

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS

MARINAS

DEPARTAMENTO DE PESQUERÍAS Y BIOLOGÍA MARINA



**CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE LA
REPRODUCCIÓN DE *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835)
(PECTINIDAE) EN LA LAGUNA OJO DE LIEBRE, B.C.S.,
MÉXICO.**

Tesis

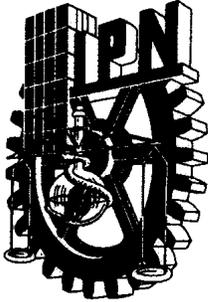
Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Presenta:

MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

LA PAZ, B.C.S. MAYO DE 2005



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 04 del mes Abril del año 2005, el (la) que suscribe MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B011265 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. ILIE SAVA RACOTTA DIMITROV y cede los derechos del trabajo titulado: "CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE LA REPRODUCCIÓN DE *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) (PECTINIDAE) EN LA LAGUNA OJO DE LIEBRE, B.C.S., MÉXICO" 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. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: marellam@ipn.mx

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


MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

nombre y firma



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 6 del mes de Diciembre del 2004 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 de grado titulada:

“CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE LA REPRODUCCIÓN DE *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) (PECTINIDAE) EN LA LAGUNA OJO DE LIEBRE, B.C.S., MÉXICO”

Presentada por el alumno:

ARELLANO
Apellido paterno

MARTÍNEZ
materno

MARCIAL
nombre(s)

Con registro:

B	0	1	1	2	6	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. ILIE SAVA RACOTTA DIMITROV

PRESIDENTE

DR. JUAN FÉLIX ELORDUY SARAY
Co-Director

SECRETARIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE

SEGUNDO VOCAL

DR. OSCAR EFRAÍN HOLGUÍN QUIÑONES

TERCER VOCAL

DRA. ELENA PALACIOS MECHETNOV

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



L. P. N
CICIMAR
DIRECCION

A mi esposa

Paty

y a mis queridos hijos

Erika y David

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, por todo el apoyo brindado durante mi formación y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el soporte económico otorgado.

A los proyectos de investigación que brindaron el apoyo económico para la realización de esta tesis: CGPI 20020372, CGPI 20031573, SEMARNAT-2002-C01-0277, CGPI 20038005, CGPI 20040906.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) por facilitarme el uso de las instalaciones para desarrollar parte de esta investigación.

A la Empresa Exportadora de Sal, S.A. de C.V., a la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera: Pescadores Unidos de Guerrero Negro, S.C.L., y a la Reserva de la Biosfera el Vizcaíno, por todas las facilidades otorgadas para el desarrollo de esta investigación.

Un agradecimiento muy especial a mi director de tesis Dr. Ilie S. Racotta Dimitrov y a mi codirector Dr. Juan F. Elorduy Garay, por contribuir enormemente a mi formación profesional... Gracias.

Agradezco también a la Dra. Elena Palacios Metchetnov por sus valiosas aportaciones, las cuales enriquecieron de manera sustancial este trabajo... Gracias.

A mi comité tutorial: Dr. Ilie S. Racotta Dimitrov, Dr. Juan F. Elorduy Garay, Dra. Elena Palacios Metchetnov, Dr. Oscar Holguín Quiñones y Dr. Rafael Cervantes Duarte, por sus enriquecedores comentarios y valiosas observaciones.

Al Dr. Federico García Domínguez, por la revisión y comentarios al manuscrito.

Al C.P. Humberto Ceseña Amador Jefe del Depto. de Servicios Escolares del CICIMAR, por su eficiencia e interés, que lo hacen ser un eslabón muy importante en la administración del CICIMAR.

A la M. en C. Olivia Arjona López del Laboratorio de Metabolismo Lipídico del CIBNOR por su gran ayuda en el laboratorio, su amable disposición y actitud.

A la M. en C. Liliana Hernández Olalde y al Sr. Alfredo Miramontes por toda la ayuda en los muestreos y en el laboratorio, aún más allá de su responsabilidad.

A los M. en C. Diana Carreño y Roberto Hernández Herrera del Laboratorio de Bioquímica Fisiológica del CIBNOR por toda la asesoría en los análisis bioquímicos.

A los técnicos del Laboratorio de Invertebrados Marinos del CICIMAR M. en C. Jorge Rocha y Sr. Fidel Camacho, por el apoyo en el proceso histológico de las muestras.

A Susy y Malva por su buena disposición y ayuda en la solución de los problemas computacionales.

A la Dra. Patricia Gorostieta Monjaraz por su gran paciencia en la enseñanza del idioma francés.

PREFACIO

A partir de la presente tesis se derivaron los siguientes trabajos:

Artículos:

Arellano Martínez M., I.S. Racotta, B.P. Ceballos-Vázquez, J.F. Elorduy-Garay. 2004. Biochemical composition, reproductive activity, and food availability of the lion-paw scallop *Nodipecten subnodosus* in the Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., Mexico. *Journal of Shellfish Research* 23(1): 15-23.

Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P., Villalejo-Fuerte, M., García-Domínguez, F., Elorduy-Garay, J.F., Esliman-Salgado, A and I. S. Racotta. 2004. 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(2): 723-729.

Arellano Martínez M., E. Palacios, I.S. Racotta. Sterols and fatty acids composition of the Pacific lion-paw scallop, *Nodipecten subnodosus*, in relation to gametogenesis. En preparación.

Capítulo de libro:

Arellano Martínez M., B.P. Ceballos-Vázquez, L. Freites, C. Lodeiros, E. Palacios, I.S. Racotta, M. E. Valdez, F. García-Domínguez. 2005. Reproducción. En: Maeda-Martínez, A. N. y C. Lodeiros (Eds.) *Biología y cultivo de los moluscos pectínidos del género Nodipecten*. Editorial LIMUSA. En prensa

Ponencias:

Arellano Martínez M., I.S. Racotta, B.P. Ceballos-Vázquez, J.F. Elorduy-Garay. 2003. Biochemical composition in *Nodipecten subnodosus* related to reproduction and food availability. 14th International Pectinid Workshop celebrado en St. Petersburg, Florida, USA. Del 23 al 29 de Abril de 2003. p. 120-121

Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P., Villalejo-Fuerte, M., García-Domínguez, F., Elorduy-Garay. 2003. Reproductive cycle of lion-paw *Nodipecten subnodosus* in Laguna Ojo de Liebre, B.C.S. México". 14th International Pectinid Workshop celebrado en St. Petersburg, Florida, USA. Del 23 al 29 de Abril de 2003. p. 81-82

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
Lista de figuras	v
Lista de tablas	vii
	Página
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
1. ASPECTOS GENERALES	4
1.1 Características generales de la especie	4
1.2 Distribución y hábitat	6
2. ASPECTOS PESQUEROS	7
3. REPRODUCCIÓN	11
3.1 Sexualidad	11
3.2 Anatomía del sistema reproductor	11
3.3 Talla de primera madurez	12
3.4 Gametogénesis	13
3.4.1 Ovogénesis	13
3.4.2 Espermatogénesis	16
3.5 Ciclo reproductivo	18
3.5.1 Factores que controlan el ciclo reproductivo	19
4. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES	27
4.1 Almacenamiento de sustratos metabólicos en la gónada	28
4.2 Movilización de reservas desde tejidos de almacenamiento	29
5. ALIMENTACIÓN EN PECTÍNIDOS	33
6. ESTUDIOS DE LABORATORIO Y CULTIVO	36
III. OBJETIVOS	40
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	41
1. ÁREA DE ESTUDIO	41

2. MUESTREO	43
2.1 Organismos	43
2.2 Agua	44
2.3 Factores ambientales	44
3. ACTIVIDAD REPRODUCTIVA	45
3.1 Análisis histológico	45
3.2 Índice gonadosomático	46
3.3 Diámetro promedio de los ovocitos	47
3.4 Talla de primera madurez	47
4. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES	48
4.1 Índices morfofisiológicos	48
4.2 Análisis bioquímico	48
4.2.1 Preparación de las muestras	49
4.2.2 Proteínas	49
4.2.3 Carbohidratos	50
4.2.4 Lípidos	50
5 CANTIDAD Y CALIDAD DEL ALIMENTO DISPONIBLE	53
5.1 Determinación de clorofila <i>a</i>	53
5.2 Análisis de Seston	54
5.2.1 Análisis bioquímico del seston	55
5.2.2 Material alimenticio	56
5.2.3 Índice alimenticio	56
6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	56
V. RESULTADOS	58
1. ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA	58
1.1 Estructura gonádica	58
1.2 Fases de desarrollo gonadal	60
1.3 Ciclo reproductivo	64
1.3.1 Ciclo gametogénico	66
1.3.2. Diámetro de los ovocitos	67

1.3.3. Índice gonadosomático (IGS)	68
1.4 Talla de primera madurez	70
2. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES	71
2.1 Índices morfofisiológicos	71
2.2 Composición bioquímica de tejidos	73
2.2.1. Proteínas	73
2.2.2 Carbohidratos	75
2.2.3 Lípidos	77
3. FACTORES AMBIENTALES	85
3.1 Temperatura del agua	85
3.2 Salinidad	87
3.4 Indicadores de la calidad y cantidad del alimento disponible	88
3.4.1 Análisis de la concentración de seston	88
3.4.2 Análisis de los porcentajes de seston	89
3.4.3 Razón de seston inorgánico/seston orgánico	90
3.4.4 Análisis bioquímico del seston	90
3.4.5 Índice alimenticio	90
3.4.6 Clorofila <i>a</i>	90
VI. DISCUSIÓN	92
1. REPRODUCCIÓN	92
2. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES	103
VII. CONCLUSIONES	119
VIII. RECOMENDACIONES	120
IX. BIBLIOGRAFÍA	121
ANEXO I	150
ANEXO II	151

RESUMEN

El conocimiento de los ciclos de vida, de las estrategias reproductivas y de los factores que influyen sobre el proceso reproductivo de cualquier especie, son fundamentales para desarrollar programas de manejo sustentable de los recursos. En este estudio se analizó el proceso reproductivo de la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México, y su relación con el ciclo de almacenamiento y utilización de energía, así como la influencia de los factores ambientales (temperatura, salinidad, cantidad y calidad de alimento disponible) sobre dicho proceso. Las evidencias histológicas revelaron que la almeja mano de león tiene una maduración gonádica lenta y prolongada y sincrónica y puede remadurar cuando menos una vez durante la época reproductiva. El ciclo reproductivo muestra una clara estacionalidad relacionada con la temperatura del agua, lo cual es apoyado por la variación temporal del diámetro de los ovocitos y por una correlación significativa entre el índice gonadosomático y la temperatura. El periodo de inactividad se presenta de diciembre a marzo, con valores bajos de temperatura (16 - 17.5 °C). La gametogénesis inicia en abril (18°C). La máxima madurez (90% de los organismos) se presenta en agosto, cuando se alcanzó la máxima temperatura del agua (23.5 °C). El desove se presenta en septiembre cuando la temperatura comienza a disminuir y coincide con la máxima concentración de clorofila-*a*. Por lo que la abundancia de fitoplancton y la temperatura actúan como disparadores del desove. Se observó una ligera actividad reproductiva durante los meses fríos (diciembre-marzo) de los dos años de estudio, aunque más pronunciada en 2002, lo que concordó con las anomalías de temperatura que ocurrieron ese año. Por lo tanto, *N. subnodosus* sería potencialmente capaz de desovar a través del año si las condiciones ambientales fuesen favorables. La longitud de primera madurez se estableció en 135 mm, sin embargo, algunos individuos tienen desarrollo gonádico incipiente desde 51 mm de longitud de la concha. Se analizó la relación entre el ciclo de almacenamiento de nutrientes, la actividad reproductiva y el alimento disponible para la almeja mano de león. Los cambios estacionales en la composición bioquímica de los tejidos somáticos indican un claro ciclo de almacenamiento y utilización de nutrientes relacionado con la actividad reproductiva. En la porción del

ovario se presentó una acumulación significativa de proteínas, carbohidratos, lípidos, acilglicéridos y esteroides relacionada con la maduración gonádica. Las proteínas fueron transferidas desde la glándula digestiva y el manto durante el inicio de la maduración gonádica (marzo-mayo) y desde el músculo aductor durante el inicio y la fase media de la maduración gonádica (marzo-agosto). Los carbohidratos fueron transferidos desde el manto durante toda la actividad reproductiva (marzo-noviembre), y desde el músculo aductor durante la fase media y final de la maduración gonádica (julio-octubre). Los lípidos fueron transferidos desde la glándula digestiva durante la fase media y final de la maduración gonádica (junio-octubre). Se encontraron evidencias de que las proteínas y acilglicéridos pudieran estar siendo transferidos desde la porción testicular a la ovárica durante la maduración. La concentración de esteroides en la glándula digestiva fue mayor en los periodos de inactividad reproductiva (febrero) y de desarrollo gonádico inicial (mayo). Es posible que la mayor parte de los esteroides acumulados en ese periodo sean procesados/esterificados en la glándula digestiva para ser transportados posteriormente a otros tejidos incluyendo la gónada durante la maduración gonádica, lo cual explicaría su disminución en los meses de agosto (máxima madurez) y noviembre (desove). En músculo y manto los esteroides tienen un papel estructural, debido a que no hay diferencias en la concentración entre meses. Con este trabajo se demuestra que la gametogénesis en *N. subnodosus* de la laguna Ojo de Liebre depende de las reservas almacenadas, esto como consecuencia de la baja cantidad de fitoplancton (máximo 1.2 µg/L de clorofila-*a*) y su baja calidad nutricional (máximo índice alimenticio 17 %). Por lo tanto, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., *N. subnodosus* presenta una estrategia reproductiva de tipo conservativo.

ABSTRACT

Knowledge of life cycles, reproductive strategies and factors that have influence on the reproductive process of any species are critical to develop programs of sustainable management of the resources. In this study the reproductive process of the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* in the Ojo de Liebre lagoon, B.C.S., Mexico, and its relation with the nutrient storage cycle were analyzed, altogether with the influence of environmental factors (temperature, salinity, quantity and quality of the available food). Histological evidence revealed that the lion's paw scallop has a slow, protracted and synchronic gonad ripening and may re-ripe at least once during the reproductive season. The reproductive cycle shows a clear seasonality related to the water temperature, which is supported by the temporal variation of the oocyte diameter and by a significative positive correlation between gonadosomatic index and temperature. The inactive period occurs from December to March, at low water temperatures (16 to 17.5 °C). The gametogenesis started in April (18°C). The maximum ripening (90 to 100% of organisms) was reached in August when the water temperature was highest (23.5 °C). Spawning occurred in September when water temperature started to decrease and coincided with the maximum concentration of chlorophyll-*a*. Then, the phytoplankton abundance and the temperature act as triggers of spawning. A slight reproductive activity during the cooler months (December-March) was observed on both years, but it was more pronounced in 2002, in agreement to the temperature anomalies occurred that year. Then, *N. subnodosus* is potentially capable of spawning throughout the year if the environmental conditions are favorable. The length at first maturity was established at 135-mm SL, however, some scallops had incipient gonadic development from 51-mm SL. The relationships between the nutrient storage cycle, the reproductive activity, and the available food for the lion's paw scallop were analyzed. The seasonal changes in biochemical composition of somatic tissues indicated a clear nutrient storage and utilization cycle related to reproductive activity. In the ovary portion a significative accumulation of proteins, carbohydrates, lipids, acilglycerids and sterols related to gonadic maturation was observed. Proteins were transferred from the digestive gland and the mantle during the beginning of gonadic ripening (March-May) and from the

adductor muscle during the beginning and mid gonadic ripening (March-August). Carbohydrates were transferred from the mantle during all the reproductive activity (March-November), and from the adductor muscle during the mid and final gonadic ripening (July-October). Lipids were transferred from the digestive gland during the mid and final gonadic ripening (June-October). Evidences that proteins and acylglycerides could be transferred from the testis portion to the ovary portion during the ripening process were obtained. Sterols concentrations in the digestive gland were higher in periods of reproductive inactivity (February) and of initial gonadic development (May). It is possible that most sterols accumulated in these periods are processed/esterified in the digestive gland to be transported to other tissues, including the gonad during the gonadic ripening, which may explain its depletion in August (higher ripeness) and November (spawning). In the muscle and mantle, sterols have a structural role, since there aren't concentration differences between months. With this study it was demonstrated that gametogenesis in *N. subnodosus* from Ojo de Liebre lagoon relied upon stored reserves, as a consequence of the low phytoplankton quantity (maximum $1.2 \mu\text{g L}^{-1}$ chlorophyll-a) and its low nutritional quality (maximum food index 17 %). Therefore, in the Ojo de Liebre lagoon, B. C. S., *N. subnodosus* have a conservative type of reproductive strategy.

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Anatomía general de los pectínidos	6
Figura 2. Producción anual histórica de “callo” de la almeja mano león en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México	9
Figura 3. Zonas de captura de la almeja mano de león en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México	10
Figura 4. Esquema general de la ovogénesis en pectínidos	15
Figura 5. Esquema general de la espermatogénesis en pectínidos	17
Figura 6. Principales factores que influyen en el ciclo reproductivo de los invertebrados marinos	20
Figura 7. Esquema general de la regulación endógena de los procesos involucrados en la reproducción de moluscos bivalvos	25
Figura 8. Localización del área de estudio	42
Figura 9. Gradiente de temperaturas usadas para la separación de esteroides en cromatógrafo de gases	53
Figura 10. Localización anatómica de la gónada	59
Figura 11. Microfotografía de la gónada mostrando folículos ováricos y testiculares	59
Figura 12. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo gonádico	62
Figura 13. Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico	65
Figura 14. Ciclo gametogénico de <i>Nodipecten subnodosus</i>	67
Figura 15. Variación temporal del diámetro medio de los ovocitos	68
Figura 16. Variación temporal del índice gonadosomático	69
Figura 17. Talla de primera madurez de <i>Nodipecten subnodosus</i>	70

Figura 18. Variación temporal en los valores medios de los índices: gonadosomático, de la glándula digestiva, del músculo aductor, y del manto ...	72
Figura 19. Variación temporal en el contenido de proteínas en: ovario, testículo, glándula digestiva, músculo aductor y manto	74
Figura 20. Variación temporal en el contenido de carbohidratos en: ovario, testículo, glándula digestiva, músculo aductor y manto	76
Figura 21. Variación temporal en el contenido de lípidos en: ovario, testículo, glándula digestiva	78
Figura 22. Variación temporal en el contenido de acilglicéridos en: ovario, testículo, glándula digestiva	79
Figura 23. Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de los organismos de <i>Nodipecten subnodosus</i> analizados para esteroides	80
Figura. 24. Variación temporal del índice gonadosomático de organismos de <i>Nodipecten subnodosus</i> usados para el análisis de esteroides	81
Figura 25. Variación estacional de la concentración de esteroides en los diferentes tejidos de <i>Nodipecten subnodosus</i> y en el seston, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México	84
Figura 26. Variación temporal de la temperatura del agua en relación con la variación de los valores del índice gonadosomático	85
Figura 27. Variación temporal de la salinidad en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México	87
Figura 28. Variación temporal de seston total, orgánico e inorgánico en la Laguna Ojo de Liebre, B. C. S.	88
Figura 29. Variación temporal de los porcentajes de seston orgánico e inorgánico en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.....	89
Figura 30. Variación mensual de a) razón seston inorgánico/seston orgánico, b) concentración de proteínas, carbohidratos y lípidos, c) índice alimenticio y d) clorofila <i>a</i> en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S.	91
Figura 31. Localización de las áreas de estudios de crecimiento y reproducción de <i>Nodipecten subnodosus</i> en condiciones de cultivo en el litoral de Baja California Sur, México.....	101
Figura 32. Contenido calórico en los componentes bioquímicos del músculo aductor de <i>Nodipecten subnodosus</i> por periodo reproductivo en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.....	108

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Variación interanual de la temperatura del agua	86

I. INTRODUCCIÓN

Los moluscos son uno de los grupos zoológicos con mayor éxito biológico, tanto por el número de especies vivientes como por la diversidad de hábitats que colonizan (Morton 1979, Brusca 1980). Ello viene reflejado en la variedad de modelos de ciclos vitales y de estrategias reproductivas que poseen (Pearse et al. 1987). Este grupo de organismos constituye un recurso pesquero muy importante a nivel mundial, y tiene un impacto económico significativo por la generación de recursos a nivel de pescadores artesanales, el comercio local y la exportación de productos pesqueros de valor internacional (FAO 2001). Los moluscos bivalvos son un importante componente de la biomasa de macroinvertebrados de aguas costeras y de ecosistemas marinos (Langdon y Newell 1990) y conforman una parte importante de la alimentación y economía de los habitantes de todo el mundo. En este grupo se encuentran las especies de la familia Pectinidae, la cual está bien representada en la mayoría de los mares del mundo y con frecuencia sus especies representan renglones importantes en la economía de los países marisqueros, en particular Japón, Canadá, Francia, España, Gran Bretaña y Australia (Ciocco 1985, Dore 1991). De las 400 especies de pectínidos conocidos en el mundo, 30 de ellas se encuentran en el Pacífico mexicano; sin embargo, sólo tres son de importancia comercial: la almeja catarina *Argopecten ventricosus*, la almeja voladora *Pecten vogdesi* y la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* (Keen y Coan 1974).

La almeja mano de león, *N. subnodosus*, es un recurso pesquero de importancia en Baja California Sur. Debido al sabor y al tamaño de su músculo aductor y a las tallas que alcanza (longitud máxima de 218 mm (Félix-Pico et al. 1999), esta especie tiene una gran

demanda a nivel internacional; de ahí su importancia económica. Lo anterior ha provocado una sobreexplotación de este recurso en los diferentes cuerpos de agua de la Península de Baja California. Debido a ello, su abundancia ha disminuido, al grado que su pesquería en la actualidad se restringe (a nivel nacional) a su límite norte de distribución, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S.

Por otro lado, *N. subnodosus* tiene una tasa de crecimiento muy alta y alcanza su talla comercial en un tiempo relativamente corto (Gutiérrez-Villaseñor y Chi-Barragán 1997, Villalejo-Fuerte et al. 2004), un hecho que tiene importantes implicaciones para la acuicultura. Por tales razones, existe un gran interés por parte del sector productor en desarrollar la tecnología de su cultivo. Actualmente, ya existen empresas mexicanas produciendo *N. subnodosus* a nivel piloto en las lagunas Manuela y Guerrero Negro, B.C.S., pero esta actividad se está realizando aún sin bases científicas sobre su biología (López-Sánchez 2003) por lo que sus resultados no son del todo satisfactorios.

El conocimiento de la reproducción es crítico para entender los ciclos de vida y las estrategias reproductivas de cualquier especie, conocimientos que son indispensables para desarrollar programas de manejo sustentable de los recursos y en algunos casos, sentar las bases para el desarrollo del cultivo de las especies (Barber y Blake 1991). Asimismo, el conocimiento de los factores que inciden en la maduración ovárica es de particular interés al momento de considerar las posibilidades de cultivo de cualquier especie (García et al. 1995). En este sentido, se sabe que el ciclo reproductivo de bivalvos marinos está fuertemente relacionado con variables ambientales como la temperatura del agua y la disponibilidad de alimento, la cual a su vez determina los ciclos de almacenamiento y utilización de nutrientes (Giese 1969, Gabbott 1975, Bayne 1976).

El propósito del presente trabajo fue estudiar, desde un contexto general (biológico y ambiental), el proceso reproductivo de *N. subnodosus*, para llegar a determinar cuál es su estrategia reproductiva. Para ello se analizaron las variables ambientales (temperatura, salinidad y cantidad y calidad del alimento disponible) que podrían tener una influencia en el ciclo reproductivo de la almeja mano de león *N. subnodosus* en su hábitat natural. Asimismo, se realizó un seguimiento de la evolución de los gametos de los animales y de su ciclo reproductivo a través de la observación microscópica de cortes histológicos de la gónada. Además, se realizó un seguimiento de su ciclo de almacenamiento y utilización de energía durante la reproducción mediante el estudio del contenido bioquímico en los diferentes órganos (gónada, glándula digestiva, músculo y manto). Finalmente, se analizaron los esteroides para evaluar sus hábitos alimenticios, dado que estas moléculas se consideran como biomarcadores (Marlowe et al. 1984). Con lo anterior se aportan elementos que pueden ser útiles en tres sentidos: uno es en cuanto al manejo sustentable de la especie, por su alto valor ecológico y de producción; el segundo es en cuanto a la problemática relacionada con su potencial en acuicultura referente al control de la producción de los gametos; y el tercero es generar información que sirva de criterio para identificar y seleccionar áreas que permitan la ejecución de programas de cultivo.

II. ANTECEDENTES

1. ASPECTOS GENERALES

La biología de los pectínidos ha sido ampliamente estudiada por diversos autores, abordando temas tales como: relaciones evolutivas, biología de larvas, aspectos anatómicos funcionales, fisiología, reproducción, enfermedades, biología de poblaciones, genética y pesquerías (Shumway 1991). Sin embargo, para *Nodipecten subnodosus* la información aún es muy limitada.

1.1 Características generales de la especie

La almeja mano de león, *N. subnodosus* (Sowerby, 1935) pertenece al Phylum Mollusca, Clase Bivalvia y a la familia Pectinidae (Morse y Zardus 1997). Esta especie, al igual que todos los pectínidos, tiene una concha con dos valvas comprimidas y articuladas dorsalmente, pero a diferencia de las otras especies de la familia, *N. subnodosus* tiene una concha muy grande, fuerte, gruesa, convexa y sólida. Es equivalva y la ornamentación externa del disco está formada por costillas radiales anchas en forma redondeada-rectangular y uniformemente espaciadas, con 9 costillas en la valva izquierda, donde tienen alternativamente una o más series de nódulos, mientras que la valva derecha posee de 9 a 10 costillas que carecen de nódulos (Peña 2001). Algunos organismos alcanzan una longitud de 218 mm (Félix -Pico et al. 1999) y un peso con concha de 1863 g (Reinecke-Reyes 1996).

A diferencia de los bivalvos en general y, al igual que los demás miembros de la familia Pectinidae, *N. subnodosus* posee un alto grado de diferenciación anatómica, la

mayor parte de los órganos están diferenciados y son fácilmente localizables (Fig. 1).

Estos organismos presentan la cavidad del manto muy espaciosa y branquias grandes; Benninger y Le Pennec (1991) mencionan que estas características le dan a los pectínidos la capacidad de acumular alimento eficientemente, además de su capacidad respiratoria. Tienen un pie reducido y comprimido en forma de hacha. Al igual que todos los pectínidos, *N. subnodosus* carece del músculo aductor anterior, pero tiene un gran músculo aductor posterior situado cerca del centro que, según Benninger y Le Pennec (1991), Chantler (1991) y Dore (1991), le sirve a los pectínidos para cerrar las valvas con fuerza y llevar a cabo su nado. En los pectínidos, el músculo aductor representa, dependiendo de la especie, entre 5% y 20% del peso vivo del animal. Esta compuesto por dos tipos de tejido muscular, el estriado y el liso; juntos tienen forma cilíndrica, normalmente de color blanco o crema y en ocasiones un poco café o rosa (Dore 1991). Por otro lado, estas almejas presentan un ventrículo plegado en torno al intestino de manera que la cavidad pericárdica no solo incluye al corazón sino también un breve segmento del tubo digestivo. Debajo de esta cavidad se encuentran dos nefridios dispuestos en forma de U. El sistema digestivo se compone de boca, esófago, estómago, estilo cristalino, glándula digestiva, intestino, recto y ano. El esófago conduce directamente al estómago, situado dentro de la glándula digestiva. El intestino, después de atravesar la glándula digestiva desciende ventralmente y entra en la gónada, donde da una vuelta y sale de ésta al lado del músculo aductor y atraviesa el pericardio y el ventrículo. La parte final del intestino está unida al lado posterior del músculo aductor, quedando libre en la región del recto y del ano. Se ha comprobado que, en algunas especies de pectínidos, el estómago y el estilo cristalino son responsables de la digestión extracelular, mientras que la glándula digestiva es el

principal sitio de digestión intracelular (Benninger y Le Pennec 1991). El sistema nervioso se ha descrito sólo para *Pecten maximus* y se ha observado que es bilateral, y que se compone de tres pares de ganglios y dos pares de cordones nerviosos (Benninger y Le Pennec 1991).

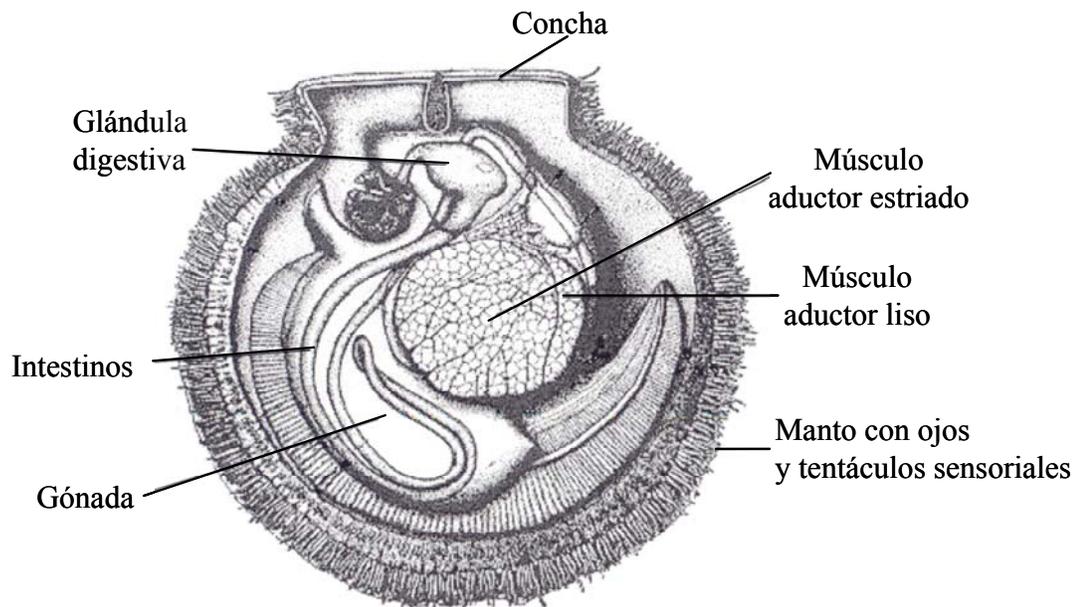


Figura 1. Anatomía general de los pectínidos en donde se aprecia la diferenciación de sus órganos.

1.2 Distribución y hábitat

Las especies de la familia Pectinidae se encuentran distribuidas por todo el mundo; las especies comercialmente más importantes habitan en aguas costeras sobre plataformas continentales (Bullough 1958, Brand 1991). En el Pacífico mexicano existen varias

especies de pectínidos y una de las más importantes en lo que se refiere a los volúmenes de pesca es la almeja mano de león *N. subnodosus*. Ésta se distribuye desde la laguna Ojo de Liebre, en Baja California Sur (incluyendo el Golfo de California) hasta las costas del Perú (Keen 1971). Habita sobre fondos arenosos (Smith 1991) en lagunas y bahías, desde la zona de mareas hasta los 110 m (Alamo y Valdivieso 1987) en canales profundos con fuertes corrientes de agua (García-Pámanes et al. 1994). En la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., se encuentran en densidades de 4 a 12 individuos por cada 10 m² (Massó-Rojas et al. 2000) y generalmente asociadas a “camas” de pastos marinos de la especie *Zoostera marina*.

2. ASPECTOS PESQUEROS

La pesquería de pectínidos es una actividad importante en el mundo (Reyes-Sosa 1990), tanto en la zona templada como en la tropical (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996), debido a la demanda por la carne de su músculo aductor “callo” que es considerada de alto valor comercial, apreciada por su sabor y alto contenido de varios nutrientes (González-Anativia 2002). Sin embargo, la actividad pesquera ha reducido los bancos naturales, marcando una reducción de la producción en los años recientes. Así, la pesquería mundial de estos moluscos alcanzó, en 1997, 359 246 toneladas, después de un máximo de 548 623 t en 1990 (FAO 1999). Algunos países han hecho esfuerzos para mantener la captura dentro de un máximo sostenible a través del desarrollo de técnicas de cultivo y manejo acuícola; lo cual han ofrecido soluciones definitivas para algunas especies, como por ejemplo el pectínido japonés *Patinopecten yessoensis* en las bahías de

Matsu, Funka, Saroma y Notoro en el Japón (Dao 1995). Este país aporta el 80% de la producción de cultivo de pectínidos (González-Anativia 2002).

En el litoral del Pacífico mexicano se cuenta con más de 30 especies de pectínidos (Keen 1971). Pero de éstos, sólo tres son considerados de importancia comercial: la almeja catarina *Argopecten ventricosus*, la almeja voladora *Pecten vogdesi* y la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*. Estas especies han sido explotadas significativamente en Baja California Sur, al extremo que se ha llegado a considerar que *P. vogdesi* es una especie en peligro de extinción (Baqueiro et al. 1982). En el caso de *A. ventricosus* y *N. subnodosus*, se consideran sobreexplotadas (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996), al grado que la abundancia de la almeja mano de león en la mayoría de los cuerpos de agua del estado es muy baja (Baqueiro et al. 1982). Actualmente, las actividades de extracción de mano de león a escala comercial se limitan a la laguna Ojo de Liebre, en la costa noroccidental de Baja California Sur, México (Massó-Rojas et al. 2000). Es una pesquería relativamente reciente (los registros datan de 1991) sin embargo, se menciona que ya se capturaba desde finales de los años 70. Representa el 3% del total registrado de la producción de almejas en el litoral del Pacífico mexicano en los últimos tres años (Massó-Rojas et al. 2000). Tan sólo en el periodo del 2000-2002 representó una derrama económica de un poco más de treinta y cinco millones de pesos (Datos proporcionados por la Compañía Salinera de Guerrero Negro, B.C.S.). El rendimiento del producto es en promedio de 9 a 10 “callos” por kilogramo, para almejas de 15 cm de altura o mayores (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996), no obstante, algunos “callos” llegan a pesar hasta 160 g (Comentario personal, pescadores de la región).

A pesar de que la mano de león ha sido activamente explotada en esa área, los volúmenes de producción de “callo” se han incrementado desde 1996, llegando a un máximo de 156 t en 1999, para luego estabilizarse en los años siguientes alrededor de las 100 t (Fig. 2) (datos proporcionados por la Compañía Salinera de Guerrero Negro). La producción se comercializa en el mercado nacional (75%) y en los Estados Unidos de América (25%) principalmente (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996, INESEMARNAP 2000).

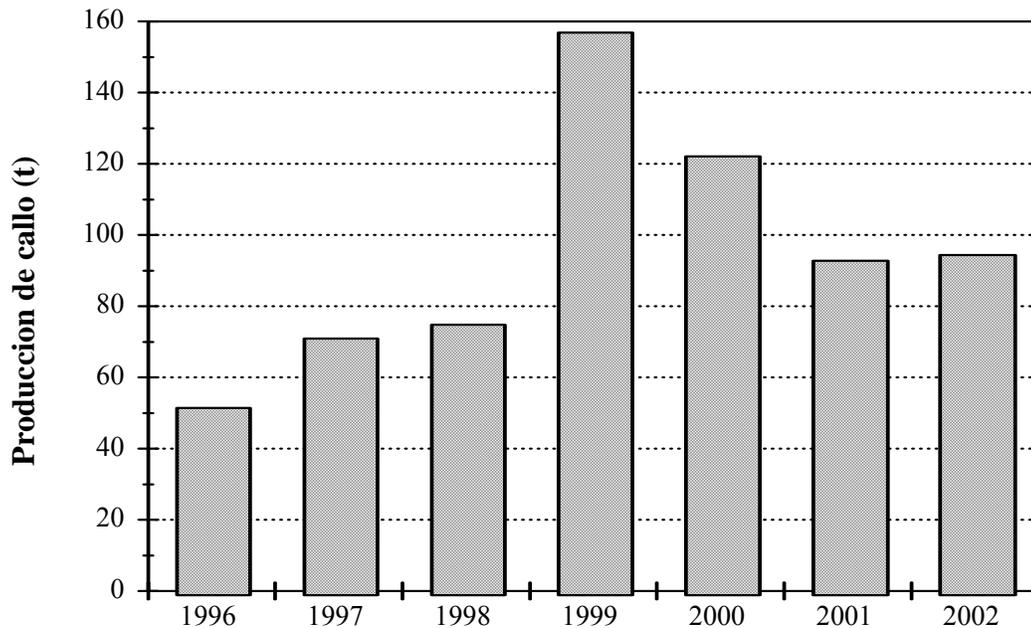


Figura 2. Producción anual histórica de “callo” de la almeja mano león en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

Las capturas se llevan a cabo en dos periodos del año: el primero, cuando se concentra el mayor esfuerzo pesquero, comienza en abril o mayo y finaliza en junio o julio;

y el segundo se restringe al mes de diciembre de cada año. Las zonas de captura dentro de la laguna Ojo de Liebre se muestran en la figura 3. La principal área de captura se localiza en la parte noroeste (zona C), ubicada cerca de la boca de la laguna en el canal principal, y la de menor captura se localiza en la porción sureste de la laguna (zona G) que es la parte más somera y en donde se reportan altas salinidades (> 40 ups) en algunas épocas del año (Datos proporcionados por la Compañía Salinera de Guerrero Negro).

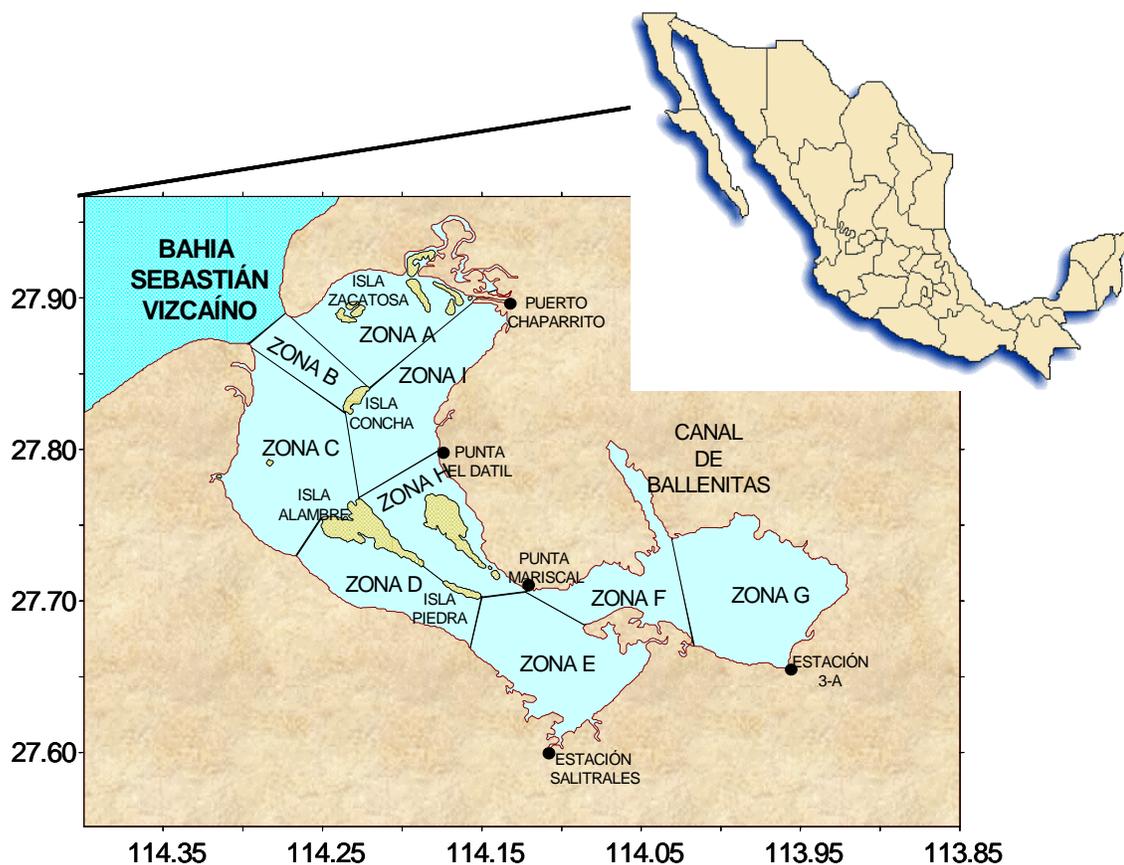


Figura 3. Zonas de captura de la almeja mano de león en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

A la fecha no se tiene un régimen de administración adecuado para este recurso, que se basen en estudios sobre su biología, particularmente de biología reproductiva, lo que es un factor limitante para el aprovechamiento sustentable del recurso (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996). Sólo se han adoptado medidas regulatorias provisionales, propuestas en cuanto a talla mínima de captura (14 cm de longitud, la cual se estableció sin ningún estudio formal de la talla de primera madurez), cuotas de captura y época de veda, que comprende los meses de enero a marzo y de agosto a noviembre, según los dictámenes del Instituto Nacional de Pesca.

3. REPRODUCCIÓN

3.1 Sexualidad

La expresión de la sexualidad en los pectínidos es muy variada (Coe 1945, Reddiah 1962): se han descrito especies gonocóricas como *Chlamys tejerina*, *C. striata* y *C. furtiva* (Reddiah 1962), *Zygochlamys patagonica* (Waloszek y Waloszek 1986; citado en Román et al. 2001a); hermafroditas protándricos como *C. varia* (Lucas 1965); o bien hermafroditas funcionales como *Pecten maximus* (Mason 1958), *Aequipecten tehuelchus* (Christiansen y Olivier 1971), *Argopecten purpuratus* (DiSalvo et al. 1984), *Placopecten magellanicus* (Parsons et al. 1992), *A. ventricosus* (Félix-Pico et al. 1995), *Nodipecten nodosus* (Lodeiros et al. 1998) y *N. subnodosus* (Reineke-Reyes 1996).

3.2 Anatomía del sistema reproductor

No se ha descrito la anatomía del sistema reproductor de *N. subnodosus*; sin embargo, se han hecho descripciones detalladas en numerosas especies de pectínidos y se

ha visto que no difiere entre ellas. Así, se ha observado que en los pectínidos la glándula reproductiva deriva del complejo celómico, y las células germinales primarias provienen de células del mesodermo (Raven 1966, Wada 1968). La gónada es una glándula acinosa en racimo, limitada externamente por un tegumento más o menos plegado, que se infiltra a veces hacia el interior en forma de trabéculas intersticiales. Contiene gonoductos que sirven de conductos evacuadores, vasos sanguíneos, fibras musculares y la atraviesa parte del intestino (Román et al. 2001a). La gónada está anatómicamente bien diferenciada y se localiza en la parte anterior de la masa visceral, asociada dorsalmente a la glándula digestiva y unida en su borde medio posterior al músculo (Fig. 1).

3.3 Talla de primera madurez

En general, los pectínidos alcanzan su madurez sexual por primera vez al año de edad (Reddiah 1962, Ozanai 1975, Benninger y Le Pennec 1991). En algunas especies, como *Chlamys varia*, las primeras células germinales primarias aparecen en individuos de sólo seis meses de edad, con tallas de 2-3 mm (Lucas 1984) y lo hacen, en primer lugar, en los folículos de la gónada que se encuentran entre el corazón, riñón y el músculo aductor (Román et al. 2001a). Los juveniles de *N. nodosus* presentan un desarrollo incipiente de sus gónadas a los cuatro meses de edad y una talla aproximada de 29-35 mm de longitud (Lodeiros et al. 1998).

3.4 Gametogénesis

La proliferación y crecimiento de los gametos se realiza en el interior de los folículos, en ellos suelen verse pequeños núcleos alargados, basófilos de aproximadamente 8 μm de diámetro, correspondientes a las células basales.

3.4.1 Ovogénesis

Este fenómeno no ha sido descrito en *N. subnodosus*, sin embargo, se sabe que la ovogénesis es muy similar entre los pectínidos y otros moluscos. Dentro del ovario se inicia la meiosis, pero queda detenida en la etapa de profase I, completándose ésta después de realizado el proceso de fertilización en el medio marino (Longo 1983, Román et al. 2001a).

En general, la ovogénesis de los moluscos pectínidos se puede sintetizar en tres etapas muy bien diferenciadas (Fig. 4), que determinan el crecimiento de los folículos y por consiguiente el de la gónada (Pazos 1993, Román et al. 2001a). Estas etapas se describen a continuación:

- *Etapa premeiótica*: en la cual las células germinales dan origen a las ovogonias primarias de entre 8 μm y 10 μm de diámetro. Las ovogonias primarias son células relativamente redondas, y están unidas a las paredes del folículo. Estas células reciben el aporte nutritivo de un grupo de células somáticas adyacentes (células foliculares) (Pipe 1987). Dorange y Le Pennec (1989) proponen que las células foliculares, además de contribuir a la nutrición, podrían ayudar a la formación de la membrana vitelina de los ovocitos en desarrollo. Las ovogonias primarias, producen por mitosis las ovogonias secundarias, de talla y estructura similares; células que posteriormente entrarán en meiosis

para evolucionar en ovocitos. Este estadio recibe ese nombre porque todas las divisiones que tienen lugar en él son únicamente mitóticas (Román et al. 2001a).

- *Etapa previtelogénica*: en la que las ovogonias secundarias entran en la primera profase de la meiosis, formando así los ovocitos previtelogénicos. Durante las fases de paquiteno y diploteno, las células auxiliares migran desde la periferia de los folículos para unirse a los ovocitos. En los pectínidos, como en otros bivalvos, la ovogénesis queda bloqueada al nivel de la metafase de la primera división meiótica.

- *Etapa vitelogénica*: en esta etapa los ovocitos inician la vitelogénesis, alcanzando al final de la maduración hasta 150 μm de diámetro, dependiendo de la especie (Román et al. 2001a). Tanto el crecimiento como la maduración de los ovocitos son procesos asociados que dependen particularmente de la acumulación de reservas y de la proliferación y participación de organelos celulares. En esta etapa se forma una membrana vitelina que al final de la vitelogénesis se separa ligeramente de la membrana plasmática por un espacio vitelino. Durante esta fase se almacenan en el citoplasma del ovocito en desarrollo una serie de inclusiones, que Dorange y Le Pennec (1989) clasifican en: granos de secreción o inclusiones I (formadas por proteínas básicas, las cuales intervienen en la elaboración de una membrana de fecundación), inclusiones II (de tipo lipídico, que contienen tanto lípidos neutros como fosfolípidos), inclusiones III (glucoproteínas, pueden ser lisosomas), inclusiones IV (partículas de glucógeno β).

De acuerdo con las etapas de desarrollo, los ovocitos adquieren diversas modificaciones citológicas (que se dan a nivel de núcleo, citoplasma y membranas) y modificaciones morfológicas (mientras están todavía unidos a la pared del folículo son pedunculados, luego se separan de las células foliculares y se desprenden).

Cuando los ovocitos son desovados se reactiva la meiosis y se lleva a cabo la primera división meiótica; la segunda división se produce al momento de la fertilización con lo que concluye la ovogénesis.

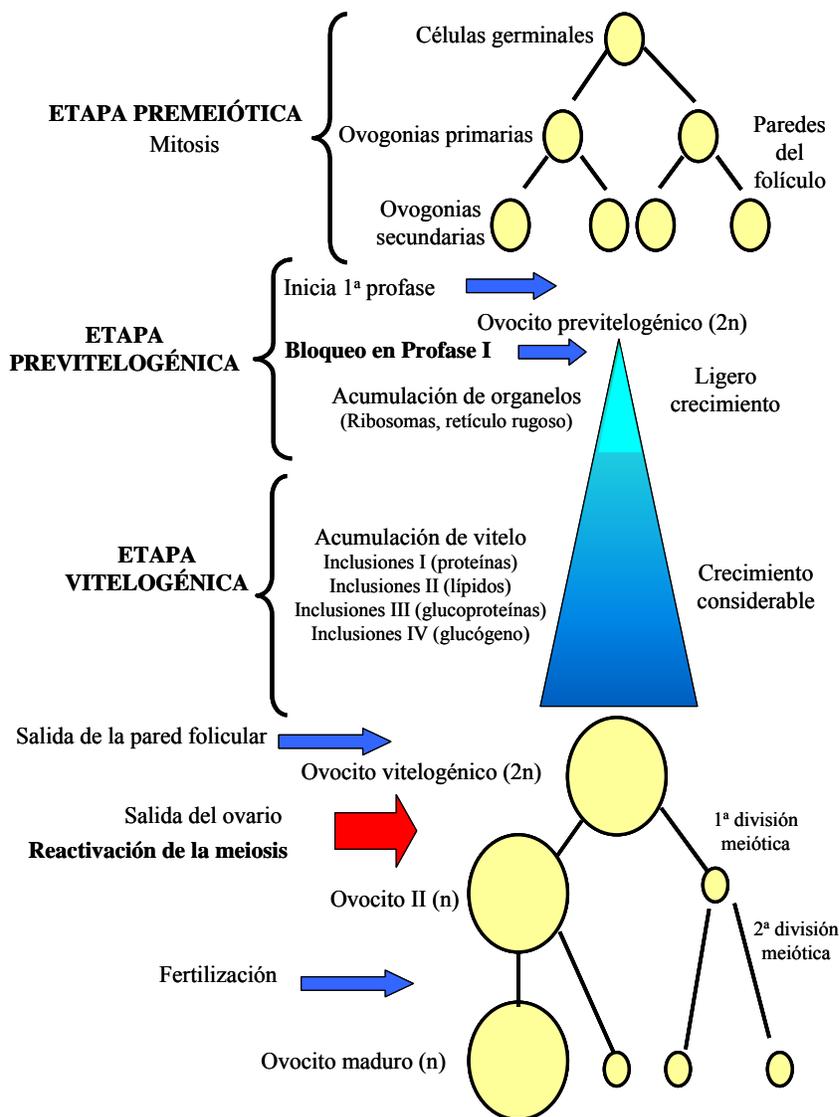


Figura 4. Esquema general de la ovogénesis en pectínidos.

3.4.2 Espermatogénesis

Al igual que el proceso de ovogénesis, la espermatogénesis no ha sido descrita para *N. subnodosus*, sin embargo, ha sido descrita de manera general para la familia Pectinidae (Román et al. 2001a) y se esquematiza en la figura 5. Las espermatogonias primarias son las células más grandes de la línea germinal masculina, se originan desde las células germinales por división mitótica durante la proliferación. Nuevas divisiones mitóticas conducen a las espermatogonias secundarias, células que tienen un citoplasma más reducido. Las espermatogonias secundarias presentan un ligero crecimiento como consecuencia de la acumulación de organelos, principalmente mitocondrias y dan lugar a los espermatocitos primarios. Estos sufren la primera división meiótica para generar los espermatocitos secundarios. Estos últimos entran rápidamente a la segunda división meiótica y dan lugar a las espermátidas. El proceso de una división a otra es rápido, por lo que es difícil llegar a observar este tipo de células (espermatocitos secundarios). Las espermátidas se caracterizan por poseer una voluminosa vacuola en el citoplasma y un doble centriolo. Los espermatozoides se forman a partir de las espermátidas mediante una serie de reorganizaciones celulares, la espermiogénesis. Adquieren primero una forma globosa y luego una forma de pera con reducción del diámetro por pérdida de citoplasma. El núcleo se vuelve troncocónico y la cromatina se condensa. Los dos centriolos adoptan una posición basal, y el distal forma el flagelo. Las mitocondrias se agrupan en la zona que circunda los centriolos y se fusionan formando cuatro esferas mitocondriales. Adicionalmente, existen células auxiliares que se encuentran entre las espermatogonias, adheridas la mayoría de las veces a la membrana basal del tejido conjuntivo que delimita los folículos y se sabe que son células que no pertenecen a la línea germinal, pero que

intervienen también en el proceso de la espermatogénesis. Se cree que son estas células las que se observan cuando la gónada está prácticamente vacía (periodos vegetativos o de reposo-indiferenciación).

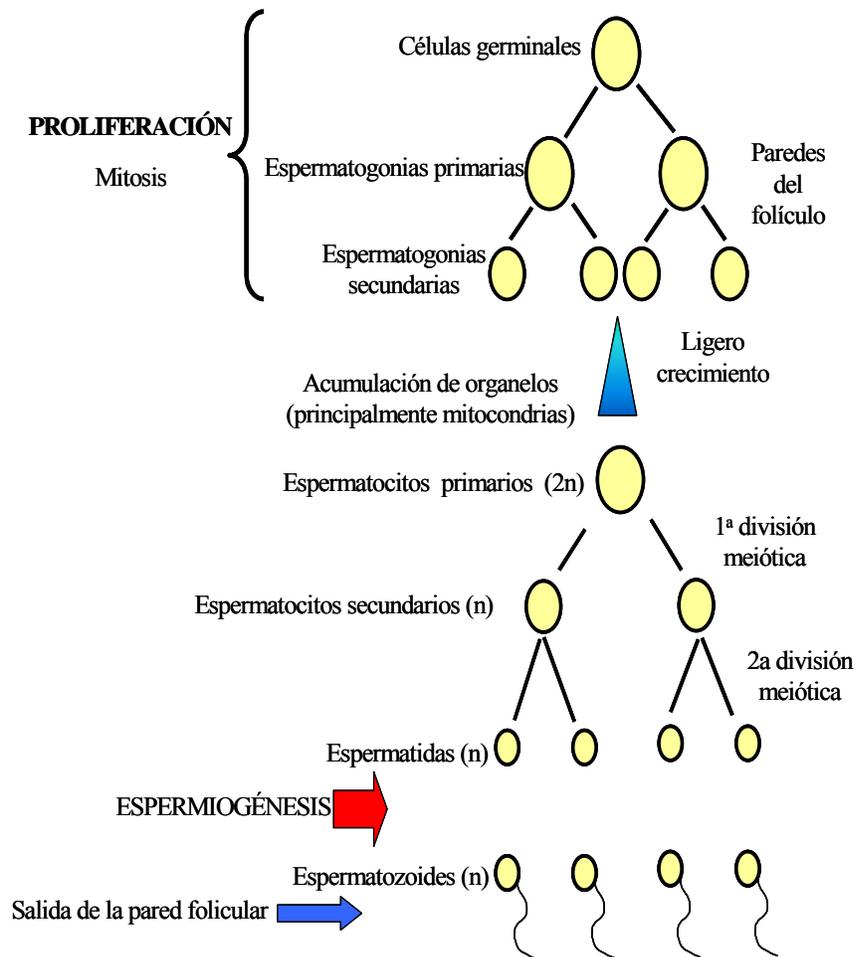


Figura 5. Esquema general de la espermatogénesis en pectínidos.

3.5 Ciclo reproductivo

De acuerdo con Barber y Blake (1991) el ciclo reproductivo de los pectínidos tiene seis etapas perfectamente diferenciables: vegetativa, diferenciación, crecimiento citoplasmático, maduración, desove y reabsorción de gametos no desovados. Dentro de los pectínidos, dependiendo de la especie y el lugar, se puede presentar un ciclo reproductivo anual (generalmente con mucha sincronización de las etapas mencionadas anteriormente) como en *Zygochlamys patagonica* en el Canal de Beagle, Chile (Collado et al. 2000), semianual como en *Z. patagonica* en Chilóe, Chile (Jaramillo et al. 1993) o continuo en especies que tienen desoves sucesivos prolongados durante todo el año (Román et al. 2001a) como es el caso de *Aequipecten tehuelchus* en el Golfo de San José, Argentina (Christiansen et al. 1974) y *A. ventricosus* en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (Luna-González et al. 2000). En las últimas modalidades hay poca sincronización en la época reproductiva, ya que suelen registrarse desoves parciales y es frecuente la presencia de atresias ovocitarias y lisis como parte de la estrategia reproductiva (Román et al. 2001a).

Se ha comprobado que en aguas frías, es común registrar una marcada estacionalidad, la cual disminuye en aguas templadas y es casi imperceptible en aguas cálidas (Sastry 1979, Newell et al. 1982, Barber y Blake 1991, Román et al. 2001a). Por otro lado, también se ha comprobado que en una misma especie e incluso en una misma población pueden existir diferencias en el ciclo reproductivo y se ha visto que esto depende de la latitud y de las diferencias ambientales particulares (Sastry 1979, Barber y Blake 1991, Román et al. 2001a). Estas variaciones han sido evidenciadas en algunas especies de pectínidos. Por ejemplo, en diferentes trabajos realizados en las Islas Británicas sobre *Aequipecten opercularis* se han observado variaciones en cuanto al inicio y duración del

desove (Broom y Mason 1978, Taylor y Venn 1979, Brand et al. 1980, Allison 1994). En el Atlántico en Galicia, España, *A. opercularis* desova cuatro o cinco veces al año (Román et al. 2001b), mientras que en el Mediterráneo Occidental el ciclo gametogénico muestra una marcada estacionalidad con dos periodos de maduración (Canales 1998). En *C. islandica*, Skreslet y Brun (1969) encontraron diferencias interanuales en poblaciones situadas a diferentes profundidades. En otro estudio para esta misma especie pero en las costas canadienses, Giguere et al. (1994) indican que estas poblaciones difieren de las situadas más al norte en que presentan un largo periodo de desove. Se ha observado que *Z. patagonica* en el Canal de Beagle presenta un solo periodo de desove (Collado et al. 2000), mientras que en Chiloé, Chile se presentan hasta dos periodos (Jaramillo et al. 1993). En *P. magellanicus* se han encontrado diferencias en cuanto a la duración (Davidson et al. 1993) y al número de desoves (Dupaul et al. 1989, Kirkley y Dupaul 1991). También, MacDonald y Thompson (1988) observan que el desove es más tardío en las poblaciones que se sitúan más al sur, mientras que Schmitzer et al. (1991) observan que conforme decrece la latitud, el ciclo reproductivo de esta especie pasa de ser anual a bianual. En *P. maximus* se han observado diferencias en el periodo y duración del desove en diferentes áreas y latitudes (Comely 1974, Paulet et al. 1988, Strand y Nylund 1991, Román y Acosta 1991, Pazos 1993, Pazos et al. 1996).

3.5.1 Factores que controlan el ciclo reproductivo

La reproducción en invertebrados marinos es controlada por una combinación de factores exógenos y endógenos (Fig. 6) (Sastry 1979, Gabbott 1983). En este sentido, el ciclo reproductivo es una respuesta a los factores ambientales genéticamente controlada

(Barber y Blake 1991). En la coordinación de los procesos fisiológicos y los eventos reproductivos, la actividad neuroendocrina juega un papel muy importante, produciendo una respuesta reproductiva de acuerdo a ciertas condiciones ambientales (Román et al. 2001a).

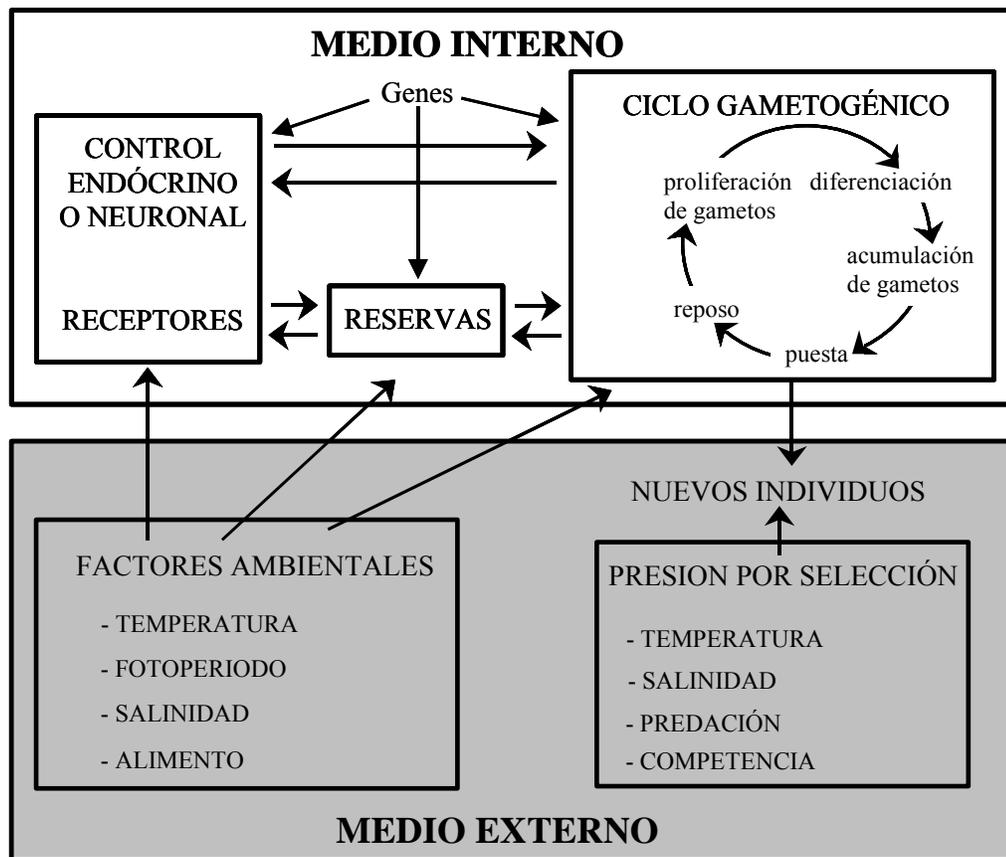


Figura 6. Principales factores que influyen en el ciclo reproductivo de los invertebrados marinos. (Modificado de Canales-Leyva 1999).

Factores exógenos

La temperatura y la disponibilidad de alimento han sido señalados como los principales factores ambientales que regulan la gametogénesis y el ciclo reproductivo de los bivalvos marinos (Seed 1976, Sastry 1979, Bayne y Newell 1983, Gabbott 1983, MacDonald y Thompson 1985, Malachowski 1988, Barber y Blake 1991, Jaramillo et al. 1993), disparando y sincronizando los diferentes estadios de desarrollo (Lubet 1983, Gallardo 1989). Sin embargo, no se descarta la influencia de otros factores como la salinidad, el oxígeno disuelto, el fotoperiodo o la fase lunar (Barber y Blake 1991). Algunas variables reproductivas que se ven afectadas por uno o más factores ambientales son: la fecundidad, el esfuerzo reproductor, el ciclo gametogénico y el desove; pero otros no son afectados, tales como la talla de los ovocitos, el costo energético y la producción de gametos (Bayne y Newell 1983).

Se ha observado que, una vez que la madurez reproductiva es alcanzada, la sincronización del desove de una población generalmente se logra respondiendo al cambio de un factor ambiental particular que actúa como disparador, tal como la temperatura, la salinidad, el fotoperíodo o la disponibilidad de alimento (Himmelman 1981, Giese y Kanatani 1987). Para las especies con fertilización externa, como es el caso de los bivalvos, la liberación de los gametos en el medio ambiente es un evento crítico, debido a que los gametos son generalmente viables por un corto periodo de tiempo y se necesita una alta concentración para asegurar el encuentro entre los huevos y el esperma, el éxito de la fertilización puede depender del grado de sincronía del desove de los individuos (Himmelman 1981).

En algunas almejas, como *C. islandica*, un repentino incremento de la temperatura del agua parece ser el disparador para estimular la maduración final y el desove (Skreslet y Brun 1969, Giguere et al. 1994). La temperatura actúa activando la fase de maduración de los ovocitos y permite la movilización de nutrientes necesarios para esta etapa en *A. irradians* (Barber y Blake 1981) y en *A. ventricosus* (Villalejo-Fuerte y Ceballos-Vázquez 1996). En *N. nodosus* en las costas de Brasil, la temperatura influye en la liberación de los gametos (Manzoni et al. 1996). Por otro lado, se ha comprobado que la temperatura puede actuar de diferente manera para la misma especie en diferentes localidades. En este sentido, Sastry (1970) observó que en una población de *A. irradians* situada en la zona norte de su distribución, el desove aparece después de un incremento de temperatura, mientras que Barber y Blake (1983) observaron que en la parte sur de la distribución de esta, el desove se desencadena por un descenso de temperatura.

En poblaciones que habitan zonas donde la temperatura es continuamente baja, ésta no parece ser el factor determinante en la reproducción (Vahl 1978). Así, se ha comprobado que en algunas especies como *C. islandica* (Thorarinsdottir 1993), *C. opercularis* (Broom y Mason 1978), *P. magellanicus* (Thompson 1977, Bayne y Newell 1983, Gabbott 1983), *Z. patagonica* (Jaramillo et al. 1993) y *A. purpuratus* (Brown y Guerra 1980), la disponibilidad de alimento parece ser el factor más importante que influye el desarrollo gonádico y el desove. 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 y Winddow 1978, Newell y Bayne 1980, Berg y Newell 1986).

También se ha comprobado que ambos factores pueden interactuar en el ciclo reproductivo de algunas especies. Así, por ejemplo en *Euvola ziczac* el desarrollo gonádico tiene lugar con alta disponibilidad de alimento, mientras que el desove se presenta una vez que se presentan condiciones de temperatura óptima. 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). *N. nodosus* presenta también dos periodos reproductivos, el primero 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).

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 relacionada principalmente con la variación interanual de la salinidad (Shafee y 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, en la misma época del año (Mackie 1984). En *P. maximus* el fotoperiodo regula la cinética del crecimiento de los ovocitos (Paulet y Boucher 1991) y la gametogénesis se ve acelerada en fotoperiodos que aumentan progresivamente las horas de luz (Devauchelle y Mingant 1991). Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez (1993) encontraron que en *A. circularis* (actualmente

A. ventricosus), la sincronización del desarrollo gametogénico y la madurez son 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 *P. magellanicus*.

Factores endógenos

Barber y Blake (1991) propusieron que la acción de los factores ambientales produce la activación de aquellos factores internos que regulan la maduración gonádica. Sin embargo, las relaciones fisiológicas entre ambos factores son relativamente complejas.

La activación de estas señales internas se traducen en otras (primer mensajero: hormonas o neurotransmisores) que llegan hasta el tejido cuya función será regulada (Román et al. 2001a). En respuesta a esos mensajes se manifiestan tres elementos básicos: a) el receptor; el cual se encuentra en la membrana plasmática de la célula blanco y actúa discriminando entre determinadas señales, b) un elemento transductor; este transforma la información a un sistema enzimático que genera un segundo mensajero intracelular como pueden ser los nucleótidos cíclicos (AMPc y GMPc) el ion calcio, el inositol trifosfato y el diacilglicerol, los cuales pueden regular la actividad de las proteínas (enzimas u otras) y afectar así funciones celulares específicas, y un elemento efector o amplificador que originara la respuesta intracelular (Sapag-Hagar 1985, citado en Román et al. 2001a). Un esquema general de la regulación endógena de los procesos involucrados en la reproducción de moluscos bivalvos se presenta en la figura 7.

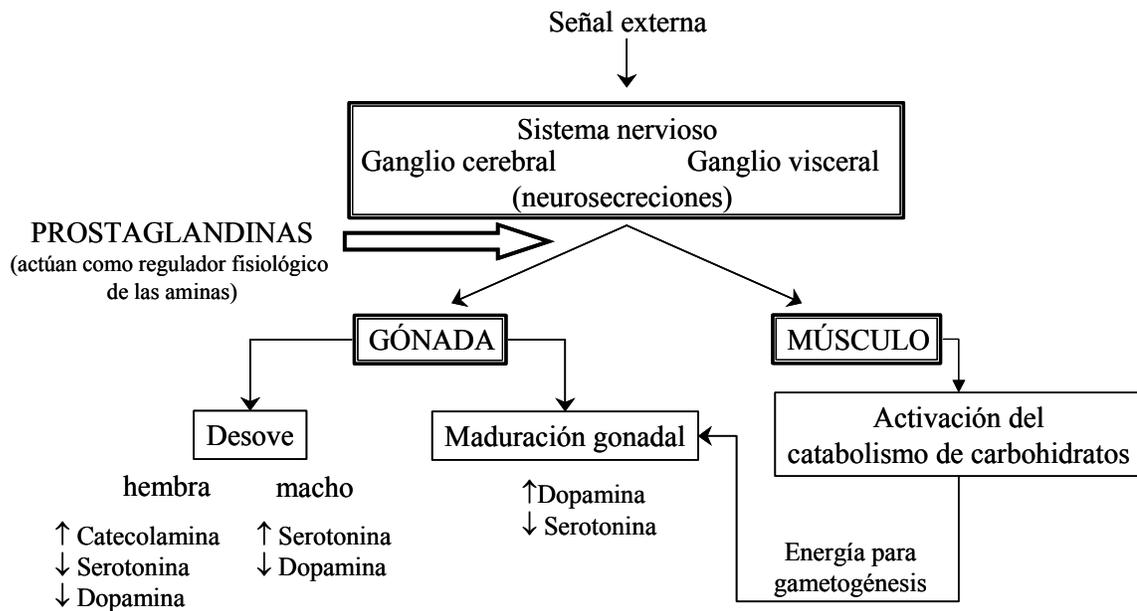


Figura 7. Esquema general de la regulación endógena de los procesos involucrados en la reproducción de moluscos bivalvos.

No es clara la presencia de órganos endocrinos diferenciados en moluscos (Román et al. 2001a), pero se sabe que la regulación central de la función reproductiva de los moluscos esta regulada por el sistema neuroendocrino (ganglios cerebral y visceral) a través de neurosecreciones (Takeda 1989). En este sentido, Lubet (1956) observó que la ablación del ganglio cerebral de los bivalvos acelera el desove, mientras que la eliminación del ganglio visceral lo retarda. Algunas investigaciones han demostrado que el proceso reproductivo está asociado con cambios en los niveles de ciertas neurosecreciones en el tejido nervioso y gonádico (Osada et al. 1987, Matsutani 1990, Martínez et al. 1996). En este sentido, Blake y Sastry (1979) y Matsumoto et al. (1997) encontraron que existe una relación de las diferentes etapas neurosecretoras (en las que intervienen moléculas

esteroideas) con diferentes fases de la gametogénesis. También se ha encontrado que la presencia de hormonas neurosecretoras en gasterópodos inducen la formación de la primera capa de los huevos (Kupfermann 1967, Yahata 1973, Geraerts y Bohlken 1976, Ram et al. 1977, Takeda 1977; citados en Matsutani y Nomura 1987).

Entre estas neurosecreciones se encuentran algunas aminos como la serotonina, la dopamina, noradrenalina y adrenalina, las cuales se sabe son producidas por células nerviosas (Khotimenchenko y Deridovich 1991, Deridovich y Reunova 1993).

Así, numerosos estudios han hecho referencia de los efectos inductivos de estas monoaminas, principalmente la serotonina (Gibbons et al. 1983, Gibbons y Castagna 1984, Braley 1985, Hirai et al. 1988, Vélez et al. 1990, Matsutani y Nomura 1982). Se ha comprobado en algunos pectínidos como *A. irradian* (Gibbons y Castagna 1984) y *P. ziczac* (Vélez et al. 1990) que esta hormona es más efectiva para inducir la liberación del esperma que de los ovocitos y que la sensibilidad de los machos a esta amina es más alta que en las hembras (Matsutani y Nomura 1982, Matsutani 1990). En este sentido, Osada et al. (1987) y Matsutani (1990) mencionan que existen mecanismos diferentes que controlan la liberación de gametos femeninos y masculinos y sugieren que la serotonina llevaría la información para liberar los gametos masculinos y que las catecolaminas estarían involucradas en la liberación de los ovocitos.

Las prostaglandinas (PG), son otro grupo de componentes del que se ha comprobado juegan un papel importante en la regulación de la reproducción de los invertebrados, actuando como modulador de las diferentes aminos (Khotimenchenko y Deridovich 1991, Deridovich y Reunova 1993). Estas han sido detectadas en invertebrados marinos, incluyendo a los bivalvos (Nomura y Ogata 1976, Freas y Grollman 1980,

Saintsing et al. 1983, Deridovich y Reunova 1993) y las variaciones en los niveles de estos eucosanoides han sido descritas en relación con los ciclos reproductivos de especies como *Crassostrea gigas* (Ono et al. 1982), *Patinopecten yessoensis* (Osada y Nomura 1990) y *A. purpuratus* (Martínez et al. 1996, 1999, 2000), así como en la inducción del desove de algunos abulones como *Haliotis rufescens* (Morse et al. 1977).

Aunque los mecanismos específicos de esta hormona no son claros, su efecto en la inducción del desove se ha comprobado en estudios de laboratorio. Así, Morse et al. (1977) indujeron el desove en *H. discus hannai* adicionando peróxido de hidrógeno (el cual es un activador de la síntesis de prostaglandina). Uki y Kikuchi (1974) mencionan que esto es consecuencia de la activación por parte del peróxido de la endoperoxisintetasa, una enzima involucrada en la síntesis de prostaglandina. En este experimento este efecto fue bloqueado con aspirina la cual se sabe es un inhibidor de la síntesis de prostaglandina. Por otro lado, Matsutani y Nomura (1986) indujeron la liberación de los ovocitos de *P. yessoensis* con inyección de serotonina (5-HT), el cual fue bloqueado también con aspirina, pero estimulado nuevamente adicionando PGE₂ (prostaglandina progresiva). En este sentido, Matsutani y Nomura (1987) encontraron que la serotonina induce el desove de *P. yessoensis* vía receptores específicos de 5-HT en el ovario, y los efectos de esta, pueden estar regulados por PGE₂ y por PGF_{2α} 9 (prostaglandina supresiva).

4. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES

Los ciclos de almacenamiento y utilización de energía están fuertemente ligados a los ciclos reproductivos de los bivalvos y a la disponibilidad de alimento (Sastry 1979,

Gabbott 1983). La gametogénesis es un proceso que demanda energía y ésta puede ser obtenida directamente del alimento (seston) o de órganos de almacenamiento como la glándula digestiva (donde se almacenan principalmente lípidos), del manto y del músculo aductor (donde se almacenan principalmente carbohidratos en forma de glucógeno y proteínas) (Ansell 1974, Gabbott 1975, Barber y Blake 1983). El uso de la energía requerida para la gametogénesis difiere entre las especies. En este sentido y de acuerdo a la clasificación de Bayne (1976), un grupo llamado “especies oportunistas” usa la energía del seston recientemente ingerido para la gametogénesis. Otro grupo, “las especies conservativas”, usan la energía almacenada previamente en varios órganos para satisfacer el costo de la gametogénesis durante la época reproductiva. Sin embargo, algunas especies pueden presentar ambos tipos de estrategias dependiendo del hábitat particular, tal como ha sido demostrado para *Argopecten irradians* (Barber y Blake 1981), *Placopecten magellanicus* (Robinson et al. 1981, Thompson y MacDonald 1990), *A. ventricosus* (Luna-González et al. 2000), *Pecten maximus* (Pazos et al. 1997, Saout et al. 1999) y *N. nodosus* (Lodeiros et al. 2001).

4.1 Almacenamiento de sustratos metabólicos en la gónada

Los lípidos son la principal fuente de reserva de las larvas en los bivalvos, aquéllos se acumulan en los ovocitos durante la gametogénesis (Holland 1978). También se ha reportado que en algunas especies de pectínidos, se presenta un incremento de la concentración de proteínas en la gónada (*A. irradians*, Barber y Blake 1981, Epp et al. 1988; *A. purpuratus*, Martínez et al. 2000; *P. maximus*, Saout et al. 1999; *A. ventricosus*, Palacios et al. 2004) y carbohidratos (*A. purpuratus*, Martínez et al. 1992; *A. ventricosus*,

Racotta et al. 1998, Ruíz-Verdugo et al. 2001; *P. maximus*, Saout et al. 1999; y *N. subnodosus*, Racotta et al. 2003). Asimismo, Gabbott (1975) y Barber y Blake (1985a y b) mencionan que en el caso de la vitelogénesis, los carbohidratos pueden ser usados como precursores de lípidos durante la lipogénesis.

Sin embargo, en otros trabajos no se ha encontrado un incremento de proteínas asociado al proceso de maduración gonádica (*P. magellanicus*, Thompson 1977, Couturier y Newkirk 1991; *P. maximus*, Lubet et al. 1987, Pazos et al. 1996, 1997; *A. ventricosus*, Racotta et al. 1998, Ruíz-Verdugo et al. 2001; *A. purpuratus*, Martínez et al. 1992; *N. nodosus*, Lodeiros et al. 2001; y *N. subnodosus*, Racotta et al. 2003) ni de carbohidratos (*A. irradians*, Barber y Blake 1981; *P. maximus*, Pazos et al. 1996, 1997; *A. purpuratus*, Martínez 1991, Martínez et al. 2000; *P. magellanicus*, Couturier y Newkirk 1991; *A. ventricosus*, Palacios et al. 2004 y *N. nodosus*, Lodeiros et al. 2001).

4.2 Movilización de reservas desde tejidos de almacenamiento

La movilización de reservas a partir del músculo ha sido evidenciada en varias especies por la disminución del índice muscular (Barber y Blake 1981, 1983, Villalejo-Fuerte y Ceballos-Vázquez 1996, Barrios-Ruíz 1997). También se ha observado disminución en los niveles de carbohidratos (Barber y Blake 1981, Martínez 1991, Pazos et al. 1997, Martínez y Mettifogo 1998, Strohmeier 1999, Brokordt et al. 2000, Martínez et al. 2000) o de proteínas (Epp et al. 1988, Couturier y Newkirk 1991, Pazos et al. 1997, Boadas et al. 1997, Strohmeier 1999, Brokordt et al. 2000) en músculo durante el proceso de gametogénesis. En el género *Nodipecten*, algunos trabajos reportan una movilización de reservas musculares durante la época reproductiva, tal como se ha demostrado por una

disminución de carbohidratos pero no de proteínas en músculo (Lodeiros et al. 2001). En contraste, Barrios-Ruíz et al. (2003) observaron un incremento concomitante de los índices muscular y gonádico. Racotta et al. (2003) obtuvieron una disminución del índice muscular paralelo a la primera madurez de la especie, aunque en la madurez obtenida durante el año siguiente en ejemplares de más de un año de edad, el índice muscular y los niveles de proteínas y carbohidratos aumentaron a lo largo del proceso gametogénico.

La glándula digestiva también juega un papel como almacén de reservas energéticas, principalmente de lípidos, aunque se considera que su importancia es a plazo más corto (Barber y Blake 1983, Vassallo 1973, Barber y Blake 1981, Pazos et al. 1997). Adicionalmente, una movilización de otros componentes también ha sido sugerida por la disminución del índice de la glándula digestiva (Sastry 1968) y experimentalmente por la pérdida de ^{14}C a partir de lípidos, carbohidratos y proteínas (Barber y Blake 1985b). Sin embargo, en otros estudios la glándula digestiva no parece tener un papel importante (Saout et al. 1999); ya sea porque el alimento es suficiente y es directamente canalizado hacia la gónada sin que ocurran variaciones en el contenido de los lípidos o proteínas en la glándula digestiva, o bien porque la lipogénesis a partir de carbohidratos, y eventualmente a partir de proteínas del músculo, satisface las necesidades de la vitelogénesis. En este sentido, Pazos et al. (1997) calcularon que la participación energética de las reservas musculares, sumando la contribución de proteínas y carbohidratos, fue el doble que la de los lípidos de la glándula digestiva.

Para el caso del género *Nodipecten*, se ha reportado una disminución de proteínas pero no necesariamente de lípidos en glándula digestiva (Lodeiros et al. 2001), o bien un incremento de lípidos y acilglicéridos en glándula digestiva concomitante a la madurez

gonádica en una localidad caracterizada como rica en nutrientes, que es Bahía Magdalena (Racotta et al. 2003). De manera similar, Lodeiros et al. (2001) observaron una disminución de lípidos en glándula digestiva sólo a una profundidad de 21 m, en contraste con los individuos cultivados a 8 m, en los cuales no se presentó esta disminución, lo cual concuerda con una menor disponibilidad de alimento a 21 que a 8 m de profundidad.

Aunque ha sido poco analizado, se ha sugerido que el manto también juega un papel importante en el almacenamiento y movilización de sustratos energéticos en pectínidos (Martínez 1991, Couturier y Newkirk 1991) y de manera más particular en el género *Nodipecten* (Lodeiros et al. 2001, Racotta et al. 2003). Aunque en *A. purpuratus* la movilización de reservas del manto se asoció principalmente con el crecimiento (Martínez 1991), los resultados obtenidos en el género *Nodipecten* indican cierto papel de las reservas de este tejido para sostener la gametogénesis, en particular una disminución de los carbohidratos, hacia la etapa final de madurez gonádica (Lodeiros et al. 2001).

La composición de esteroides de los moluscos varía de clase a clase (Idler y Wiseman 1972). Se sabe que los esteroides son esenciales para las diversas funciones fisiológicas de estos organismos (Soudant et al. 1998). El colesterol regula las funciones de la membrana endureciendo las membranas, reduciendo su fluidez y su permeabilidad, por otro lado también actúa como precursor para un rango de moléculas con diversas actividades metabólicas: colecalciferol (vitamina D), el cual es metabolizado posteriormente a derivados hidroxilados que regulan el metabolismo del calcio y otros aspectos de la función celular; ácidos biliares, los cuales están involucrados en la absorción de lípidos y, diversas hormonas (esteroidales, esteroides, prostaglandinas, leucotrienos, calciferoles, etc.) (Ackman y Kean-Howie 1995). Sin embargo, los bivalvos presentan

escasa o ausente habilidad para sintetizar *de novo* o bioconvertir esteroides (Teshima 1982, Napolitano et al. 1993, Kanazawa 2001).

Aunque aún existe controversia en relación a la cantidad y calidad de esteroides que provienen del aporte alimentario, la asimilación, la biotransformación y la síntesis *de novo* de esteroides en los bivalvos (Soudant 1995), se sabe que ciertas especies pueden incorporar los precursores de colesterol y poseen la capacidad enzimática para sintetizar este y otros esteroides (Teshima y Kanazawa 1974, Teshima et al. 1979, Teshima 1983). Sin embargo otros autores concluyen lo contrario (Walton y Pennock 1972, Holden y Patterson 1991). Teshima (1983) aporta algunas explicaciones sobre las contradicciones de la síntesis *de novo* y la conversión de esteroides del alimento: a) que la síntesis de esteroides sobre ciertas condiciones son reprimidas, b) que el tipo de síntesis será dependiente del tipo de esteroide del alimento, y c) que la flora intestinal participa en el metabolismo de esteroides. En cualquier caso e incluso si hay síntesis *de novo*, ésta es limitada y la mayor parte de los esteroides provienen del alimento (Soudat 1995). Como consecuencia, los bivalvos tienen que tomar los esteroides directamente de la dieta. Se sabe que las microalgas se caracterizan por sintetizar esteroides específicos (fitoesteroides), por lo que los esteroides particulares constituyen biomarcadores de las microalgas ingeridas (Idler y Wiseman 1972, Marlowe et al. 1984).

Por otro lado, existe considerable evidencia de que las larvas de diferentes organismos tienen una limitada capacidad para biosintetizar *de novo* colesterol (Sargent 1995). Por lo que en muchas larvas, incluyendo las de moluscos, el colesterol proviene del exterior, ya sea de los lípidos del saco vitelino antes de la primera alimentación o del alimento (Ackman y Kean-Howie 1995).

5. ALIMENTACIÓN EN PECTÍNIDOS

Los pectínidos son bivalvos epibentónicos que se caracterizan por poseer grandes branquias adaptadas para la alimentación por filtración (López-Sánchez 2003). Estos organismos, como cualquier bivalvo filtrador, se alimentan filtrando el material particulado (seston) que se encuentra suspendido en la columna de agua (Navarro 2001). Son escasos los trabajos relacionados con aspectos alimenticios en el grupo de los pectínidos en su hábitat natural, pero se considera que el fitoplancton es la principal fuente de nutrición (Shumway et al. 1987, Grand y Cranford 1989, Langdon y Newell 1990, Bricelj y Shumway 1991, MacDonald y Ward 1994). Sin embargo, el seston incluye también partículas inertes, de origen orgánico e inorgánico, que componen el detrito y del que se ha comprobado su contribución en la alimentación de los organismos filtradores (Mikulich y Tsikhon-Lukanina 1981, Langdon y Newell 1990). En otros bivalvos como el ostión *Crassostrea virginica* y el mejillón *Geukensia demissa*, se ha reportado que son capaces de alimentarse también de bacterias y de celulosa provenientes de macroalgas (Shumway et al. 1987, Langdon y Newell 1990).

El tamaño de las partículas es un aspecto importante en la alimentación de los bivalvos. Así, se sabe que algunos pectínidos como *Pecten opercularis*, *P. septemradiata* (Mohlenberg y Riisgard 1978), *Chlamys opercularis* y *C. islandica* (Vahl 1973) y *Argopecten irradians concentricus* (Riisgard 1988) son capaces de retener partículas pequeñas (5-7 μm), aunque se ha reportado que la eficiencia de retención de estas partículas es menor en comparación con otros grupos de bivalvos, debido a que en los pectínidos el cirro latero-frontal está poco desarrollado (Jørgensen 1990). Por otro lado, también se ha comprobado que otros pectínidos son capaces de ingerir partículas relativamente grandes

(entre 10 μm y 350 μm) (Shumway et al. 1987) dado que no poseen mecanismos de separación de tamaño de partículas en las branquias (Benninger et al. 1988).

Otro aspecto importante de los organismos que se alimentan por filtración, es su capacidad de llevar a cabo el proceso de ingestión de alimento. LaBarbera (1984) clasifica a los organismos en dos grupos principales: a) filtradores pasivos, en donde el individuo es totalmente dependiente del flujo ambiental externo para capturar el seston; y b) filtradores activos, como los moluscos bivalvos, quienes tienen la capacidad de crear los flujos de agua por medio de cilios o bombas musculares. Dentro de este último grupo pueden existir animales que se alimentan de manera continua o animales que tienen periodos de alimentación bien definidos. Se sabe que esta situación varía con la especie y con la localidad, en correspondencia con las condiciones ambientales. Por ejemplo, Mathers (1976) indica que la actividad alimenticia de *P. maximus* es cíclica y que está en concordancia con los cambios de marea. Morton (1971) demostró que *Crassostrea virginica* no se alimenta después de la medianoche. En estudios de laboratorio se ha encontrado que la actividad alimenticia de *N. subnodosus* es continua (López-Sánchez 2003), al igual que en *Mytilus edulis* (Riisgard y Moehlenberg 1979) y *Argopecten irradians* (Shumway 1991).

Existen varios mecanismos que intervienen en la alimentación de los organismos filtradores, los cuales son definidos por Bayne et al. (1985) como: a) tasa de aclaramiento, que es el volumen de agua “limpiado” de partículas por unidad tiempo; b) tasa de ventilación, que es el volumen de agua que pasa a través de las branquias en relación con el tiempo, y es igual a la tasa de aclaramiento cuando se da un 100% de eficiencia de retención de partículas, lo que depende en gran medida del tamaño de las partículas; c) tasa

de filtración, que es la cantidad de material particulado filtrado (extraído del volumen de agua) por unidad de tiempo, y que puede ser definida como la tasa de aclaramiento entre la concentración de partículas y; d) tasa de ingestión, que es la cantidad de alimento ingerido por unidad de tiempo. Se ha identificado que estos mecanismos son afectados por distintos factores tanto internos, como la edad, el estado fisiológico y la talla del organismo entre otros, como por factores externos, principalmente la temperatura del agua, la salinidad, el tipo y la cantidad de alimento (Bayne et al. 1985).

De manera general, las tasas de filtración e ingestión en moluscos mantienen una relación directa con la concentración de partículas, mientras que las de aclaramiento y bombeo decrecen (López-Sánchez 2003). MacDonald y Ward (1994) encontraron que en *Placopecten magellanicus* la tasa de aclaramiento se correlaciona positivamente con la cantidad de clorofila *a* que contienen las partículas, mientras que la tasa de ingestión se incrementa con el aumento de la concentración de la materia particulada suspendida. Esto quiere decir que esta especie de pectínido es capaz de seleccionar partículas de alta calidad tales como las de alta concentración en clorofila *a* y mejorar significativamente la calidad del material ingerido. Ulrik (1991) reportó que un medio saturado de alimento provoca en *Mytilus edulis* una reducción en la tasa de filtración y consecuentemente una reducción en el metabolismo. Otros estudios encuentran que la tasa de filtración en mejillones es directamente proporcional al marco de actividad (Bayne et al. 1973) y a la tasa metabólica (Widdows 1973, Bayne 1976). Asimismo, Garton (1984) reporta que para *Mulinia lateralis* existe una correlación entre la tasa de aclaramiento y el costo metabólico de rutina.

Por otro lado, en moluscos bivalvos se ha comprobado que la concentración del seston y su calidad pueden tener una influencia sobre la tasa de filtración (Wildish et al.

1992). En este sentido, algunos investigadores, como Newell (1999), han encontrado que los organismos filtradores reducen significativamente su tasa de bombeo ante concentraciones bajas de alimento. Asimismo, Foster-Smith (1976) menciona que cuando se incrementa la carga de seston total, los bivalvos son capaces de controlar la cantidad de material ingerido por tres vías: reduciendo el tiempo de bombeo, reduciendo la tasa de aclaramiento e incrementando la cantidad de material expulsado como pseudoheces. Se ha comprobado que los pectínidos regulan la ingestión de partículas reduciendo la tasa de aclaramiento (Bricelj y Shumway 1991).

En estudios de laboratorio con ejemplares de almeja mano de león, *N. subnodosus*, de 4 mm, alimentadas con concentraciones celulares altas, Cerón-Ortíz (2000) observó una gran cantidad de microalgas no filtradas después de 24 h. En otro estudio con esta misma especie, López-Sánchez (2003) reportó que la tasa de filtración fue dependiente de la concentración de partículas (entre 1.7×10^4 y 2.0×10^5 cél/mL) aunque en concentraciones mayores fue independiente. Este mismo autor encontró que la tasa de aclaramiento es inversamente proporcional a la concentración de partículas y que la eficiencia de retención fue de 80-90 % a bajas concentraciones de partículas mientras que a concentraciones más altas disminuyó a 35% y 51 %.

6. ESTUDIOS DE LABORATORIO Y CULTIVO

Actualmente ha surgido un gran interés para determinar la factibilidad del cultivo de pectínidos en el Pacífico mexicano. Una de las especies hacia la cual está centrado el interés de producción mediante cultivo es la almeja mano de león, *N. subnodosus*. Esta especie es considerada de gran potencial para acuicultura en el Pacífico mexicano debido a

su rápido crecimiento (Villalejo-Fuerte et al. 2004) (entre 5.4 y 9.2 cm en su primer año dependiendo de la localidad) (García-Domínguez et al. 1992, Barrios-Ruíz 1997, Racotta et al. 2003, Villalejo-Fuerte et al. 2004), al sabor y tamaño de su callo y a la importancia que tiene dentro del mercado nacional e internacional. Algunas instituciones están realizando esfuerzos para conocer el ciclo de vida y están desarrollando alternativas tecnológicas para su cultivo (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996, Barrios-Ruíz et al. 2003, Racotta et al. 2003).

Los estudios que se han realizado sobre el ciclo de vida de esta especie indican que este es comparable al de otros pectínidos. Morales-Hernández y Cáceres-Martínez (1996) y Robles-Mungaray (2001) mencionan que después de que los gametos son liberados al medio se lleva a cabo la fecundación; después de una hora se pueden ver las primeras divisiones celulares, y aproximadamente en 9 o 10 horas se alcanza el estadio de larva trocófora; 12 horas más tarde se encuentran larvas en estadio veliger temprano o de charnela abierta. La larva se desarrolla durante 22 días aproximadamente a temperaturas de entre 23 °C y 25 °C, enseguida de los cuales se puede constatar que las larvas tienen mancha ocular y un pie funcional. A partir de este momento, las larvas pediveliger se fijan a substratos filamentosos para iniciar su metamorfosis y dar comienzo a su vida de juveniles. La fijación de la larva en cámaras de flujo descendente, utilizando láminas de fibra de vidrio como substrato se prolonga durante dos semanas y se obtiene una sobrevivencia del 32% (García-Pámanes et al. 1994).

Por otro lado, se ha reportado que los juveniles requieren de aproximadamente dos meses para alcanzar un tamaño de 10 mm, manteniéndose a una temperatura de 23 °C con

raciones entre 125×10^3 y 250×10^3 cel/mL del CLON T (*Isochrysis galbana*), en cámaras de flujo descendente (García-Pámanes et al. 1994, Robles-Mungaray com. pers. CIBNOR, La Paz, México).

Se ha probado también que la captación de semillas se puede llevar a cabo por medio de colectores de bolsas cebolleras rellenas de material filamentoso (monofilamento de redes agalleras). Investigaciones realizadas en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., sobre fijación de juveniles en colectores artificiales, indican que el periodo de fijación se extiende en promedio dos meses entre los meses de septiembre y noviembre; el número promedio de juveniles por colector (6-71) varía con la profundidad (García-Domínguez et al. 1992).

En la etapa de precría se ha encontrado que la densidad afecta directamente el crecimiento, por lo cual debe mantenerse entre 0.3 y 1 ind/cm². En el campo se han probado redes perleras, corrales, canastas y costales ostrícolas, en dos localidades, para estudiar el crecimiento y supervivencia durante la precría. El crecimiento de *N. subnodosus* ha sido evaluado en diferentes localidades a lo largo de las costas de Baja California y los resultados han sido contrastantes dependiendo del arte de cultivo y la localidad. En este sentido se ha observado que el crecimiento que alcanza después de un año es similar en localidades a lo largo del Golfo de California: Bahía Juncalito, 57 mm/año (Villalejo-Fuerte et al. 2004) y Bahía de La Paz, 54 mm/año (Barrios-Ruíz et al. 2003). Mientras que en localidades a lo largo de las costas del Pacífico el crecimiento por año es mayor: laguna Ojo de Liebre, 76 mm/año (García-Domínguez et al. 1992) y Bahía Magdalena, 92 mm/año (Racotta et al. 2003). En el estero de Rancho Bueno, B.C.S. la almeja mano de león presentó una tasa de crecimiento mayor que otros pectínidos explotados en el estado (*Argopecten ventricosus* y *Pecten vogdesi*) (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez 1996).

En cuanto a la supervivencia en sistemas de cultivo se ha reportado que ésta varía entre 90% y 92% (García-Pámanes et al. 1994, Villalejo-Fuerte et al. 2004, Pérez-De León et al. 2005).

Otros estudios han enfocado sus esfuerzos a determinar el efecto de la ración alimenticia y la densidad de cultivo sobre el desarrollo larval (Ortíz-Cuel et al. 1997), fijación de larvas en cámaras de flujo descendente y eficiencia comparativa de substratos artificiales (González-Ramos et al. 1997), efecto del flujo y la concentración de alimento sobre el crecimiento, peso y tasa de filtración (Parés 1996), evaluación de mezclas de microalgas sobre el crecimiento (Cerón-Ortíz 2000), efecto de la velocidad de flujo y concentración de alimento sobre el crecimiento (García et al. 2000), crecimiento y gametogénesis en cultivos de fondo (Racotta et al. 2003), susceptibilidad a enfermedades bacterianas (Luna-González et al. 2002), actividad de la fenol-oxidasa en larvas, juveniles y adultos (Luna-González et al. 2003).

III. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Analizar las características ecofisiológicas que regulan la reproducción de *Nodipecten subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S, México, con el fin de entender su estrategia reproductiva.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Establecer las características y estacionalidad del proceso reproductivo de *N. subnodosus*.
2. Establecer el ciclo de almacenamiento y utilización de energía con relación al proceso reproductivo de *N. subnodosus*.
3. Evaluar la cantidad y calidad del alimento disponible, y la influencia de la temperatura y la salinidad en relación al ciclo reproductivo de *N. subnodosus*.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

1. ÁREA DE ESTUDIO

La laguna Ojo de Liebre forma parte del complejo lagunar que lleva su nombre, junto a las lagunas Manuela y Guerrero Negro, las cuales se localizan dentro de la Bahía Sebastián Vizcaíno en la parte media Occidental de la Península de Baja California (Fig. 8).

La laguna Ojo de Liebre se ubica entre 27° 55' y 27° 35' N y 114° 20' y 113° 50' O (Sánchez 1991) y cuenta con una superficie de 366 km². Se caracteriza por un sistema complejo de canales ramificados con profundidades mayores de 3 m, y cuya área es de 171 km². Estas zonas de canales están separadas por grandes áreas de “bajos” donde abunda el pasto marino (Reinecke-Reyes 1996). La mayoría del sedimento es fino a muy fino, con arena media en los canales; los limos y arcillas se presentan en el interior de la laguna (Phleger y Ewing 1962). La temperatura varía entre 16 °C y 24 °C, y la salinidad se presenta generalmente con gradientes hipersalinos (Lankford 1977), con valores en la parte interna de la laguna de hasta 47 ups (Contreras 1985). Las corrientes predominantes no sobrepasan los 4 km/h, pero pueden ser muy turbulentas; la altura de mareas está entre 1.2 y 2.7 m. Las profundidades máximas de la laguna son de casi 25 m. La laguna es de tipo I-C: con barreras arenosas, sin desembocaduras de ríos o poco frecuentes, forma y batimetría variable, modificada por procesos costeros; energía generada principalmente por corrientes de marea en sus canales y boca, y reducida en los bajos y bancos de arena (Lankford 1977).

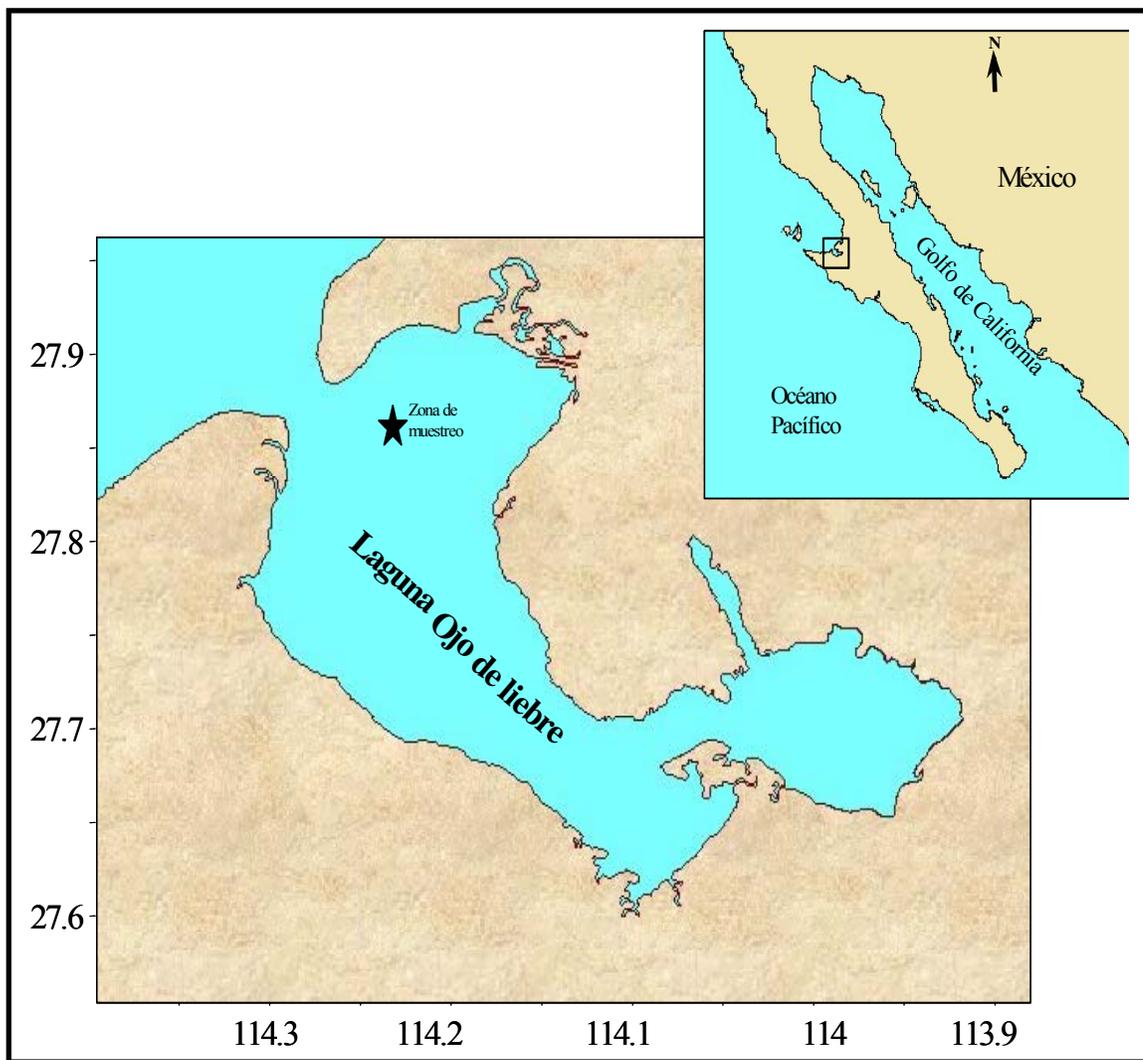


Figura 8. Localización del área de estudio.

2. MUESTREO

2.1 Organismos

Los muestreos fueron hechos en el banco de almejas mano de león denominado “el Borbollón” (27° 51’ 50” N, 114° 14’ 21” O), el cual es uno de los que presentan mayor abundancia y los organismos de mayor talla en la laguna (com. pers. Pescadores de la región). De esta población silvestre y durante un periodo de 25 meses (diciembre 2000 a diciembre 2002) se recolectaron al azar un promedio de 30 especímenes de *N. subnodosus* por mes mediante buceo semiautónomo, a una profundidad de entre cuatro y diez metros. Durante el primer año, 10 almejas (13-15 cm de longitud) fueron transportadas vivas en un ambiente frío y húmedo para bajar su metabolismo; estas almejas se usaron para los análisis bioquímicos (ciclo de almacenamiento y utilización de nutrientes). El resto de las almejas se fijaron completas en formol neutro al 10% preparado con agua de mar, durante un mínimo de 48 horas.

En el laboratorio se registraron los pesos total y sin concha, así como la longitud y la altura de cada almeja con una exactitud de 0.1 mm, usando un vernier. Las almejas fueron disecadas para obtener la gónada (sin el estilete cristalino y sin contenido de alimento), la glándula digestiva, el manto y el músculo aductor y se registraron sus pesos individuales. Los tejidos de las almejas disecadas en fresco fueron almacenados a -80°C para análisis bioquímicos posteriores. Antes de congelar la gónada se obtuvo una sección transversal de aproximadamente 0.5 cm, cortada en su parte media, que incluyera tejido ovárico y testicular y fue fijada con formol al 10% para posteriores análisis histológicos.

2.2 Agua

Durante el periodo de estudio se tomaron muestras de agua quincenalmente con una botella tipo "Van Dorn" de operación manual, esto se hizo durante la marea alta. Esto se hizo en la columna de agua sobre el banco de almejas. En cada ocasión se tomaron muestras de 12 litros de agua, a 6.5 m de profundidad, a aproximadamente 15 cm del fondo donde viven las almejas, cuidando de no levantar el sedimento. El agua se filtró a través de una malla de Nitex de 200 μm para eliminar el zooplancton y partículas grandes antes del análisis (Park et al. 2001).

Una vez en el laboratorio, en condiciones de oscuridad se filtró un volumen conocido de agua a través de filtros Whatman GF/F de 4.7 cm de diámetro (precombustionados a 475 °C por 1.5 horas). Esto se hizo en 1 L de agua por triplicado para las determinaciones de lípidos, proteínas, carbohidratos y clorofila *a*, y en 1.5 L para la determinación de seston.

Todos los filtros se lavaron con agua destilada para eliminar sales residuales y se almacenaron a -20 °C para su posterior análisis.

2.3 Factores ambientales

Utilizando un verificador de calidad de agua U-10 marca Horiba, se registraron los valores de temperatura y salinidad del agua a 6.5 m de profundidad, a aproximadamente 15 cm del fondo donde viven las almejas.

3. ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

El proceso reproductivo se caracterizó de manera cualitativa mediante un análisis histológico, y de manera cuantitativa mediante la variación temporal del índice gonádico y del diámetro medio de los ovocitos. Adicionalmente, se estableció la talla de primera madurez de *N. subnodosus*. Para establecer el ciclo reproductivo y la variación del índice gonadosomático y el diámetro de los ovocitos, se consideraron sólo almejas adultas (71-181 mm de longitud). Sin embargo, para el cálculo de la talla de primera madurez se consideraron almejas de todas las tallas posibles.

3.1 Análisis histológico

A las muestras de gónada se les aplicó la técnica histológica convencional (Humason 1979), que consiste en deshidratar el tejido sumergiéndolo en una serie de alcoholes de concentración creciente, aclararlo en Hemo De[®] e incluirlo en Paraplast Xtra[®]. Se realizaron cortes de 7 µm, los cuales fueron rehidratados en una serie de alcoholes de concentración decreciente y se tiñeron con hematoxilina utilizando eosina como contraste.

Para analizar el proceso reproductivo los cortes histológicos fueron examinados microscópicamente y se les asignó una fase de desarrollo tomando como base inicial la escala propuesta por Reinecke-Reyes (1996) para la misma especie, la cual incluye las fases de indiferenciación, desarrollo, madurez, desove y posdesove. La descripción de cada fase de desarrollo se complementó con observaciones propias y como resultado de ello se consideraron fases adicionales.

Finalmente, para establecer la estacionalidad como una herramienta para la descripción del ciclo reproductivo de la mano de león, se calcularon y graficaron las frecuencias mensuales de todas las fases de desarrollo gonádico.

3.2 Índice gonadosomático

La condición reproductiva de las almejas se analizó posteriormente mediante el cálculo del índice gonadosomático (IGS), establecido como la razón del peso húmedo de la gónada al peso húmedo de las partes blandas (Sastry 1970):

$$\text{IGS} = \frac{\text{Peso húmedo de la gónada (g)}}{\text{Peso húmedo de las partes blandas (g)}} * 100$$

A pesar de que calcular el índice gonadosomático restando el peso de la gónada a las partes blandas es más correcto, en este trabajo se utilizó el propuesto por Sastry (1970) por que la mayoría de los trabajos sobre este tópico lo utilizan, y esto permite un análisis comparativo.

En la interpretación de los resultados, se consideró que los valores promedio altos indican madurez gonádica y que una disminución de los valores promedio es indicadora de desove (Akaboshi e Illanes 1983). Adicionalmente, estos valores se contrastaron con los resultados histológicos para determinar si el índice gonadosomático es un buen indicador de la época de reproducción de la especie.

3.3 Diámetro promedio de los ovocitos

Los diámetros de los ovocitos se midieron usando el programa SCAN PRO (Versión 5.0, Systat Software, Inc., Richmon, C.A., Estados Unidos), a partir de imágenes digitalizadas de los cortes histológicos. Se midieron sólo ovocitos seccionados a través del núcleo y en los que se pudieran ver claramente los nucleolos. El perímetro de estos ovocitos se trazó individualmente y el programa midió automáticamente las longitudes de los ejes mayor y menor. Se calculó el promedio de ambas dimensiones y éste se consideró como el diámetro estimado del ovocito; posteriormente se calculó un promedio mensual.

Se midieron por lo menos 100 ovocitos por almeja y, de acuerdo al criterio de Grant y Tyler (1983), las almejas en posdesove no fueron consideradas ya que presentan pocos ovocitos y extensa fagocitosis.

3.4 Talla de primera madurez

Para establecer la talla de primera madurez se calcularon las frecuencias relativas acumuladas por intervalo de longitud (5 mm) de todas las almejas maduras, excluyendo las indiferenciadas. El límite inferior del intervalo de longitud en el que se alcanzó el 50 % de almejas maduras fue el que se consideró como la longitud de primera madurez (la longitud a la cual la almeja mano de león alcanza la madurez por primera vez) en la población (Somerton 1980).

4. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES

La evaluación del metabolismo energético de la reproducción se llevó a cabo en dos niveles. El primero mediante el manejo de índices morfofisiológicos, los cuales pueden ser usados como indicadores del proceso de almacenamiento, transferencia y utilización de energía. El segundo mediante el análisis de la composición bioquímica de los diferentes tejidos involucrados (gónada, glándula digestiva, músculo y manto), lo cual arroja resultados más detallados sobre la movilización de nutrientes hacia la gónada.

4.1 Índices morfofisiológicos

Además del IGS, se calcularon los índices de la glándula digestiva (IGD), del manto (IM) y del músculo aductor (IMA) de acuerdo con la siguiente formulación genérica:

$$\text{Índice tisular} = \frac{\text{Peso húmedo del tejido (g)}}{\text{Peso húmedo de las partes blandas (g)}} * 100$$

Para establecer su relación con la reproducción, estos índices se correlacionaron con el índice gonadosomático.

4.2 Análisis bioquímico

Todas las técnicas bioquímicas fueron previamente estandarizadas para cada tejido. 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 de peso seco de cada tejido.

4.2.1 Preparación de las muestras

Glándula digestiva y gónada

Se homogenizaron aproximadamente 0.3 g de tejido en 3 mL de solución salina fría (NaCl 35 ppt) para obtener un extracto crudo que fue usado para todos los análisis bioquímicos. Las porciones de ovario y testículo se trabajaron por separado. Para el análisis de proteína, el extracto fue digerido primero durante 2 h con una dilución 1:10 de 0.1 N NaOH. Para el análisis de carbohidratos, el extracto se diluyó 1:2 con ácido tricloroacético al 20% y se centrifugó a 4,000 rpm a 5 °C por 10 min.

Músculo y manto

Por su consistencia se procesaron de diferente manera y en estos tejidos no se determinaron lípidos debido a que su concentración de lípidos estaba por debajo del nivel de sensibilidad. Para la determinación de proteínas en estos tejidos se digirieron 0.02 g de tejido directamente en 2 mL de NaOH 0.5 N durante 24 h, para la cuantificación directa a partir de este extracto. Para la determinación de carbohidratos se homogenizaron 0.5 g de músculo o 0.9 g de manto directamente en 5 mL de ácido tricloroacético al 10%, las muestras tratadas se centrifugaron a 4,000 rpm a 5 °C durante 10 min para precipitar proteínas y el sobrenadante libre de proteínas fue usado para los análisis bioquímicos correspondientes.

4.2.2 Proteínas

Las determinaciones de las proteínas solubles fueron hechas por el método de Bradford (1976), usando un agente cromógeno comercial (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO,

USA) y suero de albúmina bovina (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) como solución estándar. A 10 μ L de muestra digerida se le adicionó 1 mL de solución reactiva de Bradford y se leyó la absorbancia a 595 nm de longitud de onda.

4.2.3 Carbohidratos

Los carbohidratos totales se determinaron por el método de la antrona (Roe 1955). Se tomaron 100 mL del sobrenadante a los cuales se les adicionó 1 mL de solución de antrona (0.1 % disuelto en ácido sulfúrico concentrado) y se incubó a 86 °C de 2 a 10 minutos, dependiendo de la concentración de carbohidratos en cada tejido y periodo de muestreo. Las reacciones fueron detenidas enfriando a 4 °C en un baño de hielo y se leyó la absorbancia a 620 nm. Los carbohidratos totales fueron cuantificados como unidades de glucosa, usando una curva de calibración de glucosa la cual fue tratada de la misma forma que las muestras, particularmente en los tiempos de incubación.

4.2.4 Lípidos

Los lípidos totales fueron determinados por el método de la sulfofosfovainillina (Barnes y Blackstock 1973) usando un reactivo comercial y solución estándar (Merck™). Se adicionó un volumen de 0.5 mL de ácido sulfúrico concentrado a 50 μ L de extracto crudo de gónadas y glándulas digestivas, se incubaron a 90 °C durante 10 min e inmediatamente se detuvo la reacción en un baño frío a 4 °C. Después, se mezclaron 20 μ L de extracto crudo-ácido con 200 μ L de solución de sulfofosfovainillina en una microplaca, se incubó esta mezcla durante 40 minutos y se leyó la absorbancia a 540 nm con un lector de microplaca (Biorad 550, Tokio, Japón).

Los acilglicéridos fueron determinados con un kit enzimático colorimétrico (GOP-PAP, Merck™). Los extractos crudos de gónada y glándula digestiva se centrifugaron a 4000 rpm, a 5 °C durante 10 min. Después, se mezclaron en una microplaca 20 µL de sobrenadante con 200 µL de la solución cromogénica del kit, se incubaron durante 20 min y se leyó la absorbancia a 490 nm con un lector de microplaca (Biorad 550, Tokio, Japón).

El análisis de esteroides se realizó de manera estacional, tomando como base los principales periodos del ciclo reproductivo establecidos previamente en el apartado de reproducción: agosto (periodo de máxima madurez), noviembre (periodo de desove), febrero (periodo de reposo) y mayo (inicio de actividad reproductiva). Se capturaron cinco ejemplares de *N. subnodosus* capturados y disecados de la misma forma que para los organismos de bioquímica.

Para la determinación de esteroides fue necesario realizar previamente los siguientes procesos de extracción y separación:

Extracción de lípidos: los lípidos totales fueron extraídos por el método de Folch et al. (1957). De cada tejido (porción femenina y masculina, glándula digestiva, músculo y manto) se tomaron muestras de aproximadamente 0.1 g, las cuales fueron colocadas en tubos de vidrio de 8 mL, y se les adicionó 6 mL de solución Folch (mezcla cloroformo-metanol 2:1, v/v) y 10 µL de BHT (butilato hidroxitolueno al 1%) como antioxidante. Estas muestras fueron conservadas en refrigeración a -20 °C para su posterior análisis.

Adicionalmente, para verificar el tipo de esteroides presentes en la materia particulada (seston), en cada periodo (agosto, noviembre, febrero y mayo) se filtraron 32 litros de agua sobre filtros GF/F previamente tratados (ver sección de cantidad y calidad del

alimento en metodología). Los filtros fueron colocados en tubos de vidrio y los lípidos fueron extraídos como se acaba de mencionar para los tejidos.

Separación de lípidos neutros: el extracto con los tejidos y los filtros que contenían la materia particulada, fueron homogenizados manualmente con una varilla de vidrio y vortex. El cloroformo-metanol fue evaporado a sequedad con una centrifuga de vacío (JOUAN) y el extracto lipídico fue recobrado adicionando una mezcla de 500 μ L de cloroformo-metanol (98:2). Los lípidos resuspendidos en esta mezcla fueron pasados por una microcolumna de silicagel (15 mm x 3 mm, secados a 450 °C y activada con 5% de agua), usando 10 mL de cloroformo-metanol (98:2) (Marty et al. 1992, Palacios et al. en prensa), para recuperar la fracción de lípidos neutros en la cual se encuentran los esteroides. A la fracción de lípidos neutros se le agregó 10 μ L de 5- α colestano como estándar interno y se evaporo a sequedad. Los esteroides fueron transesterificados (metilados) con 2 mL de metóxido de sodio y agitados durante 90 min a temperatura ambiente (Eder et al. 1992). Los esteroides fueron extraídos con hexano para su inyección en un cromatógrafo de gases (Soudant et al. 1996). Se uso un cromatógrafo de gases (Hewlett-Packard 6890) equipado con inyector en columna y un detector por ionización de flama (FID). Los esteroides fueron separados en una columna capilar de silica (5% difenil/95% dimetilsiloxano, SUPELCO, 30 m x 0.25 mm x 0.25 μ m) y se uso helio como gas acarreador, con un gradiente termal (Fig 9). Los esteroides fueron identificados comparando su tiempo de retención con estándares (Palacios et al. en preparación). Además, algunas muestras se analizaron en el IFREMER (Brest, Francia) para corroborar la identificación de algunos esteroides menores.

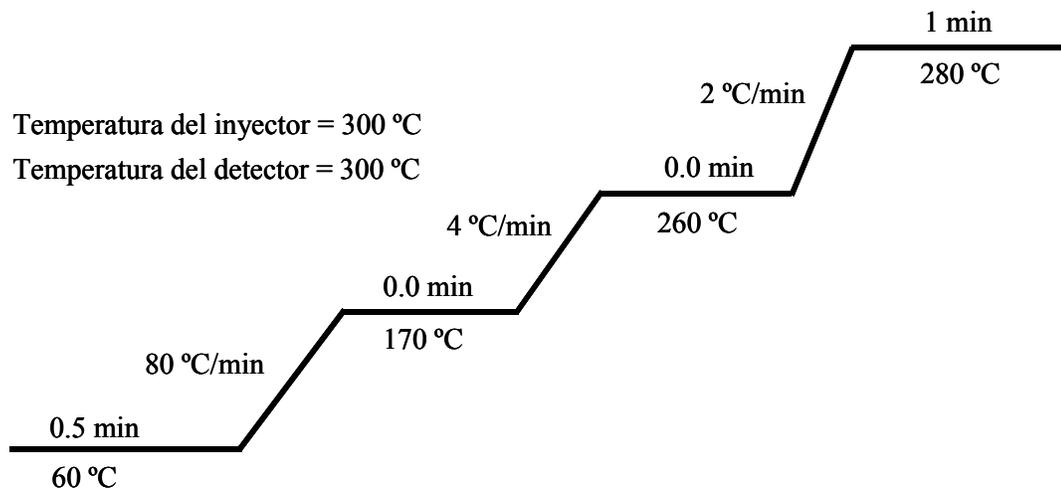


Figura 9. Gradiente de temperaturas usadas para la separación de esteroides en cromatógrafo de gases (proporcionado por E. Palacios).

5. CANTIDAD Y CALIDAD DEL ALIMENTO DISPONIBLE EN EL AGUA

La cantidad y calidad de alimento disponible para los organismos filtradores se determinó mediante los siguientes métodos: la concentración de clorofila *a*, el índice alimenticio y la razón seston inorgánico/seston orgánico.

5.1 Determinación de clorofila *a*

La clorofila-*a* fue extraída con acetona y su concentración se determinó usando el método fluorométrico modificado por Parsons et al. (1984). Esta técnica mide la absorbancia monocromática de los diferentes pigmentos fotosintéticos diluidos en un solvente orgánico (acetona al 90%). La extracción se hizo durante 24 horas, evitando la exposición de los pigmentos a la luz, así como a altas temperaturas. La densidad óptica de los extractos pigmentarios se midió en un espectrofotómetro a 750 nm y 665 nm. La

densidad óptica se transformó a concentración ($\mu\text{g/L}$) utilizando las ecuaciones propuestas por los mismos autores:

$$\text{Clorofila } a = 26.7 [(D.O. 665-750) - (D. O. 665-750) a]v/V$$

Donde: 26.7 = constante.

a = Absorbancia de la muestra acidificada.

v = volumen de acetona al 90%.

V = Volumen de agua filtrada (litros).

5.2 Análisis de Seston

Los filtros que contenían la muestra se lavaron con agua destilada para eliminar las sales. Después los filtros fueron secados a 80 °C durante 24 h y pesados después de ser enfriados en un desecador. El seston total (ST) se determinó como la diferencia entre el peso del filtro (antes del filtrado) y el peso del filtro seco. Posteriormente, los mismos filtros se quemaron en una mufla a 475 °C durante 4 h y se volvieron a pesar. A este peso se le restó el peso del filtro (antes del filtrado) para obtener el peso de las cenizas que corresponde al seston inorgánico (SI). El seston orgánico (SO) se obtuvo restando el peso del seston inorgánico al peso del seston total.

Adicionalmente, se calculó la razón del seston inorgánico y seston orgánico (SI/SO) lo cual da una medida de que tan diluido esta el seston orgánico (alimento).

5.2.1 Análisis bioquímico del seston

Debido a la baja concentración de compuestos bioquímicos, en el seston, fue necesario hacer las determinaciones de carbohidratos y proteínas por métodos diferentes a los utilizados para los tejidos. Sin embargo, los lípidos si se determinaron por el método previamente descrito.

Como preparación para los análisis, los filtros con seston fueron cortados en pedazos y triturados en un homogenizador con 5 mL de agua destilada.

Carbohidratos: los carbohidratos se determinaron por el método de Dubois et al. (1956) modificado por Malara y Charra (1972a). Este método consiste en la formación de furfurales a partir de hexosas en presencia de un ácido mineral fuerte. Estos furfurales y sus derivados se combinan con el fenol para dar un complejo coloreado cuya máxima absorbancia se obtiene a 490 nm. Para la transformación de las mediciones ópticas a valores de masa se utilizó una curva estándar de calibración de glucosa anhidra como estándar.

Proteínas: el método utilizado fue el de Lowry et al. (1951) modificado por Malara y Charra (1972b). El método se basa en la reacción de una solución cúprica con las proteínas en un medio alcalino para formar enlaces cromogénicos en la proteína y la posterior reducción del reactivo de Folin por la proteína tratada con cobre, que produce un complejo de color azul. Las lecturas de densidad óptica se hicieron a 750 nm. Para la curva de calibración se tomó como estándar la albúmina de bovino cristalizada.

5.2.2 Material alimenticio

De acuerdo a Widdows et al. (1979) el material alimenticio ($\mu\text{g/L}$) se calculó como la suma de los componentes bioquímicos mayores del seston total (lípidos, carbohidratos y proteínas). Este se utiliza como una medida para determinar la cantidad y calidad del alimento que está disponible para los organismos filtradores.

5.2.3 Índice alimenticio

El índice alimenticio (IA) expresa la calidad del seston como alimento para los organismos filtradores (Widdows et al. 1979). El IA se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$\text{IA} = \frac{\text{Material alimenticio } (\mu\text{g/L})}{\text{Seston total } (\mu\text{g/L})} * 100$$

6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizaron análisis de varianza de una vía, usando como variable independiente los meses, seguida cuando este era significativa, por una prueba *a posteriori* para comparación de medias (Tukey) de variables biológicas (índices morfofisiológicos, diámetro de los ovocitos y concentraciones de los diferentes compuestos bioquímicos de cada tejido). Adicionalmente, se aplicaron pruebas *t* de Student para establecer si existen diferencias significativas entre los valores del IGS del mismo mes pero de diferente año.

Para establecer la posible relación de las diferentes variables biológicas con el proceso reproductivo se emplearon correlaciones de Pearson entre el IGS y los otros índices morfofisiológicos (IGD, IMA e IM); asimismo se correlacionó el IGS con las diferentes variables bioquímicas. Finalmente, se aplicaron análisis de correlación de rangos de Spearman para establecer la relación entre la actividad reproductiva (IGS) y las variables ambientales, datos de cantidad y calidad del alimento disponible, así como de temperatura y salinidad del agua.

Como los valores de IGS, IGD, IMA e IM son porcentajes, se les aplicó la transformación arcoseno (Zar 1996) para reducir la dependencia de la variancia de las muestras sobre las medias y para normalizar la distribución de los datos. Sin embargo, los datos son reportados como medias con error estándar sin transformar. Para el análisis estadístico se usó el programa STATISTICA para Windows (Version 6.0, Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA). El nivel de significación (α) fue establecido en 0.05.

V. RESULTADOS

1. ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

1.1 Estructura gonádica

La almeja mano de león *N. subnodosus* es un hermafrodita funcional, en el cual tanto los gametos femeninos como los masculinos comienzan a madurar al mismo tiempo, aunque no necesariamente desovan a la vez. La gónada no está embebida en la masa visceral y es posible diferenciar el tejido masculino del femenino a simple vista (Fig. 10). Macroscópicamente, el color de la porción del ovario va desde un crema pálido a un anaranjado oscuro, mientras que la porción testicular va desde un color crema a un color beige, considerando que en ambos casos la variación en la coloración mencionada está en relación con el grado de madurez. La porción del ovario ocupa la mayor proporción de la gónada (~ 60%) y se localiza en la parte anterior de la masa visceral, asociada dorsalmente a la glándula digestiva y unida en su borde medio posterior al músculo. El testículo está localizado en el margen de la gónada desde su origen (en la glándula digestiva) corriendo anteriormente hacia la punta de la gónada.

Microscópicamente, los tejidos, tanto de hembra como de macho, están organizados en folículos separados y localizados en diferentes regiones (Fig. 11). Sin embargo, la separación es incompleta, con pequeñas masas de tejido espermático entre los folículos ováricos o algunos folículos ováricos en la porción espermática de la gónada.

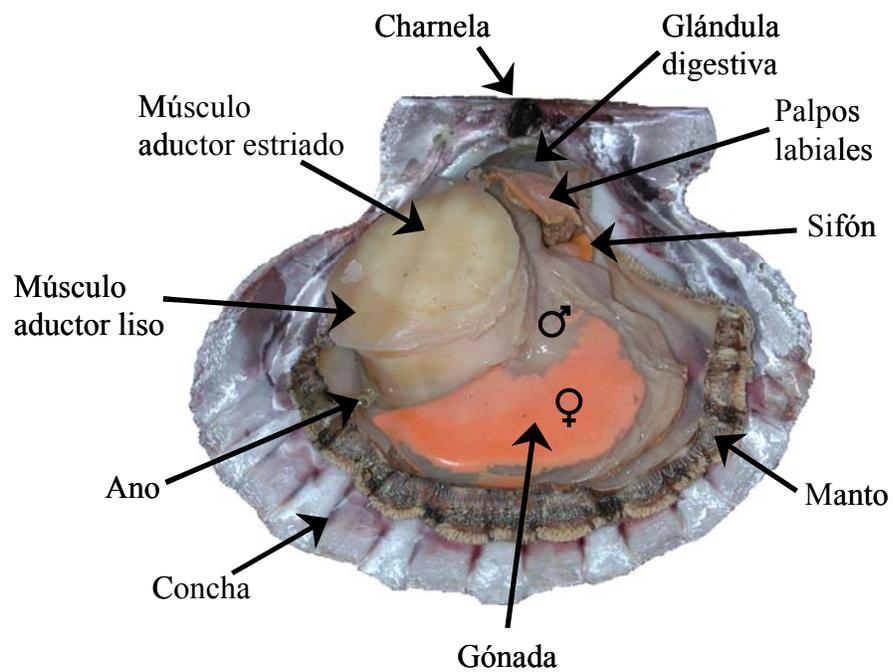


Figura 10. Localización anatómica de la gónada de *Nodipecten subnodosus* mostrando las porciones ovárica (♀) y testicular (♂).



Figura 11. Microfotografía de gónada de *Nodipecten subnodosus* mostrando folículos ováricos (♀) y testiculares (♂).

1.2 Fases de desarrollo gonadal

El desarrollo histológico de las gónadas fue basado en las cuatro fases de desarrollo, propuesto por Reinecke-Reyes (1996), las cuales fueron modificadas en siete fases de desarrollo cuyas características son las siguientes:

Indiferenciado: las almejas presentan poco o nulo material folicular y una total ausencia de gametos. El tejido conectivo es abundante, conteniendo diferentes tipos de granulocitos y fagocitos (Fig. 12a). Externamente la gónada es pequeña y de color crema pálido.

Inicio de desarrollo: esta es una fase de proliferación de gametos caracterizada por la expansión de los folículos, los cuales son de forma irregular conteniendo ovogonias (13-22µm de diámetro) o espermatogonias pegadas a las paredes de los folículos. El tejido interfolicular disminuye en esta fase. Se presenta un lumen central en cada folículo (Fig. 12b). Externamente, la gónada adquiere un color naranja pálido (ovario) y crema (testículo).

Desarrollo avanzado: en ambos sexos se presenta una reducción de gonias y un incremento de gametos maduros. Conforme el desarrollo avanza aumenta el número de ovocitos esféricos vitelogénicos (45 µm diámetro promedio) y espermatozoides. Los espermatoцитos y espermátidas están estrictamente unidos a la pared folicular, la cual se va haciendo más delgada conforme avanza el desarrollo. Algunos gametos maduros aparecen en el lumen central (Fig. 12c). Externamente, las gónadas adquieren más consistencia y, tanto la porción

hembra de color naranja como la porción macho de color crema se oscurecen conforme avanza el proceso de maduración.

Madurez: los folículos están ensanchados y densamente llenos con ovocitos de forma poligonal principalmente. Los ovocitos alcanzan su máximo tamaño (51 μm de diámetro promedio). En el lumen central de los folículos testiculares se localizan densas masas de espermatozoides. En esta fase el tejido conectivo está casi ausente (Fig. 12d). Externamente, la gónada es turgente y la porción del ovario adquiere un color anaranjado oscuro, mientras que la porción del testículo es beige.

Desove parcial: cantidades variables de folículos están parcial o totalmente vacíos, dependiendo del grado de avance del desove (Fig. 12e, f). En algunos casos, se pueden apreciar ovocitos previtelogénicos muy pequeños o espermatozoides embebidos en la pared folicular de los folículos vacíos, lo cual indica que las gónadas están entrando en un proceso de remaduración después del desove principal (Fig. 12g). Externamente el color es similar al de la fase de madurez pero se ha perdido la turgencia.

Posdesove: gónadas con folículos rotos. Algunos ovocitos y espermatozoides comienzan a ser fagocitados. No hay evidencia de actividad gametogénica (Fig. 12h, i). La apariencia externa de la gónada es flácida y de color naranja pálido o crema.

Reabsorción: en esta fase las gónadas tienen las mismas características micro y macroscópicas de la fase de madurez, pero presentan grandes cantidades de ovocitos

vitelogénicos o espermatozoides en proceso de reabsorción (Fig. 12j, k). Se observan numerosos fagocitos (hemocitos macrófagos) entre y dentro de los folículos.

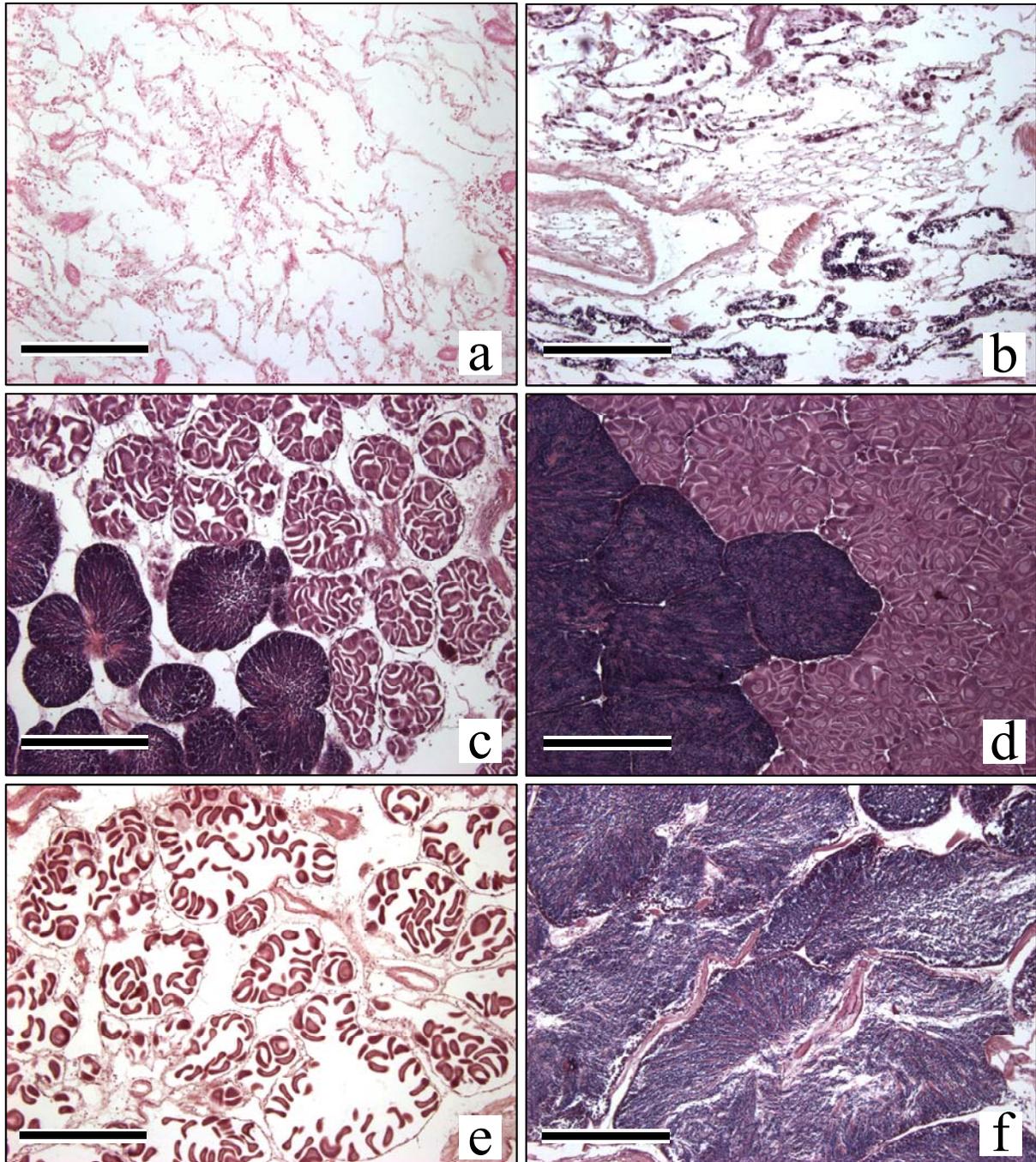


Figura 12. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Nodipecten subnodosus*. a) indiferenciado b) inicio de desarrollo c) desarrollo avanzado, d) madurez, e) desove parcial en porción ovárica, f) desove parcial en porción testicular. Barra de escala = 300 μm .

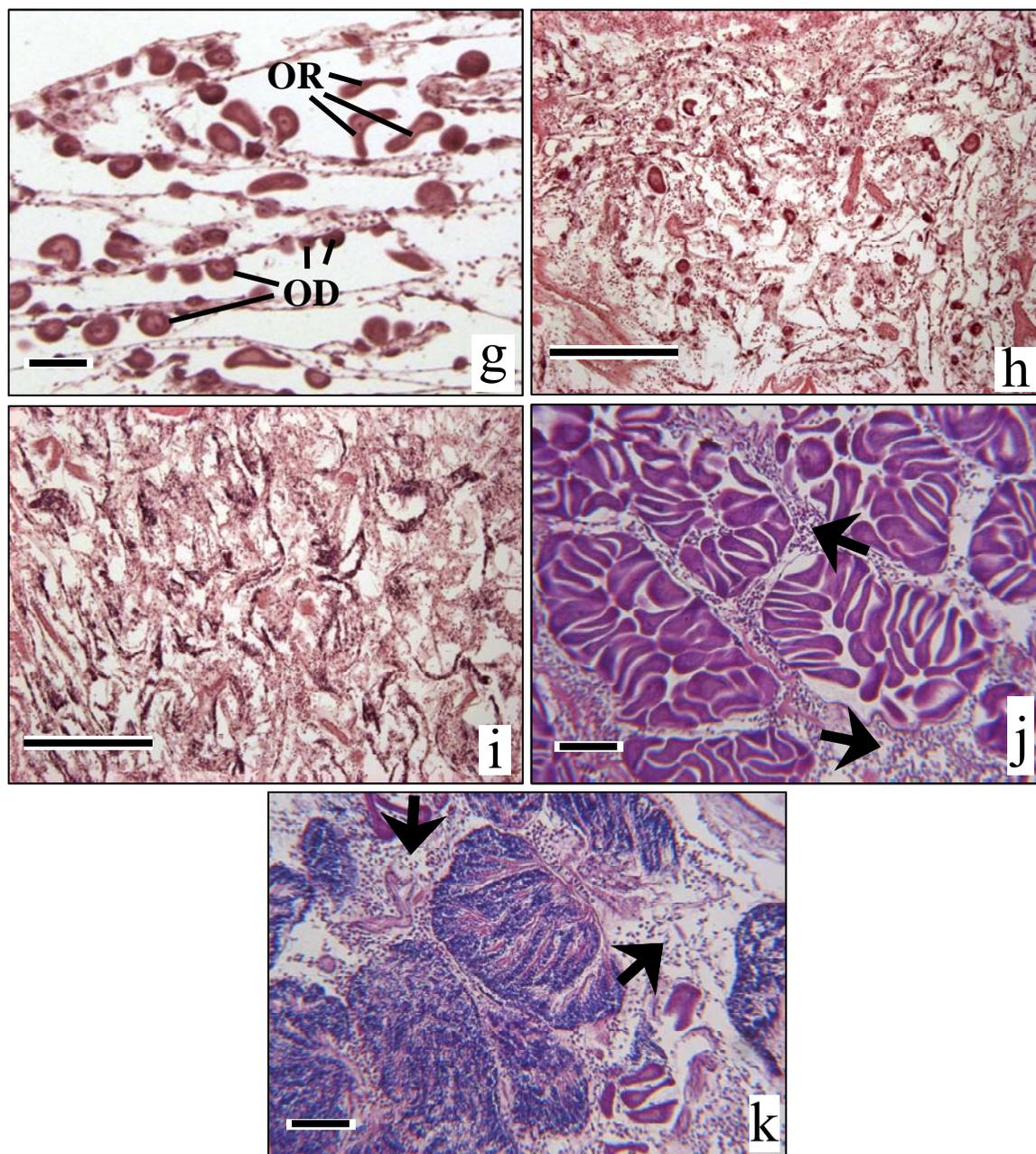


Figura 12 Continuación. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Nodipecten subnodosus*. g) remaduración, h) posdesove en porción ovárica, i) posdesove en porción testicular, j) reabsorción en porción ovárica, k) reabsorción en porción testicular. Barra de escala = 300 μm (h, i) o 50 μm (g, j y k). Las flechas señalan a los numerosos fagocitos (hemocitos macrófagos).

Abreviaturas: OD, ovocito en desarrollo; OR, ovocitos maduros residuales.

1.3 Ciclo reproductivo

El ciclo reproductivo de *N. subnodosus* se muestra en la figura 13. En diciembre de todos los años, la mayoría de las almejas (82-100 %) estuvieron inactivas (fases de indiferenciación y desovadas). Este reposo reproductivo se extendió de enero a marzo en el 2001, pero no fue así en el 2002, donde se observaron gónadas en reabsorción y algunas almejas presentaron la porción ovárica madura, mientras que la porción testicular estaba parcialmente evacuada.

El desarrollo inicial comenzó en abril, lo que se aprecia por el incremento en el número de ovogonias visibles y pequeños ovocitos en la región ovárica y la presencia de espermatoцитos o incluso espermátidas en la región testicular. La proporción de organismos en fase de desarrollo avanzado se incrementó desde abril hasta julio durante ambos años. Sin embargo, la proporción de almejas en esta fase de desarrollo fue mayor en 2001 (60-90%, abril-mayo) que en 2002 (25-55%, abril-mayo). Durante el primer año las almejas maduras se presentaron por primera vez en mayo (10%) y alcanzaron la máxima proporción en agosto (cerca del 100%), la cual disminuye progresivamente hasta un valor mínimo en diciembre (5%).

En el segundo año, además de la presencia de actividad reproductiva en enero y febrero previamente descrita, el patrón general fue retrasado y reducido en comparación con el de 2001: inició hasta junio (22% a 40%), sin embargo se presentó el mismo pico de madurez en agosto (cerca del 100%) y, posteriormente, para noviembre casi no se observaron almejas maduras (5%). El periodo de desove masivo se presentó de septiembre a noviembre (25-75%) ambos años. Por otra parte, se encontró entre febrero y marzo de 2001 una pequeña proporción (6.5%) de almejas parcialmente desovadas; en 2002 se

observó, como se indicó previamente, una mayor actividad reproductiva durante estos meses, incluyendo almejas maduras y parcialmente desovadas en enero y una proporción en febrero-marzo mucho más alta (7 a 40%) que en 2001.

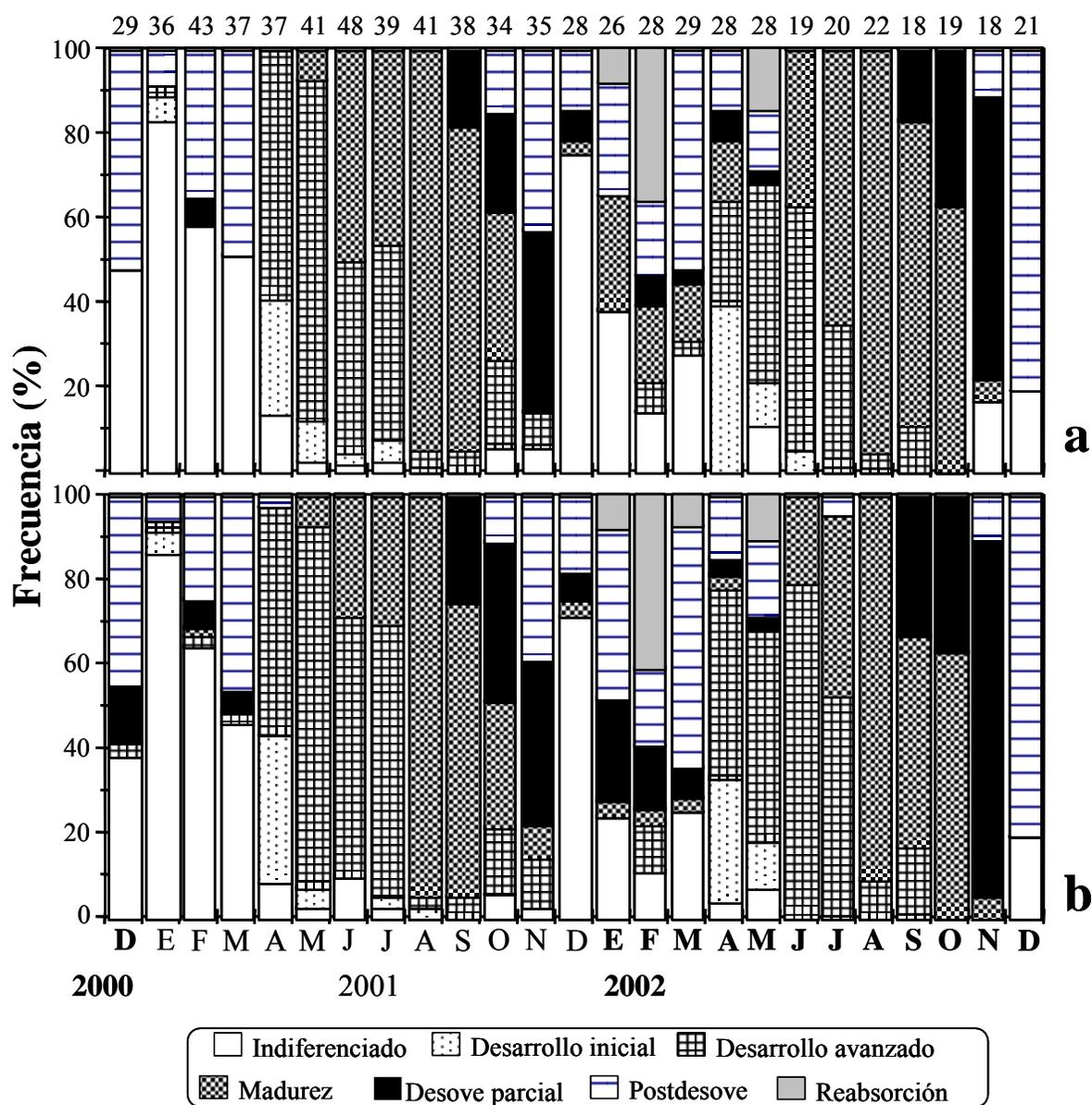


Figura 13. Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Nodipecten subnodosus* durante el periodo de estudio en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. a) Hembras y b) machos. Los números en la parte superior indican el tamaño de muestra de cada mes.

Por lo tanto, tomando como base los datos histológicos, el presente estudio muestra que el ciclo reproductivo de *Nodipecten subnodosus* puede ser dividido en cuatro periodos principales:

- a) periodo de reposo, desde diciembre a marzo (con una pequeña actividad reproductiva en febrero-marzo),
- b) periodo de inicio de actividad reproductiva, desde abril a mayo,
- c) periodo de máxima madurez, desde junio a septiembre,
- d) periodo de desove, desde septiembre a noviembre.

1.3.1 Ciclo gametogénico

Habitualmente se considera que el ciclo gametogénico se manifiesta con el desarrollo, proliferación, crecimiento y maduración de los gametos, lo cual conduce al crecimiento de la gónada y culmina con la evacuación de los gametos con el consiguiente vaciado de la gónada (Román et al. 2001a). Sin embargo, de acuerdo con la variación temporal de las diferentes fases de desarrollo gonadal (ver ciclo reproductivo), se puede asumir que el ciclo gametogénico de *N. subnodosus* puede seguir diferentes caminos dependiendo de la etapa reproductiva, según se expresa en el diagrama de la figura 14.

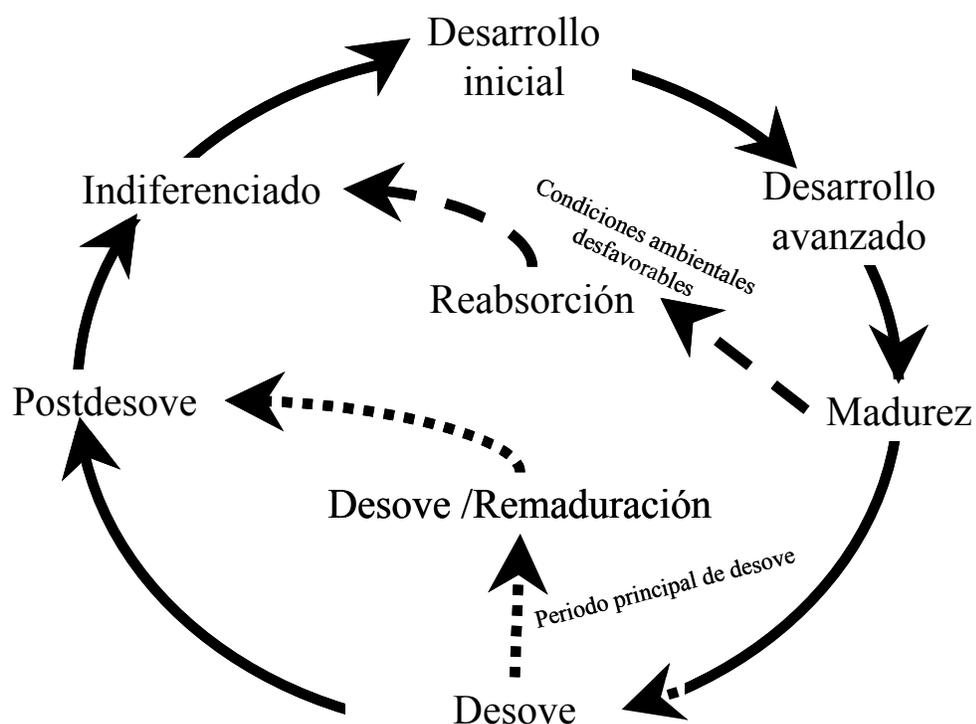


Figura 14. Ciclo gametogénico de *Nodipecten subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S. México.

1.3.2 Diámetro de los ovocitos

El diámetro promedio de los ovocitos presentó diferencias significativas entre los meses (ANDEVA de una vía, $P < 0.01$), (Fig. 15), mostrando una clara estacionalidad (Prueba *post hoc* de Tukey) durante ambos años. Los ovocitos más grandes se presentaron de junio a agosto. Sin embargo, en el 2002 la estacionalidad no fue tan clara; además de encontrar ovocitos grandes de junio a agosto, también se observaron ovocitos grandes en enero y marzo. El menor diámetro promedio ($23.5 \mu\text{m}$) se presentó en enero de 2001, y el máximo ($51 \mu\text{m}$) en agosto de 2001. En diciembre de 2000 y 2002 y en marzo de 2001 las almejas estuvieron desovadas o indiferenciadas, por lo que el diámetro de los ovocitos no fue estimado.

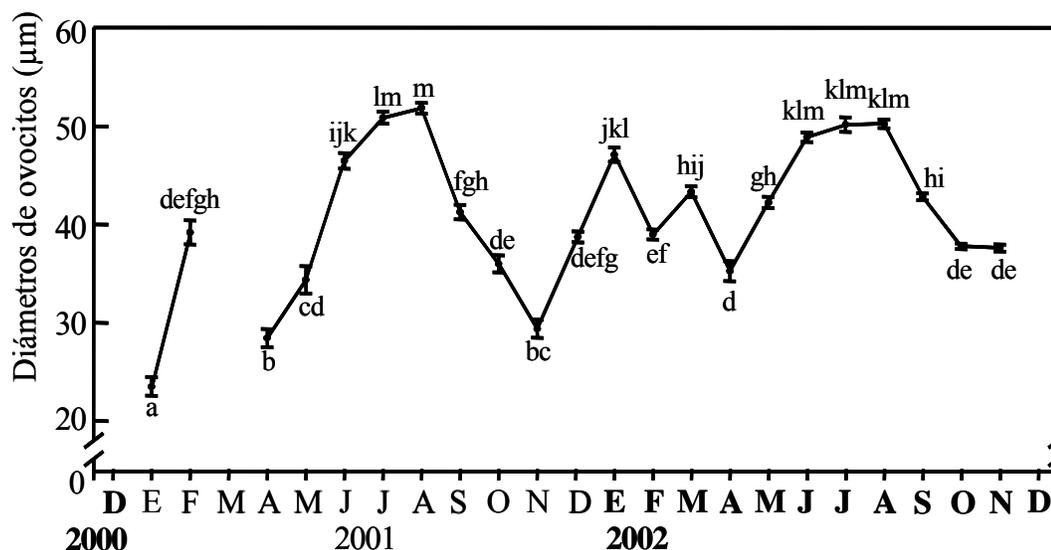


Figura 15. Variación temporal del diámetro medio de los ovocitos de *Nodipecten subnodosus* durante el periodo de estudio. Las medias que no muestran la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden a los errores estándar.

1.3.3 Índice gonadosomático (IGS)

El IGS mostró un marcado patrón estacional que coincide con los cuatro periodos establecidos en el ciclo reproductivo (Fig. 16). Los valores del IGS fueron bajos de diciembre de 2000 a marzo de 2001 (6.1-8.4%) y de diciembre de 2001 a mayo de 2002 (6.3-9.2%); posteriormente se incrementaron gradualmente, desde abril el primer año y desde junio el segundo año. El IGS alcanzó su máximo valor en agosto en ambos años (38% y 39%, respectivamente), siendo significativamente diferentes de los otros meses

($P < 0.05$). A partir de septiembre (ambos años) los valores del IGS disminuyeron hasta alcanzar su valor mínimo en diciembre (7.5 %). Al comparar los valores de cada mes entre años se encontró que en 2001 los valores de febrero, marzo, junio y julio fueron significativamente más bajos que en 2002; mientras que en mayo y septiembre se presentaron valores del IGS significativamente más altos en 2001 en comparación con 2002 (prueba t de Student, $P < 0.05$, Zar 1996).

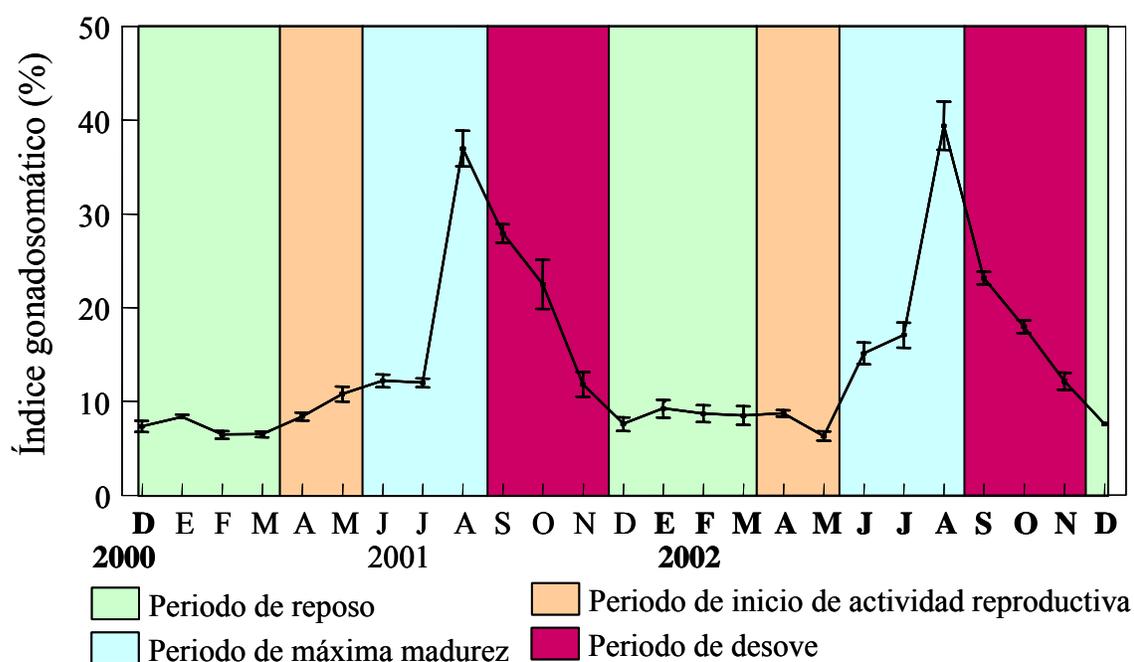


Figura 16. Variación temporal del índice gonadosomático de *Nodipecten subnodosus* durante el periodo de estudio, en relación con los periodos del ciclo reproductivo. Las barras corresponden a los errores estándar.

1.4 Talla de primera madurez

El intervalo de longitudes de la concha (LC) en las almejas fue de 51 mm a 174 mm (media = 130.3 mm, desviación estándar = 18.8 mm). Los datos de frecuencia relativa acumulada de individuos con actividad reproductiva en relación a la longitud se ajustaron a un modelo logístico ($r = 0.99$, Fig. 17). Así, la talla de primera madurez para *N. subnodosus* se estableció en 135 mm LC. Sin embargo, se encontraron organismos que pueden iniciar su desarrollo gonádico desde 51 mm LC.

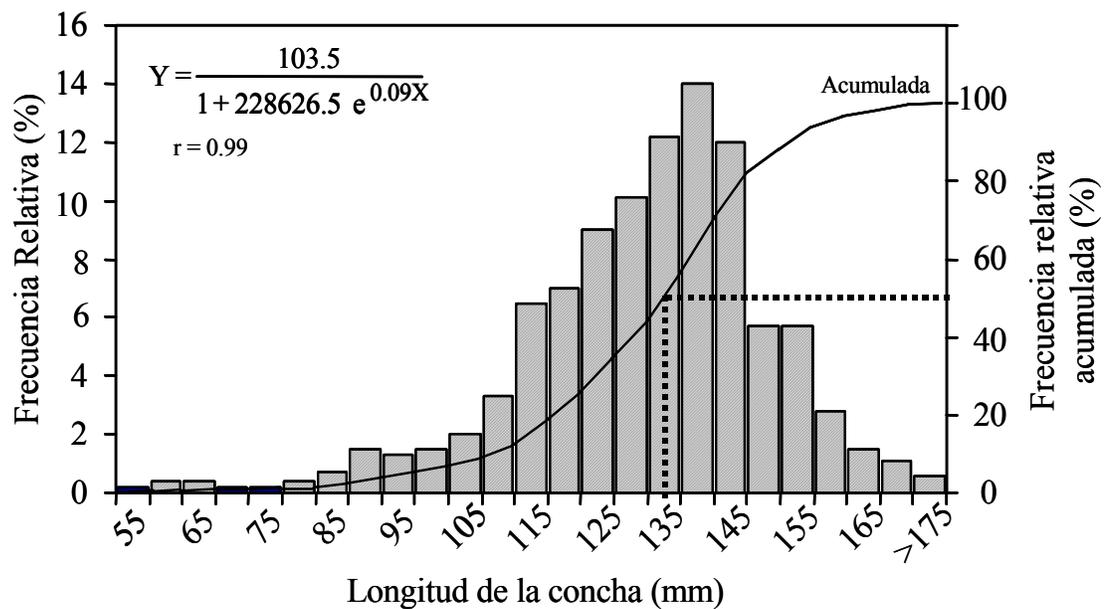


Figura 17. Talla de primera madurez de *Nodipecten subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

2. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES

2.1 Índices morfofisiológicos

Los valores del IGS sólo corresponden a los organismos considerados para los análisis bioquímicos por lo cual no son exactamente los mismos datos que en la sección anterior.

Se observaron diferencias significativas (ANDEVA de una vía, $P < 0.01$) en los valores del IGS a través del año (Fig. 18). Los valores del IGS estuvieron bajos de diciembre de 2000 a marzo de 2001 (5.5%–7.4%); comenzaron a incrementarse gradualmente a partir de abril y alcanzaron su valor máximo en agosto (26.6%), el cual fue significativamente diferente del valor de IGS de los otros meses. Desde septiembre hasta noviembre, los valores del IGS caen a niveles similares al de diciembre del 2000.

Los valores del IGD cambian significativamente (ANDEVA de una vía, $P < 0.01$) a través del año (Fig. 18). El valor más alto se observó en enero (8.0%) y el más bajo en octubre (5.8%) con valores intermedios para los otros meses. El IGD mostró una correlación negativa significativa con el IGS ($r = -0.43$, $P < 0.001$).

Los valores del IMA estuvieron por encima de 32% de la biomasa desde diciembre del 2000 a junio del 2001 y después disminuyeron significativamente (ANDEVA de una vía, $P < 0.01$) desde julio a noviembre, a valores por debajo de 30% (Fig. 18). Los valores del IMA mostraron una correlación negativa significativa con el IGS ($r = -0.59$, $P < 0.001$).

Se observaron pequeñas pero significativas diferencias entre los meses para el IM (ANDEVA de una vía, $P < 0.01$), el cual presentó el valor más alto en diciembre de 2000 (24.2%) y el valor más bajo en agosto de 2001 (17.6%) (Fig. 18). El IM también mostró una correlación negativa significativa con el IGS ($r = -0.65$, $P < 0.001$).

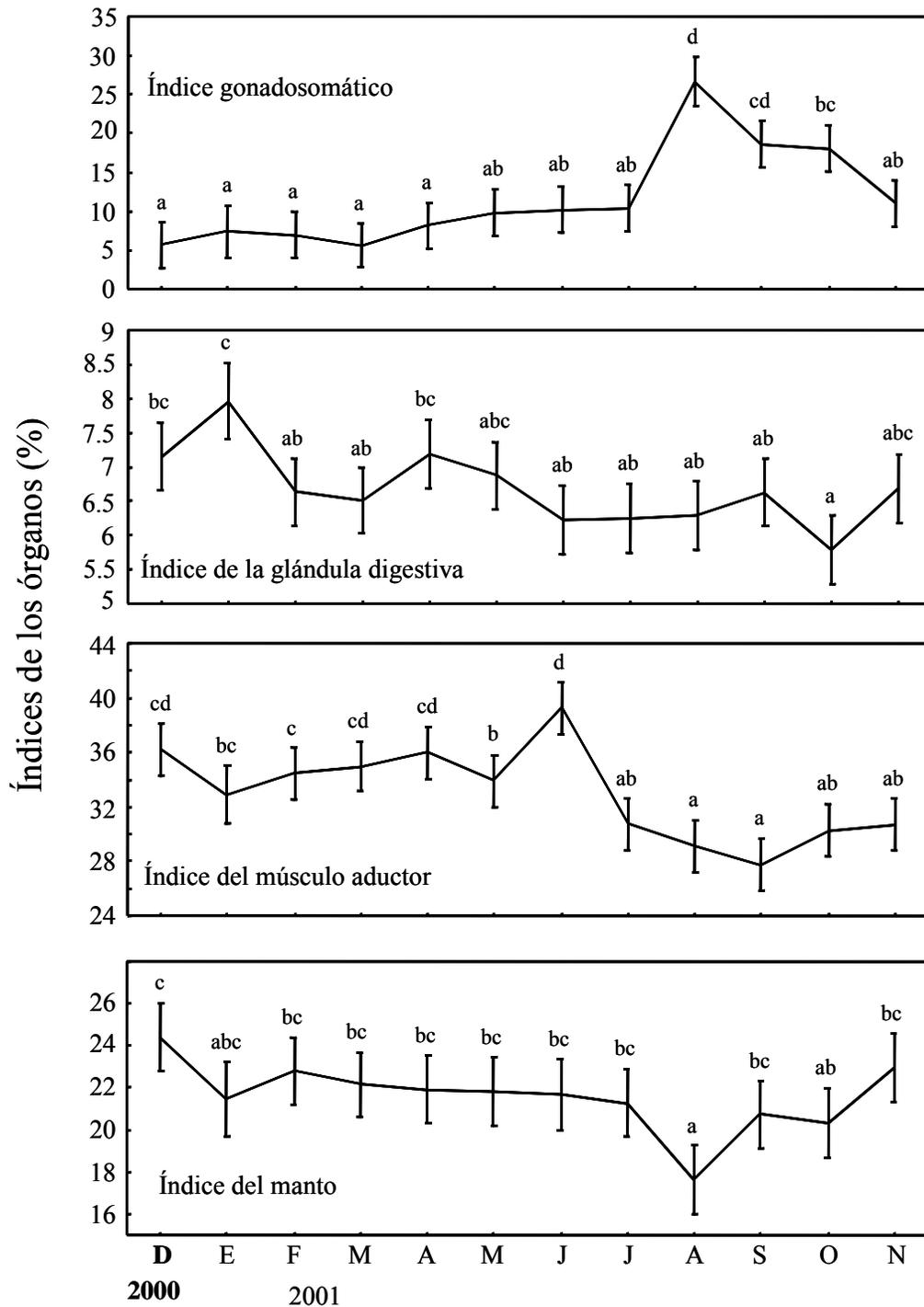


Figura 18. Variación temporal de los valores medios de los índices: gonadosomático, de la glándula digestiva, del músculo aductor y del manto de *Nodipecten subnodosus*. Las medias que no muestran la misma letra son significativamente diferentes ($P < 0.05$). Las barras corresponden a los errores estándar.

2.2 Composición bioquímica de los tejidos

2.2.1 Proteínas

Los valores de la concentración de proteínas en los diferentes tejidos se presentan en la figura 19. Las proteínas fueron el componente principal de las gónadas. En la porción del ovario se observaron valores significativamente bajos ($P < 0.05$) desde diciembre a marzo. A partir de abril la concentración de proteínas se incrementó hasta que se alcanzaron valores significativamente altos de mayo a octubre ($P < 0.05$). En la porción del testículo se presentó un patrón diferente: las proteínas se incrementaron gradualmente desde enero hasta abril; después se presentó una disminución en la concentración de las proteínas a partir de mayo y hasta julio, seguido por un ligero incremento en agosto y septiembre, aunque no significativo ($P > 0.05$).

La glándula digestiva mostró la concentración de proteínas más baja en abril-mayo, y la concentración más alta en febrero y de junio a agosto. Sin embargo, las diferencias significativas sólo se observaron entre los valores extremos (agosto vs abril-mayo, $P < 0.05$).

En el músculo aductor los niveles de proteínas fueron bajos de marzo a agosto, mientras que se observaron valores significativamente altos desde septiembre hasta noviembre ($P < 0.05$).

En el manto, la concentración de proteínas disminuyó significativamente de febrero a mayo ($P < 0.05$). Después, se observó un incremento significativo en julio-agosto ($P < 0.05$), seguido por una disminución significativa en septiembre ($P < 0.05$) y en noviembre se presentó nuevamente un incremento.

La concentración de proteínas en la porción del ovario se correlacionó significativamente con el IGS ($r = 0.55$, $P < 0.05$), pero no hubo correlación con los otros tejidos (testículo, glándula digestiva, manto y el músculo).

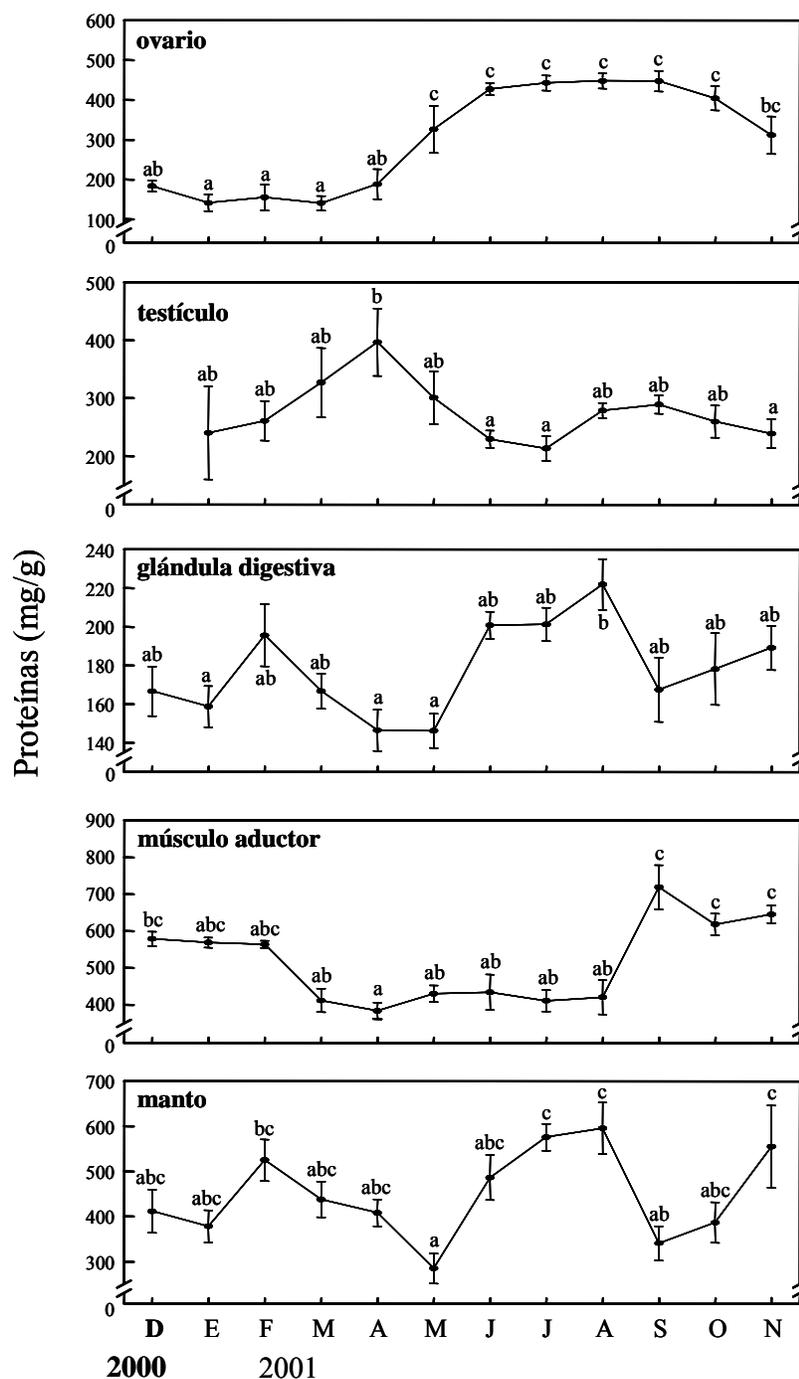


Figura 19. Variación temporal en el contenido de proteínas de: ovario, testículo, glándula digestiva, músculo aductor y manto de *Nodipecten subnodosus*. Las medias que no tienen la misma letra son significativamente diferentes. Las barras corresponden al error estándar.

2.2.2 Carbohidratos

La concentración de carbohidratos en los diferentes tejidos se presenta en la figura 20. En la porción del ovario se presentaron valores significativamente bajos desde diciembre hasta abril ($P < 0.05$). A partir de mayo la concentración de carbohidratos se incrementó gradualmente hasta septiembre, con valores significativamente más altos desde junio hasta septiembre ($P < 0.05$), después de ese mes la concentración de carbohidratos disminuyó significativamente. En la porción del testículo se observó un patrón similar, aunque las concentraciones de carbohidratos significativamente más altas se presentaron en agosto y la disminución se presentó a partir de septiembre ($P < 0.05$). El IGS tuvo una correlación significativa con la concentración de carbohidratos tanto en la porción del ovario ($r = 0.6$, $P < 0.05$) como en la del testículo ($r = 0.48$, $P < 0.05$).

Los niveles de carbohidratos en la glándula digestiva mostraron una tendencia a incrementarse progresivamente a partir de diciembre, hasta alcanzar valores significativamente altos en agosto-septiembre ($P < 0.05$), con respecto a la mayoría de los otros meses. Sin embargo, en marzo, junio y octubre, estos disminuyen 68.7, 69.7 y 95.4 mg/g respectivamente. Los carbohidratos de la glándula digestiva tuvieron una correlación significativa con el IGS ($r = 0.41$, $P < 0.05$).

En el músculo aductor se incrementó progresivamente la concentración de carbohidratos desde enero hasta junio, cuando se observaron los valores significativamente más altos con respecto a diciembre-mayo ($P < 0.05$). A partir de julio se observó una disminución significativa y los valores continuaron disminuyendo hasta noviembre ($P < 0.05$). Los carbohidratos de este tejido no tuvieron una correlación significativa con el IGS.

Las concentraciones de carbohidratos significativamente más altas en el manto se observaron en diciembre, enero y hasta febrero ($P < 0.05$), con respecto a los otros meses en los cuales estos valores disminuyeron a niveles intermedios de marzo a mayo y valores bajos desde junio a noviembre. Los carbohidratos del manto tuvieron una correlación significativa negativa con el IGS ($r = -0.43$, $P < 0.05$).

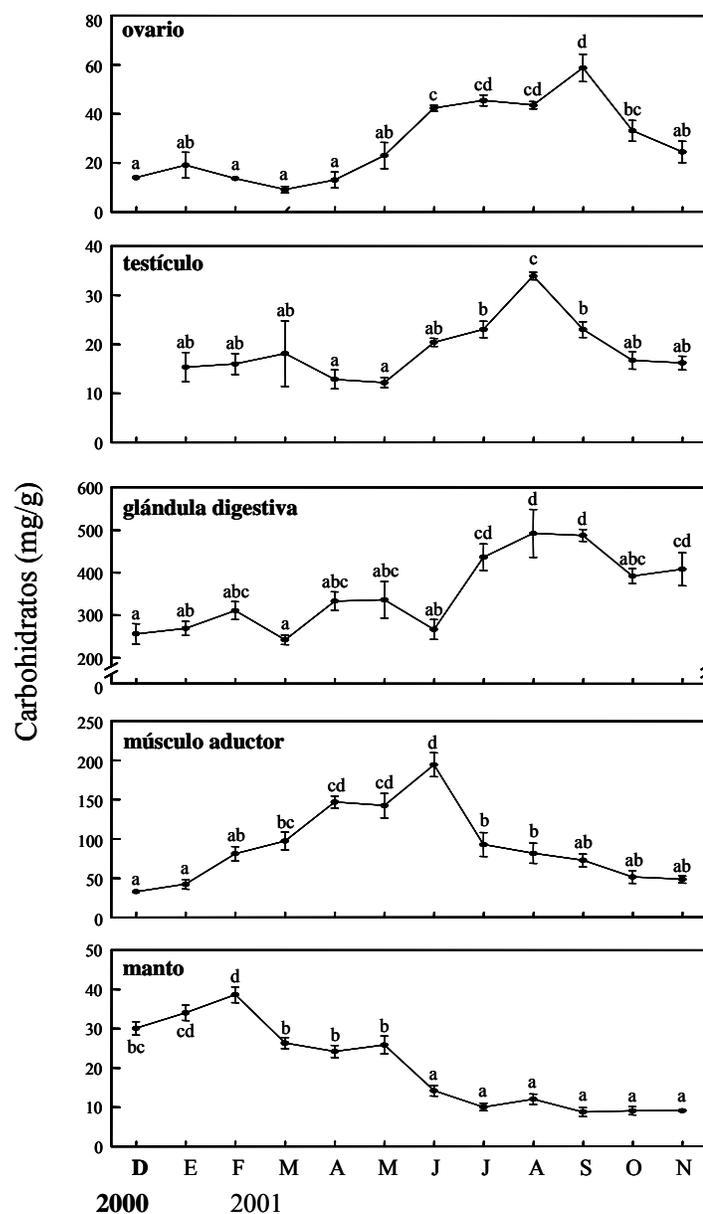


Figura 20 Variación temporal del contenido de carbohidratos en: ovario, testículo, glándula digestiva, músculo aductor y manto de *Nodipecten subnodosus*. Las medias que no tienen la misma letra son significativamente diferentes. Las barras corresponden al error estándar.

2.2.3 Lípidos

Lípidos totales

La concentración de lípidos totales en los diferentes tejidos se presenta en la figura 21. Los lípidos en la porción del ovario mostraron un patrón estacional, con valores bajos desde diciembre hasta abril, después se observó un incremento significativo a partir de mayo ($P < 0.05$); los valores más altos se presentaron de junio a agosto, seguidos por una disminución significativa de septiembre a noviembre ($P < 0.05$). En los testículos, la concentración de lípidos no cambió significativamente a través del año ($P > 0.05$). Las concentraciones de lípidos en la porción del ovario tuvieron una correlación significativa con el IGS ($r = 0.47, P < 0.05$), lo que no ocurrió con la porción del testículo.

La concentración de lípidos en la glándula digestiva osciló alrededor de valores altos desde diciembre hasta junio, con dos picos, en febrero y mayo. En julio, la concentración de lípidos disminuyó significativamente hasta noviembre ($P < 0.05$). Los lípidos de la glándula digestiva tuvieron una correlación negativa significativa con el IGS ($r = -0.38, P < 0.05$).

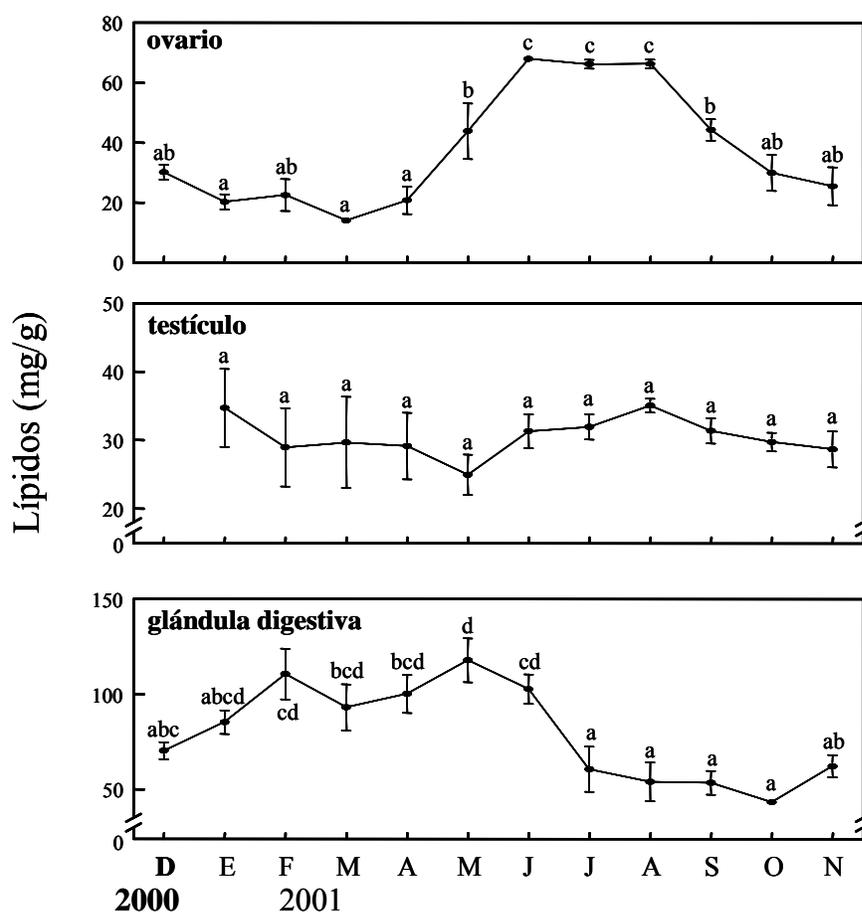


Figura 21. Variación temporal en el contenido de lípidos en: ovario, testículo y glándula digestiva de *Nodipecten subnodosus*. Las medias que no tienen la misma letra son significativamente diferentes. Las barras corresponden al error estándar.

Acilglicéridos

La concentración de acilglicéridos en los diferentes tejidos se presenta en la figura 22. En la porción del ovario se observaron bajas concentraciones de acilglicéridos de diciembre a marzo. Después se incrementaron a partir de abril y alcanzaron valores significativamente más altos de junio a septiembre ($P < 0.05$), seguidos por una disminución significativa en octubre y noviembre ($P < 0.05$). En la porción del testículo, los niveles de acilglicéridos mostraron una ligera disminución gradual desde enero hasta

noviembre ($P < 0.01$), con valores significativamente más bajos desde junio a septiembre y en diciembre. Los acilglicéridos del ovario se correlacionaron positivamente con el IGS ($r = 0.51$, $P < 0.05$), mientras que los del testículo se correlacionaron negativamente ($r = -0.33$, $P < 0.05$) con el IGS.

Las concentraciones significativamente más altas de acilglicéridos en la glándula digestiva se observaron desde marzo hasta junio ($P < 0.05$), comparados con otros meses del año. Los acilglicéridos de la glándula digestiva se correlacionaron negativamente con el IGS ($r = -0.41$, $P < 0.05$).

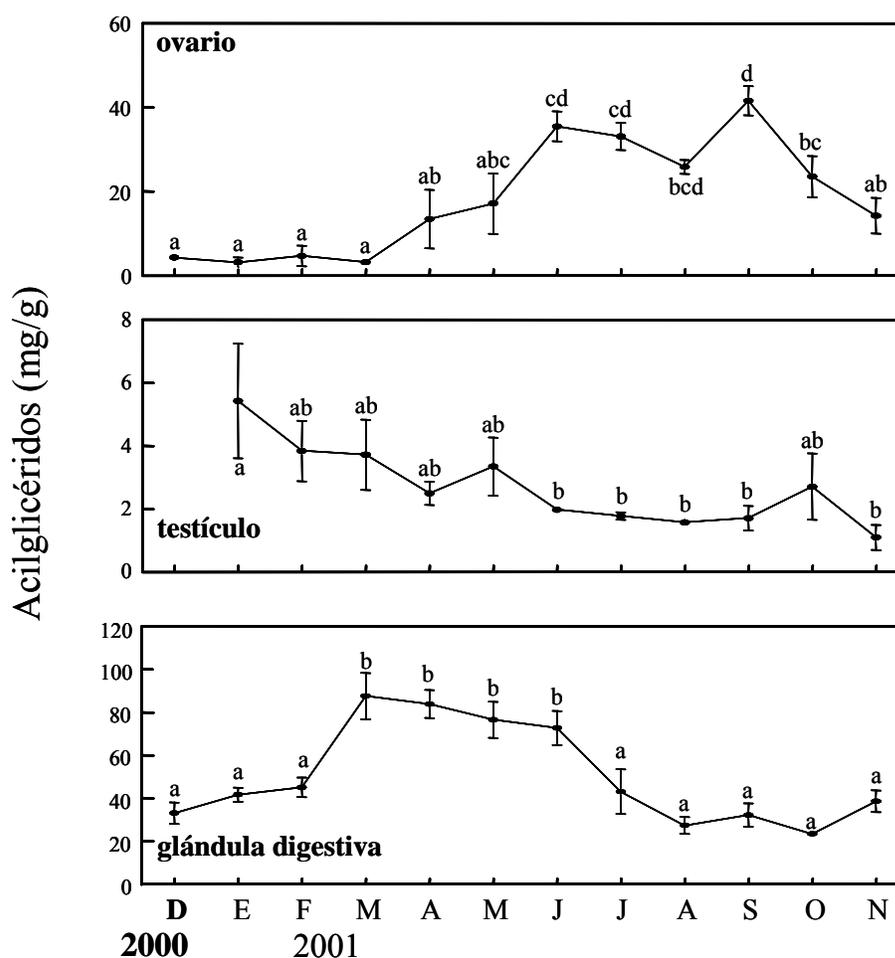


Figura 22. Variación temporal en el contenido de acilglicéridos en: ovario, testículo y glándula digestiva de *N. subnodosus*. Las medias que no tienen la misma letra son significativamente diferentes. Las barras corresponden al error estándar.

Esteroles

Ciclo reproductivo de los organismos usados para el análisis de esteroles.

El ciclo reproductivo de *N. subnodosus* durante el 2002-2003, cuando se tomaron las muestras para análisis de esteroles, mostró un patrón estacional tal y como sucedió en los años anteriores analizados en este estudio (Fig. 23). La máxima madurez se presentó en agosto (100% de las almejas), organismos en desove se presentaron en noviembre con un alto porcentaje (80%) y mínimos en febrero y mayo (20% respectivamente). Organismos sin actividad reproductiva (indiferenciados y posdesovados) se presentaron en febrero con alto porcentaje (80%). La fase en desarrollo se presentó en mayo con un alto porcentaje (80%).

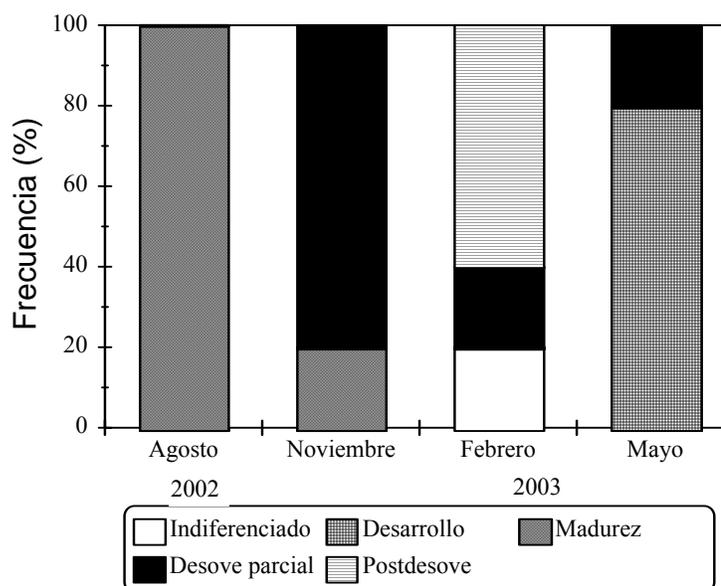


Figura 23. Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de los organismos de *Nodipecten subnodosus* usados en los análisis de esteroles, en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. Se incluyen ambos sexos.

Índice gonadosomático de los organismos usados para el análisis de esteroides.

El IGS mostró diferencias significativas entre los meses analizados (ANDEVA de una vía, $P < 0.001$), su máximo valor se presentó en agosto (34.7%), y descendió durante noviembre (11.2%) hasta un mínimo en febrero (6.1%), para luego incrementarse de nuevo en mayo (11.2) (Fig. 24).

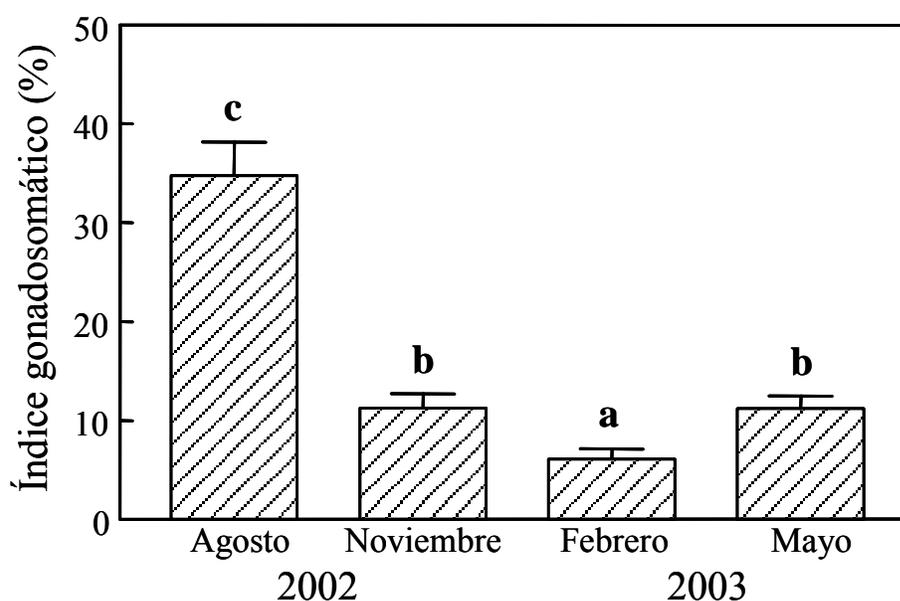


Figura. 24. Variación temporal del índice gonadosomático de organismos de *Nodipecten subnodosus* usados para el análisis de esteroides en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. Las medias que no tienen la misma letra son significativamente diferentes. Las barras corresponden al error estándar.

Esteroles en los diferentes tejidos somáticos.

En total se identificaron 10 esteroles en los diferentes tejidos analizados (dehidrosterol, colesterol, dihidrosterol, brasicasterol, 24-metilencolesterol, campesterol, ergosterol, estigmasterol, β -sitosterol y fucosterol. Sin embargo, debido a las características de la columna utilizada, la separación del β -sitosterol y fucosterol no fue posible y estos se agruparon en una sola categoría.

En el caso del dehidrosterol y el 24-metilencolesterol no se tienen estándares, pero estos esteroles pudieron identificarse al utilizar el equipo del IFREMER.

El análisis mostró que los esteroles identificados que tuvieron una mayor contribución fueron el colesterol, brasicasterol y dehidrosterol, seguido del dihidrosterol, 24-metilencolesterol y campesterol. Los demás esteroles no estuvieron presentes en todos los meses y contribuyeron relativamente poco al porcentaje total de esteroles por lo que no se reportan. En la figura 25 se presentan los resultados de las concentraciones de los esteroles mayoritarios.

La glándula digestiva mostró una concentración de todos los esteroles mayoritarios significativamente más baja en agosto y noviembre comparado con febrero y mayo.

En la porción del ovario las concentraciones de todos los esteroles fueron significativamente más altas en agosto que en los otros meses, en correspondencia con la máxima madurez gonadal. Los niveles más bajos de estos esteroles se registraron en febrero, mientras que en noviembre y mayo se observaron niveles intermedios.

En la porción del testículo las concentraciones de dehidrosterol, colesterol y brasicasterol presentan concentraciones significativamente más altas en agosto y noviembre, seguidas de una disminución significativa en febrero y posteriormente un nuevo

incremento en mayo, aunque esto fue significativo unicamente para el dehidrosterol. Las concentraciones de dihidrosterol, 24-metilencolesterol y el campesterol no cambiaron significativamente a través del año.

En el manto se observó una concentración significativamente más baja de 24-metilencolesterol en agosto, seguido de un aumento gradual pero significativo en los siguientes meses. El dehidrosterol, colesterol, dihidrosterol, brasicasterol y campesterol, no presentan cambios significativos en las concentraciones durante el periodo de estudio. Sin embargo, se observó que el dehidrosterol, colesterol y el brasicasterol presentan una tendencia a aumentar a partir de agosto y durante el periodo de estudio.

En el músculo las concentraciones tanto del colesterol como del brasicasterol presentan concentraciones significativamente más bajas en agosto y mayo, que en noviembre. Los otros esteroides no cambian significativamente a través del periodo de estudio.

El orden de abundancia de los diferentes esteroides en la materia particulada (siston) puede apreciarse en la figura 25. Al igual que en los tejidos, el colesterol fue el tipo de esteroide más abundante, y la concentración mayor se registró en el mes de agosto. Por el contrario las mayores concentraciones de dihidrosterol y campesterol fueron observadas durante los meses de febrero y mayo, meses en los cuales no se detectó la presencia de 24-metilencolesterol. Las concentraciones de brasicasterol y dehidrosterol se mantuvieron relativamente constantes.

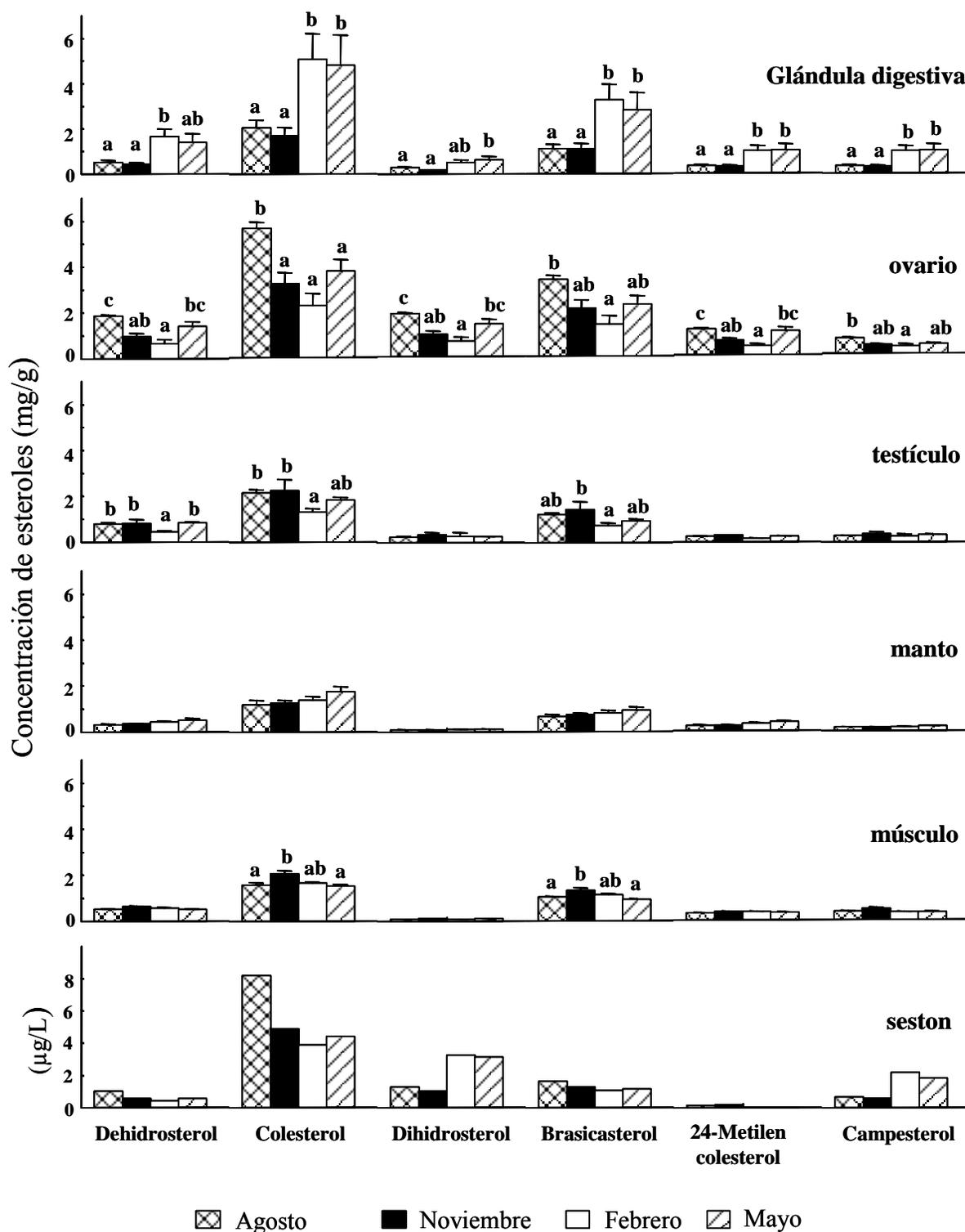


Figura 25. Variación estacional de la concentración de esteroides en los diferentes tejidos de *Nodipecten subnodosus* y en el seston, de la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. Para cada tipo de esteroide, medias con diferentes letras son significativamente diferentes. Sólo se indican las letras cuando hubo diferencias significativas. En el seston no se realizaron análisis estadísticos debido a que se tomó una sola muestra de agua cada mes.

3. FACTORES AMBIENTALES

3.1 Temperatura del agua

La temperatura del agua varió estacionalmente, presentando su valor mínimo en enero-febrero (15.9 °C) (Fig. 26). La temperatura aumentó gradualmente a partir de marzo 2001 y en el segundo año aumentó a partir de febrero, alcanzando su máximo valor en agosto (23.5 °C) de ambos años. Posteriormente, los valores de temperatura comenzaron a disminuir en septiembre de ambos años. Se encontró que la temperatura del agua presentó una correlación significativa con el IGS ($r = 0.89$, $P < 0.01$).

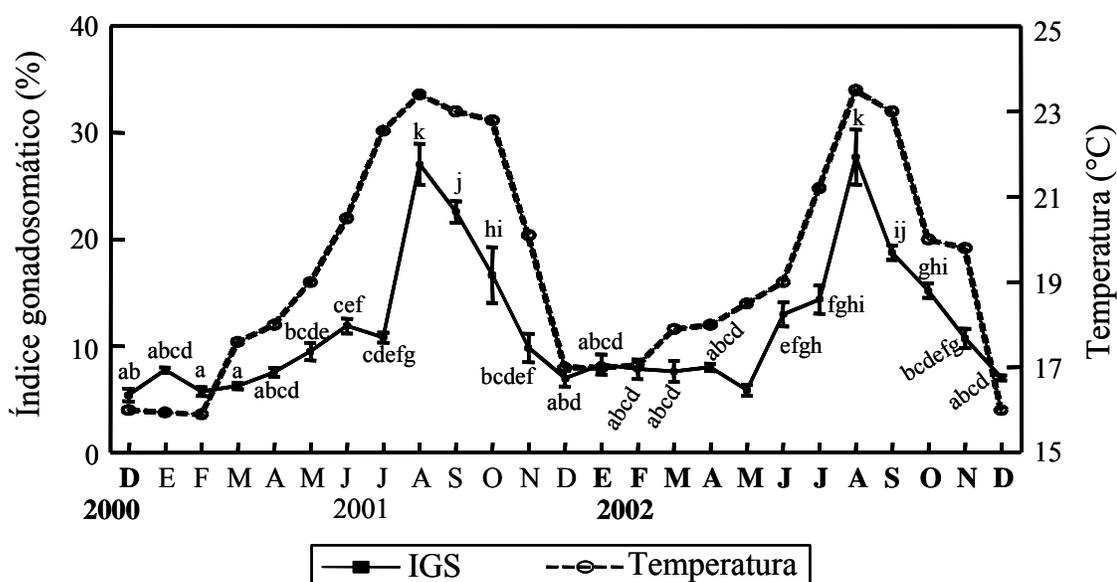


Figura 26. Variaciones temporales de la temperatura del agua en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., y de los valores del índice gonadosomático de *N. subnodosus* durante el periodo de estudio. Las medias que no tienen la misma letra son significativamente diferentes. Las barras en el IGS corresponden al error estándar.

Se registraron variaciones interanuales en la temperatura del agua (Tabla 1). El periodo enero-marzo de 2002 fue más cálido, mientras que los periodos mayo-julio y octubre-diciembre de 2002 fueron más fríos, en comparación con los mismos periodos de 2001.

Tabla 1. Variación interanual de la temperatura del agua en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S. durante el periodo de estudio.

Mes	2000	2001	2002	Diferencia
Enero		15.9	17.0	1.1
Febrero		15.9	17.3	1.4
Marzo		17.6	17.9	0.3
Abril		18.0	18.0	0
Mayo		19.0	18.5	-0.5
Junio		20.5	19.0	-1.5
Julio		22.5	21.2	-1.3
Agosto		23.4	23.4	0
Septiembre		23.0	23.0	0
Octubre		22.8	20.0	-2.8
Noviembre		20.1	19.8	-0.3
Diciembre	16.0	17.0	16.0	-1.0

3.2 Salinidad

La salinidad fluctuó relativamente poco durante el primer año de estudio (Fig. 27). Sin embargo, durante el segundo año presentó una variación estacional. Durante este periodo, la máxima salinidad se presentó en julio (35 ups) y la mínima en diciembre (33 ups). No se encontró una correlación significativa de las concentraciones de salinidad del agua con el IGS ($P > 0.05$).

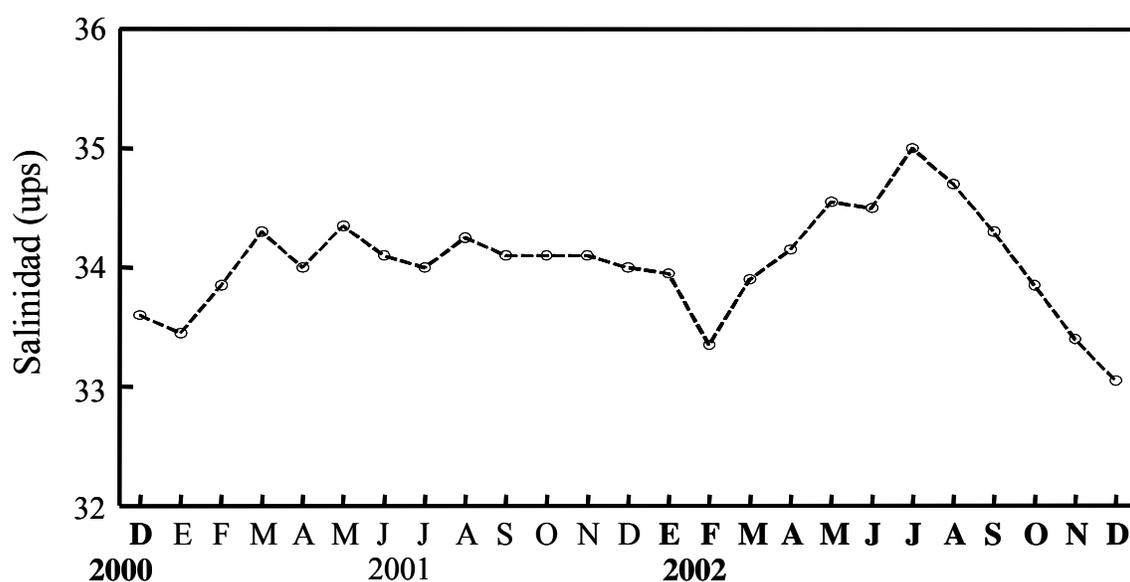


Figura 27. Variación temporal de la salinidad del agua en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., durante el periodo de estudio.

3.4 Indicadores de la calidad y cantidad del alimento disponible en el agua

Para este estudio se tomaron muestras sólo del primer año.

3.4.1 Análisis de la concentración de seston

La concentración de ST, SI y SO varió relativamente poco durante el periodo de estudio; sin embargo, para las tres variables se encontraron valores altos en enero (7.6 mg/L), de febrero a agosto se mantuvieron los valores bajos (2.1-3.3 mg/L), para luego aumentar paulatinamente de septiembre a noviembre (Fig. 28).

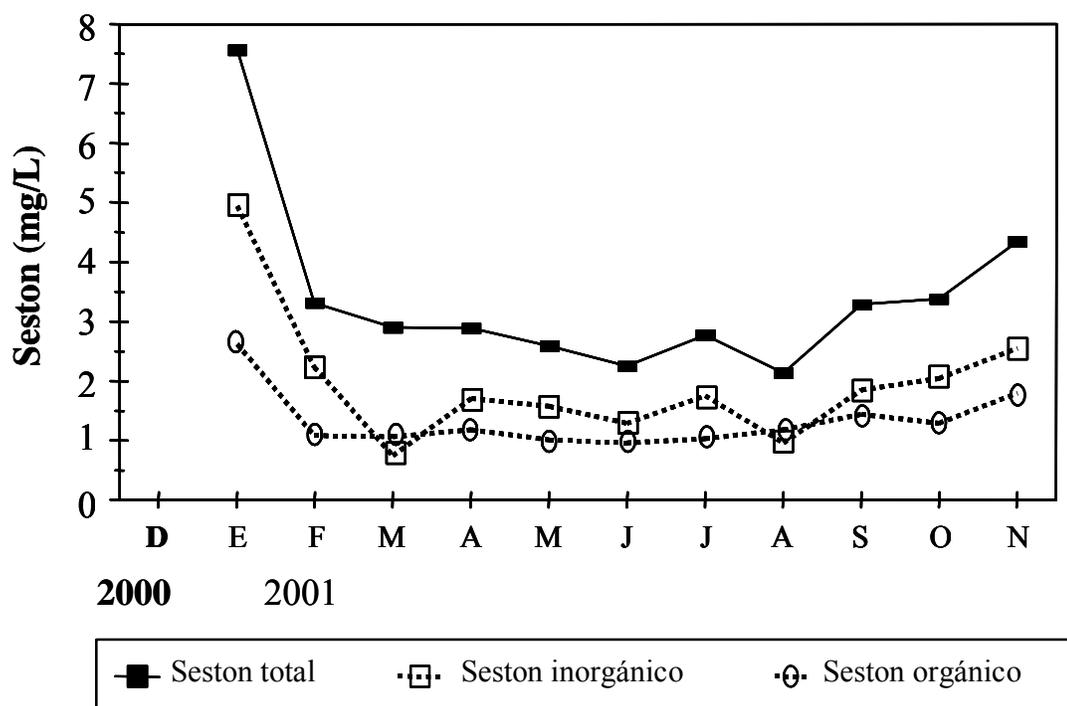


Figura 28. Variación temporal de seston total, orgánico e inorgánico, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., durante el periodo de estudio.

3.4.2 Análisis de los porcentajes de seston

Los porcentajes de SI y SO con respecto al seston total variaron relativamente poco durante el periodo de estudio. Los mayores porcentajes de SI se presentaron en los meses de enero (65.3%) y febrero (67.4%). Los valores mínimos de SI se presentaron en marzo (41.4%) y agosto (44.7%) (Fig. 29).

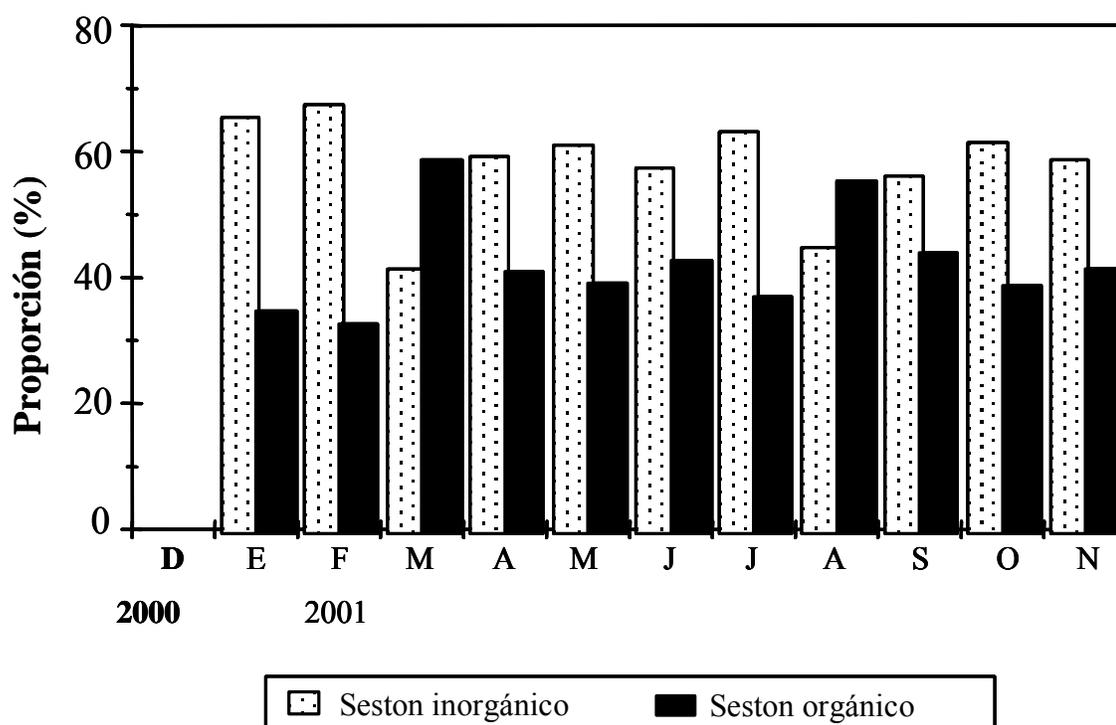


Figura 29. Variación temporal de los porcentajes de seston orgánico y seston inorgánico, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., durante el periodo de estudio.

3.4.3 Razón seston inorgánico/seston orgánico

La razón SI/SO muestra variación durante el periodo de estudio (Fig. 30a). Los valores más altos (1.9-2.06) se presentan en enero-febrero y en julio. Los valores más bajos se presentan en marzo (0.7) y en agosto (0.8).

3.4.4 Análisis bioquímico del seston

Las concentraciones de proteínas variaron relativamente poco durante el periodo de estudio, manteniendo valores entre 55 $\mu\text{g/L}$ y 117 $\mu\text{g/L}$. La máxima concentración de carbohidratos en el seston orgánico se presentó en marzo (281 $\mu\text{g/L}$) y la mínima en febrero (45.3 $\mu\text{g/L}$), durante los meses de abril a noviembre la variación de estas concentraciones fue mínima. Las máximas concentraciones de lípidos se presentaron en septiembre y octubre (201 $\mu\text{g/L}$ y 207 $\mu\text{g/L}$ respectivamente), la mínima concentración se presentó en agosto (38 $\mu\text{g/L}$) (Fig. 30b).

3.4.5 Índice alimenticio

Los valores del índice alimenticio en la laguna Ojo de Liebre presentaron los valores más altos (17%) en marzo, mientras que los valores más bajos se presentaron en enero (4.7%) y noviembre (5.6%) (Fig. 30c).

3.4.6 Clorofila *a*

Los valores más altos de la concentración de clorofila *a* fueron observados en septiembre y octubre (1.19 $\mu\text{g/L}$ y 1.2 $\mu\text{g/L}$, respectivamente); sin embargo, en marzo se pudo apreciar otro pequeño pico (1 $\mu\text{g/L}$). Los valores más bajos se presentaron en abril y mayo (0.74 $\mu\text{g/L}$) (Fig. 30d).

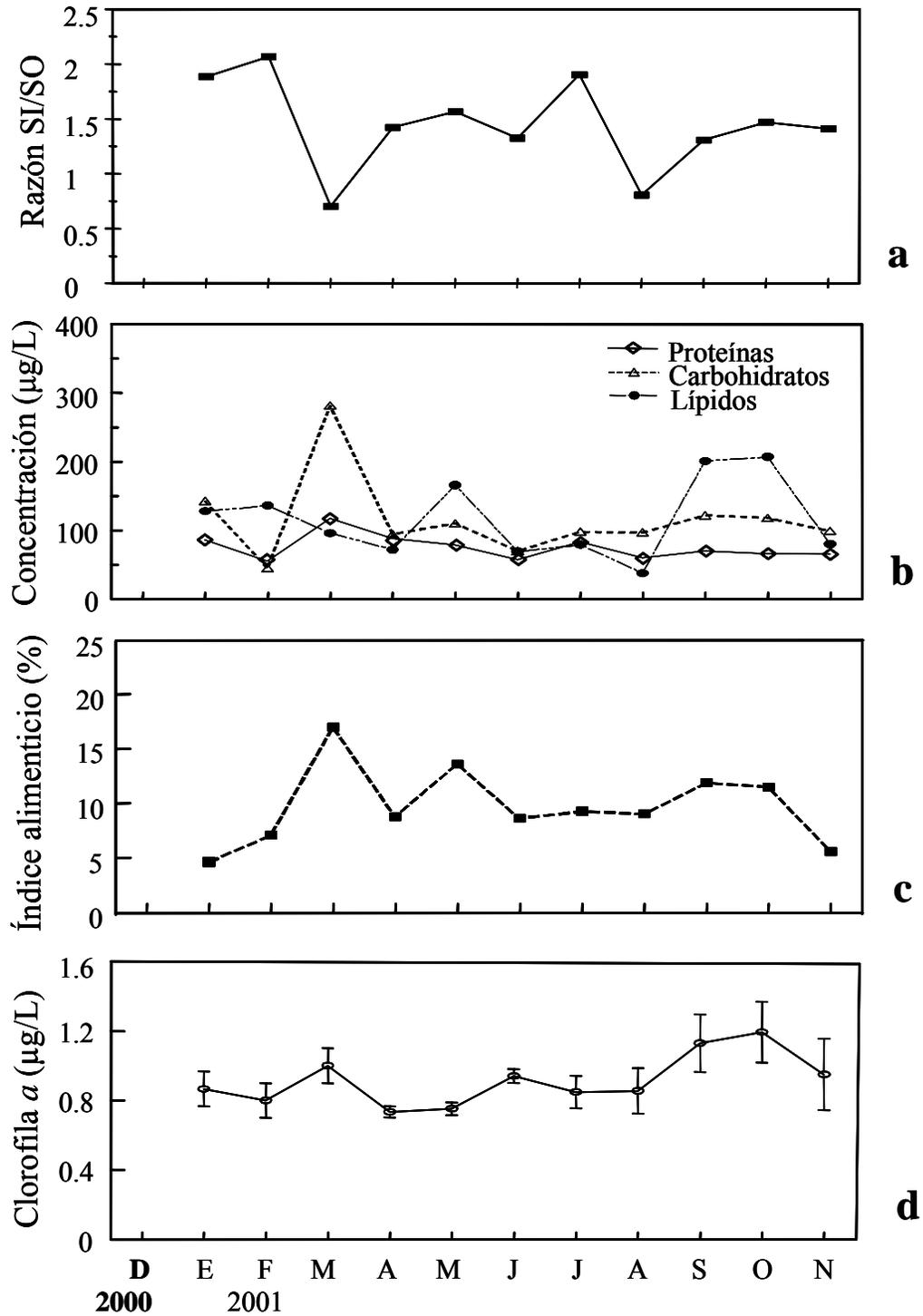


Figura 30. Variación mensual de a) razón seston inorgánico/seston orgánico, b) concentración de proteínas, carbohidratos y lípidos, c) índice alimenticio y d) clorofila *a* en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S. durante el periodo de estudio.

VI. DISCUSIÓN

1. REPRODUCCIÓN

La sexualidad de los pectínidos incluye desde los estrictamente gonocóricos hasta los hermafroditas funcionales (Coe 1945, Reddiah 1962); y dentro de esta última categoría se encuentra *Nodipecten subnodosus* (Reinecke-Reyes 1996). En las especies hermafroditas se ha determinado que existen dos tipos de estructura folicular (Coe 1945, Reddiah 1962, Gaspar-Soria et al. 2002). En el tipo I, los folículos contienen gametos de un solo sexo y permanecen separados de los folículos que contienen los gametos del otro sexo; mientras en el tipo II los gametos, tanto del macho como de la hembra, están presentes dentro del mismo folículo. De acuerdo a lo anterior, los análisis histológicos de este trabajo indican que *N. subnodosus* es un hermafrodita funcional de tipo I, en el que predominan los folículos femeninos. Se ha reportado que el hermafroditismo más común en pelecípodos es del tipo I (Sastry 1979), aunque la presencia del tipo II es frecuente, como en *Pinctada maxima* (Rose et al. 1990), *Laevicardium elatum* (Villalejo et al. 1996), *Pinna rugosa* (Ceballos-Vázquez et al. 2000), *Atrina seminuda* (Gaspar-Soria et al. 2002). Sin embargo, el hermafroditismo es muy complejo en pectínidos; por ejemplo, *Placopecten magellanicus* es considerada una especie gonocórica (Parsons et al. 1992), pero en esta especie se han reportado algunos casos de hermafroditismo tipo II con dominancia de gametos masculinos (Giguere et al. 1994). Esto indica que en los pectínidos puede haber variaciones individuales en la expresión de la sexualidad y probablemente diferentes estrategias reproductivas.

Por otra parte, a pesar de que las gónadas de las almejas hermafroditas pueden producir ambos tipos de células sexuales al mismo tiempo, éstas generalmente no son liberadas simultáneamente posiblemente como un mecanismo para evitar la autofertilización. Gruffydd y Beaumont (1970) y Morales-Hernández y Cáceres-Martínez (1996) mencionan que las almejas hermafroditas comúnmente descargan primero el esperma y posteriormente descargan los ovocitos. En este estudio, se encontraron gónadas con la porción testicular parcial o totalmente vacía, junto con la porción ovárica en fase de madurez. Este hallazgo es un fuerte indicativo de que el esperma fue liberado antes que los ovocitos. Este mismo comportamiento ha sido observado durante la inducción al desove de *N. subnodosus* bajo condiciones de laboratorio, aunque esto depende del método de inducción (Ibarra, A. M., comunicación personal, CIBNOR, La Paz, México).

Adicionalmente, las evidencias histológicas revelaron que *N. subnodosus* puede remadurar al menos una, y posiblemente, más veces durante la estación reproductiva. Esto se puede deducir debido a que frecuentemente, se observaron individuos con gónadas cuyas características caen dentro de uno de dos grupos diferentes. En el primero de estos grupos se apreció ya sea la porción ovárica o la testicular en una fase avanzada de madurez, mientras que la contraparte se encontraba en una fase inicial o intermedia. En el otro grupo, se pudieron apreciar gónadas con claros indicios de haber desovado recientemente pero al mismo tiempo que presentaba gametos en desarrollo inicial. Por lo tanto, es probable que en estas almejas no hubiera ocurrido el estadio de postdesove y se iniciara directamente un nuevo proceso de desarrollo gametogénico, inmediatamente después del primer desove. Es importante aclarar que las almejas que presentaron estas características histológicas fueron encontradas solamente después del periodo principal de desove (cuando la remaduración

del testículo y el ovario pasa a ser asincrónica, como una consecuencia de la alternancia del desove de cada sexo), y nunca al inicio o al final del periodo de actividad reproductiva, tal como sucede en *P. jacobaeus* (Mestre 1992) y en *P. maximus* (Pazos et al. 1996). La presencia de remaduración ha sido también reportada para otros pectínidos, como *Aequipecten tehuelchus* (Lasta y Calvo 1978), *Argopecten ventricosus* (Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez 1993), *A. purpuratus* (Avendaño y Le Pennec 1996, 1997), *P. maximus* (Román et al. 2000a, b, Román et al. 2001c), así como para otros grupos de bivalvos como *Pinctada mazatlanica* (Sevilla 1969, Saucedo y Monteforte 1997).

Adicionalmente, se observó en *N. subnodosus* una sincronización de la población en relación con el grado de desarrollo de la gónada (todas las gónadas siempre con el mismo grado de desarrollo de los ovocitos). La máxima sincronía se presenta durante el periodo de reposo (diciembre a marzo) y desde el inicio del ciclo gametogénico (abril) hasta la máxima madurez (agosto). Sin embargo, durante el periodo de desove esta especie muestra cierta asincronía, provocada tal vez por las remaduraciones que ocurren en esta etapa. Lo anterior se ve reflejado en el aumento del error estándar en el índice gonadosomático después de iniciado el desove. De igual manera, se encontró sincronía en el ciclo reproductivo en organismos mantenidos en condiciones de cultivo tanto en la laguna Guerrero Negro (Pérez-De León et al. 2005) como en Bahía Magdalena, B. C. S., México (Racotta et al. 2003). Se ha comprobado que la sincronía tiene que ver con la latitud (Barber y Blak 1991); así, en las regiones más cálidas se presenta mayor asincronía y contrariamente, en las regiones templadas mayor sincronismo (Giese y Kanatani 1987). Lo anterior significa que *N. subnodosus* en la parte norte de su distribución se comporta reproductivamente como una especie templada. En concordancia, Vélez et al. (1987) y Manzoni et al. (1996)

reportan que *N. nodosus* de las costas de Brasil presenta asincronía, propia de las especies tropicales.

Los ciclos gametogénicos están generalmente controlados por factores ambientales (i.e. temperatura, fotoperiodo, salinidad, disponibilidad de alimento) que pueden disparar y sincronizar la “temporalidad” de los diferentes estadios de desarrollo (Lubet 1983, Gallardo 1989). Brown et al. (2002) mencionan que la sincronización de los periodos reproductivos con las condiciones ambientales más favorables para la especie es de suma importancia para el desarrollo y crecimiento de la progenie. Esta bien establecido que la temperatura es uno de los factores ambientales más importantes que influyen en la regulación de los ciclos gametogénicos de los moluscos (Giese 1959, Mann 1979, Sastry 1975, Giese y Kanatani 1987, Wada et al. 1995). En algunas almejas, como *Chlamys islandica*, un repentino incremento de la temperatura del agua parece ser la señal final para estimular la maduración y el desove (Skreslet y Brun 1969, Giguere et al. 1994). Sin embargo, los efectos de la temperatura sobre los ciclos gametogénicos y el desove en los bivalvos son complejos y dependen de la estrategia reproductiva en conjunto y del intervalo de temperatura ambiental (Marsden 1999). En este estudio, el ciclo reproductivo de *N. subnodosus* muestra una clara estacionalidad relacionada con la temperatura del agua, lo cual es apoyado por la variación temporal de los diámetros de los ovocitos y por la correlación positiva entre el IGS y la temperatura. En un contexto general, el periodo de inactividad (estadios indiferenciado y desovado) se presenta desde diciembre a marzo, con bajos valores de temperatura del agua (16 °C a 17.5 °C) y del IGS (6.4% a 9.2%). La gametogénesis inicia en abril, cuando la temperatura del agua alcanza 18 °C y continúa durante los meses cálidos. La máxima

maduración (90% a 100% de los organismos) se alcanza en agosto, cuando la temperatura (23.5 °C) y el IGS (36.9% en 2001 y 39.4% en 2002) son los más altos.

Por otro lado, el desove de *N. subnodosus* ocurre en septiembre, cuando la temperatura del agua y el IGS (27.9% en 2001 y 23.1% en 2002) disminuyen y este evento continúa a lo largo de noviembre. Lo anterior está en concordancia con las concentraciones más altas de semillas encontradas dentro de este periodo por García-Domínguez et al. (1992). El patrón reproductivo general también concuerda con estudios previos en esta especie en la misma localidad (Reinecke-Reyes 1996) y en una localidad sureña (Racotta et al. 2003). En conclusión, la mano de león *N. subnodosus* de la laguna Ojo de Liebre es sensible a los cambios en la temperatura del agua y se comporta como muchas especies templadas, madurando durante los meses cálidos y desovando cuando la temperatura comienza a disminuir, con mínima o nula actividad reproductiva durante el invierno (diciembre a marzo). Este patrón concuerda con el pectínido *Aequipecten tehuelchus* del Golfo de San Matías, Argentina (Narvarte 2001). En este sentido, Villalaz (1994) menciona que la temperatura probablemente tiene mayor influencia sobre la reproducción en bivalvos de zonas templadas que en bivalvos tropicales, debido a que en el primero las fluctuaciones térmicas son mucho mayores.

Además de los eventos reproductivos generales analizados anteriormente, las observaciones histológicas cualitativas revelan una ligera actividad reproductiva durante los meses fríos de 2001 (enero-marzo), indicado por la presencia de almejas reproductivamente activas en una proporción baja (2.7-6.8%) y por un incremento en el diámetro de los ovocitos. Sin embargo, en este periodo el IGS fue bajo (<7%) como una consecuencia de las altas proporciones de almejas en posdesove (40%) y la presencia de almejas

indiferenciadas (30%). No obstante, durante 2002 la maduración, en este periodo de ligera actividad reproductiva, fue más pronunciado, con una mayor proporción de almejas madurando (3.4%-26.9%) y además, los desoves se extendieron hasta mayo. Este comportamiento se podría atribuir a las anomalías de temperatura ocurridas en 2002, las cuales fueron mayores que en 2001, lo que refuerza la idea de la influencia de la temperatura sobre el ciclo gametogénico de *N. subnodosus*. En este sentido, Jaramillo y Navarro (1995) sugieren que el desove puede ser inducido por una combinación de factores internos y ambientales, cuya interacción puede variar estacionalmente, produciendo variaciones anuales en inicio e intensidad de los desoves. Por otro lado, Brousseau (1987) menciona que es posible que algunas especies puedan iniciar un desove facultativo si las condiciones ambientales son favorables. Un menor desove anticipado es común en otras especies tales como *Mya arenaria* (Brousseau 1987), *Pecten maximus*, *P. magellanicus* y en especies del género *Chlamys* (Thompson 1977). De acuerdo con los resultados, se asume que *N. subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre presentó un desove facultativo ambos años. Sin embargo, es importante resaltar que todas las gónadas en regresión (estadio de reabsorción) se encontraron en el periodo de desoves facultativos de 2002 (enero a mayo) cuando se presentaron temperaturas del agua más elevadas.

En este sentido, se ha comprobado que un estrés térmico inhibe la liberación de ovocitos en *P. maxima* (Rose et al. 1990). Así, la lisis masiva de gametos puede ser causada, entre otros factores, por condiciones ambientales desfavorables, deteniendo así un ciclo gametogénico que en condiciones favorables podría finalizar con el desove (Motavkine y Varaksine 1983, Dorange y Le Pennec 1989). Por lo tanto, este estudio muestra que *N. subnodosus* es potencialmente capaz de desovar a lo largo del año si las

condiciones ambientales son favorables, característica biológica que la hace más atractiva para el desarrollo de su cultivo, ya que hace factible una producción continua de semilla.

Como se dijo anteriormente, se sabe que los cambios de temperatura, salinidad o fotoperiodo pueden inducir el desove en los bivalvos (Mann 1979, Lubet et al. 1987); Sin embargo, se sabe que la producción de gametos en los bivalvos está también influenciada (visto desde un contexto estacional) por la disponibilidad de alimento (Bayne 1976, MacDonald y Thompson 1985, Jaramillo et al. 1993). Se ha sugerido que el desove de algunos pectínidos puede ser disparado por cambios en la temperatura (Luna González et al. 2000) o por explosiones fitoplanctónicas (DiSalvo et al. 1984, Villalaz 1994, Jaramillo et al. 1993, Arsenault y Himmelman 1998). En este sentido, Starr et al. (1990) demostraron que los niveles de fitoplancton durante la explosión podrían ser suficientes para inducir el desove en *Strongylocentrotus droebachiensis* y *Mytilus edulis*. Asimismo, Davies y Payne (1984) sugirieron que las explosiones fitoplanctónicas traen consigo un incremento sustancial de carbono y nitrógeno orgánico fresco, los cuales pueden tener un efecto estimulante sobre el crecimiento y la reproducción de los animales bentónicos. En *N. subnodosus* de la laguna Ojo de Liebre, el inicio del periodo de desove principal (septiembre-octubre) coincide con las concentraciones de clorofila *a* más altas (1.2 mg/L). Por ello, se podría sugerir que el desove de *N. subnodosus* en esta localidad es disparado más por la abundancia de fitoplancton que por la temperatura, probablemente como una estrategia para asegurar el suministro de alimento para las larvas (Newell et al. 1982). En este sentido, Wolf (1988) sugiere que las altas temperaturas, aunque favorecen la maduración y el desove, pueden ser menos críticas para un desove satisfactorio que la disponibilidad de alimento. Sin embargo, con los resultados del presente estudio es difícil

separar la influencia relativa de la temperatura y de la disponibilidad de alimento, pero probablemente ambos factores juegan un papel muy importante. Es necesario, entonces, realizar estudios de laboratorio para confirmar el papel que juega cada una de estas variables por separado y en conjunto sobre el desove de esta especie.

Finalmente, debido a que la relación de la salinidad con los ciclos reproductivos no ha sido suficientemente estudiada (Barber y Blake 1991), su influencia aún no es clara. En el presente estudio la salinidad fue relativamente constante durante el primer año; de estudio, sin embargo, durante el segundo año presentó una variación estacional. No obstante, el ciclo reproductivo de *N. subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre no parece estar influenciado por la variación de la salinidad ya que no se encontró una correlación con dicha variable. En contraste, en otras especies, como *Ruditapes decussatus*, se ha visto que la variación de inicio de la proliferación de la gónada se debe a las fluctuaciones de salinidad interanuales (Shafee y Daoudi 1991). También se ha reportado que los desoves de *A. ventricosus*, aunque su ciclo reproductivo no muestra una clara relación con la salinidad, coinciden con valores mínimos y máximos de dicha variable en la rada del puerto de Pichilingue, B.C.S. (Luna-González et al. 2000).

A nivel de laboratorio, se ha comprobado que el control de la salinidad en sistemas de acondicionamiento gonádico es crítico, ya que la actividad metabólica de los animales se puede ver afectada por valores extremos, lo cual puede resultar en una disminución progresiva del intervalo de desarrollo gonádico (Muranaka y Lannan 1984, Utting 1993). Sastry (1979) ha sugerido que los cambios en la salinidad afectan la actividad del ganglio cerebral de *Mytilus edulis* y menciona también que las bajas salinidades y choques eléctricos estimulan el vaciado de neurosecreciones en el ganglio visceral de *Crassostrea*

virginica y su efecto es la inhibición del desove. Es probable que variaciones de salinidad más importantes que las registradas en la localidad del muestreo sí puedan afectar el ciclo reproductivo de *N. subnodosus*, aunque esto estaría por analizarse ya sea en condiciones de laboratorio o bien en otras localidades de la laguna Ojo de Liebre donde la variación de salinidad es mayor, ya sea por ser zonas someras o por la propia actividad antropogénica (descargas de salmuera por la compañía salinera en ciertas zonas de la laguna).

No hay datos disponibles para *N. subnodosus* con respecto a la longitud de primera madurez (calculada como aquella en la cual el 50% de los organismos se encuentran con actividad reproductiva). En el presente estudio, los resultados indican que los individuos de esta especie alcanzan su primera madurez a una longitud de la concha de 135 mm. Sin embargo, las observaciones histológicas muestran que algunos individuos de *N. subnodosus* están sexualmente maduros o con desarrollo incipiente de sus gónadas con 51 mm de longitud de la concha. García-Domínguez et al. (1992) reportan que esta especie crece, en cultivo, 0.21 mm de altura de la concha por día en la misma localidad. Esto muestra que esta especie comienza a madurar sexualmente aproximadamente a los ocho meses de edad, en la laguna Ojo de Liebre.

Adicionalmente, en estudios realizados bajo condiciones de cultivo en el litoral de Baja California Sur, México (Fig. 31), se han reportado las tallas y edades a las cuales se presentan los primeros organismos maduros y con desarrollo incipiente de sus gónadas. Racotta et al. (2003) reportan, en un estudio realizado en Bahía Magdalena, B. C. S., México (una localidad ubicada a una distancia de cerca de 472 km hacia el sur de la laguna Ojo de Liebre), ejemplares con desarrollo incipiente de sus gonadas de 55 mm de longitud (nueve meses de edad) y ejemplares maduros a los 10 meses de edad (62 mm de longitud).

Asimismo, en un estudio en la laguna Guerrero Negro, B.C.S., México (localidad adyacente a la laguna Ojo de Liebre), se encontraron gónadas maduras, a los 12 meses de edad y con una talla entre 54 mm y 58 mm de longitud, con el primer desove en septiembre (Pérez-De León et al. 2005). Sin embargo, en este mismo estudio se observó un desarrollo incipiente de las gónadas, en abril, a una talla de 50 mm de longitud, que corresponde a una edad de nueve meses. Por otra parte, en un estudio realizado en Bahía Juncalito, B.C.S., México (localidad ubicada dentro del Golfo de California), Villalejo-Fuerte et al. (2004) reportaron que los juveniles de *N. subnodosus* comienzan a desarrollar la gónada al año y cuatro meses de edad, con 57 mm de altura, y se observaron gónadas maduras en junio-julio, cuando los organismos tenían una talla de 68 mm-72 mm de altura (18-19 meses de edad).

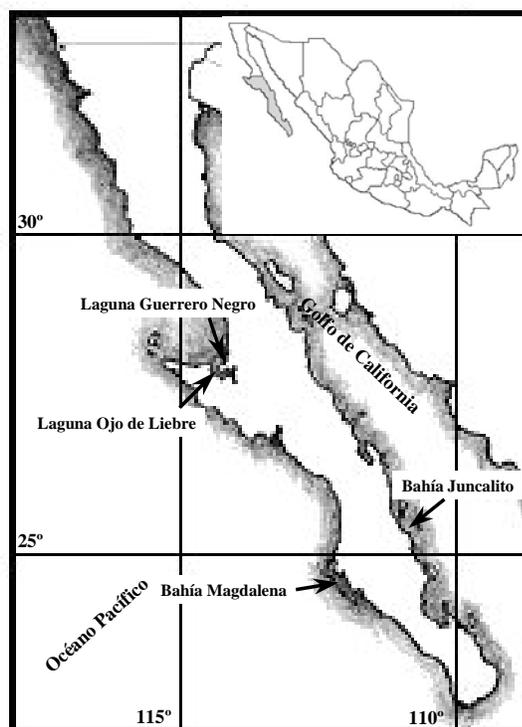


Figura 31. Localización de las áreas de estudios de crecimiento y reproducción de *N. subnodosus* en condiciones de cultivo en el litoral de Baja California Sur, México.

Estas diferencias en el inicio de desarrollo y la madurez de la gónada de juveniles de *N. subnodosus* entre una localidad y otra podrían explicarse, en principio, por los distintos ambientes de cada sitio, ya que es un factor que sin duda es importante en la biología de las especies. Sin embargo, otra razón puede ser la diferencia en la fecha de siembra de las semillas. En el trabajo de Villalejo-Fuerte et al. (2004), las semillas de *N. subnodosus* fueron sembradas en febrero, mientras que en los estudios llevados a cabo por Pérez-De León et al. (2005) y Racotta et al. (2003) las semillas fueron sembradas en agosto y noviembre respectivamente. Como se mencionó al principio, y derivado de los resultados de este trabajo, en condiciones naturales los juveniles de *N. subnodosus* comienzan a desarrollar su gónada a partir de abril, cuando la temperatura del agua alcanza 18 °C, de tal manera que cuando las semillas sembradas en Bahía Juncalito tenían la talla necesaria para iniciar el desarrollo, las condiciones ambientales (sobre todo temperatura) no eran probablemente las más propicias. Esto posiblemente ocasionó un retraso de la maduración en esta población hasta el siguiente año.

De acuerdo con la información disponible sobre este tópico, considerando que *N. subnodosus* alcanza tallas grandes (218 mm de longitud), podemos asumir que es reproductivamente precoz con un desarrollo inicial de sus gónadas antes del año de edad, al igual que otros pectínidos como *P. maximus* (Acosta y Román 1994), *A. ventricosus* (Cruz et al. 2000), *Aequipecten opercularis*, *Chlamys varia*, *A. papyraceum* (Román et al. 2001a), entre otros.

2. CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES

A fin de relacionar el ciclo de almacenamiento y utilización de la energía con el proceso reproductivo de *N. subnodosus*, este se dividió en cuatro periodos generales: a) periodo de reposo, desde diciembre a marzo (con una pequeña actividad reproductiva en febrero-marzo); b) periodo de inicio de actividad reproductiva, desde abril a mayo; c) periodo de máxima madurez, desde junio a septiembre; y d) periodo de desove desde septiembre a noviembre.

Las correlaciones positivas del IGS con todos los componentes analizados en la porción del ovario y los carbohidratos en los testículos, reflejan su estrecha relación de estos nutrientes con la actividad reproductiva. En relación con el contenido de proteínas en ovarios de pectínidos se han observado dos patrones. Algunos estudios muestran una acumulación importante de proteínas en las gónadas durante el proceso de maduración (Barber y Blake 1981, Epp et al. 1988), mientras que otros reportan que los niveles de proteínas en el tejido gonádico no se incrementan durante la gametogénesis (Thompson 1977, Couturier y Newkirk 1991, Pazos et al. 1996, Racotta et al. 1998, 2003, Ruíz-Verdugo et al. 2001). Sin embargo, probablemente estos patrones no son una estrategia específica de especie, debido a que *N. subnodosus* mostró ambos patrones dependiendo de la localidad (Racotta et al. 2003 vs. el presente estudio). En la porción del testículo, se encontró una variación diferente en el contenido de proteínas, ya que éste disminuye de acuerdo con el proceso de maduración en este estudio. En otros pectínidos hermafroditas funcionales se han obtenido resultados contrastantes. En *P. maximus*, el contenido de proteínas de las porciones testicular y ovárica fueron muy similares (Lubet et al. 1987), mientras que en *Argopecten purpuratus* los niveles de proteínas fueron más altos en la

porción de gónada de hembra que en la de machos en organismos maduros (Martínez 1991). Una posible explicación de los resultados del presente trabajo es que las proteínas fueron transferidas desde la porción testicular a la porción del ovario durante la maduración y acumuladas como vitelo. No obstante, se necesita realizar más trabajos en bivalvos hermafroditas funcionales para probar esta hipótesis.

A pesar de que estudios previos en pectínidos no han reportado un incremento en los niveles de carbohidratos en las gónadas asociados con la actividad reproductiva (Barber y Blake 1981, Couturier y Newkirk 1991, Martínez 1991, Pazos et al. 1996), mis resultados indican un incremento significativo durante todo el proceso de maduración y una disminución en el periodo de desove. Esto sugiere que los carbohidratos pueden ser usados como una fuente inmediata de energía, en las gónadas en desarrollo, disponible para el desove (Racotta et al. 1998, Ruíz-Verdugo et al. 2001, Racotta et al. 2003). Otra alternativa es que los carbohidratos sean usados como precursores para la síntesis de lípidos durante la formación de gametos, lo cual ha sido descrito en varios moluscos (Gabbott 1975, Lubet 1976, Barber y Blake 1985b). Por otro lado, el incremento de carbohidratos en los testículos sugiere que pueden ser usados como una fuente de energía para la motilidad de los espermatozoides, tal como sucede en mamíferos (Williams y Ford 2001, Browne et al. 2002, O'Flaherty et al. 2002).

La acumulación de lípidos totales y acilglicéridos en la porción del ovario, obtenida en este trabajo, es un proceso bien documentado en la maduración gonadal de almejas (Barber y Blake 1991, Couturier y Newkirk 1991, Martínez 1991, Pazos et al. 1997, Racotta et al. 2003). Estas reservas son almacenadas en ovocitos que están madurando y al ser estos desovados, pueden ser usadas subsecuentemente por las larvas como una fuente de

energía durante los primeros estadios de vida para el crecimiento y la metamorfosis (Holland 1978, Barber y Blake 1991, Couturier y Newkirk 1991). De hecho, se ha reportado que los huevos con mayores niveles de lípidos, particularmente acilglicéridos, producen larvas con mayor probabilidad de supervivencia (Holland 1978, Fraser 1989). Lo anterior contrasta con la acumulación de carbohidratos en bivalvos durante la época no reproductiva (Barber y Blake 1981, Couturier y Newkirk 1991, Martínez 1991, Pazos et al. 1996), dado que los carbohidratos presentan la ventaja de ser más fácilmente oxidables, incluso cuando el organismo se encuentra en ambientes anaerobios. Los lípidos, por el contrario, requieren oxígeno para producir energía, pero presentan la ventaja de acumularse en forma anhidra y estar más reducidos que los carbohidratos, por lo que proporcionan más energía por gramo de peso (Prosser 1991).

En contraste con la acumulación generalizada de lípidos en el ovario durante la maduración, los niveles de acilglicéridos en los testículos disminuyen significativamente en paralelo con el proceso de maduración y su concentración se correlaciona negativamente con el IGS. Como en las proteínas, los acilglicéridos pueden ser transferidos desde la porción del testículo a la porción del ovario, durante el proceso de maduración, para la acumulación de vitelo en los ovocitos. En *P. magellanicus* (Thompson 1977, Robinson et al. 1981, Couturier y Newkirk 1991), *Chlamys septemradiata* (Ansell 1974) y *A. purpuratus* (Martínez 1991), el contenido de lípidos en los ovarios fue más alto que en la porción testicular en organismos maduros.

Se sabe que la glándula digestiva de los moluscos es responsable de almacenar y transferir nutrientes del alimento asimilado hacia otros tejidos del cuerpo, y que el inicio de la fase de crecimiento de los ovocitos depende de la acumulación y transferencia de dichos

nutrientes desde la glándula digestiva a la gónada (Sastry y Blake 1971, Gabbott y Bayne 1973, Vassallo 1973, Barber y Blake 1983, Pazos et al. 1997, Lodeiros et al. 2001). Las variaciones de las concentraciones de lípidos, acilglicéridos y proteínas, observadas en este estudio durante la maduración gonadal, concuerdan con esta transferencia de nutrientes a la gónada para la maduración de *N. subnodosus*. La rápida disminución del contenido de proteínas entre marzo y mayo (fase de inicio de desarrollo de los ovocitos) podría indicar que este sustrato puede estar siendo transferido a la gónada y usado para propósitos estructurales durante la diferenciación de los ovocitos. Por otro lado, la disminución de los lípidos y acilglicéridos entre julio y octubre en la glándula digestiva indica que son usados para la formación de vitelo.

Los carbohidratos tienden a incrementarse ligeramente en la glándula digestiva, a pesar del desarrollo de las gónadas, sin embargo, se observó que durante marzo, junio y octubre ocurre una disminución de este sustrato, sugiriendo así que este órgano transfiere carbohidratos a la gónada al inicio del desarrollo de los ovocitos, durante el inicio de la fase de maduración de los ovocitos y durante el desove. En contraste con la aparente movilización de proteínas, lípidos y carbohidratos, Racotta et al. (2003) no obtienen cambios de estos sustratos en la glándula digestiva de *N. subnodosus* en Bahía Magdalena, durante el desarrollo de la gónada.

El almacenaje y movilización de sustratos metabólicos desde el músculo aductor a la gónada durante la gametogénesis han sido reportados en varios bivalvos, particularmente en pectínidos tales como *A. irradians* (Barber y Blake 1981, Epp et al. 1988), *Chlamys opercularis* (Taylor y Venn 1979), *P. maximus* (Comely 1974), *A. ventricosus* (Racotta et al. 1998), *A. purpuratus* (Martínez 1991), *P. magellanicus* (Couturier y Newkirk 1991,

Faveris y Lubet 1991) y *N. subnodosus* (Racotta et al. 2003). Los resultados de este trabajo concuerdan con los de las especies previas y con los de esta misma especie (Racotta et al. 2003) ya que la disminución de proteínas observada en el músculo aductor desde marzo a agosto sugiere que las almejas mano de león usan esta reserva para sostener el proceso de gametogénesis desde el inicio. Sin embargo, contrastan con los reportados por Barber y Blake (1981, 1985a) y Brokordt et al. (2000), quienes sugieren que las reservas de proteínas son usadas solamente para satisfacer el costo de mantenimiento durante la maduración final y el desove en las especies.

Por otro lado, los carbohidratos del músculo se incrementan desde enero a junio, cuando inicia el crecimiento de los ovocitos, pero las concentraciones disminuyen significativamente durante la fase final de maduración (julio a octubre), y durante el desove (septiembre a noviembre). Por lo anterior, es probable que *N. subnodosus* en laguna Ojo de Liebre usa los carbohidratos almacenados en el músculo para ayudar a satisfacer las necesidades energéticas de la maduración final y el desove.

La importancia relativa de las reservas de proteínas y carbohidratos del músculo aductor para satisfacer las demandas de energía durante la reproducción en almejas es controversial. En algunos pectínidos, las proteínas del músculo aductor aparecen como la principal reserva de energía, la cual satisface la demanda durante la gametogénesis (Barber y Blake 1985b, Epp et al. 1988, Couturier y Newkirk 1991, Faveris y Lubet 1991, Pazos et al. 1997, Racotta et al. 1998, Racotta et al. 2003). En otras especies, la demanda de energía durante la gametogénesis es cubierta principalmente por el glucógeno del músculo aductor (Comely 1974, Taylor y Venn 1979, Barber y Blake 1981, Robinson et al. 1981). En este sentido, el presente estudio indica que durante la maduración gonádica temprana las

proteínas de este tejido aportan 2.33 kJ, mientras que los carbohidratos incrementan su ganancia calórica a 1.41 kJ, por otro lado, durante la máxima madurez y durante el desove el aporte de energía es a partir de los carbohidratos (0.91 kJ), por lo que cada compuesto bioquímico es usado en tiempos distintos en relación al ciclo de maduración de *N. subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre (Fig. 32).

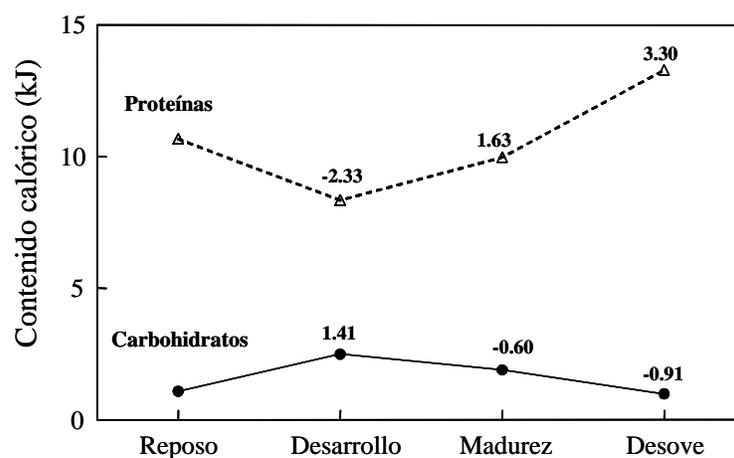


Figura 32. Contenido calórico en los componentes bioquímicos del músculo aductor de *N. subnodosus* por periodo reproductivo en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. Los valores sobre los marcadores indican la pérdida o ganancia calórica en relación con el periodo anterior (Valores obtenidos con los factores de conversión usados por Brokordt y Guderley 2004).

El manto como órgano de almacenamiento y su relación con la gametogénesis ha sido observado en mejillones (Gabbott 1975, Bayne et al. 1982, Mathieu y Lubet 1993) y almejas (Lodeiros et al. 2001). En el presente estudio, una disminución de las proteínas del manto durante el inicio del desarrollo gonadal (marzo-mayo), así como una disminución de los carbohidratos del manto durante la maduración final y desove (junio-noviembre),

pueden ser consideradas como evidencia de que la almeja mano de león almacena nutrientes en este tejido para ser transferidos a la gónada durante la maduración.

El cambio estacional en la composición bioquímica de los tejidos somáticos de la almeja mano de león *N. subnodosus* en esta localidad indica un claro ciclo de almacenamiento y utilización de energía, fuertemente relacionado con la actividad reproductiva, como es común en otros pectínidos (Gabbott 1975, Barber y Blake 1991, Mathieu y Lubet 1993). Esto es explicado adicionalmente, por las correlaciones negativas significativas entre varios componentes bioquímicos de los tejidos y el IGS, así como por las correlaciones negativas significativas de todos los índices somáticos con el IGS. Las relaciones entre los índices de los órganos y el desarrollo de la gónada han sido reportadas como un indicador de los patrones de almacenaje y utilización de energía (Barber y Blake 1981, 1983, Villalejo-Fuerte y Ceballos-Vázquez 1996, Barrios-Ruíz 1997).

Por otro lado, los esteroides aunque no tienen una función energética, se sabe que son esenciales para las diversas funciones fisiológicas de los moluscos (Teshima 1982, Soudant et al. 1998). Dada la escasa o ausente habilidad en bivalvos para sintetizar colesterol *de novo* o bioconvertir otros esteroides (Teshima 1982, Napolitano et al. 1993, Kanazawa 2001), el aporte de colesterol debe provenir de la dieta. Sin embargo, los resultados del presente trabajo y otros (Palacios et al. en preparación) sugieren que el colesterol presente en la dieta aun siendo mayoritario, no fue suficiente para cubrir las necesidades del organismo, dada la presencia en altas concentraciones de otros esteroides. Soudant et al. (2000) mencionan que en *Pecten maximus* puede ocurrir una bioconversión, aunque a una baja proporción, de brasicasterol, campesterol o 24-metilencolesterol en colesterol cuando éste es insuficiente. Sin embargo, esto no pareció haberse presentado, dado que al menos

para el brasicasterol y el 24-metilencolesterol, su proporción en el ovario es más alta que en el seston. En el caso particular del 24-metilencolesterol este no estuvo presente en todos los meses en el seston. Soudant et al. (1996) reportaron que cuando el 24-metilencolesterol y el dehidrosterol no se encuentran en la dieta o se encuentran en proporciones variables, su contenido es relativamente constante en la gónada, por lo que concluyen que estos esteroides pueden tener una función particular y su alto contenido en el ovario puede deberse a una transferencia selectiva desde otros tejidos, provenir de la flora intestinal, o a una limitada bioconversión. En este sentido, Tamura et al. (1964 citado por Idler y Wiseman 1972) mencionan que *Crassostrea virginica* fue aparentemente capaz de sintetizar colesterol y convertirlo a 24-metilencolesterol. En el presente trabajo, no se separaron esteroides libres y esterificados, pero en un trabajo realizado en mano de león pero cultivada en Bahía Magdalena, se observó que la mayoría de los esteroides estaban en forma de esteroides libres (Palacios et al., en preparación). El colesterol libre forma parte de membranas celulares donde incrementa la rigidez (Nes 1973). En algunos estudios se ha encontrado que mientras que el colesterol, dada su estructura es el que mejor se adapta a una membrana rígida (Ohvo-Rekilä et al. 2002), también es factible que se incorporen a la membrana celular otros esteroides, si la disponibilidad de colesterol no es suficiente y si los demás esteroides no pueden ser convertidos en colesterol (Nes 1973). Como consecuencia, se propone que en la mano de león, algunos fitoesteroides podrían sustituir parcialmente al colesterol en algunas de sus funciones, tales como la de proporcionar rigidez en las membranas celulares (Arellano-Martínez et al. en prensa, Palacios et al. en preparación).

Los resultados del análisis de esteroides en la porción ovárica mostraron que hubo un incremento de estos en relación con la madurez gonádica, relacionado directamente con el

incremento observado en la concentración de lípidos totales. Cabe destacar que el colesterol fue el que presentó las concentraciones más altas en relación con los esteroides totales identificados, pero los demás esteroides también presentaron una acumulación en el ovario en relación con la madurez gonádica. Lo anterior sugiere que todos los esteroides juegan un papel importante durante las primeras fases del desarrollo larval de *N. subnodosus*. Cuando los esteroides fueron separados en libres y esterificados en almeja mano de león cultivada en Bahía Magdalena, se observó que el principal esteroide esterificado en la mayoría de los tejidos fue el colesterol. Dado que los esteroides libres tienen una función estructural en las membranas de los ovocitos, mientras que los esteroides esterificados son usados como reservas, ellos concluyeron que el colesterol era el principal esteroide transferido a los huevos (Palacios et al. en preparación). En *P. maximus*, los esteroides esterificados de los huevos son usados totalmente durante la fase endotrófica y la fase mixotrófica (cambio nutricional) del desarrollo de la larva, posiblemente para la construcción de membranas durante la embriogénesis (Soudant et al. 1998).

Los esteroides fueron acumulados en la porción del testículo, aunque en menor grado que en la porción ovárica y también presenta cierta variación relacionada con la madurez gonádica, con concentraciones relativamente altas de algunos esteroides en los meses de máxima madurez y desove (agosto y noviembre) y concentraciones menores en el periodo de inactividad reproductiva (febrero). Dado que en el testículo, a diferencia del ovario, no se acumulan compuestos lipídicos para ser transferidos a los huevos, esto indica una función estructural de algunos esteroides en la membrana celular del espermatozoide. El colesterol también fue mayoritario en la glándula digestiva y su concentración, así como la de los otros esteroides, fue mayor en febrero y mayo, lo que corresponde a periodos de inactividad

reproductiva y desarrollo gonádico, respectivamente. Estas altas concentraciones podrían ser consecuencia de la abundancia de alimento que se observó en marzo a partir de distintos indicadores (mayor porcentaje de seston orgánico, menor razón SI/SO, mayor índice alimenticio y elevada concentración de clorofila *a*) aunque es posible que otro tipo de alimento (bacterias, detrito, etc.) haya presentado una variación más concordante con la concentración de esteroides en la glándula digestiva. En este sentido, es posible que la mayor parte de esteroides acumulados en febrero o mayo sean procesados/esterificados en la glándula digestiva para ser transportados posteriormente a otros tejidos conforme se necesitan (Arellano-Martínez et al. en prensa, Palacios et al. en preparación). Este sería el caso en agosto y noviembre en donde los niveles de todos los esteroides fueron menores en la glándula digestiva muy probablemente para satisfacer las necesidades de éstos en la gónada durante la época de madurez gonádica, al igual que lo observado para los lípidos totales. En noviembre, los niveles aún no se reponen a pesar de representar un periodo de cierta abundancia de alimento.

El músculo y el manto se caracterizan por contener una mínima porción (cerca de 1%) de lípidos, los cuales no presentan variación estacional, o si la presentan es casi imperceptible (Sidwell et al. 1973, Exler y Weihrauch 1977, Napolitano et al. 1992, Palacios et al. en preparación). En este trabajo, aunque no se llevó a cabo un análisis de lípidos totales, si se realizó un análisis de esteroides en estos tejidos. Los resultados indican que todos los esteroides analizados están presentes en estos tejidos. A pesar de que el colesterol nuevamente fue el mayoritario, la proporción relativa de esteroides adicionales al colesterol (e.g. dehidrosterol y brasicasterol) en músculo y manto podría indicar que no hay una selección y transferencia específica de colesterol a otros tejidos, incluso si estos no

tienen un crecimiento rápido a diferencia de los órganos reproductivos (Palacios et al. en preparación). A excepción de niveles mayores de colesterol y brasicasterol en noviembre y febrero en el músculo, no se observaron diferencias significativas de la mayoría de los esteroides entre los meses analizados.

El presente estudio muestra que la maduración gonádica de *N. subnodosus*, en la localidad de la laguna Ojo de Liebre, recae sobre reservas almacenadas previamente, tanto en términos de composición bioquímica general como de algunos componentes estructurales como los esteroides. Aunque sería importante analizar la dinámica de otros componentes bioquímicos esenciales, como ácidos grasos y aminoácidos, los resultados indican que la especie tiene un comportamiento de tipo conservativo (*sensu* Bayne 1976). En contraste, los resultados obtenidos por Racotta et al. (2003) para la misma especie, en una localidad más al sur (Bahía Magdalena), indican que la actividad reproductiva depende minimamente de las reservas previamente almacenadas, mostrando un comportamiento oportunista (*sensu* Bayne 1976). En este sentido, Bahía Magdalena es considerada una laguna eutrófica con alta productividad primaria (Gómez-Gutiérrez et al. 2001) mientras que los resultados del presente trabajo muestran que la laguna Ojo de Liebre tiene una baja disponibilidad de fitoplancton (máximo de 1.2 µg/L clorofila *a*) durante todo el año, lo cual concuerda con trabajos previos (Millán et al. 1987; Delgadillo-Hinojosa et al. 2002). Adicionalmente, los valores del índice alimenticio (IA) observados en este trabajo (máximo 17%) caen en el intervalo correspondiente a una baja calidad nutricional del alimento disponible para organismos filtradores. Sitios considerados como ambientes nutricionalmente diluidos tienen valores de IA entre 8% y 11% (Soniati et al. 1984, Luna-

González et al. 2000), mientras que sitios con un ambiente nutricionalmente rico tienen valores de IA tan altos como 55% (Navarro y Thompson 1995).

Así, la diferencia en la cantidad de alimento disponible entre las localidades puede explicar los contrastantes resultados entre este trabajo y el estudio previo de Racotta et al. (2003). Por lo tanto, la estrategia reproductiva de *N. subnodosus* puede ser considerada como una adaptación a la disponibilidad de alimento en un ambiente particular. Se sabe que ambas estrategias pueden ser adoptadas por la misma especie para sostener la gametogénesis, en función de la disponibilidad de alimento en una localidad específica, la cual se asume que depende de las variables ambientales que influyen en la productividad primaria (Rodhouse et al. 1984, Barber y Blake 1991, Thompson y McDonald 1991, Luna-González et al. 2000). Un cambio similar entre ambas estrategias ha sido reportado para *Mytilus edulis* (Rodhouse et al. 1984), *P. maximus* (Pazos et al. 1997) y *A. ventricosus* (Luna-González et al. 2000); las cuales usan el alimento disponible en el ambiente, más que las reservas, para la maduración gonadal cuando el alimento es abundante, pero usan las reservas del músculo cuando la abundancia de alimento es pobre.

Por otro lado, a pesar de la aparente baja cantidad y calidad de alimento en la zona, (medida en términos de clorofila *a*), también es claro que esta especie se reproduce y crece de una manera exitosa en ese sitio. Una explicación parcial, ya discutida, es el bien establecido ciclo de almacenamiento-utilización de energía y de componentes estructurales como los esteroides. Sin embargo, es importante considerar que el análisis de clorofila *a* estima únicamente el alimento de origen fitoplanctónico, dejando de lado un componente muy importante, las partículas no fotosintéticas como bacterias, detrito y zooplancton. En este sentido, el análisis de seston ofrece mayor información. En principio, si se comparan

los porcentajes de seston orgánico e inorgánico, se observa que son muy similares e incluso en el mes de marzo y agosto el porcentaje de seston orgánico fue mayor (58.6% y 55.3% respectivamente) al del seston inorgánico, lo cual indica que el alimento potencial (seston orgánico) disponible es abundante.

Por otro lado, se considera que un ambiente es diluido desde el punto de vista del alimento disponible cuando la razón SI/SO es igual o mayor a 4.0, esto es cuando el seston total contiene más del 80% de seston inorgánico (Vahl 1980). En este estudio, se encontraron valores de la razón SI/SO menores de 2.2, lo cual indica que la laguna Ojo de Liebre no es un ambiente diluido en SO. Por lo anterior, es muy probable que el seston orgánico no fitoplanctónico esté contribuyendo en gran medida a la alimentación de *N. subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre. Por otro lado, el análisis de esteroides indica que existe una gran variedad de estos componentes en el seston, los cuales son incorporados para satisfacer las demandas fisiológicas de los organismos filtroalimentadores. El origen de estos esteroides no puede ser precisado con los resultados del presente trabajo dado que hubiera sido necesario determinar las diferentes fracciones del seston (fitoplancton, zooplancton, bacterias etc.), así como de otras posibles fuentes de alimento y de la flora intestinal; sin embargo, hay un estudio detallado de la composición fitoplanctónica en el área de estudio y en él determinan que las diatomeas son las más frecuentes (Millán et al. 1987), por lo que es probable que sean la fuente de dichos esteroides (véase anexo I). En este sentido, Tsitsa et al. (1993) encontraron que los principales esteroides que contienen las especies de *Chaetoceros* (una de las diatomeas reportadas en la laguna Ojo de Liebre) son el colesterol y sus derivados 24-metilcolesterol, 24-metilcolesterol y 24-etilcolesterol.

También se ha encontrado que algunas especies como *Cocinodiscus*, *Rhizosolenia*, *Skeletonema* y *Thalassiosira* contienen gran cantidad de esteroides, como el brasicasterol (Shine et al. 2003). Por lo anterior, es posible que estas especies estén contribuyendo a satisfacer las demandas de estos esteroides en *N. subnodosus*. Por otro lado, se ha reportado también que las especies de dinoflagelados contienen una mezcla compleja de esteroides, en la que el 50% lo componen dos esteroides entre los que se encuentra el colesterol (Withers 1983) y se sabe que este grupo de organismos contribuyen a la alimentación de muchos invertebrados (Withers 1983).

En este sentido, a pesar de que se considera que el fitoplancton es la principal fuente de alimento de los organismos filtradores (Shumway et al 1987, Grand y Cranford 1989, Langdon y Newell 1990, Bricelj y Shumway 1991, MacDonald y Ward 1994) ya que contribuye aportando nutrientes esenciales como ácidos grasos, esteroides, aminoácidos esenciales y vitaminas que la mayoría de los invertebrados no pueden sintetizar *de novo* (Phillips 1984), se ha visto que algunos pectínidos, al igual que otros grupos de organismos como el ostión *Crassostrea virginica* y el mejillón *Geukensia demissa*, son capaces de presentar hábitos alimenticios muy variados en los que se incluyen bacterias, celulosa proveniente de macroalgas (Shumway et al. 1987, Langdon y Newell 1990), entre otros (véase anexo II), así como pastos marinos (incorporados como detrito) especialmente *Zoostera marina* (Harrison y Mann 1975) y de los que se ha comprobado su contribución en la alimentación de los organismos filtradores (Mikulich y Tsikhon-Lukanina 1981, Langdon y Newell 1990). También se ha visto que *Diplodonta inconspicua* tiene bacterias simbióticas que complementan su nutrición (Clasing et al. 1998).

Adicionalmente, se ha sugerido que algunas especies de pectínidos son capaces de resuspender el sedimento superficial, dando como resultado que ese material esté disponible como alimento cuando la materia orgánica de la columna de agua no es abundante (Stead et al. 2002). Davis y Marshll (1961) mostraron que *Aequipecten irradians* obtiene una considerable cantidad de su alimento mediante este mecanismo. De la misma forma, *Semele solida* utiliza la materia orgánica del sedimento como una alternativa para adquirir la energía necesaria para prolongar su periodo reproductivo (Stead et al. 2002). El detrito contribuye principalmente en el aporte de proteínas y carbohidratos que son generalmente abundantes en el sedimento (Rodhouse et al. 1984).

Por otro lado, se sabe que la morfología y las estrategias alimenticias juegan un papel muy importante para que una especie sea exitosa desde el punto de vista biológico. A diferencia de otros bivalvos, los pectínidos se caracterizan por presentar la cavidad del manto muy espaciosa y branquias grandes adaptadas para la alimentación por filtración, además de generar gran cantidad de mucus que les permite retener mayor cantidad de partículas (Benninger y Le Pennec 1991). López-Sánchez (2003) reportó que, en condiciones de laboratorio, *N. subnodosus* tiene una eficiencia de retención de 80-90% a bajas concentraciones de partículas. Por otro lado, se sabe que a diferencia de otros moluscos, los bivalvos son capaces de generar flujos de agua, ya sea por la movilidad que los caracteriza o por medio de cilios o bombas musculares (Shumway et al. 1987), por lo que son llamados filtradores activos (LaBarbera 1984). Dentro de este grupo de organismos existen los que son capaces de alimentarse de manera continua o los que tienen periodos de alimentación muy bien diferenciados. López-Sánchez (2003) encontró que *N. subnodosus*

es capaz de llevar a cabo su actividad alimenticia de forma continua, al igual que *A. irradians* (Shumway 1991). Otro aspecto importante es que observaciones directas en diferentes fases de marea han comprobado que los pectínidos se orientan con respecto a la dirección de la corriente, lo que les da una ventaja para maximizar la obtención de alimento (Shumway 1991).

De todo lo anterior, podemos asumir que *N. subnodosus* aprovecha su capacidad filtradora y su habilidad para alimentarse de una amplia variedad de fuentes de alimento tanto fitoplanctónico como no-fitoplanctónico, para sostener sus requerimientos metabólicos, lo que favorece su gran éxito reproductivo y de crecimiento en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.

VII. CONCLUSIONES

- La maduración gonádica de *N. subnodosus* en la laguna Ojo de Liebre es lenta y prolongada con un desarrollo sincrónico de sus gametos.
- *N. subnodosus* es sensible a los cambios de temperatura. Se comporta como una especie templada, madurando durante los meses cálidos, desovando cuando la temperatura comienza a disminuir y presentando una mínima actividad reproductiva durante los meses fríos.
- Dado que *N. subnodosus* presento desoves facultativos con diferente intensidad y duración interanual dependiendo de las condiciones ambientales, se asume que esta especie es capaz de reproducirse todo el año si las condiciones ambientales fueran favorables.
- Además de la temperatura, las explosiones fitoplanctónicas también juegan un papel importante como disparador del desove.
- La talla de primera madurez de *N. subnodosus* es 135 mm L. Sin embargo, estos organismos presentan actividad reproductiva a partir de los 51 mm L (8 meses de edad aproximadamente) y considerando que esta especie alcanza tallas grandes (218 mm de longitud), podemos suponer que *N. subnodosus* es reproductivamente precoz con desarrollo inicial de sus gónadas antes del año de edad.
- Los cambios estacionales en la composición bioquímica de los diferentes tejidos indican que en esta localidad *N. subnodosus* presenta un claro ciclo de almacenamiento y utilización de nutrientes relacionado con la actividad reproductiva, comportándose como una especie conservativa.
- Las proteínas y los acilglicéridos pudieran estar siendo transferidos desde la región del testículo hacia la región del ovario durante el proceso de maduración.
- Es posible que *N. subnodosus* adicionalmente este usando la materia orgánica de origen no fitoplanctónico como una manera de ayudar a soportar sus requerimientos fisiológicos.
- Los niveles de esteroides encontrados en diferentes tejidos concuerdan con el ciclo de almacenamiento y utilización de nutrientes entre la glándula digestiva y ovario. Además indican que otros esteroides además del colesterol tienen cierto papel estructural en los tejidos reproductivos y somáticos de *N. subnodosus*. Sin embargo, no fue del todo posible utilizar estos componentes como biomarcadores del alimento consumido (especies de microalgas) debido a la mínima variedad de esteroides observados en el seston.

VIII. RECOMENDACIONES

Es necesario efectuar estudios detallados en condiciones de laboratorio con el fin de establecer de una manera precisa el papel de la temperatura y la cantidad de alimento sobre el desove de esta especie y ver si es capaz de reproducirse de manera continua si las condiciones son adecuadas.

Es necesario llevar a cabo estudios sobre alimentación de esta especie, con el fin de establecer sus hábitos alimenticios y entender el origen de su principal fuente de energía (fitoplanctónico o no fitoplanctónico) que les permite soportar sus requerimientos fisiológicos.

Dada la importancia de los lípidos (esteroles, ácidos grasos, etc.) como un elemento nutricional muy importante para la reproducción de los bivalvos, es necesario llevar a cabo un estudio detallado sobre este componente, tanto en tejidos como en la materia orgánica particulada y macroalgas con técnicas más sensibles que permitan una clara identificación.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Ackman, R. G. y J. Kean-Howie. 1995. Fatty acids in aquaculture: Are ω -3 fatty acids always important. 82-104 pp. *En*: Lim, C. y D. J. Sessa (eds.), Nutritional and utilization. *Technology in Aquaculture. AOCS Press*, Champaign, IL.
- Acosta, C. P. y G. Román. 1994. Growth and reproduction in a southern population of scallop *Pecten maximus*. pp. 119-126. *En*: Bourne, N. F., B. L. Bunting y L. D. Townsend (eds.). *Book of Abstract 9th Int. Pectinid Workshop*, Nanaimo, B.C., Canada. 22-27 April 1993.
- Akaboshi, S. y J. E. Illanes. 1983. Estudio experimental sobre la captación, pre-cultivo y cultivo en ambiente natural de *Chlamys (Argopecten) purpuratus*, Lamarck 1819, en Bahía Tongoy, IV región, Coquimbo, Chile. pp. 233-256. *En*: *Symposium Internacional Avances y Perspectivas de la Acuicultura en Chile*. Universidad del Norte, Coquimbo, Chile, septiembre 1983.
- Alamo, V. y V. Valdivieso. 1987. Lista sistemática de moluscos marinos del Perú. *Boletín Inst. Mar. Perú*. Vol. Extraordinario. 205 pp.
- Allison, E. H. 1994. Seasonal growth models for great scallops (*Pecten maximus* (L.) and queen scallops (*Aequipecten opercularis* (L.)). *J. Shellfish Res.* 13:555-564.
- Ansell, A. 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. *Mar. Biol.* 25:85-99.
- Arellano-Martínez, M., B. P. Ceballos-Vázquez, L. Freitas, C. Lodeiros, E. Palacios, I. S. Racotta, y R. G. Valdez F. García-Domínguez. Reproducción. *En*: Maeda-Martínez, A. N. y C. Lodeiros (eds.), *Biología y Cultivo de los Moluscos Pectínidos del género Nodipecten*. Editorial Limusa. En prensa.
- Arsenault, D. J. y J. H. Himmelman. 1998. Spawning of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica* Müller, 1776) in the northern gulf of St. Lawrence and its relationship to temperature and phytoplankton abundance. *Veliger* 41:180-185.
- Avendaño, M. y M. Le Pennec. 1996. Contribución al conocimiento de la biología reproductiva de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) en Chile. *Estud. Oceanol.* 15:1-10.

-
- Avendaño, M. y M. Le Pennec. 1997. Intraspecific variation in gametogenesis in two populations of the Chilean molluscan bivalves, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). *Aquacult. Res.* 28:175-182.
- Baqueiro, E., J. A. Massó y H. Guajardo. 1982. Distribución y abundancia de moluscos de importancia comercial en Baja California Sur. *Serie de divulgación. CRIP-La Paz. INP* 11:7-32.
- Barber, B. J. y N. J. Blake. 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 5:121-134.
- Barber, B. J. y N. J. Blake. 1983. Growth and reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lamarck) at its southern distributional limit. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 66:247-256.
- Barber, B. J. y N. J. Blake. 1985a. Substrate catabolism related to reproduction in the bay scallop *Argopecten irradians concentricus*, as determined by O/N and RQ physiological indexes. *Mar. Biol.* 87:13-18.
- Barber, B. J. y N. J. Blake. 1985b. Intra-organic biochemical transformations associated with oogenesis in the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say), as indicated by ¹⁴C incorporation. *Biol. Bull. Mar.* 168:39-49.
- Barber, B. J. y N. J. Blake. 1991. Reproductive physiology. Pp. 377-409. *En*: Shumway, S. E. (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Amsterdam: Elsevier.
- Barnes, H. y J. Blackstock.. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovainillin method for 'total' lipids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 12:103-118.
- Barrios-Ruíz, D. 1997. Estudios de crecimiento y alimentación de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus* (Sowerby 1835) en la bahía de La Paz, B. C. S. México. Tesis profesional, Universidad Autónoma de México, Toluca, México.
- Barrios-Ruíz, D., J. Chávez-Villalba y C. Cáceres-Martínez. 2003. Growth of *Nodipecten subnodosus* (Bivalvia: Pectinidae) in La Paz, Bay. *Aquacult. Res.* 34:633-639.
- Bayne, B. L. 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs. Pp. 432-448. *En*: Wiley, M. L. (ed.). *Estuarine Processes*. New York: Academic Press.

-
- Bayne, B. L. y J. Widdows. 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oceologia (Berl.)* 37:137-162.
- Bayne, B. L., R. J. Thompson y J. Widdows. 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. pp. 181-193. *En: Wieser, W. (ed.), Effects of temperature on ectothermic organisms. Berlin-Heidelberg-New York: Spring.*
- Bayne, B. L., A. Bubel, P. A. Gabbott, D. R. Levingston, D. M. Lowe y M. N. Moore. 1982. Glycogen utilization and gametogenesis in *Mytilus edulis* L. *Mar. Biol. Lett* 3:89-105.
- Bayne, B. L. y R. C. Newell. 1983. Physiological energetic of marine molluscs. Pp. 407-515. *En: Wilbur, K. M. y A. S. M. Saleuddin (eds.). The Mollusca. Vol. 4, Physiology, Part 1, Academic Press, London.*
- Bayne, B. L., D. A. Brown, K. Burns, D. R. Dixon, A. Ivanovici, D. R. Livingstone, D. M. Lowe, D. M. Moor, A. R. D. Stebbling y J. Widdows. 1985. 10-16 pp. PRAGER (ed.), *The effects of stress and pollution on marine animals. New York. U. S. A.*
- Benninger, P. G. y M. Le Pennec. 1991. Fundamental anatomy of scallops. Pp. 133-224. *En: Shumway, S. E. (ed.). Scallops: Biology Ecology an Aquaculture. Elsevier Science, New york.*
- Benninger, P. G., M. Le Pennec y Salaun. 1988. New observations of the gills of *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia), and implications for nutrition. I. General anatomy and surface microanatomy. *Mar. Biol.* 98:61-70.
- Berg, J. A. y R. I. Newell. 1986. Temporal and spatial variations in the composition of seston available to the suspension feeder *Crassostrea virginica*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 23:375-386.
- Blake, N. J. y A. N. Sastry. 1979. Neurosecretory regulation of oogenesis in the bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck). pp. 181-190. *En: Naylor, E. y R. G. Hartnoll (eds.). Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals. Pergamon Press, New York.*

-
- Boadas, M. A., O. Nusetti, F. Mundarain, C. Lodeiros y H. E. Guderley. 1997. Seasonal variation in the properties of muscle mitochondria from the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac*. *Mar. Biol.* 128:247-255.
- Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Bioch.* 72:248-253.
- Braley, r. D. 1985. Serotonin-induced spawning in giant clams (Bivalves: Tridacnidae). *Aquaculture* 47:321-325.
- Brand, A. R. 1991. Scallop Ecology: Distribution and Behavior. Pp. 517-584. *En: Shumway, S. E. (ed.), Scallops: Biology and Aquaculture, Developments and aquaculture and fisheries* 21. Elsevier science. 1095 p.
- Brand, A. R., J. D. Paul y J. N. Hoogester. 1980. Spat settlement of the scallop *Chlamys opercularis* (L.) and *Pecten maximus* (L.) on artificial collector. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 60:379-390.
- 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.
- Bricelj, V. M. y S. E. Shumway. 1991. Physiology: Energy acquisition and utilization. Pp. 347-376. *En: Shumway, S. E. (ed.), Scallops: Biology and aquaculture.* Elsevier, Amsterdam.
- Brokordt, K. y H. Guderley. 2004. Energetic requirements during gonad maturation and spawning in scallops: sex differences in *Chlamys islandica* (Müller 1776). *J. Shellfish Res.* 23:25-32.
- Brokordt, K., J. H. Himmelman, O. A. Nusetti y H. Guderley. 2000. Reproductive investment reduces recuperation from exhaustive escape activity in the tropical scallop *Euvola zizac*. *Mar. Biol.* 137:857-865.
- Broom, M. J. y J. Mason. 1978. Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Mar. Biol.* 47:277-285.

-
- Brousseau, D. J. 1987. A comparative study of the reproductive cycle of the soft-shell clam, *Mya arenaria* in Long Island Sound. *J. Shellfish Res.* 6:7-15.
- Brown, D. y R. Guerra. 1980. Recuperación gonadal en Ostión *Chlamys (Argopecten) purpuratus* Lamark 1870 luego de evacuación de gametos (resumen). *Arch. Biol. Med. Exper.* 13:363.
- Brown, D., B. Campos y H. Urban. 2002. Reproductive cycle of the clams *Semele solida* (Gray, 1828) (Demelidae) and *Gari solida* (Gray, 1828) (Psammobiidae) from Chile. *J. Shellfish Res.* 21:627-634.
- Browne, R. K., J. Clulow y M. Mahony. 2002. The effect of saccharides on the post-thaw recovery of cane toad (*Bufo marinus*) spermatozoa. *Cryo Letters* 23:121-128.
- Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal invertebrates of the Gulf of California. Second edition. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 513 p.
- Bullough, W. 1958. Practical Invertebrate Anatomy. Macmillan and Co. LTD. Second edition. 483 p. England.
- Canales, J. 1998. Estudio comparativo del ciclo reproductivo de dos poblaciones de *Aequipecten opercularis* (L.) (Bivalvia: Pectinidae) Tesis de Doctorado, Universidad de Valencia. 222 pp.
- Ceballos-Vázquez, B. P, M. Arellano-Martínez, M. Villalejo-Fuerte y F. García-Domínguez. 2000. Reproductive cycle of the rugose pen shell, *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Mollusca: Bivalvia) from Bahía Concepción, Gulf of California and its relation to temperature and photoperiod. *J. Shellfish Res.* 19:95-99.
- Cerón-Ortiz, A. 2000. Evaluación de tres mezclas de microalgas sobre el crecimiento de la almeja mano de león *Lyropecten (Nodipecten) subnodosus*. Tesis de maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C. 79 pp.
- Chantler, P. D. 1991. The structure and function of scallop adductor muscles. Pp 225-304. *En: Shumway, S. E. (ed.), Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture.* Elsevier, Amsterdam.

-
- Christiansen, H. E. y S. R. Olivier. 1971. Sobre el hermafroditismo de *Chlamys tehuelpcha* d'Orb 1846 (Pelecypoda: Filibranchia: Pectinidae). *An. Soc. Cientif. Argentina* 191:115-127.
- Christieansen, H. E., E. Cabrera y S. R. Brodsky. 1974. Ecología de las poblaciones de vieiras *Chlamys tehuelpcha* (d'Orb 1846) en el golfo de San Matías (Río Negro, Argentina). Estudio histológico del ciclo reproductivo. *Inst. Biol. Marina Mar del Plata*. Contrib. No 225, 17 pp.
- Ciocco, N. F. 1985. Biología y ecología de *Chlamys tehuelpchus* (d'Orbigny) en el golfo San José (Pcia. Del Chubut, República Argentina) (Pelecypoda, Pectinidae). Tesis Doctoral, Univ. Nac. De La Plata. 406 pp.
- Clasing, E. J. M. Navarro, M. A. Lardies y R. A. Stead. 1998. Alimentación suspensivora-detritivora en bivalvos de la infauna: una estrategia dual para optimizar el aprovechamiento de la oferta alimentaria. Informe final proyecto Fondecyt 1951202, 80 pp.
- Coe, W. R. 1945. Development of the reproductive system and variation in sexuality in Pecten and other Pelecypod mollusks. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 36: 673-700.
- Collado, G., C. Betancourt, K. Valderrama, L. Cocas, R. Ramírez, M. González, L. Guzmán y D. Brown. 2000. Ciclo reproductivo de los ostiones *Chlamys vitrea* (King y Broderip, 1831) y *Chlamys patagonica* (King y Broderip, 1831) (Mollusca: Bivalvia) en el extremo sur de Chile. Pp. 99. *En: Memorias del XX Congreso de Ciencias del Mar*. Concepción, Chile.
- Comely, C. A. 1974. Seasonal variations in the flesh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* (L.) in the Clyde Sea Area. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 35:281-295.
- Contreras, F. 1985. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, México DF, 265 pp.
- Couturier, C. Y. 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.*

-
- Cruz, P., C. Rodríguez-Jaramillo y A. M. Ibarra. 2000. Environment and population origin effects on first sexual maturity of catarina scallop, *Argopecten ventricosus* (Sowerby II, 1842). *J. Shellfish Res.* 19:89-93.
- Dao, J. C. 1995. L'Exploitation des pectinides dans la mode. *Book of Abstract 8th Inter. Pectinid Workshop*. May 22-29, 1991.
- Davidson, L. A., M. Lanteigne y M. Niles. 1993. Timing of the gametogenic development and spawning period of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1935: 14 pp.
- Davies, J. M. y R. Payne. 1984. Supply of organic matter to the sediment in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom. *Mar. Biol.* 78:315-324.
- Davis, R. L. y N. Marshall. 1961. The feeding of the bay scallop, *Aequipecten irradians*. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.* 52:25-29.
- Delgadillo-Hinojosa, F. H., S. R. Canino, Z. J. A. Segovia y B. A. Muños. 2002. Dinámica de nutrientes en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. *XIII Congreso Nacional de Oceanografía*, Puerto Vallarta, Jalisco, México p 110.
- Deridovich, II. y O.V. Reunova. 1993. Prostaglandins: Reproduction control in bivalve molluscs. *Comp. Biochem. Physiol.* 104A: 23-27.
- Devauchelle, N. y C. Mingant. 1991. Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquat. Living Resour.* 4:41-51.
- DiSalvo, L. H., E. Alarcón, E. Martínez y E. Uribe. 1984. Progress in mass culture of *Argopecten purpuratus* with notes on its natural history. *Rev. Chilena de Hist. Nat.* 57:33-45.
- Dorange, G. y M. Le Pennec. 1989. Ultrastructural study of oogenesis and oocytic degeneration in *Pecten maximus* from the Bay of St. Brieuc. *Mar. Biol.* 103:339-348.
- Dore, I. 1991. Shellfish: a guide to oysters, mussels, scallops, clams and similar products for the commercials used. Van Nostrand Reinhold New York, 239 pp.
- Dubois, M. K, A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers y F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Anal. Chem.* 28:350-356.

- Duinker, A., C. Saout y Y. M. Paulet. 1999. Effect of photoperiod on conditioning of the great scallop. *Aquacult. Inter.* 7:449-457.
- Dupaul, W. D., J. E. Kirkley y A. C. Schmitzer. 1989. Evidence of semiannual reproductive cycle for the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin), in the Mid-Atlantic region. *J. Shellfish Res.*, 8:173-178.
- Eder, K., A. M. Reichmayr-Lais, M. Kirchgessne. 1992. Simultaneous determination of amounts of major phospholipid classes and their fatty acid composition in erythrocyte membranes using high-performance liquid chromatography and gas chromatography. *J. Chromatogr.* 598:33-42.
- Epp, J., V. M. Bricelj y R. E. Malouf. 1988. Seasonal partitioning and utilization of energy reserves in two age classes of the Bay scallop *Argopecten irradians irradians* (L.) *J. Exp. Mar. Biol.* 121:113-136.
- Exler, J., y J.L. Weihrauch. 1977. Comprehensive evaluation of fatty acid in food. *J. Am. Diet. Assoc.* 71: 518-531.
- FAO. 1999. Estadísticas Mundiales de Pesca. Roma FAO.
- FAO. 2001. Estadísticas Mundiales de Pesca. Roma FAO.
- Faveris, R. y P. Lubet. 1991. Energetic requirements of the reproductive cycle in the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) in Baie de Seine (channel). *En: Shumway, S. E. y P. A. Sandifer, (eds.), An international compendium of scallop biology and culture. World Aquaculture Soc.* Baton, Rouge, LA. pp. 67-73.
- Félix-Pico, E. F., M. T. Ibarra-Cruz, R. E. Merino-Márquez, V. A. Levy-Pérez, F. A. García-Domínguez y R. Morales-Hernández. 1995. Reproductive cycle of *Argopecten circularis* in Magdalena Bay, B.C.S. México. pp. 151-155 *En: IFREMER (Ed.). Book of Abstract 8th International Pectinid Workshop*, Cherbourg (France). May 22-29.
- Félix-Pico, E. F., M. Villalejo-Fuerte, A. Tripp-Quezada y O. Holguín-Quñones. 1999. Growth and survival of *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1835) in suspended culture at the national marine park of Bahía de Loreto, B.C.S. Mexico. *Book of Abstracts 12th International Pectinid Workshop*, Bergen, Norway p 39-40. Strand, Ø (ed.). University of Bergen, Bergen, Norway.

-
- Ferraz-Reyes, E. 1987. Productividad primaria del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*. 26:91-110.
- Folch, J., M. Lees y S. Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue. *J. Biol. Chem.* 226: 497-509.
- Foster-Smith, R. L. 1976. Some mechanisms for the control of pumping activity in bivalves. *Mar. Behav. Phys.* 4:41-60.
- Fraser, A. J. 1989. Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:1868-1873.
- Freas, W. y S. Grollman. 1980. Ionic and osmotic influences on prostaglandin release from the gill tissue of a marine bivalve, *Modiolus dermissus*. *J. Exp. Biol.* 84: 169-185.
- 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. 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. y B. L. Bayne. 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *J. Mar. Biol. Ass.* 53:269-286.
- Gallardo, C. 1989. Patrones de reproducción y ciclo vital en moluscos marinos bénticos; una aproximación ecológico-evolutiva. *Medio Ambiente* 10:25-35.
- García, E., M. A. Jiménez y M. Oliva. 1995. Cambios en el metabolismo lipídico durante la maduración ovárica en *Penaeus notialis*. *Rev. Invest. Mar.* 16: 1-3.
- García, E., G. Parés y L. García. 2000. Efecto de la velocidad de flujo y concentración de alimento sobre el crecimiento de juveniles de la escalopa *Nodipecten subnodosus*. *Ciencias Marinas* 26:621-641.
- García-Domínguez, F. A., P. Castro-Moroyoqui y E. F. Félix-Pico. 1992. Spat settlement and early growth of *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1835) in Laguna Ojo de Liebre, B.C. México, 1989-1990. *Book of Abstracts Triennial Meeting National Shellfisheries Association*, Orlando, Florida. *J. Shellfish Res.* 11:195.

- García-Pámanes, L. E., F. García-Pámanes, G. Chi-Barragan., G. Pares-Sierra, J. García-Pámanes, O. Medina-Hurtado y F. Núñez. 1994. Desarrollo de la tecnología del cultivo de la mano de leon *Lyropecten subnodosus*. *Resúmenes Primer congreso Nacional de Ciencia y Tecnología del Mar*. González-Aguilar, S.A. (ed.). SEP/SEIT, Guaymas, Son. México.
- Garton, D. W. 1984. Relationship between multiple locus heterozygosity and physiological energetics of growth in the estuarine gastropod. *Thais haemastoma*. *Physiol. Zool.* 57:530-543.
- Gaspar-Soria, R., M. S. Pascual y V. H. Fernández-Cartes. 2002. Reproductive cycle of the cholga paleta, *Atrina seminuda* Lamark, 1819 (Bivalvia: Pinnidae) from northern Patagonia, Argentina. *J. Shellfish Res.* 21:479-488.
- Gibbons, M. C. y M. Castagna. 1984. serotonin as an inducer of spawning in six bivalve species. *Aquaculture* 40:189-191.
- Gibbons, M. C., J. G. Goodsell, M. Castagna y R. A. Lutz. 1983. Chemical induction of spawning by serotonin in the ocean quahog *Artica islandica* (Linné). *J. Shellfish Res.* 3:203-205.
- Giese, A. C. 1959. Reproductive cycle of some west coast invertebrates. *En*: Withrow, R. (ed.), Photoperiodism and related phenomena in plant and animals. Washington, D. C.: *American Association of Science*, Publication No. 55, pp. 625-638.
- Giese, A. C. 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusk body. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 7:175-229.
- Giese, A. C. y H. Kanatani. 1987. Maturation and Spawning. Pp. 251-339. *En*: Giese, A. C., S. Pearse y V. B. Pearse (Eds.), *Reproduction in Marine Invertebrates*. Vol. IV. General Aspects: Seeking Unity in Diversity. Palo Alto: Blackwell Scientific.
- Giguere, M., G. Gliche y S. Brulotte. 1994. Reproductive cycle of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin), and the iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Müller), in Iles-de-la-Madeleine, Canada. *J. Shellfish Res.* 13:31-36.
- Gómez-Gutiérrez, J., R. Palomares-García, S. Hernández-Trujillo y A. Carballido-Carranza. 2001. Community structure of zooplankton in the main entrance of Bahía Magdalena, México during 1996. *Rev. Biol. Trop.* 49:545-558.

- González-Anatívia, C. R. 2002. Mercados y comercialización de pectínidos. 451-468 pp
En: Maeda-Martínez, A. N. (ed.), Los Moluscos Pectínidos de Iberoamerica: Ciencia y Desarrollo. Limusa Noriega editores. México.
- González-Ramos, P. García, P. García, B. Chi, P. García y H. Medina. 1997. Larval settlement of the scallop *Lyropecten subnodosus* in downweller. 118-119 pp. *En: Book of Abstracts 11th International Pectinid Workshop, 11-15 April, La Paz, B.C.S., México. 164-165.*
- Grand, J. y P. J. Cranford. 1989. The effect of laboratory diet conditioning on tissue and gonad growth in the sea scallop *Placopecten magellanicus*. pp. 95-105. *En: Ryland, J. S. y P. A. Tyler, (eds.), Reproduction, genetics and distribution of marine organisms. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark.*
- Grant, A. y P. A. Tyler. 1983. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. II. The analysis of oocyte size/frequency data, and comparison of different types of data. *Int. J. Invert. Reprod.* 6:259-269.
- Gruffydd, L. I. D. y A. R. Beaumont. 1970. Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in *Pecten maximus* L. (Mollusca, Lamellibranchia). *Helgol. Wiss. Meeresunters* 20:486-497.
- Gutiérrez-Villaseñor, C. E y G. Chi-Barragán. 1997. Effect of temperature and feeding ratio on the conditioning of *Lyropecten subnodosus* Sowerby, 1835. Pp 73-75. *En: Felix-Pico, E. F. (ed.), Book of Abstracts 11th International Pectinid Workshop, CICIMAR, La Paz, B.C.S., México.*
- Harrison, P. G. y K. H. Mann. 1975. Detritus formation from eelgrass (*Zostera marina* L.). The relative effects of fragmentation leaching and decay. *Limnol. Oceanogr.* 20:924-934.
- Himmelman, J. H. 1981. Synchronization of spawning in marine invertebrates by phytoplankton. Pp. 3-19, *En: Clarke, H. T. y T. Adams (eds.), Advances in Invertebrate Reproduction. Elsevier: New York.*
- Hirai, S., T. Kishimoto, A. L. Kadam, H. Kanatani y S. S. Koide. 1988. Induction of spawning and oocyte maturation by 5-hydroxytryptamine in the surf clam. *J. Exp. Zool.* 245:318-321.

-
- Holden, M. J. y G. W. Patterson. 1991. Absence of sterol biosynthesis in oyster tissue culture. *Lipids* 26:81-82.
- Holland, D. L. 1978. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates. Pp. 85-123. *En*: Malin, D. C. y J. R. Sargent, (eds.), Biochemical and biophysical perspectives in marine biology. Academic Press, London.
- Humason, G. L. 1979. Animal tissue techniques. 4th ed. San Francisco: W. H. Freeman and Company. Pp. 111-129.
- Idler, D. R. y P. Wiseman, 1972. Molluscan sterols: A review. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29:385-398.
- INE-SEMARNAP. 2000. Programa de Manejo reserva de la Biosfera El Vizcaíno. Instituto Nacional de Ecología. 242 pp.
- Jaramillo, R. y J. Navarro. 1995. Reproductive cycle of the Chilean ribbed mussel *Aulacomya ater* (Molina, 1982). *J. Shellfish Res.* 14:165-171.
- Jaramillo, R., J. Winter, J. Valencia y A. Rivera. 1993. Gametogenic cycle of the chiloé Scallop (*Chlamys amandi*). *J. Shellfish Res.* 12:59-64.
- Jørgensen, C. B. 1990. Bivalve Filter Feeding: Hydrodynamics, Bioenergetics, Physiology and Ecology. Olsen y Olsen (eds.), Denmark. 140 p.
- Kanazawa, A. 2001. Sterols in marine invertebrates. *Fisheries Sc.* 67:997-1007.
- Keen, A. M. 1971. Sea Shells of Tropical West America. Stanford: Stanford University Press, 1064 p.
- Keen A. M. y E. Coan. 1974. Marine molluscan genera of western north America, an illustrated key. Stanford University Press. 208 pp.
- Khotimenchenko, Y. S. y I. I. Deridovich. Monoaminergic and cholinergic mechanisms of reproduction control in marine bivalve mollusc and echinoderm: a review. *Comp. Biochem. Physiol.* 100C:311-317.
- Kirkley, J. E. y W. D. Dupaul. 1991. Temporal variation in spawning behaviour of sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) in the Mid-Atlantic resource area. *J. Shellfish Res.* 10:389-394.
- LaBarbera, M. 1984. Feeding currents and particle capture mechanism in suspension feeding animals. *Am. Zool.* 24:71-84.

-
- Langdon, C. J. y I. E. Newell. 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58:299-310.
- Lankford, R. R. 1977. Coastal lagoons of Mexico. Their origin and classification. Pp. 182-215. *En: Wiley, M. (ed.), Estuarine Process.* Academic Press Inc., New York.
- Lasta, M. L. y J. Calvo. 1978. Ciclo reproductivo de la vieira (*Chlamys tehuelcha*) del Golfo San José. *Com. Soc. Malacol.* Uruguay 5:1-42.
- Lefort, Y. 1992. Larval development of scallop, *Mimachlamys gloriosa* (Révé, 1853) from the southwest lagoon of New Caledonia. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 314:601-607.
- Lodeiros, C., J. Rengel, L. Freitas, F. Morales y 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 y 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.
- Longo, F. J. 1983. Meiotic Maturation and Fertilization. Pp. 498. *En: Verdock, N. H. J. A. M. van den Bigelaar y A. S. Tompa (eds.). The Mollusca, Vol. 3: Development.* Academic Press, New York.
- López-Sánchez, J. A. 2003. Tasa de filtración y aclaramiento en la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) (Sowerby, 1835) a dos tallas, en función de la temperatura y cantidad de alimento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Tesis de Maestría 85 pp.
- Lowry, O. H., N. J. Rosebrough, A. L. Farr y R. J. Raldall. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193:265-275.
- Lubet, P. 1956. Effets de l'ablation des centres nerveux sur l'émission des gametes chez *Mytilus edulis* L. et *Chlamys varia* L. (Mollusques Lamellibranches). *Ann. Sci. Nat. Zool.* 18:175-183.
- Lubet, P. 1976. Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamelibranches. *Haliotis* 7:49-55.

-
- Lubet, P. 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the mussel (*Mytilus edulis* L. Mollusca, Lamellibranchia). *J. Mollusc. Stud. Suppl.* 12A:100-105.
- Lubet, P., J. Y. Besnard, R. Faveris y I. Robbins. 1987. Physiologie de la reproduction de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.). *Oceanis* 13:265-290.
- Lucas, A. 1965. Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull Biol. Fr. Belg.* 99:115-247.
- Lucas, A. 1984. Développement controlé des bivalves marines. *Haliotis* 14: 143-158.
- Luna-González, A., C. Cáceres-Martínez, C. Zúñiga-Pacheco, S. López-López y 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. *J. Shellfish Res.* 19:107-112.
- Luna-González, A., M. A. Maeda-Martínez, J. C. Sainz y V. F. Ascencio. 2002. Comparative susceptibility of veliger larvae of four bivalve mollusck to a *Vibrio alginolypticus* strain. *Diseases Aquatic Organisms.* 49:221-226.
- Luna-González, A., M. A. Maeda-Martínez, F. Vargas, V. F. Ascencio y M. M. Robles. 2003. Phenoloxidase activity in larval and juvenile homogenates and adult plasma and haemocytes of bivalves molluscs. *Fish Shellfish Immunol.* 15:275-282.
- MacDonald, B. y 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25:279-294.
- MacDonald, B. A. y R. J. Thompson. 1988. Intraespecific variation in growth and reproduction in latitudinally differentiated populations of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Biol. Bull.* 175:361-371.
- MacDonald, B. A. y J. E. Ward. 1994. Variation in food quality and particle selectivity in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 108:251-264.
- Mackie, G. L. 1984. Bivalves. *En: Wilbur, K.M. (ed.), The Mollusc, Vol. 7 Reproduction.* Orlando: Academic Press.

-
- Malachowski, M. 1988. The reproductive cycle of the rock scallop *Hinnites giganteus* (Grey) in Humboldt Bay, California. *J. Shellfish Res.* 7:341-371.
- Malara, G. y R. Charra. 1972a. Dosage de glucides particuliers du phytoplancton selon la méthode de Dubois. Nota interna de trabajo No. 6. Station Zoologique de Villefranche sur Mer. 7 pp.
- Malara, G. y R. Charra. 1972b. Dosage de protéines particuliers selon la méthode de Lowry. Nota interna de trabajo No. 5. Station Zoologique de Villefranche sur Mer. 7 pp.
- Mann, R. 1979. Some biochemical and physiological aspects of the growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 59:95-110.
- Manzoni, G. C., C. R. Poli y G. S. Rupp. 1996. Periodo reproductivo del pectínido *Nodipecten nodosus* (Mollusca: Bivalvia) en los alrededores de la Isla DoArvoredo (27° 17'S-48°22'W) Santa Catalina Brasil. Pp. 197-201. En: A. Silva y G. Merino (eds.), *2do. Simposio Avances y perspectivas de la Acuicultura en Chile*. Universidad Católica del Norte. Asociación Latinoamericana de acuicultura. Coquimbo, Chile. 1996.
- Marlowe, I. T., J. C. Green, A. C. Neal, S. C. Brassel, G. Eglinton y P. A. Course. 1984. Long-chain ($n\text{-C}^{37}\text{-C}^{39}$) alkenones in the Prymnesiophyceae. Distribution of alkenones and other lipids and their taxonomic significance. *Br. Phycol. J.* 19:203-216.
- Marsden, I. D. 1999. Reproductive cycles of the surf beach clam *Paphies donacina* (Spengler, 1793) from New Zealand. *J. Shellfish Res.* 18:539-546.
- Martínez, G. 1991. Seasonal variations in biochemical composition of three size classes of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819. *Veliger* 34:335-343.
- Martínez, G. y L. Mettifogo. 1998. Mobilization of energy from adductor muscle for gametogenesis of the scallop, *Argopecten purpuratus* Lamarck. *J. Shellfish Res.* 17:113-116.

-
- Martínez, G., M. Torres, E. Uribe, M. A. Díaz y H. Pérez. 1992. Biochemical composition of broodstock and early juvenile chilean scallops, *Argopecten purpuratus* Lamarck, held in two different environments. *J. Shellfish Res.* 11, 307-313.
- Martínez, G., C. Garrote, L. Mettifogo, H. Pérez, y E. Uribe. 1996. Monoamines and prostaglandin E2 as inducers of the spawning of the scallop *Argopecten purpuratus*. *J. Shellfish Res.* 15: 245-249.
- Martínez, G., L. Mettifogo, R. Lenoir y E. O. Campos. 1999. Prostaglandin and reproduction of the scallop *Argopecten purpuratus*: I. Relationship with gamete development. *J. Exp. Zool.* 254: 225-231.
- Martínez, G., L. Mettifogo, R. Lenoir y A. Olivares. 2000. Prostaglandin and reproduction of the scallop *Argopecten purpuratus*: II. Relationship with gamete release. *J. Exp. Zool.* 287: 86-91.
- Marty, Y., F. Delaunay, J. Moal y J. F. Samain. 1992. Change in the fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 163:221-234.
- Mason, J. 1958. The breeding of the scallop (*Pecten maximus* L.) in Manx waters. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 37:653-671.
- Massó-Rojas, J. A., E. Morales-Bojorques, J. Talavera-Mayer, M. Fajardo-León y R. Hernández-Valenzuela. 2000. La Pesquería de Almeja Mano de León, Baja California, pp. 349-366. *En: Instituto Nacional de Pesca, SAGARPA, México (ed.), Sustentabilidad y Pesca Responsable en México, Evaluación y manejo.*
- Mathers, N. F. 1976. The effects of tidal currents on the rhythm of feeding and digestion in *Pecten maximus* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 24:271-283.
- Mathieu, M. y P. Lubet. 1993. Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves-A brief review *Invertebr. Reprod. Dev.* 23:123-129.
- Matsumoto, T., M. Osada, Y. Osawa y K. Mori. 1997. Gonadal estrogen profile and immunohistochemical localization of steroidogenic enzymes in the oyster and scallop during sexual maturation. *Comp. Biochem. Physiol.* 118B:811-817.
- Matsutani, T. 1990. Endogenous factors controlling spawning in marine bivalves. Pp. 231-237. *En: Hoshi, M. y O. Yamashita (eds.), Advances in Invertebrate Reproduction Vol. 5. Elsevier Science, Amsterdam.*

-
- Matsutani, T. y T. Nomura. 1982. Induction of spawning by serotonin in the scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). *Mar. Biol. Let.* 3:353-358.
- Matsutani, T. y T. Nomura. 1986. Pharmacological observations on the mechanism of spawning in the scallop *Patinopecten yessoensis*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 52: 1589-1594.
- Matsutani, T. y T. Nomura. 1987. In vitro effects of serotonin and prostaglandins on release of eggs from the ovary of the scallop *Patinopecten yessoensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 67: 111-118.
- Mestre, S. 1992. Ciclo gametogénico y de almacenamiento de reservas en una población natural de *Pecten jacobaeus* (L.) (Bivalvia: Pectinidae) en las costas de Castellón. Tesis doctoral, Universidad de Valencia, 411 pp.
- Mikulich, L. F. y Y. A. Tsikhon-Lukanina. 1981. Food of the scallop. *Oceanology* 21: 633-635.
- Millán, N. R., E. Ripa y L. Aguirre. 1987. Preliminary study of the composition and abundance of the phytoplankton and chlorophytes in laguna Ojo de Liebre, B.C.S. *Cienc. Mar.* 13:30-38.
- Mohlenberg, F. y H. U. Riisgard. 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17:239-246.
- Morales-Hernández, R. y C. Cáceres-Martínez. 1996. Pesquería de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*. pp. 87-100. En: Casas-Valdéz, M. y G. Ponce-Díaz, (eds.), Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur. México. La Paz, B.C.S.: SEMARNAP, Gob. de B.C.S., FAO, U.A.B.C.S., CICIMAR-IPN, CRIP La Paz.
- Morse, M. P. y J. D. Zardus. 1997. Bivalvia: 7-118. En: Harrison, F. W. (ed.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol. 6A: Mollusca II. Willey-Liss. New York.
- Morse, D. E., H. Duncan, N. Hooker, y A. Morse. 1977. Hydroviation peroxide induces spawning in mollusks, with activation of prostaglandin endoperoxide synthetase. *Science* 196: 298-300.

-
- Morton, B. 1971. The diurnal rhythm and tidal rhythm of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 3:329-342.
- Morton, S. E. 1979. Molluscs. 5a Edición. Editorial Hutchinson University library. 264 pp.
- Motavkine, P. A. y A. A. Varaksine. 1983. Histophysiologie du systeme nerveux et regulation de la reproduction chez les mollusques bivalves. *Sciences*. Moscu, 208 p.
- Muranaka, M. S. y J. E. Lannan. 1984. Broodstock mangement of *Crassostrea gigas* enviromental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture* 39:217-228.
- Napolitano, G. E. y R. G. Ackman. 1992. Anatomical distributions and temporal variations of lipid classes in sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) from Georges Bank (Nova-Scotia). *Comp. Biochem. Physiol.* 103B:645-650.
- Napolitano, G. E., B. A. MacDonald, R. J. Thompson y R. G. Ackman. 1992. Lipid composition of eggs and adductor muscle in giant scallops (*Placopecten magellanicus*) from different habitats. *Mar. Biol.* 113:71-76.
- Napolitano, G. E., R. G. Ackman y M. A. Silva-Serra. 1993. Incorporation of dietary sterols by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) fed on microalgue. *Mar. Biol.* 117:647-654.
- Narvarte, M. A. 2001. Biología reproductiva, historia de vida temprana y comportamiento en cultivo de la vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus* D' Orb., 1846) (Bivalvia, Pectinidae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Argentina. 100 p.
- Navarro, M. J. 2001. Fisiología Energética de Pectínidos Iberoamericanos, 61-67 pp *En*: Maeda-Martínez, A. N. (ed.), Los Moluscos Pectínidos de Iberoamerica: Ciencia y Desarrollo. Limusa Noriega editores. México.
- Navarro, J. M. y R. J. Thompson. 1995. Seasonal fluctuations in the size spectra, biochemical composition and nutritive value of the seston available to a suspension-feeding bivalve in a subarctic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 125:95-106.
- Nes, W. R. 1973. Role of sterol in membranes. *Lipids* 9:596-612.
- Newell, C. R. 1999. The effects of current speed and particle concentration on mussel (*Mytilus edulis*) filtration rate: A recirculating flume study. *J. Shellfish Res.* 18:300 p.

-
- Newell, R. I. y B. L. Bayne. 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia: Cardiidae). *Mar. Biol.* 56:11-19.
- Newell, R. I., T. J. Hilbish, R. K. Koehn y C. J. Newell 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae) from localities on the East Coast of the United States. *Biol. Bull.* 162:229-310.
- Nomura, T. y H. Ogata. 1976. Distribution of prostaglandin in animal kingdom. *Biochem. Biophys. Acta.* 431: 127-131.
- O'Flaherty, C. M., N. B. Beorlegui, M. T. Beconi. 2002. Lactate dehydrogenase-C4 is involved in heparin- and NADH-dependent bovine sperm capacitation. *Andrologia* 34:405.
- Ohvo-Rekilä, H., B. Ramstedt, P. Leppimäki y J. P. Slotte. 2002. Cholesterol interactions with phospholipids in membranes. *Prog. Lipid Res.* 41:66-97.
- Ono, K., M. Osada y T. Matsutani. 1982. Gonadal prostaglandin F2 α profile during sexual maturation in the oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Mar. Biol. Letts.* 3: 223-230.
- Ortíz-Cuel G., F. A. García-Pámanes, G. Chi-Barragán, L. E. García-Pámanes, J. García-Pámanes y O. J. Medina-Hurtado. 1997. Food ration and culture density effect on the larval development of the scallop *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1835). pp. 164-165. En: Felix-Pico (ed.), *Book of Abstracts 11th International Pectinid Workshop*, 11-15 April, La Paz, B.C.S., México.
- Osada, M. y T. Nomura. 1990. The levels of prostaglandins associated with the reproductive cycle of the scallop, *Patinopecten yessoensis*. *Prostaglandins* 40: 229-239.
- Osada, M., T. Matsutani y T. Nomura. 1987. Implication of catecholamines during spawning in marine bivalves molluscs. *Invertebr. Reprod. Develop.* 12:241-252.
- Ozanai, K. 1975. Seasonal gonad development and sex alteration in the scallop, *Patinopecten yessoensis*. *Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi* 15:81-88.
- Palacios, E., I. S. Racotta, A. M. Ibarra, J. L. Ramírez, A. Millán y S. Avila. 2004. Comparison of biochemical composition and muscle hypertrophy associated with

- the reproductive cycle of diploid and triploid *Argopecten circularis* scallops. *J. Shellfish Res.* 23:483-489.
- Palacios, E., I. S. Racotta, E. Kraffe, Y. Marty, J. Moal y J. F. Samain. Lipid composition of the giant lions-paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) in relation to gametogenesis. 1. Fatty acids. *Aquaculture*, En prensa.
- Palacios, E., I. S. Racotta, O. Arjona, Y. Marty, J. R. Le Coz, J. Moal y J. F. Samain. Lipid composition of the Pacific lion-paw scallop, *Nodipecten subnodosus*, in relation to gametogenesis. 2. Lipid classes and sterols. En preparación.
- Parés, S. 1996. Efecto del flujo y la concentración de alimento sobre el crecimiento, el peso y la tasa de filtración de escalopas juveniles (*Lyropecten subnodosus*). Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Baja California. 80 pp.
- Park, M. S., C. K. Kang y P. Y. Lee. 2001. Reproductive cycle and biochemical composition of the ark shell *Scapharca broughtonii* (Schrenck) in a southern coastal bay of Korea. *J. Shellfish Res.* 20:177-184.
- Parsons, T. R., Y. Maita y C. M. Lalli. 1984. Manual of chemical and biological methods for seawater analysis. England Pergamon Press. 173 pp.
- Parsons, G. J., S. M. C. Robinson, R. A. Chandler, L. A. Davidson, M. Lanteigne y M. J. Dadswell. 1992. Intra-annual and long-term patterns in the reproductive cycle of giant scallop *Placopecten magellanicus* (Bivalvia: Pectinidae) from Passamaquoddy Bay, New Brunswick, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 80:203-214.
- Paulet, Y. M. y J. Boucher 1991. Is reproduction mainly regulated by tempera or photoperiod in *Pecten maximus*?. *Inv. Rep. Develop.* 19:61-70.
- Paulet, Y. M., A. Lucas y A. Gerard. 1988. Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119:145-156.
- Pazos, A. J. 1993. Relaciones entre composición bioquímica y ciclo gametogénico en la vieira, *Pecten maximus* L. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. 276 pp.

-
- Pazos, A. J., G. Román, C. P. Acosta, M. Abad y J. L. Sánchez. 1996. Influence of the gametogenic cycle on the biochemical composition of the ovary of the great scallop. *Aquac. Int.* 4:201-213.
- 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 *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 211:169-193.
- Pearse, V., J. Pears, M. Buchsbaum y R. Buchsbaum. 1987. Living Invertebrates. Blackwell Scientific Publications, Inc., U.S.A. 347 p.
- Peña, J. 2001. Taxonomía, morfología, distribución y hábitat de los pectínidos iberoamericanos. Pp. 1-25. *En: Maeda-Martínez, A. N. (ed.), Los moluscos pectínidos de iberómerica: Ciencia y Acuicultura.* Editorial Limusa S.A. de C.V. México.
- Pérez-De León, E., M. Arellano-Martínez y B. P. Ceballos-Vázquez. 2005. Reproduction of *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) in Suspended Culture in the Guerrero Negro Lagoon, Baja California Sur Mexico. *En: Book of Abstracts 15th International Pectinid Workshop.* Mooloolaba, Australia.
- Phillips, N. W. 1984. Role of different microbes and substrates as potential suppliers of specific, essential nutrients to marine detritivores. *Bull. Mar. Sci.* 35: 283-298.
- Phleger, F. B. y G. C. Ewing. 1962. Sedimentology and oceanography of coastal lagoons in Baja California, Mexico. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 73:145-182.
- Pipe, R. K. 1987. Oogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis*: an ultrastructural study. *Mar. Biol.* 95:405-414.
- Prosser, C. L. 1991. Comparative Animal Physiology: Environmental and metabolic animal physiology. New York, Wiley-Liss.
- Racotta, I. S., J. L. Ramírez, S. Avila, A. M. Ibarra. 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., J. L. Ramírez, A. M. Ibarra, M. C. Rodríguez-Jaramillo, D. Carreño y E. Palacios. 2003. Growth and gametogenesis in the lion's paw scallop *Nodipecten (Lyropecten) subnodosus*. *Aquaculture* 217:335-349.
- Raven, C. P. 1966. Morphogenesis: the analysis of molluscan development. 2nd edition, Pergamon Press, Oxford.
- Reddiah, K. 1962. The sexuality and spawning of Manx Pectinids. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 42:683-703.
- Reinecke-Reyes, M. A. 1996. Madurez y desove de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus* Sowerby, 1835 (Bivalvia: Pectinidae) en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S. México. En: C. E. Castro-Aguirre (ed.), *Boletín Pesquero SEMARNAP/INP-CRIP-La Paz, B.C.S., México.* 3:17-20.
- Reyes-Sosa, C. 1990. Cultivo de Pectínidos en México. Serie científica. UABCS., México 1 (No. Esp. 1 AMAC): 25-29
- Riisgard, H. U. 1988. The ascidian pump: properties and energy cost. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47:129-134.
- Riisgaard H. U. y F. Moehlenberg. 1979. An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration. *Mar. Biol.* 52:61-67 pp.
- Robinson, W. E., W. E. Wehling, M. P. Morse y G. C. McLeod. 1981. Seasonal changes in soft-body component indices and energy reserves in the Atlantic deep-sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Fish. Bull.* 79:449-458.
- Robles-Mungaray, M. 2001. Antecedentes, estado actual y perspectivas del cultivo de *Nodipecten=Lyropecten subnodosus* en la península de Baja California, México. En: Cultivo de los pectínidos gigantes del género *Nodipecten*: problemas y perspectivas. CITED. Consulta técnica del proyecto II.6. Florianapolis, Brasil. 21-23 de noviembre. 34-35 pp.
- Rodhouse, P. G., C. M. Roden, G. M. burnell, M. P. Hensey, T. McMathon, B. Ottaway y T. H. Ryan. 1984. Food resource, gametogénesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 64: 513-529.

-
- Roe, J. H. 1955. The determination of sugar in blood and spinal fluid with antrone reagent. *J. Biol. Chem.* 212:335-343.
- Román, G. y C. P. Acosta. 1991. Reproductive and reserve storage cycles in *Pecten maximus* reared in suspensión. I. Soft Tissue growth and reproduction. II. Energy storage cycle. *Book of Abstract 8th International Pectinid Workshop*. Chebourg.
- Román, G., M. J. Campos y J. Cano. 2000a. Viabilidad del cultivo de la viera (*Pecten maximus*) en mar abierto en la costa de Málaga. Informe final.
- Román, G., M. J. Campos, J. Cano y C. P. Acosta. 2000b. Biología y cultivo de pectínidos. Pp. 215-240. *En: Méndez, J. (ed.). Los moluscos bivalvos: aspectos citogenéticos, moleculares y aplicados. Monografías, No. 87. Universidad de Coruña, España.*
- Román, G. G. Martínez, G. García y L. Freites. 2001a. 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. J. Campos, J. Cano y C. P. Acosta. 2001b. The reproductive of the Queen scallop *Aequipecten opercularis* in Galicia, NW Spain. *En: Book of Abstracts 13th International Pectinid Workshop*. Coquimbo, Chile. 18-24 April, 2001.
- Román, G., C. P. Acosta, M. J. Campos, A. Pazos y J. L. Sánchez. 2001c. Interannual variation (1987-1992) in the reproductive cycle of the scallop (*Pecten maximus*) reared on rafts using the ear-hanging culture technique in O. Grove, Ría de Arousa, NW Spain. *En: Book of Abstracts 13th International Pectinid Workshop*. Coquimbo, Chile. 18-24 April, 2001.
- Rose, R. A., R. E. Dybdahl y S. Harders. 1990. Reproductive cycle of the western Australian silver lip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jamerson) (Mollusca: Pteriidae). *J. Shellfish Res.* 9:261-272.
- Ruíz-Verdugo, C. A., I. S. Racotta y A. M. Ibarra. 2001. Comparative biochemical composition in gonad and adductor muscle of triploid catarina scallop (*Argopecten ventricosus* Sowerby II, 1842). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259:155-170.
- Saintsing, D. G., D. H. Hwang, y T. H. Dietz. 1983. Production of prostaglandin E₂ y F₂ α in the freshwater mussel *Lygumia subrostrata*: relation to sodium transport. *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 226: 455-461.

-
- Saout, C., C. Quéré, A. Donval, Y. M. Paulet y F. F. Samain. 1999. An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture* 172 :301-314.
- Sargent, J. R. 1995. Origin and functions of egg lipids: Nutritional implications. 353-373 pp. *En*: Bromage N. R. y R. J. Roberts (eds.), *Broodstock management and egg larval quality*. Blackwell Science, Cambridge.
- Sastry, A. N. 1968. The relationships among food, temperature, and gonad development of the Bay Scallops *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiol. Zool.* 41:44-53.
- Sastry, A. N. 1970. Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck.. *Biol. Bull.* 138:56-65.
- Sastry, A. N. 1975. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. pp. 279-299. *En*: Vernberg, F. J. (ed.), *Physiological Ecology of Estuarine Organisms*. Columbia: University of South Carolina Press,
- Sastry, A. N. 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). *En*: Giese, A.C. y J. S. Pearse, (eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates*. New York: Academic Press, pp.113-292.
- Sastry, A. N. y N. J. Blake. 1971. Regulation of gonad development in the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck.. *Biol. Bull.* 149:274-283.
- Saucedo, P. y M. Monteforte. 1997. Breeding cycle of pearl oyster *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* in Bahía de La Paz, South Baja California, México. *J. Shellfish Res.* 16:348-349.
- Schmitzer, A. C., W. D. Dupaul, J. E. Kirkley. 1991. Gametogenic cycle of sea scallop (*Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791)) in Mid-Atlantic Bight. *J. Shellfish Res.* 10:221-228.
- Seed, R. 1976. Ecology. pp. 393-420. *En*: Bayne, B. L. (ed.), *Marine mussels: Their ecology and physiology*. International Biological Programme, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sevilla, M. L. 1969. Contribución al conocimiento de la madreperla *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1945). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 30:223-262.

-
- Shafee, M. S. y M. Daodi. 1991. Gametogenesis and spawning in the carpet-shell clam, *Ruditapes decussates* (L.) (Mollusca: Bivalvia), from the Atlantic coast of Morocco. *Aquacult. Fisher. Manag.* 22:203-216.
- Shine, H., N. Yasuo, N. Suzuki, K. Iwamoto y Y. Shiraiwa. 2003. Biodegradation and demethylation of C₂₈ strols in marine phytoplankton. Book of abstract Goldschmidt Conference, September 7-12, Kurashiki, Japan.
- Shumway, S. E. 1991. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. *En*: Shumway, S. E. (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier. New York. 1094 pp.
- Shumway, S. E., R. Selvin y F. D. Schick. 1987. Food resources related to habitat in the scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791): A qualitative study. *J. Shellfish Res.* 6:89-95.
- Sidwell, V. D., J. C. Bonnet, y E. G. Zook. 1973. Chemical and nutritive values of several fresh and canned finfish, crustaceans, and molluscs. Par. I: Proximate composition, calcium and phosphorus. *Mar. Fish. Rev.* 35:16-19.
- Skreslet, S. y E. Brun. 1969. On the reproduction of *Chlamys islandica* (O. F. Müller) and its relation to depth and temperature. *Astarte* 2:1-6.
- Somerton, D. A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:1488-1494.
- Smith, J. T. 1991. Cenozoic giant pectínidos from California and tertiary Caribbean province: *Lyropecten*, “*Macrochlamis*”, *Vertipecten*, and *Nodipecten* species. U.S. Geological survey Professional Paper, 1391. 155 pp.
- Soniat, T. M., S. M. Ray y L. M. Jeffrey. 1984. Components of the seston and possible available food for oysters in Galveston Bay, Texas. *Contrib. Mar. Sci.* 27:127-141.
- Soudant, P. 1995. Les phospholipides et les stérols des géniteurs et des larves de coquille Saint Jaques *Pecten maximus* (L.). Relations avec la nutrition. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, France, 297 pp.
- Soudant, P., Y. Marty, J. Moal, R. Robert, C. Quéré, J. R. Le Coz y J. F. Samain. 1996. Effect of food fatty acid and sterol quality on *Pecten maximus* gonad composition and reproduction process. *Aquaculture* 143:361-378.

-
- Soudant, P., Y. Marty, J. Moal, H. Masski y J. F. Samain. 1998. Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximus* (L). *Comp. Biochem. Physiol.* 121A:279-288.
- Soudant. P., M. V. Sales, C. Quere, J. R. Le Coz, J. Marty, J. Moal, J. F. Samain y P. Sorgeloos. 2000. The use of lipid emulsions for sterol supplementation of spat of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 184:315-326.
- Starr, M. J., J. H. Himmelman y J. C. Therriault. 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science* 247:1071-1074.
- Stead, R. A., E. Clasing, M. A. Lardies, L. P. Arratia, G. Urrutia y O. Garrido. 2002. The significance of contrasting feeding strategies on the reproductive cycle in two coexisting tellinacean bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 443-453.
- Strand, O. y A. Nylund. 1991. The reproductive cycle of the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) from two populations in western Norway, 60° N. pp.96-105. *En: Shumway, S. E. y P. A. Sandifer, (eds.), An International Compendium of Scallop Biology And Culture.. The World Aquaculture Society, Baton, Rouge, USA.*
- Strohmeier, T. 1999. Switching between reproductive growth and somatic growth and storage in *Pecten maximus* (L.). pp. 1-2. *Book of Abstracts 12th Inter.Pectinid Workshop.* Bergen, Norway.
- Takeda, N. 1989. Hormonal control of reproduction in land snails. *Venus (Jap. Jour. Malac.)*. 48:99-139.
- Taylor, A. C. y T. J. Venn. 1979. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissue of the queen scallop, *Chlamys opercularis*, from the Clyde Sea area. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 59:605-621.
- Teshima, S. 1982. Sterol metabolism. pp. 205-216. *En: Pruder, G. D., C. Langdon y D. Conklin (eds.), Biological and Physiological approaches to Shellfish Nutrition, Vol. 2. Proceedings of the 2nd Conference of Aquaculture Nutrition, Louisiana State University, Baton Rouge.*
- Teshima, S. 1983. Sterol metabolism. pp. 205-216. *En: Pruder, G. D., C. Langdon y D. Conklin (eds.), Biological and Physiological approaches to Shellfish Nutrition, Vol.*

2. *Proceedings of the 2nd Conference of Aquaculture Nutrition*, Louisiana State University, Baton Rouge.
- Teshima, S. y A. Kanazawa 1974. Biosynthesis of sterols in abalone *Haliotis gurneri* and mussel *Mytilus edulis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 43B:555-561.
- Teshima, S., A. Kanazawa y H. Miyawaki. 1979. Metabolism of β -sitosterol in the mussel and the snail. *Comp. Biochem. Physiol.* 63B:323-328.
- Thompson, R. J. 1977. Blood chemistry, biochemical composition, and annual reproductive cycle of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, from southeast Newfoundland. *J. Fish. Res. Board. Canada* 34:2104-2116.
- Thompson, R. J., y B. A. MacDonald. 1990. The role of environmental conditions in the seasonal synthesis and utilization of biochemical energy reserves in the giant scallop, *Placopecten magellanicus*. *Can. J. Zool.* 68:750-756.
- Thompson, R. J. y B. A. MacDonald. 1991. Physiological integrations and energy partitioning. pp 347-376. *En: Shumway, S. E.(ed.), Scallops: Biology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Amsterdam: Elsevier.*
- Thorarinsdottir, G. G. 1993. The Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Muller), Breidafjodur, West Iceland II. Gamete development and spawning. *Aquaculture* 10:87-96.
- Tsitsa-Tzardis, E., G. W. Patterson, G. H. Wikfors, P. K. Gladu y D. Harrison. Sterol of *Chaetoceros* and *Skeletonema*. *Lipids* 28:465-467.
- Uki, N. y S. Kikuchi. 1974. On the effect of irradiated seawater with ultraviolet rays on inducing spawning of the scallop, *Placopecten magellanicus* (Jay). *Bull. Tohoku Reg. Fish Res. Lab.* 34:87-92.
- Ulrik, H. 1991. Filtration rate and growth in the Blue mussel, *Mytilus edulis* Linaeus, 1758; Dependence on algal concentration. *J. Shellfish Res.* 10:29-35.
- Utting, S. D. 1993. Procedures for maintenance and hatchery conditioning of bivalve broodstocks. *World Aquaculture* 24:78-82.
- Vahl, O. 1973. Efficiency of particle retention in *Chlamys islandica* (O. F. Muller). *Astarte* 6:21-25.

- Vahl, O. 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland scallop (*Chlamys islandica*) (O. F. Müller) from 70° N. *Ophelia* 17:143-154.
- Vahl, O. 1980. Seasonal variation in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Müller) from Balsjord, 70° N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 48: 195-204.
- Vassallo, M. T. 1973. Lipid storage and transfer in the scallop *Chlamys hericia* Gould. *Comp. Biochem. Physiol.* 44A:1169-1175.
- Vélez, A., F. Sotillo y J. Pérez. 1987. Variación estacional de la composición química de los pectínidos *Pecten ziczac* y *Lyropecten nodosus*. *Bol. Inst. Oceanog. Univ. Oriente.* 26: 67-72.
- Vélez, A., A. Alifa y O. Azuaje. 1990. Induction of spawning by temperature and serotonin in the hermaphroditic tropical scallop, *Pecten ziczac*. *Aquaculture* 84:307-313.
- Villalaz, G. J. R. 1994. Laboratory study of food concentration and temperature effect on the reproductive cycle of *Argopecten ventricosus*. *J. Shellfish Res.* 13:513-519.
- Villalejo-Fuerte, M. y 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. *Ciencias Marinas* 19:181-202.
- Villalejo-Fuerte, M. y B. P. Ceballos-Vázquez. 1996. Variación de los índices de condición general, gonádico y de rendimiento muscular en *Argopecten circularis* (Bivalvia: Pectinidae). *Rev. Biol. Trop.* 44:571- 575.
- Villalejo-Fuerte, M., B. P. Ceballos-Vázquez y F. García-Domínguez. 1996. Reproductive cycle of *Laevicardium elatum* (Sowerby, 1833)(Bivalvia: Cardiidae) in Bahía Concepción, Baja California Sur, México. *J. Shellfish Res.* 15:741-745.
- Villalejo-Fuerte, M. M. Arellano-Martínez, M. Robles, y B. P. Ceballos-Vázquez. 2004. Growth of lion-paw *Nodipecten* (= *Lyropecten*) *subnodosus* (Sowerby, 1835) maintained in suspended culture in Bahía de Juncalito, Golfo de California, Mexico. *Hidrobiológica* 14:1-5.
- Wada, S. K. 1968. Mollusca. I. Amphineura, Gastropoda, Scaphopoda, Pelecypoda. Pp. 485-525. *En: Kume, M. y K. Dan (eds.), Invertebrate Embriology*, Nolit Publishing House, Belgrade.

-
- Wada, K. T., A. Komaru, Y. Ichamura y H. Kurosaki. 1995. Spawning peak occurs during winter in the Japanese subtropical population of the pearl oyster *Pinctada fucata fucata* (Gould, 1850). *Aquaculture* 133:207-214.
- Walton, M. J. y J. F. Pennock. 1972. Some studies on the biosynthesis of ubiquinones, isoprenic alcohol, squalene and sterol by marine invertebrates. *Bioch. J.* 127:471-479.
- Withers, N. 1983. Dinoflagellate sterols. pp 87-139. *En*: Scheuer, P. J. (ed.), Marine Natural Product. Chemical and biological perspectives. Vol. 5. Academic Press. New York.
- Widdows, J. 1973. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 20:269-276.
- Widdows, J., P. Fieth y C. M. Worrall. 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50:195-207.
- Wildish, D. J., D. D. Kristmanson y A. M. Saulnier. 1992. Interactive effect of velocity and seston concentration on giant scallop feeding inhibition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 155:161-168.
- Williams, A. C. y W. C. Ford. 2001. The role of glucose in supporting motility and capacitation in human spermatozoa. *J Androl.* 22:680-95.
- Wolf, M. 1988. Spawning and recruitment in the Peruvian scallop *A. purpuratus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42:213-217.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. 3rd edition. Prentice Hall, Inc. New Jersey, USA.

ANEXO I.

En un estudio realizado en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S. se encontró que las diatomeas fueron el grupo más frecuente en el análisis de fitoplancton de las estaciones analizadas, siendo los géneros más representativos *Nitzschia*, *Rhizosolenia* y *Cocconeis* (Millán et al. 1987).

Sumario de los géneros de fitoplancton presentes en cada una de las estaciones.

GÉNERO	ESTACIONES								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Nitzschia</i> sp.	x	x			x	x	x	x	x
<i>Rhizosolenia</i> sp.	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Navicula</i> sp.	x	x		x	x	x	x		
<i>Cocconeis</i> sp.	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Coscinodiscus</i> sp.	x			x	x	x		x	
<i>Thalasionema</i> sp.			x		x	x	x	x	x
<i>Diploneis</i> sp.	x	x	x		x				
<i>Chaetoceros</i> sp.	x		x		x		x		
<i>Amphora</i> sp.				x	x	x	x	x	x
<i>Bidulphia</i> sp.			x		x		x		
<i>Synedra</i> sp.			x	x	x		x		x
<i>Peridinium</i> sp.				x	x		x		x
<i>Fragilaria</i> sp.		x		x			x	x	
<i>Gonyaulax</i> sp.	x	x			x			x	
<i>Dytilum</i> sp.					x				
<i>Pleurosigma</i> sp.		x							x
<i>Opephora</i> sp.					x		x		
<i>Eucampia</i> sp.				x					
Flagelados			x	x	x	x	x	x	x

En negritas se presentan las especies encontradas en las estaciones más cercanas al

ANEXO II.

Sumario de los hábitos alimenticios de varias especies de pectínidos (Tomado de Shumway et al. 1987).

Especie	Hábitos alimenticios	Autor
<i>Aequipecten irradians</i>	Microflora, detrito, bacterias y materia orgánica comunes en el agua inmediatamente adyacente al fondo; se identificaron 26 especies de diatomeas (17 bentónicas/ticopelágicas y 9 planctónicas). Se propone que puede estar involucrada una alimentación selectiva.	Davis y Marshall 1961
<i>Chlamys opercularis</i>	Dinoflagelados, diatomeas, larvas de crustáceos, granos de arena y detrito.	Aravindakshan 1955
<i>Chlamys opercularis</i>	Fitoplancton sedimentado; se demostró que la sedimentación del fitoplancton es el principal factor que regula el crecimiento.	Christensen y Kannevorff 1985
<i>Chlamys tehuelchus</i>	Se identificaron más de 100 elementos alimenticios dominando las especies de algas bentónicas; las especies planctónicas comprenden el bloom de primavera; el 90% de las partículas ingeridas es menor a 100 µm; no todas las algas bentónicas del tamaño adecuado fueron consumidas: las que se fijan a granos de arena mediante pedúnculos gelatinosos no fueron encontradas en el tracto digestivo, presumiblemente no son fácilmente resuspendidas.	deHall (comunicación personal)
<i>Patinopecten yessoensis</i>	Se identificaron 161 formas incluyendo algas y animales, esporas huevos, detrito y partículas minerales (rango de talla 9-950 µm); el detrito fue la principal fuente alimenticia; el material animal y de plantas fue el más importante durante el periodo reproductivo.	Mikulich y Tsikhon-Lukanina 1981
<i>Pecten septemradiatus,</i> <i>P. opercularis, P. varius</i> <i>Pecten varius</i>	Detrito resuspendido	Blegvad 1915
	Inagotable ocurrencia de diatomeas naviculoides de fondo y la frecuencia de granos de arena, espículas y foraminíferos de fondo; las diatomeas fueron los organismos alimenticios más importantes; las especies planctónicas fueron importantes durante sus respectivos periodos de mayor abundancia.	Hunt 1925
<i>Placopecten grandis</i> (= <i>magellanicus</i>)	detrito, 'cualquier cosa pequeña que pueda ser encontrada en el plancton', sus propias y otras larvas veliger, copépodos, nauplios de balanos, granos de polen de pino, <i>Pleurosigma</i> y <i>Navicula</i> no digeridas.	Stevenson 1932, 1936
<i>Placopecten grandis</i> (= <i>magellanicus</i>)	Se identificaron 38 formas incluyendo algas, animales y huevos; las diatomeas comprendieron la mayor cantidad de alimento, tintinidos y silicoflagelados.	Borden 1928
<i>Placopecten magellanicus</i>	Algas, granos de polen, silicoflagelados esparcidos, ciliados zooplancton, bacterias, detrito, se identificaron 21 especies de algas (10-350 µm); se atribuyen algunas variaciones estacionales por blooms algales; predominaron tanto especies bentónicas como pelágicas.	Shumway 1987