



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S. C.

Programa de Estudios de Posgrado

**Temperaturas letales y temperatura óptima para
crecimiento en una población de almeja mano de león
(*Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835)**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

P r e s e n t a

Ing. Pesq. Flavio González Estrada

La Paz, B. C. S., Diciembre del 2003

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Alfonso N. Maeda Martínez

M. en C. María Teresa Sicard González

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Alfonso N. Maeda Martínez

M. en C. María Teresa Sicard González

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. Alfonso N. Maeda Martínez

M. en C. María Teresa Sicard González

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Suplente Dr. Pedro Enrique Saucedo Lastra

RESUMEN

En el presente estudio se establecieron los intervalos de resistencia y tolerancia térmica, así como la temperatura óptima para el crecimiento de la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*). Juveniles de 7.29 ± 0.42 mm de altura, fueron aclimatados a diferentes temperaturas (15, 18, 22, 26 y 30°C) y alimentados con una mezcla 1:1 de *Isochrysis galbana* y *Chaetoceros calcitrans* a una concentración de 12×10^6 cél/org/día. Posteriormente se estimó la temperatura letal media superior (TLM_s) e inferior (TLM_i) a través del método de TLM₉₆ de Rand y Petrocelli (1985), y la temperatura letal incipiente superior (TLI_s) e inferior (TLI_i) incrementado o disminuyendo la temperatura 1 °C/día a partir de las temperaturas de aclimatación, hasta alcanzar el 100% de mortalidad. También se determinó la temperatura óptima para el crecimiento estimándoles el balance energético (BE), la eficiencia de irrigación (EI) y el crecimiento (C). Para BE se midieron la tasa de ingestión (TI), aclaramiento (TA), respiración (TR), excreción de desechos nitrogenados (TU) y excreción de heces (TH). La EI se calculó dividiendo la TA/TR y el crecimiento se evaluó por el incremento en talla y peso seco de tejidos durante un periodo de 40 días. Los resultados muestran una TLM_s entre $27.8 \pm 0.6^\circ\text{C}$ y $32.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$ a 15 y 30°C de aclimatación. La TLM_i varió entre $<0.0 \pm 0.0^\circ\text{C}$ a 15°C de aclimatación y $12.5 \pm 0.0^\circ\text{C}$ a 30°C de aclimatación respectivamente. Los resultados de TLI_s indican que la almeja mano de león tolera hasta 32°C independientemente de la temperatura de aclimatación. La TLI_i, no se alcanzó a la temperatura de exposición probada mas baja (3°C). La TI y TA fueron máximos a 22 y 26°C con valores de 9.7 ± 1.6 mg/g/h y 6.7 ± 1.4 L/g/h respectivamente, mientras que TR, TU y TH, variaron directamente proporcional al incremento de la temperatura, con valores máximos de 4.5 ± 0.5 mL O₂/g/h, 91.4 ± 30.1 µgNH₄/g/h y 4.74 ± 0.23 mg/g/h respectivamente a 26 y 30°C. Cuando estas tasas se integraron en la ecuación de BE, se encontró que este fue positivo en todas las temperaturas a excepción de la temperatura de 30°C y se obtuvo un valor máximo de 96.3 ± 28.4 J/g/h a 22°C. De manera similar los valores máximos de EI (1.51 L/mLO₂), crecimiento en talla (10.17mm) y en peso seco de tejido (84.8 mg), fueron máximos a las temperaturas de 26 y 22°C. Estos resultados indican una correlación positiva entre los indicadores fisiológicos y el crecimiento y que la temperatura óptima en esta especie es de 22°C.

Palabras claves: Temperatura, Balance energético, *Nodipecten subnodosus*

ABSTRACT

In this study, the range of thermal resistance and tolerance of the lions paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) was established, as well as the optimum temperature for growth. Scallop seeds of about 7.29 ± 0.42 mm, were acclimated at 15, to water at 18, 22, 26, and 30°C, and were fed a 1:1 mixture of the algae *Isochrysis galbana* and *Chaetoceros calcitrans* at a concentration of 12×10^6 cells/specimen/day. The upper and lower lethal medium temperatures (TLM_u and TLM_l) were estimated through the TLM₉₆ method of Rand and Petrocelli (1985). The upper lethal incipient temperature (TLI_u) and the lower one (TLI_l) were evaluated, increasing or decreasing at a rate of 1°C/day, starting at one of the four acclimatizing temperatures until 100% mortality occurred. Also, the optimum temperature for growth was determined, estimating budget energy (BE), irrigation efficiency (EI), and growth (G). Ingestion rate (RI), clearance (RC), breathing (RB), excretion of nitrogen wastes (RU), and feces excretion (RF) were estimated. Growth was evaluated by measuring the shell height increase and tissues dry weight over 40 days. The results show a TLM_u located between $27.8 \pm 0.6^\circ\text{C}$ and $32.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$ corresponding to the acclimation temperatures of 15°C and 30°C, respectively. The TLM_l varied between $<0.0 \pm 0.0^\circ\text{C}$ at 15°C acclimation temperature and $12.5 \pm 0.0^\circ\text{C}$ at 30°C. The results of TLI_u indicate that the lions paw scallop is able to tolerate up to 32°C independent of the acclimation temperature. The TLI_l, was not found despite the specimens being exposed to 3°C. The RI and RC displayed their maximum point at 22 and 26°C, showing 9.7 ± 1.6 mg/g/h and 6.7 ± 1.4 L/g/h, respectively. While the RB, RU, and RF showed a direct correlation with temperature increase, their maximum values were 4.5 ± 0.5 mL O₂/g/h, 91.4 ± 30.1 µgNH₄/g/h and 4.74 ± 0.23 mg/g/h, respectively. These rates were integrated into the equation of budget energy, where the BE was positive at all temperatures except 30°C, and its maximum value was 96.3 ± 28.4 J/g/h at 22°C. The same temperature relations occurred with values of EI, height shell growth, and tissue dry weight, but showed maximum values at 26 and 22°C (1.51 L/mL O₂, 10.17 mm, and 84.8 mg, respectively). The results of this study suggest a positive correlation between physiology indicators and growth, and support findings that the optimum temperature for raising the lions paw scallop *Nodipecten subnodosus* is 22°C.

Key words: Temperature, Budget energy, *Nodipecten subnodosus*

A mis padres

Guadalupe Estrada y Silvano González; por darme siempre el privilegio de elegir libremente mi camino, y así llegar a este momento, por el amor, confianza y apoyo íntegro que siempre he recibido de ellos; orgulloso estoy de ser su hijo, mil gracias.

A mis hermanos

Guadalupe y Adrian, por ser el mayor motivo de superación y de alguna u otra manera darme ánimos para seguir adelante.

A mis abuelos y tios

quienes han contribuido al desarrollo de mi vida profesional, brindándome apoyo y en muchas ocasiones consejos oportunos.

AGRADECIMIENTOS

A DIOS, por permitirme subir un escalón más en mi vida profesional, darme la fuerza y valor para lograr poco a poco mis propósitos.

A MI PAIS MÉXICO, por las oportunidades que a lo largo de mi vida como estudiante, fue abriendo en mi camino, para lograr mi desarrollo profesional.

A MIS DIRECTORES DE TESIS, Dr. Alfonso N. Maeda Martínez y M. en C. Ma. Teresa Sicard González, a quienes no podría agradecerles cuantitativamente todo el apoyo brindado, tanto en mi formación profesional como en mi vida personal.

A la Dra. Elisa Serviere Zaragoza, por haber participado en mi comité tutorial y por sus valiosos comentarios.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), por ser la institución que me recibió y brindo el apoyo para el logro de esta tesis a través del Programa de Acuicultura. Especialmente agradezco al programa de posgrado atinadamente dirigido por la Dra. Thelma Rosa Castellanos y al laboratorio de computo (Horacio Sandoval y Manuel Melero) por todas las facilidades prestadas. A Lety González, Osvelia Ibarra y Betty Gálvez quienes siempre estuvieron en la mejor disposición de ayudarme en los trámites requeridos a lo largo de mi estancia en el CIBNOR.

A CONACYT por el apoyo que me brindo durante dos años con mi beca de maestría (166232), y por el financiamiento a través del proyecto G33593-B “Relación entre la fisiología antemortem y la bioquímica posmortem en la almeja catarina (*Argopecten ventricosus*)”. Gracias.

A La Academia Mexicana de Ciencias por haberme brindado a través del Programa Interinstitucional para el Fortalecimiento de la Investigación y el Posgrado del Pacífico

“DELFIN” la oportunidad de tener nexos por primera vez en el CIBNOR, en el V Verano de Investigación Científica.

A Miguel Robles, responsable del laboratorio de larvicultura de especies marinas del CIBNOR y a Pablo Ormart integrante del mismo, por la producción de las semillas requeridas para este trabajo, por brindarme un espacio y darme las facilidades necesarias durante la realización de la fase experimental.

Al personal de la biblioteca (Ana María Talamantes, Esther Ojeda, Marco Antonio Díaz y Edgar Yuen) quienes de manera incondicional siempre mostraron su mejor cara ante los servicios brindados en mencionada área.

A mi amiga y equipo de trabajo Lucelly M. Roldán, quien me brindo apoyo entero en el desarrollo de la fase experimental. También agradezco a la otra parte de mi equipo Eveling Roxana por conseguirmos de manera oportuna equipo de computo y algunos materiales necesarios para la realización de la fase experimental.

A MIS AMIGOS (Roxana C. Rodríguez, Manuel Lobato, Alfonso Galicia, Armando López), que han sido mi segunda familia, por la confianza depositada en mí, por estar conmigo compartiendo buenos y malos momentos. Gracias infinitas!!!

A MI NOVIA Paloma Valdivia, por brindarme todo su apoyo y soportar mis malos ratos.

CONTENIDO

| | |
|---|------|
| RESUMEN | i |
| ABSTRACT..... | ii |
| DEDICATORIA..... | iii |
| AGRADECIMIENTOS..... | iv |
| CONTENIDO | vi |
| LISTA DE FIGURAS..... | viii |
| LISTA DE TABLAS | x |
| LISTA DE ABREVIATURAS..... | xiv |
| INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| ANTECEDENTES | 9 |
| JUSTIFICACIÓN | 11 |
| OBJETIVOS | 12 |
| General..... | 12 |
| Específicos..... | 12 |
| MATERIAL Y MÉTODOS..... | 13 |
| 2.1. Organismos experimentales..... | 13 |
| 2.2. Alimento | 15 |
| 2.3. Aclimatación de organismos experimentales | 17 |
| 2.4. Peso seco de tejido..... | 18 |
| 2.5. Rango de tolerancia térmica | 18 |
| 2.5.1 Temperatura letal media inferior (TLM _i) y superior (TLM _s)..... | 18 |
| 2.6. Rango de resistencia térmica | 19 |
| 2.6.1 Temperatura letal incipiente superior (TLI _i) e inferior (TLI _s)..... | 19 |
| 2.7. Determinación de la temperatura óptima de crecimiento | 21 |
| 2.7.1. Efecto de la temperatura sobre la tasa de ingestión y de aclaramiento..... | 22 |
| 2.7.2. Efecto de la temperatura sobre la tasa respiratoria | 23 |
| 2.7.3. Efecto de la temperatura sobre la tasa excreción de energía vía heces..... | 24 |
| 2.7.4. Efecto de la temperatura sobre la excreción de energía vía amonio..... | 25 |
| 2.7.5. Balance energético..... | 27 |
| 2.7.6. Efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación..... | 27 |
| 2.7.7. Efecto de la temperatura sobre el crecimiento a diferentes temperaturas..... | 27 |
| 2.8. Análisis de datos..... | 28 |
| RESULTADOS | 29 |
| 3.1. Rango de tolerancia térmica | 29 |

| | | |
|--------|---|----|
| 3.1.1 | Efecto de la temperatura de exposición sobre la supervivencia de juveniles de almeja mano de león | 29 |
| 3.1.2 | Temperatura letal media inferior (TLM _i) | 34 |
| 3.1.3 | Temperatura letal media superior (TLM _s) | 37 |
| 3.2 | Rango de resistencia térmica | 41 |
| 3.2.1 | Temperatura letal incipiente inferior (TLI _i)..... | 41 |
| 3.2.2 | Temperatura letal incipiente superior (TLI _s) | 41 |
| 3.3 | Determinación de la temperatura óptima para el crecimiento | 42 |
| 3.3.1 | Efecto de la temperatura sobre la tasa de ingestión | 42 |
| 3.3.2 | Efecto de la temperatura sobre la tasa de aclaramiento | 44 |
| 3.3.3 | Efecto de la temperatura sobre la tasa de respiratoria | 46 |
| 3.3.4 | Efecto de la temperatura sobre la excreción de energía vía heces | 48 |
| 3.3.5 | Efecto de la temperatura sobre excreción de energía vía amonio..... | 50 |
| 3.3.6 | Balance energético..... | 51 |
| 3.3.7 | Efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación..... | 54 |
| 3.3.8 | Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de la concha..... | 56 |
| 3.3.9 | Efecto de la temperatura sobre el incremento en peso seco | 56 |
| 3.3.10 | Efecto de la temperatura sobre la mortalidad | 57 |
| | DISCUSIÓN | 60 |
| | CONCLUSIONES | 78 |
| | RECOMENDACIONES..... | 80 |
| | REFERENCIAS..... | 81 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Fig 1. Sitio de colecta de reproductores de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), en Laguna Manuela, B. C. | 14 |
| Fig 2. Sistema de flujo ascendente de 700 L empleado para el crecimiento de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), hasta una talla aproximada de siete milímetros de altura. | 16 |
| Fig 3. Sistema empleado para el tratamiento de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) en la determinación de la temperatura letal media (TLM) a diferentes temperaturas y tiempos de exposición. | 20 |
| Fig 4. Sistema empleado para el tratamiento de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) en la determinación de balance energético a diferentes temperaturas..... | 26 |
| Fig 5. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> , aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 24 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C)..... | 30 |
| Fig 6. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> , aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 48 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C)..... | 31 |
| Fig 7. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> , aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 72 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C)..... | 32 |
| Fig 8. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> , aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 96 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C)..... | 33 |
| Fig 9. Temperatura letal incipiente superior (TLI _s) en juveniles de almeja mano de león <i>N. subnodosus</i> a diferentes temperaturas..... | 42 |
| Fig 10. Tasa de ingestión en juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> aclimatados a diferentes temperaturas. | 43 |
| Fig 11. Tasa de aclaramiento en juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> aclimatados a diferentes temperaturas. | 45 |
| Fig 12. Tasa respiratoria en juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> aclimatados a diferentes temperaturas. | 47 |

| | |
|--|----|
| Fig 13. Producción de heces en juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> a diferentes temperaturas. | 49 |
| Fig 14. Tasa de excreción de amonio en juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> a diferentes temperaturas. | 50 |
| Fig 15. Balance energético en juveniles de almeja mano de león <i>Nodipecten subnodosus</i> a diferentes temperaturas. | 52 |
| Fig 16. Eficiencia de irrigación en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) a diferentes temperaturas. | 55 |
| Fig 17. Crecimiento de juveniles (7.29 + 0.42) de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) a diferentes temperaturas, durante 40 días de experimentación. | 57 |
| Fig 18. Incremento en peso seco y porcentaje de mortalidad de juveniles (7.29 + 0.42 mm) de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) a diferentes temperaturas, durante 40 días de experimentación. | 59 |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla I. Temperatura letal media inferior (TLM _i) a diferentes temperaturas y tiempos de exposición, en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>).. | 34 |
| Tabla II. Análisis de varianza practicado a las TLM _i de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 24 h de exposición ($p < 0.05$). | 35 |
| Tabla III. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _i en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 24 h de exposición ($p < 0.05$). | 35 |
| Tabla IV. Análisis de varianza practicado a las TLM _i de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 48 h de exposición ($p < 0.05$). | 35 |
| Tabla V. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _i en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 48 h de exposición ($p < 0.05$). | 36 |
| Tabla VI. Análisis de varianza practicado a las TLM _i de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 72 h de exposición ($p < 0.05$). | 36 |
| Tabla VII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _i en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 72 h de exposición ($p < 0.05$). | 36 |
| Tabla VIII. Análisis de varianza practicado a las TLM _i de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 96 h de exposición ($p < 0.05$). | 37 |
| Tabla IX. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _i en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 96 h de exposición ($p < 0.05$). | 37 |
| Tabla X. Temperatura letal media superior (TLM _s) a diferentes temperaturas y tiempos de exposición en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>).. | 38 |
| Tabla XI. Análisis de varianza practicado a las TLM _s de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 24 h de exposición ($p < 0.05$). | 38 |
| Tabla XII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _s en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 24 h de exposición ($p < 0.05$). | 39 |
| Tabla XIII. Análisis de varianza practicado a las TLM _s de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 48 h de exposición ($p < 0.05$). | 39 |

| | |
|---|----|
| Tabla XIV. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre la TLM _s en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 48 h de exposición ($p < 0.05$)..... | 39 |
| Tabla XV. Análisis de varianza practicado a las TLM _s de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 72 h de exposición ($p < 0.05$)..... | 40 |
| Tabla XVI. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _s en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 72 h de exposición ($p < 0.05$)..... | 40 |
| Tabla XVII. Análisis de varianza practicado a las TLM _s de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 96 h de exposición ($p < 0.05$)..... | 40 |
| Tabla XVIII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM _s en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>), a 96 h de exposición ($p < 0.05$)..... | 41 |
| Tabla XIX. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa de ingestión (mg/g/h) a diferentes temperaturas, en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) ($p < 0.05$)..... | 43 |
| Tabla. XX. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre tasas de ingestión (mg/g/h) a diferentes temperaturas, en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) ($p < 0.05$)..... | 44 |
| Tabla XXI. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa de aclaramiento (L/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) ($p < 0.05$)..... | 45 |
| Tabla. XXII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de tasa de aclaramiento (L/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) ($p < 0.05$)..... | 46 |
| Tabla XXIII. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa respiratoria (mLO ₂ /g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) ($p < 0.05$)..... | 47 |
| Tabla XXIV. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias en la tasa respiratoria (mLO ₂ /g/h) expuestos a diferentes temperaturas ($p < 0.05$) de juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>)..... | 48 |
| Tabla XXV. Análisis de varianza practicado a los resultados de producción de heces (mg/g/h/) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>) ($p < 0.05$)..... | 48 |

| | |
|---|----|
| Tabla XXVI. Prueba de comparaciones múltiples Tukey, para definir diferencias entre los resultados de tasa de producción de heces (mg/g/h) a diferentes temperaturas ($p < 0.05$) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 49 |
| Tabla XXVII. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa de excreción de amonio ($\mu\text{gNH}_4/\text{g/h}$) a diferentes temperaturas ($p < 0.05$), en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 51 |
| Tabla XXVIII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de tasa de excreción de amonio ($\mu\text{gNH}_4/\text{g/h}$) a diferentes temperaturas ($p < 0.05$), en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 51 |
| Tabla XXIX. Componentes de la ecuación de balance energético TI, TR, TU y TH en cada una de sus unidades respectivas y transformadas a sus equivalentes energéticos (J/g/h) en <i>Nodipecten subnodosus</i> a diferentes temperaturas. | 53 |
| Tabla XXX. Análisis de varianza practicado a los resultados de balance energético (J/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). ... | 54 |
| Tabla XXXI. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de balance energético (J/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 54 |
| Tabla XXXII. Análisis de varianza practicado a los resultados del efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación (L/mLO ₂) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 55 |
| Tabla XXXIII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados del efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación (L/mLO ₂) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 56 |
| Tabla XXXIV. Análisis de varianza practicado a los resultados del efecto de la temperatura sobre el crecimiento de la concha (mm) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 58 |
| Tabla XXXV. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de efecto de la temperatura sobre el crecimiento (mm) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 58 |
| Tabla XXXVI. Análisis de varianza practicado a los resultados del efecto de la temperatura sobre el peso seco de tejido (mg) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 58 |
| Tabla XXXVII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de efecto de la temperatura sobre el peso seco de tejido (mg) en juveniles de almeja mano de león (<i>Nodipecten subnodosus</i>). | 59 |

| | |
|---|----|
| Tabla XXXVIII. Tabla comparativa de la temperatura letal media superior en función de la temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición en algunos pectínidos | 63 |
| Tabla XXXIX. Tabla comparativa de la temperatura letal media superior en función de la temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición en moluscos no pectínidos..... | 64 |
| Tabla XL. Tabla comparativa de la temperatura letal media inferior, en función de la temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición, en algunos moluscos..... | 67 |
| Tabla XLI. Tabla comparativa sobre los componentes de la ecuación de balance energético, tasa de aclaramiento y energía libre para crecimiento en función de la talla, concentración de alimento y temperatura de aclimatación.. .. | 76 |

LISTA DE ABREVIATURAS

ANDEVA= Análisis de Varianza

BE= Balance Energético

cél= Células

Cb= Concentración de Células en la Cámara Blanco

Ci= Concentración de Células en la cámara Incubación

EI= Eficiencia de Irrigación

DLM= Dosis Letal Media

F= Flujo

Fig= Figura

h= Hora

M= Molar

mL= Mililitro

Mo= Materia Orgánica

ND= No Detectado

PO₂b= Concentración de Oxígeno en la Cámara Blanco

PO₂c= Concentración de Oxígeno en la Cámara de Incubación

POM= Materia Orgánica Particulada

Ps= Peso Seco

t= Tiempo

TC= Tasa de Crecimiento

TH= Tasa de Excreción de Heces

TI= Tasa de Ingestión

TLIi= Temperatura Letal Incipiente Inferior

TLIs= Temperatura Letal Incipiente Superior

TLMi= Temperatura Letal Media Inferior

TLMs= Temperatura Letal Media Superior

TR= Tasa Respiratoria

TU= Tasa de Excreción de Desechos Nitrogenados

UV= Ultravioleta

INTRODUCCIÓN

La acuicultura es una actividad económica a través de la cual se manipulan los procesos fisiológicos de crecimiento, reproducción y mortalidad para incrementar la productividad de los recursos acuáticos, empleando de la mejor forma los insumos tales como alimento, energía y mano de obra (Aguilera *et al.*, 1985). En años recientes, esta actividad ha tenido un creciente desarrollo en México debido al interés del gobierno mexicano por poner en operación programas para su impulso, como una alternativa de solución a los problemas de nutrición y empleo en el ámbito rural del país (Rodríguez y Maldonado, 1996). Dicho impulso ha sido estimulado por la creciente demanda de productos pesqueros y la incapacidad de las pesquerías para cubrirla (Hernández-Herrera, 1998).

En la acuicultura marina, los moluscos bivalvos representan uno de los grupos más importantes desde el punto de vista productivo y económico, ya que al ser consumidores primarios, los costos de inversión y operación son menores que los requeridos para el cultivo de otros grupos zoológicos (Bautista-Parejo, 1988), debido a que al ser consumidores primarios no requieren de alimentos balanceados. Estos organismos poseen un aparato filtroalimentador que atrapa las partículas suspendidas en el agua. Las partículas que más contribuyen a la nutrición de estos moluscos son las microalgas, las cuales se reproducen de manera natural en el mar, utilizando los nutrientes disueltos en el agua y la energía lumínica del sol.

Los pectínidos son moluscos de alto valor comercial y nutricional. El alto valor comercial alcanzado por algunas especies de este grupo como la almeja mano de león y la almeja

catarina, que para el 2001 alcanzaron un valor de hasta 6.25 y 2.6 dólares americanos respectivamente en el mercado internacional (Sea Food Price Current, 2001), ha estimulado la explotación de las poblaciones naturales y en algunas ocasiones se ha llegado a la sobre-explotación. Esta situación ha hecho que el cultivo sea la única alternativa para preservar las especies pero también para desarrollar una actividad con fines productivos comerciales, y diversificar las actividades del sector pesquero artesanal e industrial involucrado (Uriarte *et al.*, 2001). De las 400 especies de pectínidos distribuidas a lo largo de los mares del mundo, 67 se encuentran en la región Iberomericana (Lodeiros *et al.*, 2001), con 28 representantes en las costas del Pacífico Mexicano, siendo tres de ellas importantes comercialmente en México: almeja voladora (*Pecten vogdesi* Arnold, 1906), almeja catarina (*Argopecten ventricosus* Sowerby II, 1842) y la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835) (Keen y Coan, 1974). Esta última se distribuye desde Laguna Ojo de Liebre, B. C. hasta las costas de Perú (Keen, 1971). Habita en lagunas, bahías y canales profundos de más de 6 m, con corrientes de agua elevadas (García-Pámanes, 1994). Es una especie hermafrodita funcional que presenta un rápido crecimiento, pudiendo alcanzar una longitud máxima de 220 mm. Esta especie es altamente apreciada en el mercado nacional e internacional gracias al buen sabor que presenta el músculo abductor comúnmente conocido como “callo” que puede pesar hasta 260 gramos (Robles, com. pers.). Las ventajas de esta especie sobre otros pectínidos son notables. Por ejemplo, un kilogramo de callo de almeja catarina se obtiene a partir de 170 organismos de 5 cm de altura de la concha, en aproximadamente 12 meses de cultivo, y tiene un valor comercial de 2.9 dólares en el mercado norteamericano al mayoreo. En cambio, un kilogramo de callos de almeja mano de león se produce a partir de 40 ejemplares de 12 cm de altura de la

concha en 18 meses de cultivo, vendiéndose a 6.25 dólares en el mercado norteamericano al mayoreo (Sea Food Price Current, 2001). Estas características hacen de esta especie un organismo de gran interés en la acuicultura. Lo anterior ha estimulado la investigación básica para lograr su cultivo.

Actualmente, algunas investigaciones están encaminadas a conocer su marco ambiental (Sicard-González, com. pers.; Roldán-Carrillo, com., pers.; López-Sánchez, 2003) ya que al igual que otros organismos se encuentra expuesta a grandes fluctuaciones en las condiciones ambientales por ejemplo, la almeja mano de león en Laguna Manuela se encuentra expuesta a fluctuación térmicas de 13.8 a 33 °C a lo largo del año. Los efectos de estas variables (la temperatura, salinidad, oxígeno, entre otros.) sobre la fisiología de los organismos pueden ser estudiados a través de la ecofisiología, la cual permite construir las bases para el desarrollo de tecnologías de cultivo, al definir los rangos de resistencia y tolerancia y los intervalos óptimos de las variables ambientales. El rango de tolerancia es aquel en el que los organismos son capaces de compensar los cambios modificando sus tasas fisiológicas para permanecer relativamente “independientes” del medio (Bayne, 1976). Fuera de estos límites, existe una rango de resistencia donde los organismos son incapaces de adaptarse a variaciones extremas ya que se destruye la integridad de los mismos y en poco tiempo sobreviene la muerte (Fry, 1947). El método para la determinación de la rango de tolerancia, consiste en someter ejemplares aclimatados a un cierto nivel, a cambios agudos de diferentes magnitudes del factor durante un tiempo de exposición previamente establecido. Durante el experimento, se registra la mortalidad y posteriormente estos datos se grafican contra los valores de la variable bajo estudio para

encontrar la dosis letal media (DLM) que muestra el nivel donde ocurre el 50% de supervivencia en el tiempo de exposición elegido (Fry, 1947). En el caso del rango de resistencia, se determina incrementando o disminuyendo gradualmente el nivel de la variable ambiental bajo estudio, y se registran los valores donde ocurre el 100% de mortalidad.

La temperatura es considerada el factor que limita la distribución, abundancia y el nivel de actividad en organismos poiquilotermos (Bayne, 1976). Esta puede afectar directa e indirectamente la supervivencia de larvas, juveniles y adultos, y es conocida su influencia en la reproducción con sus efectos en la maduración de gametos, desove, desarrollo embrionario, duración del período planctónico y el asentamiento larvario (Kinne, 1970). Se sabe también que un aumento en la temperatura del agua conlleva a un aumento en el metabolismo de los organismos acuáticos y por consiguiente de sus necesidades energéticas (Barnabé, 1991). Además, la temperatura influye en la oxigenación de las aguas y la productividad primaria que es fuente de alimento para los cultivos en mar abierto (Barnabé, 1991). En general los pectínidos tienen muy baja tolerancia a los cambios repentinos de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto (Uriarte *et al.*, 2001).

Las respuestas de los organismos por efecto de la temperatura, así como de otros factores, pueden ser observadas en alimentación, metabolismo, excreción, crecimiento, reproducción y supervivencia. Los tres factores primeros pueden ser integrados en la ecuación de balance energético (BE) que representa la diferencia entre los ingresos y los egresos de energía al organismo. Mediante el BE, es posible evaluar la energía libre que potencialmente podría

estar destinada a crecimiento, reproducción, etc. El ingreso de energía proviene de la tasa de alimentación (TI), mientras que la tasa respiratoria (TR), las tasas de excreción de heces (TH) y de compuestos nitrogenados (TU), representan los egresos de energía, por lo que la ecuación quedaría como: $BE = I - (R + H + U)$ (Warren y Davis, 1967). El balance energético es un concepto útil que puede ayudar a comprender los fenómenos ecológicos e interpretar aquellos relacionados con la distribución de los organismos y su adecuación al medio (Espina y Ramírez, 1994), siendo esto fundamental para el cultivo de una especie.

La tasa de alimentación se compone de la tasa de ingestión (TI), que se definen como el número de células retenidas de cierto volumen de agua por unidad de tiempo y de la tasa de aclaramiento (TA), que es el volumen de agua removido totalmente de partículas por unidad de tiempo. Esta al igual que la TR, la TH y la TU, se ven afectadas por factores intrínsecos como la edad, talla, estado reproductivo, nivel de actividad, condición fisiológica e información genética, y por factores extrínsecos como la concentración y calidad de alimento, temperatura, tensión de oxígeno y salinidad entre otros (Bayne, 1976; Silva, 1986; Shumway, 1991). La estimación de la tasa de alimentación en bivalvos puede realizarse de manera directa e indirecta. Directamente separando el sifón exhalante e inhalante y midiendo el flujo de agua a través de ellos, e indirectamente por determinación de la tasa de remoción de partículas (Bayne, 1976). Para esta última se han establecido una serie de métodos como el de Jørgensen (1949) cuyo fundamento se basa en registrar la disminución de la concentración de partículas o la concentración celular de clorofila en una cámara cerrada, en un periodo de tiempo determinado. Otro método establecido por Walne (1965), mide la incorporación de fitoplancton marcado con P_{32} ó C_{14} en los tejidos del

animal en relación al tiempo. El método Winter (1973), se basa en mantener la concentración del fitoplancton dentro de un sistema de flujo continuo. El alimento dentro de este sistema es contado periódicamente y el alimento consumido por los organismos se repone al sistema.

La TR es una respuesta directa y medible de la condición fisiológica de los organismos ante un juego de factores preestablecidos. El metabolismo se puede dividir en estándar y activo; el primero de ellos es aquel nivel de actividad mínima compatible con vida, mientras que la tasa activa se da en condiciones de actividad motora sostenida (Fry, 1947). La tasa metabólica se considera el total de las transformaciones energéticas que se llevan a cabo y frecuentemente es utilizado como un indicador del estado interno de un organismo (Davies, 1966). La determinación de la TR de los organismos se lleva a cabo de manera indirecta, midiendo la diferencia de oxígeno disuelto a lo largo de un periodo de incubación en una cámara sellada herméticamente la cual contiene a los organismos. El método más preciso para cuantificar el oxígeno disuelto en agua marina, es el método de Winkler (1888). Se han desarrollado electrodos polarograficos para este fin pero presentan varios inconvenientes que limitan su uso en el campo de la ecofisiología, como es el consumo irregular de oxígeno por el mismo electrodo. Sin embargo, recientemente se han desarrollado oxímetros que emplean sensores de fibra óptica (microoptodes), muy estables y que no consumen oxígeno (Klimant *et al.* 1996) .

La energía excretada en las heces, refleja la energía proveniente del alimento no asimilada por el organismo. Esta se puede medir por calorimetría o bien, a través su contenido de

carbono por diferencia del peso seco menos el peso de cenizas. Para la obtención de las heces existe una serie de métodos que han sido aplicados principalmente en peces, como es la colecta por presión manual, succión anal, recuperación después de disección o el uso de bolsa de recolección fecal. Además existen técnicas automatizadas como el sistema Guelp de colecta continua (INRA-Francia), o cámaras fisiológicas, y el método de recolección por sifonamiento que es el más usado a la fecha por su sencillez y a que no requiere de un dispositivo experimental complicado (Mendoza-Alfaro, 1993).

La tasa de excreción de desechos nitrogenados (TU), refleja las pérdidas energéticas a través de la urea. El catabolismo de las proteínas lleva a la formación de amonio, compuesto que representa el 60-90% del total del nitrógeno excretado en numerosas especies de bivalvos (Navarro, 2001). Para su determinación, el método más usado es el de Solórzano (1969), recientemente adaptado a microplaca (Hernández-López y Vargas-Albores, 2003).

Por otra parte la eficiencia de irrigación (EI) o requerimiento de convección, es un índice fisiológico que muestra la capacidad con que un molusco bombea agua a través de la cavidad del manto, por cada mililitro de oxígeno respirado. Este índice ha sido calculado para algunas especies como *Mytilus edulis* y *Clamys opercularis* (Vahl, 1972; Bayne, 1976; MacLusky, 1973) y *Argopecten ventricosus* (Sicard-González, 1999). Una mayor EI, indica una elevada tasa de aclaramiento y menor consumo de oxígeno, esto nos dice que el organismo presenta una elevada capacidad de retención de partículas, lo que se reflejara en una mayor capacidad de alimentación. Por el contrario una EI baja, muestra una tasa de

aclaramiento baja y un elevado consumo de oxígeno, lo que se traduce en una mayor pérdida de energía vía consumo de oxígeno.

En el presente trabajo se pretende encontrar los intervalos de tolerancia y resistencia térmica, así como la temperatura óptima para el crecimiento de juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*.

ANTECEDENTES

Los estudios en pectínidos se han llevado a cabo principalmente en países en los cuales se obtiene una elevada producción de este recurso, como: Japón, China, Canadá, Gran Bretaña y Francia (Peña *et al.*, 1993). Dada la importancia económica de estos organismos el interés se ha extendido a países de Iberoamérica, como Chile (cuya producción ocupa el tercer lugar después de Japón y China) y México donde se están cultivando a nivel comercial. Otros países como Argentina, Brasil, Colombia, Ecuador, Panamá, Perú y Venezuela, actualmente están realizando investigación científica y desarrollo tecnológico para lograrlo (Uriarte *et al.*, 2001).

En México, el esfuerzo científico realizado hasta la fecha en la costa del Pacífico, sobre biología, ecofisiología y cultivo de moluscos marinos, se ha centrado en algunas especies, como el callo de hacha (*Atrina maura*, *Pinna rugosa*), almeja catarina (*Argopecten ventricosus*), ostras perleras (*Pintada mazatlanica* y *Pteria sterna*), mejillón (*Mytilus* sp.) y recientemente la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*). Hasta el momento, los trabajos realizados con *N. subnodosus* se enfocan al desarrollo de tecnología para cultivo (García-Pámanes *et al.*, 1994), cultivo larvario (Velasco-Blanco, 1997; Carvajal-Rascón, 1987), determinación del efecto de la ración alimenticia y la densidad de cultivo sobre el desarrollo larval (Ortiz-Cuel *et al.*, 1997), fijación de larvas en cámaras de flujo descendente y eficiencia comparativa de substratos artificiales (González-Ramos *et al.*, 1997), efecto del flujo y la concentración de alimento sobre el crecimiento, peso y tasa de filtración (Parés-Sierra, 1996), crecimiento de juveniles bajo condiciones de cultivo

(Barrios *et al.*, 2003; Otter, 2001), evaluación de mezclas de microalgas sobre el crecimiento (Cerón-Ortiz, 2000), efecto de la velocidad de flujo y concentración de alimento sobre el crecimiento (García-Esquivel *et al.*, 2000), acondicionamiento gonádico (Gutiérrez *et al.*, 1997; Villacencio-Peralta, 1997), crecimiento y gametogénesis (Racotta *et al.*, 2003), susceptibilidad a enfermedades bacterianas (Luna-González *et al.*, 2002) y la actividad de la fenol oxidasa en larvas, juveniles y adultos (Luna-González *et al.*, 2003). Sin embargo, el rango de tolerancia y resistencia térmica así, como la temperatura óptima para el crecimiento no han sido estudiados, lo cual es pertinencia del presente estudio.

La termotolerancia en pectínidos ha sido estudiada en *Chlamys opercularis* (Paul, 1980), *Argopecten ventricosus* (Serrano-Urbe, 1998) y *A. purpuratus* (Urban, 1994). Por otro lado, son pocos los estudios que relacionan la temperatura con la fisiología energética de especies de pectínidos. Los trabajos que se pueden mencionar han probado el efecto de diferentes dietas y temperaturas sobre el presupuesto energético de las especies de interés comercial *A. purpuratus* (Díaz y Martínez, 1992; Farías *et al.*, 1997, Navarro *et al.*, 2000) y *A. ventricosus* (Sicard *et al.*, 1999). De igual manera se han estudiado la tasas de aclaramiento en *A. irradians concentricus* y *Placopecten magellanicus* (Kirby-Smith, 1970; MacDonald y Tompson, 1986), de ingestión en *P. magellanicus* (Cranford y Grant 1990; Shumway *et al.*, 1985), *C. opercularis* (Vahl, 1972; Maclusky, 1973), *Nodipecten subnodosus* (Ramírez-Urbe, 2002 y López-Sánchez, 2003) y respiratoria en *Pecten grandis* y *P. irradians* (Van Dam, 1954), *P. groenlandicus*, *P. varius* y *P. flexosus* (Spark, 1936; Thorson, 1936), *A. ventricosus* (Zamora, 1997) y *C. opercularis* (Maclusky, 1973) y *C. islandica* (Vahl, 1978). Sin embargo, el intervalo de tolerancia y resistencia térmica, así

como la temperatura óptima para el crecimiento de juveniles de almeja mano de león no se han determinado.

JUSTIFICACIÓN

La almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) es un pectínido importante económicamente para el estado de Baja California Sur, México. Es un consumidor primario, presenta una tasa de crecimiento elevada y aceptación comercial. Estas características le dan ventaja sobre las otras especies de pectínidos explotadas comercialmente en México (*Argopecten ventricosus* y *Pecten vogdesi*). La temperatura es considerada el factor más importante que regula el crecimiento y la supervivencia en organismos poiquiloterms. Por lo tanto, para el establecimiento de un cultivo es importante determinar el rango de resistencia y tolerancia térmica, así como la temperatura óptima para el crecimiento de esta especie. Los efectos de la temperatura sobre la almeja mano de león aún no han sido estudiados. El conocimiento del efecto de esta variable, facilitará la reproducción controlada de la especie en laboratorio y una adecuada selección de sitios para su preengorda y engorda.

OBJETIVOS

General

Establecer la termotolerancia y la temperatura óptima para el crecimiento en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*.

Específicos

Determinar en organismos juveniles de almeja mano de león (*N. subnodosus*):

1. El límite superior e inferior de tolerancia térmica (rango de tolerancia térmica)
2. La temperatura letal incipiente superior e inferior (rango de resistencia térmica)
3. La temperatura óptima para crecimiento a través del balance energético y de la eficiencia de irrigación.
4. Comprobar si el intervalo de temperaturas determinado fisiológicamente es correcto mediante un estudio de crecimiento a diferentes temperaturas.

MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Organismos experimentales

Un total de 4,500 juveniles de almeja mano de león se emplearon para los experimentos del presente trabajo. Los organismos se obtuvieron a partir de reproductores proporcionados por la empresa Marimex S. A. de C. V., ubicada en Laguna Manuela B. C. (28° 07' 51.8" N; 114° 04' 04.1" W), a 18 Km del ejido Villa de Jesús María y a 40 Km de la ciudad de Guerrero Negro, Baja California Sur, en la Costa del Océano Pacífico (Fig. 1). Lotes de 20 adultos se transportaron en hieleras de plástico con 40 L de agua marina entre 17 y 18 °C, 37 ‰ de salinidad y aireación constante. En el laboratorio de larvicultura de especies marinas del CIBNOR, se colocaron en tanques de 1,500 L con agua marina a 20 °C, 37 ‰ de salinidad y aireación constante. Durante 30 días, los organismos recibieron una dieta compuesta por una mezcla de microalgas a 4×10^6 cél/mL/día de *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros mulleri* y *C. calcitrans* en proporciones 1:1:1, por medio de un sistema de flujo abierto descrito por Ramírez *et al.* (1999). Después de este tiempo, los organismos fueron seleccionados según el grado de madurez gonádica, comparando la apariencia de las gónadas contra la escala de Sastry (1963). Los ejemplares maduros se lavaron y cepillaron externamente para eliminar los epibiontes que pudieran afectar mas tarde el ciclo larvario. Posteriormente se indujo el desove por medio de un cambio térmico de 18 a 25 °C por intervalos 30 a 35 minutos. La fecundación fue controlada colocando 15 espermatozoides de tres machos por ovocito de cuatro hembras para evitar la poliespermia y la autofecundación (trabajo realizado por el equipo técnico del laboratorio de larvicultura de especies marinas del CIBNOR).

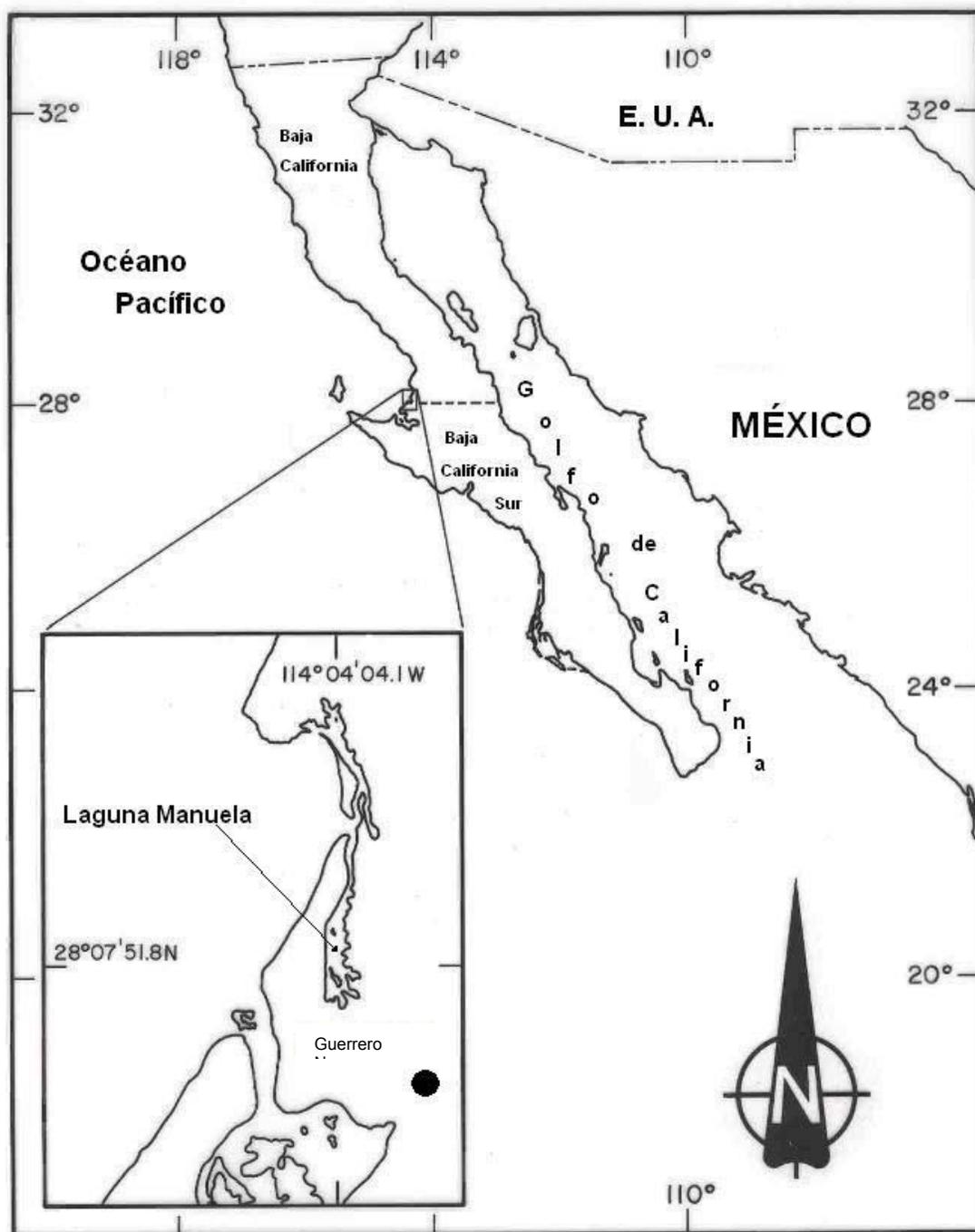


Fig 1. Sitio de colecta de reproductores de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), en Laguna Manuela, B. C.

Las larvas fueron alimentadas con una mezcla de las microalgas *Isochrysis galbana* y *Chaetoceros calcitrans* en proporción 2:1, dando una ración de 3×10^4 cél/mL/día. Conforme avanzó el crecimiento larvario, la ración se incrementó gradualmente hasta alcanzar 5×10^4 cel/mL/día a los 15 días de cultivo. Las larvas pediveliger se fijaron en colectores rectangulares (40 X 60 cm) de malla sombra al 90%, con un costal cebollero en su interior, mismos que eran introducidos a a los tanques de cultivo. Los organismos de 1 a 3 mm de altura (7 a 8 meses después del periodo de fijación) fueron cosechados y colocados en un sistema de flujo ascendente de 700 L de capacidad (Figura 2), equipado con 12 tamices de 180 μm de luz de malla, recibiendo alimentación continua de 5×10^4 cél/mL de una mezcla de *I. galbana* y *C. calcitrans* en proporción 2:1. Este sistema fue construido y diseñado por Robles-Mungaray y Mazon-Suastegui (com. pers). Cada tamiz recibía un flujo de 70 mL/min de agua marina filtrada a 1 μm , a 22 ± 1 °C y 37 ‰. Los organismos se mantuvieron en este sistema hasta alcanzar una talla de aproximada de siete milímetros de altura de la concha (eje dorsoventral), para posteriormente ser utilizados en los experimentos del presente trabajo.

2.2. Alimento

En los ensayos experimentales para la alimentación de organismos se emplearon las microalgas *Isochrysis galbana* y *Chaetoceros calcitrans*. Estas fueron producidas por el equipo técnico del laboratorio de microalgas del CIBNOR por lotes en tres etapas: matraz Erlenmeyer de 1 L, bolsa de plástico de 13 L y tanque de fibra de vidrio de 150 L. El cultivo se realizó en un cuarto a temperatura controlada a 22 °C, con iluminación continua a $44.6 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{seg}$ y suministro constante de aire filtrado. Los matraces de 1 L, contenían

750 mL de agua marina filtrada a $0.45 \mu\text{m}$ la cual fue pasada por luz UV, esterilizada en autoclave y enriquecida con medio f/2 (Guillard y Ryther, 1962). Estos fueron inoculados con 100 mL de un cultivo monoespecífico de la especie correspondiente y cosechados cada tercer día. Los cultivos en los matraces fueron transferidos a bolsas de plástico, con agua marina filtrada ($0.45 \mu\text{m}$), pasada por luz ultravioleta (UV), clorinada con 0.2 mL/L de hipoclorito de sodio por 24 h, y posteriormente neutralizada con 2.5 mL de tiosulfato de sodio (1.0 M) y enriquecida con el mismo medio de cultivo f/2. Las bolsas se cosecharon cada tres días y sirvieron como inóculos para los tanques de 200 L que contenían agua de mar bajo las mismas condiciones. Los tanques también fueron cosechados al tercer día de cultivo. Se utilizaron microalgas cosechadas de los tanques para la maduración de los reproductores y el mantenimiento de los juveniles, mientras que para los experimentos, se utilizaron los cultivos provenientes de matraces.



Fig 2. Sistema de flujo ascendente de 700 L empleado para el crecimiento de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), hasta una talla aproximada de siete milímetros de altura.

2.3. Aclimatación de organismos experimentales

Juveniles de 7.29 ± 0.42 mm de altura de la concha, se aclimataron a las temperaturas de 15, 18, 22, 26 y 30 °C por un periodo de doce días. Los organismos se colocaron en tanques de plástico de 80 L de capacidad (35 x 40 x 60 cm) a razón de 900 individuos por tanque con agua marina a 37 ‰ de salinidad y aireación constante. Las temperaturas de aclimatación se lograron instalando un sistema tipo baño maría. Este consiste de un enfriador de agua de titanio Modern aeration de 1/15 HP de enfriamiento, con un compresor de 1 HP de potencia conectado a un tanque de fibra de vidrio de 5,000 L, por medio de una bomba de 1/6 HP que recirculaba el agua. La temperatura de la tina se mantuvo a 15 °C y dentro de ella se colocaron los tanques de 80 L conteniendo agua marina filtrada a 100 µm con organismos. Las temperaturas de 18, 22, 26 y 30 °C se produjeron con un calentador de inmersión Ebo-Jagger de 250 Watts de potencia y termostato integrado. Al inicio, los calentadores fueron calibrados a la temperatura promedio del sitio de cultivo (19.1 ± 2.9 °C), y después se produjeron las temperaturas experimentales ajustándolos 1 °C por día hasta alcanzar las temperaturas deseadas. Cada temperatura fue verificada por medio de un termómetro de alta precisión marca Ever Ready Thermometer Co. Durante el periodo de aclimatación los organismos se alimentaron con dos raciones de 2.0×10^5 cél/mL/día de *Isochrysis galbana* y *Chaetoceros calcitrans* en proporción 1:1. Diariamente las heces fueron removidas por sifón con una manguera de plástico y se efectuaron recambios de agua del 100 % del volumen, empleando agua de mar a la misma temperatura. Durante la aclimatación se registraron variaciones de ± 0.5 °C.

2.4. Peso seco de tejido

Los resultados de este trabajo se estandarizaron al peso seco de los tejidos. Las almejas se colocaron en charolas de papel aluminio previamente etiquetadas, se secaron por un periodo de 72 h a 70 °C en una estufa Blue-M Modelo OV-472a-2 y se pesaron en una balanza analítica Precisa Modelo XT 320M de 320 g de capacidad con 0.01 g de resolución. La operación de secado, enfriado y pesado, se repitió varias veces hasta obtener peso constante. Posteriormente, los organismos fueron puestos en contenedores con tapa de un litro con agua destilada, se dejaron en reposo por un término de 96 h con recambios del 100 % de agua cada 24 h. Finalmente se desconcharon por agitación manual dentro del mismo contenedor hasta obtener las conchas libres de tejido. Las conchas fueron lavadas con agua destilada y se llevaron a peso seco constante. Finalmente, el peso seco de tejidos de los organismos contenidos en cada charola se determinó por diferencia entre el peso seco de los organismos completos menos el peso seco de las conchas.

2.5. Rango de tolerancia térmica

2.5.1 Temperatura letal media inferior (TLM_i) y superior (TLM_s).

La determinación de la TLM_i y TLM_s, se realizó bajo el método de temperatura letal media a 96 horas (TLM₉₆) de Rand y Petrocelli (1985). Este método consiste en registrar la mortalidad de las almejas expuestas a diferentes temperaturas, durante las primeras 96 horas de exposición.

Los organismos de las diferentes temperaturas de aclimatación, fueron sometidos a las

temperaturas experimentales de 1, 3, 5, 10, 15 en el caso de la determinación de la TLM_i y a 26, 28, 30, 31, 32, 33, 34 y 35 °C para la evaluación de la TLM_s . Se colocaron 10 organismos por triplicado separadamente en recipientes de vidrio de 100 mL de capacidad, teniendo un total de 30 organismos por temperatura (Fig. 3). Los recipientes contenían agua marina filtrada a 100 μm , 37 ‰ de salinidad y aireación constante. En el caso de la TLM_i se emplearon baños termorregulados Lauda Brinkmann modelo RE120 y para la determinación de la TLM_s se utilizó el sistema de regulación térmica descrito anteriormente. Los organismos fueron alimentados con la mezcla de microalgas antes mencionada, suministrando una ración de 2×10^5 cél/mL/día. El 100 % del agua de todos los tratamientos se reemplazó diariamente, bajo las mismas condiciones de temperatura y salinidad. La mortalidad se registró a las 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 18, 24, 48, 72 y 96 horas después de iniciado el experimento y los tiempos de muestreo fueron establecidos en base a un experimento previo. Con estos resultados se determinó la TLM_i y la TLM_s a las diferentes temperaturas de aclimatación y tiempos de exposición utilizando un método gráfico, colocando en el eje de las abscisas el porcentaje de supervivencia obtenido a determinado tiempo de exposición, y en el eje de las ordenadas la temperatura. Una vez obtenida la línea correspondiente, el valor de supervivencia del 50 % se calculó por extrapolación.

2.6. Rango de resistencia térmica

2.6.1 Temperatura letal incipiente superior (TLI_i) e inferior (TLI_s).

Se separaron dos grupos de 10 organismos por triplicado para cada temperatura de aclimatación en recipientes de un litro dentro de baños termorregulados Lauda Brinkmann

RE120. Los organismos fueron alimentados con una mezcla de microalgas a una concentración de 2×10^5 cél/mL/día, después de realizar recambios de agua del 100 %. Para determinar la TLI_s , partiendo de cada una de las temperaturas de aclimatación se incrementó 1°C por día hasta obtener el 100 % de mortalidad de los organismos. El mismo procedimiento se siguió para la determinación de la TLI_i pero en sentido contrario.

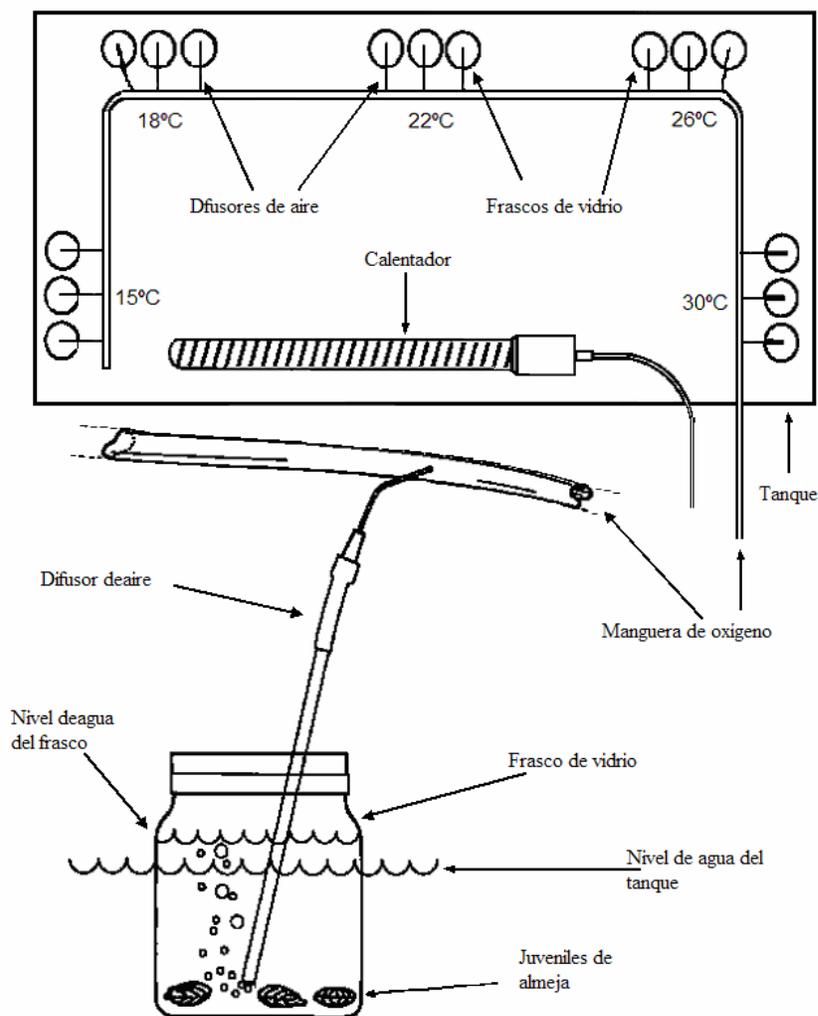


Fig 3. Sistema empleado para el tratamiento de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) en la determinación de la temperatura letal media (TLM) a diferentes temperaturas y tiempos de exposición.

2.7. Determinación de la temperatura óptima de crecimiento

La temperatura óptima de crecimiento se determinó a través de la ecuación de balance energético (BE), para lo cual se midieron la tasa respiratoria (TR), la tasa de ingestión (TI), la pérdida de energía vía excreción heces (TH) y la pérdida de energía vía excreción amonio (TU) para cada una de las temperaturas de aclimatación. Se empleó un sistema de flujo continuo que consta de tres cámaras independientes y una blanco, con un afluente de agua marina de flujo controlado y un efluente que permite tomar muestras después de pasar por los organismos (Fig. 4). Las cámaras con 150 organismos, fueron alimentadas con agua marina filtrada a 1 μm , posteriormente se monitoreó de manera continua el consumo de oxígeno por un periodo de 3 horas y media, en el cual se obtiene un consumo de oxígeno estable, que asegura que los organismos se encuentran libres de estrés ocasionado por la manipulación de los mismos durante el proceso de incubación. El monitoreo de consumo de oxígeno se llevo acabo a través de electrodos de flujo continuo que se conectan a la salida de cada cámara. El registro de oxígeno disuelto se realiza por medio de una interfase conectada a una computadora la cual tiene instalado el software del oxímetro (Versión 2.1) generando archivos específicos. Una vez que los organismos llegan a un consumo de oxígeno estable, el suministro de agua a las cámaras es cambiado por agua bajo las mismas condiciones con una mezcla de *Isochrysis galbana* y *Chaetoceros calcitrans* 1:1 a una concentración de 5×10^4 cél/mL y pasados 30 minutos, se lleva a cabo la medición de cada una de las variables fisiológicas TI, TR, TH y TU como se explicará más adelante. Finalmente los ejemplares son medidos y lavados con formato de amonio (0.5 molar), se determina el peso seco de tejidos como se menciona en el apartado 2.4 para la estandarización de los resultados de cada una de las variables medidas. El agua marina

filtrada a 1 μm y el agua con la mezcla de microalgas, estaban contenidos en tanques cilíndricos de 200 L de capacidad, dentro de los cuales se tenía una aireación vigorosa, lo que permitió la distribución homogénea de las microalgas dentro de la columna de agua y la oxigenación de la misma. El agua proveniente de los tanques fluía por gravedad hacia las cámaras a razón de 65 mL/min, pasando primero por la cámara blanco, a través de la cual se alimentaban las cámaras con organismos. El control de la temperatura se logró manteniendo las cámaras sumergidas dentro de un baño termorregulado Lauda Brinkmann RE120 de 110 V, el cual fue previamente calibrado a la temperatura experimental requerida y llenado con agua dulce. Las cámaras fueron previamente llenadas por sifón con agua marina filtrada a 1 μm , 37 ‰ de salinidad y a la temperatura correspondiente a cada experimento, introduciendo una manguera hasta el fondo de la misma para evitar el burbujeo y turbulencia. Una vez llenas las cámaras, fue necesario hacer fluir el doble de su volumen para evitar que se quedaran burbujas adheridas en las paredes de las mismas.

2.7.1. Efecto de la temperatura sobre la tasa de ingestión y de aclaramiento

La tasa de ingestión (TI) y la tasa de aclaramiento (TA), se evaluaron tomando una muestra de agua de 20 mL de cada una de las cámaras con organismos y de la cámara blanco cada 15 minutos por un tiempo total de dos horas (Fig 4). Posteriormente la concentración de microalgas fue determinada por medio de un Contador de Células Beckman Coulter modelo Multisizer 3. El consumo de alimento se determinó restando la concentración de microalgas en la cámara blanco, menos la de la cámara de incubación. La TI fue calculada a través de la ecuación: $TI = [(C_b - C_i) * F] / P_s$, donde, C_b = concentración de células en la cámara blanco, C_i = concentración de células en la cámara de incubación, F = Flujo del agua

(mL/h) y P_s = peso seco de los organismos utilizados en el experimento en gramos. Los resultados se expresaron en cél/g/h . Finalmente los valores de la TI se transformaron a unidades energéticas multiplicando dicho valor, expresado en cél/g/h , por el equivalente energético de materia orgánica particulada (POM) 23500 J/g (Winddows *et al.*, 1979). Posteriormente, se calculó la TA, dividiendo la TI, entre la concentración celular en la cámara de incubación (L/g/h).

2.7.2. Efecto de la temperatura sobre la tasa respiratoria

El metabolismo se determinó indirectamente a través de la TR. Esta fue estimada midiendo el consumo de oxígeno de los organismos por medio de un oxímetro Microx TX Presens equipado con un micro-optodes de $\approx 10\text{-}30\ \mu\text{m}$ de diámetro de fibra óptica como electrodo de sensibilidad moderada, y una capacidad de detección dentro de un intervalo de 0.1 a 100% de saturación de oxígeno. El consumo de oxígeno fue determinado restando la concentración de oxígeno en la cámara blanco menos la concentración de oxígeno de cada una de las cámaras de incubación. Los valores de las lecturas de consumo total de oxígeno se obtuvieron en miligramos por litro (mg/L) y se transformaron a unidades mL/L (Weast, 1980-1981). La tasa respiratoria (TR) se calculó a través de la ecuación: $TR = [(PO_{2b} - PO_{2c}) * F] / P_s$, donde PO_{2b} = concentración de O_2 en la cámara blanco (mL/L), PO_{2c} = concentración de O_2 en la cámara de incubación (mL/L), F = flujo del agua en mL/h y P_s = peso seco de los organismos en gramos. Los resultados se expresaron en $\text{mLO}_2/\text{g/h}$. Los valores de TR se transformaron a unidades energéticas multiplicando el valor de $\text{mLO}_2/\text{g/h}$, por el equivalente energético 20.2 Joule por mL O_2 (Elliot y Davison, 1975).

2.7.3. Efecto de la temperatura sobre la tasa excreción de energía vía heces

La TH se determinó colectando las heces producidas posterior a un periodo de alimentación continua de dos horas. Al término del experimento, se dejó de alimentar a los organismos y se pusieron a excretar por doce horas dentro de las cámaras. Experimentos previos, revelaron que durante este tiempo ocurre el vaciado total del tracto digestivo. Las heces producidas fueron colectadas pasando el agua que las contenía por dos tamices de 200 y 15 μm ; el primero con la finalidad de retener partículas mayores y el segundo con el fin de colectar las heces. Una vez obtenidas, estas fueron filtradas por medio de un sistema de filtración manual Mityvac Nalgene HH1061 y retenidas en filtros de fibra de vidrio de 1 μm (Whatman GF/C) previamente incinerados para eliminar la materia orgánica y llevados a peso constante. Posteriormente las heces fueron lavadas con formato de amonio 0.5 M para eliminar las sales y secadas a 70 °C en una estufa Blue-M Modelo OV-472a2, y después fueron transferidas a un desecador y pesadas utilizando una microbalanza Cahn modelo C-33, hasta obtener peso constante. El contenido de cenizas se determinó quemando la muestra seca en una mufla Thermolyne modelo FA1635 a 450 °C por 24 h y restando el peso del filtro solo al peso del filtro más las cenizas. Finalmente el contenido de la materia orgánica de las heces contenidas en cada una de las cámaras con organismos, se obtuvo restando el peso del filtro con heces al peso del filtro con cenizas menos el contenido de materia orgánica de la cámara blanco. El cálculo de la TH se realizó a través de la ecuación: $TH = (Mo * t/Ps)$, Mo= materia orgánica contenida en las heces (g), t= tiempo de alimentación (h) y Ps= peso seco de los organismos (g). Los resultados se expresaron en g de mo/g/h. Finalmente los valores de TH se transformaron a unidades

energéticas multiplicando dicho valor, expresado en mg/g/h, por el equivalente energético de materia orgánica particulada (POM) 23500 J/g (Winddows *et al.*, 1979).

2.7.4. Efecto de la temperatura sobre la excreción de energía vía amonio

La TU, se midió por diferencia de contenido de amonio en el agua de la cámara blanco menos la de los organismos (Fig 4), para ello al cumplirse las dos horas experimentales, se tomaron muestras de agua en tubos Eppendorf de 2 mL a la salida de cada una de las cámaras por triplicado. La concentración de amonio excretada por las almejas fue estimada por la técnica de microplaca para cuantificación de nutrientes de Hernández-López y Vargas-Albores (2003). El cálculo de la TU se realizó a través de la ecuación: $TU = [(C_b - C_i) * F] / P_s$, donde, C_b = concentración de amonio en la cámara blanco expresada en $\mu\text{gNH}_4/\text{mL}$, C_i = concentración de amonio en la cámara de incubación expresada en $\mu\text{gNH}_4/\text{mL}$, F = flujo del agua en mL/h y P_s = peso seco de los organismos utilizados en el experimento en gramos. La pérdida energética debida a la excreción de amonio se convirtió a Joules, multiplicando los $\mu\text{gNH}_4/\text{g/h}$ excretados por 7.37×10^{-3} (Logan y Epifanio, 1978).

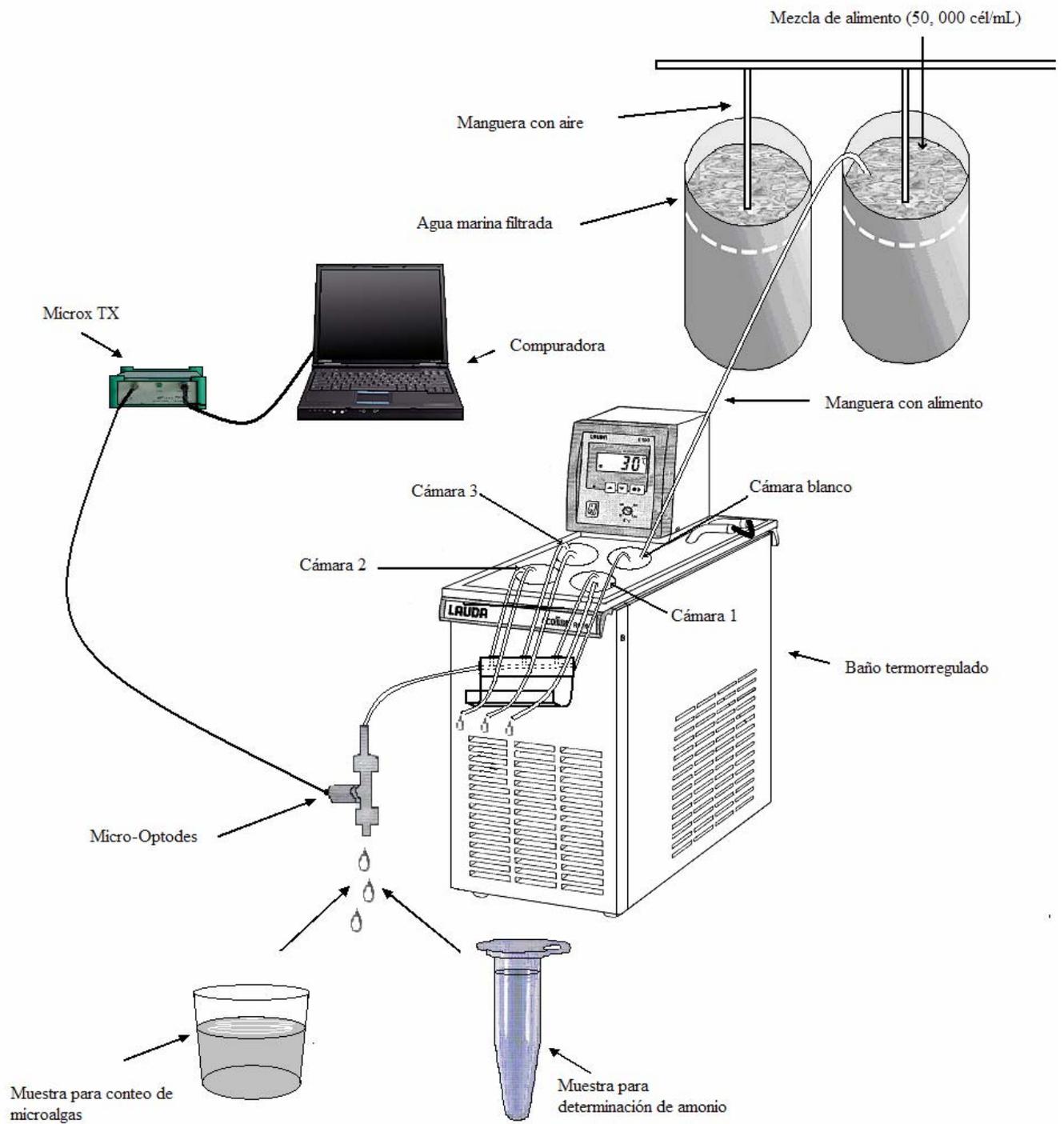


Fig 4. Sistema empleado para el tratamiento de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) en la determinación de balance energético a diferentes temperaturas.

2.7.5. Balance energético

El BE, se calculo a través de la ecuación $BE = TI - (TR + TH + TU)$ (Warren y Davis, 1967).

2.7.6. Efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación

La eficiencia de irrigación (EI), se calculó dividiendo la tasa de aclaramiento, entre la tasa respiratoria de los organismos, a diferentes temperaturas de aclimatación. Los resultados se expresaron en L/mL O_2 .

2.7.7. Efecto de la temperatura sobre el crecimiento a diferentes temperaturas

Para comprobar los resultados de BE y EI a diferentes temperaturas, se realizó un experimento de crecimiento. La tasa de crecimiento (TC) de los individuos se estimó midiendo el incremento en talla y peso seco de tejido por un periodo de 40 días a las diferentes temperaturas de aclimatación. Grupos de 10 organismos (por triplicado), fueron colocados en envases de plástico de 4 L, conteniendo agua marina filtrada a 1 μm a las temperaturas experimentales, y fueron alimentados con una ración de 2.6×10^6 cél/mL/día de una mezcla de *I. galbana* y *C. calcitrans* en proporción 1:1. Diariamente se realizaron recambios del 100 % de agua y mediciones semanales de la altura de la concha de los organismos con la ayuda de un calibrador Vernier con 0.1 mm de precisión. Al finalizar el experimento, se determinó el peso seco de tejido de los organismos como se menciona en el apartado 2.4.

2.8. Análisis de datos

Los datos fueron analizados estadísticamente, mediante análisis de varianza de una vía y en caso de existir diferencias significativas ($p < 0.05$), se hizo una prueba de comparación de medias Tukey, para encontrar tratamientos homogéneos a una $p < 0.05$.

RESULTADOS

3.1. Rango de tolerancia térmica

3.1.1 *Efecto de la temperatura de exposición sobre la supervivencia de juveniles de almeja mano de león*

La supervivencia registrada para juveniles de almeja mano de león (7.29 ± 0.42 mm) expuestos a las temperaturas bajas (1 a 15 °C), resultó ser independiente de la temperatura de aclimatación entre los 10 y 15 °C durante las primeras 96 h de exposición. Sin embargo, a temperaturas inferiores de aclimatación no se detectó una mortandad importante. Los resultados de supervivencia obtenidos de la exposición a las temperaturas elevadas (26 a 35 °C), no se vio afectada a 26 °C durante las primeras 96 h de exposición a ninguna de las temperaturas de aclimatación, sin embargo, a temperaturas mayores se registró un patrón de supervivencia similar a las diferentes temperaturas de aclimatación; la supervivencia disminuye conforme aumenta la temperatura de exposición a las diferentes temperaturas de aclimatación (Figuras 5 a 8).

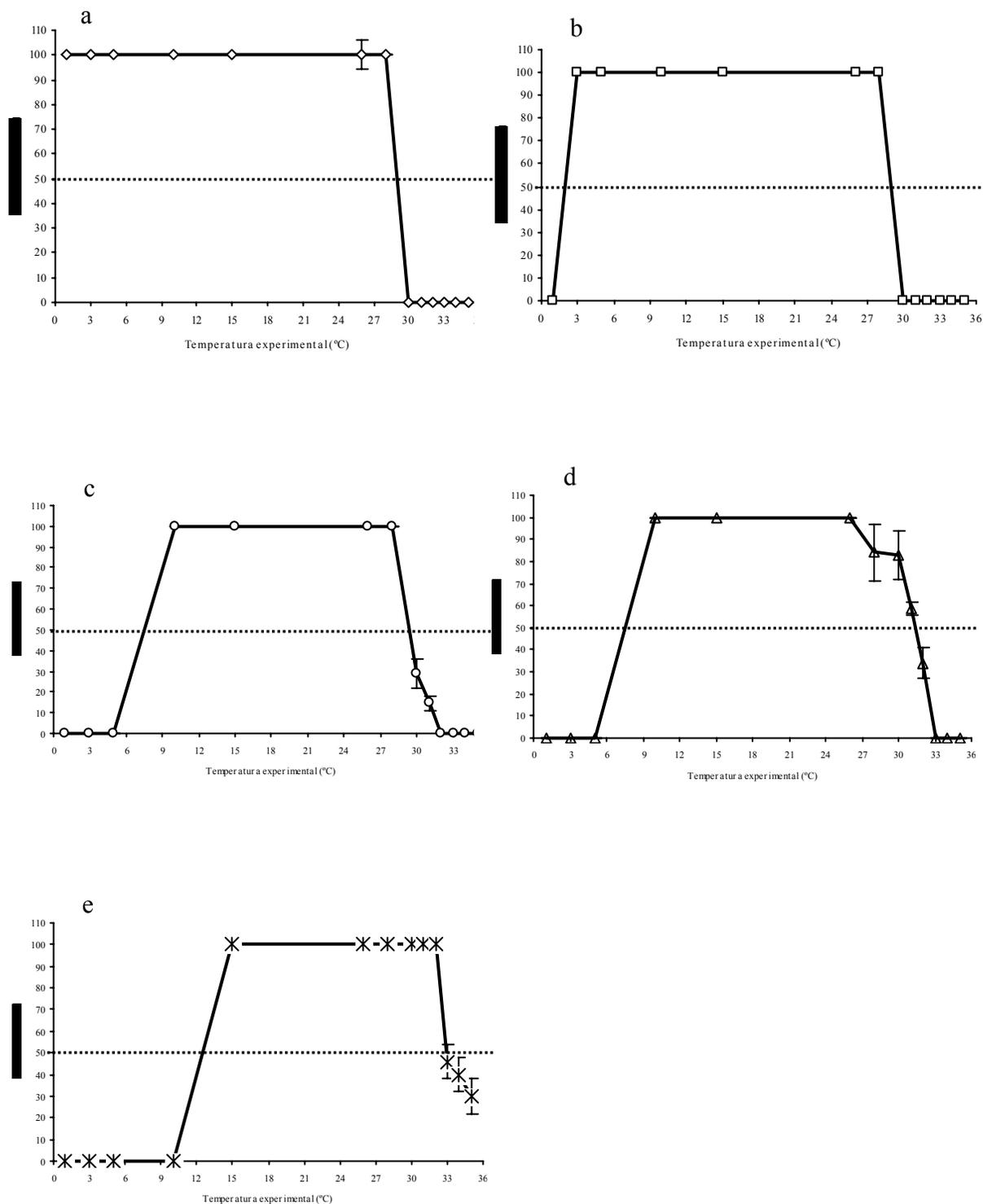


Fig 5. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*, aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 24 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C). Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 30$).

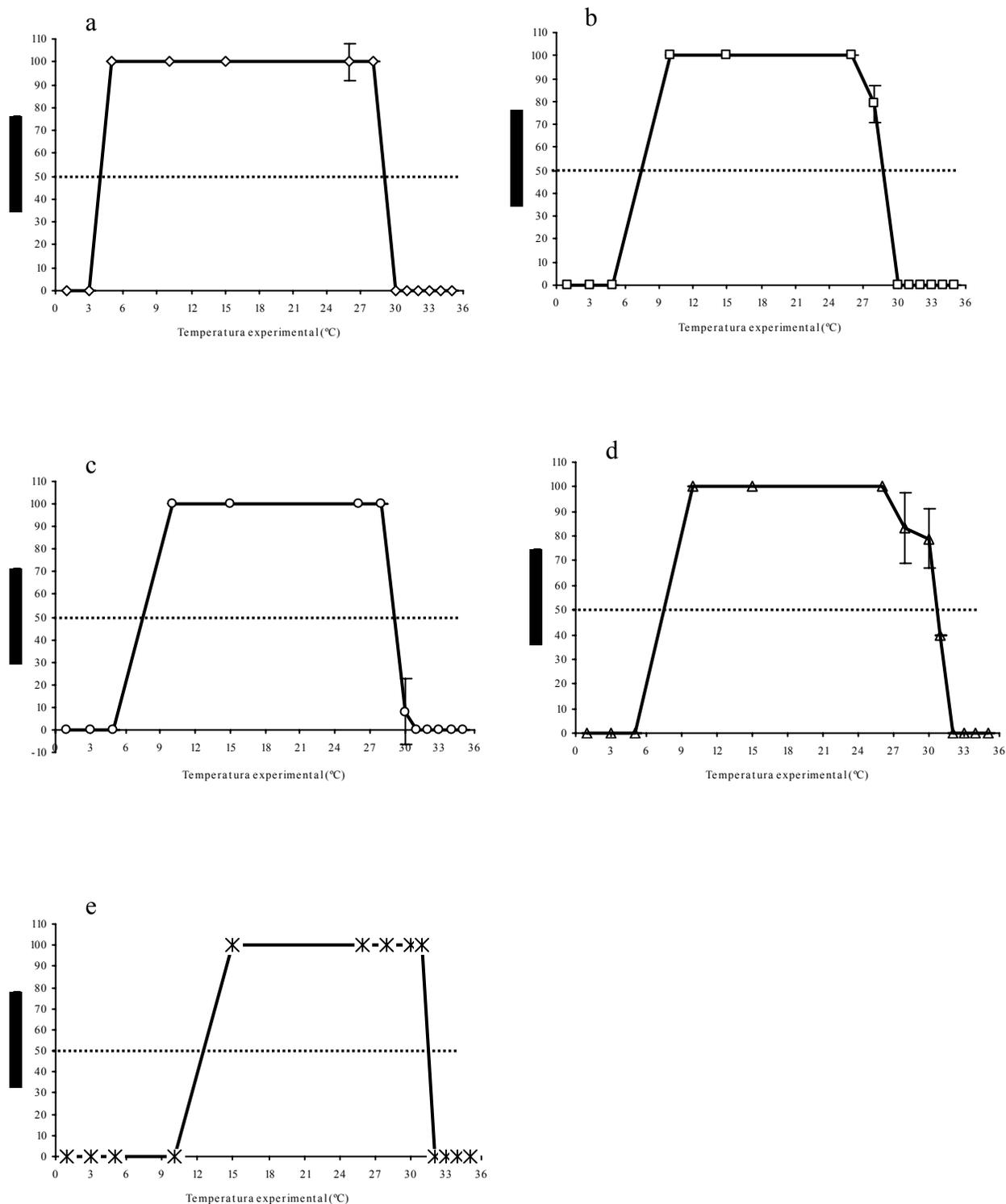


Fig 6. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*, aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 48 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C). Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 30$).

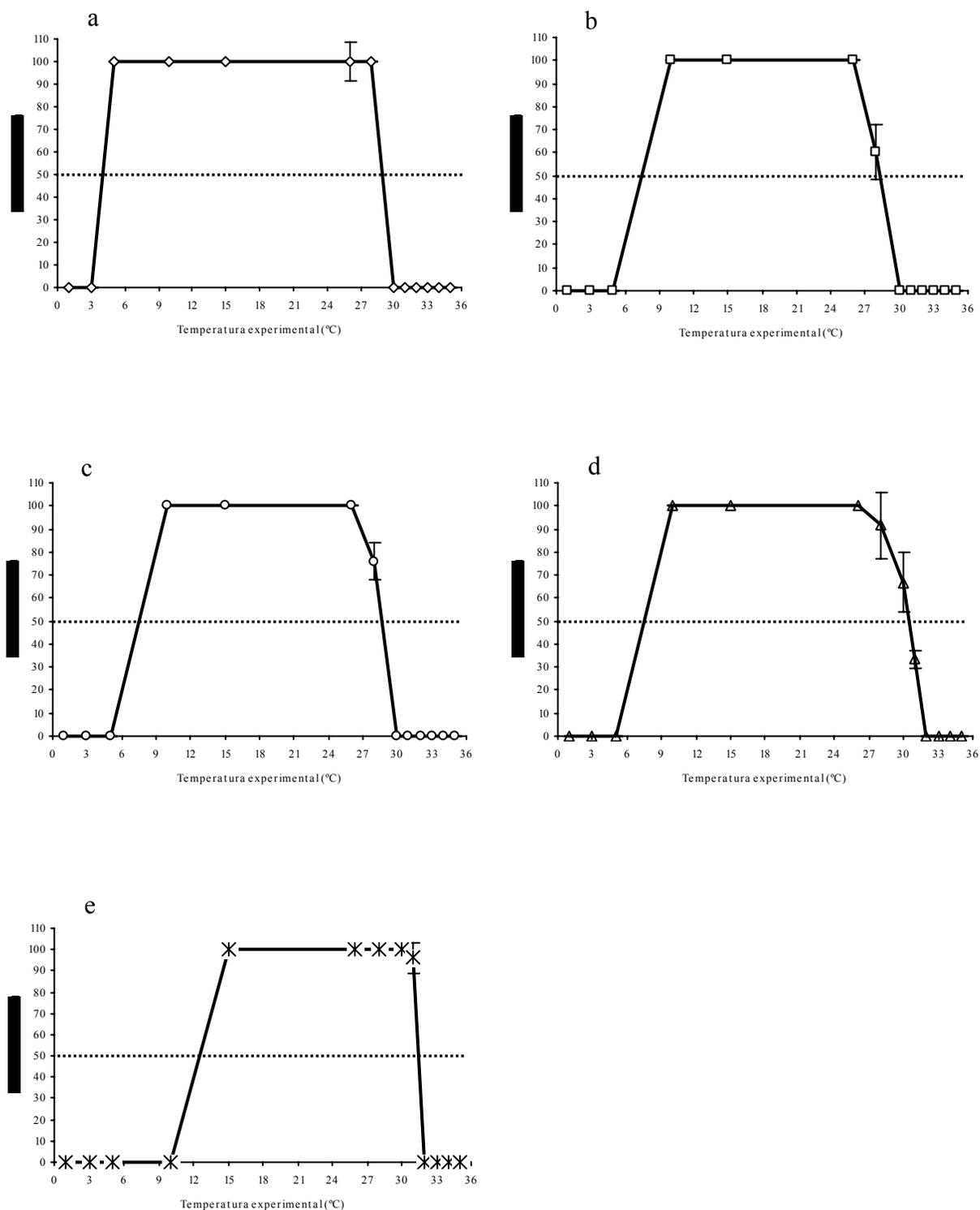


Fig 7. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*, aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 72 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C). Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 30$).

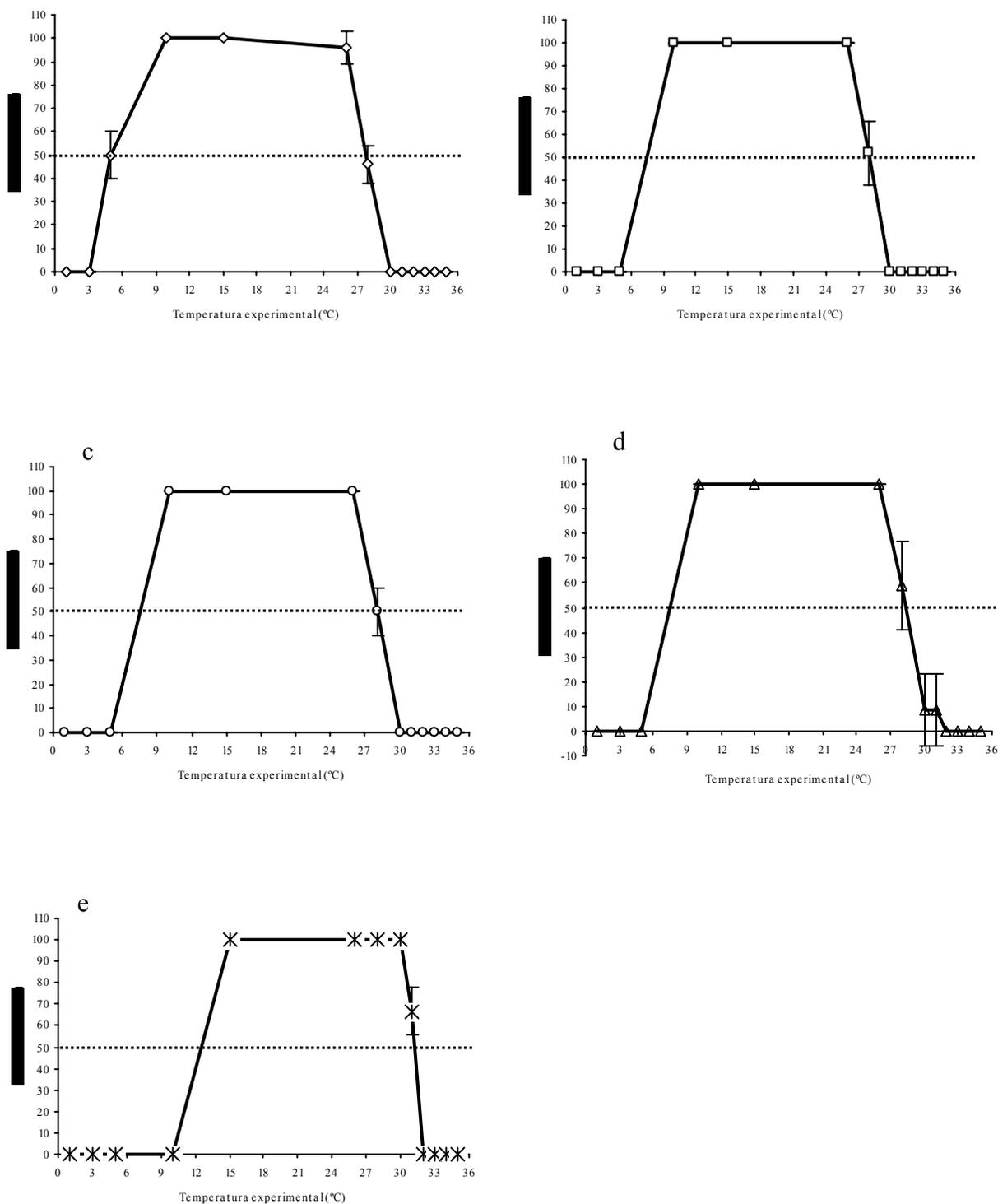


Fig 8. Supervivencia de juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus*, aclimatados a distintas temperaturas (a= 15°C, b= 18°C, c=22 °C, d= 26°C y e= 30 °C) y expuestos durante 96 horas a diferentes temperaturas (1-35 °C). Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 30$).

3.1.2 Temperatura letal media inferior (TLM_i)

La TLM_i disminuyó conforme decreció la temperatura de aclimatación a los diferentes tiempos de exposición, de 12.5 ± 0.0 °C a 30 °C a 2.0 ± 0.0 °C a 18 °C. A 15 °C no fue posible detectar la TLM_i a 24 h de exposición (Tabla I). Un ANDEVA relacionando la TLM_i contra el tiempo de exposición (24, 48, 72, 96 h), indicó diferencias significativas ($P < 0.05$) (Tablas II, IV, VI, VIII). La prueba de rangos múltiples de Tukey mostró que la TLM_i presenta diferencias significativas ($P < 0.05$) en los tratamientos de 15, 18 y 30 °C a 24 h de exposición. Sin embargo 30 °C, fue el único tratamiento que presentó diferencias significativas a 48, 72 y 96 h de exposición, incluyéndose el tratamiento de 15 °C que presentó diferencias significativas a 96 h de exposición (Tablas III, V, VII, IX).

Tabla I. Temperatura letal media inferior (TLM_i) a diferentes temperaturas y tiempos de exposición, en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*). Los datos son la media y en los paréntesis se muestra la desviación estándar ($n = 3$).

| Temperatura de aclimatación (°C) | TLM _i (°C) | | | |
|-------------------------------------|-----------------------|-------------|-------------|-------------|
| | 24h | 48h | 72h | 96h |
| 15 | 0.00 ND* | 4.00 (0.0) | 4.00 (0.0) | 5.00 (0.5) |
| 18 | 2.00 (0.0) | 4.00 (0.0) | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) |
| 22 | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) |
| 26 | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) | 7.50 (0.0) |
| 30 | 12.50 (0.0) | 12.50 (0.0) | 12.50 (0.0) | 12.50 (0.0) |

ND* no detectada

Tabla II. Análisis de varianza practicado a las TLM_i de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 24 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|--------|------|--------|--------|--------|
| Intercepto | 523.33 | 1 | 523.33 | 784996 | 0.0000 |
| Temperatura | 294.92 | 4 | 73.73 | 110596 | 0.0000 |
| Error | 0.0067 | 10 | 0.0007 | | |

Tabla III. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_i en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 24 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 0.00 | X |
| 18 | 2.00 | X |
| 22 | 7.50 | X |
| 26 | 7.50 | X |
| 30 | 12.50 | X |

Tabla IV. Análisis de varianza practicado a las TLM_i de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 48 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|--------|------|--------|---------|--------|
| Intercepto | 757.57 | 1 | 757.57 | 1136356 | 0.0000 |
| Temperatura | 145.48 | 4 | 36.37 | 545556 | 0.0000 |
| Error | 0.0067 | 10 | 0.0007 | | |

Tabla V. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_i en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 48 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 4.00 | X |
| 18 | 4.00 | X |
| 22 | 7.50 | X |
| 26 | 7.50 | X |
| 30 | 12.50 | X |

Tabla VI. Análisis de varianza practicado a las TLM_i de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 72 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|--------|------|--------|---------|--------|
| Intercepto | 757.57 | 1 | 757.57 | 1136356 | 0.0000 |
| Temperatura | 145.48 | 4 | 36.37 | 545556 | 0.0000 |
| Error | 0.0067 | 10 | 0.0007 | | |

Tabla VII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_i en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 72 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 4.00 | X |
| 18 | 7.50 | X |
| 22 | 7.50 | X |
| 26 | 7.50 | X |
| 30 | 12.50 | X |

Tabla VIII. Análisis de varianza practicado a las TLM_i de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 96 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|--------|------|--------|----------|--------|
| Intercepto | 968.01 | 1 | 968.01 | 14969.33 | 0.0000 |
| Temperatura | 87.06 | 4 | 21.76 | 336.60 | 0.0000 |
| Error | 0.64 | 10 | 0.64 | | |

Tabla IX. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_i en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 96 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 5.16 | X |
| 18 | 7.50 | X |
| 22 | 7.50 | X |
| 26 | 7.50 | X |
| 30 | 12.50 | X |

3.1.3 Temperatura letal media superior (TLM_s)

La TLM_s (Tabla X), se incrementa conforme aumenta la temperatura de aclimatación, de 27.8 ± 0.6 °C a 15 °C a 32.9 ± 0.5 °C a 30 °C. Un ANDEVA aplicado a los datos indicó diferencias significativas ($P < 0.05$) en la TLM_s a los diferentes tiempos de exposición (Tablas XI, XIII, XV, XVII). Sin embargo la prueba de rangos múltiples de Tukey mostró que la TLM_s solo presenta diferencias significativas ($P < 0.05$) en los tratamientos de 26 y 30 °C a 24 h (Tabla XII). A 48 h no existen diferencias significativas para las temperaturas de 15, 18 y 22 °C, ni para 22 y 26 °C al igual que para 26 y 30 °C (Tabla XIV). Sin

embargo, a 72 h no hay diferencias significativas en los tratamientos de 15, 18, 22 y 26 °C, ni en los de 26 y 30 °C (Tabla XVI). La TLM_{s96} solo presento diferencias significativas en el tratamiento de 30 °C (Tabla XVIII).

Tabla X. Temperatura letal media superior (TLM_s) a diferentes temperaturas y tiempos de exposición en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*). Los datos en paréntesis indican la desviación estándar.

| Temperatura de aclimatación (°C) | TLMs (°C) | | | |
|----------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | 24h | 48h | 72h | 96h |
| 15 | 29.00 (0.0) | 28.53 (0.0) | 28.10 (0.0) | 27.66 (0.6) |
| 18 | 29.00 (0.0) | 28.70 (0.8) | 28.23 (1.0) | 28.13 (0.9) |
| 22 | 29.40 (0.1) | 29.10 (0.1) | 28.46 (0.9) | 28.00 (1.0) |
| 26 | 31.30 (1.0) | 30.43 (0.9) | 30.23 (1.3) | 28.50 (1.7) |
| 30 | 32.93 (0.5) | 31.50 (0.0) | 31.53 (0.0) | 31.40 (0.2) |

Tabla XI. Análisis de varianza practicado a las TLM_s de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 24 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|----------|------|----------|----------|--------|
| Intercepto | 13795.60 | 1 | 13795.60 | 47137.59 | 0.0000 |
| Temperatura | 36.36 | 4 | 9.09 | 31.06 | 0.0000 |
| Error | 2.93 | 10 | 0.29 | | |

Tabla XII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_s en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 24 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos | | | |
|------------------|-------|-------------------|---|--|---|
| 15 | 29.00 | X | | | |
| 18 | 29.00 | X | | | |
| 22 | 29.40 | X | | | |
| 26 | 31.30 | | X | | |
| 30 | 32.93 | | | | X |

Tabla XIII. Análisis de varianza practicado a las TLM_s de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 48 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|----------|------|----------|----------|--------|
| Intercepto | 13189.80 | 1 | 13189.80 | 40050.01 | 0.0000 |
| Temperatura | 19.46 | 4 | 4.87 | 14.78 | 0.0003 |
| Error | 3.29 | 10 | 0.33 | | |

Tabla XIV. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre la TLM_s en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 48 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos | | | |
|------------------|-------|-------------------|---|--|---|
| 15 | 28.53 | X | | | |
| 18 | 28.70 | X | | | |
| 22 | 29.10 | X | X | | |
| 26 | 30.43 | | X | | X |
| 30 | 31.50 | | | | X |

Tabla XV. Análisis de varianza practicado a las TLM_s de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 72 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|----------|------|----------|----------|--------|
| Intercepto | 12883.21 | 1 | 12883.21 | 17143.33 | 0.0000 |
| Temperatura | 26.95 | 4 | 6.74 | 8.97 | 0.0024 |
| Error | 7.52 | 10 | 0.75 | | |

Tabla XVI. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_s en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 72 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 28.10 | X |
| 18 | 28.23 | X |
| 22 | 28.46 | X |
| 26 | 30.23 | X X |
| 30 | 31.53 | X |

Tabla XVII. Análisis de varianza practicado a las TLM_s de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 96 h de exposición ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|----------|------|----------|----------|--------|
| Intercepto | 12388.66 | 1 | 12388.66 | 23627.76 | 0.0000 |
| Temperatura | 27.65 | 4 | 6.91 | 13.18 | 0.0005 |
| Error | 5.24 | 10 | 0.52 | | |

Tabla XVIII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre las TLM_s en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), a 96 h de exposición ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 27.66 | X |
| 18 | 28.13 | X |
| 22 | 28.00 | X |
| 26 | 28.50 | X |
| 30 | 31.40 | X |

3.2 Rango de resistencia térmica

3.2.1 *Temperatura letal incipiente inferior (TLI_i)*

En este trabajo, la TLI_i no se alcanzó a la temperatura de exposición probada más baja (3 °C) para ninguna de las temperaturas de aclimatación.

3.2.2 *Temperatura letal incipiente superior (TLI_s)*

Se encontró que la almeja mano de león es capaz de tolerar hasta 32 °C cuando la temperatura se incrementa gradualmente 1 °C por día independientemente de la temperatura de aclimatación. A temperaturas superiores se obtiene un 100 % de mortalidad (Figura 9).

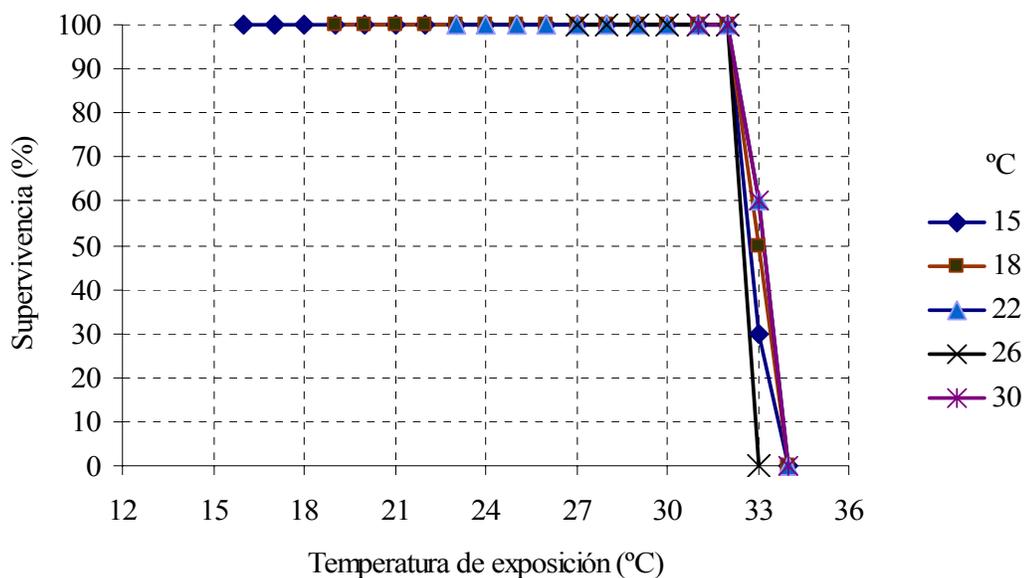


Fig 9. Temperatura letal incipiente superior (TLI_s) en juveniles de almeja mano de león *N. subnodosus* a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 3$).

3.3 Determinación de la temperatura óptima para el crecimiento

La temperatura óptima para el crecimiento se calculo a través del balance energético y la eficiencia de irrigación a diferentes temperaturas. En esta sección primeramente se muestran los resultados de las diferentes componentes de las ecuaciones de BE y EI, y al final se muestran los resultados integrados.

3.3.1 Efecto de la temperatura sobre la tasa de ingestión

La TI para cada una de las temperaturas ensayadas se muestra en la Figura 10. Aquí se puede observar que la TI fue máxima a 22 °C (9.7 ± 1.8 mg/g/h) y es baja a 15 y 30 °C (4.4 ± 1.7 y 3.6 ± 2.0). Un ANDEVA aplicado a los datos indicó diferencias significativas ($P < 0.05$) de la influencia de la temperatura sobre la cantidad de alimento ingerido por estos

organismos (Tabla XIX). La prueba de rangos múltiples de Tukey no mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los tratamientos de 18, 22 y 26 °C, pero si en los de 15 y 30 °C (Tabla XX).

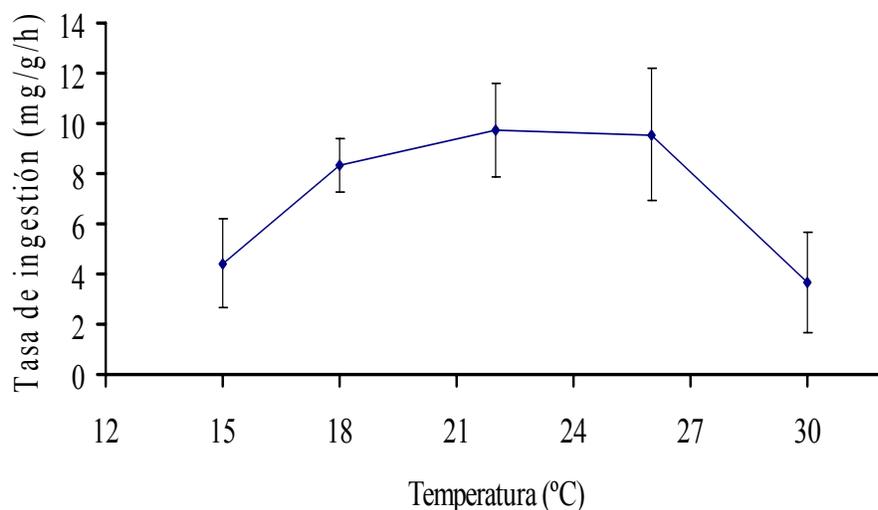


Fig 10. Tasa de ingestión en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* aclimatados a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 24$).

Tabla XIX. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa de ingestión (mg/g/h) a diferentes temperaturas, en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|---------|------|---------|---------|--------|
| Intercepto | 3468.08 | 1 | 3468.08 | 1247.54 | 0.0000 |
| Temperatura | 951.40 | 4 | 237.85 | 85.56 | 0.0000 |
| Error | 208.49 | 75 | 2.78 | | |

Tabla. XX. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre tasas de ingestión (mg/g/h) a diferentes temperaturas, en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 30 | 0.85 | X |
| 15 | 4.42 | X |
| 18 | 8.35 | X |
| 26 | 9.54 | X |
| 22 | 9.74 | X |

3.3.2 Efecto de la temperatura sobre la tasa de aclaramiento

La TA, incremento de 15 °C a 26 °C con valores de 2.10 ± 0.4 °C y 6.76 ± 1.8 L/g/h respectivamente y declino a 30 °C con 3.79 ± 1.3 L/g/h (Figura 11). El ANDEVA realizado a los datos indicó diferencias significativas ($P < 0.05$) en la TA de las almejas a las diferentes temperaturas (Tabla XXI). La prueba de rangos múltiples de Tukey mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) en los tratamientos de 15 y 26 °C (Tabla XXII).

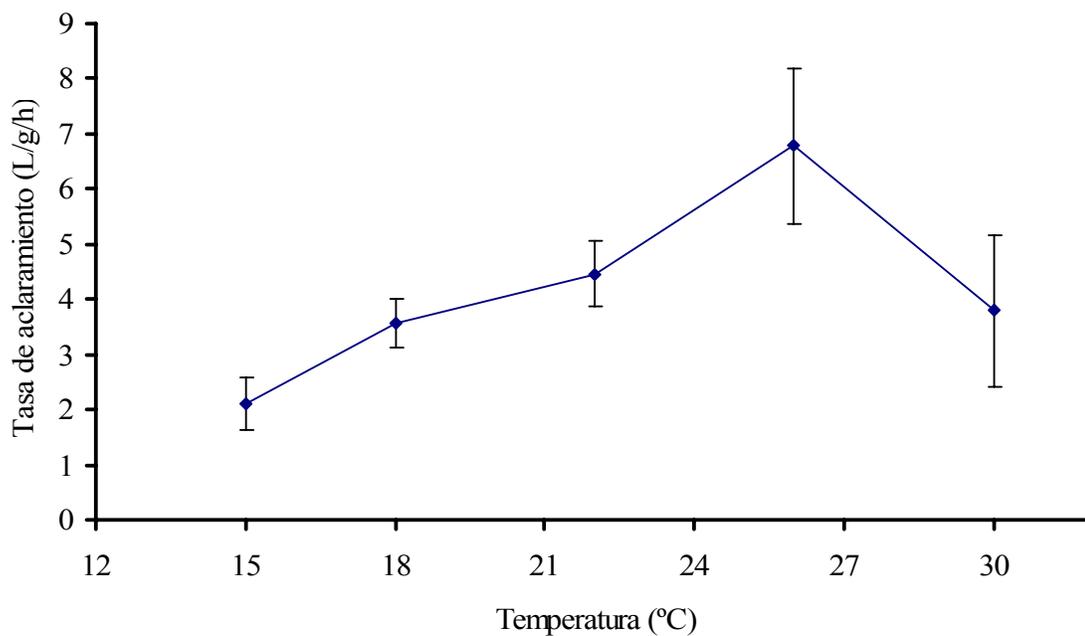


Fig 11. Tasa de aclaramiento en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* aclimatados a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 24$).

Tabla XXI. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa de aclaramiento (L/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|---------|------|---------|---------|--------|
| Intercepto | 1351.45 | 1 | 1351.45 | 1419.97 | 0.0000 |
| Temperatura | 177.84 | 4 | 44.46 | 46.71 | 0.0000 |
| Error | 70.42 | 74 | 0.95 | | |

Tabla. XXII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de tasa de aclaramiento (L/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) ($p < 0.05$).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|-------------------|-------|-------------------|
| 15 | 2.10 | X |
| 18 | 3.56 | X |
| 30 | 3.79 | X |
| 22 | 4.45 | X |
| 26 | 6.76 | X |

3.3.3 Efecto de la temperatura sobre la tasa de respiratoria

La TR varió directamente proporcional a la temperatura, con valores entre 2.52 ± 0.9 a 15 °C y 4.03 ± 0.2 mL O_2 /g/h a 30 °C (Figura 12). Un ANDEVA aplicado a los datos indicó diferencias significativas ($P < 0.05$) en la TR de las almejas a las diferentes temperaturas (Tabla XXIII). La prueba de rangos múltiples de Tukey mostró que no existen diferencias significativas ($P < 0.05$) en la TR de los tratamientos 15 y 18 °C, 18 y 22 °C, y 26 y 30 °C (Tabla XXIV).

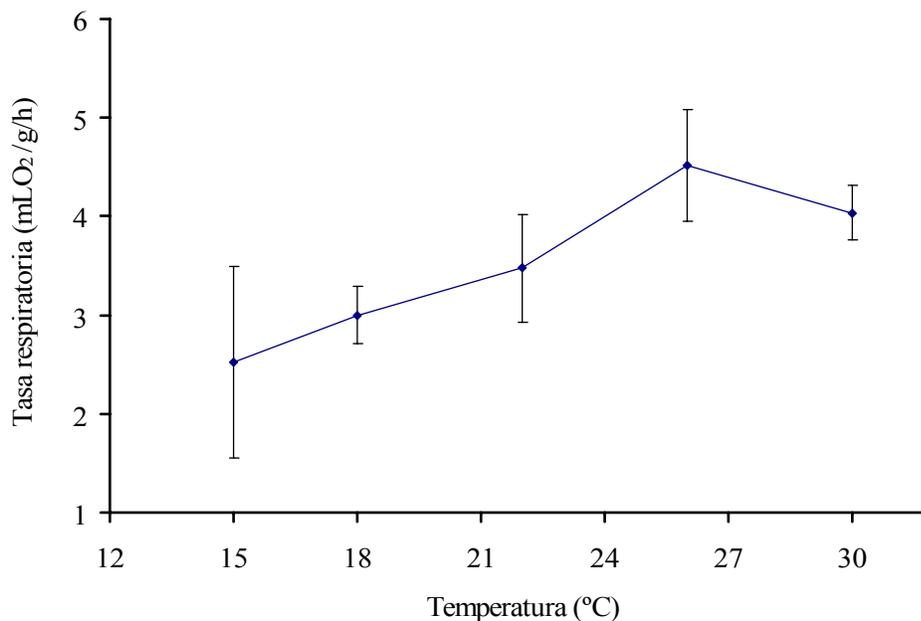


Fig 12. Tasa respiratoria en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* aclimatados a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 24$).

Tabla XXIII. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa respiratoria (mL O₂/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|---------|------|---------|---------|--------|
| Intercepto | 1057.05 | 1 | 1057.05 | 3111.04 | 0.0000 |
| Temperatura | 40.35 | 4 | 10.09 | 29.69 | 0.0000 |
| Error | 28.20 | 75 | 0.34 | | |

Tabla XXIV. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias en la tasa respiratoria (mLO₂/g/h) expuestos a diferentes temperaturas ($p < 0.05$) de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos | | |
|------------------|-------|-------------------|---|---|
| 15 | 2.52 | X | | |
| 18 | 2.99 | X | X | |
| 22 | 3.47 | | X | |
| 26 | 4.51 | | | X |
| 30 | 4.03 | | | X |

3.3.4 Efecto de la temperatura sobre la excreción de energía vía heces

La TH varió directamente proporcional al incremento de la temperatura con 2.04 ± 0.11 mg/g/h a 15 °C y 7.05 ± 0.20 mg/g/h a 30 °C (Figura 13). Un ANDEVA aplicado a los datos mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) en la TH de las almejas a las diferentes temperaturas (Tabla XXV). La prueba de Tukey ($P < 0.05$), mostró una TH similar en dos grupos de temperaturas: 15, 18 y 22 °C y 26 y 30 °C (Tabla XXVI).

Tabla XXV. Análisis de varianza practicado a los resultados de producción de heces (mg/g/h/) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) ($p < 0.05$).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|--------|------|--------|---------|--------|
| Intercepto | 182.81 | 1 | 182.81 | 1457.43 | 0.0000 |
| Temperatura | 36.96 | 4 | 9.24 | 73.66 | 0.0001 |
| Error | 0.62 | 5 | 0.12 | | |

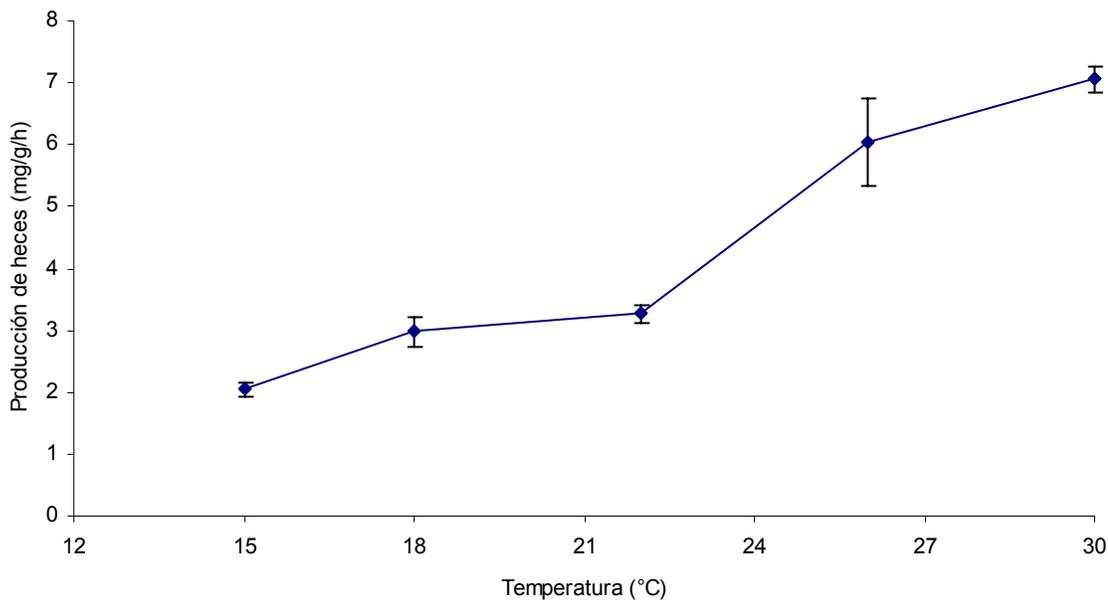


Fig 13. Producción de heces en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 3$).

Tabla XXVI. Prueba de comparaciones múltiples Tukey, para definir diferencias entre los resultados de tasa de producción de heces (mg/g/h) a diferentes temperaturas ($p < 0.05$) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 15 | 2.04 | X |
| 18 | 2.98 | X |
| 22 | 3.26 | X |
| 26 | 6.03 | X |
| 30 | 7.05 | X |

3.3.5 Efecto de la temperatura sobre excreción de energía vía amonio

La producción de desechos nitrogenados, no fue detectada a 15 °C (Figura 14). Después se observó un aumento gradual entre 18 y 26 °C (13.5 ± 20.5 y 24.3 ± 16.6 $\mu\text{NH}_4/\text{g/h}$) y posteriormente la excreción de amonio se incrementó notablemente a 30 °C (91.4 ± 30.1 $\mu\text{gNH}_4/\text{g/h}$). Un ANDEVA demostró que existen diferencias significativas ($P < 0.05$) en las TU de las almejas a diferentes temperaturas (Tabla XXVII). La prueba de Tukey, mostró una TU similar en dos grupos de temperaturas: 15, 18, 22 y 26 °C y 22 y 26 °C (Tabla XXVIII).

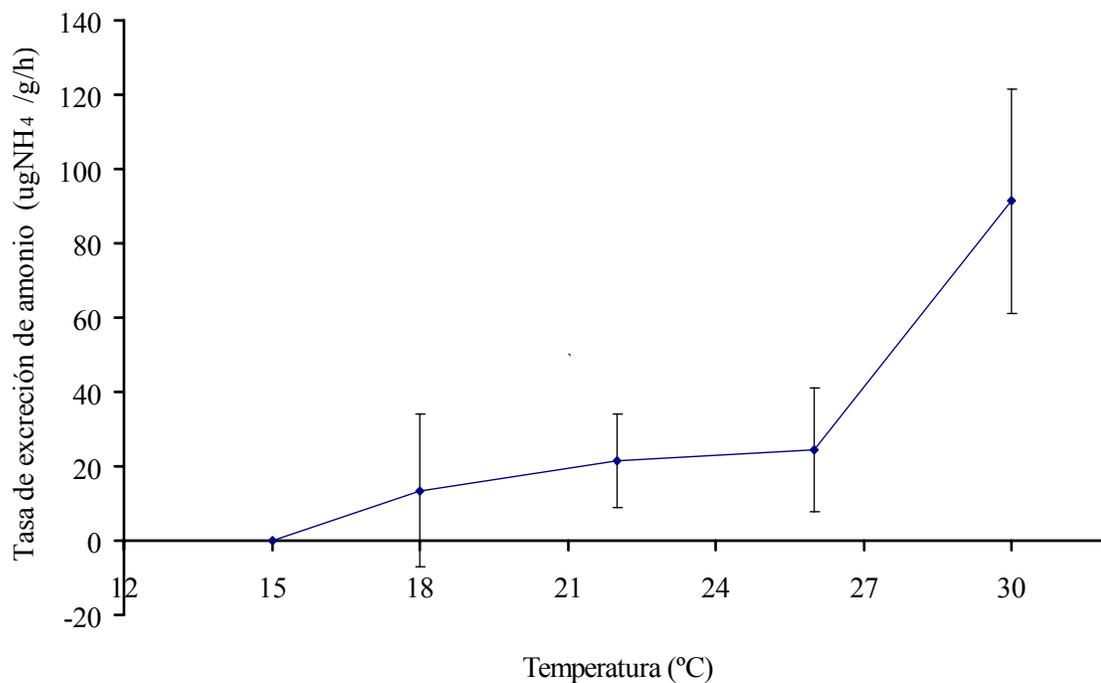


Fig 14. Tasa de excreción de amonio en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 3$).

Tabla XXVII. Análisis de varianza practicado a los resultados de tasa de excreción de amonio ($\mu\text{gNH}_4/\text{g/h}$) a diferentes temperaturas ($p<0.05$), en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|----------|------|---------|-------|--------|
| Intercepto | 9084.19 | 1 | 9084.19 | 26.30 | 0.0036 |
| Temperatura | 10108.27 | 4 | 2527.06 | 7.31 | 0.025 |
| Error | 1726.85 | 5 | 345.37 | | |

Tabla XXVIII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de tasa de excreción de amonio ($\mu\text{gNH}_4/\text{g/h}$) a diferentes temperaturas ($p<0.05$), en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos | |
|------------------|-------|-------------------|---|
| 15 | 0.0 | X | |
| 18 | 13.5 | X | |
| 22 | 21.4 | X | X |
| 26 | 24.3 | X | X |
| 30 | 91.4 | | X |

3.3.6 Balance energético

Los resultados de TI, TR, TH y TU a diferentes temperaturas se integraron en la tabla XXIX. Tomando en consideración los equivalentes energéticos mencionados en la sección de material y métodos. En esta misma tabla se muestran los valores transformados en términos energéticos (J/g/h) y el balance energético resultante (Figura 15). Los resultados muestran que el BE incremento con la temperatura de 18.3 ± 12.4 a 15°C hasta llegar a un

máximo de 96.36 ± 28.4 J/g/h a 22 °C para después decrecer hasta un valor negativo de -174.67 ± 36.2 J/g/h a 30 °C. El ANDEVA mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) sobre la influencia de la temperatura en el BE (Tabla XXX) y la prueba Tukey mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) en los tratamientos de 18, 22 y 30 °C (Tabla XXXI).

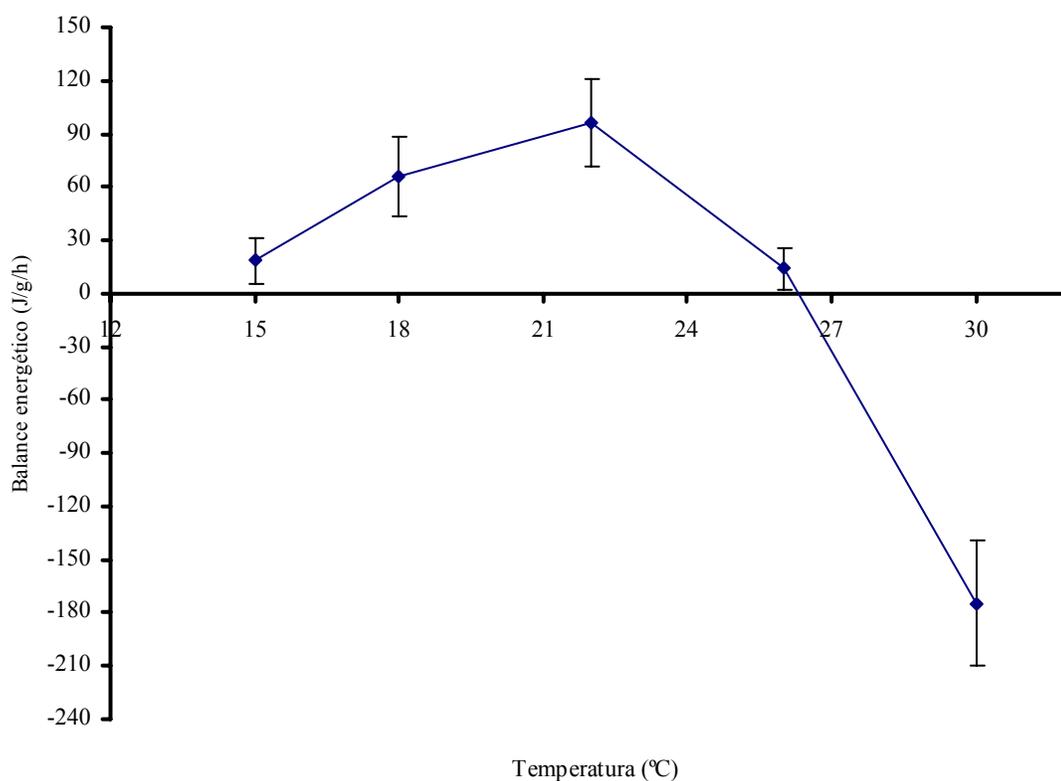


Fig 15. Balance energético en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 24$).

Tabla XXIX. Componentes de la ecuación de balance energético TI, TR, TU y TH en cada una de sus unidades respectivas y transformadas a sus equivalentes energéticos (J/g/h) en *Nodipecten subnodosus* a diferentes temperaturas.

| Temperatura °C | BE J/g/h | TI | | TR | | TU | | TH | |
|-------------------|----------------|-------------|----------------|-----------------------|---------------|-------------------------|-------------|-------------|----------------|
| | | mg/g/h | J/g/h | mLO ₂ /g/h | J/g/h | µg NH ₄ /g/h | J/g/h | mg/g/h | J/g/h |
| 15 | 18.34 ± 12.46 | 4.97 ± 1.13 | 117.64 ± 26.71 | 2.05 ± 0.55 | 41.54 ± 11.16 | 0.00 ± 0.00 | 0.00 ± 0.00 | 2.04 ± 0.11 | 48.26 ± 2.06 |
| 18 | 66.26 ± 22.21 | 8.35 ± 1.06 | 197.50 ± 25.10 | 2.99 ± 0.65 | 60.57 ± 13.20 | 6.61 ± 9.98 | 0.04 ± 0.07 | 2.98 ± 0.24 | 70.80 ± 5.73 |
| 22 | 96.36 ± 28.48 | 9.74 ± 1.63 | 399.70 ± 67.10 | 3.76 ± 0.32 | 76.01 ± 6.63 | 12.16 ± 3.46 | 0.08 ± 0.02 | 3.26 ± 0.15 | 77.13 ± 3.57 |
| 26 | 16.62 ± 12.86 | 9.53 ± 1.79 | 225.24 ± 42.37 | 4.51 ± 0.56 | 91.25 ± 11.41 | 11.42 ± 6.07 | 0.08 ± 0.04 | 6.03 ± 0.69 | 142.60 ± 16.51 |
| 30 | -174.7 ± 36.24 | 3.11 ± 1.64 | 73.56 ± 9.96 | 4.03 ± 0.27 | 81.55 ± 5.59 | 91.40 ± 26.04 | 0.58 ± 0.19 | 7.05 ± 0.20 | 166.65 ± 4.88 |

Tabla XXX. Análisis de varianza practicado a los resultados de balance energético (J/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|-----------|------|-----------|--------|--------|
| Intercepto | 1706.40 | 1 | 1706.40 | 2.86 | 0.0945 |
| Temperatura | 714116.90 | 4 | 178529.20 | 300.01 | 0.0000 |
| Error | 44629.60 | 75 | 595.10 | | |

Tabla XXXI. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de balance energético (J/g/h) a diferentes temperaturas en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|---------|-------------------|
| 30 | -174.49 | X |
| 26 | 16.62 | X |
| 15 | 18.34 | X |
| 18 | 66.26 | X |
| 22 | 96.36 | X |

3.3.7 Efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación

La EI varió de manera similar a la TA, presentando un incremento de 15 a 26 °C con valores entre 0.89 ± 0.1 a y 1.51 ± 0.3 respectivamente y declino a 30 °C con 0.9 ± 0.31 L/mLO₂ (Figura 16). Un ANDEVA aplicado a los datos indicó diferencias significativas ($P < 0.05$) en la EI de las almejas a las diferentes temperaturas (Tabla XXXII). La prueba de rangos múltiples Tukey, mostró que el cociente de litros aclarados entre mililitros de oxígeno consumidos presenta dos tratamientos similares: 15 y 30 °C y 18 y 22 °C (Tabla XXXIII).

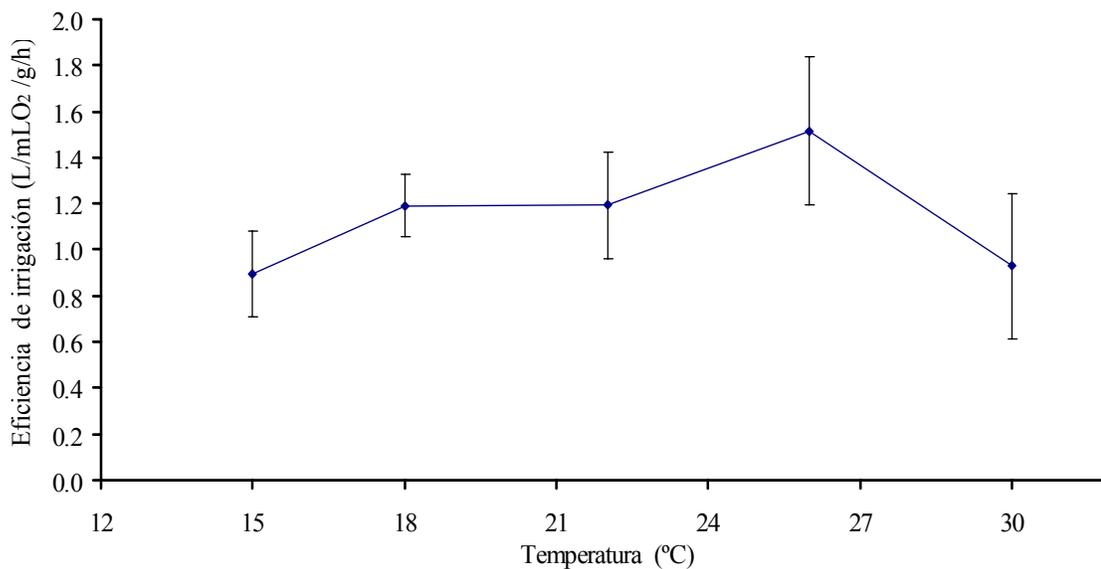


Fig 16. Eficiencia de irrigación en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) a diferentes temperaturas. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n = 24$).

Tabla XXXII. Análisis de varianza practicado a los resultados del efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación (L/mL O₂) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|--------|------|--------|---------|--------|
| Intercepto | 104.75 | 1 | 104.75 | 1778.36 | 0.0000 |
| Temperatura | 3.96 | 4 | 0.99 | 16.81 | 0.0000 |
| Error | 4.41 | 75 | 0.05 | | |

Tabla XXXIII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados del efecto de la temperatura sobre la eficiencia de irrigación (L/mLO₂) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos | |
|------------------|-------|-------------------|---|
| 15 | 0.89 | X | |
| 30 | 0.92 | X | |
| 18 | 1.19 | | X |
| 22 | 1.19 | | X |
| 26 | 1.51 | | X |

3.3.8 Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de la concha

El crecimiento de juveniles de almeja mano de león de 7.29 ± 0.4 mm de altura inicial de la concha, a diferentes temperaturas y durante 40 días de experimentación, fue máximo a 22 °C con un incremento de la concha de 2.9 ± 0.7 mm, seguido por los tratamientos de 26 y 30 °C con 2.8 ± 0.4 y 2.6 ± 0.6 mm, y 1.2 ± 0.07 y 0.9 ± 0.03 mm a 18 y 15 °C (Figura 17). Un ANDEVA mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) en el crecimiento de las almejas a las diferentes temperaturas (Tabla XXXIV). La prueba de Tukey indico que no existen diferencias significativas ($P < 0.05$) entre el crecimiento a 22, 26 y 30 °C, ni entre 15 y 18 °C (Tabla XXXV).

3.3.9 Efecto de la temperatura sobre el incremento en peso seco

Por otro lado, el incremento en peso seco de los organismos mostró una situación diferente (Figura 18). El máximo incremento se obtuvo a 22 °C con 84.8 ± 8.1 , seguido por los tratamientos de 26 y 18 °C con 54.4 ± 8.3 y 34.0 ± 3.8 y finalmente a 15 y 30 °C con 13.0 ± 1.6 a y 8.5 ± 3.2 a 30 °C respectivamente. Un ANDEVA aplicado a estos datos indicó

diferencias significativas ($P<0.05$) en el peso seco de las almejas a las diferentes temperaturas (Tabla XXXVI). Mediante la prueba de rangos múltiples de Tukey se encontraron diferencias significativas ($P<0.05$) en todas las temperaturas con excepción de 30 y 15 °C, (Tabla XXXVII).

3.3.10 Efecto de la temperatura sobre la mortalidad

En este estudio se encontró que la mortalidad varió inversamente proporcional al incremento de la temperatura, registrándose un 0 % de mortalidad entre 15 y 22 °C, 27 ± 7 % a 26 °C y 91 ± 15 % a 30 °C.

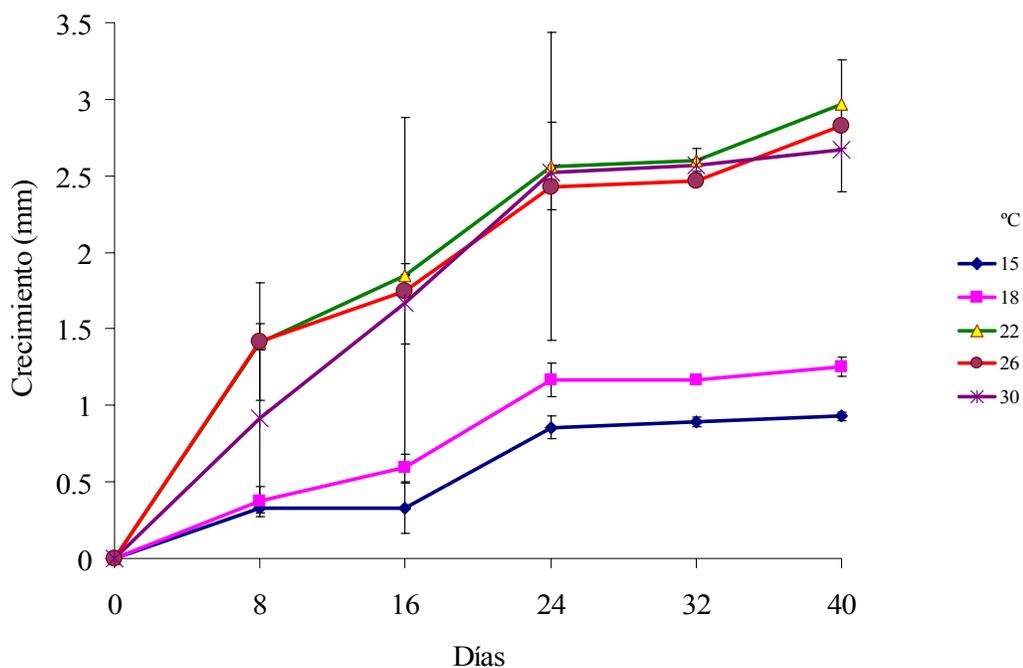


Fig 17. Crecimiento de juveniles (7.29 ± 0.42) de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) a diferentes temperaturas, durante 40 días de experimentación. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n=3$).

Tabla XXXIV. Análisis de varianza practicado a los resultados del efecto de la temperatura sobre el crecimiento de la concha (mm) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|----------|------|----------|----------|--------|
| Intercepto | 4512.984 | 1 | 4512.984 | 6585.155 | 0.0000 |
| Temperatura | 75.756 | 4 | 18.939 | 27.635 | 0.0000 |
| Error | 69.903 | 102 | 0.685 | | |

Tabla XXXV. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de efecto de la temperatura sobre el crecimiento (mm) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|--------|-------------------|
| 15 | 8.364 | X |
| 18 | 8.525 | X |
| 30 | 10.000 | |
| 26 | 10.063 | |
| 22 | 10.170 | |

Tabla XXXVI. Análisis de varianza practicado a los resultados del efecto de la temperatura sobre el peso seco de tejido (mg) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Fuente de variación | SS | G.L. | MS | F | P |
|---------------------|---------|------|---------|-------|--------|
| Intercepto | 22141.4 | 1 | 22141.4 | 600.7 | 0.0000 |
| Temperatura | 12440.6 | 4 | 3110.1 | 84.3 | 0.0000 |
| Error | 368.5 | 10 | 36.8 | | |

Tabla XXXVII. Prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para definir diferencias entre los resultados de efecto de la temperatura sobre el peso seco de tejido (mg) en juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*).

| Temperatura (°C) | Media | Grupos homogéneos |
|------------------|-------|-------------------|
| 30 | 8.56 | X |
| 15 | 13.06 | X |
| 18 | 34.10 | X |
| 26 | 54.40 | X |
| 22 | 84.86 | X |

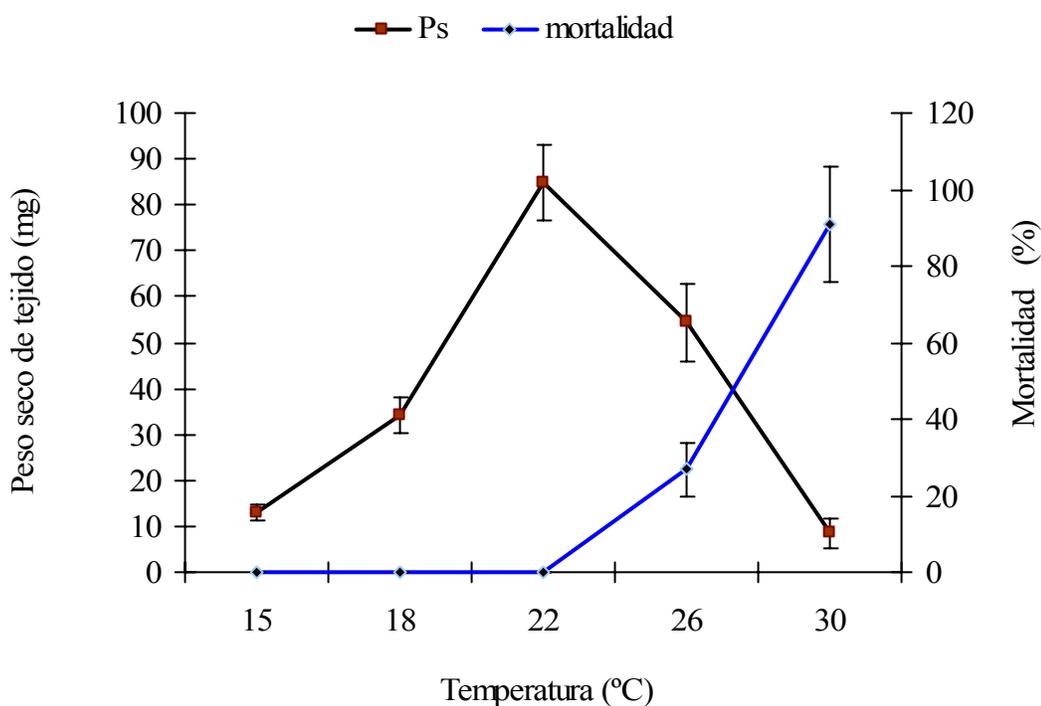


Fig 18. Incremento en peso seco y porcentaje de mortalidad de juveniles (7.29 ± 0.42 mm) de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) a diferentes temperaturas, durante 40 días de experimentación. Los resultados se expresan como media \pm desviación estándar ($n=3$).

DISCUSIÓN

La almeja mano de león en Laguna Manuela se encuentra expuesta a una temperatura promedio de 19.08 ± 2.97 °C, esto según un monitoreo realizado durante los meses de septiembre del 2002 a febrero del 2003 (Maeda, com per). En virtud de que los procesos fisiológicos en los organismos cambian dependiendo de las condiciones del medio que los rodea, es conveniente realizar estudios a diferentes niveles de aclimatación del factor que se quiera estudiar, mismo que puede ser interpretado como un ajuste certero y fundamental de los procesos fisiológicos con la finalidad de maximizar la energía disponible para crecimiento (Navarro, 2001). Bajo condiciones de laboratorio, la almeja mano de león toleró un rango de temperaturas de aclimatación entre 15 y 22 °C, sin embargo a 26 y 30 °C, se presentó un 27 ± 7 y 91 ± 15 % de mortalidad. El hecho de que esta especie no se encuentre en la zona intermareal, expuesta al aire y a la radiación solar, explica el por que no existe la necesidad de aumentar su resistencia a temperaturas altas como sucede con los pelecípodos submareales, pues a diferencia de ellos es una especie submareal adaptada a condiciones más estables.

El efecto de la temperatura de aclimatación en moluscos, esta bien documentado sobre la TLM y la almeja mano de león no fue la excepción (Tablas XXVIII, XXXIX y XL). Presentó una rango de tolerancia térmica inferior entre <0 y 12.5 °C y una superior entre 27.8 y 32.9 °C con una mortalidad directamente proporcional a la disminución o incremento de la temperatura de exposición a partir de la temperatura de aclimatación. Con

estos resultados se puede observar que el proceso de aclimatación presentó un mayor efecto sobre la TLM_i pues fue donde se registro un mayor rango de tolerancia entre temperaturas. Prosser (1991), menciona que los organismos acuáticos aclimatados a altas temperaturas son más resistentes a altas temperaturas de prueba, que los aclimatados a temperaturas bajas. Lo anterior fue constatado en los resultados obtenidos en esta especie (Tabla X), aunque en el caso de la TLM_s se puede observar, que la diferencia en resistencia entre una y otra temperatura de aclimatación es muy reducida. A este respecto, varios trabajos realizados con bivalvos han demostrado que la resistencia hacia temperaturas cálidas esta determinada por el hábitat, ubicación latitudinal y la filogenética de la especie (Schmidt-Nielsen, 1990). *Argopecten ventricosus* (Serrano-Uribe, 1988) y *A. purpuratus* (Urban, 1994) presentan una TLM_s similar a la encontrada para la almeja mano de león. Esto probablemente se deba a que presentan una distribución latitudinal parecida (Tabla XXXVIII), a pesar de que *A. purpuratus*, es una especie considerada típica de aguas frías (corriente de Humboldt), pues no solo tolera aguas cálidas, e incluso el desove y el reclutamiento larvario incrementan en eventos de “El Niño” (Wolf, 1987; Waller, 1991). Este comportamiento no se cumple en *Chlamys opercularis* y *Placopecten magellanicus* que presentan una resistencia menor a temperaturas elevadas (de 20 a 24 y de 18.7 a 24.7 °C) pues son especies que habitan aguas más frías (Dickie, 1958 y Paul, 1980). De la misma manera *Mytilus edulis* disminuye la tolerancia a temperaturas cálidas conforme aumenta su ubicación latitudinal (Shieper *et al.*, 1967), al igual que *Tellina tenuis* y *T. fabula* (Ansell *et al.*, 1980a) y tres especies de *Cardium* (*C. glaucum*, *C. tuberculatum* y *C. edule*) que habitan la zona subtropical del Mar Mediterráneo (Ansell *et al.*, 1981) (Tabla XXXIX). Asimismo tres especies de *Donax* disminuyen la tolerancia a temperaturas cálidas

conforme aumenta su distribución vertical, presentando una menor tolerancia *Donax vittatus* que se encuentra en aguas profundas del Mediterráneo, seguido por *D. semistriatus* colectado entre 4 y 5 m de profundidad y finalmente *D. trunculus* colectado entre 0.5 y 1 m de profundidad (Ansell *et al.*, 1980b) (Tabla XXXIX). Un estudio comparativo de termotolerancia superior entre especies de moluscos distribuidas en Perú y Chile, muestra que la TLMs para las especies del Perú (*Gari solida*, *Semele solida*, *S. corrugata*, *Argopecten purpuratus*) varía entre 27 y 31 °C y entre 24.8 a 27.9 °C para las de Chile (*Gari solida*, *Semele solida*, *Protothaca thaca*, *Venus antiqua*). La mayor resistencia de las especies del Perú, se explica con la diferencia en las temperaturas de aclimatación empleada, además de la media de temperatura encontrada en Perú que son más altas entre 2 y 5 °C que en Chile (Urban, 1994).

Por otro lado, la resistencia a temperaturas extremas puede incrementarse cuando los organismos habitan en la zona intermareal, como es el caso de tres especies tropicales de ostión (*Crassostrea iradelei*, *C. belcheri* y *C. cucullata*), que presentan temperaturas letales entre 39.2 y 41.7 °C (Davenport y Wong, 1992), al igual que *Crassostrea gigas* que presenta una TLM_s entre 32.5 a 42 °C (Carvalho, 2003). Estos resultados dependen de la temperatura de aclimatación, talla y tiempo de exposición como se muestra en la Tabla XXXVIII y XXXIX.

Tabla XXXVIII. Tabla comparativa de la temperatura letal media superior en función de la temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición en algunos pectínidos

| Especie | Temperatura de aclimatación (°C) | Talla (mm) | TLM s (°C) | | | | Autor |
|------------------------------|----------------------------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-----------------|
| | | | 24 | 48 | 72 | 96 | |
| <i>A. purpuratus</i> | 19 | ----- | 29.0 | ----- | ----- | ----- | Urban, (1994) |
| <i>A. ventricosus</i> | 22 - 30 | 10 - 20 | ----- | ----- | ----- | 32.0 - 33.5 | Serrano, (1998) |
| | 22 - 30 | 20 - 30 | ----- | ----- | ----- | 31.0 - 33.5 | |
| | 22 - 30 | 30 - 40 | ----- | ----- | ----- | 31.0 - 33.5 | |
| | 22 - 30 | <40 | ----- | ----- | ----- | 31.0 - 32.7 | |
| <i>Chlamys opercularis</i> | 5 - 20 | 5 - 10 | ----- | 19.2 - 23.1 | ----- | ----- | Paul, (1980) |
| | 5 - 20 | 30 - 40 | ----- | 18.7 - 24.4 | ----- | ----- | |
| | 5 - 20 | 60 | ----- | 23.6 - 25.0 | ----- | ----- | |
| <i>Nodipecten subnodosus</i> | 15 -30 | 7 | 29.0 - 32.9 | 28.7 - 31.5 | 28.1 - 31.5 | 27.8 - 31.3 | Este trabajo |

Tabla XXXIX. Tabla comparativa de la temperatura letal media superior en función de la temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición en moluscos no pectínicos.

| Especie | Temperatura de aclimatación (°C) | Talla (mm) | TLMs (°C) | | | | Autor |
|-----------------------------|----------------------------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------------------------|
| | | | 24 h | 48 h | 72 h | 96 h | |
| <i>Gari solida</i> | 16 | ----- | 27.0 | ----- | ----- | ----- | Urban, (1994) |
| <i>Semele solida</i> | 16 | ----- | 27.0 | ----- | ----- | ----- | |
| <i>S. corrugata</i> | 16 | ----- | 31.0 | ----- | ----- | ----- | |
| <i>Gari solida</i> | 13 | ----- | 24.8 | ----- | ----- | ----- | |
| <i>S. solida</i> | 13 | ----- | 25.2 | ----- | ----- | ----- | |
| <i>Protothaca thaca</i> | 13 | ----- | 27.9 | ----- | ----- | ----- | |
| <i>Tellina fabula</i> | 5 - 25 | ----- | 26.5 - 27.0 | 25.0 - 26.7 | 24.7 - 26.7 | 24.7 - 26.5 | Ansell <i>et al.</i> , (1980a) |
| <i>T. tenius*</i> | 5 - 25 | ----- | 31.0 | 30.4 - 31.0 | 30.0 - 31.0 | 29.5 - 31.0 | |
| <i>T. tenius**</i> | 5 - 25 | ----- | 30.8 - 33.0 | 30.3 - 32.7 | 30.0 - 32.3 | 30.0 - 32.0 | |
| <i>Donax vittatus</i> | 5 - 25 | ----- | 25.5 - 29.5 | 24.5 - 29.5 | 24.0 - 29.5 | 23.5 - 29.5 | Ansell <i>et al.</i> , (1980b) |
| <i>D. semistriatus</i> | 5 - 25 | ----- | 29.0 - 31.8 | 29.0 - 31.4 | 29.0 - 31.4 | 29.0 - 31.4 | |
| <i>D. trunculus</i> | 5 - 25 | ----- | 33.0 - 35.0 | 31.0 - 33.7 | 31.0 - 33.7 | 31.0 - 33.7 | |
| <i>Cardium glaucum</i> | 5 - 25 | 20 - 32 | 33.9 - 35.6 | 33.3 - 35.6 | 33.3 - 35.6 | 33.3 - 35.6 | Ansell <i>et al.</i> , (1981) |
| <i>C. edule</i> | 5 - 25 | 30 - 40 | 32.9 - 34.6 | 32.9 - 33.2 | 30.0 - 31.7 | 29.7 - 31.3 | |
| <i>C. tuberculatum</i> | 5 - 25 | ----- | 30.8 - 31.4 | 29.0 - 31.2 | 29.0 - 31.2 | 29.0 - 31.2 | |
| <i>Crassostrea belcheri</i> | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 40.9 | Davenport y Wong, (1992) |
| <i>C. iradelei</i> | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 41.7 | |
| <i>C. cucullata</i> | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 39.2 | |
| <i>C. gigas</i> | 15 - 28 | 10 | 37.5 - 42.0 | 35.7 - 37.5 | 32.6 - 37.5 | 32.5 - 37.5 | Carvalho-Saucedo, (2003) |

*Atlántico Norte ** Mar Mediterraneo

La TLM_i para *Nodipecten subnodosus*, varió de 5 a 12.5 °C, manteniéndose estable a las temperaturas de 18, 22 y 26 °C con una TLM_i de 7.5 °C. La elevada tolerancia aparente a temperaturas frías de esta especie se puede explicar por coincidencia con su distribución vertical, ya que este bivalvo se puede encontrar desde la zona de mareas hasta los 110m (Alamo y Valdivieso, 1987), en donde la temperatura promedio es de 12 °C (Maeda-Martínez *et al.*, 1993). *A. ventricosus* presenta una TLM_i entre 6.5 y 13.1 °C la cual es similar a la encontrada en esta especie (Serrano-Uribe, 1998). Esta similitud coincide con la distribución de ambas especies ya que *A. ventricosus* ha sido encontrada a profundidades de hasta 180 m (Maeda-Martínez *et al.*, 1993). La termotolerancia se incrementa en organismos que se encuentran expuestos a cambios repentinos de las variables climáticas. Esto es evidente en especies que habitan la zona intermareal como en tres especies tropicales de ostión (*Crassostrea iradelei*, *C. belcheri* y *C. cucullata*), que presentan temperaturas letales entre 1.4 y 5 °C (Davenport y Wong, 1992), y en especies que habitan aguas frías como *Lymnaea peregra* (Al-Habbib and Grainger, 1977) (Tabla XL).

El rango de resistencia térmica en invertebrados marinos ha sido poco estudiada pese a la gran importancia que esta presenta. Solamente se ha reportado la temperatura letal incipiente inferior (TLI_i) en *Logodon romboides* aclimatado a 22 °C, en donde se obtuvo una TLI_i de 11.7 °C (Wayne and Frank, 1992).. En el caso de la almeja mano de león, la TLIs fue de 32 °C independientemente de la temperatura de aclimatación, dato que resulta comparativamente similar a los resultados encontrados en la TLMs que oscilaron entre 27.8 y 32.9 °C dependiendo de la temperatura y el tiempo de exposición. En este trabajo, la TLI_i

no se alcanzó a la temperatura de exposición probada mas baja (3 °C), lo que demuestra la elevada resistencia a bajas temperaturas de esta especie.

La temperatura de exposición a la cual mueren los organismos es variable dependiendo del tiempo de exposición (Bennett y Judd, 1992). Esto significa que existe una TLM para cada tiempo de exposición. La almeja mano de león al igual que la almeja catarina, son especies que resisten poco tiempo, en comparación con especies que resisten más (Shieper *et al.*, 1967; Widdows, 1975; Hoar, 1978; Prosser, 1991). La exposición de la almeja mano de león a temperaturas bajas, tuvo mayor efecto en las aclimatadas a temperaturas mayores y viceversa, por el diferencial térmico existente entre las temperaturas de aclimatación y la de exposición (Lodeiros *et al.*, 2001).

Tabla XL. Tabla comparativa de la temperatura letal media inferior, en función de la temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición, en algunos moluscos.

| Especie | Temperatura de aclimatación (°C) | Talla (mm) | Temperatura Letal Media Inferior (°C) | | | | Autor |
|-------------------------------|----------------------------------|------------|---------------------------------------|------------|------------|------------|-----------------------|
| | | | 24 | 48 | 72 | 96 | |
| <i>Argopecten ventricosus</i> | 22-30 | 10 - 20 | ----- | ----- | ----- | 6.5 – 9.4 | Serrano-Uribe, (1998) |
| | 22-30 | 20 - 30 | ----- | ----- | ----- | 6.5 – 13.0 | |
| | 22-30 | 30 - 40 | ----- | ----- | ----- | 6.7 – 13.0 | |
| | 22-30 | <40 | ----- | ----- | ----- | 9.0 – 13.1 | |
| <i>Nodipecten subnodosus</i> | 15 -30 | 7 | 0.0 - 12.5 | 4.0 - 12.5 | 4.0 - 12.5 | 7.5 - 12.5 | Este trabajo |
| <i>Crassostrea belcheri</i> | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 5.0 | Davenport, (1992) |
| <i>C. iradelei</i> | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 1.4 | |
| <i>C. cucullata</i> | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 4.8 | |
| <i>Limnaea peregra</i> | 6.5 - 16.5 | ----- | ----- | ----- | ----- | -4.7 - 8.4 | Al-Habbib, (1977) |

El uso de metodologías adecuadas en la determinación de cada una de las variables fisiológicas que componen la ecuación de BE, es un factor determinante para la obtención de resultados precisos, ya que cada tipo de organismo requiere situaciones diferentes para permanecer en una condición óptima. En organismos bentónicos, la alimentación se ve afectada por factores como la temperatura, el flujo del agua, cantidad y calidad de alimento disponible, los cuales, pueden actuar de manera estimuladora o inhibitoria en el caso de los pectínidos. A diferencia de otros grupos, los pectínidos no presentan regiones especializadas del manto que formen sifones, sino que generan una corriente inhalante y otra exhalante por medio de movimientos del manto y de la actividad ciliar (Binninger y LePennec, 1991), por lo que no son capaces de obtener las partículas que se encuentran más allá de su alrededor (Wildish and Kristmanson, 1997). Por lo anterior, el uso de sistemas abiertos en los que se regule la velocidad de flujo del agua en estudios de este tipo, evita una toma de datos erróneos, permitiendo un aporte continuo de alimento para que los organismos tengan oportunidad de alimentarse a saciedad. Además, el uso de sistemas abiertos de flujo continuo, evitan la acumulación de desechos nitrogenados a través del tiempo y mantienen la disponibilidad de oxígeno constante.

La integración de las tasas fisiológicas, en la ecuación de BE (Tabla XXIX), dio como resultado una temperatura óptima para el crecimiento de 22 °C. A esta temperatura se encontró la mayor disponibilidad de energía libre para crecimiento (96.36 ± 28.36 J/g/h), la cual se atribuye a la elevada TI (230.23 ± 38.65 J/g/h), y a las bajas pérdidas de energía debidas a la TR, de TU y de TH, que en conjunto suman un total de 153.23 ± 4.72 J/g/h. La temperatura de 18 °C, fue el tratamiento que presentó la disponibilidad de energía más

elevada después del de 22 °C , sin embargo, con respecto a esta última, se obtuvieron un menor incremento en peso y en concha, por lo cual, la temperatura de 18 °C no se consideró como óptima para crecimiento (Fig 17 y 18). El incremento en concha a 22, 26 y 30 °C, fue estadísticamente similar, sin embargo, este patrón no se repitió en los resultados de incremento en peso seco de tejido en donde la temperatura de 22 °C fue la que mayor incremento alcanzó, además de presentar un porcentaje de mortalidad nulo a diferencia de 26 y 30 °C, temperaturas en las que se registró un 27 y 91 % respectivamente. De acuerdo a lo antes mencionado, se sabe que el incremento en peso y altura de la concha no necesariamente se encuentran relacionadas, como se ha encontrado en *Mitilus edulis* (Thompson and Macdonald, 1991). Por otra parte, se conoce que en pectínidos la producción de tejido somático puede parar a lo largo de su ciclo biológico, pudiendo ser negativo en ciertos casos (Thompson and Macdonald, 1991). Por lo anterior, se podría esperar entonces que la energía libre disponible para crecimiento a 18 °C que no se ve reflejada en un incremento en concha y peso seco, similar al de 22 °C, posiblemente sea destinada a compensar el efecto de estrés ocasionado por la propia temperatura a la cual se encuentra, o a una reducción de su metabolismo. En cambio a 15, 26 y 30 °C el efecto de la temperatura es más claro, presentándose una alteración de las variables fisiológicas que en su conjunto son el reflejo de una disponibilidad de energía menor a la encontrada a 18 y 22 °C, siendo incluso negativa a 30 °C, hecho que resulta fácil de comprender si consideramos que en este estudio se ha encontrado a esta temperatura dentro del intervalo de temperaturas letales para esta especie. La baja disponibilidad de energía a estas temperaturas, se debe principalmente el caso del tratamiento de 15 °C a una baja TI, y a 26 y 30 °C a una elevada pérdida energética vía heces y TR.

El BE encontrado en este trabajo, oscilo entre -174.6 ± 36.2 y 96.3 ± 24.4 J/g/h, con un valor máximo a 22 °C. Resultados dentro del mismo rangos se han reportado para otros pectínidos utilizando metodologías diferentes, como en *A. purpuratus* que presento un potencial de crecimiento de 15.5 ± 3.8 J/g/h a 16 °C y 4.6 ± 8.4 J/g/h a 20 °C en organismos de 3g de peso seco de tejido (Navarro *et al.*, 2000) y de 3.1 a 133 J/h a 12 °C para organismos de 0.5 y 10g de peso seco de tejido a 27 y 30 ‰ de salinidad (Navarro y González, 1998). *A. ventricosus* mostró un marco de actividad de 1.4 mL O₂/g/h a 19 °C que transformados a su equivalente energético en joules se obtiene un valor de 28 J/g/h (Sicard-González, 1999). De la misma manera *Mytilus galloprovincialis* presentó un potencial de crecimiento entre 8.5 y 34.4 J/g/h (Labarta *et al.*, 1997).

Dentro de las variables que integran el BE, la TI en juveniles de almeja mano de león, se vio influenciada por la temperatura. Incrementando hasta llegar a un máximo a la temperatura óptima (22 °C), y posteriormente, declinando rápidamente (Griffiths and Griffiths, 1987; Sicard-González, 1999; Albentosa *et al.*, 1994, Salazar-Virgen, en preparación) (Tabla XLI). Estos resultados fueron comparativamente bajos con los obtenidos en *A. ventricosus*, donde reportan niveles de 15.1 a 31.6 mg/g/h entre 16 y 28 °C y de 21.3 a 50.1 mg/g/h entre 23 y 29 °C respectivamente (Sicard-González, 1999; Ramírez-Uribe, 2002). Sin embargo, la TI en la almeja mano de león encontrada en este trabajo, es más elevada que la reportada por López-Sánchez (2003) (Tabla XLI) en organismos de 4.5 y 6 cm alimentados con una concentración de 6.0×10^5 cél/mL. La eficiencia de retención de las partículas probablemente se da en función del tamaño y

concentración de las mismas dependiendo de la especie y la talla, tal y como se observa en los resultados presentados por López-Sánchez (2003) y Ramírez-Urbe (2002) (Tabla XLI). En la almeja mano de león, la tendencia de la TI fue similar al balance energético, con una correlación directa entre la TI y la temperatura dentro del intervalo de 15 a 22 °C, seguido por una caída a 26 °C hasta llegar a un mínimo a 30 °C (Fig 10). Esto demuestra que la TI, es un buen indicador de la temperatura óptima en estos organismos.

Con respecto a la TA, ésta incrementó entre 15 y 22 °C, teniendo un máximo a 26 °C y un mínimo a 30 °C. La variación en la TA en *A. ventricosus* fue similar, con un incremento entre 16 y 22 °C y declinando a un mínimo a los 28 °C en organismos de 11.8 mm (Sicard-González, 1999). Sin embargo, este patrón no se encontró en *A. purpuratus* que presenta una TA estable independientemente de la temperatura entre 16 y 20 °C (Navarro *et al.*, 2000), ni en *A. irradians* entre 10 y 26 °C (Kirby-Smith, 1970) (Tabla XLI). Las variaciones en los registros de TA entre especies posiblemente se deban a diferencias para compensar su fisiología entre los cambios en temperatura y de otros factores ambientales, o bien por diferencias metodológicas.

La TR observada en este estudio, fue máxima a 26 °C y varió entre 2.52 y 4.51 mL O_2 /g/h en el intervalo de temperaturas estudiado (Fig 12). La TR que se presentó en las temperaturas más altas, puede estar relacionada al incremento de la actividad metabólica relacionada con el catabolismo de las proteínas que indicarían una situación de estrés a estas temperaturas, lo que se refleja en el peso seco de tejido de estos organismos (Fig 18). Aunque con una TR más baja que la reportada para la almeja mano de león, para *A.*

ventricosus se reporta un patrón similar aumentando de 12 a 28 °C con valores de 1.05 a 3.05 mL O₂/g/h (Sicard-González, 1999). De la misma manera, se reportó una TR de 2.08 mL O₂/g/h para *A. irradians concentricus* a 25 °C en organismos de 7 mm de altura (Lu *et al.*, 1999), de 0.5 a 2 mL O₂/g/h para organismos de *Venerupis pullastra* aclimatados entre 10 y 25 °C (Albentosa *et al.*, 1994), y en juveniles de *Tapes semidecussata* con un intervalo que va de 0.92 a 2.0 mL O₂/g/h a temperaturas que van de 15 a 25 °C (Laing *et al.*, 1987). Este patrón no se cumple en *A. purpuratus* que mostró una tasa respiratoria de 1.5 mL/h independientemente de la temperatura de aclimatación (16 y 20 °C) en organismos de 3 g de peso seco de tejido (Navarro *et al.*, 2000) (Tabla, XLI)

La TU, fue claramente dependiente de la temperatura. Al igual que la TR, mostró una correlación directa al incremento de la temperatura de aclimatación que va de los 0 a 91 µg NH₄/g/h de 15 °C a 30 °C (Fig 19). Datos similares han sido reportados para *A. purpuratus* (Navarro *et al.*, 2000), *A. irradians concentricus* (Lu *et al.*, 1999) y *Venerupis pullastra* (Albentosa *et al.*, 1994) (Tabla, XLI). La TU elevada a 30 °C, nos indica una situación de estrés causado por efecto de la temperatura, ocurriendo la utilización de proteínas corporales como un substrato metabólico para la adquisición de energía para el mantenimiento de las funciones vitales.

La pérdida de energía vía heces (TH) (mg/g/h), al igual que la TR y la TU mostró una correlación directa al incremento de la temperatura que va de los 2.0 mg/g/h a 15 °C a los 7.0 mg/g/h a 30 °C. Sin embargo, en organismos de la misma especie pero de mayor talla 57.85 ± 1.1 mm, se encontraron resultados comparativamente menores (0.15 mg/g/h)

(Roldan-Carrillo, datos no publicados), de la misma manera, *Crassostrea gigas* presento 0.015 mg/g/h entre 15 y 30 °C (Salazar-Virgen, en preparación) y en *Concholepas concholepas* las perdidas energéticas por heces fueron de 1.3 a 2.3 cal/día/g, que representaron entre un 4 y 6 % de la energía ingerida a 10 y 16 °C (González, *et al.*, 1990)

Los niveles de EI o requerimiento de convección (L/mL O₂) presentaron un comportamiento similar al de la TA, oscilando entre 0.89 ± 0.18 y 1.51 ± 0.32 L/mL O₂ en el intervalo de temperaturas estudiado, alcanzando su valor más elevado a 26 °C (Fig 16). Esto indica que la EI al igual que la TA no fueron buenos indicadores para determinar temperatura óptima en esta especie. Estos resultados se muestran comparativamente bajos con respecto a otros estudios, como en *A. ventricosus*, donde reporta niveles de EI más elevados, 6 L/mL O₂ a 16 °C, 8.75 L/mL O₂ a 22 °C y 3.65 L/mL O₂ a 28 °C (Sicard-González, 1999), otros autores han encontrado este mismo fenómeno en moluscos filtradores habitantes de aguas costeras, los cuales presentan una EI de 15 L/mL O₂ o más, como *Pecten latiauratus* con un promedio de 17 L/mL O₂ (8-25) (Jørgensen, 1960 y 1975), y *Chlamys opercularis* entre 15 a 5 °C y 38 81 L/mL O₂ a 20 °C en ejemplares de 0.1g de peso seco de tejido (MacLusky, 1973). Los valores bajos de EI encontrados en la almeja mano de león posiblemente sean consecuencia de la elevada velocidad de flujo que demanda para su buen crecimiento (5 y 10 cm/s) (García-Esquivel, *et al.*, 2000). Dicha característica limita la distribución de esta especie a zonas de canales de las bahías someras de Baja California Sur, donde el flujo es elevado (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez, 1996), a diferencia de *A. ventricosus* que habita cerca de las raíces de los pastos, ya que requiere de un menor flujo (2.5 cm/s) (Roldán-Carrillo, 2001), y *A. irradians*, especie

morfológicamente similar a *A. ventricosus* que requiere de un flujo de 1 cm/s (Kirby-Smith, 1972). Por esta razón, se puede afirmar que los organismos que habitan en zonas de flujo elevado como *N. subnodosus* poseen una EI baja debido a que los requerimientos de flujo para su alimentación son compensados por el flujo del agua. El bajo valor de EI encontrado también puede atribuirse al tamaño pequeño de los juveniles empleados (0.0026 g de peso seco de tejido), ya que la EI varía inversamente con respecto a su peso. Se ha reportado en una EI de 11.5 L/mLO₂ a 20 °C *Chlamys opercularis* de 1.0 g de peso seco de tejido, y de 7.5 L/mLO₂ para uno de 0.1 g a la misma temperatura (MacLusky, 1973).

Los resultados de BE, se comprueban con los estudios de crecimiento de juveniles de este trabajo. El incremento en biomasa de los organismos depende en gran parte de la manera cómo estos canalizan la energía aportada por el alimento hacia sus diferentes procesos fisiológicos. En el caso de la almeja mano de león, el incremento en concha fue máximo de 22 a 30 °C (Fig 17) con una tasa de 74 a 66 µm/día. Estos resultados son comparativamente más elevados que los reportados para juveniles de la misma especie de 5.5 a 7.7 mm con un incremento de 10 a 20 µm/día (García-Esquivel, 2000) y en *A. irradians* con 0.0 a 28 µm/día a temperaturas entre 18 y 23°C (Kirby y Barber, 1974; Cahalan *et al.*, 1989). Sin embargo, estudios realizados con almeja catarina reportan una tasa de crecimiento similar a las de la almeja mano de león, con 70µm/día a 20 °C, 68µm/día a 19 °C y 76µm/día a 23 °C en juveniles de 2.23, 10 y 14 mm de altura respectivamente (Monsalvo-Spencer, 1998; Sicard-González, 1999; González-Estrada, 2001),

A pesar de que la tasa de crecimiento en concha a 22, 26 y 30 °C no presento diferencias significativas, el crecimiento somático fue mayor a 22 °C, además, es importante aclarar que el porcentaje de mortalidad para 26 y 30 °C, fue significativamente mayor que el de las demás temperaturas con un 27 y 91 % respectivamente. Posiblemente, el incremento en concha se debe a que el incremento somático es más sensible que el crecimiento en concha ante condiciones ambientales (Thompson and Macdonald, 1991). Una correlación similar entre el valor máximo de energía disponible y el máximo crecimiento ha sido reportado en adultos de *Corbicula fluminea* (Foe y Knight, 1986), *Crassostrea gigas* (Le-Gall y Raillard, 1988), *Concholepas concholepas* (González *et al.*, 1990), en juveniles de *Venerupis pullastra* (Albentosa *et al.*, 1994), de *Ostrea edulis* (Beiras *et al.*, 1994) y en juveniles de *Crassostrea gigas* (Salazar, en preparación).

Tabla XLI. Tabla comparativa sobre los componentes de la ecuación de balance energético, tasa de aclaramiento y energía libre para crecimiento en función de la talla, concentración de alimento y temperatura de aclimatación. Los componentes fisiológicos de la ecuación son: BE= energía libre para crecimiento, TA= tasa de aclaramiento, TI= tasa de ingestión, TR= tasa respiratoria, TU= tasa de excreción de desechos nitrogenados, TH= tasa de producción de heces. Todos los resultados están estandarizados a peso seco libre de cenizas.

| Especie | Temperatura °C | Talla mm | Dieta cél/mL | BE J/g/h | TA L/h/g | TI mg/g/h | TR mLO2/g/h | TU µg NH4/g/h | TH mg/g/h | Autor |
|--|-------------------|----------------------|---------------------|-------------|-------------|--------------|----------------|------------------|--------------|------------------------------|
| <i>Argopecten irradians concentricus</i> | 25 | 7 | | ----- | ----- | ----- | 2.0 | 173.0. | ----- | Lu <i>et al.</i> (1999) |
| <i>A. purpuratus</i> | 16 | 75.0 | 3.0X10 ⁴ | 1.5 | 1.5 | 1.0 | 0.5 | 170.0 | ----- | Navarro <i>et al.</i> (2000) |
| | 20 | | | 5.1 | 1.5 | 1.0 | 0.5 | 110.0 | ----- | “ |
| <i>A. ventricosus</i> | 16 | 11.8 | 1.5X10 ⁵ | ----- | 8.7 | 15.1 | 1.4 | ----- | ----- | Sicard (1999) |
| | 19 | | | ----- | 17.0 | 29.6 | 1.9 | ----- | ----- | “ |
| | 22 | | | ----- | 17.8 | 31.6 | 2.4 | ----- | ----- | “ |
| | 25 | | | ----- | 12.1 | 21.3 | 2.6 | ----- | ----- | “ |
| | 28 | | | ----- | 11.1 | 19.3 | 3.0 | ----- | ----- | “ |
| | 23 | 13.5 | 5.0X10 ⁴ | ----- | 14.9 | 21.3 | ----- | ----- | ----- | Ramírez (2002) |
| | 26 | | | ----- | 18.0 | 25.6 | ----- | ----- | ----- | “ |
| | 29 | | | ----- | 22.5 | 31.9 | ----- | ----- | ----- | “ |
| | 23 | 20.0X10 ⁴ | ----- | 5.8 | 33.3 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 26 | | ----- | 6.0 | 34.7 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 29 | | ----- | 6.5 | 37.6 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 23 | 50.0X10 ⁴ | ----- | 2.7 | 39.9 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 26 | | ----- | 2.9 | 41.6 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 29 | | ----- | 3.5 | 50.1 | ----- | ----- | ----- | “ | |

Continuación de la Tabla XLI...

| Especie | Temperatura °C | Talla mm | alimentación cél/mL | BE J/g/h | TA L/h/g | TI mg/g/h | TR mLO2/g/h | TU µg NH4/g/h | TH mg/g/h | Autor | |
|------------------------------|-------------------|-------------|------------------------|---------------------|-------------|--------------|----------------|------------------|--------------|--------------------------------|--------------|
| <i>Nodipecten subnodosus</i> | 19 | 45.0 | 8.7X10 ⁴ | ----- | 0.4 | 0.8 | ----- | ----- | ----- | López (2003) | |
| | 24 | | | ----- | 3.2 | 7.6 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 28 | | | ----- | 3.2 | 7.6 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 19 | 65.0 | 8.7X10 ⁴ | ----- | 0.2 | 0.8 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 24 | | | ----- | 1.6 | 6.4 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 28 | | | ----- | 1.4 | 5.9 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 19 | 45.0 | 6.0X10 ⁴ | ----- | 0.8 | 0.6 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 24 | | | ----- | 3.8 | 3.7 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 28 | | | ----- | 3.5 | 3.7 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 19 | 65.0 | 6.0X10 ⁴ | ----- | 0.3 | 0.5 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 24 | | | ----- | 1.6 | 3.0 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | 28 | | | ----- | 1.6 | 3.0 | ----- | ----- | ----- | “ | |
| | | 15 | 7.0 | 5.0X10 ⁴ | 18.3 | 2.1 | 4.9 | 2.5 | 0.0 | 2.0 | Este trabajo |
| | | 18 | | | 66.2 | 3.5 | 8.3 | 2.9 | 13.5 | 2.9 | “ |
| | | 22 | | | 96.3 | 4.4 | 9.7 | 3.4 | 21.4 | 3.2 | “ |
| | 26 | | | 14.0 | 6.7 | 9.5 | 4.5 | 24.3 | 6.0 | “ | |
| | 30 | | | -174.6 | 3.7 | 3.1 | 4.0 | 91.4 | 7.0 | “ | |
| <i>Venerupis pullastra</i> | 10 | 3.0 | | 27.3 | ----- | 4.7 | 0.5 | 50.0 | ----- | Albentosa <i>et al.</i> (1994) | |
| | 15 | | 10.0X10 ⁴ | 77.5 | ----- | 10.8 | 1.0 | 60.0 | ----- | “ | |
| | 20 | | | 202.2 | ----- | 20.1 | 1.8 | 90.0 | ----- | “ | |
| | 25 | | | 151.9 | ----- | 18.5 | 2.0 | 100.0 | ----- | “ | |

CONCLUSIONES

- La temperatura letal media inferior a diferentes temperaturas y tiempos de exposición, oscilo entre los 0 y 12.5 °C.
- La temperatura letal media superior a diferentes temperaturas y tiempos de exposición varió entre los 27.8 y 32.9 °C.
- Los juveniles de almeja mano de león toleraron un intervalo de temperaturas de entre 10 y 26 °C, independientemente de la temperatura de aclimatación.
- La temperatura letal incipiente inferior no fue alcanzada a la temperatura de exposición probada más baja (3 °C).
- La temperatura letal incipiente superior fue de 32 °C.
- Por los resultados obtenidos, la población estudiada es subtropical, por presentar límites de tolerancia bajos a las diferentes temperaturas de aclimatación
- La tasa de respiratoria, la tasa de excreción de amonio y producción de heces, presentaron una correlación directa al incremento de la temperatura, con un máximo a las temperaturas más elevadas

- La tasa de ingestión en función de la temperatura varió de manera similar al balance energético, siendo mayor a 22 °C y declinó hasta llegar a un mínimo a los 30 °C.

- El balance energético en juveniles de almeja mano de león, indicó una temperatura óptima para el crecimiento de la población estudiada, se a 22 °C. Esto se confirmó con el incremento en peso.

- La tasa de aclaración y la eficiencia de irrigación presentaron una variación similar siendo más alta a 26 °C y declinando gradualmente hasta llegar a un mínimo a 30 °C, lo que nos indicó que estas variables no son indicadores fisiológicos buenos en la determinación de la temperatura óptima para esta especie.

- El crecimiento de la concha a diferentes temperaturas no refleja las condiciones óptimas para el crecimiento de la especie.

- El presente estudio reflejó que el balance energético y la tasa de ingestión, son indicadores fisiológicos que reflejan los niveles óptimos para el crecimiento de los organismos a las diferentes temperaturas.

RECOMENDACIONES

Realizar un estudio comparativo similar al presente en los diferentes estadios de vida de la especie, ya que esto nos mostrará el espectro completo de su tolerancia térmica.

Se recomienda llevar a cabo el cultivos de juveniles en el laboratorio a 22 ± 2 °C para maximizar la tasa de crecimiento tanto de la concha como de los tejidos.

Es importarte realizar un monitoreo continuo de los parámetros ambientales y sobre todo de la temperatura en los sitios potenciales de cultivo para la especie, ya que como se demostró en este trabajo, además de los valores extremos de temperatura, son importantes también los tiempos de exposición.

REFERENCIAS

- ❖ Aguilera, H. y C., Noriega. 1985. Acuantosoya. *Asociación Americana de Soya*. México.
- ❖ Alamo, V. y V., Valdivieso. 1987. Lista sistemática de moluscos marinos del Perú. *Boletín Inst. Mar Perú*. Vol. Extraordinario. 205pp.
- ❖ Albentosa, M., Beiras, R. y A. Camacho. 1994. Determination of optimal thermal conditions for growth of clam (*Venerupis pullastra*) seed. *Aquaculture* 126:(314), 315-328
- ❖ Al-Habbib, O. and J., Grainger. 1977. The effect of constant and changing temperatures on the thermal resistance of *Lymnaea peregra* (Muller). *Thermal Biology*. 2: 191-195pp
- ❖ Ansell, A., Barnett, P. & A. Bodoy. 1980a. Upper temperature tolerances of some european molluscs.1. *Tellina fabula* and *T. tenuis*. *Mar. Biol.* 58:33-39.
- ❖ Ansell, A., Barnett, P. & A. Bodoy. 1980b. Upper temperature of some european molluscs. 2. *Donax vittatus*, *D. semistriatus* and *D. trunculus*. *Mar. Biol.* 58:41-46
- ❖ Ansell, A., Barnett, P., Bodoy, A. & H. Massé. 1981. Upper temperature tolerances of some european molluscs. *Cardium glaucum*, *C. tuberculatum* and *C. edule*. *Mar. Biol.* 65:177-183.
- ❖ Barnabé, G. 1991. Acuicultura Vol. 1. *Ediciones OMEGA*. España. 478 pp.
- ❖ Barrios, D. Chávez, J. y C. Cáceres. 2003. Growth of *Nodipecten subnodosus* (Bivalvia: Pectinidae) in La Paz Bay, Mexico. *Aquaculture research*. 34, 633-639.
- ❖ Bautista, P. C. 1988. Moluscos, tecnología de cultivo. *Ediciones Mundi-Prensa*. España. 167 pp
- ❖ Bayne, B. L. 1976. Marine mussels: their ecology and physiology. *Cambridge University Press*. 505 pp.
- ❖ Beiras, R., Pérez-Camacho, A. y M. Albentosa. 1994. Comparison of the scope for growth performance of *Ostrea edulis* seed reared at different food concentrations in an open-flow system. *Mar. Biol.* 119: 227-233.

- ❖ Bennett, W. y W., Judd. F.1992. Comparison of methods for determining low temperature tolerance: experiments with pinfish *Logodon rhomboids*. *Copeia*. 4: 1095-1065.
- ❖ Benninger, P. and M., LePenne. 1991. Functional anatomy of scallops In: S. E. Shumway (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science Elsevier*. New York. 21:133-224.
- ❖ Cahalan, J., Siddall, S. and M. Luckenbach. 1989. Effects of flow velocity, food concentration and particle flux on growth rates of juvenile bay scallops *Argopecten irradians*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 129:45-60
- ❖ Carvalho, S. L. 2003. Temperatura letal superior en dos poblaciones de juveniles de ostión japonés *Crassostrea gigas*. Tesis de maestría. *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*. La Paz BCS.67 pp.
- ❖ Carvajal, R. M. 1987. Cultivo larvario de la almeja mano de león (*Lyropecten subnodosus*, Sowerby, 1835), a partir del crecimiento y maduración gonadal de los reproductores. Tesis de Maestría en Ciencias. *Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey*. Guaymas, Sonora, México. 69 pp.
- ❖ Cerón, O. A. 2000. Evaluación de tres mezclas de microalgas sobre el crecimiento de la almeja mano de león *Lyropecten (Nodipecten) subnodosus*. Tesis de Maestría en Ciencias. *Centro de Investigación científica y Educación Superior de Ensenada*. Ensenada, B. C. 79 pp.
- ❖ Cranford, P. and J., Grant. 1990. Particle clearance and absorption of phytoplankton and detritus by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137: 105-121.
- ❖ Davenport, J. and T. Wong. 1992. Effects of temperature and aerial exposure on three tropical oyster species, *Crassostrea belcheri*, *Crassostrea iradelei* and *crassostrea cucullata*. *Journal Therm Biology*. 3: 135-139.
- ❖ Davies, P. S. 1966. Physiological Ecology of *Patella* I. The effect of body size and temperature on metabolic rate. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 46: 647-658.
- ❖ Díaz, M. and G., Martínez. 1992. Effect of different diets on the energy budget of juvenile Chilean scallop, *Argopecten purpuratus* L. *Biol. Mar.*, Valparaiso, 27 (2): 163-173.
- ❖ Dickie, L. M. 1958. Effects of high temperature on survival of the giant scallop. *J. Fish. Res. Canada*. 15: 1189-1211.

- ❖ Elliot, J. and W., Davison. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecología*. 19: 195-201.
- ❖ Espina, S. y L., Ramírez, 1994. Scope for growth as function of temperature, salinity and body weight in *Tivela stultorum* (Mollusca, Lamellibranchia). *J. of Applied Aquac.* vol. 4(4), 91-100.
- ❖ Foe, C. y A. Knight. 1986. A thermal budget for juvenile *Corbicula fluminea*. *Malacol Bull.* Special Edition. 2: 35-38
- ❖ Fry, F. 1947. Effects of the environment on animal activity. *Univ. Of Toronto Studies, Biological, Series 55*. Ontario Fisheries Research Laboratory. 68: 1-62.
- ❖ García, E., Parés, G. y L., García. 2000. Efecto de la velocidad de flujo y concentración de alimento sobre el crecimiento de juveniles de la escalopa *Nodipecten subnodosus*. *Ciencias Marinas*. 26: 621-641.
- ❖ García, P. L. 1994. Desarrollo de Tecnología para el cultivo integral de la almeja mano de león (*Lyropecten subnodosus*). *Instituto de Investigaciones Oceanológicas*. Ensenada, B. C. México. Resúmenes del Primer Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología del Mar. San Carlos Guaymas, Sonora (17 al 19 de Nov.). *SEP/ SEIT, Unidad de Ciencia y Tecnología del Mar* (México). 31 pp.
- ❖ García, L., García, F., Chi, B., Parés, G., García, J., Medina, O. y F., Núñez. 1994. Desarrollo de tecnología para el cultivo integral de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus*. Resúmenes del Primer Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología del Mar. San Carlos Guaymas, Sonora (17 al 19 de Nov.). *SEP/ SEIT, Unidad de Ciencia y Tecnología del Mar* (México). 31 pp.
- ❖ González, E. F. 2001. Estudios de los efectos agudos y crónicos del amonio sobre la supervivencia, metabolismo y crecimiento de la almeja catarina (*Argopecten ventricosus* Sowerby II, 1842) en relación a la temperatura. Tesis de Licenciatura. *Universidad Autónoma de Nayarit*. San Blas, Nayarit. 75 pp
- ❖ González, M., Pérez, M., López, D. y M., Buitano. 1990. Efecto de la temperatura en la disponibilidad de energía para crecimiento de *Concholepas concholepas* (Bruguiere). *Biol. Mar.* Valparaíso. 25 (2): 71-81.
- ❖ González, R., García, P., García, P., Chi, B., García, P. and H. Medina. 1997. Larval settlement of the scallop *Lyropecten subnodosus* in downwullers. 118 –119 pp. En: Book of Abstracts. *11th International Pectinid Workshop*. La Paz, B.C.S., México., 11-15 April, 1997.
- ❖ Griffiths, C. and R., Griffiths. 1987. Bivalvia 1-88pp. *In: Pandian, J. and F., Vernberg* (eds), *Animal Energetics*, Vol. 2. *Academic Press, New York*.

- ❖ Guíllar, R. y L. Ryther. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I *Cyclotella nana* (Husted) and *Detonula confervacea* (Cleve). *Gran. Can. J. Microbiol.* 18: 229-234.
- ❖ Gutiérrez, V. and B., Chi. 1997. Effect of temperature and feeding ratio on the conditioning of *Lyropecten subnodosus* Sowerby, 1835. Instituto de Investigaciones Oceanológicas UABC. *11th International Pectinid Workshop*, 11-15 April, La Paz, B.C.S., México., 73-75 pp.
- ❖ Hernández, H. 1998. Evaluación del efecto de diferentes concentraciones de amonio sobre el metabolismo del camarón blanco *Penaeus vannamei*, en condiciones de laboratorio. Tesis de licenciatura. *Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS)*. 65 pp.
- ❖ Hernández-López, L. y F. Vargas-Albores. 2003. A microplate technique to quantify nutrients (NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ and PO_4^{3-}) in seawater. *Aquaculture Research*. 34: 1201-1204.
- ❖ Hoar, W. 1978. Fisiología General y Comparada. *Omega*. España. 885pp
- ❖ Jørgensen, C. 1949. The feeding rate of *Mytilus edulis* in different kinds of suspension. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 28: 333-344
- ❖ Jørgensen, C. 1975. Comparative physiology of suspension feeding. *Ann. Rev. Physiol.* 37: 57-79
- ❖ Jørgensen, C. 1960. Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranches. *J. du Conseil. Permanent International Pour l'Exploration de la Mer.* 26: 94-116.
- ❖ Keen, A. 1971. Sea shells of tropical West America. *Stanford University Press*. Stanford, California. 1064 pp.
- ❖ Keen, A. y E. Coan. 1974. Marine molluscan genera of western north America, an illustrated key. *Stanford University Press*. 208 pp
- ❖ Kinne, O. 1970. Temperature invertebrates. En: *Marine Ecology*, 1 (1), *Wiley-Interscience*. London. 407- 514.
- ❖ Kirby, S. 1970. Growth of the scallops, *Argopecten irradians concentricus* (Say) and *Argopecten gibbus* (Linne), as influenced by food and temperatures. Ph. D. Thesis, Duke University, Durham, North Carolina, 126 pp. En: *Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura*. A. N. Maeda-Martínez (ed.) 2001, Cap. 3: 61-76.

- ❖ Kirby, S. 1972. Growth of the bay scallop: the influence of experimental water currents. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 8: 7-18.
- ❖ Kirby, S. and R., Barber. 1974. Suspension-feeding aquaculture systems: effects of phytoplankton concentration and temperature on growth of the bay scallop. *Aquaculture.* 3: 135-145.
- ❖ Klimant, I., Kuhl, M., Glug, R. and G., Holst. 1996. Optical measurement of oxygen and temperature in microscale: strategies and biological applications. *Journal: Sensors and actuators.* Article: 2176
- ❖ Labarta, M., Fernández, J. and M., Babarro. 1997. Differences in the physiological energetics between intertidal and raft cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152:167-173.
- ❖ Laing, I. Utting, S and R. Kilada. 1987. Interactive effect of diet and temperature on the growth of juvenile clams. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 113: 23-38
- ❖ Le-Gall, J. y O. Raillard. 1988. Influence of temperature on the physiology of the oyster *Crassostrea gigas*. *Oceanis. Doc. Oceanogr.* 14: 5-7.
- ❖ Lodeiros, C., Rengel, J., Guderley, H., Nusseti, O. y J., Himmelman. 2001. Changes in biochemical composition of the tropical scallop *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* during growth in suspended culture at three depths. *Aquaculture* 199: 63 -72
- ❖ López, S. A. 2003. Tasa de filtración y aclaramiento en la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) a dos tallas en función de la temperatura y cantidad de alimento. Tesis de maestría. *Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.* La Paz, BCS. 80pp.
- ❖ Logan, D. and C. Epifanio. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Hamarus americanus*. *Marine Biology.* 47: 381-389
- ❖ Lu, Y., Blake, T. and J. Torres. 1999. Oxygen consumption and ammonia excretion of larvae and juveniles of the bay scallop, *Argopecten irradians xoncentricus* (Say). *Journal of shellfish research.* 18 (2): 419-423.
- ❖ Luna, G. A., Maeda, M. A., Sainz, J. C. y V. F. Ascencio. 2002. Comparative susceptibility of veliger larvae of four bivalve mollusks to a *Vibrio alginolyticus* strain. *Diseases Aquatic Organisms.* 49:221-226.
- ❖ Luna, G. A., Maeda, M. A., Vargas, F., Ascencio, V. F. and M. M. Robles. 2003. Phenoloxidase activity in larval and juvenile homogenates and adult plasma and haemocytes of bivalve molluscs. *Fish Shellfish Immunol.* 15(4): 275-282.

- ❖ Maeda, M. A., Reynoso, G. T., Solís, F. M., Leija, A. T., Aurióles, G. D., Salinas, Z. C., Lluch, C. D., Ormart, C. P. and E. P. Felix. 1993. A model to explain the formation of catarina scallop, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), debs, in Magdalena Bay, Mexico. *Aquaculture Fish. Management*. 24: 323-339
- ❖ Macdonald, B. and R. Thompson. 1986. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. Physiological ecology, the gametogenic cycle and scope for growth. *Mar. Biol.* 93: 37-48.
- ❖ MacLusky, D. 1973. The effect of the temperature on the oxygen consumption and filtration rate of *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (L.) (Bivalvia). *Ophelia*. 10: 141-154.
- ❖ Mendoza, A. R. 1993. Métodos para evaluar la digestibilidad proteica de los alimentos destinados a los organismos acuáticos. pp 155 – 202. En: Cruz, L., Ricque, D. y R. Mendoza (ed.s). Memorias del Primer Simposium Internacional de Nutrición y Tecnología de Alimentos para Acuicultura. *Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Nuevo León*.
- ❖ Monsalvo, S. P. 1998. Estudios sobre el cultivo de larvas y juveniles de almeja catarina *Argopecten ventricosus (=circularis)* (Sowerby II, 1842) en el laboratorio. Tesis de Maestría. *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, INP*. México. 90 pp.
- ❖ Morales, H. R. y M. C. Cáceres. 1996. Pesquería de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus*. En: Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur. Casas, M. y G., Ponce (eds.). 87–100 pp.
- ❖ Navarro, J. M. 2001. Fisiología energética de pectínidos Iberoamericanos. pp. 61-76. En: A. N. Maeda-Martínez (ed.). Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura. *Editorial Limusa*. México
- ❖ Navarro, J. M. and C., González. 1998. Physiological responses of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* to decreasing salinities. *Aquaculture*. 167: 315-327
- ❖ Navarro, J., Leiva, G., Martínez, G. and C. Aguilera. 2000. Interactive effects of diet and temperature on the scope for growth of scallop *Argopecten purpuratus* during reproductive acondicioning. *J. of Exp. Mar Biol and Ecol*. 247: 67-83.
- ❖ Otter, A. 2001. Native Bivalve Aquaculture in Bahía Magdalena, B. C. S. The effect of cultivation density on the growth rates and mortality of Lion's paw scallop (*Lyropecten subnodosus*). *University of California*. Santa Barbara. (En revisión)
- ❖ Ortiz, C. , García, P., Chi, B., García, P., García, P., y H., Medina. 1997. Food ration and culture density effect on the larval development of the scallop *Lyropecten*

subnodosus (Sowerby, 1835). 11th International Pectinid Workshop, 11-15 April, La Paz, B.C.S., México., 164-165 pp.

- ❖ Parés, S. 1996. Efecto del flujo y la concentración de alimento sobre el crecimiento, el peso y la tasa de filtración de escalopos juveniles (*Lyropecten subnodosus*). Tesis de maestría. *Universidad Autónoma de Baja California*. 80pp.
- ❖ Paul, D. 1980. Upper temperature tolerance and the effects of temperature on byssus attachment in the queen scallop, *Chlamys opercularis* (L.). *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 46: 41-50
- ❖ Peña, J., Canales, J. y S. Mestre. 1993. Primeros datos sobre el ciclo reproductor y almacenamiento de reservas de *Aequipecten opercularis* en la costa de Castellón. *Actas IV Congreso Nac. Acuicult.* 323-328pp
- ❖ Prosser, L. 1991. Environmental and metabolic animal physiology. *Wiley-Liss*. New York. 577pp
- ❖ Racotta, I., Ramírez, J., Ibarra, A., Rodríguez, M., Carreño, D. and E. Palacios. 2003. Growth and gametogenesis in the lion-paw scallop *Nodipecten (Lyropecten) subnodosus*. *Aquaculture*. 217 (1-4): 335-349
- ❖ Ramírez, J., Ávila, S. and A., Ibarra. 1999. Optimization of forage in two food-filtering organisms with the use of a continuous, low-food concentration, agricultural drip system. *Aquacultural Engineering*. 20: 175-189.
- ❖ Ramírez, U. M. 2002. Efecto de la concentración de partículas y la temperatura sobre las tasas de aclaramiento y de ingestión en juveniles de almeja catarina (*Argopecten ventricosus*). Tesis de Licenciatura. *ITA No 21*. Obregón, Sonora. 55 pp.
- ❖ Rand, G. y S., Petrocelli. 1985 *Fundamentals of aquatic toxicology, Methods and Applications*, Hemisfere, New York. *En: Greenberg, A., Clesceri, L. and Eaton, A. (Ed.) Standar Methods for the examination of water and wastewater by 18th. Edition 1992.*
- ❖ Rodríguez, G. M. y C. Maldonado. 1996. La acuicultura en México, bases conceptuales y principios. *Oceanología*. 11 (1): 7-26.
- ❖ Roldán, C. L. 2001. Efecto del flujo sobre el crecimiento, índices de condición y contenido bioquímico en adultos de almeja catarina (*Argopecten ventricosus* Sowerby II, 1842). Tesis de Maestría. *Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.* La Paz, B. C. S., México, 100pp
- ❖ Salazar, V. S. En preparación. Efecto de la temperatura sobre el balance energético y crecimiento de juveniles de ostión japonés *crassostrea gigas* (Thunberg 1873). Protocolo de tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Nayarit. 22pp

- ❖ Schmidt, N., 1990. Animal Physiology: Adaptation and environment. *Cambridge University*. U. S. A. 602 pp.
- ❖ Seafood price current. 2001. pagina en línea. Disponible en: http://shop.urnerbarry.com/Merchant2/merchant.mv?Screen=CTGY&Store_Code=ubp&Category_Code=Seafood+Price-Current. Con acceso. en agosto del 2001.
- ❖ Serrano, U. P. 1998. Límites térmicos letales de la almeja catarina (*Argopecten ventricosus* Sowerby, 1842) en función de la temperatura de aclimatación y la talla. Tesis de Licenciatura. *Universidad Autónoma de Baja California Sur*. 57 pp.
- ❖ Shieper, C., Flugel, H. y H. Theede. 1967. Experimental investigation on the cellular resistance ranges of marine temperature and tropical. *Journal of ecology*. 40: 345-360.
- ❖ Shumway. S. 1991. Shumway, S. (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Elsevier*. New York. 1094pp.
- ❖ Shumway, S., Cucci, T., Newell, R. and C. Yentsch. 1985. Particle selection, Ingestion and Absorption in Filter-Feeding Bivalves. *J. Exp. Mar. Biol.* 91: 77-92.
- ❖ Sicard, G. M., Maeda, M. A., Ormart, C. P., Reynoso, G. T. and L. S. Carvalho. 1999. Optimum temperature for growth in the catarina scallop (*Argopecten ventricosus=circularis*, Sowerby II, 1842). *Journal of Shellfish Res.* 18(2): 385-392.
- ❖ Sicard, G. M. 1999. Temperatura letal superior y temperatura óptima en una población de almeja catarina (*Argopecten ventricosus* Sowerby II, 1842). Tesis de Maestría. *Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar*. Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S., México. 94 pp.
- ❖ Silva, L. 1986. Efecto del tamaño corporal, tensión de oxígeno y temperatura sobre la tasa de consumo de oxígeno en la escalopa *Argopecten circularis* (Sowerby) (Mollusca: Lamellibranchia). Tesis de maestría. *ITESM, México*. 93pp.
- ❖ Spark, R. 1936. On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranches and its zoogeographical significance. *Biol. Medd. Kbh.* 13(5): 1-27
- ❖ Solórzano, L. 1969. Determination of amonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14: 799-800
- ❖ Thompson, R. and B., Macdonald. 1991. Physiological integrations and energy partitioning. In: S. E. Shumway (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Elsevier*. New York. 21: 349-377.
- ❖ Thorson, G. 1936. Animal communities of the level sea bottom. *Année Biol.* 27: 481-489

- ❖ Urban, H. 1994. Upper temperature tolerance of ten bivalve species off Peru and Chile related to El Niño. *Mar. Ecol.* 107 (1-2): 139-145.
- ❖ Uriarte, I. Rupp, G y A. Abarca. 2001. Producción de Juveniles de Pectínidos Iberoamericanos Bajo Condiciones Controladas. Pp. 147-172. En: A. N. Maeda-Martínez (ed.). Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura. Editorial Limusa, México.
- ❖ Van Dam, L. 1954. On the respiration in scallops (Lamellibranchiata). *Biol. Bull.* (Woods Hole). 107: 192-202.
- ❖ Vahl, O. 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia*. 10: 17-25
- ❖ Vahl, O. 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland scallop (*Chamys islandica* (O. F. Muller)) from 70°N. *Ophelia*. 17 (1): 143-154
- ❖ Velasco, B. G. 1997. Cultivo Larvario a nivel piloto del callo de hacha *Atrina maura* Sowerby y de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus* Sowerby con dos especies de microalgas. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 70pp.
- ❖ Villacencio, P. G. 1997. Acondicionamiento gonadal, desarrollo embrionario y cultivo de larvas de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1835), alimentadas con cuatro especies de microalgas. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico del Mar, Guaymas Unidad La Paz. Octubre de 1997. 93 pp.
- ❖ Walne, P. R. 1965. Observations on the influence of food supply and temperature on the feeding end growth of the larvae of *Ostrea edulis* L. *Fish. Invest. Lond. (Ser. II)*. 24: 1-45.
- ❖ Waller, T. R. 1991. Evolutionary relationships among commercial scallops (Mollusca: Bivalvia Pectinidae). In: Shumway, S. (ed.), Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier. New York. 21: 15-36.
- ❖ Warren, C. E. y G. E. Davis. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. En: The Biological Basis of Freshwater Fish Production (ed. S. D. Gerking). *Blackwell Scientific Publications*. Oxford. 175-214.
- ❖ Wayne, A. B. and W. J. Frank. 1992. Comparison of methods for determining low temperature tolerance: experiments with pinfish, *Logadon rhomboids*. *Copeia*. 4: 1059-1065.
- ❖ Weast, R., 1980-1981. Handbook of chemistry and physics. 61th edition. C. R. C. Press. Ohio. U. S. A. pp B-116.

- ❖ Widdows, J. 1975. Physiological adaptation of *Mytilus edulis* to cyclic temperature. *Journal of Comparative Physiology*. 105: 115-128
- ❖ Widdows, J., Fieth, P. And C. Worrall. 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50: 195-207.
- ❖ Wildish and Kristmanson. 1997. Benthic suspension feeders and flow. *Cambridge University Press*. USA. 409pp.
- ❖ Winkler, L. 1988. The determination of dissolved oxygen in water. *Berlin. Deut. Chem. Ges.* 21: 28-43.
- ❖ Winter, J. E. 1973. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a continuous automatic apparatus. *Mar. Biol.* 22: 317- 328.
- ❖ Wolf, M. 1987. Population dynamics of the Peruvian scallop *Argopecten purpuratus* during the El Niño phenomenon of 1983. *Canada Journal Fisheries Aquatic Science*. 44: 1684-1691
- ❖ Zamora, A. 1997. Determinación de la tasa de respiración de la almeja catarina (*Argopecten ventricosus*) en función de la talla, bajo condiciones de laboratorio Tesis de Licenciatura. *Universidad Autónoma de Baja California Sur*. 93 pp.