

EFFECTO DE LA VELOCIDAD DE FLUJO Y CONCENTRACIÓN DE ALIMENTO SOBRE EL CRECIMIENTO DE JUVENILES DE LA ESCALOPA *Nodipecten subnodosus*

EFFECT OF FLOW SPEED AND FOOD CONCENTRATION ON THE GROWTH OF JUVENILE SCALLOPS *Nodipecten subnodosus*

Zaúl García-Esquivel*
Griselda Parés-Sierra
Luis García-Pámanes

Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Km. 107 carretera Tijuana-Ensenada
Apartado postal 453
Ensenada, C.P. 22800, Baja California, México
* E-mail: sgarcia@faro.ens.uabc.mx

Recibido en diciembre de 1999; aceptado en agosto de 2000

RESUMEN

Se utilizó un sistema cerrado con recirculación de agua de mar para evaluar el efecto de la velocidad (0, 5, 10 y 15 cm/s) y dirección del flujo (organismos libres; horizontal a favor, horizontal en contra o vertical a favor de la corriente), sobre el crecimiento de juveniles (5.5 a 7.7 mm) de la escalopa *Nodipecten subnodosus*. Se midió, además, la tasa de crecimiento de *N. subnodosus* a tres concentraciones de alimento (33, 66 y 100 cél/μL) de *Isochrysis galbana* (clon T-ISO). Las tasas más altas de crecimiento específico (TCE) y absoluto (TCA) se observaron en las escalopas libres y en organismos orientados horizontalmente a favor del flujo (TCE = 2.5 %/d; TCA = 190 a 200 μm/d) a velocidades de 5 y 10 cm/s, seguidas por los organismos orientados verticalmente a favor y horizontalmente en contra (TCE = 1.7 a 2.3 %/d; TCA = 129 a 169 μm/d). Los juveniles libres expuestos a velocidades de 15 cm/s fueron arrastrados por la corriente. La longitud y peso de las escalopas aumentó con el incremento en la concentración de alimento, de acuerdo con una relación hiperbólica. Después de 15 días, los valores máximos de longitud (7.5 mm) y peso del tejido (3.5 mg) se observaron a las dos concentraciones de alimento más bajas (33 y 66 cél/μL). Se concluye que los juveniles de *N. subnodosus* pueden cultivarse exitosamente en el laboratorio a una velocidad de flujo entre 5 y 10 cm/s y a concentraciones de alimento de 33 cél/μL.

Palabras clave: *Nodipecten subnodosus*, flujo, crecimiento, escalopas, orientación.

ABSTRACT

An enclosed system with recirculating seawater was used to evaluate the effect of flow speed (0, 5, 10 and 15 cm/s) and direction (free organisms or horizontal with inhalant opening towards and against

the flow or vertical towards the flow) on the growth of juvenile scallops *Nodipecten subnodosus* (5.5 to 7.7 mm). Growth rates were also measured at three different food concentrations (33, 66 and 100 cells/ μ L) of *Isochrysis galbana* (clone T-ISO). The highest specific and absolute growth rates (SGR and AGR) were observed in free scallops and in scallops oriented horizontally towards the current (SGR = 2.5 %/d; AGR = 190 to 200 μ m/d) at flow speeds between 5 and 10 cm/s. The next fastest growing organisms were those oriented vertically towards the flow and horizontally against it (SGR = 1.7 to 2.3 %/d; AGR = 129 to 169 μ m/d). Free juveniles exposed to the highest speed (15 cm/s) were dragged by the current. Both scallop height and tissue dry weight increased in a hyperbolic relationship with increasing food concentrations. After 15 days, the highest values of shell height (7.5 mm) and tissue dry weight (3.5 mg) were observed with the two lowest food concentrations (33 and 66 cells/ μ L). In conclusion, *N. subnodosus* juveniles can be successfully cultivated in the laboratory at flow speeds between 5 and 10 cm/s and with a food concentration of 33 cells/ μ L.

Key words: *Nodipecten subnodosus*, flow, growth, scallops, orientation.

INTRODUCCIÓN

La escalopa *Nodipecten subnodosus* Sowerby 1835 (localmente llamada mano de león) se distribuye desde Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México, hasta Perú (Keen, 1971). Esta especie se encuentra en bahías y lagunas costeras, sobre canales en donde las corrientes alcanzan más de 100 cm/s, o en sustratos arenosos a profundidades mayores que 30 m (Baquero-Cárdenas, 1984). Para esta especie se han reportado rendimientos entre 100 y 110 g de músculo aductor por organismo y tasas de crecimiento entre 0.31 y 0.44 mm/d (Morales-Hernández y Cáceres-Martínez, 1996). En general, una talla menor que 30 mm parece ser crítica si los organismos van a ser usados para repoblamiento, ya que se han reportado pérdidas significativas por predación cuando las escalopas se liberan *in situ* a tallas menores que 30 mm (Yamamoto, 1960; Morgan *et al.*, 1980; García-Esquivel y Bricelj, 1993). Los juveniles de *N. subnodosus* generalmente se cultivan en sistemas de flujo descendente hasta una talla de 10 mm antes de ser transportados al campo (García-Pámanes *et al.*, 1994). Asimismo, la escalopa de bahía, *Argopecten irradians*, normalmente se traslada al campo dentro de canastas perleras una vez

INTRODUCTION

The distribution of the scallop *Nodipecten subnodosus* Sowerby 1835 (locally called lion paw) ranges from Ojo de Liebre Lagoon, Baja California Sur, Mexico, to Peru (Keen, 1971). This species is found in bays and coastal lagoons, in channels where current speeds reach over 100 cm/s, or in sandy substrates at depths greater than 30 m (Baquero-Cárdenas, 1984). For this species, there have been reports of adductor muscle yields between 100 and 110 g per organism and growth rates between 0.31 and 0.44 mm/d (Morales-Hernández and Cáceres-Martínez, 1996). In general, 30 mm seems to be a critical size if organisms are to be used for repopulating, since significant losses due to predation have been reported when scallops smaller than this size are released *in situ* (Yamamoto, 1960; Morgan *et al.*, 1980; García-Esquivel and Bricelj, 1993). Juveniles of *N. subnodosus* are generally cultivated in descending flow systems until they reach a size of 10 mm before transportation to the field (García-Pámanes *et al.*, 1994). Likewise, bay scallops, *Argopecten irradians*, are usually transported to the field in pearl culture nets, once they have reached sizes between 4.6 and 11.2 mm (Wildman and Rhodes, 1991). This

que alcanza una talla entre 4.6 y 11.2 mm (Wildman y Rhodes, 1991). Esta misma especie se ha cultivado en el laboratorio hasta una talla aproximada de 10 mm antes de ser llevada al campo, con fines de repoblamiento (García-Esquivel y Bricelj, 1993).

A diferencia de otros bivalvos, los estadios poslarvales de escalopos permanecen fijos a un sustrato por encima del fondo, pero mantienen la capacidad para adherirse y desprenderse fácilmente de él (Dadswell y Weighs, 1990; García-Domínguez *et al.*, 1992; García-Esquivel y Bricelj, 1993). El proceso de adhesión y separación del sustrato parece ser común en estadios tempranos de pectínidos, por lo que la intensidad del flujo debe jugar un papel importante en el reclutamiento (Eckman, 1987) y la posterior supervivencia de las escalopos. El conocimiento de los requerimientos hidrodinámicos de los pectínidos es crítico en estudios de repoblamiento, ya que la capacidad de los juveniles para protegerse de los depredadores bentónicos depende principalmente de su velocidad de escape para alcanzar una zona de refugio (Pohle *et al.*, 1991; García-Esquivel *et al.*, 1993), la cual parece estar relacionada con condiciones hidrodinámicas apropiadas para cada especie (Eckman, 1987). Desde el punto de vista acuacultural, es necesario conocer los requerimientos hidrodinámicos de las escalopos con el fin de diseñar los sistemas de cultivo que permitan generar el máximo crecimiento en cautiverio. Las corrientes fuertes pueden tener efectos negativos sobre la supervivencia, alimentación, fijación y crecimiento de las escalopos juveniles, pero hasta la fecha se desconoce el efecto del flujo sobre los organismos en la naturaleza. Mediante experimentos en canales, Kirby-Smith (1972) demostró que las velocidades mayores que 6 cm/s afectaban negativamente el crecimiento de las escalopos *A. irradians* (3 a 5 mm) en el laboratorio. Los mejores crecimientos se alcanzaron a velocidades menores que 1 cm/s. Wildish y Saulnier

latter species has been cultured in the laboratory up to approximately 10 mm in size before been transferred to the field for repopulation purposes (García-Esquivel and Bricelj, 1993).

Unlike other bivalves, post-larval stages of scallops remain attached to a substrate on the bottom, though they maintain the ability to easily attach and detach themselves from it (Dadswell and Weighs, 1990; García-Domínguez *et al.*, 1992; García-Esquivel and Bricelj, 1993). The attach-detach process seems to be common in early stages of pectinids; therefore, flow intensity must play an important role in the recruitment (Eckman, 1987) and survival of the scallop. Knowledge of the hydrodynamic requirements of pectinids is critical in studies on repopulation, since the ability of the juveniles to protect themselves from benthic predators depends on how fast they can escape to find refuge (Pohle *et al.*, 1991; García-Esquivel *et al.*, 1993), and this, in turn, seems to be related to the appropriate hydrodynamic conditions for each species (Eckman, 1987). In aquaculture, knowledge of the hydrodynamic requirements for scallops is very important to design culture systems that will allow maximum growth in captivity. Although flow effect over these organisms in the natural environment is still not known, strong currents may have adverse effects on the survival, feeding, settlement and growth of juvenile scallops. By means of experiments in channels, Kirby-Smith (1972) demonstrated that speeds over 6 cm/s negatively affected the growth of *A. irradians* scallops (3 to 5 mm) in the laboratory. The best growth rates were attained at speeds below 1 cm/s. Wildish and Saulnier (1992) found similar results with the scallop *Placopecten magellanicus*.

Scallops are ciliated filter feeders without specific regions in their mantle that form siphons (Benninger and LePenec, 1991).

(1992) encontraron resultados similares con la escalopa *Placopecten magellanicus*.

Las escalopas son filtroalimentadores ciliados que no presentan regiones específicas del manto que formen sifones (Benninger y LePennec, 1991). En condiciones naturales tienden a orientarse con la parte ventral (abertura inhalante) hacia la corriente, lo que sugiere una adaptación para optimizar la captura de alimento (Hartnoll, 1967; Mathers, 1976). Se sabe que la concentración de alimento es un factor crítico para su cultivo en el laboratorio (Walne, 1972). Una orientación de la abertura inhalante hacia el flujo de agua permite a las escalopas incrementar el gradiente de presión sobre el área de las branquias, forzando el agua a pasar a través de la cavidad del manto (Jørgensen *et al.*, 1988). La velocidad de la corriente/flujo de agua y la concentración del alimento parecen ser factores interdependientes que afectan la tasa y eficiencia de filtración y, en algunos casos, el comportamiento alimenticio de los organismos (Winter, 1978).

Las escalopas regulan la ingestión de partículas a concentraciones altas aumentando la cantidad de material capturado pero no ingerido (Lu y Blake, 1977; Winter, 1978) o bien reduciendo su tasa de bombeo (Jørgensen *et al.*, 1988). Los estudios de alimentación deben llevarse a cabo por un periodo suficientemente amplio para poder demostrar el efecto de la concentración del alimento sobre el crecimiento y supervivencia de la especie a cultivar.

En el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) se inició un proyecto con el fin de producir larvas y juveniles de la escalopa mano de león en condiciones de laboratorio. Se ha demostrado que los juveniles de *N. subnodosus* mantenidos en sistemas de flujo descendente, con raciones alimenticias de 125 a 250 cél/ μ L (*Isochrysis galbana*, clon T-ISO) y a 23°C, pueden alcanzar tallas de hasta

Under natural conditions, they tend to orient themselves with their ventral part (inhalant opening) towards the current, which suggests an adaptation to optimize food capture (Hartnoll, 1967; Mathers, 1976). It is known that food concentration is a critical factor for scallop culture in the laboratory (Walne, 1972). An orientation of the inhalant opening towards the water flow allows the scallops to increase the pressure gradient over the gill area, forcing water through the mantle cavity (Jørgensen *et al.*, 1988). The current/flow speed and the food concentration seem to be interdependent factors affecting the filtration rate, efficiency and, in some cases, the feeding behavior of these organisms (Winter, 1978).

Scallops regulate the ingestion of particles at high concentrations by increasing the amount of material captured but not ingested (Lu and Blake, 1977; Winter, 1978) or decreasing their pumping rate (Jørgensen *et al.*, 1988). Feeding studies should be conducted for a long-enough period of time to be able to demonstrate the effect of food concentration on the growth and survival of the species to be cultured.

A project aiming to produce larvae and juveniles of the lion paw scallop under laboratory conditions was initiated at the Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC). It has been shown that *N. subnodosus* juveniles maintained in descending flow systems, with food rations of 125 to 250 cell/ μ L (*Isochrysis galbana*, clone T-ISO) at 23°C, can reach sizes of up to 10 mm within two months (García-Pámanes *et al.*, 1994). However, it is necessary to optimize the culture method, including systematic information about the requirements of the species. The present study aims to evaluate the effect of flow speed, food concentration and current orientation on the growth of the scallop *N. subnodosus*.

10mm en dos meses (García-Pámanes *et al.*, 1994). Sin embargo, hace falta optimizar la metodología de cultivo, incluyendo información sistemática sobre los requerimientos de la especie. En el presente estudio se evaluó el efecto de la velocidad del flujo, concentración de alimento y orientación de la corriente sobre el crecimiento de la escalopa *N. subnodosus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Cultivo de larvas y juveniles

En octubre de 1995, se recolectaron 20 escalopas de aproximadamente 15 cm de longitud de la concha, en fase de madurez gonádica avanzada, en la Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México (27°50'N; 114°15'W). Los organismos se transportaron, dentro de hieleras, por tierra (9 h) hasta la UABC en Ensenada, Baja California, México. Previo al transporte, las valvas de las escalopas se cerraron con ligas comunes para evitar su desecación y se colocaron en el fondo de la hielera sobre una alfombra humedecida con agua de mar fría. Una segunda capa de alfombra y escalopas se colocó en la misma hielera. Encima de la última capa de alfombra se colocaron paquetes de gel congelados (*icepacks*), para mantener una temperatura de transporte entre 12°C y 15°C. Una vez en la UABC, las escalopas se colocaron en tanques de fibra de vidrio de 500 L y se mantuvieron con flujo abierto de agua de mar sin filtrar y a temperatura ambiente (promedio de 19°C).

La inducción al desove se llevó a cabo cinco días después del arribo de los organismos, mediante incrementos sucesivos de la temperatura del agua (Miller *et al.*, 1981), de 19°C a 23°C y de 23°C a 26°C, con espacio de media hora entre cada incremento. Los organismos estimulados fueron separados individualmente en cubetas de 18 L para recolectar los óvulos/gametas y se transfirieron nuevamente a

MATERIALS AND METHODS

Culture of larvae and juveniles

In October 1995, 20 scallops with shell heights of approximately 15 cm and in advanced phase of gonadal maturity were collected in Ojo de Liebre Lagoon, Baja California Sur, Mexico (27°50'N; 114°15'W). These organisms were transported by land (9h), in ice chests, to the UABC in Ensenada, Baja California, Mexico. Before transportation, the scallop valves were closed together with rubber bands, in order to avoid desiccation, and then placed in the bottom of the ice chest on a mat moistened with cool seawater. A second mat was used to cover the scallops and separate them from a second layer of scallops. Ice packs were placed above the top mat to keep transport temperature between 12°C and 15°C. Once at the UABC, the scallops were placed in 500-L fiberglass tanks and maintained in unfiltered seawater with open flow at room temperature (19°C average).

Spawning was induced five days after the arrival of the organisms by successively increasing the water temperature (Miller *et al.*, 1981), from 19°C to 23°C and from 23°C to 26°C, with a 30-minute interval between each increase. The stimulated organisms were separated individually in 18-L buckets in order to collect ovules/gametes and then transferred again to another container to avoid possible self-fertilization, given that this species is hermaphroditic. Fertilization occurred in 18-L buckets, mixing 2 to 3 mL of a dense sperm solution per each million ovules. Larvae were cultured using filtered water (1 µm) exposed to UV radiation, according to Loosanoff and Davis (1963), and fed with *I. galbana* (clone T-ISO). Once larvae were ready for metamorphosis, they were transferred to tanks, with suspended onion sacks as settlement substrates. The juveniles were then

otro recipiente para evitar posibles autofecundaciones, ya que esta especie es hermafrodita. La fertilización se llevó a cabo en cubetas de 18L, mezclando de 2 a 3 mL de una solución densa de esperma por cada millón de óvulos. Las larvas se cultivaron usando agua de mar filtrada (1 μ m) y pasada por UV, de acuerdo con la metodología descrita por Loosanoff y Davis (1963). Las larvas se alimentaron con *I. galbana* (clon T-ISO). Una vez que las larvas estuvieron competentes para la metamorfosis, se transfirieron a tanques con costales cebolleros suspendidos como sustratos para su fijación. Los juveniles se pasaron a sistemas de flujo descendente en donde permanecieron hasta el inicio del experimento.

Velocidad de flujo y orientación de los juveniles

El efecto de la velocidad de flujo sobre el crecimiento de los juveniles de la escalopa *N. subnodosus* se evaluó en un sistema de doce canales que consistió en tubos de PVC de 1.9 m de longitud y 3.8 cm (1½ pulgadas) de diámetro, cortados longitudinalmente (a la mitad), y colocados sobre una estructura de madera. Se utilizaron tres reservorios cilíndricos de fibra de vidrio de 1000 L, con tres bombas (una por tanque) de 1/12 HP, para abastecer con agua de mar los canales experimentales por medio de recirculación continua (fig. 1). Cada bomba alimentó simultáneamente tres canales, a una velocidad de flujo de 5, 10 y 15 cm/s. La temperatura se mantuvo entre 21°C y 22°C por medio de calentadores de inmersión (Visi-Therm, 300, Aquarium Systems) colocados dentro de los reservorios. A la entrada de agua de cada uno de los canales se colocaron cinco secciones circulares de malla de plástico (3 mm de luz de malla), espaciadas 10 cm entre ellas, con el fin de amortiguar la turbulencia (fig. 1). Se colocaron también secciones circulares de malla al final de los canales (descarga de agua)

transferred to descending flow systems where they remained until the beginning of the experiment.

Flow speed and juvenile orientation

The effect of flow speed on the growth of *N. subnodosus* juveniles was evaluated in a twelve-channel system consisting of PVC tubes 1.9 m in length and 3.8 cm (1½ inches) in diameter, cut in half, and placed on a wooden structure. Three 1000-L fiberglass cylindrical tanks were used with three 1/12 HP pumps (one pump per tank) in order to supply the experimental channels with continuous recirculating seawater (fig. 1). Each pump simultaneously supplied three channels at 5, 10 and 15 cm/s flow speed. Temperature was maintained between 21°C and 22°C by means of immersion heaters (Visi-Therm, 300, Aquarium Systems) inside the containers. Five circular pieces of plastic mesh (3 mm mesh size), spaced 10 cm apart, were placed at the waterinlet of each channel in order to reduce turbulence (fig. 1). Circular pieces of mesh were also placed at the outlets (water runoff) to retain the organisms detached by the current. The experimental velocity was determined by the time taken by the dye (rodhamine B) in the water to travel a total distance of 4.5 m, between 0.5 m from the water inlet and the end of the channel. The experimental speed was achieved by adjusting the control valves of each channel to the desired magnitude of 5, 10 and 15 cm/s.

Before initiating the experiment, groups of 15 juvenile scallops (6.3 \pm 0.1 mm shell height; 1.7 \pm 0.2 mg tissue dry weight) were attached to thin plastic plates of 5 \times 5 cm with glue (Crazy Glue®), in order to be able to control scallop orientation by placing the plates in the position desired in the channels. The glue was applied to the central part of the juveniles' lower valve. One plastic plate with scallops

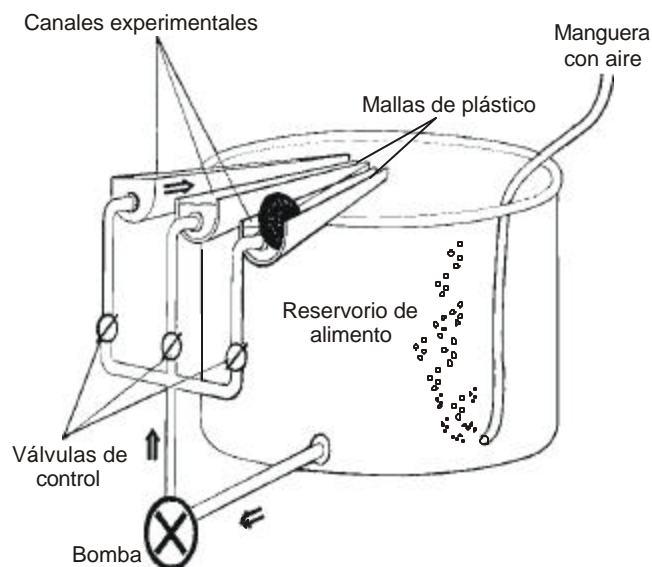


Figura 1. Sistema experimental para medir el efecto de la velocidad de flujo, la orientación de las escalopas y la concentración de alimento sobre el crecimiento de juveniles de *Nodipecten subnodosus*.

Figure 1. Experimental system to measure the effect of flow speed, orientation and food concentration on the growth of juvenile scallops *Nodipecten subnodosus*.

para retener a los organismos desprendidos por el flujo. La velocidad del flujo se determinó midiendo el tiempo que tardó en viajar el colorante (rodamina B) sobre el agua, desde una distancia de 0.5 m de la entrada hasta el final del canal (distancia total 4.5 m.). La velocidad experimental se logró ajustando las válvulas de control de cada canal a la magnitud deseada de 5, 10 y 15 cm/s.

Antes de iniciar el experimento, se fijaron 15 escalopas (6.3 ± 0.1 mm de altura de la concha; 1.7 ± 0.2 mg de peso seco del tejido) con pegamento (Crazy Glue®) a laminillas de plástico de 5×5 cm, de tal manera que la orientación de las escalopas pudiera ser manejada colocando las laminillas en la posición deseada dentro de los canales. El pegamento se colocó en la parte central de la valva inferior de los juveniles. En cada canal (réplica) se colocó azarosamente, a una distancia entre 1.0 y 1.5 m

oriented in each of the three experimental positions was randomly placed in each channel (replicate), between 1.0 and 1.5 m from the water inlet (a total of four positions in each channel). Final orientations of the fixed scallops were (fig. 2): (a) horizontal towards, with inhalant opening towards the flow; (b) horizontal against, with exhalant opening towards the flow; (c) vertical, with the inhalant opening towards the flow; (d) free, i.e. not attached to plastic plates; and (e) horizontal without flow (control ~ 0 cm/s), scallops placed directly in the 500-L tanks and flow created by the scallops themselves.

The effect of flow speed and orientation of the scallops was evaluated in the same experiment and at the same time. Food was supplied daily into the tanks (*I. galbana*, clone T-ISO; 50 cells/ μ L) maintained with aeration and covered to prevent exposure to the light.

de la entrada del agua, una laminilla con escalopas orientadas en cada una de las posiciones experimentales (en total cuatro posiciones por canal). La orientación final de las escalopas fijadas a las laminillas fue (fig. 2): (a) horizontal a favor, con la abertura inhalante hacia el flujo; (b) horizontal en contra, con la abertura exhalante hacia el flujo; (c) vertical a favor, con la abertura inhalante hacia el flujo; (d) libres, sin ser fijadas a las laminillas; y (e) horizontal sin flujo (control ~ 0 cm/s), escalopas colocadas directamente dentro de reservorios de 500 L y flujo generado por los organismos únicamente.

De esta manera, se evaluaron simultáneamente el efecto de la velocidad de flujo y orientación de las escalopas en el mismo experimento. A los reservorios se agregó diariamente el alimento *I. galbana*, clon T-ISO; 50 cél/ μ L) y se mantuvieron con aireación y cubiertos con plástico negro para prevenir el paso de la luz. Diariamente se limpiaron los tanques y se renovó totalmente el alimento. Debido a lo anterior y al alto volumen del reservorio (1000 L) con respecto al número de juveniles experimentales (135 por reservorio), se pudo asegurar que la concentración de alimento se mantuviera aproximadamente constante durante todo el tiempo.

Al principio y final del experimento se midió el peso total, peso seco del tejido y peso seco de la concha en una balanza analítica (Mettler AE 160, ± 0.01 mg). La altura de la concha (máxima distancia entre el umbo y límite ventral) de cada escalopa se midió con un vernier digital (Max Cal, ± 0.01 mm). El experimento duró 15 días. Para cada flujo y posición se calcularon las tasas de crecimiento específico (TCE) y absoluto (TCA) de las escalopas, de acuerdo con las siguientes ecuaciones (Hopkins, 1992): $TCE (\%/d) = [Ln(\text{longitud final}) - Ln(\text{longitud inicial})/\text{tiempo}] \times 100$; $TCA (\text{mm}/d) = (\text{longitud final} - \text{longitud inicial})/\text{tiempo}$.

The tanks were cleaned and food was completely renewed daily. Due to this and to the large volume of the tank (1000 L) in regards to the number of experimental juveniles (135 per tank), it was possible to maintain food concentration roughly constant all the time.

At the beginning and at the end of the experiment, the total weight, tissue dry weight and shell dry weight were measured using an analytical balance (Mettler AE 160, ± 0.01 mg). Shell height (maximum distance between the umbo and the ventral limit) of each scallop was measured with digital calipers (Max Cal, ± 0.01 mm). The experiment lasted 15 days. For each flow speed and position, the specific and absolute growth rates (SGR and AGR) of the scallops were calculated according to the following equations (Hopkins, 1992): $SGR(\%/d) = [Ln(\text{final height}) - Ln(\text{initial height})/\text{time}] \times 100$; $AGR (\text{mm}/d) = (\text{final height} - \text{initial height})/\text{time}$.

Food concentration

To determine the effect of food concentration on the scallops' growth rate, the same experimental system described above was used, except that flow was adjusted to 10 cm/s in all the channels and four tanks were used. Each tank was adjusted to a different concentration (0, 33, 66 and 100 cells/ μ L) of the microalgae *I. galbana* (clone T-ISO). Each tank supplied three channels (replicas) with the desired concentration. Eighteen juveniles (5.5 ± 0.1 mm) were fixed on the thin plastic plates and these were placed into the channels (one per channel) with the scallops (ventral part) oriented towards the current. At the beginning and at the end of the experiment, height and tissue dry weight of the organisms were measured, following the aforementioned methodology. This experiment lasted for 15 days.

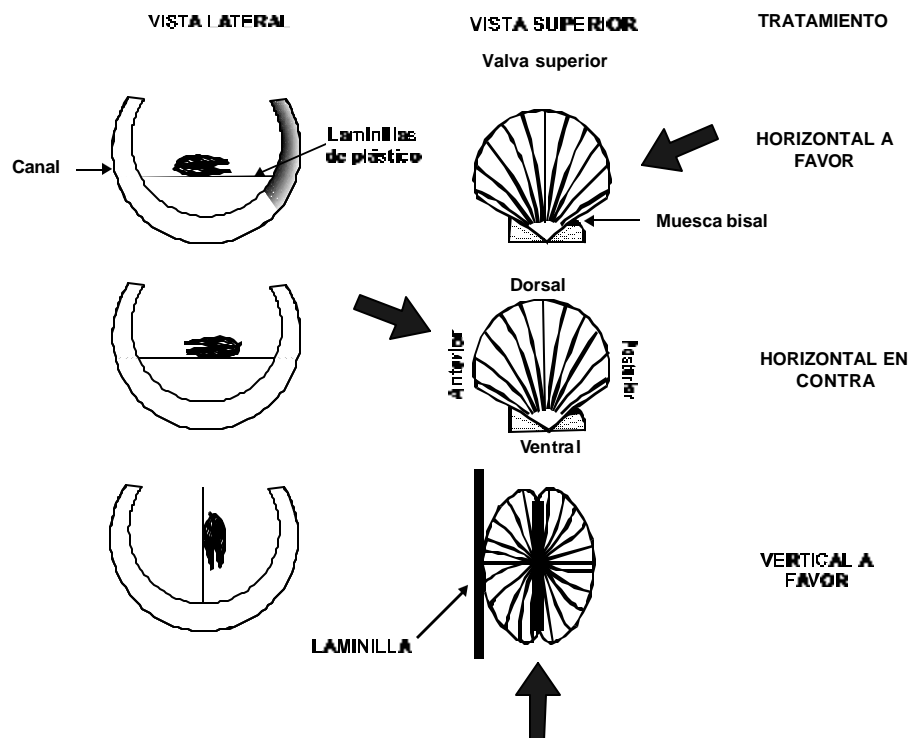


Figura 2. Esquema que muestra la orientación de los juveniles de *Nodipecten subnodosus* con respecto al flujo y dentro de los canales experimentales.

Figure 2. Diagram showing the orientation of *Nodipecten subnodosus* juveniles in relation to the flow in the experimental channels.

Concentración de alimento

Para determinar el efecto de la concentración de alimento sobre el crecimiento de las escalopas se usó el mismo sistema experimental descrito anteriormente, excepto que el flujo se ajustó a 10 cm/s en todos los canales y se usaron cuatro tanques reservorios. Cada tanque se ajustó a una concentración distinta (0, 33, 66 y 100 cél/ μ L) de la microalga *I. galbana* (clon T-ISO). Se alimentaron tres canales (réplicas) por tanque, a la concentración deseada. Se fijaron 18 juveniles (5.5 ± 0.1 mm) en las laminillas de plástico y éstas se colocaron

Statistics

At the end of the first experiment, a two-way analysis of variance (ANOVA $3 \times 4 \times 3$) was used to compare mean shell height and tissue weight of the scallops. Flow speed (5, 10 and 15 cm/s) and orientation (horizontal towards, horizontal against, vertical, free and without flow) were used as factors, with three replicas each. At the end of the second experiment, shell height and tissue weight of the scallops were adjusted with an iterative method to the following saturation equation (Palmer, 1991):

dentro de los canales (una por canal) con las escalopas (parte ventral) orientadas a favor de la corriente. Al inicio y final del experimento se midieron la altura y peso seco del tejido de los organismos, siguiendo la metodología descrita anteriormente. Este experimento duró 15 días.

Estadística

Al final del primer experimento, se realizó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA $3 \times 4 \times 3$) para comparar la altura promedio de la concha y peso del tejido de las escalopas, teniendo como factores a la velocidad de flujo (5, 10 y 15 cm/s) y la orientación (horizontal a favor, horizontal en contra, vertical a favor, libres y sin flujo), con tres réplicas cada uno. Al final del segundo experimento, la longitud de la concha y el peso del tejido de las escalopas se ajustaron por un método iterativo a la siguiente ecuación de saturación (Palmer, 1991):

$$W = (W_{\text{máx}} \times C) / (k_t + C)$$

donde W es el peso del tejido de las escalopas (mg) o altura de la concha (mm), C es la concentración de alimento (cel/μL) y k_t es la constante de saturación media.

Se utilizó también una prueba de comparación múltiple de medias (Student-Newman-Keuls) para comparar las alturas o pesos finales alcanzados por las escalopas en función de la concentración de alimento.

Antes de hacer las pruebas de ANOVA o comparaciones múltiples, se corrieron las pruebas de homogeneidad de varianza. Todas las pruebas estadísticas y las iteraciones se realizaron en una computadora personal con el paquete estadístico Sigma-Stat para Windows, versión 2.0 (Jandel Scientific, Chicago, Illinois).

$$W = (W_{\text{máx}} \times C) / (k_t + C)$$

where W is the tissue weight of the scallops (mg) or shell height (mm), C is the food concentration (cells/μL), and k_t is the mean saturation constant.

A test of multiple comparisons among means (Student-Newman-Keuls) was also used to compare the final heights or weights attained by the scallops in terms of the food concentration.

Prior to the ANOVA or the multiple comparisons, tests of homogeneity of variances were applied. All the statistical tests and iterations were done using a PC with the Sigma-Stat statistics software for Windows, version 2.0 (Jandel Scientific, Chicago, Illinois).

RESULTS

Flow speed and orientation of lion paw scallop juveniles

In all treatments, a significant increase in height was observed during the 15 days of the experiment, regardless of organism orientation and flow velocity. Height increase was significantly affected by the orientation ($F = 8.00$; d.f. = 3; $P = 0.002$) and by the flow ($F = 13.55$; d.f. = 3; $P < 0.0001$), but there was no significant interaction between both factors ($F = 1.42$; d.f. = 9; $P = 0.206$).

The highest growth rates in shell height (SGR = 2.5–2.6 %/d; AGR = 190–200 μm/d) were registered at flow velocities between 5 and 10 cm/s and in scallops oriented horizontally towards the current and free, whereas scallops oriented horizontally against the current showed no differential growth at any velocity (table 1, fig. 3a). Most of the free scallops oriented themselves towards the current, although occasionally with the highest flow (15 cm/s) some individuals were detached

RESULTADOS

Velocidad del flujo y orientación de los juveniles de la escalopa mano de león

En todos los tratamientos se observó un aumento significativo de la longitud de las escalopas durante los 15 días de experimentación, independientemente de la orientación de los organismos y de la velocidad de flujo. El incremento en longitud fue significativamente afectado por la orientación ($F = 8.00$; g.l. = 3; $P = 0.002$) y el flujo ($F = 13.55$; g.l. = 3; $P < 0.0001$), pero no hubo una interacción significativa entre ambos factores ($F = 1.42$; g.l. = 9; $P = 0.206$).

Las mayores tasas de crecimiento en altura de la concha (TCE = 2.5 a 2.6 %/d; TCA = 190 a 200 $\mu\text{m}/\text{d}$) se registraron a las velocidades de flujo entre 5 y 10 cm/s y en orientaciones horizontalmente a favor y libres, mientras que las escalopas orientadas horizontalmente en contra no mostraron diferencias de crecimiento a ninguna velocidad (tabla 1, fig. 3a). La mayoría de las escalopas libres se orientaron a favor de la corriente, aunque ocasionalmente se observó que los organismos del flujo más alto (15 cm/s) fueron desprendidos y arrastrados hacia la malla de descarga. Diariamente se revisaron los canales para reubicar las escalopas atrapadas. Las escalopas en posición vertical (a favor del flujo) produjeron mayor cantidad de filamentos bisales (no cuantificado) que el resto de los tratamientos. También mostraron un mayor crecimiento que los orientados horizontalmente en contra, pero menor que los otros dos tratamientos (fig. 3a).

El peso del tejido de las escalopas mostró un patrón similar al descrito para las tallas. El incremento de tejido fue afectado significativamente por la orientación de las escalopas ($F = 4.72$; g.l. = 3; $P = 0.0061$) y la velocidad del flujo ($F = 10.98$; g.l. = 3; $P < 0.0001$),

and dragged to the outlet mesh. The channels were checked daily to relocate trapped scallops. Scallops in the vertical position (oriented towards the flow) created more byssal filaments (not quantified) than in the other treatments. They also showed greater growth than those oriented horizontally against, but lesser than those in the other two treatments (fig. 3a).

The tissue weight of the scallops presented a similar pattern to that described for the sizes. The tissue increase was significantly affected by the orientation of the scallops ($F = 4.72$; d.f. = 3; $P = 0.0061$) and by flow velocity ($F = 10.98$; d.f. = 3; $P < 0.0001$), although no significant interaction was detected between both factors ($F = 1.84$; d.f. = 9; $P = 0.087$). Likewise, there were no significant differences in the increase of dry weight of the tissue of scallops oriented horizontally towards the current or vertically or the free ones at flow speeds between 5 and 10 cm/s (fig. 3b). The increase in tissue dry weight of the scallops under these treatments (5.48 to 5.64 mg) was greater than that of the organisms oriented horizontally against the current (3.25 to 3.63 mg) at flow speeds of 5 to 10 cm/s during the 15 days of the experiment. Nevertheless, the highest flow speed (15 cm/s) affected the free scallops, which presented the smallest tissue increase (3.30 mg) in the two weeks of the experiment (fig. 3b). This value was comparable to the weight increase of the scallops oriented horizontally against the flow (3.51 mg).

Food concentration

Except for the control scallops that had no food, the different concentrations of *I. galbana* caused significant increase in the height of the shells and in the dry weight of the tissues of the organisms, following a hyperbolic saturation curve (fig. 4a, b). Data fitted to the Michaelis-Menten model suggest that the

Tabla 1. Tasa de crecimiento específico (TCE, %/d) y absoluto (TCA, $\mu\text{m}/\text{d}$) de juveniles de *Nodipecten subnodosus* sometidos a diferentes velocidades de flujo y orientaciones con respecto al flujo.

Table 1. Specific and absolute growth rates (SGR, %/d; and AGR, $\mu\text{m}/\text{d}$) of *Nodipecten subnodosus* juveniles under different flow speeds and orientations.

	Velocidad de flujo (cm/s)		
	5	10	15
Horizontal a favor			
TCE (SGR)	2.5	2.5	1.9
TCA (AGR)	193	192	149
Horizontal en contra			
TCE (SGR)	1.8	1.7	1.7
TCA (AGR)	129	121	122
Vertical a favor			
TCE (SGR)	2.0	2.2	2.1
TCA (AGR)	154	169	152
Libres			
TCE (SGR)	2.6	2.5	2.1
TCA (AGR)	199	191	157
Horizontal sin flujo			
TCE (SGR)	1.7	–	–
TCA (AGR)	127	–	–

aunque no se detectó una interacción significativa entre ambos factores ($F = 1.84$; g.l. = 9; $P = 0.087$). Tampoco se observaron diferencias significativas en el incremento del peso seco del tejido de las escalopas orientadas horizontalmente a favor, libres o en posición vertical a favor, a velocidades de flujo entre 5 y 10 cm/s (fig. 3b). El aumento en el peso seco del tejido de las escalopas de estos tratamientos (5.48 a 5.64 mg) fue mayor que el de los organismos orientados horizontalmente en contra (3.25 a 3.63 mg), en flujos de 5 a 10 cm/s durante los 15 días de experimentación. No obstante, la

scallops reached maximum weight and size even at the lowest experimental concentration (33 cells/ μL) (fig. 4a, b). The final size reached (7.5 mm) by juveniles fed at 33 and 66 cells/ μL was significantly larger than the one reached by organisms fed with 100 cells/ μL ($P = 0.05$). However, the tissue dry weight, after 15 days of the experiment, showed no significant differences ($P = 0.05$) in any of the three food concentrations (33, 66 and 100 cells/ μL). The control group (with no food) had the lowest height (5.53 mm) and weight (0.74 mg) values at the end of the experiment (fig.4).

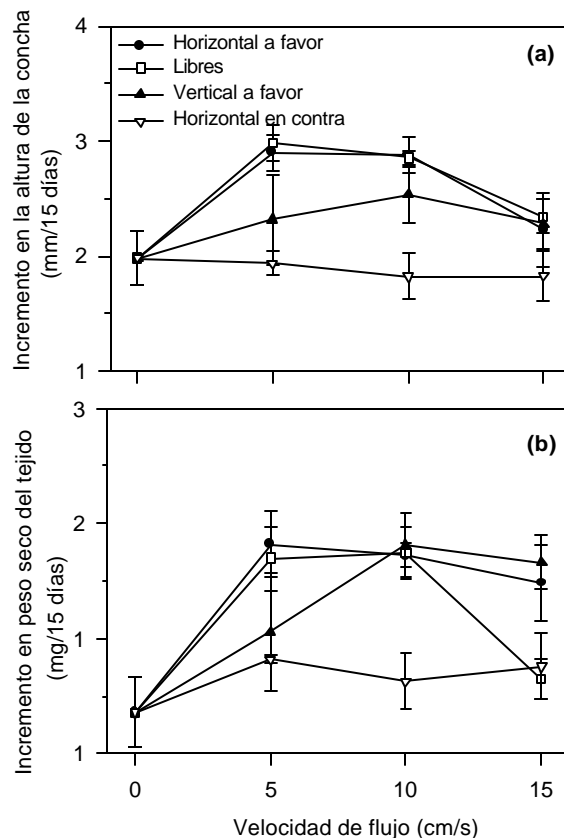


Figura 3. Efecto de la orientación de los juveniles de *Nodipecten subnodosus* (6.3 ± 0.1 mm) y de la velocidad de flujo sobre el incremento en altura de la concha (a) y peso seco del tejido (b) en estos ejemplares, mantenidos en un sistema de recirculación de agua durante 15 días. Cada punto representa la media de cuatro repeticiones con el error estándar.

Figure 3. Effect of the orientation of *Nodipecten subnodosus* juveniles (6.3 ± 0.1 mm) and flow speed on the increase in shell height (a) and tissue dry weight (b) of these specimens, maintained in a recirculating seawater system for 15 days. Each point represents the mean of four repetitions with standard error.

velocidad de flujo más alto (15 cm/s) afectó a las escalopas libres, donde se tuvo un incremento mínimo del tejido (3.30 mg) en las dos semanas de experimentación (fig. 3b). Este valor fue comparable al incremento en peso de las escalopas orientadas horizontalmente en contra del flujo (3.51 mg).

DISCUSSION

Orientation and flow

In this study, the flow velocity estimated by the dye method and by the collection of water discharged was assumed to be representative

Concentración de alimento

Con excepción del control sin alimento, las diferentes concentraciones de *I. galbana* produjeron un aumento significativo en la altura de las conchas y en el peso seco del tejido de los organismos experimentales, siguiendo una curva de saturación hiperbólica (fig. 4a,b). Los datos ajustados al modelo de Michaelis-Menten sugieren que las escalopas alcanzaron la talla y el peso máximas aun en la concentración experimental más baja (33 cél/ μ L) (fig. 4a,b). La talla final (7.5 mm) alcanzada por los juveniles alimentados a una densidad de 33 y 66 cél/ μ L fue significativamente mayor que la de los organismos alimentados con 100 cél/ μ L ($P=0.05$). No obstante, el peso seco del tejido no mostró diferencias significativas ($P=0.05$) en ninguna de las tres raciones alimenticias (33, 66 y 100 cél/ μ L) a los 15 días de experimentación. El grupo control (sin alimento) mostró los valores más bajos de altura (5.53 mm) y peso (0.74 mg) al final del experimento (fig. 4).

DISCUSIÓN

Orientación y flujo

En este estudio se supuso que la velocidad de flujo, estimada con el método del colorante y con la recolección total del agua de descarga, fue representativa de la velocidad promedio experimentada por las escalopas. Aun cuando no se conocen con precisión las ecuaciones que gobiernan el flujo en tubos abiertos, se sabe que la velocidad promedio de un fluido en tubos cerrados es equivalente al flujo total, dividido por la sección transversal del tubo (Vogel, 1983). El flujo real se desarrolla asintóticamente a lo largo del tubo, pero el perfil parabólico (típico de los tubos cerrados) se alcanza a una distancia aproximada equivalente al diámetro del tubo (Vogel, 1983). En nuestro

of the mean velocity experimented by the scallops. Although the equations of flow in open pipes are not known with precision, the mean velocity of a fluid in a closed pipe is known to be equivalent to the total flow divided by the transversal section of the pipe (Vogel, 1983). The real flow develops asymptotically along the pipe, but the parabolic profile (typical of closed pipes) is reached at an approximate distance equivalent to the pipe diameter (Vogel, 1983). In our case, the measurement of the dye began at a distance of 0.5 m from the inflow and covered the length of the channel (4.5 cm), and was enough to allow the whole velocity profile to be developed. Therefore, it can be assumed that the mean velocity was representative of the average flow in the experimental zone. On the other hand, small variations probably existed in the experimental flows as a consequence of the normal fluctuations in voltage, which also produce power variations in the pumps used for recirculating water between the tanks and channels. An alternative to avoid these disadvantages is to use simpler and more controlled methods, such as Wildish and Kristmanson's device (1988), in which flow velocity remains constant by means of the proper use of the water level (and therefore pressure) to supply the pipes.

The absolute growth rates obtained in this work (0.1 to 0.2 mm/d) are similar to those reported for juveniles (3 to 10 mm) of *A. irradians* (0.0 to 0.28 mm/d), at temperatures between 18°C and 23°C (Kirby-Smith and Barber, 1974; Cahalan *et al.*, 1989). However, specific growth rates found in this experiment (1.6 to 2.6 %/d) were higher than those reported for juveniles of *P. magellanicus* (0.54%/d) (Wildish and Saulnier, 1992). In the present study, the scallop *N. subnodosus* had greater growth when it was oriented with the ventral margin towards the flow. At flow speeds between 5 and 10 cm/s, free organisms

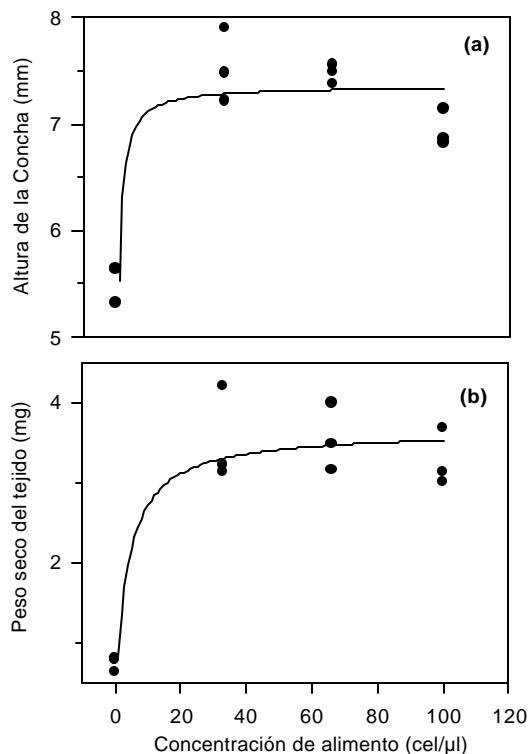


Figura 4. Incremento en altura de la concha (a) y peso seco del tejido (b) en juveniles de *Nodipecten subnodosus* (5.5 ± 0.1 mm) bajo diferentes concentraciones de *Isochrysis galbana* (clon T-ISO) y a 10cm/s de flujo. La línea representa el ajuste de los datos experimentales a la ecuación de Michaelis-Menten.

Figure 4. Increase in shell height (a) and tissue dry weight (b) in juveniles of *Nodipecten subnodosus* (5.5 ± 0.1 mm) under different concentrations of *Isochrysis galbana* (clone T-ISO) and in a 10 cm/s flow. The line represents the experimental data fitted to the Michaelis-Menten equation.

caso, la medición del colorante se inició a una distancia de 0.5 m de la entrada y abarcó la longitud total del canal (4.5 m), y fue suficiente como para permitir el desarrollo completo del perfil de velocidades, por lo que puede suponerse que la velocidad medida fue representativa del flujo promedio presente en la zona experimental. Por otra parte, es de suponerse que existieron pequeñas variaciones en los flujos experimentales como consecuencia de las fluctuaciones normales de voltaje, que también produce variaciones en la potencia de las

also oriented themselves towards the flow and attained sizes similar to those of horizontally fixed scallops oriented towards the current, which suggests that these flows are appropriate for the scallop to be able to maximize food catch. The results obtained coincide with the field studies made by Hartnoll (1967). This author found *Pecten maximus* oriented mainly towards the unidirectional flow of the tidal current. Eckman *et al.* (1989) reported the highest growth rates in juvenile scallops of *A. irradians concentricus* (8 to 14 mm) oriented with the

bombas utilizadas para recircular el agua desde los reservorios hasta los canales. Una alternativa para evitar estas desventajas es el uso de métodos más controlados y simples, tales como el aparato de Wildish y Kristmanson (1988), en el cual la velocidad de flujo se mantiene constante mediante el uso apropiado del nivel (y por lo tanto la presión) del agua que alimenta a los tubos.

Las tasas de crecimiento absoluto obtenidas en este estudio (0.1 a 0.2 mm/d) son similares a las reportadas para juveniles (3 a 10 mm) de *A. irradians* (0.0 a 0.28 mm/d), a temperaturas entre 18°C y 23°C (Kirby-Smith y Barber, 1974; Cahalan *et al.*, 1989). Sin embargo, las tasas específicas de crecimiento encontradas en este experimento (1.6 a 2.6 %/d) fueron más altas que las reportadas para juveniles de *P. magellanicus* (0.54 %/d) (Wildish y Saulnier, 1992). En el presente estudio, la escalopa *N. subnodosus* mostró mayor crecimiento cuando se orientó con el margen ventral a favor del flujo. Los organismos libres también se orientaron hacia el flujo a velocidades entre 5 y 10 cm/s, y alcanzaron tallas similares que las escalopas fijas horizontalmente a favor, lo cual sugiere que estos flujos son apropiados para que la escalopa pueda maximizar la captura del alimento. Los resultados obtenidos coinciden con los estudios de campo realizados por Hartnoll (1967). Este autor encontró a *Pecten maximus* orientada principalmente hacia el flujo unidireccional de la corriente de marea. Eckman *et al.* (1989) encontraron las mayores tasas de crecimiento en escalopas juveniles de *A. irradians concentricus* (8 a 14 mm) orientadas con la parte ventral hacia la corriente, a velocidades de flujo entre 1.4 y 17.2 cm/s. A velocidades más altas, las escalopas cambiaron su orientación, lo cual fue interpretado como una estrategia para mantener altas tasas de crecimiento (Eckman *et al.*, 1989). Mathers (1976) fue el primero en sugerir dicha estrategia cuando encontró que el 50% de los

ventral part towards the current, at flow speeds between 1.4 and 17.2 cm/s. At higher speeds, scallops changed their orientation, which was interpreted as a strategy to maintain high growth rates (Eckman *et al.*, 1989). The first to suggest this strategy was Mathers (1976), who found that, at low tide, 50% of *P. maximus* juveniles were oriented towards the tidal current and the remaining 50% against it. More controlled field experiments demonstrated that juveniles of *Placopecten magellanicus* fixed against or towards the flow did not show significant differences in their growth rate (Clareboudt *et al.*, 1994). Nevertheless, scallops found in a low flow site (16cm/s average) and outside the plastic culture trays showed more tissue weight than those cultured inside the trays (Clareboudt *et al.*, 1994). The opposite was observed in scallops located in the high flow site (90 cm/s average), suggesting that currents of about 10cm/s are necessary for the optimum growth of juveniles of this species.

The juveniles of *N. subnodosus* horizontally oriented against the current and the control ones (in tanks without flow) showed the slowest growth. This is to be expected, since scallops do not feature specialized mantle regions that form siphons, but they generate inhalant and exhalant currents by mantle movements and ciliary activity (Benninger and LePenne, 1991). Therefore, the difference between the growth attained by these two groups and the free scallops and/or those oriented towards the current indicates the importance of flow velocity for scallop growth. On the other hand, the high production of byssal filaments in the vertically oriented scallops probably represented an additional expenditure of energy, thus reducing the growth rates in shell height and weight. However, this hypothesis is still to be confirmed.

The results of this work demonstrate that a flow velocity of 15 cm/s limited the growth of

juveniles de *P. maximus* estaban orientados a favor de la corriente de marea y el 50% restante en contra, durante la bajamar. Experimentos de campo más controlados demostraron que los juveniles de *Placopecten magellanicus* fijados en contra o a favor del flujo no mostraron diferencias significativas en su tasa de crecimiento (Clareboudt *et al.*, 1994). No obstante, las escalopas ubicadas en un sitio con flujo bajo (promedio de 16 cm/s) y fuera de las canastas de cultivo mostraron mayor peso del tejido que las cultivadas dentro de las canastas (Clareboudt *et al.*, 1994). Lo opuesto se observó en las escalopas localizadas en el sitio de flujo alto (promedio de 90 cm/s), lo cual sugiere que las corrientes cercanas a los 10 cm/s son necesarias para el crecimiento óptimo de juveniles de esta especie.

Los juveniles de *N. subnodosus* orientados horizontalmente en contra y los del control (reservorios sin flujo) mostraron los crecimientos más bajos, lo cual es de esperarse, ya que las escalopas 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 (Benninger y LePenec, 1991). Por lo tanto, las diferencias entre el crecimiento alcanzado por estos dos grupos y las escalopas libres y/o las orientadas a favor indican la importancia de la velocidad del flujo para el crecimiento de las escalopas. Por otra parte, la alta producción de filamentos bisales en las escalopas orientadas verticalmente a favor probablemente representó un gasto de energía adicional, reduciendo con ello las tasas de crecimiento en altura de la concha y peso. Sin embargo, esta hipótesis requiere aún que sea confirmada.

Los resultados de este trabajo demostraron que la velocidad de flujo de 15 cm/s limitó el crecimiento de *N. subnodosus*. El efecto negativo sobre el crecimiento en flujos altos también ha sido observado en juveniles del

N. subnodosus. The negative effect of high speed flows on shellfish growth has also been observed in juveniles of the oyster *Crassostrea virginica* (Galtsoff, 1964), in *A. irradians* juveniles (Kirby-Smith, 1972) and in *P. magellanicus* adults (Wildish *et al.*, 1987), at flow speeds over 10–20 cm/s. It has been suggested that decrease in growth rates for scallops under high speed flow conditions is mainly due to inhibition of their feeding activity (Kirby-Smith, 1972). Wildish and Saulnier (1993) found a unimodal relationship between the filtration rate of *P. magellanicus* and flow velocity, with high filtration rates at low speed flow and low filtration rates at high speed flow. According to the authors, the decrease in the filtration rate of *P. magellanicus* was caused by the reduction of the exhalant opening which, in turn, was controlled by how much the valves opened. Based on the tendency observed in this study, it is possible to suggest that *N. subnodosus* also showed a unimodal tendency, with an inflection point located between 10 and 15 cm/s (fig.3).

Food concentration

The growth of the scallops (size and tissue weight) in terms of food concentration was fitted to a saturation equation (fig. 4). The minimum concentration in the experiment (33cells/μL) was enough to obtain maximum growth. The same response has also been documented in bivalves fed with dissolved organic matter (review in Wright and Ahearn, 1997). The model has also been used in other scallop species to describe growth and filtration rates at different food concentrations (Kirby-Smith and Barber, 1974; Lu and Blake, 1997). The parameters obtained indicate the concentration of food at which scallops reached maximum height (L_{max}) and tissue weight (W_{max}).

The mean saturation constant (k_s) estimated with the Michaleis-Menten equation (0.33 and

ostión *Crassostrea virginica* (Galtsoff, 1964), en juveniles de la escalopa *A. irradians* (Kirby-Smith, 1972) y en adultos de *P. magellanicus* (Wildish *et al.*, 1987), a velocidades de flujo superiores a 10–20 cm/s. Se ha sugerido que la disminución en las tasas de crecimiento de las escalopas sujetas a un flujo alto se debe principalmente a la inhibición de su actividad alimenticia (Kirby-Smith, 1972). Wildish y Saulnier (1993) encontraron una relación unimodal entre la tasa de filtración de *P. magellanicus* y la velocidad de flujo, con altas tasas de filtración a flujos bajos y bajas tasas de filtración a flujos altos. De acuerdo con los autores, la reducción en la tasa de filtración de *P. magellanicus* se debió a la reducción de la abertura exhalante, que a su vez estaba controlada por el grado de abertura de las valvas. Con base en la tendencia observada en el presente estudio, es posible sugerir que *N. subnodosus* también mostró una tendencia unimodal, con un punto de inflexión ubicado entre los 10 y 15 cm/s (fig. 3).

Concentración de alimento

El crecimiento de las escalopas (talla y peso del tejido) como función de la concentración de alimento se ajustó a una ecuación de saturación (fig. 4). La concentración mínima experimental (33 cél/μL) fue suficiente para obtener el máximo crecimiento. Esta misma respuesta ha sido también documentada en bivalvos alimentados con materia orgánica disuelta (revisión en Wright y Ahearn, 1997). El modelo también se ha utilizado en otras especies de escalopas para describir el crecimiento y las tasas de filtración a distintas concentraciones de alimento (Kirby-Smith y Barber, 1974; Lu y Blake, 1997). Los parámetros obtenidos indican la concentración de alimento a la cual las escalopas alcanzaron su máxima longitud ($L_{\text{máx}}$) y peso del tejido ($W_{\text{máx}}$).

3.44 cells/μL for shell height and tissue dry weight, respectively) suggests that the optimum concentration for these sizes of *N. subnodosus* was between 0 and 33 cells/μL. However, this range of values must be taken with caution because critical concentrations within the 0–33 cells/μL range were not tested. The use of the saturation equation may not be suitable for concentrations over 100 cells/μL, because the hyperbolic function would only be valid within the range where scallop pumping activity would not be negatively affected. The filtration rate in *P. magellanicus* is inhibited at high concentrations of microalgae, and that inhibition is achieved due to the organism partially closing its valves and consequently reducing the volume of the mantle cavity (Palmer and Williams, 1980). This produces a decrease in the pumping capacity of the gills and in the filtering capacity (Winter, 1978), resulting in negative growth rates.

In conclusion, the greatest growth rates in *N. subnodosus* juveniles are attained at current velocities between 5 and 10 cm/s and at a concentration of 33-cells/μL. Flow speeds over 10 cm/s may detach the juveniles as well as inhibit their growth.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the Universidad Autónoma de Baja California, through projects IIO-UABC 4037 and 4047, and Sist. de Inv. UABC project 4078-27. We thank Alberto Gálvez for the drawings of the scallops. One of the authors (GPS) acknowledges the receipt of a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. The comments of two anonymous reviewers greatly helped to improve the manuscript.

English translation by Manuel Gardea.

La constante de saturación media (k_s) estimada con la ecuación de Michaelis-Menten (0.33 y 3.44 cél/ μ L para la longitud de la concha y peso seco del tejido, respectivamente) sugiere que la concentración óptima de alimento para estas tallas de *N. subnodosus* estuvo entre 0 y 33 cél/ μ L. Sin embargo, este intervalo de valores se debe tomar con reservas porque no se probaron concentraciones críticas dentro del intervalo de 0 a 33 cél/ μ L. El uso de la ecuación de saturación a concentraciones superiores a 100 cél/ μ L posiblemente no sea apropiado, porque la función hiperbólica sería válida únicamente dentro del intervalo donde el bombeo de las escalopas no fuese afectado negativamente. La tasa de filtración en *P. magellanicus* es inhibida a altas concentraciones de microalgas, y esa inhibición se logra debido a que el organismo cierra parcialmente las valvas y reduce en consecuencia el volumen de la cavidad palial (Palmer y Williams, 1980). Lo anterior produce una reducción en la capacidad de bombeo branquial y en la capacidad de filtración (Winter, 1978), dando como resultado tasas de crecimiento negativo.

En conclusión, las tasas máximas de crecimiento en juveniles de *N. subnodosus* se producen a velocidades de corriente entre 5 y 10 cm/s y a la concentración de 33 cél/ μ L. Las velocidades de flujo por arriba de 10 cm/s pueden desprender los juveniles y también pueden inhibir su crecimiento.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado por la Universidad Autónoma de Baja California, a través de los proyectos internos IIO-UABC 4037 y 4047, y Sist. de Inv. UABC, proyecto 4078-27. Agradecemos a Alberto Gálvez la realización de los dibujos de escalopas. Uno de nosotros (GPS) agradece la beca para estudios de maestría, otorgada por el Consejo Nacional

de Ciencia y Tecnología. Las observaciones de dos revisores anónimos mejoraron notablemente la calidad del escrito.

REFERENCIAS

- Baqueiro-Cárdenas, E. (1984). Status of molluscan aquaculture on the Pacific coast of Mexico. *Aquaculture*, 39: 83–93.
- Benninger, P.G. and LePennec, M. (1991). Functional anatomy of scallops. In: S.E. Shumway (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Vol. 21. Elsevier, New York, pp.133–224.
- Cahalan, J.A., Siddall, S.E. and Luckenbach, M.W. (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.
- Claereboudt, M.R., Himmelman, J.H. and Cote, J. (1994). Field evaluation of the effect of current velocity and direction on the growth of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, in suspended culture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 183: 27–39.
- Dadswell, M.J. and Weighs, D. (1990). Size-related hydrodynamic characteristics of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Bivalvia: Pectinidae). *Can. J. Zool.*, 68: 778–785.
- Eckman, J.E. (1987). The role of hydrodynamics in recruitment, growth and survival of *Argopecten irradians* (L.) and *Anomia simplex* (D'Orbigny) within eelgrass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 106: 165–191.
- Eckman, J.E., Peterson, C.H. and Cahalan, J.A. (1989). Effects of flow speed, turbulence, and orientation on growth of juvenile bay scallops, *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 132: 123–140.
- Galtsoff, P.S. (1964). The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fish. Bull.*, 64: 1–480.
- García-Domínguez, F., Castro-Moyoqui, P. and Félix-Pico, F. (1992). Spat settlement and early growth of *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1835) in Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., Mexico, 1989–1990. *J. Shellfish Res.*, 11: 195 (abstract).

- García-Esquivel, Z. and Bricelj, V.M. (1993). Ontogenic changes in microhabitat distribution of juvenile bay scallop, *Argopecten irradians irradians* (L.), in eelgrass beds, and their potential significance to early recruitment. *Biol. Bull.*, 185: 42–55.
- García-Pámanes, L., García-Pámanes, F., Chi-Barragán, G., Parés-Sierra, G., García-Pámanes, J., Medina-Hurtado, O. y Núñez-Cabrero, F. (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 Nov.). SEP/SEIT, Unidad de Educación en Ciencia y Tecnología del Mar (México), p. 31.
- Hartnoll, R.G. (1967). An investigation of the movement of the scallop, *Pecten maximus*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 15: 523–533.
- Hopkins, K.D. (1992). Reporting fish growth: A review of the basics. *J. World Aquacult. Soc.*, 23: 173–179.
- Jørgensen, C.B., Famme, P., Kristensen, H.S., Larsen, P.S., Mohlenberg, F. and Riisgard, H.U. (1988). The bivalve pump: Properties and modelling. *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 34: 69–77.
- Keen, A.M. (1971). *Sea Shells of Tropical West America*. Stanford Univ. Press, Stanford, California, 1064 pp.
- Kirby-Smith, W.W. (1972). Growth of the bay scallop: The influence of experimental water currents. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8: 7–18.
- Kirby-Smith, W.W. and Barber, R.T. (1974). Suspension-feeding aquaculture systems: Effects of phytoplankton concentration and temperature on growth of the bay scallop. *Aquaculture*, 3: 135–145.
- Loosanoff, V.L. and Davis, H.C. (1963). Rearing of bivalve molluscs. *Adv. Mar. Biol.*, 1: 2–130.
- Lu, Y.T. and Blake, N.J. (1997). Clearance and ingestion rates of *Isochrysis galbana* by larval and juvenile bay scallops, *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Shellfish Res.*, 16: 47–54.
- Mathers, N.F. (1976). The effect of tidal currents on the rhythm of feeding and digestion of *Pecten maximus* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 24: 271–283.
- Miller, G.C., Allen, D.M. and Costello, T.J. (1981). Spawning of the calico scallop *Argopecten gibbus* in relation to season and temperature. *J. Shellfish Res.*, 1: 17–21.
- Morales-Hernández, R. y Cáceres-Martínez, C. (1996). Pesquería de almeja mano de león *Lyropecten subnodosus*. En: M. Casas-Valdez y G. Ponce-Díaz (eds.), *Estudio del Potencial Pesquero y Acuicola de Baja California Sur*. Vol. I. Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca en Baja California Sur, pp.87–100.
- Morgan, D.E., Goodsell, J., Matthiesen, G.C., Garey, J. and Jacobson, P. (1980). Release of hatchery-reared bay scallops (*Argopecten irradians*) onto a shallow coastal bottom in Waterford, Connecticut. *Proc. World Maricult. Soc.*, 11: 247–261.
- Palmer, R.E. and Williams, L.G. (1980). Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, 19: 163–174.
- Palmer, T. (1991). *Understanding Enzymes*. Ellis Horwood, London, 399 pp.
- Pohle, D.G., Bricelj, V.M. and García-Esquivel, Z. (1991). The eelgrass canopy: An above-bottom refuge from benthic predators for juvenile bay scallops *Argopecten irradians*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74: 47–59.
- Vogel, S. (1983). *Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow*. Princeton Univ. Press, Princeton, 352 pp.
- Walne, P.R. (1972). The influence of current speed, body size, and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 52: 345–374.
- Wildish, D.J. and Kristmanson, D.D. (1988). Growth response of giant scallops to periodicity and flow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42: 163–169.
- Wildish, D.J. and Saulnier, A.M. (1992). The effect of velocity and flow direction on the growth of juvenile and adult giant scallops. *J. Exp. Biol. Ecol.*, 155: 133–143.
- Wildish, D.J. and Saulnier, A.M. (1993). Hydrodynamic control of filtration in *Placopecten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 174: 65–82.
- Wildish, D.J., Kristmanson, D.D., Hoar, R.L., DeCoste, A.M., McCormick, S.D. and White,

- A.W. (1987). Giant scallop feeding and growth responses to flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 113: 207–220.
- Wildman, J.C. and Rhodes, E.W. (1991). Nursery culture of the bay scallop, *Argopecten irradians irradians*, in suspended mesh nets. *Aquaculture*, 99: 257–267.
- Winter, J.E. (1978). A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13: 1–33.
- Wright, S.H. and Ahearn, G.A. (1997). Nutrient absorption in invertebrates. In: W.H. Dantzler (ed.), *Comparative Physiology*. Vol. II, Sect. 13. Oxford Univ. Press, pp. 1137–1205.
- Yamamoto, G. (1960). Mortalities of the scallop during its life cycle. *Bull. Mar. Biol. Station Asamushi Tohoku Univ.*, 10: 149–152.