



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DEPARTAMENTO DE PESQUERÍAS Y BIOLOGÍA MARINA



**EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA ENERGÉTICA Y EL
DESEMPEÑO REPRODUCTIVO Y LARVARIO DEL CALLO
DE HACHA *Atrina maura* (BIVALVIA: PINNIDAE)**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

MARCO ANTONIO ANGEL DAPA

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2015



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 24 del mes de Junio del 2015 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

“EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA ENERGÉTICA Y EL DESEMPEÑO REPRODUCTIVO
Y LARVARIO DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura* (BIVALVIA: PINNIDAE)”

Presentada por el alumno:

ANGEL

DAPA

MARCO ANTONIO

Apellido paterno

materno

nombre(s)

Con registro:

B	1	1	0	2	7	3
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ
Director de Tesis

DR. PEDRO SAUCEDO LASTRA
2º Director de Tesis

DR. BERNARDO SHIRASAGO GERMAN

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 25 del mes junio del año 2015
el (la) que suscribe MC. MARCO ANTONIO ANGEL DAPA alumno(a) del
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
con número de registro B110273 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ y DR. PEDRO SAUCEDO LASTR

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA ENERGÉTICA Y EL DESEMPEÑO REPRODUCTIVO
Y LARVARIO DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura* (BIVALVIA: PINNIDAE)"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: angeldapa@gmail.com - marellam@ipn.mx - psaucedo04@cibnor.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. MARCO ANTONIO ANGEL DAPA

nombre y firma

A mi amada y bella esposa

San, te adoro

*Y a mis amadas y preciosas
hijas Renata y Ale, las adoro*

*Por ser el motor que mueve mi
mundo*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las autoridades del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por todo su apoyo para la realización de mi tesis de doctorado. De la misma forma, agradezco a las autoridades del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) por el apoyo económico brindado en el transcurso de la realización de doctorado a través de una beca. Asimismo, a los proyectos de investigación que brindaron el apoyo económico para la realización de esta tesis: SEP-CONACYT 81249 y SIP 20121594, 20130059, 20140465 y 20150117.

Quiero agradecer de una forma muy especial al Dr. Pedro E. Saucedo Lastra, al Dr. Marcial Arellano Martínez y a la Dra. Bertha Patricia Ceballos Vásquez por haberme guiado y dirigido en el desarrollo de mi tesis, fortaleciendo la misma con todo su conocimiento y experiencia. Por haberme aconsejado y guiado tanto en mi camino profesional, como en el personal. En verdad muchas gracias, ha sido un camino bastante agradable al lado de su compañía.

A los miembros del Comité Revisor: Dr. Bernardo Shirasago Germán, Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas y a la Dra. María Dinorah Herrero Perezrul por todos sus comentarios y sugerencias en el fortalecimiento de esta tesis.

De forma muy especial reconozco al personal de Noroeste Sustentable A.C. y a la cooperativa de pescadores Mangle Cenizo, en particular a Silvia Ramírez Luna, Guillermo Méndez y Hubert Méndez por su valiosa ayuda en la recolección de muestras. A la Biol. Mar. Alma Rosa Rivera Camacho por tener siempre una grata sonrisa y una gran disposición, muchas gracias por tu asesoramiento y amistad. A todo el personal de

Acuacultura Robles, en especial al M. en C. Miguel Robles Mungaray y a la M. en C. Eloisa Robles Rocha, por compartir su experiencia y conocimiento, y por esos buenos ratos de trabajo.

Al C.P. Humberto Ceseña Amador pieza fundamental en el CICIMAR, a cargo del departamento de Servicios Escolares, muchas gracias por habernos brindado gran parte de su tiempo y siempre con un excelente sentido del humor, por su amabilidad y en muchas ocasiones por su paciencia, le agradezco todas sus atenciones.

A la Dra. Carmen Rodríguez Jaramillo (responsable del Laboratorio de Histología e Histoquímica del CIBNOR) y a la técnico María Eulalia Meza Chávez (CIBNOR) por todo su apoyo y sugerencias en el procesamiento de las muestras correspondiente a mi trabajo, así como por su guía a lo largo de toda mi formación profesional, por sus consejos, por su tolerancia, y lo más importante, por su amistad. Muchas gracias.

A toda mi familia no paceña, a mi señor padre, por ser una fuente de inspiración y brindarme todo su apoyo y comprensión, te amo. A su esposa doña Lucy, por estar ahí, por su apoyo y cariño muchas gracias. A mis hermanas y respectivos espositos (Kary y Paco; Gaby y Luber) y a mi hermano Marcos, por brindarme la confianza y el cariño, por alegrarse y compartir conmigo momentos de felicidad y preocuparse en mis momentos difíciles. A todos ustedes los amo y muchas gracias por ser parte de mi vida.

A toda mi familia Paceña, primeramente a mi hermosa esposa Sandra y a mis hermosas hijas Renata y Ale por su compañía, amor y comprensión en todo momento, las amo. A mis suegros, Lety y Paco por todo su cariño, apoyo y consejo (el cual aprecio con mucho cariño). A mis compadritos Xime y Ro, y a mi sobri María Paula, por toda su amistad y cariño. Los amo e igualmente muchas gracias por ser parte de mi vida.

PRODUCTOS DERIVADOS DE LA TESIS

Publicaciones científicas:

Angel-Dapa M.A., M. Arellano-Martínez, B.P. Ceballos-Vázquez, M. Robles-Mungaray, E. Robles-Rocha, M.A. Camacho-Mondragón & P.E. Saucedo*. **REPRODUCTIVE AND LARVAL PERFORMANCE OF THE PEN SHELL *Atrina maura* IN RELATION TO THE ORIGIN AND CONDITION BROODSTOCK.** *Journal of Shellfish Research* 34(2): 1-8. Artículo correspondiente al Capítulo 3 de la presente tesis.

Angel-Dapa M.A., P.E. Saucedo, B.P. Ceballos-Vázquez & M. Arellano-Martínez*. **ENERGY DYNAMICS ASSOCIATED WITH REPRODUCTION OF THE PEN SHELL *Atrina maura* (en preparación).** Artículo correspondiente al Capítulo 1 de la presente tesis.

Angel-Dapa M.A., P.E. Saucedo, B.P. Ceballos-Vázquez & M. Arellano-Martínez*. **EFFECT OF TIDE AND DEPTH IN PHYSIOLOGICAL CONDITION AND SPAWNING OF THE PEN SHELL *Atrina maura* (en preparación).** Artículo correspondiente al Capítulo 2 de la presente tesis.

Participación en congresos

Angel-Dapa M. A. 2012. **EVALUACIÓN DE LA CALIDAD GONÁDICA Y DESEMPEÑO REPRODUCTIVO DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura*.** XII Semana del Posgrado en B.C.S. La Paz, B.C.S. México del 12 al 16 de marzo 2012.

Angel-Dapa M. A. 2013. **IMPORTANCIA DE LA ACUACULTURA Y REPRODUCCIÓN EN MOLUSCOS BIVALVOS EN EL NOROESTE DE MEXICO.** Instituto Cultural José Vasconcelos A.C. La Paz, B.C.S. 15 de abril de 2013.

Angel-Dapa M. A. 2012. **EFFECTO DE LA MAREA EN LOS DESOVES INDUCIDOS EN LABORATORIO DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura*.** XIII Semana del Posgrado en B.C.S. La Paz, B.C.S. México del 15 al 19 de abril 2013.

Angel-Dapa M. A., P.E. Saucedo-Lastra, M. Arellano-Martínez & B.P. Ceballos-Vázquez. 2013. **RENDIMIENTO LARVAL DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura* EN CULTIVO Y SU RELACIÓN CON LA CONDICIÓN DE LOS**

REPRODUCTORES. XIII Congreso del Mar de Cortés y VII Simposio del Mar de Cortés. Ensenada, Baja California del 1 al 4 de octubre de 2013.

Angel-Dapa M. A. 2015. **DESEMPEÑO REPRODUCTIVO Y LARVARIO DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura* EN RELACIÓN CON EL ORIGEN Y CALIDAD DE LOS REPRODUCTORES.** XV Semana del Posgrado en B.C.S. La Paz, B.C.S. México del 12 al 14 de mayo 2015.

INDICE

	Pagina
GLOSARIO	XIII
LISTA DE FIGURAS	XVI
LISTA DE TABLAS	XVIII
RESUMEN	XIX
ABSTRACT	XXI
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Aspectos generales de la reproducción de moluscos bivalvos	4
2.2. Regulación de la reproducción en moluscos bivalvos	6
2.1.1. <i>Factores exógenos</i>	7
2.1.2. <i>Factores endógenos</i>	12
2.2. Ciclos de almacenamiento y utilización de nutrientes	14
2.3. Características ecológicas y biológicas de <i>Atrina maura</i>	17
2.4. Pesquería y cultivo de <i>Atrina maura</i>	20
3. JUSTIFICACIÓN	22
4. OBJETIVOS	24
4.1. Objetivo general	24
4.2. Objetivos específicos	24
Capítulo 1 EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA ENERGÉTICA DE <i>Atrina maura</i> CON RELACIÓN A LA REPRODUCCIÓN	26
RESUMEN	27
INTRODUCCIÓN	28
MATERIAL Y MÉTODOS	29
<i>Recolecta de organismos</i>	29
<i>Ciclo reproductivo e índices morfofisiológicos</i>	30
<i>Análisis bioquímico</i>	31
<i>Análisis estadísticos</i>	32

RESULTADOS	33
<i>Variaciones de la temperatura del mar y concentración de clorofila a</i>	33
<i>Ciclo reproductivo</i>	34
<i>Índices morfofisiológicos</i>	35
<i>Composición bioquímica de los tejidos</i>	38
<i>Gónada</i>	38
<i>Glándula digestiva</i>	41
<i>Músculo aductor</i>	42
<i>Manto</i>	43
<i>Variaciones en la composición bioquímica de tejidos por fases de desarrollo</i>	45
<i>Carbohidratos</i>	45
<i>Proteínas</i>	45
<i>Lípidos</i>	48
<i>Triglicéridos</i>	48
<i>Análisis de las proporciones carbohidratos/proteínas, lípidos/proteínas y carbohidratos/lípidos</i>	51
DISCUSIÓN	53
Capítulo 2 EFECTO DE LA MAREA Y PROFUNDIDAD EN LA MADURACIÓN GONÁDICA DE <i>Atrina maura</i>	61
RESUMEN	62
INTRODUCCIÓN	63
MATERIALES Y MÉTODOS	65
<i>Recolecta de organismos</i>	65
<i>Marco ambiental</i>	66
<i>Fase de desarrollo gonádico e índice de condición general</i>	67
<i>Diámetro de ovocitos y medición del porcentaje de cobertura de las CAG</i>	68
<i>Análisis estadísticos</i>	69
RESULTADOS	70
<i>Efecto de la profundidad</i>	70
<i>Temperatura y seston</i>	70

<i>Frecuencias de las fases de desarrollo gonadal</i>	71
<i>Índice de condición general ICG</i>	72
<i>Frecuencia y ocurrencia de tipos de los diferentes tipos de ovocitos y porcentaje de cobertura de las CAG por profundidad</i>	73
<i>Diámetro de ovocitos posvitelogénicos</i>	74
<i>Efecto del nivel de marea</i>	75
<i>Seston y clorofila a</i>	75
<i>Frecuencia de las fases de desarrollo gonadal</i>	77
<i>Índices de condición general ICG</i>	79
<i>Frecuencia y ocurrencia de tipos de ovocitos y porcentaje de cobertura de las CAG</i>	79
<i>Diámetro de ovocitos posvitelogénicos</i>	81
DISCUSIÓN	82
Capítulo 3 DESEMPEÑO REPRODUCTIVO Y LARVARIO DEL CALLO DE HACHA <i>Atrina maura</i> EN FUNCIÓN DEL ORIGEN Y LA CONDICIÓN DE LOS REPRODUCTORES	89
RESUMEN	90
INTRODUCCIÓN	91
MATERIAL Y MÉTODOS	93
<i>Origen y manejo de los reproductores</i>	93
<i>Indicadores reproductivos y desarrollo larvario</i>	94
<i>Indicadores de la condición de los reproductores</i>	95
<i>Análisis estadísticos</i>	96
RESULTADOS	97
<i>Desempeño reproductivo y su relación con la condición general de los reproductores, fase de marea y profundidad de recolecta</i>	97
<i>Desempeño larvario y su relación con la condición general de los reproductores, fase de marea y profundidad de recolecta</i>	102
DISCUSIÓN	104
6. DISCUSIÓN INTEGRATIVA	108
7. CONCLUSIONES	113

8. BIBLIOGRAFÍA	114
------------------------------	-----

GLOSARIO

Bioquímica: Es una ciencia que estudia la composición química de los seres vivos, especialmente las proteínas, carbohidratos, lípidos y ácidos nucleicos, además de otras pequeñas moléculas presentes en las células y las reacciones químicas que sufren estos compuestos que les permiten obtener energía y generar biomoléculas propias.

Carbohidratos: Los glúcidos, carbohidratos, hidratos de carbono o sacáridos son biomoléculas compuestas por carbono, hidrógeno y oxígeno, cuyas principales funciones en los seres vivos son el prestar energía inmediata y estructural.

Ciclo gonádico: Evento que ocurre dentro de las gónadas en el cual se da la formación de los gametos. En general en un ciclo se presentan la fase vegetativa, de diferenciación celular, madurez, desove y posdesove.

Ciclo reproductivo: Frecuencia de aparición de las diferentes fases de desarrollo gonádico a través del año y que en general es cíclico (anual).

Clorofila *a*: La clorofila *a*, es el pigmento común en todos los organismos que realizan la función fotosintética. Su concentración se utiliza como un estimador de la biomasa fitoplanctónica presente en los sistemas y depende del estado fisiológico de la comunidad así como de su composición específica.

Desove: Expulsión de los gametos por el organismo.

Espermatozoide: Célula haploide que constituye el gameto masculino de los animales, y su función es la formación de un cigoto totipotente al fusionarse su núcleo con el del gameto femenino, fenómeno que dará lugar, posteriormente, al embrión y al feto.

Estrategia reproductiva: Conjunto de tácticas reproductivas que presenta una especie para obtener un éxito reproductivo.

Flujo: El flujo es el proceso de ascenso lento y continuo de las aguas marinas, debido al incremento progresivo de la atracción lunar o solar o de ambas atracciones en el caso de luna nueva y de luna llena.

Folículo: Capa de tejido conectivo que sostiene a las células germinales.

Gametogénesis: Es el proceso de formación de gametos por medio de la meiosis a partir de células germinales. Mediante este proceso, el número de cromosomas que existe en las células germinales se reduce de diploide a haploide, es decir, a la mitad del número de cromosomas que contiene una célula normal de la especie de que se trate.

Gónada: Órgano en el cual tiene lugar el desarrollo de los gametos. Hermafrodita funcional: Condición que presentan los organismos los cuales producen simultáneamente gametos femeninos y masculinos.

Índices morfofisiológico: Indicador cuantitativo de la transferencia y almacenamiento de reservas energéticas. Se establece como la razón del peso húmedo del tejido con respecto al peso húmedo del organismo sin concha.

Larvas: Las larvas son las fases juveniles de los animales con desarrollo indirecto (con metamorfosis) y que tienen una anatomía, fisiología y ecología diferente del adulto

Lípidos: Los lípidos son un conjunto de moléculas orgánicas compuestas principalmente por carbono e hidrógeno y en menor medida oxígeno, aunque también pueden contener fósforo, azufre y nitrógeno. Cumplen funciones diversas en los organismos vivientes, entre ellas la de reserva energética, la estructural y la reguladora.

Marea: La marea es el cambio periódico del nivel del mar producido principalmente por la fuerza de atracción gravitatoria que ejercen el Sol y la Luna sobre la Tierra.

Marea alta o pleamar: Momento en que el agua del mar alcanza su máxima altura dentro del ciclo de las mareas.

Marea baja o bajamar: Momento opuesto, en que el mar alcanza su menor altura.

Ovario: Órgano genital femenino en donde se producen los ovocitos.

Ovocito: Célula sexual femenina en desarrollo que se diferencia durante la ovogénesis. El tamaño del ovocito aumenta conforme va madurando debido a la acumulación de sustancias de reservas energéticas.

Ovogénesis: Proceso de formación de gametos femeninos (ovocitos).

Proteínas: Las proteínas son moléculas formadas por cadenas lineales de aminoácidos. Las proteínas son necesarias para la vida, sobre todo por su función plástica, pero también por sus funciones biorreguladoras y de defensa.

Reabsorción: Proceso mediante el cual los gametos no desovados se reabsorben, dando lugar a atresias. Las células foliculares adquieren propiedades fagocitarias, reabsorbiendo el contenido del ovocito.

Reflujo: el reflujo es el proceso de descenso de las aguas marinas, lento y progresivo, debido a la decadencia de la atracción lunar o solar.

Reproducción: Proceso por el cual se perpetúan las especies.

Seston: Material particulado orgánico e inorgánico que se distribuye en la columna de agua.

Táctica reproductiva: Serie de aspectos fisiológicos y ecológicos cuya finalidad es la reproducción.

Temperatura superficial del mar (TSM): Temperatura medida en el océano dentro de los primeros centímetros de profundidad, que para el caso de los satélites que miden esta característica corresponde al primer milímetro.

Testículo: Órgano reproductor masculino en donde se producen los espermatozoides.

Túbulos: Capa de tejido conectivo que sostiene a las células germinales, las cuales a medida que maduran forman los gametos masculinos.

Vitelo: Material nutritivo de reserva de los ovocitos que se utiliza durante el desarrollo del embrión.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Principales factores que influyen la respuesta reproductiva de los moluscos bivalvos.....	6
Figura 2.- Variaciones temporales de la temperatura del mar y la concentración de clorofila <i>a</i> en la Ensenada de La Paz	34
Figura 3.- Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de <i>Atrina maura</i> y su relación con la temperatura promedio (líneas) en la Ensenada de la Paz.....	35
Figura 4.- Variación temporal de los índices morfofisiológicos de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de La Paz	37
Figura 5.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el ovario de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz	39
Figura 6.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el testículo de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz.....	40
Figura 7.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en la glándula digestiva de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz	42
Figura 8.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos y proteínas en el músculo aductor de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz.....	43
Figura 9.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el manto de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz	44
Figura 10.- Variación de la concentración de carbohidratos por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de La Paz	46
Figura 11.- Variación de la concentración de proteínas por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de La Paz	47
Figura 12.- Variación de la concentración de lípidos por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de La Paz	49
Figura 13.- Variación de la concentración de triglicéridos por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de La Paz	50
Figura 14.- Variación temporal de las proporciones a) carbohidratos/proteínas, b) lípidos/proteínas y c) carbohidratos/lípidos en la gónada de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz.	52

Figura 15.- Variaciones de la temperatura del agua y las concentraciones de seston total, seston orgánico y seston inorgánico por profundidad en Bahía Magdalena	71
Figura 16.- Frecuencias de las diferentes fases de desarrollo gonádico en <i>Atrina maura</i> por profundidad en Bahía Magdalena.....	72
Figura 17.- Variación del índice de condición general de <i>Atrina maura</i> por profundidad en Bahía Magdalena	73
Figura 18.- Variación del diámetro de ovocitos de <i>Atrina maura</i> por profundidad en Bahía Magdalena	75
Figura 19.- Variación en la concentración de seston total, seston inorgánico y seston orgánico por nivel de marea en Bahía Magdalena	76
Figura 20.- Variación en la concentración de clorofila <i>a</i> por nivel de marea en Bahía Magdalena.	77
Figura 21.- Frecuencias de las diferentes fases de desarrollo gonádico de <i>Atrina maura</i> por nivel de marea en Bahía Magdalena.....	78
Figura 22.- Variación del índice de condición general de <i>Atrina maura</i> por nivel de marea en Bahía Magdalena	79
Figura 23.- Variaciones del diámetro de los ovocitos posvitelogénicos de <i>Atrina maura</i> por nivel de marea en Bahía Magdalena.....	81
Figura 24.- Éxito o fracaso en la respuesta al desove en función del ciclo de marea de los reproductores de <i>Atrina maura</i> en la Ensenada de la Paz	98
Figura 25.- Crecimiento absoluto de las larvas de <i>Atrina maura</i> en el sistema de cultivo de reproductores colectados en la Ensenada de la Paz.....	103
Figura 26.- Tasa de supervivencia en el sistema de cultivo de las larvas de <i>Atrina maura</i> colectados en la Ensenada de la Paz.....	104

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Porcentaje (%) de ocurrencia de los diferentes tipos de ovocitos para las fases de madurez y desove de <i>Atrina maura</i> por profundidad en Bahía Magdalena	73
Tabla 2.- .Porcentaje (%) de cobertura de las CAG en los acinos espermáticos de <i>Atrina maura</i> por profundidad en Bahía Magdalena	74
Tabla 3.- Porcentaje de ocurrencia (%) de los diferentes tipos de ovocitos en las fases de madurez y desove de <i>Atrina maura</i> , por nivel de marea en Bahía Magdalena	80
Tabla 4.- Porcentaje (%) de cobertura de las CAG en los acinos espermáticos por tipo de desove de <i>Atrina maura</i> por nivel de marea en Bahía Magdalena.....	81
Tabla 5.- Resumen de las variables ambientales, de la condición general de los reproductores de <i>Atrina maura</i> y su rendimiento reproductivo y larvario. Separados por mes y por profundidad en la Ensenada de la Paz	100
Tabla 6.- Correlación entre indicadores de calidad de <i>Atrina maura</i> y variables ambientales procedentes de la Ensenada de la Paz.....	101

RESUMEN

En el noroeste de México, el callo de hacha *Atrina maura* es una especie de importancia comercial y su pesquería de las más importantes del país, debido a que su músculo aductor (callo) es muy valorado para consumo y puede llegar a alcanzar precios elevados en el mercado nacional. En los últimos años, la fuerte presión pesquera ha ocasionado una sobreexplotación del recurso, ocasionando su casi desaparición en diversos cuerpos de agua de la península de Baja California. A la fecha, en el marco de las actividades de producción en el laboratorio, la etapa de larvicultura es la más delicada e importante en el control de la reproducción en cautiverio. Existen relativamente pocos estudios acerca de los aspectos de zootecnia y cultivo larvario del callo de hacha, lo cual se refleja en los problemas operativos que van desde el fracaso en los desoves inducidos en el laboratorio, hasta los elevados porcentajes de mortalidad en las subsiguientes fases de desarrollo larvario y fijación de semilla. Por lo tanto, el presente estudio estuvo dirigido a generar criterios confiables para estimar la condición fisiológica de los reproductores en diferentes etapas de la temporada natural de maduración, con el fin de predecir la viabilidad de las larvas. La presente tesis se dividió en tres capítulos independientes que integran y relacionan información nueva sobre aspectos de la reproducción y producción de semilla del callo de hacha *A. maura*. El capítulo 1 aborda aspectos sobre el uso y transferencia de energía en organismos silvestres, relacionado la el desarrollo y la maduración gonádica con el marco ambiental (temperatura del agua y concentración de clorofila *a*). Los resultados mostraron que *A. maura* utiliza diferentes procesos de almacenamiento y transferencias de energía, los cuales se relacionan en primer lugar con el gasto energético que sufre la especie por el término del desarrollo de los gametos y el desove, y en segundo lugar, con el sostenimiento de la actividad metabólica durante estrés por condiciones ambientales desfavorables. También, las variaciones de los componentes bioquímicos por fases de desarrollo mostraron diferencias significativas asociadas principalmente al proceso de reabsorción gonádica. En el capítulo 2 se evaluó la respuesta al efecto de la marea y la profundidad de recolecta (5, 10 y 15m) de reproductores silvestres en la maduración gonádica por medio de diversos indicadores reproductivos durante su temporada natural de maduración. La profundidad de residencia, presentó en primer lugar una disminución en la velocidad del desarrollo gonadal, relacionado con el aumento en las frecuencias de madurez (máx. frecuencias a 15 m) y disminución en las frecuencias de desove (máx. frecuencias a 5 m), un aumento en el índice de condición general y en la talla de los ovocitos conforme se incrementó la profundidad. Las variaciones en los indicadores fisiológicos (ICG, porcentaje y tipo de ovocitos presentes y diámetro de ovocitos) en los diferentes niveles de marea confirmaron que los desoves estuvieron influenciados por los movimientos de flujo y refluo de marea, al grado que en los niveles de bajamar y pleamar los organismos en fase de desove presentaron un avance en el proceso de remaduración, con tallas menores de ovocitos posvitelogenéticos (64–64.5 μm). El rango de tallas que presentaron los ovocitos posvitelogenéticos en este estudio fue mayor (37.2–77.2 μm) al reportado para la especie en

Ensenada de La Paz (29.4–56 μm). En el capítulo 3 aborda la relación entre el desempeño reproductivo y larvario en relación con el origen (profundidad, fases del ciclo de las mareas) y el estado fisiológico de los reproductores. Los resultados mostraron una influencia de la marea en la respuesta de desove de éstos, la cual fue de un 40 a un 100% de éxito en reproductores recolectados durante flujo y reflujo de marea, y un 0% en los niveles de pleamar y bajamar. El número y tamaño de los huevos liberados y fertilizados y la supervivencia de larvas fueron mayor en reproductores recolectados a 5-8 m de profundidad, en comparación a aquellos recolectados a <1 m. El número y el tamaño de los huevos liberados y fertilizados, el número de larvas veliger, y la supervivencia y el crecimiento de las larvas fueron significativamente mayores en enero de 2012 cuando se presentaron temperaturas bajas y altas concentraciones de alimento, alto porcentaje de gónadas maduras, alto índice de condición, y bajo índice de rendimiento muscular. Por el contrario, estos indicadores fueron significativamente menores en marzo de 2012, cuando la temperatura se incrementó. El número y el tamaño de los huevos liberados se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila a y negativamente con la temperatura, lo que indica que ambos factores ambientales juegan un papel diferente en la regulación de la reproducción. Al final de los tres capítulos, se hace un análisis integrativo de toda la información obtenida, sugiriéndose algunas aplicaciones para el mejoramiento de los protocolos de manejo enfocados al cultivo de la especie.

ABSTRACT

In northwestern Mexico, the pen shell *Atrina maura* has economic importance and its fishery one of the most lucrative, because its adductor muscle (callo) is valued for human consumption and reaches high prices in the national market. In recent years, the species has been under strong fishing pressure, leading to overexploitation and virtual depletion of natural beds in several water bodies of the Baja California. To date, hatchery-rearing of larvae for commercial production of the species is inconsistent and does not ensure its controlled reproduction. Currently, there are relatively few studies on aspects of animal breeding and larval rearing, which reflects operational problems in spawning induction at the hatchery and high rates of mortality in subsequent stages of larval development and settlement of spat. The present study was aimed to generate reliable criteria of physiological condition of the broodstock (*e.g.* optimum, acceptable and suboptimal) during different stages of the natural breeding season, to predict the viability of cultivated larvae. This thesis was divided into three separate chapters that integrates and relates new information on aspects of reproduction and spat production of the pen shell *A. maura*. Chapter 1 addresses aspects of energy use and transfer in wild individuals, relating data of gonad development and maturation with environmental framework (water temperature and concentration of chlorophyll *a*). The results showed that *A. maura* used different processes for energy storage and allocation, which relate, in first place, to energy expenditure of the species at the end of the process of gamete development and spawning, and secondly, to the sustaining of metabolic activity during stress from unfavorable environmental conditions. Additionally, changes in biochemical components in relation to developmental stages showed significant differences mainly associated with gonad reabsorption processes. Chapter 2 the effect of tide and depth of collection of wild broodstock was evaluated on gonad development and spawning response using various reproductive indicators during its natural breeding season. The depth of residence was related the the process of gonad development, causing an increase in the ripening frequencies (max. frequencies at 15m) and a decrease in the spawning frequencies (max. frequency at 5 m), an increase in general condition index and the size of oocytes as depth increased. Variations in physiological indicators at different levels of tide confirmed that spawning was influenced by rising and falling tides, compared to low and high tides, in which spawning broodstock showed an advancement in the re-ripening process of the gonad, refelected in smaller postvitellogenic oocytes (64-64.5 μm). The size range of postvitellogenic oocytes in this study was higher (37.2-77.2 μm) than that reported for the species in Ensenada de la Paz (29.4-56 μm). In chapter 3, evaluates the relationship between reproductive and larval performance in relation to the origin (depth and phases of the tides) and physiological condition of the broodstock. The results showed an influence of tide on spawning response, which was 40 to 100% successful in broodstock collected during rising and falling tides, and 0% during high and low tide levels. The number and

size of released and fertilized eggs, and overall survival of larvae were greater in broodstock collected at 5-8 m depth, compared to those collected at 1 m. The number and size of released and fertilized eggs, number of veliger larvae, and survival and growth of larvae were significantly higher in January 2012 and correspond to low temperatures, high concentrations of food, high percentages of ripe gonads, high condition index, and low muscle index. Conversely, these indicators were significantly lower in March 2012, when water temperature was increased. The number and size of the released eggs was positively correlated with concentration of chlorophyll a and negatively with water temperature, which indicates that both factors play a different role in regulation of reproduction. We make at the end of the three chapters an integrative analysis of all the information obtained, suggesting some applications to improve management protocols focused on cultivation of the species.

1. INTRODUCCIÓN

En los últimos años, la producción acuícola a nivel mundial se ha incrementado considerablemente como respuesta a las necesidades cada vez mayores de alimento (FAO, 2012), siendo considerada ésta todavía como la mejor alternativa para incrementar la producción de organismos (Góngora-Gómez *et al.*, 2011). Incluso, la acuicultura se ha considerado también como una alternativa a corto plazo para fomentar el repoblamiento de bancos naturales de ciertas especies en zonas que han sido afectadas por la sobreexplotación y el mal manejo de los recursos (Avilés-Quevedo & Vázquez-Hurtado, 2005).

Dentro del campo de la acuicultura, y concretamente de la maricultura, existen en el litoral del Pacífico mexicano más de diez especies de moluscos bivalvos de importancia comercial que son sometidas a diferentes actividades de cultivo (Maeda-Martínez, 2008). Entre estas se encuentran la almeja catarina (*Argopecten ventricosus*), la almeja voladora (*Pecten zic zac*), la almeja mano de león (*Nodipecten subnudosus*), las almejas blanca (*Megapitaria aurantiaca*) y chocolate (*M. squalida*), la almeja pata de mula (*Anadara* spp.), las ostras perleras *Pinctada mazatlanica* (madreperla) y *Pteria sterna* (concha nácar), el callo de hacha (*Atrina maura* y *Pinna rugosa*), entre otras. Dentro de la familia Pinnidae en particular, el Pacífico mexicano cuenta con cinco especies de importancia comercial, incluyendo a *A. tuberculosa* (Sowerby, 1935), *P. rugosa* (Sowerby, 1935), *A. oldroydii* (Sowerby, 1835), *A. texta* (Sowerby, 1835) y *A. maura* (Sowerby, 1835); esta última conocida comúnmente como hacha china o hacha de riñón (Ahumada-Sempoal *et al.*, 2002).

En el noroeste de México, la pesquería de *A. maura* representa una de las más importantes, debido principalmente a que su músculo aductor (callo) es grande, con una textura suave y sabor muy apreciado, por lo que alcanza precios elevados dentro del mercado nacional, superando los \$210.00 por kilogramo (Camacho-Mondragón *et al.*, 2008). Sin embargo, en los últimos años la especie ha estado sometida a una fuerte presión pesquera, ocasionando una sobreexplotación del recurso lo que provocó su agotamiento y casi total desaparición en diversos cuerpos de agua de la península de Baja California (Maeda-Martínez, 2008).

Debido a lo anterior, algunas instituciones científicas del noroeste de México (Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Universidad Autónoma de B.C.S.), empresas de producción (Centro Reproductor de Especies Marinas-Sonora, Acuacultura Robles-La Paz, B.C.S.), organizaciones privadas (Noroeste Sustentable) y cooperativas de pescadores locales (Mangle Cenizo y Pescadores Unidos del Manglito) han dirigido esfuerzos al desarrollo de las tecnologías para el cultivo y recuperación gradual de las poblaciones de *A. maura*. En materia de investigación científica, se ha incidido de forma particular en la elucidación de aspectos referentes a su biología reproductiva y producción de semilla en laboratorio (Leyva-Valencia *et al.*, 2001; Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001; Enríquez-Díaz *et al.*, 2003, Lora-Vilchis *et al.*, 2004; Rodríguez-Jaramillo, 2004; Barrios-Ruíz, 2005; Ángel-Pérez *et al.*, 2007; Angel-Dapa *et al.*, 2010; Camacho-Mondragón *et al.*, 2012; Camacho-Mondragón *et al.*, 2014a y 2014b), y en menor grado, en la respuesta inmune de larvas y semillas expuestas a diferentes cepas de bacterias patógenas (Luna-González *et al.*, 2002; Luna-González *et al.*, 2003). Sin embargo, a pesar de los resultados satisfactorios que

se han obtenido, son aún muchos los aspectos en los que es necesario profundizar para optimizar las tecnologías y alcanzar los niveles de producción que demandan los mercados regionales y nacionales. Asimismo, aún complementar los aspectos básicos, como los relacionados con la estrategia reproductiva, es decir, el modo en que se almacenan y utilizan la energía para el sustento de su reproducción.

En el marco de las actividades de la reproducción en cautiverio de callo de hacha en el laboratorio, la etapa de larvicultura es la más delicada para la producción de semilla. Dado que existen a la fecha relativamente pocos estudios acerca de la relación entre los aspectos de zootecnia y cultivo larvario, existen constantes problemas operativos que van desde el fracaso en los desoves inducidos en el laboratorio, hasta los elevados porcentajes de mortalidad en las subsiguientes fases de desarrollo larvario y fijación de semilla. Dichos problemas se reflejan en pérdidas económicas considerables, lo cual afecta la continuidad del proceso productivo. Como parte de esta problemática, se desconoce casi por completo como la calidad de las gónadas (gametos) tiene un efecto determinante en la viabilidad de las larvas cultivadas en laboratorio hasta la etapa de fijación de semilla. A su vez, existe la necesidad de conocer la forma en la que ambos aspectos (calidad de gametos y viabilidad larvaria) se correlacionan con el marco ambiental, no solo con la temperatura del agua y disponibilidad de alimento, sino con factores exógenos que no han sido estudiados para la especie, como son el ciclo de marea y profundidad de residencia y que influyen también en la dinámica reproductiva.

El presente estudio estuvo dirigido a generar una mayor información acerca de los ciclos de almacenamiento y utilización de reservas, así como de la relación de las variables ambientales asociadas a los diferentes procesos fisiológicos relacionados con la

reproducción de *A. maura*. De igual forma, la obtención de criterios confiables para evaluar la condición fisiológica de los reproductores (*e.g.* óptima, aceptable, sub-óptima) en diferentes etapas de la temporada natural de maduración, con el fin de predecir el vigor y la viabilidad de las larvas. Los resultados contribuyen a la optimización de los protocolos de manejo y reproducción controlada de la especie, lo que permitirá asegurar la producción controlada de semilla en laboratorio. Esto a su vez es relevante si se toma en cuenta que existe un creciente interés por parte de organizaciones privadas y públicas por el desarrollo del cultivo de callo de hacha en el estado de B.C.S.

2. ANTECEDENTES

2.1. Aspectos generales de la reproducción de moluscos bivalvos

El sistema reproductivo de los moluscos bivalvos es simple y su gónada se encuentra situada en la región dorsal del animal. Macroscópicamente, son estructuras glandulares anastomosadas y no corresponden generalmente a un órgano discreto como en los miembros de la familia Pectinidae (almejas hermafroditas), sino en un tejido gonádico que se desarrolla como parte de la masa visceral, fusionada con la glándula digestiva (Saucedo & Southgate, 2008). A nivel microscópico, la gónada está compuesta de túbulos ramificados, que en su línea epitelial dan origen a los gametos (Gosling, 2004). Dichos túbulos se unen para formar conductos que desembocan en conductos más grandes que finalmente terminan en un gonoducto corto (Giese & Pearse, 1974). En los bivalvos primitivos, dicho gonoducto se abre en los nefridios (riñones), donde los ovocitos y espermatozoides salen a la cavidad del manto a través de la abertura del nefridioporo (Giese & Pearse, 1974; Bayne, 1976). En la mayoría de los bivalvos más avanzados

evolutivamente, los gonoductos ya no se encuentran asociados a los nefridios, pero se abren a través de poros independientes dentro de la cavidad del manto cerca del nefridioporo (MacDonald & Thompson, 1985). La fertilización es externa y los gametos son liberados al medio a través de la abertura exhalante del manto, excepto en el caso de las ostras y almejas de agua dulce, donde muchas especies almacenan los huevos fertilizados dentro de la cavidad del manto (Gosling, 2004). Una vez fertilizados los gametos en el medio, el proceso de división celular se da en las primeras cinco horas, a partir del cual se da la primera larva ciliar y a la hora sexta, una larva ciliar avanzada; nueve horas y media después de la fertilización, se presenta la primera larva trocófora y 17 horas y media posterior se encuentra la transición entre la larva trocófora y la larva D (Niebla-Larreta, 2006). El desarrollo larvario posterior se puede ampliar en función de las condiciones ambientales (temperatura y alimentación), y de manejo (densidad de cultivo), por un periodo de hasta 22 días, al término del cual, se puede constatar la existencia de una mancha ocular y un pie funcional con el cual la larva puede reptar (Mazón-Suastegui, 2005). A partir de este momento las larvas pediveliger oculadas (maduras o competentes), se asientan sobre el fondo y se fijan temporalmente a un substrato para iniciar su metamorfosis (Avilés-Quevedo, 1990; Mazón-Suastegui, 2005). Mediante este proceso natural, concluye la etapa de desarrollo larvario pelágico y los organismos sufren profundos cambios anatómicos y morfológicos, incrementan su tamaño y adquieren progresivamente la forma y apariencia del estadio juvenil y posteriormente crecen hasta que finalmente se convierten en adultos (Avilés-Quevedo, 1990; Mazón-Suastegui, 2005).

2.2. Regulación de la reproducción en moluscos bivalvos

La reproducción de los bivalvos marinos se encuentra regulada por una compleja interacción de factores exógenos y endógenos, las cuales dependen de la distribución geográfica (latitudinal) y hábitat particular que cada especie ocupa (Giese & Pearse, 1974) (Fig. 1). Por lo tanto, en coordinación con los procesos fisiológicos y los eventos reproductivos, la actividad neuroendócrina juega un papel muy importante en la producción de neurosecreciones que generan una respuesta reproductiva de acuerdo a ciertas condiciones ambientales (Román *et al.*, 2001). Sin embargo, la regulación neuroendócrina de la gametogénesis no ha sido bien estudiada en moluscos bivalvos, y la presencia de ciertas hormonas o neurosecreciones no ha sido confirmada aún en los moluscos bivalvos (Mathieu & Lubet, 1993).

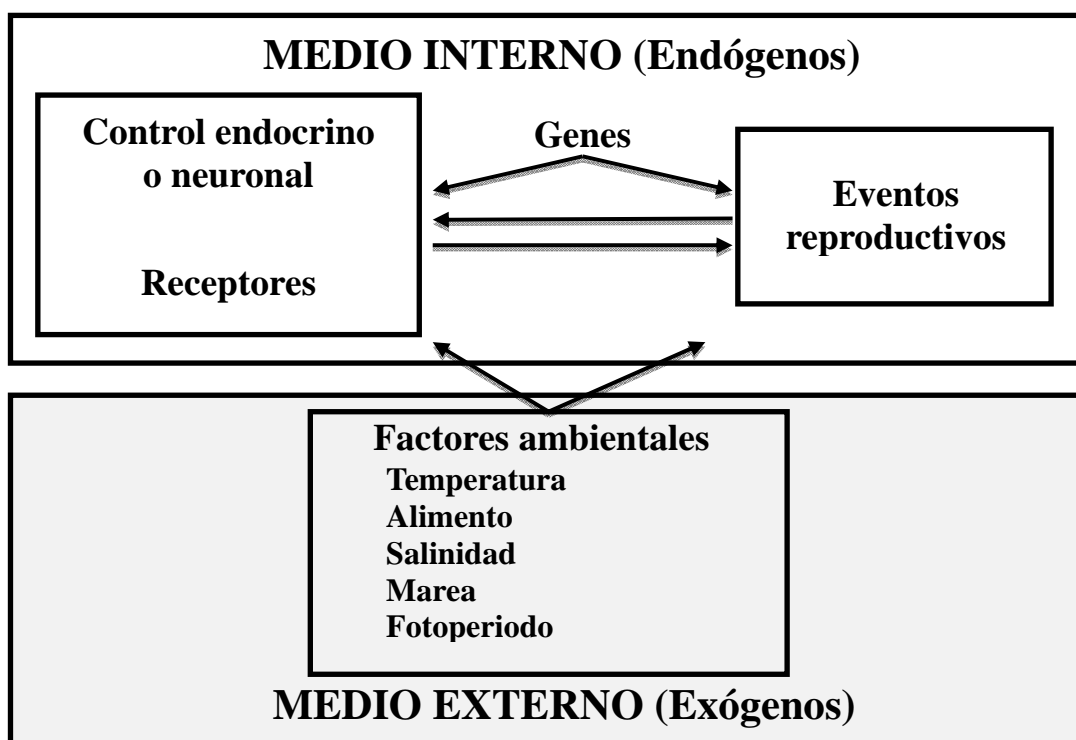


Figura 1.- Principales factores que influyen la respuesta reproductiva de los moluscos bivalvos (Modificado de Arellano-Martínez 2005)

2.1.1. Factores exógenos

En los moluscos bivalvos que presentan una amplia distribución geográfica, se ha observado que pueden presentar variaciones en sus eventos reproductivos, ocasionadas como una respuesta adaptativa a determinado microambiente (Sastry, 1970). Por ejemplo, los organismos procedentes de ambientes templados y subtropicales se encuentran adaptados a una fuerte estacionalidad (variaciones amplias en la temperatura del agua y disponibilidad de alimento), por lo que maximizan su actividad reproductiva durante cortas temporadas del año (de uno a tres meses), denominados picos reproductivos y de desove (MacDonald & Thompson, 1985). Estos organismos poseen en consecuencia tasas de fecundidad muy altas porque los gametos son liberados masivamente al medio en cada pico de desove (Giese & Pearse, 1974; Bayne, 1976; MacDonald & Thompson, 1985). Estos picos suelen manifestarse mediante algunos cambios marcados de diversos factores exógenos, como lo son la temperatura del agua, la disponibilidad del alimento, pH, salinidad, fotoperiodo, marea, etc. Por el contrario, las especies de distribución tropical no están expuestas a una fuerte estacionalidad, por lo que poseen tasas de fecundidad bajas y liberan sus gametos al medio de forma parcial a lo largo de varios picos de desove (Saucedo & Southgate, 2008).

Durante la reproducción, se ha observado que la temperatura del agua actúa de dos maneras principales, la primera de ellas, como un disparador o sincronizador de eventos reproductivos, estimulando la activación de gametos, así como su desarrollo, maduración final, y liberación al medio durante los desoves (Sastry, 1968; Barber & Blake, 1983). La segunda manera de acción es como un modulador de la estacionalidad de los eventos reproductivos, es decir, organismos de la misma especie ubicados en diferentes localidades

o poblaciones pueden llegar a presentar diferencias en sus procesos reproductivos (Epp *et al.*, 1998; Barber & Blake, 2006; Arellano-Martínez *et al.*, 2011; Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). Un ejemplo de lo anterior se observa en la almeja del Atlántico *A. irradians* situada en la zona norte de su distribución a lo largo del Océano Atlántico, donde el proceso de desove aparece después de un incremento de temperatura (Satry, 1970), mientras que en la parte sur de su distribución el desove ocurre después de un descenso de la temperatura (Barber & Blake, 1983). Se ha observado también que en diversas poblaciones de la misma especie separadas geográficamente, la temperatura modula los eventos reproductivos de manera opuesta, ya sea que en una zona el disparador de la gametogénesis puede ser el aumento de la temperatura, mientras que en otra zona el disparador es un descenso de esta variable (Satry, 1979; Barber & Blake, 1983). A su vez, se reporta que la temperatura del agua regula la transferencia de nutrientes desde los tejidos somáticos hacia la gónada para modular los diversos eventos reproductivos, como la diferenciación sexual, el crecimiento, maduración y liberación de los gametos, así como la reabsorción de los nutrientes (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001; Saucedo *et al.*, 2002a; Saucedo *et al.*, 2002 b; Camacho-Mondragón *et al.*, 2008; Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2008; Arellano-Martínez *et al.*, 2011).

En lo referente a la disponibilidad del alimento, se ha documentado en algunas especies de bivalvos que habitan en ambientes donde la temperatura es continuamente baja, que variaciones en la productividad primaria no juegan un papel importante en su reproducción (Thompson, 1977; Brown & Guerra, 1980; Bayne & Newell, 1983; Gabbott, 1983; Jaramillo, 1993). Por el contrario, en lugares donde el sedimento en suspensión aumenta, las estrategias reproductivas de los bivalvos cambian, incluso llegando a ser una

limitante para la supervivencia de las especies (Aucoin & Himmelman, 2010). En algunas áreas de Japón y de Estados Unidos, se han asociado las máximas concentraciones de nutrientes disponibles como alimento, con los periodos de máxima madurez (Perdue *et al.*, 1981). Por otra parte, también se ha demostrado que tanto la calidad como la cantidad de alimento disponible influyen en la tasa de crecimiento, reproducción y fecundidad de los organismos filtradores (Bayne & Winddow, 1978; Newell & Bayne, 1980; Berg & Newell, 1986). De igual manera, la relación entre la abundancia de alimento y desarrollo gonadal puede variar entre poblaciones de la misma especie en diferentes sitios (Barber & Blake, 2006). En este sentido, el periodo de gametogénesis de *A. irradians* coincide con los incrementos en la concentración de fitoplancton (Sastry, 1968). Sin embargo, para la misma especie, pero en una localidad de diferente latitud, el desarrollo gonadal no presenta una relación evidente con la disponibilidad de alimento (Satry, 1970).

Se ha comprobado que tanto la temperatura del agua, como la disponibilidad de alimento, pueden interactuar en el ciclo reproductivo de algunas especies. Así, por ejemplo, en la almeja voladora *Euvola ziczac* el desarrollo gonádico tiene lugar solo cuando existe una alta disponibilidad de alimento, mientras que el desove ocurre una vez que se presentan condiciones de temperatura baja. Sin embargo, en el segundo periodo gametogénico, la temperatura es alta y es probable que el fitoplancton sea el principal modulador del desove (Brea, 1986). Por otro lado, la almeja mano de león *N. nodosus* presenta también dos periodos reproductivos en el Golfo de Cariaco, Venezuela, el primero que ocurre cuando hay una alta disponibilidad de alimento y bajas temperaturas, y el segundo cuando hay una baja disponibilidad de alimento y altas temperaturas (Ferraz-Reyes, 1987; Lodeiros *et al.*, 1998).

En moluscos bivalvos, existen pocos estudios que han analizado el efecto de otro tipo de señales exógenas que pueden ejercer un efecto en los procesos reproductivos. Por ejemplo, se ha reportado que la profundidad a la que se encuentran algunas poblaciones o sistemas de cultivo ejercen un papel decisivo en el volumen que ocupa la gónada en la masa visceral, así como en la duración de la gametogénesis y el número de picos de desove que se presentan (Gosling, 2004; Ngo *et al.*, 2006; Iglesias *et al.*, 2012). También existe un cierto efecto de la profundidad asociado a las variaciones en la temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento y cantidad de luz en la columna de agua (Iglesias *et al.*, 2012). Dicha influencia, se ha observado de manera muy evidente en algunas especies de moluscos bivalvos, las cuales son cultivadas en el medio y causan diferencias significativas en algunos indicadores fisiológicos, como el índice de condición general calculado para diferentes profundidades (MacDonald & Thompson, 1985; Barber *et al.*, 1988; Schmitzer *et al.*, 1991).

Por otro lado, los ciclos de marea ejercen un efecto importante en el tamaño de las gónadas, cantidad de gametos liberados y sincronía en los procesos gametogénicos (Borrero, 1987; Schmitzer *et al.*, 1991; Nishida *et al.*, 2006). Se ha reportado que algunos organismos que se encuentran ubicados en zonas intermareales, o en zonas con grandes variaciones de nivel de marea, presentan variaciones en sus patrones reproductivos (Borrero, 1987; Nishida *et al.*, 2006). Estas variaciones se encuentran relacionadas a su vez con la disponibilidad de alimento, la cual puede depender del flujo o reflujos de marea. En otros casos, se ha observado que algunas especies utilizan los movimientos máximos de flujo y reflujos de la marea para la dispersión de su progenie, regulando con esto los desoves o liberación larvaria (Christy, 2003). En la Ensenada de La Paz, B.C.S., por ejemplo, A.

maura incrementa su capacidad de filtración y crece significativamente más a flujos altos (12 cm/seg), los cuales simulan la subida y bajada de la marea, en comparación con los flujos bajos (3 cm/seg) que simulan la pleamar y bajamar (Arrieche *et al.*, 2010).

Por otro lado, aunque son pocos los estudios que han relacionado la salinidad y el fotoperiodo con los ciclos reproductivos, se ha encontrado, por ejemplo, que la salinidad no parece influir en el ciclo reproductivo de *A. ventricosus* (Luna-González *et al.*, 2000). Sin embargo, el tiempo de proliferación gonadal de *Ruditapes decussatus* en la costa Atlántica de Marruecos está relacionado principalmente con la variación interanual de la salinidad (Shafee & Daodi, 1991). También en el caso de *Mimachlamys gloriosa*, Lefort (1992) observó que las variaciones de salinidad son más efectivas que las fluctuaciones de temperatura para inducir el desove en condiciones de laboratorio.

Por su parte, se ha visto que el fotoperiodo puede funcionar como sincronizador para la maduración de los gametos, ya que no varía año con año para la misma latitud, y en la misma época del año (Mackie, 1984). En *P. maximus*, el fotoperiodo regula la cinética del crecimiento de los ovocitos (Paulet & Boucher, 1991) y la gametogénesis se ve acelerada en fotoperiodos que aumentan progresivamente las horas de luz (Devauchelle & Mingant, 1991). Villalejo-Fuerte & Ochoa-Báez (1993) encontraron que en *A. ventricosus*, la sincronización del desarrollo gametogénico y la madurez ocurren en función del tiempo de iluminación. Duinker *et al.* (1999) observaron, bajo condiciones de laboratorio, que el fotoperiodo afecta favorablemente el inicio de la remaduración de la gónada de *P. maximus*. Saout *et al.* (1999) reportan efectos de regímenes combinados de fotoperiodo y temperatura sobre la localización de la energía y gametogénesis de *Placopecten magellanicus*.

2.1.2. Factores endógenos

Al hablar de factores endógenos, se deben de considerar a aquellos inherentes a la biología de la especie, como la genética misma así como los relacionados con la regulación de las funciones internas del organismo (Martínez-Guzmán, 2008). Dichos factores, son los que determinan la respuesta del organismo mediante sistemas funcionales y autorregulados con mecanismos adaptativos a las condiciones imperantes en el medio que los rodea. Dichos mensajes o “señales” son enviados a través de moléculas biológicamente activas, las cuales son secretadas por el sistema nervioso en el fluido intersticial y enviadas hasta un tejido ó célula cuya función será regulada (Campbell *et al.*, 2000). Este tipo de señales o mensajeros son de dos tipos principalmente, hormonas y/ó neurotransmisores, donde la respuesta generada a estos mensajero se divide en tres elementos básicos: el receptor, un elemento transductor y el elemento efector o amplificador el cual originará una respuesta a nivel intracelular (Martínez-Guzmán, 2008). Al producirse la interacción con el receptor, se inicia una respuesta celular, traduciendo la información a un sistema enzimático que genera un segundo mensajero intracelular, el cual puede regular la actividad de las proteínas (enzimas u otras) y afectar así funciones celulares específicas del organismo (Román *et al.*, 2001).

Estos segundos mensajeros son conocidos como los nucleótidos cíclicos (Adenosín Monofosfato Cíclico [cAMP] y Guanosín Monofosfato Cíclico [cGMP]), el ion calcio, las prostaglandinas, el inositol trifosfato y el diacilglicerol (Reza-Sánchez, 2009). Ahora bien, dado que no existen órganos endócrinos diferenciados en los moluscos, se ha colocado al sistema nervioso como principal actor, participando en la regulación central de la función reproductiva. Se sabe que el tejido nervioso mantiene el control y la regulación a través de

compuestos biológicamente activos (Matsutani, 1990). Estas moléculas, de diferentes estructuras químicas, además de cumplir su función en la transmisión de impulsos nerviosos estarían regulando funciones de otra naturaleza, una de las cuales sería la reproducción (Román *et al.*, 2001).

Otras neurohormonas que son producidas por los ganglios nerviosos (cerebral, visceral o pedal), incluyen a los neuropéptidos y las neurosecreciones aminérgicas (dopamina, noradrenalina, serotonina). El efecto estimulante de las neurohormonas en la maduración sexual fue demostrado en moluscos bivalvos, tales como *Mytilus edulis* (Mathieu *et al.*, 1991) y *C. gigas* (Pazos & Mathieu, 1999). Las neurohormonas activan la multiplicación de gametos y la vitelogénesis, y controlan los mecanismos de almacenamiento de energía y los procesos de desove (Mathieu, 1994). Los moluscos, a su vez, son capaces de sintetizar hormonas esteroides (andrógenos, estrógenos, glucocorticoides, etc.) como las presentes en los vertebrados, con papeles fisiológicos específicos. Algunos han resaltado los efectos de los esteroides en la diferenciación sexual, crecimiento gonádico, gametogénesis, producción de huevos y fertilidad en moluscos, sugiriendo con esto diferentes papeles en la reproducción (Pazos & Mathieu, 1999; Wang & Croll, 2006). Perceptiblemente, algunos efectos pueden parecer contradictorios; se ha reportado, por ejemplo, que una inyección de estradiol induce la reversión sexual de machos a hembras en *C. gigas* (Mori *et al.*, 1969), mientras que incrementa la proporción de machos con respecto a las hembras en *P. magellanicus* (Wang & Croll, 2004).

Stefano & Catapane (1979) mostraron que concentraciones máximas de serotonina se encuentran asociadas al momento de la madurez gonadal en moluscos. Además de la serotonina, otras aminas pueden estar involucradas también en los procesos fisiológicos

asociados con el desove. Por ejemplo, Osada *et al.* (1987) reportaron que existe un incremento significativo en el nivel de dopamina durante el desove en *M. edulis*, *Patinopecten yessoensis* y *C. gigas*.

2.2. Ciclos de almacenamiento y utilización de nutrientes

Durante las últimas tres décadas se ha recabado información suficiente para establecer que los bivalvos marinos presentan ciclos de almacenamiento y utilización de energía, los cuales se encuentran estrechamente relacionados con los ciclos reproductivos, y estos a su vez, con las variaciones en los factores ambientales (Sastry & Blake, 1971; Ansell, 1974; Giese & Pearse, 1974; Bayne, 1976; Gabbott, 1976, Barber & Blake, 1981; Robinson *et al.*, 1981; Gabbott, 1983; Epp *et al.*, 1988; Couturier & Newkirk, 1991; Racotta *et al.*, 2003). La mayoría de las especies tienen la capacidad de almacenar reservas nutritivas en sus tejidos corporales durante periodos de elevado suministro de alimento, las cuales son movilizadas durante momentos de escasez alimenticia, decremento en las tasas de alimentación, y/o elevadas demandas de energía (Barber & Blake, 1981; Epp *et al.*, 1988; Barber & Blake, 1991; Mathieu & Lubet, 1993).

La energía es generalmente almacenada en uno o más componentes corporales en forma de sustratos de carbohidratos, proteínas o lípidos cuando el alimento ingerido excede los requerimientos básicos de mantenimiento (Barber & Blake, 1985, 1991; Couturier & Newkirk, 1991; Martínez, 1991; Pazos *et al.*, 1997). La gametogénesis, en particular, representa un período de alta demanda de energía; además, en muchos bivalvos el crecimiento y el desarrollo gonadal suceden de manera simultánea. Por lo tanto, en este período los costos energéticos, tanto de mantenimiento como de la producción de gametos,

deben ser satisfechos por el consumo de alimento, las reservas nutricias o una combinación de ambas (Zandee *et al.*, 1980; Barber & Blake, 1991; Mathieu & Lubet, 1993).

Como se mencionó, en varias de las especies de bivalvos, los ciclos reproductivos se encuentran acoplados con los ciclos de almacenamiento y utilización de energía de los diferentes tejidos, pero éstos varían en relación con factores endógenos y exógenos entre especies, e incluso entre poblaciones de la misma especie (Epp *et al.*, 1988; Barber & Blake, 1991). Así, los tejidos de almacenamiento de energía de estos organismos se encuentran sujetos a variaciones estacionales, tanto en su composición bioquímica, como en su estructura celular, y por lo general en relación con el ciclo sexual. La función de los tejidos de reserva puede ser dividida en tres distintas fases: (1) una fase de almacenamiento de nutrientes, (2) una fase de movilización de éstos, y (3) una fase de reciclamiento de energía. Los mecanismos involucrados en estas tres fases, así como la naturaleza bioquímica del material almacenado, varían también entre las especies y entre poblaciones de una misma especie (Mathieu & Lubet, 1993). Además de la utilización directa y movilización de los principales componentes para satisfacer la demanda metabólica y estructural, se dan procesos de transformación y síntesis de estos metabolitos, como es el caso de la lipogénesis a partir de carbohidratos (glucógeno) del músculo (Gabbott, 1975, Racotta *et al.*, 1998).

Entre los tejidos de almacenamiento se ha mencionado en reiteradas ocasiones que el músculo aductor es el órgano más importante en cuanto al almacenamiento de glucógeno y proteína, mientras que la glándula digestiva funciona como sitio de almacenamiento de lípidos (Barber & Blake, 1991; Racotta *et al.*, 1998). Igualmente, se ha sugerido que el manto puede jugar también un rol secundario como tejido de reserva en algunos bivalvos

(Bayne, 1976; Gabbott, 1983; Gabbott & Peek, 1991). En términos de almacenamiento de nutrientes, en la mayoría de los bivalvos, el rol de los carbohidratos es predominante en relación al suministro inmediato de energía destinada a la reproducción. El almacenamiento de proteínas es importante también, particularmente para la construcción del vitelo durante la ovogénesis (Mackie, 1984). En relación a los lípidos, se sabe que tienen importantes funciones, no únicamente como elementos estructurales de las membranas celulares, sino también como metabolitos de importancia que contribuyen a la viabilidad de los gametos y el éxito de las subsiguientes etapas del desarrollo embrionario y larvario de las especies (Gallager & Mann, 1986; Gallager *et al.*, 1986). Igualmente, los lípidos juegan un rol preponderante en la formación del vitelo durante la ovogénesis y actúan como precursores en la síntesis de hormonas. Por estos motivos, los lípidos han sido utilizados en diversas ocasiones como indicadores de la calidad de los huevos (Racotta *et al.*, 2003; Rodríguez-Jaramillo, 2004; Gómez-Robles *et al.*, 2005; Angel-Dapa *et al.*, 2010; Racotta *et al.*, 2008). Tomando en cuenta la composición específica de los lípidos, se ha demostrado que los triglicéridos funcionan como lípidos de reserva debido a que contienen ácidos grasos que generalmente se encuentran saturados o reducidos y contienen gran cantidad de energía en sus dobles enlaces (Soudant *et al.*, 1996).

Bayne (1976) propone una clasificación para los moluscos bivalvos en relación a las estrategias para la obtención y utilización de la energía para la reproducción, la cual resulta útil para comprender el proceso de manera general. De acuerdo con el citado autor, las especies “oportunistas” son aquellas que utilizan, para la formación de las gónadas, energía obtenida recientemente del alimento, mientras que las especies conservadoras son aquellas que producen sus gónadas a costa de los componentes bioquímicos almacenados en los

principales tejidos, energía previamente almacenada durante los períodos de elevado suministro de alimento.

2.3. Características ecológicas y biológicas de *Atrina maura*

La taxonomía de *A. maura*, según Brusca & Brusca (2002) es:

Phylum: Mollusca (Linnaeus, 1758)

Clase: Bivalvia

Subclase: Lamellibranchia

Orden: Anisomyaria

Familia: Pinnidae

Género: *Atrina*

Especie: *Atrina maura* (Sowerby, 1835)

Nombre común: Hacha china, hacha riñón o hacha de media luna

A. maura se distribuye a lo largo de una amplia línea costera en el Océano Pacífico oriental, desde Baja California hasta el norte de Perú (Keen, 1971). Son organismos bentónicos que se localizan en zonas intermareales en bahías protegidas con fondos limo-arcillosos, lodo-arenosos, arenoso-calcáreos o areno-rocosos, en densidades de 7–9 individuos/m² (Arizpe-Covarrubias & Félix-Uraga, 1986; Cardoza-Velazco & Maeda-Martínez, 1997). Se pueden encontrar desde el límite inferior de la marea hasta más de 45 m de profundidad (Noguera & Gómez-Aguirre, 1972). Se encuentran generalmente enterrados, o semi-enterrados, en sustratos blandos adheridos a elementos duros, como rocas y padecería de conchas.

En B.C.S., *A. maura* forma bancos no muy densos, principalmente en bahías y lagunas costeras en ambos litorales de la península de Baja California. En el litoral occidental, se distribuye en las lagunas de Guerrero Negro, Ojo de Liebre y San Ignacio, en los esteros El Dátil, el Bateque y San José de Gracia, así como en las Bahías Magdalena, Almejas y Santa María. Por el litoral oriental, se encuentra en la Ensenada y Bahía de La Paz, en el Canal de San Lorenzo, en la Isla San José, Puerto Escondido, Bahía Concepción y Bahía de Santa Inés (Baqueiro *et al.*, 1982).

Anatómicamente, las valvas son de forma triangular y están unidas por medio de dos músculos aductores, de los cuales el posterior es de mayor tamaño y diámetro. En la región anterior se localiza el músculo anterior, que es más pequeño. Estos organismos presentan un pequeño orificio bucal situado en la porción anterior de los palpos labiales ubicados en la base del pie, el cual se comunica con un estrecho canal de forma circular, que desemboca en el estómago. El intestino y la glándula digestiva se encuentran incluidos dentro de la masa gonádica, cuando ésta se encuentra desarrollada. El sistema renal se localiza a un lado del músculo aductor posterior. Las branquias están formadas por cuatro láminas largas y delgadas simples que se originan cerca de los palpos labiales; carecen de cirros laterales, lo que provoca que dicha especie sea altamente dependiente de las corrientes para su alimentación (Arrieché *et al.*, 2010). El manto se encuentra rodeando al organismo. El pie es una estructura muscular pequeña, y por encima de él se encuentra la glándula bisal que secreta una serie de fibrillas delgadas y fuertes (el biso), con los cuales el organismo se fija parcialmente al sustrato (Keen, 1971; Brusca, 1980).

El callo de hacha es filtrador-omnívoro y se alimenta principalmente de diatomeas, microflagelados, copépodos, protozoarios y detritus orgánico. Frecuentemente, coexiste con

otros organismos bentónicos, como ostiones (*Crassostrea* spp.), madreperla (*P. mazatlanica*), almejas pectínidas (*A. ventricosus*), etc. (Moreno *et al.*, 2005). Sus depredadores más comunes son jaibas, cangrejos, pulpos, caracoles y algunos peces (Ruíz-Durá, 1990). A pesar de que la especie ha sido considerada como gonocórica, recientes investigaciones han demostrado que *A. maura* es una especie protándrica, es decir, los organismos maduran primero como machos y posteriormente cambian a hembras a una cierta talla/edad, en función de los factores bióticos y abióticos imperantes en el medio (Camacho-Mondragón *et al.*, 2015). Como en la mayoría de bivalvos, la fecundación de *A. maura* es externa y el desarrollo larvario es planctónico, tanto para las etapas de larva trocófora como veliger (Ruppert & Barnes, 1996). El sexo y estado de madurez sexual se ha determinado macroscópicamente por la coloración de la gónada; en las hembras se presenta una coloración rosa cuando la gónada inicia su desarrollo y se vuelve naranja intenso en la madurez. Mientras que la gónada masculina es de color blanquecino-cremoso durante toda la gametogénesis (Satry, 1979). Referente a procesos de almacenamiento y transferencia de reservas energéticas a la gónada durante el ciclo reproductivo, solamente se han inferido de manera indirecta en por medio de los índices de condición general, de rendimiento muscular y del manto (Ángel-Pérez *et al.*, 2007; Camacho-Mondragón *et al.*, 2008). A su vez se han analizado aspectos particulares de su reproducción, observándose ausencia del proceso de indiferenciación para ambos sexos, así como la presencia de eyaculaciones continuas y simultáneas con otras fases de desarrollo gonádico (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). En este sentido, en los machos se ha reportado la presencia de células adipogranulares arregladas alrededor de las paredes de los acinos, observándose disminuciones de su porcentaje de al avanzar el proceso de maduración gonádica, por lo

que dichas células se han relacionado con procesos energéticos (Camacho-Mondragón et al., 2012).

Por otro lado, se ha documentado un fuerte efecto de la temperatura del mar sobre la fisiología de la especie, presentando la presencia de reabsorciones gonádicas masivas relacionados con incrementos por encima de los 25 °C (Camacho-Mondragón et al., 2012). Asimismo, se ha reportado el efecto que ejercen fenómenos de mayor escala térmica, como El Niño y La Niña en su actividad reproductiva, donde el resultado de las anomalías generadas en la temperatura del mar provocaron modificaciones en los periodos ‘normales’ de inicio y término de los procesos de desove y reabsorción gonádica principalmente (Camacho-Mondragón, 2009).

2.4. Pesquería y cultivo de *Atrina maura*

A. maura es una de las especies de mayor importancia comercial en la parte norte del Pacífico mexicano y en los últimos años la creciente demanda del mercado ha traído como consecuencia una disminución considerable de los bancos naturales (Avilés-Quevedo & Vázquez-Hurtado, 2005). Los primeros registros de captura en B.C.S. datan desde de 1985 y a partir de este año a 1990, los registros de captura variaron entre las 250 a 900 t anuales. A inicios del año 2000, la producción no superó las 100 t y para el 2003, la captura se incrementó a 1,710 t, llegando en 2004 al máximo reportado con un total de 1,945 t (Casas-Valdez & Ponce-Díaz, 1996).

Actualmente no se cuenta con una norma oficial que regule la pesquería de este recurso, pero si existen medidas de regulación precautorias para protegerlo de su sobreexplotación, tales como tallas mínimas de captura (150 mm de ancho para *P. rugosa* y de 140 mm de ancho para *A. maura* de acuerdo a la Carta Estatal Pesquera del Estado de

B.C.S.), una veda reproductiva del primer día de junio al 30 de septiembre de cada año (Carta Nacional Pesquera, 2012), y para su extracción se otorgan cuotas de captura por permisionario, realizando previamente una evaluación de las existencias silvestres del recurso.

Como medida alternativa a la disminución de los bancos naturales, en los últimos 30 años, se han realizado esfuerzos por el desarrollo y optimización de los protocolos de cultivo de este recurso. En *A. maura* se tienen pocos avances de investigación que permitan establecer con certeza el cultivo de manera sostenible. La producción de semilla se ha dado de manera inconsistente y sin un seguimiento adecuado de las variables utilizadas en su producción, la cual es limitada (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001 Robles-Mungaray, Acuacultura Robles, La Paz, B.C.S. Com. Pers.). Por otro lado, no se ha intentado abordar el problema mediante alternativas de manipulación sobre el ciclo gametogénico bajo condiciones de cultivo en el laboratorio. Esto es importante, pues los bancos naturales se encuentran sensiblemente disminuidos, lo que limita la extracción masiva de semillas del medio natural (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). A su vez, la recolecta de semilla por medio de colectores artificiales resultaría incierto para una actividad acuícola sostenida debido a la falta de información referente a tipos de colectores, profundidad de colocación, color de malla, entre otros (Maeda-Martínez, 2008).

Referente a datos específicos de cultivo de *A. maura*, los primeros intentos de producción de semilla fueron realizados en el Centro Reproductor de Especies Marinas del estado de Sonora (CREMES) en el año de 1988 (Robles-Mungaray, Acuacultura Robles, La Paz, B.C.S. Com. Pers.). Para el año 1991, los intentos de producción de semilla del callo de hacha comenzaron a generar resultados alentadores, y para finales de 1994 y principios

de 1995 se obtuvo la primera producción comercial de juveniles en laboratorio, con más de 800,000 individuos con tallas entre 15 y 25 mm de longitud (Robles-Mungaray *et al.*, 1996). Para 1996, la producción se había incrementado al doble, pero sin éxito en el término de esta, ya que a una semana de realizar las cosechas de semilla los organismos presentaron mortalidades masivas, y a partir de este momento su producción se ha continuado debido a irregularidades e inconsistencias en los protocolos de cultivo, lo cual ha imposibilitado su producción sostenida. En B.C.S., se ha logrado la producción de semilla en laboratorio, sin embargo hasta el momento dichas producciones han sido erráticas y limitadas, ya que el número de semillas no ha sido consistente, o el necesario para poder realizar una actividad acuícola sostenida. Las elevadas tasas de mortalidad registradas a la fecha han sido relacionadas con una alta hidrofobicidad presente en las larvas de callo de hacha, lo que provoca que éstas queden adheridas a la superficie del agua y a las paredes de los tanques, muriendo por desecación y/o inanición (Maeda-Martínez, 2008). También se ha asociado la alta mortalidad larvaria en etapa de fijación a la acumulación de lípidos (particularmente ácidos grasos) como estrategia para completar la metamorfosis, lo que ocasiona en consecuencia una flotabilidad positiva debido a que la concha es muy delgada, lo que impide el asentamiento (Guo *et al.*, 1987). Otra posibilidad es que las larvas del callo de hacha llegan a ser susceptibles a ciertas bacterias patógenas del tipo *Vibrio* en los sistemas de producción (Luna-González *et al.*, 2002).

3. JUSTIFICACIÓN

Como alternativa a las necesidades actuales, la producción acuícola de callo de hacha representa la mejor opción para el incremento de la producción comercial (Góngora-

Gómez *et al.*, 2011), e inclusive una opción para promover el repoblamiento de la especie en sus zonas de mayor afectación. En el marco de las actividades de producción, la etapa de larvicultura representa la más delicada e importante en el control de reproducción en cautiverio, ya que es donde se presentan mortalidades larvianas masivas, principalmente por la presencia de patógenos y por los problemas relacionados con la flotabilidad como se ha mencionado anteriormente. Esta situación es consecuencia de diversos problemas, entre los cuales se identifican tres principales: (1) El desconocimiento sobre diversos aspectos de la biología, ecología y salud de la especie; (2) la limitante de obtener reproductores maduros del medio natural únicamente durante una corta temporada reproductiva (dos o tres meses) y (3) la poca seguridad de obtener gametos viables y larvas sanas durante los desoves inducidos en laboratorio, aun cuando los adultos sean recolectados maduros del medio natural durante su temporada reproductiva. Este último problema es quizá el más grave de todos, pues refleja el grado de desconocimiento que se tiene sobre la relación entre la condición de los reproductores (calidad de gónadas) y el éxito de las subsiguientes etapas del desarrollo embrionario y larvario, así como de los factores ambientales que regulan dicha relación.

En este sentido, se hace necesario la generación de criterios confiables que permitan estimar la condición fisiológica de los reproductores en diferentes etapas de la temporada natural de maduración. Para eso, se hizo énfasis en aspectos de la especie que no han sido estudiados previamente, como la dinámica energética y la relación entre el desempeño reproductivo y el larvario por regulación de algunos factores que integran el marco ambiental imperante (temperatura, disponibilidad de alimento, profundidad, ciclo de mareas). La generación de conocimiento científico nuevo sobre aspectos de la fisiología

reproductiva de *A. maura* contribuirá a hacer más eficientes los protocolos de manejo, reproducción y producción de semilla controlada de la especie en condiciones de laboratorio.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Evaluar la dinámica energética de *A. maura* a lo largo de un ciclo anual, el efecto de la marea y de la profundidad en la maduración gonádica, así como el desempeño reproductivo y larvario en relación con la condición fisiológica de reproductores, y el marco ambiental durante la temporada natural de maduración.

4.2. Objetivos específicos

Capítulo I. Evaluación de la dinámica energética de *Atrina maura* con relación a la reproducción

- Identificar las fases de desarrollo gonadal de *A. maura* durante el ciclo anual 2011-2012.
- Analizar las variaciones temporales de los índices morfofisiológicos y su relación con la temperatura y concentración de clorofila *a* de su entorno marino.
- Analizar la estrategia del uso de reservas energéticas por tejido y fases de desarrollo de *A. maura* mediante la determinación de las variaciones en la concentración de proteínas, carbohidratos, lípidos y triglicéridos en la gónada, glándula digestiva, músculo aductor y manto

Capítulo II. Efecto de la marea y profundidad en la maduración gonádica de *A. maura*

- Analizar las variaciones de los índices morfofisiológicos de los reproductores, en relación a la profundidad y ciclo de marea de recolecta.
- Determinar las variaciones en la talla y tipo de ovocitos en las diferentes fases de desarrollo gametogénico, analizando la relación con la profundidad y ciclo de marea de recolecta de los reproductores.
- Evaluar el efecto del ciclo de marea (pleamar, bajamar, flujo o reflujo) en la frecuencia de organismos en desove, estableciendo su relación con las variaciones de la disponibilidad de alimento.

Capítulo III. Desempeño reproductivo y larvario del callo de hacha *Atrina maura* en función del origen y la condición de los reproductores

- Determinar las variaciones temporales en la cantidad de huevos desovados y fecundados en diversos momentos de la temporada natural de reproducción, analizando su relación con las variables ambientales y condición de los reproductores.
- Determinar las variaciones temporales en la cantidad de larvas trocóforas y larvas veliger, así como en el crecimiento y supervivencia larvaria en diversos momentos de la temporada natural de reproducción, analizando su relación con las variables ambientales y condición de los reproductores.
- Determinar las variaciones temporales en la cantidad de semilla reclutada en los diversos momentos de la temporada natural de reproducción.

Capítulo 1

EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA ENERGÉTICA DE *Atrina maura* CON RELACIÓN A LA REPRODUCCIÓN

RESUMEN

De noviembre de 2011 a diciembre de 2012 se analizaron las variaciones mensuales en los índices de condición general (ICG), de rendimiento muscular (IRM) y del manto (IM), así como de las concentraciones de componentes bioquímicos (proteínas, carbohidratos, lípidos y triglicéridos) de la gónada y tejidos somáticos (glándula digestiva, músculo aductor y manto) de *Atrina maura*. En todos los casos se estableció la relación de estos indicadores con la fase de desarrollo gametogénico y el marco ambiental (temperatura superficial del mar y concentración de clorofila *a*). La mayoría de los componentes bioquímicos variaron significativamente en los diferentes tejidos analizados, manteniendo relaciones inversamente proporcionales (proteínas: manto y músculo, lípidos y triglicéridos: manto, ovario y testículo) y directamente proporcionales (carbohidratos: todos los tejidos, proteínas: glándula digestiva y gónada, lípidos y triglicéridos: glándula digestiva), asociados a las variaciones de la temperatura del mar entre noviembre 2011 a mayo 2012 y de junio a octubre 2012. Esto fue particularmente claro con los incrementos y disminuciones en los índices morfofisiológicos; así, en los meses en los que presentó e incrementó la reabsorción gonádica (abril y junio 2012), los valores del índice del manto e índice del rendimiento muscular disminuyeron significativamente. De igual manera, las variación de los componentes bioquímicos por fases de desarrollo presentaron diferencias significativas, asociadas principalmente al proceso de reabsorción gonádica ocurrida de junio a octubre 2012. Los resultados confirman que la utilización de una estrategia de almacenamiento y transferencia de energía está relacionada, en primer lugar, con el gasto energético que sufre la especie por el desarrollo de los gametos y el desove, y en segundo lugar, con el sostenimiento de los requerimientos por un aumento en la actividad metabólica de los organismos provocada por condiciones ambientales desfavorables.

INTRODUCCIÓN

Los conocimientos de los aspectos reproductivos de las especies de importancia económica son parte esencial en el manejo de las poblaciones que se encuentran sometidas a una presión pesquera (Liu *et al.*, 2008). Dichos aspectos son regulados por complejas interacciones de factores exógenos y endógenos, las cuales dependen del hábitat particular que cada especie ocupa y se reflejan en estrategias reproductivas diferentes para cada especie o en variaciones de las tácticas reproductivas en diferentes poblaciones de la misma especie (Giese & Pearse, 1974, Bayne, 1976; MacDonald & Thompson, 1985; Epp *et al.*, 1988). En los bivalvos marinos, una manera de entender una de las tácticas reproductivas más importantes es a través de los ciclos de almacenamiento y utilización de reservas energéticas para el sustento de la gametogénesis (Bayne, 1976; Barber & Blake, 1981). La reproducción representa un periodo de alta demanda energética, en el que el costo del mantenimiento y el costo de la síntesis de gametos pueden ser soportados por la disponibilidad de alimento o por las reservas energéticas almacenadas en diferentes tejidos, e incluso por una combinación de ambas (Barber & Blake, 2006; Saucedo *et al.*, 2002b; Saucedo & Southgate, 2008).

El callo de hacha *Atrina maura*, conocido comúnmente como hacha china o hacha de riñón, representa una de las especies de mayor importancia comercial en la región norte del Pacífico mexicano (Vélez-Barajas & Fajardo-León, 1996; Maeda-Martínez, 2008). Actualmente, los estudios que abordan aspectos de ciclos de almacenamiento y transferencia de reservas energéticas de esta especie han sido inferidos por medio de métodos indirectos, como índices de condición general, de rendimiento muscular y del manto (Ángel-Pérez *et al.*, 2007; Camacho-Mondragón *et al.*, 2008; Angel-Dapa *et al.*,

2010). Sin embargo, el análisis bioquímico de los sustratos metabólicos es la mejor manera para determinar los cambios en las concentraciones de los diferentes componentes bioquímicos dirigidos al sostenimiento de la gametogénesis entre los tejidos somáticos y la gónada. Diversos autores han reportado la relación entre la composición bioquímica de diferentes tejidos somáticos y el proceso reproductivo de los moluscos bivalvos, confirmando la existencia de movilización de nutrientes (principalmente del músculo aductor) dirigidos a garantizar la demanda energética requerida para la reproducción (Martínez, 1991; Martínez & Mettifogo, 1998; Strohmeier *et al.*, 2000; Chávez-Villalba *et al.*, 2002; Saucedo *et al.*, 2002a; Arellano-Martínez *et al.*, 2004a).

Con el fin de generar una mayor información para entender la estrategia reproductiva de *A. maura*, se analizaron los ciclos de almacenamiento y utilización de reservas en relación con las fases de maduración gonádica, por medio de análisis bioquímicos en diferentes tejidos somáticos y gónada, y la variación de los índices morfofisiológicos; además de relacionar estos resultados con las variables ambientales que ejercen una mayor influencia en el desarrollo gametogénico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Recolecta de organismos

Los muestreos fueron realizados en la Ensenada de la Paz, localizada en la Bahía de La Paz, B.C.S. (24°06'N y 110°18'O). Mensualmente durante el periodo de noviembre 2011 a diciembre 2012 se recolectaron especímenes adultos (245 mm \pm 77.7 de altura de la concha), los cuales fueron trasladados al laboratorio, donde fueron limpiados de todo el material epibiótico, y medidos (0.1 mm de precisión) y pesados con y sin concha (0.1 g de

precisión). Posteriormente, se realizó la disección de los diferentes tejidos, donde una porción de la masa visceral que contenía la gónada fue fijada en formol al 10% para los análisis histológicos. Asimismo, porciones de gónada, glándula digestiva, manto y músculo fueron conservados a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ para su posterior análisis bioquímico.

La temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$) y la concentración de clorofila *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) fueron elegidas como representantes del marco ambiental de la zona de estudio. La temperatura fue obtenida por medio de un termógrafo (HOBO® mod. U22) colocado en un ancla cercana a la ubicación del sitio de colecta. La concentración de clorofila *a*, utilizada como un indicador parcial de la disponibilidad de alimento en la superficie del océano, fue obtenida de las imágenes mensuales del satélite ModisAQUA, con una resolución de 9 km, procedentes de la base de datos de la NOAA (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov>).

Ciclo reproductivo e índices morfofisiológicos

La porción de la masa visceral (que incluye el tejido gonádico) fijada en formol al 10%, fue procesada por medio de la técnica histológica convencional (Humason, 1979). Para ello, las muestras fueron deshidratadas en una serie de alcoholes de concentraciones crecientes, incluidas en Paraplast-Xtra®, cortadas a $3\ \mu\text{m}$ de grosor y teñidas por contraste con hematoxilina-eosina para su posterior observación con un microscopio óptico.

La caracterización de las fases de desarrollo fue basada en lo propuesto por Camacho-Mondragón *et al.* (2012), utilizando una clasificación de cuatro estadios: Desarrollo, Madurez, Desove y Reabsorción. Con los datos biométricos, se examinaron las variaciones mensuales del índice de condición general (ICG), índice de rendimiento

muscular (IRM) y el índice del manto (IMA), utilizando las fórmulas propuestas por Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez (1996):

$$\text{ICG} = (\text{peso total sin concha} / \text{peso total con concha}) \times 100$$

$$\text{IRM} = (\text{peso del músculo aductor} / \text{peso total sin concha}) \times 100$$

$$\text{IM} = (\text{peso del manto} / \text{peso total sin concha}) \times 100$$

Análisis bioquímico

Porciones de la gónada y los tejidos somáticos de los 30 organismos recolectados mensualmente, previamente conservados a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$, fueron pesados (0.001g de precisión), liofilizados para eliminar toda el agua y determinar su biomasa seca, rehidratados en 3 mL de solución salina fría y homogenizados para la obtención de los extractos crudos. Estos se utilizaron para la determinación del contenido de: 1) carbohidratos totales (Van Handel 1965), utilizando un reactivo blanco y solución de dextrosa como estándar (#G8270, Sigma-Aldrich); la absorbancia se leyó a 620 nm; 2) proteínas totales (Bradford 1976), utilizando un reactivo colorimétrico (#B6916, Sigma-Aldrich) y suero de albumina bovina (#9048-46-8, Sigma-Aldrich) como estándar; la absorbancia se leyó a 595 nm; 3) lípidos totales, empleando una modificación de la metodología de Barnes & Blackstock (1972), a partir de la utilización de un reactivo comercial y solución estándar (#3321, MerckTM); la absorbancia se leyó a 540 nm con un lector de microplaca (Biorad 550.Tokio, Japón); 4) triglicéridos, los cuales se determinaron de la misma forma que los lípidos totales, pero con un kit comercial diferente (#GPO-PAP-1.1434.001, MerckTM); la absorbancia se leyó a 490 nm con un lector de microplaca (Biorad 550.Tokio, Japón). Las concentraciones de cada constituyente bioquímico fueron calculadas a partir de curvas de calibración de los

estándares respectivos y los resultados fueron expresados en mg g^{-1} de peso seco de cada tejido.

Para evaluar si existe almacenamiento, utilización o transformación de componentes bioquímicos en la gónada, se utilizó el método descrito por Devi (1996), el cual calcula las proporciones entre diferentes sustratos:

(1) Carbohidratos/Proteínas

(2) Lípidos/Proteínas

(3) Carbohidratos/Lípidos

Asumiendo que los incrementos en las proporciones carbohidratos/proteínas y lípidos/proteínas son indicativos de almacenamiento de nutrientes, mientras que un decremento es indicativo de utilización y/o movilización de reservas energéticas. Por otro lado, un decremento en la relación carbohidratos/lípidos es indicativo de una conversión de las reservas de carbohidratos en lípidos, mientras que un incremento es indicativo de almacenamiento de reservas energéticas.

Análisis estadísticos

Se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) para examinar las variaciones mensuales de los diferentes índices morfofisiológicos (ICG, IRM e IM) y las concentraciones de los sustratos bioquímicos en los diferentes tejidos, en función del tiempo y de la fase de desarrollo. Cuando el análisis de ANDEVA detectó un efecto estadísticamente significativo, se realizaron pruebas *a posteriori* de comparación de medias (Tukey) para jerarquizar las medias. Las variables de ICG, IRM e IM que fueron

expresadas como frecuencias (%) se transformaron previamente mediante la función arcoseno (Zar, 1996), con la finalidad de reducir la dependencia de la variancia de las muestras sobre las medias y para normalizar la distribución de los datos. Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo utilizando el programa STATISTICA para Windows (Versión 6.0, StatSoft). En todas las pruebas se estableció un nivel de significancia de $P < 0.05$.

RESULTADOS

Variaciones de la temperatura del mar y concentración de clorofila a

La temperatura superficial del mar siguió un claro patrón estacional, presentando su valor mínimo en enero de 2012 (19.5 °C) y el máximo en septiembre de 2012 (30.8 °C). Por su parte, la concentración de clorofila *a* presentó tres incrementos principales durante el periodo de estudio, el primero en enero 2012 (3.1 $\mu\text{g L}^{-1}$), el segundo en mayo de 2012 (3.2 $\mu\text{g L}^{-1}$) y el tercero en diciembre de 2012 (3.4 $\mu\text{g L}^{-1}$). El valor más bajo se presentó en septiembre de 2012 (0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$) (Fig. 2).

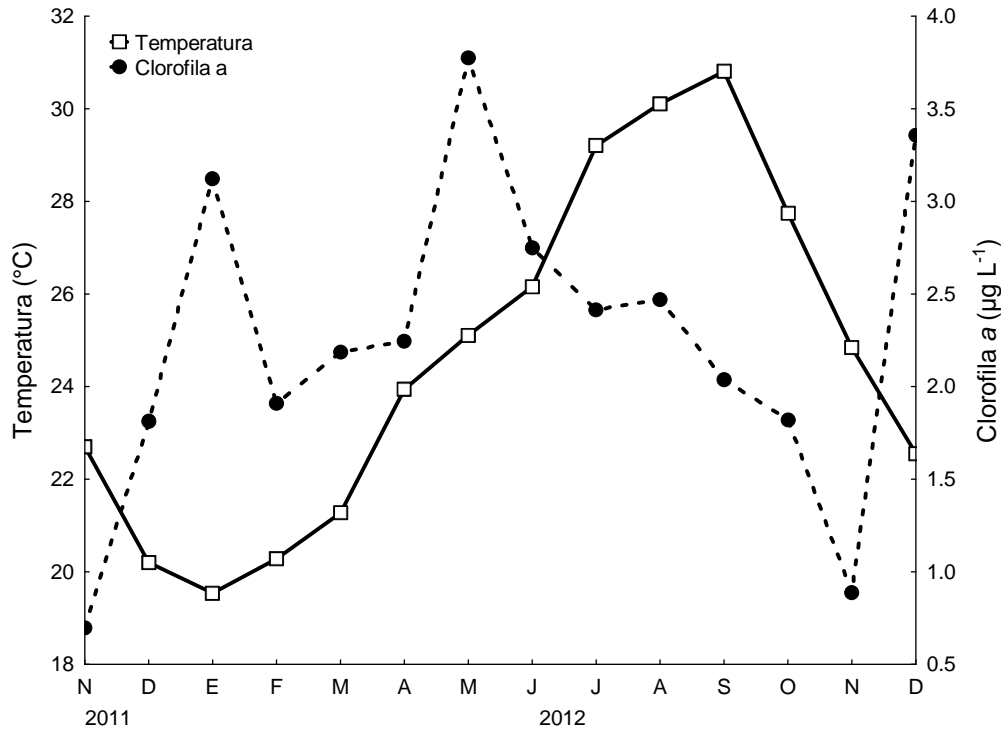


Figura 2.- Variaciones temporales de la temperatura del mar y la concentración de clorofila *a* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio.

Ciclo reproductivo

El ciclo reproductivo de *A. maura* se muestra en la Fig. 3. Se pueden observar que en los meses fríos de noviembre 2011 a marzo (temperaturas por debajo de los 25 °C) se presentaron las mayores frecuencias de organismos en fase de desove, con los máximos en diciembre y enero (90%). Los meses de abril a mayo (temperaturas cercanas a los 25 °C) se caracterizaron por la disminución de las frecuencias de organismos en fase de desove y la aparición de organismos en fase de reabsorción gonádica. Finalmente, de junio a octubre (cuando las temperaturas sobrepasan los 25 °C) no hubo organismos en fases de desove, pero sí un aumento considerable de organismos en fase de reabsorción gonádica (50 a 90% de aparición). Por otro lado, durante dos de los picos de clorofila *a* (enero y diciembre 2012) se presentaron las mayores frecuencias de frecuencias de organismos en fase de

desove (90%). La fase de desarrollo se presentó en seis de los catorce meses muestreados, con un máximo en noviembre de 2011 (27%) y abril, junio y septiembre de (20%), cuando la temperatura del mar fue cercana o superior a los 25°C. Por otro lado, la fase de madurez se registró en doce de los catorce meses muestreados, con la máxima frecuencia en marzo (75%), coincidiendo con temperaturas por debajo de los 25 °C.

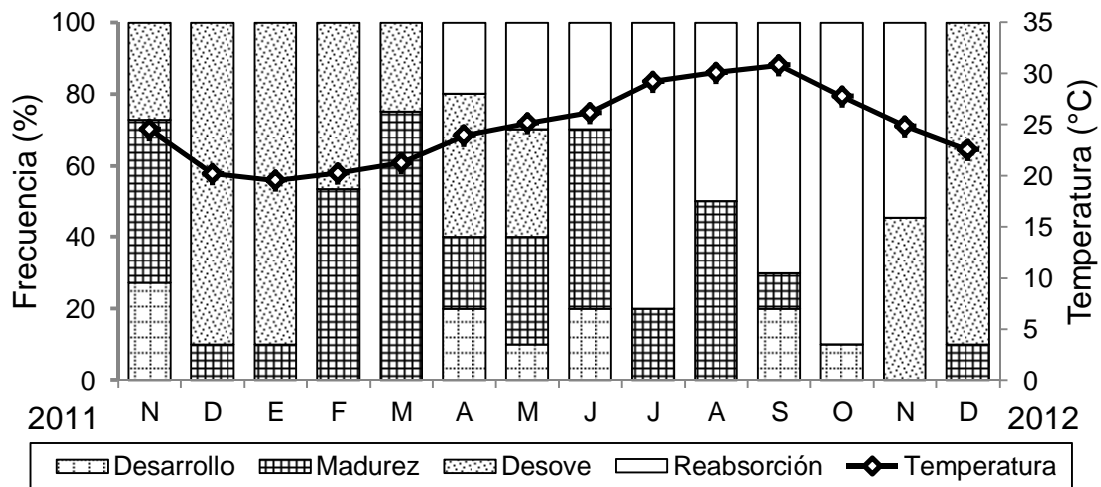


Figura 3.- Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Atrina maura* y su relación con la temperatura promedio (líneas) en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México durante el periodo de estudio.

Índices morfofisiológicos

Se observaron variaciones significativas ($P < 0.05$) en los valores de los tres índices analizados (ICG, IRM e IM) en función del tiempo (Fig. 4). En el caso del ICG ($F_{(13,196)} = 7.15$, $P = 0.00$) se presentaron dos aumentos significativos, en julio y septiembre, siendo este último el valor máximo registrado (44.5%). Por otro lado se presentaron tres disminuciones significativas, la primera en mayo (29.5%), la segunda en junio (23.7%), y la tercera en octubre (32.1%).

Las variaciones en el IRM presentó dos aumentos significativos ($F_{(13,196)}= 27.4$, $P= 0.00$) en marzo (37.5%) y junio (36.2%). Por otro lado, se observaron tres disminuciones significativas en abril, julio y octubre, y enero (8.14%).

Por último, las variaciones en el IM reflejaron dos aumentos significativos ($F_{(13,196)}= 12.0$, $P= 0.00$), en marzo (27.4%) y junio (36.2%), siendo este último el valor máximo registrado (36.2%), en tanto que se observó una disminución significativa en su valor en julio (20 %).

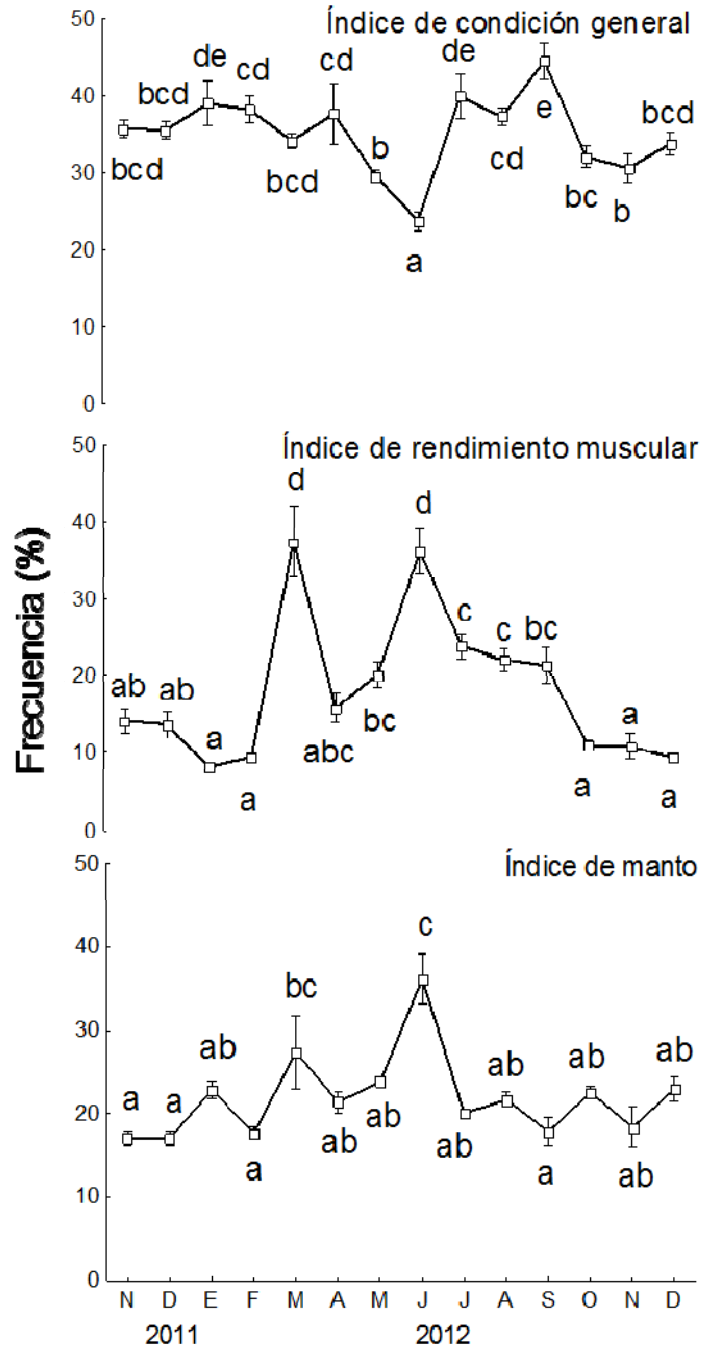


Figura 4.- Variación temporal de los índices morfofisiológicos de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Composición bioquímica de los tejidos

Al parecer en todos los componentes bioquímicos de los tejidos analizados, se detectaron diferencias significativas ($P < 0.05$), relacionadas con la temperatura del mar, pero no con las variaciones en la concentración de clorofila *a*.

Gónada

En el ovario, los componentes bioquímicos registraron variaciones significativas ($P < 0.05$, ANDEVA) a lo largo del periodo de estudio (Fig. 5). En el caso de los carbohidratos ($F_{(13, 105)} = 12.8$, $P = 0.00$), se presentaron concentraciones altas en noviembre y diciembre 2011 y de junio a diciembre 2012 ($> 43.6 \text{ mg g}^{-1}$), mientras que de enero a mayo las concentraciones fueron bajas ($< 8.9 \text{ mg g}^{-1}$); la concentración máxima se registró en noviembre 2011 (77.4 mg g^{-1}) y la mínima en febrero (3.5 mg g^{-1}). Las proteínas ($F_{(13,105)} = 8.3$, $P = 0.00$) por su parte presentaron concentraciones bajas de febrero a mayo y de agosto a septiembre ($< 383.2 \text{ mg g}^{-1}$) mientras que el resto de los meses se mantuvieron con concentraciones altas ($> 422.0 \text{ mg g}^{-1}$), la concentración máxima se registró en noviembre 2012 (585.6 mg g^{-1}) y la mínima en marzo (238.7 mg g^{-1}). Los lípidos ($F_{(13,105)} = 3.3$, $P = 0.00$) y los triglicéridos ($F_{(13,105)} = 3.2$, $P = 0.00$) presentaron concentraciones bajas durante la mayoría de los meses analizados registrando concentraciones altas únicamente en enero (lípidos: 199.8 mg g^{-1} ; triglicéridos: 78.6 mg g^{-1}) y diciembre 2012 (lípidos: 164.4 mg g^{-1} ; triglicéridos: 68.4 mg g^{-1}); la máxima concentración se registró por parte de los lípidos en enero (lípidos: 199.8 mg g^{-1} ; triglicéridos: 78.6 mg g^{-1}) mientras que la mínima en los lípidos se registró en marzo (84.8 mg g^{-1}) y en los triglicéridos se registró en abril (20.3 mg g^{-1}).

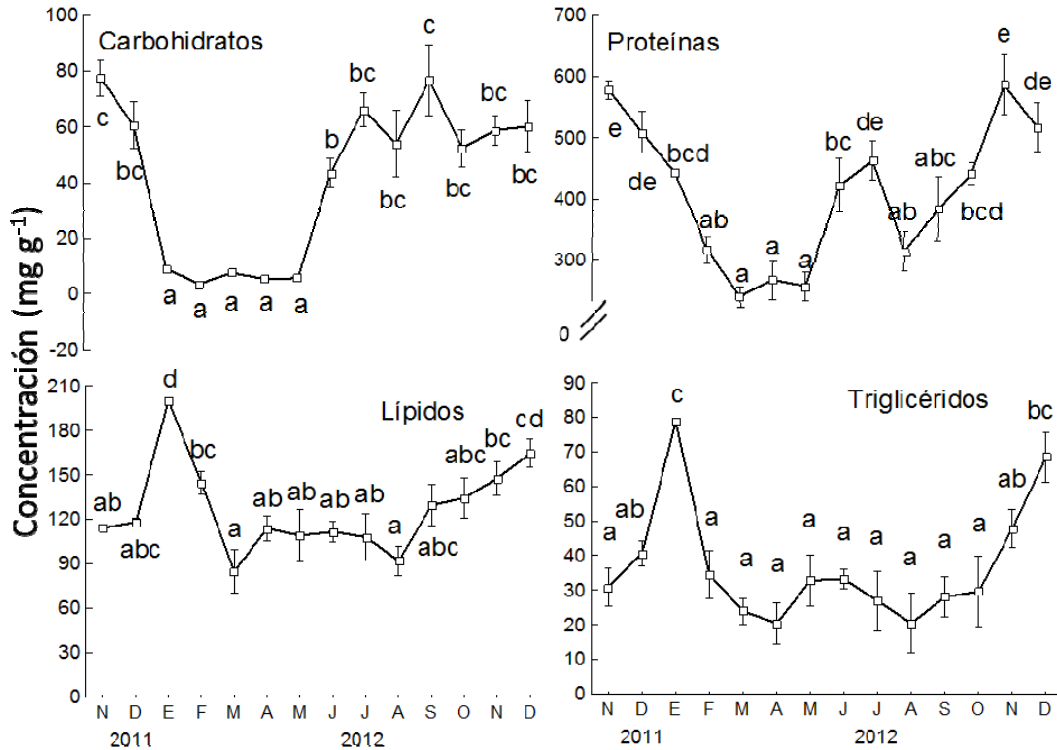


Figura 5.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el ovario de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Por su parte, el testículo al igual que el ovario presentó diferencias significativas ($P < 0.05$, ANDEVA) a lo largo del periodo de estudio (Fig. 6). Se presentaron concentraciones bajas de carbohidratos ($F_{(13,91)} = 6.4$, $P = 0.00$) de diciembre 2011 a mayo (< 6.1 mg g⁻¹), mientras que de junio a diciembre 2012 las concentraciones registradas fueron altas (> 37.1 mg g⁻¹), la máxima concentración se registró en septiembre (76.7 mg g⁻¹) mientras que la mínima en febrero (4.13 mg g⁻¹). Se registraron concentraciones altas de proteínas ($F_{(13,91)} = 11.3$, $P = 0.00$) de noviembre 2011 a enero de octubre a noviembre 2012 (> 478 mg g⁻¹) mientras que de febrero a agosto y en diciembre 2012 se registraron concentraciones bajas (< 404.0 mg g⁻¹); la concentración máxima se registró en noviembre 2011 (601.5 mg g⁻¹) mientras que la mínima se registró en marzo (251.8 mg g⁻¹). Los lípidos por su parte ($F_{(13,91)} = 3.89$, $P = 0.00$), presentaron concentraciones bajas en casi todo

el periodo de estudio ($<125.3 \text{ mg g}^{-1}$), presentando concentraciones altas en enero, febrero y diciembre 2012 ($> 161.3 \text{ mg g}^{-1}$); la máxima concentración se registró en diciembre 2012 (188.1 mg g^{-1}), mientras la mínima en agosto (85.6 mg g^{-1}). Por último, los triglicéridos presentaron un comportamiento similar al de los lípidos ($F_{(13, 91)}=5.22, P=0.00$) difiriendo en que las concentraciones altas se registraron de enero a marzo y diciembre 2012 (56.5 mg g^{-1}); la concentración máxima se registró en diciembre 2012 (77.4 mg g^{-1}) mientras que la mínima en septiembre (17.2 mg g^{-1}).

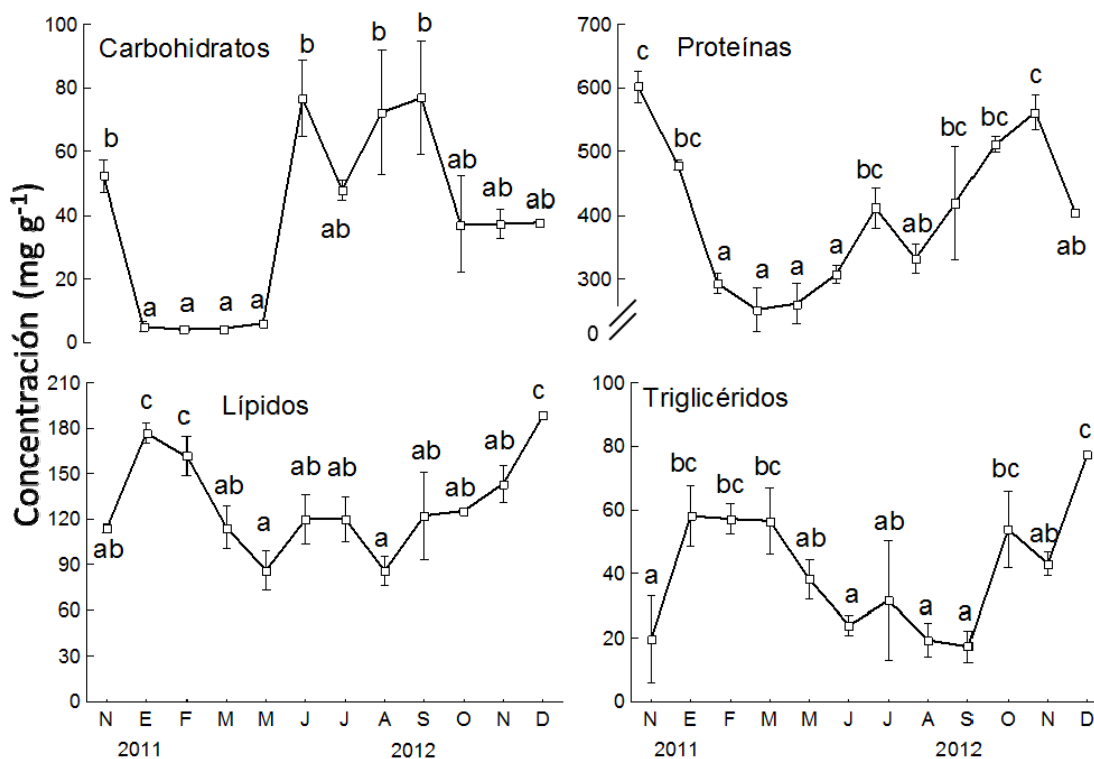


Figura 6.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el testículo de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Glándula digestiva

Las variaciones de los componentes bioquímicos en la glándula digestiva presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$, ANDEVA) a lo largo del periodo de estudio (Fig. 7). Los carbohidratos ($F_{(13,196)} = 36.7$, $P = 0.00$) al igual que las proteínas ($F_{(13,196)} = 23.5$, $P = 0.00$) presentaron concentraciones altas en noviembre y diciembre 2011 y de junio a diciembre de 2012 (carbohidratos = $> 34.9 \text{ mg g}^{-1}$; proteínas = $> 449.8 \text{ mg g}^{-1}$), mientras que de enero a mayo los valores de las concentraciones fueron bajos (carbohidratos = $< 16.3 \text{ mg g}^{-1}$; proteínas = $< 295.3 \text{ mg g}^{-1}$). La concentración máxima de carbohidratos se registró en julio (49.2 mg g^{-1}) y de proteínas en julio (556.3 mg g^{-1}), mientras que la mínima se registró en abril (8.4 mg g^{-1}) para el caso de los carbohidratos, mientras que las proteínas en mayo (196.3 mg g^{-1}). Por su parte, los lípidos ($F_{(13,196)} = 4.2$, $P = 0.00$) y los triglicéridos ($F_{(13,196)} = 8.6$, $P = 0.00$) presentaron variaciones erráticas, registrando la máxima concentración en los lípidos en mayo (106.7 mg g^{-1}), mientras que los triglicéridos en abril (85.4 mg g^{-1}); la concentración mínima de lípidos fue en enero (44.1 mg g^{-1}) y en los triglicéridos en noviembre 2012 (20.1 mg g^{-1}).

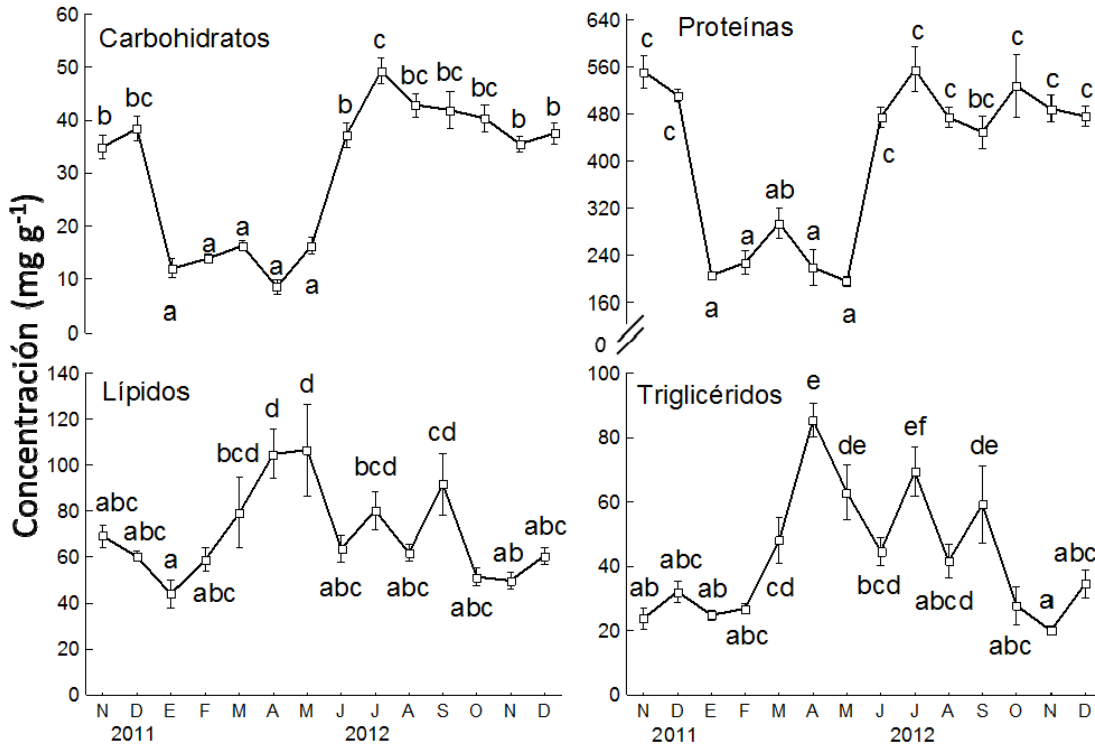


Figura 7.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en la glándula digestiva de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Músculo aductor

En el músculo aductor, los componentes bioquímicos presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$, ANDEVA) a lo largo del periodo de estudio (Fig. 8). Para los carbohidratos ($F_{(13,196)} = 24.7$, $P = 0.00$) se registraron concentraciones bajas de noviembre 2011 a mayo y de octubre a diciembre 2012 (< 71.9 mg g⁻¹), mientras que de junio a septiembre se registraron concentraciones altas (> 121.4 mg g⁻¹), la concentración máxima se registró en septiembre (146.1 mg g⁻¹) y la mínima en febrero (14.7 mg g⁻¹). Para el caso de las proteínas ($F_{(13,196)} = 11.5$, $P = 0.00$), sus variaciones fueron totalmente contrarias a las observadas en los carbohidratos, presentando concentraciones altas de noviembre 2011 a mayo y de noviembre a diciembre 2012 (> 524.8 mg g⁻¹) mientras que las concentraciones

bajas se registraron de junio a septiembre ($<428.0 \text{ mg g}^{-1}$), la concentración máxima se registró en marzo (715.1 mg g^{-1}) y la mínima en julio (346.6 mg g^{-1}). Los lípidos y triglicéridos presentaron concentraciones con valores mínimos (lípidos= $<4.9 \text{ mg g}^{-1}$; triglicéridos= $<0.7 \text{ mg g}^{-1}$) y sin una relación evidente a lo largo del periodo de estudio, por lo que no se incluyen en la gráfica.

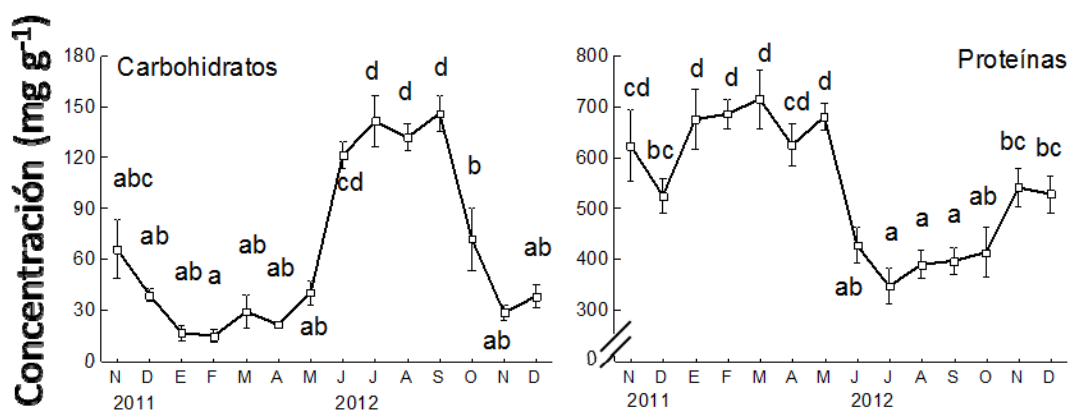


Figura 8.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos y proteínas en el músculo aductor de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Manto

Las variaciones en la composición de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el manto a lo largo del periodo de estudio se presentan en la Fig. 9. Para el caso de los carbohidratos ($F_{(13,196)} = 8.1$, $P = 0.00$) se observan concentraciones bajas de noviembre 2011 a mayo y de noviembre a diciembre 2012 ($\sim 17.1 \text{ mg g}^{-1}$). Por otro lado, de junio a octubre se observaron concentraciones altas ($> 49.1 \text{ mg g}^{-1}$), con la máxima en julio (96.97 mg g^{-1}) y la mínima en febrero (11.2 mg g^{-1}). Para el caso de los proteínas, las concentraciones presentaron una variación errática con una disminución significativa en diciembre 2011 (279.2 mg g^{-1}), registrándose la máxima en abril (604.1 mg g^{-1}) y la

mínima en octubre (259.2 mg g⁻¹). Este patrón fue significativo ($F_{(13,196)}=8.2$, $P=0.00$). Los lípidos ($F_{(13,196)}=38.7$, $P=0.00$) y triglicéridos ($F_{(13,196)}= 28.3$, $P=0.00$) por su parte, presentaron variaciones contrarias a las de los carbohidratos, pero significativas. Las concentraciones altas se registraron de enero a mayo (lípidos: >26.1 mg g⁻¹; triglicéridos: >1.7 mg g⁻¹) y las concentraciones bajas de noviembre a diciembre 2011 y de junio a diciembre 2012 (lípidos: <12.0 mg g⁻¹; triglicéridos: <0.6 mg g⁻¹). La concentración máxima en los lípidos se registró en febrero (34.7 mg g⁻¹) y la mínima en diciembre 2011 (5.9 mg g⁻¹), mientras que en los triglicéridos su concentración máxima se registró en febrero (2.3 mg g⁻¹) y la mínima en noviembre 2011 (0.1 mg g⁻¹).

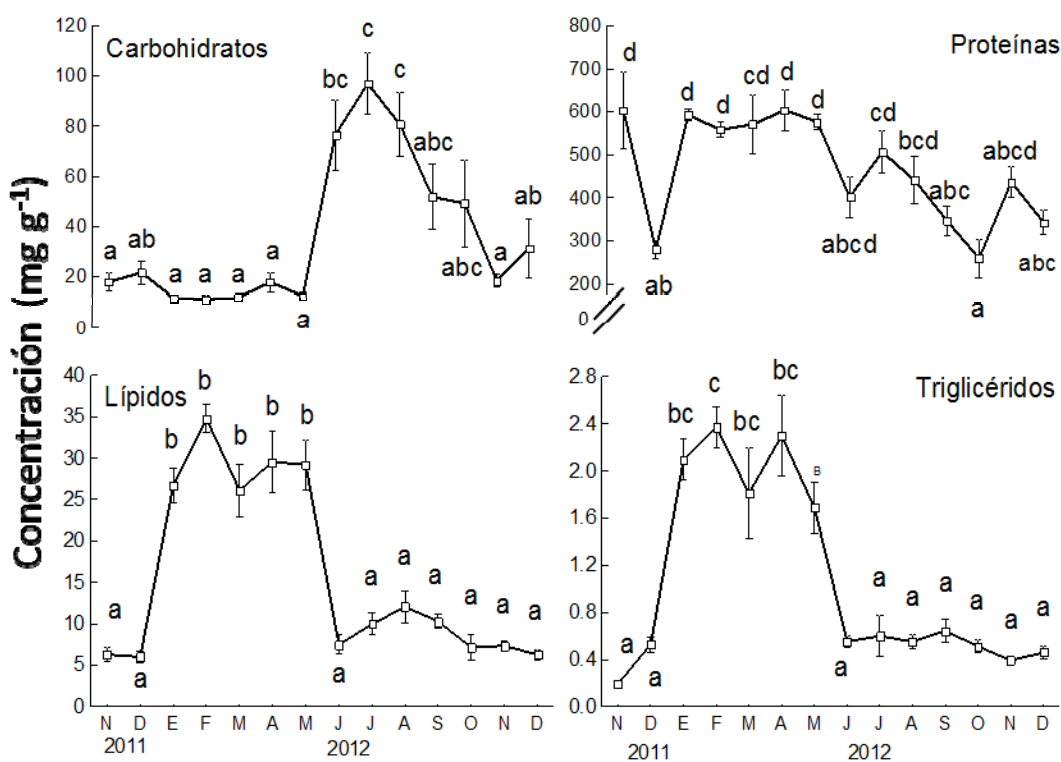


Figura 9.- Variación temporal de la concentración de carbohidratos, proteínas, lípidos y triglicéridos en el manto de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Variaciones en la composición bioquímica de tejidos por fases de desarrollo

Carbohidratos

Los valores de las concentraciones de carbohidratos por fase de desarrollo se presentan en la Fig. 10. Tanto para hembras como para machos y en los cuatro tejidos analizados: ovario ($F_{(3,105)}= 4.27$, $P= 0.00$), testículo ($F_{(3,91)}= 5.36$, $P= 0.00$); glándula digestiva hembras ($F_{(3,105)}= 6.50$, $P= 0.00$), glándula digestiva machos ($F_{(3,91)}= 7.33$, $P= 0.00$); músculo aductor hembras ($F_{(3,105)}= 15.48$, $P= 0.00$), músculo aductor machos ($F_{(3,91)}= 8.00$, $P= 0.00$); manto hembras ($F_{(3,105)}= 4.08$, $P= 0.00$), manto machos ($F_{(3,91)}= 10.08$, $P= 0.00$), se observaron incrementos significativos en la concentración de la fase de desove a la fase de reabsorción.

Proteínas

Las proteínas fueron el componente bioquímico más abundante encontrado en los diferentes tejidos analizados (Fig. 11). Para el caso de las hembras, las concentraciones encontradas en el ovario no presentaron diferencias significativas entre las diferentes fases ($F_{(3,105)}= 0.68$, $P= 0.56$). El manto ($F_{(3,105)}= 11.39$, $P= 0.00$) y el músculo aductor ($F_{(3,105)}= 7.08$, $P= 0.00$) presentaron una disminución significativa entre la fase de desove y la fase de reabsorción. En la glándula digestiva ($F_{(3,105)}= 3.92$, $P= 0.01$), se presentó un aumento significativo entre la fase de desove y de reabsorción. En los machos, las concentraciones encontradas en el testículo al igual que en el ovario, no se registraron diferencias significativas entre las diferentes fases ($F_{(3,91)}= 0.14$, $P= 0.93$). En el manto ($F_{(3,91)}= 8.16$, $P= 0.00$) las diferencias encontradas fueron entre fases separadas (Desove II vs Reabsorción). Por otro lado el musculo aductor ($F_{(3,91)}= 8.59$, $P= 0.00$) y la glándula digestiva ($F_{(3,91)}= 4.45$, $P= 0.00$) presentaron disminuciones significativas de las concentraciones en fase de desove III y organismos en fase de reabsorción.

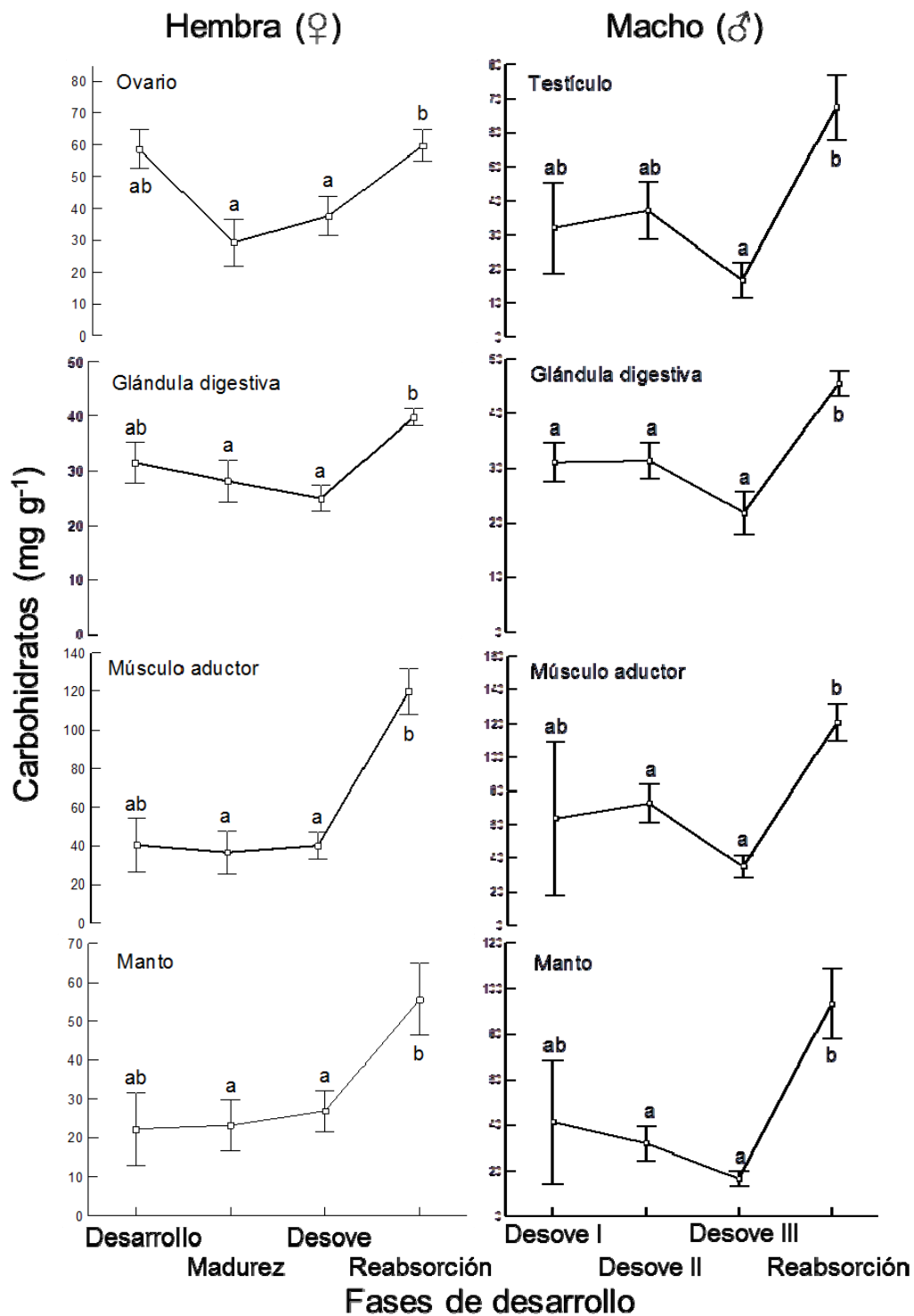


Figura 10.- Variación de la concentración de carbohidratos por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

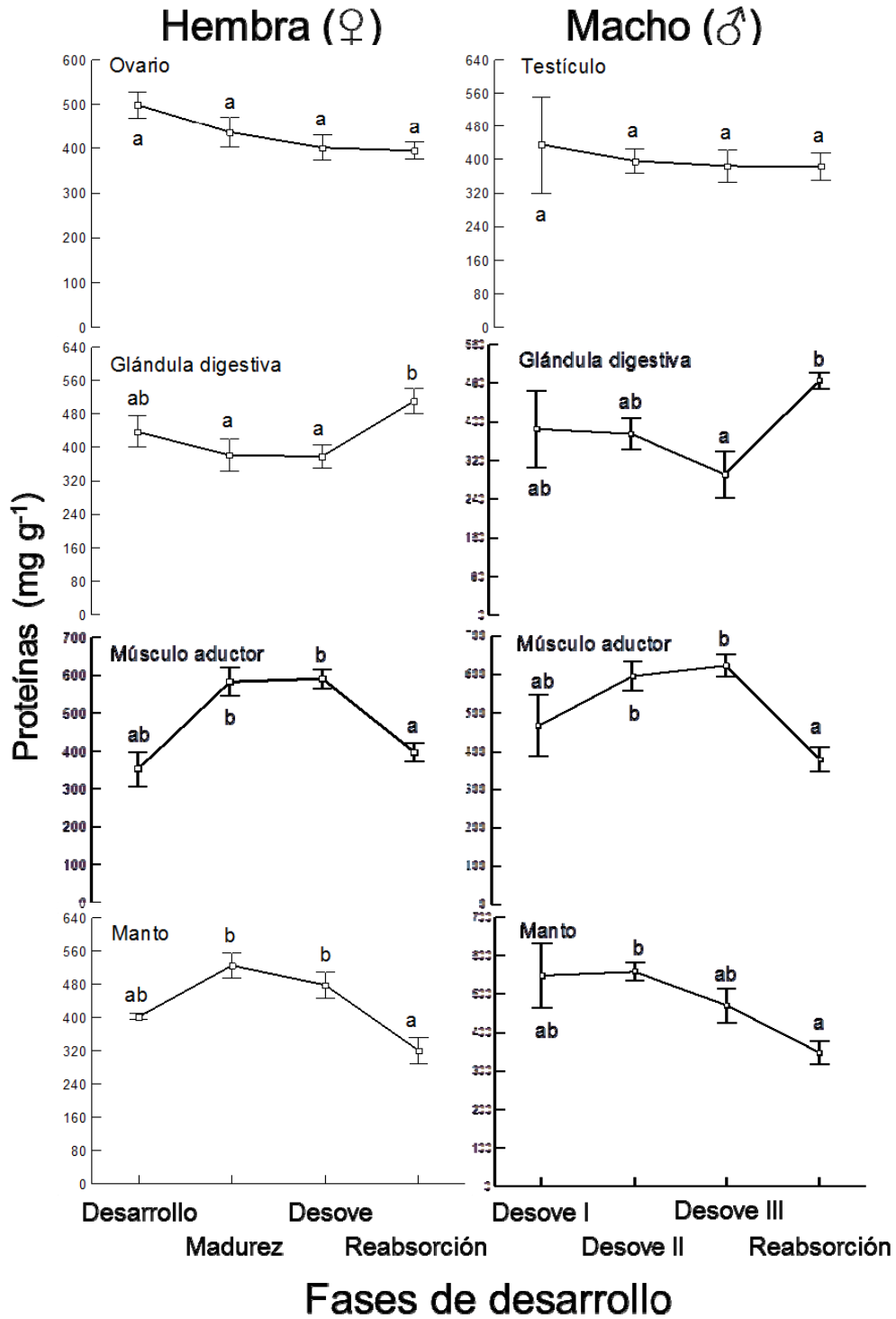


Figura 11.- Variación de la concentración de proteínas por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Lípidos

Las variaciones de las concentraciones de lípidos en las fases de desarrollo se presentan en la Fig. 12. En el caso de las hembras, los tejidos del ovario ($F_{(13,105)}=0.37$, $P=0.77$) y glándula digestiva ($F_{(13,105)}=1.66$, $P=0.18$) no presentaron diferencias significativas entre las fases de desarrollo. Por el contrario el músculo aductor ($F_{(13,105)}=10.16$, $P=0.00$) y el manto ($F_{(13,105)}=5.20$, $P=0.00$) presentaron diferencias significativas entre la fase de desove y la fase de reabsorción, para el musculo se registró un aumento mientras que para el manto se registró una disminución de las concentraciones. Par el caso de los machos, ninguno de los cuatro tejidos analizados presentaron diferencias significativas: testículo ($F_{(13,91)}=1.13$, $P=0.34$), glándula digestiva ($F_{(13,91)}=0.51$, $P=0.67$), músculo aductor ($F_{(13,91)}=2.34$, $P=0.08$) y manto ($F_{(13,91)}=1.14$, $P=0.34$).

Triglicéridos

Las concentraciones de triglicéridos por fase de desarrollo gonadal se presentan en la Fig. 13. Las hembras presentaron un comportamiento similar al de los lípidos, el músculo aductor ($F_{(13,105)}=5.82$, $P=0.00$) y el manto ($F_{(13,105)}=4.23$, $P=0.00$) presentaron diferencias significativas, registrando en el músculo aductor un incremento y para el manto una disminución de las concentraciones entre la fase de desove y la de reabsorción. El ovario ($F_{(13,105)}=1.48$, $P=0.22$) y la glándula digestiva ($F_{(13,105)}=1.69$, $P=0.17$) no presentaron diferencias significativas. En los machos, ningún tejido presento diferencias significativas entre las diferentes fases de desarrollo gonádico: testículo ($F_{(13,91)}=2.25$, $P=0.09$), glándula digestiva ($F_{(13,91)}=0.75$, $P=0.52$), músculo aductor ($F_{(13,91)}=1.05$, $P=0.37$) y manto ($F_{(13,91)}=2.66$, $P=0.05$).

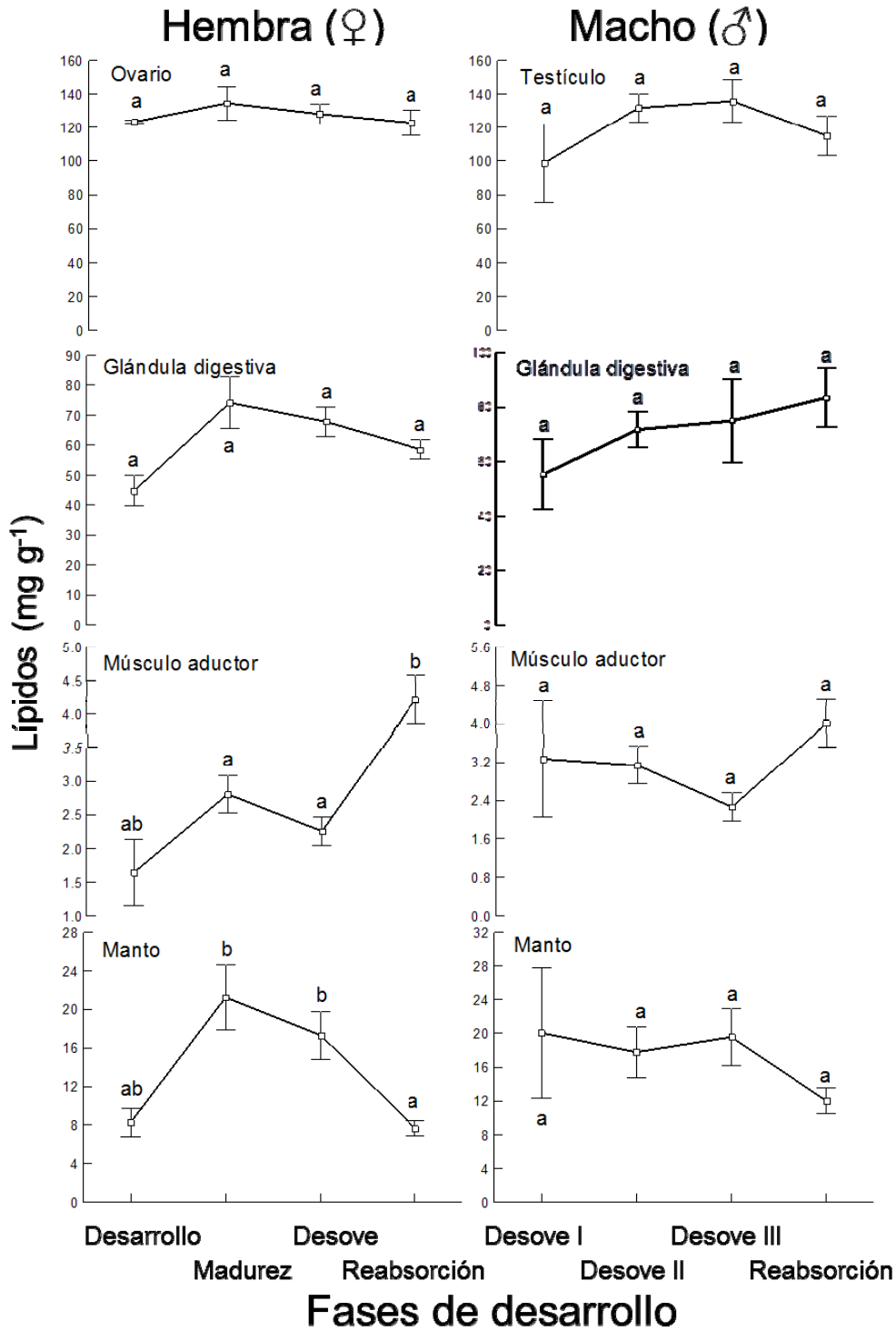


Figura 12.- Variación de la concentración de lípidos por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

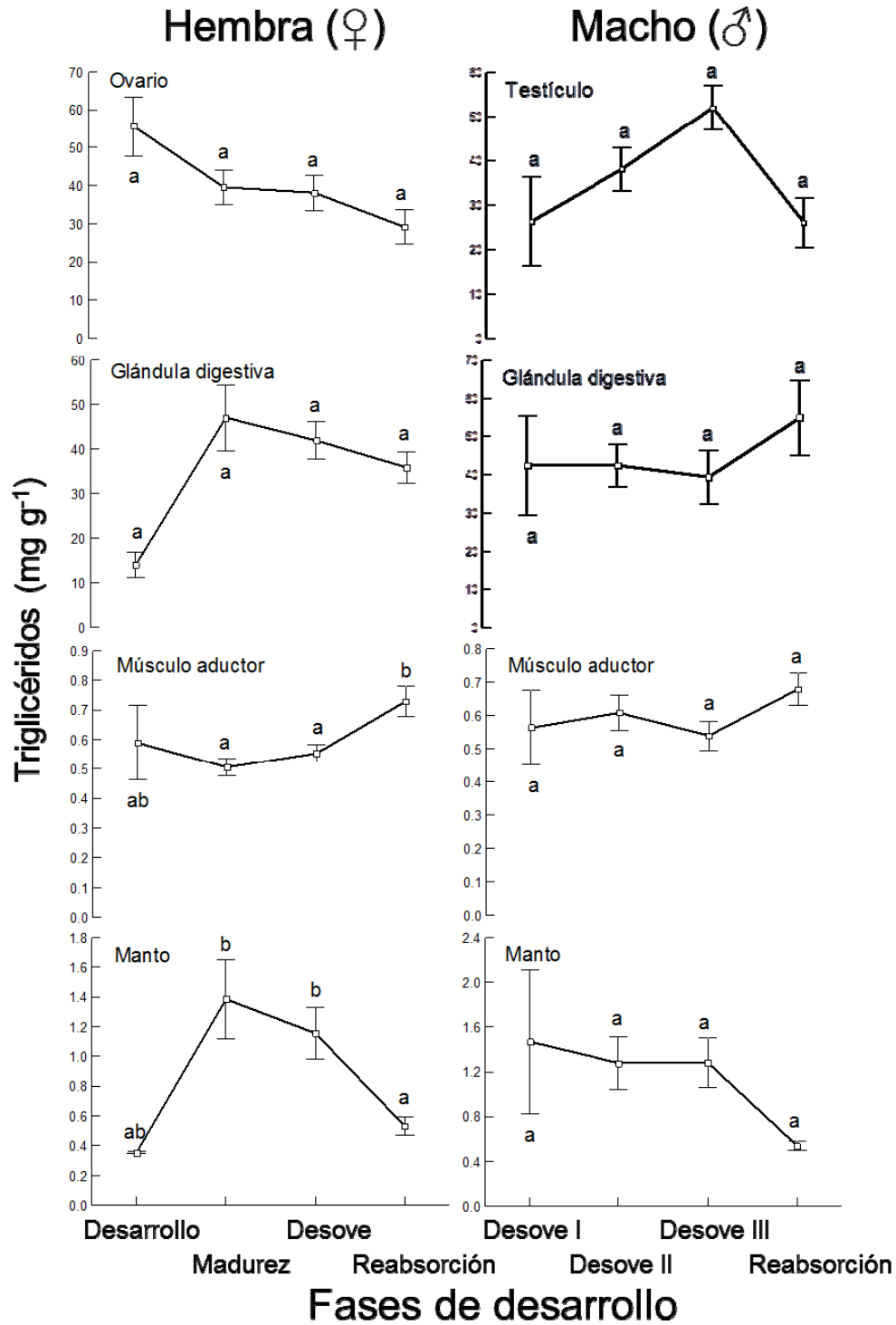


Figura 13.- Variación de la concentración de triglicéridos por fase desarrollo gonádico en hembras y machos de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Análisis de las proporciones carbohidratos/proteínas (CHO/PT), lípidos/proteínas (LT/PT) y carbohidratos/lípidos (CHO/LT)

Los valores obtenidos en las tres proporciones analizadas presentaron diferencias significativas a lo largo del periodo de estudio ($P > 0.05$, ANDEVA) (Fig. 14). Las proporciones de CHO/PT ($F_{(13,105)}=12.4$, $P= 0.00$) y CHO/LT ($F_{(13,105)}=13.6$, $P= 0.00$) presentaron valores altos de noviembre a diciembre 2011 y de junio a diciembre 2012 (CHO/PT > 0.08 ; CHO/LT > 0.34), mientras que de enero a mayo los valores fueron bajos (CHO/PT < 0.02 ; CHO/LT < 0.06). Para el caso de la proporción CHO/PT, se observó un incremento significativo de mayo a junio (0.0 a 0.1) y una disminución significativa de septiembre a octubre (0.2 a 0.1). Por su parte, la proporción LT/PT ($F_{(13,105)}=6.1$, $P= 0.00$) presentó un comportamiento contrario y no tan marcado con respecto a las proporciones anteriores, ya que de enero a mayo los valores obtenidos fueron altos (> 0.38) y en el resto de los meses fueron relativamente bajos (< 0.34). En febrero se registró el máximo valor (0.50). Las diferencias significativas en la proporción LT/PT solo se observaron entre valores alejados (noviembre 2011 a febrero y febrero a junio). Durante los meses de enero a mayo, los valores bajos en las proporciones CHO/PT y CHO/LT concuerdan con las frecuencias de organismos en fase de madurez y desove, que llegaron a ser del 100%.

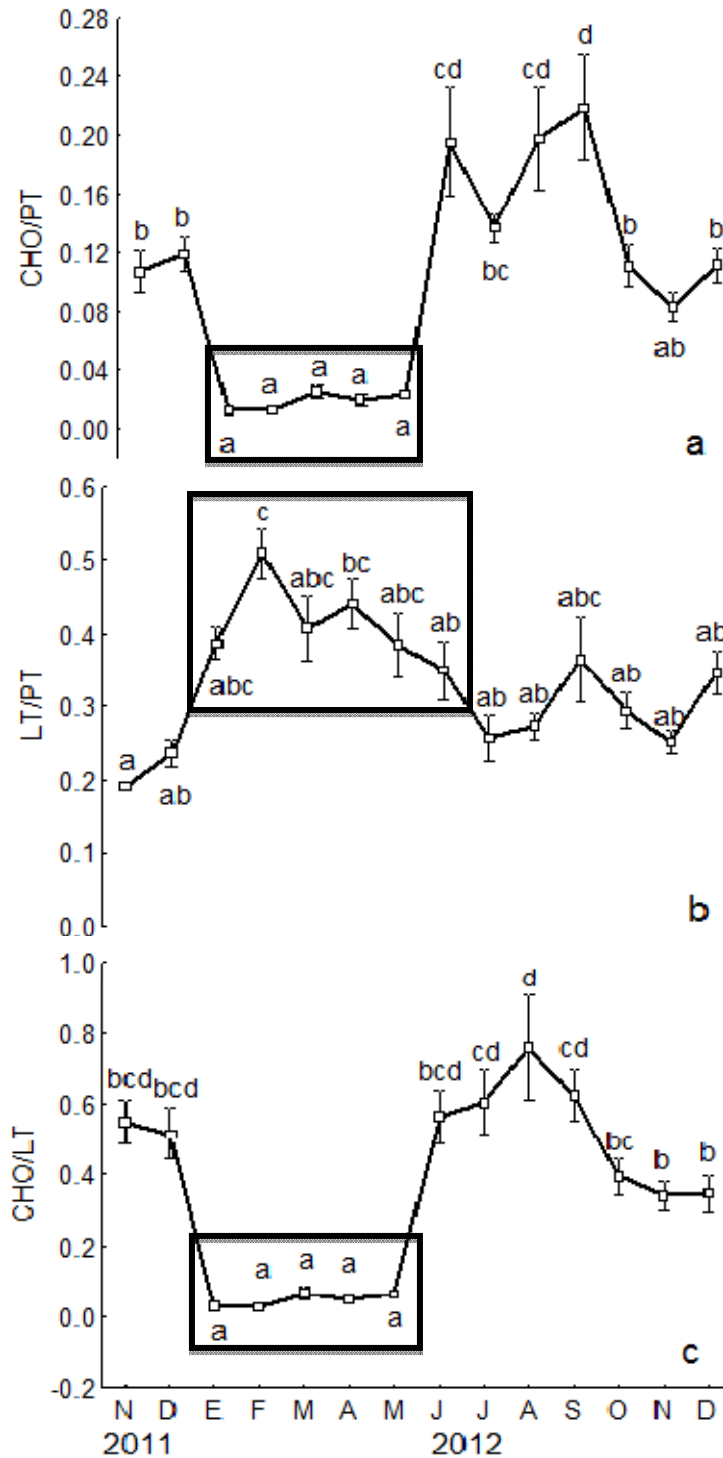


Figura 14.- Variación temporal de las proporciones a) carbohidratos/proteínas, b) lípidos/proteínas y c) carbohidratos/lípidos en la gónada de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante el periodo de estudio. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden al error estándar. El recuadro indica los meses con mayores frecuencias de organismos en fase de madurez y desove.

DISCUSIÓN

El ciclo reproductivo descrito para *A. maura* en la Ensenada de La Paz fue del tipo continuo, con producción de gametos durante casi todo el año, y presencia de varios picos de madurez y desove (madurez doce de los catorce meses; desove nueve de los catorce meses). Este patrón corrobora lo reportado recientemente por Camacho-Mondragón *et al.* (2012) para la especie en la misma localidad. Los autores enfatizan el hecho de que en años normales, el desarrollo gonádico presenta un patrón bastante claro en las frecuencias de las fases de desarrollo, las cuales coinciden con tres periodos principales de influencia de la temperatura del mar: frío ($< 25\text{ }^{\circ}\text{C}$), templado (cercanas a los $25\text{ }^{\circ}\text{C}$) y cálido ($>25\text{ }^{\circ}\text{C}$). Con estos resultados se pudo apreciar el fuerte efecto que presenta la temperatura en el control de los procesos reproductivos, regulando el inicio y término de todos los eventos relacionados con la reproducción, así como la diferenciación celular, inicio de la gametogénesis y maduración, liberación y reabsorción de gametos. La relevancia de la temperatura ha sido documentada desde décadas atrás para diversas especies de moluscos bivalvos (Sastry, 1979; Bayne & Newell, 1983; Barber & Blake, 1991) e inclusive para *A. maura* (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001; Angel-Dapa *et al.*, 2010). Asimismo, se ha reportado el efecto que ejercen fenómenos de mayor escala térmica, como El Niño y La Niña en la actividad reproductiva de los bivalvos marinos (Thompson *et al.*, 1996; Gómez-Robles *et al.*, 2013) y de esta especie (Camacho-Mondragón, 2009), donde el resultado de las anomalías generadas en la temperatura del mar provocaron modificaciones en los periodos ‘normales’ de inicio y término de los procesos de desove y reabsorción gonádica principalmente.

La disponibilidad de alimento es otro factor ambiental al que se ha asociado un fuerte efecto en la reproducción de moluscos bivalvos, particularmente en la regulación de la duración de la gametogénesis y sus procesos de sostenimiento para dicho evento (Bayne, 1976; MacDonald & Thompson, 1985; Freitas *et al.*, 2010a). Básicamente, si los organismos tienen acceso a una alta disponibilidad de alimento, obtendrán la energía necesaria para el sustento de los procesos reproductivos, sin tener que recurrir a las reservas energéticas almacenadas en otros órganos (Saucedo *et al.*, 2002b; Arellano-Martínez *et al.*, 2004a; Saucedo & Southgate, 2008). Debido a ello, la estrategia reproductiva que adoptarían los organismos es de tipo oportunista. Por el contrario, si la disponibilidad de alimento es baja, los organismos tienden a hacer uso de las reservas energéticas para sustentar la gametogénesis; en este caso se habla de una estrategia conservadora. Pueden darse casos, dependiendo de las variaciones en la oferta alimenticia, en que se recurra a una combinación de ambas estrategias (Bayne, 1976), tal como sucede en *A. ventricosus* en un sitio de la Bahía de La Paz (Luna-González *et al.* 2000) o en *N. subnodosus* en Bahía Magdalena (Racotta *et al.*, 2003). La Ensenada de La Paz, B.C.S. es considerada como una zona mesotrófica (López-Cortés *et al.*, 2008) y con condiciones favorables para la reproducción de *A. maura* (Camacho-Mondragón, 2009), evidenciado ya que los organismos de esta localidad no presentan un periodo de inactividad reproductiva. En este sentido, Villalejo-Fuerte *et al.* (2000) mencionan que la ausencia de un periodo de inactividad reproductiva, es consecuencia de una disponibilidad de alimento suficiente, y provoca que los organismos produzcan gametos durante todo el año, es decir una reproducción continua. Por lo que al no apreciarse una relación directa entre el alimento y las variaciones de los índices morfofisiológicos y las concentraciones bioquímicas, concluimos que para *A. maura* el alimento no fue un factor que afectara la modulación de

su estrategia reproductiva, por lo que al haber una buena cantidad de alimento disponible, los organismos pueden tomar la energía necesaria del medio para el sostenimiento de la gametogénesis. Así las variaciones en los ciclos de almacenamiento y transferencia son relacionados, en su mayoría, por las variaciones de la temperatura del mar.

En este sentido, los resultados encontrados por los análisis bioquímicos confirman el argumento anterior. Para poder explicar de manera integral la dinámica energética asociada a la temperatura, debemos de retomar lo reportado por Camacho-Mondragón *et al.* (2012), donde se establece que en años normales, las frecuencias de las fases de desarrollo son moduladas por la influencia de la temperatura del mar, identificándose tres periodos principales: frío, templado y cálido. Ahora bien, el comportamiento de los sustratos bioquímicos presentaron diferencias significativas asociadas a los periodos frío y templado con respecto al cálido. Los carbohidratos en los periodos fríos en todos los tejidos analizados, presentaron concentraciones bajas ($<22.1 \text{ mg g}^{-1}$), mientras que las concentraciones altas ($>74.7 \text{ mg g}^{-1}$) ocurrieron durante los periodos cálidos. Esta tendencia sugiere que los carbohidratos fueron utilizados durante los periodos de mayor demanda energética para la gametogénesis, en coincidencia con las altas frecuencias de organismos en madurez y desove. Por el contrario, durante los periodos en donde prevalecieron las gónadas en reabsorción y no hubo presencia de desoves, las concentraciones de carbohidratos se incrementaron. Existen numerosos reportes que hacen referencia a la importancia de los carbohidratos para el sustento de la reproducción en diversas especies de moluscos bivalvos, como *M. edulis* (Gabott & Bayne, 1973), *P. maximus* (Lubet *et al.*, 1987), *Cerastoderma edule* (Navarro *et al.*, 1989), *A. purpuratus* (Marínez *et al.*, 1991), *C. gigas* (Ruíz *et al.*, 1992; Berthelin *et al.*, 2000; Matus de la Parra *et al.*, 2005), *A.*

ventricosus (Racotta *et al.*, 1998), *Scapharca broughtonii* (Park *et al.*, 2001), *P. mazatlanica* (Saucedo *et al.*, 2002); *R. decussatus* (Ojea *et al.*, 2004), *N. subnodosus* (Arellano-Martínez *et al.*, 2004a; Yee-Duarte, 2009), *P. sterna* (Vite-García & Saucedo, 2008), entre otras. En resumen, durante el periodo cálido donde las condiciones ambientales son desfavorables, la energía requerida para la maduración de los gametos no es suficiente y los gametos son reabsorbidos, y la energía reciclada es almacenada en el músculo aductor y manto. Por el contrario, durante el periodo frío y templado, las condiciones ambientales fueron favorables, y consistentemente, los valores bajos del IRM parecen reflejar movilización de energía tentativamente a la gónada. Esto coincidió con las altas frecuencias de desove en ese periodo.

Las proteínas por su parte, experimentaron tendencias diferentes en sus valores en los diferentes tejidos. El manto y músculo aductor presentaron concentraciones altas de proteínas en los periodos fríos y templados ($>450 \text{ mg g}^{-1}$), mientras que los valores bajos se registraron en los periodos cálidos ($<350 \text{ mg g}^{-1}$). La glándula digestiva, ovario y testículo presentaron el comportamiento opuesto, con concentraciones altas en los periodos cálidos ($>450 \text{ mg g}^{-1}$) y concentraciones bajas en los periodos frío y templado ($<350 \text{ mg g}^{-1}$). Estas tendencias indican que los sustratos proteicos, se almacenan y utilizan diferencialmente por periodos en diferentes tejidos, es decir, el manto y músculo aductor almacenan proteínas en los periodos fríos y los transfieren en los periodos cálidos, contrario a lo que ocurre en la glándula digestiva, ovario y testículo. Por ello, parece que en algunas especies de bivalvos como los pectínidos, las proteínas del músculo aductor y manto pueden no llegar a estar asociadas al proceso de maduración gonádica (Racotta *et al.*, 2003) sino con el crecimiento somático (Martínez, 1991; Viñoles *et al.*, 2000), lo cual puede estar ocurriendo en *A.*

maura. Ahora bien, el IRM y el IM presentaron dos momentos en los que sus valores disminuyeron significativamente a lo largo del año (marzo/abril 2012 periodo templado y junio/julio 2012 periodo cálido). El primer proceso de almacenamiento (marzo 2012) y movilización de reservas (abril 2012) se relacionó dentro del ciclo por la disminución de organismos en fase de desove y la aparición de organismos en fase de reabsorción gonádica. El segundo proceso de almacenamiento (junio 2012) y movilización de reservas (julio 2012), se relacionó dentro del ciclo con la desaparición de la fase de desove y un aumento en el porcentaje de organismos en fase de reabsorción gonádica (> 50%). El proceso de reabsorción gonádica es utilizado en *A. maura* como parte de una estrategia que tiene como fin evitar la pérdida de masa corporal ante condiciones ambientales desfavorables (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). En otras especies de bivalvos, las condiciones ambientales desfavorables incrementan la actividad metabólica, y con ello el consumo de energía para el sostén de los procesos metabólicos (Viñoles *et al.*, 2000). Con base en estos argumentos, se puede asumir que en *A. maura* el aporte energético de proteínas hacia la gametogénesis es dado mayormente por la glándula digestiva, mientras las proteínas del manto y músculo son utilizadas (no almacenadas) durante los periodos en que el estrés por condiciones no favorables es intenso. Dicho argumento, se puede corroborar al observar el análisis por fases de desarrollo, siendo que en el músculo y manto las concentraciones disminuyen significativamente para la fase de reabsorción gonádica; mientras que en la glándula digestiva, disminuye la concentración conforme se avanza en el desarrollo gonádico e incrementándose durante la fase de reabsorción gonádica.

Finalmente, los lípidos y triglicéridos en la glándula digestiva, ovario y testículo presentaron ligeros procesos de acumulación (lípidos: >120 mg g⁻¹; triglicéridos: >40 mg g⁻¹).

¹) y disminución durante el periodo frío y templado ($<80 \text{ mg g}^{-1}$; triglicéridos: $>25 \text{ mg g}^{-1}$). Al parecer, dichos procesos de transferencia se relacionan con el proceso de vitelogénesis de los ovocitos (Vasallo, 1973; Gabbott, 1976; Arellano-Martínez *et al.*, 2004b; Yee-Duarte, 2009). De igual manera, en *P. maximus* la movilización lipídica es muy intensa hacia la gónada femenina (Soudant *et al.*, 1996; Pazos *et al.*, 1997), mas no a la masculina (Massapina *et al.*, 1999, Darriba *et al.*, 2005). Por su parte, el manto presentó un comportamiento opuesto, con concentraciones altas durante el periodo frío y templado ($>20 \text{ mg g}^{-1}$; $>1.6 \text{ mg g}^{-1}$), y concentraciones bajas durante el periodo cálido ($<10 \text{ mg g}^{-1}$; $<0.8 \text{ mg g}^{-1}$). Este patrón opuesto sugiere que en *A. maura* la glándula digestiva presenta un aporte importante de lípidos hacia la gónada, lo cual se vio reflejado con disminuciones en sus concentraciones durante el periodo frío. Este patrón es consistente con el reportado para otras especies de bivalvos como *P. mazatlanica*, que acumulan lípidos en la glándula digestiva y los utilizan de forma activa para sustentar la gametogénesis (Saucedo *et al.*, 2002).

El análisis bioquímico por fases de desarrollo demostró que existen diferencias significativas en la composición de casi todos los tejidos, las cuales parecen estar relacionadas con el proceso de reabsorción de nutrientes durante condiciones ambientales desfavorables. Esto fue particularmente claro para los carbohidratos (todos los tejidos), proteínas (manto, músculo aductor y glándula digestiva), lípidos totales y triglicéridos (manto y músculo aductor en hembras), lo cual se sugiere a partir de los siguientes dos argumentos: en el proceso de reabsorción, los productos de la lisis pasan al torrente sanguíneo como metabolitos y pueden ser incorporados a compartimentos de almacenamiento endógeno (células auxiliares, cuerpo de Balbiani, células VCT y ADG) o

exógenos (tejidos somáticos) (Pipe, 1987; Dorange & Le Pennec, 1989; Le Pennec *et al.*, 1991; De Gaulejac *et al.*, 1995). El segundo punto sugiere que la utilización de los sustratos metabólicos durante el proceso gametogénico, será dependiente de la naturaleza química de cada uno de ellos (ya sea de fácil o difícil almacenaje y movilización/utilización). Por ejemplo, con los carbohidratos que son una fuente de energía inmediata para cubrir las necesidades metabólicas del organismo, al momento de entrar en proceso de reabsorción, la utilización del componente glucídico disminuye y se incrementan sus niveles (Sánchez-León & Hing, 2012). Este argumento se corrobora parcialmente mediante la proporción CHO/PT calculada para los meses de altas frecuencias de madurez y desove, en donde los valores de la proporción disminuyen y se mantienen bajos como indicativo de procesos de utilización de energía, o en dado caso como sustrato de movilización de reservas de energía (Etchian *et al.*, 2004).

Con las proteínas por su parte, se observa un aporte de la glándula digestiva durante el ciclo gametogénico, pero de manera más intensa desde el desarrollo avanzado hasta la fase de desove. En el manto y el músculo aductor se observa una cierta utilización de proteínas durante la fase de reabsorción, el cual como se ha mencionado anteriormente, ocurre al momento de presentarse variables ambientales desfavorables. Al respecto, se ha reportado que existe una movilización de dicho componente durante los momentos de mayor actividad gametogénica en algunas especies de bivalvos, como *A. irradians* y *N. subnodosus* (Satry, 1968; Barber & Blake, 1985; Arellano-Martínez 2005).

Los lípidos y triglicéridos, a pesar de que no presenta diferencias significativas a lo largo de las diferentes fases de desarrollo, si experimentaron aumentos y disminuciones importantes, las cuales confirman su rol durante la gametogénesis. Esto coincide

nuevamente con los valores de las proporciones LT/PT y CHO/LT para el caso de la gónada, particularmente durante los meses donde se presentaron las mayores frecuencias de organismos maduros y desoves (enero-mayo 2012). En otras palabras, los valores altos en la relación LT/PT son indicativos de procesos de almacenamiento de energía, mientras que las disminuciones o valores bajos en la relación CHO/LT son indicativos de una posible conversión de los carbohidratos por medio de la lipogénesis de acuerdo a lo reportado por Etchian *et al.* (2004). En el manto y músculo aductor, las concentraciones de dicha proporción fueron muy bajas, lo cual concuerda con lo reportado para algunas especies de bivalvos, donde se observó una nula participación de dichos componentes en los procesos derivados de la gametogénesis (Ansell, 1974; Gabbott, 1975; Barber & Blake, 1983). La evidencia recolectada sugiere que los diferentes procesos de almacenamiento y transferencias de energía, se ven relacionados en primer lugar con el gasto energético que sufre la especie por el término del desarrollo de los gametos y el desove; y en segundo lugar por el estrés provocado por condiciones ambientales desfavorables.

Capítulo 2

EFFECTO DE LA MAREA Y LA PROFUNDIDAD EN LA MADURACIÓN GONÁDICA DE *Atrina maura*

RESUMEN

En *Atrina maura*, los esfuerzos en investigación que se han realizado a la fecha en torno a la relación entre las variables ambientales y los indicadores reproductivos han sido dirigidos principalmente al efecto de la temperatura y la disponibilidad de alimento. Con el fin de ampliar la información existente en referencia a esta relación en *A. maura*, se evaluó el efecto de la profundidad y del nivel de marea al momento de la recolecta de reproductores sobre diversos indicadores reproductivos (fases de desarrollo, índice de condición general (ICG), diámetro de ovocitos, frecuencia de tipos de ovocitos y porcentaje de cobertura de la células adipogranulares en el caso de los machos) y sobre su respuesta al desove durante su temporada natural de maduración. Para el análisis por profundidad, las recolectas fueron realizadas a 5, 10 y 15 m; mientras que las recolectas para analizar el efecto de la marea se realizaron en los niveles de bajamar, flujo, pleamar y reflujos de marea. El aumento en la profundidad de residencia de los reproductores disminuyó el desarrollo gonadal, generó un aumento en las frecuencias de madurez (máximas frecuencias a 15 m y mínimas a 5 m), así como una disminución en las frecuencias de desove (máximas frecuencias a 5 m y mínimas a 15 m), y provocó un aumento en el ICG y en la talla de los ovocitos. Por otro lado, los indicadores reproductivos para los diferentes niveles de marea confirmaron que la respuesta en el desove está influenciada por los movimientos de marea, particularmente de flujo y reflujos. En los niveles de bajamar y pleamar los organismos en fase de desove presentaron un avance notable en el proceso de remaduración gonádica, y los diámetros de los ovocitos en flujo y reflujos (41.8 a 67.9 μm) fueron mayores a los observadas en organismos recolectados durante bajamar y pleamar (37.5 a 42.3 μm).

INTRODUCCIÓN

La acuicultura es reconocida hoy en día como la mejor alternativa para incrementar la oferta de los productos marinos, contribuyendo con más del 25% en el aporte global de alimentos de la producción total en el mundo (FAO, 2012). Dentro del ámbito de la maricultura, *Atrina maura* es uno de los recursos de mayor importancia comercial en la costa noroeste del Pacífico mexicano, aunque en los últimos años se ha registrado una sensible disminución en la abundancia de sus poblaciones naturales, debido mayormente al incremento de la presión de pesca (Maeda-Martínez *et al.*, 2008; Camacho-Mondragón, 2012). Por ello, la producción de semilla de *A. maura* bajo condiciones controladas en laboratorio parece ser la mejor alternativa que existe hoy en día para satisfacer las necesidades del mercado (Maeda-Martínez, 2008), e inclusive para contribuir con la recuperación de las poblaciones a través de repoblamiento en zonas altamente afectadas (Mendo *et al.*, 2011). Sin embargo, los resultados con los que se cuenta al momento en materia de producción controlada de semilla de *A. maura* no son muy favorables, y van desde intentos fallidos de desoves de reproductores durante su temporada natural de maduración, hasta cultivos larvarios erráticos, los cuales generalmente terminan en mortalidades masivas de larvas veliger o en fijaciones muy pobres de larvas pediveliger, haciendo imposible la comercialización de semilla (Robles-Mungaray, Acuicultura Robles, La Paz, B.C.S. Com. Pers.). Estos problemas en la producción de semilla reflejan los pocos avances que se tienen en materia de investigación científica enfocada al esclarecimiento de los cuellos de botella científicos y tecnológicos relacionados con el cultivo sostenible de la especie.

En los moluscos bivalvos de importancia comercial, uno de los primeros aspectos que se estudian como parte de la respuesta fisiológica son las relaciones entre los ciclos gametogénicos y el marco ambiental. Dentro de esta relación, los mayores esfuerzos han sido enfocados al efecto de la temperatura y disponibilidad de alimento, comprobándose que existe una clara sincronización regulada por las señales ambientales que influyen en las tácticas reproductivas (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). En *A. maura*, se han evaluado las tácticas reproductivas y se han caracterizado las fases de desarrollo gonádico en organismos mantenidos bajo condiciones controladas de temperatura y disponibilidad de alimento en laboratorio (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001; Enríquez-Díaz *et al.*, 2003), así como en poblaciones silvestres de Oaxaca (Ángel-Pérez *et al.*, 2007) y Baja California Sur (Angel-Dapa *et al.*, 2010, Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). De estos estudios se desprende que las variables de la temperatura y la disponibilidad de alimento son los principales reguladores de la reproducción, así como los sincronizadores del almacenamiento y/o movilización de la energía para sustentar la gametogénesis.

En los moluscos bivalvos de distribución templada o subtropical, se ha documentado que, además de la temperatura y disponibilidad de alimento, existen otras variables ambientales que influyen en mayor o menor grado sobre los diferentes procesos fisiológicos relacionados con la reproducción de las especies. Por ejemplo, se ha observado que el mejillón *Geukensia demissa* (Borrero, 1987) o la almeja *Tagelus plebeius* (Nishida *et al.*, 2006) utilizan las corrientes de marea al momento de realizar la liberación de sus gametos para aumentar el rango de dispersión de las larvas y garantizar con ello la supervivencia de la progenie (éxito reproductivo). Esto mismo ocurre en otras especies intermareales que sincronizan la liberación de los gametos durante las mareas nocturnas más altas, cuyas amplitudes coinciden con los ciclos lunares o semilunares (Christy, 2003).

Otra variable que se ha estudiado relativamente poco en relación a la reproducción de los moluscos bivalvos es la profundidad a la que se encuentren ubicados los organismos. Al respecto, se ha reportado una mayor producción de huevos y un índice gonadosomático más alto en reproductores de *Crassostrea gigas* ubicados a una profundidad de 0-2 m con respecto a los ubicados a 3-5 m (Ngo *et al.*, 2006). También se ha observado un desarrollo gonadal más acelerado y ovocitos más grandes conforme aumenta la profundidad de recolecta de reproductores de *Aequipecten opercularis* y *Chlamys varia* de 2.5 a 12.5 m (Iglesias *et al.*, 2012).

Con el fin de generar mayor información acerca de la relación de las variables ambientales y los diferentes procesos relacionados con la reproducción de *A. maura*, se evaluó el efecto de la marea y de la profundidad de recolecta de reproductores sobre diversos indicadores de condición gonádica y sobre la respuesta al desove de la especie durante su temporada natural de maduración. La meta es aumentar las posibilidades de obtener desoves exitosos y larvas sanas y competentes que permitan asegurar la obtención de semilla en los procedimientos de cultivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecta de organismos

Los organismos fueron obtenidos en el complejo lagunar Bahía Magdalena (24°20'N, 111°27'O), ubicado en la costa occidental de la Península de Baja California. La parte central de la bahía tiene una profundidad entre 15 y 20 m, la cual disminuye hacia el oriente con una pendiente suave hacia la costa, provocando que queden expuestos frecuentemente extensos bancos de arena durante periodos de bajamar hacia el este y noroeste de la bahía (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975; Bizarro, 2008). Este cuerpo de agua

presenta un régimen de mareas mixto semi-diurno (24.8 h), con periodos definidos de pleamar y bajamar, los cuales producen grandes velocidades durante el flujo y reflujo de la marea (Lankford 1977, Obeso-Nieblas *et al.* 1999). Esto permite el intercambio de agua entre la región oceánica y el interior de la bahía (Obeso-Nieblas *et al.* 1999, Zaytsev *et al.* 2003, Sánchez-Montante 2004).

Las recolectas de organismos fueron realizadas en función al tipo de variable ambiental a analizar. Para la evaluación del efecto de la profundidad, se realizaron recolectas en tres momentos diferentes de la temporada natural de reproducción de la especie (febrero, marzo y mayo 2009) y a tres profundidades de residencia (5, 10 y 15 m) para cada recolecta. Para la evaluación del efecto del nivel de marea, las recolectas fueron realizadas durante las máximas amplitudes de marea y también en tres momentos diferentes de la temporada natural de reproducción (diciembre 2013, enero y febrero 2014), durante la pleamar, reflujo, bajamar y flujo.

Durante cada muestreo (por profundidad y por nivel de marea) se recolectaron organismos adultos, con tallas entre los 122-130 mm de longitud de concha, con el fin de asegurar que fueran organismos adultos y que ambos sexos estuvieran presentes (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). Una vez en el laboratorio, los organismos fueron limpiados de material epibióntico, medidos (0.1 mm) y pesados con y sin concha (0.1 g). Posteriormente, se realizó la disección de la masa visceral (que incluye gónada y glándula digestiva), la cual también fue pesada (0.1 g).

Marco ambiental

Esta parte también se abordó de forma diferente en función de la variable ambiental a analizar. Para cada profundidad, se registró la temperatura del mar (± 1 °C) mediante un medidor portátil de multiparámetros (YSI-556 MPS) y se recolectaron muestras de agua de

mar para la evaluación del contenido de seston (mg g^{-1}) para cada nivel de marea. El análisis del contenido de seston se realizó de acuerdo a lo propuesto por Luna-González *et al.* (2002), considerando el seston total (ST), seston orgánico (SO), y seston inorgánico (SI). Adicionalmente, para cada nivel de marea se evaluó la concentración de clorofila *a* (mg L^{-1}) de acuerdo a Strickland & Parsons (1972).

Para el tratamiento de las muestras de agua, una vez en el laboratorio las muestras fueron filtradas a través de una malla Nitex de $200 \mu\text{m}$ (Park *et al.* 2001) y posteriormente a través de filtros fueron pre-combustionados a $475 \text{ }^\circ\text{C}$ por 1.5 horas y pesados (0.001 g) por triplicado. La concentración de seston total (ST) se determinó como la diferencia entre el peso del filtro (antes del filtrado) y el peso del filtro seco (después del filtrado). El peso de las cenizas, que corresponde al contenido del SI, se determinó como la diferencia entre los filtros que fueron quemados nuevamente a $475 \text{ }^\circ\text{C}$ por 4.5 h y el peso del filtro (después del filtrado). El SO se obtuvo restando el peso del SI al peso del ST. La concentración de clorofila *a* fue extraída por medio de acetona y determinada usando el método fluorométrico, modificado por Parsons *et al.* (1984).

Fases de desarrollo gonádico e índice de condición general

La porción de la masa visceral previamente recolectada de cada espécimen fue fijada en formol al 10%. Por medio de la técnica histológica convencional (Humason, 1979), las muestras fueron deshidratadas en una serie de alcoholes de concentraciones crecientes, incluidas en Paraplast-Xtra®, cortadas a $3 \mu\text{m}$ de grosor y teñidas por contraste con hematoxilina-eosina para su posterior revisión bajo microscopio óptico.

La caracterización de las fases de desarrollo se basó en lo propuesto por Camacho-Mondragón *et al.* (2012), considerando los siguientes criterios para la definición de cada

fase: (1) tamaño, forma y grado de desarrollo de los acinos en el caso de las hembras y de los túbulos en el caso de los machos; (2) presencia y grado de desarrollo de los gametos; (3) localización de los gametos en los acinos y túbulos; y (4) tamaño de ovocitos en las hembras y porcentaje de cobertura de las células adipogranuales (CAG) en los machos. Para evaluar las fases desarrollo se utilizó el esquema de clasificación de cuatro estadios, que para el caso de las hembras incluye el desarrollo, madurez, desove y reabsorción. En el caso de los machos, la evaluación se hizo considerando no solo la evidencia histológica de la presencia de conductos de desove de todos los organismos analizados, sino también de gametos en diferentes etapas de desarrollo, por lo que se adoptó un esquema de clasificación de cuatro estadios: desove tipo 1, desove tipo2, desove tipo 3 y reabsorción, de acuerdo a lo propuesto por Camacho-Mondragón *et al.* (2012).

Con los registros de las medidas morfométricas, se determinaron por profundidad y nivel de marea las variaciones en los porcentajes del ICG, de acuerdo a la fórmula planteada por Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez (1996).

$$\text{ICG} = (\text{peso total sin concha} / \text{peso total con concha}) \times 100$$

Diámetro de ovocitos y medición del porcentaje de cobertura de las CAG

Para la medición del tamaño de ovocitos y porcentaje de cobertura de las CAG, los cortes histológicos fueron digitalizados y analizados utilizando el programa Image-Pro Plus™ (vers. 5.1, Media Cybernetics, E.U.A.). El análisis de los diámetros (μm) de los ovocitos se realizó para cada hembra por profundidad y nivel de marea, midiendo todos los ovocitos contenidos en 10 acinos. Como un indicador de calidad se realizó el análisis de los diámetros de todos los ovocitos posvitelogénicos por nivel de marea y profundidad.

Después, se calculó la proporción de cada tipo de ovocito para cada fase de desarrollo (particularmente para la madurez y desove), de acuerdo a las cuatro categorías descritas por De Gaulejac *et al.* (1995) modificado para *A. maura* en particular por Enríquez-Díaz *et al.* (2003): (1) ovogonias, (2) ovocitos previtelogénicos, (3) ovocitos vitelogénicos y (4) ovocitos post-vitelogénicos. Para el caso de los machos, se determinaron los porcentaje de cobertura de las CAG para cada tipo de fase de desove, por cada profundidad y cada nivel de marea planteada por Camacho-Mondragón *et al.* (2012):

$$\% \text{ de cobertura de CAG} = (\text{área de ocupación de CAG} * 100) / \text{área total del tejido}$$

En ambos sexos, las gónadas con presencia de reabsorción de gametos no se consideraron cuantitativamente, debido a que este proceso afecta la integridad del tejido gonádico.

Análisis estadísticos

Se comprobó la normalidad de los datos y homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los datos relativos a la temperatura del mar, ST, SO y SI por profundidad se originaron a partir de muestras tomadas al momento de la recolecta, teniendo un pequeño tamaño de muestra, por lo que las diferencias significativas por profundidad se analizaron con la prueba de Kruskal-Wallis, seguida de comparaciones de rangos múltiples de Tukey cuando fue necesario. Posteriormente, se utilizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía para examinar las variaciones de las fases de desarrollo gonádico, la frecuencia y tallas de los diferentes tipos de ovocitos y el porcentaje de área ocupada por las CAG y el ICG en cada muestreo y para cada variable analizada (profundidad de residencia y nivel de marea). Cuando el análisis de ANDEVA detectó un efecto estadísticamente significativo, se aplicó una prueba *a posteriori* de comparación de

medias (Tukey) para jerarquizar los valores de las medias. Las variables expresadas como frecuencias % (ICG, ocurrencia de tipos de ovocitos, cobertura de CAG) fueron transformadas con la función arcoseno (Zar, 1996) para reducir la dependencia de la variancia de las muestras sobre las medias y normalizar la distribución de los datos. Los datos se expresan como medias sin transformar \pm ES. Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa STATISTICA para Windows (Versión 6.0, StatSoft). En todas las pruebas se estableció un nivel de significancia (α) de 0.05.

RESULTADOS

Efecto de la profundidad

Temperatura y seston

Las variaciones de la temperatura del mar y concentración de ST, SO y SI por profundidad de residencia no presentaron diferencias significativas entre las diferentes profundidades. No obstante, se presentaron tendencias claras (Fig. 15). La temperatura ($H_{(2,9)} = 0.56$, $p = 0.75$) y el SO ($H_{(2,9)} = 0.08$, $p = 0.95$) presentaron una tendencia a la disminución conforme aumentó la profundidad de residencia, con el valor máximo a 5 m (temperatura=20.4 °C y SO=0.008 mg g⁻¹) y el mínimo a 15 m (temperatura=19.8 °C y SO= 0.002 mg g⁻¹). Sin embargo, el patrón de variación relativo a la concentración del ST ($H_{(2,9)} = 0.00$, $p = 0.98$) y SI ($H_{(2,9)} = 0.62$, $p = 0.73$) fue opuesto a los indicadores de temperatura y SO. Los valores máximos se registraron a 15 m (ST=0.025 mg g⁻¹ y SI=0.023 mg g⁻¹) y los mínimos a 5 m (ST=0.024 mg g⁻¹ y SI=0.017 mg g⁻¹).

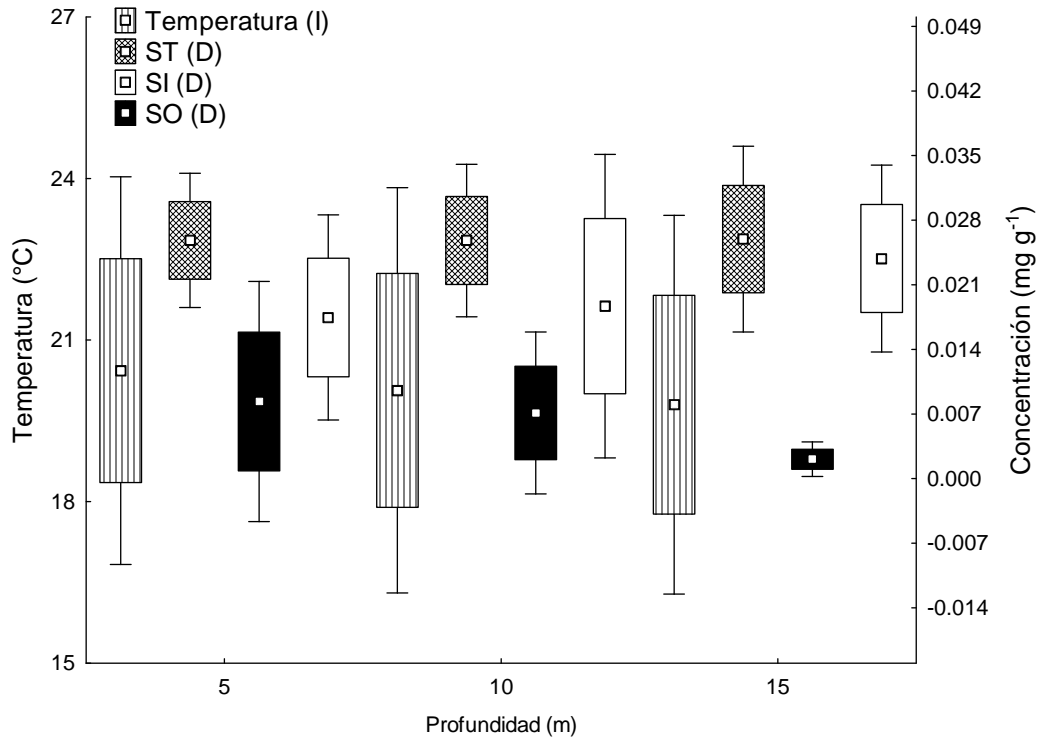


Figura 15.- Variaciones de la temperatura del agua y las concentraciones de seston total (ST), seston orgánico (SO) y seston inorgánico (SI) por profundidad en Bahía Magdalena, B.C.S., México. No se presentaron diferencias significativas entre las diferentes profundidades ($P>0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras al error estándar.

Frecuencias de las fases de desarrollo gonadal

Las frecuencias de las fases de desarrollo gonadal identificadas para las tres profundidades se presentan en la Fig. 16. En los machos, no se observaron diferencias en las frecuencias de desove tipo 2 (~25%) y tipo 3 (~73%) en las tres profundidades. Contrariamente para las hembras, las fases de madurez y desove presentaron un comportamiento inverso respecto a la profundidad. La frecuencia de madurez se incrementó con la profundidad, presentando la menor frecuencia a 5 m (30.9%) y la máxima a 15 m (71.1%). Para los organismos en desove, la mínima frecuencia ocurrió a los 15 m (13.1%) y la máxima a los 5 m (66.6%). La fase de desarrollo únicamente se presentó a los 10 y 15 m (15.3 y 15.7% respectivamente), mientras que la fase de reabsorción únicamente se registró a los 5 m (2.3%).

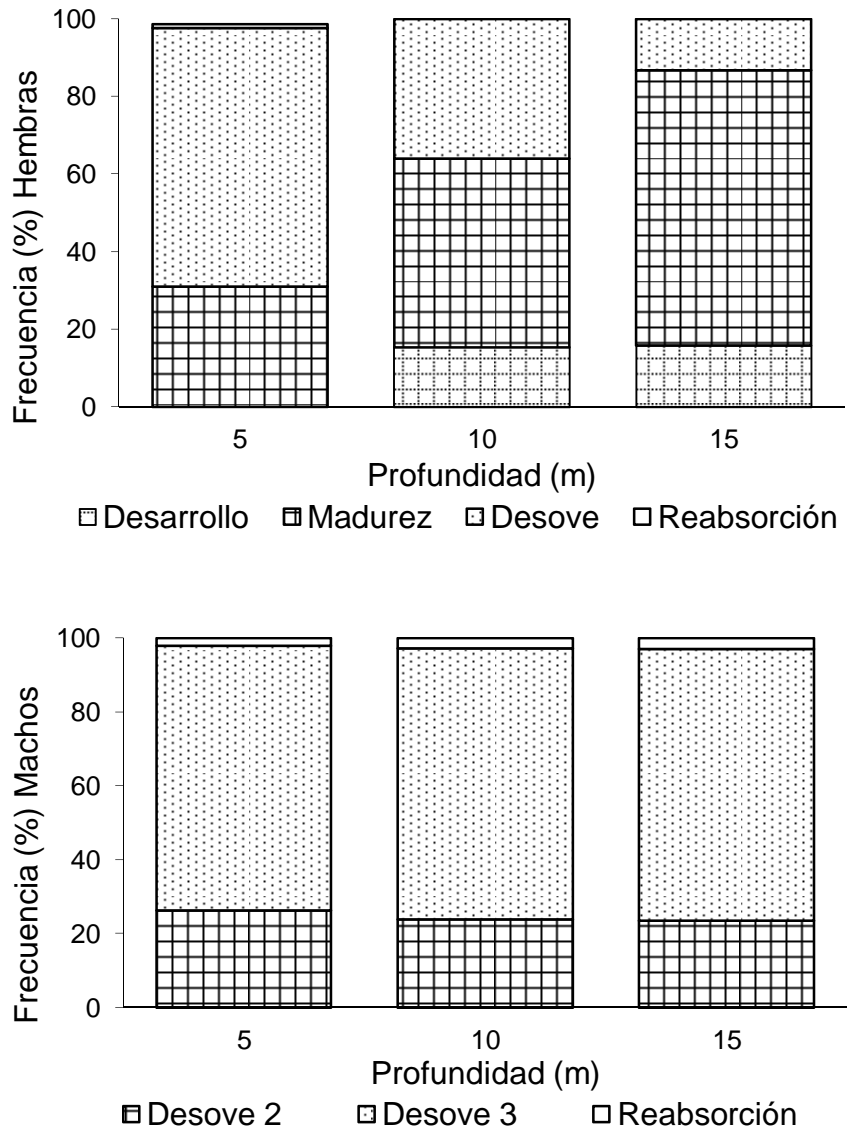


Figura 16.- Frecuencias de las diferentes fases de desarrollo gonádico en *Atrina maura* por profundidad en Bahía Magdalena, B.C.S. México.

Índice de condición general ICG

No se observaron diferencias significativas ($F_{(2,118)} = 0.8, P = 0.43$) en los valores del ICG con respecto a la profundidad de residencia (Fig. 17). Sin embargo, el ICG siguió una tendencia al incremento conforme aumentó la profundidad de residencia, teniendo el valor mínimo a 5 m (33.7%) y el máximo a 15 m (36.4%).

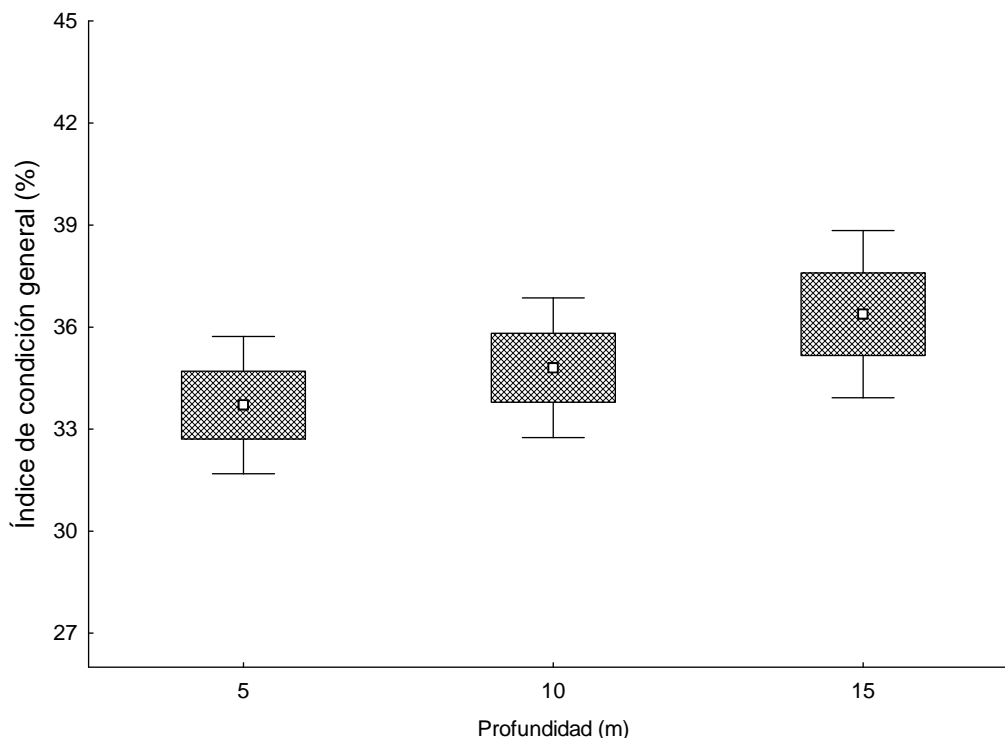


Figura 17.- Variación del índice de condición general de *Atrina maura* por profundidad en Bahía Magdalena, B.C.S., México. No se presentaron diferencias significativas entre las diferentes profundidades ($P>0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras al error estándar.

Frecuencia y ocurrencia de los diferentes tipos de ovocitos y porcentaje de cobertura de las CAG por profundidad

La examinación microscópica de las gónadas de reproductores de *A. maura* recolectadas en las tres profundidades reveló que no existen diferencias significativas ($P>0.05$) en las frecuencias de los diferentes tipos de ovocitos, tanto para la fase de madurez, como para la de desove (Tabla 1).

Tabla 1.- Porcentaje (%) de ocurrencia de los diferentes tipos de ovocitos para las fases de madurez y desove de *Atrina maura* por profundidad en Bahía Magdalena, B.C.S. No se presentaron diferencias significativas entre las diferentes profundidades ($P>0.05$).

Tipo de ovocito	Profundidad			ANDEVA
	5 m	10 m	15 m	
<i>Ovogonia</i>	3.23 ±0.61	3.62 ±0.93	3.82 ±0.79	$F_{(2,587)}=1.80, P= 0.25$
<i>Previtelogénico</i>	11.94 ±1.03	10.55 ±0.69	10.84 ±0.89	$F_{(2,587)}=2.7, P=0.27$

<i>Vitelogénico</i>	7.81 ±2.05	8.12 ±1.76	7.01 ±1.35	$F_{(2,587)}=1.8, P=0.32$
<i>Posvitelogénico</i>	77.03 ±3.42	77.71 ±2.94	78.33 ±3.85	$F_{(2,587)}=2.5, P=0.22$

Desove

Tipo de ovocito	Profundidad			ANDEVA
	5 m	10 m	15 m	
<i>Ovogonia</i>	19.96 ±6.64	18.45 ±1.10	18.95 ±0.94	$F_{(2,467)}=0.43, P= 0.33$
<i>Previtelogénico</i>	23.28 ±6.59	21.67 ±1.177	21.62 ±1.068	$F_{(2,467)}=0.01, P=0.47$
<i>Vitelogénico</i>	11.47 ±5.08	17.50 ±1.44	14.49 ±2.26	$F_{(2,467)}=0.12, P=0.51$
<i>Posvitelogénico</i>	45.26 ±8.10	42.36 ±1.37	44.92 ±1.44	$F_{(2,467)}=1.02, P=0.22$

Para el caso de los machos, en la Tabla 2 se presentan los porcentajes de cobertura de las CAG por tipo de desove en cada profundidad de recolecta. El desove tipo 1 no se registró en ninguna profundidad analizada. Las diferencias encontradas para las fases de desove 2 y 3 no fueron significativas entre profundidades ($P>0.05$).

Tabla 2.- Porcentaje (%) de cobertura de las CAG en los acinos espermáticos de *Atrina maura* por profundidad en Bahía Magdalena, B.C.S. No se presentaron diferencias significativas entre las diferentes profundidades ($P>0.05$).

Tipo de desove	CAG			ANDEVA
	5 m	10 m	15 m	
<i>Desove 2</i>	12.73 ±4.27	11.49 ±5.23	11.92 ±4.36	$F_{(2,107)}=0.06, P=0.75$
<i>Desove 3</i>	3.28 ±2.41	1.79 ±1.83	2.19 ±3.19	$F_{(2,407)}=1.98, P=0.12$

Diámetro de ovocitos posvitelogénicos

Los diámetros de ovocitos posvitelogénicos variaron significativamente entre las diferentes profundidades ($F_{(2,3203)}= 33.8, P=0.00$) (Fig. 18). Las menores tallas se registraron en la profundidad de 5 m (57.4 μm) y las máximas a 10 m (66.7 μm), con un valor intermedio a los 15 m (62.5 μm).

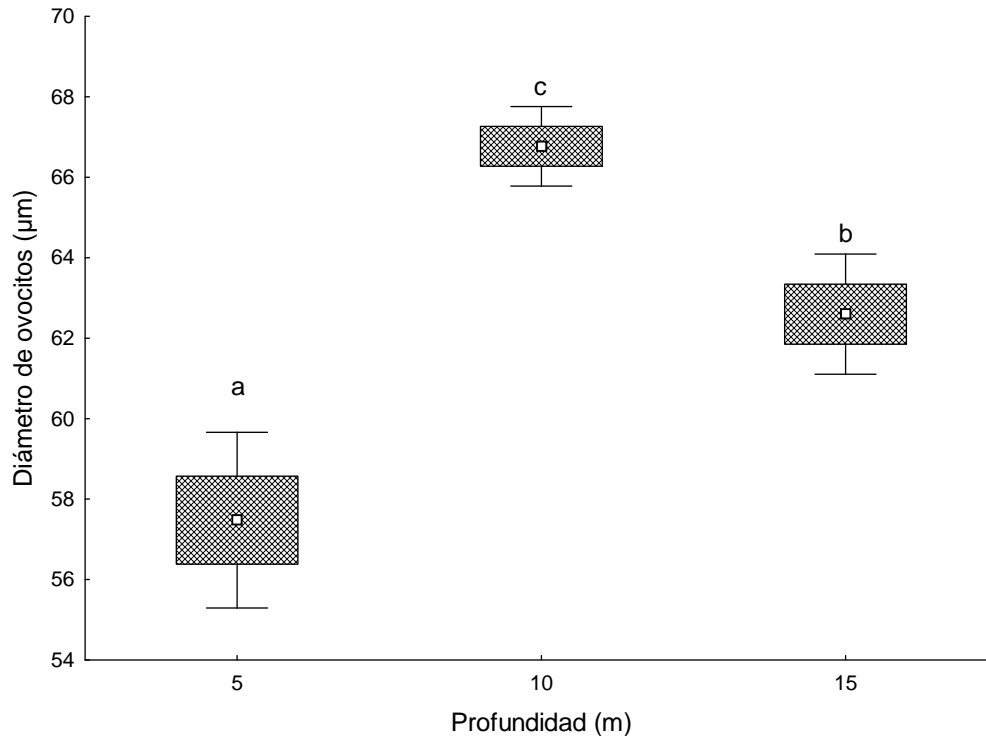


Figura 18.- Variación del diámetro de ovocitos de *Atrina maura* por profundidad en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras al error estándar.

Efecto del nivel de marea

Seston y clorofila a

Las variaciones en la concentración de ST ($F_{(3,32)}=2.86$; $P=0.05$), SI ($F_{(3,32)}=2.86$; $P=0.08$) y SO ($F_{(3,32)}=2.99$; $P=0.12$) por nivel de marea no fueron significativas (Fig. 19). No obstante, se observó una tendencia a la baja para el caso del ST, SO y SI, que tuvieron sus máximos valores durante el nivel de flujo de marea (ST=0.01 mg g⁻¹; SO= mg g⁻¹; SI=0.01 mg g⁻¹), y a partir de este nivel disminuyeron hasta alcanzar los mínimos valores en el nivel de bajamar (ST=0.009 mg g⁻¹; SO=mg g⁻¹; SI=0.006 mg g⁻¹).

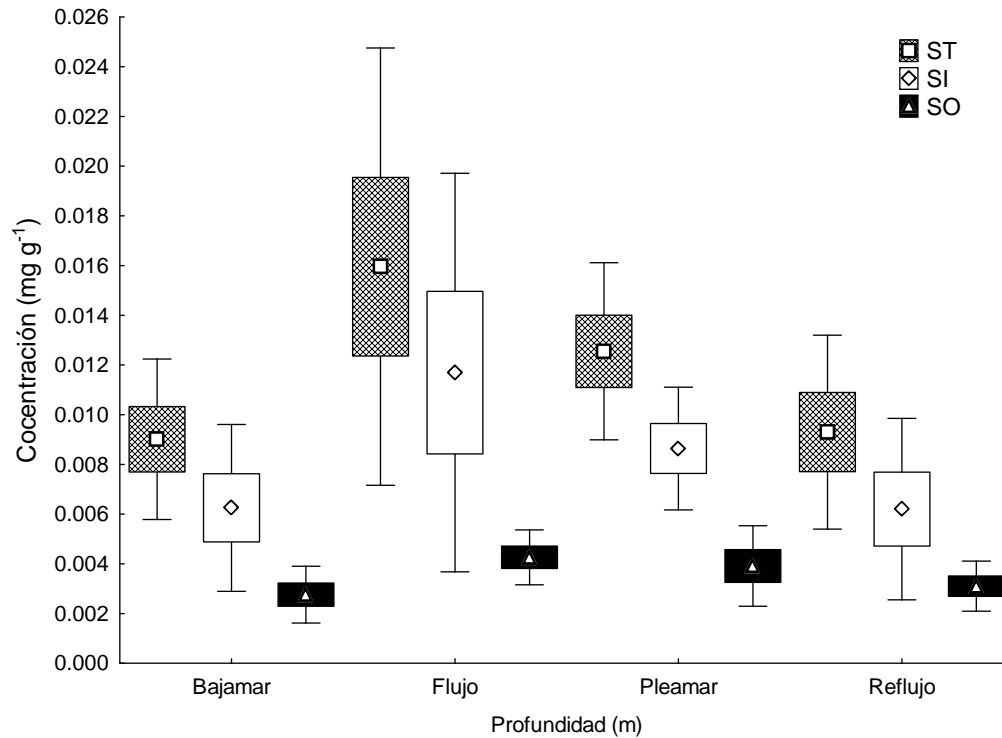


Figura 19.- Variación en la concentración de seston total (ST), seston inorgánico (SI) y seston orgánico (SO) por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S., México. No se presentaron diferencias significativas entre las diferentes profundidades ($P>0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras a la desviación estándar

Los valores para la concentración de clorofila *a* ($F_{(3,32)}=122.0$, $P=0.00$) se presentan en la Fig. 20. En este caso, la máxima concentración se registró en el nivel de flujo de marea ($2.3 \mu\text{g L}^{-1}$) y disminuyó gradualmente hasta su mínimo en el nivel de reflujo de marea ($1.3 \mu\text{g L}^{-1}$).

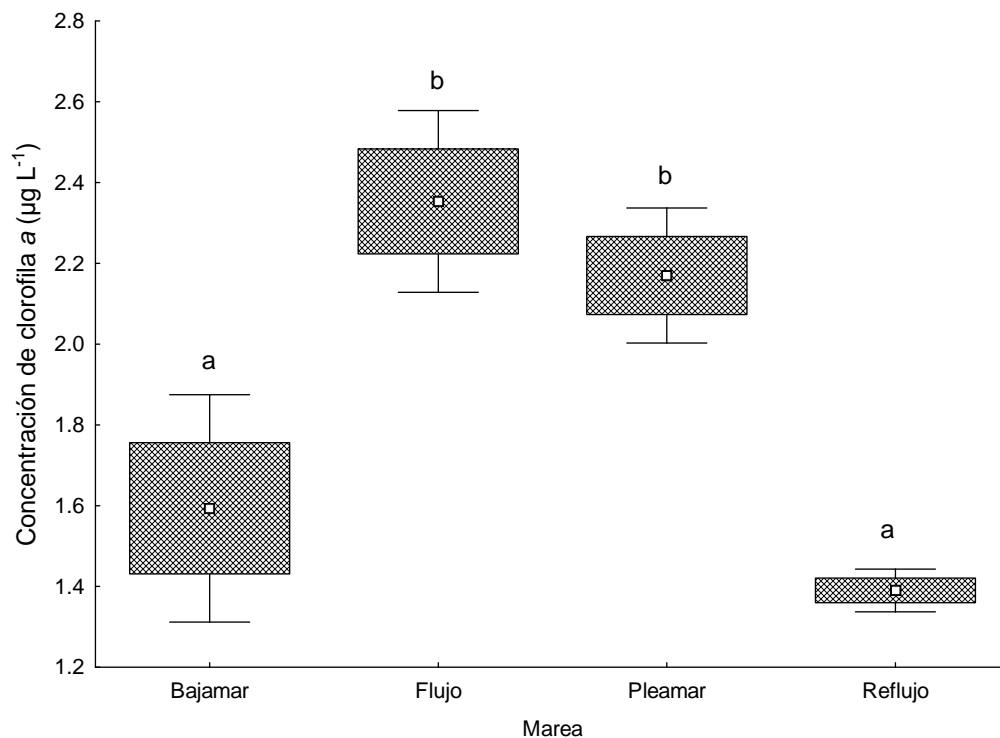


Figura 20.- Variación en la concentración de clorofila *a* por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S., México Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras a la desviación estándar.

Frecuencia de las fases de desarrollo gonadal

En las hembras, únicamente se presentaron los estadios de madurez y desove en los diferentes niveles de marea, mientras que en los machos se observó la presencia de los tres tipos de desove (Fig. 21). Para el caso de los machos, el mayor porcentaje de ocurrencia de desove tipo 3 ocurrió durante el nivel de pleamar (50%) y el mínimo en el nivel de flujo (36%). Los organismos en desoves tipo 2 presentaron con un mayor porcentaje de ocurrencia durante el flujo (64%) y con menor en el nivel de pleamar (10%). Si bien no se registraron organismos en desove tipo 1 durante el nivel de flujo, estos alcanzaron su mayor porcentaje de ocurrencia en la pleamar (40%). Para el caso de las hembras, los mayores porcentajes de desove estuvieron ubicados en los niveles de pleamar (68%) y reflujo (67%).

Por el contrario, las máximas frecuencias de hembras maduras ocurrieron en los niveles de bajamar (60%) y flujo (80%).

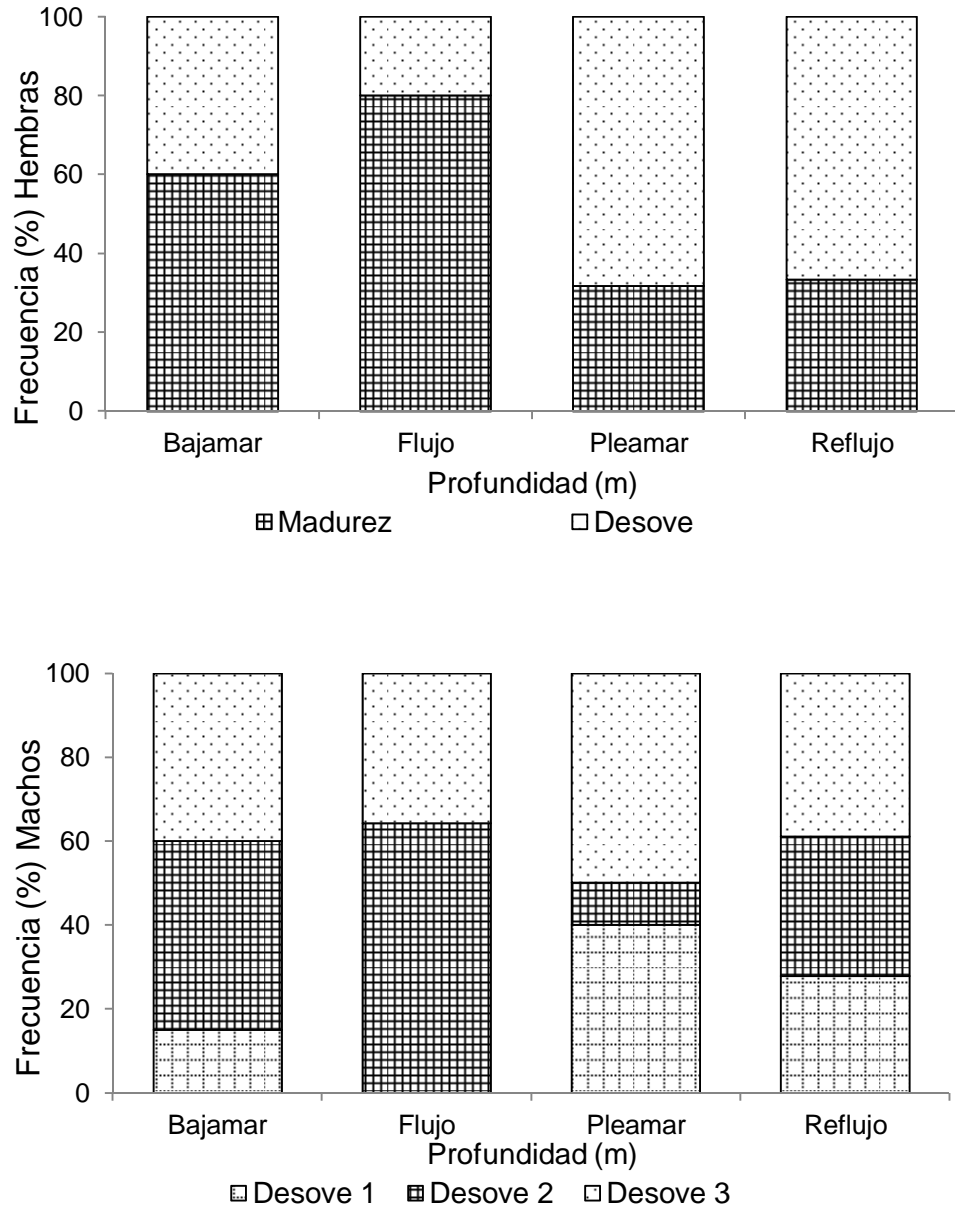


Figura 21.- Frecuencias de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Atrina maura* por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S. México.

Índice de condición general ICG

Se detectaron diferencias significativas ($F_{(3,175)} = 9.5$, $P = 0.00$) en los valores del ICG con respecto al nivel de marea (Fig. 22). El valor máximo se presentó durante el flujo (43.1%) y el mínimo en pleamar (35.3%).

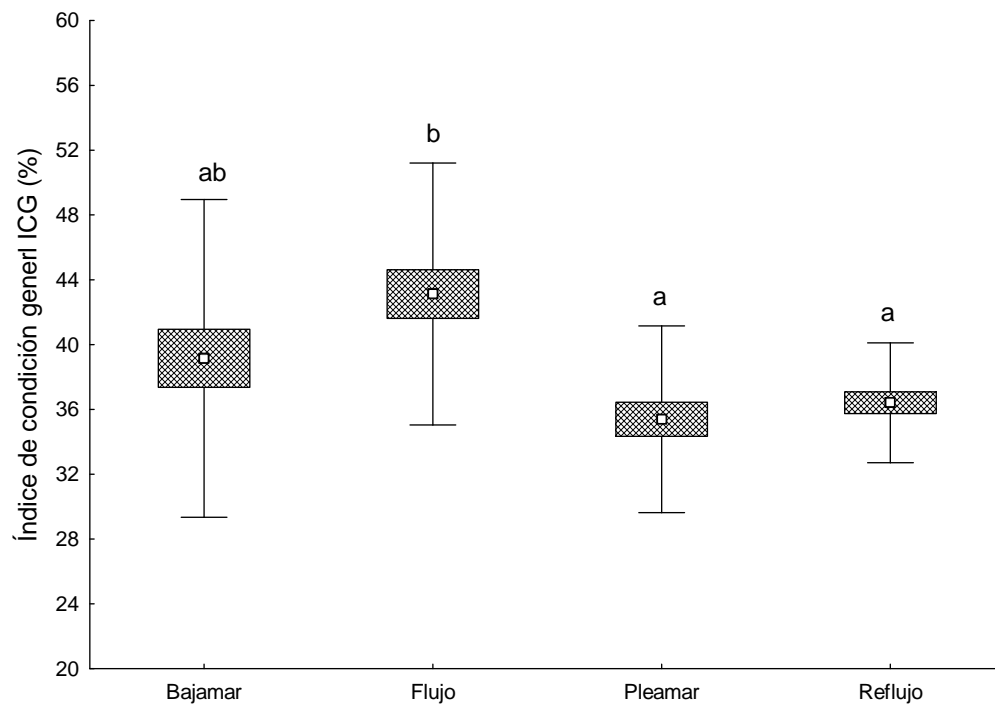


Figura 22.- Variación del índice de condición general de *Atrina maura* por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras a la desviación estándar.

Frecuencia y ocurrencia de tipos de ovocitos y porcentaje de cobertura de las CAG

El análisis microscópico de las gónadas femeninas reveló diferencias significativas ($P < 0.05$, ANDEVA) en las frecuencias de los diferentes tipos de ovocitos en las fases de madurez y desove por nivel de marea (Tabla 3). En el caso de las ovogonias presentes durante la fase de madurez, las mayores frecuencias se registraron en pleamar, en tanto que en la fase de desove la menor frecuencia registrada ocurrió en el nivel pleamar. En los ovocitos previtelogénicos, la fase de madurez coincidió con los mayores porcentajes de

ocurrencia en los niveles de bajamar y pleamar, mientras que en la fase de desove las mayores frecuencias fueron ubicadas en flujo y reflujo. Para los ovocitos vitelogénicos, la mayor frecuencia de la fase de madurez ocurrió en bajamar, mientras que en la fase de desove las mayores frecuencias se registraron en bajamar y reflujo. Por último, las mayores frecuencias de ovocitos posvitelogénicos en el caso de la fase de madurez ocurrieron en flujo y reflujo, en comparación con la fase de desove que se registró en pleamar.

Tabla 3.- Porcentaje de ocurrencia (%) de los diferentes tipos de ovocitos en las fases de madurez y desove de *Atrina maura*, por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$).

Madurez					
Tipo de ovocito	Marea				ANDEVA
	<i>Bajamar</i>	<i>Flujo</i>	<i>Pleamar</i>	<i>Reflujo</i>	
<i>Ovogonia</i>	7.23 ±0.61 ^b	3.62 ±0.93 ^a	9.82 ±0.79 ^c	7.92 ±0.89 ^b	$F_{(3,1066)}=48.0, P=0.00$
<i>Previtelogénico</i>	11.94 ±1.03 ^c	7.05 ±0.69 ^a	10.84 ±0.89 ^c	8.86 ±0.94 ^b	$F_{(3,1066)}=29.7, P=0.00$
<i>Vitelogénico</i>	23.81 ±2.05 ^c	18.12 ±1.76 ^b	13.01 ±1.35 ^a	10.24 ±1.25 ^a	$F_{(3,1066)}=41.8, P=0.00$
<i>Posvitelogénico</i>	57.03 ±3.42 ^a	71.21 ±2.94 ^c	66.33 ±3.85 ^b	72.98 ±3.18 ^c	$F_{(3,1066)}=44.5, P=0.00$

Desove					
Tipo de ovocito	Marea				ANDEVA
	<i>Bajamar</i>	<i>Flujo</i>	<i>Pleamar</i>	<i>Reflujo</i>	
<i>Ovogonia</i>	15.99 ±1.44 ^b	18.45 ±1.10 ^b	10.95 ±0.94 ^a	18.82 ±1.32 ^b	$F_{(3,1066)}=43.6, P=0.00$
<i>Previtelogénico</i>	17.37 ±1.56 ^b	21.67 ±1.177 ^c	10.62 ±1.068 ^a	20.88 ±1.41 ^c	$F_{(3,1066)}=57.1, P=0.00$
<i>Vitelogénico</i>	21.77 ±2.55 ^c	17.50 ±1.44 ^b	10.49 ±2.26 ^a	22.70 ±2.16 ^c	$F_{(3,1066)}=52.0, P=0.00$
<i>Posvitelogénico</i>	44.86 ±2.57 ^a	42.38 ±1.37 ^a	67.92 ±1.44 ^b	37.58 ±1.54 ^a	$F_{(3,1066)}=110.7, P=0.00$

Para el caso de los machos, el porcentaje de cobertura de las CAG por tipo de desove en cada uno de los niveles de marea se muestra en la Tabla 4. Para la fase de desove tipo 1, los porcentajes de cobertura en los tres niveles de marea (bajamar, pleamar y reflujo) no presentaron diferencias significativas. Para la fase de desove tipo 2 se detectaron diferencias significativas en el nivel de flujo donde hubo mayor cobertura en las CAG. Por último, las variaciones en los porcentajes de cobertura de las CAG no fueron significativas para ningún nivel de marea con el desove tipo 3.

Tabla 4.- Porcentaje (%) de cobertura de las CAG en los acinos espermáticos por tipo de desove de *Atrina maura* por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$).

Tipo de desove	CAG				ANDEVA
	Marea				
	<i>Bajamar</i>	<i>Flujo</i>	<i>Pleamar</i>	<i>Reflujo</i>	
<i>Desove 1</i>	31.30 ± 20.11 ^a	–	31.75 ± 7.87 ^a	32.40 ± 11.13 ^a	$F_{(3,616)}=0.01, P=0.98$
<i>Desove 2</i>	7.48 ± 4.47 ^a	16.73 ± 6.34 ^b	11.94 ± 5.42 ^{ab}	11.88 ± 2.79 ^{ab}	$F_{(3,616)}=6.06, P=0.00$
<i>Desove 3</i>	6.02 ± 4.74 ^a	5.98 ± 4.54 ^a	1.61 ± 1.59 ^a	5.19 ± 6.39 ^a	$F_{(3,616)}=1.98, P=0.12$

Diámetro de ovocitos posvitelogénicos

Las variaciones en el diámetro de los ovocitos fueron significativas por efecto del nivel de la marea (Fig. 23), alcanzando un máximo durante el flujo de marea (66.8 μm) ($F_{(3,2834)}=12.8, P<0.05$). Por el contrario, las tallas ovocitarias mantuvieron un valor promedio más bajo durante los demás niveles de marea (entre 64.5 y 65.3 μm).

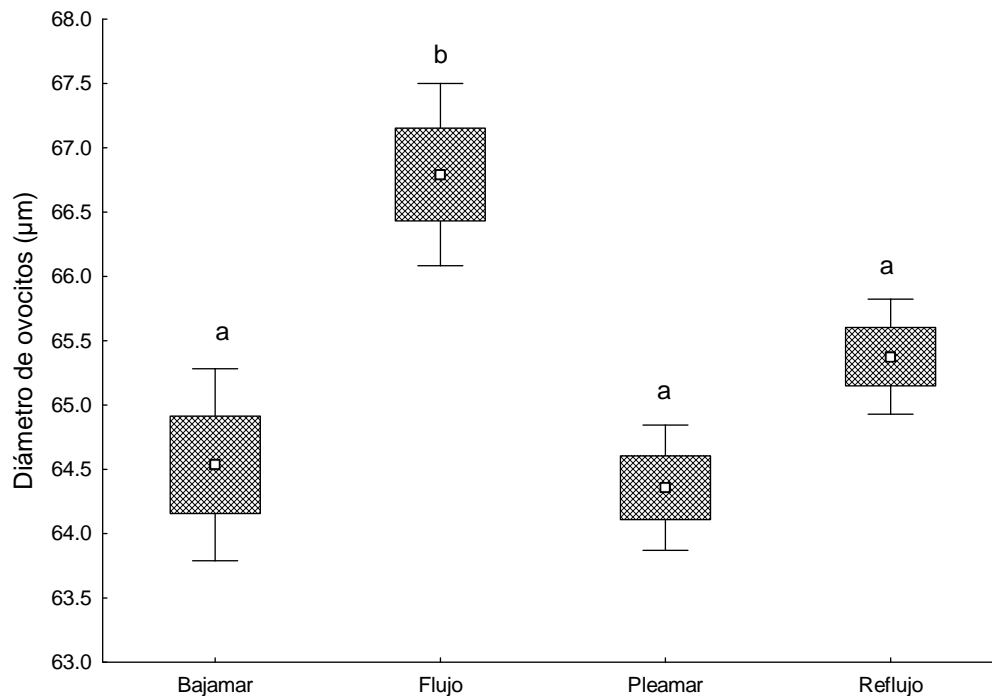


Figura 23.- Variaciones del diámetro de los ovocitos posvitelogénicos de *Atrina maura* por nivel de marea en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$). Las cajas corresponden al error estándar y las barras a la desviación estándar.

DISCUSIÓN

En *A. maura*, estudios recientes han sugerido que, además de la temperatura del agua y la disponibilidad alimenticia, existen otros tipos de factores exógenos que influyen los indicadores de desempeño reproductivo y larvario de *A. maura* en la zona intermareal, como son el flujo (Arrieche *et al.*, 2010) y la profundidad de residencia y altura de marea (Acosta *et al.*, 2009; Iglesias *et al.*, 2012). De acuerdo a los resultados del Capítulo 3, la profundidad de residencia de la especie puede provocar variaciones importantes en los tiempos de inmersión o exposición al aire en zonas de baja profundidad, llevando a los organismos a un estrés por desecación, altas temperaturas y falta de alimento. De igual manera se encontró para la misma especie y localidad, un efecto significativo del nivel de marea del que se recolectan los reproductores sobre su respuesta al desove en laboratorio, llegando a un 40 a 100% de efectividad en reproductores que fueron recolectados en nivel de flujo y reflujo de marea. Con base en los argumentos anteriores, se decidió realizar muestreos dirigidos a evaluar el efecto de la profundidad y nivel de marea en variables reproductivas de *A. maura*, con el fin de corroborar si dichas variables ejercen un efecto y de qué forma se ve esto reflejado en los indicadores de desempeño reproductivo.

Referente a la profundidad de residencia de los reproductores, se observó una relación inversamente proporcional con el grado de desarrollo gonadal, es decir, a mayor profundidad el desarrollo gonadal presentó menor avance (10 y 15 m), y a menor profundidad (5 m) el desarrollo de la gónada fue mayor. Dicha tendencia se reflejó en el aumento en las frecuencias de gónadas maduras conforme se incrementó la profundidad (alcanzando un máximo a 15 m) y por el contrario, las frecuencias de organismos en fase de

desove tendieron a disminuir conforme se incrementó la profundidad (máximas frecuencias a 5 m). Un patrón similar se ha reportado también para otras especies de bivalvos como *P. magellanicus* (Smith *et al.*, 2001; Hart & Chute, 2004), *M. galloprovincialis* (Cáceres-Martínez & Figueras, 1997) *Perna perna* (Acosta *et al.*, 2009), *P. viridis* (Acosta *et al.*, 2009) y *C. gigas* (Ngo *et al.*, 2006), donde la profundidad de residencia o la profundidad a la cual fueron recolectados los organismos de las artes de cultivo se relaciona inversamente con el desarrollo gonádico. Dicha tendencia parece estar relacionada mayormente con una disminución de la disponibilidad de alimento y de temperatura en aguas profundas (Smith *et al.*, 2001; Hart & Chute, 2004; Lai & Helser, 2004; Hart & Rago, 2006; Hart & Chute, 2009). Este hecho concuerda con las variaciones de temperatura y SO en específico registradas en este estudio, las cuales, aunque no presentaron diferencias significativas entre profundidades, reflejaron una clara tendencia a la disminución conforme se incrementó la profundidad.

Por otro lado, en este estudio se observó un aumento en el ICG, el cual no fue significativo entre las profundidades de residencia, pero si reflejó una tendencia al aumento de sus valores con la profundidad. Al respecto, se ha reportado que la profundidad ejerce un efecto marcado sobre diversos aspectos reproductivos, como los índices de condición gonádica en *P. magellanicus* (MacDonald & Thompson, 1985; Barber *et al.*, 1988; Schmitzer *et al.*, 1991) y en *C. islandica* (Skreslet Brun, 1969). Dicha tendencia se relaciona con el aumento en el peso de la gónada al disminuir la frecuencia de organismos en fase de desove y aumentar la frecuencia de organismos en fase de madurez. Resultados contradictorios han sido reportados para otras especies de bivalvos en relación al efecto de la profundidad. Tal es el caso de *A. opercularis*, donde se relacionó el incremento en el ICG

con una disminución en la profundidad de residencia de los organismos (Román *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2001). Parada *et al.* (1993) reportaron en *Chlamys varia* que no existen diferencias significativas en las variables reproductivas con las variaciones en la profundidad de residencia.

En otras especies de bivalvos, se ha evidenciado que la profundidad de residencia puede operar como un factor benéfico o perjudicial para los organismos, según las estrategias de vida de cada especie. Por ejemplo, en el ostión japonés *C. gigas*, la bajamar favorece los procesos de maduración y desove de gametos (Ngo *et al.*, 2006), mientras que llega a ser desfavorable para el mejillón *Gaukensia demissa* (Borrero, 1987) y la almeja *Tapes plebeius* (Nishida *et al.*, 2006). En específico para *A. maura*, se ha reportado que su cultivo a profundidades por debajo del nivel medio de agua en Bahía Magdalena favorece un crecimiento más rápido y permite alcanzar tallas más grandes, que cuando se cultiva a bajas profundidades (Mendo *et al.*, 2011). A pesar de que el desarrollo gonádico fue menos activo conforme se incrementó la profundidad de residencia, la talla de los ovocitos fue significativamente mayor a 10 y 15 m, en comparación con la profundidad de 5 m. Dicha disminución de la talla de los ovocitos posvitelogénicos de organismos residentes a 5 m, parece estar relacionada con el efecto del estrés ocasionado por los periodos de exposición al aire y no alimentación que llegan a sufrir los organismos en profundidades bajas durante los periodos del bajamar en Bahía Magdalena. Estos resultados confirman que las respuestas fisiológicas en los bivalvos son específicas de la especie y también pueden variar entre poblaciones de la misma especie separadas geográficamente (MacDonald & Thompson, 1985; Bayne *et al.*, 1988).

Con respecto a la influencia de los niveles de marea, los indicadores reproductivos analizados confirmaron un efecto en el desove particularmente durante los niveles de flujo y reflujo. Dicho argumento se corroboró con el análisis microscópico de las fases de desarrollo gonádico y las diferencias en los porcentajes de ocurrencia de los diferentes tipos de ovocitos para cada nivel de marea. Estos resultados evidenciaron que los desoves ocurridos durante la bajamar y pleamar ocurrieron en mayor porcentaje con ovocitos posvitelogénicos que no fueron liberados al medio durante el desove masivo de gametos. Por el contrario, los desoves durante las fases de flujo y reflujo indican que ocurrió un cierto avance en el proceso de remaduración gonádica con un mayor porcentaje de ovogonias, ovocitos previtelogénicos y ovocitos vitelogénicos dentro de los acinos. Se ha reportado que *A. maura* experimenta en la Ensenada de La Paz desoves parciales y comienza un periodo de remaduración gonádica durante la temporada reproductiva, siempre y cuando las condiciones ambientales permanezcan favorables (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). También se ha reportado que el proceso de remaduración gonádica durante condiciones ambientales adecuadas es común para otras especies de bivalvos, como *P. maximus* (Duinker *et al.*, 1999), *P. magellanicus* (Saout *et al.*, 1999) *A. tehuelchus* (Lasta & Calvo, 1978), *A. ventricosus* (Villalejo-Fuerte & Ochoa-Báez, 1993), *A. purpuratus* (Avendaño & Le Pennec, 1996, 1998), *P. mazatlanica* (Saucedo & Monteforte, 1997), y *N. subnodosus* (Arellano-Martínez *et al.*, 2004a).

El análisis del ICG y la talla de ovocitos complementaron el panorama relativo a la influencia de la marea en la condición general de los organismos. Al respecto, se observó que valores altos del ICG en el nivel de flujo correspondieron con las menores frecuencias de organismos en fase de desove y mayores tallas de ovocitos posvitelogénicos. Es claro

que el ICG se ha considerado un buen indicador relacionado con la actividad reproductiva de los organismos, donde la pérdida de la condición suele ser consecuencia de la disminución de la masa gonadal producto de la liberación de los gametos durante el desove (Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez, 1996; Sahin *et al.*, 2006). Inclusive para *A. maura* en la Ensenada de La Paz, se observó que el ICG presentó una tendencia a la disminución en los meses donde se presentaron las máximas frecuencias de desoves (Camacho-Mondragón *et al.*, 2008). Respecto a las tallas de ovocitos posvitelogénicos registradas durante el flujo de marea, se han relacionado los valores altos de sus diámetros con la presencia de las máximas frecuencias de organismos en fase de madurez, de igual forma, las menores tallas de ovocitos posvitelogénicos son correspondientes con las máximas frecuencias de organismos en fase de desove en los niveles de bajamar y pleamar. En diversas especies de moluscos como *R. decussates* (Ojea *et al.*, 2004), *Arca noae* (Peharda *et al.*, 2006), e incluso en *A. maura* se ha observado que durante los picos de madurez se registran las mayores tallas de ovocitos (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012), los cuales han completado el proceso vitelogénico y se encuentran listos para ser desovados (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001). Parece claro que el ICG y las tallas de ovocitos mantuvieron una relación directa con la intensidad de los desoves registrados, siendo muy evidente en el paso de flujo a pleamar.

Por su parte, durante el reflujó de marea se incrementaron las frecuencias de organismos en desove, así como valores bajos del ICG. Sin embargo, el mayor número de organismos en proceso de remaduración gonádica y las mayores tallas de ovocitos posvitelogénicos durante el flujo y reflujó apoyaron el hecho de que *A. maura* utiliza los movimientos de la marea para la liberación de sus gametos y aumentar su dispersión. En

consecuencia, los organismos en pleamar y bajamar se encuentran más cercanos al evento de desove, por lo que presentan un menor porcentaje de gametos en proceso de remaduración y ofrecen una menor probabilidad de poder ser inducidos al desove con éxito en condiciones de laboratorio, tal como se corrobora en el capítulo siguiente.

La disponibilidad de alimento en la zona, se descartó como una variable ambiental la cual se encontrara influyendo el proceso de desove de la especie. Esto debido a que se sabe que las concentraciones de clorofila *a* y el SO proveen un ambiente adecuado de alta disponibilidad de alimento para las larvas de callo de hacha *A maura*, una vez agotadas las reservas endógenas de vitelo e iniciado el proceso de alimentación exógena entre las 24 y 48 h. posterior a la fecundación de los gametos (Robles-Mungaray *et al.*, 1996, Zaytsev *et al.*, 2003). En las primeras etapas de desarrollo (embrionario y larva trocófora), el proceso de nutrición es exclusivo de las reservas vitelinas almacenadas en el ovocito durante el desarrollo gametogénico (12 a 24 h. posterior a la fecundación) y posteriormente las larvas inician con la alimentación activa donde el SO es primordial (Robles-Mungaray *et al.*, 1996; Robles-Mungaray, 2004; Melguizo-Robles, 2011).

Por otro lado, el rango de tallas mínimas y máximas de ovocitos posvitelogénicos que se registraron durante el estudio (37.2–77.2 μm) fue mayor al reportado por Camacho-Mondragón *et al.* (2012) para la especie en la Ensenada de La Paz (29.4–56 μm). Este rango es incluso mayor que los valores promedio reportados para los ovocitos maduros de *A. maura* en condiciones controladas de laboratorio (56 μm , Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001; 37.1 μm , Enríquez-Díaz *et al.*, 2003). Actualmente, se conoce que para diversas especies, la cantidad y calidad del alimento disponible acelera el desarrollo gonádico, aumenta la calidad de las reservas en los ovocitos e influye directamente en sus tallas

(Espinoza *et al.*, 2006). Estas diferencias en la talla de los ovocitos posvitelogénicos en este estudio podrían deberse a que Bahía Magdalena es considerado un Centro de Actividad Biológica (BAC por sus siglas en inglés), donde la productividad primaria es alta todo el año, lo cual se favorece altas concentraciones de clorofila *a* (hasta $6 \mu\text{g L}^{-1}$), de ST (0.020 mg g^{-1}) y SO (0.005 mg g^{-1}) en la zona (Zaytsev *et al.*, 2003). Estos valores son indicativos de condiciones óptimas para un crecimiento rápido y reproducción continua de organismos filtradores (Lluch-Belda *et al.*, 2000).

En resumen, la profundidad y los niveles de marea afectaron la mayoría de los indicadores reproductivos de *A. maura*. La profundidad en particular ejerce un efecto decisivo en el desarrollo gonádico, disminuyendo la velocidad del desarrollo gonadal conforme aumenta la profundidad de residencia, y por el contrario, incremento en los valores de las variables de calidad gonádica como el ICG y la talla de ovocitos. Se confirma que *A. maura* utiliza los movimientos de flujo y reflujo para sincronizar la liberación de sus gametos, como una estrategia para aumentar la dispersión de las larvas y asegurar el éxito reproductivo. Por todo esto, se recomienda tomar en cuenta este factor para aumentar la respuesta exitosa de los desoves inducidos en el laboratorio para fines de producción de semilla.

Capítulo 3

DESEMPEÑO REPRODUCTIVO Y LARVARIO DEL CALLO DE HACHA *Atrina maura* EN FUNCIÓN DEL ORIGEN Y LA CONDICIÓN DE LOS REPRODUCTORES

RESUMEN

El callo de hacha *A. maura* tiene importancia económica en México, pero las limitaciones en la producción de larvas en el laboratorio ha incrementado el interés por estudiar aspectos relacionados con la reproducción y cultivo larvario. Se estudió el rendimiento reproductivo y larvario de la especie en relación con el origen (profundidad, fases de ciclo de mareas) y condición general de los reproductores. Los resultados se correlacionaron con las variaciones en la temperatura del mar y la concentración de la clorofila *a*. El nivel de marea en el que fueron recolectados los reproductores influyó en su respuesta al desove en el laboratorio, la cual fue del 40 al 100% exitosa en reproductores recolectados durante el flujo y reflujo de marea, y de 0% en la bajamar y pleamar. El número y tamaño de los huevos liberados y fertilizados, y la supervivencia larvaria y fueron mayores en las hachas recolectadas a 5-8 m de profundidad, en comparación con los obtenidos a 1 m. El número y el tamaño de los huevos liberados y fertilizados, el número de larvas veliger, y la supervivencia y el crecimiento de las larvas fueron significativamente mayores en enero de 2012 y corresponden a temperaturas bajas, alta disponibilidad de alimento, alto porcentaje de gónadas maduras, alto índice de condición, y bajo índice de músculo. Estos indicadores fueron significativamente menores en marzo de 2012, cuando la temperatura aumentó. El número y talla de los huevos liberados se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila *a* y negativamente con la temperatura, lo que indica que ambos factores juegan un papel diferente en la regulación de la reproducción. Las larvas no llegaron a completar su metamorfosis y fijarse en ninguna corrida larvaria, lo cual no se atribuyó al mal estado fisiológico de los reproductores, sino a la flotabilidad positiva de larvas pediveliger antes de la metamorfosis, cuando la concha es delgada y frágil, y los tejidos corporales acumulan abundantes reservas de lípidos.

INTRODUCCIÓN

El callo de hacha *A. maura* (Sowerby, 1835) es un bivalvo intermareal distribuido a lo largo de las costas tropicales y subtropicales del Pacífico oriental, desde el estado de Baja California en el noroeste de México hasta Perú (Keen, 1971). Habita en aguas poco profundas de bahías y lagunas, donde reside habitualmente semi-enterrado en fondos blandos (Ángel-Pérez *et al.*, 2007). En México, en particular en su rango subtropical a lo largo de las costas de la Península de Baja California, la especie tiene alto valor comercial porque su músculo aductor es grande y muy apreciado para el consumo humano (Maeda-Martínez, 2008). Dando el alto precio y la creciente demanda del músculo, muchos bancos naturales a lo largo del Pacífico oriental y el Golfo de California han sido objeto de sobreexplotación, lo que ha llevado al recurso a un agotamiento gradual en las últimas décadas (Mendo *et al.*, 2011).

Hoy en día, la producción de semilla de *A. maura* en laboratorio es la mejor alternativa para aumentar la producción y compensar lo errático y poco confiable de la captación de semilla silvestre (Maeda-Martínez, 2008). Sin embargo, el cultivo de larvas en cautiverio sigue siendo un cuello de botella que limita la disponibilidad de semilla para la industria, sobre todo por la incertidumbre de obtener gametos viables y larvas viables por desove inducido, incluso cuando los reproductores son recolectados maduros durante la época de reproducción (Angel-Dapa *et al.*, 2010). Debido a esto, estudios recientes con la especie se han centrado en la caracterización de ciclo reproductivo, la dinámica de almacenamiento de energía durante la gametogénesis (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001; Enríquez-Díaz *et al.*, 2003; Ángel-Pérez *et al.*, 2007; Angel-Dapa *et al.*, 2010; Camacho-Mondragón *et al.*, 2012), la descripción de los cambios ontogenéticos de las larvas durante el desarrollo (Reynoso-Granados *et al.*, 1996; Robles-Mungaray *et al.*, 1996), y la

evaluación de la viabilidad del cultivo de campo (Mendo *et al.*, 2011). En general, estos estudios destacan como variables de importancia a la temperatura y la disponibilidad de alimento en la activación y sustento de la gametogénesis, identificando los momentos críticos en los que las mortalidades larvarias aumentan, como el inicio de la alimentación exógena en larvas veliger tempranas y la metamorfosis de las larvas pediveliger. Si bien la temperatura y la disponibilidad de alimento son relevantes, existen otro tipo de factores exógenos que pueden influir en los procesos reproductivos de *A. maura*, los cuales han sido poco estudiados. El ciclo de marea, por ejemplo, influye en el tamaño de las gónadas, cantidad de gametos liberados, y la sincronía de la gametogénesis (Borrero, 1987; Schmitzer *et al.*, 1991; Nishida *et al.*, 2006). La profundidad a la cual se recolectan los organismos puede también afectar el esfuerzo reproductivo, reducir o aumentar la fecundidad e inclusive acortar los ciclos de reproducción en el medio silvestre (Scheltema, 1987; Barber *et al.*, 1988; Iglesias *et al.*, 2012) y en condiciones de cultivo (Ngo *et al.*, 2006). Por tanto, se plantea la hipótesis de que el lugar en el que se recolectan los reproductores (latitud, hábitat, profundidad, ciclo de las mareas) determina su historia fisiológica, y con ello, su condición general y rendimiento.

En el presente estudio se analizó, por primera vez en *A. maura*, la influencia del origen (profundidad y nivel de marea) y la condición de los reproductores silvestres en el desempeño reproductivo (número y tamaño de huevos liberados y fertilizados; número de larvas trocóforas y larvas veliger) y el rendimiento larvario (crecimiento y supervivencia). La relación entre estos indicadores ha sido estudiada en especies como *Mercenaria mercenaria* (Gallager & Mann, 1986), *P. maximus* (Le Pennec *et al.*, 1990), *C. gigas* (Chávez-Villalba *et al.*, 2002), y *P. sterna* (Gómez-Robles *et al.*, 2013).

MATERIAL Y MÉTODOS

Origen y manejo de los reproductores

Reproductores de *A. maura* (241 ± 8.8 mm de longitud promedio de la concha; $125 \pm 5,4$ mm de altura) fueron recolectados en la Ensenada de La Paz, una ensenada de poca profundidad localizada en el extremo sur de la Bahía de La Paz, B.C.S., México ($24^\circ 06'N$, $110^\circ 19'E$). La zona es subtropical con clima seco y tiene una temperatura del mar que varía entre $19^\circ C$ en invierno y $32^\circ C$ en verano; posee un régimen de marea mixto, semi-diurno, con profundidades de <1 m a 5-8 m, y un tiempo de residencia del mar de ~ 2.3 días (Jiménez-Illescas *et al.*, 2008).

Las muestras fueron recolectadas en diferentes momentos dentro de la temporada natural de reproducción (noviembre y diciembre de 2011 y enero, febrero y marzo de 2012) (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). En cada muestreo, los reproductores fueron recolectados a dos profundidades diferentes (<1 m y 5 a 8 m), con el fin de evaluar el efecto de este factor en los indicadores de desempeño reproductivo y larvario. La hora de la recolecta de los reproductores también fue registrada para identificar su posición exacta dentro del ciclo de marea (www.tablademareas.com/mx) y con ello el tipo de marea prevaleciente (bajamar o pleamar; flujo o reflujo). Estos datos fueron utilizados para determinar la influencia de la marea en la respuesta al desove (éxito o fracaso únicamente) de los reproductores en laboratorio.

60 adultos de callo de hacha fueron recolectados durante cada muestreo (30 por profundidad). Una vez en el laboratorio, los organismos fueron divididos aleatoriamente en dos grupos (para cada profundidad); el primer grupo fue utilizado para la inducción al desove en laboratorio y la medición de los indicadores de desempeño reproductivo y

larvario (se describe a continuación); el segundo grupo se utilizó para evaluar los indicadores de la condición general de los reproductores. (se describe a continuación).

La temperatura del mar (± 0.1 °C) fue registrada para cada una de las dos profundidades por medio de un medidor portátil de multiparámetros (modelo 6920, YSI, Yellow Springs, OH). La concentración de clorofila *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$), la cual se considera un indicador parcial de la disponibilidad de alimento en la superficie del océano, se obtuvo por medio del promedio mensual utilizando imágenes de satélite ModisAQUA con una resolución de 9 km, de la base de datos de la NOAA (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov>).

Indicadores reproductivos y desarrollo larvario

Los reproductores del primer grupo fueron inducidos a desovar en el laboratorio a través de choque térmico (19 °C a 29 °C; 30 minutos a cada temperatura, máximo tres choques) (Reynoso-Granados *et al.*, 1996). La inducción se realizó por separado para cada profundidad, relacionando los datos sobre el éxito o el fracaso en el desove con la fase de marea al momento de la recolecta. Los gametos de las hembras fueron colocados en recipientes de 10 L por separado, con el fin de cuantificar el número de huevos liberados (fecundidad). Los huevos de una muestra adicional fueron fotografiados y se registró su diámetro promedio (μm) mediante un programa de análisis digital de imágenes (Image Pro Plus 6.0, Media Cybernetics, Bethesda, E.U.A.). Los datos se expresaron como la media de los porcentajes de hembras que desovaron con éxito. Los gametos se fertilizaron utilizando una proporción de 10: 1 de espermatozoides por huevos y transferidos a tanques de 200 L de fibra de vidrio. Después de una hora, se tomaron muestras (1 mL) para ser observadas bajo el microscopio con el fin de estimar el número de huevos fertilizados.

El seguimiento del desarrollo larvario fue realizado en un laboratorio comercial, adoptando los procedimientos estandarizados para *A. maura* (Reynoso-Granados *et al.*, 1996; Robles-Mungaray *et al.*, 1996). A las 12 h y 24 h después de la fertilización, se tomaron muestras de agua por triplicado (1 mL) para estimar el número y tamaño de larvas trocóforas y larvas veliger. Las larvas fueron transferidas a tanques de fibra de vidrio de 5000 L a una densidad de 10 larvas mL⁻¹. Inicialmente, fueron alimentadas con la microalga *Isochrysis galbana* a una concentración de 25 × 10³ células mL⁻¹, y después del día 8, la alimentación incluyó una mezcla 1:1 de *I. galbana* y *Chaetoceros calcitrans* a 35 × 10³ células mL⁻¹. Cada tercer día, los tanques fueron vaciados, limpiados y rellenados con agua de mar filtrada a 1 µm, con aireación ligera (24 ± 2 °C; 36 ± 1 psu). Durante cada recambio, se tomaron muestras por triplicado de larvas para su revisión y fotografiado y determinar su crecimiento absoluto (µm) y tasa de crecimiento (µm d⁻¹) en longitud de la concha, con la ayuda del Image Pro Plus.

Indicadores de la condición de reproductores

El desempeño reproductivo y larvario fue correlacionado con la condición de los reproductores recolectados en cada profundidad. Para ello, los organismos del segundo grupo fueron llevados al laboratorio, donde se realizó la limpieza de material epibiótico. Si bien se asumió que los especímenes recolectados se encontraban en estadio de madurez o muy cercanos a la madurez, se realizó la confirmación mediante una inspección visual usando una escala estandarizada (Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez, 1996). El número de gónadas en fase de desarrollo o madurez fueron expresados como el porcentaje total por fecha de muestreo y profundidad de recolecta. La longitud (± 0.1 mm) y el peso húmedo (± 0.1 g) de todos los organismos, así como el peso de sus tejidos corporales (organismo

completo sin concha) y músculo aductor se midieron para calcular dos índices morfo-fisiológicos relativos a la condición de los reproductores: índice de condición general (ICG) y el índice del rendimiento muscular (IRM) (Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez, 1996).

$$\text{ICG} = (\text{peso total sin concha} / \text{peso total con concha}) \times 100$$

$$\text{IRM} = (\text{peso del músculo aductor} / \text{peso total sin concha}) \times 100$$

Análisis estadísticos

Se comprobó la normalidad de los datos y homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los datos relativos al número y talla de huevos liberados y fertilizados, así como el número de larvas se originaron a partir de un número variable de hembras desovadas, y teniendo un pequeño tamaño de muestra, por lo que las diferencias significativas por mes y por profundidad se analizaron con la prueba de Kruskal-Wallis, seguida de comparaciones de rangos múltiples de Tukey cuando fue necesario. Los datos de los ICG e IRM presentaron un tamaño constante y el número de muestras fue suficientemente representativo para ser analizado mediante un ANDEVA de una vía, seguido por comparaciones post hoc de medias con la prueba de Tukey, según fuera el caso. Ya que los desoves no siempre fueron exitosos en los reproductores recolectados en cada una de las dos profundidades, el análisis se realizó por separado para todos los muestreos. El análisis no se realizó para el tipo de marea, ya que su efecto sólo se midió en el éxito o fracaso de las hembras a desovar. Los análisis de correlación se realizaron con la prueba de Spearman (r), siendo utilizada para determinar la fuerza de la relación entre los indicadores de condición reproductores, desempeño reproductivo, desempeño larvario y los factores ambientales. Anteriormente, los datos fueron transformados a la función *arco-seno* con el fin de reducir la dependendencia de las varianzas y normalizar la distribución de los

datos (Zar, 1996). En todos los casos, los datos se presentan como la media \pm error estándar, y el nivel de significancia se fijó en $P < 0.05$.

RESULTADOS

Desempeño reproductivo y su relación con la condición general de los reproductores, fase de marea y profundidad de recolecta

La temperatura del mar y la concentración de clorofila *a* mantuvieron una relación inversamente proporcional y variaron ~ 3 °C y 2.5 g L^{-1} (Tabla 5). Las variaciones en la temperatura del mar entre las dos profundidades de residencia (< 1 m y 5-8 m) fueron pequeñas y solo se reporta un valor único. Las fases de marea ejercieron una influencia clara en la respuesta de desove, que fue desde un 40 a un 100% exitoso en los reproductores recolectados durante el flujo y reflujos de marea y del 0% de desoves cuando la recolecta se hizo durante los periodos de pleamar y bajamar (Fig. 24; Tabla 5).

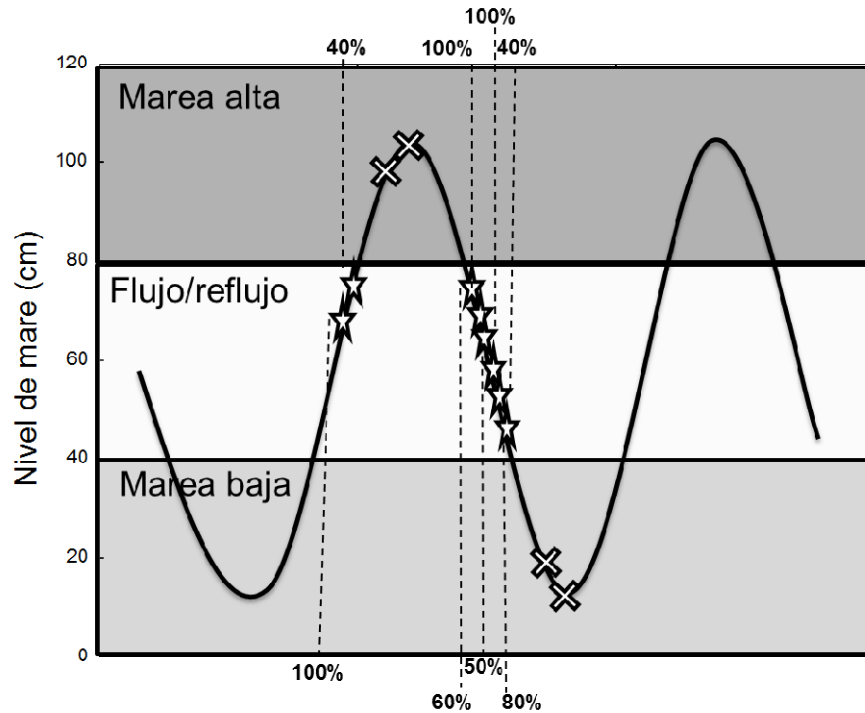


Figura 24.- Éxito o fracaso en la respuesta al desove en función del ciclo de marea de los reproductores de *Atrina maura* en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante su temporada natural de reproducción. Las estrellas (☆) representan el éxito al desove y las tachas (⊗) el fracaso. Las líneas punteadas corresponden a cada muestreo realizado en cada ciclo mareal, independientemente del mes.

La mayoría de los indicadores de desempeño reproductivo medidos fueron significativamente afectados por la fecha de muestreo ($H_{(4,35)} = 29.2$, $P = 0.00$ para huevos liberados; $H_{(4,35)} = 31.1$, $p = 0.40$ para huevos fertilizados; $F_{(4,303)} = 846.6$, $P = 0.00$ para el diámetro de huevos), pero no por la profundidad de residencia ($H_{(1,35)} = 4.1$, $p = 0.04$ para huevos liberados; $H_{(1,35)} = 0.7$, $p = 0.40$ para huevos fecundados; $F_{(1,306)} = 3.14$, $P = 0.00$ para el diámetro de huevos). En enero de 2012 ($19.5\text{ }^{\circ}\text{C}$; $3.1\text{ }\mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila *a*), los indicadores fueron significativamente más altos e incluyen 403.4×10^6 huevos liberados y 399.3×10^6 huevos fertilizados (99%), que promediaron $56.1\text{ }\mu\text{m}$ de diámetro cuando los reproductores fueron recolectados a 5-8 m. Para reproductores colectados en $<1\text{ m}$, los valores fueron de 304.2×10^6 huevos liberados y 301.2×10^6 huevos fertilizados (99%), con un diámetro medio de $54.1\text{ }\mu\text{m}$. Estos valores corresponden a los reproductores con mayor porcentaje de

gónadas maduras (74.6%), el ICG más alto (39,6%; $F_{(4,45)}= 0.85$, $P= 0.49$) y el IRM más bajo (8.4%; $F_{(4,45)}= 30.7$, $P=0.00$). En marzo de 2012 (21.2 °C; 2.1 $\mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila *a*), los indicadores fueron significativamente más bajos e incluyen 170.4×10^6 huevos liberados y 148.2×10^6 huevos fertilizados (87%), con un diámetro promedio de 50.5 μm en reproductores recolectados a 5-8 m. En marzo, los reproductores tenían el porcentaje más bajo de gónadas maduras (15%), el ICG más bajo (33.1%), y el IRM más alto (24.2%) de todas las muestras. Un resumen de los datos relacionados con el rendimiento reproductivo se muestra en la Tabla 5.

Tabla 5.- Resumen de las variables ambientales, de la condición general de los reproductores de *Atrina maura* y su rendimiento reproductivo y larvario. Separados por mes y por profundidad en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante su temporada natural de reproducción. Las medias que no presentan la misma letra son significativamente diferentes ($P<0.05$).

	2011		2012		
	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo
Ambiente					
Temperatura	22.7 °C	20.2 °C	19.5 °C	20.2 °C	21.2 °C
Clorofila <i>a</i>	0.7 µg L ⁻¹	1.8 µg L ⁻¹	3.1 µg L ⁻¹	1.9 µg L ⁻¹	2.1 µg L ⁻¹
Reproductores					
Madurez	41.5%	30.4%	74.6%	35%	15%
ICG	35.7% ^a	35.5% ^a	38.9% ^a	38.1% ^a	34.1% ^a
IRM	14.1% ^c	13.6% ^c	8.4% ^a	9.7% ^b	24.2% ^d
Respuesta al desove					
<1 m	Si	No	Si	Si	No
5–8 m	Si	Si	Si	No	Si, No
Flujo/reflujo	Si	Si	Si	Si	Si
Pleamar	No	Si	No	Si	Si
Bajamar	No	No	No	No	Si
Huevos liberados					
<1 m	268.9 × 10 ⁶	—	304.2 × 10 ⁶	276.5 × 10 ⁶	—
5–8 m	262.5 × 10 ⁶	246.2 × 10 ⁶	403.4 × 10 ⁶	—	170.4 × 10 ⁶
Huevos fertilizados					
<1 m	212.6 × 10 ⁶ (81%)	—	301.2 × 10 ⁶ (99%)	251.6 × 10 ⁶ (91%)	—
5–8 m	231.2 × 10 ⁶ (86%)	231.4 × 10 ⁶ (94%)	399.3 × 10 ⁶ (99%)	—	148.2 × 10 ⁶ (87%)
Diámetro de huevo					
<1 m	46.7 µm	—	54.1 µm	52.2 µm	—
5–8 m	46.8 µm	51.9 µm	56.1 µm	—	50.5 µm
Trocóforas					
<1 m	118.5 × 10 ⁶ (45%)	—	140 × 10 ⁶ (34%)	90 × 10 ⁶ (32%)	—
5–8 m	117.5 × 10 ⁶ (44%)	111.5 × 10 ⁶ (45%)	220 × 10 ⁶ (72%)	—	32 × 10 ⁶ (19%)
Talla de trocóforas					
<1 m	63.2 µm	—	63.8 µm	65.6 µm	—
5–8 m	65.9 µm	65.9 µm	66.4 µm	—	67.4 µm
Veliger					
<1 m	87.5 × 10 ⁶ (33%)	—	82.5 × 10 ⁶ (27%)	44 × 10 ⁶ (15%)	—
5–8 m	81.5 × 10 ⁶ (30%)	31.5 × 10 ⁶ (13%)	54.5 × 10 ⁶ (14%)	—	21.5 × 10 ⁶ (13%)
Supervivencia					
Veliger					
<1 m	10 días	—	12 días	10 días	—
5–8 m	12 días	10 días	17 días	—	8 días
Tasa de crecimiento					
Veliger					
<1 m	1.1 µm d ⁻¹	—	1.6 µm d ⁻¹	1.2 µm d ⁻¹	—
5–8 m	1.0 µm d ⁻¹	1.2 µm d ⁻¹	1.3 µm d ⁻¹	—	1.1 µm d ⁻¹
Talla máxima					
Veliger					
<1 m	113.1 µm ^(e)	—	108.9 µm ^(b)	109.4 µm ^(c)	—
5–8 m	114.6 µm ^(f)	112 µm ^(d)	118.9 µm ^(g)	—	94.9 µm ^(a)

Algunos de los indicadores que fueron correlacionados significativamente son: huevos liberados (fecundidad) vs huevos fertilizados ($r= 0.88$) y diámetro de huevos vs huevos liberados ($r= 0.69$) y los huevos fertilizados ($r= 0.90$). El diámetro de los huevos liberados se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila a ($r = 0.70$) y por el contrario se correlacionó negativamente con la temperatura del mar ($r = -0.97$). El IRM se correlacionó con la temperatura del mar ($r = 0.87$) y el ICG con la concentración de clorofila a ($r = -0.90$) (Tabla 6).

Tabla 6.- Correlación entre indicadores de calidad de *Atrina maura* y variables ambientales procedentes de la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante su temporada natural de reproducción. *denotan correlaciones significativas ($P<0.05$). El orden del análisis de correlación fue columna 1 vs columna 2 y columna 1 vs columna 3.

Factores ambientales	Condición de reproductores	Desempeño reproductivo		
		r		r
Temperatura	ICG	0.35	Diámetro de huevo	-0.97*
	IRM	0.87*	Huevos liberados	-0.20
			Huevos fertilizados	-0.46
Clorofila a	ICG	-0.90*	Diámetro de huevos	0.70*
	IRM	-0.40	Huevos liberados	0.10
			Huevos fertilizados	0.20
Condición de reproductores		Desempeño reproductivo		
				r
ICG			Diámetro de huevos	-0.40
			Huevos liberados	0.20
			Huevos fertilizados	0.10
IRM			Diámetro de huevos	-0.90*
			Huevos liberados	-0.30
			Huevos fertilizados	-0.40
Desempeño reproductivo		Desempeño reproductivo		
				r
Diámetro de huevos			Huevos liberados	0.69*
			Huevos fertilizados	0.90*
Huevos liberados			Diámetro de huevos	0.69*
			Huevos fertilizados	0.88*
Huevos fertilizados			Diámetro de huevos	0.90*
			Huevos liberados	0.88*
Desempeño reproductivo		Desempeño larvario		
		r		r
Diámetro de huevos	Larva trocófora	0.30	Supervivencia	0.36
	Larva veliger	0.00	Talla máxima v.	0.30
Huevos liberados	Larva trocófora	0.90*	Supervivencia	0.82*
	Larva veliger	0.60	Talla máxima v.	0.90*

Huevos fertilizados	Larva trocófora	0.80*	Supervivencia	0.67
	Larva veliger	0.30	Talla máxima v.	0.80*

Desempeño larvario y su relación con la condición general de los reproductores, fase de marea y profundidad de recolecta

La mayoría de los indicadores larvarios fueron influenciados significativamente por la fecha de colecta ($H_{(4,35)} = 32.1$, $p= 0.00$ para el número de larvas trocóforas; $F_{(4,303)}= 4.74$, $P= 0.00$ para el diámetro de larvas trocóforas; $H_{(4,35)}= 29.3$, $p= 0.00$ para el número de larvas veligers; $F_{(4,303)}= 35.1$, $P= 0.00$ para el diámetro de larvas veligers), pero no por la profundidad de residencia ($H_{(4,35)}= 0.7$, $p= 0.40$ para el número de larvas trocóforas; $F_{(2,306)}= 1.24$, $P= 0.26$ para diámetro de larvas veligers).

Aunque el crecimiento inicial de larvas veligers fue más rápido en noviembre-diciembre de 2011 en las dos profundidades (Fig. 25), la longitud de la concha final y la supervivencia, así como todos los demás indicadores de desempeño larval fueron significativamente mayores en enero de 2012. Estos incluyen 220×10^6 larvas trocóforas (72%) ($H_{(4,35)}= 33.3$) y 54.5×10^6 larvas veligers (14%) ($H_{(4,35)}= 32.9$), que crecieron inicialmente a $1.3 \mu\text{m d}^{-1}$, sobrevivieron 15 días, y alcanzaron una longitud máxima de $118.9 \mu\text{m}$ cuando los reproductores fueron recolectados a 5-8 m. La talla máxima de las larvas en enero fue significativamente ($F_{(4,303)}= 29.9$) mayor ($118.9 \mu\text{m}$) en reproductores recolectados en 8-5 m que en <1 m ($108.9 \mu\text{m}$). En marzo, el desempeño de los reproductores recolectados a 5-8 m fue significativamente menor: 32×10^6 trocóforas (19%) y 21.5×10^6 veligers (13%), que crecieron inicialmente a $1.1 \mu\text{m d}^{-1}$, sobrevivieron 8 días, y alcanzaron $94.9 \mu\text{m}$ de longitud de concha. Las larvas no completaron la metamorfosis ni se fijaron en ninguno de los cinco muestreos de la temporada principal de

reproducción. Un resumen de estos indicadores se presenta en la Tabla 5 y las Fig.s 25 y 26.

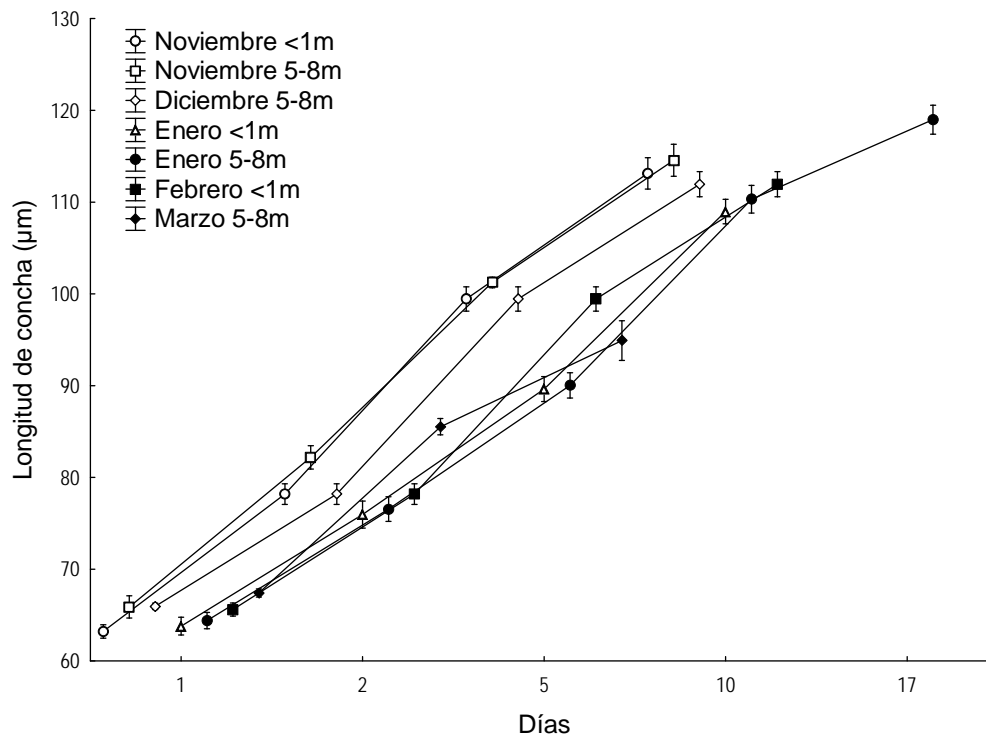


Figura 25.- Crecimiento absoluto de las larvas de *Atrina maura* en el sistema de cultivo de reproductores colectados en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante su temporada natural de reproducción. Las colectas fueron a dos profundidades: <1m y 5-8m.

Algunas correlaciones entre los indicadores de desempeño reproductivo y larvario fueron significativas (Tabla 6); la fecundidad se correlacionó con el número de trocóforas ($r= 0.90$), con la supervivencia inicial de larvas veliger ($r= 0.82$), y con la longitud máxima de las larvas ($r= 0.90$). El número de huevos fertilizados se correlacionó con el número de trocóforas ($r= 0,80$) y con la longitud máxima de veligers ($r= 0.80$).

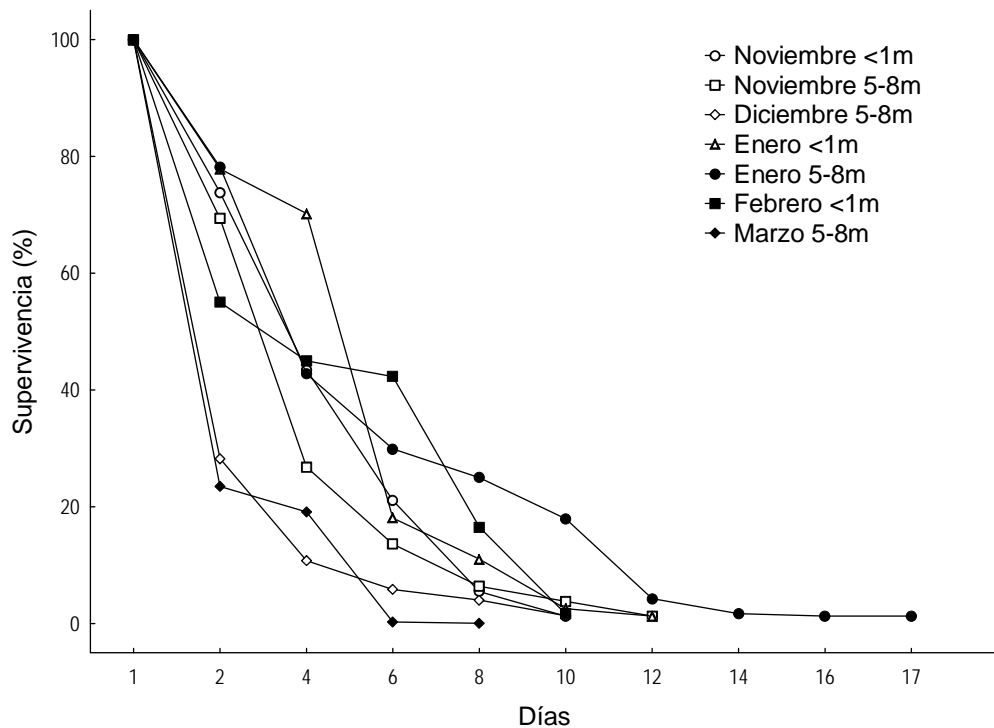


Figura 26.- Tasa de supervivencia en el sistema de cultivo de las larvas de *Atrina maura* colectados en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México, durante su temporada natural de reproducción. Las larvas fueron provenientes de reproductores colectados a <1m y a 5-8m.

DISCUSIÓN

Durante los cinco meses muestreados de la temporada reproductiva, se cubrieron la temporada fría entre el otoño y el invierno, determinando que el tiempo de inmersión o exposición aérea por efecto de la marea afectó el desempeño reproductivo y larvario de *A. maura*. Todos los intentos para inducir el desove en el laboratorio tuvieron éxito cuando las recolectas de los reproductores se realizaron durante el flujo y reflujo de las mareas (40-100%), pero fueron nulas cuando se recolectaron durante la bajamar o pleamar. Las corrientes generadas por marea, son una estrategia que utilizan los invertebrados marinos que habitan en zonas intermareales para aumentar la dispersión de gametos y larvas,

asegurando con ello la supervivencia de las prole (Christy, 2003). Las corrientes por marea también facilita la mezcla y fertilización de la columna de agua para regular la productividad primaria (Reyes-Salinas *et al.*, 2003). Así, los cambios a corto plazo en el tiempo de inmersión o exposición aérea son importantes para la regulación fisiológica en bivalvos intermareales (Bayne *et al.*, 1988). En la Ensenada de La Paz, *A. maura* aumenta su capacidad de filtración para ingerir más fitoplancton y crecer significativamente más grande y más rápido cuando se expone a flujos de agua altos de $>12 \text{ cm s}^{-1}$, los cuales simulan el efecto del flujo y reflujo provocado por las mareas, en comparación con flujos débiles de $<3 \text{ cm s}^{-1}$ que simulan los momentos de pleamar y bajamar (Arrieche *et al.*, 2010). Como una adaptación para responder a estas condiciones de flujo, las branquias en el callo de hacha carecen de cirros lateral para seleccionar y dirigir los alimentos ingeridos directamente al surco alimentario (Owen, 1978).

El número y talla de los huevos liberados y fertilizados, así como las tasas de supervivencia de larvas fueron más bajos, pero no significativamente diferentes, en los reproductores recolectados a $<1 \text{ m}$, en comparación con aquellos recolectados a $5\text{-}8 \text{ m}$. *A. maura* crece más rápido y más grande cuando se cultiva a una profundidad por debajo del nivel medio del mar en Bahía Magdalena, en la costa del Pacífico Oriental de la Península de Baja California (Mendo *et al.*, 2011). Por el contrario, la especie se enfrenta a condiciones adversas al quedar parcial o totalmente expuesta al aire en la Ensenada de La Paz, cuando la profundidad es muy superficial. Ello porque la exposición al aire aumenta el estrés por desecación, intensidad solar y temperatura altas, y la falta de alimento (Barber *et al.*, 1988; Schmitzer *et al.*, 1991; Jiménez-Illescas *et al.*, 2008; Iglesias *et al.*, 2012). Sin embargo, la bajamar llega a ser favorable para algunas especies como el ostión japonés *C. gigas* (Ngo *et al.*, 2006), pero desfavorable para otros como en el mejillón *Geukensia*

demissa (Borrero, 1987) y la almeja *Tagelus plebeius* (Nishida *et al.*, 2006). Estas diferencias confirman que las respuestas fisiológicas en los bivalvos intermareales son específicas de la especie y también pueden variar entre poblaciones de la misma especie separadas geográficamente (MacDonald & Thompson, 1985; Bayne *et al.*, 1988).

En todas las corridas larvarias, el crecimiento y la supervivencia de las larvas se correlacionó significativamente con la condición de reproductores y ciertos factores ambientales. El IRM se correlacionó positivamente con la temperatura del mar y se correlacionó negativamente con la concentración de clorofila *a*. Esto proporciona evidencia parcial sobre el uso de una estrategia opuesta para el almacenamiento y uso de reservas de energía en el músculo bajo la influencia de ambos factores. Además, el número y talla de huevos liberados se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila *a* y negativamente con la temperatura del mar, lo que sugiere que ambos factores, desempeñan un papel diferente en la regulación de la reproducción. A diferencia de las condiciones que imperan en la zona subtropical, la reproducción de *A. seminuda* en zonas tropicales en México (Ángel-Pérez *et al.*, 2007) y Venezuela (Freites *et al.*, 2010b) parece estar controlada principalmente por la temperatura del agua y en segundo lugar por la concentración del alimento. Estas diferencias son consistentes por lo expuesto por Chávez-Villalba *et al.* (2002) relativo a que las temperaturas imperantes y las concentraciones de los alimentos son específicos de cada sitio de muestro y determina el "historial fisiológico" de una especie como factor clave para asegurar la calidad de gametos y la viabilidad de las larvas en el laboratorio. En este sentido, el crecimiento, la supervivencia, y mortalidad de las larvas también se correlacionó significativamente con la condición de los reproductores en otras especies de bivalvos, como *M. mercenaria*, *C. virginica*, *A. irradians* (Krauer *et*

al., 1982; Gallager & Mann, 1986), *P. maximus* (Le Pennec *et al.*, 1990; Magnesen *et al.*, 2006), *C. gigas* (Chávez-Villalba *et al.*, 2002), y *P. sterna* (Gómez-Robles *et al.*, 2013).

La mayoría de los indicadores medidos fueron más favorables en enero de 2012 y desfavorable en marzo de 2012. Esto sugiere una disminución de la condición general de los reproductores en dos meses, el cual se vio acompañado de un incremento en la biomasa del músculo, a pesar de que la temperatura y la concentración de la clorofila *a* no cambiaron mucho. Este escenario confirma reportes previos de que *A. maura* recolectada en marzo del mismo lugar que en este estudio presentan una baja condición y gónadas en desarrollo en lugar de maduras (Camacho-Mondragón *et al.*, 2012). A pesar de ello, las larvas sufrieron una elevada mortalidad y no pudieron fijarse en ninguna de las corridas realizadas, incluyendo la del mes de enero. De acuerdo con el personal del laboratorio, pero sobre todo con base en la evidencia obtenida de todas nuestras muestras, este problema no se relaciona con una mala condición fisiológica de los reproductores, sino con la biología intrínseca de las larvas de *A. maura*. Las larvas pedivelíger en particular presentan una flotabilidad positiva previa a la metamorfosis, la cual es el resultado de una fina y frágil concha, y de la acumulación gradual de reservas de lípidos que los mantiene a flote, limitando su movimiento y asentamiento (Maeda-Martínez, 2008). Se recomienda dirigir las investigaciones futuras sobre comportamiento de larvas en proceso de asentamiento a la solución de este problema, con el fin de desarrollar un protocolo exitoso para la cría de larvas de *A. maura* en cautiverio.

En resumen, la profundidad y los niveles de marea afectan la mayoría de los aspectos del comportamiento reproductivo y larvario de *A. maura*. La profundidad a la que son recolectados los reproductores dentro de la zona intermareal, y por lo tanto, las variaciones en los tiempos de inmersión y exposición aérea son factores clave que regulan

el desempeño reproductivo. Para aumentar la producción, se recomienda la recolecta de reproductores en invierno, cuando la temperatura del mar está por debajo de los 25 °C, la concentración de clorofila *a* es $>3 \mu\text{g L}^{-1}$, el ICG es alto y el IRM es bajo. También se recomienda que el muestreo se realice durante los movimientos de mareas para aumentar la respuesta exitosa al desove de reproductores. Finalmente, la evaluación de la condición general de los gametos y larvas por la composición de ácidos grasos proximales son un tema por demás necesario y ya son parte de una investigación en curso.

6. DISCUSIÓN INTEGRATIVA

La presente investigación aborda por primera vez dos aspectos importantes de la reproducción de *A. maura* que no habían sido analizadas a la fecha; el primero de ellos se centró en el análisis de la dinámica energética de los tejidos somáticos y la gónada, con el fin de entender las estrategias que sigue la especie para el sustento de un ciclo reproductivo anual. De esta manera se complementa la información con la que se cuenta a la fecha acerca de la biología reproductiva de la especie en condiciones naturales, lo cual puede ser de ayuda en el manejo de los reproductores con fines de cultivo. El segundo aspecto que se abordó en este estudio fue la relación del origen y la condición de los reproductores silvestres y su influencia en el desempeño reproductivo y larvario de la especie. Los resultados generados aportan detalles específicos importantes de la reproducción de *A. maura* que pueden ayudar a mejorar las condiciones de manejo de reproductores y larvas utilizados con fines de cultivo y producción de semilla sana para el apoyo de la industria.

Referente al primer aspecto, en los últimos años se ha generado una serie de información relevante con relación a la biología reproductiva de la especie, estableciéndose la relación de la actividad gametogénica con las variables ambientales de temperatura y disponibilidad de alimento principalmente (Ángel-Perez *et al.*, 2007; Camacho-Mondragón *et al.*, 2008). Esto se ha analizado mediante diferentes criterios cualitativos y cuantitativos que han incluido análisis histológicos, histoquímicos y ultraestructurales (Angel-Dapa *et al.*, 2010; Camacho Mondragón *et al.*, 2012; Camacho-Mondragón *et al.*, 2014a). Para el caso particular de los aspectos relacionados con la dinámica de las reservas energéticas entre tejidos somáticos y la gónada, la información con la que se cuenta a la fecha ha sido obtenida de manera indirecta a través de índices de condición, índice de manto y del musculo aductor (Ángel-Perez *et al.*, 2007; Camacho-Mondragón *et al.*, 2008; Angel-Dapa *et al.*, 2010), no existiendo un estudio que aborde dichos aspectos mediante métodos directos, como lo son los análisis bioquímicos. El Capítulo 1 se centró en el análisis de los ciclos de almacenamiento y utilización de reservas energéticas durante el proceso reproductivo, utilizando técnicas directas (análisis bioquímico), las cuales se complementaron con información sobre técnicas indirectas (índices morfofisiológicos) y su correlación con las variables ambientales que ejercen un efecto en la modulación de la reproducción. Al respecto, es claro que existen numerosos reportes acerca de la relación entre la composición bioquímica de diferentes tejidos somáticos y el proceso reproductivo de los moluscos bivalvos (Gabbott, 1975, 1976; Bayne, 1976; Barber & Blake, 2006; Martínez, 1991; Martínez & Mettifogo, 1998; Strohmeier *et al.*, 2000; Chávez-Villalba *et al.*, 2002; Saucedo *et al.*, 2002a; Arellano-Martínez *et al.*, 2004a). De estos estudios queda también claro que los ciclos de almacenamiento y utilización de energía son únicos de cada especie, o población de una misma especie, sometida a condiciones ambientales diversas.

Esto, a su vez, da pie a la existencia de estrategias reproductivas conservacionistas u oportunistas para garantizar el inicio y sustento de la gametogénesis, y con ello el éxito reproductivo de las especies.

El Capítulo 2 tuvo como fin determinar la relación entre las variables ambientales de profundidad y nivel de marea y los diferentes procesos relacionados con la maduración gonádica de *A. maura* durante su temporada natural de maduración. De esta manera, se corroboró que en esta especie los incrementos en la profundidad de residencia de los reproductores disminuye la velocidad de desarrollo gonádico, haciéndose más conspicuos indicadores como la talla de ovocitos o el ICG, en otras palabras, se incrementa la calidad gonádica. Esto a su vez favorece el desempeño reproductivo de la especie. Por otro lado, los indicadores fisiológicos analizados para los diferentes niveles de marea, confirmaron que *A. maura* utiliza los movimientos de flujo y reflujo en la sincronización de la liberación de sus gametos, por lo que dicho factor debe de ser contemplado con el fin de aumentar la respuesta exitosa e los desoves inducidos en el laboratorio.

Es evidente que la respuesta que se obtiene en la producción de semilla en laboratorio, es el resultado, primeramente de la condición que presentan los reproductores al momento de la recolecta, y en segundo lugar de las características intrínsecas del origen de los mismos. Una vez obtenido el marco general en el que se relaciona la estrategia reproductiva y la condición de los reproductores, se realizó el análisis de la influencia del origen y la condición de los reproductores en el desempeño reproductivo y larvario durante la temporada natural de reproducción.

La finalidad del Capítulo 3 se centra en tratar de resolver la premura de la dificultad y poca seguridad que se tiene a la fecha en satisfacer la demanda de obtención de semilla sana en cautiverio. Como punto de partida, se vio que además de la temperatura y oferta alimenticia, las variables ambientales de profundidad y nivel de marea, y el tiempo de inmersión o exposición aérea afecta el desempeño reproductivo y larvario de *A. maura*. Por ejemplo, todos los intentos para inducir al desove en laboratorio tuvieron entre un 40 y 100% de éxito cuando los reproductores fueron recolectados durante el flujo y reflujo de la marea, y se redujeron a 0% de los casos cuando estos se recolectaron durante la bajamar o pleamar. Esto último podría reflejar las preferencias fisiológicas de esta especie por las mareas en movimiento, lo cual nos lleva a plantear como hipótesis que la mayoría de los reproductores obtenidos durante la marea alta y baja podrían haber estado ya desovados a la hora de llegar al laboratorio. En este sentido, se ha reportado que algunas especies de moluscos intermareales utilizan los movimientos de marea al momento de realizar la liberación de sus gametos para aumentar el rango de dispersión de los gametos y larvas (Borrero, 1987; Christy, 2003; Nishida *et al.*, 2006). Asimismo, se ha reportado una mejor condición de reproductores y un mejor desempeño reproductivo en función de la profundidad a la que se ubican los organismos, tanto a la baja (Ngo *et al.*, 2006), como al alza (Iglesias *et al.*, 2012). Este es el caso de *A. maura* cultivada en el campo (Mendo *et al.*, 2011), como en laboratorio (este estudio). Todos estos resultados resultan de particular importancia y obligan a tener en cuenta el nivel de marea y profundidad al momento de realizar las recolectas de reproductores silvestres. Al analizar las relaciones entre la condición de los reproductores, el desempeño reproductivo, larvario y factores ambientales, se amplió el panorama del efecto en cadena que va desde el marco ambiental hacia una mejor calidad de reproductor, un mayor número de huevos liberados, una mejor calidad de

huevo fecundado, una mayor supervivencia de larvas y una mayor duración dentro del sistema de cultivo.

Con todo lo anterior, no solo se contribuye a incrementar el conocimiento que se tiene acerca de la biología reproductiva de la especie, sino que también coadyuva al mejoramiento de los protocolos de manejo de reproductores destinados al cultivo, lo cual es clave en la obtención de larvas de mejor calidad que puedan completar su desarrollo y alcanzar la metamorfosis y la fijación. Hoy en día, la preocupación por los recursos de importancia comercial, por la elaboración de planes de manejo, y por el desarrollo y mejoramiento de los protocolos de cultivo con fines de restauración de zonas afectadas por sobreexplotación, no solo ha sido por parte de instituciones académicas y de investigación, sino también de los usuarios que utilizan dichos recursos y que están interesados en su conservación y restauración gradual. Para el caso concreto del hacha china *A. maura* en la Ensenada de La Paz, el proyecto “Mangle Cenizo” dirigido por la organización no gubernamental “Noroeste Sustentable” (NOS), ha provisto a las familias de pescadores una visión alternativa del recurso, implementando monitoreos sobre el estado reproductivo de la especie y coordinando experimentos de cultivo larvario con fines de obtención de semilla. Igualmente, han iniciado programas de captación de semilla del medio natural, colocación de letreros de “zonas de no pesca” e implementado iniciativas de temporadas de veda del recurso, teniendo como resultado, al día de hoy, una mayor densidad de organismos dentro de la población silvestre de la Ensenada de La Paz.

7. CONCLUSIONES

- Las variaciones anuales en los índices morfofisiológicos y los componentes bioquímicos de la gónada y tejidos somáticos de *A. maura* fueron relacionadas principalmente con la temperatura del mar, en específico en los momentos de máximas frecuencias de organismos en desove y organismos en reabsorción gonádica.
- La información sobre variaciones anuales en los índices morfofisiológicos componentes bioquímicos también mostró diferencias significativas por fases de desarrollo, asociadas principalmente al proceso de reabsorción gonádica.
- La utilización de diferentes procesos de almacenamiento y transferencias de energía, están relacionados, en primer lugar, con el gasto energético durante la gametogénesis y desove, y en segundo lugar, con el sostenimiento de los requerimientos por aumento en la actividad metabólica provocada por condiciones ambientales desfavorables, reflejándose por un aumento de las frecuencias de organismos en proceso de reabsorción gonádica.
- El número y talla de huevos liberados, se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila *a* y negativamente con la temperatura del mar, lo que sugiere que la disponibilidad de alimento y la temperatura del mar juegan papeles muy diferentes en la regulación del desempeño reproductivo.
- La profundidad de residencia de los reproductores influye en su velocidad de desarrollo gonádico, el cual disminuye conforme aumenta la profundidad, mejorando casi todos los indicadores de desempeño reproductivo y larvario.

- Los desoves en laboratorio son influenciados por los movimientos de flujo y reflujos de marea al momento de la recolecta en campo de los reproductores, al grado que durante los niveles de bajamar y pleamar los organismos en fase de desove presentan un avance en el proceso de remaduración gonádica.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Acosta R., B. Ríos, M. Rieradevall & N. Prat. 2009. Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos andinos (CERA) y su aplicación a dos cuencas en Ecuador y Perú. *Limnetica*, 28(1): 35-64.
- Ahumada-Sempoal M. A., S. J. Serrano-Guzmán & N. Ruiz-García. 2002. Abundancia, estructura poblacional y crecimiento de *Atrina maura* (Bivalvia:Pinnidae) en una laguna costera tropical del Pacífico mexicano. *Revista Biología Tropical*, 50: 1091-1100.
- Álvarez-Borrego S., J. A. Alberto-Rivera, G. Gaxiola-Castro, M. J. Acosta-Ruiz & R. A. Schwartzlose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5: 53-71.
- Angel-Dapa M. A., C. Rodríguez-Jaramillo, C. J. Caceres-Martínez & P. E. Saucedo. 2010. Changes in Lipid content of oocytes of the penshell *Atrina Maura* as a criterion of gamete development and quality: a study of histochemistry and digital image analysis. *Journal of Shellfish Research* 29(2): 407-413.
- Ángel-Pérez C., S. J. Serrano-Guzmán & M. A. Ahumada-Sempoal. 2007. Ciclo reproductivo del molusco *Atrina maura* (Pterioidea: Pinnidae) en un sistema lagunar costero, al sur del Pacífico tropical mexicano. *Revista Biología Tropical*, 55: 839-852.
- Ansell A. 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. *Marine Biology*, 25: 85-99.
- Arellano-Martínez M. 2005. Características ecofisiológicas de la reproducción de *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) (PECTINIDAE) en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN. 167pp.
- Arellano-Martínez M., B. P. Ceballos-Vázquez, C. Ruíz-Verdugo, E. Pérez de León, R. Cervantes-Duarte & P. M. Domínguez-Valdéz. 2011. Growth and reproduction of

- the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* in a suspended culture system at Guerrero Negro lagoon, B.C.S., Mexico. *Aquaculture Research*, 42: 571-582.
- Arellano-Martínez M., B. P. Ceballos-Vázquez, M. Villalejo-Fuerte, F. García-Domínguez, J. F. Elorduy-Garay, A. Esliman-Salgado & I. S. Racotta. 2004a. Reproduction of the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835 (Bivalvia: Pectinidae) from Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. *Journal of Shellfish Research*, 23: 723-729.
- Arellano-Martínez M., I. S. Racotta, B. P. Ceballos-Vázquez & J. F. Elorduy-Garay. 2004b. Biochemical composition, reproductive activity and food availability of the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* in the Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 23: 15-23.
- Arrieche D., A. N. Maeda-Martínez, J. A. Farías-Sánchez & P. E. Saucedo. 2010. Biological performance of the penshell *Atrina maura* and mussel *Mytella strigata* under different water flow regimes. *Ciencias Marinas*, 36(3): 237-248.
- Arizpe-Covarrubias O. & A. Felix-Uraga. 1986. Crecimiento de *Pinna rugosa* (Sowerby, 1835) en la Bahía de La Paz, México. *Anuario del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*, 13(2): 167-172.
- Aucoin S. & J. H. Himmelman. 2010. Factors determining the abundance, distribution and population size-structure of the penshell *Pinna carnea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(3): 593-606.
- Avendaño M. & M. Le Pennec. 1996. Contribución al conocimiento reproductivo de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), en dos poblaciones de la II Región, Chile. *Estudios Oceanológicos*, 15: 1-10.
- Avendaño M. & M. Le Pennec. 1998. Presencia de células auxiliares en la gametogénesis del ostión del norte, *Argopecten purpuratus* (LAMARCK, 1819), (MOLLUSCA, BIVALVIA, PECTINIDAE). *Estudios Oceanológicos*, 17:16-16.
- Avilés-Quevedo M. A. & M. Vázquez-Hurtado. 2005. Fortalezas y debilidades de la acuicultura en México. *Carta de la Comisión de Pesca de la Cámara de Diputados*. México.
- Avilés-Quevedo M. A., M. O. Muciño-Díaz & J. M. Mazón-Suástegui. 1990. Estimación de la tasa de filtración de la almeja catarina (*Argopecten circularis*), a partir del consumo de *Isochrysis galbana* y *Tetraselmis chuii*. En: Talamante-Díaz B. Universidad de Sonora (Eds.), 1989. Compilado de los trabajos presentados al IV Congreso Nacional de Acuicultura AMAC' 90, Hillo., Son., Mex. Vol. 2, 6 pp.
- Baqueiro C. E., J. A. Massó & H. Guajardo. 1982. Distribución y abundancia de moluscos de importancia comercial en Baja California Sur, México. Instituto Nacional de la Pesca, México. *Serie de Divulgación*, (11):32.

- Barber B. J. & N. J. Blake. 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 5: 121-134.
- Barber B. J. & N. J. Blake. 1983. Growth and reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lamarck) at its southern distributional limit. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 66: 247-256.
- Barber B. J. & N. J. Blake. 1985. Intra-organic biochemical transformations associated with oogenesis in the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say), as indicated by ¹⁴C incorporation. *Biological Bulletin*, 168:39-49.
- Barber B. J. & N. J. Blake. 1991. Reproductive physiology. Pp. 377-409. En: Shumway, S. E. (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Amsterdam. Elsevier. 1432 pp.
- Barber B. J. & N. J. Blake. 2006. Reproductive physiology, 357-416. En: Shumway, S. E. & G. Jay Parsons (Eds.) *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier, Amsterdam, 1460 pp.
- Barber B. J., R. Getchell, S. Shumway & D. Schick. 1988. Reduced fecundity in a deep-water population of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in the Gulf of Maine, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 42: 207–212.
- Barnes H. & J. Blackstock.. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovainillin method for 'total' lipids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 12: 103-118.
- Barrios-Ruíz D. P. 2005. Estudio del esfuerzo reproductivo de *Atrina maura* (Mollusca:Bivalvia; Sowerby, 1835) en la Laguna de San Ignacio B.C.S. Tesis de maestría Universidad Autónoma de B.C.S. 69 pp.
- Bayne B. L. 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs. En: Wiley, M. L. (ed.). *Estuarine Processes*. New York: Academic Press. 432-448 pp.
- Bayne B. L., K. R. Clarke & J. S. Gray. 1988. Biological effects of pollutants results of a practical workshop. *Marine Ecology Progress Series*, 46: 1-278.
- Bayne B. L. & R. C. Newell. 1983. Physiological energetic of marine molluscs. Pp. 407-515. En: Wilbur K. M. & A. S. M. Saleuddin (eds.). *The Mollusca*. Vol. 4, Physiology, Part 1, Academic Press, London.
- Bayne B. L. & J. Widdows. 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia (Berl.)* 37: 137-162.
- Berg J. A. & R. I. Newell. 1986. Temporal and spatial variations in the composition of seston available to the suspension feeder *Crassostrea virginica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 23: 375-386.

- Berthelin C. H., J. Lainsney, J. Espinosa, O. Martín, G. Hernández, M. Mathieu & K. Kellner. 2001. Storage and reproductive strategy in *Crassostrea gigas* from two different growing areas (Normandy and the Atlantic coast, France). *Invertebrate Reproduction and Development*, 40(1): 79-86.
- Bizarro J. 2008. A review of the physical and biological characteristics of the Bahía Magdalena lagoon complex (Baja California Sur, Mexico). *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, 107(1): 1-24.
- Borrero F. J. 1987. Tidal height and gametogenesis: reproductive variation among populations of *Geukensia demissa*. *Biological Bulletin*, 173: 160-168.
- Bradford N. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, 72: 248-254.
- Brea J. 1986. Variaciones energéticas estacionales en la composición bioquímica de *Pecten ziczac* (Linnaeus, 1750), en relación con el metabolismo energético, reproducción y crecimiento. Tesis de licenciatura en Biología, escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Venezuela, 75 pp.
- Brown, D. & R. Guerra. 1980. Recuperación gonadal en Ostión *Chlamys* (*Argopecten*) *purpuratus* Lamark 1870 luego de evacuación de gametos (resumen). *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 13: 363-371.
- Brusca R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California, segunda edición. University of Arizona Press, Tucson. 427 pp.
- Cáceres-Martínez J. & A. Figueras. 1997. Mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) settlement in the Ría de Vigo (NW Spain) during a tidal cycle. *Journal of Shellfish Research*, 16(1): 83-85.
- Camacho-Mondragón M. A., M. Arellano-Martínez & B. P. Ceballos-Vázquez. 2008. Variation of the condition, muscle yield and mantle indices in *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) in the Ensenada de la Paz, B.C.S., México. *Oceánides*, 23(1): 11-18.
- Camacho-Mondragón M. A., M. Arellano-Martínez & B. P. Ceballos-Vázquez. 2012. Particular features of gonadal maturation and size at first maturity in *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae). *Scientia Marina*, 76(3): 539-548.
- Camacho-Mondragón M. A., B. P. Ceballos-Vázquez, A. R. Rivera-Camacho & M. Arellano-Martínez. 2014a. Unnoticed sex change in *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae): Histological and size structure evidence. *American Malacological Bulletin*, 33(1): 1-9.

- Camacho-Mondragón M. A., B. P. Ceballos-Vázquez, E. Uría-Galicia, E. O. López-Villegas & M. Arellano-Martínez. 2014b. Ultrastructure of the spermatogenic process in the penshell *Atrina maura* (BIVALVIA: PINNIDAE). *Malacología*, 57(2): 329-339.
- Campbell N. A, L. G. Mitchell & J. B. Reece. 2000. Biology, concepts and concctions. Addison Wesley Longman, 3era edición. San Francisco, CA, EUA. 809 pp.
- Campos M. J., G. Román, J. Cano & C. P. Acosta. 2001. Growth and reproduction of the Queen scallop, *Aequipecten opercularis* in suspended culture in Galicia (NW Spain). En: Book of Abstracts 13th Int. Pectinid Workshop. 18-24 abril. Coquimbo (Chile).
- Cardoza-Velázco F. & A. N. Maeda-Martínez. 1997. An Approach to aquacultural production of the penshell *Atrina maura* Sowerby, 1835 (Bivalvia: Pinnidae) in northwest Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 16(1): 311-319.
- Casas-Valdez M. & G. Ponce-Díaz. 1996. Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. SEMARNAP, Gobierno del Estado de Baja California Sur, FAO, Instituto Nacional de la Pesca, UABCS, CIBNOR, CICIMAR, CETMAR. Vol. I y Vol. II: 693 pp.
- Chavez-Villalba J., J. Pommier, J. Andriamiseza, S. Pouvreau., J. Barret, J. C. Cochard, & M. Le Pennec. 2002. Broodstock conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: origin and temperature effect. *Aquaculture*, 214: 115-130.
- Christy J. H. 2003. Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: the predator avoidance hypothesis *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 177-185.
- Couturier C. Y. & G. F. Newkirk. 1991. Biochemical and gametogenic cycles in scallops, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791), held in suspension culture. pp. 107-117. En: Shumway, S. E. y P.A. Sandifer, (eds.), An International Compendium of Scallop Biology and Culture. The World Aquaculture Society, Baton, Rouge, USA.
- Darriba S., F. San Juan & A. Guerra. 2005. Energy storage and utilization in relation to the reproductive cycle in the razor clam *Ensis arcuatus* (Jeffreys, 1865). *Journal of Marine Research*, 62: 886–896.
- Devauchelle N. & C. Mingant. 1991. Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquatic Living Resources*, 4: 41-51.
- Devi V. U. 1996. Changes in oxygen consumption and biochemical composition of the marine fouling dreissinid bivalve *Mytilopsis sallei* (recluz) exposed to mercury. *Ecotoxicology Environmental Safety*, 33: 168–174.

- Duinker A., C. Saout & Y. M. Paulet. 1999. Effect of photoperiod on conditioning of the great scallop. *Aquaculture International*, 7: 449-457.
- Enriquez-Díaz M. R., C. Cáceres-Martínez, J. Chávez-Villalba, G. Le Pennec & M. Le Pennec. 2003. Gametogenesis of *Atrina maura* (Bivalve:Pinnidae) under artificial conditions. *Invertebrate Reproduction and Development*, 43: 151-161.
- Epp J., V. M. Bricelj & R. E. Malouf. 1988. Seasonal partitioning and utilization of energy reserves in two age classes of the Bay scallop *Argopecten irradians irradians* (L.) *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 121: 113-136.
- Etchian O. A., J. Pellerin, C. Audet & M. Mathieu. Sexual maturation and related changes in aspartate transcarbamylase activity of gonad tissues in the soft shell clam (*Mya arenaria*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 139(B): 287-297
- FAO. 2012. Estadísticas Mundiales de Pesca. Roma FAO.
- Ferraz-Reyes, E. 1987. Productividad primaria del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 26: 91-110.
- Freites L., C. Cordova, D. Arrieche, L. Montero, N. García, & J. H. Himmelman. 2010a. Reproductive cycle of the penshell *Atrina seminude* (MOLLUSCA: BIVALVIA) in Northern waters of Venezuela. *Bulletin of Marine Science* 86(4): 785-801.
- Freites L., L. Montero, D. Arrieche, J. M. Babarro, P. E. Saucedo, C. Córdoba, N. García. 2010b. Influence of environmental factor on the reproductive cycle of the eared ark *Anadara notabilis* (Röding, 1798) in Northeastern Venezuela. *Journal of Shellfish Research*, 29: 69-75.
- Gabbott P. A. 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. Pp. 191-211. En: Barnes, H. (ed.), Ninth European Marine Biology Symposium. Aberdeen University Press.
- Gabbott, P. A. 1976. Energy metabolism. pp. 293-355. En: B. L. Bayne (ed.). *Marine Mussels*. Cambridge University Press, England
- Gabbott P. A. 1983. Development and seasonal metabolic activities in marine molluscs. 165-217 pp. En: Hochachka, P.W. (Ed.). *The Mollusca Vol. 2*. London: Academic Press.
- Gabbott, P. A. & B. L. Bayne. 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 53: 265-286
- Gabbott P. A. & K. Peek. 1991. Cellular biochemistry of the mantle tissue of the mussel *Mytilus edulis* L. *Aquaculture*, 94: 165-176.

- Gallager S. M. & R. Mann. 1986. Growth and survival of larvae of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Crassostrea virginica* (Gmelin) relative to broodstock conditioning and lipid content of eggs. *Aquaculture*, 56: 105-121
- Gallager S. M., R. Mann & G. C. Sasaki. 1986. Lipid as an index of growth and viability in three species of bivalve larvae. *Aquaculture*, 56: 81-103.
- De Gaulejac B., M. Henry & N. Vicente. 1995. An ultrastructural study of gametogenesis of the marine bivalve *Pinna nobilis* (Linnaeus 1758). I. Oogenesis. *Journal of Molluscan Studies*, 61: 375-392.
- Dorange G. & M. Le Pennec. 1989. Ultrastructural characteristics of oogenesis and oocytic degeneration in *Pecten maximus* (Mollusca, Bivalvia). *Marine Biology*, 103: 339-348.
- Giese A. & J. Pearse. 1974. Introduction: General Principles. En: A. Giese y J. Pearse (Eds). Rep. Mar. Inv. Nueva York: Academic Press. 1-49 pp.
- Góngora-Gómez A. M., M. García-Ulloa, A. L. Domínguez-Orozco & J. A. Hernández-Sepúlveda. 2011. Crecimiento del callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) cultivado a diferentes densidades. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 15(2): 79-94.
- Gómez-Robles M. E., C. Rodríguez-Jaramillo & P. E. Saucedo. 2005. Digital image analysis of lipid and protein histochemical markers for measuring oocyte development and quality in pearl oyster *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). *Journal of Shellfish Research*, 24(4): 1197-1202.
- Gómez-Robles E. J. M. Mazón-Suástegui, H. Acosta-Salmón, M. Hawkyns-Martínez & P. E. Saucedo. 2013. Internal nutrient management associated with gonad quality and successful reproduction in the winged pearl oyster *Pteria sterna*. *Aquaculture*, 412–413: 45–51.
- Gosling E. M. 2004. Bivalve mollusk, Biology, Ecology and Culture. Fishing News Books (ed) Blackwell Publishing. 443 pp.
- Guo X., S. E. Ford & F. Zhang, 1999. Molluscan aquaculture in China. *Journal of Shellfish Research*, 18: 19–31.
- Hart D. R. & A. S. Chute. 2004. Essential fish habitat source document: Sea scallop, *Placopecten magellanicus*, life history and habitat characteristics, 2nd ed. NOAA Technical Memorandum NMFS NE-189.
- Hart D. R. & A. S. Chute. 2009. Verification of Atlantic sea scallop (*Placopecten magellanicus*) shell growth rings by tracking cohorts in fishery closed areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66: 751–758

- Hart D. & P. Rago. 2006. Long-term dynamics of US Atlantic sea scallop *Placopecten magellanicus* populations. *North American Journal of Fisheries Management*, 26(2): 490-501.
- Humason G. L. 1979. Animal tissue techniques. 4th ed. San Francisco: W. H. Freeman and Company. 111-129 pp.
- Iglesias P., A. Louro & G. Román. 2012. The effect of the depth on reproductive and reserve storage cycles of the pectinids *Aequipecten opercularis* (L., 1758) and *Chlamys varia* (L., 1758) in Galicia, Northwest Spain. *Journal of Shellfish Research*. 31(3): 677-684.
- Jaramillo R., J. Winter, J. Valencia & A. Rivera. 1993. Gametogenic cycle of the chiloé Scallop (*Chlamys amandi*). *Journal of Shellfish Research*. 12: 59-64.
- Jiménez-Illescas A. R., M. A. Alatorre-Mendieta, M. Obeso-Nieblas, B. Shirasago-Germán, & H. García-Escobar. 2008. Efectos de la construcción de un canal artificial entre la Ensenada y la Bahía de La Paz. *Ingeniería Hidráulica en México*, 23: 45-57.
- Keen A. M. 1971. Seashells of tropical west America. Marine Mollusks from Baja California to Peru. CA: Stanford University Press. 1025 pp.
- Krauer J. N., M. Castagna & R. Van Dessel. 1982. Egg size and larval survival of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Argopecten irradians* (Lamarck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 56: 3-8.
- Lai H. L. & T. Helser. 2004. Linear mixed-effects models for weight-length relationships. *Fisheries Research*, 70: 377-387.
- Lankford R. R. 1977. Coastal lagoons of Mexico: their origin and classification. pp 182-215. En: M. Wiley (Ed.) Estuarine Processes. Academic Press Inc, New York, 428 pp.
- Lasta M. L. & J. Calvo. 1978. Ciclo reproductivo de la vieira (*Chlamys tehuelcha*) del golfo San José. *Comunicaciones de la Sociedad de Malacología Uruguay*, V(35): 1-43.
- Lefort Y. 1992. Larval development of scallop, *Mimachlamys gloriosa* (Rév., 1853) from the southwest lagoon of New Caledonia. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, 314: 601-607.
- Le Pennec M., F. Gueguen, J. C. Cochard, Y. M. Paulet & G. Dorange. 1990. Relations entre le contenu lipidique des ovocytes de *Pecten maximus* et les performances des larves en élevage. *Haliotis*, 10: 101-113.
- Le Pennec M., P. G. Beninger, G. Dorange & Y. M. Paulet. 1991. Trophic sources and pathways to the developing gametes of *Pecten maximus* (Bivalvia: Pectinidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71: 451-463.

- Leyva-Valencia L., A. N. Maeda-Martinez, M. T. Sicard, I. Roldan & M. Robles-Mungaray. 2001. Halotolerance, upper thermotolerance, and optimum temperature for growth of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *Journal of Shellfish Research*, 20: 49-54.
- Liu W., Q. Li, Y. Yuan & S. Zhang. 2008. Seasonal variations in reproductive activity and biochemical composition of the cockle *Fulvia mutica* (Reeve) from eastern coast of China. *Journal of Shellfish Research*, 27(2): 405-411.
- Lodeiros C., J. Rengel, L. Freitas, F. Morales & J. H. Himmelman. 1998. Growth and survival of the tropical scallop *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* maintained in suspended culture at three depths. *Aquaculture*, 165: 41-50.
- Lodeiros C. J., J. J. Rengel, H. Guderley, O. A. Nusetti & J. H. Himmelman. 2001. Biochemical composition and energy allocation in the tropical scallop *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* during the months leading up to and following the development of gonads. *Aquaculture*, 199: 63-72.
- López-Cortés D. J., C. J. Band-Schmidt, J. J. Bustillos-Guzmán, F. E. Hernández-Sandoval, A. Mendoza-Flores & E. J. Núñez-Vázquez. 2008. Condiciones ambientales durante un florecimiento de *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniales, Dinophyceae) en la Ensenada de La Paz, Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(1): 97-110.
- Lora-Vilchis M.C., E. Ruiz-Velasco-Cruz & T. Reynoso-Granados. 2004. Evaluation of five microalgae diets for juvenile pen shells *Atrina maura*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 35: 232-236.
- Lluch-Belda D., M. E. Hernández-Rivas, R. J. Saldierna-Martínez & R. Guerrero-Caballero. 2000. Variabilidad de la temperatura superficial del mar en Bahía Magdalena. *Oceánides*, 15: 1-23.
- Lubet P. 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the mussel (*Mytilus edulis* L. Mollusca, Lamellibranchia). *Journal of Molluscan Studies*, 12A: 100-105.
- Luna-González A., A. N. Maeda-Martinez, J. C. Sainz-González & F. Ascencio-Valle. 2002. Comparative susceptibility of veliger larvae of four bivalve mollusks to a *Vibrio alginolyticus* strain. *Diseases of Aquatic Organisms*, 49: 221-226.
- Luna-González A. A., A. N. Maeda-Martínez, F. B. Vargas-Albores, F. A. Ascencio-Valle & M. A. Robles-Mungaray. 2003. Phenoloxidase activity in larval and juvenile homogenates and adult plasma and haemocytes of bivalve mollusks. *Fish and Shellfish Immunology*, 15: 275-282.
- Luna-González A., C. Cáceres-Martínez, C. Zúñiga-Pacheco, S. López-López & B. P. Ceballos-Vázquez. 2000. Reproductive cycle of *Argopecten ventricosus* (Sowerby

- II, 1842) (Bivalvia: Pectinidae) in the Rada of Puerto de Pichilingue, B.C.S., Mexico and its relation to temperature, salinity, and quality of food. *Journal Of Shellfish Research*, 19: 107-112.
- MacDonald B. & R. J. Thompson. 1985. Influence of temperature and food availability on ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. I. Growth rates of shell and somatic tissue. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 279-294.
- Mackie G. L. 1984. Bivalves. En: Wilbur, K.M. (ed.), *The Mollusc*, Vol. 7 Reproduction. Orlando: Academic Press.
- Maeda-Martínez A. N. 2008. Estado actual del cultivo de bivalvos en México. En: Lovatelli A., A. Fariás & I. Uriarte (eds). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. *Taller Técnico Regional de la FAO*. 20–24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. FAO Actas de Pesca y Acuicultura. No. 12. Roma, FAO. 91-100 pp.
- Martínez G. 1991. Seasonal variations in biochemical composition of three size classes of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819. *Veliger*, 34: 335-343.
- Marínez G. & L. Mettifogo. 1988. Mobilization of energy from adductor muscle for gametogenesis of scallop, *Argopecten purpuratus* Lamarck. *Journal of Shellfish Research*, 17: 113- 116.
- Martínez-Gúzman G. 2008. Control de la reproducción y producción de semillas de bivalvos en sistemas controlados. En A. Lovatelli, A. Fariás e I. Uriarte (eds). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Taller Técnico Regional de la FAO. 20–24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. FAO Actas de Pesca y Acuicultura. No. 12. Roma, FAO. 267–275 pp.
- Massapina C., S. Joaquim, D. Matias, & N. Devauchelle. 1999. Oocyte and embryo quality in *Crassostrea gigas* (Portuguese strain) during a spawning period in Algarve, South Portugal. *Aquatic Living Resources*, 12: 327-333.
- Mathieu M. 1994. Endocrine control of carbohydrate metabolism in molluscs. *Perspectives Comparative Endocrine*, 471–474.
- Mathieu M., I. Robbins, & P. Lubet. 1991. The neuroendocrinology of *Mytilus edulis*. *Aquaculture*, 94(2-3): 213–233.
- Mathieu M. & P. Lubet. 1993. Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves - a brief reviews. *Invertebrate Reproduction Development*, 23(2-3): 123-129.

- Matsutani T. 1990. Endogenous factors controlling spawning in marine bivalves. En: Hoshi M. & O. Yamashita. eds. *Advances in Invertebrate Reproduction*. Amsterdam, Netherlands, Elsevier Science. 5: 231–37 pp.
- Mazón-Suástegui J. M., 2005. Biología y cultivo de la almeja catarina *Argopecten ventricosus* (Sowerby II, 1842). Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona, España. 217 pp.
- Magnesen T., Ø Bergh & G. Christophersen. 2006. Yields of great scallop, *Pecten maximus* larvae in a commercial flow-through rearing system in Norway. *Aquaculture International*, 14: 377–394.
- Martínez G. & L. Mettifogo. 1998. Mobilization of energy from adductor muscle for gametogenesis of the scallop, *Argopecten purpuratus* Lamarck. *Journal of Shellfish Research*, 17: 113–116.
- Melguiso-Robles A. 2011. Producción de larvas y semillas del callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby, 1835) en el laboratorio experimental de acuicultura de Pichilingue de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Memoria sobre la participación de un proyecto de investigación en la Universidad. La Paz, B.C.S., México. 44 pp.
- Mendo T., V. Kock, M. Wolff, F. Sínsel & C. Ruíz-Verdugo. 2011. Feasibility of intertidal bottom culture of the penshell *Atrina maura* in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Aquaculture*, 314: 252–260.
- Mori K., T. Muramatsu & Y. Nakamura. 1969. Effect of steroid: III. Sex reversal from male to female in *Crassostrea gigas* by estradiol-17h. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 35: 1072– 1076.
- Navarro E., J.I.P. Iglesias & A. Larranaga. 1989. Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaca Estuary (Biscay, North Spain). *Marine Biology*, 101: 503–511.
- Newell R. I. & B. L. Bayne. 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia: Cardiidae). *Marine Biology*, 56: 11-19.
- Ngo T. T., S. G. Kang, D. H. Kang, P. Sorgeloos & K. S. Choi. 2006. Effect of culture depth on the proximate composition and reproduction of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* from Gosung Bay, Korea. *Aquaculture*, 253: 712–720.
- Niebla Larreta J. L. 2006. Maduración, desove y desarrollo larvario del callo de hacha, *Atrina tuberculosa* (Sowerby, 1835) bajo condiciones de laboratorio. Tesis de maestría. Universidad de Sonora, Hermosillo, México. 55pp.

- Nishida A. K., N. Nordi & R. R. N. Alves. 2006. Molluscs production associated to lunar-tide cycle: a case study in Paraíba State under ethnoecology viewpoint. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 2: 28-33.
- Noguera O. M. & S. Gómez-Aguirre. 1972. Ciclo sexual de *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Lamellibranchia: Pinnidae) de La Paz, B.C.S., México, 273-283. En: Carranza J. (Ed.) Memorias IV Congreso Nacional de Oceanografía. México.
- Obeso- Nieblas M., J. H. Gaviño & R. Jiménez-Illescas. 1999. Modelación de la marea en el sistema lagunar Bahía Magdalena-Almejas, B.C.S., México. *Oceánides*, 14:79-88.
- Ojea J., A. J. Pazos, D. Martínez, S. Novoa, J. L. Sánchez & M. Abad. 2004. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of *Ruditapes decussatus* in relation to the gametogenic cycle. *Aquaculture*, 238: 451–469.
- Osada M., T. Matsutani & T. Nomura. 1987. Implication of catecholamines during spawning in bivalve molluscs. *Invertebrate Reproduction & Development*, 12: 241-252.
- Owen G. 1978. Classification and the Bivalve Gill. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 284(1001): 377-385.
- Parada L. F., P. Tsoulfas, L. Tessarollo, J. Blair, S. Reid & D. Soppet. 1993. The trk family of tyrosine kinases: Receptors for NGF-related neurotrophins. *Development*, 118: 463-475.
- Park M. S., C. K. Kang & P. Y. Lee. 2001. Reproductive cycle and biochemical composition of the ark shell *Scapharca broughtonii* (Schrenck) in a southern coastal bay of Korea. *Journal of Shellfish Research*, 20: 177-184.
- Parsons T. R., Y. Maita & C. M. Lalli. 1984. A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- Paulet Y. M. & J. Boucher 1991. Is reproduction mainly regulated by tempera or photoperiod in *Pecten maximus*?. *Invertebrate Reproduction & Development*, 19: 61-70.
- Pazos A. J., G. Román, C. P. Acosta, M. Abad & J. L. Sánchez. 1997. Seasonal changes in condition and biochemical composition of the scallop *Pecten maximus* L. from suspended culture in the Ria de Arousa (Galicia, N. W. Spain) in relation to environmental conditions *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211: 169-193.
- Pazos A. J. & M. Mathieu. 1999. Effects of five gonadotropin-releasing hormones on cell suspensions of marine bivalve gonad: simulation of gonial DNA synthesis. *General and Comparative Endocrinology*, 113(1): 112-120.

- Peharda M., I. Mladineo, J. Bolotin, L. Kekez & B. Skaramuca. 2006. The reproductive cycle and potential protandric development of the Noah's Ark shell, *Arca noae* L.: Implications for aquaculture. *Aquaculture*, 252 (2), 317-327.
- Perdue J. A., J. H. Beattie & K. B. Chew. 1981. Some relationships between gametogenetic cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. *Journal of Shellfish Research*, 1: 123-129.
- Pipe R. K. 1987. Ultrastructure and cytochemical study on interactions between nutrient storage cells and gametogenesis in the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 96: 519-528.
- Racotta I. S., J. L. Ramírez, A. M. Ibarra, M. C. Rodríguez-Jaramillo., D. Carreño & E. Palacios. 2003. Growth and gametogenesis in the lion-paw scallop *Nodipecten (Lyropecten) subnodosus*. *Aquaculture*, 217: 335-349.
- Racotta, I. S., Ramírez, J. L., Avila, S., Ibarra, A. M., 1998. Biochemical composition of gonad and muscle in the catarina scallop, *Argopecten ventricosus*, after reproductive conditioning under two feeding systems. *Aquaculture*, 163, 111 –122.
- Racotta I. S., E. Palacios, A. M. Ibarra, J. L. Ramírez, F. Arcos & O. Arjona. 2008. Comparative biochemical composition of lipid groups of the lion-paw scallop (*Nodipecten subnodosus* Sowerby) supports the physiological hypothesis for the lack of advantage in triploid mollusc's growth in food-rich environments. *Marine Bioly*, 153: 1245-1256.
- Reyes-Salinas A., R. Cervantes-Duarte, R. A. Morales-Pérez & J. E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de la Paz, B. C. S. *Hidrobiológica*, 13:103–110.
- Reynoso-Granados T., A. N. Maeda-Martínez, F. Cardoza-Velasco & P. Monsalvo-Spencer. 1996. Cultivo de hacha *Atrina maura*. In: Casas-Valdez M. & G. Ponce-Díaz, Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur, México. Ed. CIBNOR-CRIP, CICIMAR, FAO, La Paz, B.C.S., México, 545–550 pp.
- Robinson W. E., W. E. Wehling, M. P. Morse & G. C. McLeod. 1981. Seasonal changes in soft-body component indices and energy reserves in the Atlantic deep-sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Fishery Bulletin*, 79:449-458.
- Robles-Mungaray M. 2004. Desarrollo de la biotecnología para la producción de semilla en laboratorio, diploide y triploide, de callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby, 1835). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur, México, 66 pp.
- Robles-Mungaray M., S. J. Serrano-Guzmán & F. Hoyos-Chaires. 1996. Cultivo de larvas y semillas de callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby, 1835) en el CREMES de Bahía

Kino, Son. Méx. Resúmenes del XI Simposium Internacional de Biología Marina. La Paz, B.C.S. 25 al 30 de Nov.

- Rodríguez-Jaramillo M. C. 2004. Efecto de la temperatura sobre la gametogénesis en el callo de hacha *Atrina maura* (Sowervy, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinaria de Ciencias Marinas, La Paz, B. C. S. 74 pp.
- Rodríguez-Jaramillo C., A. N. Maeda-Martínez, M. E. Valdez, T. Reynoso-Granados, P. Monsalvo-Spencer, D. Prado-Ancona, F. Cardoza-Velasco, M. Robles-Mungaray & M. T. Sicard. 2001. The effect of temperature on the reproductive maturity of penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia:Pinnidae). *Journal of Shellfish Research*, 20(1):39-47.
- Rodríguez-Jaramillo C., M. A. Hurtado, E. Romero-Vivas, J. L. Ramírez, M. Manzano & E. 2008. Palacios. Gonadal development and histochemistry of the tropical oyster *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) during an annual reproductive cycle. *Journal of Shellfish Research*, 27(5): 1129-1141.
- Román G., G. Martínez, G. García & L. Freites. 2001. Reproducción. 27-59 pp. En: Maeda-Martínez A. N. (ed.), *Los Moluscos Pectínidos de Iberoamerica: Ciencia y Desarrollo*. Limusa Noriega editores. México.
- Román G., M. Campos, C. Acosta, J. Cano. 1999. Growth of the queen scallop (*Aequipecten opercularis*) in suspended culture: influence of density and depth. *Aquaculture*, 178/1: 43-62.
- Ruiz C., M. Abad, F. Sedano, L. O. Garcia-Martin & J. L. Sanchez-Lopez. 1992. Influence of seasonal environmental changes on the gamete production and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 155: 249-262.
- Ruiz-Durá M. 1990. Recursos Pesqueros de las costas de México. México, D.F. Ed. Limusa. 156 pp.
- Ruiz-Verdugo C., S. K. Allen & A. M. Ibarra. 2001. Family differences in success of triploid induction and effects of triploidy on fecundity of catarina scallop (*Argopecten ventricosus*). *Aquaculture*, 201: 19-33.
- Ruppert E. E. & Barnes R. D. 1996. Zoología de los Invertebrados (6ª Edición). McGraw-Hill Interamericana Editores, S. A. México. 1114 pp.
- Sahin C.*, E. Düzgüneú, I. Okumuú. 2006. Seasonal Variations in Condition Index and Gonadal Development of the Introduced Blood Cockle *Anadara inaequalvis* (Brugiere, 1789) in the Southeastern Black Sea Coast. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 6: 155-163

- Sánchez-Montante O. 2004. Hidrodinámica y transporte de maza en el Sistema Lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas, Baja California Sur, México, modelación y experimentación. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 228 pp.
- Saout C., C. Quéré, A. Donval, Y. M. Paulet & J. F. Samain. 1999. An experimental study of the combined effect of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture*, 172: 301-314.
- Sastry A. N. 1968. The relationships among food, temperature, and gonad development of the Bay Scallops *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiological Zoology*,. 41:44-53.
- Sastry A. N. 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). En: Giese A. C. & J. S. Pearse. *Reproduction of Marine Invertebrates*. New York: Academic Press, 113-292 pp.
- Sastry A. N. 1970. Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck. *The Biological Bulletin*,. 138:56-65.
- Sastry A. N. & N. J. Blake. 1971. Regulation of gonad development in the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *The Biological Bulletin*, 149: 274-283.
- Saucedo, P. & M. Monteforte. 1997. Breeding cycle of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* (Hanley 1856) and *Pteria sterna* (Gould 1851) at Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Journal of Shellfish Research*, 16:103-110.
- Saucedo P., C. Rodríguez & M. Monteforte. 2002a. Microscopic anatomy of gonadal tissue and storage cells associated with oogenesis and spermatogenesis in *Pinctada mazatlanica*. *Journal of Shellfish Research*, 21: 213-222.
- Saucedo P., I. Racotta, H. Villarreal & M. Monteforte, 2002b. Seasonal changes in the histological and biochemical profile of the gonad, digestive gland, and muscle of the Calafia mother-of-pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) associated with gametogenesis. *Journal of Shellfish Research*, 21 (1): 127-135.
- Saucedo P. E. & P. C. Southgate. 2008. Growth, Development and Reproduction. En: Southgate P. C. & J. S. Lucas (Eds). *The Pearl Oyster: Biology and Culture*. Elsevier, 1a Edición, Holanda. 129–184 pp.
- Scheltema A. H., 1987. Reproduction and rapid growth in a deep-sea aplacophoran mollusc, *Prochaetoderma yongei*. *Marine Ecology*, 37:171–180.
- Schmitzer, A. C., W. D. DuPaul & J. E. Kirkley. 1991. Gametogenic cycle of sea scallops (*Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791)) in the mid-Atlantic Bight. *Journal of Shellfish Research*, 10:221–228.

- Shafee M. S. & M. Daoud. 1991. Gametogenesis and spawning in the carpet-shell clam, *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalvia), from the Atlantic coast of Morocco. *Aquaculture Research*, 22(2): 203–216.
- Smith S. J., E. L. Kenchington, M. J. Lundy, G. Robert & D. Roddick. 2001. Spatially specific growth rates for sea scallops (*Placopecten magellanicus*). Pages 211–231 en G. H. Kruse, N. Bez, A. Booth, M. Dorn, S. Hills, R. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. J. Smith, & D. Witherell editors. Spatial processes and management of marine populations. University of Alaska Sea Grant, AKSG-01–02, Fairbanks.
- Soudant P., Y. Marty, J. Moala, R. Roberta, C. Quéréa, J. R. Le Coza, J. F. Samain. 1996. Effect of food fatty acid and sterol quality on *Pecten maximus* gonad composition and reproduction process. *Aquaculture*, 143(3-4): 361-378.
- Stefano G. B., & E. J. Catapane. 1979. Enkephalins increase dopamine levels in the central nervous system of marine molluscs. *Life Science*, 24:1617–1622.
- Strickland J. D. H. & T. R. Parsons, 1972. A practical handbook of seawater analysis. Second Edition, Bulletin 167. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Strohmeier T., A. Duinker & O. Lie. 2000. Seasonal variations in chemical composition of the female gonad and storage organs in *Pecten maximus* (L.) suggesting that somatic and reproductive growth are separated in time. *Journal of Shellfish Research*, 19: 741-747.
- Thompson J. T., R. I. E. Newell, V. S. Kennedy & R. Mann. 1996. Reproductive processes and early development, 335-370pp. En: Kennedy V. S., R. I. E. Newell & A. F. Eble (Eds.) *The Eastern Oyster Crassostrea virginica*. Maryland: Maryland Sea Grant Book.
- Thompson R. J. 1977. Blood chemistry, biochemical composition, and annual reproductive cycle of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, from southeast Newfoundland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34:2104-2116.
- Van Handel E. 1965. Estimation of glycogen in small amounts of tissue. *Analytical Biochemistry*, 11(2): 256-265.
- Vasallo M. T. 1973. Lipid storage and transfer in the scallop *Chlamys hericia* Gould. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 44(A): 1169-1175.
- Vélez-Barajas J. A. & M. C. Fajardo-León. 1996. Pesquería de hacha. En: Casas-Valdez M. y Ponce-Díaz G. (eds.). I. Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur. CIBNOR, La Paz, México. 101-111 pp.
- Villalejo-Fuerte M., B. P. Ceballos-Vázquez y F. García-Domínguez. 1996. Reproductive cycle of *Leavocardium elatum* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Cardidae) in Bahía Concepción, B.C.S., México. *J. Shellfish Res.* 15 (3): 1-5.

- Villalejo-Fuerte M., M. Arellano-Martínez, B. P. Ceballos-Vásquez & F. García-Domínguez. 2000. Ciclo reproductivo de la almeja chocolate *Megapitaria squalida* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Veneridae) en Bahía Juncalito, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 10(2): 165-168.
- Villalejo-Fuerte M. & B. Ceballos-Vázquez. 1996. Variación de los índices de condición general, gonádico y de rendimiento muscular en *Argopecten circularis* (Bivalvia: Pectinidae). *Revista de Biología Tropical*, 44: 591-594.
- Villalejo-Fuerte M. & R. I. Ochoa-Báez. 1993. El ciclo reproductivo de la almeja catarina, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), en relación con temperatura y fotoperiodo, en Bahía Concepción, B.C.S., México. *Scientia Marina*, 19:181-202.
- Viñoles C., M. Forsberg, G. Banchemo & E. Rubianes. 2002. Ovarian follicular dynamics and endocrine profiles in Polwarth ewes with high and low body condition. *Animal Science*, 74: 539–545.
- Vite-García M.N. & P. E. Saucedo. 2008. Energy storage and allocation during reproduction of Pacific winged pearl oyster *Pteria sterna* (Gould, 1851) at Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 27: 375–383.
- Wang C. & R. P. Croll. 2004. Effects of sex steroids on gonadal development and gender determination in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Aquaculture*, 238: 483–498.
- Wang C. & P. R. Croll. 2006. Effects of sex steroids on spawning in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Aquaculture*, 256:423–432.
- Yee-Duarte J. A. 2009. Reproducción de la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*, Sowerby 1835 en Bahía de los Ángeles, B. C. México. Tesis de maestría Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN. 84pp.
- Yee-Duarte J. A., B. P. Ceballos-Vázquez & M. Arellano-Martínez. 2009. Variación de los Índices morfofisiológicos de la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) en Bahía de Los Angeles, B. C., Golfo de California. *CICIMAR Océánides*, 24(1): 91-99.
- Zandee D. I., D. A. Holwerda, A. de Zwaan. 1980. Energy metabolism in bivalves and cephalopods. En: Gilles R. Animals and environmental fitness. Vol. 1. Pergamon Press, Oxford New York, 185-206 pp.
- Zar J. H. 1996. Biostatistical análisis. 3rd edition. Prentice Hall, Inc. New Jersey. EUA, 365 pp.
- Zaytsev O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante & A. Gallegos. 2003. Coastal upwelling activity of the Pacific shell of the Baja California Peninsula. *Journal of Oceanography*, 59: 489–502.