



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**CARACTERIZACIÓN DE LA REPRODUCCIÓN
DE *Spondylus calcifer* (CARPENTER, 1857)
EN UN CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA:
BAHÍA DE LOS ÁNGELES, GOLFO DE
CALIFORNIA**

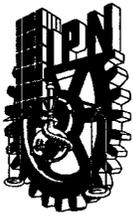
TESIS

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

PRESENTA

MARÍA DEL ROCÍO VEGA DE LA VEGA

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2012



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

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 12 del mes de Noviembre del 2012 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"CARACTERIZACIÓN DE LA REPRODUCCIÓN DE *Spondylus calcifer* (CARPENTER, 1857)
EN UN CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA: BAHÍA DE LOS ÁNGELES, GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

VEGA

Apellido paterno

DE LA VEGA

materno

MARÍA DEL ROCÍO

nombre(s)

Con registro:

B	1	0	1	3	9	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis



DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ
Directora de Tesis



M.C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE
2º. Director de Tesis



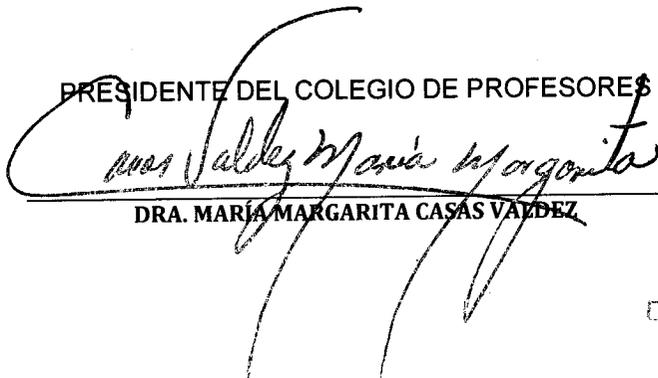
DR. OSCAR EFRAÍN HOLGUÍN QUIÑONES



DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ



DR. LEONARDO ANDRÉS ARTUÁ CÁRDENAS

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



IPN
CICIMAR
DIRECCION



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 22 del mes Noviembre del año 2012
el (la) que suscribe BIÓL. MARÍA DEL ROCÍO VEGA DE LA VEGA alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro B101394 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ y MC. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE
y cede los derechos del trabajo titulado:

"CARACTERIZACIÓN DE LA REPRODUCCIÓN DE *Spondylus calcifer* (CARPENTER, 1857)

EN UN CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA: BAHÍA DE LOS ÁNGELES, GOLFO DE CALIFORNIA"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: rvdv7@hotmail.com - bceballo@ipn.mx - golfocal@yahoo.com.mx

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

BIÓL. MARÍA DEL ROCÍO VEGA DE LA VEGA

nombre y firma

A mis padres

María del Rocío de la Vega Ramírez y Bacilio Vega Paredes

Y mi hermano

Miguel Ángel Vega de la Vega

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por el apoyo económico brindado. Al proyecto SEMARNAT-CONACyT-108230, a PRONATURA y a los pescadores de Bahía de los Ángeles, B.C.

A mis directores de tesis: Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez y M en C. Marcial Trinidad Villalejo Fuerte, por darme su confianza y aceptarme como estudiante para trabajar bajo su dirección. A mi comité evaluador: Dr. Marcial Arellano Martínez, Dr. Andrés Abitia Cárdenas, Dr. Oscar Efraín Holguín Quiñones y al M. en C. Felipe Neri Melo Barrera por sus correcciones y sugerencias para mejorar este trabajo.

Al Dr. Rodolfo Ramírez Sevilla por su asesoría en los análisis estadísticos, por sus consejos y por siempre brindarme su ayuda incondicional.

Al técnico Alma Rosa Rivera Camacho por su ayuda y enseñanzas en el trabajo de laboratorio

Al C.P. Humberto Ceseña Amador y Cesar Servando Casas Núñez, por su interés en los alumnos y su eficiencia en trámites administrativos y a María Magdalena Mendoza por su ayuda en todos los trámites referentes a las becas.

A toda mi familia, en especial a mis padres y hermano, que han confiado en mí en todo momento y me han apoyado en todas mis decisiones ¡Los quiero mucho!

A mis amigas de México: Ceydi y Mariana, por su interés y estar al pendiente de mi trabajo. A mis amigos de la Universidad: Karina, Sofía, Celene, Sandra, que a pesar de los diferentes rumbos que hemos tomado, no han dejado de estar conmigo y apoyarme. A mis compañeros y amigos de la Maestría: Mónica, Fabián, Eduardo, † Iván (q.e.p.d.), Joao, Marcela, Jatziry, Andrés, Lavinia, Gladys y Armando (Shaggy), porque gracias a su apoyo, ayuda y su amistad incondicional, hicieron esta experiencia más fácil e inolvidable.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	1
LISTA DE TABLAS.....	3
GLOSARIO.....	4
RESUMEN	7
ABSTRACT	8
1.-INTRODUCCIÓN	9
2.- ANTECEDENTES.....	11
2.1.- SISTEMÁTICA DE <i>S.calcifer</i>	11
2.2.- DISTRIBUCIÓN Y HÁBITOS	13
2.3.- CICLO DE VIDA.....	14
2.4.- REPRODUCCIÓN.....	14
2.5.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS ENERGÉTICAS.....	17
2.6.- TALLA DE RECLUTAMIENTO A LA REPRODUCCIÓN.....	18
2.7.- PROPORCIÓN DE SEXOS	18
2.8.-BAHÍA DE LOS ÁNGELES COMO CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA.	18
3.- JUSTIFICACIÓN.....	19
4.- HIPÓTESIS	20
5.- OBJETIVO GENERAL.....	20
5.1.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
6.- MATERIALES Y MÉTODOS	21
6.1.- ÁREA DE ESTUDIO.....	21
6.2.- MUESTREO	22
6.2.1.- Organismos	22
6.2.2.- Factores ambientales	23

6.3.- ACTIVIDAD REPRODUCTIVA.....	24
6.3.1.- Proceso Histológico	24
6.3.2.- Análisis Histológico.....	24
6.3.3.- Índice gonadosomático (IGS)	25
6.3.4.- Diámetro de los ovocitos	25
6.3.5.- Talla de reclutamiento a la reproducción	25
6.3.6.- Proporción de sexos	26
6.4.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS.....	26
6.4.1.- Índices morfofisiológicos.....	27
6.5.- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	27
7.- RESULTADOS	28
7.1.- ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA	28
7.1.1.- Proporción de sexos y estructura de tallas	28
7.1.2.- Fases de desarrollo gonádico.....	29
7.1.2.1.- Hembras	30
7.1.2.2.- Machos	31
7.1.3.- Ciclo reproductivo	32
7.1.4.- Índice gonadosomático.....	34
7.1.5.- Diámetro de los ovocitos	35
7.2.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS.....	37
7.2.1.- Índices morfofisiológicos.....	37
7.2.1.1.- Índice de la glándula digestiva (IGD)	37
7.2.1.2.- Índice del músculo aductor (IMA).....	38
7.2.1.3.- Índice del manto (IM)	38
7.3- FACTORES AMBIENTALES.....	41
7.3.1- Temperatura superficial del mar	41
7.3.2- Clorofila <i>a</i>	43
8.- DISCUSIÓN	45

8.1.- ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA	45
8.2.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS	50
9.- CONCLUSIONES	53
10.- BIBLIOGRAFÍA	54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplar de <i>S. calcifer</i> en su hábitat natural.	12
Figura 2. Localización de Bahía de Los Ángeles, B.C.....	22
Figura 3. Ejemplar de <i>S. calcifer</i> mostrando la altura de la concha y los diferentes tejidos.....	23
Figura 4. Estructura de tallas y variación de la proporción sexual (H:M).....	29
Figura 5. Corte histológico de una gónada en fase indiferenciada de <i>S.calcifer</i> . 30	
Figura 6. Fases de desarrollo ovárico de <i>S. calcifer</i>	31
Figura 7. Fases de desarrollo testicular de <i>S. calcifer</i>	32
Figura 8. Ciclo reproductivo de hembras de <i>S. calcifer</i>	33
Figura 9. Ciclo reproductivo de machos de <i>S. calcifer</i>	33
Figura 10. Variación del índice gonadosomático de <i>S. calcifer</i>	34
Figura 11. Variación del diámetro de los ovocitos de <i>S. calcifer</i> en Bahía de los Ángeles.....	35
Figura 12. Talla de reclutamiento a la reproducción de hembras y machos de <i>S. calcifer</i> en Bahía de los Ángeles, B.C., México.....	36
Figura 13. Variación temporal del índice de la glándula digestiva de <i>S. calcifer</i> .. 37	
Figura 14. Variación temporal del índice del músculo aductor de <i>S. calcifer</i>	38
Figura 15. Variación temporal del índice del manto de <i>S. calcifer</i>	39
Figura 16. Relación entre los índices gonadosomático (IGS) y del músculo aductor (IMA) de <i>S. calcifer</i>	40

Figura 17. Relación entre los índices del manto (IM) y de la glándula digestiva (IGD) de <i>S. calcifer</i>	41
Figura 18. Variación temporal de la temperatura superficial del mar en Bahía de los Ángeles, B.C. México.	42
Figura 19. Relación entre la temperatura superficial del mar en Bahía de los Ángeles y el índice del músculo aductor (IMA) de <i>S. calcifer</i>	43
Figura 20. Variación temporal de la clorofila <i>a</i> en Bahía de los Ángeles, B.C.	44
Figura 21. Relación entre la variación de clorofila <i>a</i> en Bahía de los Ángeles y el índice del manto (IM) de <i>S. calcifer</i>	45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de los modelos logísticos para estimar las tallas de reclutamiento a la reproducción en <i>S. calcifer</i>	36
---	----

GLOSARIO

Ciclo de vida: La serie de cambios en el crecimiento y el desarrollo de un organismo desde su comienzo como una forma de vida independiente a su estado maduro en el cual se produce descendencia.

Ciclo gametogénico o gonádico: Evento repetitivo que ocurre dentro de las gónadas en el cual se da la formación de los gametos (ovocitos y espermatozoides) (Lender *et al.*, 1982).

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

Clorofila "a": Pigmento común en todos los organismos que realizan la función fotosintética. Su concentración se utiliza como un estimador de la biomasa fitoplanctónica presente en los sistemas.

Desove: Expulsión de los gametos por el organismo.

Espermátida: Célula haploide formada por división de un espermatocito secundario en el testículo que da lugar a un espermatozoide

Espermatocito: Célula sexual masculina en desarrollo que se diferencia durante la espermatogénesis.

Espermatozoides: Células reproductoras masculinas haploides y maduras, que han pasado por una serie de modificaciones que la hacen viable para alcanzar y perforar la membrana del óvulo (Ville, 1981).

Estrategia reproductiva: Es un complejo de tácticas reproductivas determinadas por el genotipo (Wootton, 1984).

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

Folículo: En bivalvos, estructura compuesta de tejido conectivo que contiene a las células germinales, las cuales a medida que maduran forman los gametos femeninos y masculinos.

Gametogénesis: Proceso que tiene como resultado la formación de gametos se inicia con células germinales (ovogonias y espermatogonias) (Parker, 1991).

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

Glándula digestiva. Órgano del aparato digestivo que se encarga de la síntesis y secreción de enzimas, absorción, almacenamiento de reservas lipídicas y excreción de los residuos de la alimentación.

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

Gonocóricos o dioicos: Organismo que posee un solo aparato reproductor (masculino o femenino).

Índice gonadosomático: Método cuantitativo para estimar la actividad reproductiva de los organismos. Se establece como la razón del peso húmedo de la gónada con respecto al peso húmedo sin concha.

Índice morfofisiológico: Se establece como la razón del peso húmedo del tejido con respecto al peso húmedo sin concha.

Ovocito: Célula sexual femenina en desarrollo que se diferencia durante la ovogénesis. El tamaño del ovocito aumenta conforme va madurando debido a la acumulación de sustancias de reservas energéticas (Lender *et al.*, 1982).

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

Patrón reproductivo: Es la frecuencia con que se presenta el evento reproductivo en una población, pudiendo ocurrir rítmicamente o esporádicamente durante parte o todo el año.

Proporción sexual: La relación de hembras y machos en un grupo de organismos.

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

Talla de maduración: Talla en la cual los individuos de un sexo se consideran maduros para la reproducción.

Talla de primera reproducción: Talla en la cual el 50% de los organismos de una población, han alcanzado la talla de maduración.

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

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

RESUMEN

Spondylus calcifer comúnmente llamada "Almeja burra", es una especie atractiva para la pesca comercial, pero en México se encuentra bajo protección especial (NOM-059-ECOL-2010). A pesar de su importancia es poco lo que se sabe acerca de la biología de esta especie. El conocimiento de los ciclos reproductivos de las poblaciones es fundamental para el desarrollo de programas de manejo sustentable. La reproducción de bivalvos marinos está regulada por las condiciones ambientales y Bahía de Los Ángeles se considera un centro de actividad biológica, ya que presenta una alta disponibilidad de alimento, por lo que la estrategia reproductiva de esa población puede ser diferente a la que se presenta en otras zonas del Golfo de California donde ha sido estudiada. En este estudio (junio 2010 a mayo 2011) se caracterizó el ciclo reproductivo de *S. calcifer*, en Bahía de Los Ángeles B.C., México y se determinó indirectamente su relación con el ciclo de almacenamiento y utilización de energía así como la influencia de variables ambientales. *S. calcifer* es una especie dioica en la cual el hermafroditismo es raro y la aparición de los gametos ocurre primero en los machos que en las hembras. El análisis histológico reveló que *S. calcifer* presentó un ciclo reproductivo estacional, con periodo de desove de septiembre a diciembre, sin embargo se evidenció que la mayor parte de la población desovó en un corto periodo (entre agosto y septiembre) cuando la temperatura superficial del mar es la más alta (28.8°C). Las tallas por sexo fueron de 9-16.4 cm AC para hembras y de 8.7-16.7 cm AC en machos, no se encontraron diferencias significativas en la estructura de tallas entre sexos. El IMA, IGD e IM mostraron una probable transferencia de reservas energéticas relacionada con la actividad reproductiva de *S. calcifer*. Se encontraron organismos maduros a partir de 11.6 cm AC para hembras y de 12.1 cm AC para machos. El patrón anual de desove de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles parece estar adaptado con la máxima disponibilidad de alimento, de tal manera que tanto las larvas como los adultos tengan acceso a suministros abundantes de alimento. El suministro de alimento parece ser responsable de iniciar el desarrollo de la gónada.

ABSTRACT

Spondylus Calcifer, commonly name "donkey thorny oyster", is an attractive species for commercial fishing, but in Mexico is under special protection (NOM-059-ECOL-2010). Despite its importance, little is known about the biology of this species. The knowledge of the reproductive cycles of populations is essential for the development of sustainable management programs. The reproduction in the marine bivalves is regulated by environmental conditions and Bahia de Los Angeles is considered a center of biological activity, because it has a high availability of food. The reproductive strategy of this population may be different from other areas of the Gulf of California where it has been studied. The reproductive cycle of *S. calcifer* in Bahia de Los Angeles BC, Mexico was characterized. The relationship of the reproductive cycle with the cycle storage, use of energy and the influence of environmental variables was determined indirectly. *S. calcifer* is a dioecious species, commonly without hermaphroditism and the appearance of gametes occurs earlier in males than in females. The histological analysis revealed that *S. calcifer* presented a seasonal reproductive cycle, with a spawning period from September to December. However, the most of the population spawned in a short period (August and September) when the sea surface temperature is the highest (28.8 °C). The lengths by sex were 9-16.4 cm of width of the shell (WS) for females and 8.7-16.7 cm WS for males. The size structure by sex showed no significant difference. The IMA, IGD and IM showed a probable transfer of energy reserves related to the reproductive activity of *S. calcifer*. The mature organisms were found from 11.6 cm WS for females and 12.1 cm WS for males. The annual spawning pattern of *S. calcifer* in Bahia de Los Angeles is apparently adapted to the maximum availability of food. Thus, both larvae and adults have access to abundant supplies of food. The food supply may be responsible for initiating the development of the gonad.

1.-INTRODUCCIÓN

Los moluscos bivalvos de la familia Spondylidae son comúnmente conocidos como "ostras espinosas", se encuentran ampliamente distribuidas en todos los océanos pero son más diversas en aguas tropicales y subtropicales (Lamprell, 1986; Lamprell & Healy 1998, 2001). Típicamente habitan aguas someras en ambientes de arrecife, aunque algunas especies han sido registradas a profundidades superiores a 550 m y otras son encontradas casi exclusivamente en sedimento de barro y arena (Healy *et al.*, 2001). Tres especies pueden ser encontradas a lo largo de las costas mexicanas: *Spondylus princeps*, *S. leucacanthus* y *S. calcifer*.

S. calcifer también llamada "almeja burra" ha sido aprovechada desde la época prehispánica, principalmente su concha para su uso ornamental y en rituales (Pillsbury, 1996; Donkin, 1998). Aunque en la actualidad su significado cultural se ha perdido, la especie sigue siendo altamente demandada por el valor estético de su concha y por el sabor y textura de su músculo aductor o "callo" (Cudney-Bueno & Rowell, 2008). A partir del inicio de su captura comercial en los años 70s, esta especie estuvo sometida a una constante presión pesquera, hasta el punto en que para la década de los 90s mostró una considerable reducción en la abundancia de sus poblaciones en la costa sureña del Golfo (Baqueiro *et al.*, 1982). Como consecuencia, hasta la actualidad en México, se encuentra sujeta a protección especial bajo los términos de la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Sin embargo, se ha considerado que las poblaciones de esta especie en el alto Golfo de California presentan densidades que pueden soportar una explotación limitada y controlada. Como consecuencia se ha establecido y concertado un "Plan de manejo regional del callo de escarlopa (*Spondylus calcifer*) en el Golfo de California" (Dirección General de Vida Silvestre, DGVS, SEMARNAT, 2005) con el fin de otorgar permisos para su extracción bajo un esquema de aprovechamiento y recuperación muy estricto. A pesar de este esfuerzo, la mayor parte de las capturas se realizan de manera ilegal ya que sólo un grupo de pescadores de la comunidad de Puerto Peñasco, Sonora cuenta con un permiso para su aprovechamiento (SEMARNAT, 2005; Castañeda-Fernández de Lara *et al.*, 2009).

En la actualidad, la especie es capturada por ocho comunidades en el norte del Golfo de California, siendo Puerto Peñasco, Puerto Lobos, Puerto Libertad, San Luis Gonzaga y Bahía de los Ángeles las que realizan la mayor parte de las capturas (Castañeda-Fernández de Lara *et al.*, 2009). La recolección de organismos la realizan buzos deportivos o comerciales cortando el músculo aductor con un cuchillo y retirando la valva superior donde quedan adheridas las partes blandas (Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez, 2002). El "callo" o músculo aductor tiene un mercado local y regional con un valor de entre \$150.00 y \$180.00 pesos/kg (Castañeda-Fernández de Lara *et al.*, 2009).

A pesar de su importancia económica y su estado amenazado es poco lo que se sabe acerca de la biología de esta especie (Cudney-Bueno & Rowell, 2008). El conocimiento de los ciclos reproductivos de las poblaciones es fundamental para la conservación y aprovechamiento de los recursos marinos, con base en eso podemos desarrollar programas de manejo sustentable (Barber & Blake, 2006). En bivalvos, el tipo de ciclo reproductivo es una respuesta al ambiente genéticamente controlada (Sastry, 1970), por lo que las especies que tienen una amplia distribución geográfica (con marcadas diferencias en gradientes físicos y biológicos), pueden mostrar variaciones en su ciclo reproductivo como una respuesta al medio ambiente local (Yee-Duarte, 2009).

En este sentido, los estudios enfocados en la reproducción de algunos bivalvos a lo largo de su distribución geográfica han mostrado resultados contrastantes en su patrón de desove. Se ha observado que las diferencias en su ciclo gametogénico están relacionadas con variaciones en la amplitud anual de la temperatura superficial del mar y las variaciones en la concentración de alimento. Asimismo, se ha señalado que pueden adoptar diferentes estrategias en relación con la producción de gametos y ciclo de almacenamiento de reservas energéticas dependiendo de la abundancia del alimento presente en la zona que habiten (Yee-Duarte, 2009). Bahía de Los Ángeles es considerada un centro de actividad biológica (BAC por sus siglas en inglés) (Lluch-Cota & Arias-Arechiga, 2000) con características ambientales muy particulares, sobre todo en la abundancia de alimento disponible, lo cual puede tener un efecto significativo en la estrategia reproductiva de la especie.

Por lo tanto, el presente estudio se caracterizó el ciclo reproductivo de *S. calcifer*, en Bahía de los Ángeles Baja California, México y se determinó indirectamente si presentaba un ciclo de almacenamiento y utilización de energía relacionado con la actividad reproductiva así como la influencia de variables ambientales. Además se describen aspectos reproductivos como talla de reclutamiento a la reproducción y proporción sexual, información que podrá ser empleada para un mejor manejo de la población.

2.- ANTECEDENTES

A nivel mundial, los trabajos sobre las especies del género *Spondylus* son escasos, los cuales constan principalmente de descripciones anatómicas y morfológicas (Dakin, 1928; Yonge, 1973). Son pocos los estudios que abordan aspectos sobre su ecología y su biología, los cuales han sido enfocados principalmente a las tres especies habitantes del continente americano (Mackensen *et al.*, 2011). Para las costas del Golfo de California se ha trabajado con *S. leucacanthus* (Villalejo-Fuerte & García-Domínguez, 1998), *S. princeps* (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2005) y *S. calcifer* (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002; Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez, 2002; Cudney-Bueno & Rowell, 2008; Soria *et al.*, 2010; Cota-Hernández, 2011), mientras que para Ecuador se ha trabajado con *S. princeps* y *S. calcifer* (Mackensen *et al.*, 2011).

2.1.- SISTEMÁTICA DE *S. calcifer*

La revisión más reciente sobre la taxonomía del género fue hecha por Skoglund y Mulliner (1996), quienes describen tres especies válidas en la Provincia Panámica: *Spondylus calcifer*, *Spondylus princeps* y *Spondylus leucacanthus*. Los juveniles de *S. calcifer* y *S. princeps* pueden ser diferenciadas por la coloración del riñón. En *S. princeps* el riñón es notablemente grande y de color negro mientras que en *S. calcifer* es de color café claro (Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez, 2002).

S. calcifer, también conocida como “almeja burra” “ostra espinosa” o “dentada” está ubicada bajo la siguiente clasificación (con Keen, 1971):

Phyllum: Mollusca

Clase: Pelecypoda

Subclase: Pteriomorphia

Orden: Pterioida

Superfamilia: Pectinacea

Familia: Spondylidae

Género: *Spondylus*

Especie: *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857)



Figura 1. Ejemplar de *S. calcifer* en su hábitat natural (Foto: R. Díaz).

Las sinonimias de *Spondylus calcifer* son: *S. limbatus* (Sowerby, 1856), *S. radula* (Reeve, 1985) y *S. smithi* (Fulton, 1915). Actualmente existe controversia sobre su nomenclatura ya que algunos autores sugieren un cambio de nombre a *Spondylus limbatus* (Coan & Valentich-Scott, 2008), sin embargo hasta que no haya una definición por parte del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica se considera correcto mantener el nombre de *S. calcifer* (Cota-Hernández, 2011).

Se distingue por una concha muy gruesa e irregularmente redondeada cambiando con el crecimiento a tosca, pesada y muy distorsionada, en algunos casos con restos de espinas cortas de color anaranjado o blanco (SEMARNAT, 2005). Las dos valvas (conchas) son de diferente tamaño y forma (Castañeda-Fernández de Lara *et al.*, 2009) El área de adhesión es grande, extendiéndose sobre gran parte de la valva inferior (derecha). La superficie restante de la valva a menudo está cubierta de excrecencias foliáceas concéntricas (SEMARNAT, 2005). La valva superior (izquierda) es más grande, generalmente con organismos (algas, esponjas) adheridos y con perforaciones hechas por gusanos, almejas taladreras, u otros animales. La superficie interna es blanco-porcelana con una banda ancha de color rojo-morado en su margen (Poutiers, 1995). Al igual que el coral, esta concha es fijadora de calcio y con el crecimiento de sus valvas calcáreo-silíceas firmemente cementadas a la roca, contribuye a la formación de arrecifes (Fabara, 2008).

S. calcifer es la que posee mayor tamaño de las tres especies de espondilidos registradas en América (Keen, 1971; Skoglund & Mulliner, 1996). Puede alcanzar una talla de 250 mm de altura de la concha (AC), sin embargo, la talla máxima registrada en el Golfo de California es de 186 mm (Soria *et al.*, 2010) y su peso total puede ser de hasta 3lb (1.36 kg) o más (Fabara, 2008). Las partes blandas alcanzan hasta 122 g del peso total y el músculo abductor o “callo”, puede alcanzar hasta el 55% del peso de las partes blandas (Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez, 2002).

2.2.- DISTRIBUCIÓN Y HÁBITOS

Se distribuye a lo largo de una gran parte del Pacífico oriental tropical desde el Golfo de California, México a Ecuador (Keen, 1971; Poutiers, 1995). Sandweiss (1992) reporta que la especie también puede colonizar brevemente la costa de Perú como resultado de aguas más cálidas durante años "El Niño". A lo largo de su distribución, se encuentra primordialmente en los arrecifes rocosos de la zona submareal hasta aproximadamente los 55 m de profundidad (Poutiers, 1995). En el alto Golfo de California predomina en arrecifes planos conocidos localmente como tepetates, mismos que se constituyen de coquina y/o granito. En

ocasiones también se llegan a encontrar organismos sueltos, adheridos a alguna concha o roca pequeña (SEMARNAT, 2005).

En condiciones naturales se alimenta de fitoplancton y detritus, por lo cual se le ubica cerca de la base de la pirámide trófica, dando al medio marino un servicio de filtrado (Fabara, 2003). Debido a su concha gruesa, los adultos tienen muy pocos depredadores (Castañeda-Fernández de Lara *et al.*, 2009)

2.3.- CICLO DE VIDA

S. calcifer es una especie gonocórica y puede alcanzar una longevidad de por lo menos 10 a 12 años (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002; Cudney-Bueno & Rowell 2008). Estos organismos expulsan sus gametos en la columna de agua y la fertilización es externa (Parnell, 2002). Las larvas nadan libremente y forman parte de la fauna planctónica donde permanecen sujetas a las corrientes durante sus primeras etapas de desarrollo por aproximadamente 15 días (bajo condiciones de laboratorio) (Soria *et al.*, 2010). La vida larvaria finaliza con el asentamiento de la “pedilarva” al sustrato, y la metamorfosis comenzando su desarrollo hacia un organismo adulto, tomando entre 2.5 y 5 años para llegar a su madurez sexual (Cudney-Bueno & Rowell, 2008; Cota-Hernández, 2011).

Es una especie con una fecundidad alta de 2.9 a 35 millones de huevos en promedio (Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez, 2002) y el número total de ovocitos producidos está positivamente relacionado con la talla de los individuos reproductores, el diámetro promedio de los ovocitos es de 56 μm (Soria *et al.*, 2010).

2.4.- REPRODUCCIÓN

Una de las bases para conocer la biología de la reproducción es la caracterización del ciclo gonádico y del reproductivo (Camacho-Mondragón, 2009). En general, los bivalvos marinos tienen ciclos reproductivos que incluyen periodos de formación de gametos, desove y fertilización. Al llegar a la etapa adulta los bivalvos presentan ciclos gonádicos de manera regular a través de su vida, en ellos se incluye un periodo de reposo en la actividad reproductiva (periodos vegetativos) seguido primeramente de periodos de activación de la gónada y diferenciación celular, continua con el crecimiento citoplasmático y la

vitelogénesis (maduración de gametos) posteriormente se produce el desove (liberación de gametos) y por último se tiene un periodo de posdesove en el que los gametos residuales son reabsorbidos (Seed, 1976; Barber & Blake, 2006). Debido a que los periodos de desove representan la culminación del proceso reproductivo proveen un enfoque conveniente para comparar ciclos reproductivos (Barber & Blake, 2006).

Para el estudio de reproducción en bivalvos el análisis histológico del tejido gonádico utilizando muestras recolectadas a intervalos regulares (el intervalo de tiempo más generalizado es de un mes) durante un año o más proporciona los medios para examinar y evaluar el desarrollo estacional de gametos de una manera definitiva (Barber & Blake, 2006). Adicionalmente, el análisis histológico ayuda a corroborar si el índice gonadosomático proporciona datos referentes al aumento del número y tamaño de los gametos, observando la relación que guarda el peso de la gónada con respecto al peso del cuerpo, en cada una de las fases de maduración en las que se encuentra el organismo (Barber & Blake, 2006).

Otra ventaja de la técnica histológica es que en adición a información cualitativa también puede ser utilizada para generar datos cuantitativos. El ciclo reproductivo es reflejado mediante el cálculo del diámetro promedio de los ovocitos, obtenido de secciones histológicas. Los ovocitos incrementan su tamaño gradualmente conforme se desarrollan, alcanzando su mayor tamaño antes del desove (Barber & Blake, 2006).

En la familia Spondylidae el ciclo reproductivo ha sido reportado para *S. calcifer* a través de técnicas histológicas, diámetro de ovocitos y el índice gonadosomático (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002; Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez, 2002; Mackensen *et al.*, 2011; Cota-Hernández, 2011) y *S. leucacanthus* (Villalejo-Fuerte & García-Domínguez, 1998) mientras que en *S. princeps* la época reproductiva fue estimada de acuerdo a la curva que describió el índice gonadosomático (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2005)

En general, los ciclos reproductivos de los invertebrados marinos, están regulados por factores endógenos, que responden a cambios en el medio ambiente, por lo cual la periodicidad con que se reproducen los organismos depende de factores ambientales tales como la latitud, temperatura del agua, salinidad, fotoperiodo y la disponibilidad de alimento, entre otros (Giese & Pearse, 1974). Como resultado de la variación de los factores mencionados se pueden

producir ciclos reproductivos anuales, semianuales, o continuos (Sastry, 1979). Se considera también que la estacionalidad de los ciclos reproductivos depende de la latitud. En aguas frías se registra una estacionalidad muy marcada, la cual disminuye en aguas templadas y llega a ser imperceptible en aguas cálidas donde hay actividad reproductiva continua (Sastry, 1979; Newell *et al.*, 1982; Barber & Blake, 2006; Román *et al.*, 2002).

Por otro lado, dentro de una población los bivalvos tienden a desarrollarse y desovar sincrónicamente. Sin embargo, existen diferencias inter e intraespecíficas con respecto a la frecuencia y el periodo de desove así como la duración de la actividad de desove (Barber & Blake, 2006). Dentro de las especies, las diferencias ambientales entre años y localidades probablemente resultan en las diferencias observadas en el éxito y reclutamiento reproductivo. Baqueiro & Aldana (2000) analizaron el ciclo reproductivo de varias especies de bivalvos de la costa occidental de México y encontraron que los patrones de desove están asociados a las condiciones microambientales de su hábitat. Se considera que la temperatura es el factor ambiental que más influye en la gametogénesis en bivalvos. Sin embargo en muchas otras especies de bivalvos se ha concluido que más que la temperatura, el alimento es el principal factor que determina la sincronización de la gametogénesis (Gosling, 2003).

A lo largo de toda su distribución *S. calcifer* exhibe diferencias latitudinales en la estacionalidad del periodo de desove relacionadas con los factores ambientales. En Agua Verde se ha reportado que presenta un ciclo estacional con un periodo de inactividad en invierno y un periodo de desove en verano (de agosto a octubre) cuando la temperatura en la zona es la más alta (Cota-Hernández, 2011). En el Parque Nacional Bahía de Loreto presentó un ciclo estacional con un periodo de desove de agosto a octubre, cuando se presenta una disponibilidad de alimento baja y la temperatura del agua alcanza un umbral de 29°C, seguido de un periodo de inactividad de noviembre a febrero cuando la disponibilidad de alimento es alta y la temperatura del agua es baja (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002). En Ayangue, Ecuador el ciclo reproductivo de *S. calcifer* es continuo aunque con un pico de reproducción de octubre a diciembre, cuando la temperatura es baja y la disponibilidad de alimento es alta y el desove no tuvo un desencadenador térmico (Mackensen *et al.*, 2011). Por otra parte, (Cudney-Bueno & Rowell 2008) estiman la temporada reproductiva a través de observaciones

macroscópicas de la gónada para la misma especie en el norte del Golfo de California, encontrando que el desove tuvo lugar de julio a agosto.

2.5.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS ENERGÉTICAS

En invertebrados marinos, la energía requerida para llevar a cabo el proceso gametogénico puede ser cubierta utilizando el alimento ingerido directamente o el almacenamiento previo de reservas en tejidos como la glándula digestiva, donde se almacenan principalmente lípidos, el manto y el músculo aductor, donde se almacenan principalmente carbohidratos en forma de glucógeno (Ansell, 1974; Gabbott, 1975; Barber & Blake, 1983; Pazos *et al.*, 1997). Las reservas energéticas son subsecuentemente utilizadas en varios grados (en conjunto con alimento disponible) para satisfacer los requerimientos energéticos de la gametogénesis (Barber & Blake, 2006).

El origen de la energía requerida para la gametogénesis puede diferir entre las especies y aún en la misma especie. Cuando el desarrollo gonádico se sustenta a partir de la energía que obtienen directamente del alimento se habla de una estrategia “oportunista” y cuando se utilizan sustancias de reserva previamente almacenadas, se conoce como “estrategia conservadora” (Bayne, 1976). Así, la diferencia en la utilización de una u otra de estas estrategias está ligada a la disponibilidad de alimento en la zona en la que se desarrollan. En este sentido, en condiciones de diferente disponibilidad de alimento, algunos bivalvos presentar una u otra estrategia dependiendo de la cantidad de alimento (Racotta *et al.*, 2003; Arellano-Martínez *et al.*, 2004; Yee-Duarte, 2009).

La relación inversa entre los índices morfofisiológicos y la actividad reproductiva se ha reportado en distintos trabajos como un indicador de almacenamiento y transferencia de reservas energéticas (Barber & Blake, 1981; Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez, 1996; Barrios-Ruiz *et al.*, 2003; Arellano-Martínez *et al.*, 2004). Para *S. calcifer* en Bahía de Loreto, se ha sugerido que se comporta como una población conservadora ya que se ha encontrado de una manera indirecta que puede presentar una movilización y utilización de reservas nutritivas de la glándula digestiva y músculo aductor para sostener el gasto energético durante la gametogénesis y el desove (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002).

2.6.- TALLA DE RECLUTAMIENTO A LA REPRODUCCIÓN

La talla de reclutamiento a la reproducción (calculada como aquella en la cual el 50% de los organismos se encuentran sexualmente maduros) sirve como parámetro en la determinación de la talla mínima de captura, esta funge como un importante regulador del esfuerzo pesquero en muchas especies (Camacho-Mondragón, 2009).

Estudios histológicos en *S. calcifer* de Bahía de Loreto, B.C.S. México, mostraron que esta especie alcanza la talla de reclutamiento a la reproducción a los 11.3 cm AC (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002). No obstante, algunos individuos aparecen sexualmente maduros a los 8.6 cm AC. Por otro lado Cota-Hernández (2011) señaló que los machos de *S. calcifer* alcanzan la madurez sexual a tallas similares que las hembras, estableció la talla de reclutamiento a la reproducción en 12.6 cm AC para los machos y 12.8 cm AC para las hembras; asimismo señaló que los machos más pequeños en madurez, desove y posdesove presentaron tallas poco mayores de 8.0 cm AC, mientras que las hembras maduras más pequeñas tuvieron tallas cercanas a 10.0 cm AC.

2.7.- PROPORCIÓN DE SEXOS

Para la almeja *S. leucacanthus* se ha encontrado significativamente más machos que hembras (19% hembras y 45.7% machos) (Villalejo-Fuerte & García-Domínguez, 1998). Mientras que para *S. calcifer* en Bahía de Loreto, B.C.S. y en la parte norte del Golfo de California se ha reportado una proporción sexual de 1H:1M (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002; Cudney-Bueno & Rowell, 2008). En contraste, se ha reportado una proporción sexual sesgada hacia los machos en Agua Verde B.C.S (1H: 1.58M) y en Ayangue, Ecuador (1.22M:1H) (Cota-Hernández, 2011; Mackensen *et al.*, 2011).

2.8.-BAHÍA DE LOS ÁNGELES COMO CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA.

En términos generales, un centro de actividad biológica (BAC por sus siglas en Inglés) es definido como una región relativamente pequeña, cuya característica más relevante es la alta productividad biológica (biomasa), que contrasta con la

de masas de agua adyacente y que trasciende dentro y hacia otros ecosistemas (Arreguin-Sánchez, 2000).

Bahía de los Ángeles es una zona considerada como BAC (Lluch-Cota & Arias-Arechiga, 2000). Se encuentra situada en la región central del Golfo de California, caracterizada por procesos oceanográficos que mantienen mezclada la columna de agua y favorecen la productividad primaria, asimismo. Las corrientes inducidas por la marea y por el viento propician un importante intercambio de agua con el Canal de Ballenas, intensificando la mezcla del agua en la bahía (Canino-Herrera, *et al.*, 1990; Muñoz-Barbosa *et al.*, 1991). Como resultado se tiene un promedio de clorofila *a* superficial de $3.1 \pm 0.3 \text{ mg m}^{-3}$ para el invierno, y de $0.8 \pm 0.2 \text{ mg m}^{-3}$ para el verano y una producción anual de carbono de entre 345 y 511 g/cm (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2001) ubicándola entre los sistemas más productivos del mundo (Delgadillo-Hinojosa, 1992). Como consecuencia, esta área presenta una alta disponibilidad de alimento para los organismos filtradores como los bivalvos.

3.- JUSTIFICACIÓN

Debido a la calidad elevada de su músculo aductor o "callo" *S. calcifer* es una especie de gran atractivo para la pesca comercial y para los buzos deportivos, sin embargo esta especie fue declarada bajo protección especial y existe poca información sobre su biología. En Bahía de los Ángeles B.C., a pesar de su alto valor comercial, no constituye una pesquería establecida, la pesca se hace a pequeña escala y se lleva a cabo fuera de control oficial. Actualmente existe un interés manifiesto por parte de las cooperativas pesqueras para abrir legítimamente la explotación comercial. La necesidad del desarrollo, control y manejo de una pesquería, hace necesaria la determinación de los aspectos reproductivos básicos de la población existente en el área.

Por lo tanto, este estudio, aportará información del ciclo reproductivo de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles B.C. ya que se considera que a partir del conocimiento de la reproducción se dan las bases biológicas para desarrollar programas de manejo sustentable, establecer épocas de veda y tallas mínimas de captura.

4.- HIPÓTESIS

En bivalvos marinos, la reproducción puede variar entre individuos de la misma especie dependiendo de las condiciones ambientales que se presenten en la zona. Bahía de Los Ángeles presenta una alta disponibilidad de alimento que impera durante todo el año. Por lo tanto se espera que esta característica tenga un efecto significativo en el ciclo reproductivo de la población modificando su duración e intensidad en comparación con otras zonas del Golfo de California donde ha sido estudiada.

5.- OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la reproducción de la almeja burra *Spondylus calcifer* en Bahía de Los Ángeles B. C., México.

5.1.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar el ciclo reproductivo de *Spondylus calcifer* a través de técnicas histológicas y establecer la temporada de desove.
- Evaluar el desarrollo de la gónada por medio de las variaciones del diámetro de ovocitos y del índice gonadosomático
- Analizar las variaciones de los índices morfofisiológicos para hacer inferencias sobre el ciclo de almacenamiento y utilización de sustancias energéticas en relación con el evento reproductivo.
- Estimar la talla de reclutamiento a la reproducción.
- Estimar la proporción de sexos
- Determinar la relación de la concentración de clorofila *a* y temperatura con las etapas del ciclo reproductivo y las variaciones de los índices morfofisiológicos.

6.- MATERIALES Y MÉTODOS

6.1.- ÁREA DE ESTUDIO

Bahía de los Ángeles está situada en el Golfo de California ($28^{\circ} 55' N$, $113^{\circ} 30' W$), en la costa oriental del estado de Baja California, frente a la Isla Ángel de la Guarda (Región de las grandes islas) (Fig.2). Es una bahía abierta hacia el Golfo de California, con amplia comunicación con el Canal de Ballenas. Las dimensiones de la bahía son de 16 km de largo por 6.4 km en su parte más ancha; tiene una profundidad media de 27 m (Durand, 1989). Las playas de arena y grava son comunes en la costa oeste y sur de la bahía mientras que, en las islas son típicos los acantilados y rampas rocosas (Barnard & Grady, 1968; Stapp & Polis, 2003).

El tipo de clima en la región de Bahía de los Ángeles es seco y cálido la mayor parte del año y pertenece al grupo de climas secos con lluvias en verano (INEGI, 1995). La temperatura del agua presenta intervalos anuales amplios, entre 15° y $17^{\circ}C$, con temperaturas mínimas en invierno de $14-15^{\circ}C$ y máximas de $30-31^{\circ}C$ en verano. La salinidad es de 35-35.5 UPS (Barnard & Grady, 1968). La concentración de nutrientes suele ser alta en el invierno y menor durante el verano (Pacheco-Ruíz & Zertuche-González, 2002). En la bahía, constantemente ocurren surgencias debidas a las fuertes corrientes de marea que imperan todo el año, esto trae como consecuencia una alta productividad, la cual varía entre 1 y 8 $mgCm^{-3}h^{-1}$ (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991). Este evento trae agua proveniente del Canal de Ballenas, donde se registran los máximos valores de nutrientes de todo el Golfo (Álvarez-Borrego *et al.*, 1978).

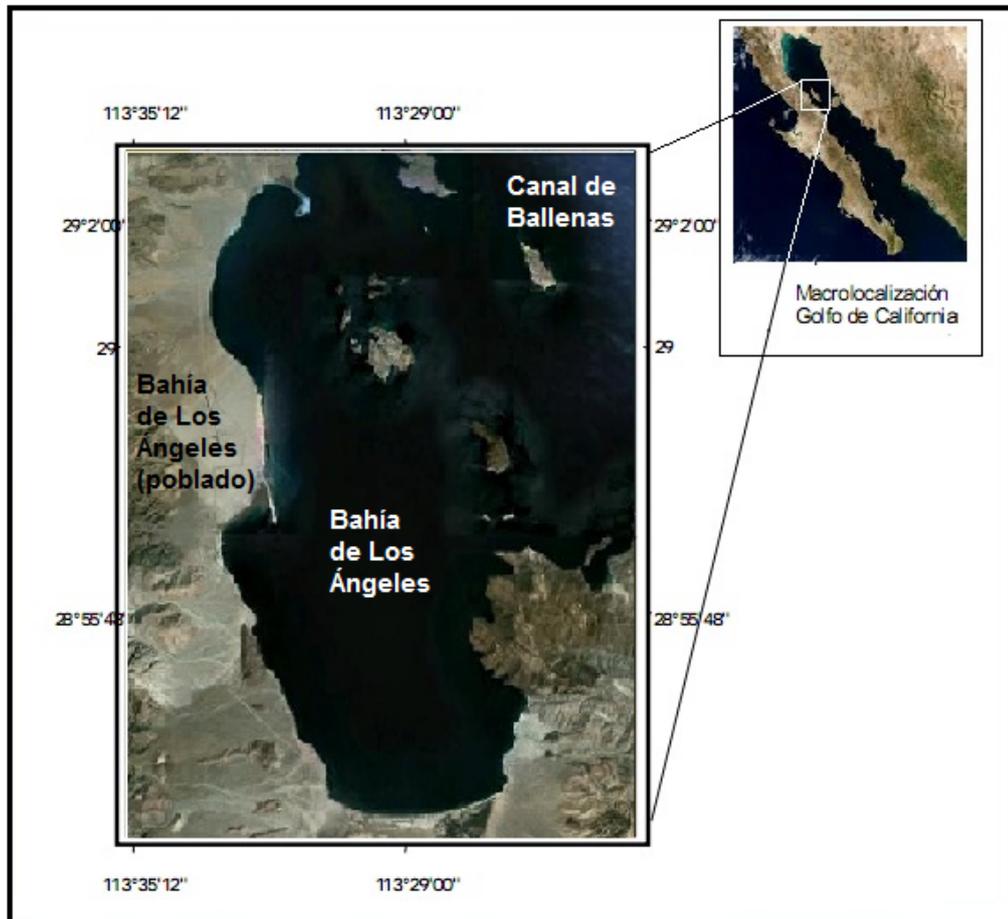


Figura 2. Localización de Bahía de Los Ángeles, B.C.

6.2.- MUESTREO

6.2.1.- Organismos

Se recolectaron entre 20 y 30 ejemplares de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles, B.C., de manera mensual, desde junio de 2010 a mayo 2011 (a excepción de febrero del 2011). Las muestras fueron obtenidas utilizando una embarcación menor (panga) y equipo de buceo semiautónomo (compresor, manguera y máscara). Los organismos fueron desprendidos de las rocas utilizando un cuchillo con hoja flexible, se cortó el músculo aductor para separar las valvas y se extrajo el ejemplar con la valva superior y la masa visceral, los cuales fueron colocados en hielo y transportados al laboratorio. De cada espécimen se registró, la altura de la concha (AC, ± 1 mm; distancia desde el umbo al margen ventral) (Fig.3) y el peso de la masa visceral (± 0.1 g). A continuación, el organismo fue fijado en formol al 10% para posteriormente realizar su disección. Se obtuvo el músculo aductor, el manto, la glándula

digestiva y la gónada y se registraron sus pesos individuales ($\pm 0.1\text{gr}$). A su vez, se cortó un trozo 1 cm^3 de la gónada, la cual se colocó en un “cassette” de plástico y se preservó en formol al 10% para el desarrollo de los análisis histológicos.

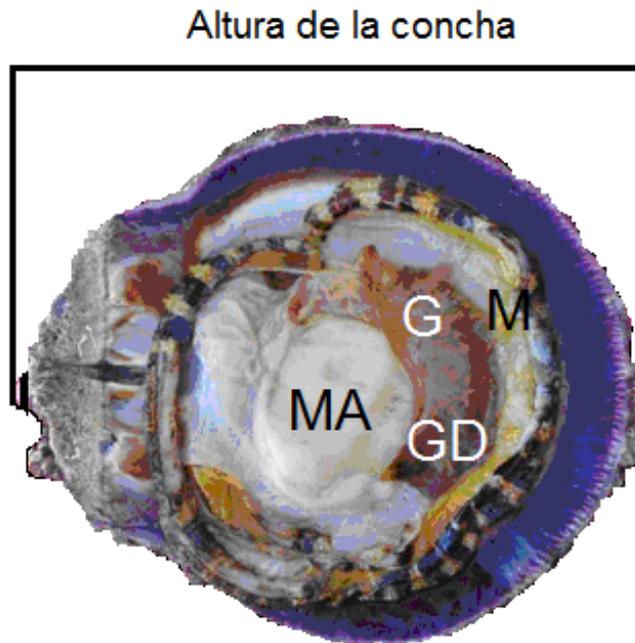


Figura 3. Ejemplar de *S. calcifer* mostrando la altura de la concha y los diferentes tejidos. MA: músculo aductor. GD: glándula digestiva, G: gónada, M: manto.

6.2.2.- Factores ambientales

La TSM ($^{\circ}\text{C}$) para el periodo de estudio se obtuvo mediante imágenes de satélite (AVHRR Pathfinder, NOAA) con una resolución de 4 km^2 (Pacheco-Ayub & Bautista-Romero, 2009) y obtenidos con el programa Optimal Interpolation Sea Surface Temperature (Ver. 2.0).

Como indicador de la cantidad de alimento disponible para los organismos filtradores, se obtuvieron datos de concentración de clorofila “a” (mgCL/m^3) a partir de imágenes satelitales mensuales del sensor MODIS Aqua (<http://modis.gsfc.nasa.gov/>) de nivel 3 (L3), con una resolución de 4 km^2 y en formato HDF (Hierarchical Data Format). Estos datos fueron extraídos y promediados mediante el programa Matlab (Ver. 7.7), suministrados por el PO.DAAC (Physical Oceanography Distributed Active Archive Center) de la NASA

(National Aeronautics and Space Administration). Ambos registros corresponden a promedios mensuales.

6.3.- ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

La actividad reproductiva se analizó de manera cualitativa mediante la aplicación de la técnica histológica a las gónadas, para describir sus características microscópicas, y de manera cuantitativa por medio de la variación temporal del índice gonadosomático (IGS) y del diámetro promedio de ovocitos. Adicionalmente, se estableció la talla de reclutamiento a la reproducción y la proporción de sexos de *S. calcifer*.

6.3.1.- Proceso Histológico

Para describir el desarrollo gonádico, las muestras de gónada se procesaron histológicamente, deshidratándolas con alcohol etílico en concentración creciente, se aclararon con Americlear y se incluyeron en parafina. Posteriormente se realizaron cortes de 3-5 μm de grosor con un micrótopo de rotación. Una vez obtenidos los cortes, se desparafinaron con un solvente no tóxico, se hidrataron y se tiñeron con hematoxilina de Harris y con una solución de eosina alcohólica al 1% como contraste, para después realizar el montaje con resina sintética (cytoseal®).

6.3.2.- Análisis Histológico

El desarrollo gonádico se determinó mediante el examen microscópico de los cortes realizados a los tejidos. En estos se identificaron y describieron las distintas fases de desarrollo gonádico con base en la escala propuesta por Villalejo-Fuerte *et al.*, (2002) para *S. leucacanthus*, en la cual se establecen cinco fases: Indiferenciado, desarrollo, maduro, desove/eyaculado y posdesove/poseyaculación. De esta manera se describió el ciclo reproductivo graficando las frecuencias relativas mensuales de las fases de desarrollo durante un ciclo anual.

6.3.3.- Índice gonadosomático (IGS)

El grado de desarrollo de la gónada se analizó mediante el cálculo del índice gonadosomático. Se consideró que los valores promedio altos indican madurez gonádica y que una disminución de los valores promedio es indicativa de inmadurez (Villalejo-Fuerte & Ceballos Vázquez, 1996). El IGS se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula (Sastry, 1970):

$$IGS = \frac{\text{Peso húmedo de la gónada (g)}}{\text{Peso húmedo de la masa visceral (g)}} * 100$$

Adicionalmente, estos valores se contrastaron con los resultados histológicos para determinar si el índice gonadosomático es un buen indicador de la época de reproducción de *S.calcifer*.

6.3.4.- Diámetro de los ovocitos

Con el fin de evaluar el desarrollo de la gónada se midió el diámetro de los ovocitos en cinco hembras elegidas al azar por cada mes. Los diámetros de los ovocitos se midieron utilizando el programa Sigma Scan Pro (Ver. 5.0) a partir de imágenes digitalizadas de las preparaciones histológicas. Se midieron solo ovocitos que presentaran el núcleo visible con el fin de asegurar que se midieron ovocitos cortados a la mitad y no subestimar o sobrestimar su tamaño. Debido a que los ovocitos no tienen una forma completamente redonda y en ocasiones es irregular, se promedió el diámetro menor y el mayor y el resultado se consideró como el diámetro del ovocito.

Se midieron por lo menos 30 ovocitos por hembra y de acuerdo al criterio de Grant & Tyler (1983), los organismos en posdesove no fueron considerados ya que presentan pocos ovocitos y extensa fagocitosis

6.3.5.- Talla de reclutamiento a la reproducción

Se estableció la talla de reclutamiento a la reproducción como aquella en la cual el 50% de los organismos están sexualmente maduros, es decir los que presenten estadios de madurez, desove/eyaculación y posdesove/poseyaculación. Se calculó la frecuencia relativa y la frecuencia relativa acumulada por intervalo de longitud (5 mm), y a partir de esta última se ajustó a

un modelo logístico, el cual se define mediante la siguiente ecuación de acuerdo con Somerton (1980):

$$P = \frac{1}{1 + e^{(a-(b*AC))}}$$

Donde:

P= Proporción acumulada de organismos maduros, desove y posdesove

AC= Altura de la concha

a, b = Parámetros del modelo

De esta manera, utilizando los parámetros del modelo obtenido se calculó la talla puntual de reclutamiento, con la siguiente fórmula:

$$AC_{50\%} = a/b$$

AC₅₀= Talla de reclutamiento a la reproducción

6.3.6.- Proporción de sexos

Se determinó el sexo de cada organismo por medio del análisis histológico de las gónadas y se registró la proporción de sexos de manera total, mensual y por intervalo de tallas, la cual se obtuvo dividiendo el número total de machos entre el número total de hembras. Se probó la proporción de sexos por medio del estadístico χ^2 para ver si existía una desviación significativa de una proporción 1H: 1M. La regla de decisión se realizó con una confianza del 95%, rechazando la hipótesis cuando el valor de χ^2 calculado fuera mayor de 3.86 (Sokal & Rohlf, 1979).

6.4.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS

El ciclo de almacenamiento y utilización de nutrientes se estimó con el análisis de índices morfofisiológicos, los cuales aunque no son definitivos, pueden ser indicadores indirectos del proceso de almacenamiento, transferencia y utilización de energía, al contrastarlos con el IGS.

6.4.1.- Índices morfofisiológicos

Se calcularon los índices morfofisiológicos del músculo aductor (IMA), glándula digestiva (IGD) y del manto (IM) de acuerdo con la siguiente fórmula general:

$$\text{índice morfofisiológico} = \frac{\text{Peso húmedo del tejido (g)}}{\text{Peso húmedo sin concha (g)}} * 100$$

Se graficaron los promedios y el error estándar por mes, las curvas resultantes se interpretaron de la siguiente manera: la disminución en los valores se consideró como una posible transferencia o utilización de reservas energéticas, mientras que el aumento en valores fue indicativo de un posible almacenamiento, de acuerdo con los criterios de Barber y Blake (2006). Para establecer la relación con la reproducción, estos índices se correlacionaron con el índice gonadosomático.

6.5.- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los datos fueron evaluados con pruebas de normalidad y homocedasticidad para proceder a la aplicación de análisis de varianza o prueba de Kruskal-Wallis (en caso de que no siguieran una distribución normal) de los índices morfofisiológicos y diámetro de los ovocitos usando como variable independiente los meses. Las diferencias entre medias ($P < 0.05$) fueron comparadas mediante pruebas de rangos múltiples de Tukey o pruebas de comparaciones múltiples no paramétricas, según el caso.

Para establecer la relación entre los factores ambientales y el periodo reproductivo de *S. calcifer* se empleó una correlación de rangos de Spearman entre el IGS y el diámetro de los ovocitos con la TSM y CI a. Adicionalmente los factores ambientales se correlacionaron con los otros índices morfofisiológicos (IM, IGD, IMA).

Asimismo, para determinar la relación entre el ciclo de almacenamiento/utilización de reservas energéticas y el proceso reproductivo de *S. calcifer* se realizaron correlaciones de Pearson o Spearman, (cuando éstos no seguían una distribución normal), entre el IGS y los otros índices morfofisiológicos

(IM, IGD, IMA). Para esto, se tomaron en cuenta solo los datos de los organismos en los que se pudo obtener el registro del peso de todos los tejidos, debido a que en la mayor parte de los meses se obtuvieron organismos con presencia de manto incompleto. Posteriormente se igualó el número de datos para todos los meses, con base al mes (julio) en el que se obtuvo el menor número de registros del peso del manto (n=4), el mes de junio tuvo que ser eliminado debido a que ninguno de los organismos en ese mes presentó manto completo.

7.- RESULTADOS

7.1.- ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

7.1.1.- Proporción de sexos y estructura de tallas

Se obtuvieron 301 organismos durante el periodo de estudio, 81 machos (27.3%) y 57 hembras (19.2%). El 53.5% (n=159) restante no se incluyeron en la estimación de la proporción sexual debido a que fueron indiferenciados. Cabe mencionar que se encontraron 4 organismos hermafroditas, uno en mayo, otro en octubre y dos en diciembre, en cuyas gónadas se observaron presencia de gametos masculinos y femeninos en etapa de desarrollo.

En total, la proporción de sexos fue de 1H:1.42M, lo cual es significativamente diferente de la proporción esperada 1:1 ($\chi^2=4.17$; $p<0.05$). Al realizar el análisis mensual, se encontró que en agosto existió una mayor presencia de hembras y en diciembre una mayor presencia de machos. Sin embargo, solo se encontró diferencia significativa en mayo, donde los machos fueron más abundantes ($\chi^2= 14.29$; $P< 0.05$; 1H: 6M). En marzo solo se tuvo el registro de un macho y ninguna hembra.

En relación a la estructura de tallas, solo fue posible obtener la altura de la concha de 156 organismos, 37 machos (23.7%) y 40 hembras (25.6%) y 79 indiferenciados (50.6%). El intervalo de tallas obtenido de junio 2010 a mayo del 2011 fue de 7.0-16.7 cm AC y el rango de talla de hembras analizadas fue de 9 cm a 16.4 cm (11.8 cm \pm 1.66 cm) y de los machos 8.7 cm a 16.7 cm (12.2 cm \pm 1.78 cm). El mayor porcentaje de organismos se presentó entre los 10.4-13.4 cm AC (73.7%). Los individuos \leq a 10.4 cm AC y \geq a los 13.9 cm Ac solo representaron el 13.5% y 12.8 % respectivamente (Fig. 4). No se encontraron

diferencias significativas en la estructura de tallas entre sexos (prueba χ^2 , $P < 0.05$).

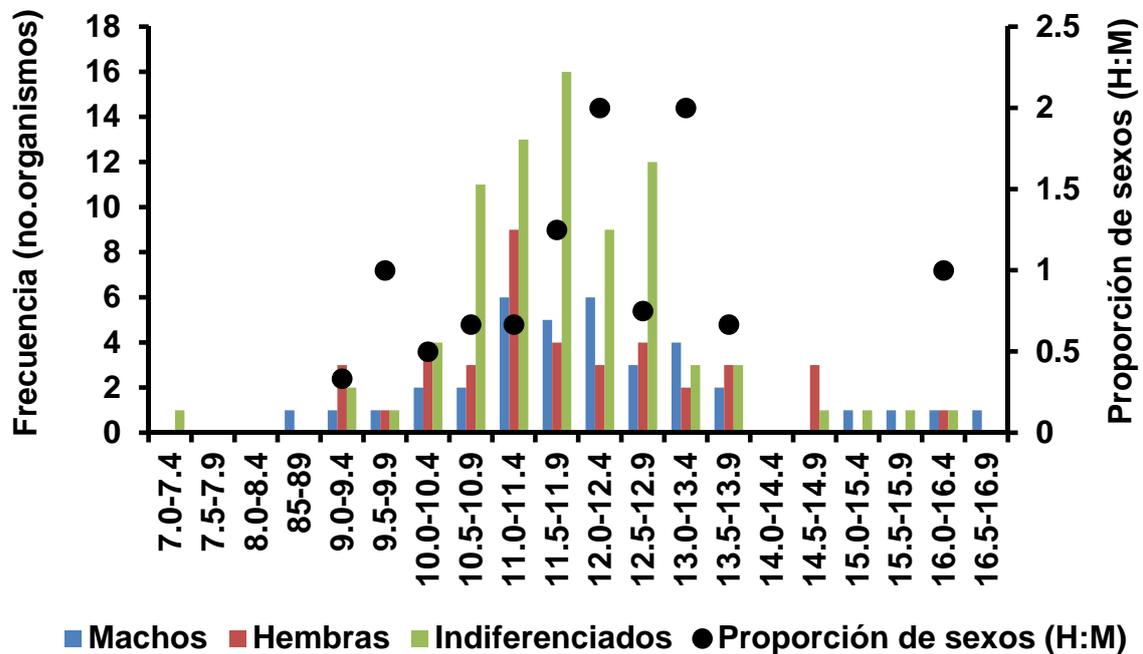


Figura 4. Estructura de tallas y variación de la proporción sexual (H:M). Los puntos indican una proporción sexual sin sesgos (1H:1M).

7.1.2.- Fases de desarrollo gonádico

Basado en la clasificación propuesta por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002) modificada para *S. calcifer* se establecieron las siguientes fases de desarrollo gonadal:

- I. **Indiferenciado.** Etapa caracterizada por una ausencia total de gametos, por lo tanto no es posible distinguir entre sexos. Se observan folículos vacíos y el tejido conjuntivo ocupa casi todo el espacio (Fig.5).

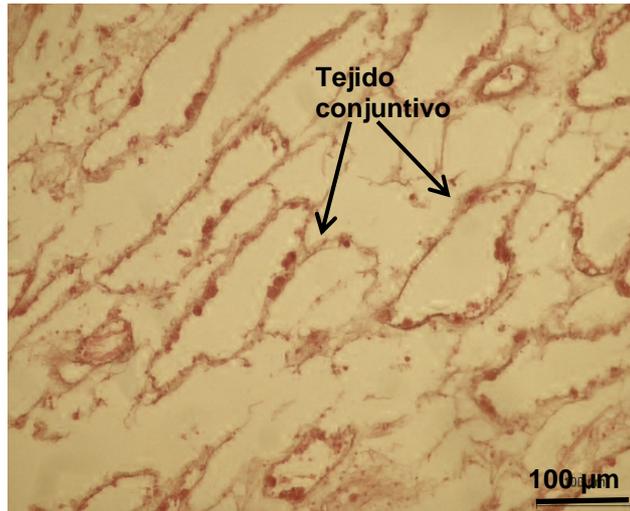


Figura 5. Corte histológico de una gónada en fase indiferenciada de *S.calcifer*. Foto a 20 x. Barra= 100 μm

7.1.2.1.- Hembras

- II. **Desarrollo.** Se pueden observar células germinales (ovogonias) y ovocitos en desarrollo adheridos a las paredes de los folículos. Los espacios entre los folículos están ocupados por tejido conjuntivo (Fig.6a).
- III. **Madurez.** Se observan folículos llenos con ovocitos maduros de forma poligonal con núcleo vesicular grande, un solo nucléolo y se aprecia como el núcleo migra al polo animal. Existen pocos espacios dentro de los folículos (Fig. 6b).
- IV. **Desove.** En esta fase los folículos se observan parcialmente vacíos y existen grandes espacios entre los ovocitos presentes debido a la expulsión de gran número de ellos a través de los conductos evacuadores. Las paredes de los folículos se encuentran rotos y hay espacios entre ellos ocupado por tejido conjuntivo (Fig. 6c).
- V. **Posdesove.** En esta etapa, los folículos están vacíos, pero se pueden observar dentro de ellos algunos ovocitos residuales. Existe abundante tejido conjuntivo, ausencia de actividad gametogénica (Fig.6d)

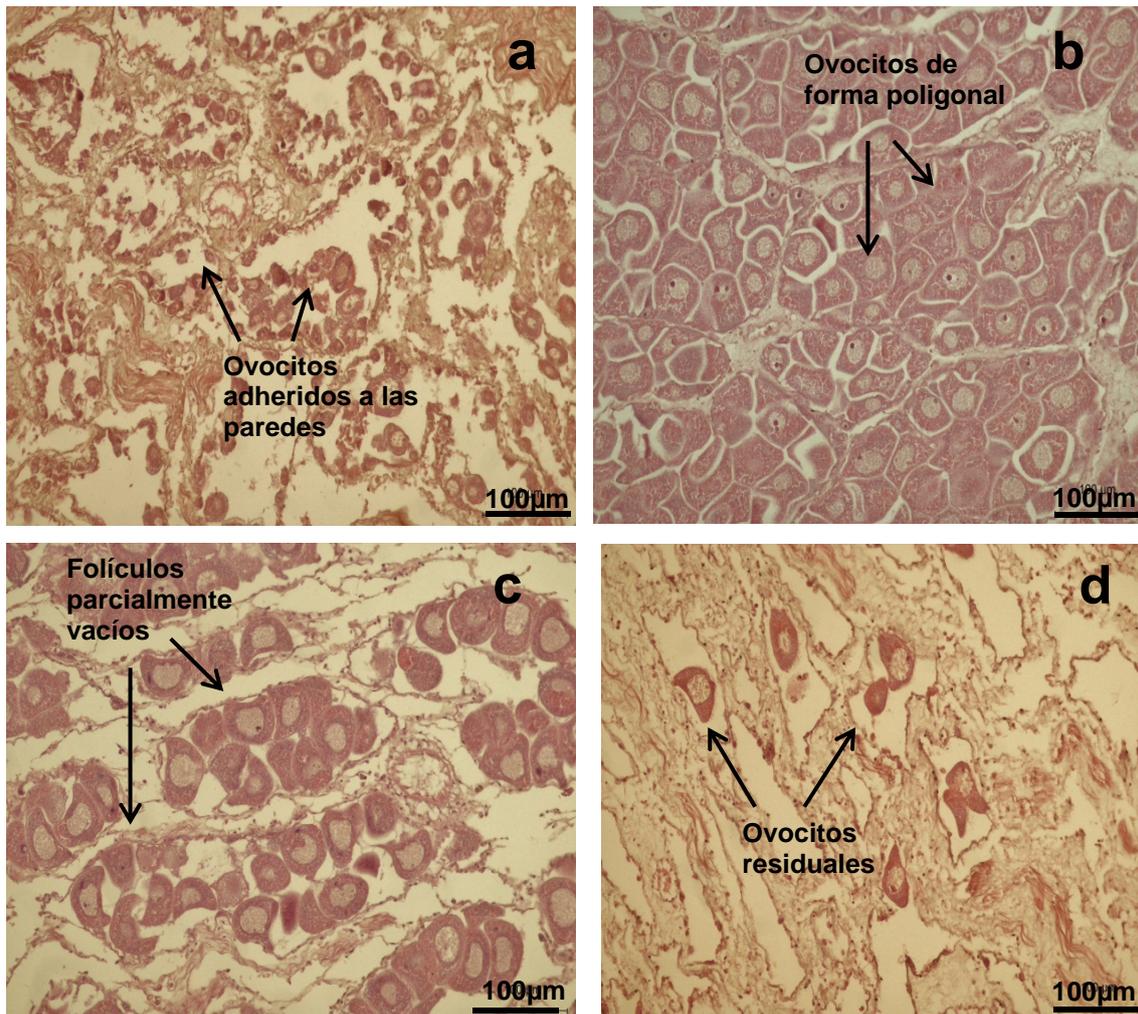


Figura 6. Fases de desarrollo ovárico de *S. calcifer*. a) desarrollo; b) maduro; c) desove; d) posdesove. Fotos a 20x. Barra=100µm

7.1.2.2.- Machos

- II. **Desarrollo.** Se observan cantidades variables de células espermatogénicas. Espermatocitos primarios y secundarios presentes en los folículos. El tejido conjuntivo comienza a disminuir entre los folículos (Fig. 7a).
- III. **Madurez.** En esta etapa los folículos se encuentran llenos de espermatozoides. Se observan espermatocitos en la periferia del folículo y las espermátidas y espermatozoides están organizados en el centro del folículo. El tejido conjuntivo está ausente (Fig.7b).

- IV. Eyacuación.** En esta fase los folículos están parcialmente vacíos, con grandes espacios dentro y una marcada disminución en la cantidad de espermatozoides. Los espermatoцитos permanecen en las paredes de los folículos. Tejido conjuntivo escaso (Fig.7c).
- V. Poseyacuación.** Se pueden observar pocos espermatozoides residuales en algunos folículos. Existe abundante tejido conjuntivo, ausencia de actividad espermatogénica (Fig. 7d)

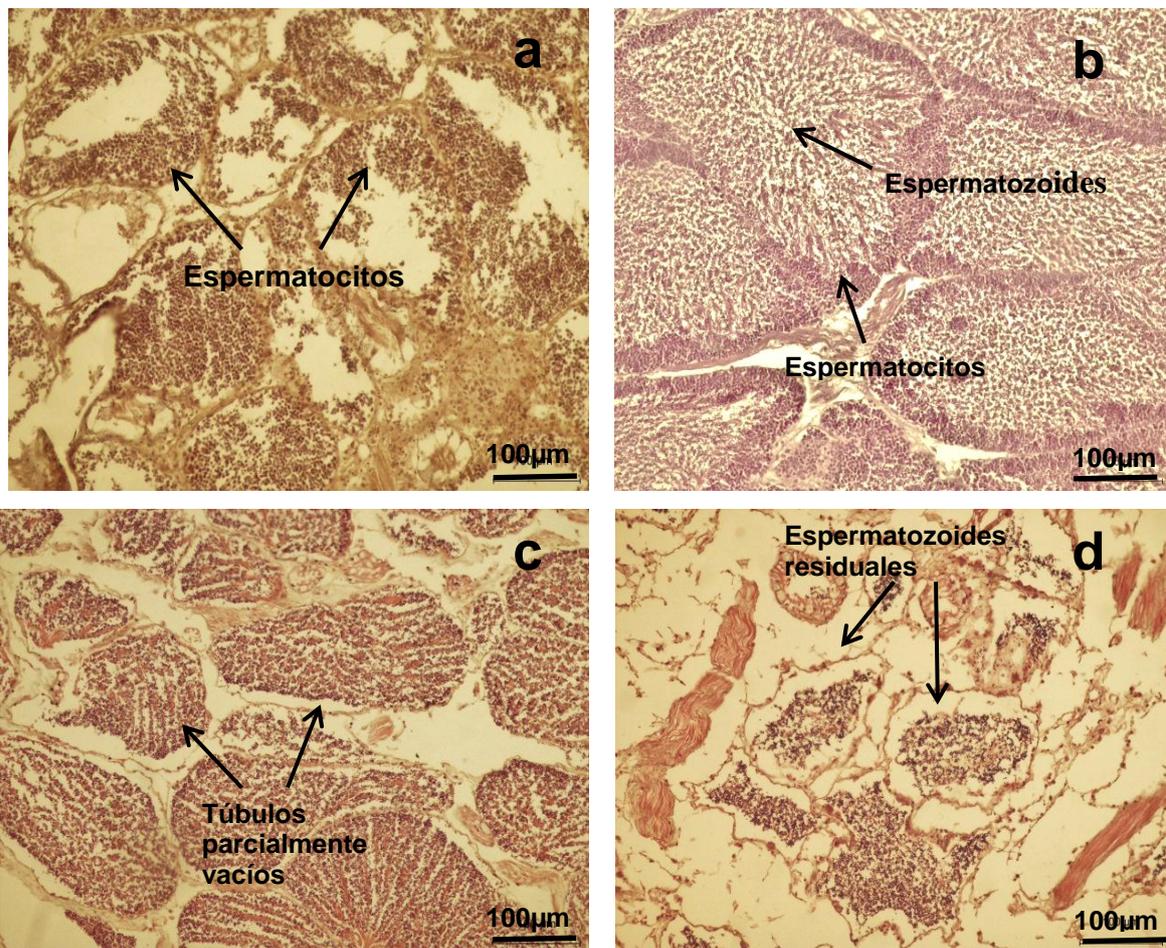


Figura 7. Fases de desarrollo testicular de *S. calcifer*. a) desarrollo; b) maduro; c) eyacuación; d) poseyacuación. Fotos a 20x Barra=100µm

7.1.3.- Ciclo reproductivo

Con base en el análisis histológico se observó que en general el ciclo reproductivo de hembras y machos es similar (Fig. 8 y 9). El desarrollo gonádico inicio a partir de enero y se intensificó en mayo (100% de organismos maduros).

La fase de madurez se presentó de junio a agosto, durante estos meses, solo se observaron organismos en esta fase. Las fases de desove/ eyaculación y posdesove/ poseyaculación se presentaron de septiembre a diciembre en baja frecuencia (<14% y <30%), respectivamente. Cabe destacar que se observó una alta frecuencia de organismos indiferenciados (>70%) durante una gran parte del ciclo (de septiembre a abril).

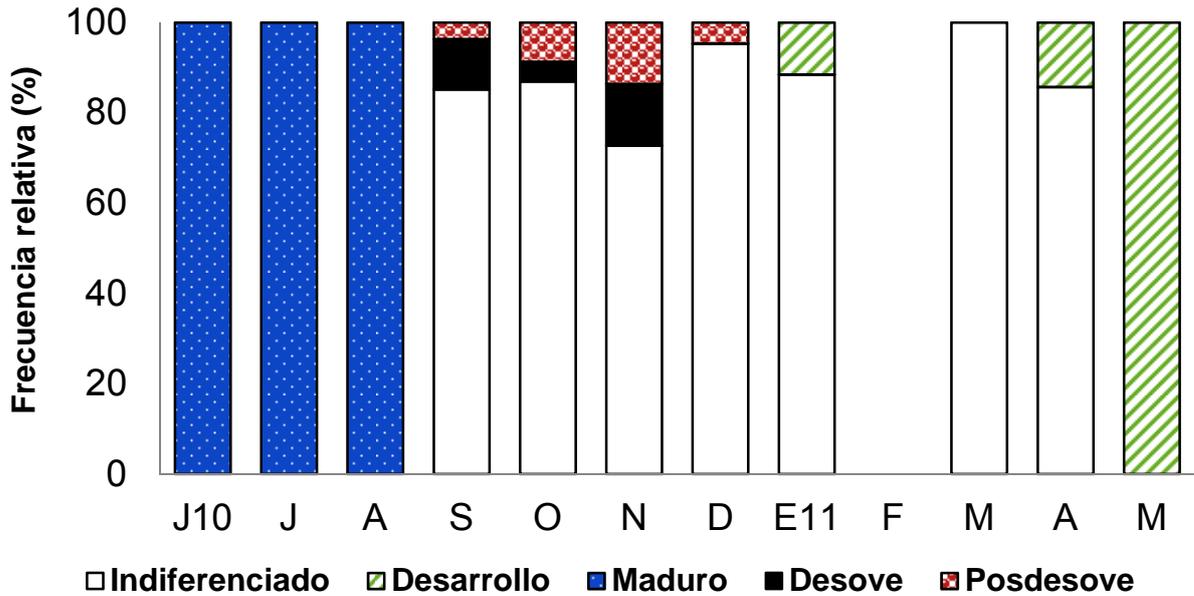


Figura 8. Ciclo reproductivo de hembras de *S. calcifer*.

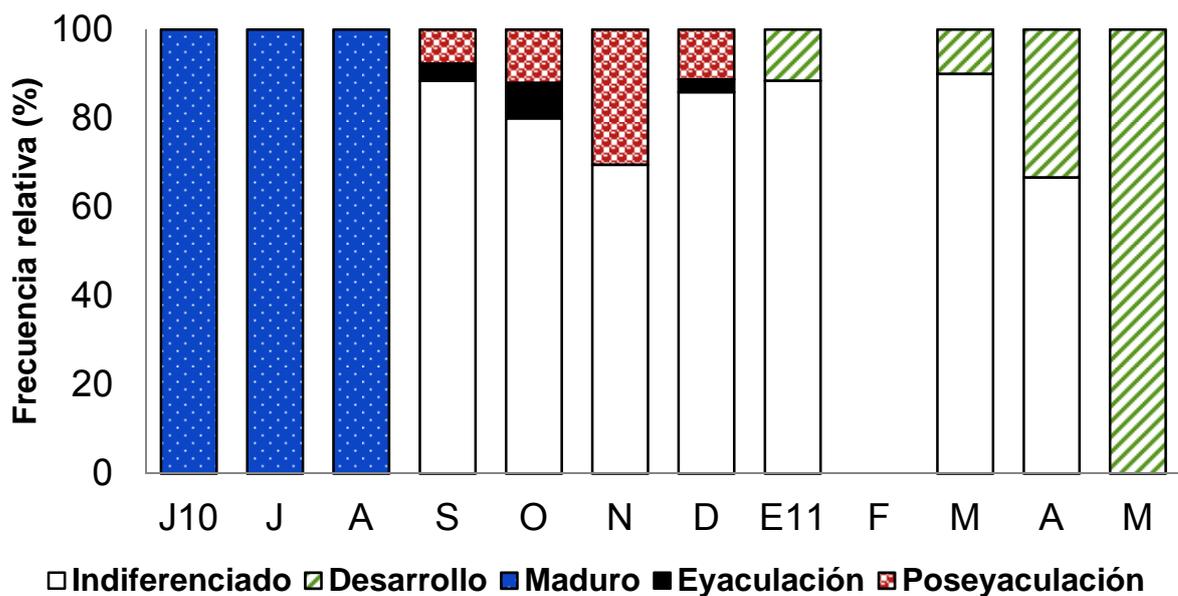


Figura 9. Ciclo reproductivo de machos de *S. calcifer*.

7.1.4.- Índice gonadosomático

Los datos del IGS no siguieron una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov= 0.388, $p < 0.01$) por lo tanto se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para comparar los valores del índice gonadosomático entre sexos. No se encontraron diferencias significativas en los valores del IGS entre hembras y machos $H(1,140) = 190.79$, $P = 0.1672$, por lo que los datos de ambos sexos se analizaron en conjunto.

En conjunto para ambos sexos la prueba mostró diferencias significativas en los valores del índice (Kruskal-Wallis; $H(10,273) = 148.45$, $P = 0.000$), mostrando una variación estacional (Prueba *post hoc* de comparaciones múltiples) bien definida. Los valores significativamente más altos se encontraron durante junio, julio y agosto (17%). Los valores significativamente más bajos se observaron de septiembre a mayo (entre 0.8 y 2.4 %) (Fig.10).

Se encontró que los meses con valores elevados del IGS coincidieron con los meses en los que se observaron los organismos en fase de madurez, mientras que la época con valores bajos coincidieron con la presencia de organismos en fase de indiferenciado, desove/ eyaculación, posdesove/ poseyaculación y desarrollo.

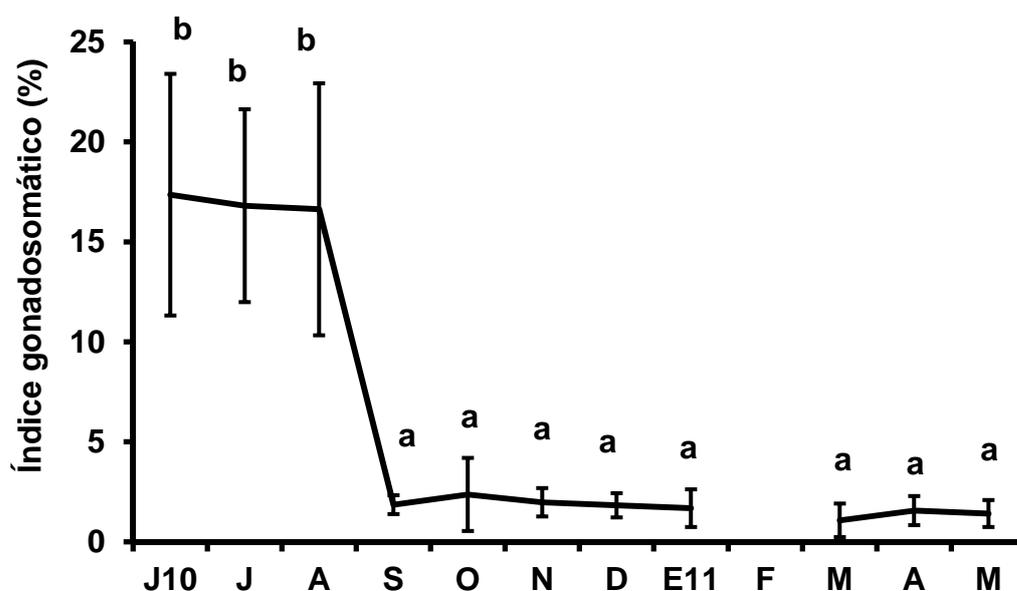


Figura 10. Variación del índice gonadosomático de *S. calcifer*. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). Las barras indican el error estándar.

7.1.5.- Diámetro de los ovocitos

Los datos del diámetro de ovocitos mostraron una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov= 0.220, $p>0.200$). El ANDEVA indicó que el diámetro de los ovocitos presentó diferencias significativas entre los meses analizados. Los valores más altos se observaron de junio a noviembre (52-54 μm). En diciembre no se hicieron mediciones debido a que no se presentaron ovarios en desarrollo, madurez ni en desove. El valor más bajo se presentó en enero (19 μm). En marzo tampoco se hicieron mediciones debido a que no hubo registros de hembras en la muestra. En abril y mayo, se presentaron valores intermedios (24-28 μm) (Fig.11).

Se observó que de junio a noviembre los diámetros de los ovocitos son de gran tamaño lo que coincide con la presencia de hembras maduras y en desove. Asimismo, los meses cuando se observaron ovocitos de tamaño pequeño e intermedio coincidieron con la frecuencia de organismos en desarrollo.

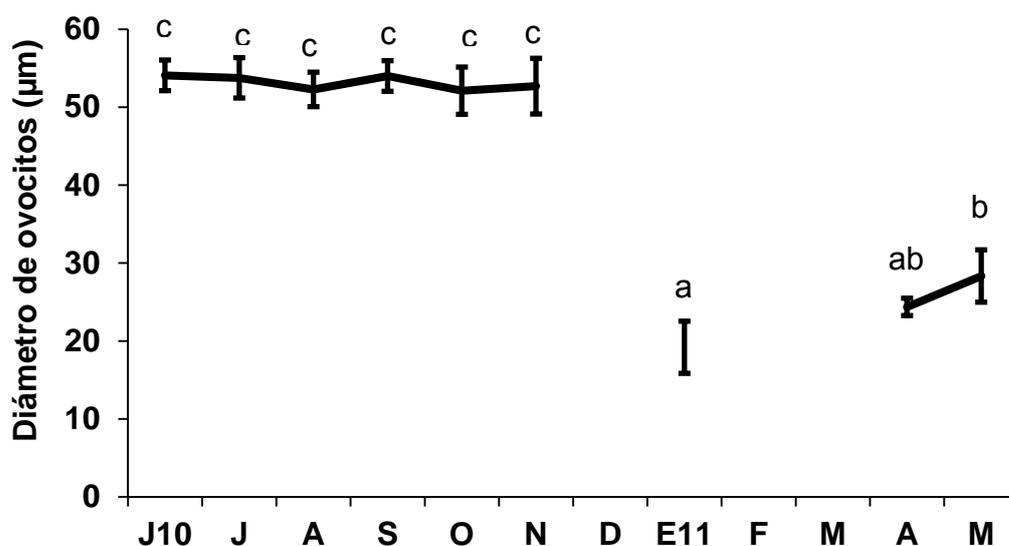


Figura 11. Variación del diámetro de los ovocitos de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$). Las barras indican el error estándar.

7.1.6- Talla de reclutamiento a la reproducción

El intervalo de altura de la concha de las almejas analizadas (hembras y machos en madurez, desove/eyaculación y posdesove/ poseyaculación) fue de 8.7 cm a 16.7 cm (media= 12 cm \pm 1.72 cm desviación estándar). La talla de

reclutamiento a la reproducción fue de $AC_{50} = 11.6$ cm en hembras y $AC_{50} = 12.1$ cm en machos (Tabla 1, Fig. 12), no se encontró una diferencia significativa entre sexos ($t_{obs} = -0.889 < t_{teo} (0.05) = 1.66$). Por otro lado, la hembra madura de menor tamaño midió 9 cm y el macho más precoz presentó una longitud de 8.7 cm. La talla de reclutamiento a la reproducción para la muestra total (hembras y machos) fue de 12 cm y se encontraron organismos reproductivamente maduros a los 8.7 cm de altura de la concha.

Tabla 1. Parámetros de los modelos logísticos para estimar las tallas de reclutamiento a la reproducción en *S. calcifer*.

	a	b	r	AC_{50} (cm)	Talla mínima de madurez (cm)
Hembras	11.2	-0.09	0.97	11.6	9
Machos	11.6	-0.09	0.98	12.1	8.7
Hembras y machos	12.0	-0.1	0.97	12	8.7

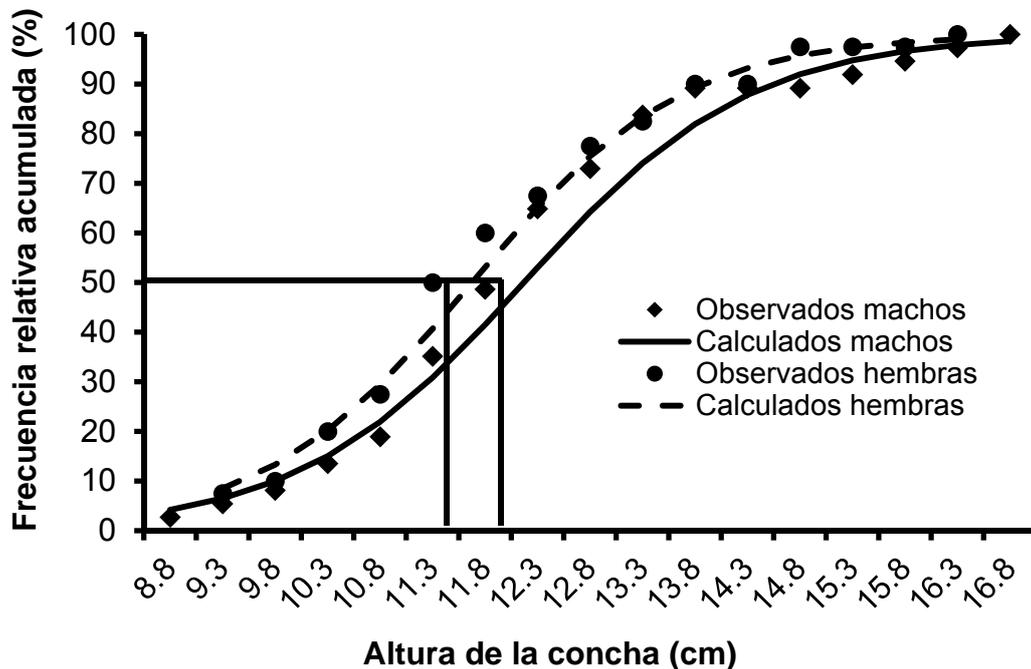


Figura 12. Talla de reclutamiento a la reproducción de hembras y machos de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles, B.C., México.

7.2.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS

7.2.1.- Índices morfofisiológicos

7.2.1.1.- Índice de la glándula digestiva (IGD)

Los datos del IGD mostraron una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov= 0.147, $p > 0.200$). La prueba de ANDEVA no mostró diferencias significativas en los valores del índice de la glándula digestiva entre hembras y machos ($F=3.51$, $P=0.067$), por lo que los datos de ambos sexos se analizaron en conjunto.

Se observaron diferencias significativas (ANDEVA, $F=9.85$, $p= 0.000$) en los valores del IGD a través del año. Los valores significativamente más bajos se presentaron en junio y julio (5%), posteriormente la tendencia fue ascendente hasta alcanzar los valores significativamente más altos en enero (9%). En los meses posteriores se observó una disminución (Fig. 13).

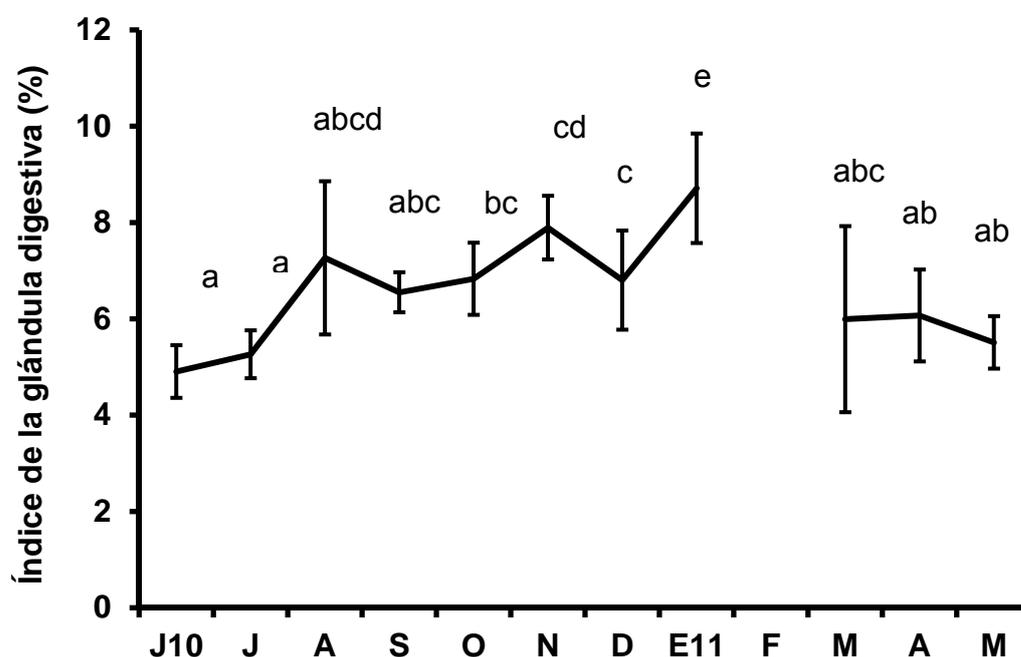


Figura 13. Variación temporal del índice de la glándula digestiva de *S. calcifer*. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). Las barras indican el error estándar

7.2.1.2.- Índice del músculo aductor (IMA)

Los datos del IMA presentaron una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov= 0.114, $p>0.200$). La prueba de ANDEVA no mostró diferencias significativas en los valores del índice del músculo aductor entre hembras y machos ($F= 0.213$, $p=0.64$), por lo que los datos de ambos sexos se analizaron en conjunto.

Se encontraron diferencias significativas entre los valores mensuales del IMA (ANDEVA, $F=21.99$, $p=0.00$). Los valores significativamente más altos se presentaron en junio (61%) disminuyendo durante los meses posteriores hasta alcanzar valores más bajos en octubre (40%). Los valores del índice comenzaron a aumentar de nuevo en los siguientes meses (Fig. 14).

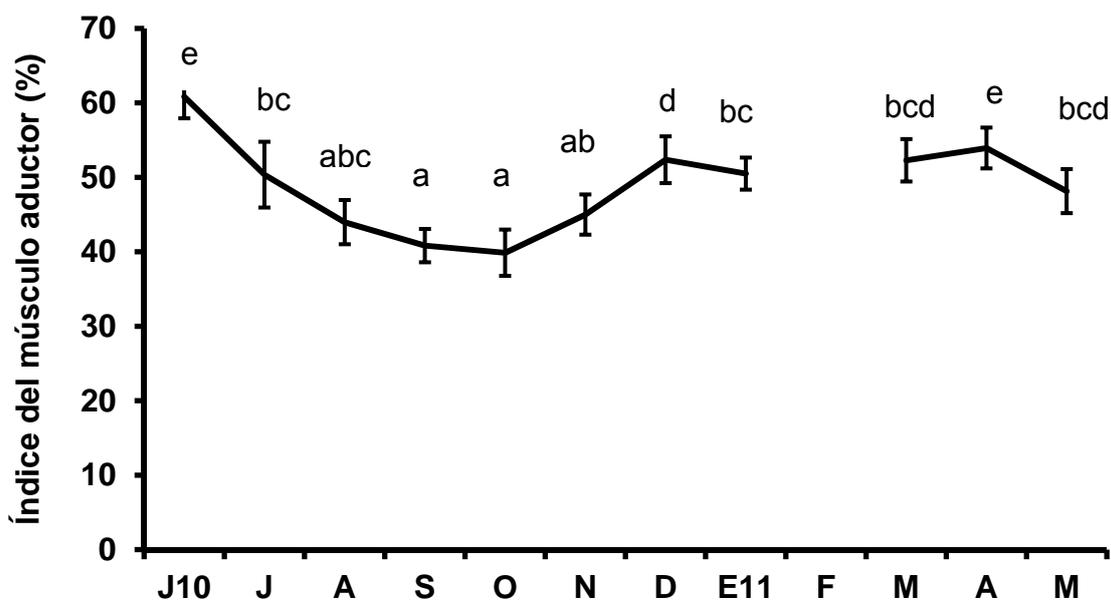


Figura 14. Variación temporal del índice del músculo aductor de *S. calcifer*. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$). Las barras indican el error estándar.

7.2.1.3.- Índice del manto (IM)

Los valores del IM (Kolmogorov-Smirnov= 0.099, $p>0.200$) mostraron una distribución normal. La prueba de ANDEVA no mostró diferencias significativas en

los valores del índice del manto entre hembras y machos ($F= 0.293$, $p=0.091$) por lo que los datos de ambos sexos se analizaron en conjunto.

La prueba de ANDEVA indicó diferencias significativas entre los valores mensuales del índice del manto ($F=8.049$, $p=0.00$) en conjunto para ambos sexos, sin embargo se observó poca variación durante el periodo de estudio. Los valores significativamente más altos se presentaron de agosto a diciembre (17-19%). A partir de enero, los valores presentaron una disminución (Fig. 15).

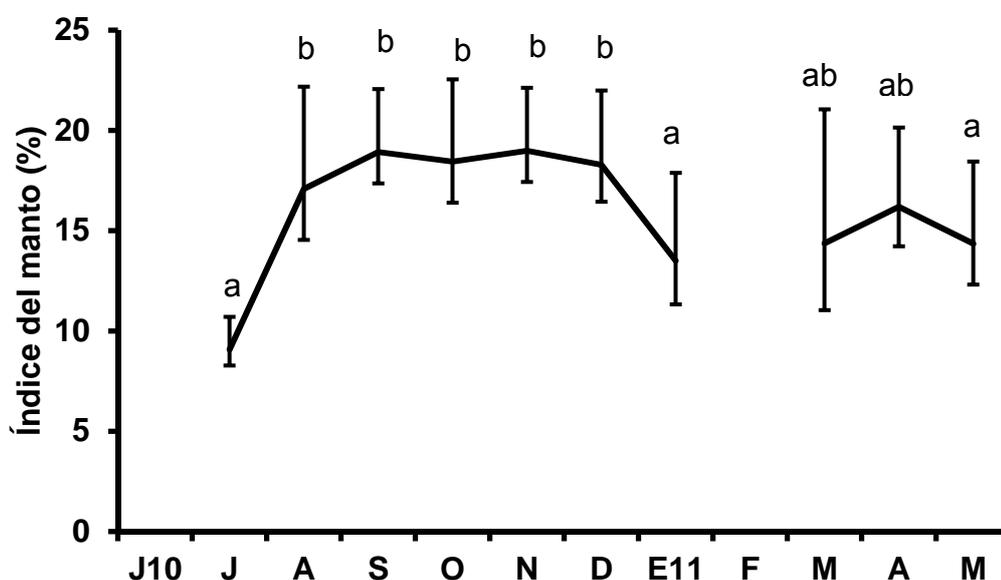


Figura 15. Variación temporal del índice del manto de *S. calcifer*. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$). Las barras indican el error estándar.

Se utilizaron correlaciones no paramétricas de Spearman, para analizar la relación entre el IGS y los otros índices (IMA, IGD, IM). Se encontró una correlación negativa significativa ($P < 0.05$) del IGS con el IMA ($r = -0.319$) pero no con el resto de los índices morfofisiológicos.

Por otra parte, se utilizaron correlaciones de Pearson para determinar la relación entre los otros índices (IMA, IGD, IM). Se encontró una correlación positiva significativa del IGD con el IM ($r= 218.578$). El IMA no presentó correlación alguna con el resto de los índices morfofisiológicos

El IMA y el IGS presentaron una relación inversa y significativa. En julio y agosto los valores del IGS fueron altos y se mantuvieron estables, mientras que los valores del IMA mostraron una disminución sostenida. Posteriormente la relación no fue inversa ya que durante septiembre y octubre se observan valores bajos del índice gonadosomático y también del IMA. A partir de noviembre los valores del IMA mostraron un aumento, mientras que los valores del IGS mostraron una disminución (Fig.16).

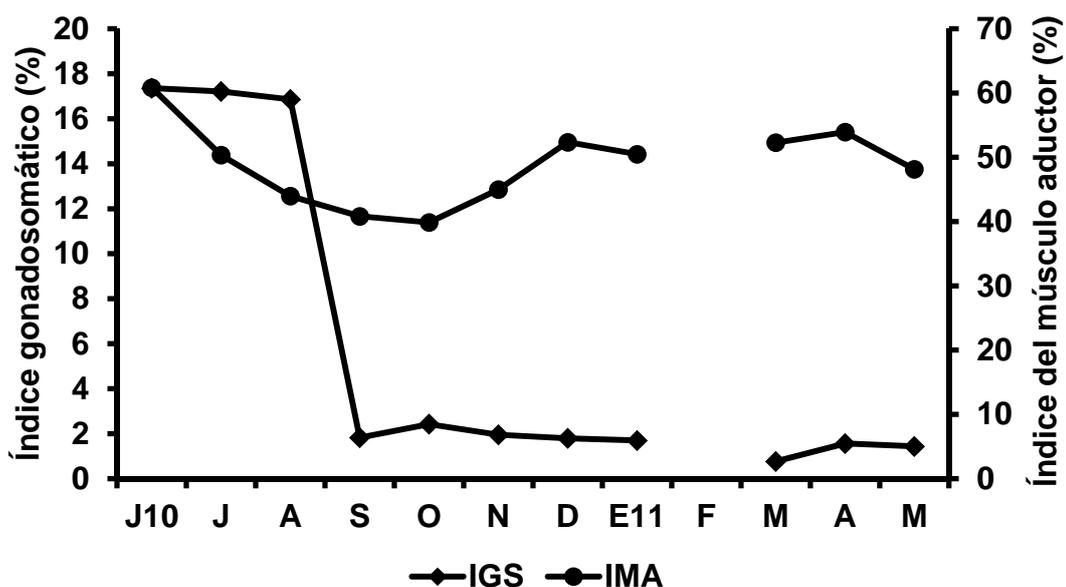


Figura 16. Relación entre los índices gonadosomático (IGS) y del músculo aductor (IMA) de *S. calcifer*.

Se observó una correlación directa y significativa entre el IGD y el IM. En junio y julio, ambos índices presentan el valor más bajo; a partir de agosto se observó un aumento sostenido para ambos índices con ligeras variaciones hasta diciembre, cuando empiezan a disminuir hasta marzo (Fig. 17).

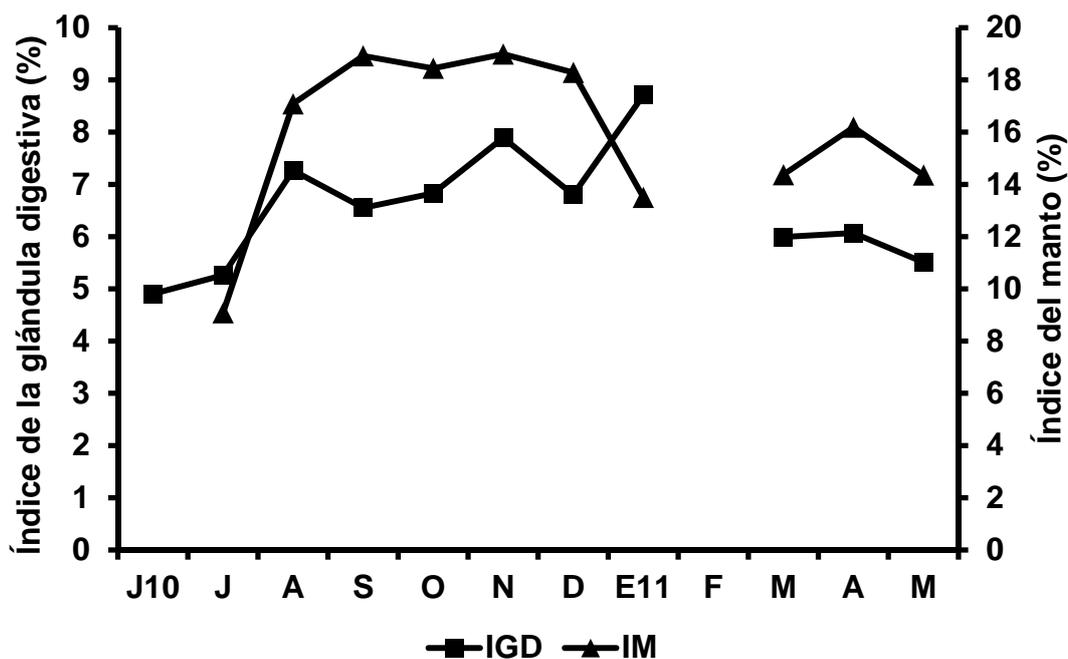


Figura 17. Relación entre los índices del manto (IM) y de la glándula digestiva (IGD) de *S. calcifer*.

7.3- FACTORES AMBIENTALES

7.3.1- Temperatura superficial del mar

La TSM varió estacionalmente (Fig.18) con un gradiente de 14°C durante todo el periodo de muestreo. La temperatura comenzó a aumentar a partir de junio y alcanzó su máximo en agosto (28.8°C), posteriormente la temperatura disminuyó gradualmente hasta los 15°C durante febrero y marzo. El análisis de correlación de rangos de Spearman mostró que la temperatura presenta una correlación significativa y positiva con el IGS ($\rho = 0.52$, $p = 0.000$) y con el diámetro de los ovocitos ($\rho = 0.60$, $p = 0.000$).

El incremento en la TSM (18.1°C en mayo a 22.5°C en junio) coincidió con los valores más altos del IGS, los cuales permanecieron altos hasta agosto. La disminución de los valores del IGS (16.6% a 1.8%) se presentó en los meses más cálidos (agosto = 28.8°C y septiembre = 28.3°C). Cuando se presentaron los valores más bajos de TSM (15°C) se encontraron los valores más bajos del diámetro de los ovocitos, cuando la temperatura aumentó de 16 a 18 °C el

diámetro de los ovocitos aumentó y alcanzaron los valores más altos cuando la temperatura en la zona fue alta entre los 22.5 y los 28.8 °C.

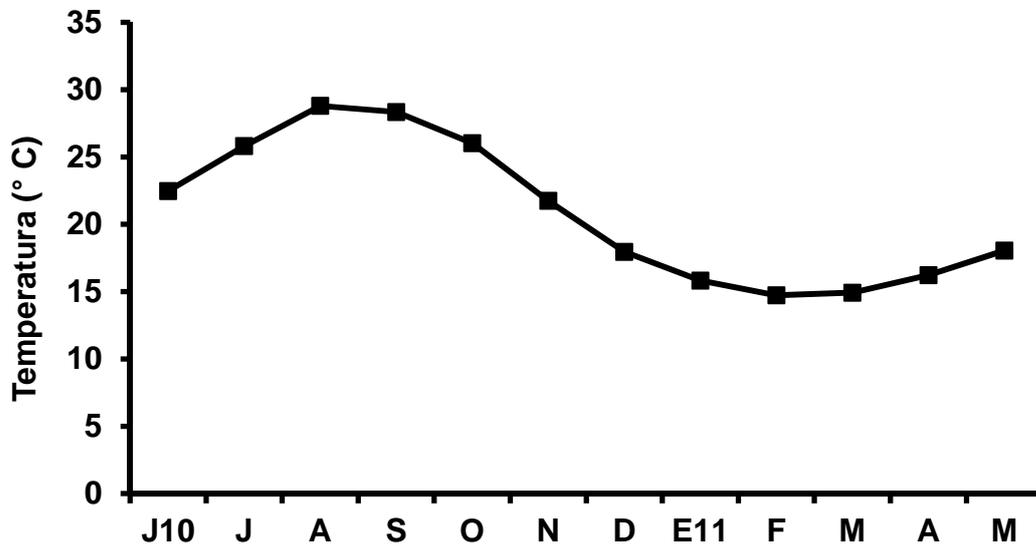


Figura 18. Variación temporal de la temperatura superficial del mar en Bahía de los Ángeles, B.C. México.

Se encontró una correlación negativa y significativa de la TSM con el IMA ($\rho = -0.56$, $p = 0.000$) pero no con el resto de los índices morfofisiológicos. En julio los valores del IMA tienden a disminuir, mientras que la temperatura presentó un aumento. En agosto la TSM alcanzó su valor más alto y uno de los valores más bajos del IMA. Posteriormente a partir de noviembre se observó que la tendencia se invierte, la temperatura comienza a disminuir y el IMA a aumentar hasta alcanzar su valor más alto en junio (60.8 %) (Fig. 19).

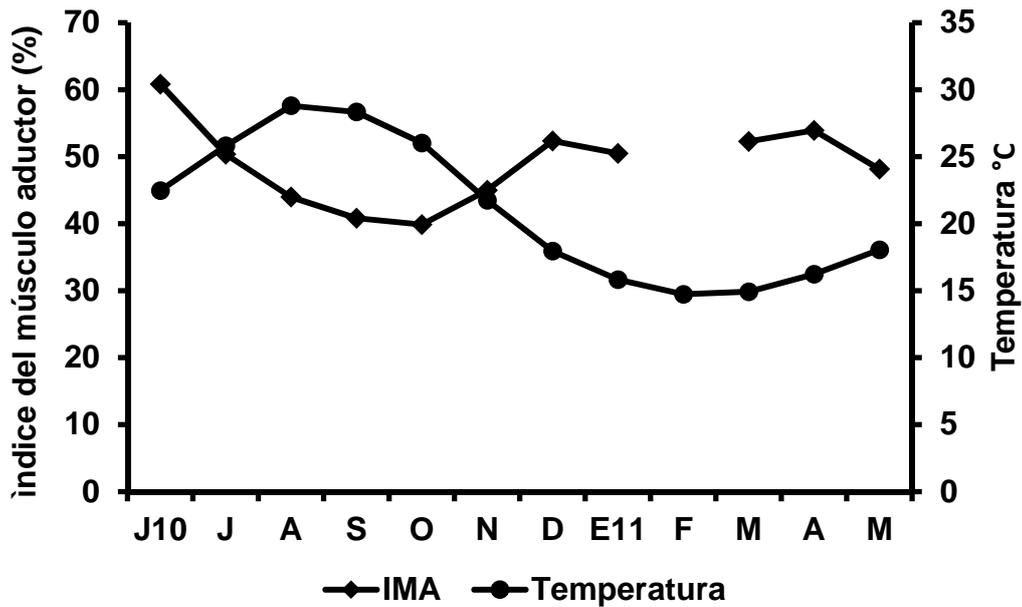


Figura 19. Relación entre la temperatura superficial del mar en Bahía de los Ángeles y el índice del músculo aductor (IMA) de *S. calcifer*

7.3.2- Clorofila a

Durante Junio de 2010 a mayo del 2011, las concentraciones de clorofila *a* oscilaron entre $0.68 \pm 0.20 \mu\text{g}/\text{m}^3$ y $5.31 \pm 4.07 \mu\text{g}/\text{m}^3$ (Fig.20). Se observaron tres picos; en octubre ($5.31 \pm 4.07 \mu\text{g}/\text{m}^3$), diciembre ($3.54 \pm 2.27 \mu\text{g}/\text{m}^3$) y otro de menor magnitud en marzo ($3.15 \pm 0.60 \mu\text{g}/\text{m}^3$). Los valores más bajos se presentaron en junio ($0.72 \pm 0.33 \mu\text{g}/\text{m}^3$), agosto ($0.68 \pm 0.20 \mu\text{g}/\text{m}^3$) y enero ($0.69 \pm 0.22 \mu\text{g}/\text{m}^3$). Se encontró correlación negativa y significativa de la clorofila *a* con el IGS ($\rho = -0.45$, $p = 0.003$) y una correlación positiva y significativa con el diámetro de los ovocitos ($\rho = 0.24$, $p = 0.000$).

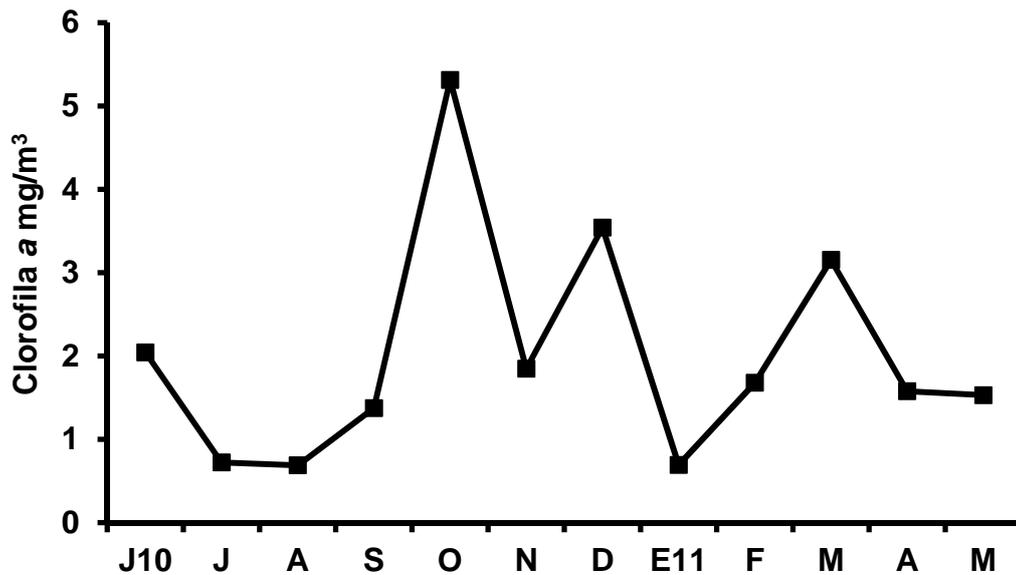


Figura 20. Variación temporal de la clorofila *a* en Bahía de los Ángeles, B.C.

Se encontró una correlación positiva y significativa de la clorofila *a* con el IM ($\rho=0.31$, $p= 0.045$) pero no con los demás índices morfofisiológicos. Se observó una tendencia similar en la clorofila *a* y el IM durante una parte del ciclo. En junio, el valor más bajo del IM coincidió con uno de los valores más bajos de clorofila *a*. Posteriormente se observó un aumento en los valores de ambos índices. Los valores más altos del IM coincidieron con dos de los picos de clorofila *a* en octubre y diciembre. En enero los valores de ambos índices presentaron una disminución. En abril y mayo la relación fue inversa (Fig.21).

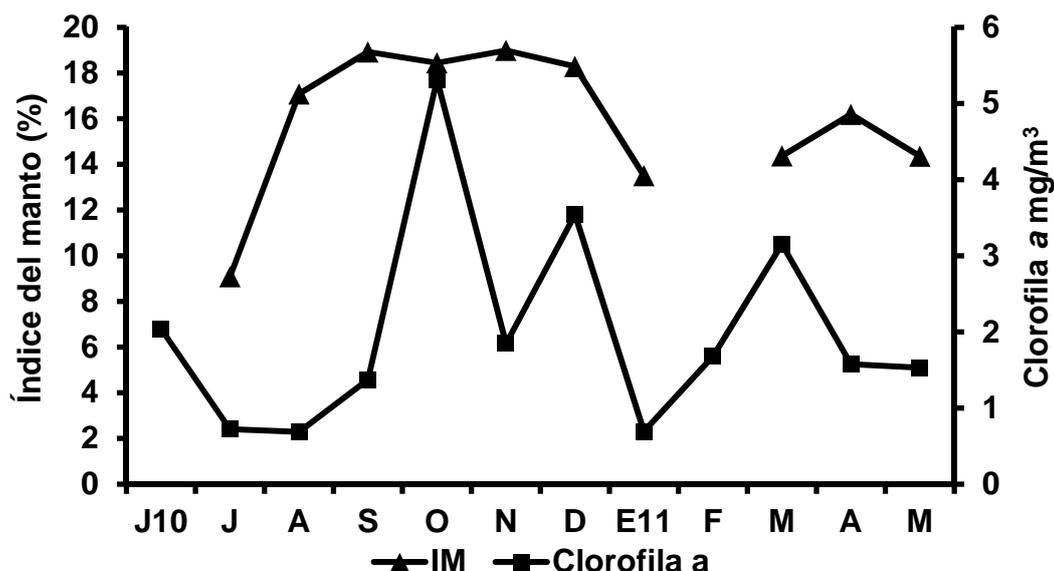


Figura 21. Relación entre la variación de clorofila a en Bahía de los Ángeles y el índice del manto (IM) de *S. calcifer*.

8.- DISCUSIÓN

8.1.- ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

En Bahía de los Ángeles B.C., se registraron especímenes de *S. calcifer* entre 7.0 – 16.7 cm AC, lo cual es similar a lo reportado por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002) en el Parque Marino Nacional “Bahía de Loreto” (7.01-16.52 cm AC). Sin embargo, la talla mínima es mayor a la reportada por Cudney-Bueno & Rowell (2008) en el norte del Golfo de California (5.14-16.07 cm AC), Cota-Hernández (2011) en Agua Verde, B.C.S. (4.3-16.9 cm AC) y Villalejo-Fuerte & Muñetón-Gómez (2002) en Isla Danzante, B.C.S., (4.0-17.0 cm AC).

Las diferencias observadas en la talla mínima, respecto a los valores indicados para las otra áreas de estudio señaladas y la escasa presencia de organismos en tallas \leq a 10.4 cm AC, registradas en este estudio pudieran estar relacionadas con los métodos de muestreo, ya que los organismos en este intervalo de tallas son difíciles de encontrar debido a que los epibiontes en su concha los mimetizan (Cota-Hernández, 2011). También podría deberse a diferencias en la intensidad de depredación sobre los organismos más pequeños entre sitios (Sánchez-Salazar *et al.*, 1987). Por otro lado, la escasa presencia de organismos con tallas \geq a los 13.9 cm AC puede deberse al muestreo, ya que

mediante buceo semiautónomo es difícil obtener muestras a mayores profundidades, incrementándose los organismos más grandes al aumentar la profundidad (Cota-Hernández, 2011).

De acuerdo con Fisher (1930) en especies gonocóricas, la selección actúa favoreciendo a nivel poblacional una proporción de sexos 1:1. Esta proporción sexual ha sido reportada para *S. calcifer* en Bahía de Loreto, B.C.S. (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002) y en el norte del Golfo de California (Cudney-Bueno & Rowell, 2008). En la literatura se describe a menudo que en poblaciones naturales de bivalvos se presenta una mayor proporción de hembras (Mackie, 1984; Kenchington *et al.*, 2002; Toro *et al.*, 2002; Yusa, 2007); sin embargo, no existe una explicación clara al respecto (Oyarzún *et al.*, 2011).

La predominancia de machos en la población de *S. calcifer* en este estudio concuerda con lo reportado por Cota-Hernández (2011) en Agua Verde B.C.S y Mackensen *et al.* (2011) en Ayangue, Ecuador. Sin embargo, en el análisis mensual se encontró que los machos fueron significativamente más abundantes que las hembras solo en el mes de mayo. Este hecho pudo haber inclinado la proporción de sexos total de la población a favor del número de machos. La superioridad numérica de los machos podría deberse a una alta mortalidad de las hembras, o bien, a la formación de agregaciones de individuos de un solo sexo en un área particular, lo que pudo haber sesgado la proporción (Mzighani, 2005). Sin embargo, una mejor explicación es que los machos empiecen a diferenciar sus gónadas antes que las hembras en el inicio de la temporada reproductiva, como fue sugerido por Cudney-Bueno & Rowell (2008) quienes al igual que en nuestro estudio detectaron una mayor presencia de machos de *S. calcifer* en los meses donde inició la temporada reproductiva. Esta diferencia podría ser atribuida a que la espermatogénesis es un proceso que requiere menos energía para la elaboración de gametos, que la ovogénesis (Clark, 1978; Mackie, 1984; Schroeder, 1987).

En este estudio se encontraron cuatro organismos hermafroditas, uno en mayo, otro en octubre y dos en diciembre. Mackensen *et al.*, (2011) a través de la inspección visual de las gónadas indicó la presencia de cuatro organismos hermafroditas en Ecuador, de igual manera Cota-Hernández (2011) en Agua Verde B.C.S, observó la presencia de dos organismos hermafroditas mediante la lectura de cortes histológicos. En *S. leucacanthus*, Villalejo-Fuerte & García-

Domínguez (1998) detectaron la presencia de 43 organismos hermafroditas y sugirieron un tipo de hermafroditismo protándrico.

El hermafroditismo accidental o casual es la modalidad encontrada en los bivalvos considerados gonocóricos (Coe, 1943; Mackie, 1984; Beninger & Le Pennec, 2006), en la que se produce en baja frecuencia (Morton, 1991). Este tipo de hermafroditismo se ha informado en varias especies de bivalvos, incluyendo *Placopecten magellanicus* (Giguère *et al.*, 1994), *Ruditapes philippinarum* (Ponurovsky & Yakovlev, 1992, Drummond *et al.*, 2006), *Arctica islandica* (Thorarinsdóttir, 2000). La ocurrencia de hermafroditismo accidental es atribuida a las desviaciones del desarrollo durante la diferenciación sexual o estrés (Coe, 1943). Por lo tanto se considera que en la población estudiada, *S. calcifer* es una especie dioica en la cual el hermafroditismo es raro.

El intervalo de altura de la concha de las hembras analizadas fue de 9-16.4 cm AC y de los machos 8.7 -16.7 cm AC y se observó un balance en el número de organismos de ambos sexos en todas las clases de talla. Lo cual es similar a lo obtenido por Cota-Hernández (2011) en Agua Verde B.C.S para la misma especie. La igualdad de la proporción de machos y hembras con la talla en *S. calcifer* podría deberse al hecho de que tanto hembras como machos destinan la misma energía al crecimiento que a la reproducción (Derbali *et al.*, 2009).

S. calcifer presentó un ciclo estacional con un periodo de desove de septiembre a diciembre, sin embargo se encontró una baja frecuencia de organismos en esta etapa. Mackensen *et al.* (2011) encontró una escasa proporción total de organismos en periodo de desove y sugirió como parte de la estrategia reproductiva de *S. calcifer* que todos los gametos son liberados en un corto periodo. En nuestro estudio, el periodo de muestreo entre la aparición de organismos maduros y en posdesove/ indiferenciado fue de 42 días (19/agosto/10 - 30/septiembre/10) puede ser que durante un periodo menor a este la mayor parte de los organismos hayan desovado y la reabsorción de los gametos fue muy rápida, por lo que se observó que la mayoría de los organismos se encontraron en inactividad reproductiva.

Considerando lo mencionado anteriormente y a los resultados obtenidos del IGS, del diámetro de los ovocitos y de las frecuencias de madurez gonádicas, se puede inferir que la mayor parte de la población de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles desovó en un periodo muy corto entre agosto y septiembre (verano). Un

periodo reproductivo similar, de agosto a octubre ha sido reportado para esta especie en dos zonas del sur del Golfo de California: en Bahía de Loreto (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002) y en Agua Verde B.C.S, (Cota-Hernández, 2011) y mediante examinación de la gónada por Cudney-Bueno & Rowell (2008) para la misma especie en la parte norte del Golfo de California donde presentó su actividad de desove en verano (julio a agosto).

Los ciclos gonádicos están regidos por factores ambientales externos que pueden disparar y sincronizar el momento de las diferentes etapas (Lubet, 1983). La sincronización de los ciclos gonádicos en una población son probablemente el resultado de algún tipo de regulación exógena (Gallardo, 1989). Frecuentemente se le ha asignado un papel dominante de sincronización a la temperatura del agua la cual varía con la estación y la latitud de una manera moderadamente uniforme (Newell, 1982).

En este estudio, el ciclo reproductivo de *S. calcifer* muestra una clara estacionalidad relacionada con la TSM, demostrado por la correlación positiva entre el IGS, el diámetro de los ovocitos y la temperatura. El período indiferenciación o de reposo ocurrió cuando la temperatura decreció de 28.8 °C en septiembre a 16.2 °C en abril, el desarrollo comenzó en la época más fría del año (15°C-16°C) y se intensificó en mayo (18°C). La maduración se alcanzó en junio, cuando la temperatura aumentó a 22.5°C.

La relación entre la temperatura y el ciclo reproductivo, ha sido observado para la misma especie, en otras regiones del Golfo de California, en Bahía de Loreto y en Agua Verde B.C.S (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002 y Cota-Hernández, 2011, respectivamente) observaron que *S. calcifer* presentó el periodo de inactividad (indiferenciado y posdesove) cuando la temperatura disminuyó de 25 a 19 °C en Agua Verde y de 29 a 19 °C en Bahía de Loreto e iniciaron la gametogénesis solo cuando aumentó la temperatura del agua de 19 a 21°C en Agua Verde y de 19 a 25°C en Bahía de Loreto.

La temperatura para la iniciación de la gametogénesis de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles fue menor que en estos dos lugares. Con respecto a esto, Sastry (1970,1979) y Barber & Blake (1983) mencionan que las poblaciones de bivalvos muestran diferentes temperaturas umbrales mínimas para la iniciación del crecimiento gonádico. Marsden (1999) menciona que los efectos de la temperatura sobre los ciclos gonádicos y el desove son complejos y dependen de

la estrategia reproductiva en conjunto y el intervalo de temperatura ambiental. Las condiciones de temperatura en nuestra área de estudio (15°C-28.8°C) son diferentes que las de Bahía de Loreto (19°C-29°C) y Agua Verde (18.5°C-29.2°C). En otras palabras, la amplitud anual es más grande en Bahía de los Ángeles (14°C) que el rango de Villalejo-fuerte *et al.* (2002) y Cota-Hernández (2011) (10°C), lo que puede ser la causa de estas diferencias.

Por otro lado Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002 reportó para la misma especie en Bahía de Loreto, que el incremento en la temperatura del agua inicia el proceso de maduración de la gónada y sugirió que el decremento en la temperatura del agua inhibe la gametogénesis. Por lo tanto, es probable que algún otro factor relacionado con el control de la gametogénesis sea responsable de disparar el proceso de desarrollo gonádico de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles.

El pico de mayor desarrollo gonádico o desove de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles se activó cuando la temperatura alcanzó 28.8 °C, y este evento continuó en menor frecuencia, hasta diciembre. La relación entre la temperatura alta y el pico de desove, ha sido observado en la misma especie, en otras regiones del Golfo de California, en Bahía de Loreto, en el norte del Golfo de California y en Agua Verde B.C.S (Villalejo-Fuerte *et al.*, 2002; Cudney-Bueno & Rowell., 2008 y Cota-Hernández, 2011, respectivamente). De acuerdo con Loosanoff & Davis (1963) y Sastry (1963) la respuesta reproductiva depende de la especie y del área geográfica, por lo que, mientras algunas especies desovan cuando la temperatura va en aumento, otras lo hacen cuando la temperatura alcanza su máximo o cuando va en descenso. Con respecto a esto, Cota-Hernández (2011) menciona que este comportamiento reproductivo parece ser común en esta especie dentro del Golfo de California.

En cuanto a la talla de reclutamiento a la reproducción a nivel poblacional (hembras y machos) fue de 12 cm AC y se encontraron organismos reproductivamente maduros a los 8.7 cm AC. Esto es similar a los resultados obtenidos por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002) en Bahía de Loreto, los cuales mostraron que esta especie alcanza su talla de reclutamiento a la reproducción a una talla de 11.3 cm AC con organismos maduros desde los 8.6 cm AC. La talla de reclutamiento a la reproducción por sexos, fue de 11.6 cm AC para hembras y de 12.1 cm AC para machos, lo cual es similar a lo reportado por Cota-Hernández (2011) para la especie en Agua Verde, B.C.S., quien observó que la

talla en la cual el 50% de los organismos se encuentran sexualmente maduros fue similar para ambos sexos, las hembras presentaron la talla de reclutamiento a la reproducción a los 12.82 cm AC y los machos a 12.59 cm AC. Tomando en cuenta que a estas tallas los organismos alcanzan su madurez sexual a los 5 años (Cota-Hernández, 2011) y que esta especie al menos en la región norte del Golfo de California, tiene una longevidad mínima de 10 años a los 16 cm AC (Cudney-Bueno y Rowell, 2008). Entonces, parece que el 50% de la población de *S.calcifer* alcanza su madurez sexual tardíamente (aproximadamente a la mitad de su longevidad y al 80% AC).

En términos de manejo es deseable que una proporción de individuos reproductivamente maduros sean conservados en la población para permitir que la reproducción tenga lugar (Beasley *et al.*, 2002). Por lo tanto, esta información es especialmente importante para establecer un límite de talla mínima de captura de *S.calcifer* con el fin de garantizar el reclutamiento a la reproducción.

8.2.- CICLO DE ALMACENAMIENTO Y UTILIZACIÓN DE RESERVAS

Se encontró una relación negativa entre el IMA y la TSM. Durante el desove en el verano y post-reproducción (primeros meses del otoño) el músculo aductor es considerablemente reducido cuando se compara en invierno y primavera. Esto coincide con lo observado por Cudney-Bueno, (2000) y atribuye esta reducción al incremento en el uso del glucógeno almacenado en el músculo como una respuesta a los altos costos energéticos asociados a la reproducción. La variación en el tamaño del músculo está también relacionada con las prácticas pesqueras. Históricamente los buzos comerciales locales han preferido cosechar las almejas en los meses fríos ya que en este momento el músculo es más grande, pesa más, y tiene una consistencia más firme que durante el verano tardío y el otoño temprano (Cudney-Bueno, 2000).

Se encontró que el IMA mostró una relación inversa con el IGS lo que sugiere transferencia de energía del músculo a la gónada. La tendencia observada para el IMA sugiere un periodo de acumulación de reservas energéticas en el músculo aductor durante los periodos después del desove (inactividad y desarrollo), esas reservas nutritivas son movilizadas y utilizadas por la gónada para alcanzar la madurez y aportar la energía necesaria para el desove. Esto es similar a lo reportado para la misma especie en Bahía de Loreto

por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002) quien encontró que las reservas nutritivas almacenadas en el músculo son utilizadas hasta que el desarrollo gonádico ha comenzado, aportando la energía para soportar las etapas de madurez y desove. Una relación entre el IMA y el IGS ha sido observada en *Pecten maximus* (Comely, 1974; Faveris & Lubert, 1991); *Argopecten irradians* (Sastry, 1966); *Patinopecten yessoensis* (Mori, 1975); *Placopecten magellanicus* (Robinson *et al.*, 1981) y *Argopecten circularis* (Villalejo-Fuerte & Ceballos-Vázquez, 1996).

En nuestro estudio se encontró una correlación negativa significativa de la concentración de clorofila *a* con el IGS. La alta disponibilidad de alimento para los organismos, coincidió con el periodo de inactividad. Por otro lado, la madurez y la temporada de desove coincidieron con la baja disponibilidad de alimento. Esto es similar a lo reportado para la misma especie en Bahía de Loreto por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002). Con respecto a esto, Bayne (1976) y Sastry (1979) mencionan que el desove en algunos bivalvos es temporizado, de tal manera que tanto las larvas como los adultos tengan acceso a suministros abundantes de alimento, esto maximiza la probabilidad de reclutamiento exitoso y la tasa de adquisición de energía por los adultos para la siguiente temporada reproductiva. El alimento en Bahía de los Ángeles es abundante en el otoño e invierno, cuando los organismos se encuentran inactivos e inician la gametogénesis y el periodo de desove se presentó antes del periodo de máxima disponibilidad de alimento. Por lo que, el patrón anual de desove de *S. calçifer* en Bahía de los Ángeles puede ser interpretado como una adaptación al patrón local de la máxima disponibilidad de alimento, de tal manera que tanto las larvas como los adultos tengan acceso a abundantes suministros de alimento.

Ansell (1974), Gabbott (1975) y Mann (1979 a, b) encontraron que el inicio de la gametogénesis en bivalvos es precedido por un periodo de acumulación de reservas que son subsecuentemente utilizadas predominantemente como combustible durante la gametogénesis y que ese periodo de acumulación usualmente coincide con un periodo de alta productividad primaria y disponibilidad de alimento. El IM tuvo una correlación positiva significativa con la concentración de clorofila *a* y con el IGD, el cual aunque no mostró correlación con la concentración de clorofila *a*, si presentó un ascenso en sus valores cuando se observó la mas alta disponibilidad de alimento. Por lo que, tanto el manto como la glándula digestiva presentaron una posible acumulación de reservas energéticas

durante los meses donde se dieron los picos máximos de clorofila *a* (octubre y diciembre). Esos afloramientos de clorofila *a* son indicativos de una fuente de alimento potencial para el metabolismo de almacenamiento en *S. calcifer* durante los meses anteriores al inicio de la gametogénesis.

Aunque el IGD y el IM no estuvieron correlacionados con el IGS, se observaron los valores más bajos de marzo a julio que coincide con el periodo de desarrollo y madurez. La tendencia observada para la IGD y el IM sugiere un periodo de acumulación de reservas energéticas en estos tejidos el cual tiene lugar durante las etapas de desove e inactividad, las cuales pudieran ser utilizadas por la gónada para su desarrollo. Esto es similar a lo reportado por Villalejo-Fuerte *et al.* (2002) en Bahía de Loreto, quienes encontraron que las reservas nutritivas de la glándula digestiva son acumuladas durante el periodo inactivo de reproducción y utilizadas por la gónada durante la etapa de desarrollo. Similarmente, en *Argopecten irradians* los lípidos de la glándula digestiva son utilizados como combustible para el inicio de la gametogénesis mientras que las reservas del músculo aductor llegan a ser importantes posteriormente para completar el desarrollo gonadal (Barber & Blake, 1981).

De acuerdo con lo mencionado anteriormente, es posible que más que la temperatura, la concentración de clorofila *a* sea responsable de disparar el proceso de gametogénesis de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles.

Por lo anterior, los resultados obtenidos mediante los índices morfofisiológicos indican que la almeja burra en Bahía de los Ángeles al parecer se comporta como una especie conservativa (Bayne, 1976), ya que se encontraron indicios de que podría presentar un ciclo de almacenamiento y transferencia de nutrientes desde tejidos somáticos hacia la gónada para soportar la alta demanda energética de la gametogénesis.

9.- CONCLUSIONES

- *S. calcifer* es una especie dioica en la cual el hermafroditismo es raro y la aparición de los gametos ocurre primero en los machos que en las hembras.

- El análisis histológico reveló que la almeja burra *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles presentó un evento de desove sincrónico de septiembre a diciembre. Sin embargo, se evidenció que la mayor parte de la población desovó en un periodo de tiempo muy corto entre agosto y septiembre cuando la temperatura superficial del mar fue la más cálida (28.8°C).

- El IGS y el diámetro de los ovocitos presentaron una variación estacional bien definida y parecen ser buenos indicadores de la actividad reproductiva

- Tanto hembras como machos son reproductivamente activos a tallas similares.

- El patrón anual de desove de *S. calcifer* en Bahía de los Ángeles parece estar adaptado con la máxima disponibilidad de alimento, de tal manera que tanto las larvas como los adultos tengan acceso a abundantes suministros de alimento.

- El IMA, IGD e IM mostraron una probable transferencia de reservas energéticas relacionada con la actividad reproductiva de *S. calcifer*.

- El suministro de alimento parece ser responsable de iniciar el desarrollo de la gónada de *S. calcifer*.

10.- BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez-Borrego, S., J. A. Rivera, G. Gaxiola-Castro, M. J. Acosta-Ruíz & R. A. Schwartziose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. Cienc. Mar., 5 (2):53-71
- Álvarez-Borrego, S. & J. R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California, 555-567. En: Dauphin, J. P & B. Simoneit (Eds.) The Gulf and the peninsular providence of the Californias. Amer. Assoc. of Petrol. Geol. Memoir.
- Ansell, A. 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. Mar. Biol., 25:85-99.
- Arellano-Martínez, M. 1997. Biología reproductiva del ángel rey *Holocanthus passer Valenciennes, 1846* y del ángel de cortés *Pomacanthus zonipectus* (Gill, 1863) (Teleostei: Pomacanthidae), en la costa sur-occidental del Golfo de California, México. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, México. 88 p.
- Arellano-Martínez, M., I. S. Racotta, B. P. Ceballos-Vázquez, & J. F. Elorduy-Garay. 2004. Biochemical composition, reproductive activity and food availability of the lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus* in the Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, and México. J. Shellfish Res., 23(1):15-23.
- Arreguín-Sánchez, F. 2000. Modelación de flujos de biomasa en Centros de Actividades Biológicas 13-27. En: D. Lluch Belda, J. Elorduy Garay, S.E. Lluch Cota & G. Ponce Díaz (Eds.). BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. La Paz, BCS, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Baqueiro, C. E., J. A. Masso & H.B. Guajardo. 1982. Distribución y abundancia de moluscos de importancia comercial en Baja California Sur, México. Instituto Nacional de la Pesca, México. Serie de Divulgación, 11: 32 p.
- Baqueiro, E. & D. A. Aldana. 2000. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. Bull. Mar. Sci., 66:13 -27.

- Barber, B. J. & N. J. Blake. 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 5:121-134.
- Barber, B. J. & N. J. Blake. 1983. Growth and reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lamarck) at its southern distributional limit. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 66:247-256.
- Barber, B. J. & N. J. Blake. 2006. Reproductive physiology, 357-416. En: Shumway, S. E. & G. J. Parson (Eds.), Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Elsevier. New York. 1469 p.
- Barnard, J. L., & J.R. Grady, 1968. A biological survey on Bahía de Los Ángeles. Gulf of California. México. I. General account. San Diego Society of Natural History. I: 15 (6): 51-66.
- Barrios-Ruiz, D., J. Chávez-Villalba & C. Cáceres-Martínez. 2003. Growth of *Nodipecten subnodosus* (Bivalvia: Pectinidae) in La Paz, Bay. Aquaculture Res., 34:633-639.
- Bayne, B. L. 1976. Aspect of reproduction in bivalve mollusks, 432-448. En: Wiley, M. L. (Ed.). Estuarine Processes. New York: Academic Press.
- Beasley, C.R., E. Tury, W.G. Vasle & C.H. Tagliaro. 2000. Reproductive cycle, management and conservation of *Paxyodon Syrmatophorus* (Bivalvia: Hyriidae) from the tocantis river, Brazil. J. Moll. Stud., 66:393-402.
- Beninger, P. G. & M. Le Penec. 2006. Functional anatomy of scallops, 123–227 En: Shumway, S.E., (Ed.). Scallops: biology, ecology and aquaculture. Amsterdam: Elsevier. New York. 1469 p.
- Camacho-Mondragón, M.A. 2009. Efecto de los fenómenos de “El niño” y “La niña” en la Reproducción del Hacha China *Atrina maura* (SOWERBY, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., México, 73 p.
- Canino-Herrera, S.R., G. Gaxiola-Castro & J. Segovia-Zavala. 1990. Efecto de procesos físicos sobre la variación de clorofila, cestón y productividad primaria en la ensenada norte de Bahía de los Ángeles (verano 1986). Cienc. Mar., 16(2):67-85.

- Castañeda-Fernández de Lara, V., R. Loíza- Villa Nueva, A. Sánchez-Cruz, I Martínez-Tovar & M. Moreno-Báez. 2009. Pangas. David and Lucile Packard Foundation, CONAPESCA, Instituto Nacional de la Pesca. 4 p.
- Clark, W.C. 1978. Hermaphroditism as a reproductive strategy for metazoans; some correlated benefits. N. Z. J. Zool., 5: 769-780.
- Coan, E.V. & P. Valentich-Scott. 2008. Three nomenclatural notes on Panamic Bivalves. The Festivus, XL. (4): 49-54.
- Coe, W.R. 1943. Sexual differentiation in mollusks Pelecypods. Quarterly Review of Biology. 18:154-164.
- Comely, C. A. 1974. Seasonal variations in the flesh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* (L.) in the Clyde Sea Area. J. Cons. Int. Explor. Mer., 35:281-259
- Cota-Hernández, G.G. 2011. Reproducción y Crecimiento de *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857) en la zona centro occidental del Golfo de California (Agua Verde B.C.S.). Tesis de Maestría. La Paz, Baja California Sur, México, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 56 p.
- Cudney-Bueno, R. 2000. Management and conservation of benthic resources harvested by small-scale hookah divers in the northern Gulf of California, Mexico: the black murex snail fishery. Tesis de Maestría. University of Arizona. Tucson, Arizona. 177 p.
- Cudney-Bueno, R. & K. Rowell. 2008. Establishing a baseline for management of the rock scallop, *Spondylus calcifer* (CARPENTER 1857): growth and reproduction in the upper Gulf of California, México. J. Shellfish Res., 27(4): 625-632.
- Curtis, H., N. S. Barnes, A. Schnek & G. Flores. 2000. Biología. 6ta ed. Editorial Médica Panamericana, España. 1496 p.
- Dakin, W.J. 1928. The anatomy and phylogeny of *Spondylus*, with a particular reference to the lamellibranch nervous system. Proc. Roy. Soc. Lond. 103: 337-354.
- Delgadillo-Hinojosa, F., 1992. Productividad orgánica primaria y su relación con las variables ambientales de Bahía de los Ángeles, Baja California. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B. C. 59 p.

- Derbali, A., O. Jarboui & M. Ghorbel. 2009. Reproductive biology of the cockle *Cerastoderma glaucum* (Mollusca: Bivalvia) from the north coast of Sfax (Gulf of Gabes, Tunisia). Cienc. Mar.141-152.
- Diario Oficial de la Federación 30 de diciembre. 2010. Norma Oficial Mexicana 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, 78 p.
- Donkin, R. A. 1998. Beyond price: pearls and pearl fishing: origins to the age of discoveries. Memoires of the American Philosophical Society Held at Philadelphia for Promoting Useful Knowledge. Philadelphia: American Philosophical Society. 448 p.
- Drummond, L., M. Mulcahy & S. Culloty. 2006. The reproductive biology of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* from the north-west of Ireland. Aquaculture. 254:326–340.
- Durand, S. L. F., 1989. Variabilidad temporal de nitratos, nitritos y amonio en la Ensenada norte de Bahía de los Ángeles, B. C. en condiciones de invierno. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California. 40 p.
- Fabara, M., 2003. The age of Spondylus: A feasibility analysis of the conservation and management of the spiny scallop, *Spondylus calcifer*, in the south of Manabí, Ecuador. Unpublished master's thesis. University of Washington.
- Fabara M., 2008. Alternativas de manejo para la concha *Spondylus calcifer*. Proyecto Spondylus, Fundación Machalilla. Pto. López, Manabí, Ecuador. 17p.
- Faveris, R. & P. Lubet. 1991. Energetic requirements of the reproductive cycle in the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) in Baie de Seine (channel). En: Shumway, S. E. & P. A. Sandifer, (Eds.), An International Compendium of Scallop Biology and Culture. World Aquaculture Soc. Baton, Rouge, LA. 67-73 p.
- Fawcett, B. W. 1995. Tratado de histología. Editorial Interamericana. McGraw-Hill: 1044 p.

- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press.
- Gabbott, P. A. 1975. Storage cycles in marine bivalve mollusks: A hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis, 191-211. En: Barnes, H. (Ed.), Proc. 9th Euro. Mar. Biol. Sympos. Aberdeen University Press, Aberdeen Scotland.
- Gallardo, C. 1989. Patrones de reproducción y ciclo vital en moluscos marinos bénticos; una aproximación ecológico. Evolutiva. Medio Ambiente. 10:25:35
- Giese, A.C. & J. S. Pearse. 1974. Introduction: General Principles. En: Giese A.C. y J.S. Pearse (Eds.). Reproduction of Marine Invertebrates. New York: Academic Press.1:1-49.
- Giguère, M., G. Cliche & S. Brulotte. 1994. Reproductive cycle of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin), and the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F.Muller), in Iles-de-la-Madeleine, Canada. J. Shellfish Res. 13:31–36.
- Gosling, E. M. 2003. Bivalve mollusks: biology, ecology and culture. Oxford: Wiley-Blackwell. 456 p.
- Grant, A. & P. A. Tyler. 1983. The analysis of data in studies of invertebrates reproduction. II. The analysis of oocytes size/frequency data, and comparison of different types of data. Int. J. Invert. Reprod., 6:259-269.
- Healy John, M., J. A. Buckland-Nicks & G. M Jamieson. 2001. Spermatozoal ultrastructure of spiny oysters (Spondylidae, Bivalvia) including a comparison with other bivalves. Invertebrate reproduction and development. Universidad de Queensland Australia. 40 (1): 27-37
- Hidalgo-González, R.M. & S. Álvarez-Borrego. 2001. Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. Oceanol. Acta., 24:19–28.
- INEGI, 1995. Estadísticas del Medio Ambiente 1994. INEGI, Aguascalientes, México. 447 p.
- Keen, A.M. 1971. Sea shells of tropical West America. Marine mollusk from Baja California to Peru. Stanford University Press, Stanford, CA. 1025 p.
- Kenchington, E., B. MacDonald, L.Cao, D.Tsagkarakis & E. Zouros. 2002. Genetics of mother-dependent sex ratio in blue mussels (*Mytilus* spp.)

- and implications for doubly uniparental inheritance of mitochondrial DNA. Gen. Soc. Am., 161: 1579-1588.
- Lamprell K., 1986. Spondylus- Spiny oysters shells of the world, Robert Brown and Associates Pty. Ltd, Bathurst, Australia. 84 p.
- Lamprell, K & J. Healy. 1998. Bivalves of Australia, Vol.2, Backhuys Publisher, Leiden. The Netherlands. 288 p.
- Lamprell, K & J.M. Healy. 2001. Caledonian and adjacent waters. En: Tropical Deep- sea benthos. vol.22. Mem. Mus. National. Hist. Natur., Paris, 185:11-163 p.
- Lender, T., R. Delavault & A. Le-Moigne. 1982. Diccionario de biología. Ediciones Grijalbo, S.A., Barcelona. 203 p.
- Lluch-Cota, S. & J. P. Arías-Aréchiga. 2000. Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: el caso del Golfo de California. 255-263. En: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S. E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (eds.). BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México. 367 p.
- Loosanof, V.L. & H.C. Davis. 1963. Rearing of bivalve mollusk. 2–136. En F.S. Russell. (Ed.) Advance in Marine Biology. I. Academic. Nueva York, Nueva York, EE.UU.
- Lubet, P. 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the mussel (*Mytilus edulis* L. Mollusca, Lamelibranchia). J. Mollusc. Stud. Suppl., 12: 100-105.
- Mackensen, A.K., T. Brey & S. Sonnenholzner. 2011. The fate of *Spondylus* stocks (Bivalvia: Spondylidae) in Ecuador: is recovery likely? J. Shellfish Res., 30(1): 115-121.
- Mackie, G. 1984. Bivalves. En: A. Tompa, N. Verdonk & J. Van den Biggelaar (Eds.) The Mollusca. Academic Press, New York, 351-418 p.
- Mackie, L.A. & A. D. Ansell. 1993. Differences in reproductive ecology in natural and transplanted populations of *Pecten maximus*: evidence for the existence of separate stocks. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 169:57-75.
- Mann, R. 1979 a .The effect of temperature on growth physiology and gametogenesis in the Manila clam *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve. 1850). J. Exp.Mar.Biol.Ecol., 38:121-133.

- Mann, R. 1979 b. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 59:95-110.
- Marsden, I.D. 1999. Reproductive cycles of the surf beach clam *Paphies donacina* (Spengler, 1793) from New Zealand. J. Shellfish Res 18:539–546.
- Mori, K. 1975. Seasonal variation in physiological activity of scallops under culture in the coastal waters of Sanriku District, Japan, and a physiological approach of a possible cause of their mass mortality, Bioll. Mar. Biol. Sta. Asamushi, 15:59-79
- Morton, B. 1991. Do the Bivalvia demonstrate environment-specific sexual strategies? A Hong Kong model. J. Zool. (Lond.) 223:131–142.
- Muñoz-Barbosa, G., Gaxiola-Castro, & J. A., Segovia-Zavala. 1991. Variabilidad temporal de la productividad primaria, clorofila y cestón en la Bahía de los Ángeles, Golfo de California. Cienc. Mar., 17(4):47-68.
- Mzighani, S. 2005. Fecundity and Population Structure of Cockles, *Anadara antiquata* L. 1758 (Bivalvia: Arcidae) from a Sandy/Muddy Beach near Dares Salaam, Tanzania. Western Indian Ocean Journal of Marine Science (WIOJMS). 4 (1) 77- 84pp.
- Newell, R. I. E. 1982. The efficiency of wet oxidation in determining the energy content of seston samples. Can. J. Fish Aquat. Sci. In press.
- Oyarzún, P. A., 2011. Ciclo gonadal del chorito *Mytilus chilensis* (Bivalvia: Mytilidae) en dos localidades del sur de Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res. 39 (3)
- Pacheco-Ayub C. A. & J. J. Bautista-Romero. 2009. Colección de información ambiental para el Pacífico CD-ROM. CIBNOR, S.C./CONACyT.
- Pacheco-Ruíz, I. & J.A. Zertuche-González. 2002. Red Algae (Rhodophyta) from Bahía de Los Ángeles, Gulf of California, México. Bot. Mar., 45: 465-470
- Parker, S. P. 1991. Diccionario McGraw-Hill de Biología Tomo I-II. Editorial McGraw-Hill, Barcelona, España. 630 p.

- Parnell, P.E. 2002. Larval development, precompetent period, and a natural spawning event of the pectinacean Bivalve *Spondylus tenebrosus* (Reeve, 1856) The Veliger. 45 (1): 58 – 64.
- Pazos, A. J., G. Román, C. P. Acosta, M. Abad & J. L. Sánchez. 1997. Seasonal changes in condition and biochemical composition of the scallop *Pecten maximus* L. from suspended culture in the Ria de Arousa (Galicia, N. W. Spain) in relation to environmental conditions. J. Exp. Biol. Ecol., 211:169-193.
- Pillsbury, J. 1996. The thorny oyster and the origins of empire: implications of recently uncovered *Spondylus* imagery from ChanChan, Perú. Lat. Am. Antiq. 7:313–340.
- Ponurovsky, S. K. & Y. U. M. Yakovlev. 1992. The reproductive biology of the Japanese littleneck, *Tapes philippinarum* (A. Adams and Reeve, 1850) (Bivalvia: Veneridae). J. Shellfish Res. 11:265–277.
- Poutiers, J. M. 1995. Moluscos. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem, (eds). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca: Pacífico Centro-Oriental, Vol. 1: Invertebrados. Rome: Food and Agriculture Organization. 646 p (in Spanish).
- Racotta, I. S., J. L. Ramírez, A. M. Ibarra, M. C. Rodríguez-Jaramillo, D. Carreño & E. Palacios. 2003. Growth and gametogenesis in the lion's paw scallop *Nodipecten (Lyropecten) subnodosus*. Aquaculture. 217:335-349.
- Robinson, W. E., W. E. Wehling, M. P. Morse & G. C. McLeod. 1981. Seasonal changes in soft-body component indices and energy reserves in the Atlantic Deep-Sea scallop, *Placopecten magellanicus*. Fish. bull., 79(3):449-458.
- Román, G., M. J. Campos, J. Cano, C. P. Acosta, P. Iglesias, & O. García. 2002. Reproductive and reserve storage cycles in *Aequipecten opercularis* (L. 1758) in Galicia, NW Spain. J. Shellfish. Res. , 21(2):577-584.
- Sánchez–Salazar, M.E., C.L. Griffiths & R. Seed. 1987. The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.)

- by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 111:181-193.
- Sandweiss, D. H. 1992. The archaeology of Chincha fishermen: specialization and status in Inka Peru. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History. 29 p.
- Sastry, A.N. 1963. Reproduction in the Bay Scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning. Biol. Bull. (Woods Hole) Mass. 25: 146–153
- Sastry, A. N. 1966. Temperature effects in reproduction of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole.130:118-134.
- Sastry, A. N. 1970. Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck. Biol. Bull., 138:56-65.
- Sastry, A. N. 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). En: Giese, A.C. & Parse, J. S. (Eds.).Reproduction of Marine Invertebrates. New York: Academic Press. 113-292 p.
- Schroeder, P.C. 1987. Endogenous control of gametogenesis. En: A.C. Giese & J.S. Pearse (eds.). Reproduction of marine invertebrates. Blackwell Scientific, California, 180-251 p.
- Seed, R. 1976. Ecology, 13-65. En: Bayne, B.L. (ed.). Marine Mussels: Their Ecology and Physiology, Cambridge University Press, Cambridge.
- SEMARNAT. 2005. "Plan de Manejo Regional del Callo de Escarlopa (*Spondylus calcifer*) en el Golfo de California". Dirección General de Vida Silvestre, DGVS, SEMARNAT. 26 p.
- Skoglund, C. & D. K. Mulliner. 1996. The genus *Spondylus* (Bivalvia: Spondylidae) of the Panamic Province. Festivus 28:93–107.
- Sokal, R. & J. Rohlf, 1979. Biometría, principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H BLUME. Nueva York USA. 170-173 p.
- Somerton, D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. Can.J. Fish.Aquat. Sci.47:1488-1494 p.
- Soria, G., J. Tordecillas-Guillen, R. Cudney -Bueno & W. Shaw. 2010. Spawning induction, fecundity estimation, and larval culture of

- Spondylus calcifer* (CARPENTER, 1857) (Bivalvia: Spondylidae). J. Shellfish Res., 29(1): 143-149.
- Stapp, P. & G.A. 2003. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, México. Oecologia. 134:496-504
- Thompson, J.T., R. I. E. Newell, V. S. Kennedy, & R. Mann. 1996. Reproductive processes and early development. En: Kennedy, V. S., R. I. E. Newell, & Eble, A. F. (Eds.). (Cap.9). The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. Maryland: Maryland Sea Grant Book. 335-370 p.
- Thorarinsdóttir, G. G .2000. Annual gametogenic cycle in ocean quahog, *Arctica islandica* from north-western Iceland. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 80:661–666.
- Toro, J.E., A.C. Alcapán, A.M. Vergara & J.A. Ojeda. 2004. Heritability estimates of larval and spat shell height in the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854) produced under controlled laboratory conditions. Aquacult. Res., 35: 56- 61.
- Villalejo-Fuerte, M. & B.P. Ceballos-Vázquez. 1996. Variación de los índices de condición general, gonádico y de rendimiento muscular en *Argopecten circularis* (Bivalvia: Pectinidae). Rev. Biol. Trop., 44: 571-575.
- Villalejo-Fuerte, M. & F. García-Domínguez. 1998. Reproductive cycle of *Spondylus leucacantus* BRODERIP, 1833 (Bivalvia: Spondylidae) at Isla Danzante, Gulf of California. J. Shellfish Res., 17(4): 1037–1042.
- Villalejo-Fuerte, M. & M.S. Muñetón-Gómez. 2002. Tópicos sobre la biología de la almeja burra *Spondylus calcifer* (CARPENTER, 1857) en Isla Danzante Golfo de California. Hidrobiológica, 12(1): 79-87.
- Villalejo-Fuerte, M., M. Arellano-Martínez, B.P. Ceballos-Vázquez F. & García-Domínguez. 2002. Reproductive cycle of *Spondylus calcifer* CARPENTER, 1857 (Bivalvia: Spondylidae) in the “Bahía de Loreto” National Park, Gulf of California, Mexico. J. Shellfish Res., 21(1): 103-108.
- Villalejo-Fuerte, M., A. Tripp-Quezada & F. García-Domínguez. 2005. Variación de los índices gonádico, de rendimiento muscular y de la glándula digestiva de *Spondylus princeps* (GRAY, 1825) (Mollusca: Bivalvia) en

- Isla Cedros y Punta Eugenia, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 40(1): 87-90.
- Ville, A. C. 1981. Biología. Editorial Interamericana, México, 803 p.
- Weisz, P. B. 1987. *La ciencia de la zoología*. Editorial Omega, Barcelona, España, 933 p.
- Wootton, R.J. 1984. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction, 1-12. *En*: Potts, G. W. & R.J. Wootton (Eds.) Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press, Nueva York. 410 p.
- Yee-Duarte, J.A. 2009. Reproducción de la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*, SOWERBY 1835 en Bahía de Los Ángeles, B.C. México. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., México, 73 p.
- Yonge, C.M. 1973. Functional morphology with particular reference to hinge and ligament in *Spondylus* and *Plicatula* and discussion on relations within the superfamily pectinacea (Mollusca: Bivalvia). Proc. Roy. Soc. Lond. 267: 173-208.
- Yusa, Y. 2007. Causes of variation in sex ratio and modes of sex determination in the Mollusca-an overview. Am. Malacol. Bull., 23(1): 89-98.