INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

EFECTO DE LOS FENÓMENOS DE “EL NIÑO” Y “LA NIÑA” EN LA REPRODUCCIÓN DEL HACHA CHINA *Atrina maura* (SOWERBY, 1835) (BIVALVIA: PINNIDAE) EN LA ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

MARIAN ALEJANDRA CAMACHO MONDRAGÓN

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2009.

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** el día **20** del mes **Noviembre** del año **2009** , el (la) que suscribe **BIOL. MARIAN ALEJANDRA CAMACHO MONDRAGÓN** alumno(a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS** con número de registro **A080060** adscrito al **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: **DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ** y cede los derechos del trabajo titulado:

"EFECTO DE LOS FENÓMENOS DE "EL NIÑO" Y "LA NIÑA" EN LA REPRODUCCIÓN DEL HACHA CHINA *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (BIVALVIA: PINNIDAE) EN LA ENSENADA DE LA PAZ, 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: hyma06@hotmail.com marellam@ipn.mx
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Marian Camacho

BIOL. MARIAN ALEJANDRA CAMACHO MONDRAGÓN
nombre y firma

SIP-14

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **10** del mes de **Noviembre** del **2009** 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:

"EFECTO DE LOS FENÓMENOS DE "EL NIÑO" Y "LA NIÑA" EN LA REPRODUCCIÓN DEL HACHA CHINA *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (BIVALVIA: PINNIDAE) EN LA ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO"

Presentada por el alumno:

CAMACHO	**MONDRAGÓN**	**MARIAN ALEJANDRA**
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

A	0	8	0	0	6	1

Aspirante al grado de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

PRESIDENTE

DR. VÍCTOR MANUEL GÓMEZ MUÑOZ

SECRETARIO

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

SEGUNDO VOCAL

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

TERCER VOCAL

DR. BERNARDO SHIRASAGO GERMÁN

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE

PODER EJECUTIVO FEDERAL
ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
MEXICO, D.F.

IPN
CICIMAR
DIRECCION

A mí querida familia

A Pablo...Te amo!

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional que a través del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) hizo posible mis estudios de maestría.

Un agradecimiento muy especial al Dr. Marcial Arellano Martínez y a la Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez por haber dirigido este trabajo, por haberme enseñado a trabajar en la investigación científica, por ser excelentes guías en mi formación profesional y dedicarme tanto de su valioso tiempo y energía. Muchas gracias!!

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), al Programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) y a la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del Instituto Politécnico Nacional (COFFA-IPN), por los estímulos económicos. Así mismo, a los proyectos SIP: 20080824, 20082220, 20090876 y 20090970 y CONACYT: 909000.

A los miembros del Comité Revisor: Dr. Bernardo Shirasago Germán (muchas gracias por todas sus enseñanzas), Dr. Víctor Manuel Gómez Muñoz y al Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas por sus comentarios y atinadas correcciones a este trabajo.

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. Gracias Doctor.

Al Dr. Jorge López Rocha, Dr. Eduardo González Rodríguez y Dr. Ismael Gárate Lizarraga por su ayuda en los muestreos y por su colaboración con información importante, aún más allá de su responsabilidad.

A Abril Romo y Josué Yee por su amistad y apoyo constante en aspectos académicos y personales…Gracias amigos por estar conmigo!

A mis queridos padres: Silvia y Miguel, a mi hermosa hermana Andrea (Cachito) y a mi pequeñito Emmanuel por formar la base de mi persona y mis recuerdos. Gracias madre por tus ánimos y fortaleza; gracias papá por estar ahí siempre que te necesito; hermana, eres mi como mi Pepito grillo, te quiero mucho; Emanuel, gracias por llegar a mi vida y hacerla más feliz.

A mi amiga (hermana) Prissila, porque dicen que los amigos son un tesoro y yo lo he comprobado en más de la mitad de mi vida…..gracias Bfr.

A mi segunda familia, Gina y Silvio, gracias por todo su apoyo en mil y un aspectos, a mi cuñada Nicia y mi sobrina Sarita (pórtate bien jaja), a Melina y Omar, a mi niño Adriancito y a los angelitos Jorge, Miguelito y Elena.

Finalmente, doy las gracias a mi compañero, amigo y complemento de mi corazón, Pablo. No tengo palabras para explicar que el compartir tu vida conmigo me hace mejor persona…Te amo!!!

PRODUCTOS DERIVADOS DE LA TESIS

Ponencias:

Camacho-Mondragón, Marian Alejandra; Arellano-Martínez, Marcial; Ceballos-Vázquez, Bertha Patricia. 2008. Ciclo reproductivo del hacha china A*trina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae), y su relación con el fenómeno de "La Niña", en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. 8va Semana del Posgrado en Baja California Sur. La Paz, B.C.S. del 7 al 11 de abril 2008.

Camacho-Mondragón, Marian Alejandra; Arellano-Martínez, Marcial; Ceballos-Vázquez, Bertha Patricia. 2008. Variación de los índices de condición general, de rendimiento muscular y del manto de *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). XV Congreso Nacional de Oceanografía y la II Reunión Internacional de Ciencias Marinas, Boca del Río, Veracruz. Del 13 al 18 de octubre 2008.

Camacho-Mondragón, Marian Alejandra; Arellano-Martínez, Marcial; Ceballos-Vázquez, Bertha Patricia. 2008. Reproducción del hacha china *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae), durante el fenómeno de "El Niño" y "La Niña", en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. 9na Semana del Posgrado en Baja California Sur. La Paz, B.C.S. del 23 al 27 de marzo 2009.

Camacho-Mondragón, Marian Alejandra; Arellano-Martínez, Marcial; Ceballos-Vázquez, Bertha Patricia. 2009. Ciclo reproductivo del hacha china *Atrina maura* Sowerby, 1835 (Bivalvia: Pinnidae) en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. XI Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. Villahermosa, Tabasco del 25 al 28 de agosto 2009.

Artículos:

Camacho-Mondragón, M. A., M. Arellano-Martínez & B. P. Ceballos-Vázquez. 2008. Variation of the condition, muscle yield and mantle indices in *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) in the Ensenada de La Paz, B.C.S., Mexico. *CICIMAR Oceánides*, 23(1,2):11-18.

Ver anexo IV

ÍNDICE

Página

GLOSARIO…… **i**

LISTA DE FIGURAS…… **iv**

LISTA DE TABLAS…….. **vi**

RESUMEN…… **vii**

ABSTRACT…… **viii**

1. INTRODUCCIÓN…….. **1**

2. ANTECEDENTES…… **3**

2.1 ASPECTOS GENERALES..... 3

2.1.1 Diagnosis de la especie…… 3

2.1.2 Distribución y hábitat…… 6

2.2 ASPECTOS PESQUEROS Y DE CULTIVO…… 6

2.3 ALIMENTACIÓN…… 8

2.4 REPRODUCCIÓN…….. 9

2.5 EFECTOS DE EL NIÑO-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO) EN LA REPRODUCCIÓN DE MOLUSCOS…..…… 12

3. JUSTIFICACIÓN…….. **15**

4. OBJETIVOS…….. **17**

5. MATERIALES Y MÉTODO…… **17**

5.1 ÁREA DE ESTUDIO…….. 17

5.2 MUESTREO…… 20

5.2.1 Organismos…….. 20

5.2.2 Factores ambientales…….. 20

5.3. CARACTERIZACIÓN DE LOS PERIODOS “EL NIÑO” Y “LA NIÑA”.. 20

5.4 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA…… 21

5.4.1 Análisis histológico…….. 21

5.4.2 Ciclo reproductivo…… 22

5.4.3 Porcentajes mensuales de áreas en reabsorción en ovario…... 22

5.4.4 Índices morfofisiológicos…… 23

5.4.5 Talla de primera madurez…….. 24
5.4.6 Proporción de sexos…….. 24
5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS…….. 24
6. RESULTADOS…….. 25
6.1 ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA…….. 25
6.1.1 Estructura gonádica…….. 25
6.1.2 Fases de desarrollo gonádico…….. 25
6.1.2.1 Hembras…….. 26
6.1.2.2 Machos…….. 29
6.1.3 Ciclo reproductivo…….. 31
6.1.4 Índices morfofisiológicos…….. 32
6.1.4.1 Índice de condición general…….. 32
6.1.4.2 Índice de rendimiento muscular…….. 33
6.1.4.3 Índice del manto…….. 34
6.2 PARÁMETROS AMBIENTALES Y SU RELACIÓN CON LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA…….. 35
6.2.1 Temperatura superficial del mar…….. 35
6.2.2 Clorofila *a*…….. 38
6.3 PORCENTAJES DE ÁREAS EN REABSORCIÓN DURANTE LOS PERIODOS “NIÑO”, “NIÑA” Y NORMAL…….. 39
6.4 TALLA DE PRIMERA MADUREZ…….. 40
6.5 PROPORCIÓN DE SEXOS…….. 41
7. DISCUSIÓN…….. 43
8. CONCLUSIONES…….. 50
9. RECOMENDACIONES…….. 51
10. BIBLIOGRAFÍA…….. 52
ANEXO I…….. 63
ANEXO II…….. 73
ANEXO III…….. 74
ANEXO IV (productos de la tesis)…….. 75

GLOSARIO

Acinos: Aplicado en glándulas, son unidades estructurales de forma redondeada que forman las gónadas en donde se desarrollan los gametos, cuyas paredes están formadas por tejido germinal (algunos les llaman folículos en hembras y túbulos en machos).

Atresias: Células en degeneración estructural y de reservas energéticas. Normalmente ocurre en gametos femeninos en etapas de vitelogénesis avanzadas, aunque puede ocurrir en previtelogénesis (De Gaulejac *et al.*, 1995).

Ciclo gametogénico o gonádico: Evento repetitivo dentro de las gónadas y que conducen a la producción de gametos (Lender *et al*., 1982).

Ciclo reproductivo: Frecuencia de aparición de las diferentes fases de desarrollo gonádico a través del año y que en general es cíclico (Arellano-Martínez, 1997).

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

Desove: Expulsión de los gametos por el organismo.

El Niño: Fenómeno de gran escala oceánico-atmosférico que provoca entre otros un aumento anómalo en la temperatura y nivel del mar, así como un cambio en los sistemas de presión en la región tropical del Océano Pacífico.

Espermatocito: Los espermatocitos primarios son células diploides derivadas del proceso de espermatogénesis formadas por el aumento en tamaño de las espermatogonias. Los espermatocitos secundarios son células haploides originadas tras la meiosis I; cada espermatocito secundario se diferencia en una espermátida (Curtis *et al*., 2000).

Espermatogonias: Células reproductoras masculinas primarias y diploides (Lender *et al*., 1982).

Espermatozoides: Células reproductoras masculinas haploides y maduras, que han pasado por una serie de modificaciones que la hacen viable para

alcanzar y perforar la membrana del óvulo, y se caracteriza por su movilidad por medio de un flagelo (Ville, 1981).

Estrategia reproductiva: Es un complejo de tácticas reproductivas determinadas por el genotipo, pero además es un patrón general de la reproducción (Wootton, 1984).

Etapa reproductiva: Tiempo en el cual la mayoría de los miembros de una población expulsa los gametos al medio.

Fagocito: Célula sanguínea que adquiere la capacidad de reabsorber los gametos residuales durante el posdesove o en condiciones ambientales desfavorables.

Folículo: Estructuras en forma de saco, rodeadas de tejido conjuntivo. Sus paredes están formadas por células germinales con un núcleo central, que a medida que maduran forman los gametos masculinos o femeninos.

Fases de desarrollo gonádico: Se refiere a la división artificial del proceso de maduración de las gónadas, en hembras y machos.

Gametogénesis: Proceso de formación de gametos o células reproductores femeninas y masculinas partir de las células del epitelio germinal (Parker, 1991).

Gametos: Células sexuales que pertenecen a la estirpe germinal. Tienen una evolución propia que conducirá a la forma haploide gracias a la reducción cromosómica o meiosis. Su finalidad es el fenómeno de la fecundación, que realiza la fusión de dos gametos, reestableciendo así la diploidía (Weisz, 1987).

Gametos residuales: Ovocitos maduros que no fueron expulsados durante el desove.

Gónada: Órgano en el que tiene lugar el desarrollo de las células reproductoras masculinas y femeninas (Weisz, 1987).

Hermafrodita: Individuo que posee estructuras reproductoras tanto femeninas como masculinas (Weisz, 1987).

La Niña: Fenómeno a gran escala oceánico-atmosférico que provoca entre otros un descenso anómalo en la temperatura y nivel del mar, así como un cambio en los sistemas de presión en la región tropical del Océano Pacífico.

Lumen: Cavidad dentro de un órgano, en este caso de un folículo, el cual va disminuyendo a medida que proliferan y crecen los gametos (Thresher, 1984).

Ovogonias: Células reproductoras femeninas primarias y diploides (Lender *et al*., 1982).

Ovocito: Gameto o célula sexual femenina en desarrollo (Lender *et al.,* 1982).

Ovocito atrésico: Ovocito en reabsorción (ver Atresia) (De Gaulejac *et al.*, 1995).

Proporción sexual: La relación de hembras y machos en un grupo de organismos (Ceballos-Vázquez, 1993).

Reabsorción: Proceso mediante el cual los gametos no desovados se reabsorben, dando lugar a atresias. Las células foliculares adquieren propiedades fagocitarias, reabsorbiendo el contenido del ovocito (De Gaulejac *et al.*, 1995).

Reproducción: Proceso mediante el cual las especies se perpetúan (Curtis *et al*., 2000).

Tejido conjuntivo o conectivo: Tejido que provee soporte estructural y transporte de nutrientes. En este caso se encuentra dentro y fuera de los folículos, rodeándolos; y sirve de sustrato para la diferenciación del tejido gonádico (Fawcett, 1995).

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

Tinción: Proceso histológico que tiene como función resaltar ciertas estructuras celulares por medio de la utilización de colorantes naturales o artificiales, y que permiten una clara observación del tejido al microscopio (Fawcett, 1995).

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Ejemplar de *Atrina maura* (Sowerby, 1835).....	3
2	Anatomía general de *Atrina maura*.....	5
3	Temperaturas óptimas de crecimiento y letales para cinco especies de bivalvos de interés comercial.....	8
4	Modelo de los efectos del ENSO en una población de bivalvos.....	15
5	Localización geográfica del área de estudio.....	19
6	Localización anatómica de la gónada de *Atrina maura*.....	25
7	Microfotografía de la fase de desarrollo en hembras de *Atrina maura*.....	26
8	Microfotografía de la fase de madurez en hembras de *Atrina maura*.....	27
9	Microfotografía de la fase de desove en hembras de *Atrina maura*.....	27
10	Microfotografía de la fase de posdesove en hembras de *Atrina maura*.....	28
11	Microfotografía de la fase de reabsorción en hembras de *Atrina maura*.....	29
12	Microfotografía de la fase de desarrollo en machos de *Atrina maura*.....	30
13	Microfotografía de la fase de madurez en machos de *Atrina maura*.....	30
14	Microfotografía de la fase de eyaculación en machos de *Atrina maura*.....	31
15	Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio.....	32
16	Variación temporal del índice de condición general de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio..	33

17 Variación temporal del índice de rendimiento muscular de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio..... 34

18 Variación temporal del índice del manto de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio..... 35

19 Temperatura y frecuencias mensuales de organismos en desove de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio..... 37

20 Temperatura y frecuencias mensuales de gónadas en reabsorción de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio..... 38

21 Concentraciones de clorofila *a* y frecuencias mensuales de organismos en desove de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio..... 39

22 Talla de primera madurez de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz..... 40

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
1	Temperatura superficial media del mar en la Ensenada de La Paz en los meses comparables de los periodos “Niño”, “Niña” y Normal.....	36
2	Variables histológicas e índices morfofisiológicos por periodo de estudio.....	40
3	Proporción de sexos mensual de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz.....	41
4	Proporción de sexos total y en los meses comparables de *Atrina maura* durante los periodos “Niño”, “Niña” y Normal en la Ensenada de La Paz.....	43

RESUMEN

Con el objeto de conocer la influencia de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” sobre la reproducción de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S. se utilizaron datos obtenidos durante los periodos 2004-2005 y 2007-2008 (considerados por la NOAA “Niño” y “Niña”, respectivamente). Se calcularon los índices de condición general (ICG), de rendimiento muscular (IRM) y del manto (IM). Para conocer el ciclo reproductivo, se utilizó el método histológico. La evaluación de la influencia de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” sobre el ciclo reproductivo se llevó a cabo considerando el registro del Índice del Niño Oceánico, temperaturas tomadas *in situ* y datos de clorofila *a* (como una medida de la cantidad de alimento disponible). Se obtuvieron un total de 742 organismos (11-30 cm de altura). El ciclo reproductivo de *A. maura* durante el “El Niño” se caracterizó por: (1) una alta proporción de organismos maduros, mayor al 55%, (2) valores altos del ICG (33-44%), (3) bajas proporciones de desoves, en general, (presentándose las mayores proporciones de noviembre a febrero, en coincidencia con el descenso de la temperatura) y (4) una alta proporción de organismos con gónadas en reabsorción (17-100%) de septiembre a noviembre, meses en los cuales se registraron las mayores anomalías en la temperatura (+0.4ºC a +0.9ºC). Se pueden asumir efectos negativos de “El Niño” en el proceso de desove, causando eventos de desoves anormales y reabsorción de gametos. En contraste, durante “La Niña” se observaron valores menores del ICG (29-36%). Estos descensos coinciden con la disminución de organismos maduros, lo cual indica que ocurrieron desoves masivos como lo muestran las altas frecuencias de desoves (36-71%) de junio a octubre y el aumento de la temperatura. Por lo tanto, en La Ensenada de La Paz, B.C.S., *A. maura* presenta una estrategia reproductiva oportunista, la cual permite la reabsorción de los gametos (evitando pérdida de masa corporal) cuando se presentan condiciones ambientales desfavorables y un reparto de la energía excedente para la reproducción bajo condiciones favorables.

ABSTRACT

With the intention of knowing the influence of “El Niño” and “La Niña” phenomena on the reproduction of *Atrina maura* in La Ensenada de La Paz, B.C.S. For it, data collected during periods 2004-2005 and 2007-2008 were used (considered by the NOAA as “Niño” y “Niña”, respectively). The general condition index (ICG), muscular yield index (IRM) and the mantle index (IM) were calculated. In order to know the reproductive cycle, the histological method was used. The evaluation of the influence of the phenomena of “El Niño” y “La Niña” on the reproductive cycle were carried out considering the registry of the Oceanic “El Niño” Index, temperatures taken *in situ* and chlorophyll *a* data (like a measurement of the amount of food available). A total of 742 organisms was obtained (11-30 cm in heigth). The reproductive cycle in “El Niño” was characterized by: (1) a high proportion of mature organisms, greater to 55%, (2) high values of the ICG (33-44%), (3) low proportions of spawning, in general, (appearing the greater proportions of November to February, in coincidence with the reduction of the temperature) and (4) a high proportion of organisms with gonads reabsorbing (17-100%) of September to November, months in which the greater anomalies in the temperature were registered (+0.4ºC to +0.9ºC). Negative effects of “El Niño” in spawning process can be assumed, causing abnormal spawning events and reabsorbing of gametes. In contrast, during “La Niña” smaller values of the ICG were observed (29-36%). These reductions agree with the decreasing of mature organisms, which indicates that massive spawnings occurred as they show to the high frequencies of spawnings (36-71%) of June October and the increase to it of the temperature. Therefore, in La Ensenada de La Paz, B.C.S., *A. maura* presents an opportunistic reproductive strategy, which allows reabsorbing the gametes (avoiding loss of corporal mass) when environmental conditions appear unfavorable and a distribution of the excessive energy for the reproduction under favorable conditions.

1. INTRODUCCIÓN

Los moluscos bivalvos de la familia Pinnidae, comúnmente conocidos como “hachas”, viven generalmente en bahías y lagunas costeras sobre fondos blandos constituídos de arena fina y limo-arcilla, a profundidades que van de 0.5 a 15 m (Soria, 1989). Son moluscos dominantes en la comunidad bentónica de los sitios que habitan, en donde forman densos bancos de tamaño y persistencia variable (Ahumada-Sempoal *et al.,* 2002). En las costas del Golfo de California, estos bivalvos se encuentran representados por tres especies: *Atrina maura, A. tuberculosa* y *Pinna rugosa* (Vélez-Barajas & Fajardo-León, 1996).

A. maura, también llamada “hacha china”, constituye uno de los recursos pesqueros más valiosos con que cuenta el estado de Baja California Sur, tiene un gran potencial de exportación y en el mercado regional alcanza precios elevados por kilogramo de músculo aductor ó “callo” ($200.00 MN). Su extracción se ha basado principalmente en recolectas manuales en la zona intermareal y más recientemente por buceo. Como resultado de ello, su explotación se ha intensificado, provocando su agotamiento en varias de las zonas de pesca, disminuyendo considerablemente la producción total en la última década (SAGARPA, 2007, datos no publicados). Con el fin de dar solución a este problema, distintas instituciones del noroeste del país se han dado a la tarea de realizar estudios biológicos, y de buscar nuevas alternativas de explotación que ayuden al restablecimiento de los bancos naturales, a aumentar la producción a un nivel sostenible y a iniciar actividades de acuacultura (Reynoso *et al.*, 1996; Rodríguez-Jaramillo *et al.,* 2001).

El manejo de un recurso pesquero es un proceso complejo que requiere el conocimiento y la integración de su biología y ecología con los factores socio-económicos (Seijo & Defeo, 1997). Parte importante de la biología de las especies es la etapa reproductiva, la cual asegura la producción continua de los recursos naturales y su disponibilidad para la explotación en el tiempo.

La reproducción en invertebrados marinos generalmente está altamente sincronizada entre los individuos de una población para asegurar su éxito, especialmente tratándose de especies sésiles (Lawrence & Soame, 2004). En último término, ésta sincronización se da a nivel del desarrollo de gametos y al momento del desove. De igual manera, la sincronización reproductiva está regulada por señales externas, siendo la temperatura y la disponibilidad de

alimento las principales variables ambientales que influyen en el metabolismo de un organismo y más específicamente sobre su reproducción (Sastry, 1979; Bayne & Newell, 1983; Barber & Blake, 1991; Rodríguez-Jaramillo *et al.,* 2001; Arellano-Martínez *et al.,* 2004). Estas variables pueden actuar directa o indirectamente para reiniciar o mantener los mecanismos de reloj internos (Lawrence & Soame, 2004).

En el caso de Baja California Sur, la presencia recurrente y manifiesta de los fenómenos oceanográficos conocidos como “El Niño” y “La Niña”, afecta las condiciones ambientales, particularmente la temperatura y la disponibilidad de alimento (García-Cuellar, 2001; Lavín *et al.,* 2003). Por lo que es factible que dichos fenómenos oceanográficos tengan cierta influencia sobre la reproducción de los organismos (Urban & Tarazona, 1996).

Por lo anterior, este estudio establece puntos de comparación de la reproducción de *A. maura* en condiciones normales y bajo diferentes condiciones ambientales, como son los fenómenos de “El Niño” y “La Niña”. Para esto, se analizó el proceso reproductivo desde distintas perspectivas, entre las cuales se incluyen: la variación temporal de los índices morfofisiológicos (como indicadores de la reproducción y de la condición fisiológica de los organismos), el seguimiento y comparación del desarrollo de la gametogénesis entre los periodos de estudio (Niño, Niña y Normal) y la relación de la variación temporal de los factores ambientales (temperatura y disponibilidad de alimento) con la actividad reproductiva. Logrando con todo esto, sentar un precedente del efecto que tienen los fenómenos oceanográficos de “El Niño” y “La Niña” en la reproducción de una especie de molusco bivalvo con una intensa explotación, amplia distribución geográfica y patrones reproductivos específicos de cada región.

2. ANTECEDENTES

2.1 ASPECTOS GENERALES

Los estudios sobre la familia Pinnidae se han centrado en evaluaciones pesqueras y en técnicas para la implementación de las bases para su cultivo, debido a la gran demanda comercial de este grupo de moluscos. Sin embargo, existen algunos otros trabajos que abordan aspectos reproductivos, fisiológicos, ecológicos y taxonómicos en algunas especies de la familia. El caso de *A. maura*, no es diferente al de otros miembros de la familia, ya que su información está enfocada hacia la estandarización de técnicas de acuacultura y existen pocos estudios realizados con poblaciones naturales.

2.1.1 Diagnosis de la especie

Atrina maura (Sowerby, 1835) es llamada comúnmente “hacha china” o “hacha de riñón”, este último nombre se debe a la forma de su músculo aductor o “callo”. Pertenece al Phylum Mollusca, Clase Bivalvia y a la familia Pinnidae (Brusca & Brusca, 2002). Presenta una concha alargada, bastante aplanada, semejante a un amplio abanico de borde posterior truncado-redondeado (Fig. 1). Su color en la superficie externa es ámbar-purpúreo a café oscuro; superficie interna brillante, coloreada tal como la externa, nacarada anteriormente. Alcanza una talla máxima reportada de 45 cm, aunque comúnmente los adultos se encuentran en tallas de 20-30 cm (Poutiers, 1995).

Figura 1. Ejemplar de *Atrina maura* (Sowerby, 1835)

En *A. maura* los sexos están separados y al madurar, los gametos son expelidos al agua donde sobreviene la fecundación de los óvulos; posteriormente las larvas forman parte del plancton por un período aproximado de diez días, al término del cual ocurre una metamorfosis que concluye con una fase definitiva que es bentónica.

El aparato reproductor está constituido por la gónada que se encuentra situada en la región dorsal del animal, consta de dos protuberancias, una de cada lado, entre el músculo aductor y la glándula digestiva. Las gónadas son estructuras glandulares anastomosadas, que se ramifican invadiendo la glándula digestiva. A medida que progresa la maduración, la gónada ocupa un espacio mayor y se hace más notoria, hasta alcanzar la típica estructura del sistema folicular túbulo-acinoso que caracteriza a todos los bivalvos (Aguilar, 1964).

Coronel (1981) describe la anatomía de los pinnidos, como a continuación se explica: presentan un músculo aductor posterior de gran tamaño localizado aproximadamente en la parte central de la concha, así como un músculo aductor anterior más pequeño ubicado en el vértice umbonal (Fig. 2). Hay otros dos pares de músculos que ayudan a los movimientos del pie del animal y son: los retractores pedales posteriores y los retractores pedales anteriores, estos junto con el pie son los que realizan la función de excavación y motilidad del organismo.

Muy relacionado al pie se encuentra el biso, que está muy desarrollado en los miembros de esta familia y está contenido en la cavidad bisógena que se localiza en la región basal posterior del pie y es de color café-dorado. La glándula bisógena se encuentra cerca del principio del pie. Las partes blandas están confinadas principalmente al área que queda entre ambos músculos aductores y al sobrepasar esta área se encuentran los lóbulos del manto y las branquias alargadas ó ctenidios, mismos que se extienden hacia la región posterior y sobrepasan el músculo aductor posterior. En esta especie no hay sifones verdaderos, aunque la cavidad del manto está dividida por un septo que forma la cámara excurrente y la cámara incurrente (Coronel, 1981).

En estos organismos la boca es un orificio pequeño ubicado en la porción anterior de los palpos labiales que se encuentran localizados en la base del pie. De la boca se continúa al esófago el cual es un estrecho canal circular que desemboca al estómago, donde se inicia el intestino que se dirige posteriormente y que sale de la glándula digestiva y penetra en la gónada hasta su límite cerca

del músculo aductor posterior. De aquí da una vuelta y forma el asa intestinal posterior que regresa hacia la región anterior y entra nuevamente a la glándula digestiva, donde da otra vuelta y forma el asa intestinal anterior. Después se dirige en dirección posterior, pasa por el corazón y forma una vuelta hacia la región ventral hasta concluir en el ano, localizado en el borde posterior del músculo aductor posterior (Coronel, 1981).

El corazón está situado en la región dorsal a la altura del músculo aductor posterior. El estilete cristalino se inicia desde el estómago hasta el asa intestinal posterior, siempre sobre la parte dorsal del intestino y su función es secretar enzimas que ayudan en la digestión (Grave, 1909).

El órgano respiratorio de estos animales está formado por las branquias o ctenidios que se presentan en forma de hojas alargadas de color café claro, en número de cuatro y colocadas en pares a cada lado del organismo. Éstas se inician a partir de la porción posterior de los palpos labiales dirigiéndose hacía la región posterior del animal (Coronel, 1981).

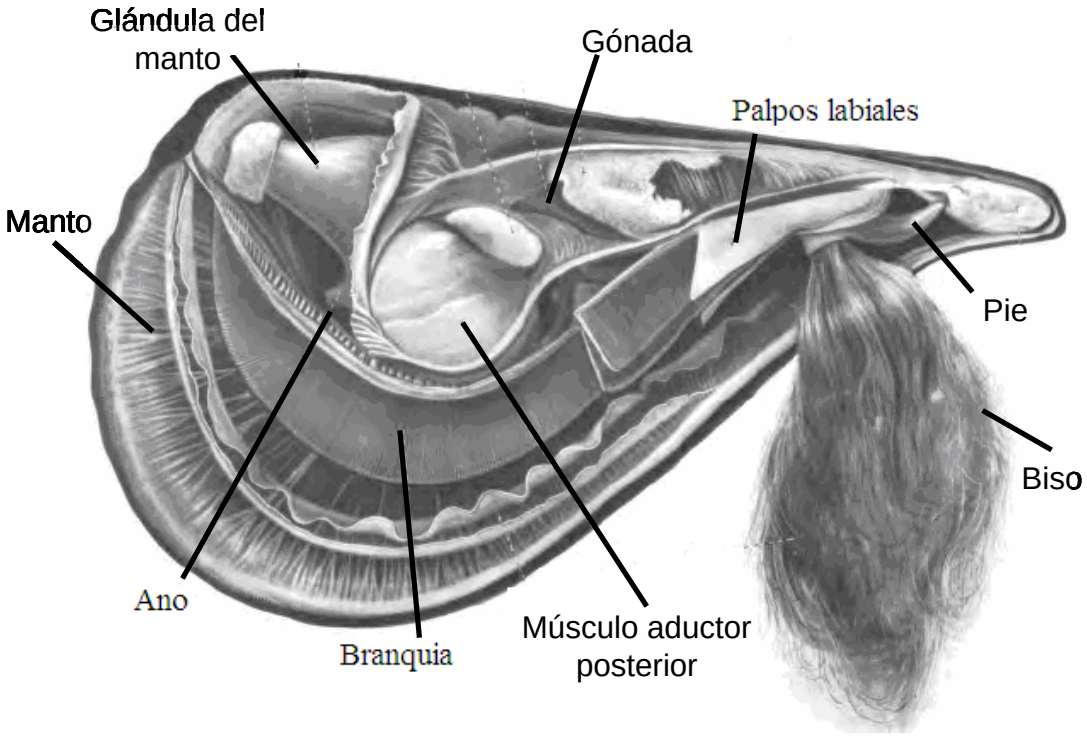

Figura 2. Anatomía general de *Atrina maura* (Tomada de Grave, 1909).

2.1.2 Distribución y hábitat

La distribución de *A. maura* va desde Baja California incluyendo el Golfo de California (Poutiers, 1995), hasta el sur de Perú (Keen, 1971). Presenta su hábitat en zonas de manglares y bancos de lodo, desde el nivel de marea baja hasta unos 15 m de profundidad (Soria, 1989). Esta especie vive semienterrada en diferentes tipos de sustratos entre los que se encuentran sustratos blandos que pueden contener raíces y rizomas de fanerógamas, pequeñas gravas, restos biodetríticos y también granos de arena a los que se fijan con el biso. En fondos fangosos seleccionan sobre todo partículas pequeñas de unos pocos milímetros, a las que fijan unos pocos filamentos, multiplicando de esta forma los puntos de anclaje al sustrato (García-March, 2005).

Respecto a las asociaciones de *A. maura* con otros moluscos, se ha observado que en los bancos de callos de hacha también podemos encontrar ostiones y madreperlas (Rodríguez-Jaramillo, 2004). Igualmente, en las conchas de *Atrina maura* y *Pinna rugosa,* en las costas de la península de Baja California, se fijan una gran cantidad de organismos epibiontes entre los que se registran algunas especies de mejillones, ptéridos y gasterópodos (lapas) de un amplio intervalo de tallas (obs. pers.), sugiriendo que los callos de hacha funcionan como sitio de fijación desde individuos juveniles hasta adultos maduros.

2.2 ASPECTOS PESQUEROS Y DE CULTIVO

A. maura es un bivalvo de importancia comercial en las costas de Baja California Sur. La parte del organismo que se comercializa es el músculo aductor posterior llamado “callo”, que tiene una amplia demanda y precios altos en el mercado debido a las características particulares de su textura y sabor, llegando a alcanzar entre 12 y 18 dólares al adquirirlo en la playa directamente con el pescador, aunque en el mercado sobrepasa los 25 dólares (Vélez-Barajas & Fajardo-León, 1996; González-Corona, 2003).

El producto se vende fresco o enhielado y se comercializa principalmente en los estados de Sinaloa, Sonora, Baja California, Baja California Sur y en las principales ciudades del país como la Ciudad de México, Guadalajara y Monterrey (Vélez-Barajas & Fajardo-León, 1996).

Junto con *P. rugosa,* durante 1990-2000 el promedio de la captura anual para B.C.S. fue de 45 toneladas de “callo” fresco. Esto ha llevado a una pesquería comercial intensiva y sin regulación que ha resultado en un descenso en la densidad de estas especies en varios cuerpos de agua de Baja California Sur (Cardoza-Velasco & Maeda-Martínez, 1997; Singh-Cabanillas & Michel-Guerrero, 2002; Enríquez-Díaz *et al.,* 2003).

Debido a la disminución en las capturas y a la falta de desarrollo del cultivo, los niveles de producción actuales no pueden satisfacer la demanda del mercado nacional, por lo que los grupos de productores están buscando alternativas que les permitan explotar el recurso silvestre de forma sustentable, e incrementar los volúmenes de producción a través de la acuicultura.

Sobre *A. maura* se tienen pocos avances de investigación que permitan establecer con certeza su cultivo de manera sostenible. Se puede citar, por ejemplo, que se ha logrado la producción de semilla en el laboratorio para cultivo en el medio natural, sin embargo, dicha producción es limitada ya que aun no se conocen sus requerimientos químicos, físicos y nutricionales óptimos (Maeda-Martínez *et al*., 1996; Miranda-Baeza, 1997). Por otro lado, no se ha intentado abordar el problema mediante alternativas de manipulación sobre el ciclo gametogénico. Esto es importante, pues los bancos naturales se encuentran sensiblemente disminuidos, lo que limita la extracción masiva de semillas del medio natural (Baqueiro, 1984; Cendejas *et al*., 1985; Cardoza-Velasco & Maeda-Martínez, 1997). A su vez, el cultivo de su semilla por medio de colectas del medio natural resultaría incierto para una actividad acuícola sostenida.

La potencialidad de cultivo de *A. maura* se ha determinado por su alto valor comercial, sus temperaturas óptimas y letal superior, y su tasa de crecimiento (Fig. 3). A partir de un cultivo experimental de *A. maura,* en Bahía Magadalena, B.C.S. se encontró que se pueden obtener músculos de 14 g en 20 meses de cultivo, pero aunque el tiempo de cosecha es de 2 años (más largo que para otros bivalvos) su alto precio la hace una especie muy atractiva (Cardoza-Velasco & Maeda-Martínez, 1997).

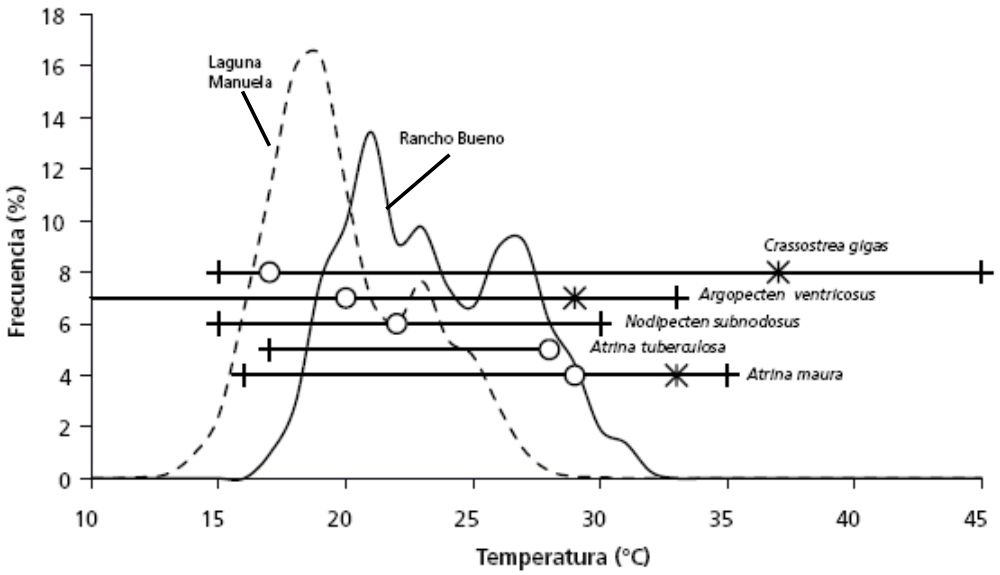

Figura 3. Variación de la temperatura obtenida con termómetros digitales en Laguna Manuela y en Rancho Bueno, B.C.S., México. Las líneas horizontales indican los rangos de temperatura estudiados en cinco bivalvos. Los círculos son las temperaturas óptimas de crecimiento y los asteriscos la temperatura letal superior (Tomado de Cardoza-Velazco & Maeda-Martínez, 1997).

2.3 ALIMENTACIÓN

Los bivalvos de la familia Pinnidae se alimentan filtrando el material particulado (seston) que se precipita en la columna de agua. Son escasos los trabajos relacionados con aspectos alimenticios en el grupo de los pinnidos en su hábitat natural, pero se considera que el fitoplancton es la principal fuente de nutrición (Butler *et al.,* 1993, Kennedy *et al.*, 2001, García-March, 2005). 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 (Langdon & Newell, 1990).

Los organismos suspensívoros llevan a cabo una discriminación del alimento que consumen, seleccionandolo por tamaño, forma y calidad del alimento, este comportamiento tiene consecuencias importantes para modelar las tasas de crecimiento, dinámicas de población y cambio del ecosistema. En un estudio de laboratorio Safi *et al.* (2007) evaluaron el efecto de altas concentraciones de seston inorgánico en la selección de presas de *Atrina zelandica* y encontraron que cuando a los organismos se les suministró seston natural, éstos se alimentaron de picofitoplancton (<2 µm), fitoplancton (2–270 µm) y microzooplancton, pero seleccionaron preferencialmente especies de algas

dentro de un intervalo de 2–20 µm. La selección de la ingestión se basó en la calidad del alimento, siendo también importantes el morfotipo, el contenido de carbono y el potencial tóxico. El microzooplancton fue ingerido rápidamente y representó 48% de la dieta disponible en términos de carbono indicando que juegan un papel importante en la dieta de *A. zelandica*. Además del seston natural se adicionaron altas concentraciones de sedimento inorgánico suspendido con lo que se produjo un incremento en las tasas de filtración y rechazo y una reducción en la eficiencia de *A. zelandica* para seleccionar el alimento.

La ecología trófica de los juveniles (longitud antero-posterior inferior a 10 cm) es la menos conocida, ya que viven prácticamente enterrados en el sedimento. Para esta clase de edad Butler *et al.* (1993) sugirieron una alimentación de origen detritívoro. Sin embargo, estos organismos no poseen palpos ni sifones que puedan servirle para este tipo de alimentación y las conchas más adaptadas para una vida infaunal son las compuestas por aragonito principalmente, mientras que los juveniles de “callo de hacha” poseen una concha muy delicada formada por calcita casi en su totalidad (García-March, 2005). Por ello, es necesario ser cautelosos sobre el modo de alimentación de este grupo de tallas, mientras no se desarrollen nuevos estudios que permitan determinar cuál es su verdadera fuente de alimento.

Debido a que es difícil conocer el comportamiento alimenticio de los juveniles en su hábitat natural, se han realizado estudios en laboratorio encontrando que una dieta de *Chaetoceros muelleri y C. calcitrans* es óptima para el crecimiento de los juveniles de *A. maura* (Lora-Vilchis *et al.*, 2004).

2.4 REPRODUCCIÓN

Una de las bases para conocer la biología de la reproducción es la caracterización del ciclo gonádico y del ciclo reproductivo. En general, en los bivalvos, el desarrollo gonádico implica un crecimiento de la gónada, a partir de un epitelio germinal indiferenciado de origen mesodérmico, que permanece latente en el tejido conjuntivo, después de cada período reproductivo (Morton, 1960; Thompson *et al.,* 1996). Durante la etapa de “indiferenciación” no se observan gametos y se caracteriza por la intensa actividad metabólica efectuada para almacenar sustancias de reserva (Thompson *et al.,* 1996). Posteriormente, el epitelio germinal prolifera y origina los gametos. La gónada consiste de una serie

de conductos anastomosados, denominados “folículos gonádicos” que van creciendo en longitud y diámetro, conforme se van llenando de gametos maduros almacenados hasta el momento del desove. Generalmente durante la época reproductiva, el desove consiste de una serie de expulsiones parciales del contenido gonádico de un cierto porcentaje o del total de la población.

Las observaciones en el campo son las evidencias más confiables que se pueden obtener sobre la culminación del ciclo reproductivo y sobre el momento exacto del desove, sin embargo, es muy difícil de observar un bivalvo justo al momento del desove. Por otra parte, las observaciones sobre el desove en condiciones de laboratorio o experimentales tienen poco significado, y pueden causar conclusiones dudosas sobre la temporalidad de la reproducción en condiciones naturales. Por lo tanto, la información obtenida a partir del análisis microscópico de las gónadas es la más confiable (Seed, 1976).

Para el estudio de la reproducción de los bivalvos, el análisis histológico del tejido gonádico, utilizando muestras recolectadas a intervalos regulares (el intervalo de tiempo más generalizado es de un mes) durante un año o más, es un método muy confiable para determinar los cambios gonádicos estacionales. Además permite determinar la temporalidad del desove y el porcentaje de organismos desovantes en una población natural, con fines de predicción de la fijación de semillas para su uso en acuacultura (Brousseau, 1987; Jaramillo & Navarro, 1995; Alfaro *et al.,* 2001).

Los trabajos pioneros sobre reproducción de bivalvos fueron efectuados por Loosanoff (1937, 1942,) y a partir de entonces, se han publicado una gran cantidad de trabajos que han utilizado métodos histológicos para el estudio de la reproducción de bivalvos (Malachowski, 1988; Jaramillo & Navarro, 1995; Arsenault & Himmelman, 1998; Alfaro *et al.,* 2001; Arellano-Martínez *et al.,* 2004; García-Cuellar *et al*., 2004, entre muchos otros). Sin embargo, en la familia Pinnidae, los trabajos de reproducción son escasos (Aguilar, 1964; Noguera & Gómez-Aguirre, 1972; Coronel, 1981; De Gaulejac *et al.,* 1995; Maeda-Martínez *et al.,* 1996; Ceballos-Vásquez *et al.,* 2000; Rodríguez-Jaramillo *et al.,* 2001; Urban, 2001; Enríquez-Díaz *et al.,* 2003; González-Corona, 2003; García-March, 2005; Ángel-Pérez *et al.,* 2007) y la mayoría se han llevado a cabo en condiciones controladas de laboratorio.

Experimentalmente, Rodríguez-Jaramillo *et al*. (2001) desarrollaron un método controlado en laboratorio para la maduración gonádica de *A. maura* y proporcionan información sobre la morfología de gametos y sus estructuras reproductoras en organismos juveniles. Así, sus resultados describen los estadios de madurez que claramente documentan el proceso de maduración de la gónada a diferentes temperaturas (20 ºC, 25 ºC y 30 ºC). Esto indicó que hembras y machos de *A*. *maura*, maduran sus gónadas de manera sincrónica y se observó que ambos sexos maduran más rápido a temperaturas de 25º C y 30 ºC, que a 20 ºC. Es evidente que la temperatura juega un papel importante en la maduración sexual de los moluscos, lo cual representa un avance muy importante sobre la maduración controlada de la especie.

La gametogénesis y la maduración de la gónada, están relacionadas con varios factores, tanto exógenos, que tienen su origen en las características propias del ambiente (e.g. temperatura, ciclo de mareas, profundidad, disponibilidad y calidad del alimento, fotoperiodo, salinidad, pH), como endógenos, que tienen su origen en las características propias de la especie (e.g. nutrientes almacenados, genéticos, hormonales) (Galtsoff, 1964; Mackie, 1984; Thompson *et al.,* 1996).

Los factores exógenos, junto con las características genotípicas propias de la especie, determinan el ciclo reproductivo del organismo, lo que da como resultado un patrón particular de reproducción, en el que se regulan la duración, intensidad y frecuencia del mismo, de modo que los individuos presentan un patrón característico del ciclo reproductivo. La temperatura y la disponibilidad de alimento han sido señaladas como los principales factores ambientales que regulan el ciclo reproductivo de los bivalvos marinos (Seed, 1976: Bayne & Newell, 1983; MacDonald & Thompson, 1985; Malachowski, 1988; Arsenault & Himmelman, 1998). En este sentido, Rodríguez-Jaramillo *et al.* (2001) encontraron que la temperatura tiene un efecto directo sobre la maduración de *A. maura* pues aumenta la velocidad del proceso de vitelogénesis. Sin embargo, presenta una disminución en la calidad de los ovocitos al manifestarse un fenómeno común en los moluscos que es la reabsorción de los ovocitos, llamada atresia, y la cual se observó al final de la vitelogénesis.

Por otra parte, en los ciclos reproductivos de muchos bivalvos marinos se han observado diferencias que pueden deberse a las condiciones ambientales

propias de cada localidad; es decir, el ciclo reproductivo de una especie que habita en zonas con diferencias climáticas puede variar en relación con el medio ambiente local, puesto que la reproducción de una especie es una respuesta al medio ambiente genéticamente controlada (Sastry, 1970). Baqueiro & Aldana (2000) analizaron el ciclo reproductivo de varias especies de bivalvos de la costa occidental de México y encontraron que los patrones de desove están asociados a las condiciones microambientales de su hábitat.

Un ejemplo de lo anterior lo constituye *P. rugosa*. Esta especie fue estudiada en La Paz, B.C.S. durante un año y se encontró que el momento de máxima maduración, así como la expulsión de los productos sexuales suceden en un período bastante prolongado, desde mediados de primavera hasta finalizar el verano (Noguera & Gómez-Aguirre, 1972). Una situación similar fue reportada por Ceballos-Vázquez *et al.* (2000) para Bahía Concepción, B.C.S., una localidad más al norte que La Paz, en donde las mayores frecuencias de madurez y desove de *P. rugosa* se registraron desde primavera hasta finales del otoño y se encontró un periodo de tres meses de inactividad reproductiva. Por su parte, Cendejas *et al*. (1985) encontraron en Bahía Bacochibampo, en Guaymas, Sonora, que la mayor actividad reproductiva para dicha especie ocurre durante verano.

2.5 EFECTOS DE EL NIÑO-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO) EN LA REPRODUCCIÓN DE MOLUSCOS

El fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO por sus siglas en inglés) es un complejo sistema de fluctuaciones climáticas cíclicas. Posee dos episodios, uno cálido conocido como “El Niño” el cual consiste en un calentamiento anómalo a gran escala de las aguas superficiales del Océano Pacífico central y oriental, unido con variaciones en la atmósfera que afectan a las características meteorológicas en una gran parte de la cuenca del Pacífico. El episodio frío se conoce como “La Niña” y se caracteriza por un enfriamiento anómalo de las aguas superficiales del Océano Pacífico. Para una explicación detallada del ENSO consultar Anexo I.

El ENSO influye en forma distinta en los diferentes niveles del ecosistema lo que se refleja en el comportamiento de las especies y sus pesquerías; en algunos invertebrados marinos induce a un incremento acelerado de la madurez gonadal (Wolff, 1987; Arntz & Fahrbach, 1996), que se manifiesta en porcentajes elevados

en evacuación de gametos, y en otros se produce una mortandad para luego recuperar su equilibrio (Soenens, 1985; Arntz & Valdivia, 1985; Tarazona *et al.*, 1988; Diaz & Ortlieb, 1992; Valle *et al.,* 2002).

Los efectos biológicos dramáticos asociados con los eventos ENSO han sido estudiados intensivamente en los ecosistemas de océano abierto del Pacífico ecuatorial (Chavez *et al.,* 1999; Ryan *et al.,* 2002) y para los sistemas de surgencias costeras subtropicales de las corrientes de Humboldt y California (Arntz & Fahrbach, 1996; Urban & Tarazona, 1996).

En relación al éxito de la reproducción y la supervivencia de los adultos de los bivalvos, las anomalías producidas por el ENSO tienen consecuencias diferentes, de acuerdo a cada especie. En algunas especies, habitantes de aguas someras, el efecto es negativo, por ejemplo la producción de *Mesodesma donacium* y *Tagelus dombeii*, de las costas de Perú y Chile, durante "El Niño" de 1982-83, prácticamente desapareció (Arntz *et al.,* 1987). En el caso de *Donax dentifer*, "El Niño" tuvo efectos negativos en el crecimiento, reproducción (desoves débiles y anormales) y producción somática y "La Niña" tuvo efectos positivos en la producción somática, crecimiento y reproducción debido posiblemente a que la disponibilidad de alimento fue mayor durante este periodo que durante "El Niño" (Riascos, 2006). Además, se ha demostrado que los efectos negativos del ENSO dependen de la latitud, profundidad y fuerza de la corriente sobre los bancos de organismos (Soenens, 1985). Diaz & Ortlieb (1992) revisaron la literatura de los efectos del ENSO en bivalvos de Perú, y establecieron efectos negativos en *Semele* sp., *Tagelus dombeii, Chroromytilus chorus* y *Aulacomya ater*.

Sin embargo, en ciertas especies, el efecto de "El Niño" puede ser benéfico, por ejemplo en Perú, *Argopecten purpuratus* después de "El Niño" 1982-83 presentó un aumento considerable en el tamaño de sus poblaciones que crecieron 60 veces su tamaño normal y se registraron densidades de más de 100 ejemplares por metro cuadrado (Arntz *et al.,* 1987; Wolff, 1987). En condiciones normales, esta especie se reproduce durante todo el año, pero tiene su punto máximo de desove al final del verano y en otoño. Se supone que por el efecto de las altas temperaturas registradas en el verano de 1983, las gónadas se recuperaron más rápidamente ya que el intervalo entre las fases reproductivas se hizo más corto y la maduración de las gónadas se aceleró más de lo normal (Illanes *et al.,* 1985). Esta producción anormalmente grande de gametos por

intervalo de tiempo, aunada a buenas condiciones de vida para las larvas y a la resistencia de los adultos a las altas temperaturas, explica el desmesurado crecimiento de la población (Arntz & Fahrbach, 1996). Además, durante “El Niño”, la tasa de crecimiento y la producción somática de la población fueron mayores que durante el evento “La Niña”, estos resultados demuestran los efectos positivos de “El Niño” sobre estos parámetros poblacionales en *A. purpuratus* (Tarazona *et al.,* 2007).

Por su parte, García-Cuellar *et al.* (2004) describieron el ciclo reproductivo de la madreperla *Pinctada mazatlanica* y su relación con los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” (1997-1999) en la Isla Espíritu Santo, B.C.S. y encontraron variación en la duración e intensidad de su actividad reproductiva durante dichos fenómenos.

Urban & Tarazona (1996) proponen un modelo esquematizado de los efectos del ENSO con intensidad débil y moderada en las poblaciones de bivalvos de aguas costeras (Fig. 8). Durante la fase cálida del ENSO (“El Niño”), los nutrientes disminuyen debido a que la termoclina se hunde y las surgencias normales se reducen. Además, se presenta una invasión de especies tropicales de fitoplancton (Palomares *et al.,* 2003). La biomasa de estas especies tropicales es menor que la del fitoplancton que vive bajo condiciones “normales”. Esto, y la cantidad menor de nutrientes, reducen la producción primaria (Barber & Chávez, 1986). Así, se puede asumir que durante la fase cálida del ENSO (“El Niño”) menos energía puede ser asimilada por los bivalvos (y sus larvas), por lo tanto, temperaturas no letales pueden causar mortalidad.

Un segundo efecto indirecto es causado por el incremento de la temperatura durante “El Niño”. Incluso cuando las temperaturas no son letales, se necesita más energía para el metabolismo bajo estrés (Barber & Blake, 1991). Esto significa que una mayor cantidad de energía tiene que ser designada como energía metabólica y un “excedente” energético menor estará disponible para la reproducción y el crecimiento. La temperatura frecuentemente es un disparador del ciclo reproductivo, así, el incremento de la temperatura durante “El Niño” puede causar cambios en el ritmo existente. De acuerdo a Kinne (1970) las larvas son mucho más sensitivas al incremento de la temperatura que los adultos. Por lo tanto, la mortalidad larvaria y el reclutamiento también son afectados.

En el caso de “La Niña”, los efectos en las poblaciones de bivalvos son inversos a los que se producen durante “El Niño”. De manera general y con base en el modelo esquemático (Fig. 4), se puede decir que el incremento en la producción primaria y el descenso en la temperatura, favorecen la reproducción, crecimiento y reclutamiento de las especies de moluscos bivalvos en las zonas costeras.

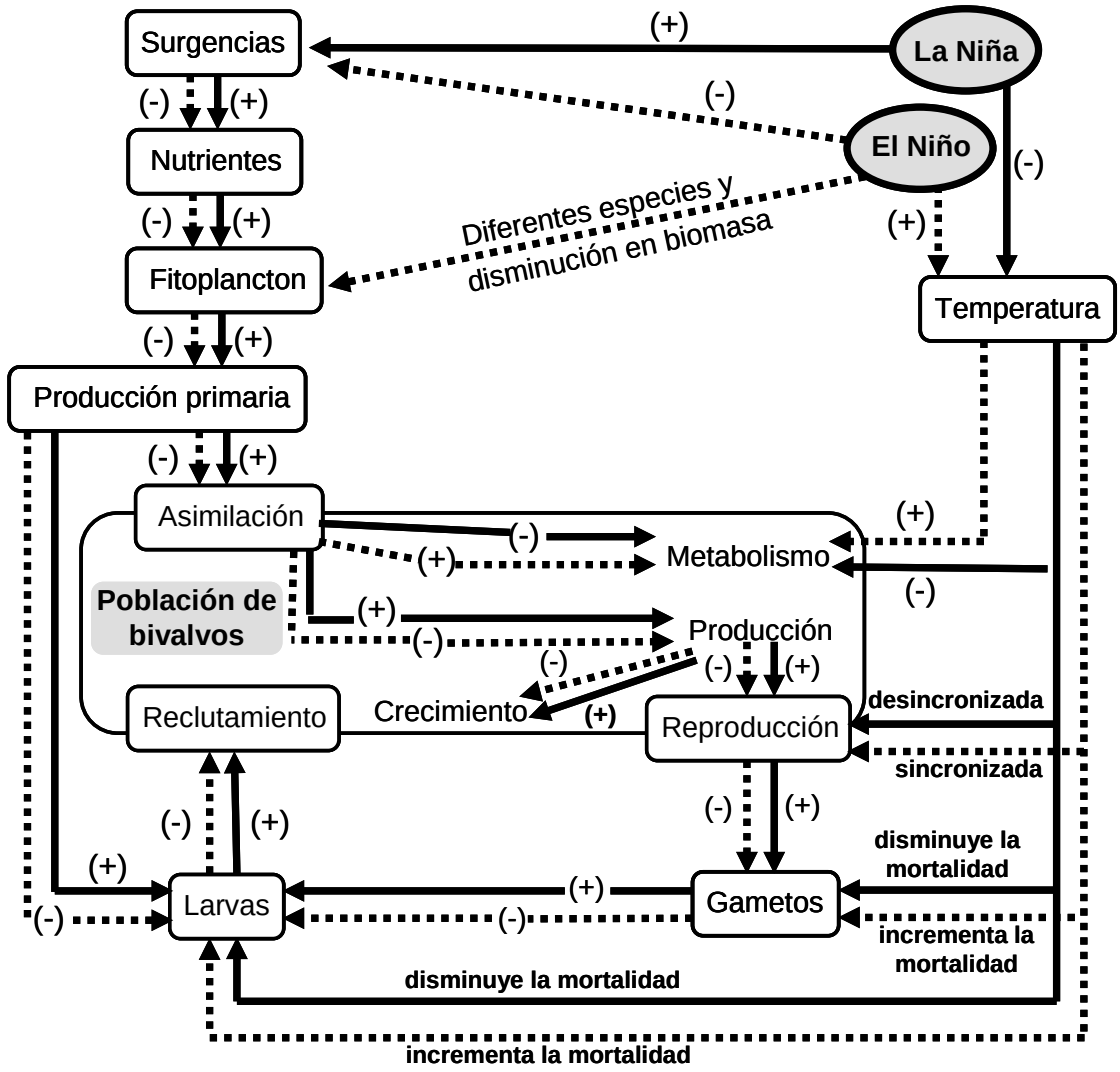

Figura 4. Modelo de los efectos del ENSO en una población de bivalvos. Los signos (+) indican aumentos y los signos (-) indican disminuciones (Tomado y modificado de Urban & Tarazona, 1996).

3. JUSTIFICACIÓN

Los moluscos como muchos otros de los recursos marinos, representan un patrimonio con un inmenso potencial económico, alimenticio y de interés científico. Asimismo, son el segundo grupo más numeroso y diverso de los

invertebrados en su morfología, hábitat y biología (Brusca & Brusca, 2002). Sin embargo, debido a la accesibilidad y al nulo o poco desplazamiento que presentan las especies bentónicas que conforman este recurso, lo hacen muy vulnerable, lo que se refleja en una sobreexplotación y destrucción de sus bancos (Baqueiro-Cárdenas *et al.,* 1992). En este sentido, los estudios de reproducción son necesarios debido a que proporcionan datos importantes relacionados con la distribución y estructura de la población, permiten efectuar predicciones sobre el reclutamiento y proporcionan la información necesaria para la obtención de semilla, el establecimiento de épocas de veda y la determinación de tallas mínimas de captura (Seed, 1976; Arsenault & Himmelman, 1998). Por lo que el conocimiento de la reproducción de una especie es esencial para el manejo de todas las pesquerías comerciales de bivalvos y para la acuacultura (Barber & Blake, 1991).

Por ende es importante realizar estudios para ampliar el conocimiento de la estrategia reproductiva de *A. maura.* Se sabe, que establecer el desarrollo gonádico, la talla de primera madurez y los índices morfofisiológicos no sólo es una aportación al conocimiento, sino que sirven como herramientas de monitoreo. La talla de primera madurez sirve como parámetro en la determinación de la talla mínima de captura, esta funge como un importante regulador del esfuerzo pesquero en muchas especies. La determinación de las épocas de reproducción, así como del desarrollo gonádico y tipo de desove, tienen gran importancia para el conocimiento biológico de una especie, además, resultan indispensables para realizar estudios posteriores sobre fecundidad, frecuencia de desoves y viabilidad de los huevos. Finalmente, la estacionalidad del proceso reproductivo y los factores que la regulan (principalmente temperatura y disponibilidad de alimento), son una referencia para el manejo temporal de la pesca y para la creación de un ambiente artificial para el control de la reproducción.

En este sentido, ya se ha comprobado que las condiciones ambientales prevalecientes durante los periodos “El Niño” y “La Niña” tienen un efecto directo en la reproducción de los bivalvos (dada su condición de vida sésil) y esto conlleva un aumento o disminución de los stocks que finalmente afecta a la producción del recurso. Por lo tanto, es relevante analizar la influencia que pueda ejercer el fenómeno del ENSO en la reproducción de *A. maura,* para poder

comprender los cambios que ocurren y tenerlos presentes para el manejo de su pesquería cuando sucedan fenómenos ENSO en el futuro.

4. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Analizar la influencia del fenómeno El Niño/Oscilación del Sur (ENSO) en la reproducción del hacha china *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México.

Objetivos particulares

1. Caracterizar el ciclo reproductivo.

2. Asociar los índices morfofisiológicos con las fases de madurez y desove.

3. Determinar la talla de primera madurez.

4. Relacionar el ciclo reproductivo, los índices morfofisiológicos y la talla de primera madurez con las variaciones de temperatura del agua y disponibilidad de alimento.

5. Comparar los aspectos reproductivos durante los fenómenos “El Niño”, “La Niña” y condiciones normales.

5. MATERIALES Y MÉTODO

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

Geográficamente, la Ensenada de La Paz está situada al Sur de la bahía del mismo nombre, dentro del Golfo de California, entre los 24º 06’ y 24º 11’ N y 110º 19’ y 110º 26’ W (Fig. 5). Es un cuerpo de agua somero (menos de 10 m de profundidad) con una superficie aproximada de 45 km^2 (Gilmartin & Revelante, 1978).

La Ensenada de La Paz está separada de la bahía por una barrera arenosa (de aproximadamente 11 km de longitud) denominada El Mogote y se comunica con la misma por medio de una boca abierta permanentemente. El canal que la conecta con la bahía mide 4 km de longitud, 1.5 km de ancho y 8 m de profundidad. La zona litoral es en su mayoría arenosa, con algunos lugares

fangosos en la parte sureste y pequeñas zonas de sustrato compuesto de conchas. No existen zonas rocosas dentro de la ensenada, sin embargo en algunas porciones está bordeada por manglar (Jiménez & Santoyo, 1987).

Los vientos fuertes soplan del noroeste durante los meses de noviembre a mayo, pero después del crepúsculo cambian a vientos del sur; durante el resto del año los vientos débiles con frecuentes calmas del sureste y del suroeste son los dominantes (Aguirre-Bahena, 2002). La temperatura del agua presenta un promedio anual de 24.7 ºC oscilando entre los 21 ºC en invierno y los 28 ºC en verano (Cervantes-Duarte *et al.*, 1991).

Se considera a la Ensenada de La Paz como una laguna costera con circulación antiestuarina, cuya salinidad (salinidad promedio anual de 37 ups) aumenta hacia el interior debido a la evaporación y a la poca influencia tanto de precipitación como de escurrimiento de agua dulce (Cervantes-Duarte *et al.*, 1991).

Las mareas son semidiurnas mixtas, con una amplitud de 70 a 90 cm. El oleaje generalmente es mínimo o nulo y la marea ejerce una gran influencia en sus playas, debido principalmente a su escasa pendiente. En la región sur durante la bajamar, quedan expuestos de 500 a 1000 m de marisma aproximadamente, aunque en algunas zonas no sobrepasan los 50 a 100 m lineales (Aguirre-Bahena, 2002).

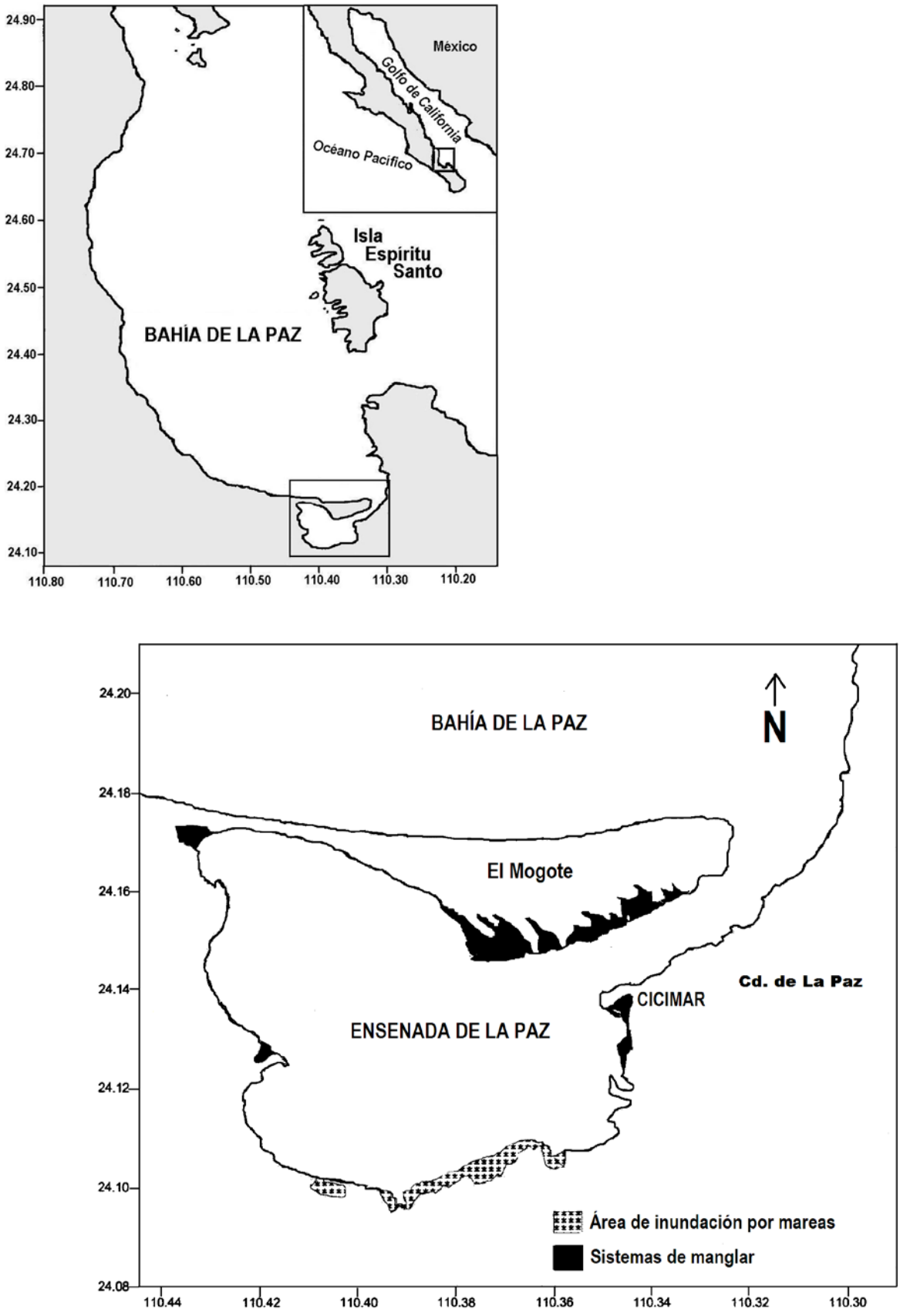

Figura 5. Localización geográfica del área de estudio.

5.2 MUESTREO

5.2.1 Organismos

Cada mes, desde enero de 2007 y hasta diciembre de 2008 se recolectaron entre 20 y 30 especímenes de *A. maura* de la Ensenada de La Paz mediante buceo semiautónomo (con compresor, manguera y máscara), a una profundidad entre tres y ocho metros. Adicionalmente, se contó con muestras obtenidas de la misma forma durante los años 2004-2005. En el laboratorio, los organismos se limpiaron de toda la fauna epibionte y se registró la altura de la concha (± 1 mm) y los pesos total y sin concha (± 0.1 g). A continuación, se procedió a la disección para obtener la masa visceral, el músculo aductor y el manto y se registraron sus pesos individuales. Debido a que *A. maura* presenta una gónada difusa (la gónada se infiltra en la masa visceral), fue necesario obtener de cada uno de los organismos una porción (aproximadamente 1 cm^2) de la masa visceral que incluyera gónada, la cual se fijó en formol al 10% para posteriormente llevar a cabo el proceso histológico.

5.2.2 Factores ambientales

Se utilizaron valores promedio mensuales de la temperatura superficial del mar provenientes de mediciones *in situ*, realizadas con ayuda de un termómetro digital marca BK Precision modelo 710 con una incertidumbre de ± 0.01 ºC.

Como indicador de la cantidad de alimento disponible para los organismos filtradores, se obtuvieron datos de concentración de clorofila "*a"* (mgCL/m^3) a partir de imágenes satelitales mensuales del sensor MODIS Aqua (http://modis.gsfc.nasa.gov/) de nivel 3 (L3), con una resolución de 4km y en formato HDF (Hierarchical Data Format). Estos datos fueron extraídos y promediados mediante programas de Matlab versión 7.7, suministrados por el PO.DAAC (Physical Oceanography Distributed Active Archive Center) de la NASA (Nacional Aeuronautics and Space Administration).

5.3 CARACTERIZACIÓN DE LOS PERIODOS "EL NIÑO" Y "LA NIÑA"

Se utilizó el Índice del "El Niño" Oceánico que provee la NOAA (http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml). Con la finalidad de identificar dentro del periodo de estudio cuándo

existían condiciones consideradas como normales, “El Niño” o “La Niña” (Ver Anexo I para una explicación detallada). Este índice se basa en el promedio de la temperatura superficial del mar de regiones específicas del océano (ver Anexo I, en este estudio se utilizó la región Niño 3.4, que es la región utilizada más comúnmente, ya que muestra la mayor variabilidad de la temperatura superficial del mar en escalas de tiempo y permite obtener un panorama general del comportamiento de los fenómenos oceanográficos.

Con base en lo anterior, en este estudio se estableció que las muestras que provienen de junio de 2004 a febrero de 2005 corresponden a un periodo “Niño” (anomalías de temperatura mayores a 0.5 ºC en cinco meses consecutivos) y las muestras que provienen de septiembre de 2007 a mayo de 2008 corresponden a un periodo “Niña” (anomalías de temperatura menores a 0.5 ºC en cinco meses consecutivos). Las muestras de los meses restantes corresponden a periodos normales.

5.4 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

La actividad reproductiva se analizó de manera cualitativa mediante la aplicación de la técnica histológica a las gónadas, para describir sus características microscópicas, y de manera cuantitativa por medio de la variación temporal de los índices morfofisiológicos y de la medición de las áreas en reabsorción en las gónadas femeninas. Adicionalmente, se estableció la talla de primera madurez y la proporción de sexos de *A. maura*.

5.4.1 Análisis histológico

A las muestras de las gónadas se les aplicó la técnica histológica convencional de acuerdo a Humason (1979) que consta de los siguientes pasos: deshidratación de tejidos por medio de una serie de alcoholes de concentraciones crecientes, aclarado por medio de Hemo-De®, e inclusión en Paraplast-Xtra® (Anexo II). Una vez completado el paso anterior, se realizaron cortes de 7µm de grosor en cada gónada y se colocaron en portaobjetos, los cuales fueron colocados en una estufa durante 20 minutos para ayudar a que el tejido se adhiera. Posteriormente, se utilizó la técnica de tinción de hematoxilina–eosina (Anexo III) para contrastar las estructuras del tejido y lograr una mejor

identificación. Finalmente, se llevó a cabo el montaje de los tejidos en laminillas permanentes con resina sintética (Cytoseal®).

Las preparaciones histológicas se observaron al microscopio y se les asignó una fase de desarrollo gonádico de acuerdo a sus características morfológicas: desarrollo, madurez, desove o eyaculación, posdesove y reabsorción. Se utilizó el criterio propuesto por Ceballos-Vásquez *et al.* (2000) para *Pinna rugosa*, pero modificado para adecuarlo al desarrollo gonádico de *A. maura*. La caracterización de las fases de desarrollo, se basó en las siguientes consideraciones: tamaño y forma de los folículos, grado de desarrollo folicular, presencia y grado de desarrollo de los gametos, tamaño de los ovocitos, espacio que ocupan los gametos en los folículos, abundancia y cantidad de tejido conjuntivo.

5.4.2 Ciclo reproductivo

Con la finalidad de describir la distribución temporal de las fases de desarrollo gonádico, se calcularon las frecuencias relativas mensuales de cada fase y se elaboraron gráficas de barras.

5.4.3 Porcentajes mensuales de áreas en reabsorción en gónadas femeninas

La reabsorción es un evento que sucede de manera natural, y puede afectar a la totalidad del tejido gonádico o sólo a una parte y puede estar asociado a condiciones ambientales adversas que inhiben el éxito reproductivo. En este sentido, ya se ha comprobado que en hembras de bivalvos las temperaturas altas favorecen la reabsorción (Maru, 1981; Paulet *et al*., 1988, Beninger & Le Pennec, 1991; Baba *et al.,* 1999; Arellano-Martínez *et al.,* 2004; Chung *et al*., 2008). En el caso de *A. maura* se detectó que la cantidad de reabsorción presente en el tejido gonádico fue más evidente en algunos meses. Por lo tanto, se hizo la medición del área ocupada por tejido en reabsorción en las gónadas correspondientes a los meses comparables de cada periodo (Niño, Niña, Normal) para determinar si su presencia está relacionada con las anomalías de la temperatura durante los periodos de estudio.

Para ello, se midió el área ocupada por gametos en reabsorción y el área total de gónada presente en las preparaciones histológicas de tres hembras en cada uno de los meses comparables (septiembre a diciembre) de los periodos de estudio (Niño, Niña, Normal). Adicionalmente, se midió el área ocupada por otros tejidos (conjuntivo y de la glándula digestiva, principalmente). Estas mediciones se realizaron con el programa SIGMA SCAN PRO (Versión 5.0, Systat Software, Inc., Richmon, C.A., Estados Unidos), a partir de imágenes digitalizadas de los cortes histológicos. Con los datos obtenidos, se calculó el porcentaje del área en reabsorción y de otros tejidos con respecto al área total y se realizaron los correspondientes análisis estadísticos (ver apartado 5.5).

5.4.4 Índices morfofisiológicos

Este estudio se complementó con métodos cuantitativos para evaluar la actividad reproductiva mediante el análisis de la variación temporal de los índices de condición general (ICG), de rendimiento muscular (IRM) y del manto (IM), los cuales se calcularon con las siguientes fórmulas (Arellano-Martínez *et al.,* 2004):

$$ICG = \frac{PSC * 100}{PT} \qquad IRM = \frac{PHMS * 100}{PSC} \qquad IM = \frac{PHM * 100}{PSC}$$

donde:

PSC= Peso sin concha (g)

PT= Peso total (g)

PHMS= Peso húmedo del músculo (g)

PHM= Peso húmedo del manto (g)

En la interpretación de los resultados, los valores de los índices morfofisiológicos se contrastaron con los resultados histológicos para determinar si los índices son buenos indicadores de la reproducción de *A. maura* en el área de estudio. Adicionalmente, se realizaron análisis estadísticos (ver apartado 5.5) para conocer si existen diferencias en los valores de los índices con respecto a los periodos de estudio (Niño, Niña y Normal).

5.4.5 Talla de primera madurez

Se estableció como talla de primera madurez aquella en la cual el 50% de los organismos están sexualmente maduros, es decir los que presenten estadios gonádicos de madurez, desove y posdesove. Se calculó la frecuencia relativa y la frecuencia relativa acumulada por intervalo de longitud (1 cm), y a partir de esta última se ajustó a un modelo logístico para conocer la talla en la que se presenta el 50% de los organismos maduros, estableciéndose ésta como la talla de primera madurez.

5.4.6 Proporción de sexos

Se obtuvo mensualmente la proporción sexual (dividiendo el número total de hembras entre el número total de machos). Para determinar si existía diferencia de 1:1 en la proporción de sexos por mes y en el total, se hicieron pruebas de hipótesis, asumiendo que la distribución muestral es aproximadamente normal, de acuerdo con el teorema de límite central. Se analizó bajo la hipótesis nula de que existe una proporción 1:1, utilizando el estadístico de prueba X^2 (Zar, 1996). La regla de decisión se realizó con una confianza del 95 %, no aceptando la hipótesis cuando el valor de X^2 calculado fuera mayor de 3.86. (Sokal y Rohlf, 1979).

5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se realizaron análisis de varianza de una vía, usando como variable independiente los meses y cuando los resultados mostraban diferencias significativas, se utilizaron pruebas *a posteriori* para comparación de medias (Tukey) de los índices morfofisiológicos. Como los valores de los índices morfofisiológicos 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.

Adicionalmente, se utilizaron análisis de varianza de una vía para determinar si existían diferencias en los pesos y tallas de los organismos con respecto al periodo y para detectar diferencias entre los meses comparables de cada periodo (“Niño”, “Niña” y Normal) con respecto a las siguientes variables: área con reabsorción de gametos, área ocupada por otros tejidos, índice de condición general e índice de rendimiento muscular.

Para el análisis estadístico se usó el programa STATISTICA para Windows (Versión 6.0, Statsof, Inc., Tulsa, OK, USA). El nivel de significación fue establecido en 0.05.

6. RESULTADOS

6.1 ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

6.1.1 Estructura gonádica

A. maura es una especie gonocórica que presenta un aparato reproductor constituido por una gónada situada en la región dorsal del animal e íntimamente ligada a la glándula digestiva. En los machos, la gónada es de color blanco amarillento y en hembras es de color anaranjado fuerte (Fig. 6); en ambos casos puede existir una variación en la tonalidad de la coloración mencionada, la cual está en relación con el grado de madurez.

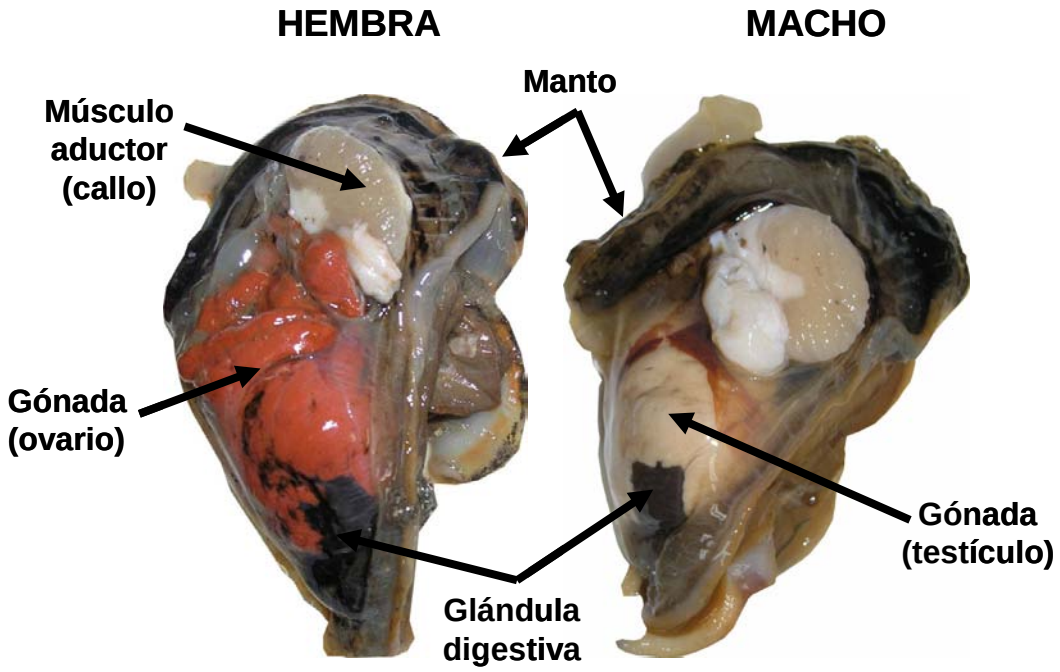

Figura 6. Localización anatómica de la gónada de *Atrina maura*.

6.1.2 Fases de desarrollo gonádico

La observación microscópica de la gónada mostró la presencia de células reproductoras en diferentes estadios de desarrollo dentro de un mismo individuo y reveló que *A. maura* presenta un desarrollo sincrónico por grupos con un desove

de tipo parcial. En ningún caso se observaron individuos con gónada indiferenciada. A continuación, se presenta la descripción de las fases de desarrollo gonádico para hembras y machos.

6.1.2.1 Hembras

En hembras se observaron cinco fases de desarrollo gonádico: desarrollo, madurez, desove, posdesove y reabsorción.

Desarrollo: Se observó una gran cantidad de folículos dentro del tejido gonádico, los cuales contenían células reproductoras en diferentes grados de desarrollo. Adheridos a las paredes de los folículos se observaron numerosas ovogonias en crecimiento y ovocitos previtelogénicos adheridos a la pared de los folículos. En ovarios con desarrollo más avanzado se observaron ovocitos maduros libres en el lumen. Los folículos se encontraron rodeados por tejido conjuntivo y con un ligero espacio entre ellos (Fig. 7).

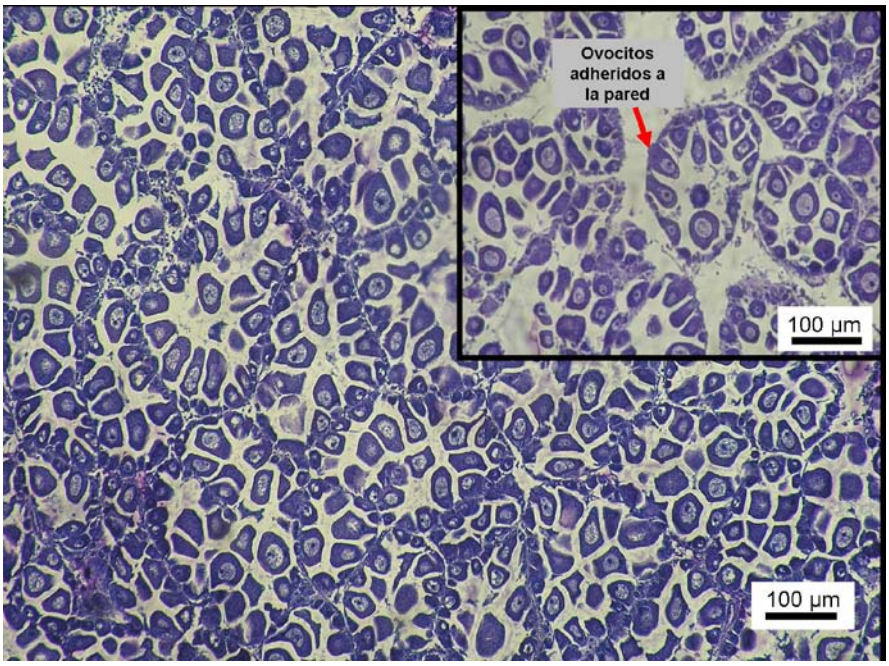

Figura 7. Microfotografía de la fase de desarrollo en hembras de *Atrina maura.*

***Madurez*:** El interior de los folículos está prácticamente lleno de ovocitos maduros libres, que por su abundancia adquieren una forma irregular, que presentan cúmulos vitelinos en su citoplasma y en su núcleo se observan de uno a tres nucleolos. Sin embargo, a pesar de que la mayoría de ovocitos en los

folículos están maduros, se pudo observar que la gametogénesis continúa con la presencia de ovocitos previtelogénicos, en crecimiento, aun adheridos a las paredes de dichos folículos. En esta fase el tejido conjuntivo es menos evidente y no existe espacio entre los folículos (Fig. 8)**.**

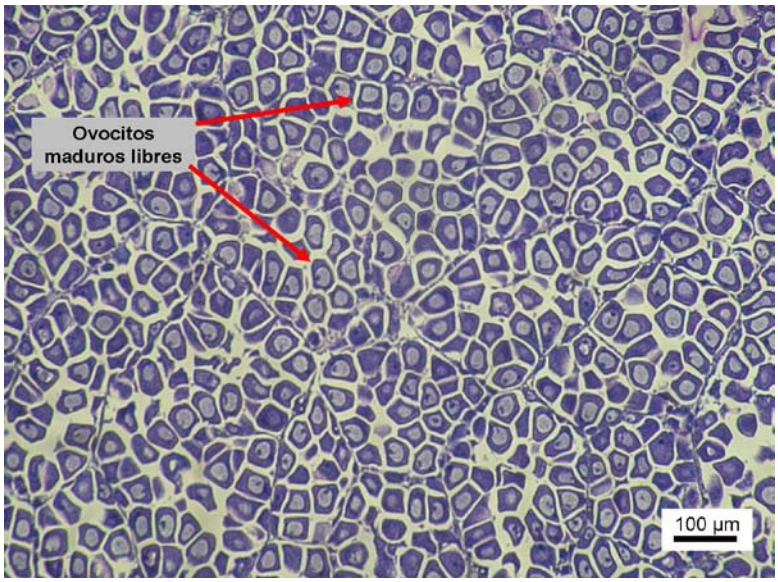

Figura 8. Microfotografía de la fase de madurez en hembras de *Atrina maura.*

Desove**:** Esta es la fase correspondiente a organismos que han iniciado la evacuación de gametos, los folículos se observan más o menos vacíos dependiendo de lo avanzado del desove, algunas de sus paredes se encuentran rotas. El tejido conjuntivo vuelve a ser evidente y se observa una gran cantidad de espacio entre ellos (Fig. 9a).

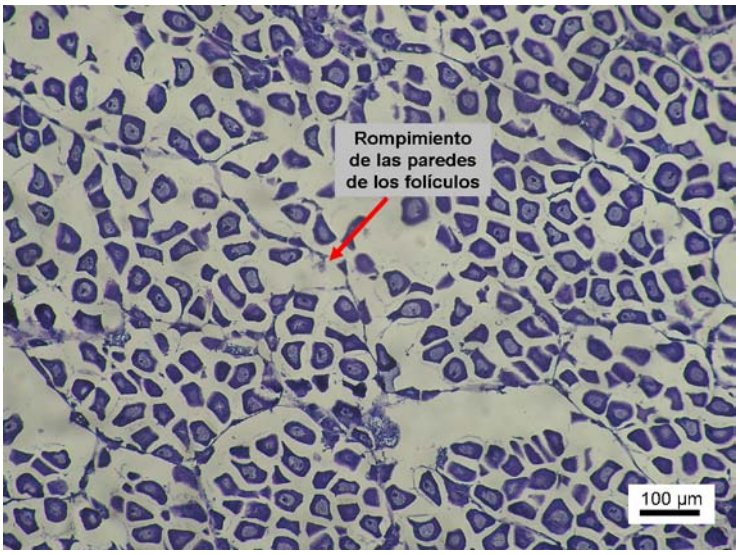

Figura 9. Microfotografía de la a) fase de desove y b) fase de desove con nuevo desarrollo en hembras de *Atrina maura*

En algunos casos, ovarios con características de desove también presentaron ovocitos previtelogénicos adheridos a la pared de los folículos, indicando el inicio de un nuevo desarrollo (Fig. 9b)

***Posdesove*:** Se caracteriza por la invasión de células sanguíneas que fagocitan los ovocitos residuales. El tejido conjuntivo es más abundante y comienza a ocupar más de la mitad de la gónada (Fig. 10).

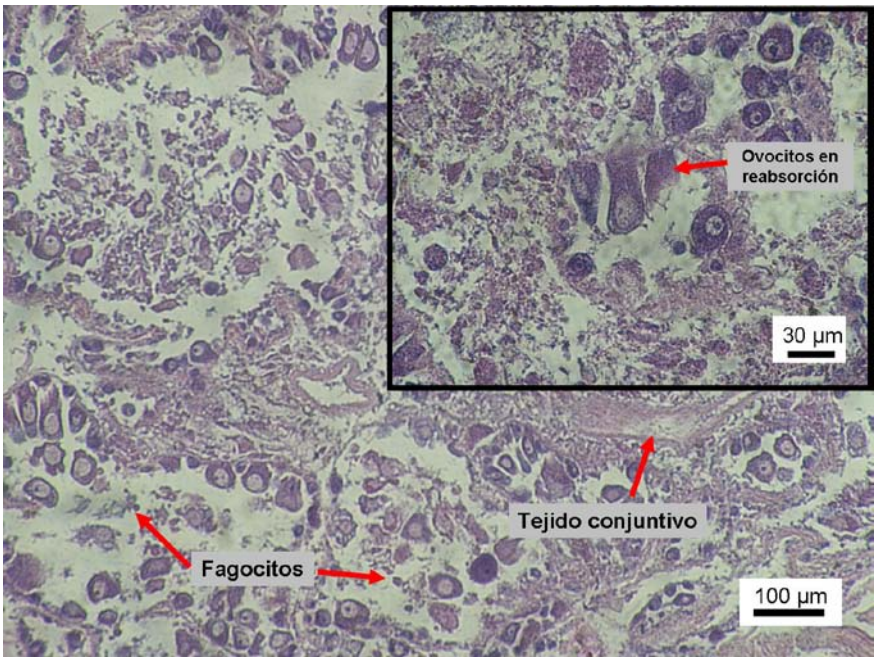

Figura 10. Microfotografía de la fase de posdesove de *Atrina maura*

Reabsorción: En esta fase las gónadas presentan las mismas características micro y macroscópicas de la fase de madurez, pero contienen grandes cantidades de ovocitos vitelogénicos en proceso de reabsorción. Se observan numerosos fagocitos entre y dentro de los folículos (Fig. 11).

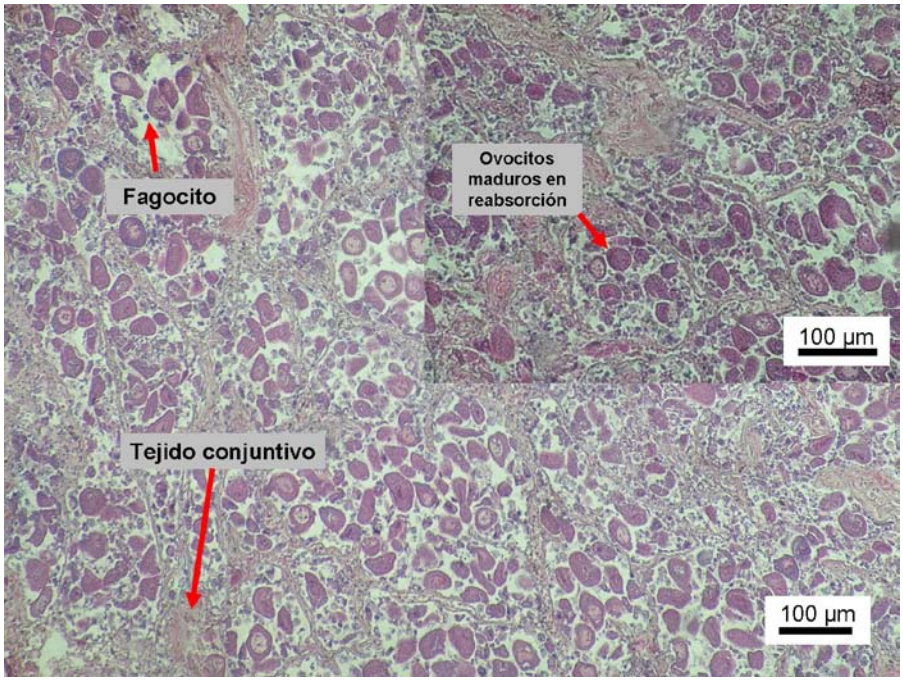

Figura 11. Microfotografía de la fase de reabsorción en hembras de *Atrina maura*

6.1.2.2 Machos

En el caso de los machos, el análisis histológico reveló que la producción de gameto es continua. Por lo tanto, los testículos con características de desarrollo o madurez presentaban zonas en las que claramente se evidencian características de una eyaculación. Sin embargo, se encontraron testículos con características exclusivas de eyaculación.

***Desarrollo*:** Las espermatogonias y espermatocitos, se encuentran formando varias capas en las paredes de los folículos y conforme maduran van ocupando el lumen (Fig. 12). Al avanzar el desarrollo las espermatogonias disminuyen y se incrementa la cantidad de espermatocitos y espermátidas. Los folículos en desarrollo se observan en diferentes tamaños, distantes unos de otros y conectados por tejido conjuntivo. La cantidad de tejido conjuntivo disminuye a medida que los folículos (túbulos seminíferos) se van llenando de espermatozoides.

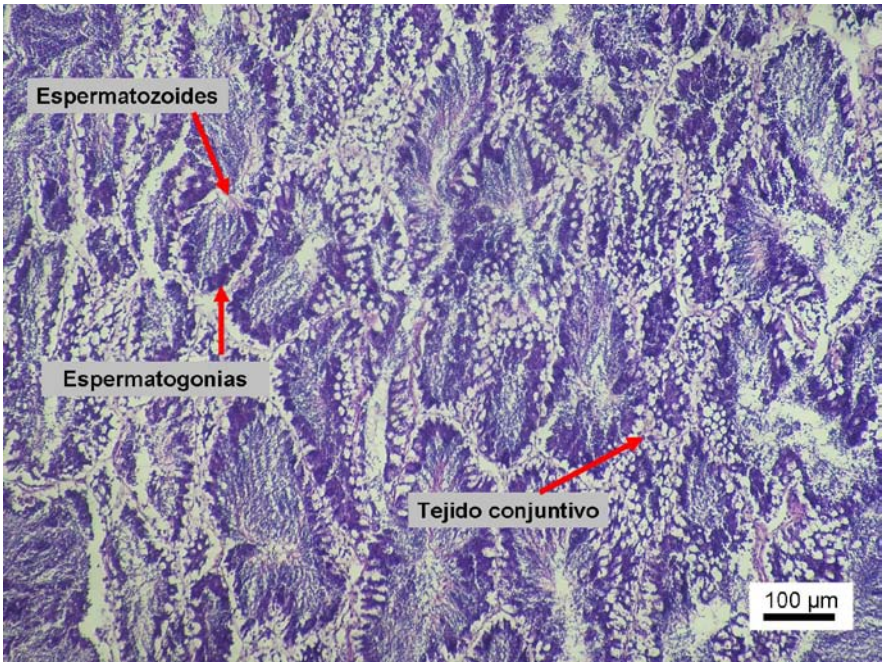

Figura 12. Microfotografía de la fase de desarrollo en machos de *Atrina maura*

***Madurez*:** El tejido conjuntivo es poco evidente, el lumen del folículo se encuentra lleno de espermatozoides y las capas de espermatogonias y espermatocitos se han adelgazado. Los espermatozoides se localizan en el centro del folículo y hay muy poca actividad espermatogénica. Los folículos comienzan a fusionarse y a formar acumulaciones de espermatozoides, reduciéndose así el espacio intrafolicular (Fig. 13).

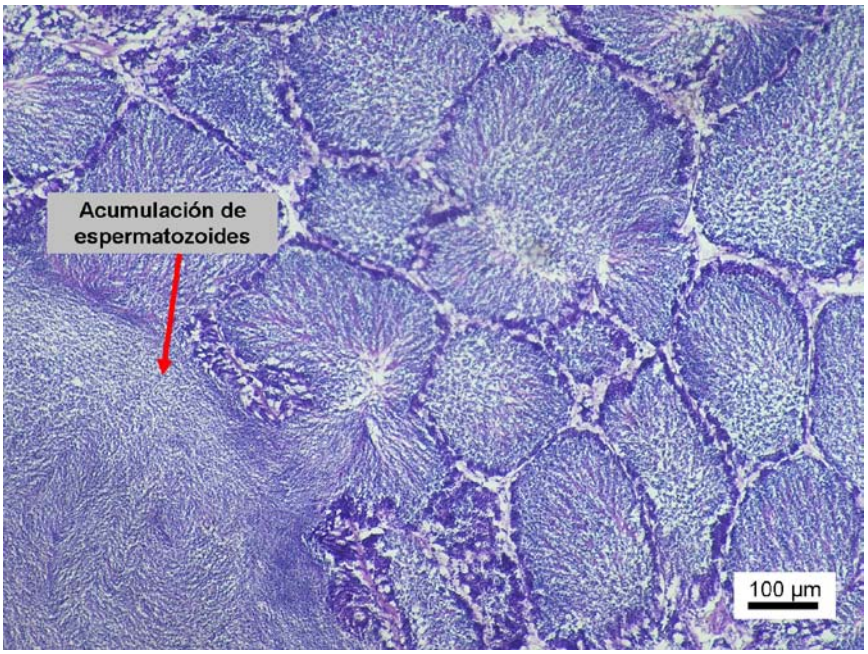

Figura 13. Microfotografía de la fase de madurez en machos de *Atrina maura*

***Eyaculación*:** En esta fase se observa que ha ocurrido la liberación de espermatozoides, debido a la disminución en su número en el centro de los folículos y a la presencia de canales evacuadores. Se observa una clara disminución en el tamaño de los folículos (Fig. 14).

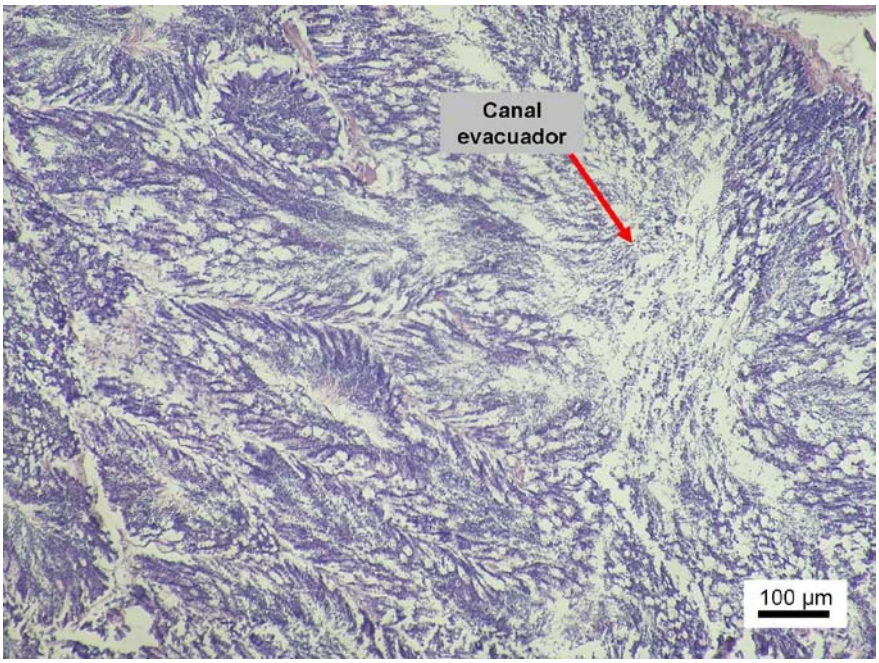

Figura 14. Microfotografía de la fase de eyaculación en machos de *Atrina maura*

6.1.3 Ciclo reproductivo

El ciclo reproductivo de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz durante los años analizados, se basó exclusivamente en las hembras, ya que los machos presentaron producción continua de gametos.

Con base en el análisis histológico, en el 2004 y 2005 se observó que el desarrollo gonádico, evidenciado por el incremento de ovogonias visibles y pequeños ovocitos, se presentó de abril a agosto (Fig. 15). La fase de madurez se presentó prácticamente en todos los meses analizados en esos dos años y sus valores son proporcionalmente altos (42% a 93%). Las fases de desove y posdesove se presentaron durante casi todos los meses; sin embargo, las mayores proporciones (42% a 88%), se registraron principalmente de noviembre a junio, alcanzando un 100% en diciembre. Se observó un porcentaje alto de gónadas en reabsorción en septiembre 2004 (75%) y en octubre 2004 (100%).

Analizando el periodo 2007-2008 se encontró que, la fase de desarrollo se presentó de enero a noviembre de 2007 con frecuencias entre 8% y 88%, y en 2008 se observó desarrollo únicamente en febrero y marzo, alcanzando una

frecuencia de 100% en este último mes. La madurez gonádica se presentó prácticamente todos los meses analizados, registrando valores altos (>70%) en enero y febrero de 2007 y octubre de 2008, así como una frecuencia de 100% en agosto y septiembre de 2008. Por su parte, los desoves se presentaron en casi todos los meses, sin embargo las mayores frecuencias se registraron de febrero a abril (70%-80%) y de septiembre a diciembre en 2007 (57%-71%). En 2008, los desoves se presentaron con mayor frecuencia en abril (67%) y en noviembre-diciembre (60% y 90%, respectivamente). Los porcentajes de gónadas en reabsorción son relativamente bajos (6%-25%) durante estos dos años, en comparación con el 2007.

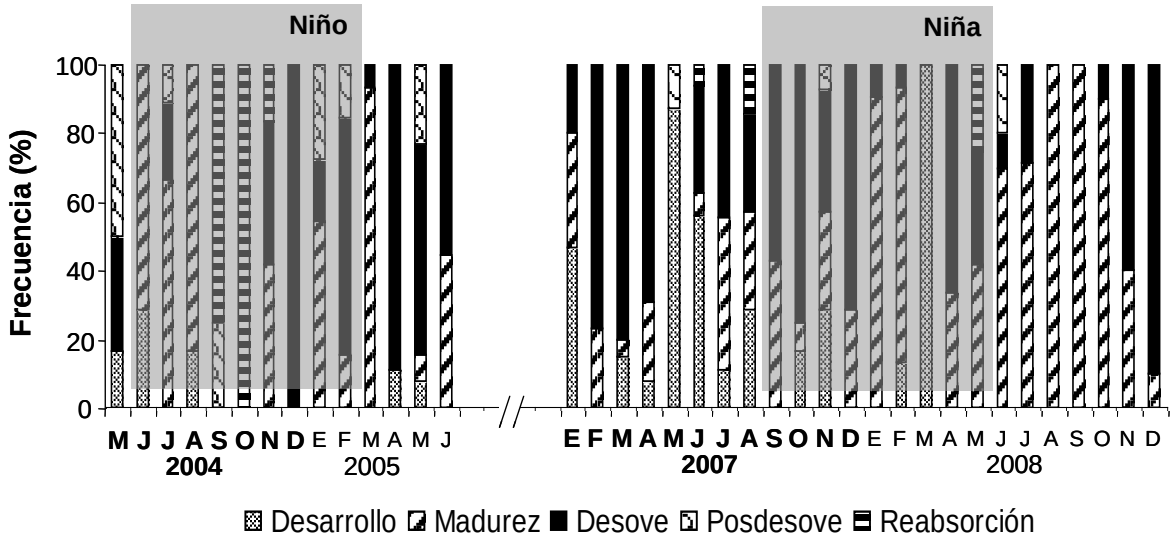

Figura 15. Frecuencias mensuales de las diferentes fases de desarrollo gonádico de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio

6.1.4 Índices morfofisiológicos

6.1.4.1 Índice de condición general

El índice de condición general (ICG) mostró diferencias significativas mensuales (ANDEVA, $p<0.01$) a lo largo de los años de estudio. Al inicio del primer año de estudio (2004-2005), el ICG osciló entre un valor mínimo de 33% y 35% de mayo a diciembre. En enero se registró un incremento significativo de los valores del ICG (44%) y en febrero comenzó un descenso hasta alcanzar un valor de 37% en mayo. Durante 2007, el ICG mostró un incremento significativo (ANDEVA, $p<0.01$) desde 33% (abril) hasta un valor máximo de 48% (julio);

descendió nuevamente en agosto hasta un valor de 29% en octubre. De diciembre de 2007 a enero de 2008 se presentó un segundo incremento de 29% a 36%. Finalmente, el ICG descendió de un valor de 34% en septiembre a un valor mínimo de 26% en noviembre (Fig. 16).

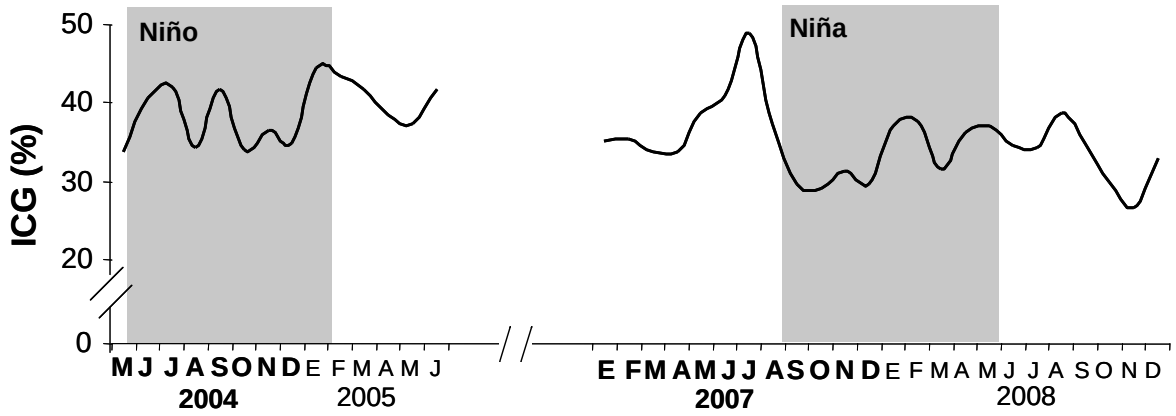

Figura 16. Variación temporal del índice de condición general de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio.

6.1.4.2 Índice de rendimiento muscular

Los valores del índice de rendimiento muscular (IRM) presentaron diferencias significativas (ANDEVA, $p<0.01$) entre los meses analizados. Al inicio del primer año de estudio (2004-2005), se observó un incremento de los valores del IRM de mayo a junio, con valores de 17% a 25%. A partir de octubre y hasta febrero hubo un descenso de los valores del IRM desde 20% a un mínimo de 9%. Al final de ese mismo año, se registró un incremento del IRM de marzo a mayo (15% a 19%). En los tres primeros meses del 2007, el IRM mostró valores entre 12% y 16%. A continuación se presentó un incremento significativo (ANDEVA, $p<0.01$) desde abril con un valor del IRM de 18% hasta alcanzar un valor de 26% en agosto. A partir de septiembre y hasta diciembre, se observó un descenso de los valores del IRM de 17% a 13%. En abril de 2008 se registró de nuevo un incremento del IRM para obtener un valor máximo de 30% en septiembre. Al final de ese año, se observó un último descenso de los valores del IRM de 20% en noviembre a 12% en diciembre (Fig. 17).

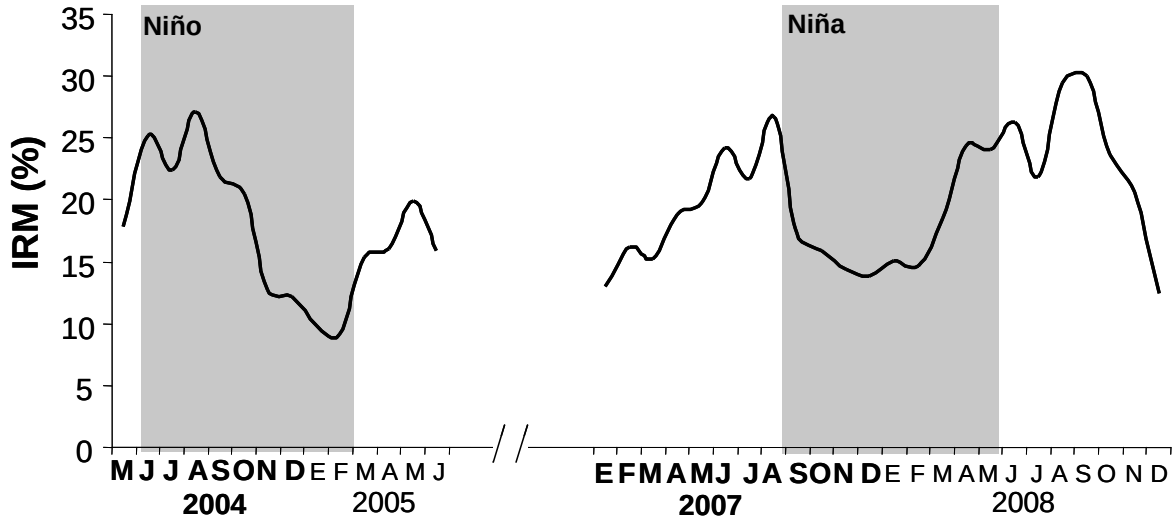

Figura 17. Variación temporal del índice de rendimiento muscular de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio.

6.1.4.3 Índice del manto

De junio a enero de 2004-2005, el índice del manto (IM) osciló entre valores de 22% y 17%; y a partir de ahí se presentó un descenso significativo (ANDEVA, $p<0.01$) hasta un valor mínimo de 13% en marzo. Desde abril y hasta junio los valores del IM se incrementaron nuevamente de 17% a 19%. Los valores del IM durante el periodo 2007-2008 también presentaron diferencias mensuales significativas (ANDEVA, $p<0.01$). De enero a octubre de 2007, el IM se mantuvo entre 15% y 21% y para noviembre se observó un descenso significativo alcanzando un valor de 17%. En abril de 2008 se registró otro descenso significativo del IM, desde 21% en marzo hasta 14%, seguido de un incremento hasta un valor máximo de 22% en junio. De nuevo, en septiembre de 2008 se presentó un último descenso que alcanzó un valor mínimo de 12% (Fig. 18).

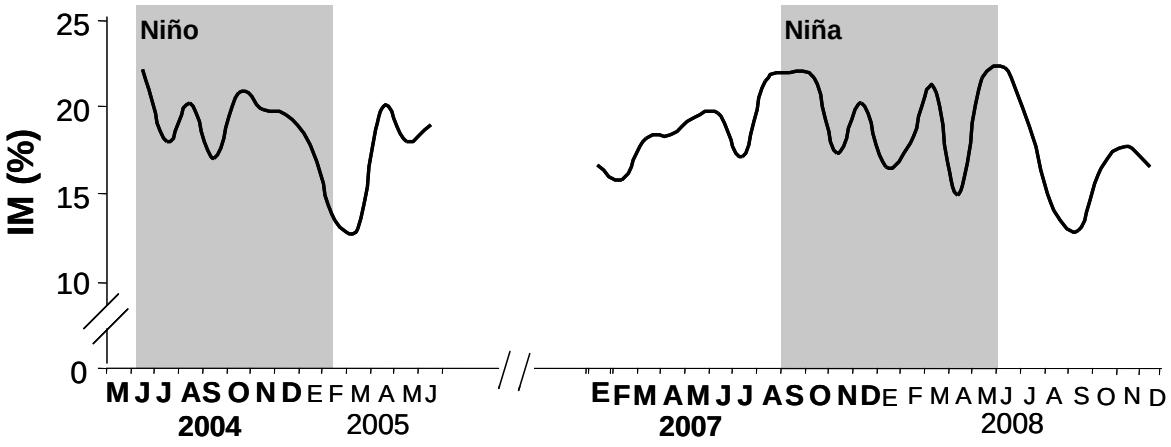

Figura 18. Variación temporal del índice del manto de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio.

6.2 PARÁMETROS AMBIENTALES Y SU RELACIÓN CON LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

6.2.1 Temperatura superficial del mar

La temperatura superficial del mar varió estacionalmente, presentando su valor mínimo en enero 2008 (19 ºC). La temperatura aumentó gradualmente alcanzando su valor máximo en septiembre de los tres años (29 ºC en 2007 y 30 ºC en 2004 y 2008). Posteriormente, los valores de temperatura comenzaron a disminuir en octubre de los tres años (Fig. 19).

En la Tabla 1 se muestran las diferencias en la temperatura superficial del mar durante los meses comparables en los cuales se presentaron los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” con respecto al periodo Normal. En general, se observó que las temperaturas más altas se registraron durante el periodo “Niño” y las temperaturas más bajas durante el periodo “Niña”, encontrándose así al periodo Normal con temperaturas intermedias. El mes de septiembre presentó el valor más alto de diferencia positiva (+0.9 ºC) y la mayor diferencia de temperatura entre periodo “Niño” y “Niña” (1.3 ºC).

Tabla 1. Temperatura superficial media del mar en la Ensenada de La Paz en los meses comparables de los periodos “Niño”, “Niña” y Normal.

Mes	Periodo	Temperatura (ºC)	Diferencia con respecto al Normal (ºC)	Diferencia “Niño” / “Niña” (ºC)
Septiembre	“Niño”	30.4	+0.9	1.3
	“Niña”	29.1	-0.4	
	Normal	29.5		
Octubre	“Niño”	28.9	+0.2	0.4
	“Niña”	28.5	-0.2	
	Normal	28.7		
Noviembre	“Niño”	26.1	+0.4	0.6
	“Niña”	25.5	-0.2	
	Normal	25.7		
Diciembre	“Niño”	22.6	+0.3	0.5
	“Niña”	22.1	-0.2	
	Normal	22.3		

Durante los meses de agosto, septiembre y octubre de 2004, influenciados por el periodo “Niño” (Fig. 19), la temperatura superficial del mar alcanzó un valor máximo de 30.4 ºC y no se observó ningún organismo en la fase de desove. Con el descenso de la temperatura (28 ºC a 21 ºC) se empezaron a presentar las mayores frecuencias de organismos en desove que se presentaron de noviembre a febrero (42% a 69%), alcanzando un 100% en diciembre (22 ºC).

Durante el periodo Niña (Fig. 19) se observaron organismos en desove prácticamente todos los meses. En septiembre y octubre la temperatura superficial del mar fue de 29 ºC y 28.5 ºC, respectivamente, y se obtuvieron frecuencias de organismos desovantes de 57% y 75% para esos mismos meses.

En los meses de septiembre y octubre de 2008, considerados dentro del periodo Normal, la temperatura fue de 29.5 ºC y 28.7 ºC, respectivamente. Durante septiembre no se registraron organismos en desove y en octubre el porcentaje fue bajo (10%). A partir de noviembre y hasta diciembre, comienza un

descenso de la temperatura (de 25.7 ºC a 22.3 ºC), el cual coincide con un aumento en las frecuencias de desoves (60% y 90%).

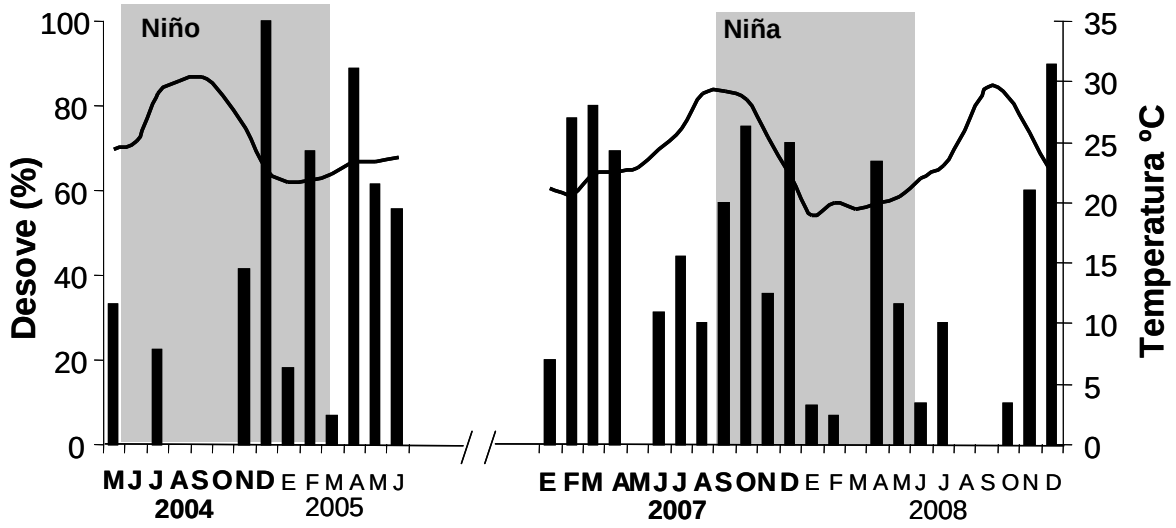

Figura 19. Temperatura y frecuencias mensuales de organismos en desove de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio.

Durante el periodo Niño, se registraron tres meses con presencia de gónadas en fase de reabsorción (Fig. 20). En septiembre el porcentaje de gónadas en dicha fase fue de 75% y coincide con el valor máximo de temperatura superficial del mar (30.4 ºC). En octubre, la temperatura fue de 28.9 ºC y la frecuencia de gónadas en reabsorción aumentó al 100%. En noviembre, se registró un descenso tanto de la temperatura (26.1 ºC) como del porcentaje de organismos en fase de reabsorción (17%) (Fig. 20).

En el periodo “Niña” únicamente se observaron gónadas en reabsorción en el mes de mayo con una frecuencia de 25% y un valor de temperatura del mar de 20.5 ºC.

Durante los meses considerados normales, se observaron valores de reabsorciones únicamente en junio y agosto de 2007 (6% y 14%), los cuales presentaron valores de temperatura de 24 ºC y 29 ºC, respectivamente.

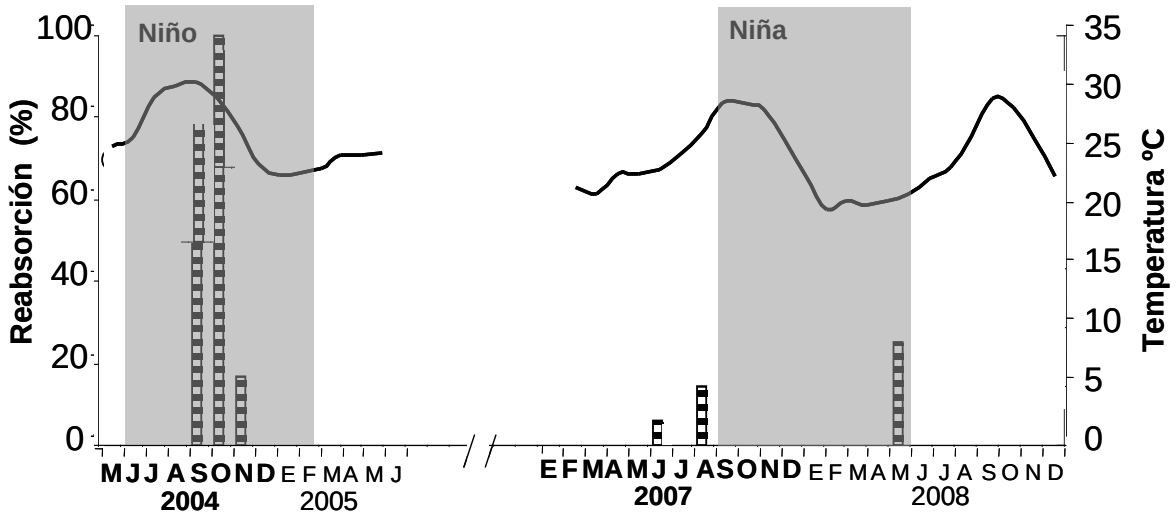

Figura 20. Temperatura y frecuencias mensuales de gónadas en fase de reabsorción de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio.

6.2.2 Clorofila *a*

Durante 2004-2005, las concentraciones de clorofila *a* oscilaron entre 0.35 y 1 mg/m^3 y el valor máximo (2.7 mg/m^3) se registró en junio de 2004. Al inicio de 2007 se observó un descenso de las concentraciones de clorofila desde 3.47 mg/m^3 en enero a 0.75 mg/m^3 en abril. A partir de mayo se registró un incremento en los valores de clorofila *a*, el cual alcanzó un valor de 4.79 mg/m^3 en junio, para disminuir de nuevo en julio y permanecer entre 0.8 y 1.2 mg/m^3 hasta noviembre. En diciembre hubo un nuevo incremento que alcanzó un valor máximo de 6.6 mg/m^3 en enero de 2008. A partir de febrero comenzó un descenso de los valores de clorofila *a* que culminó con un valor mínimo de 0.35 mg/m^3 en septiembre (Fig. 21).

Durante el periodo "Niño", las concentraciones de clorofila *a* fueron relativamente bajas y oscilaron entre 0.35 mg/m^3 y 2.7 mg/m^3. En este mismo periodo, las mayores frecuencias de desove se presentaron de noviembre a febrero (42% a 69%), alcanzando un 100% en diciembre (Fig. 20).

Los valores de las concentraciones de clorofila *a* durante el periodo Niña fueron comparativamente mayores al periodo Niño, alcanzando un valor máximo de 6.6 mg/m^3 en enero de 2008 (Fig. 21). Durante dicho mes, la frecuencia de organismos en desove fue de 9%. De septiembre a diciembre de 2007, se registraron frecuencias de desoves entre 36% y 75% y valores de clorofila *a* entre 1.2 y 3 mg/m^3. En el periodo Normal los valores de clorofila *a* variaron entre un

mínimo de 0.35 mg/m^3 en septiembre de 2008 y un valor máximo de 4.7 mg/m^3 en junio de 2007. Las mayores frecuencias de desoves se presentaron de abril a junio de 2005 (55%-88%), de febrero a abril de 2007 (69%-80%) y en noviembre y diciembre de 2008 (60%-90%).

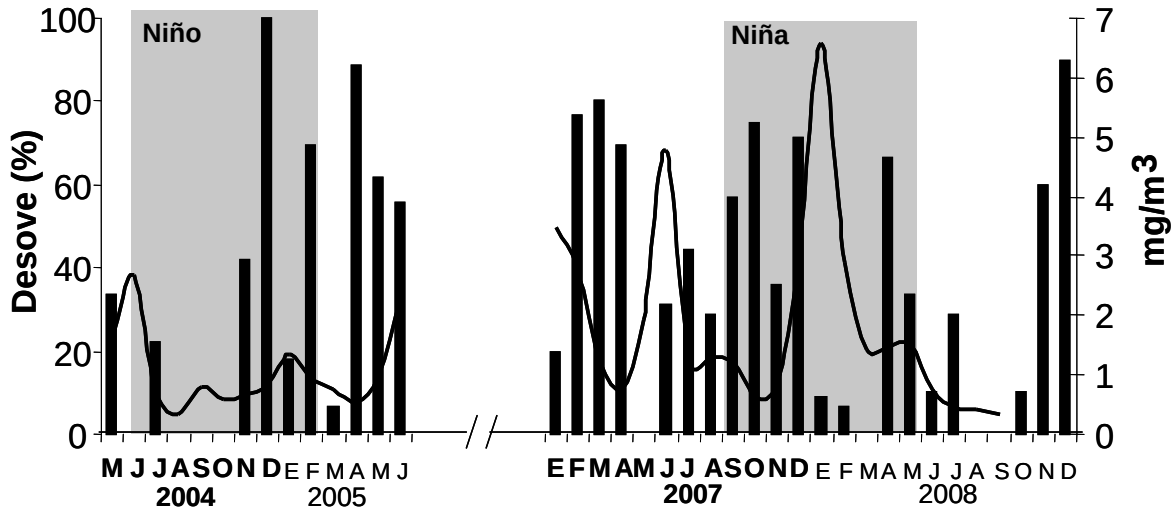

Figura 21. Concentraciones de clorofila *a* y frecuencias mensuales de organismos en desove de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, durante los años de estudio.

6.3 PORCENTAJES MENSUALES DE ÁREAS EN REABSORCIÓN DURANTE LOS PERIODOS "NIÑO", "NIÑA" Y NORMAL.

Antes de realizar los análisis de las variables histológicas con respecto a los periodos de estudio, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANDEVA) para determinar si existían diferencias en los pesos y tallas de los organismos con respecto al periodo. Los resultados del ANDEVA indican que no hay diferencia significativa en el peso (p=0.59) o en la altura de la concha (p= 0.06); por lo tanto se descarta un efecto del tamaño del organismo en las variables analizadas.

Se realizaron ANDEVA´s para detectar diferencias entre los meses comparables de cada periodo ("Niño", "Niña" y Normal) con respecto a cada variable (Tabla 2). En el periodo "Niña" hubo significativamente (p<0.001) menos áreas en reabsorción, en comparación con los periodos "Niño" y Normal. Mientras que el porcentaje de otros tejidos no presentaron diferencias significativas.

Los valores del ICG del periodo "Niño" fueron significativamente mayores (p<0.001) comparados con los periodos "Niña" y Normal. En el caso del IRM, se

presentaron los valores más altos en el periodo Normal y los más bajos en el periodo “Niña”; mientras que en el periodo “Niño” el IRM presentó valores intermedios.

Tabla 2. Variables histológicas e índices morfofisiológicos (media ± error estándar) analizados por periodo de estudio. En los renglones, los valores que no presentan la misma letra son significativamente diferentes.

	Niño	Niña	Normal	ANDEVA
Área con reabsorción (%)	79.7 ± 5.3^{b}	31.2 ± 7.1^{a}	62.1 ± 10.0^{b}	p<0.001
Otros tejidos (%)	10.4 ± 2.0	11.1 ± 2.1	7.3 ± 1.5	NS
ICG	36.5 ± 1.6^{b}	29.3 ± 1.3^{a}	29.9 ± 1.1^{a}	p<0.001
IRM	18.5 ±1.8^{ab}	14.6 ± 0.9^{a}	21.6 ± 1.7^{b}	p=0.01

NS = Diferencia no significativa
ICG = Índice de condición general
IRM = Índice de rendimiento muscular

6.4 TALLA DE PRIMERA MADUREZ

El intervalo de altura de concha (AC) en los organismos (agrupando machos y hembras) fue de 11 cm a 30 cm (media = 21.9 cm, desviación estándar = 2.9 cm). Los datos de frecuencia relativa acumulada de individuos sexualmente maduros en relación a la altura se ajustaron a un modelo logístico (Fig. 22). Así, la talla de primera madurez para *A. maura* se estableció en 21 cm de AC. Sin embargo, se encontraron organismos que pueden iniciar su desarrollo gonádico desde 11 cm AC. No hubo diferencia en la talla de primera madurez entre sexos o periodos (Niño, Niña, Normal), por lo que se agruparon todos los datos.

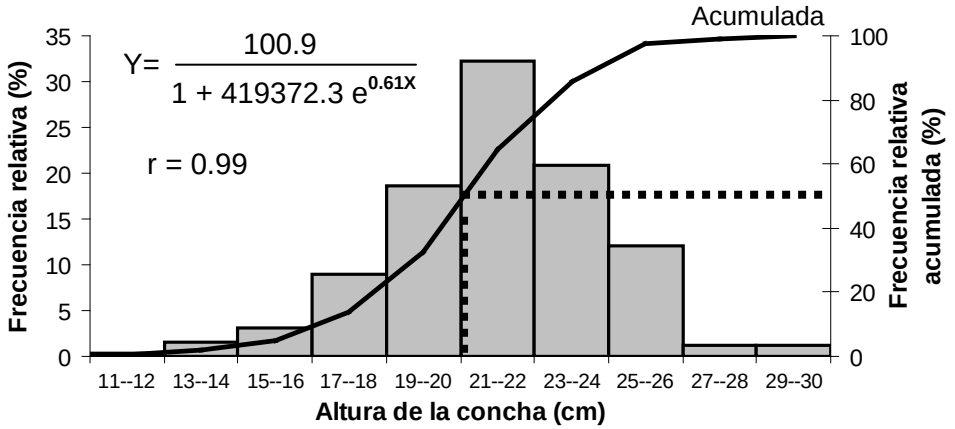

Figura 22. Talla de primera madurez de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México.

6.5 PROPORCIÓN DE SEXOS

Se recolectaron un total de 742 organismos, de los cuales 408 fueron hembras (55 %), 325 fueron machos (43.8 %) y 9 fueron hermafroditas (1.2 %). La proporción de sexos total fue de 1.26H:1M (Tabla 3). Al aplicar el estadístico de prueba X^2, se encontró que existe diferencia significativa (p<0.05) en la proporción sexual total y mensual (Tabla 3). Durante el periodo "Niño" se encontraron significativamente más hembras en diciembre de 2004 y en enero de 2005 (4.67H: 1M y 5.50H:1M, respectivamente). En el periodo Normal, se encontraron significativamente más hembras en marzo de 2005 (3H:1M) y de 2007 (6.33H:1M), mientras que en junio de 2005 se encontraron más machos que hembras (0.45H:1M). Para el periodo "Niña", únicamente se presentó diferencia significativa en la proporción sexual en febrero de 2008 (3H:1M).

Tabla 3. Proporción de sexos mensual de *Atrina maura* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. El símbolo (*) indica diferencias significativas (p<0.05) de 1H:1M.

	Mes	Hembras	Machos	Total	x^2	Proporción Hembra : Macho
	Mayo 2004	12	9	21	0.43	1.33 : 1
Periodo Niño	Junio	7	3	10	1.60	2.33 : 1
	Julio	9	5	14	1.14	1.80 : 1
	Agosto	6	7	13	0.08	0.86 : 1
	Septiembre	8	6	14	0.29	1.33 : 1
	Octubre	6	9	15	0.60	0.67 : 1
	Noviembre	12	5	17	2.88	2.40 : 1
	Diciembre	14	3	17	**7.12 ***	**4.67 : 1**
	Enero **2005**	11	2	13	**6.23 ***	**5.50 : 1**
	Febrero	13	6	19	2.58	2.17 : 1
	Marzo	15	5	20	**5.00 ***	**3 : 1**
	Abril	9	6	15	0.60	1.50 : 1
	Mayo	13	16	29	0.31	0.81 : 1
	Junio	9	20	29	**4.17 ***	**0.45 : 1**
	Enero **2007**	15	9	24	1.50	1.67 : 1

Periodo Normal	Febrero	13	11	24	0.17	1.18 : 1
	Marzo	19	3	22	**11.64 ***	**6.33 : 1**
	Abril	13	7	20	1.80	1.86 : 1
	Mayo	8	13	21	1.19	0.62 : 1
	Junio	16	10	26	1.38	1.60 : 1
	Julio	9	11	20	0.20	0.82 : 1
	Agosto	7	10	17	0.53	0.70 : 1
Periodo Niña	Septiembre	7	5	12	0.33	1.40 : 1
	Octubre	12	12	24	0.00	1 : 1
	Noviembre	14	11	25	0.36	1.27 : 1
	Diciembre	14	11	25	0.36	1.27 : 1
	Enero **2008**	11	8	19	0.47	1.38 : 1
	Febrero	15	5	20	**5.00 ***	**3 : 1**
	Marzo	7	11	18	0.89	0.64 : 1
	Abril	9	10	19	0.05	0.90 : 1
	Mayo	12	7	19	1.32	1.71 : 1
Periodo Normal	Junio	10	10	20	0.00	1 : 1
	Julio	7	12	19	1.32	0.58 : 1
	Agosto	8	8	16	0.00	1 : 1
	Septiembre	8	12	20	0.80	0.67 : 1
	Octubre	10	10	20	0.00	1 : 1
	Noviembre	10	10	20	0.00	1 : 1
	Diciembre	10	7	17	0.53	1.43 : 1
	Total	**408**	**325**	**733**	**9.40 ***	**1.26 : 1**

De igual forma, se hizo el análisis de proporción sexual total agrupando el total de organismos en cada periodo y agrupando el total sólo en los meses comparables (septiembre a diciembre) (Tabla 4). Sólo se detectaron diferencias en el periodo “Niño”, tanto en el total (1.87H:1M) como en los meses comparables (1.74H:1M) y en ambos casos hubo significativamente más hembras que machos.

Tabla 4. Proporción de sexos total y en los meses comparables de *Atrina maura* durante los periodos "Niño", "Niña" y Normal en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. El símbolo (*) indica diferencias significativas de 1H:1M.

	Periodo	Hembras	Machos	Total	x^2	Proporción Hembra : Macho
Total de meses por periodo	**Niño**	86	46	132	**12.12 ***	**1.87 : 1**
	Niña	101	80	181	2.44	1.26 : 1
	Normal	221	199	420	1.15	1.11 : 1
Meses comparables	**Niño**	40	23	63	**4.59 ***	**1.74 : 1**
	Niña	47	39	86	0.74	1.21 : 1
	Normal	38	39	77	0.01	0.97 : 1

7. DISCUSIÓN

En este estudio se registraron especímenes de *Atrina maura* entre 11 y 30 cm AC, con un promedio de 21.9 cm AC, esto difiere de las tallas encontradas por Soria (1989) para la misma especie en la desembocadura del río Balsas en Michoacán; este autor reporta que la talla mínima registrada fue de 6 cm AC y la máxima de 22.6 cm AC, con una altura promedio de 14.2 cm. Esta diferencia posiblemente se debe a las características ambientales de los sitios de estudio, pues, mientras que la población analizada por Soria (1989) se localiza en la desembocadura de un río, la aquí estudiada se encuentra en un sistema lagunar costero, cuyos aportes fluviales son tan escasos, que la salinidad del agua donde está asentada la población presenta valores típicamente marinos durante todo el año (Aguirre-Bahena, 2002). Lo anterior, presupone una mayor estabilidad ambiental en la Ensenada de La Paz, la cual se refleja en un mayor crecimiento en los individuos de la población.

La talla de primera madurez en *A. maura* se estableció en 21 cm AC, sin embargo, se encontraron organismos que pueden iniciar su desarrollo gonádico desde 11 cm AC. Esto concuerda con los resultados obtenidos por Ahumada-

Sempoal *et al.* (2002) en Oaxaca, los cuales con base en la observación macroscópica de la gónada detectaron madurez sexual a partir de 10 cm AC y difiere con lo reportado por Soria (1989) para la población de Michoacán quien detectó madurez sexual en organismos con tallas de 16 cm AC.

Las diferencias en la talla de primera madurez de las poblaciones de *A. maura* sugieren que existe un mecanismo que desencadena el inicio de la maduración sexual, mientras que las diferencias entre los ambientes sugieren que a pesar de dicho mecanismo, las condiciones ambientales pueden tener un papel significativo en el proceso de maduración.

Con respecto a la proporción de machos y hembras de *A. maura*, Soria (1989) señala que en los meses de enero, abril, agosto, noviembre y diciembre fue de 1:1.29 y en los meses restantes del año de 1:1. Por su parte, Ángel (2000) encuentra que la proporción 1:1 entre machos y hembras de *A. maura*, sólo fue significativamente diferente en el mes de noviembre. En la Ensenada de La Paz, las proporciones entre machos y hembras fueron significativamente diferentes de 1:1 en diciembre de 2004, enero, marzo y junio de 2005, marzo de 2007 y febrero de 2008, dominando las hembras en la mayoría de los casos (excepto en junio). Existen registros de que las condiciones ambientales adversas pueden afectar las proporciones sexuales en bivalvos (Saucedo & Monteforte, 1997), ya que situaciones de estrés nutricional pueden evitar el desarrollo de gónadas femeninas (energéticamente más costosas), resultando en una mayor proporción de machos en la población. De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, la explicación anterior pudiera ser plausible en cierta medida, ya que en febrero de 2008 se presentó el valor máximo de clorofila *a* (6.6 mg/m^3), lo que supone una mayor cantidad de alimento, y coincide con una mayor proporción de hembras (3H:1M).

En lo referente al análisis histológico se encontró que el esquema de cinco fases de desarrollo gonádico utilizado en el presente estudio es adecuado para describir el proceso de maduración gonádica de *A. maura* en el área de estudio. La caracterización histológica de las fases de desarrollo gonádico difirió de la realizada anteriormente por Ángel-Pérez *et al.* (2007) para esta especie en Oaxaca, ya que en la Ensenada de La Paz no se encontraron organismos en fase de indiferenciación. En este sentido, Villalejo-Fuerte *et al.* (2000) mencionan que la ausencia de un periodo de inactividad reproductiva (organismos

indiferenciados) en la población pudiera deberse a que el alimento es abundante durante todo el año, por lo que la población produce gametos de forma continua. Esta idea es reforzada por Baqueiro & Aldana (2000) quienes afirman que la fase de indiferenciado o inactividad reproductiva no es un requerimiento específico, sino que más bien es una respuesta a las condiciones ambientales.

En este sentido, se puede asumir que las condiciones en La Ensenada de La Paz son favorables para la reproducción del hacha china. Por ello, *A. maura* mostró actividad gametogénica continua, evidenciada por la variabilidad en las fases de desarrollo gonádico a lo largo del ciclo reproductivo, la carencia de inactividad reproductiva y la presencia de ovocitos en crecimiento en la periferia de los folículos en organismos en desove, indicando que la producción de los gametos es continua. Se ha señalado que en las zonas tropicales-subtropicales, un gran número de las especies de moluscos bivalvos estudiadas, se reproducen durante todo el año, con uno o dos picos de mayor intensidad (Baqueiro *et al*., 1992; Baqueiro & Aldana, 2000). Esto pudiera deberse a que el éxito reproductivo en bivalvos ocurre cuando estos responden bien a los cambios anuales en las condiciones ambientales. Si no se presentan las condiciones ideales para el desove, pueden ocurrir desoves parciales o repetidos para asegurar que al menos algunas de las larvas encontrarán condiciones favorables para sobrevivir (Langton *et al.*, 1987).

La relación que guarda el patrón reproductivo de los bivalvos con los factores ambientales ha sido revisada por muchos autores (Giese, 1959; Sastry, 1970, 1979; Mackie, 1984). La temperatura y la disponibilidad de alimento han sido señalados como algunos de los factores más importantes en la regulación del ciclo reproductivo de los bivalvos marinos (Seed, 1976; Bayne & Newell, 1983). En este sentido, la presencia manifiesta (aunque débil) de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” en la Ensenada de La Paz durante los años de estudio ocasionó anomalías en la temperatura y diferencias importantes en la disponibilidad de alimento entre periodos (“Niño”, “Niña” y Normal). Esto permitió evaluar los efectos que se presentaron en la reproducción de *A. maura* como consecuencia de las modificaciones ambientales ocasionadas por dichos fenómenos.

Como primer efecto en la reproducción de la especie, se observó que durante el periodo “Niño”, las mayores frecuencias de desoves se registraron a partir de noviembre cuando ocurrió un descenso de la temperatura superficial del

mar (de 30.4 ºC a 26.1 ºC). En contraste, durante el periodo “Niña”, la reproducción estuvo restringida prácticamente a la segunda mitad del 2007, en la cual se presentó un aumento sostenido de la temperatura (de 24º C a 28º C). Se sabe que la temperatura es el detonante más importante del desove (Sastry, 1979; Barber & Blake, 1991; Bayne & Newell, 1983; Rodríguez-Jaramillo *et al.,* 2001). De acuerdo con Loosanoff & Davis (1963) y Sastry (1970), la respuesta reproductiva depende de la especie y de los intervalos óptimos de temperatura para su reproducción, por lo que pueden desovar cuando la temperatura va en aumento, alcanza su máximo o cuando va en descenso, dependiendo de las condiciones ambientales de cada área geográfica.

Así, al asumir que la temperatura es uno de los disparadores más importantes de los ciclos de desove, esto pudiera explicar por qué las mayores frecuencias de desoves durante “El Niño” (periodo cálido) se presentaron con el descenso de la temperatura y al contrario en el periodo “La Niña” (periodo frío) los desoves coincidieron con el aumento de la temperatura.

Como segundo efecto de los fenómenos océano-atmósfera en la reproducción de *A. maura*, se encuentra la presencia de reabsorciones masivas de las gónadas femeninas durante el periodo “Niño” (cálido). Dichas reabsorciones se presentaron principalmente en septiembre y octubre, los cuales son los meses más cálidos del año y en donde se presentó la máxima anomalía positiva de temperatura (+1.3 ºC). Las gónadas, aunque macroscópicamente presentaban la coloración y tamaño de gónadas maduras, al observarlas al microscopio se observaron ovocitos postvitelogénicos en proceso de lisis y una gran cantidad de fagocitos dentro y fuera de los folículos, lo que indica que no se llevaría a cabo el desove de dichos gametos.

Este constituye el primer reporte de una atresia tan intensa de los ovocitos en *A. maura* y aunque las razones por las que ocurre la lisis aun son desconocidas, en la literatura se han propuesto varias hipótesis. Motavkine & Varaksine (1983), quienes diferenciaron tres tipos de reabsorción de intensidad variable, establecen tres hipótesis: (1) un mecanismo de control del número de células en el acino el cual tiene una capacidad finita podría explicar la reabsorción fisiológica; (2) un proceso de “autolimpieza” el cual prepara la gónada para un nuevo ciclo gametogénico podría explicar la reabsorción del posdesove; (3) condiciones ambientales desfavorables pudieran inducir la lisis masiva de gametos,

deteniendo con esto el ciclo gonádico el cual en condiciones favorables terminaría con el desove. La degeneración de ovocitos es un fenómeno observado comúnmente en la mayoría de las especies de bivalvos (Chung *et al*., 2008) y se ha reportado en otras especies de bivalvos como *Corbicula japonica* (Maru, 1981; Baba *et al.,* 1999), *Pecten maximus* (Paulet *et al*., 1988, Beninger & Le Pennec, 1991) y *Nodipecten subnodosus* (Arellano-Martínez *et al.,* 2004). Con ello, los productos de la lisis pasan al torrente sanguíneo como metabolitos que pueden ser movilizadas rápidamente por el organismo (Pipe, 1987; Dorange & Le Pennec, 1989; Le Pennec *et al.,* 1991; De Gaulejac *et al.,* 1995).

Morvan & Ansell (1988) mencionan que la reabsorción de los gametos puede ser vista como una adaptación en respuesta a cambios en la temperatura y la disponibilidad de alimento. Si la energía requerida para la producción de gametos sobrepasa la energía obtenida del alimento o de las reservas nutritivas (déficit de energía), puede ocasionar que no todos los ovocitos alcancen el tamaño crítico y la madurez para el desove. En este caso, la energía obtenida por la reabsorción de los gametos puede ser reasignada para la maduración de una nueva generación de gametos o usada para otros propósitos metabólicos por moluscos marinos (Lubet *et al.,* 1987; Dorange & Le Pennec, 1989; Motavkine & Varaksine, 1989).

Lo anterior, es apoyado por los resultados de los registros de clorofila *a*, los cuales durante el periodo “Niño” son bajos (menos disponibilidad de alimento) en comparación con los periodos “Niña” y Normal, periodos en los cuales las reabsorciones son mínimas o nulas.

Es importante señalar, que para poder evaluar los efectos de la temperatura, se debe tomar en cuenta la adaptación de cada especie a este factor ambiental. Por ejemplo, Wolff (1985) menciona que en *Argopecten purpuratus* las altas temperaturas durante “El Niño” tienen efectos positivos en su crecimiento y reproducción por ser una especie vestigio de la fauna sub-tropical del Mioceno, y por lo tanto está adaptada a temperaturas más altas, en el caso de *A. maura*, “El Niño” tiene efectos negativos en su reproducción, por lo que se puede asumir que está adaptada a temperaturas bajas.

En el presente estudio se presentan datos que apoyan un efecto en la reproducción de *A. maura* relacionado tanto con el factor temperatura como con el factor disponibilidad de alimento (clorofila *a*). Sin embargo, dado que no se

llevaron a cabo experimentos de alimentación o mediciones directas de fitoplancton, los efectos de la disponibilidad de alimento sobre la reproducción y energía asimilada de *A. maura* en el área de estudio, están sustentados sobre bases teóricas y se recomienda tenerlo en cuenta en futuros trabajos.

El ciclo reproductivo en “El Niño” (durante los meses comparables) se caracterizó por: (1) una alta proporción de organismos maduros, mayor al 55%, (2) valores altos del ICG (33-44%), (3) bajas proporciones de desoves, en general, y (4) una alta proporción de organismos con gónadas en reabsorción (17-100%). Basados en estos hallazgos, se pueden asumir efectos negativos de “El Niño” en el proceso de desove, causando eventos de desoves anormales y reabsorción de gametos. En contraste, durante “La Niña” se observaron valores menores del ICG (29-36%). Estos descensos coinciden con la disminución de organismos maduros, lo cual indica que ocurrieron desoves masivos como lo muestras las altas frecuencias de desove en esos meses (36-71%). De igual forma, Urban & Tarazona (1996) encontraron que durante “El Niño” 1992-1993 se presentaron cambios en el patrón normal de desove de *Gari solida* en Perú, los cuales fueron disparados por las anomalías en la temperatura.

Por lo tanto, se puede concluir que *A. maura* tiene una estrategia reproductiva oportunista, la cual permite la reabsorción de los gametos (evitando pérdida de masa corporal) cuando se presentan condiciones ambientales desfavorables y un reparto de la energía excedente para la reproducción bajo condiciones favorables. Sin embargo, los resultados de este trabajo demuestran uno de los problemas con los que se enfrentan la mayoría de estudios a corto plazo: una cierta estrategia reproductiva bajo ciertas condiciones ambientales que prevalecen en una cierta latitud puede cambiar cuando las condiciones ambientales cambian.

El ciclo reproductivo de *A. maura* en la Ensenada de La Paz es complejo. Este estudio indica que las variaciones en las condiciones ambientales producidas por el ENSO pueden modificar el ritmo de la reproducción y que una combinación de tácticas reproductivas, incluyendo reproducción continua, desoves parciales o masivos y reabsorción de gametos en condiciones desfavorables puede ser utilizada para asegurar el éxito reproductivo.

En el pasado, la mayoría de las conclusiones de cómo afectan los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” la dinámica poblacional de los moluscos

marinos han sido obtenidas de los resultados de eventos extraordinariamente fuertes (1982-83, 1997-98). Sin embargo, las consecuencias catastróficas o, dependiendo del caso, extremadamente positivas de estos fenómenos excepcionales no son representativas de los eventos moderados. Además, tradicionalmente, los estudios de los efectos biológicos de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” se han llevado a cabo en latitudes altas, donde los cambios oceanográficos asociados con este evento son claros. Este es uno de los pocos estudios que proveen evidencia valiosa de los efectos biológicos de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” bajo condiciones tropicales-subtropicales, y enfatiza la importancia de investigaciones futuras de los efectos de las complejas interacciones oceanográficas con la respuesta biológica de la reproducción de especies de moluscos de importancia comercial.

8. CONCLUSIONES

- En la Ensenada de La Paz, tanto la temperatura como la disponibilidad de alimento (clorofila *a*) fueron diferentes durante “El Niño” y “La Niña”. La temperatura fue mayor durante “El Niño” y la disponibilidad de alimento fue mayor durante “La Niña”.

- La reproducción de *Atrina maura* en La Ensenada de La Paz fue continua durante todo el periodo de estudio.

- *A. maura* no presentó una fase de indiferenciación en el ciclo gonádico.

- Las gónadas de *A. maura* presentaron un desarrollo asincrónico.

- Los índices de condición general y de rendimiento muscular mostraron una tendencia general de disminución durante las fases de desove, lo cual podría indicar que en *A. maura* utiliza la energía almacenada en el músculo para soportar el gasto energético de la liberación de los gametos.

- *A. maura* es sensible a los cambios de temperatura ocasionados por los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” en La Ensenada de La Paz. Durante “El Niño”, se presentaron las mayores frecuencias de desoves en coincidencia con el descenso de la temperatura. En contraste durante “La Niña”, las mayores frecuencias de desoves coincidieron con el aumento de la temperatura.

- Se asume que las mayores concentraciones de clorofila *a* durante “La Niña” favorecen las altas frecuencias de desoves en comparación con las bajas concentraciones de alimento durante “El Niño”.

- Las reabsorciones masivas encontradas durante “El Niño” pudieran deberse a las condiciones de temperatura anómalamente altas registradas durante dicho periodo y serían el resultado de una táctica utilizada por *A. maura* para una repartición de la energía metabólica obtenida de la lisis de los gametos.

- La talla de primera madurez de *A. maura* fue de 21 cm AC, sin embargo se observaron organismos con actividad reproductiva desde los 11 cm AC. No hubo diferencia en la talla de primera madurez en los periodos “Niño”, “Niña” y Normal.

9. RECOMENDACIONES

- Realizar análisis bioquímicos con el fin de establecer si existe transferencia de nutrientes hacia a gónada ara ayudar a soportar su gametogenesis.

- Realizar estudios de la estructura poblacional de *A. maura* en La Ensenada de La Paz; con el fin de determinar su densidad, la estructura de tallas, así como sus patrones de dispersión.

- Analizar el ciclo reproductivo de *A. maura* en poblaciones localizadas en distintas latitudes y profundidades, así como en zonas con diferentes impactos pesqueros.

- Analizar el ciclo reproductivo durante periodos “Niño” y “Niña” de mayor intensidad, para conocer si los efectos encontrados en el presente trabajo igualmente se intensifican o se presentan nuevos efectos.

- Realizar cortes histológicos en distintas partes de la gónada con el fin de buscar un mayor porcentaje de organismos hermafroditas.

- Analizar tallas menores para corroborar la talla de primera madurez de la especie en la zona.

- Realizar estudios en condiciones controladas de laboratorio para evaluar el efecto preciso de la temperatura y la disponibilidad de alimento en la reproducción de esta especie, y así, sentar bases para un cultivo a escala comercial.

10. BIBLIOGRAFÍA

Aguilar, F. 1964. *Contribución al estudio histológico de las gónadas de* Atrina maura *Sowerby 1835 (Mollusca, Fam. Pinnidae).* Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN., México, 27 p.

Aguirre-Bahena. 2002. *Dinámica de los componentes de la materia particulada suspendida y otras variables hidrológicas en la Ensenada-Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.* Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, México, 146 p.

Ahumada-Sempoal, M.A., S.J. Serrano-Guzmán & N. Ruiz-García. 2002. Abundancia, estructura poblacional y crecimiento de *Atrina maura* (Bivalvia:Pinnidae) en una laguna costera tropical del Pacífico mexicano. *Rev. Biol. Trop*. 50:1091-1100.

Alfaro, A.C., A.G. Jeffs & S.H. Hooker. 2001. Reproductive behavior of the green-lipped mussel, *Perna canaliculus*, in northern New Zealand. *Bull. Mar. Sci.,* 69:1095–1108.

Ángel-Pérez, C. 2000. *Ciclo reproductivo de* Atrina maura *(Sowerby 1835) (Bivalvia:Pinnidae) en el sistema lagunar Corralero-Alotengo, Oaxaca, México.* Tesis de licenciatura. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca, México. 56 pp.

Ángel-Pérez, C., S.J. Serrano-Guzmán & M.A. Ahumada-Sempoal. 2007. Ciclo reproductivo del molusco *Atrina maura* (Pterioidea: Pinnidae) en un sistema lagunar costero, al sur del Pacífico tropical mexicano. *Rev. Biol. Trop*., 55:839-852.

Arellano-Martínez, M. 1997. *Biología reproductiva del ángel rey* Holocanthus passer *Valenciennes, 1846 y del ángel de cortés* Pomacanthus zonipectus *(Gill, 1863) (Teleostei: Pomacanthidae), en la costa sur-occidental del Golfo de California, México.* Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, México. 88 p.

Arellano-Martínez, M., I. Racotta, B.P. Ceballos-Vázquez & J. Elorduy-Garay. 2004. Biochemical composition, reproductive activity, and food availability of the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* in the Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. *J. Shellfish Res.,* 23:15-23.

Arntz, W.E. & E. Valdivia. 1985. Incidencia del fenómeno "El Niño" sobre los mariscos en el litoral peruano, 91-101. *En*: Arntz, E., A. Landa & J.

Tarazona (Eds.) *“El Niño” su impacto en la fauna marina*. *Bol. Inst. Mar Perú-Callao*, Vol. Extraordinario.

Arntz, W.E., T. Brey, J. Tarazona & A. Robles. 1987. Changes in the structure of a shallow sandy beach community in Peru during an “El Niño” event*. S. Afr. J. Mar. Sci.*, 5:645-658.

Arntz, W.E. & E. Fahrbach. 1996. *“El Niño”: Experimento climático de la naturaleza*. Fondo de Cultura Económica, México. 310 p.

Arsenault, D.J. & 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.

Baba, K., M. Tada, T. Kawajiri & Y. Kuwahara. 1999. Effects of temperature and salinity on spawning of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan*. Mar. Ecol. Progr. Ser*., 180: 213-221.

Baqueiro, E. 1984. Status of molluscan aquaculture on the Pacific coast of Mexico. *Aquaculture*, 39:83-93.

Baqueiro, E., A. Avilés-Quevedo, J. Massó-Rojas, M. Muciño-Díaz, P. Rogers-Nieto & A. Vélez-Barajas. 1992. *Manual de métodos de muestreo y evaluación de poblaciones de moluscos y otros recursos bentónicos*. Instituto Nacional de la Pesca. México, 73p.

Baqueiro, E. & D.A. Aldana. 2000. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. *Bull. Mar. Sci*., 66:13-27.

Barber, R.T. & F.P. Chávez. 1983. Biological consequences of “El Niño”. *Science,* 222:1203-1210.

Barber, R.T. & F.P. Chávez. 1986. Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 “El Niño”. *Nature,* 319:279-285.

Barber, J.B. & N.J. Blake. 1991. Reproductive physiology, 377-409. *En:* Shumway, S.E. (Ed.) *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture.* Elsevier, Amsterdam, 1095 p.

Bayne, B.L. & R.C. Newell. 1983. Physiological energetic of marine mollusks, 407-515. *En*: Wilbur, K. M. & A.S.M. Saleuddin (Eds.) *The Mollusca*. Vol. 4, Physiology, Part 1, Academic Press, Londres.

Beninger P.G. & I.V. Le Pennec. 1991. Functional anatomy of scallops, 133-223. *En:* Shumway, S.E. (Ed.) *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture.* Elsevier, Amsterdam, 1095 p.

Bjerknes, J. 1966. A possible response of the atmosphere Hadley circulation to equatorial anomalies of ocean temperature. *Tellus*, 8: 820-829.

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.

Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 2002. *Invertebrates.* 2da Edición. Sinauer Associates, Inc., E.U.A. 936p.

Butler, A., N. Vicente & B. De Gaulejac. 1993. Ecology of the Pterioid bivalves *Pinna bicolor* Gmelin and *Pinna nobilis* L. *Life* 3(1-2):37-45.

Cardoza-Velasco, F. & A. Maeda-Martínez. 1997. An approach to aquacultural production of the penshell *Atrina maura* Sowerby, 1835 (Bivalvia:Pinnidae) in northwest Mexico. *J. Shellfish Res*., 16(1):311.

Ceballos-Vázquez, B.P. 1993. *Biología reproductiva del "Conejo"* Caulolafilus affinis, *Gil, 1865 (Pistes: Branchiostegidae), en el canal Cerralvo, B.C.S., México.* Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, México. 72 p.

Ceballos-Vázquez, B.P., M. Arellano-Martínez, M. Villarejo-Fuerte & 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.

Cendejas, J.M., M.G. Carballo & L.M. Juárez. 1985. Experimental spat collection and early growth of the penshell, *Pinna rugosa* (Pelecypoda: Pinnidae), from the Gulf of California. *Aquaculture*, 48: 331-336.

Cervantes-Duarte, R., S. Aguiñiga-García & R. Guerrero. 1991. Variación estacional de temperatura, salinidad y nutrientes en la Ensenada de La Paz, B.C.S. *Rev. Invest. Cient. Univ. Auton. Baja Calif. Sur*, 2(2):53-64.

Chavez, F.P., P.G. Strutton, G.E. Friederich, R.A. Feely, G.C. Feldman, D.G. Foley & M.J. McPhaden. 1999. Biological and chemical response of the equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 "El Niño". *Science*, 286:2126-2131.

Chung, E.Y., K.Y. Lee & J.Y Lee. 2008. Ultrastructural study of the process of oocyte degeneration and function of the follicle cells in female *Spisula sachalinensis* on the East Sea of Korea. *Korean J. Malacol.* 24(1):33-40.

Coronel, J.S. 1981. *Estudio gonadal de* Pinna rugosa *(Sowerby, 1835) Pinnidae, Mollusca, en el período comprendido entre agosto de 1979 y diciembre de 1980 en la Bahía de La Paz.* Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 36 p.

Curtis, H., N. S. Barnes, A. Schnek & G. Flores. 2000. *Biología*. 6ta ed. Editorial Médica Panamericana, España. 1496 p.

De Gaulejac, B., M. Henry & N. Vicente. 1995. An ultrastructural study of gametogenesis of the marine bivalve *Pinna nobilis* (Linnaeus, 1758). I. Oogenesis. *J. Moll. Stud*., 61:375-392.

Díaz, A. & L. Ortlieb. 1992. El fenómeno "El Niño" y los moluscos de la costa peruana, 73-79. *En:* Ortlieb, L. & J. Macharé (Eds.) *Paleo ENSO Records in Symposium, extended abstracts.* ORSTROM-CONCYTEC, Lima.

Dorange, G. & 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.

Enríquez-Díaz, M., C. Cáceres-Martínez, J. Chávez-Villalba, G. Le Pennec & M. Le Pennec. 2003. Gametogensesis of *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) under artificial conditions. Inv*ert. Repro. Dev.,* 43(2):151-161.

Fawcett, B. W. 1995. *Tratado de histología*. Editorial Interamericana McGraw-Hill: 1044 p.

Galtsoff, P.S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fish*. *Bull*., 64:1-480.

García-Cuellar, J.A. 2001. *Ciclo reproductivo de la madreperla* Pinctada mazatlánica *(Hanley, 1856), y su relación con los fenómenos "El Niño" y "La Niña" (1997-1999), en la Isla Espíritu Santo, Baja California Sur, México.* Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR-IPN. 75 p.

García-Cuellar, J. A., F. García-Domínguez, D. Lluch-Belda & S. Hernández-Vázquez. 2004. "El Niño" and "La Niña" effects on the reproductive cycle of the pearl oyster *Pinctada mazatlánica* (Hanley, 1856) (Pteriidae) at Isla Espíritu Santo in the Gulf of California. *J. Shellfish Res*., 23(1):113-120.

García-March, J.R. 2005. *Aportaciones al conocimiento de la biología de* Pinna nobilis *Linneo, 1758 (Mollusca: Bivalvia) en el litoral mediterráneo ibérico.* Tesis de doctorado*.* Universidad de Valencia, España, 335 p.

Giese, A. C. 1959. Reproductive cycle of some west coast invertebrates, 55:625-638. *En*: Withrow, R. (Ed.) *Photoperiodism and related phenomena in plant and animals.* Washington, D. C.: American Association of Science.

Gilmartin, M. & N. Revelante, 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California, *Estuar. Coast. Mar. Sci.,*, 7:29-47.

Glantz, M.H. 2001. *Currents of Change. Impacts of "El Niño" and "La Niña" on Climate and Society*, Cambridge, University Press, 251p.

González-Corona, M.E. 2003. *Estudio de la fisiología reproductiva y gametogénesis del callo de hacha* Atrina maura*, (Sowerby, 1835)*. Tesis de maestría. Universidad de Sonora, México, 74p.

Grave, B. 1909. Anatomy and physiology of the wing-shell *Atrina rigida*. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*. Vol. XXIX.

Hammann, M.G., J.S. Palleiro-Nayar & O. Sosa-Nishizaki. 1992. The effects of the "El Niño" on the fisheries of Baja California, México. *CalCOFI Rep*., 36:127-133.

Humason, G.L. 1979. Animal tissue techniques, 111-129. 4ta ed. San Francisco: W. H. Freeman and Company.

Illanes, J. E., Akaboshi, S. & Uribe, E. 1985. Efectos de la temperatura en la reproducción del ostión del Norte *Argopecten purpuratus* en la Bahía Tongoy durante el Fenómeno "El Niño". *Investig. Pesq. (Chile).* 32:167-173.

Jaramillo, R. & J. Navarro. 1995. Reproductive cycle of the Chilean ribbed mussel *Aulacomya ater* (Molina, 1982). *J. Shellfish Res*., 14:165-171.

Jiménez, M. C. & H. Santoyo. 1987. Contribución al conocimiento del manglar de la ensenada de la Paz, B. C. S. I. Variaciones de la hidrología y productividad primaria. *Res. VII Cong. Nal. Oceanog.,* 421.

Keen, A.M. 1971. *Sea Shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Baja California to Peru*. Stanford, California: Stanford University Press., 1025p.

Kennedy, H., C.A. Richardson, C.M. Duarte & D.P. Kennedy. 2001. Diet and association of *Pontonia pinnophylax* occurring in *Pinna nobilis*: insights from stable isotope análisis*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K.,* 81(1):177-178.

Kinne, O. 1970. Temperature: animals – invertebrates, 407-514. *En:* Kinne, O. (Ed.) *Marine ecology*. Vol. I Environmental factors. Wiley Interscience, Londres.

Langdon, C.J. & I.E. Newell. 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginic*a and the mussel *Geukensia demissa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 58:299-310.

Langton, R.W., W. Robinson & D. Schick. 1987. Fecundity, and reproductivity effort of sea scallop *Placopecten magellanicus* from the Gulf of Maine. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 37:19-25.

Lavín, M.F., E. Palacios & C. Cabrera. 2003. Sea surface temperature anomalies in the Gulf of California. *Geofis. Int*., 42(3):363-375.

Lawrence, A.J. & J.M. Soame. 2004. The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates. *Ibis,* 146(1):S29–S39.

Lender, T., R. Delavault & A. Le-Moigne. 1982. *Diccionario de biología*. Ediciones Grijalbo, S.A., Barcelona. 203 p.

Le Pennec, M., P.G. Beninger, G. Dorange & Y M. Paulet. 1991. Trophic sources and pathways to the developing gametes of *Pecten Maximus* (Bivalvia: Pectinidae). *J*. *Mar*. *Biol*. *Assoc*. *U.K.,* 71: 451-463

Loosanoff, V.L. 1937. Seasonal gonadal changes of adult clams**,** *Venus mercenaria* (L), *Biol. Bull.,* 72: 389-405.

Loosanoff, V.L. 1942**.** Seasonal gonadal changes in the adult oyster, *Ostrea virginica* of long Island Sound. *Biol. Bull*., 82:195-206.

Loosanoff, V.L & H. Davis. 1963. Rearing of Bivalve mollusks. *Adv. Mar. Biol*., 1:1-36.

Lora-Vilchis, M.C., E. Ruiz-Velasco-Cruz & T. Reynoso-Granados. 2004. Evaluation of five microalgae fiets for juvenile pen shells *Atrina maura*. *J. World Aquacult. Soc.,* 35(2):232-236.

Lubet, P., J.Y. Besnard, R. Faveris & I. Robbins. 1987. Physiologie de la reproduction de la coquille St-Jacques *(Pecten rnaxirnus* L.). *Oceanis,* 13:265-290

MacDonald, B. & R.J. Thompson. 1985. Influence of temperature and food availability on ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. I. Growth rates of shell and somatic tissue. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* 25:279-294.

Mackie, G.L. 1984. Bivalves. *En*: K.M. Wilbur (Ed.) *The Mollusca*, Vol. 7 Reproduction. Orlando: Academic Press.

Maeda-Martínez, A., P. Monsalvo-Spencer & T. Reynoso-Granados. 1996. Acondicionamiento, inducción al desove y obtención de embriones de callo de hacha *Atrina maura* (Mollusca: Pinnidae). Lab. De Ecofisiología y Cultivos Marinos. Div. de Biología Marina. *Informe Interno CIBNOR*, La Paz, B. C. S., México. pp. 167-175.

Malachowski, M. 1988. The reproductive cycle of the rock scallop *Hinnites giganteus* (Grey) in Humbodt Bay, California. *J. Shellfish Res*., 7:341-371.

Mann, K.H. & J.R.N. Lazier. 1996. *Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans.* Blackwell Scientific Publications. 394p.

Maru K. 1981. Reproductive cycle of the brackish-water bivalve, *Corbicula japonica*, in Lake Abashiri. *Sci Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn*., 23:83-95.

Miranda-Baeza, A. 1997. En investigación regional: hablemos de callo de hacha. *Pesca y Conservación. Un órgano de difusión para la pesca sustentable*. 1(2): 6-7.

Morton, J.E. 1960. *Molluscs*. Harper & Brothers, New York, 232p.

Morvan, C. & A.D. Ansell. 1988. Stereological methods applied to the reproductive cycle of *Tapes rhomboides. Mar. Biol.,* 97:355-364.

Motavkine, P.A. & A.A. Varaksine. 1983. *Histophysiologie du systeme nerveux et regulation de la reproduction chez les mollusques bivalves*. Sciences. Moscú, 208 p.

Noguera, O.M. & S. Gómez-Aguirre. 1972. Ciclo sexual de *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Lamellibranchia: Pinnidae) de La Paz, B.C.S., México, 273-283. *En*: Carranza J. (Ed.) *Memorias IV Congreso Nacional de Oceanografía*. México.

Palomares-García, R., A. Martínez-López, R. De Silva-Dávila, R. Funes-Rodríguez, M.A. Carballido-Carranza, R. Avendaño-Ibarra, A. Hinojosa-Medina & G.A. López-Ibarra. 2003. Biological effects of “El Niño” 1997-98 on a shallow subtropical ecosystem: Bahía Magdalena, Mexico. *Geofis. Int*., 42(3):455-466.

Parker, S. P. 1991. *Diccionario McGraw-Hill de Biología* Tomo I-II. Editorial McGraw-Hill, Barcelona, España. 630 p.

Paulet, Y.M., A. Lucas & A. Gerard. 1988. Reproduction and larval development in two Pecten *maximus* (L.) populations from Brittany. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*., 119:145-156.

Philander, S.G. 1990. “El Niño”, “La Niña”, and the Southern Oscillation. *En:* R. Dmowska & J.R. Holton (Eds.) *International Geophysics Series*. Vol. 46. Academic Press, 288.

Pipe, R.K. 1987. Oogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis*: an ultrastructural study. *Mar. Biol.* 95:405-414.

Poutiers, J.M. 1995. Bivalvos, 1:100-222. *En*: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental.* Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma.

Reynoso-Granados, T., A.N. Maeda-Martínez, F. Cardoza-Velasco & P. Monslavo-Spencer. 1996. Cultivo de Hacha, 2:545-550. *En*: Casas-Valdez, M. & G. Ponce-Díaz. (Eds.) *Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur.* SEMARNAP, México. 350 p.

Riascos, J.M. 2006. Effects of “El Niño”-Southern oscillation in the population dynamics of the tropical bivalve *Donax dentifer* from Málaga bay, Colombian Pacific. *Mar. Biol.*, 148(6): 1283-1293.

Rodríguez-Jaramillo, C., A.N. Maeda-Martínez, M.E. Valdez, T. Reynoso, P. Monsalvo-Spencer, D. Prado-Ancona, F. Cardoza-Velasco, M. Robles-Mungray & M.T. Sicard. 2001. The effect of temperature on the reproductive maturity of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shellfish Res.,* 20(1):39-47.

Rodríguez-Jaramillo, M.C. 2004. *Efecto de la temperatura sobre la gametogénesis en el callo de hacha* Atrina maura *(Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae).* Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, México, 92 p.

Ryan, J.P., P.S. Polito, P.G. Strutton & F.P. Chavez. 2002. Inusual large-scale phytoplankton blooms in the ecuatorial Pacific*. Prog. Oceanogr.*, 55(3-4):263-245.

Safi, K., J.E. Hewitt & S.G. Talman. 2007. The effect of high inorganic seston loads on prey selection by the suspension-feeding bivalve, *Atrina zelandica. J. Exp. Mar. Biol. Ecol*., 344:136-148.

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. 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae), 113-292. *En*: Giese, A.C. & J.S. Pearse (Eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates*. Academic Press, E.U.A.

Saucedo, P. & M. Monteforte. 1997. Breeding cycle of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* at Bahía de La Paz, South Baja California, México. *J Shellfish Res.,* 16(1):103-110.

Seed, R. 1976. Ecology, 13-65 *En*: Bayne, B.L. (Ed.) *Marine mussels: their ecology and physiology.* Cambridge University Press, Cambridge.

Seijo, J.C. & O. Defeo. 1997. *Bioeconomía pesquera. Teoría, modelación y manejo.* FAO Documento Técnico de Pesca. Roma.

Singh-Cabanillas, J. & E. Michel-Guerrero. 2002. *Aspectos biológicos del callo de hacha,* Pinna rugosa *Sowerby, 1835, en Bahía Concepción, B.C.S.* Mem. I Foro Científico de Pesca Ribereña. INP-CRIP. Guaymas, Son.

Soenens, P. 1985. Estudios preliminares sobre el efecto del fenómeno “El Niño” 1982-83 en comunidades de *Aulacomya ater*, 51-54. *En*: Arntz, E., A. Landa & J. Tarazona (Eds.) *“El Niño” su impacto en la fauna marina*. Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario.

Soria, E. 1989. *Aspectos poblacionales y datos preliminares para la evaluación del callo de hacha* Atrina maura *(Sowerby, 1835) en la desembocadura del Río Balsas de Lázaro Cárdenas, Michoacán, México.* Tesis de licenciatura. Univ. Mich. San Nicolás Hidalgo, 27 p.

Tarazona, J., C. Paredes, L. Romero & S. Guzmán. 1988. La recolonización de las comunidades mitílicas en la costa central del Perú después de “El Niño” 1982-83, 115-120. *En*: Salzwedell, H. & A. Landa (Eds.) *Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano*. Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario.

Tarazona, J., R. Espinoza, M. Solís & W. Arntz. 2007. Crecimiento y producción somática de la concha de abanico (*Argopecten purpuratus*) en Bahía Independencia, Pisco (Perú) comparados entre eventos “El Niño” y “La Niña”. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(3):275-285.

Thompson, J.T., R.I.E. Newell, V.S. Kennedy & R. Mann. 1996. Reproductive processes and early development, 335-370p. *En*: Kennedy V.S., R.I.E. Newell & A.F. Eble (Eds.) *The Eastern Oyster* Crassostrea virginica. Maryland: Maryland Sea Grant Book.

Thresher, R. 1984. *Reproduction in Reef Fishes*. T.F.H. Publications, New Jersey. 399 p.

Urban, H.J. & J. Tarazona. 1996. Effects of El Nino/Southern Oscillation on the populations dynamics of a *Gari solida* population (Bivalvia: Psammobiidae) from Bahía Independencia, Perú. *Mar. Biol.*, 125:725-734.

Urban, H.J. 2001. Reproductive strategies in tropical bivalves (*Pteria colymbus*, *Pinctada imbricata* and *Pinna carnea*): Temporal coupling of gonad production and spat abundance related to environmental variability. *J Shellfish Res.,* 20:1127-1134.

Valle, S., J. Tarazona, A. Indacochea, E. Ramos & W. Serrano. 2002. Variabilidad inducida por el ciclo del ENOS en la Densidad Poblacional de algunos invertebrados bentónicos de Bahía Independencia, Pisco-Perú, 68-7. *En*: J. Mendo & M. Wolff. (Eds.) *Bases Ecológicas y Socioeconómicas para el Manejo de los Recursos Vivos de la Reserva Nacional de Paracas*. Memorias I Jornada Científica.

Vélez-Barajas, J. & M. Fajardo León. 1996. Pesquería de hacha, 1:101-111. *En*: Casas-Valdez, M. & G. Ponce-Díaz. (Eds.) *Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur.* SEMARNAP, México. 350 p.

Villalejo-Fuerte, M., M. Arellano-Martínez, B.P. Ceballos-Vázquez & F. García-Domínguez. 2000. Ciclo reproductivo de la almeja chocolata *Megapitaria squalida* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Veneridae) en Bahía Juncalito, Golfo de California, México. *Hidrobiologia* 10:165-168.

Ville, A. C. 1981. *Biología*. Editorial Interamericana, México, 803 p.

Walker, G.T. 1924. Correlation in seasonal variations of weather, IX: A further study of world weather. *Memoirs of the Indian Meteorological Department*. XIV (IX), 275-332.

Weisz, P. B. 1987. *La ciencia de la zoología*. Editorial Omega, Barcelona, España, 933 p.

Wolff, M. 1985. Abundancia masiva y crecimiento de preadultos de la concha de abanico peruana (*Argopecten purpuratus*) en la zona de Pisco, bajo

condiciones “El Niño” 1983, 87-89. *En*: Arntz, E., A. Landa & J. Tarazona (Eds.) *“El Niño” su impacto en la fauna marina*. Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario.

Wolff, M. 1987. Population dynamics of the Peruvian scallop *Argopecten purpuratus* during the “El Niño” phenomena of 1983. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 44:1684-1691.

Wootton, R.J. 1984. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction, 1-12. *En*: Potts, G. W. & R.J. Wootton (Eds.) *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, Nueva York. 410 p.

Wyrtki, K. 1975. “El Niño” - The dynamic response of the equatorial Pacific Ocean to atmospheric forcing*. J. Phys. Oceanogr.,* 5:572-584.

Wyrtki, K. 1979. The response of sea surface topography to the 1976 “El Niño”. *J. Phys. Oceanogr.,* 9:1223-1231.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical análisis.* 3rd edition. Prentice Hall, Inc. New Jersey. EUA.

ANEXO I

FENÓMENO “EL NIÑO”-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO)

Condiciones normales

En condiciones normales los vientos alisios soplan desde dos regiones de alta presión ubicadas en el borde oriental del Pacífico (una frente a Chile en el Hemisferio Sur y otra en la costa occidental de Norte América en el Hemisferio Norte) hacia la región de baja presión ubicada en el borde occidental del Pacífico en la zona de Australia (Bjerknes, 1966).

En una primera etapa estos vientos viajan, desde latitudes medias (30° N y 30° S), hacia el ecuador siguiendo la costa occidental del continente Americano. Cerca del ecuador, en la región conocida como zona de convergencia intertropical (ZCIT) se encuentran y se desvían al oeste dirigiéndose al Pacífico Occidental (POc) (Mann & Lazier, 1996). En esta etapa, la fuerza de estos vientos en ambos hemisferios empuja las aguas costeras lejos de la costa, siendo reemplazadas por aguas subsuperficiales frías y ricas en nutrientes que emergen de profundidades de entre 40 y 80 m, a lo que se conoce como surgencias (Philander, 1990; Mann & Lazier, 1996).

Las surgencias favorecen el desarrollo de las cadenas alimenticias a lo largo de las zonas costeras, por lo que las aguas costeras del Pacífico Oriental Tropical (POT) son muy ricas y productivas en alimento, siendo capaces de soportar grandes poblaciones de recursos marinos de importancia económica.

Debido a este proceso oceanográfico del Pacífico Oriental, la termoclina cerca de la costa es muy somera (entre 20 y 40 m) indicando la presencia de surgencias, mientras que en el extremo occidental es muy profunda (200 m) (Wyrtki, 1975; 1979; Mann & Lazier, 1996). La concentración de nitratos y de clorofilas es muy alta en el POT y muy baja en el POc (Barber & Chavez, 1991).

Esto significa que la capa de mezcla en el POT es delgada y la cantidad de calor que se acumula no es muy elevada, mientras que en el POc ocurre lo contrario, dado que las aguas empujadas hacia el oeste son cálidas, la termoclina se hunde a unos 200 m y la capa de mezcla es muy ancha, acumulándose gran cantidad de calor en esa región. Debido a esto, a esa zona se le conoce como “Alberca Cálida del Pacífico Occidental” (ACPOc), ubicada en la región conocida

como Niño 4 (160° E a 150° W y entre los 5° S y 5° N). El agua empujada hacia esa región tiende a apilarse o acumularse, por lo que se eleva el nivel del mar. Así, en términos generales el nivel del mar es elevado en el POc y bajo en el POT (Wyrtki, 1975, 1979; Philander, 1990; Glantz, 2001) (Fig. 1A).

Dado que la temperatura superficial del mar (TSM) de la ACPOc es >30 °C, hay una elevada tasa de evaporación, se acumula una enorme cantidad de humedad que genera centros de convección en la atmósfera, lo que explica los altos niveles de precipitación pluvial que ahí se registran. Por esta razón, en la zona de Indonesia la cantidad de lluvia al año es muy elevada si se le compara con la que cae en el POT (Walker, 1924; Bjerknes, 1966; Wyrtki, 1975, 1979).

Al mismo tiempo que el aire húmedo y caliente se eleva, jala aire que ocupa el espacio que dejó libre. Este aire al elevarse va enfriándose y perdiendo humedad. A nivel de la troposfera (10 a 20 km), una parte de este aire diverge hacia el este y otra al oeste de este punto. El aire que viaja al este se dirige al Pacífico Oriental (PO) viajando por la troposfera hasta que desciende. Este aire frío y seco no forma nubes, por lo que son muy escasas las lluvias en esta zona. Así, este aire que desciende gira al oeste cerca de la superficie terrestre jalado por el aire caliente que está subiendo en el área de la ACPOc, cerrándose el ciclo conocido como “celda de Walker” (Bjerknes, 1966).

Sin embargo, la interacción aire-mar puede cambiar. Si el patrón normal de vientos disminuye da lugar a un evento de calentamiento (“El Niño”) y si se intensifica da lugar a un evento de enfriamiento (“La Niña”).

Fase cálida “El Niño”

Las primeras noticias que se tienen sobre este evento provienen de los marineros y pescadores peruanos, que notaron la presencia de una corriente marina cálida que viajaba hacia el sur frente a las costas del norte de Perú después de Navidad, es decir, después del nacimiento ”El Niño” Jesús por lo que la denominaron como corriente de “El Niño” (Carrillo, 1892 citado por Glantz, 2001).

Esta corriente cuando era más cálida que de costumbre y perduraba por más de 3 meses, se le asociaba a épocas de escasez de pescado y a la muerte masiva de aves marinas, así como a la presencia de lluvias torrenciales e

inundaciones que ocasionaban desastres en el norte de Perú y Ecuador, región que normalmente se caracteriza por ser árida.

Walker (1924) comparando datos de presión atmosférica a nivel de la superficie del mar (PSM) en Darwin (Australia), en las islas Cantón (Pacífico Central ecuatorial) y en Santiago (Chile) se percató de que cuando la PSM es alta en Darwin, es baja en Santiago y viceversa, registrándose el traslado de condiciones de un extremo a otro del océano pasando a través de las islas Cantón, donde la PSM siempre es intermedia. Es decir, observó un comportamiento de “sube y baja” de la PSM a lo que le llamó “oscilación del sur”.

Esta diferencia de presión en los extremos en condiciones normales hace que los vientos alisios soplen de oriente hacia occidente sobre el océano Pacífico empujando las aguas cálidas desde el POT ecuatorial al POc ecuatorial (Bjerknes, 1966) (Fig. 1A). Actualmente se sabe que un evento “El Niño” generalmente es precedido por un periodo prolongado (1 a 2 años) en el que soplan muy intensamente los vientos alisios, ocasionando que en el POc se acumule una mayor cantidad de agua cálida y aumente el grosor de la capa de mezcla, que se hunda la termoclina y suba el nivel del mar; mientras que del lado del Pacífico Oriental se incrementan las surgencias ecuatoriales y costeras que enfrían las aguas superficiales (condiciones “La Niña”) (Fig. 1A).

Posteriormente, se presenta un debilitamiento anómalo de los vientos alisios (disminuye la presión del lado oriental y aumenta del lado occidental). Las razones de esto aún no son claras. Poco tiempo después, cambia la dirección en la que soplan y se dirigen hacia el este, casi siempre durante la primera mitad del año. Esta situación genera una onda interna (Kelvin) del lado del POc que viaja por el ecuador (216 km/día) hacia el POT hundiendo la termoclina (tarda aproximadamente 2 meses en atravesarlo), lo cual conduce a que se calienten las aguas del Pacífico Ecuatorial oriental y las aguas costeras frente a Ecuador y Perú, y a que aumente el grosor de la capa de mezcla y suba el nivel del mar en el POT (Wyrtki, 1975 y 1979; Myzak, 1986; Glantz, 2001).

En eventos fuertes, su impacto ha sido detectado hasta la costa occidental del norte de EU y sur de Canadá, ya que al chocar con el continente americano las ondas Kelvin continúan propagándose desde el ecuador hacia los polos, atrapadas en la costa, contribuyendo al hundimiento de la termoclina de la región

costera, por lo que se detienen las surgencias y se presentan procesos de subducción (hundimiento de las aguas) (Myzak, 1986) (Fig. 1A)

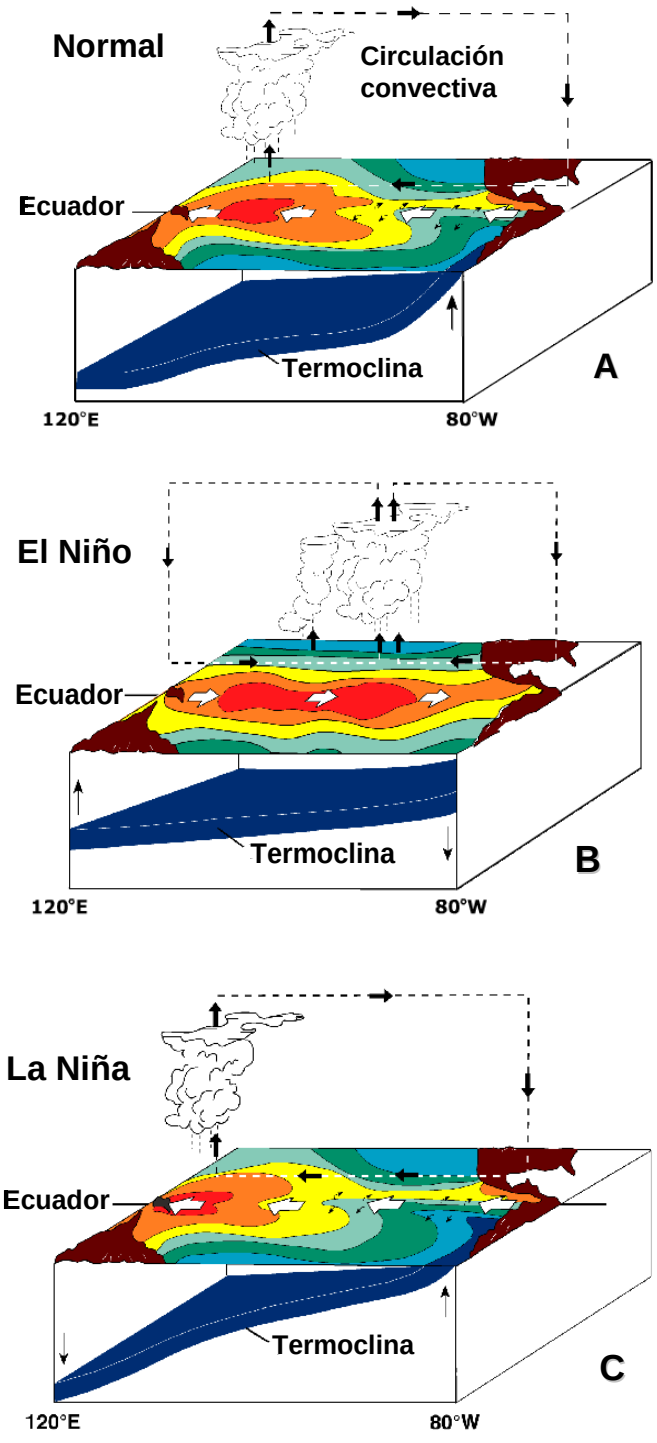

Figura 1A. Celda de Walker, profundidad de la termoclina, ubicación de la Alberca Cálida (área en color rojo) y zona de precipitaciones (esquema de nube) en las tres condiciones. (A) normal, (B) "El Niño" y (C) "La Niña". Las flechas negras indican la dirección de la circulación convectiva y las flechas blancas indican la dirección hacia donde son empujadas las masas de agua por los vientos alisios. Imagen tomada de http://www.pmel.noaa.gov/tao/elnino.

Una consecuencia de “El Niño” es la disminución o incluso el cese de las surgencias en el POT, lo que significa que se elimina el ascenso de agua por debajo de la termoclina a la capa superficial del océano. Al no poder renovarse las aguas superficiales con esa agua profunda rica en nutrientes, se establecen condiciones oligotróficas que inhiben el desarrollo de las cadenas alimenticias (Barber & Chavez, 1983, 1986). Como consecuencia de esto, se ha reportado el desplazamiento de varias especies tropicales hacia los polos, que realizan mediante movimientos pasivos (arrastrados por el aumento de la fuerza de la corriente que va hacia los polos) como es el caso de varias especies de fitoplancton (Palomares-García *et al.,* 2003) o por movimientos activos (realizados por el organismo alejándose de las aguas anómalamente cálidas) como ocurren en muchas especies de peces (Barber & Chavez, 1983).

Por otro lado, en el Pacífico oriental subtropical (frente a las costas de Baja California) también hay registro de la llegada de especies propiamente tropicales a la zona. Durante “El Niño” de 1992-1993, se registró la presencia de jurel (S*eriola dorsalis*), atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) y dorado (*Coryphaena hippurus*). En tanto que disminuyó la presencia de otras especies como el erizo rojo de mar (*Strongylocentrotus franciscanus*) y el pez espada (*Xiphias gladius*). Aumentaron los desembarcos de otras especies propias de la región como la anchoveta (*Engraulis mordax*), la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*), la macarela del Pacífico (*Scomber japonicus*), la almeja pismo (*Tivela stultorum*), el caracol panocha (*Astraea* sp.) y caracol chino (*Hexaplex* sp.) (Hammann *et al*., 1992).

Actualmente para determinar la presencia de un evento “El Niño” se utiliza la diferencia cuantitativa entre la presión de Tahití (Pacífico central) y la de Darwin (Pacífico occidental), la cual ha sido convertida en un índice conocido como Índice de Oscilación del Sur (IOS). Así, cuando la presión es alta en Tahití y baja en Darwin se tiene un valor positivo (1013 – 1008 Mb = 5), y se espera que los vientos soplen normalmente hacia el oeste. Pero si es a la inversa, es decir, baja en Tahití y alta en Darwin entonces se tiene un valor negativo (1009 – 1012 Mb = -3) que nos señala que la dirección del viento es hacia el este y por tanto hay condiciones ambientales tipo “El Niño”. Este índice ayuda a pronosticar la presencia de un evento cálido y su posible intensidad. Cuando es muy alta la presión del lado de Tahití y muy baja del lado de Darwin (1014 – 1007 Mb = 7)

nos señala que habrá condiciones de vientos alisios soplando muy intensamente hacia el oeste, que se traducen como condiciones frías o “La Niña” (Glantz, 2001).

“El Niño” presenta todas las características que se emplean para definir a los desastres naturales, como lo es su *magnitud* o qué tanto se aleja la TSM del promedio (eventos muy fuertes han alcanzado los 7 °C por arriba del promedio en la región más caliente). La *frecuencia* se refiere a cada cuanto tiempo regresa, la que es muy irregular. Se dice que un Niño fuerte viene cada 8 a 11 años y uno débil a moderado cada 2 a 3 años. La *duración* del evento es muy variable oscilando entre los 12 y 18 meses. El *área de extensión* se refiere al espacio que cubre la zona de impacto, la que varía mucho. Un Niño fuerte, tiene una influencia a nivel mundial, mientras que los débiles impactan solo regionalmente el Pacífico tropical. La *velocidad de inicio* se refiere al tiempo entre su primera aparición y lo que tarda en llegar a su máximo, el cual es de uno o más meses. La *dispersión espacial* se refiere al patrón de distribución sobre el espacio en el que su impacto puede ocurrir, y puede ocupar parte del POT o extenderse hasta el Pacífico central. El *espaciamiento temporal* se refiere a la frecuencia con la que se repiten en el tiempo (Burton *et al*., 1993 citado por Glantz, 2001).

Recientemente se emplea el Índice Multivariado del ENSO como uno de los mejores indicadores que ayuda a pronosticar un evento cálido o frío. Dicho índice toma en cuenta seis variables del Pacífico tropical: la presión a nivel del mar, el componente zonal y meridional del viento superficial, la TSM, la temperatura superficial del aire y la nubosidad. De acuerdo a este índice, los eventos “El Niño” más importantes se muestran en la Figura 2A.

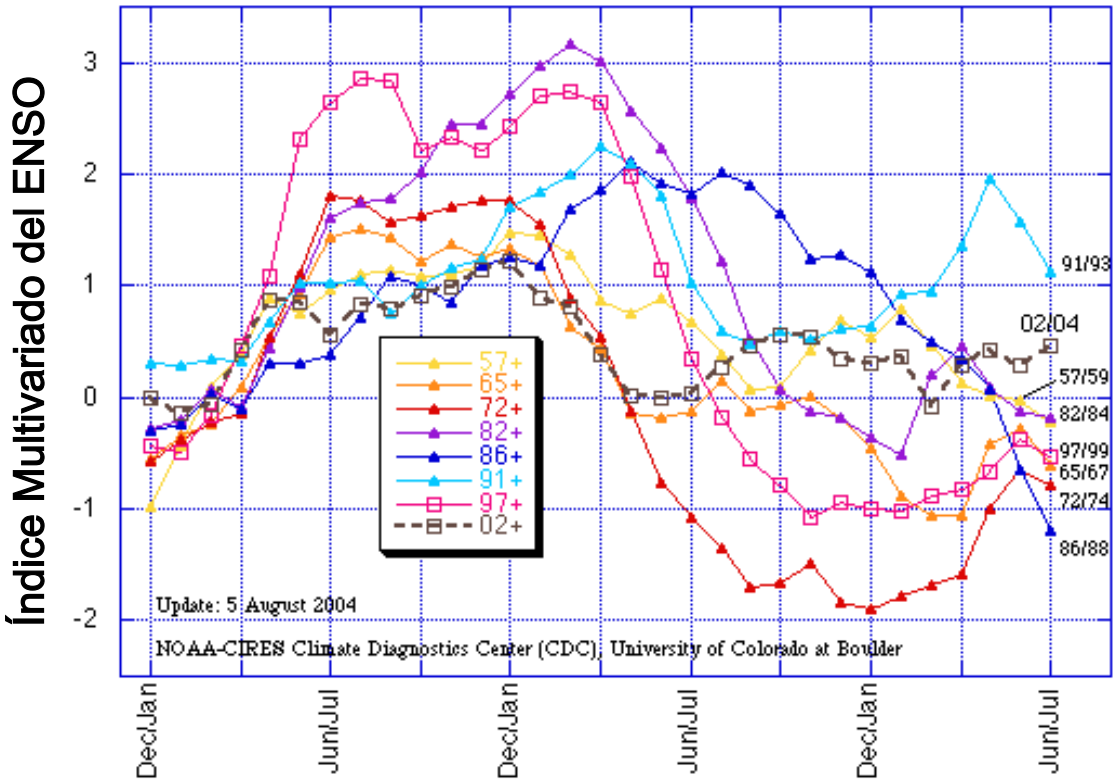

Figura 2A. Eventos "El Niño" más fuertes desde 1950 comparados con el periodo 2002-04 (línea punteada). Imagen tomada y modificada de www.cdc.noaa.gov/-kew/MEI/mei.html.

Fase fría "La Niña"

Cuando la intensidad de los alisios aumenta anómalamente por arriba del promedio, se desarrolla el evento opuesto conocido como "La Niña", caracterizado por la disminución de la TSM (condiciones frías) en el Pacífico oriental, pues aumentan las surgencias costeras y ecuatoriales inducidas por el viento (Fig. 1A). La termoclina es muy somera y la capa de mezcla muy delgada en el POT. Este evento propicia condiciones tróficas favorables para el desarrollo de cadenas alimenticias pues con las surgencias costeras y ecuatoriales emergen aguas ricas en nutrientes (Barber & Chávez, 1983).

Lo opuesto ocurre del lado del Pacífico Occidental, donde se apila una mayor cantidad de agua cálida, se hunde la termoclina, es muy gruesa la capa de mezcla, y aumentan considerablemente las precipitaciones, pudiendo llegar a presentarse inundaciones. Sin embargo, este evento frío puede presentarse o no después de un evento cálido. Generalmente tiene menos repercusiones que "El

Niño", pues sus condiciones se parecen más a las normales por lo que, cuando son de moderados a débiles, pasan desapercibidos. De acuerdo con el Índice Multivariado del ENOS, los eventos fríos de "La Niña" más importantes del último siglo se presentan en la Figura 3A.

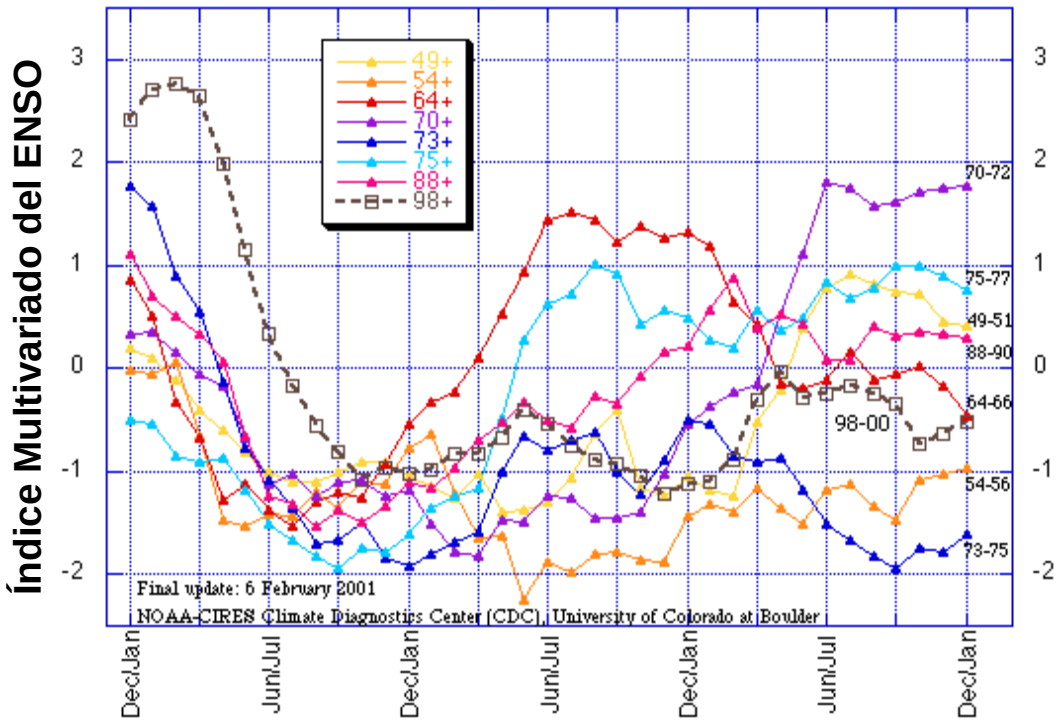

Figura 3A. Eventos "La Niña" más fuertes desde 1949 comparados con el periodo 1998-2000 (línea punteada) Imagen tomada y modificada de www.cdc.noaa.gov/-kew/MEI/mei.html.

Todos estos eventos se caracterizaron porque las anomalías fueron de al menos una desviación estándar negativa. Aquellos eventos en los que la anomalía fue menor de una desviación estándar son considerados eventos débiles en los que las condiciones se acercan mucho a lo normal, como ocurrió durante 1996, por lo que no aparece en este esquema.

Regiones para pronosticar el ENSO

Hay varias regiones del Océano Pacífico tropical que se han destacado como importantes para el monitoreo e identificación del inicio de un fenómeno cálido ("El Niño") o frío ("La Niña"). Las más comunes son las regiones NIÑO (Fig. 4A):

- *NIÑO 1+2* (0-10º S, 80-90º W). Es la región que típicamente se calienta primero cuando se desarrolla un evento “El Niño”.
- *NIÑO 3* (5º S -5º N, 150º W -90º W). Es la región del Pacífico tropical que tiene la mayor variabilidad en la temperatura superficial del mar en escales de tiempo “El Niño”.
- *NIÑO 3.4* (5º S -5º N, 170º W -120º W). Es una región que tiene una gran variabilidad en escalas de tiempo “El Niño”, y que está más cerca (que la región NIÑO 3) a la región donde las variaciones en la temperatura superficial del mar son importantes para el cambio de la región de lluvias que típicamente se localiza en el Pacifico occidental.
- *NIÑO 4* (5º S -5ºN, 160º E -150º W). Es la región donde los cambios de la temperatura superficial del mar conducen a valores totales alrededor de 27.5º C, el cual se piensa que es un umbral importante en la producción de lluvias.

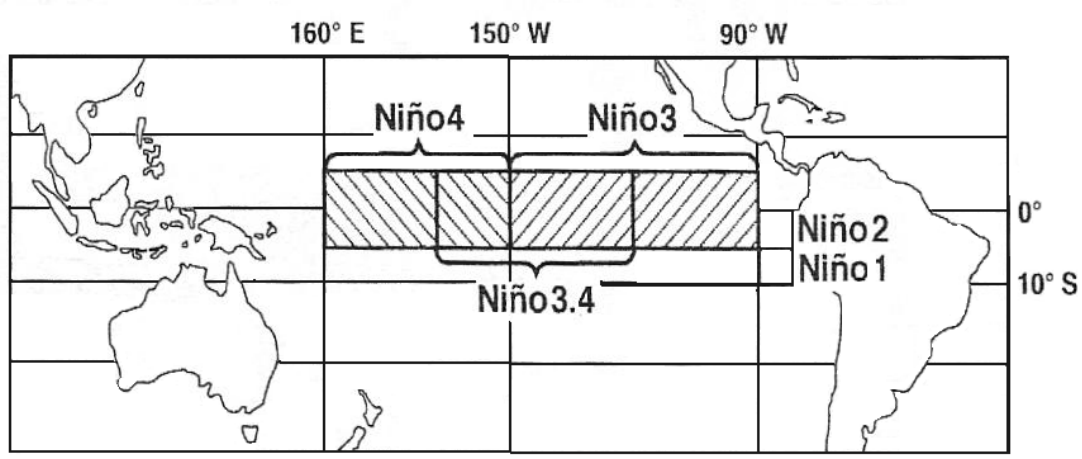

Figura 4A. Principales regiones monitoreadas con el propósito de pronosticar la presencia de un evento de calentamiento o enfriamiento de las aguas.

El índice para identificar el ENSO se basa el ENSO se basa en la TSM registrada en dichas regiones, o más frecuentemente, en su desviación del promedio a largo plazo.

Si el interés con respecto a “El Niño” y “La Niña” es el efecto subsiguiente de la variabilidad del Pacifico tropical en el clima en una región particular, entonces un índice puede ser más útil que los otros. Para observar la variabilidad climática global de manera generalizada, la región NIÑO 3.4 es preferida

frecuentemente, porque la variabilidad de la temperatura superficial del mar en esta región tiene el efecto más fuerte para el cambio de las lluvias en el Pacifico occidental. Y por lo tanto, el cambio de la ubicación de las lluvias del Pacífico occidental al Pacífico central modifica en gran medida la ubicación del calentamiento que dirige la mayoría de la circulación atmosférica global. Así, de acuerdo a la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), un evento "El Niño" o "La Niña" es identificado si el promedio continuo de tres meses del índice NIÑO 3.4 excede +0.5° C para "El Niño" o -0.4° C para "La Niña" y es sostenido por al menos cinco meses consecutivos (http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ ensostuff/ensoyears.shtml).

ANEXO II

TECNICA HISTOLÓGICA PARA CORTES EN PARAFINA

DESHIDRATACIÓN Y ACLARAMIENTO

1.- Alcohol etílico 70° (1 hora)

2.-Alcohol etílico 80° (1 hora)

3.- Alcohol etílico 90° (1 hora)

4.- Alcohol etílico 96° (1 hora)

5.- Alcohol etílico 100° (2 cambios de 1 hora en cada uno)

6.- Mezcla de alcohol etílico absoluto-xilol 1:1 (20 minutos)

7.- Xilol absoluto (5 minutos)

INCLUSIÓN EN PARAFINA

8.- Parafina-xilol (1:1) (25 minutos)

9.- Paraplast X-Tra (3 cambios de 1 hora cada uno)

ANEXO III

TECNICA DE HEMATOXILINA- EOSINA
(Humason, 1979)

1.- Xilol (3 cambios de 10 minutos en cada uno)
2.- Alcohol etílico 96° (2 minutos)
3.- Alcohol etílico 70° (dos cambios de 2 minutos c/u)
4.- Agua destilada (5 minutos)
5.- Hematoxilina de Harris 1-2 min
6.- Agua destilada (dos cambios de 5 minutos c/u)
7.- Alcohol ácido (10 segundos)
8.- Agua destilada (5 minutos)
9.- Agua amoniacal (10 segundos)
10.- Agua destilada (5 minutos)
11.- Alcohol etílico 50° (2 minutos)
12.- Alcohol etílico 70° (2 minutos)
13.- Eosina-floxina (3 min)
14.- Alcohol etílico 96° (2 cambios de 2 minutos c/u)
15.- Alcohol etílico 100° (2 cambios de 1 minuto c/u)
16.- CitriSolv (sustituto de xilol) (5 min c/u)
17.- Montar en resina sintética

Resultados:

Núcleos azules
Nucleolos azul
Citoplasma rosa o naranja
Tejido conjuntivo rosa

ANEXO III

PRODUCTOS DERIVADOS DE LA TESIS

semana del POSGRADO en Baja California Sur

CICIMAR

Se otorga la presente:

Constancia

a: Marian Alejandra Camacho Mondragón

por su participación en la Octava Semana del Posgrado en Baja California Sur, celebrada del 7 al 11 de Abril de 2008, en la Modalidad de Cartel con el tema

"Ciclo reproductivo del hacha china Atrina maura (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae), y su relación con el fenómeno de La Niña, en la ensenada de La Paz, B.C.S., México"

Dr. Sergio Flores Ramírez — Dra. Thelma Castellanos Cervantes — Dr. Sergio Hernández Trujillo

XV Congreso Nacional de Oceanografía

II Reunión Internacional de Ciencias Marinas

OTORGA LA PRESENTE

Constancia

a: *MARIAN ALEJANDRA CAMACHO MONDRAGON*

por la presentación del trabajo

Variación de los Indices de Condición General, de Rendimiento Muscular y del Manto de *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (*Bivalvia:Pinnidae*)

de los co-autores:

CAMACHO MONDRAGON M. A., ARELLANO-MARTÍNEZ, M. Y CEBALLOS-VÁZQUEZ, B.P

en este magno evento realizado del 13 al 18 de Octubre de 2008 en la Ciudad de Boca del Río, Veracruz

ASOCEAN

VERACRUZ

Ocean. HÉCTOR HERET CONTRERAS
Presidente de la Asociación de Oceanólogos de México A.C.

Dra. LUIS LÓPEZ ACUÑA
Coordinadora Académica

CICESE

Por el conocimiento integral y el uso racional de nuestros mares

XI REUNION
NACIONAL
de malacología y conquiliología
del 25 al 28 de Agosto de 2009
CONABIO
La UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO,
y la Sociedad Mexicana de Malacología, A.C.
OTORGAN LA PRESENTE
Constancia
A:
Marian A. Camacho Mondragón, Marcial Arellano Martínez y Bertha P. Ceballos Vázquez
Por su participación con la ponencia
Ciclo reproductivo del hacha china Atrina maura Sowerby, 1835 (Bivalvia: Pinnidae) en la Ensenada de la Paz, B. C. S., México.
Villahermosa, Tabasco, México
28 de Agosto de 2009
Dr. LUIS JOSÉ ANGEL RUÍZ
Presidente de la SMMAC
Dr. WILFRIDO M. CONTRERAS SÁNCHEZ
Director de la División Académica
de Ciencias Biológicas - UJAT

CICIMAR Oceánides, 23(1,2):11-18 (2008)

VARIATION OF THE CONDITION, MUSCLE YIELD AND MANTLE INDICES IN *Atrina maura* (SOWERBY, 1835) (BIVALVIA: PINNIDAE) IN THE ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MEXICO

Camacho-Mondragón, M. A., M. Arellano-Martínez & B. P. Ceballos-Vázquez

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, Av. Instituto Politécnico Nacional S/N, Col. Playa Palo de Santa Rita, Apartado Postal 592, La Paz, Baja California Sur, México, C.P. 23096, Tel. (612)123-0350, Fax (612)1225322, e-mail: marellam@ipn.mx

ABSTRACT. During 2007 the seasonal variations in the condition (CI), muscle yield (MYI) and mantle indices (MI) in *Atrina maura* were analyzed at Ensenada de La Paz, B.C.S., México. A total of 264 specimens measuring 11 cm to 29 cm were collected. Both CI and MYI increased during winter, spring and summer, in parallel with gonad development, and significantly decreased during autumn, when a considerable proportion of spawning organisms were found along with the highest water temperatures. MI showed no significant seasonal differences (>0.05). From these findings, we suggest that this resource may be exploited during spring and summer.

Keywords: Physiological condition, reproduction, pen shell.

VARIACIÓN DE LOS ÍNDICES DE CONDICIÓN, DE RENDIMIENTO MUSCULAR Y DEL MANTO DE *Atrina maura* (SOWERBY, 1835) (BIVALVIA: PINNIDAE) EN LA ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO

RESUMEN. Durante 2007 se analizó la variación estacional de los índices de condición (IC), de rendimiento muscular (IRM) y del manto (IM) de *Atrina maura* de la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Se recolectaron un total de 264 organismos que midieron entre 11 cm y 29 cm. Se encontró que tanto el IC como el IRM aumentaron durante invierno, primavera y verano, en concordancia con el desarrollo gonádico, y disminuyeron significativamente durante el otoño, cuando se encontraron altas proporciones de organismos en desove y las temperaturas del agua más altas. El IM no presentó diferencias significativas (>0.05) estacionales. Se sugiere que la captura comercial de este recurso se lleve a cabo durante primavera y verano.

Palabras clave: Condición fisiológica, reproducción, hacha china.

Camacho-Mondragón, M.A., M. Arellano-Martínez & B.P. Ceballos-Vázquez. 2008. Variation of the condition, yield and mantle indices in *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) in the Ensenada de La Paz, B.C.S., Mexico. *CICIMAR Oceánides*, 23 (1,2): 11-18.

INTRODUCTION

The pen shell *Atrina maura* is a bivalve of commercial importance in the coasts of Baja California Sur (B.C.S.), México. Along with *Pinna rugosa,* during 1990-2000 the mean annual catch in this State yielded 45 tons of fresh muscle (Singh-Cabanillas & Michel-Guerrero, 2002). The regional, national and international demand of *A. maura* adductor muscle ("callo") is considerable, reaching up to $20 USD/Kg locally. This has led to an intensive and unregulated commercial fishing that has resulted in a decline of the population density in various water bodies of Baja California (Vélez-Barajas & Fajardo-León, 1996; Cardoza-Velasco & Maeda-Martínez, 1997). Despite its importance as a fishing resource, studies on this species are scarce, focusing mainly on field growth methods (Cardoza-Velasco & Maeda-Martínez, 1997), estimations on its tolerance to temperature and salinity variations, and the determination of its optimal growth temperature (Leyva-Valencia *et al*., 2001), as well as the evaluation of microalgal diets (Lora-Vilchis *et al*., 2004). Some aspects about the reproduction of this bivalve have also been analyzed (Aguilar-Ibarra, 1964; Soria-Padilla, 1989; Rodríguez-Jaramillo *et al*., 2001; Ahumada-Sempoal *et al*., 2002; Enríquez-Diaz *et al*., 2003; Barrios-Ruíz, 2005; Rodríguez-Jaramillo, 2004; Ángel-Pérez *et al.*, 2007; Angel-Dapa, 2008). However, no studies on *A. maura* have been conducted for Ensenada de La Paz, B.C.S.

Fecha de recepción: 28 de agosto, 2008 Fecha de aceptación: 02 de octubre, 2008

In bivalves both the relative amount of meat (condition index) and muscle weight (muscle yield index) have been used to estimate their fishing and consumption value (Prieto-Arcas *et al*., 2001). Both parameters, as well as mantle weight are influenced by environmental factors and, as they function as nutrient reservoirs (carbohydrate, protein and lipid); their variation is also influenced by reproductive activity (Arellano-Martínez *et al*., 2004; Sahin *et al*., 2006). This variation may occur in parallel with either gonad development (Aldrich & Crowley, 1986; Sahin *et al*., 2006) or inverse oscillation cycles, suggesting that the storage and transference of energy reserves comes from somatic tissues to the gonad (Epp *et al*., 1988; Gabbott, 1975; Bayne, 1976; Barber & Blake, 1991; Park *et al*., 2001; Arellano-Martínez *et al*., 2004), which depends on the particular species and study area.

The aim of this investigation was to analyze the physiological condition of *A. maura* in Ensenada de La Paz, B.C.S., through the condition, muscle yield and mantle indices, as well as their relationship with the morphochromatic reproductive stage.

MATERIALS AND METHODS

During 2007, approximately 20 adult specimens of *A. maura* were collected monthly in Ensenada de La Paz, Baja California Sur, Mexico (20º 06" N - 24º 11" N and 110º 18" W - 110º 26" W) through semi-autonomous diving. Shell length, total weight, wet weight without shell, adductor muscle weight and mantle weight were recorded for each specimen. Water temperature was recorded at the time of specimen collection.

The condition index (CI) was estimated as the percentage of meat weight relative to total weight (Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez, 1996). The muscle yield index (MYI= adductor muscle weight*100/ wet weight without shell) and the mantle index (MI= mantle weight*100/ wet weight without shell) were obtained accordingly with Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez (1996).

The gonad evaluation can be given at several levels, depending on the information that is desired to obtain. Among these, the use of mophochromatic scales of maturity is traditional since it is believed that the sexual maturity stage can be recognized through the gonad's external characteristics (Noguera & Gómez-Aguirre, 1972). However, although scales are not definitive, they can be used like general indicators of the maturity degree. For example, in a production hatchery the morphochromatic method is a fast and reliable alternative for selecting the spawning broodstock (Monsalvo-Spencer *et al*., 1997). In this sense, reproductive maturity scales has been developed and applied in bivalves (Sastry, 1963; Tripp-Quezada, 1985). According with these morphochromatic scales and personal observations (gonad morphological features such as color and consistency), the gonad development was then characterized into three stages: developing, ripe, and spawning. Hence, the reproductive cycle was described through the stage's monthly frequencies.

In order to detect significant differences in CI, MYI and MI between seasons, one-way Analyses of Variance (ANOVA) were conducted (four levels: spring, summer, autumn and winter); when statistically significant differences appeared, *a posteriori* analyses using Tukey's test were performed. The arcsine transformation (arc-sine p) (Zar, 1996) was applied to the data from CI, MYI, and MI before the statistical analyses to reduce the dependence of the sample variance on the mean and to normalize the data distribution. Also, a Pearson's correlation analysis was conducted to investigate the relationship between CI and both MYI and MI. The level of significance was preset at $P < 0.05$ for all analyses.

RESULTS

Shell length varied from 11 cm to 29 cm (mean = 22 cm SL; std = 2.95).

The gonad's macroscopic observations revealed that, during winter, spring and almost all summer, bivalve gonads were undergoing the developing and ripe stages. However, by late summer and during autumn a high proportion of specimens displayed gonads in the spawning stage (Fig. 1).

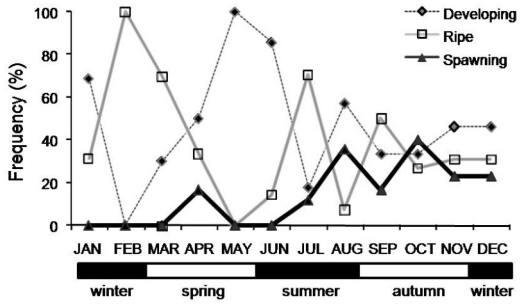

Figure 1. Seasonal variation of the morphochromatic reproductive stages frequencies of *Atrina maura* in Ensenada de La Paz, B.C.S., México.

Figure 2 shows the variations in CI, MYI and MI over the year. CI remained between 34% and 37% in the winter, rising towards late spring and reaching a peak in the summer (45 %); a significant decline in the CI (29 %) was observed during the autumn (P = 0.016) (Fig. 2a). The MYI displayed significant differences (P = 0.01) between seasons. This index ranged between 13% and 16% in the winter, which increased during the spring to reach a peak towards late summer (27%). Afterwards, MYI decreased significantly (14%) during autumn (P < 0.01) (Fig. 2b). The MI ranged between 15% and 20%, and no significant differences between seasons were detected (P > 0.05) (Fig. 2c). The CI was significantly correlated with the MYI (r = 0.62, P < 0.05), but not with MI (r = -0.22, P > 0.05).

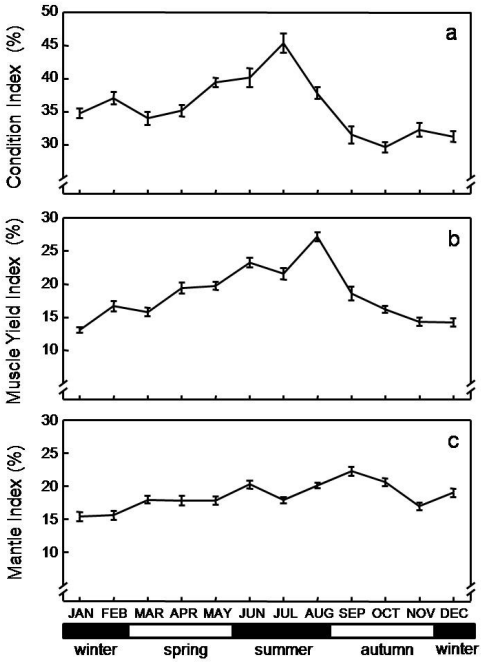

Figure 2. Seasonal variation of: a) condition index, b) muscle yield index, c) mantle index of *Atrina maura* in Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Bars correspond to standard error.

Water temperature varied throughout the seasons, attaining the lowest levels in winter (mean = 20.9 ºC). Temperature rose steadily during the spring and summer, reaching peak levels in late summer and early autumn (29 ºC). Afterwards, by late autumn, temperature decreased to reach a minimum in early winter (22.1 ºC) (Fig. 3).

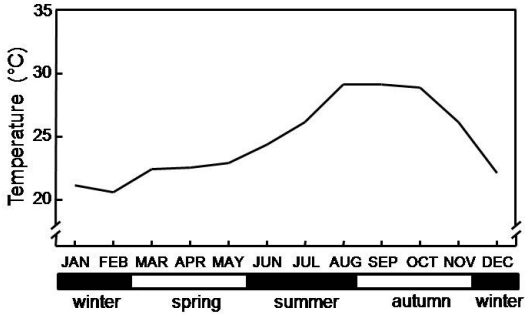

Figure 3. Seasonal variation of water temperature in Ensenada de La Paz, B.C.S. during the study period.

DISCUSSION

The condition index is considered sensitive to changes in reproductive development (Ojea *et al*., 2004; Peharda *et al*., 2006). In this study the physiological condition of *A. maura* increased from late spring, reaching a maximum in the summer, in agreement with specimens in developing and ripe stages. On this basis, a good physiological condition has been considered an indicator of nutrient accumulation (mainly glycogen and protein) in many bivalves (Nishida *et al*., 2006), as well as of yolk buildup within oocytes (Aldrich & Crowley, 1986; Sahin *et al*., 2006). This index experienced a substantial drop by the end of the summer and throughout autumn, which coincides with a high proportion of organisms in spawning stage (40%). This leads to the assumption that weight losses derive from gamete release, a fact that has also been reported for other species (Sahin *et al*., 2006). The above demonstrates the strong influence of gonad tis-

sue on total mass. On the other hand, the adductor muscle weight in *A. maura* represented a high percentage of total mass, so that variations in muscle biomass strongly affected total biomass. Thus, the decrease observed in the CI might also be a result of the significant drop in the MYI through the autumn. This decrease in the MYI weight may derive from energy transfer (mostly carbohydrate and protein) from the muscle to the gonad, as occurs in other bivalves (Barber & Blake, 1981; Epp *et al*., 1988; Taylor & Venn, 1979; Comely, 1974; Racotta *et al*., 1998; Martínez, 1991; Racotta *et al*., 2003; Arellano-Martínez *et al*., 2004; Vite-Garcia & Saucedo, 2008). These transfered energy reserves may be used as an immediate energy source for spawning (Racotta *et al*., 1998; Ruíz-Verdugo *et al*., 2001; Racotta *et al*., 2003). The general pattern of CI and MYI found in this study contrasts with observations reported by Barrios-Ruíz (2005) for *A. maura* in Laguna San Ignacio, B.C.S. This author states that CI is unrelated to gonad ripening, and reported that MYI was inversely correlated with CI. This disparity may be due to the fact that *A. maura* displays a continuous reproduction pattern at Laguna San Ignacio (Barrios-Ruíz, 2005), whereas this species reproduces following a seasonal pattern in Ensenada de La Paz (this research). A discrepancy in the physiological pattern within the same species living in two localities under different environmental conditions has also been reported for *N. subnodosus* (Arellano-Martínez *et al*., 2004).

The mantle has been reported to play a secondary role as energy storage and transfer site during gonad development in several Pectinidae species (Epp *et al*., 1988; de Zwaan & Mathieu, 1992; Lodeiros *et al*., 2001; Arellano-Martínez *et al*., 2004) and in the pearl oyster *Pinctada mazatlanica* (Saucedo *et al*., 2002). However, this study revealed insignificant variations in MI, suggesting little or no participation in energy storage and allocation during reproduction in *A. maura* in the Ensenada de La Paz. A similar finding was reported for the pearl oyster *Pteria sterna* collected from Bahía de La Paz (Cáceres-Puig, 2007; Vite-García & Saucedo, 2008).

On the other hand, two basic types of reproductive patterns have been documented for bivalves in the Gulf of California: species with continuous spawning, and species displaying a seasonal spawning pattern (Ceballos-Vázquez *et al*., 2000). In this investigation, the macroscopic observation of gonads revealed that, in Ensenada de La Paz, *A. maura* displays a seasonal reproduction pattern characterized by spawning towards the end of the summer and throughout autumn, coinciding with the highest water temperature (29 ºC). This seasonal spawning pattern is not consistent with the continuous spawning displayed by *A. maura* in tropical zones, including Acapulco Bay in Guerrero (Aguilar-Ibarra, 1964), the Balsas river mouth, Michoacán (Soria-Padilla, 1989), the Corralero-Alotengo lagoon system, Oaxaca (Ángel-Pérez *et al*., 2007) and in some temperate zones, such as Bahía San Ignacio, B.C.S. (Barrios-Ruiz, 2005). This result evidences that bivalve reproductive cycles may vary with latitude, and that cycles are related to environmental instability or variations in critical parameters, such as temperature or food availability (Porter, 1964; Hesselman *et al*., 1989; Cruz & Villalobos, 1993; Rodríguez *et al*., 1993; Baqueiro & Aldana, 2000), following species-specific adaptations.

Based on the findings reported here, it is suggested that the commercial catch season of this species could comprise spring and summer. This is considered the best period inasmuch the combination of the best physiological condition and muscle weight occurs. However, it is necessary to consider that in August the higher value of MYI was registered, along with a high proportion of organisms in spawning stage. Thus, further studies on *A. maura* distribution, abundance, and reproductive potential in this area are required in order to set adequate catch quotas designed to avoid negative effects on this bivalve's population density.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by projects SIP 20080824, SIP 20082220 and CONACyT-909000. Camacho-Mondragón, M.A. is a fellow student of PIFI (IPN) and CONACyT, the results presented here are part of her M. Sc. thesis. B.P. Ceballos–Vázquez and M. Arellano–Martínez received grants from SIBE (COFAA), EDI (IPN), and SNI-CONACYT. Thanks to M. Sc. María Elena Sánchez-Salazar for her editorial contribution to the English manuscript, and to an anonymous reviewer.

REFERENCES

Aguilar-Ibarra, F. 1964. *Contribución al estudio histológico de las gónadas de Atrina maura Sowerby, 1835 (Mollusca:Pinnidae).* BSc. thesis. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN, México, 53 p.

Aldrich, J. & M. Crowley. 1986. Condition and variability in *Mytilus edulis* (L.) from different habitats in Ireland. *Aquaculture*, 52:273-286.

Angel-Dapa, M.A. 2008. *Evaluación de la calidad gonadal y ovocitaria del callo de hacha Atrina maura en Laguna San Ignacio mediante histoquímica y análisis digital de imágenes*. BSc. thesis, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.

Arellano-Martínez, M., I. Racotta, B.P. Ceballos-Vázquez & J. Elorduy-Garay. 2004. Biochemical composition, reproductive activity, and food availability of the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* in the Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México. *J. Shellfish Res.*, 23:15-23.

Ahumada-Sempoal, M., S. Serrano-Guzmán & N. Ruíz-García. 2002. Abundancia, estructura poblacional y crecimiento de *Atrina maura* (Bivalvia:Pinnidae) en una laguna costera tropical del Pacífico mexicano. *Rev. Biol. Trop*., 50:1091-1100.

Ángel-Pérez, C., S. Serrano-Guzmán & M. Ahumada-Sempoal. 2007. Ciclo reproductivo del molusco *Atrina maura* (Pterioidea: Pinnidae) en un sistema lagunar costero, al sur del Pacífico tropical mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 55: 839-852.

Baqueiro, C.E. & D.A. Aldana. 2000. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from México. *Bull. Mar. Sci.*, 66:13-27.

Barrios-Ruíz, D.P. 2005. *Estudios del esfuerzo reproductivo de Atrina maura (Bivalvia:Pinnidae) en Laguna San Ignacio, B.C.S.* M Sc thesis, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 90 p.

Barber, J.B. & 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. & N.J. Blake. 1991. Reproductive physiology, 377-409. *En*: Shumway, S.E. (Ed.) *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier, Amsterdam, 1095 p.

Bayne, B.L. 1976. Aspects of reproduction in bivalve mollusks, 1:432-448. *En*: Wiley, L.M. (Ed.) *Estuarine Processes*. Academic Press, New York, 451p.

Cardoza-Velasco, F. & A. Maeda-Martínez. 1997. An approach to aquacultural production of the penshell *Atrina maura* Sowerby, 1835 (Bivalvia: Pinnidae) in northwest Mexico. *J. Shellfish Res*., 16(1):311.

Cáceres-Puig, J.I. 2007. *Dinámica anual del esfuerzo reproductivo de Pteria sterna (Gould, 1851) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México*. MSc thesis. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México, 88 p.

Ceballos-Vázquez, B.P., M. Arellano-Martínez, M. Villalejo-Fuerte & 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.

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.

Cruz, R. & C. Villalobos. 1993. Monthly changes in tissue weight and biochemical composition of the mussel *Mytella guyanesis* (Bivalvia: Mytilidae) in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 31:175-179.

de Zwaan, A & A. Mathieu. 1992. Cellular energy metabolism in the Mytilidae: an overview, 223-307. *En*: Gosling, E. (Ed.) *The mussel Mytilus, ecology, physiology, genetics and culture.* Elsevier, Amsterdam, 590 p.

Enríquez-Diaz, M., C. Cáceres-Martínez, J. Chávez-Villalba, G. Le Pennec & M. Le Pennec. 2003. Gametogensesis of *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) under artificial conditions. *Invert. Repro. Dev.* 43(2):151-161.

Epp, J., V. Bricelj & R. 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. Ecol.*, 121:113-136.

Gabbott, P.A. 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis, 191-211. *En*: Barnes, H. (Ed.) *Ninth European Marine Biology Symposium*. Aberdeen University Press, Aberdeen.

Hesselman, L.D., B.J. Barber & N.J. Blake. 1989. The reproductive cycle of adult hard clam, *Mercenaria* spp. in the Indian River Lagoon, Florida. *J. Shellfish Res.*, 8:43-49.

Leyva-Valencia, L., A.N. Maeda-Martínez, M.T. Sicard, I. Roldán & M. Robles-Mungaray. 2001. Halotolerance, upper thermotolerance, and optimum temperature for growth of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shellfish Res.*, 20:49–54.

Lodeiros, C.J., J.J. Rengel, H. Guderley, O.A. Nusetti & J.H. Himmelman. 2001. Biochemical composition and energy allocation in the tropical scallop *Lyropecten* (*Nodipecten*) *nodosus* during the months leading up to and following the development of gonads. *Aquaculture*, 199:63-72.

Lora-Vilchis, M.C., E. Ruiz-Velasco; T. Reynoso-Granados & D. Voltolina-Lobina. 2004. Evaluation of five microalgae diets for juvenile pen shells *Atrina maura. J. World Aquac. Soc.*, 35(2):232-236.

Martínez, G. 1991. Seasonal variations in biochemical composition of three size classes of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819. *Veliger*, 34:335-343.

Monsalvo-Spencer, P., A.N. Maeda-Martinez & T. Reynoso-Granados. 1997. Reproductive maturity and spawning induction in the catarina scallop *Argopecten ventricosus* (=*circularis*) (Sowerby, 1842) *J. Shellfish Res.*, 16(1):67-70.

Nishida, A. K., N. Nordi & R. R. N. Alves. 2006. Molluscs production associated to lunar-tide cycle: a case study in Paraíba State under ethnoecology viewpoint. *J. Ethnobiol. Ethnomed*., 2(28):1-6.

Noguera, O.M. & S. Gómez-Aguirre. 1972. Ciclo sexual de *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Lamellibranchia: Pinnidae) de La Paz, B.C.S., México, 273-283. *En*: Carranza J. (Ed.) *Memorias IV Congreso Nacional de Oceanografía*. México.

Ojea, J., A.J. Pazos, D. Martínez, S. Novoa, J.L. Sánchez & M. Abad. 2004. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of *Ruditapes decussates* in relation to the gametogenic cycle. *Aquaculture*, 238:451-469.

Park, M.S., C.K. Kang & P.Y. Lee. 2001. Reproductive cycle and biochemical composition of the ark shell *Scapharca broughtonii* (Schrenck) in a southern coastal bay of Korea. *J. Shellfish Res.*, 20:177-184.

Peharda, M., J. Bolotin, N. Vrgoc, N. Jasprica, A. Bratos & B. Skaramuca. 2006. The reproductive cycle and potential protandric development of the Noah´s Ark Shell, *Arca noae* L.: implications for aquaculture. *Aquaculture*, 252:317-327.

Porter, H.J. 1964. Seasonal gonad changes of adult clams *Mercenaria mercenaria* (L), in North Carolina. *Proc. Natl. Shellfish Assoc*., 55:35-52.

Prieto-Arcas, A., O. Ramos, D. Arrieche, J. Villalba & C. Lodeiros. 2001. Producción secundaria e índice de condición en *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Trop*., 49(2):599-608.

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 & E. Palacios. 2003. Growth and gametogenesis in the lion's paw scallop *Nodipecten* (*Lyropecten*) *subnodosus. Aquaculture*, 217:335-349.

Rodríguez, S., R. Quintana, L. Lamas, G. Ayensa, F.J. Velasco & C. Pascual. 1993. Etude comparative du cycle gamétogénique et composition biochimique de *Tapes decussatus* et *Ruditapes philippinarium* dans la Ría de Muros y Noya, 503-511. *En*: Barnab G. & P. Kestemont (Eds.) *Production, Environment and Quality Bordeaux Aquaculture 92'*. European Aquaculture Society, Special Publication, No. 18. Ghent, Belgium.

Rodríguez-Jaramillo, C., A.N. Maeda-Martínez, M.E. Valdéz, T. Reynoso, P. Monsalvo-Spencer, D. Prado-Ancona, F. Cardoza-Velasco, M. Robles-Mungray & M.T. Sicard. 2001. The effect of temperature on the reproductive maturity of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shellfish Res.*, 20(1):39-47.

Rodríguez-Jaramillo, C. 2004. *Efecto de la temperatura sobre la gametogénesis en el callo de hacha Atrina maura (Sowerby, 1835)(Bivalvia:Pinnidae).* MSc. thesis. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, México, 74 p.

Ruíz-Verdugo, C.A., I.S. Racotta & 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.

Sahin, C., E. Düzgünez & I. Okumus. 2006. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) in the southeastern Black Sea coast. *Turkish J. Fish. Aquat. Sci*., 6:155-163.

Sastry, A.N. 1963. Reproduction of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning. *Biol. Bull*., 125:146-153.

Saucedo, P., I. Racotta, H. Villarreal & M. Monteforte. 2002. Seasonal changes in the histological and biochemical profile of the gonad, digestive gland, and muscle of the Calafia mother-of-pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) associated with gametogenesis. *J. Shellfish. Res*., 21(1):127-135.

Singh-Cabanillas, J. & E. Michel-Guerrero. 2002. Aspectos biológicos del callo de hacha, *Pinna rugosa* Sowerby, 1835, en Bahía Concepción, B.C.S. *En*: *Mem. I Foro Científico de Pesca Ribereña*. INP-CRIP. Guaymas, Son.

Soria-Padilla, E. 1989. *Aspectos poblacionales y datos preliminares para la evaluación del callo de hacha Atrina maura (Sowerby, 1835) en la desembocadura del Río Balsas de Lázaro Cárdenas, Michoacán, México.* BSc thesis, Univ. Mich. San Nicolás Hidalgo, México, 27 p.

Taylor, A.C. & 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.

Tripp-Quezada, A. 1985. *Explotación y cultivo de la almeja catarina Argopecten circularis en Baja California Sur.* MSc. thesis. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, México, 164 p.

Vélez-Barajas, J. & M. Fajardo León. 1996. Pesquería de hacha, 1:101-111. *En*: Casas-Valdéz, M. & G. Ponce-Díaz. (Eds.) *Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur.* SEMARNAP, México, 350 p.

Villalejo-Fuerte, M. & B.P. Ceballos-Vázquez. 1996. Variación de los índices gonádico, de rendimiento muscular y de la glándula digestiva de *Spondylus princeps* (Gray, 1825) (Mollusca: Bivalvia) en Isla Cedros y Punta Eugenia, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 40(1):87-90.

Vite-García, M.N. & P.E. Saucedo. 2008. Energy storage and allocation during reproduction of Pacific winged pearl oyster *Pteria sterna* (Gould, 1851) at Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res*., 27:375-383.

Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc. New Jersey. EUA, 662 p.