

Biological performance of the penshell *Atrina maura* and mussel *Mytella strigata* under different water flow regimes

Desempeño biológico del callo de hacha *Atrina maura* y el mejillón *Mytella strigata* en diferentes regímenes de flujo de agua

D Arrieche^{1,2}, AN Maeda-Martínez^{1*}, JA Fariás-Sánchez³, PE Saucedo¹

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Mar Bermejo 195, Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, CP 23090, Baja California Sur, México. * E-mail: amaeda04@cibnor.mx

² Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas, Av. Universidad, Cerro del Medio, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre 6101, Venezuela.

³ Instituto Tecnológico de Mazatlán, Corsario 1 No. 203, Urias, Mazatlán, CP 82070, Sinaloa, México.

ABSTRACT. Three water flow rates (3.1, 7.3, and 12.1 cm s⁻¹) were used during a 26-day period to determine their effects on shell dimensions, tissue mass, condition index, biochemical composition of tissues, and mortality of the penshell *Atrina maura* and mussel *Mytella strigata* kept in an open-flow flume. These parameters were measured at the beginning and end of the trial and significant differences were determined using non-parametric comparisons of multiple independent samples. Both species were able to withstand high seston loads and daily oscillations of temperature, which yielded negligible mortalities. Both species were affected differently by water flow. *Atrina maura* grew significantly larger above a flow of 7.3 cm s⁻¹, which appears typical of species inhabiting tidal channels. At this flow, there was a significant increase in lipids and acylglycerols within the digestive gland, adductor muscle, and mantle tissue, accompanied by a significant decline in proteins and carbohydrates within the same organs. In contrast, the flow did not have a significant effect on *M. strigata*, except for increased lipid and acylglycerol reserves within body tissues at 3.1 and 7.3 cm s⁻¹, and increased lipid and acylglycerol levels within the gonad at 7.3 and 12.1 cm s⁻¹. Digestive gland proteins, carbohydrates, and glycogen increased at the highest flow. Data suggest that the penshell is a flow-conforming mollusk that prefers flows exceeding 7.3 cm s⁻¹, and that the strigate mussel is a flow-regulating species in the range of flows that were studied.

Key words: bivalve, biochemical composition, flow rates, filtration, condition index.

RESUMEN. Se determinó el efecto del flujo (3.1, 7.3 y 12.1 cm s⁻¹) sobre las dimensiones de la concha, la masa del tejido, el índice de condición, la composición bioquímica de los tejidos y la mortalidad del callo de hacha *Atrina maura* y el mejillón *Mytella strigata*, mantenidos por 26 días en un sistema de flujo abierto. Estos parámetros se midieron al inicio y al final del experimento, y se determinaron diferencias significativas usando comparaciones no paramétricas de muestras independientes. Ambas especies fueron capaces de tolerar una alta concentración de seston y oscilaciones diarias de temperatura, las cuales no afectaron la supervivencia. *Atrina maura* creció significativamente más en un flujo mayor a 7.3 cm s⁻¹, lo cual parece ser típico de especies que habitan en canales intermareales. A este flujo, *A. maura* presentó un incremento en lípidos y acilgliceroles en la glándula digestiva, el músculo aductor y el manto, así como una reducción de proteínas y carbohidratos en estos mismos órganos. En contraste, el flujo no tuvo un efecto significativo en *M. strigata*, con excepción de un incremento de lípidos y acilgliceroles en los tejidos a flujos de 3.1 y 7.3 cm s⁻¹, y en la gónada a 7.3 y 12.1 cm s⁻¹. En la glándula digestiva, se observó un incremento en proteínas, carbohidratos y glicógeno con el flujo más elevado. Esta información sugiere que el callo de hacha es una especie que prefiere flujos superiores a los 7.3 cm s⁻¹ y que el mejillón parece preferir tasas de flujo dentro del intervalo estudiado.

Palabras clave: bivalvos, composición bioquímica, flujo de agua, filtración, índice de condición.

INTRODUCTION

Interest in finding bivalve species suitable for new aquacultural enterprises along the tropical Pacific coast of North America continues to grow. In this region, the diversity of species and ecosystems appears suitable for grow-out ventures (Baqueiro 1984). To select appropriate sites, attention has focused on the effect of water temperature (Leyva-Valencia *et al.* 2001, Rodríguez-Jaramillo *et al.* 2001), salinity (Leyva-Valencia *et al.* 2001), seston content (Cahalan *et al.* 1989), and environmental conditions (Lodeiros and Himmelman 1999) on the growth and survival of several

INTRODUCCIÓN

El interés por encontrar especies de bivalvos para actividades acuiculturales a lo largo de la costa tropical del Pacífico de América del Norte sigue creciendo. En esta región, la diversidad de especies y de ecosistemas parece ser apropiada para proyectos de engorda (Baqueiro 1984). Para la selección de sitios adecuados, los estudios se han enfocado en determinar el efecto de la temperatura del agua (Leyva-Valencia *et al.* 2001, Rodríguez-Jaramillo *et al.* 2001), la salinidad (Leyva-Valencia *et al.* 2001), el contenido de seston (Cahalan *et al.* 1989) y las condiciones ambientales

tropical species. In contrast, very little effort has been made to assess the influence of flow rate on the physiological regulation of marine bivalves (Eckman *et al.* 1989, García-March *et al.* 2007). This is the case in many potential areas for aquaculture development, despite the presence of strong currents (Wildish and Peer 1983). Water flow can affect the growth and survival of filter feeders, since filtration corresponds to some form of continuous single-mode function of flow (Wildish and Kristmanson 1985, 1988). Depending on the species and environmental conditions, increased flow rates usually enhance filtration up to a maximum, beyond which further increases in flow rate have no effect on filtration, mainly because other processes are inhibited (Ackerman 1999). Above some limit, flow rates have negative impacts on the filtration mechanism of many bivalve species (Wildish *et al.* 1992).

Variations in seston quantity and quality also influence the filtration rate of bivalves, either independently or interactively-linked to water flow rates (Wildish and Miyares 1990). Changes in these parameters allow active suspension feeders to rapidly increase the time spent filtering and the volume filtered as a strategy to optimize discrete events when high content of particulate food is present (Wildish *et al.* 1987). In active filter-feeders, changes in food availability (energy) create either suitable or adverse conditions that alter the gross metabolic regulation of the organism, which in turn alters specific routes of storage, partitioning, and allocation of reserves, such as maintenance of the cellular machinery (Thompson and MacDonald 1991), growth of somatic tissues (Román *et al.* 1999), and reproduction (Barber and Blake 2006). As the biochemical nature of the stored material and metabolic pathways involved in the reallocation of energy reserves varies with environmental factors, it also varies between species and populations of the same species (Epp *et al.* 1988, Ackerman 1999). Some biometric parameters, such as shell dimensions and body mass, are good indicators of the effect of the environment. For example, subjecting a species to different levels of an environmental cue may yield information on optimum performance, as well as critical values. Combining this approach with assays of biochemical contents of body tissues can lead to a better understanding of the dynamics of energy storage and mobilization in organs.

In this study, we assessed the effect of three flow rates on biometric parameters (shell dimensions, tissue mass, and condition index) and the biochemical composition (proteins, carbohydrates, glycogen, lipids, and acylglycerols) of different organs (digestive gland, adductor muscle, and mantle) of two commercially important bivalves, the Maura (Chinese) penshell *Atrina maura* (Sowerby 1835) and the strigate mangrove mussel *Mytella strigata* (Hanley 1843). These species occur along the Pacific coast from California to Peru (Keen 1971). *Atrina maura* (Pinnidae) inhabits sandy bottoms of the littoral zone to a depth of 30 m and, after two years, an adult (~150 mm shell length) can yield 14 to 26 g

(Lodeiros y Himmelman 1999) sobre el crecimiento y la supervivencia de varias especies tropicales. En contraste, se ha puesto poco énfasis en evaluar el efecto del flujo sobre la regulación fisiológica de los bivalvos marinos (Eckman *et al.* 1989, García-March *et al.* 2007), a pesar de la presencia de corrientes fuertes en varias zonas potenciales para el desarrollo de la acuicultura (Wildish y Peer 1983). El flujo del agua puede afectar el crecimiento y la supervivencia de organismos filtradores, ya que la filtración corresponde a algún tipo de función sencilla continua del flujo (Wildish y Kristmanson 1985, 1988). Dependiendo de la especie y las condiciones ambientales, los incrementos en las tasas de flujo normalmente intensifican la filtración hasta un máximo, después del cual los incrementos sucesivos no tienen un efecto sobre la filtración, principalmente porque resultan inhibidos otros procesos (Ackerman 1999). Por arriba de algún límite, las tasas de flujo tienen un impacto negativo en el mecanismo de filtración de muchas especies de bivalvos (Wildish *et al.* 1992).

La variación en la calidad y cantidad del seston también afecta la tasa de filtración de bivalvos, ya sea de forma independiente o interconectada con las tasas de flujo (Wildish y Miyares 1990). Al presentarse cambios en estos parámetros, los alimentadores suspensivos activos pueden incrementar el tiempo que pasan filtrando y el volumen filtrado como una estrategia para optimizar eventos discretos ante la presencia de un alto contenido de alimento particulado (Wildish *et al.* 1987). En filtroalimentadores activos, los cambios en la disponibilidad de alimento (energía) crean condiciones ya sea adecuadas o adversas que alteran la regulación metabólica del organismo, lo que a su vez altera las rutas específicas de almacenamiento, separación y distribución de las reservas, tal como el mantenimiento de la maquinaria celular (Thompson y MacDonald 1991), el crecimiento de los tejidos somáticos (Román *et al.* 1999) y la reproducción (Barber y Blake 2006). Así como la naturaleza bioquímica de los materiales almacenados y las rutas metabólicas involucradas en la repartición de las reservas energéticas varía con los factores ambientales, también varía entre especies y poblaciones de la misma especie (Epp *et al.* 1988, Ackerman 1999). Algunos parámetros biométricos, tal como las dimensiones de la concha y la masa corporal, son buenos indicadores del efecto del ambiente. Por ejemplo, la exposición de especies a diferentes niveles de un estímulo ambiental puede proporcionar información sobre su desarrollo óptimo, así como valores críticos. Este enfoque, combinado con ensayos de los contenidos bioquímicos de los tejidos corporales, podría proporcionar un mejor conocimiento de la dinámica del almacenamiento y la distribución de energía en los órganos.

En este estudio se evaluó el efecto de tres tasas de flujo sobre algunos parámetros biométricos (dimensiones de la concha, masa de tejido e índice de condición) y la composición bioquímica (proteínas, carbohidratos, glicógeno, lípidos y acilglicerolos) de diversos órganos (glándula digestiva,

fresh adductor muscle (Cardoza-Velasco 1998). *Mytella strigata* (Mytilidae) inhabits estuaries, attached to mangrove roots in dense clumps and to hard bottom substrates (Estévez and Estuardo 1977, Fariás-Sánchez 2006), and tolerates a wide range of temperatures and salinities (Chun-Juárez 1989); sexual maturity is usually reached when it is 26 mm long (Cárdenas and Aranda 2000). Both species are candidates for aquaculture ventures. Planning of a regional aquaculture industry requires improvement of culturing protocols and good knowledge of growing conditions (flow, water temperature and salinity range, and seston concentrations) specific to the localities.

MATERIAL AND METHODS

Experimental organisms

Three hundred hatchery-reared juvenile penshells (40.8 ± 2 mm) were shipped to CIBNOR from a shellfish farm in Los Mochis, Sinaloa, Mexico, in April 2006. A similar number of *M. strigata* adults (34.1 ± 8 mm) were collected from Urías Estuary in Sinaloa, Mexico, and air-shipped to CIBNOR in March 2006. The specimens were maintained in 60-L tanks containing filtered ($1 \mu\text{m}$) and aerated seawater (temperature, 22°C ; salinity, 40) before starting the experiment. They were fed cultured microalgae (*Chaetoceros calcitrans*) at 200×10^3 cell mL^{-1} . Thereafter, the mollusks were grouped into length-size classes ($P > 0.05$). There was no development of gonads in the penshells and the mussels had small, translucent gonads that indicated incipient development.

Experimental design

The effect of flow rate was measured during a 26-day trial with a multi-channel flume similar to the one described by Wildish and Kristmanson (1988). The flume was built of fiberglass (5.6 m long \times 1.2 m wide \times 0.4 m high) to produce constant flows in six channels (4.5 m \times 0.18 m \times 0.26 m). The water, containing the food (seston) for the experimental specimens, was drawn from a tidal pond to the receptor compartment by a 10-HP centrifugal pump (fig. 1). A 26-cm-high plate controlled the water level in the channels. The water passed through three perforated plates to eliminate turbulence and produce unidirectional flow in the channels. The water flowed through the channels and discharged at the bottom end by a plate with several 2.5-cm holes. By blocking the holes with rubber bungs, as necessary, the flow rate was controlled (fig. 1). Flows were experimentally determined by the velocity of a buoyant object. Two channels were used for each flow rate (3.3, 7.3, and 12.1 cm s^{-1}). Once the flume system was operational, 42 penshells and 63 mussels were randomly distributed along each channel and were left undisturbed during the trial.

músculo aductor y manto) de dos bivalvos de importancia comercial, el callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby 1835) y el mejillón de mangle *Mytella strigata* (Hanley 1843). Estas especies se encuentran en la costa del Pacífico desde California hasta Perú (Keen 1971). *Atrina maura* (Pinnidae) habita en los fondos de la zona litoral hasta una profundidad de 30 m y, después de dos años, un adulto (~ 150 mm de longitud de concha) puede producir de 14 a 26 g de músculo aductor fresco (Cardoza-Velasco 1998). *Mytella strigata* (Mytilidae) habita en estuarios, adherida, en masas grandes, a las raíces de mangle y a los sustratos duros del fondo (Estévez y Estuardo 1977, Fariás-Sánchez 2006); esta especie puede tolerar una amplia gama de temperaturas y salinidades (Chun-Juárez 1989), y normalmente alcanza la madurez sexual a los 26 mm de longitud (Cárdenas y Aranda 2000). Ambas especies son candidatas para la acuicultura. La planeación de una industria acuicultural regional requiere mejorar los protocolos de cultivo y un buen conocimiento de las condiciones de cultivo (flujo, temperatura y salinidad del agua, y concentraciones de seston) específicas de cada sitio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Organismos experimentales

Trescientos individuos jóvenes de *A. maura* (40.8 ± 2 mm) cultivados en una granja de Los Mochis, Sinaloa, Mexico, fueron transportados a CIBNOR en abril de 2006. Un número similar de adultos de *M. strigata* (34.1 ± 8 mm), recolectados del estuario de Urías en Sinaloa, Mexico, fueron transportados por aire a CIBNOR en marzo de 2006. Antes de iniciar el experimento, los especímenes se mantuvieron en tanques de 60 L con agua de mar filtrada ($1 \mu\text{m}$) y aireada (temperatura, 22°C ; salinidad, 40), y se alimentaron con microalgas cultivadas (*Chaetoceros calcitrans*) a una concentración de 200×10^3 cél mL^{-1} . Posteriormente, se agruparon los moluscos en clases de longitud ($P > 0.05$). Los callos de hacha no presentaron desarrollo gonadal, mientras que los mejillones presentaron gónadas pequeñas y translúcidas, indicando un desarrollo incipiente.

Diseño experimental

El efecto del flujo se midió durante un experimento de 26 días usando un sistema multicanal, similar al descrito por Wildish y Kristmanson (1988). El sistema de fibra de vidrio (5.6 m de largo \times 1.2 m de ancho \times 0.4 m de alto) se construyó para producir flujos constantes en seis canales (4.5 m \times 0.18 m \times 0.26 m). El agua, conteniendo el alimento (seston) para los especímenes experimentales, se bombeó de un estanque de marea al compartimiento receptor mediante una bomba centrífuga de 10 HP (fig. 1). Una lámina de 26 cm de alto controló el nivel de agua en los canales. El agua pasó por tres láminas perforadas para eliminar la turbulencia y producir un flujo unidireccional en los canales. Después de

Biometric parameters

At the beginning and end of the trial, 20 penshells and 20 mussels were removed from each channel and measured with a digital caliper (± 0.01 cm) for shell length, width, and thickness. The wet mass of each subject was weighed on a digital scale (± 0.001 g). The soft tissue was carefully excised from the shells to measure the wet tissue mass. The empty shells and tissues were dried in an oven (60°C , 48 h) to quantify dry shell mass and dry tissue mass, respectively. With these data, a condition index (CI) was calculated as follows: $\text{CI} = (\text{dry tissue mass} \times \text{wet total mass}^{-1}) \times 100$.

Biochemical composition of tissues

In the penshell assays, we quantified the protein, carbohydrate, glycogen, lipid, and acylglycerol contents of the digestive gland, adductor muscle, and mantle. In the mussel assays, the digestive gland, adductor muscle, and gonadal lobe were examined. At the start and end of the 26-day trial, nine penshells and nine mussels were randomly selected from each channel for these determinations. The animals were excised from their shells and dissected to remove the selected tissues. Tissues were stored at -80°C . At the time of assay, the tissues were separately lyophilized, weighed (± 0.01 g), rehydrated in 1-mL cold saline solution (35% NaCl), and homogenized to obtain a crude extract. Crude extracts (10 mg mL^{-1}) were used to determine total proteins (Bradford 1976), carbohydrates (Van Handel 1965), glycogen (Roe *et al.* 1961), and lipids (Drevon and Schmit 1964). Acylglycerols were determined with a microplate method (Racotta *et al.* 1998), using 20- μL supernatant and 200- μL enzyme reagent from a commercial kit (Merck, #GPO-PAP-1.1434.001). Data were expressed as the average substrate, standardized to dry tissue weight ($\text{mg g}^{-1} \pm \text{SD}$).

Mortality

Percentage mortality (M) for each flow treatment and species was calculated as follows: $\text{M} (\%) = (\text{number of live individuals at the end of the trial} \times \text{number of individuals at the beginning of the trial}^{-1}) \times 100$.

Seawater quality

The water quality parameters that were measured each day included temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity, total suspended particles (TSP), particle size (PS), total particulate matter (TPM), particulate organic matter (POM), particulate inorganic matter (PIM), POM/TPM ratio, and chlorophyll *a*. Seawater temperature was recorded every 30 min at the inlet and outlet with a temperature data logger ($\pm 0.01^{\circ}\text{C}$; WTA32-R+37, Onset Computer, MA). Three 1.5-L seawater samples were taken from the inflow and the outflow of each channel and

fluir por los canales, el agua se descargó del sistema al momento de pasar por una lámina con varios agujeros de 2.5 cm. La tasa de flujo se controló, según las necesidades, tapando los agujeros con tapones de goma (fig. 1). Se usaron dos canales para cada tasa de flujo (3.3, 7.3 y 12.1 cm s^{-1}), determinándose los flujos por la velocidad de un objeto flotante. Una vez funcionando el sistema, se distribuyeron aleatoriamente 42 ejemplares de *A. maura* y 63 ejemplares de *M. strigata* a lo largo de cada canal, donde permanecieron sin ser molestados durante el experimento.

Parámetros biométricos

Al principio y al final del experimento, 20 ejemplares de *A. maura* y 20 de *M. strigata* fueron retirados de cada canal, y se les midió la longitud, ancho y grosor de la concha con un vernier digital (± 0.01 cm). Se utilizó una balanza digital (± 0.001 g) para medir la masa fresca de cada individuo. El tejido blando se extrajo cuidadosamente de las conchas para medir la masa de tejido fresco. Se secaron las conchas vacías y los tejidos en un horno (60°C , 48 h) para cuantificar la masa de concha seca y la masa de tejido seco, respectivamente. Con estos datos, se calculó el índice de condición (IC) de la siguiente forma: $\text{IC} = (\text{masa de tejido seco} \times \text{masa fresca total}^{-1}) \times 100$.

Composición bioquímica de los tejidos

En los ensayos con *A. maura*, se cuantificaron los niveles de proteínas, carbohidratos, glicógeno, lípidos y acilglicérol en la glándula digestiva, el músculo aductor y el manto. En los ensayos con *M. strigata*, se examinaron la glándula digestiva, el músculo aductor y el lóbulo gonadal. Para estas determinaciones, al principio y al final del experimento de 26 días, se seleccionaron aleatoriamente nueve callos de hacha y nueve mejillones de los canales. Los animales se separaron de sus conchas y se disecaron para extraer los tejidos seleccionados, los cuales se almacenaron a -80°C . Al momento del ensayo, los tejidos fueron liofilizados, pesados (± 0.01 g), rehidratados en una solución salina fría de 1 mL (NaCl al 35%), y homogeneizados para obtener un extracto crudo. Se utilizaron los extractos crudos (10 mg mL^{-1}) para determinar el total de proteínas (Bradford 1976), carbohidratos (Van Handel 1965), glicógeno (Roe *et al.* 1961) y lípidos (Drevon y Schmit 1964). Los acilglicérols se determinaron mediante un método de microplaca (Racotta *et al.* 1998), usando 20 μL de sobrenadante y 200 μL de un reactivo enzimático comercial (Merck, #GPO-PAP-1.1434.001). Los datos se expresaron como el sustrato medio, estandarizado al peso seco del tejido ($\text{mg g}^{-1} \pm \text{DE}$).

Mortalidad

El porcentaje de mortalidad (M) para cada especie y tasa de flujo se calculó de la siguiente manera: $\text{M} (\%) =$

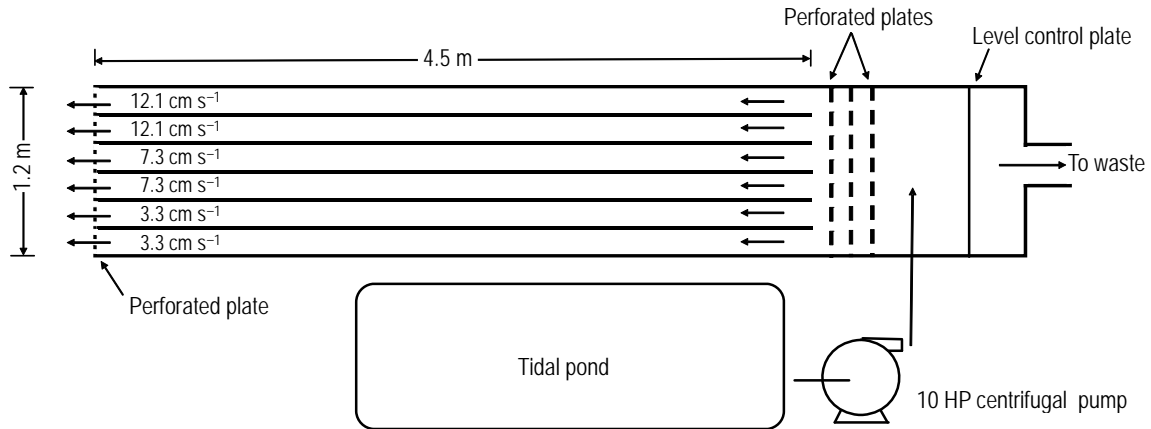


Figure 1. Multi-channel flume based on Wildish and Kristmanson (1985).

Figura 1. Sistema multicanal de flujo abierto basado en Wildish y Kristmanson (1985).

passed through a 100- μm mesh screen to eliminate large zooplankton, detritus, and other particles. Salinity was read with a hand refractometer (± 0.1). Total suspended particles and PS were counted in a Multisizer 3 Beckman-Coulter Counter, equipped with a 100- μm pore-size tube; PS was expressed as equivalent spherical diameter (μm). TPM, POM, and PIM (mg L^{-1}), and the POM/TPM ratio were determined following the methods proposed by Strickland and Parsons (1972). Chlorophyll *a* (mg m^{-3}) was measured according to Jeffrey and Humphrey (1975).

Statistical analysis

Homogeneity of variances of the biometric data (shell height, length, and width; total wet and dry weight of tissues; mortality; biochemical substrates) was initially tested using a Levene test. Significant differences in relation to the flow rate were analyzed with a Kruskal-Wallis non-parametric test by comparison of multiple independent samples (Zar 1999). Average seawater variables (temperature, TPM, POM, PIM, POM/TPM, salinity, TSP, PS, and chlorophyll *a*) were compared between flow rates using one-way ANOVA. The level of significance of all analyses was set at $P < 0.05$.

RESULTS

Effect of flow on biometric parameters

Penshells and mussels were affected differently by water flow. The effects related to flow for penshells (table 1) include significantly higher biometric parameters at 7.3 and 12.1 cm s^{-1} , although no differences were found in the condition index. In mussels, the biometric parameters and condition index showed no significant differences between flow treatments (table 2).

(número de individuos vivos al final del ensayo \times número de individuos al inicio del ensayo $^{-1}$) $\times 100$.

Calidad del agua de mar

Diariamente se midieron los siguientes parámetros de la calidad del agua: temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad, partículas totales en suspensión (PTS), tamaño de partícula (TP), materia particulada total (MPT), materia orgánica particulada (MOP), materia inorgánica particulada (MIP), relación MOP/MPT y clorofila *a*. La temperatura del agua de mar se registró cada 30 min al entrar y salir del sistema con un registrador de datos de temperatura ($\pm 0.01^{\circ}\text{C}$; WTA32-R+37, Onset Computer, MA). Se tomaron tres muestras de 1.5 L de agua de mar a la entrada y salida de cada canal y se pasaron por una malla de 100 μm para eliminar el zooplancton de mayor tamaño, detritus y otras partículas. La salinidad se registró con un refractómetro de mano (± 0.1). Para determinar PTS y TP, se utilizó un contador de Beckman-Coulter (Multisizer 3) equipado con un tubo de tamaño de poro de 100 μm ; el TP se expresó como el diámetro esférico equivalente (μm). Para determinar MPT, MOP y MIP (mg L^{-1}), así como la relación MOP/MPT, se utilizaron los métodos propuestos por Strickland y Parsons (1972). La clorofila *a* (mg m^{-3}) se midió de acuerdo con Jeffrey y Humphrey (1975).

Análisis estadístico

La homogeneidad de varianzas de los datos biométricos (alto, largo y grosor de la concha; peso fresco y seco total de los tejidos; mortalidad; sustratos bioquímicos) se probó inicialmente con la prueba de Levene. Las diferencias significativas relacionadas con la tasa de flujo fueron analizadas con una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis mediante

Effect of flow rate on biochemical composition

In the penshells, proteins and carbohydrates varied inversely to lipids and acylglycerols within the same tissues and between flows (fig. 2). A significant decrease in proteins and carbohydrates in the digestive gland, muscle, and mantle tissues at 7.3 and 12.1 cm s⁻¹ was accompanied by a significant increase in lipids and acylglycerols. No significant effect of flow was observed for changes in glycogen (fig. 2).

In the mussels, the flow treatments had no significant effect on protein levels in the tissues (fig. 3). There was a significant increase in the digestive gland carbohydrates and glycogen at 12.1 cm s⁻¹, with significantly higher lipids and acylglycerols in the digestive gland and muscle at 3.1 cm s⁻¹ and in the gonadal lobe at 7.3 and 12.1 cm s⁻¹ (fig. 3).

Mortality

At the end of the trial, average mortality was 9.5 ± 4.6% in the penshells and 3.0 ± 0.6% in the mussels. The three flow rates apparently had no significant effect on mortality.

Seawater quality

Average TPM varied from 50 to 400 mg L⁻¹ during the first 14 days and then increased to 800 mg L⁻¹ from days 15 to 19, decreasing to the initial values between days 21 and 26.

la comparación de múltiples muestras independientes (Zar 1999). Las variables promedio del agua de mar (temperatura, MPT, MOP, MIP, MOP/MPT, salinidad, PTS, TP y clorofila *a*) fueron comparadas entre tasas de flujo mediante un análisis de varianza de una vía. El nivel de significancia para todos los análisis fue $P < 0.05$.

RESULTADOS

Efecto del flujo en los parámetros biométricos

El flujo del agua tuvo un efecto diferente en ambas especies. En el caso de *A. maura*, los parámetros biométricos fueron significativamente mayores en flujos de 7.3 y 12.1 cm s⁻¹, aunque no se observaron diferencias en el índice de condición (tabla 1). En el caso de *M. strigata*, los parámetros biométricos y el índice de condición no mostraron diferencias significativas entre las tasas de flujo (tabla 2).

Efecto del flujo en la composición bioquímica

En *A. maura*, los niveles de proteínas y carbohidratos variaron de forma inversa a los de lípidos y acilglicérols dentro de los mismos tejidos y entre flujos (fig. 2). Una disminución significativa de proteínas y carbohidratos en la glándula digestiva, el músculo aductor y el manto, a flujos de 7.3 y 12.1 cm s⁻¹, estuvo acompañada de un incremento

Table 1. Shell dimensions, biomass, and condition index of the penshell *Atrina maura* exposed to different flow rates for 26 days. Values are the mean ± SD ($n = 20$). Means in the same column with different superscripts are significantly different ($P < 0.05$).

Tabla 1. Tamaño de la concha, biomasa e índice de condición del callo de hacha *Atrina maura* expuesto a diferentes flujos durante 26 días (valores medios ± DE, $n = 20$). Las medias en la misma columna con superíndices distintos son significativamente diferentes ($P < 0.05$).

Flow rate (cm s ⁻¹)	Shell length (mm)	Shell width (mm)	Shell thickness (mm)	Wet total mass (g)	Wet tissue mass (g)	Dry shell mass (g)	Dry tissue mass (g)	Condition index (%)
Initial	40.8 ± 2.0 ^a	15.8 ± 0.8 ^a	4.5 ± 0.4 ^a	1.1 ± 0.2 ^a	0.3 ± 0.1 ^a	0.7 ± 0.1 ^a	0.07 ± 0.01 ^a	3.9 ± 0.1 ^a
3.1	47.6 ± 3.1 ^a	21.0 ± 1.4 ^a	6.9 ± 0.6 ^a	1.5 ± 0.3 ^a	0.6 ± 0.2 ^a	0.9 ± 0.2 ^a	0.08 ± 0.02 ^a	5.3 ± 0.3 ^b
7.3	67.4 ± 4.8 ^b	27.8 ± 2.1 ^b	10.1 ± 0.9 ^b	3.2 ± 0.5 ^b	1.2 ± 0.3 ^b	2.0 ± 0.2 ^b	0.15 ± 0.03 ^b	5.2 ± 0.3 ^b
12.1	68.1 ± 4.8 ^b	28.8 ± 2.1 ^b	10.4 ± 0.9 ^b	3.4 ± 0.5 ^b	1.3 ± 0.3 ^b	2.1 ± 0.2 ^b	0.17 ± 0.03 ^b	5.5 ± 0.4 ^b

Table 2. Shell dimensions, biomass, and condition index of the mussel *Mytella strigata* exposed to different flow rates during 26 days. Values are the mean ± SD ($n = 20$). Means in the same column with different superscripts are significantly different ($P < 0.05$).

Tabla 2. Tamaño de la concha, biomasa e índice de condición del mejillón *Mytella strigata* expuesto a diferentes flujos durante 26 días (valores medios ± DE, $n = 20$). Las medias en la misma columna con superíndices distintos son significativamente diferentes ($P < 0.05$).

Flow rate (cm s ⁻¹)	Shell length (mm)	Shell width (mm)	Shell thickness (mm)	Wet total mass (g)	Wet tissue mass (g)	Dry shell mass (g)	Dry tissue mass (g)	Condition index (%)
Initial	34.1 ± 8.1 ^a	14.9 ± 3.2 ^a	11.3 ± 2.8 ^a	2.3 ± 1.3 ^a	1.11 ± 0.6 ^a	1.1 ± 0.7 ^a	0.2 ± 0.1 ^a	8.1 ± 1.2 ^a
3.1	39.7 ± 3.2 ^b	16.9 ± 1.4 ^b	11.9 ± 1.4 ^b	3.0 ± 0.7 ^b	1.52 ± 0.4 ^b	1.5 ± 0.4 ^b	0.3 ± 0.1 ^b	11.0 ± 1.3 ^b
7.3	38.0 ± 2.8 ^b	16.1 ± 1.4 ^b	12.6 ± 1.6 ^b	2.9 ± 0.9 ^b	2.02 ± 0.2 ^b	1.6 ± 0.5 ^b	0.3 ± 0.1 ^b	10.0 ± 1.9 ^b
12.1	39.6 ± 2.8 ^b	16.2 ± 1.4 ^b	2.8 ± 0.7 ^b	3.4 ± 0.5 ^b	2.09 ± 0.2 ^b	1.5 ± 0.4 ^b	0.3 ± 0.1 ^b	11.0 ± 1.8 ^b

The POM and PIM values showed the same oscillation pattern as TPM (fig. 4a–c); POM varied from 40 to 252 mg L⁻¹ and PIM from 10 to 750 mg L⁻¹ (fig. 4b, c). The POM/TPM ratio showed that POM accounted for ~50% of TPM in suspension during days 1–13 (fig. 4d). The concentration of PIM increased during days 14–20, followed by an oscillating POM and PIM content (fig. 4d). Chlorophyll *a* varied between 0.14 and 1.04 mg m⁻³, with no significant differences between flow rates or concentrations at the inlet or outlet. Chlorophyll *a* decreased between days 1 and 8 and increased before the sudden increase in TPM, following a similar pattern as TPM, especially from days 15 to 22 (fig. 4e). Seawater temperature did not vary significantly between the inlet (25.4 ± 2.9°C) and outlet (25.2 ± 2.8°C) of

significativo de lípidos y acilgliceroles. La tasa de flujo no tuvo un efecto significativo sobre el glicógeno (fig. 2).

En *M. strigata*, no se observó un efecto significativo de los flujos en los niveles de proteínas en los tejidos (fig. 3). Se observó un aumento significativo de carbohidratos y glicógeno en la glándula digestiva a 12.1 cm s⁻¹, así como mayores niveles de lípidos y acilgliceroles en la glándula digestiva y el músculo a 3.1 cm s⁻¹ y en el lóbulo gonadal a 7.3 y 12.1 cm s⁻¹ (fig. 3).

Mortalidad

Al final del experimento, la mortalidad promedio fue de 9.5 ± 4.6% para *A. maura* y de 3.0 ± 0.6% para *M. strigata*.

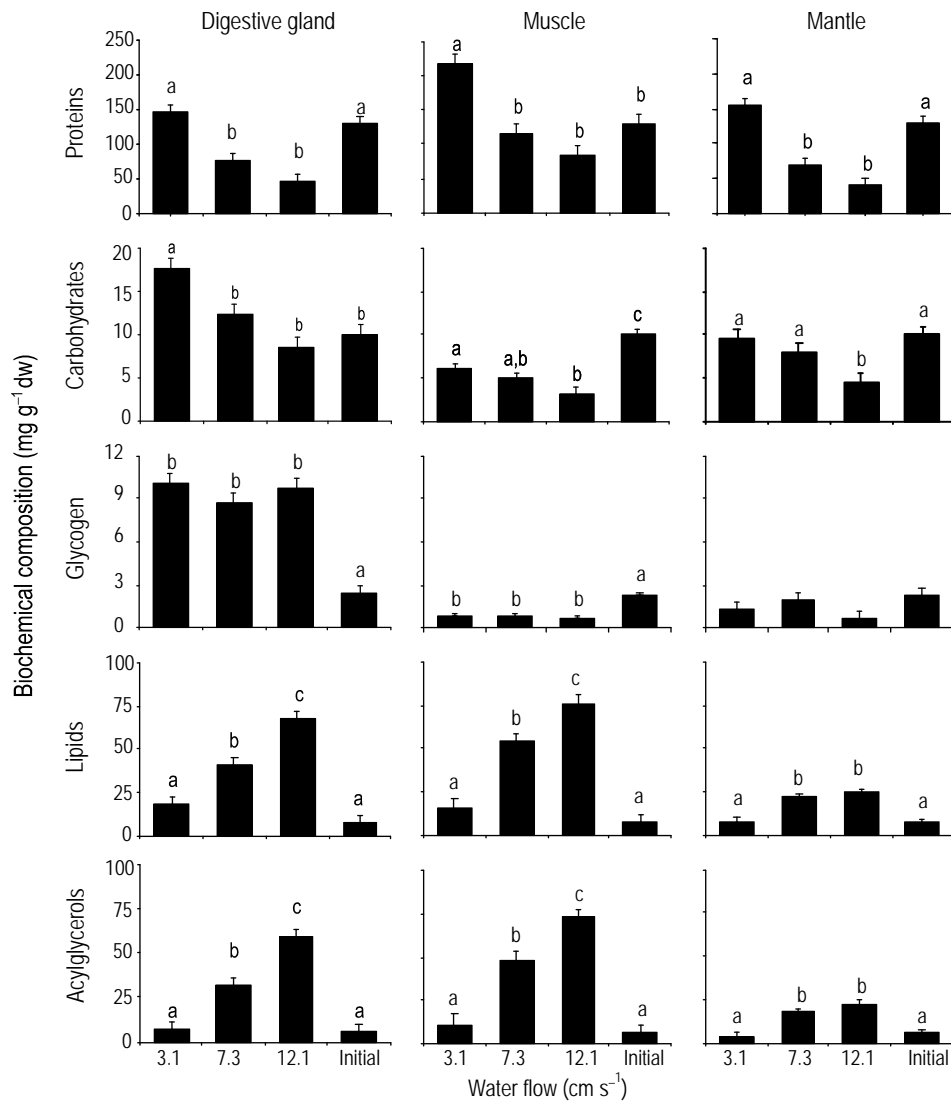


Figure 2. Effect of flow on the biochemical composition of the digestive gland, adductor muscle, and mantle lobe of the Maura penshell *Atrina maura*. Values are mean ± SD (*n* = 20). Bars with different letters are significantly different (*P* < 0.05).

Figura 2. Efecto del flujo en la composición bioquímica de la glándula digestiva, el músculo aductor y el lóbulo del manto del callo de hacha *Atrina maura*. Los valores indican la media ± DE (*n* = 20). Las barras con letras distintas son significativamente diferentes (*P* < 0.05).

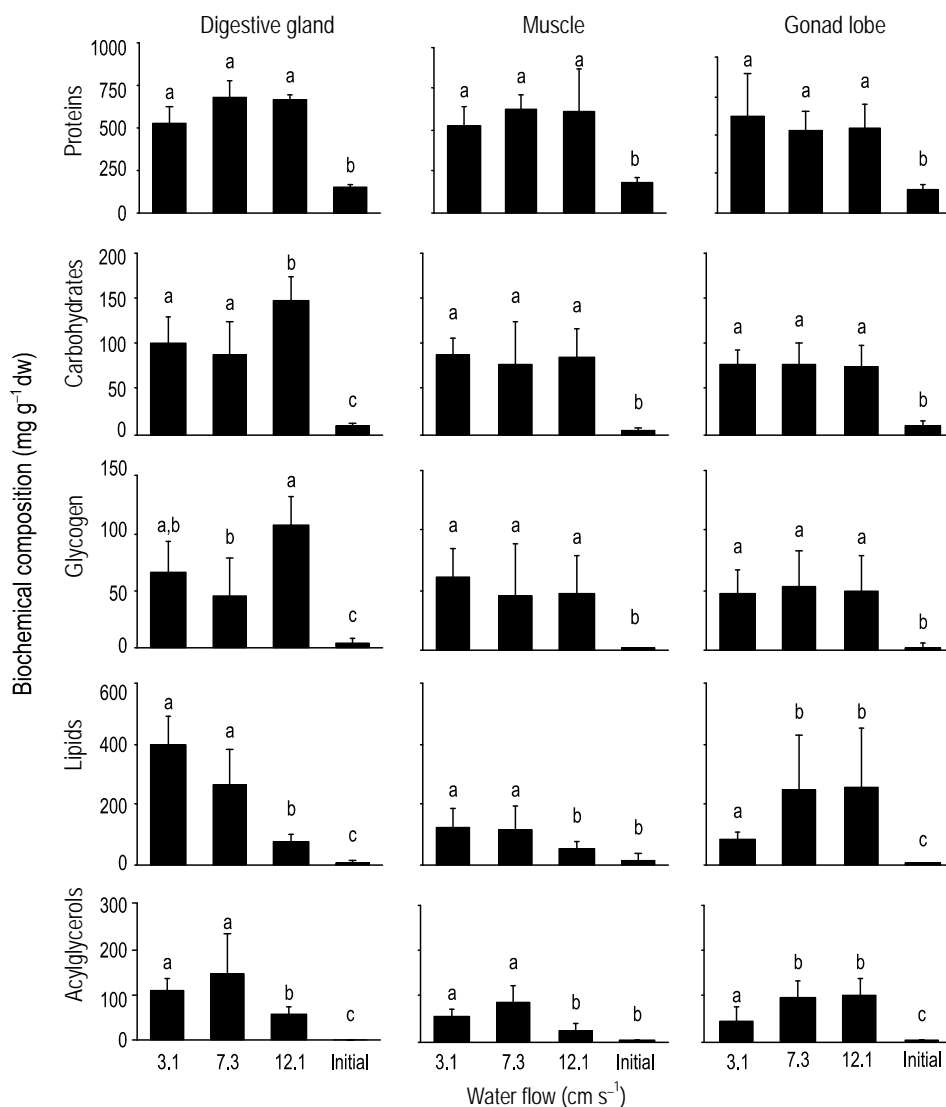


Figure 3. Effect of flow on the biochemical composition of the digestive gland, adductor muscle, and gonadal lobe of the strigated mangrove mussel *Mytella strigata*. Values are mean \pm SD ($n = 24$). Bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

Figura 3. Efecto del flujo en la composición bioquímica de la glándula digestiva, el músculo aductor y el lóbulo gonadal del mejillón de mangle *Mytella strigata*. Los valores indican la media \pm DE ($n = 24$). Las barras con letras distintas son significativamente diferentes ($P < 0.05$).

the flume system (fig. 4f). Temperature fluctuated close to 26°C throughout the trial except for a decrease to 16°C on day 13. The concentrations of TSP oscillated between 2×10^3 and 111×10^3 particles mL⁻¹, with 4.4 ± 0.5 μ m average equivalent spherical diameter of the particles. No significant differences between flows were observed in TSP concentration and equivalent spherical diameter of the particles. Salinity was constant at 40 (data not shown).

DISCUSSION

Flow rate affected the two species differently. Penshells clearly behaved as a flow-conforming species and responded better at flows above 3.1 cm s⁻¹. Mussels behaved as a

No se observó un efecto significativo de los tres flujos sobre la mortalidad.

Calidad del agua de mar

La concentración de MPT promedio osciló entre 50 y 400 mg L⁻¹ durante los primeros 14 días; posteriormente incrementó a 800 mg L⁻¹ de los días 15 a 19, para luego decrecer a los valores iniciales entre los días 21 y 26. Las concentraciones de MOP y MIP presentaron un patrón similar al de MPT (fig. 4a–c); la MOP varió de 40 a 252 mg L⁻¹ y la MIP de 10 a 750 mg L⁻¹ (fig. 4b, c). La relación MOP/MPT mostró que la MOP constituyó ~50% de la MPT en suspensión entre los días 1 y 13 (fig. 4d). Se observó un

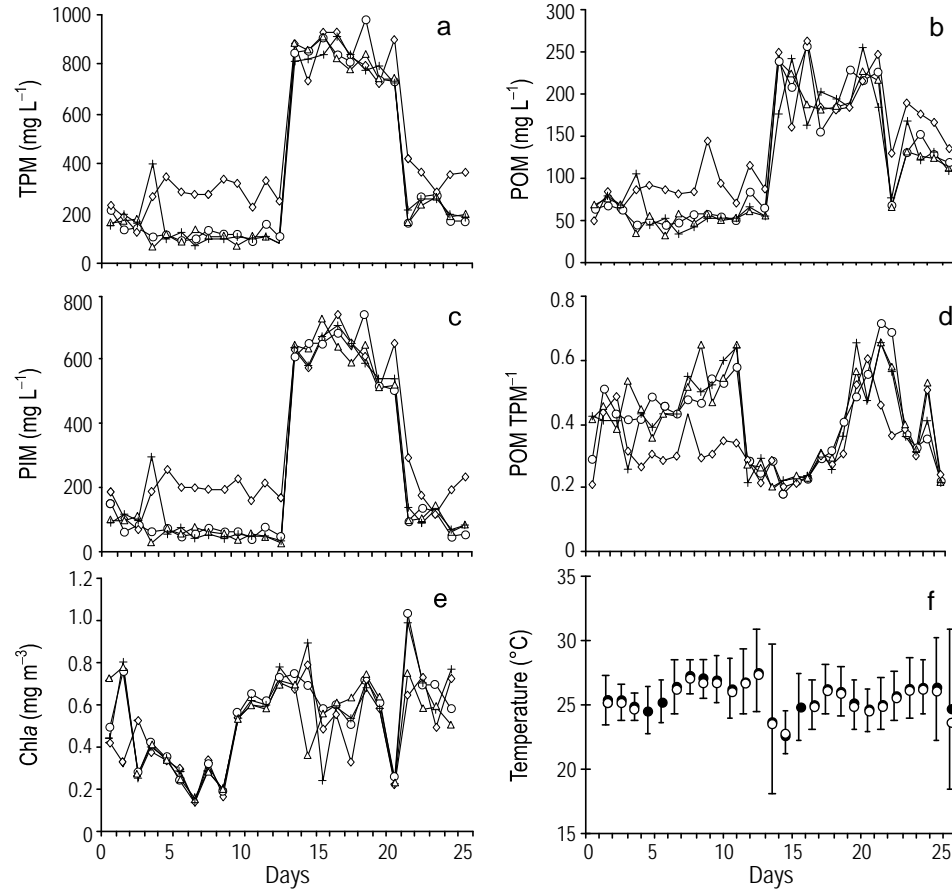


Figure 4. Daily variation of (a) total particulate matter (TPM), (b) particulate organic matter (POM), (c) particulate inorganic matter, (d) POM/TPM ratio, and (e) chlorophyll *a*. Samples from the inlet (Δ) and flow rates of 3.1 cm s⁻¹ (\diamond), 7.3 cm s⁻¹ (\circ), and 12.1 cm s⁻¹ ($+$). (f) Average \pm one-tail SD daily temperatures at the inlet (\circ) and outlet (\bullet) of the multi-channel flume.

Figura 4. Variación diaria de (a) materia particulada total (MPT), (b) materia orgánica particulada (MOP), (c) materia inorgánica particulada, (d) relación MOP/MPT y (e) clorofila *a*. Las muestras son de la entrada (Δ) y las tasas de flujo de 3.1 cm s⁻¹ (\diamond), 7.3 cm s⁻¹ (\circ) y 12.1 cm s⁻¹ ($+$). (f) Temperatura diaria (media \pm DE de una cola) en la entrada (\circ) y salida (\bullet) del sistema multicanal.

flow-regulating species because tissue mass and shell dimensions were not affected by the flows. Differences in physiological responses under a given flow regime were probably due to anatomical features of the gill. According to Owen (1978), mussels (*Macrobrachia*) have frontal lateral cirri that are absent in penshells (*Microbrachia*). Frontal lateral cirri allow mussels to select and direct seston particles to the feeding groove, regardless of external currents, whereas penshells have gills composed of simpler structures that make them highly dependent on currents for feeding.

Variations in the biochemical composition of body tissues provided additional evidence about the strategies used for cycling energy at different flow rates. Penshells relied on energy from food to sustain growth, while mussels used the same food for growth and to increase gonad energy reserves. Penshells, regardless of the flow rate, increased their energy substrates (lipids and acylglycerols) in the digestive gland,

incremento en la MIP entre los días 14 y 20, seguido de una oscilación del contenido de MOP y MIP (fig. 4d). La clorofila *a* varió de 0.14 a 1.04 mg m⁻³, sin diferencias significativas en las tasas de flujo o las concentraciones a la entrada y salida. La clorofila *a* disminuyó entre los días 1 y 8, y luego aumentó antes del incremento súbito de la MPT, siguiendo un patrón similar al de MPT, especialmente de los días 15 a 22 (fig. 4e). La temperatura del agua de mar no varió significativamente a la entrada (25.4 \pm 2.9°C) y salida (25.2 \pm 2.8°C) del sistema (fig. 4f), manteniéndose cerca de 26°C a lo largo del experimento, excepto el día 13, cuando disminuyó a 16°C. Las concentraciones de PST oscilaron entre 2 \times 10³ y 111 \times 10³ partículas mL⁻¹, con un diámetro esférico equivalente de las partículas de 4.4 \pm 0.5 μ m. No se observaron diferencias significativas entre los flujos en la concentración de PST y el diámetro esférico equivalente de las partículas. La salinidad se mantuvo constante a 40 (datos no mostrados).

adductor muscle, and mantle, which indicated storage rather than use. Both species, therefore, responded to the rate of flow with different strategies to deal with available energy, favoring lipid and acylglycerol storage in the penshells and allocation of reserves in the mussels (figs. 2, 3). In the penshells, higher flow rates led to a significant decrease in carbohydrate content together with a significant increase in lipids (but glycogen levels were irregular). This suggests that the penshells were responding to suboptimal or stressing conditions at higher flows, particularly at 12.1 cm s^{-1} , showing increased energy consumption simultaneously with higher biometric parameters as a consequence of food ingestion favored by the flow. In the mussels, in contrast, protein within the digestive gland and adductor muscle increased with the rate of flow, while carbohydrates and glycogen in the digestive gland decreased at low flow rates. Because these differences were not significant and did not follow a trend, we believe that the flow did not exert a strong effect on the mussels or, if stress existed, it was more easily overcome than in the penshells. Additionally, the mussels actively developed gonads and reached the near-ripe stage within 26 days. This development required a constant transfer of lipid and carbohydrate reserves from the digestive gland to the gonad, as can be seen between digestive gland and gonadal lobes.

Allocation of energy appears to be highly dependent on complex interactions of exogenous and endogenous cues, yet no clear pattern was established, particularly with regard to rates of flow. If an optimal rate of flow is a species-specific parameter associated with environmental hydrodynamic forces, this would modify the feeding strategies of filter-feeders; therefore, it would be useful to understand what cultivation practices are appropriate for local environmental conditions before starting production.

Regardless of the flow treatment, penshells and mussels withstood an average 8°C daily fluctuation within a range of 13°C to 33°C . Similarly, the specimens were exposed to high seston levels ($\sim 900 \text{ mg L}^{-1}$) for 10 consecutive days. Miranda *et al.* (2006) reported TPM concentrations of $>90 \text{ mg L}^{-1}$, temperatures of up to 33°C , and average flows as high as 12 cm s^{-1} during water-exchange operations in the effluents of shrimp farms in Sonora, Mexico. These features make both species excellent candidates for aquaculture enterprises in bays and lagoons, and even in effluent channels of shrimp ponds where high flows, seston loads, and temperatures prevail. Further research could test the responses of both species under these conditions, and if successful, provide additional income to shrimp farmers.

ACKNOWLEDGEMENTS

Funding was provided by the Mexican Council for Science and Technology (SAGARPA-CONACYT project 11947). The first author received a fellowship from Oriente

DISCUSIÓN

La tasa de flujo afectó las dos especies de forma diferente. El callo de hacha respondió mejor a flujos mayores que 3.1 cm s^{-1} , mientras que el mejillón parece ser una especie reguladora de flujo ya que la masa de tejidos y las dimensiones de la concha no fueron afectadas por los flujos. Las diferencias en las respuestas fisiológicas se pueden atribuir a la estructura anatómica de la branquia. Según Owen (1978), los mejillones (*Macrociliobranchia*) tienen cirros laterales que les permiten seleccionar y dirigir el seston a la ranura alimenticia, los cuales están ausentes en los callos de hacha (*Microciliobranchia*). La branquia de estos últimos es de estructura más simple y, por tanto, son altamente dependientes de las corrientes para su alimentación.

La variación en la composición bioquímica de los tejidos corporales proporcionó evidencia adicional de las estrategias empleadas para el uso de energía a diferentes tasas de flujo. El callo de hacha dependió de la energía obtenida del alimento para mantener su crecimiento, mientras que el mejillón utilizó la misma energía del alimento para su crecimiento y para incrementar sus reservas energéticas para el desarrollo gonadal. El callo de hacha, independiente de la tasa de flujo, incrementó sus sustratos energéticos (lípidos y acilglicérols) en la glándula digestiva, el músculo aductor y el manto, lo que indica almacenamiento más que uso. Por tanto, ambas especies respondieron a la tasa de flujo con diferentes estrategias para canalizar la energía disponible, favoreciendo el almacenamiento de lípidos y acilglicérols en *A. maura* y las reservas en *M. strigata* (figs. 2, 3). En el callo de hacha, a mayores tasas de flujo se observó un decremento significativo en el contenido de carbohidratos junto con un incremento significativo en lípidos (aunque los niveles de glicógeno fueron irregulares). Esto sugiere que el callo de hacha respondió a condiciones subóptimas o estresantes en flujos más elevados, particularmente a 12.1 cm s^{-1} , mostrando simultáneamente un mayor consumo de energía y mayores parámetros biométricos como consecuencia de la ingesta de alimento favorecida por el flujo. En contraste, en el mejillón el nivel de proteínas en la glándula digestiva y el músculo aductor aumentó con la tasa de flujo mientras que los niveles de carbohidratos y glicógeno disminuyeron en la glándula digestiva a menores tasas de flujo. Ya que estas diferencias no fueron significativas y no siguieron un patrón, consideramos que el flujo no ejerció un efecto fuerte sobre *M. strigata* o, si existieron condiciones de estrés, esta especie pudo superarlas con mayor facilidad que *A. maura*. Además, el mejillón desarrolló gónadas y alcanzó la etapa casi madura dentro de 26 días. Este desarrollo requiere de una constante transferencia de las reservas de lípidos y carbohidratos de la glándula digestiva a la gónada, como puede observarse entre la glándula digestiva y el lóbulo gonadal.

La canalización de energía parece estar altamente relacionada con interacciones complejas de estímulos exógenos y endógenos; sin embargo, no se estableció un patrón

University (Venezuela) for doctoral studies at CIBNOR. Specimens of *Atrina maura* were donated by Sea Farmers (Los Mochis, Sinaloa, Mexico). Thanks to JA Aguilar-Villavicencio and LE Murillo-Moreno.

REFERENCES

- Ackerman J. 1999. Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): Implications for trophic dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1551–1561.
- Baqueiro EC. 1984. Status of molluscan aquaculture on the Pacific coast of Mexico. *Aquaculture* 39: 83–93.
- Barber BJ, Blake NJ. 2006. Reproductive physiology. In: Shumway SE, Parsons GJ (eds.), *Scallops: Biology, Ecology, and Aquaculture*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam.
- Bradford M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72: 248–253.
- Cahalan J, Siddal S, Luckenbach M. 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.
- Cárdenas EB, Aranda DA. 2000. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 66: 13–27.
- Cardoza-Velasco F. 1998. Panshell aquaculture in northwestern Mexico: The effects of tidal height and stocking density on growth of *Atrina maura* Sowerby, 1835, cultured in bottom plots. *Bull. Malacol. Soc. Lond.* 31: 11.
- Chun-Juárez MC. 1989. Desarrollo y cultivo de larvas y juveniles de mejillón de laguna *Mytella strigata* (Hanley 1843). B.Sc. dissertation, Instituto Tecnológico de Veracruz, Veracruz, Mexico.
- Drevon B, Schmit J. 1964. La réaction sulfophosphovanillique dans l'étude des lipides sériques. *Bull. Trav. Soc. Pharm. Lyon* 8: 173–178.
- Eckman J, Peterson C, Cahalan J. 1989. Effects of flow speed, turbulence, and orientation on growth of juvenile bay scallops, *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 132: 213–240.
- Epp J, Bricelj VM, Malouf RF. 1988. Seasonal partitioning and utilization of energy reserves in two age classes of the bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121: 171–176.
- Estévez J, Estuardo J. 1977. Aspectos generales de la biología y ecología del “mejillón de laguna” *Mytella strigata* (Hanley 1843) en dos lagunas costeras de Guerrero, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx. Ser. Zool.* 48: 187–230.
- Fariás-Sánchez JA. 2006. Importance of the reproductive cycle and settlement pattern of the mussel *Mytella strigata* (Hanley 1843) for the preventive maintenance of shrimp culture facilities in southern Sinaloa. In: Palacios E, Lora C, Ibarra AM, Maeda-Martínez AN, Racotta I (eds.), *Recent Advances in Reproduction, Nutrition, and Genetics of Mollusks*. Proc. International Workshop on Reproduction and Nutrition of Mollusks. 6–9 November 2006. CIBNOR, La Paz, BCS, Mexico, 18 pp.
- García-March JR, Pérez-Rojas L, García-Carrascosa AM. 2007. Influence of hydrodynamic forces on population structure of *Pinna nobilis* L., 1758 (Mollusca: Bivalvia): The critical combination of drag force, water depth, shell size and orientation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342: 202–212.
- Jeffrey S, Humphrey G. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, claro, particularmente en cuanto a las tasas de flujo. Si una tasa de flujo óptima es un parámetro específico de la especie asociada con fuerzas hidrodinámicas ambientales, esto modificaría las estrategias alimentarias de los organismos filtradores; por ende, sería útil determinar cuales prácticas de cultivo son apropiadas para las condiciones ambientales locales antes de comenzar la producción.
- Independientemente del flujo de agua, *A. maura* y *M. strigata* resistieron una fluctuación diaria de 8°C dentro de un intervalo de 13°C a 33°C. Asimismo, los especímenes estuvieron expuestos a niveles altos de seston (~900 mg L⁻¹) durante 10 días consecutivos. Miranda *et al.* (2006) registraron concentraciones de MPT de >90 mg L⁻¹, temperaturas de hasta 33°C y flujos promedio de hasta 12 cm s⁻¹ durante operaciones de intercambio de agua en los efluentes de granjas camarónicas en Sonora, México. Esto indica que ambas especies son excelentes candidatas para proyectos acuiculturales en bahías y lagunas, y hasta en los efluentes de estanques de camarón donde prevalecen flujos, cargas de seston y temperaturas altas. Estudios adicionales podrían determinar las respuestas de ambas especies en estas condiciones, y de ser exitosas, los granjeros de camarón podrían tener un ingreso adicional.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto 11947 de SAGARPA-CONACYT). El primer autor recibió una beca de la Universidad de Oriente (Venezuela) para realizar estudios doctorales en CIBNOR. Los especímenes de *Atrina maura* fueron donados por Sea Farmers (Los Mochis, Sinaloa, México). Se agradece a JA Aguilar-Villavicencio y LE Murillo-Moreno.

Traducido al español por Christine Harris.

algae and natural phytoplankton. *Biochem. Phys. Pflanzen* 167: 191–194.

Keen AM. 1971. *Sea Shells of Tropical West America*. Stanford Univ. Press, Stanford, CA.

Lenihan HS, Peterson CH, Allen JM. 1996. Does flow speed also have a direct effect on growth of active suspension feeders? An experimental test on oysters. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1359–1365.

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

Lodeiros C, Himmelman J. 1999. Reproductive cycle of the bivalve *Lima scabra* (Pterioidea: Limidae) and its association with environmental conditions. *Rev. Biol. Trop.* 47: 411–418.

Miranda A, Voltolina D, Cordero-Esquível B. 2006. Filtration and clearance rates of *Anadara grandis* juveniles (Pelecypoda, Arcidae) with different temperatures and suspended matter concentrations. *Rev. Biol. Trop.* 54: 787–792.

- Owen G. 1978. Classification of the bivalve gill. Proc. R. Soc. Lond. B 284: 377–385.
- Racotta IS, Ramírez JL, Avila S, Ibarra AM. 1998. Biochemical composition of gonad and muscle in the catarina scallop, *Argopecten ventricosus*, after reproductive conditioning under two feeding systems. Aquaculture 163: 111–122.
- Rodríguez-Jaramillo C, Maeda-Martínez AN, Valdez M, Reynoso-Granados T, Robles-Mungaray M, Sicard MT. 2001. The effect of temperature on the reproductive maturity of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835). J. Shellfish Res. 20: 39–47.
- Roe J, Bailey J, Gray R, Robinson J. 1961. Complete removal of glycogen from tissues by extraction with cold trichloroacetic acid solution. J. Biol. Chem. 236: 1244–1246.
- Román G, Campos M, Acosta C, Cano J. 1999. Growth of the queen scallop (*Aequipecten opercularis*) in suspended culture: Influence of density and depth. Aquaculture 178: 43–62.
- Strickland J, Parsons T. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Bd. Canada 167: 156–172.
- Thompson RJ, MacDonald BA. 1991. Physiological integrations and energy partitioning. In: Shumway SE (ed.), Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Elsevier, Amsterdam.
- Van Handel E. 1965. Estimation of glycogen in small amounts of tissue. Anal. Biochem. 11: 256–265.
- Wildish D, Peer DL. 1983. Tidal current speed and production of benthic macrofauna in the lower Bay of Fundy. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40(Suppl. 1): 309–321.
- Wildish D, Kristmanson D. 1985. Control of suspension-feeding bivalve production by current speed. Helgol. Meeresunters. 39: 237–243.
- Wildish D, Kristmanson D. 1988. Growth response of giant scallops to periodicity of flow. Mar. Ecol. Prog. Ser. 42: 163–169.
- Wildish D, Miyares M. 1990. Filtration rate of blue mussels as a function of flow velocity: Preliminary experiments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 142: 213–220.
- Wildish D, Kristmanson D, Hoar R, Decoste AM, McCormick S, White W. 1987. Giant scallop feeding and growth responses to flow. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 113: 207–220.
- Wildish D, Kristmanson D, Saulnier A. 1992. Interactive effect of velocity: Preliminary experiments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 155: 133–143.
- Zar JH. 1999. Biostatistical Analysis. 4th ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Received February, 2010;

accepted June, 2010.