



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

DINÁMICA ANUAL DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO DE
Pteria sterna (GOULD, 1851) EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BCS,
MÉXICO.

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Acuicultura)

Presenta

Jorge Iván Cáceres Puig

La Paz, Baja California Sur, octubre de 2007.

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 17 del Mes de Octubre del 2007, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"DINÁMICA ANUAL DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO DE *Pteria sterna* (GOULD, 1851) EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BCS, MÉXICO."

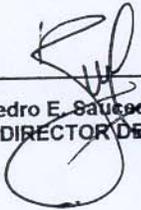
Presentada por el alumno:

Jorge Iván Cáceres Puig

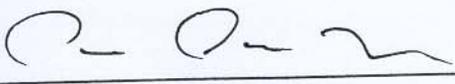
Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Acuicultura

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


Pedro E. Saucedo Lastra
DIRECTOR DE TESIS


Marcial Arellano Martínez
CO-TUTOR


Carlos J. Cáceres Martínez
CO-TUTOR


DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Conformación de comités

La presente tesis fue dirigida por:

Dr. Pedro Enrique Saucedo Lastra Centro de Investigaciones
Biológicas del Noroeste (CIBNOR)

El comité tutorial y revisor estuvo integrado por los siguientes miembros:

Dr. Carlos J. Cáceres Martínez Universidad Autónoma de Baja
California Sur (UABCS)

Dr. Marcial Arellano Martínez Centro Interdisciplinario de Ciencias
Marinas (CICIMAR)

El jurado de examen estuvo integrado por los siguientes miembros:

Dr. Pedro Enrique Saucedo Lastra Centro de Investigaciones
Biológicas del Noroeste (CIBNOR)

Dr. Carlos J. Cáceres Martínez Universidad Autónoma de Baja
California Sur (UABCS)

Dr. Marcial Arellano Martínez Centro Interdisciplinario de Ciencias
Marinas (CICIMAR)

Suplente:

M. en C. Carmen Rodríguez Jaramillo Centro de Investigaciones
Biológicas del Noroeste (CIBNOR)

Resumen

La concha nácar *Pteria sterna* ha sido cultivada para la producción de perlas en México desde 1994. En general, el método de inducción para la formación de perlas se ha relacionado con el periodo reproductivo, ya que la operación es realizada cuando las gónadas se encuentran vacías. Sin embargo, en ese momento los organismos se encuentran muy vulnerables, puesto que su energía disponible es muy baja. En este trabajo se estudió la relación entre la energía almacenada en tejidos somáticos (músculo aductor, glándula digestiva y manto) y las variaciones en el contenido energético de la gónada a lo largo de un ciclo anual. Estos valores se relacionaron a su vez con las variaciones en la cantidad de alimento disponible (seston). Veinte organismos adultos fueron muestreados mensualmente de un cultivo comercial en la Bahía de La Paz de mayo del 2006 a abril del 2007. El contenido energético de los tejidos somáticos y germinales se obtuvo directamente por mediciones calorimétricas, las cuales fueron relacionadas con las estimaciones volumétricas de los tejidos mediante una simplificación del método estereológico. Los resultados de este trabajo permitieron cuantificar el esfuerzo reproductivo de *P. sterna* en aproximadamente 400% de incremento de energía previo al desove. La participación energética de los tejidos somáticos para la reproducción, en orden de importancia incluyó al músculo aductor, glándula digestiva y manto, observándose una gran participación de este último tejido. Se comprobó que *P. sterna* sigue una estrategia reproductiva “conservativa” durante el invierno cuando la gametogénesis se realiza a partir de la energía previamente almacenada en los tejidos somáticos, así como una de tipo “oportunista” en primavera donde el desarrollo gonadal se realiza principalmente a partir de la energía que se obtiene del alimento ingerido. Se recomienda que en las prácticas de perlicultura comercial de esta especie se realicen los injertos para la formación de perlas al principio del otoño y durante la primavera.

Palabras clave: Ostras perleras, esfuerzo reproductivo, bioenergética.

Vo. Bo.



Dr. Pedro E. Saucedo Lastra
Director de Tesis

Abstract

Annual dynamics of reproductive effort of *Pteria sterna* (Gould, 1851) at Bahía de La Paz, B.C.S., Mexico

The rainbow-lip pearl oyster has been cultivated for commercial pearl production ventures since 1994. The method for inducing pearl formation has been related with reproductive period, since seeding of beds is generally undertaken when the gonads are empty. At this moment, however, the oysters are energetically exhausted and become highly vulnerable to manipulation. We investigated the relationship between stored energy in somatic tissues (adductor muscle, digestive gland, and mantle tissue) and changes in energy content of the gonad. These values were also correlated with variations in energy content of available food (seston). Twenty adult oysters were sampled monthly from a commercial farm at Bahía de La Paz from May 2006 through April 2007. The energy content from somatic and germinal tissues was directly determined through calorimetric estimations, which were further related with volumetric fractions of all tissues by means of stereological methods. Reproductive effort in *P. sterna* was estimated to be as 400% energy increase previous to spawning. The caloric participation of somatic tissues for channelling reproduction came, in decreasing order, from adductor muscle, digestive gland, and mantle tissue. Despite its position, an important role of mantle tissue during gonad development was observed. At the onset of gametogenesis in winter, *P. sterna* follows a conservative strategy using energy previously stored in somatic tissues when productivity is highest. In spring, in contrast, the species follows an opportunistic strategy from energy from food intake. We recommend that during commercial pearl culture practices with this species, grafting operations for inducing pearl formation are done from early autumn to spring time.

Key words: Pear oysters, reproductive effort, bioenergetics

Dedicatoria

A mi padre, porque sin sus errores no sabría que tanto puedo perder y sin sus aciertos no sabría hasta dónde puedo crecer.

A mi madre, porque su fuerza me ha enseñado que de cualquier cosa uno se puede levantar y seguir adelante, y que haciendo las cosas bien, siempre encontraremos el camino a pesar de lo perdido que estemos.

A Lizbeth y a mi hija Teresita, porque el día en que llegaron a mi vida comprendí que de verdad era necesario existir.

A mi Nana, por sus consejos y sobre todo porque si no la hubiera conocido no sabría que se puede enfrentar a la muerte y trascender.

A Javier porque siempre esta cuando todos están y sobre todo cuando nadie está.

A mi hermano Jehú y a mi compa-compa Massó porque son pocos los amigos que siempre están para apoyarte y sobre todo para escucharte cuando lo necesitas.

A Isis porque cuando existen grandes maestros hay que reconocérselos, pero cuando sus enseñanzas son tu guía en la vida, hay que agradecerérselos.

Finalmente a ti que no porque no encuentres un reglón con tu nombre, significa que seas menos importante.

Agradecimientos

Antes que nada quiero agradecerles a todas las personas que han compartido de alguna manera un pedazo de su vida conmigo.

A mi familia que me ha apoyado durante toda mi vida y me ha ayudado a seguir adelante en todo momento, en especial a mis padres y a mi hermana Georgina.

A Lizbeth, por estar a mi lado durante todo el tiempo y apoyarme durante toda la realización de esta tesis, y a Teresita por el tiempo robado para hacer esto posible

A mis asesores Carlos Cáceres, Pedro Saucedo, Marcial Arellano y Carmen Rodríguez, por todos sus consejos, correcciones, sugerencias, etc.

A las autoridades del CONACYT que sin su apoyo económico no más no habría que hacer.

A la empresa Perlas del Cortez S de RL MI, especialmente a Javier y al Paisa por su apoyo y facilidades para trabajar en sus instalaciones.

A la Dra. Thelma Castellanos y personal de posgrado (Osvelia, Leticia, Beatriz, Claudia, Horacio, etc.)

Al laboratorio de Bromatología (Sonia y Lola) y el de Pigmentos (Paco) del CIBNOR, y el laboratorio de la Unidad Pichilingue de la UABCS por su apoyo, y asesoría.

A mis maestros, a la academia de acuacultura, por ayudar en mi formación con sus clases, comentarios y orientación.

A mis compañeros y amigos, principalmente Jehú, Massó, Sergio, Omar, Roberto, Cholo, Yareli, Rosa Laura, Fercho, Eliana, Pedro, Hugo, Nica, Keni, Luzali, Sandra, Cris y mas..... Ya saben que si me faltó alguno no es porque no sea importante, solo que cuando uno termina estas cosas, ya no le queda cabeza.

Finalmente gracias a ti que te dedicaste un momento a leer este documento.

Contenido

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	7
2.1 Recolecta de semilla de <i>P. sterna</i> en el campo.....	7
2.2 Producción y cultivo intensivo de semilla de <i>P. sterna</i>	8
2.3 Biología reproductiva de <i>P. sterna</i>	11
2.4 Bioenergética asociada con la reproducción de moluscos bivalvos.	13
3. JUSTIFICACIÓN	17
4. HIPÓTESIS	18
5. OBJETIVOS	19
5.1 General.....	19
5.2 Específicos	19
6. MATERIALES Y MÉTODOS	20
6.1 Obtención y manejo de los organismos.....	20
6.2 Análisis estereológico	21
6.3 Análisis energético	23
6.4 Alimento disponible	24
6.5 Tratamiento de datos.....	25
7. RESULTADOS	27
7.1 Variaciones temporales en las medidas morfométricas de <i>P. sterna</i>	27
7.2 Variaciones temporales en los parámetros ambientales.	33
7.2.1 <i>Temperatura</i>	33
7.2.2 <i>Alimento</i>	34
7.3 Análisis estereológico	36
7.4. Análisis energético	40
8. DISCUSIÓN	50
8.1 Estereología y energía.....	50
8.2 Dinámica bioenergética asociada con la reproducción.....	53
9. CONCLUSIONES	67
10. LITERATURA CITADA	69

Lista de figuras

- Figura 1.** Secciones obtenidas a través de la fotografía de superficies (L1, L2, L3, L4 y Lc) de la masa visceral completa de *Pteria sterna* (la cruz roja señala la cara del corte no incluida en el estudio estereológico).....22
- Figura 2.** Variaciones en la talla (longitud, cm) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.....27
- Figura 3.** Variaciones en el peso fresco total (g) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.....29
- Figura 4.** Variaciones en el peso de las conchas (g) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.....30
- Figura 5.** Variaciones en el peso de la carne (g) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.....31
- Figura 6.** Variaciones en el peso del biso (g) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.....32
- Figura 7.** Variaciones en el volumen de la carne (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.....33
- Figura 8.** Variaciones en las temperaturas (°C) registradas en el sitio de cultivo indicando el valor promedio, el máximo y mínimo mensual durante el periodo de estudio.....34
- Figura 9.** Variaciones en la concentración (mg/L) de alimento disponible en el sitio de cultivo, indicando el valor promedio durante el periodo de estudio. PIM = Materia inorgánica particulada; POM = Materia orgánica particulada.....35
- Figura 10.** Variaciones en del volumen gonadal (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....36
- Figura 11.** Variaciones en el volumen del músculo aductor (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....37

Figura 12. Variaciones en el volumen de la glándula digestiva (mL) de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....	38
Figura 13. Variaciones en el volumen del manto (mL) de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....	39
Figura 14. Variaciones en el volumen de los otros tejidos (mL) de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....	40
Figura 15. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) de la gónada de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual.....	41
Figura 16. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) del músculo aductor de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....	42
Figura 17. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) de la glándula digestiva de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....	43
Figura 18. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) del manto de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.....	44
Figura 19. Regresión lineal entre el volumen de la carne (g) y el peso de la misma (mL) de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual.....	45
Figura 20. Cambios en el contenido energético total de los principales tejidos de <i>Pteria sterna</i> durante un ciclo anual.....	46
Figura 21. Relación de las variaciones temporales en el contenido energético total de los principales tejidos de <i>Pteria sterna</i> y las del alimento disponible (POM) en el sitio de cultivo durante el periodo de estudio.....	48
Figura 22. Relación entre los cambios temporales en el contenido energético total de los principales tejidos de <i>Pteria sterna</i> y la temperatura del agua en el sitio de cultivo durante un ciclo anual.....	49

Lista de tablas

Tabla I. Valores promedio mensual de longitud de la concha (cm), desviación estándar, valor máximo y mínimo registrado para <i>P. sterna</i> durante el periodo de estudio.....	28
--	----

1. INTRODUCCIÓN

El Phylum Mollusca comprende un grupo importante de organismos que paulatinamente han recibido mayor atención en México y en el mundo, debido a que constituyen una fuente de alimento y de trabajo para las comunidades ribereñas, y más recientemente como indicadores de ambientes no perturbados (Cáceres-Puig, 2005). Las posibilidades que ofrece este *Phylum* para su aprovechamiento son muy vastas; por un lado, su explotación constituye el sustento de pesquerías bien establecidas y por el otro, propicia el desarrollo de prácticas acuícolas diversas, como es el caso del cultivo de ostras perleras en el Golfo de California (Monteforte, 1990, 1991, 1996; Cariño y Alameda, 1998; Landman *et al.*, 2001; Cáceres-Martínez y López-Contreras, 2002, Saucedo, 2005). El aprovechamiento más importante de estas últimas, se relaciona sin duda, con su capacidad de formar perlas (Kiefert *et al.*, 2004). Por sí sola, una perla es una de las gemas más finas que existe en la naturaleza y es producida de manera natural por los moluscos, sin embargo solo unas cuantas familias producen perlas de valor comercial, entre las cuales los miembros de la familia Pteriidae, particularmente los géneros *Pteria* y *Pinctada*, son los más importantes productores a nivel mundial (Fassler, 1991, 1995; Monteforte, 1996; Saucedo, 1995; Saucedo, 2001; Landman *et al.*, 2001; Haws, 2002). Además, estos organismos tienen la particularidad de poder ser aprovechados íntegramente, ya que además de la producción de perlas y medias perlas que son el principal

objetivo de su cultivo, también es posible aprovechar otros productos de alto valor agregado (Monteforte, 1996; Saucedo, 2001). Por ejemplo, la concha se puede utilizar como objeto de ornato o destinarse para fabricación de joyería, molduras, etc. El nácar en particular, se está actualmente empleando en la industria cosmética para la elaboración de cremas, jabones y otros productos de belleza, además de su uso en la industria farmacéutica como biomedicamento relacionado con la reconstrucción de huesos y procesos de calcificación (Atlan *et al.*, 1997, 1999; Lamghari *et al.*, 1999; Landman *et al.*, 2001; Mouriès *et al.*, 2002).

Las ostras perleras son un recurso que se ha sobreexplotado en el Golfo de California durante casi 400 años (Cariño y Monteforte, 1995; Cariño y Alameda, 1998). Esta situación generó una disminución importante de las poblaciones naturales, las cuales terminaron colapsándose cerca de 1940 (Baqueiro-Cardenas, 1984). A partir de entonces, la concha nácar *Pteria sterna* (Gould, 1851) y la madreperla *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) fueron consideradas “Especies en Peligro de Extinción” y fue decretada una veda permanente para su protección (Diario Oficial de la Federación, 1939). En la actualidad *P. sterna* ha sido elevada a la categoría de “Protección Especial” (Diario Oficial de la Federación, 1994). Posterior al decreto de la veda, entre 1939 y 1989 se intentó retomar la actividad de producción de perlas con el desarrollo de una serie de proyectos prioritarios, cuyo propósito se centró en la aplicación de tecnología extranjera para el cultivo de madreperla (*P. mazatlanica*) y concha nácar (*P. sterna*) y la producción

inducida de perlas a través de la perlicultura en el Golfo de California (Martínez-Quiñonez y Gueorguiev-Nikolov, 2001; Félix Pico, com. pers.). Si bien los resultados de dichas experiencias no son del todo conocidos, promovieron que a partir de 1985 las principales instituciones de educación superior e investigación del Golfo de California, como el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) y el Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey (ITESM), principalmente, comenzaran a invertir esfuerzos y recursos importantes para el desarrollo de la tecnología para el cultivo de ostras perleras (nacaricultura) y la producción de perlas (perlicultura) (Monteforte, 1990, 1991; Cáceres-Martínez *et al.*, 1992; Gaytán-Mondragón *et al.*, 1993; Monteforte y García-Gasca, 1994; Rangel-Dávalos y Chávez-Villalba, 1994; Monteforte *et al.*, 1995; Monteforte, 1996; McLaurin-Moreno *et al.*, 1997, 1998).

Actualmente, existen dos compañías comerciales productoras de perlas, una localizada en Guaymas, Sonora (antes Perlas del Mar del Cortés S.A de C.V. ahora Perlas Únicas S.A. de C.V.) y otra en la Bahía de La Paz, B.C.S. (Perlas del Cortez S. de R.L. MI.) que cultivan la concha nácar *P. sterna* a escala comercial y la madreperla *P. mazatlanica* a escala piloto. Ambas especies, en las dos localidades, producen perlas de alta calidad y reconocimiento internacional (Kiefert *et al.* 2004). Ahora bien, a pesar de que la tecnología para el cultivo extensivo de las ostras perleras se encuentra científicamente adelantada y tecnológicamente validada para ser transferida, el cultivo en laboratorio con fines de producción

masiva de semilla, así como la respuesta a la inducción y formación de perlas esféricas, siguen representando aún un cuello de botella para el escalamiento comercial del cultivo intensivo de ostras perleras (Saucedo, 2001). En este sentido, el proceso reproductivo, orientado a definir la calidad de los gametos (particularmente ovocitos), la viabilidad y salud de las larvas y el mayor rendimiento de las semillas, continúa siendo uno de los puntos centrales en la investigación.

El proceso reproductivo de las ostras perleras, así como de cualquier especie de molusco bivalvo, en general se rige por una combinación compleja de factores exógenos (temperatura, disponibilidad de alimento, fotoperiodo) y factores endógenos (neurosecreciones, factores genéticos), los cuales condicionan los ciclos reproductivos de estos organismos, presentando plasticidad para adaptarse a diferentes condiciones ambientales, con el fin de permitir su amplia distribución geográfica, que incluye diferentes latitudes, profundidades y hábitats (Bayne, 1976; Gease y Pearse, 1974, 1979; Lubet, 1981; Baber y Blake, 1991; Lucas, 1992; Chávez-Villalba, 2001).

Los estudios de biología reproductiva en los moluscos bivalvos se abordan a partir de aproximaciones histológicas y químicas, pero pocos son los estudios que involucran análisis de energética, a pesar de que estos indicadores representan una aproximación más directa para estudiar el fenómeno reproductivo. En los moluscos, la cantidad de energía que se destina a la

reproducción en condiciones dadas se define como *esfuerzo reproductivo* (Lucas, 1992; Thompson y MacDonald, 1991; Gangnery, 1997). Así los moluscos bivalvos, como otros invertebrados, tienen la capacidad de almacenar reservas nutritivas en sus tejidos durante periodos de elevado suministro de alimento, las cuales son movilizadas en los momentos de escasez alimenticia y/o altas demandas de energía durante la reproducción y en condiciones de estrés fisiológico (Baber y Blake, 1991; Lucas, 1992; Mathieu y Lubet, 1992; Gangnery, 1997). Sin embargo, las cantidades de energía que almacenan los organismos son limitadas en tiempo y espacio, de tal manera que éstas deben repartirse de manera diferencial para su uso en el crecimiento de tejidos somáticos y/o la reproducción (Ziolko y Kozlowski 1983; MacDonald y Thompson, 1985; Paulet y Boucher 1991; Duinker, 2002).

En perlicultura, el método de inducción para la formación de perlas se ha relacionado con el periodo reproductivo, ya que la operación de injerto es realizada cuando las gónadas se encuentran vacías (Haws, 2002). Sin embargo, en ese momento los organismos se encuentran muy vulnerables, puesto que su energía disponible es muy baja, dado a que después del desove se puede perder más del 100% del incremento en peso corporal obtenido previo a dicho evento (Cáceres-Martínez, *et al.*, 2006). De esta manera, conocer el contenido y distribución energética de los principales compartimentos somáticos y germinales de la concha nácar *P. sterna* durante un ciclo anual permitirá identificar los momentos de mayor fortaleza y vulnerabilidad de la especie, así como su esfuerzo reproductivo en relación con los cambios en ciertos parámetros ambientales, como

la temperatura del agua y el alimento disponible (micro plancton, porción orgánica del seston inferior a 100 μm). Esto con el fin de detectar los periodos susceptibles a la realización de injertos para producir perlas.

2. ANTECEDENTES

2.1 Recolecta de semilla de *P. sterna* en el campo

En el noroeste del país se han realizado diversos estudios encaminados a conocer los principales aspectos biológicos asociados con el cultivo de *P. sterna*. En este sentido, los primeros trabajos estaban orientados a conocer el estado del recurso, ya que como se ha mencionado, éste se había colapsado cerca de 1940. La mayoría de estos trabajos son reportes de la Secretaría de Pesca que hacen referencia a los primeros intentos por lograr la recolecta de semilla y el cultivo de las ostras perleras, cuyos resultados fueron poco satisfactorios (Monteforte, 1990, 1991, 1996). No fue sino hasta el trabajo de Félix-Pico, *et al.*, (1977), donde se obtuvieron los primeros resultados exitosos de fijación de semilla de *P. sterna* en la Bahía de La Paz, confirmando que las semillas recolectadas fueron escasas, con un promedio de 10 ind/colector, para los meses de enero a marzo de 1977. De igual manera Cáceres-Martínez *et al.*, (1992) reportaron para el periodo 1986-1987 una mayor recolecta de semilla de *P. sterna* durante el invierno (5 juv/cm²), a 4-7 m de profundidad (~16 ind/colector), con un pico de mayor abundancia después de los 11 m (~17 ind/colector). Aldana-Avilés (1998) también observó una mayor captación de semilla de la especie en la Isla Gaviota, en la Bahía de La Paz, durante el periodo 1993-1994 a los 4.5 y 7.5 m (~28 ind/colector) de profundidad y un pico en el reclutamiento entre los 10.5 y los 15 m de profundidad (~35 ind/colector). En este mismo sitio, pero para los meses fríos de noviembre a marzo

durante el periodo 1990-1991, Monteforte (2004) observó una mayor captación de semilla (~26.5 ind/colector) que en el resto del año.

Con respecto a la evaluación de diferentes sitios propicios para la recolecta de semilla de *P. sterna*, Monteforte y Aldana (1994) señalan que las estaciones “El Merito” e “Isla Gaviota” son las de mejor rendimiento en Bahía de La Paz, B. C. S. en función de los giros ciclónicos que se forman como parte de las corrientes que atrapan una mayor cantidad de larvas. Sin embargo, los mismos autores identifican, junto con Monteforte y García-Gasca (1994) y Monteforte *et al.* (1995), que además de estas dos estaciones, existe un sitio de recolecta de semilla muy importante en “Punta Mogote” y otros en áreas cercanas a la “Isla Espíritu Santo”

2.2 Producción y cultivo intensivo de semilla de *P. sterna*

En años más recientes, algunos estudios se han enfocado a estudiar la producción de semilla y crecimiento de juveniles en condiciones controladas de laboratorio. Avilés-Quevedo y Mazón-Suástegui (1989) intentaron el acondicionamiento gonádico de *P. sterna* utilizando cuatro dietas distintas: 1) fécula de maíz, 2) harina de arroz con fécula de maíz, 3) harina de arroz y 4) sin alimento, teniendo los mejores resultados con las dietas a base de harina de arroz y fécula de maíz y harina de arroz, respectivamente, confirmando el éxito de la maduración de la especie mediante la inducción al desove. McAnally-Salas y Valenzuela-Espinoza (1990) reportaron que las larvas de *P. sterna* pueden ser cultivadas con relativa facilidad mediante las técnicas descritas para ostión,

mientras que para el proceso de fijación y manejo de la semilla es más recomendable utilizar las técnicas empleadas para mejillón. En este mismo trabajo, además, encuentran que a temperaturas entre 21-22 °C, las larvas se fijaron al día 38 de desarrollo, lo cual coincide con lo reportado por Araya-Núñez *et al.* (1991, 1995), quienes obtuvieron la fijación de las larvas entre el día 35 y 40 de desarrollo, a una temperatura de 21.1 a 24.6 °C. Serrano-Guzmán y Salinas-Ordáz (1993) observaron a su vez una fijación masiva de semilla 26 días después de la fertilización *in vitro*, a una temperatura entre 27 y 28 °C, concluyendo de esta manera que el tiempo de desarrollo larvario de *P. sterna* guarda una relación inversa con la temperatura del agua. Contrariamente, existen reportes más recientes que indican que las larvas de *P. sterna* se fijan entre el día 19 y 21 de desarrollo, a una temperatura de 23–24 °C (Saucedo, datos no publicados).

En relación con el crecimiento de juveniles, Araya-Núñez *et al.* (1991) reportaron un crecimiento de semilla de *P. sterna* de 0.1 mm/día, a partir de una correlación positiva con la temperatura del agua, en donde el mayor crecimiento se dio durante los meses cálidos. Bückle-Ramírez, *et al.* (1992) también encontraron un crecimiento mayor de los juveniles de esta especie durante el verano (7.2 a 11.3 mm/mes) y un decremento en la tasa de crecimiento durante el invierno (3.6 mm/mes).

Del Rio-Portilla *et al.* (1992) estudiaron el crecimiento de *P. sterna* bajo diferentes condiciones de temperatura y concentración de alimento, concluyendo

que el crecimiento en longitud de la concha, con respecto al eje de crecimiento máximo (altura de la concha) es isométrico, mientras que el crecimiento a partir de la relación longitud y ala de la concha es alométrico. Los autores establecen que el crecimiento de este organismo tiende hacia los ejes principales, como son la longitud y la altura. Aldana-Avilés (1998) menciona que los juveniles de esta especie presentan alometría positiva (longitud-altura y ala-altura), la cual tiende hacia isometría en las ostras de mayor edad, hasta alcanzar la isometría completa en ostras de aproximadamente 70-80 mm de altura. Estos resultados son consistentes con lo reportado por Cantú-Cantú (2003), quien también observó que la relación altura-longitud de la concha, así como aquella relativa a la altura-grosor de la misma, obedecen a un crecimiento isométrico. Esta última relación fue reportada por Aldana-Avilés (1998) como alométrica negativa durante todo el experimento. Se concluye que la morfología de la concha de *P. sterna* está continuamente cambiando con el crecimiento en la mayoría de sus ejes (Saucedo, 1995), lo que a su vez resulta en la necesidad de mantener constante la relación área-volumen en estos organismos.

Con referencia al cultivo en diferentes tipos de artes utilizadas, Gaytán-Mondragón *et al.* (1993) evaluaron cuatro tipos de estructuras de cultivo (cajas, redes perleras, linternas y canastas zapateras), encontrando que las cajas en estructuras sobre el fondo del mar favorecen un mayor rendimiento y crecimiento de semilla y juveniles de *P. sterna*. A su vez, Monteforte y Aldana-Avilés (1994) y Aldana-Avilés y Monteforte (1995) también encontraron un mejor crecimiento de la

especie durante su preengorda en estructuras colocadas sobre el fondo a una densidad de 80 a 100 organismos por canasta. Por otro lado, Cantú-Cantú (2003) estudió el cultivo extensivo de semilla en suspensión a diferentes densidades (50, 75 y 100 organismos por canasta) en la Bahía de Acapulco, Guerrero durante el periodo julio 2001 a enero 2002, observando los mejores resultados en materia de crecimiento (grosor de la concha y peso húmedo) y supervivencia a la densidad de 50 org/canasta, sin diferencias significativas en el incremento en la altura y longitud de la concha. Monteforte *et al.* (2005) evaluaron el efecto de la densidad de siembra y cultivo de *P. sterna*, y observaron que la densidad de organismos afecta significativamente el volumen de las conchas aunque no encontraron una relación de este con el crecimiento.

2.3 Biología reproductiva de *P. sterna*

Los estudios que se han realizado acerca de la biología reproductiva de *P. sterna* están enfocados a describir las principales fases del ciclo reproductivo y la temporalidad de los principales eventos relacionados con la reproducción, particularmente el desove. En este sentido, Hernández-Díaz y Bückle-Ramírez (1996) utilizaron técnicas histológicas convencionales para describir siete etapas del ciclo reproductivo y una escala de desarrollo gonádico con nueve estadios conspicuos para *P. sterna* en Bahía de los Ángeles, Baja California. Los autores concluyeron que esta especie desova de manera continua a lo largo del año, con picos en diciembre, febrero y agosto. Por otro lado Saucedo y Monteforte (1997) encontraron que para el periodo de junio 1992 a mayo 1993, *P. sterna* presenta

dos picos de desove a lo largo del año en Bahía de La Paz, uno en febrero y otro en mayo cuando la temperatura del agua se encuentra entre los 22.2 y 23.4 °C, y que la madurez gonádica de esta especie se alcanza a partir de una talla de 39 mm de altura de la concha, la cual corresponde a unos 17 meses de vida. Además, estos autores indican que *P. sterna* es un organismo típicamente hermafrodita protándrico y que el cambio de sexo de macho a hembra ocurre a partir de los 50 mm de talla. Posteriormente, Arizmendi-Castillo (1996) identificó en una zona cercana a Guaymas, Sonora, un solo periodo de desove que se presenta de marzo a mayo cuando la temperatura del agua varía de 19 a 22 °C. Por su parte, Hernández-Olalde, *et al.*, (2007) reportan la ocurrencia del desove de junio a septiembre en Laguna Ojo de Liebre, B. C. S. a temperaturas entre los 23 y 25 °C.

Recientemente, Vite-García y Saucedo (2007) realizaron un trabajo sobre la reproducción de *P. sterna*, evaluando las estrategias de almacenamiento y movilización de reservas energéticas durante un ciclo anual, confirmando que el carácter multi-desovador de la especie, a partir de una gónada que se encuentra en desarrollo casi todo el año. Además, los autores sugieren que la principal etapa reproductiva ocurre entre los meses de enero a abril (temperaturas que oscilan entre los 21 y 22 °C), con dos picos claros en el en abril 2003 y enero 2004 y que coinciden con el mayor porcentaje de organismos maduros, de ovocitos posvitelogénicos y niveles de proteínas, lípidos y triglicéridos en la gónada significativamente ($p < 0.05$) más altos. Se concluyó también que durante la

gametogénesis la energía es tomada principalmente de la glándula digestiva y en segundo lugar del musculo abductor, movilizándose únicamente las proteínas de ambos tejidos hacia la gónada.

2.4 Bioenergética asociada con la reproducción de moluscos bivalvos

El conocimiento de la administración de la energía disponible en el medio y utilizada por los miembros de las diferentes especies de bivalvos de hábitos tropicales, subtropicales o templados para asegurar el crecimiento de los tejidos somáticos o la reproducción, es esencial para explicar factores importantes relacionados con su historia de vida (Rezanick, 1992; Ramírez-Llodra, 2002), con las relaciones entre la reproducción y la tasa de crecimiento y mortalidad (Madsen y Shine, 2000), la longevidad (Djawdan *et al.*, 1996; Simmons y Bradley, 1997) y el éxito de la reproducción para asegurar las generaciones futuras (Hirshfield, 1980; Jönsson y Tuomi, 1994; Sinervo y Svensson, 1998). Sin embargo, a la fecha ha resultado muy difícil medir con precisión la cantidad de energía destinada para la reproducción, así como su costo fisiológico (Hunter y Leong, 1981).

La idea de la existencia de una relación entre la variación de la concentración de determinadas combustibles metabólicos o bioenergéticos en los denominados tejidos de reserva (músculo aductor, glándula digestiva, manto) de los moluscos bivalvos y su estadio de desarrollo sexual, ha sido objeto de numerosos estudios. Daniel (1921, 1923) fue el primero en establecer una relación citológica entre las fluctuaciones estacionales en el contenido energético de dichos

tejidos de reserva y el estadio sexual de los animales. Estos resultados fueron confirmados y complementados más adelante por Lubet (1959), quien señaló la existencia de una relación inversa entre el desarrollo de los tejidos de reserva y la del tejido gonadal. Posteriormente, Bayne (1976) identificó cinco fases neuroendocrinas íntimamente relacionadas con el ciclo reproductivo de los bivalvos y que se basan en cambios en la talla, granulación y vacuolización de las células neurosecretoras. La fase I corresponde al almacenamiento de energía en los tejidos de reserva cuando la temperatura no es adecuada. Los estadios II y III involucran la movilización de dichas reservas hacia la gónada cuando la temperatura se incrementa para dar inicio y fin a la gametogénesis. Las fases IV y V se relacionan, respectivamente, con el uso de la energía para sincronizar el desove y post-desove. En cada una de las cinco fases, existen complejas relaciones entre la parte metabólica (e.g. almacenamiento, partición y movilización de energía) y la neuroendocrina (e.g. producción de primeros y segundos mensajeros como neurosecreciones) para regular los principales eventos reproductivos. Posterior a estos estudios, han sido numerosos los autores que han abordado estos aspectos de la reproducción de los moluscos bivalvos mediante métodos citológicos, histológicos y bioquímicos (Sastry y Blake, 1971; Ansell, 1974; Comely, 1974; Taylor y Venn, 1979; Barber y Blake, 1981; Robinson *et al.*, 1981; Barber y Blake, 1983; Epp *et al.*, 1988; Barber y Blake, 1991; Besnard, 1991; Couturier y Newkirk, 1991; Martínez, 1991; Pazos *et al.*, 1997; Martínez y Mettifogo, 1998; Racotta *et al.*, 1998, Lodeiros *et al.*, 2001; Saucedo *et al.*, 2002; Racotta *et al.*, 2003; Arellano-Martínez *et al.*, 2004), entre otros.

En general, la mayoría de los estudios arriba señalados coinciden en que los organismos tienen la capacidad de obtener energía y almacenar nutrientes en los tejidos somáticos cuando el alimento es abundante y posteriormente, en los momentos de escases alimenticia y/o reducción del ritmo metabólico, usar los nutrientes almacenados para asegurar la gametogénesis. Sin embargo, las estrategias de almacenamiento y uso de nutrientes para satisfacer las demandas metabólicas de la gametogénesis, aunque parecieran comunes, pueden variar tanto inter como intra específicamente (Pazos *et al.*, 1997; Racotta *et al.*, 1998; Barber y Blake, 2006). Incluso se observan diferencias entre la misma especie y poblaciones de la misma especie (Racotta *et al.*, 1998; Saucedo y Southgate, 2007). No obstante, se sabe que las variaciones estacionales en la actividad reproductiva y crecimiento somático de cada especie son el resultado de complejas interacciones entre factores exógenos (temperatura del agua, alimento disponible, etc.) y endógenos (genes, neurosecreciones), presentándose de esta manera un ciclo de almacenamiento y utilización de la energía paralelo al ciclo gametogénico (Gabbott, 1983).

Como se ha mencionado con anterioridad, el desarrollo de los gametos, es sin duda un proceso energéticamente costoso que depende directamente de la movilización de una gran cantidad de nutrientes para asegurar su maduración. Estos nutrientes pueden ser aportados por el alimento recientemente ingerido, pueden provenir de reservas acumuladas durante periodos de reposo

reproductivo, o de ambas estrategias (Gabbott, 1983; Baber y Blake, 1991). En este sentido Bayne (1976) propuso que todos los animales marinos utilizan una de dos estrategias metabólicas para activar y sustentar la gametogénesis: oportunista y conservadora. Mientras que las especies oportunistas son aquellas en las que la gametogénesis se realiza a partir de la energía que se obtiene del alimento ingerido, las especies conservadoras lo hacen con la energía previamente almacenada en los tejidos somáticos durante los periodos de alta productividad primaria. Recientemente, se ha demostrado que estas estrategias no son discretas en tiempo y espacio y que muchas especies, particularmente las que habitan zonas subtropicales y/o templadas donde existen cambios marcados en la temperatura del agua entre estaciones, utilizan una combinación de ambas para asegurar el crecimiento de tejidos somáticos y germinales (Pazos *et al.*, 1997; Racotta *et al.*, 1998; Kang *et al.*, 2000; Luna-González *et al.*, 2000; Saucedo *et al.*, 2002; Racotta *et al.*, 2003; Arellano-Martínez *et al.*, 2004; Vite-García, 2005; Vite-García y Saucedo, 2007).

Con base en lo anterior, es claro que una aproximación para estimar la cantidad de energía destinada a la reproducción puede ser expresada en términos del esfuerzo reproductivo, que se redefine aquí como la porción de recursos disponibles (alimento ingerido) que están proporcionando energía para la reproducción (Calow y Woolhead, 1977; Ziolkowski y Kozlowski, 1983).

3. JUSTIFICACIÓN

Uno de los principales obstáculos para el establecimiento de una industria perlera en México lo constituye el abasto de semilla de manera consistente y suficiente para apoyar las operaciones de injerto en las granjas. Sin embargo, la disponibilidad de semilla es errática e impredecible año con año, y ni la colecta masiva en el campo a partir de colectores artificiales, ni la producción intensiva en laboratorio en condiciones “controladas”, garantizan la continuidad requerida. Por lo tanto, resulta imprescindible definir una metodología eficiente, poco costosa y accesible para evaluar la calidad de las gónadas y asegurar con ello la reproducción controlada de las especies. En ese sentido, la toma de decisiones con respecto a los tiempos para la realización de prácticas de inducción al desove podría permitir que los embriones y larvas reciban un suministro de reservas adecuadas para enfrentar las diferentes etapas de su desarrollo, y garantizar con ello, la producción masiva de semilla.

Aunado a lo anterior, los programas de cultivo de ostras perleras no cuentan actualmente con una base biológica para calendarizar las actividades de injertos y de esta manera asegurar la producción de perlas en cantidad y calidad necesarias. Dado que el método de inducción para la formación de perlas se ha relacionado con el periodo reproductivo, es necesario que la operación se realice cuando las gónadas se encuentran vacías. Sin embargo, en estos momentos los

organismos pueden encontrarse muy vulnerables, puesto que su energía disponible puede ser baja, dado que el esfuerzo reproductivo demanda mucha energía. Estudiar la dinámica de la energía total disponible durante los periodos de reposo, activación y reproducción puede auxiliar a definir las condiciones apropiadas para realizar los injertos, lo cual redundará en menores tasas de rechazo de implantes, menor mortalidad de los organismos y mayor probabilidad de éxito en la formación de perlas.

4. HIPÓTESIS

Dado lo anteriormente citado en la justificación, conocer la dinámica del contenido y distribución energética de los principales compartimentos somáticos y germinales de la concha nácar *Pteria sterna* durante un ciclo anual permitirá identificar los momentos de mayor vulnerabilidad y susceptibilidad para la realización de injertos para producir perlas. Con base en ello, se espera que el esfuerzo reproductivo de la especie varíe de acuerdo a las diferentes etapas del ciclo gametogénico.

5. OBJETIVOS

5.1 General

Conocer el contenido, distribución y dinámica energética de los principales compartimentos somáticos (manto, glándula digestiva y músculo aductor) y germinales (gónada) de *P. sterna* durante un ciclo anual, estableciendo la relación de estos indicadores con el ciclo reproductivo y el alimento disponible.

5.2 Específicos

- Relacionar la temporalidad de los principales eventos del ciclo reproductivo descritos con anterioridad para la especie con las variaciones del volumen de la gónada.
- Describir las variaciones en el esfuerzo reproductivo de la especie durante un ciclo anual, identificando los momentos de mayor vulnerabilidad y susceptibilidad energética, buscando aplicar estos resultados en futuros trabajos de injerto para producción de perlas.
- Describir las variaciones en la concentración del alimento disponible (microplancton), estableciendo la relación de este indicador con el evento reproductivo y el esfuerzo reproductivo de la especie.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se desarrolló como parte de un convenio de colaboración entre el CIBNOR y la empresa “Perlas del Cortez S. de RL. MI.” (Ref. No. CG07-245-PCO).

6.1 Obtención y manejo de los organismos

Mensualmente, durante el periodo mayo 2006–abril 2007, se recolectaron de un cultivo comercial en la Bahía de La Paz (Perlas del Cortez S. de RL. MI.; 24°16' N, 110°19' W) un total de 20 organismos adultos de *P. sterna*, con una talla promedio de 7.3 ± 0.05 cm de altura de la concha (anterior posterior) y 7.1 ± 0.08 cm de longitud (dorso ventral). Al momento de la recolecta se tomaron muestras de agua marina para la determinación de la cantidad del alimento disponible (ver Sección 6.4) y se registró con ayuda de un termógrafo colocado en las instalaciones de la empresa la temperatura del agua (0.01 °C) a intervalos de 1 h durante todo el estudio.

En cada muestreo se destinaron 10 organismos para estudios estereológicos de los tejidos (ver Sección 6.2) y los otros 10 para estudios energéticos de éstos (Sección 6.3). Los organismos se recolectaron de jaulas de cultivo a media agua de la empresa Perlas del Cortez y se trasladaron inmediatamente al laboratorio de la Unidad Pichilingue de la UABCS para ser limpiados de fauna epibionte de acompañamiento e incrustante y medidos para el

registro de las siguientes medidas morfométricas: altura, longitud y ancho de la concha, con ayuda de un vernier *scala* (0.1 mm), así como el peso fresco del animal entero, de las conchas, de la carne y del biso con una balanza analítica OHAUS (0.001 g). Adicionalmente, se tomó el volumen de la carne (masa visceral) de todos los organismos muestreados (1.0 mL) a través de desplazamiento de agua con la ayuda de una probeta graduada de 100 mL. Finalmente, en los organismos destinados al estudio energético, los tejidos somáticos (manto, músculo aductor y glándula digestiva) y germinales (gónada) fueron cuidadosamente separados, pesados y almacenados en viales de plástico a -80°C hasta su posterior análisis.

6.2 Análisis estereológico

Se destinó un total de 120 organismos para este estudio. Una vez registradas las principales medidas, pesos y el volumen de los organismos, como sugieren Morvan y Ansell (1988). La masa visceral completa fue fijada en una solución de formol al 10% (con agua de mar filtrada como amortiguador) y una semana después pasada a alcohol al 70% para su preservación. Posteriormente, la masa visceral fue cortada en cuatro secciones, a distancias relativamente iguales, denominadas L1, L2, L3 y L4, identificándose la zona (Lc) como punto de unión entre las secciones L2 y L3, la cual corresponde al eje central del corte de la masa (fig. 1). Cada sección fue medida con ayuda de un vernier *scala* (0.1 mm) y colocada en un contenedor de plástico transparente para ser escaneada con un escáner HP a 1,200 DPI. Las imágenes digitales resultantes fueron incorporadas a

la computadora y analizadas utilizando el programa Image-ProPlus® (vers. 5.1, Media Cybernetics Inc), donde se realizaron las mediciones correspondientes a las superficies de los diferentes tejidos somáticos y germinales en cada corte (fig. 1).

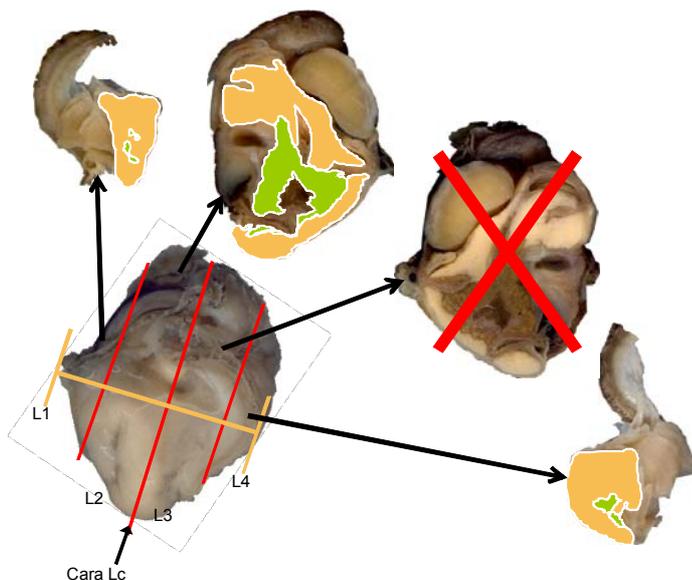


Figura 1. Secciones obtenidas a través de la fotografía de superficies (L1, L2, L3, L4 y Lc) de la masa visceral completa de *Pteria sterna* (la cruz roja señala la cara del corte no incluida en el estudio estereológico).

Una vez obtenidas las superficies de cada tejido se procedió a estimar sus fracciones volumétricas utilizando el principio de Cavalieri, de tal manera que las superficies fueron introducidas a la siguiente fórmula:

$$Vol. Fracción = \left(S_1 \times \frac{L_2}{2} + S_2 \times \frac{L_2}{2} \right) + \left(S_2 \times \frac{L_3}{2} + S_3 \times \frac{L_3}{2} \right)$$

donde:

S_1 = superficie medida del corte L1 para un tejido x

S_2 = superficie medida de la cara Lc para un tejido x

S_3 = superficie medida del corte L4 para un tejido x

L_2 = ancho de la sección L2, es decir, desde el primer corte hasta la cara Lc

L_3 = ancho de la sección L3, es decir, desde la cara Lc hasta el último corte

Esta fórmula permite estimar el volumen de la fracción correspondiente a cada tejido, ya sea manto, gónada, músculo o glándula digestiva. Una vez obtenido el valor del volumen de la fracción del tejido, éste es referido, de forma porcentual, al volumen total de la carne (tomado en fresco), obteniendo de esta manera el volumen que ocupa cada tejido como parte de la masa visceral del organismo.

6.3 Análisis energético

Para el estudio energético, los tejidos somáticos y germinales almacenados en congelación ($-80\text{ }^{\circ}\text{C}$), fueron liofilizados en una liofilizadora Virtis de 5 L, por 4 sesiones de por lo menos 8 h (el tiempo total varía de acuerdo con el tejido) y, una vez eliminada el agua, se pesaron con una balanza analítica OHAUS (0.001 g) para determinar su peso seco. Posteriormente, los tejidos fueron pulverizados con la ayuda de un mortero y el pulverizado se utilizó para la fabricación de pastillas de entre 0.2 y 1 g, las cuales fueron analizadas en el laboratorio de Bromatología del CIBNOR en un calorímetro adiabático, a fin de obtener su energía total después de combustión del material biológico. Los resultados fueron expresados en

calorías, empleando la metodología propuesta por Lucas (1992) y finalmente transformados para expresión en kj/g.

6.4 Alimento disponible

El alimento disponible en el agua de mar se determinó a partir de muestras de seston, empleando la metodología de Luna-González *et al*, (2000). De esta manera, muestras de 3 L de agua de mar por triplicado tomadas del área de cultivo se filtraron directamente sobre filtros Whatman GF/C (47 mm) previamente lavados con agua destilada, secados en una estufa a 100 °C, quemados en una mufla a 450 °C por 4 h (para eliminar toda la materia orgánica) y finalmente pesados en una balanza analítica (0.001 g). El filtrado se realizó con ayuda de una bomba de vacío. La muestra obtenida se liofilizó por 32 h para su deshidratación y se pesó en una balanza analítica (0.001 g). A estos valores que corresponden al peso de la muestra (seston) junto con el filtro, se les resto el peso del filtro quemado para obtener el contenido del seston total.

Los filtros con las muestras secas de seston total se colocaron en papel aluminio y posteriormente en la mufla a 450 °C durante 4 h. Una vez finalizado ese proceso, los filtros se colocaron en una cámara de vacío hasta enfriarse y se pesaron para obtener el valor del seston inorgánico o PIM (materia inorgánica particulada). A su vez, el seston orgánico o POM (materia orgánica particulada) se obtuvo mediante la diferencia del seston inorgánico y el seston total.

6.5 Tratamiento de datos

Con los resultados obtenidos de los datos merísticos, volumétricos y de contenido energético, se realizó un análisis exploratorio de datos para observar su comportamiento y variaciones durante el periodo de estudio. Además, para comparar mensualmente los resultados de volumen tisular por un lado y de contenido energético por otro, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía, seguido de una prueba de comparación de rangos múltiples de Tukey, ($p \leq 0.05$). Se utilizó para ello el programa estadístico Statistica (vers. 7.0, StatSoft Inc.). Posteriormente, se realizó un análisis de regresión lineal entre el volumen medido (mL) y el peso medido (g) de cada uno de los tejidos somáticos y germinales considerados, con el fin de obtener el coeficiente de su volumen por unidad de peso (g). De esta manera, se logró transformar los volúmenes estimados de cada fracción en peso.

Siguiendo la ecuación de la recta:

$$y = ax + b$$

Despejando x :

$$x = \frac{b}{a} + y$$

Con esta ecuación se logró obtener el peso húmedo de cada fracción volumétrica.

Finalmente, se determinó el porcentaje de humedad mensual de los tejidos mediante la resta del peso seco liofilizado (g) y del peso fresco individual (g) por mes. Con estos resultados se pudo transformar los valores de peso húmedo estimado de cada fracción en valores de peso seco (g) estimado, los cuales a su vez se relacionaron directamente con los valores obtenidos del contenido energético por unidad de peso seco de cada tejido o fracción (kj/g). Esto se logró mediante la multiplicación del peso seco estimado del tejido por su correspondiente contenido energético.

7. RESULTADOS

7.1 Variaciones temporales en las medidas morfométricas de *P. sterna*

En la figura 2 y tabla I, se observan las variaciones en la distribución de tallas (longitud) de los organismos registradas durante el ciclo anual del experimento. Se observa claramente un incremento gradual en la talla de estos cada mes, debido a que se trabajó una misma cohorte de organismos. Las mayores tallas se registraron en abril 2007.

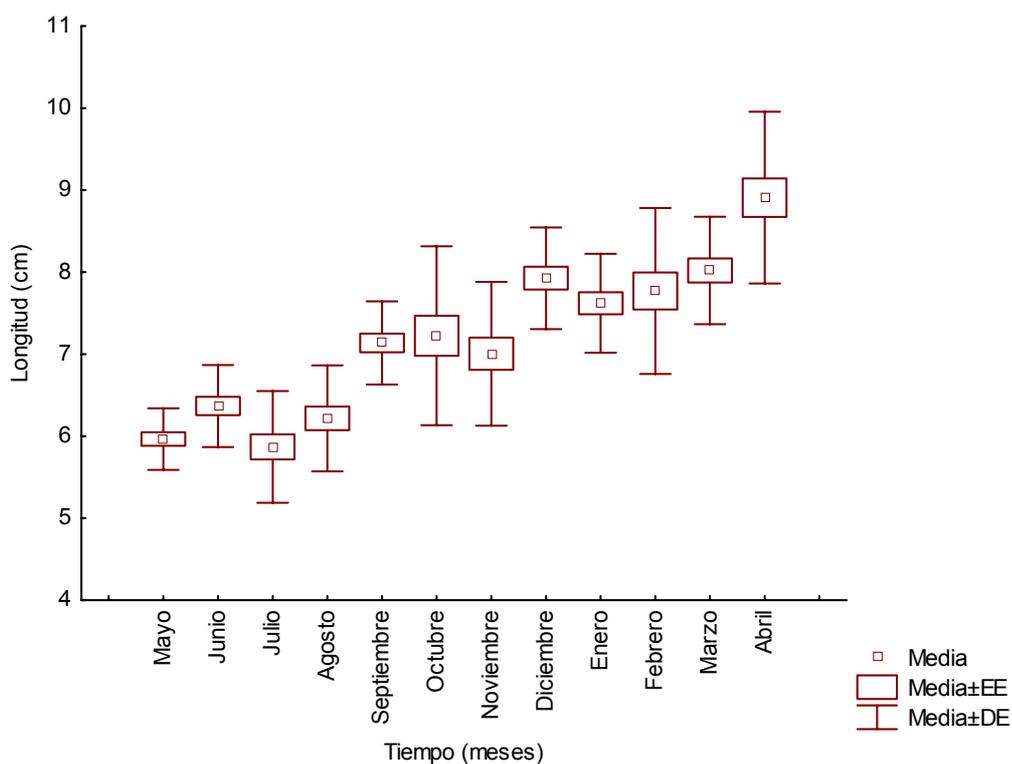


Figura 2. Variaciones en la talla (longitud, cm) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.

Tabla I. Valores promedio mensual de longitud de la concha (cm), desviación estándar, valor máximo y mínimo registrado para *P. sterna* durante el periodo de estudio.

Fecha	Promedio (cm)	Desviación estándar	Máximo (cm)	Mínimo (cm)
Mayo 2006	5.96	0.37	6.65	5.20
Junio	6.36	0.50	7.65	5.67
Julio	4.55	0.92	6.59	3.22
Agosto	6.22	0.64	7.50	5.00
Septiembre	7.14	0.50	7.91	6.18
Octubre	7.22	1.09	9.70	5.18
Noviembre	7.00	0.88	8.14	4.79
Diciembre	7.93	0.62	9.04	6.80
Enero 2007	7.62	0.60	8.91	6.08
Febrero	7.77	1.01	10.00	5.75
Marzo	8.02	0.65	9.15	6.73
Abril	8.91	1.05	10.60	6.85

El peso fresco total de los organismos muestreados durante el experimento se presenta en la figura 3. A diferencia de la longitud, se aprecia que los valores menores de peso se obtuvieron en mayo y julio del 2006 y enero del 2007 (42.8, 45.5 y 45.6 g respectivamente) y los mayores en los meses de septiembre–octubre 2006 y abril 2007 (71.9–68.55 y 81.5 g respectivamente).

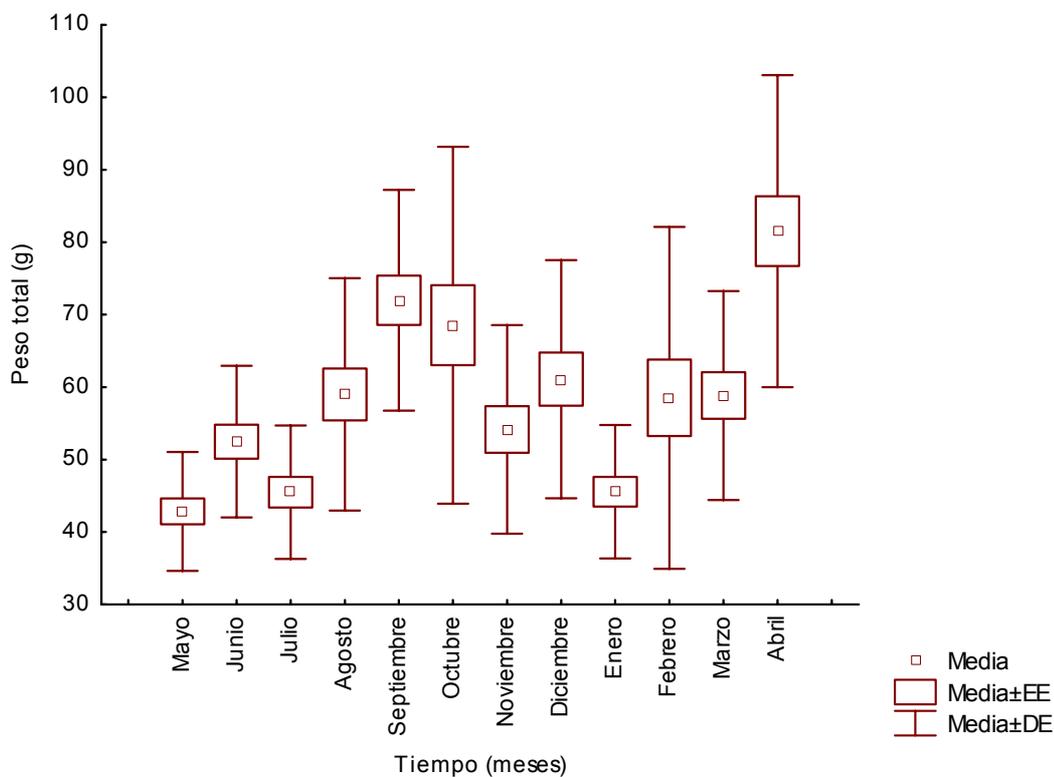


Figura 3. Variaciones en el peso fresco total (g) de *Pteridaster sterna* durante un ciclo anual.

En la figura 4 se presentan las variaciones en el peso fresco de las conchas a lo largo de un ciclo anual. Se observa un patrón muy similar al del peso total del organismo, con valores menores durante el mes de mayo del 2006 y enero del 2007 (21.9 y 26.7 g) y mayores en los meses de septiembre–octubre 2006 y abril 2007 (44.8–41.5 y 44.8 g).

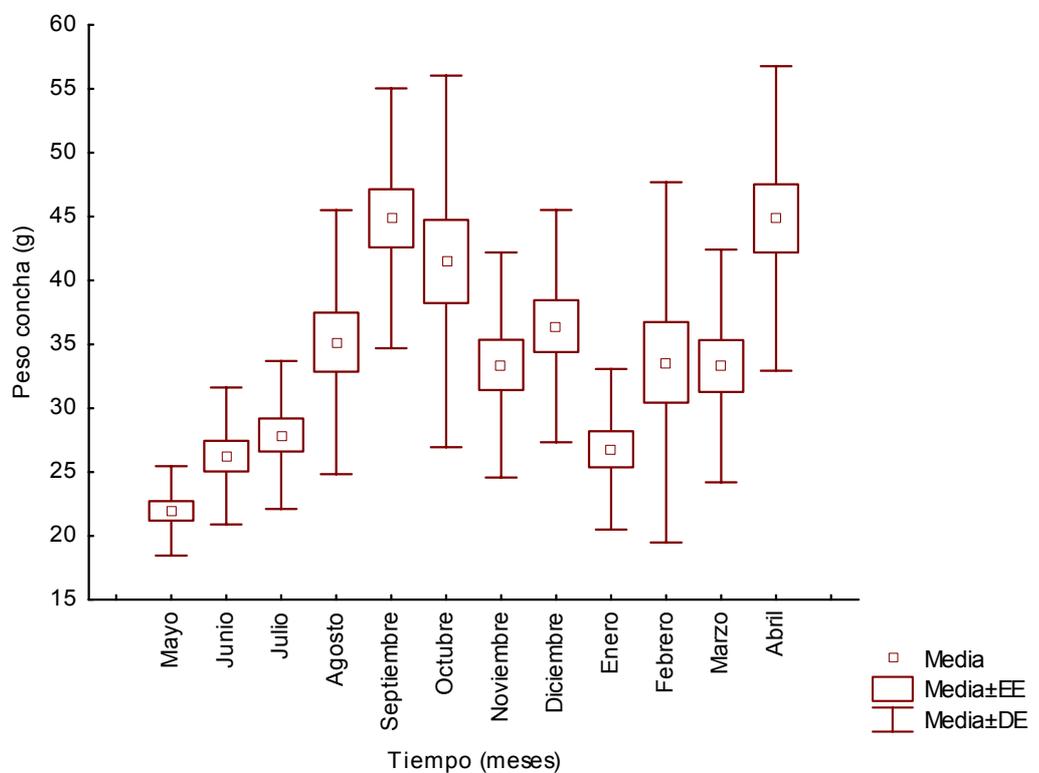


Figura 4. Variaciones en el peso de las conchas (g) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.

Los cambios en el peso de la carne que se obtuvieron a lo largo del año se muestran en la figura 5. Se aprecian valores relativamente constantes de este indicador a lo largo del ciclo anual, con algunos mínimos en los meses de mayo del 2006 y enero del 2007 (21.9 y 16.1 g) y con un máximo en abril del 2007 (32.3 g).

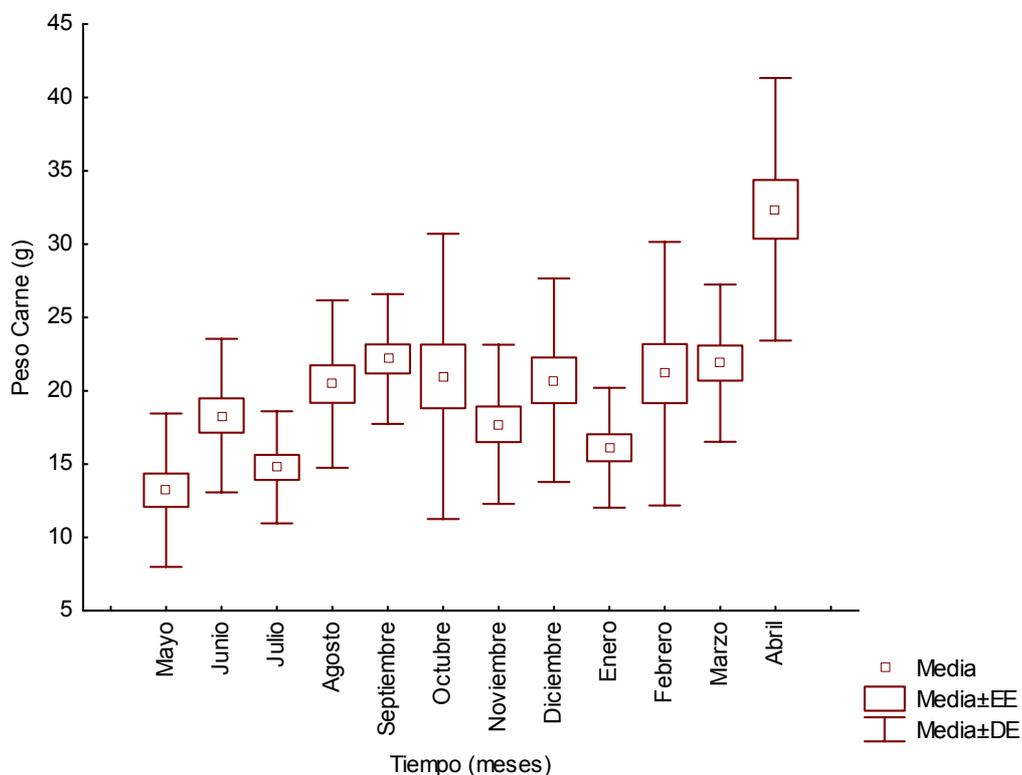


Figura 5. Variaciones en el peso de la carne (g) de *Pteridaster sterna* durante un ciclo anual.

En la figura 6 se reportan los cambios en el peso del biso de los organismos muestreados a lo largo del año. En este caso, no se presentó prácticamente ninguna variación importante en el tiempo, aunque los valores mínimo y máximo se registraron en los meses de mayo (13.2 g) y septiembre (22.1 g) del 2006, respectivamente.

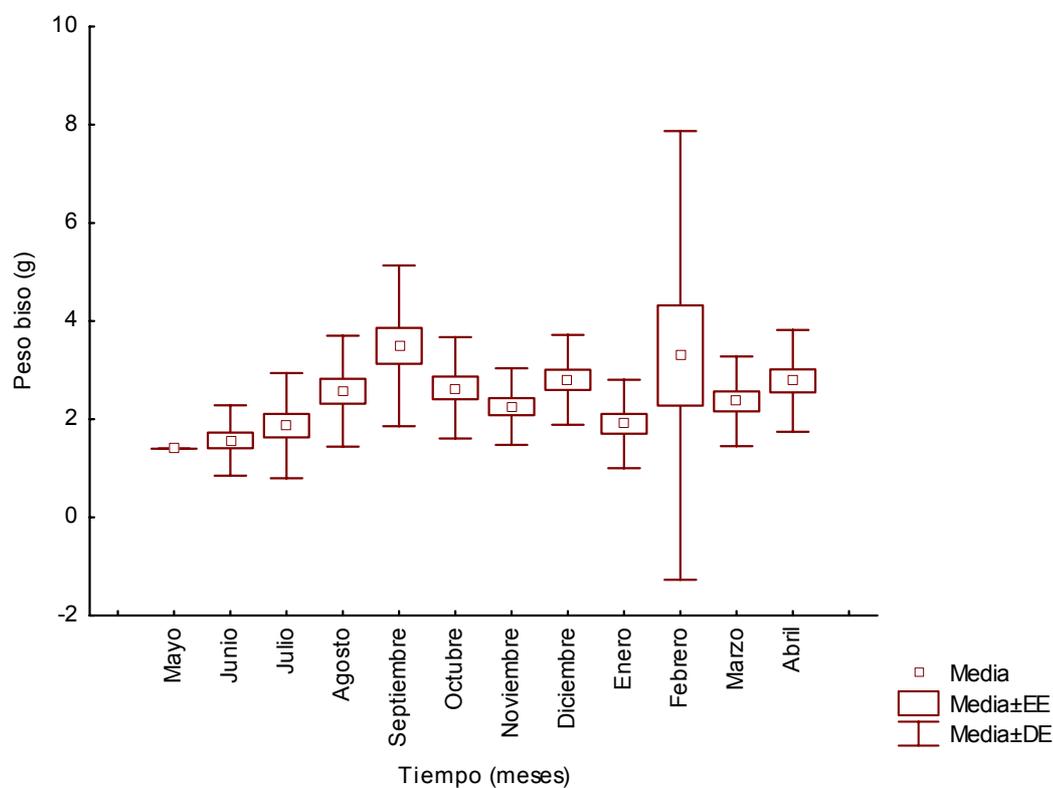


Figura 6. Variaciones en el peso del bisco (g) de *Pteridroma sterna* durante un ciclo anual.

Las variaciones en el volumen de la carne de *P. sterna* que ocurrieron durante el periodo de estudio se muestra en la figura 7, las cuales son muy similares a los cambios registrados para el peso de la carne, con los mayores valores en los meses de septiembre-octubre del 2006 y abril del 2007.

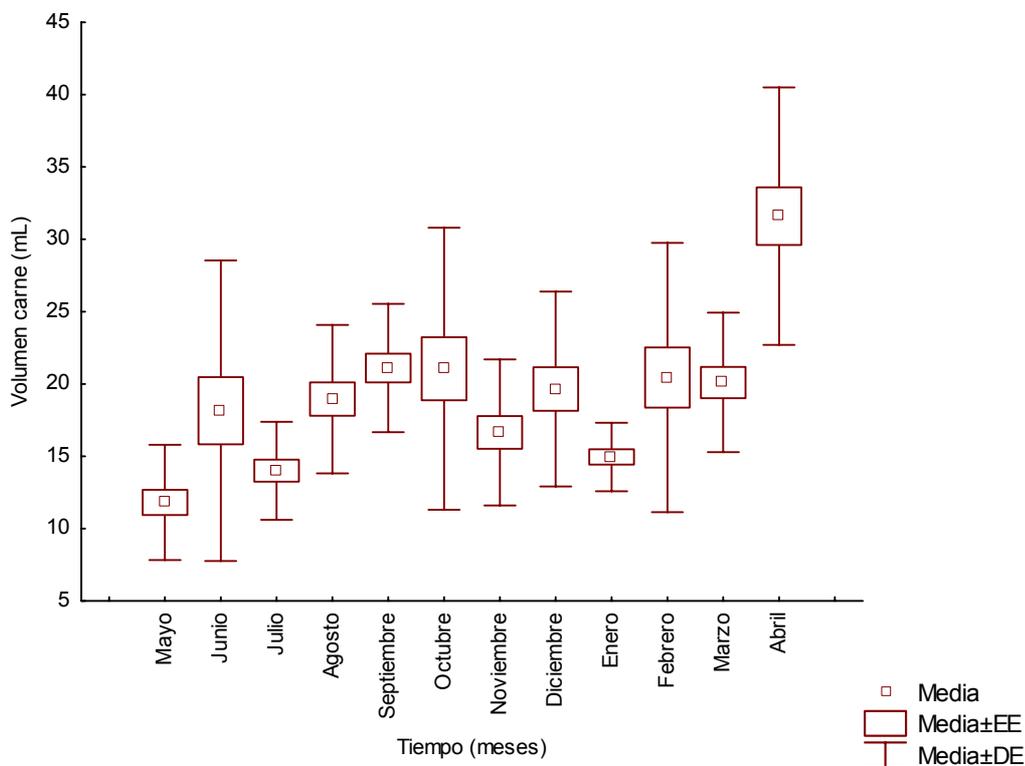


Figura 7. Variaciones en el volumen de la carne (mL) de *Pteridaster sterna* durante un ciclo anual.

7.2 Variaciones temporales en los parámetros ambientales

Los resultados de las mediciones de temperaturas diarias usando el termógrafo y las mediciones mensuales de contenido del seston en el agua circundante a la zona de cultivo de *P. sterna* en la Bahía de La Paz, se describen en este apartado.

7.2.1 Temperatura

El comportamiento de la temperatura del agua durante el periodo de estudio se muestra en la figura 8. Se observan valores máximos durante los meses de

agosto (28.4 °C), septiembre (28.9 °C) y octubre del 2006 (28.8 °C) y valores mínimos en los meses de enero, febrero y marzo del 2007, en los cuales el promedio se mantuvo cerca de los 20.7 °C.

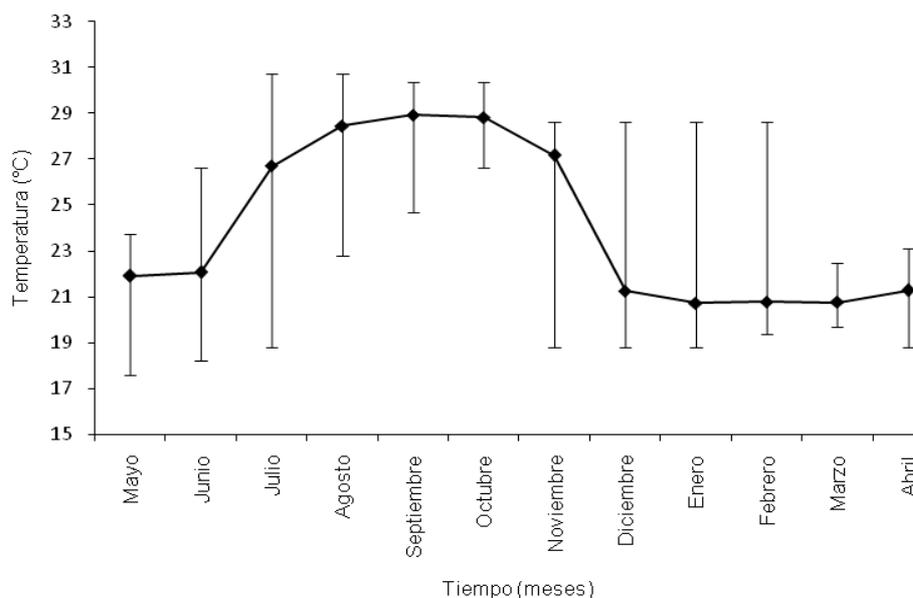


Figura 8. Variaciones en las temperaturas (°C) registradas en el sitio de cultivo indicando el valor promedio, el máximo y mínimo mensual durante el periodo de estudio.

7.2.2 Alimento

La separación de la porción de materia inorgánica del seston (PIM o tripton) y materia orgánica del mismo (POM o plancton) calculada para el sitio de cultivo se presenta en la figura 9. Se resaltan tres eventos principales de mayor cantidad de POM, el primero durante el mes de julio del 2006 (con un valor de 9.73 mg/L), el segundo en septiembre del 2006 (9.6 mg/L) y el tercero durante los meses de febrero, marzo y abril de 2007 (9.0, 9.65 y 9.2 mg/L, respectivamente). Los

menores valores de POM se registraron al inicio del estudio durante los meses de mayo y junio del 2006 (6.62 y 7.05 mg/L, respectivamente).

En lo que respecta a la fracción del PIM, se registraron pequeñas variaciones que acompañan a las ya mencionadas del POM, manteniéndose relativamente constante este indicador la mayor parte del año (fig. 9). También en la figura 9 se observan las variaciones del seston total para el sitio de cultivo. Se destaca que, aunque la cantidad de seston por litro de agua de mar se mantuvo relativamente constante la mayor parte del año, se registraron dos picos importantes durante el verano en los meses de julio y septiembre del 2006 (14 mg/L). También se observó un aumento al final del invierno y principios de la primavera del 2007, con valores cercanos a los 13–14 mg/L.

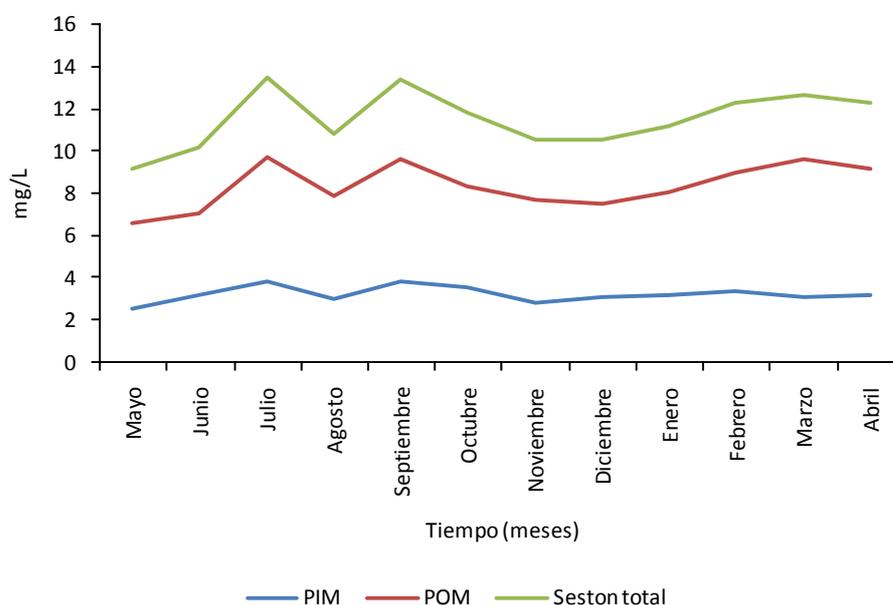


Figura 9. Variaciones en la concentración (mg/L) de alimento disponible en el sitio de cultivo, indicando el valor promedio durante el periodo de estudio. PIM = Materia inorgánica particulada; POM = Materia orgánica particulada.

7.3 Análisis estereológico

Las variaciones en la fracción volumétrica de la gónada durante el estudio variaron significativamente a lo largo de los meses ($F=5.9127$, $p<0.05$) y se presentan en la figura 10. Se observan cambios importantes en este indicador, con valores mínimos en los meses de julio–agosto del 2006 (0.9 mL), seguidos de un aumento paulatino de septiembre a diciembre (de 1.0 a 3.7 mL), un nuevo descenso durante los meses de enero–febrero del 2007 (1.9 mL), y un último incremento a partir de marzo a abril de ese mismo año (2.2 a 4.1 mL).

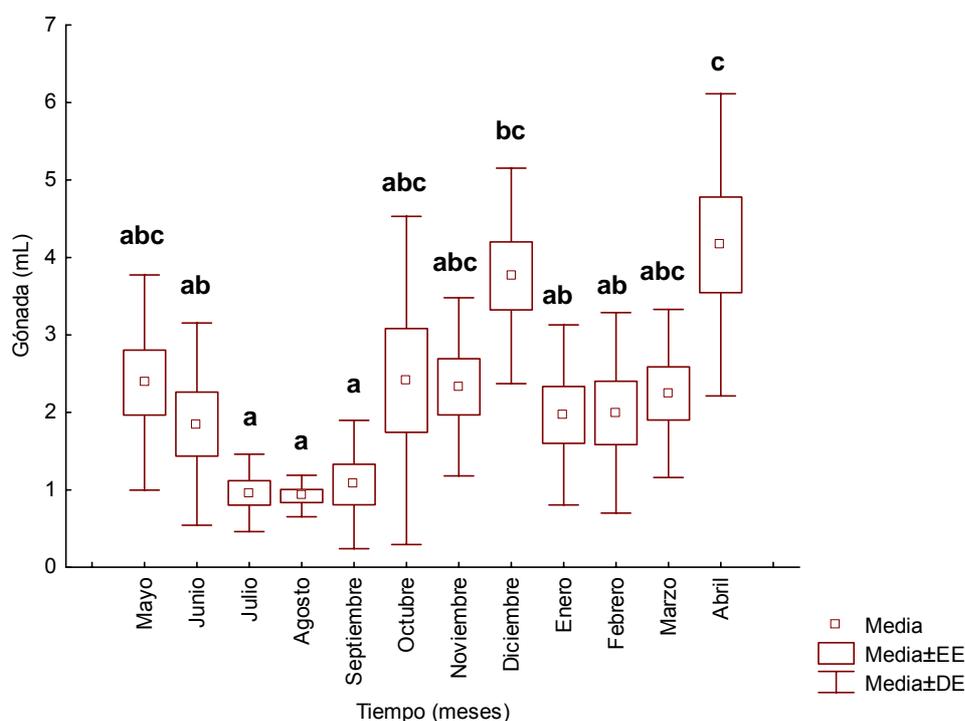


Figura 10. Variaciones en el volumen gonadal (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p\leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

Las variaciones en el volumen del músculo aductor fueron significativas en relación con el tiempo ($F=8.3927$, $p<0.05$). Además se observó un comportamiento opuesto al del volumen de la gónada a lo largo del estudio (fig. 11), en donde los valores más bajos se registraron en mayo del 2006 (1.6 mL) y los más altos en octubre de ese mismo año (3.7 mL). Posteriormente, se registran ciertos descensos e incrementos de noviembre del 2006 (2.5 mL) a enero del 2007 (1.2 mL) y de febrero a abril del 2007 (de 2.2 a 4.0 mL), respectivamente, alcanzándose el pico de este indicador en abril de este año.

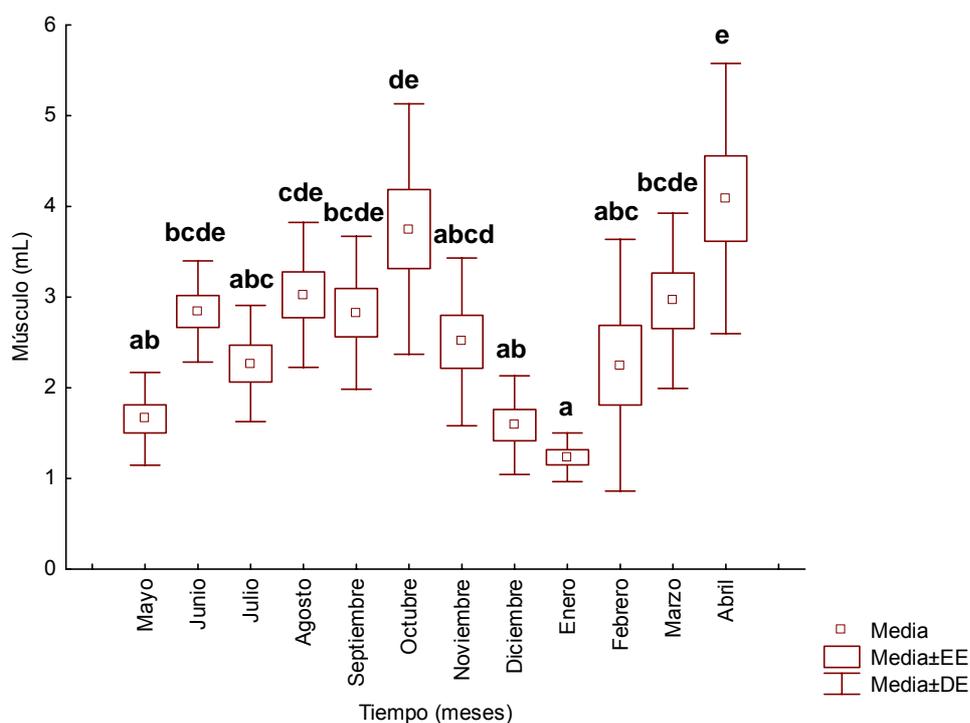


Figura 11. Variaciones en el volumen del músculo aductor (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p\leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

Los cambios en el volumen de la glándula digestiva en relación con el tiempo presentaron diferencias significativas ($F= 8.9133$, $p<0.05$) y se describen en la figura 12. Se aprecia un patrón relativamente similar al del volumen del músculo, con los valores más bajos en los meses de mayo del 2006 (1.4 mL) y noviembre 2006-enero 2007 (1.6–1.5 mL) y un máximo muy notorio en abril del 2007 (4.1 mL).

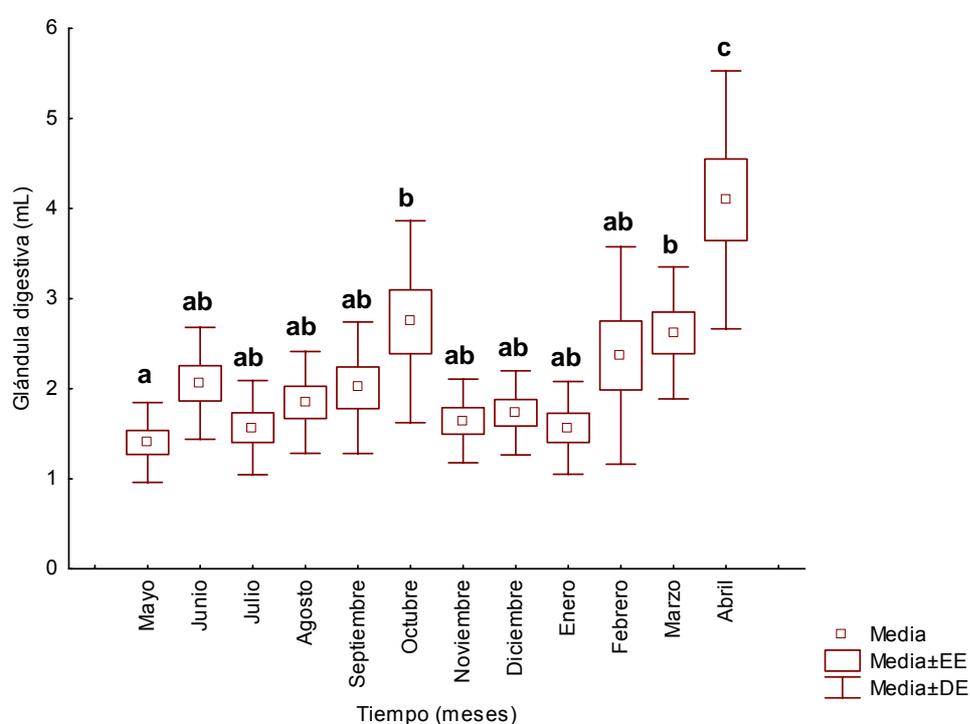


Figura 12. Variaciones en el volumen de la glándula digestiva (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p\leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

Para el caso del volumen del manto (fig. 13), las diferencias observadas fueron significativas con respecto al tiempo del estudio ($F=4.9389$, $p<0.05$), y se

aprecia el mismo comportamiento que el presentado por el músculo (mayormente) y la glándula digestiva (en segundo término). En este tejido se observó un incremento paulatino de la fracción volumétrica a partir de mayo hasta un máximo en octubre (más de 3 mL), seguido de una disminución importante hasta obtener los valores más bajos en noviembre 2006–enero 2007 (1.9–1.3 mL) y un nuevo incremento en los meses de febrero a abril del 2007 (de 2.0 a 3.9 mL).

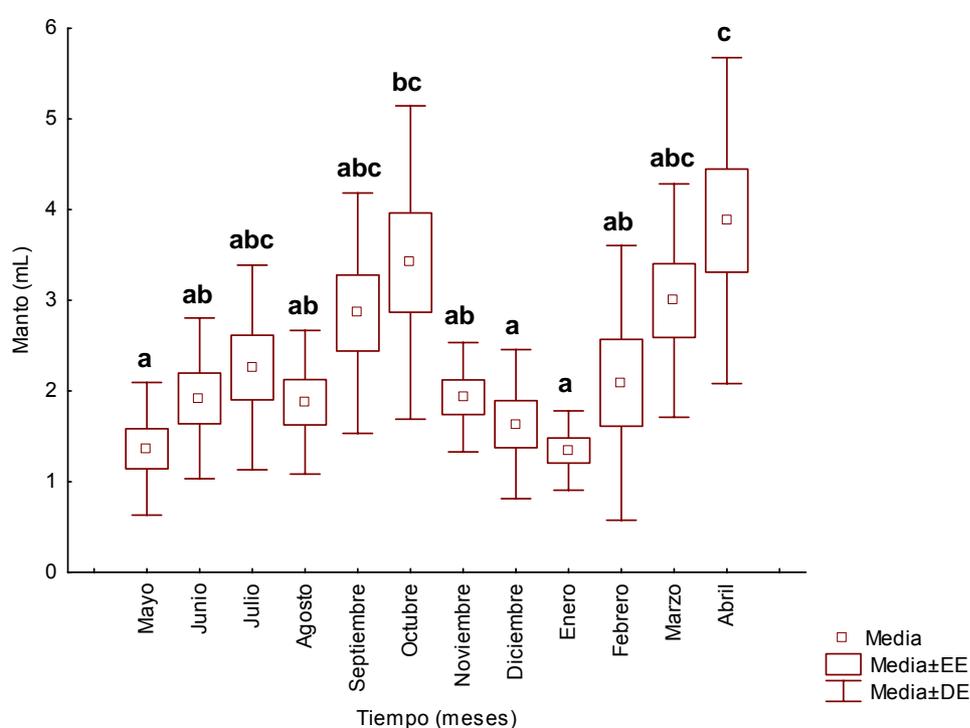


Figura 13. Variaciones en el volumen del manto (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

El volumen constituido por el resto de los tejidos estudiados (branquias, palpos labiales, pie, etc.) también mostró variaciones significativas en función de

los meses ($F=6.5533$, $p<0.05$). Además, al igual que todos los tejidos somáticos, sigue una tendencia inversa a la observada para el volumen gonadal durante el periodo de estudio (fig. 14). Aquí los valores más bajos se registraron en el mes de mayo 2006 (~6 mL) y en el periodo de noviembre 2006 a enero 2007 (~9 mL), con incrementos máximos en los meses de septiembre–octubre 2006 (~12 mL) y particularmente en abril 2007 (~15 mL).

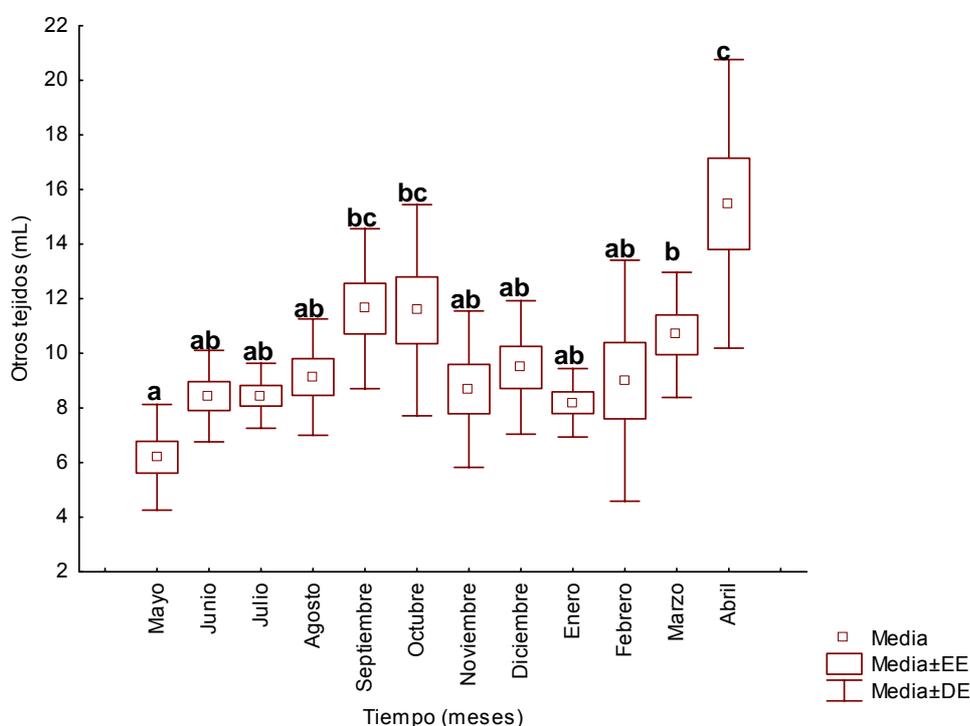


Figura 14. Variaciones en el volumen de los otros tejidos (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p\leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

7.4. Análisis energético

Se observa en las figura 15, 16, 17 y 18 el contenido energético (kJ/g) de los principales compartimentos somáticos y germinales de *Pteria sterna* durante un

ciclo anual. Para el caso de la gónada (fig. 15) se presentaron valores energéticos constantes la mayor parte del año, con un pequeño incremento al final del estudio durante los meses de marzo y abril del 2007 (17.9 y 18.1 kj/g). Sin embargo estas variaciones no fueron significativas con respecto al tiempo ($F=1.6679$, $p>0.05$).

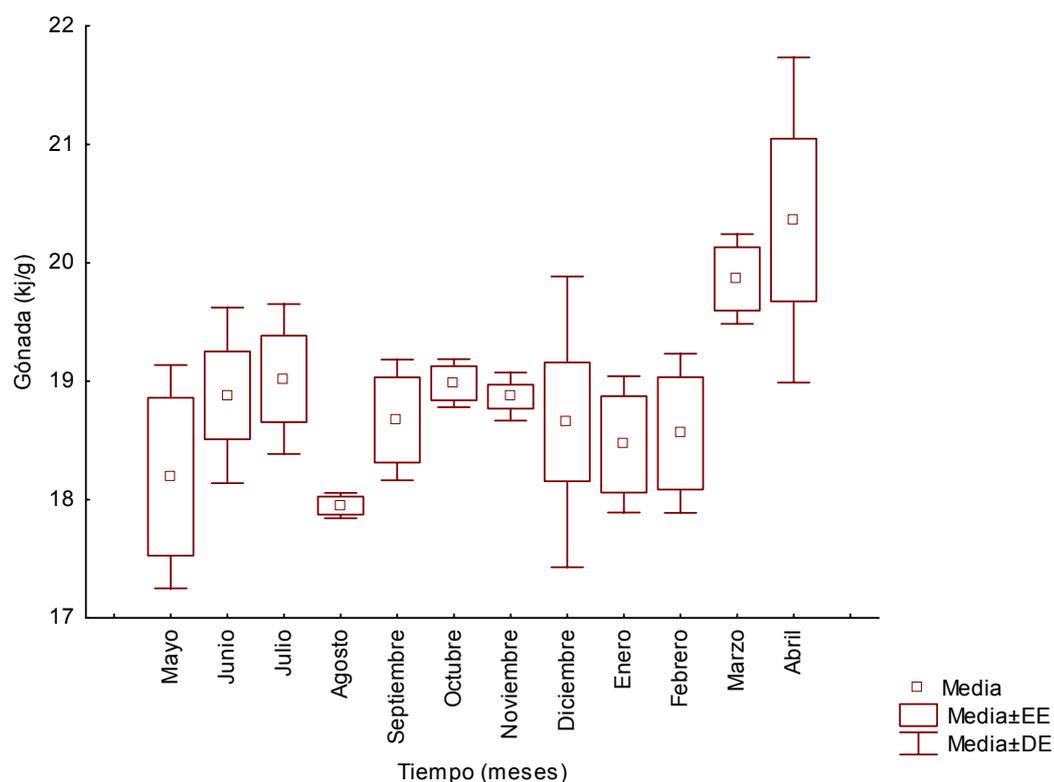


Figura 15. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) de la gónada de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.

En general, en la gónada y el músculo aductor se obtuvieron valores energéticos similares, pero con variaciones estacionales más marcadas de este último tejido (fig. 16). Así pues, en el músculo los valores energéticos presentaron diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F=14.781$, $p<0.05$), con máximos en

los meses de junio–julio y noviembre–diciembre del 2006 (~20 kJ/g) y valores mínimos durante mayo (18.5 kJ/g) y septiembre–octubre 2006 (~18 kJ/g), así como marzo–abril 2007.

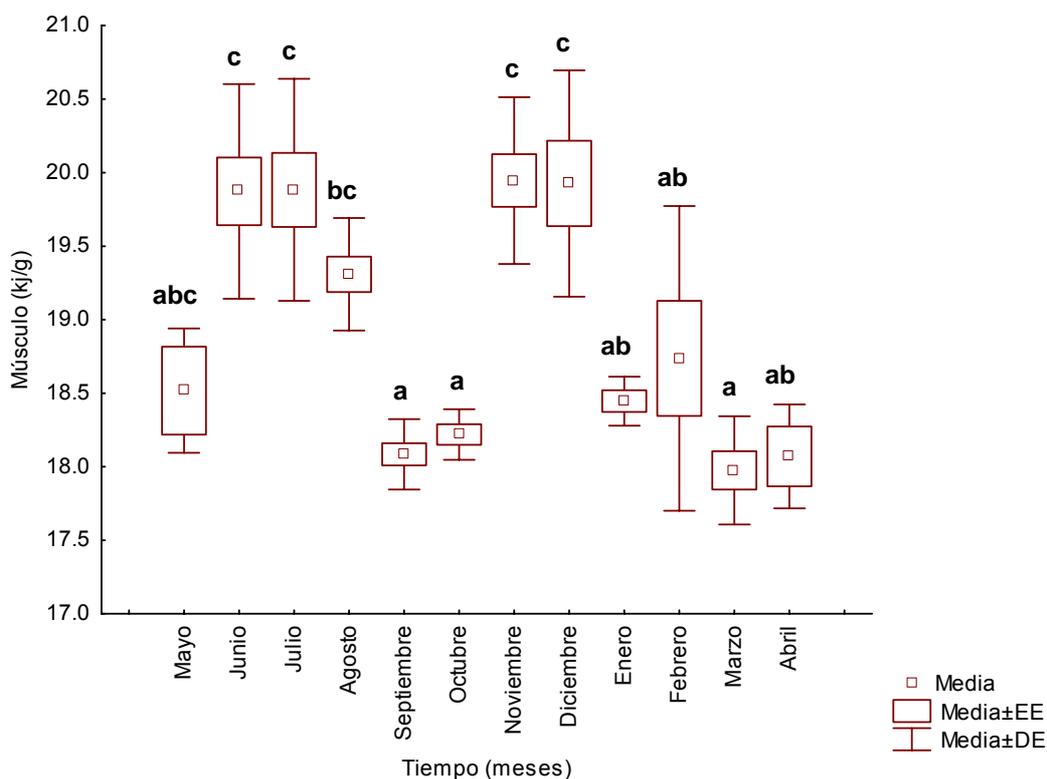


Figura 16. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) del músculo aductor de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

De todos los tejidos, la glándula digestiva (fig. 17) presentó la carga energética más elevada, aunque también las oscilaciones estacionales más marcadas. Así pues, las variaciones en dichos valores energéticos fueron significativamente diferentes con respecto al tiempo ($F=4.5542$, $p < 0.05$). Para este

tejido, valores energéticos altos se registraron al inicio del estudio durante el mes de mayo del 2006 (25.4 kj/g), con un posterior descenso de energía en los meses de junio y julio (~22.5 kj/g), un incremento energético a partir de este último mes hasta septiembre del 2006 (de 22.4 a 26.3 kj/g), seguidos de un notorio descenso hasta un mínimo en enero del 2007 (18.8 kj/g) y un nuevo incremento entre los meses de marzo y abril del 2007, en donde los valores alcanzaron los 24.8 kj/g.

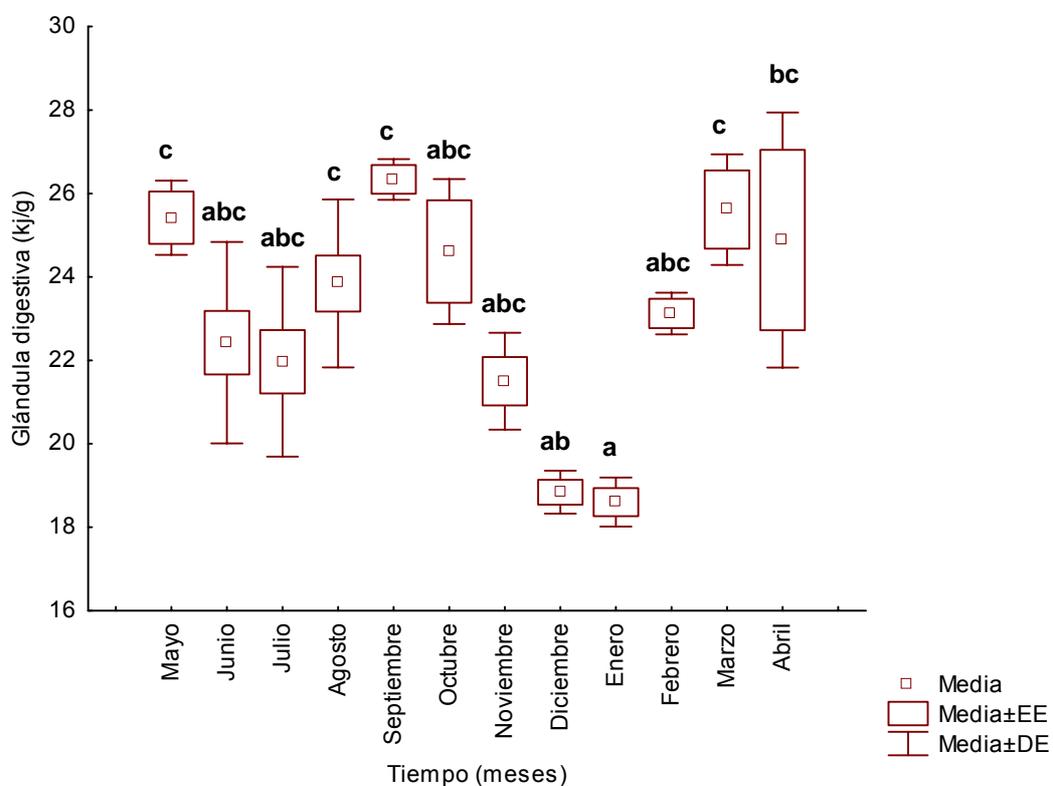


Figura 17. Variaciones del contenido de energía (kj/g) de la glándula digestiva de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

Por último, el manto presentó los valores energéticos más bajos a lo largo de todo el ciclo anual, en comparación con el resto de los tejidos analizados (fig. 18). Los valores energéticos de este tejido difirieron significativamente a lo largo del tiempo de estudio ($F=4.3766$, $p<0.05$), con máximos en el periodo agosto–octubre del 2006 (~17 kJ/g) y mínimos entre noviembre 2006–enero 2007 (~15.5 kJ/g).

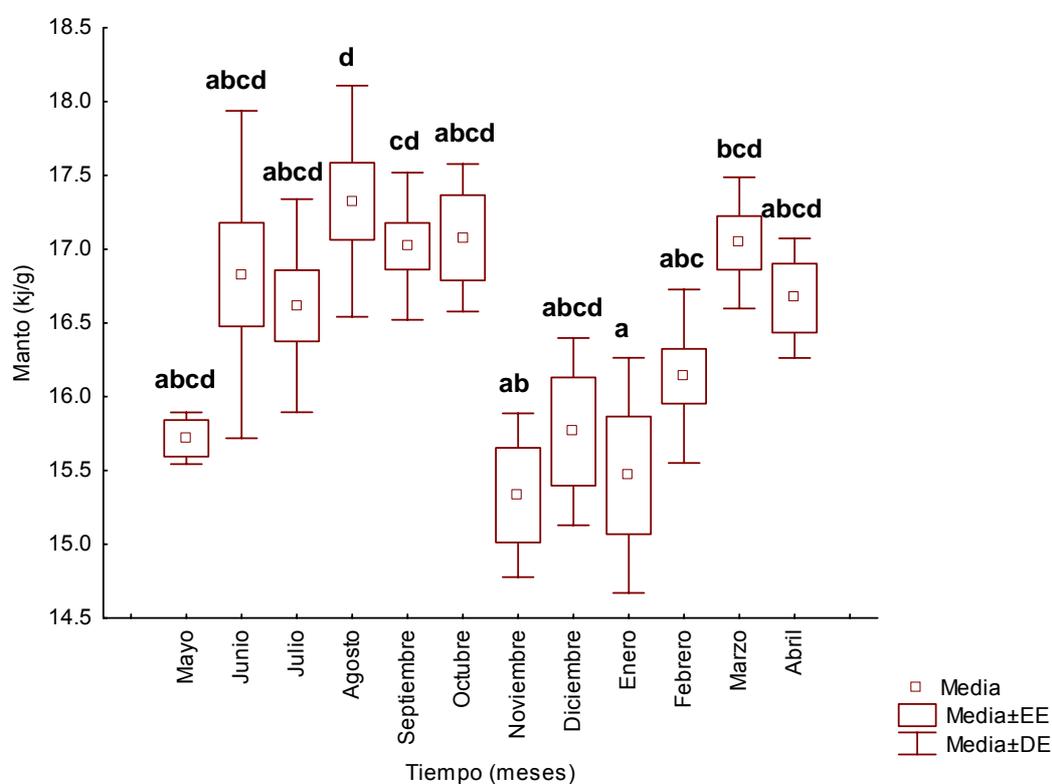


Figura 18. Variaciones del contenido de energía (kJ/g) del manto de *Pteria sterna* durante un ciclo anual. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas ($p\leq 0.05$) después de la aplicación de la prueba de Tukey.

Con fines comparativos, en la figura 19 se presenta una regresión lineal simple entre el peso de la carne (g) y el volumen de la misma (mL). Se obtuvo un ajuste significativamente alto ($r = 0.98$), indicando una muy buena relación entre ambas variables, lo cual permite tener una estimación más robusta del coeficiente volumétrico de la masa visceral por unidad de peso.

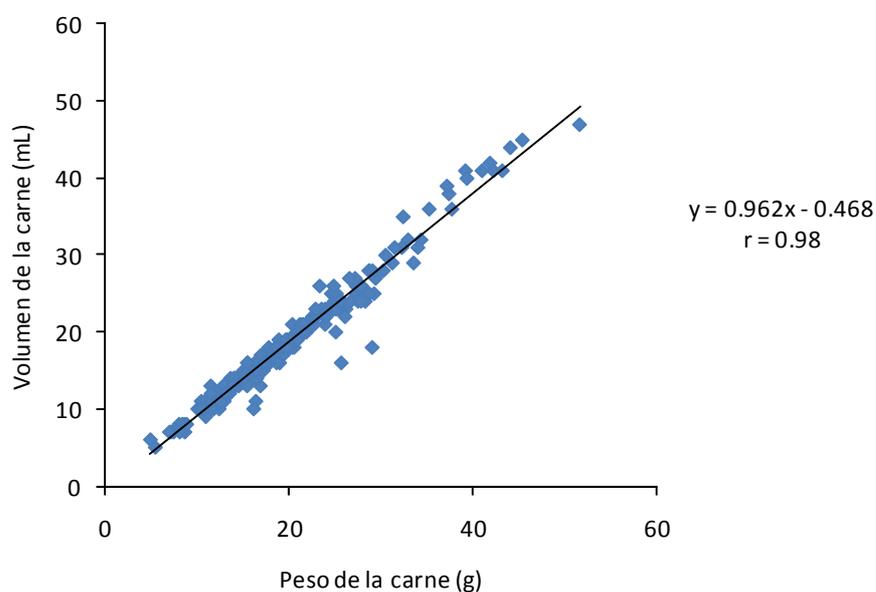


Figura 19. Regresión lineal entre el volumen de la carne (g) y el peso de la misma (mL) de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.

En la figura 20 se muestra el contenido energético total de los valores de peso seco (g) estimado para cada tejido a lo largo del ciclo anual, donde se observa la participación y contribución energética de éstos de manera individual. Se aprecia que tanto el musculo, manto y glándula digestiva tienen sus valores energéticos más bajos durante el mes de mayo (7.0, 5.9 y 8.6 kJ/g respectivamente) y enero (5.6, 5.8 y 6.9 kJ/g), y los más altos en octubre (~13.2

kJ/g) y abril (14, 14.4 y 18 kJ/g respectivamente). Por otro lado, en la gónada los valores mínimos de energía se presentaron en agosto (4.6 kJ/g) y los mayores en diciembre (14.5 kJ/g) y abril (17.6 kJ/g).

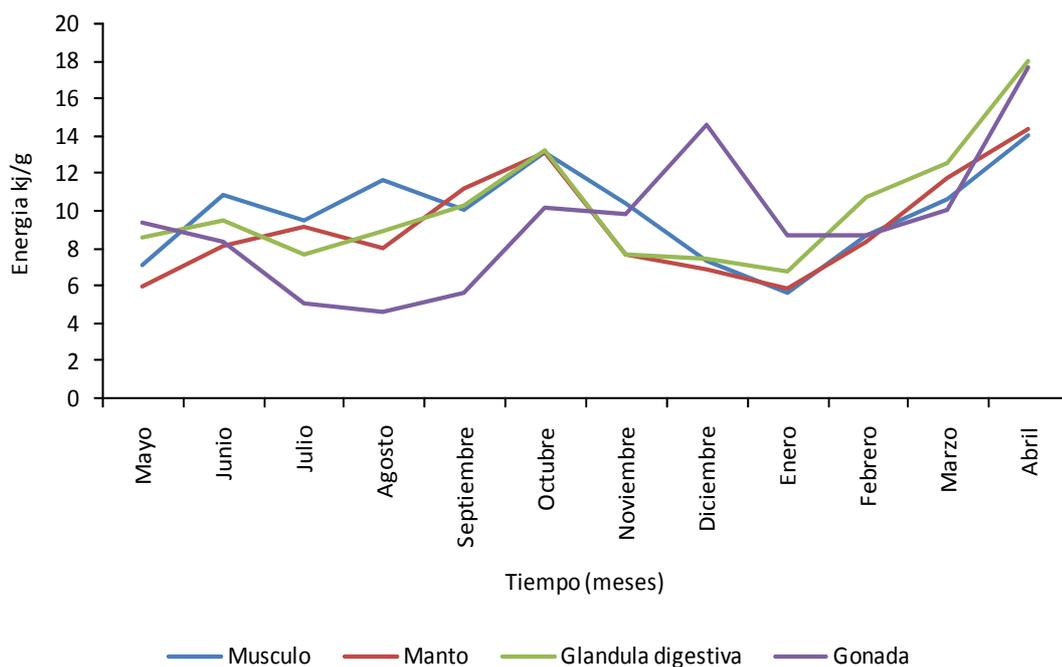


Figura 20. Cambios en el contenido energético total de los principales tejidos de *Pteria sterna* durante un ciclo anual.

En la figura 21 se muestra la relación entre las variaciones en el contenido energético total de cada tejido estudiado y los correspondientes al alimento disponible (POM) en el sitio de cultivo a lo largo del periodo de estudio. Es claro que el músculo aductor tiene un incremento de energía después de los meses de abundancia de alimento durante el verano, seguido de un incremento en la cantidad de alimento disponible en julio y un consiguiente incremento, tanto en

volumen, como en contenido energético del músculo, los meses posteriores. Este patrón se repite entre el mes de septiembre (cuando existe una gran disponibilidad de alimento) y el de octubre del 2006 (aumento en la cantidad de energía del músculo).

En la glándula digestiva y el manto no parece haber una relación entre el alimento disponible y el almacenamiento de energía durante el verano. Sin embargo, al igual que para el del músculo, se observa un aumento en el contenido energético de ambos tejidos durante el mes de octubre del 2006 y a continuación se aprecia como el alimento disponible baja y la energía del músculo, la glándula digestiva y el manto también. Posteriormente, del mes de febrero al mes de abril del 2007 se observa un incremento paulatino, tanto en el contenido energético de los tejidos, como del alimento disponible, aunque este último empieza a reducirse a partir del mes de abril. Para el caso de la gónada los máximos incrementos en la energía coinciden con bajas concentraciones de alimento disponible.

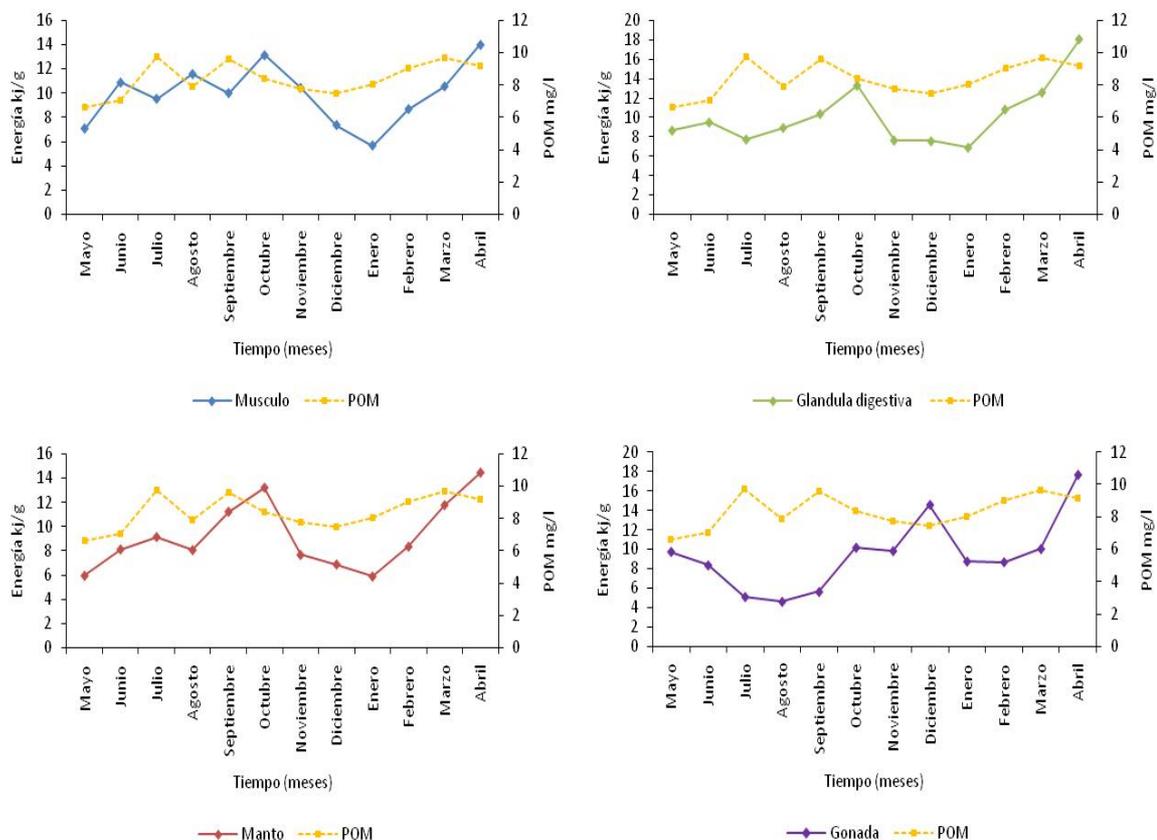


Figura 21. Relación de las variaciones temporales en el contenido energético total de los principales tejidos de *Pteria sterna* y las del alimento disponible (POM) en el sitio de cultivo durante el periodo de estudio.

A su vez, la relación entre las variaciones temporales en el contenido energético total de los tejidos estudiados y aquellas relativas a la temperatura del agua en el sitio de cultivo a lo largo del periodo de estudio se presentan en la figura 22. Se puede observar que la disminución en la temperatura del agua de octubre a enero del 2006 coincide con un correspondiente decremento en la cantidad de energía de los tejidos somáticos (músculo, manto y glándula digestiva), no obstante durante los meses de febrero a abril no se observa ninguna

relación entre los tejidos somáticos y la temperatura. En la gónada, los valores bajos de temperatura del agua (21 °C) coinciden con los máximos contenidos de energía, así como los mínimos de energía con las mayores temperaturas (~28.8 °C).

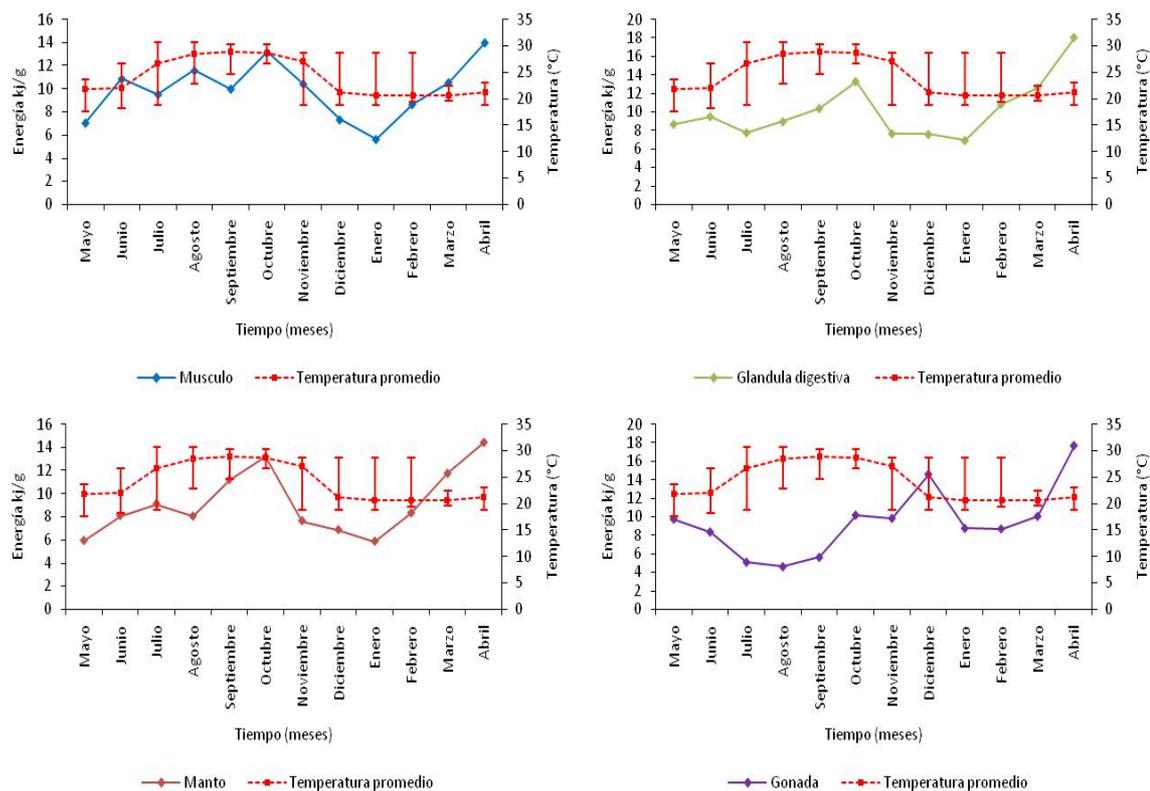


Figura 22. Relación entre los cambios temporales en el contenido energético total de los principales tejidos de *Pteria sterna* y la temperatura del agua en el sitio de cultivo durante un ciclo anual.

8. DISCUSIÓN

8.1 Estereología y análisis energético

Son pocos los estudios acerca de la biología reproductiva de moluscos bivalvos que se han realizado aplicando estereología como técnica básica de análisis, siendo que la mayoría de los trabajos que abordan estos temas emplean herramientas histológicas o histoquímicas. Sin embargo, estas últimas técnicas generalmente son costosas y consumen mucho tiempo, además de tener la desventaja de proveer resultados cualitativos (histología) o semi-cuantitativos (histoquímica) que impiden disponer de la precisión cuantitativa en la que se basa la metodología aplicada en este estudio. Es importante mencionar que se utilizó una simplificación del método estereológico convencional, en el cual se consideró la utilización de imágenes digitales de alta resolución (1,200 DPI) en cortes transversales del cuerpo, que permiten la observación de tejidos previamente fijados en una solución de formol al 10% y conservados en alcohol al 70%. La aplicación de esta técnica omite la necesidad de que los tejidos se deshidraten en alcoholes de concentraciones ascendentes, se incluyan en parafina, paraplast o resina sintética, se corten en microtomo y se tiñan con colorantes (e.g. hematoxilina-eosina). En este sentido, Barrios-Ruíz, (2005) empleó también métodos estereológicos para estudiar la reproducción del callo de hacha *Atrina maura* y consideró indispensable la tinción de los tejidos para lograr resaltar diversos componentes celulares que participan en el ciclo reproductivo de este organismo. Sin embargo, para la aplicación del método estereológico es necesario

disociar los diferentes tejidos, razón por la cual es vital el mantener un óptimo contraste en las imágenes digitales mediante el uso de programas específicos como Image-ProPlus®, que permite identificar claramente cada tejido y evita la utilización de la tinción. No obstante, es importante evitar que los tejidos pasen largos periodos en conservación para evitar la pérdida de su contraste natural por efecto decolorante de la solución alcohólica de conservación. De ocurrir esto, sería necesario recurrir a la tinción para su diferenciación antes de tomar la fotografía digital.

Otra modificación al método estereológico que se adoptó en este estudio incluyó la utilización de solo tres secciones a partir de cuatro cortes de la masa visceral del individuo completo. Esta decisión se tomó con base en los resultados del trabajo reciente de Veaux (2001), quien establece la pauta para reducir el número de cortes que permiten la reconstrucción volumétrica de los tejidos sin comprometer la precisión de los resultados. Los cortes no fueron analizados con un microscopio compuesto, sino que las superficies de éstos fueron escaneadas y digitalizadas directamente a una resolución de 1,200 DPI. Esta estrategia permitió una amplificación suficiente para separar los tejidos con mucha precisión, logrando con esto una estimación fina de las superficies respectivas de éstos, que fueron la base para el estudio cuantitativo. Como sugieren Veaux (2001) y Barrios-Ruíz (2005), éste método en particular representa una herramienta clave para estudiar el desarrollo gonádico en los bivalvos que presentan gónadas difusas en la masa visceral, como es el caso de la concha nácar *P. sterna*.

En general, el uso de métodos directos como la calorimetría para la estimación del contenido energético de los tejidos de moluscos bivalvos ha sido poco adoptado (Heral y Deslous-Paoli, 1983). El grueso de los trabajos en este sentido se ha realizado a partir de estimaciones por métodos bioquímicos (Ansell, 1974; Comely, 1974; Thompson, 1977; Taylor y Venn, 1979; Desai *et al.*, 1979; Zandee *et al.*, 1980; Couturier and Newkirk, 1991; Martínez, 1991; Pazos *et al.*, 1997; Racotta *et al.*, 1998; Kang *et al.*, 2000; Lodeiros *et al.*, 2001; Saucedo *et al.*, 2002; Arellano-Martínez *et al.*, 2004; Vite-García, 2005; Vite-García y Saucedo, 2007), así como del uso de factores de equivalencia energética (Beukema y De Bruin, 1979; Deslous-Paoli y Heral, M. 1980; Brokordt y Guderley, 2004). Sin embargo, Heral y Deslous-Paoli (1983) encuentran que los valores energéticos obtenidos por método directo (calorimetría) y método analítico estimativo (análisis bioquímico) en un ciclo anual de dos poblaciones de *C. gigas* son aproximadamente un 30% inferiores que aquellos determinados por evaluaciones directas. Para el caso particular de *P. sterna*, esta misma diferencia (~30%) se observa al comparar los resultados del presente estudio, generados por cuantificación calorimétrica, con los reportados por Vite-García y Saucedo (2007), quienes utilizaron técnicas bioquímicas convencionales. Estos autores estimaron un contenido calórico de 17 y 13 kj/g en la glándula digestiva y músculo aductor, respectivamente, en tanto que en este trabajo se determinó un valor energético de 23 kj/g en glándula digestiva y 19 kj/g en músculo aductor (figs. 16 y 17). De acuerdo a Heral y Deslous-Paoli (1983), estas diferencias están relacionadas con

las variaciones estacionales en la concentración de lípidos, las cuales a su vez dependen del factor de conversión utilizado para estimar el contenido energético de este combustible, y que tiende a diferir significativamente ($p < 0.05$) del factor estandarizado para los mismos fines que se utiliza comúnmente en la mayoría de los estudios sobre reproducción de bivalvos mediante métodos analíticos. Estos resultados sugieren la necesidad de evaluar cuidadosamente otros métodos (e.g. hacer correcciones de factores de conversión específicos estacionales) para estandarizar y/o corregir estas diferencias.

8.2 Dinámica bioenergética asociada con la reproducción

A pesar de que las herramientas estereológicas y energéticas empleadas por separado en el estudio de la biología reproductiva de los moluscos bivalvos proporcionan información para entender los procesos de transferencia y utilización de reservas energéticas durante las etapas de desarrollo de gametos, maduración, desove y reposo, sus resultados, de manera independiente, pudieran no reflejar la dinámica precisa de los fenómenos metabólicos que ocurren durante dichas etapas. Por ello, en este estudio con *P. sterna* se combinaron ambas herramientas para estimar el esfuerzo reproductivo, que es un indicador poco analizado hasta ahora en estudios de reproducción de bivalvos. Además, a partir de la interacción de ambas técnicas, se tuvo la posibilidad de disponer de una mayor cantidad y calidad de elementos para comprender los cambios estacionales en el esfuerzo reproductivo de la especie.

Los cambios estacionales en los combustibles metabólicos más importantes (proteínas, carbohidratos, lípidos) han sido estudiados en mayor grado en almejas pectínidas (Sastry y Blake, 1971; Ansell, 1974; Comely, 1974; Taylor y Venn, 1979; Barber y Blake, 1981, 1983, 1991; Robinson *et al.*, 1981; Epp *et al.*, 1988; Couturier y Newkirk, 1991; Besnard, 1991; Martínez, 1991; Martínez y Mettifogo, 1998; Pazos *et al.*, 1997; Racotta *et al.*, 1998; Lodeiros *et al.*, 2001; Racotta *et al.*, 2003; Arellano-Martínez *et al.*, 2004), en mejillones (Gabbott, 1975, 1976, 1983; Bayne, 1976; Zandee *et al.*, 1980; Bayne *et al.*, 1982), y en menor grado, en ciertas especies de ostras perleras (Desai *et al.*, 1979; Saucedo *et al.*, 2002; Vite-García, 2005; Vite-García y Saucedo, 2007) y ostiones (Kang *et al.*, 2000). En la mayoría de los casos se ha comprobado que las variaciones en el contenido energético de los tejidos permiten inferir la condición fisiológica del organismo, y deducir a partir de estos resultados, las rutas metabólicas que conllevan los procesos de almacenamiento y transferencia de energía que aseguran el crecimiento de tejidos somáticos y/o la reproducción. Sin embargo, en muy pocos casos se cuenta con resultados que permitan estimar de manera directa como las variaciones en la cantidad de energía y volumen de los tejidos somáticos se relaciona con las rutas metabólicas que emplean los organismos (estudiado aquí a nivel de la masa visceral completa) para regular la reproducción. Al respecto, Vite-García y Saucedo (2007) indican que la mayor parte de la energía canalizada para activar y sustentar la gametogénesis en *P. sterna* proviene de las reservas almacenadas en la glándula digestiva (~35%), y en menor medida, en el músculo aductor (~28%). En términos de energía, esto representa aproximadamente el 17 y

13 kj/g de cada tejido respectivamente. Estos resultados coinciden, no en orden de magnitud, pero si en proporción, con los contenidos energéticos por gramo de tejido calculados en el presente estudio para la glándula digestiva (23 kj/g) y músculo aductor (19 kj/g) (figs. 16 y 17). La comparación del contenido energético total de las fracciones volumétricas correspondientes a cada tejido a lo largo del ciclo anual (fig. 20) permitió observar como las aportaciones netas de cada tejido varían de acuerdo con el volumen corporal correspondiente a cada compartimento somático del organismo. Estos resultados confirman que, efectivamente, tanto la glándula digestiva como el músculo aductor, cumplen la función de ser los reservorios energéticos más importantes para el sustento de la gametogénesis. Esto mismo ha sido reportado también por algunos autores para ciertas especies de bivalvos de interés comercial, como *Argopecten irradians* (Sastry, 1970), *Chlamys septemradiata* (Ansell, 1974), *Pecten maximus* (Comely 1974) *C. opercularis* (Taylor y Venn 1979) y *A. purpuratus* (Martínez, 1991). Sin embargo, al hacer una comparación entre la fracción volumétrica de ambos tejidos y su correspondiente contenido energético, se logró deducir que la participación del músculo aductor para fines de la reproducción parece más importante que la de la glándula digestiva. Si bien estos resultados difieren de los reportados por Vite-García y Saucedo (2007) para *P. sterna*, están en concordancia con lo observado por Saucedo et al. (2002) y Saucedo y Southgate (2007) para *P. mazatlanica* en la misma zona (Bahía de La Paz), así como por numerosos autores que atribuyen al músculo aductor la capacidad de ser el reservorio más importante de energía para

la reproducción de la mayoría de las almejas pectinidas (ver revisiones recientes de Román *et al.*, 2002; Barber y Blake, 2006 y Chantler, 2006).

En la mayoría de los bivalvos marinos, el papel del manto durante el proceso reproductivo no es claro. La única excepción a esto lo representa la familia *Mytilidae* (mejillones), en donde se reconocen dos funciones muy claras de este tejido: una es el almacenamiento de reservas para la gametogénesis y la otra es el aporte de una matriz física para el sustento de la gametogénesis (Gabbott, 1975; Bayne *et al.*, 1982; Lowe *et al.*, 1982; Gabbott y Peek, 1991). En otras familias de bivalvos (Pectiniade, Pinnidae, Pteriidae, Ostreidae, Veneridae, etc.), el papel del manto para el almacenamiento de nutrientes usados en la reproducción ha sido considerado secundario o insignificante. Esto se ha observado en diversas almejas pectinidas (Epp *et al.*, 1988; De Zwaan y Mathieu, 1992; Racotta *et al.*, 1998, Loderios *et al.*, 2001; Racotta *et al.*, 2003) y en las ostras perleras *P. mazatlanica* (Saucedo *et al.*, 2002) y *P. sterna* (Vite-García y Saucedo, 2007). En este sentido, los resultados del contenido de energía por unidad de peso del manto registrados en este estudio (fig. 18) son consistentes con lo reportado por todos estos autores. Sin embargo, cuando se analizan los resultados correspondientes a la estimación del contenido energético total de la fracción volumétrica correspondiente al manto (fig. 20), se constata que este tejido si participa, y de manera activa, durante el proceso reproductivo, aunque en menor medida que el músculo aductor y la glándula digestiva. Esto también lo observó Arellano-Martínez *et al.* (2004) para la almeja mano de león *Nodipecten*

subnodosus al registrar una disminución en el nivel de proteínas del manto durante el inicio de la gametogénesis, así como una disminución en el contenido de carbohidratos de este tejido al finalizar el desove, lo cual sugiere una movilización de nutrientes almacenados en este tejido hacia la gónada para el desarrollo gonádico.

Es bien sabido que la gametogénesis representa un periodo de alta demanda de energía, misma según Bayne (1976), Epp *et al.*, (1988) y Barber y Blake, (1991) puede provenir de una fuente exógena a través del alimento consumido o de una endógena a partir de las reservas energéticas previamente almacenadas en tejidos somáticos. Mientras que la utilización del alimento sugiere la adopción por parte del organismo de una estrategia oportunista, el empleo de reservas almacenadas indica que la estrategia es de tipo conservadora (Bayne, 1976) En el caso de *P. sterna* en este estudio, se confirmó que la especie sigue una estrategia conservadora durante el pico reproductivo de invierno, cuando la temperatura del agua es baja (20–21 °C) y la movilización de energía de los tejidos somáticos a la gónada es muy activa, en tanto que durante el pico de primavera la especie adopta una estrategia oportunista a partir de la energía que se obtiene del seston (fig. 9 y 20). En su conjunto, estos resultados sugieren que la especie tiene una gran plasticidad para seleccionar la estrategia que mejor convenga a su éxito reproductivo. Tendencias plásticas similares han sido observadas también para otras especies de zonas templadas o subtropicales, como *P. maximus* de la Ria de Arousa en el Noroeste de España (Pazos *et al.*,

1997), *A. ventricosus* en Bahía de La Paz, México (Luna-González *et al.*, 2000), *P. sterna* en Bahía de La Paz, México (Vite-García y Saucedo, 2007) y *C. gigas* en Korea del norte (Kang *et al.*, 2000).

Como se ha mencionado con anterioridad, los organismos que presentan este tipo de estrategias reproductivas tan complejas suelen experimentar cambios estacionales marcados en el contenido energético de sus tejidos somáticos, como un indicador directo de sus fuertes necesidades metabólicas (Gabbott, 1976, 1983; Barber y Blake, 1991). En *P. sterna*, por ejemplo, al inicio del invierno la gónada se encuentra en su momento de mayor actividad y desarrollo (fig. 10), al tiempo que se observa una reducción notable del volumen del músculo aductor (fig. 11), glándula digestiva (fig. 12) y manto (figs. 13 y 20). Contrariamente, al entrar la primavera se observa un incremento volumétrico tanto en la gónada como en el músculo aductor, glándula digestiva y manto (fig. 20), indicando que no es necesaria una gran movilización y/o redistribución de energía entre estos tejidos, ya que el alimento disponible no es limitante. Un patrón similar ha sido reportado para otras especies de distribución templada o subtropical que presentan dos periodos estacionales de crecimiento gonadal, como *P. maximus* en la Bahía de Brest, Francia (Saout *et al.* (1999) y Galicia, España (Pazos *et al.* 1997), así como para *P. mazatlanica* en Bahía de La Paz, México (Saucedo *et al.*, 2002; Vite-García, 2005). Sin embargo, en estas especies el crecimiento gonadal está sustentado por las reservas almacenadas en tejidos somáticos durante el invierno y por el alimento disponible en verano. En este sentido, las variaciones en la

disponibilidad de alimento que experimenta *P. sterna* a lo largo del año en la Bahía de La Paz (figs. 9 y 21) parecen ser más una limitante para la regulación del uso de energía, que la propia temperatura del agua. Tendencias similares han sido sugeridas también por Encomio *et al.* (2000) para *Perkinsus marinus* y por De la Parra *et al.* (2005) para *C. gigas*.

Como ha sido propuesto por diversos autores (MacDonald y Thompson, 1985; MacDonald *et al.*, 1987; Chávez-Villalba *et al.*, 2002), la selección de la estrategia reproductiva que adopta una especie puede tener también su origen en las variaciones en la abundancia del alimento disponible o en los cambios en la temperatura del agua. La temperatura es probablemente el factor exógeno más importante que actúa como control maestro para regular la dinámica de las reservas energéticas entre los diversos tejidos somáticos relacionados con la gametogénesis. Diversos autores (Lubet, 1966; Sastry, 1968; Sastry y Blake, 1971; Blake y Sastry 1978) indican que los eventos reproductivos que conllevan dicha dinámica inician cuando la temperatura alcanza un cierto umbral térmico y los receptores de membrana que se localizan en el epitelio de los acinos disparan la producción de diversos tipos de neurosecreciones que actúan como primeros y segundos mensajeros para regular los cambios en el metabolismo de los organismos. Paulet y Boucher (1991) encuentran también que la relación inversa entre el peso de la gónada y el musculo aductor puede estar influida por variaciones estacionales en la temperatura del agua. En este estudio, la temperatura no parece haber actuado como un detonador importante de los

eventos reproductivos que provocaron los cambios en el contenido de energía de los diferentes tejidos (fig. 22). Sin embargo, si se observó una relación entre la temperatura del agua y el inicio de la gametogénesis y ocurrencia del desove durante el periodo de invierno principalmente (fig. 22).

Si se considera el valor energético mínimo de cada tejido somático como el nivel basal (100%), se logra obtener un incremento de energía de cada uno en aproximadamente un 200% previo al inicio de la gametogénesis. Del inicio de esta en octubre del 2006, al primer desove en enero del 2007, se consume casi totalmente esta energía almacenada en los tejidos somáticos del organismo. Este resultado sugiere nuevamente que *P. sterna* sigue una estrategia conservadora para regular la gametogénesis durante ese periodo. Posteriormente, del mes de febrero al mes de abril se incrementa la energía de cada tejido somático en aproximadamente un 250% y no vuelve a disminuir a pesar de que la actividad gonadal también se incrementó. Esto indica la importancia de la contribución del alimento disponible para asegurar este proceso durante este periodo (fig. 21), y confirma con ello, la adopción de estrategia oportunista durante este periodo.

Derivado de lo anterior, parecer claro que los disparadores del desove en *P. sterna* pudieran ser la temperatura del agua durante el pico de invierno y el alimento disponible durante el pico de primavera. Esto puede inferirse relacionando las variaciones de estos parámetros con el contenido máximo de energía en la gónada. En este trabajo se observa que la mayor cantidad de

energía en este tejido coincide con la temperatura más baja registrada durante el invierno 2006 (fig. 8), combinado con un decremento en el contenido del alimento disponible durante la primavera 2007 (fig. 9). Con base en estos resultados, se propone realizar futuros estudios relacionando estos factores con otros eventos reproductivos, como por ejemplo el crecimiento, maduración y atresia de los gametos, así como su posible rol como disparadores para, el comienzo y sincronización del desove.

Las variaciones tan marcadas que se registraron en el contenido energético de la gónada durante el estudio permitieron estimar el esfuerzo reproductivo de *P. sterna*, ya no redefinido como antes, sino complementado ahora como el valor energético mínimo del estado energético basal (100%) de la especie. Por lo tanto, se estima que se requiere de un incremento de energía de alrededor del 400% para alcanzar el grado de madurez máximo de la gónada y asegurar la calidad óptima de los gametos que serán desovados (fig. 20). Posteriormente, una vez finalizado el desove, se produce una pérdida de aproximadamente el 50% de dicha energía basal (200%). Este resultado coincide con lo reportado por Barrios-Ruíz, (2005) para *A. maura* que utilizando también una aproximación estereológica encuentra una pérdida del 200% a partir de la energía basal. Los resultados también son consistentes con lo propuesto por Deslous-Paoli y Heral (1980), quienes observaron que la reproducción de *C. gigas* implica una pérdida energética de entre el 53 y el 63% en organismos adultos.

Es importante resaltar que las similitudes de los resultados anteriormente señalados se dan porque se trabajó con organismos adultos, Más aún, Thompson (1979) y Heral y Deslous-Paoli (1983) mencionan que el esfuerzo reproductivo en *Mytilus edulis* y *C. gigas*, respectivamente, se incrementa con la edad. Al respecto, estos autores mencionan que el esfuerzo reproductivo es responsable del 18% de la pérdida de energía en organismos de un año de edad y del 63% en organismos de dos años. En consecuencia, los organismos más jóvenes utilizan la mayoría de su energía metabólica, así como sus reservas almacenadas, para crecer únicamente. Esto quizá en respuesta a la presión selectiva resultante de la alta mortalidad por competencia y depredación durante los primeros estadios de vida de los organismos (Thompson, 1979). Contrariamente, los organismos adultos tienen la necesidad de repartir la energía asimilada del medio y utilizarla, además del crecimiento, para la reproducción. Resultados sobre tendencias y flujos energéticos muy similares destinados a la reproducción de la almeja mano de león *N. nodosus* en el Caribe tropical Venezolano fueron reportados por Loderios et al. (2001). Dado que en el presente estudio se trabajó con organismos adultos de dos años de edad, no se tomó en cuenta la energía que se empleaba para el crecimiento. A pesar de ello, la figura 2 indica que existe un incremento gradual en la talla de los organismos, el cual ocurre debido a que se siguió la misma cohorte de organismos durante todo el estudio. Por ello, se plantea que este tema debe revisarse en trabajos posteriores, partiendo de estos resultados como base para tener una estimación del contenido energético global del organismo destinado a procesos de crecimiento de tejidos somáticos y reproductivos.

Es importante mencionar que a pesar de que la pérdida energética derivada de la reproducción de *P. sterna* fue muy grande durante la reproducción, ésta no se consumió del todo al final del evento. Esto puede deberse a que *P. sterna* es una especie que presenta desoves múltiples (Arizmedi-Castillo, 1996; Hernández-Díaz y Bückle-Ramírez, 1996; Saucedo y Monteforte, 1997; Hernández-Olalde, 2003; Vite-García y Saucedo, 2007) y los nutrientes de gametos residuales que quedan en los acinos después de un desove parcial son reciclados de manera rápida por los diferentes tipos de fagocitos para poder dar inicio a un nuevo proceso de desarrollo gonádico (Besnard, 1991; Paulet y Boucher, 1991; Duinker, 2002; Saucedo et al., 2002; Barrios-Ruíz, 2005). En este sentido, Robinson (1992) y Chávez-Villalba *et al.* (2001) proponen la hipótesis de que la no reabsorción de nutrientes de los gametos al final del desove está ligada a abundancia de recursos tróficos (alimento), lo cual retarda probablemente el inicio del ciclo reproductivo siguiente. Este planteamiento coincide con los resultados encontrados en este estudio, ya que se presenta una alta disponibilidad de alimento después del desove (al final del invierno), y la gametogénesis se vuelve a disparar (a principios de primavera) para asegurar otro desove (figs. 20 y 21).

No fue posible realizar una comparación entre la cantidad de energía contenida en machos y hembras destinada a la reproducción, debido a que el número de hembras muestreadas fue muy limitado e incluso en algunos muestreos no se contó con ellas. Esto parece ser un factor común en ciertos

grupos de bivalvos mantenidos bajo condiciones de cultivo (e.g. ostras perleras), en donde la proporción sexual macho/hembra puede llegar a ser de 0.2:1 (Saucedo et al., 2002; Gómez-Robles et al., 2005; Saucedo y Southgate, 2007). Más aún, en climas templados o subtropicales donde la estacionalidad es tan marcada con respecto a la relación entre los parámetros ambientales y la gametogénesis (e.g. desarrollo de gametos, sincronización del desove), no existe una relación clara en la expresión de la sexualidad en muchos grupos de bivalvos. Por ejemplo, Honkoop (2003) reporta que no existen diferencias significativas ($p < 0.05$) en los costos de producción de gametos masculinos y femeninos en *Saccostrea glomerata*. Si bien Robinson et al. (1981) tampoco encontraron diferencias marcadas en la concentración total de reservas de energía entre sexos en la almeja *Placopecten magellanicus*, si discuten que las hembras experimentan mayores fluctuaciones en el costo energético a lo largo del año. A pesar de ello, otros autores (Ropes et al. 1984; Lango-Reynoso et al., 2000; Saucedo et al., 2002; Acosta-Salmón y Southgate, 2005; Vite-García y Saucedo, 2007; Saucedo y Southgate, 2007) reportan que los costos energéticos requeridos para la gamatogenesis son significativamente ($p < 0.05$) menores en machos que en hembras en especies como *Arctica islandica*, *C. gigas*, *P. mazatlanica*, *P. margaritifera* y *P. sterna*, respectivamente. De hecho, Saucedo y Southgate (2007) mencionan en este sentido que la producción de ovocitos es más costosa que la de espermatozoides bajo condiciones de cultivo, particularmente cuando la densidad de siembra es muy alta y estresante y provoca que los organismos destinen un mayor flujo de energía a la producción del sexo que es

energéticamente menos costoso (machos), como una estrategia para asegurar la supervivencia. En contraste, Vahl y Sutndet (1985) observaron que es mayor el costo energético derivado de la producción de espermatozoides que de ovocitos en *C. islándica*. Recientemente, Barrios-Ruíz, (2005) señaló que en *A. maura* se presentan diferencias importantes en el contenido de energía entre machos y hembras, favoreciendo la inversión energética a los machos en verano como consecuencia del alto número de espermatozoides residuales que permanecen en los acinos después del desove, en tanto que dicha inversión se incrementa hacia las hembras al inicio del invierno, probablemente debido a la activación de la gametogénesis en esta estación. En este sentido, Heral y Deslous-Paoli (1983) emplearon dos técnicas distintas para estudiar las variaciones en el flujo energético en *C. gigas* (método analítico bioquímico vs. directo por calorimetría) y encontraron que el primer método sugería que las hembras tienen más energía que los machos cuando las gónadas están llenas, mientras que la segunda técnica mostró que no existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los sexos. Con base en la naturaleza tan variable de todos estos resultados, se propone que para futuros estudios sobre estos aspectos se trate de ampliar el número de organismos muestreados, y así asegurar la representación de ambos sexos.

Como análisis global a partir de los resultados de este estudio, es posible identificar los periodos de menor vulnerabilidad de *P. sterna* para responder a las condiciones de estrés generadas durante la operación de injerto para la inducción de formación de perlas cultivadas, a principios de otoño (octubre) y durante la

primavera (marzo y abril), dados los mayores contenidos energéticos de los tejidos somáticos (fig. 20). Contrariamente, los momentos de mayor vulnerabilidad de la especie para los mismos fines se detectan de mayo a septiembre, que es cuando la temperatura del agua se incrementa y con ello disminuyen las probabilidades de supervivencia de los organismos, así como las de retención de núcleos durante las actividades de injerto.

9. CONCLUSIONES

- *Pteria sterna* es una especie que presenta múltiples desoves, que se encuentra madura durante casi todo el año, aunque presenta un pico reproductivo marcado durante el invierno y otro en primavera, cuando las temperaturas del agua son bajas y oscilan entre los 20.5 y 21.8 °C.
- Medido en términos de unidad de peso, la glándula digestiva resultó el tejido con mayor aporte energético para la reproducción. Al comparar la fracción volumétrica con su correspondiente contenido energético, el músculo aductor fue el principal reservorio de energía para el soporte de la gametogénesis y la glándula digestiva ocupó el segundo lugar.
- El manto de *P. sterna* tiene una participación activa para respaldar la maduración de los gametos, aunque en menor medida que el músculo aductor y la glándula digestiva.
- La energía en *P. sterna* se toma principalmente de los tejidos de reserva durante el pico reproductivo de invierno y del alimento disponible durante el pico de primavera cuando el alimento es mucho más abundante.

- *P. sterna* sigue una estrategia reproductiva “conservadora” durante el invierno cuando se realiza la gametogénesis con la energía previamente almacenada en los tejidos somáticos y “oportunista” en primavera donde dicho evento se sustenta a partir de la energía obtenida del alimento ingerido.
- Considerando el valor mínimo energético como el estado energético basal (100%), el esfuerzo reproductivo de *P. sterna* para fines reproductivos se cuantifica en 400% aproximadamente.
- En las prácticas de perlicultura comercial de *P. sterna* se recomienda realizar los injertos para la formación de perlas durante el principio de otoño y toda la primavera.
- La interacción de herramientas estereológicas y energéticas (calorimétricas) proporcionan una gran cantidad y calidad de información para comprender la biología reproductiva y el esfuerzo reproductivo de *P. sterna*.
- Los valores de energía obtenidos en este estudio mediante un método directo confirman que son superiores en un 30 % aproximadamente con respecto a los obtenidos a través de coeficientes de conversión a partir de estimaciones bioquímicas.

10. LITERATURA CITADA.

- Acosta-Salmón, H., Southgate, P.C. 2005. Histological changes in the gonad of the blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* Linnaeus, 1758) during the reproductive season in north Queensland, Australia. *Moll. Res.* 25: 71-74.
- Aldana, C., Monteforte M. 1995. Spat collection, growth and survival of pearl oyster *Pteria sterna* under extensive culture conditions in Bahía de La Paz, South Baja California, México. En: *Aquaculture '95*, San Diego, California, febrero 1-4. Libro de Resúmenes, World Aquaculture Society: 48-49.
- Aldana-Avilés, C. 1998. Evaluación de la captación de semilla, crecimiento y supervivencia de juveniles de *Pteria sterna* (Gould, 1851), en tiempos diferentes de preengorda, en El Merito, Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS.
- Ansell, A.D., 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. *Mar. Biol.* 25: 85-99.
- Araya-Núñez, O., Ganning B., Bückle-Ramírez, F. 1991. Gonad maturity, induction of spawning, larval breeding and growth in the American pearl-oyster (*Pteria sterna* Gould). *Calif. Fish. And Game*, 77 (4): 181-193.
- Araya-Núñez, O., Ganning, B., Bückle-Ramírez, F. 1995. Embryonic development, larval culture, and settling of American pearl-oyster (*Pteria sterna*, Gould). *Calif. Fish and Game* 81: 10–21.

- Arellano-Martínez, M., Racotta, I. S., Ceballos-Vázquez, B. P., Elorduy-Garay, J. F. 2004. Biochemical composition, reproductive activity and food availability of the lion's paw *Nodipecten subnodosus* in the Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.* 23: 15-23.
- Arizmendi-Castillo, E. 1996. Ciclo reproductivo de las ostras perleras *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) y *Pteria sterna* (Gould, 1851) (Pteriidae), en el área de Guaymas, Sonora, Mexico. Tesis de Maestría, Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey (ITEMS), Monterrey, Mexico.
- Atlan, G., Balmain, N., Berland, S., Vidal, B., López, E. 1997. Reconstruction of human maxillary defects with nacre powder: histological evidence for bone regeneration. *Acad.Sci.Paris, Sciences de la vie/Life Sciences.* 320: 253-258.
- Atlan, G., Delattre, O., Berland, S., LeFaou, A., Nabias G., Cot D., López E. 1999. Interface between bone and nacre implants in sheep. *Biomaterials.* 20: 1017-1022.
- Avilés-Quevedo, A., Mazón-Suastegui, J. M. 1989. Acondicionamiento gonádico e inducción al desove de *Pteria sterna* (Gould, 1851), con dietas artificiales. En: VII Simposio Int. Biol. Mar. 1-5 de junio de 1989. 71-77.
- Barber, B. J., Blake, N. J. 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 52: 121-134.
- Barber, B. J., Blake, N. J. 1983. Growth and reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lamarck) at its Southern distributional limit. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 66: 247-256.

- Baber, B. J. Blake, N. J. 1991. Reproductive physiology. En: Shumway, S.E. Ed.,
Scallops: Biology Ecology and Aquaculture. 1a Edición, Elsevier, Amsterdam.
378-428.
- Barber, B. J., Blake, N. J. 2006. Reproductive physiology. En: Shumway, S.E.,
Parsons, G.J. (Eds.), Scallops: Biology, Ecology, and Aquaculture. Elsevier,
2a Edición, Amsterdam, Holanda, 357-416.
- Baqueiro-Cárdenas, E. 1984. Status of molluscan aquaculture on the Pacific coast
of México. *Aquaculture*. 39: 83-93.
- Barrios-Ruíz, D. 2005. Estudios del esfuerzo reproductivo de *Atrina maura*
(Bivalvia:Pinnidae) en Laguna San Ignacio BCS. Tesis de Maestría.
Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS. México.
- Bayne, B. L. 1976. Aspects of reproduction in bivalve mollusks. En: Wiley, M. (Ed.),
Estuarine Processes, Vol. 1. Academic Press, Londres, 432-448.
- Bayne, B. L., Bubel, A., Gabbott, P. A., Livingstone, D. R., Lowe, D. M., Moore, M.
N. 1982. Glycogen utilization and gametogenesis in *Mytilus edulis* L. *Mar.
Biol. Lett.* 3: 89-105.
- Besnard, J. Y. 1991. Seasonal variations in the lipids and fatty acids on the female
gonad of the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) in the Bay of Seine
(French Channel). En: Shumway, S.E., Sandifer, P.A. (Eds), *An International
Compendium of Scallops Biology and Culture*. World Aquac. Soc.: 74-86.

- Beukema, J. J., De Bruin W. 1979. Calorific values of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) as determined by two methods. J Exp Mar Bio Ecol 37: 19-30.
- Blake, N. J., Sastry, A. N. 1978. Neurosecretory regulation of oogenesis in the bay scallop, *Argopecten irradians irradians* (Lamarck), in cyclic phenomena in marine plants and animals. En: Naylor, E., Hartnoll, R.G. (Eds), Proceedings 13th Eur. Mar. Biol. Symp. 181-190.
- Brokordt K. B., Guderley, H. E. 2004. Energetic requirements during gonad maturation and spawning in scallops: sex differences in *Chlamys islandica* (Müller, 1776). J Shellfish Res 23: 25-32.
- Bückle-Ramírez, L. F., Voltolina-Lobina, D., Morales-Guerrero, E., Valenzuela-Buriel, F. 1992. Spat settlement and growth of *Pteria sterna* (Gould) (MOLLUSCA, BIVALVIA) in Bahía de Los Ángeles, Baja California, México. Trop. Ecol. 33: 137-147.
- Cáceres-Martínez, C., Ruíz-Verdugo, C., Ramírez-Filippini, D. 1992. Experimental collection of pearl Oyster, *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna*, spat on a filament substrate. J. Acuaculture Soc. 23:232-240.
- Cáceres-Martínez, C. J., López-Contreras, L. 2002. Estudio de factibilidad técnico económica para el cultivo del ostión de placer *Crassostrea corteziensis* y la garra de león *Nodipecten subnodosus* en Punta Alta B.C.S., México. Perlas del Cortez, S. de R. L. Mi. Documento técnico, 50 pp.

- Cáceres-Martínez, C., Barrios-Ruíz, D., Benítez-Torres, A. 2006. Comparative estereological and histological study of the gonad, digestive gland and muscle of *Atrina maura* from San Ignacio BCS, Mexico. En: 1st Inter. Work. Phys. Asp. Repr. and Nutr. Moll. La Paz, Baja California Sur, Mexico, 33 pp.
- Cáceres-Puig, J. I. 2005. Efecto de la temperatura en el crecimiento y supervivencia de semilla de ostión de placer *Crassostrea corteziensis* (Hertlein 1951) durante la preengorda en el laboratorio. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS. México.
- Calow, P., Woolhead, A. S. 1977. The relationship between ration, reproductive effort and age-specific mortality in evolution of life-history strategies-some observations on freshwater triclads. *J. Anim. Ecol.* 46: 765-781.
- Cantú-Cantú, P. 2003. Crecimiento y supervivencia en fase de preengorda de la concha nácar (*Pteria sterna* Gould, 1851) en sistema de cultivo extensivo de suspensión bajo diferentes densidades con semilla silvestre en la Bahía de Acapulco, Guerrero (México); Julio de 2001 a enero de 2002. En: II Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, Acapulco, Guerrero, México, pp. 161-176.
- Cariño, M. M., Monteforte, M. 1995. History of pearling in the Bay of La Paz, South Baja California, México (1533-1914). *Gems & Gemology* 31: 88-108.
- Cariño, M. M., Alameda, A. 1998. Historia de las relaciones hombre espacio 1500-1940. Capítulo I. En: Diagnóstico Ambiental de Baja California Sur. NIPARAJA, UABCS, FUNDEA (Eds.), La Paz, BCS, México.

- Comely, C. A. 1974. Seasonal variation 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.
- Couturier, C. Y., Newkirk, G. F. 1991. Biochemical and gametogenic cycles in scallops, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791), held in suspension culture. En: Shumway, S.E., Sandifer, P.A. (Eds.), An International Compendium of Scallops Biology and Culture. World Aquac. Soc. pp. 107-117.
- Chantler, P. D. 2006. Scallop adductor muscles: structure and function. En: Shumway, S.E., Parsons, G.J. (Eds.), Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. 2a Edición, Elsevier, Holanda, pp. 229-316.
- Chávez-Villalba, J. 2001. Conditionnement experimental de l'huitre *Crassostrea gigas*. Tesis de Doctorado. Université de Bretagne Occidentale. Brest, Francia.
- Chávez-Villalba, J., Barret, J., Mingant, C., Cochard, J. C., Le Penneec, M. 2002. Autumn conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: a new approach. Aquaculture 210: 171-186.
- Daniel, R. J. 1921. Seasonal changes in chemical composition of the mussel. Lancashire Sea Fish. Lab. Int. Rep. 1-205.
- Daniel, R. J. 1923. Seasonal changes in chemical composition of the mussel (*Mytilus edulis*). Trans. Liverpool Biol. Soc. 37: 85-106.

- Del Rio-Portilla, A. D., Re-Araujo, A. D., Voltolina, D. 1992. Growth of the pearl oyster *Pteria sterna* under different thermic and feeding conditionions. Mar. Ecol. 89: 221-227.
- De la Parra, A. M., García, O., Juan, F. S. 2005. Seasonal variations on the biochemical composition and lipid classes of the gonadal and storage tissues of *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1794) in relation to the gametogenic cycle. J. Shellfish Res. 24: 457-467.
- Desai, K., Hirani, G., Nimavat, D. 1979. Studies on the pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould): Seasonal biochemical changes. Ind. J. Mar. Sci. 8: 49-50 (com. breve).
- Deslous-Paoli, J. M., Heral, M. 1980. Caloric values of *Crassostrea gigas* Thunberg oysters: Direct and biochemical estimation. Int. Counc. Explor. Sea, Copnague, Dinamarca, 6 octubre 1980.
- De Zwaan, A., Mathieu, M., 1992. Cellular biochemistry and endocrinology. En: Gosling, E. (Ed.), The Mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture. Elsevier, Nueva Cork, pp. 223–307.
- Diario Oficial de la Federación 1939. Decreto de veda permanente sobre la pesca de ostras perleras. Gobierno Federal, México, 2 pp.
- Diario Oficial de la Federación 1994. Lista de especies terrestres y acuáticas en las categorías de: peligro de extinción, amenazadas, raras y bajo protección especial. Gobierno Federal, México, 2 pp.

- Djawdan, M., Sugiyama, T. T., Schlaeger, L. K., Bradley, T. J., Rose, M. R. 1996. Metabolic aspects of the trade-off between fecundity and longevity in *Drosophila melanogaster*. *Physiol. Zool.* 69:1176-1195.
- Duinker, A. 2002. Processes related to reproduction in great scallops (*Pecten maximus* L.) from Western Norway. Tesis Doctoral, Univ. of Bergen, Noruega.
- Encomio, V. G.; Stickler, S., Chu, F. L. 2000. Reserves in *Perkinsus marinus* infected and uninfected oysters. *J. Shellfish Res.* Vol. 19: 662.
- Epp, J., Bricelj, V. M. Malouf, R. E. 1988. Seasonal partitioning and utilization of energy reserves in two age classes of the bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121: 113-136.
- Fassler, R. C. 1991. Farming jewels: the aquaculture of pearls. *Aquac. Mag.* (Sep/Oct): 34-52.
- Fassler, R. C. 1995. Farming jewels: new development in pearl farming. *World Aquac.* 26: 5-10.
- Félix-Pico, E. F., Avilés-Quevedo, A., Mazón-Suástegui, M. 1977. Informe final del programa de moluscos en Bahía de La Paz. Dirección de Acuicultura, Departamento de Pesca, La Paz, Baja California Sur, México, 114 pp.
- Gabbott, P. A. 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. En: Barnes, H. (Ed.), *Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp.* Aberdeen University Press, Escocia, pp. 191-211.

- Gabbott, P. A. 1976. Energy metabolism. En: Bayne, B.L. (Ed.), *Marine Mussels: Their Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 293-355.
- Gabbott, P. A. 1983. Development and seasonal metabolic activities in marine molluscs. En: Hochachka, P.W. (Ed.), *The Mollusca, Vol. 2, Environmental Biochemistry and Physiology*. Academic Press, NuevaYork, pp. 165-217.
- Gabbott, P., Peek, K. 1991. Cellular biochemistry of the mantle tissue of the mussel *Mytilus edulis* L. *Aquaculture* 94: 165-176.
- Gangnery. 1997. Étude in situ et expérimentale de léffort de reproduction chez l'huitre perlière *Pinctada margaritifera*. Mémoire École Supérieure d'Ingenieurs et de Techniciens pour l'Agriculture. Polinesia Francesa, Francia, 88 pp.
- Gaytán-Mondragón, I., Cáceres-Martínez, C., Tobías-Sánchez, M. 1993; Growth of the pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* in different culture structures at La Paz Bay, Baja California Sur, México. *J. World Aqua. Soc.* 24: 541-546.
- Giese, A. C., Pearse, J. S. 1974. Introduction: general principles. En: Gease, A.C., Pearse, J.S. (Eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates, Vol. 1*. Academic Press, Nueva York, pp. 1-49.
- Giese A. C., Pearse, J. S. 1979. Molluscs: Pelecypods and lesser classes. En: Gease, A.C., and Pearse, J.S. (Eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. 5*. Academic Press, Nueva York, pp. 112-292.

- Gómez-Robles E., Rodríguez-Jaramillo, M. C., Saucedo P. E. 2005. Digital image analysis of lipid and protein histochemical markers for measuring oocyte development and quality in pearl oyster *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). *J. Shellfish Res.* 24: 1197-1202.
- Haws, M. 2002. The basics of pearl farming: A Layma's Manual. Center of Tropical and Subtropical Aquaculture. Hawaii, Estados Unidos. Publicación Especial, 127 pp.
- Heral, M., Deslous-Paoli, J. M. 1983. Energetic value of the tissue of the oyster *Crassostrea gigas* estimated by microcalorimetric measures and by biochemical evaluation. *Acta Oceanol. Paris* 6: 193-199.
- Hernández-Díaz, A., Bückle-Ramírez, L. 1996. Ciclo gonádico de *Pteria sterna* (Gould, 1852) (Mollusca: Bivalvia) en Baja California, México. *Cienc. Mar.* 22: 495-509.
- Hernández-Olalde, L., García-Domínguez, F., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P. 2007. Reproductive cycle of the Pearl oyster *Pteria sterna* (Pteriidae) in the Ojo de Liebre lagoon, B.C.S., Mexico. *J. Shellfish Res.* (en prensa).
- Hirshfield, M. H. 1980. An experimental analysis of reproductive effort and cost in Japanese Medaka *Oryzias latipes*. *Ecology* 61: 282-292.
- Honkoop, P. J. 2003. Physiological costs of reproduction in the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata*. *Oecologia.* 135: 176-183.

- Hunter J. R., Leong, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. 79: 215-230.
- Jönsson, K. I., Tuomi, J. 1994. Costs of reproduction in historical perspective. Trends. Ecol. Evol. 9: 304-307.
- Kang, C-K., Park, MS., Lee, P-Y., Choi, W-J., Lee, W-C. 2000. Seasonal variations in condition, reproductive activity, and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in suspended culture in two coastal bays of Korea. J. Shellfish Res. 19: 771-778.
- Kiefert, L., McLaurin-Moreno, D., Arizmendi-Castillo, E., Hänni, H. A., Elen, S. 2004. Cultured pearls from the Gulf of California, Mexico. Gems & Gemology 40: 26-38.
- Landman, N. H., Mikkelsen, P. M., Bieler, R., Bronson, B. 2001. Pearls: A Natural History. American Museum of Natural History and The Field Museum, Nueva York, Estados Unidos.
- Lango-Reynoso, F., Chávez-Villalba, J., Cochard, J.C., Le Pennec M. 2000. Oocyte size a mean to evaluate the gametogenic development of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture 190:183-199.
- Lamghari M., Almeida M. J., Berland S. Huet, H., Laurent A., Milet C., López E. 1999. Simulation of bone narrow cells and bone formation by nacre: *in vivo* and *in vitro* studies. Bone 25: 91S-94S.
- Lodeiros, C., Rengel, J., Guderley, H. E., Nusetti, O., Himmelman, J. M. 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.
- Lowe, D. M., Moore, M. N., Bayne, B. L. 1982. Aspects of gametogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 62: 133-145.
- Lucas A. 1992. Bioenergética des animaux aquatiques. 1a Edición, Editorial Masson, Francia.
- Lubet, P. 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les mytilides et les pectinidés (Mollusques bivalves). *Rev. Trav. Inst. Peches Marit.* 23: 387-548.
- Lubet, P. 1966. Essai d'analyse expérimentale des perturbations par les ablations des ganglions nerveux chez *Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* LMK (Mollusques lamelibranches). *Ann. Endoc.* 27: 353-365.
- Lubet, P. 1981. Action de la temperatura sur le cycle de reproduction des lamelibranches. *Bull. Soc. Zool. France* 106: 283-292.
- Luna-González, A. C., Cáceres-Marínez, C., Zúñiga-Pacheco, C. López-López, S., Ceballos-Vázquez, B. P. 2000. Reproductive cycle of *Argopecten ventricosus* (Sowerby 1842) (Bivalvia: Pectinidae) in the Rada del puerto de Pichilingue, BCS, México and its relation to temperature, salinity, and quantity of available food. *J. Shellfish Res.* 19: 107-112.
- MacDonald, B. A., Thompson, R. J. 1985. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 295-303.

- MacDonald, B. A., Thompson, R. J., Bayne, B. L. 1987. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus* IV. Reproductive effort, value and cost. *Oecologia* 72: 550-556.
- Madsen, T., Shine, R. 2000. Energy versus risk: costs of reproduction in free-ranging pythons in tropical Australia. *Aust. Ecol.* 25: 670-675.
- Martínez, G. 1991. Seasonal variation in biochemical composition of three size classes of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* Lamark, 1819. *The Veliger* 34: 335-343.
- Martínez, G., Mettifogo, L. 1998. Adductor muscle and mobilization of trophic material for gametogenesis of the scallop *Argopecten purpuratus* Lamarck. *J. Shellfish Res.* 17: 113-116.
- Martínez-Quiñonez, F., Gueorguiev-Nikolov, R. 2001. Mercados de exportación para perla cultivada sudcaliforniana. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS, México.
- Mathieu, M., Lubet, P. 1992. Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves a brief review. *Inv. Rep. Dev.* 23: 123-129.
- McAnally-Salas, L., Valenzuela-Espinoza, E. 1990. Crecimiento y supervivencia de las larvas de la ostra concha nácar, *Pteria sterna*, en condiciones de laboratorio. *Cienc. Mar.* 16: 29-41.
- McLaurin-Moreno, D. 1997. Growth and mortality of pearl oysters, *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna*, at different stocking densities. En: *World*

- Aquaculture '97. Libro de Resúmenes, Seattle, Washington, Estados Unidos, Febrero 19-23, 1997.
- McLaurin-Moreno D., Arizmendi-Castillo, E., Farrell, S., Elen, S. 1998. Curso de Identificación y Evaluación de Perlas. Instituto de Estudios Superiores de Monterrey A. C. y Perlas de Guaymas, Guaymas, Sonora, México.
- Monteforte, M. 1990. Ostras perleras y perlicultura: situación actual en los principales países productores y perspectivas para México. Serie Cient. UABCS. (Núm. Esp. AMAC) 1: 13-18.
- Monteforte, M. 1991. Las perlas, leyenda y realidad: Un proyecto actual de investigación científica. *Panorama* 38: 28-35.
- Monteforte, M., Aldana, C. 1994. Spat collection, growth and survival of pearl oyster *Pteria sterna* under extensive culture conditions in Bahía de La Paz, South Baja California, México. En: Pearls '94, Libro de Resúmenes, Int. Pearl Conf. Honolulu, Hawai, Estados Unidos, Mayo 14-19, 1994. *J. Shellfish Res.* 13: 342-343.
- Monteforte, M., García-Gasca, A. 1994. Spat collection studies on pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae) in Bahía de La Paz, South Baja California, México. *Hydrobiología* 291: 21-34.
- Monteforte, M., Kappelman-Piña, E., López-Espinosa, B. 1995. Spatfall of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia:Pteriidae) in Bahía de La Paz, South Baja California, México. *Aquac. Res.* 26: 497-511.

- Monteforte, M. 1996. Cultivo de ostras perleras y perlicultura En: Estudio de potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. FAO-UABCS-CIBNOR-CICIMAR-CRIP (Eds.), La Paz, Baja California Sur, México, pp. 571-613.
- Monteforte, M. 2004. Ecología, Biología y cultivo extensivo de la Madreperla de Calafia, *Pinctada mazatlanica* (Hanley 1856), y la Concha Nácar Arcoiris, *Pteria sterna* (Gould 1852) en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis Doctoral, La Habana, Cuba.
- Monteforte, M., Bervera, H., Ramírez, J. J., Saucedo, P. E. 2005. Effect of stocking density on growth and survival of the rainbow pearl oyster *Pteria sterna* (Gould 1852) during nursery and late culture in Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Aquac. Int.* 14 13: 391-407.
- Morvan C., Ansell, A. D. 1988. Stereological methods applied to reproductive cycle of *Tapes rhomboides*. *Mar. Biol.* 97: 355-364.
- Mouriès, L. P., Almeida, M. J., Milet, C., Berland, S., López, E. 2002. Bioactivity of nacre water-soluble organic matrix from the bivalve mollusk *Pinctada maxima* in three mammalian cell types: fibroblasts, bone marrow stromal cells and osteoblasts. *Com. Biochem. Physiol. (Part B)* 132: 217-229.
- Paulet, Y. M., Boucher, J. 1991. Is reproduction mainly regulated by temperature or photoperiod in *Pecten maximus*? *Inv. Repro. Dev.* 19: 61-70.
- Pazos, A. J., Román, G., Acosta, C. P., Abad, M., Sánchez, J. L., 1997. Seasonal changes in condition and biochemical composition of the scallop *Pecten maximus* L. from suspended culture in the Ria de Arousa (Galicia, N.W.

- Spain) in relation to environmental conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 211: 169-193.
- Racotta, I. S., Ramírez, J. L., Avila, S., Ibarra, A. M. 1998. Biochemical composition of gonad and muscle in the catarina scallop, *Argopecten ventricosus*, after reproductive conditioning under two feeding systems. *Aquaculture* 163: 111-122.
- Racotta, I. S., Ramírez, J. L., Ibarra, A. M., Rodríguez-Jaramillo, C., Carreño, D., Palacios, E. 2003. Growth and gametogenesis in the lion-paw scallop *Nodipecten (Lyropecten) subnodosus*. *Aquaculture* 217: 335-349.
- Ramírez-Llodra, E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Adv. Mar. Biol.* 43: 87-170.
- Rangel-Dávalos, D. C., Chávez-Villalba, V. J. 1994. Desarrollo científico y tecnológico de la madreperla y la concha nácar. Secretaría de Pesca, Gobierno del Estado de Baja California Sur, México.
- Rezanick, D. 1992. Measuring the costs of reproduction. *Trends Ecol. Evol.* 7: 42-45.
- Robinson, R. 1992. Gonadal cycle of *Crassostrea gigas* kumamoto (Thunberg) in Yaquina Bay, Oregon and optimum conditions for broodstock oysters and larval culture. *Aquaculture* 106: 89-97.
- Robinson, W. E., Wehling, W. E., Morse, M. P., Leod, G.C. 1981. Seasonal changes in soft-body component indices and energy reserves in the Atlantic deep-sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Fish. Bull.* 79: 449-458.

- Román, G., Martínez, G., García, O., Freites, L. 2002. Reproducción. En: Maeda-Martínez, A. N. (Ed.), Los Moluscos Pectinidos de Iberoamérica: Ciencia y Auicultura. Editorial Limusa, México, pp. 27-60.
- Ropes, J. W., Murawski, S. A., Serchuk, F. M. 1984. Size, age, sexual maturity and sex ratio in ocean quahogs, *Arctica islandica* Linne, off Long Island, New York. Fish. Bull. 82: 253-266.
- Saout, C., Quéré, C. Donval, A., Paulet, Y. M., Samain, J. F. 1999. An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). Aquaculture. 172: 301-314.
- Saucedo, L. P. 1995. Crecimiento relaciones alométricas y reproducción de las ostras perleras *Pinctada mazatlanica* y *Pteria sterna* (Bivalvia:Pteriidae) bajo condiciones de repoblamiento en El Merito, Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, México.
- Saucedo, P., Monteforte, M. 1997. Breeding cycle of pearl oyster *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae) at Bahia de La Paz, Baja California Sur, México. J. Shellfish Res. 16: 103-110.
- Saucedo, L. P. 2001. Investigación aplicada al acondicionamiento gonadal y reproducción de la madreperla de Calafia, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) en el laboratorio. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México.

- Saucedo, P., Racotta, I., Villarreal, H., Monteforte, M. 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: 127-135.
- Saucedo, P.E., Southgate, P. C. 2007. *Reproduction, Development, and Growth*. En: Southgate P.C., Lucas J.S. (Eds.). *The Pearl Oyster: Biology and Culture*. Cap. 5. Elsevier Science Publishers, Australia (en prensa).
- Serrano-Guzmán, S., Salinas-Ordáz, D. 1993. Cultivo de larvas y producción de semilla de *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae) en un criadero comercial. *Rev. Inv. Cient.* 4: 81-90.
- Sastry, A. N. 1968. Relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop, *Aequipecten irradians concentricus* Say, reared in the laboratory. *Bull. Mar. Sc.* 15: 417-434.
- Sastry, A. N. 1970. Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop, *Argopecten irradians* Lamarck. *Biol. Bull.* 138: 56-65.
- Sastry, A. N., Blake, N. J. 1971. Regulation of gonad development in the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamark. *Biol. Bull.* 140: 274-282.
- Simmons, F. H., Bradley, T. J. 1997. An analysis of resource allocation in response to dietary yeast in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect. Physiol.* 43: 779-788.
- Sinervo, B., Svensson, E. 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-off and plasticity. *Oikos* 83:432-442.

- Taylor, A. C., Venn, T. J. 1979. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of the queen scallop *Chlamys opercularis*, from the Clyde Sea area. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 59: 605-621.
- Thompson, R. J. 1977. Blood chemistry, biochemical composition and the annual reproductive cycle in the giant scallop, *Placopecten magellanicus* from southeast Newfoundland. J. Fish. Res. Bd. Can. 34: 2104-2116.
- Thompson, R. J. 1979. Fecundity and reproductive effort in the blue mussel (*Mytilus edulis*), the sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*), and the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland. J. Fish. Res. Board Can. 36: 955-964.
- Thompson, R. J., Macdonald, B. A. 1991. Physiological integrations and energy partitioning. En Shumway, S. E. (Ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. 1a Edición, Elsevier, Holanda, pp. 347-376.
- Vahl, O., Sutndet, J. H. 1985. Is sperm really so cheap? En: Gray, J. S. Christiansen, M. E. (Eds.), *Marine Biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. John Wiley & Sons, Nueva York, pp. 281-285.
- Veaux, F. 2001. Étude de l'effort de reproduction de l'huitre creuse, *Crassostrea gigas*, par stéréologie. Rapport de stage de fin d'études présenté pour l'obtention du Diplôme de Technicien Supérieur de la Mer. Délivré par le Conservatoire National des Arts et Métiers. IFREMER. Brest, Francia.
- Vite-García, M. N. 2005. Variaciones estacionales en el uso de reservas energéticas entre los tejidos relacionados con la gametogenesis en las ostras perleras *Pteria sterna* (Gould, 1851) y *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856).

Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México.

Vite-García, M. N., Saucedo, P. E. 2007. Energy storage and allocation during reproduction of pearl oyster *Pteria sterna* (Gould, 1851) at Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Mar. Biol. (en prensa).

Zandee, D. I., Kluytmans, J. H., Zurburg, W. 1980. Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis. Neth. J. Sea Res. 14: 1-29.

Ziolko, M., Kozłowski, J. 1983. Evolution of body size: an optimization model. Math. Biosc. 64: 127-143.