

**Biología reproductiva, proporción de sexo e índice de rendimiento muscular en el bivalvo de arrecife de coral *Ctenoides scaber* (Born, 1778)**

**Reproductive biology, sex ratio and muscle performance index in the coral reef bivalve *Ctenoides scaber* (Born, 1778)**

Juan A. Gómez H<sup>1</sup>, Janzel Villaláz G.<sup>2</sup>, Italo Goti<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Doctorado en Ciencias Marinas; Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá; [juanay05@hotmail.com](mailto:juanay05@hotmail.com); <https://orcid.org/0000-0002-9320-1674>

<sup>2</sup>Doctorado en Biología Marina; Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá; [janzelvillalaz@yahoo.com](mailto:janzelvillalaz@yahoo.com); <https://orcid.org/0000-0001-8914-3216>

<sup>3</sup>Maestría en Biología Marina; Profesor, Universidad de Panamá, Centro Regional de Azuero, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá; [italo.goti@up.ac.pa](mailto:italo.goti@up.ac.pa); <https://orcid.org/0000-0001-5702-5389>

**Resumen:** El bivalvo *Ctenoides scaber* habita en arrecifes de corales del Caribe. Se colectaron 60 ejemplares quincenalmente durante un año, en la Ensenada Turpialito, Venezuela y se estudió la condición reproductiva mediante cortes histológicos de las gónadas. El índice gonadosomático varió de 10% a 27% en hembras y de 4% a 17% en machos, ovocitos con diámetro promedio de 25,5 µm; el ciclo reproductivo resultó con dos picos de desove, de enero a mayo y de junio a noviembre. Los individuos cambiaron de sexo de macho a hembra a tallas mayores a 50 mm, lo que evitó la endogamia, estrategia protándrica que garantizó el éxito de la reproducción. La relación de sexo fue de 1:1,53 con diferencia significativa ( $\chi^2 = 5,5205$  p < 0,05). El índice de rendimiento muscular presentó descenso de enero a septiembre, sin relación con el índice gonadosomático (r = 0,1873 p < 0,05).

**Palabras clave:** protandria, ovocitos, folículo, gónada, rendimiento muscular

**Abstract:** The bivalve *Ctenoides scaber* inhabits coral reefs in the Caribbean. 60 specimens were collected fortnightly during one year, in Ensenada Turpialito, Venezuela, and the reproductive condition was studied by histological sections of the gonads. The gonadosomatic index ranged from 10% to 27% in females and from 4% to 17% in males, oocytes with 25.5 µm average diameter; the reproductive cycle resulted in two spawning peaks, from January to May and from June to November. The individuals changed sex from male to female at sizes greater than 50 mm, which avoided inbreeding, a protandric strategy that guaranteed the success of reproduction. The sex ratio was 1: 1.53 with significant difference ( $\chi^2 = 5.5205$  p < 0.05). The muscle performance index decreased from January to September, unrelated to the gonadosomatic index (r = 0.1873 p < 0.05).

**Key words:** protandric, oocytes, follicle, gonad, muscle performance

## 1. Introducción

Dada la gran importancia ecológica y social que tienen los impactos sobre los arrecifes coralinos, es de gran interés observar los efectos que estos pueden producir sobre la fauna asociada, en particular los moluscos bivalvos. El aumento de sedimento en suspensión que proviene de aguas continentales produce la reducción de la biodiversidad, por la proliferación de macroalgas, producto de la variación de la turbidez (De'ath y Fabricius, 2010), la cual depende de los caudales de los ríos en cuencas desprotegidas y el efecto de lluvias intensas, que afectan el arrecife y la comunidad acompañante, de acuerdo a la tasa de sedimentación (Fabricius et al., 2013), de igual manera la acidificación del océano es otro de los factores que puede producir impacto en la tasa de crecimiento de los organismos (Hennige et al., 2015). El desbalance ecológico de estos estresores incide sobre las poblaciones de moluscos tornándoles un sustrato ideal para el asentamiento y refugio de epibiontes (Romero et al., 2017) el cual reduce la condición reproductora de estas poblaciones y las conduce a la reducción de la variabilidad genética y a la extinción.

*Ctenoides scaber* (Born, 1778), conocida anteriormente como *Lima scabra* cambió el nombre científico a través de la revisión realizada por Mikkelsen y Bieler (2003), es una especie con distribución amplia, desde Carolina del Norte hasta Brasil (Mollusks Base, 2021) y considerado el invertebrado más conspicuo de los bancos arrecifales de la costa nororiental de Venezuela, asociado principalmente a la parte basal de corales escleractíneos ramificados como *Millepora alcicornis*, *Acropora cervicornis* y *Acropora palmata*; generalmente se encuentra sobre sustratos arenosos y rocosos y algunas veces en raíces sumergidas del mangle rojo, *Rhizophora mangle*, fijándose por medio del biso (Gómez et al., 1995).

Aún, cuando su distribución es reconocida ampliamente, son pocos los estudios sobre esta especie. Baha Al-Deen y Baha Al-Deen (1976) analizaron el contenido de estroncio en la concha de esta especie, Stephens (1978) analizó la sensibilidad mecánica y química del borde del manto. Lin y Pompa (1977), Porter y Safrit (1981), estudiaron la composición de carotenoides. Gómez et al. (1990) describen relaciones biométricas y biomasa de la especie, Gómez et al. (1995) realizaron estudios ecológicos sobre esta especie, Gómez et al. (1998)

estudiaron el efecto del cobre sobre la condición fisiológica y su relación ARN/ADN. Lodeiros et al. (2013) estudiaron esta especie en cultivos experimentales.

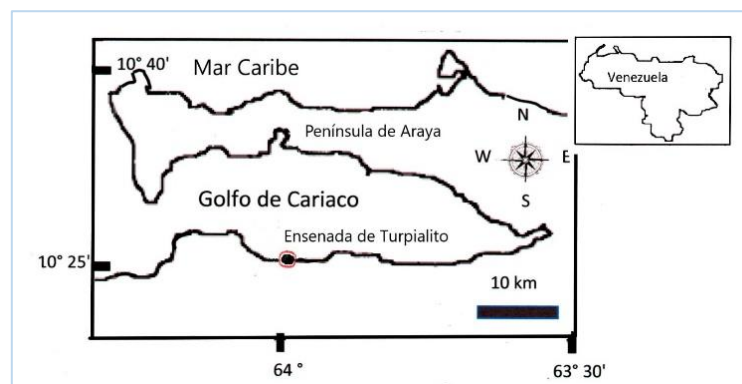
Debido a la abundancia, excelencia de su carne y a las tallas relativamente elevadas que alcanzan, tienen valor económico, acuícola y desde el punto de vista alimentario; además de ser utilizada en acuariofilia la cual puede tornarse en una especie invasora (Lin et al., 2006). Estudios realizados sobre la extracción de peces y moluscos en arrecifes de coral, han demostrado que dicha actividad deja una huella ecológica que está relacionada con el esfuerzo de captura (Newton et al., 2007); en ese sentido, las poblaciones de *C. scaber* explotadas y diezmadas, tienen implicaciones por el método utilizado en su extracción que afecta la destrucción de los corales y la reducción de las poblaciones de esta especie.

Con el propósito de aportar nuevos conocimientos sobre *C. scaber* se analizan aspectos relacionados con las características de su estado reproductivo, la proporción de sexo y el índice de rendimiento muscular (IRM).

## 2. Materiales y métodos

Los ejemplares de *Ctenoides scaber* fueron extraídos de un pequeño banco coralino costero, con una profundidad máxima de 4 a 5 m, en la Ensenada de Turpialito, situada en la costa noroeste del Golfo de Cariaco (10,4399998° N, 64,036691° W (figura 1).

**Figura 1. Localización del área de estudio y colecta de ejemplares de *Ctenoides scaber***



Fuente: Los autores.

Su presencia fue detectada, debido al color rojo intenso del manto, del pie y principalmente de sus numerosos tentáculos, que se mantienen extendidos permanentemente, excepto cuando el animal es perturbado, lo que retrae y cierra las valvas de manera rápida (figura 2).

**Figura 2. Ejemplar de *Ctenoides scaber***



Fuente: Los autores.

Los ejemplares de menor talla de *C. scaber* habitan en sustratos arenosos debajo de piedras y masas coralinas, mientras que los de mayor tamaño, en grietas de sustratos rocosos, entre las ramificaciones de corales escleractíneos y muestra preferencia por la zona basal de las ramas de estos; la coloración blanquecina de los tentáculos es el resultado de una respuesta fisiológica a estresores que puedan impactar a la especie (figura 3).

**Figura 3. Ejemplar de *Ctenoides scaber*, localizado sobre sustrato coralino**



Fuente: Los autores.

Sesenta ejemplares de *C. scaber* fueron colectados quincenalmente, al azar, por un año mediante buceo autónomo, en un pequeño banco coralino costero, con una profundidad máxima de 4 a 5 m; los individuos colectados presentaron talla entre 5 y 90 mm, estos fueron guardados en bolsas de malla y colocados en hieleras con agua de mar, para su traslado al laboratorio donde se disectaron; se separó la concha del tejido y se seleccionaron los órganos: gónada, músculo y glándula digestiva; además, el resto de tejido blando, a partir de la metodología establecida por Barber y Blake (1983).

El estudio histológico se hizo en las gónadas disecadas del resto del tejido blando e incluidas en una solución de Bouin. Una vez fijado el tejido, se incluyó en parafina y luego fue cortado a 7 µm de grosor; los cortes fueron hidratados, y teñidos con hematoxilina de Ehrlich, contrastada con eosina.

La condición reproductiva de los ejemplares de *C. scaber* fue evaluada mediante determinación del índice gonadosomático (IG) en 20 ejemplares analizados mensualmente, según la metodología establecida por Sastry y Blake (1971), a través de la relación:

$$IG = \frac{\text{Peso de la gónada}}{\text{Peso de la gónada} + \text{Peso del resto del tejido}} \times 100$$

La condición gonadal de los ejemplares mencionados, fue evaluada a través de la medición del diámetro de 15 ovocitos por placa, de un total de veinte placas por mes. Se utilizó un microscopio provisto de un micrómetro ocular marca Nikon SM2-10<sup>a</sup>, según la metodología establecida por Barber y Blake (1983).

El cambio en la proporción de sexo se determinó en los 1370 ejemplares colectados, de tallas que variaron entre 5 y 90 mm de longitud a partir de la relación hipotéticas 1:1 (Simpson, 1967).

Se determinó mensualmente el índice de rendimiento muscular (IRM) para lo que se calculó la biomasa de cuarenta ejemplares secados a 80 °C, hasta peso constante y pesados en una balanza analítica de 0,001 g de precisión, según lo establecido por Arellano-Martínez et al. (2004) mediante la ecuación:

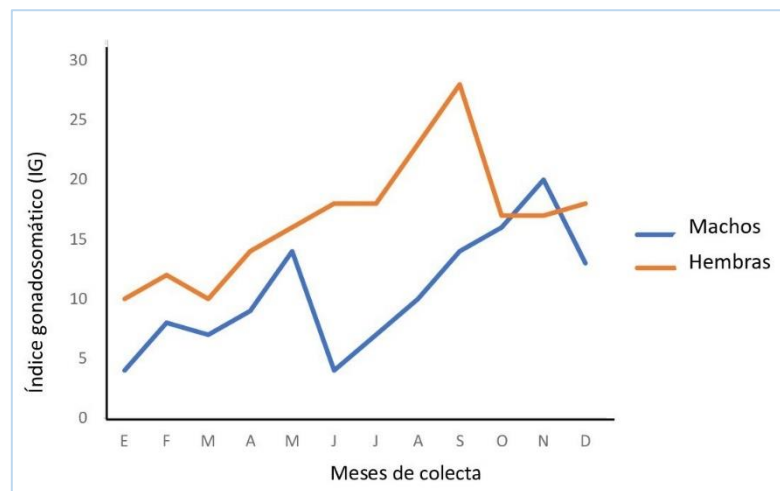
$$IRM = \frac{\text{Peso del músculo}}{\text{Peso total del tejido blando}} \times 100$$

### 3. Resultados

De los 240 ejemplares examinados en la determinación de índice gonadosomático (IG) se obtuvo una variación de 10 a 27% en hembras y de 4 a 17% en machos.

Los cambios mensuales del IG en hembras mostraron un crecimiento progresivo desde enero hasta septiembre para descender en los meses posteriores; por el contrario, en los machos el incremento de los valores de este índice ocurrió de enero a mayo y de junio a noviembre con dos picos reproductivos (figura 4).

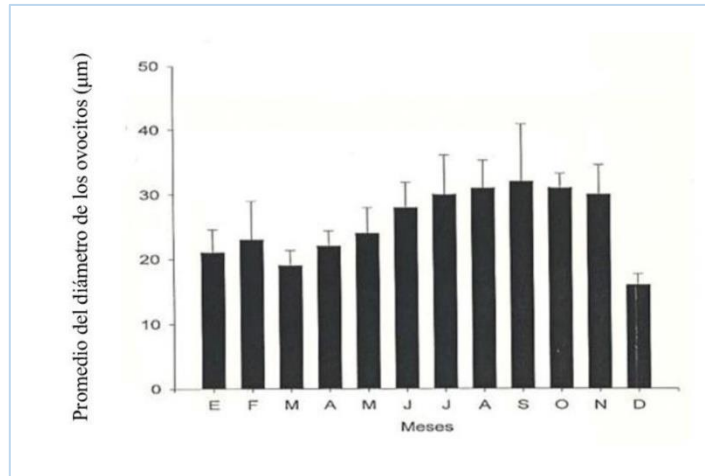
**Figura 4. Variación del índice gonadosomático (IG) en hembras y machos de *Ctenoides scaber* durante los meses de muestreo**



Fuente: Los autores

El resultado del análisis histológico de las gónadas de *C. scaber*, en cuanto a diámetro de los ovocitos, el promedio anual resultó ser de 25,5  $\mu\text{m}$ , con un valor máximo de 32,3  $\mu\text{m}$  para el mes de septiembre (figura 5). El diámetro de los ovocitos mostró un descenso de 23,5  $\mu\text{m}$  en febrero a 18,5  $\mu\text{m}$  en marzo, a partir de ese mes, se dio un nuevo aumento hasta septiembre (32,3  $\mu\text{m}$ ), con disminución en diciembre (16,1  $\mu\text{m}$ ).

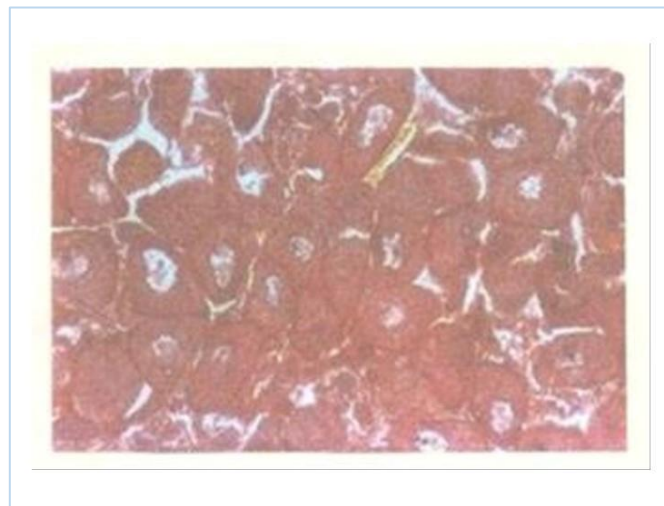
**Figura 5. Variación mensual del diámetro de los ovocitos de *Ctenoides scaber***



Fuente: Los autores

Los ovocitos mostraron un marcado aumento en número y diámetro durante los meses de marzo a septiembre, determinado por la gran producción de células de forma típicamente redondeada (figura 6).

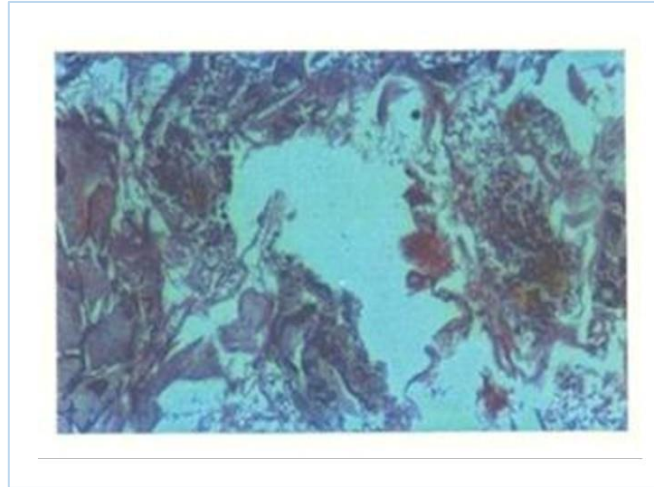
**Figura 6. Corte transversal de las gónadas de *Ctenoides scaber* de óvulos maduros**



Fuente: Los autores.

A partir del mes de octubre el diámetro de los ovocitos muestra un descenso hasta diciembre (16,1 µm), donde se registra un nuevo desove, los folículos gonadales se mostraron en su mayoría vacíos y algunos contenían residuos de ovocitos maduros (figura 7).

**Figura 7. Corte transversal de las gónadas de *Ctenoides scaber*. Detalle de los folículos gonadales vacíos con residuos de ovocitos maduros.**

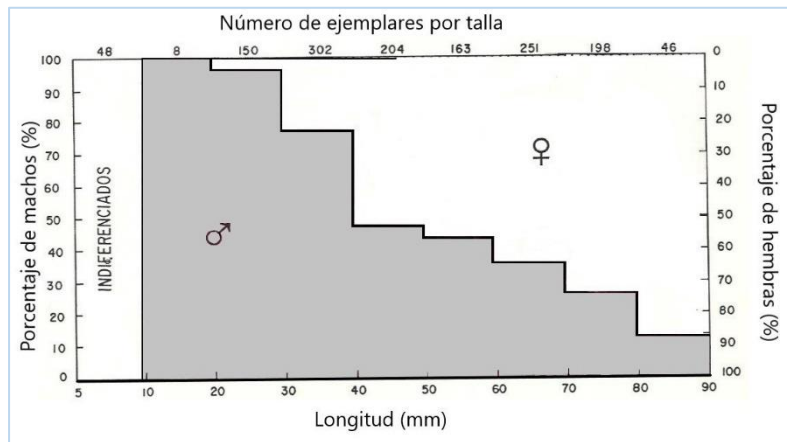


Fuente: Los autores.

De los individuos colectados el 39,58 % correspondieron a machos y 60,42 % a hembras, con una relación 1:1,53, la cual difiere significativamente de la esperada 1:1 ( $X^2 = 5,208$ ,  $p < 0,05$ ).

La diferenciación sexual mostró una proporción de machos mayor en las tallas más pequeñas, y alcanzaron valores máximos entre los 10 y 40 mm de longitud. A partir de los 45 mm, la proporción de machos disminuye, contrario a las hembras (figura. 8). El número de hembras sobrepasa al de los machos a partir de la talla de 50 mm de longitud. La proporción de sexos mantuvo una relación de 1:1 entre los 40 y 50 mm.

**Figura 8. Distribución de frecuencias de sexos (machos ♂ y hembras ♀) en función de la longitud de *Ctenoides scaber*.**



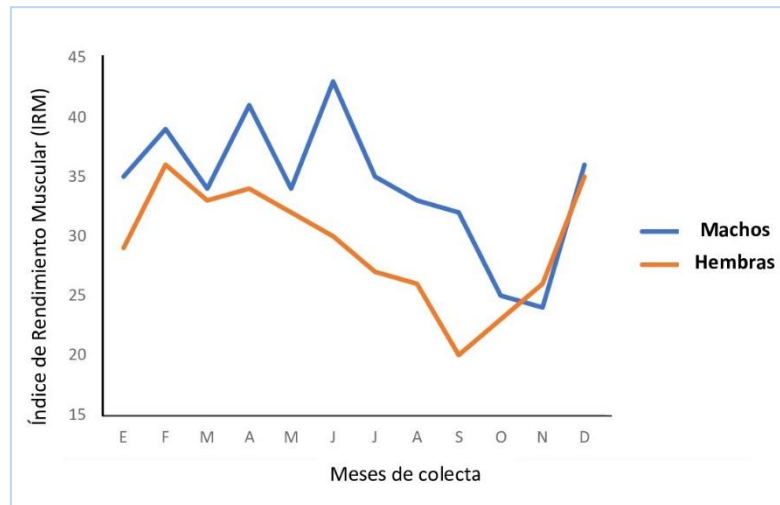
Fuente: Los autores.



Los valores del índice de rendimiento muscular en hembras mostraron un descenso continuo desde febrero hasta septiembre, para volver a incrementarse en los meses posteriores. En los machos se observó valores máximos en febrero, abril y junio, y descendió progresivamente hasta noviembre, incrementándose notablemente en diciembre (figura 9).

La relación entre los valores del IRM y el IG no fue significativa ( $r= 0,1873$ ). La glándula digestiva y el resto de tejido blando no mostraron ninguna asociación estadística con el índice gonadosomático y el diámetro de los ovocitos.

**Figura 9. Variación mensual del índice de rendimiento muscular (IRM) de hembras y machos de *Ctenoides scaber***



Fuente: Los autores.

#### 4. Discusión

*Ctenoides scaber* alcanza densidades y biomásas relativamente elevadas en los bancos someros de corales escleractíneos ramificados, constituyéndose en la especie dominante. Varios de los ejemplares colectados presentaron talla superior a la reportada por Álvarez-Barco et al. (2019) quienes señalan valores entre 20 y 70 mm.

El Índice Gonadosomático, considerado como un buen estimador del esfuerzo reproductivo (Knigge et al., 2015), resultó inferior al de Arrieche et al. (2002), quien encontró en *Perna perna*, valores de 13 a 21% en machos, no obstante, las hembras presentaron índice semejante, 13 a 19 %. En otros moluscos como *Mytilus galloprovincialis* (Chelyadina et al.,

2018) el índice varió entre 5 y 10,7 %, mientras que en *Pteria sterna* entre 8 y 17 % (Treviño Zambrano et al., 2020).

Este índice presentó un aumento durante los meses de septiembre y noviembre para las hembras y machos respectivamente, en coincidencia con el aumento de la temperatura, la cual está relacionada con el desarrollo gonadal (Ortíz-Galarza et al., 2011), lo inverso ocurre en la temporada seca que puede estar relacionado con la predominancia de juveniles, ligado, posiblemente, al reclutamiento larval. El pequeño desove ocurrido durante los meses de febrero y marzo explica la existencia de juveniles en la primera parte del año.

Los bajos valores del índice gonadosomático de enero a abril pueden ser explicados, por el acondicionamiento gonadal durante el período de mayor disponibilidad de alimento ocurrente en la época de afloramiento costanero, que se produce en el sur del Caribe, Colombia y Venezuela, entre enero y mayo (Rueda-Roa y Muller-Karger, 2013); sin embargo, no son afectados por el afloramiento de medio año que ocurre en la porción central de Venezuela, el cual es menos intenso (Rueda-Roa et al., 2018) y, por otra, por un pequeño desove ocurrido en el mes de febrero. En julio, se aprecia un incremento en los valores de este índice, lo cual indica una recuperación del tejido gonadal.

El diámetro de los ovocitos presentó valores dentro del intervalo de tamaño de *Mya arenaria* (Gauthier-Clerc et al., 2006) con variación entre 20 a 40  $\mu\text{m}$ , y de *Ruditapes philippinarum* con promedio de  $32,23 \pm 4,84 \mu\text{m}$  (Delgado y Pérez-Camacho, 2007); sin embargo, *Spisula solida* tiene ovocitos de menor tamaño que *C. scaber*,  $20,0 \pm 6,1 \mu\text{m}$  (Joaquim et al., 2008). El tamaño de ovocitos mayor a los encontrados en el presente estudio es común en los bivalvos: *Atrina maura* con 45 a 50  $\mu\text{m}$  (Ángel Pérez et al., 2007), *Nodipecten subnudosus* con 33 a 49  $\mu\text{m}$  (Yee Duarte, 2009), *Pecten sterna* con ámbito entre 36,6 y 42,7  $\mu\text{m}$  (Gómez, 2013), *Tagelus plebeius* que muestra variaciones entre 27 y 57  $\mu\text{m}$  (Farias y Rocha-Barreira, 2017).

El desarrollo de los folículos en la etapa de máxima maduración se presenta como una masa uniforme tal como lo señala Daniel-Lemus et al. (2014) en *Argopecten nucleus*, que indica que en esta etapa los folículos se presentan cargados de ovocitos maduros.

Con respecto a la condición de los folículos en etapa de desove, muestran un descenso en el diámetro, acompañado de una disminución en número de ovocitos, este comportamiento es similar a lo planteado por Daniel-Lemus et al. (2014) en *Argopecten nucleus* que muestra folículos vacíos y residuos de ovocitos maduros, al igual que *Modiolus capax*, que presenta una elevada atresia folicular en esta etapa (García-Domínguez et al., 2018).

El comportamiento de *C. scaber* de la condición reproductiva y sus periodos de desoves parciales, evidenciado por la variación del diámetro de los ovocitos durante el ciclo reproductor, tal como indica Román et al. (2001), la efectividad de la endogamia se ve reducida, lo que se convierte en una estrategia de esta especie, confirmada por la presencia de cohortes distintas. Además, esto puede verse acompañado de la maduración sincrónica de los gametos masculinos durante la estación seca, no así para la lluviosa, donde se refleja un desfase en el desarrollo de estos a partir del mes de septiembre, notándose una asincronía en los desoves de ambos sexos, lo que sugiere que estos organismos tienen implícito un sistema para garantizar cruces no consanguíneos. Paniagua-Chávez y Acosta-Ruíz (1995) sostienen que la asincronía disminuye la endogamia, lo cual resulta en una depresión de la sobrevivencia larval. Esta misma estrategia pudiera ser utilizada por *C. scaber* durante períodos críticos de disponibilidad de alimento, uno de los factores que afecta la transferencia energética y el desarrollo reproductivo (Velasco, 2013), contrario a lo indicado por Ibarra et al. (2011) en *Nodipecten spp.* los cuales son hermafroditas funcionales, condición que aumenta la probabilidad de endogamia.

La condición folicular en el proceso de maduración de *C. scaber*, muestra la misma tendencia que el IG durante el período de estudio, lo que indica que la fase reproductiva no se da de manera uniforme debido a dos períodos de desarrollo gonadal, esto sugiere el ingreso de dos cohortes en ese lapso. De lo anterior, se deduce que hay dos períodos reproductivos, uno mínimo en febrero-marzo y otro máximo, que ocurre en septiembre-noviembre. Los resultados encontrados en *C. scaber* respecto a la liberación parcial de gametos a lo largo del estudio coinciden con lo planteado por Báez et al. (2005) quienes señalan que el bivalvo *Geukensia demissa* presenta dos periodos, uno mínimo en julio y otro máximo en diciembre.

Estudios realizados por Román et al. (2001) en *Argopecten nucleus* indican desove parcial, reafirmado por lo planteado por Daniel-Lemus et al. (2014) quienes señalan que esta especie presenta liberación de gametos no continuos de baja intensidad, basado en la evaluación de la masa folicular.

Los cambios en la proporción de sexo muestran un moderado porcentaje de machos que se distribuyen en tallas inferiores a 40 y 50 mm, mientras que las hembras son numéricamente dominantes a partir de este intervalo; esto refleja el hermafroditismo protándrico de *C. scaber* confirmado por Gómez et al. (1995), y la estrategia reproductora utilizada por la especie para asegurar la supervivencia. En ese sentido Vélez (1982) señala que, en estudios realizados en *Crassostrea rhizophorae*, la proporción de machos alcanza un máximo de 61 % entre 20 y 30 mm y a partir de los 40 mm esta proporción decrece, mientras que en hembras aumenta; este autor sostiene que a través de la protandría se puede mantener la heterogeneidad genética y el proceso de selección de la especie. En ese sentido, Breton et al. (2017) reafirman este concepto y mencionan que el tamaño es un factor importante para la transferencia de sustrato energético para la producción de gametos, sobre todo, porque hembras grandes pueden producir mayor cantidad huevos, lo que es facilitado por la protandría, a pesar de que Burnell et al. (1995) al estudiar *Chlamys varians* indican que esta inversión de sexo está más bien relacionada con la edad y no tanto con la talla.

El costo energético en la formación de gametos femeninos en animales de talla pequeña sería muy alto cuando están en proceso de formación de tejido somático, por tales razones la estrategia utilizada por *C. scaber* sería desarrollar mayor cantidad de ovocitos a partir de tallas por encima de los 50 mm.

El comportamiento del IRM durante el período de estudio presentó un aumento a inicios del año y descenso en los últimos meses en las hembras, no así en machos, los cuales mantuvieron valores altos durante los primeros meses del año. Este índice no mostró correlación con el IG, se observa una tendencia inversamente proporcional, igual como ocurre en *Atrina maura*, que presentó la misma relación (Angel-Pérez et al., 2007).

Sastry y Blake (1971) demostraron para *Argopecten irradians*, que el incremento del IG se realiza a expensas del músculo aductor cuando la gametogénesis se activa, mientras que,

en estado de reposo gonadal, esta relación de dependencia no existe. Cáceres-Martínez et al. (1990) encontraron que la caída del IRM en *Argopecten circularis*, posiblemente se deba a la transferencia de materiales a la gónada para iniciar el proceso de gametogénesis, Acosta et al. (2011) muestran que *Perna viridis* aumenta el rendimiento muscular durante el período de mayor esfuerzo reproductivo, lo cual indica una relación de este índice con la reproducción, esto no coincide con lo observado en *C. scaber*, debido a la falta relación entre los índices de Rendimiento Muscular y Gonadosomático.

El descenso del IRM en las hembras, de marzo a septiembre, podría ser explicado por el desvío de reservas energéticas hacia la gónada, la cual se ve reflejada en el aumento de IG, posiblemente producto de la reducción en la disponibilidad de alimento, debido a un incremento de la temperatura que se presenta en la zona durante esa época, que incide sobre el florecimiento fitoplanctónico y la disminución de nutrientes disponibles (Gómez, 1991; Lodeiros y Himmelman, 1994). Esta disminución, también se vería agravada por la asociación de *C. scaber* con los corales y su ubicación entre las bases de las ramificaciones de éstos, los cuales se alimentan de un porcentaje considerable del plancton, reduciéndose aún más la fuente de recurso alimentario para esta especie, compitiendo por el recurso por ser ambos filtradores.

## 5. Conclusiones

- El índice gonadosomático resultó ser mayor en las hembras, con aumento sistemático hasta casi final de año, por el contrario, los machos presentaron disminución a mitad del período, a partir del cual se mantiene crecimiento semejante a las hembras.
- Se evidencia un crecimiento del diámetro de los ovocitos a lo largo del año, que va acompañado por un aumento del índice gonadosomático.
- La relación de sexo se mantiene a favor de los machos en las tallas pequeñas, a diferencia de las hembras que aumentaron a medida que alcanzaron mayor crecimiento. Se observa inversión de sexo a partir de tallas medias, lo que confirma la condición protándrica de *C. scaber*.

- Se observa disminución del índice de rendimiento muscular de las hembras hasta el último trimestre cuando se produce un aumento hasta finales de año, a diferencia de los machos que mantienen valores elevados los primeros meses.

### Referencias bibliográficas

- Acosta, V., Prieto, A., Licett, B., Longart, Y. y Montes, M. (2011). Rendimiento, índice de condición y esfuerzo reproductivo del mejillón verde *Perna viridis* en cultivo de fondo en el Golfo de Cariaco, estado de Sucre, Venezuela. *Zootecnia Trop.*, 29(4), 399-410. <http://ve.scielo.org/pdf/zt/v29n4/art02.pdf>
- Álvarez Barco, J.A., Rodríguez-Quintal, J.G., Rodríguez, C.T. y Narciso-Fejura, S.E. (2019). Moluscos asociados al arrecife coralino de Isla Larga, Parque Nacional San Esteben, Estado Carabobo, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 77(185), 5-30. [http://saber.ucv.ve/ojs/index.php/rev\\_mem/article/view/16962/144814483395](http://saber.ucv.ve/ojs/index.php/rev_mem/article/view/16962/144814483395)
- Ángel-Pérez, C., Serrano-Guzmán, S., y Ahumada-Sempor, M.A. (2007). Ciclo reproductivo del molusco *Atrina marua* (Pterioidea: Pinnidae) en un sistema lagunar costero, al sur del Pacífico tropical mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 55(3-4), 839-852. <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v55n3-4/art10v55n3-4.pdf>
- Arellano-Martínez, M., Rascotta, I.S., Ceballos-Vásquez, B.P. y Elorduy-Garay, J.F. (2004). Biochemical composition, reproductive activity and food availability of the lion's paw scallop *Nodipecten subnudosus* in the Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. *J. Shellfish Res.* 23(1), 15-23.
- Arrieché, D., Licet, B., García, N., Lodeiros, C. y Prieto, A. (2002). Índice de condición, gonádico y de rendimiento del mejillón marrón *Perna perna* (Bivalvia: Mytilidae), del Morro de Guarapo, Venezuela. *Interciencia*, 27(11), 613-619. [http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0378-18442002001100006](http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442002001100006)
- Baha Al-Deen, A.H. y Baha Al-Deen B.K. (1976). Determinación del estroncio en conchas de bivalvos por un método de dilución isotópica. *Bol. Inst. Oceanogr., Univ. Oriente*, 15(1), 15-18.

- Báez, M., García de Severeyn, Y. y Severeyn, H. (2005). Ciclo reproductivo de *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae) en la playa de Nazareth, El Moján, Estado Zulia, Venezuela. *Cienc. Mar.* 31(1A), 111-118.  
<http://www.scielo.org.mx/pdf/ciemar/v31n1a/v31n1aa10.pdf>
- Barber, B. y Blake N. (1983). Growth and reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lamarck) and its southern distributional limit. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 66, 247-256.
- Breton, S. Capt. C., Guerra, D. y Stewart, D. (2017). Sex determining mechanisms in bivalves. Preprints. 2017060127. <https://doi.org/10.20944/preprints201706.0127.v1>
- Burnell GM. (1995). Age-related protandry in the scallop *Chlamys varia* (L.) on the west coast of Ireland. *ICES Mar. Sci. Symp.* 199, 26-30.
- Cáceres-Martínez, C., Ruiz-Verdugo C.A. y Rodríguez-Jaramillo M.C. (1990). Variaciones estacionales del índice gonádico y muscular de *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835) en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México. *Inv. Mar. CICIMAR*, 5, 1-6.
- Chelyadina, N.S., Pospelova, N.V., y Popv, M.A. (2018). Comparative characteristics of indicesto assess the quality of mussel production by an example of cultivated *Mytilus galloprovincialis* (Crimea, the Black Sea). *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.*, 19(9), 719-726.  
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20193312004>
- Daniel-Lemus, Y.P., Acosta-Ortíz, E.J. Jesús Cuello, F., y Gómez-León, J. (2014). Evaluación del ciclo gametogénico de *Argopecten nucleus* (Pectinide, Bivalvia) en sistema de cultivo suspendido, en la Bahía de Nenguange, Santa Marta, Colombia. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 43(2), 363-382. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2014.43.2.7>
- De'ath, G. y Fabricius, K. (2010). Water quality as a regional driver of coral biodiversity and macroalgae on the Great Barrier Reef. *Ecological Applications*, 20(3), 840-850.  
<https://doi.org/10.1890/08-2023.1>
- Delgado, M. y Pérez-Camacho, A. (2007). Compartive study of gonadal development of *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve) and *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalvia): influence of temperature. *Scientia Marina* 71(3), 417-484. [doi: https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n3471](https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n3471)

- Fabricius, K.E., De'ath, G., Huymphrey, C. Zagorski, I. y Shcaffelke, B. (2013). Intra-annual variation in turbidity in response to terrestrial runoff on near-shore coral reefs on the Great Barrier Reef. *Est. Coast. Shelf Sci.* 116, 57-65. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.03.010>
- Farias, M.F. y Rocha-Barreira, C.A. (2017). Ciclo reproductivo de *Tagelus plebeius* (Bivalvia) en el estuario del río Ceará, Nordeste do Brasil. *Bol. Inst. Pesca São Paulo*, 43(4), 578-592. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2017v43n4p578>
- García-Domínguez, F.A., Carvalho-Saucedo, L. y Vélez-Arellano. (2018). Reproductive cycle of two *Modiolus capax* (Bivalvia: Mytilidae) beds at different depths at Ensenada de La Paz, Gulf of California, México. *Hidrobiológica* 28(3), 319-323. <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n3/Carvalho>
- Gauthier-Clere, S., Pellerin, J. y Amiard, J.C. (2006). Estradiol-17 $\beta$  and testosterone concentrations in male and female *Mya arenaria* (Mollusca bivalvia) during the reproductive cycle. *Gen. Comp. Endocri.* 145, 133-139. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.08.004>
- Gómez, J.A. (1991). *Inducción de la reproducción y cambios de la composición química de Pecten ziczac acondicionadas durante los periodos de reproducción activa y reposo sexual de las poblaciones naturales.* (Tesis de maestría), Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- Gómez, J.A., Prieto, A., y Lodeiros, C. (1990). Relaciones biométricas y Biomasa específica en el bivalvo *Lima scabra tenera* (Born, 1778). *Scientia*, 5, 13-17.
- Gómez, J.A., Liñero, I., y Fermín J. (1995). Estudios ecológicos sobre *Lima scabra* (Born,1778) (Pelecypoda: Limidae) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. I. Censo y relaciones morfométricas. *Bol. Inst. Oceanogr., Univ. Oriente*, 34, 109-119.
- Gómez, J.A., Segnini de Bravo, M. y Fuentes, M.V. (1998). Efecto del cobre sobre la condición fisiológica de *Lima scabra*, medida por la razón ARN/ADN. *Scientia*, 13(1), 27-34.
- Gómez, M.A. (2013). *Evaluación de la calidad gonádica de la concha nácar Pteria sterna (Gould, 1851) y su influencia en la viabilidad larvaria.* (Tesis de Doctorado), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., México.



<http://dspace.cibnor.mx:8080/handle/123456789/359>

- Hennigen, S.J., Wicks, L.C., Kamenos, N.A., Pema, G., Findlay, H.S. & Roberts, J.M. (2015). Hidden impacts of ocean acidification to olive and dead coral framework. *Proc. R. Soc. B* 282(1813), 2015099. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0990>
- Ibarra, A.M., Alfonsi, C. y Pérez, J.E. (2011). *Genética y biotecnologías para el mejoramiento del cultivo y la conservación del recurso Nodipecten spp.* En Maeda-Martínez, A. y Lodeiros-Seijo, C. (eds.). *Biología y cultivo de los moluscos pectínidos del género Nodipecten*. Cap. 6, 135-147.
- Joaquim, S., Matias, D., Lopes, B., Arnold, W., y Gaspar, M.B. (2008). The reproductive cycle of white clam *Spisula solida* (L.) (Mollusca: Bivalvia): Implications for aquaculture and wild stock management. *Aquaculture*, 281, 43-48.
- Knigge, T., Dahboul, F., Alain, D. y Monsinjon, T. (2015). The gametogenic cycle and oestradiol levels in the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: a 1-year study. *J. Molluscan Studies*, 81, 58-65.
- Lin, Y.H., Chang, C.H., Chen, I.H. Chiu, Y.W., Wu, S.H. y Chen, J.H. (2006). The survey of the imported aquatic invertebrates via the live aquarium ornamental trade in Taiwan. *Taiwania*, 51(2), 99-107.
- Lin, A. y Pompa, L.A. (1977). Carotenoids of the red clam *Ctenoides scaber*. *Bol. Inst. Oceanogr., Univ. Oriente*, 16, 83-86.
- Lodeiros, C. y Himmelman, J.H. (1994). Relations among environmental conditions and growth in the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac* (L.) in suspended culture in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquacult.*, 119, 345-358.
- Lodeiros, C. Martín, A., Francisco, J.V. Noriega, N. Díaz, Y., Rejhes, J. Aguilera, O. y Alió, J. (2013). *Echinoderms from Venezuela: Scientific recount, diversity and distribution*. En Alvarado, J.J. y Solís-Marín, F.A. (eds.). *Echinoderm Research and diversity in Latin America*. Cap. 7. 235-275. [doi:10.1007/978-3-642-20051-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9_7)
- Newton, K., Côte, I.M., Pilling, G.M., Jennings, S. y Dulvy N.K. (2007). Current and future sustainability of island coral reef fisheries. *Current Biology*, 17, 655-658. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.02.054>

- Mikkelsen, P.M. y Bieler, R. (2003). Systematic revision of the western Atlantic file clams, Lima and Ctenoides (Bivalvia: Limoida: Limidae). *Invertebrate Systematics*, 17, 667-710. [https://www.academia.edu/6727906/Systematic revision of the western Atlantic file clams Lima and Ctenoides Bivalvia Limoida Limidae](https://www.academia.edu/6727906/Systematic_revision_of_the_western_Atlantic_file_clams_Lima_and_Ctenoides_Bivalvia_Limoida_Limidae)
- Mollusks Base eds. (2021). *Ctenoides scaber* (Born, 1778). Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=420747>
- Ortíz-Galagarza, K.J., Iamnacone, J., Perca de la Matta, A. y Buitrón-Lemus, B. (2011). Biología reproductiva de la concha corzón *Trachycardium procerum* (Sowerby, 1833) (Caridiidae, Pelecypoda) de Chimbote, Perú. *The Biologist*, 9(1), 66-97.
- Paniagua-Chávez, C.G., y Acosta-Ruíz, M.J. (1995). Desarrollo gonadal de *Crassostrea gigas* en Bahía San Quintín, Baja California, Mexico. *Cien. Mar.*, 20, 225-242.
- Porter, H.J. y Safrit, G. (1981). The marine faunal zones of North Carolina, with new molluscan records. *Nautilus*, 95, 127-130.
- Román, G., Martínez, G., García, O., y Freites L. (2001). *Reproducción*. En Maeda-Martínez, A. N. (Ed.). Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y acuicultura. Editorial Limusa, México D. F., 27-59.
- Romero, M.V., Shejter, L. y Bremec, C.S. (2017). Capítulo 8 *Epibiosis y bioerosion en invertebrados bentónicos marinos*. En Bremec, C.S. y Gilerto, D.A. (Eds.) Comunidades bentónicas en regiones de interés pesquero de la Argentina. Instituto Nacional de Investigaciones y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 1209-129.
- Rueda-Roa, D.T., Ezer, T. y Muller-Karger, F.E. (2018). Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the southern Caribbean sea from remote sensing and local data. *J. Mar. Sci. Eng.*, 6(2), 1-19. <https://doi.org/10.3390/jmse6020036>
- Rueda-Roa, D.T., y Muller-Karger, F.E. (2013). The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentrations patterns. *Deep-Sea Res. I.*, 78, 102-114. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.04.008>
- Sastry, A.N. y Blake, N.J. (1971). Regulation of gonad development in the Bay scallop *Aequipecten irradians*. *Limnol. Oceanogr.*, 5, 86-105.

- Simpson, R. (1967). *Quantitative Zoology*. Hancourt, Brace & World, Inc.
- Stephens, P.J. (1978). Mechanical and chemical sensitivity at the mantle edge of the file clam *Ctenoides scaber* (Born). *Mar. Behav. Physiol.*, 5(2), 79-90.
- Treviño Zambrano, L.M., Angeles-Escobar, B.E., Vélez Falcón, J., García Bermúdez, A., y Lodeiros, C. (2020). Acondicionamiento gonádico e inducción al desove por “shock” térmico de la ostra perlífera *Pteria sterna* (Gould, 1851) en condiciones de laboratorio. *Foro Iberoam. Rec. Nat. Acui.* 9,176-189.  
<http://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/UNALM/3096>
- Velasco, L.A. (2013). Esfuerzo reproductivo em moluscos: una revisión. *Rev. Intropica*, 8, 87-97. <http://revistas.unimagdalena.edu.co/index.php/intropica/article/view/743>
- Vélez, A. (1982). Hermafroditismo en la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae*. *Bol. Inst. Oceanogr., Univ. Oriente*, 21, 129-132.
- Yee Duarte, J.A. (2009). *Reproducción de la almeja Mano de León Nodipecten subnodosus, Sowerby 1935 en Bahía de Los Ángeles, B.C. México*. (Tesis de Maestría), Instituto Politécnico Nacional.  
<https://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/14127>