgos en *P. solida* no deben generalizar ni siquiera a otras especies del mismo género ya que marcadas diferencias pueden ser encontradas al analizar las interrelaciones ecológicas y tróficas. Un ejemplo de esto es la marcada diferencia que existe en el crecimiento de *Corbicula fluminea* (8, 21) y la especie estudiada aquí a pesar de estar filogenéticamente emparentadas.

## Conclusiones y recomendaciones

Después del análisis hecho, se arribó a la conclusión que el mejor modelo que describe los presentes datos de crecimiento de la almeja estuarina *Polymesoda solida* es el producido por el análisis de superficie. Este modelo, que incluye interacciones entre los distintos parámetros estudiados y términos cuadráticos, explica 78.8% de la variación observada. La ecuación completa luce como sigue:

Evidentemente, este modelo es sumamente complejo y otros mas simples pero con menor grado de predicción pueden proponerse. El modelo obtenido mediante la transformación logarítmica no tiene términos de interacción ni cuadráticos pero explica 70.06% de la variabilidad observada. Esto implica una reducción de 8.74% con respecto al modelo de respuesta de superficie pero también una notable reducción de su comple-

$$CR = -2515.25 - 1.23SC + 126.26MT + 94.47MS + 6.5TI - 0.01SC^2 + 0.03MS*SC - 0.005MS*MT - 1.78MS^2 - 1.59MT^2 + 5.8 \times 10^{-4} TI*SC - 0.19TI*MT - 0.06TI*MS - 0.0007TI^2$$

alidad. El modelo logarítmico quedaría como sigue:

$$\text{Log CR} = -10.2961 - 0.0011\text{SC} \\ + 0.4518\text{MT} - 0.0123\text{MS} \\ + 0.0026\text{TI}$$

Por último, si un modelo más corto fuera requerido, básicamente por razones logísticas, el modelo de la variable biológica, SC, y las dos variables ambientales MT y MS, sería la siguiente opción. Este modelo explica 68.83% de la variación observada. Este modelo luce como sigue:

$$\text{CR} = -7.66 - 0.001\text{SC} + 0.39\text{MT} \\ - 0.09\text{MS}$$

Particularmente no se recomienda utilizar, con fines predictivos, ningún modelo uniparamétrico, debido al bajo porcentaje de variación que independientemente cada uno de ellos explican. Igualmente se recomienda no dejar afuera ni la salinidad ni la temperatura como parámetros ambientales debido a la importancia biológica que ellos tienen en el proceso de crecimiento.

## Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a los integrantes del grupo de trabajo del Proyecto *Polymesoda* sin los cuales no habría sido posible desarrollar el trabajo de campo. También agradecemos a la Dra. Estelle Ruseek, de la Universidad de Maryland, USA, por su ayuda y asesoramiento en el procesamiento de datos. Damos tam-

bién gracias al Profesor Gonzalo Godoy por la lectura crítica de este manuscrito. Esta investigación fue financiada por el Consejo de Desarrollo Científico de la Universidad del Zulia (CONDES) y soportada parcialmente por la Universidad de Maryland, USA.

## Literatura citada

1. Aldridge D. and R. McMahon. 1978. Growth, fecundity, and bioenergetics in a natural population of the Asiatic freshwater clam, *Corbicula manilensis* Philippi, from North central Texas. *Journal of Molluscan Studies* 44:49-70.
2. Drapper N. and H. Smith. 1981. Applied regression analysis. 2nd. Ed., John Wiley and Sons, New York, E.U.A. 709 pp.
3. Foe C. and A. Knight. 1986. A thermal energy budget for juvenile *Corbicula fluminea*. *American Malacological Bulletin*, Special Edition 2:143-150.
4. García Y. J. 1984. Biología y ecología de la almeja *Polymesoda arctata* Deshayes (Bivalvia: Corbiculidae) en el Lago de Maracaibo. Trabajo Especial de Grado. Universidad del Zulia Facultad Experimental de Ciencias, Departamento de Biología. Maracaibo, 128 pp.
5. Lauritsen D. 1986. Assimilation of radiolabeled algae by *Corbicula*. *American Malacological Bulletin*, Special Edition 2:219-222.
6. Mangum C. P. 1976. Respiratory pigments. 320-389. En: Wiley M. (Ed). *Estuarine Processes*, Vol. 1.- Uses, stresses and adaptation to the estuary. Academic Press, New York, E.U.A. 867 pp.
7. Mattice J. S. 1979. Interaction of *Corbicula* sp. with power plants. 119-138. En: Britton J. (Ed) *Proceedings, First International Corbicula Symposium*, Texas Christian University Research Foundation, Fort Worth, Texas, E.U.A. 899 pp.

8. Mattice J. and L. Dye. 1979. Growth of the Asiatic clam. North American Benthology Society, 27th. Annual Meeting, Erie, Pennsylvania, 18-20 Abril.
9. McLusky D. S. 1971. Ecology of Estuaries. Heinemann Educational Books. Ltd, London, 144 pp.
10. McMahon R. F. 1991. Mollusca:Bivalvia. 315-399. En: Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates. Academic Press, New York, E.U.A. 988 pp.
11. Mc Mahon R. F. 1983. Ecology of an invasive pest bivalve, *Corbicula*. 505-561. En: Russell H. (Ed.). The Mollusca. Vol. 6: Ecology. Academic Press, New York, E.U.A. 697 pp.
12. Rodríguez G. 1975. Some aspects of the ecology of tropical estuaries. 313-333. En: Colloy F. & E. Medina (Eds.). Tropical Ecological Systems, Ecological Studies 11, Springer Verlag, New York, E.U.A. 478 pp.
13. Rooke J. and G. Mackie. 1984a. Growth and production of three species of molluscs in six low alkalinity lakes in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 62:1474-1478.
14. Rooke J. and G. Mackie. 1984b. Laboratory studies of the effects of Mollusca on alkalinity of their freshwater environment. *Canadian Journal of Zoology* 62:793-797.
15. Severeyn H. (1988). El ciclo de vida de la almeja *Polymesoda arctata* (Bivalvia:Corbiculidae) en el Lago de Maracaibo. Trabajo de Ascenso. Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, Departamento de Biología, 33 pp., 10 tablas, 2 figs.
16. Severeyn H., Ewald J., García de Severeyn Y., Rodríguez R. y F. Morales. 1986. Estudio de las estrategias reproductivas y adaptativas de la almeja *Polymesoda arctata* en el Lago de Maracaibo. Informe Final, Proyecto de Investigación CONDES- FEC, Universidad del Zulia, Maracaibo, 21 pp., 3 tablas, 7 figs.
17. Sibly R. and P. Calow. 1986. Physiological ecology of animals: an evolutionary approach. Blackwell, London, United Kingdom, 879 pp.
18. Stokes R., Joyce E. and R. Ingle. 1968. Initial observations on a new fishery for the sunray venus clam, *Macrocallista nimbosa* (Solander). Florida Board of Conservation, Marine Research Laboratory, Tech. Ser. # 56, 27 pp.
19. Vermeij G. and E. Dudley. 1985. Distribution of adaptations: a comparison between the functional shell morphology of freshwater and marine pelecypods. 461-478. En: E. Trueman & M. C arke (Eds). The Mollusca. Vol. 10: Evolution. Academic Press, New York, E.U.A. 835 pp.
20. Thorp J. and A. Covich. 1991. Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates. Academic Press, New York, E.U.A, 988 pp.
21. Welch K. and J. Joy. 1984. Growth rates of the asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Muller) in the Kanawha River, West Virginia. *Freshwater Invertebrate Biology* 3(3):139-142.