

ESFUERZO REPRODUCTIVO EN MOLUSCOS: UNA REVISIÓN

REPRODUCTIVE EFFORT IN MOLLUSCS: A REVIEW

Luz Adriana Velasco

RESUMEN

Se llevó a cabo un análisis de cada uno de los índices que se han propuesto para estimar el esfuerzo reproductivo de moluscos con el fin de aclarar su pertinencia y determinación tanto conceptual como operativa. Adicionalmente, se hizo una síntesis de los diversos factores que afectan el esfuerzo reproductivo de los moluscos así como a las diferentes estrategias de partición de la energía asimilada. Finalmente, se examina la utilidad de la determinación del esfuerzo reproductivo de moluscos en los campos de ecología y fisiología aplicada.

PALABRAS CLAVE: Moluscos, esfuerzo reproductivo, fisiología energética, crecimiento potencial, índices fisiológicos

ABSTRACT

It was carried out an analysis of each one of the different indices proposed to estimate the reproductive effort in mollusks with the purpose of clarifying its pertinence and determination. Additionally, a synthesis of the various factors affecting the reproductive effort of mollusks as well as the different partitioning strategies of the assimilated energy was performed. Finally, it was examined the usefulness of the reproductive effort determination in the fields of ecology and applied physiology.

KEY WORDS: Molluscs, reproductive effort, energetic physiology, scope for growth, physiological indexes

INTRODUCCIÓN

Desde hace varias décadas, el entendimiento de la partición de la energía asimilada entre el crecimiento, la reproducción y el metabolismo ha sido de gran interés para teóricos en historias de vida y para ecofisiólogos, quienes desarrollaron el concepto de esfuerzo reproductivo. El esfuerzo reproductivo se ha definido como el nivel de energía asignado a la reproducción (Bayne y Newell, 1983) o la proporción de energía disponible en un organismo que es canalizada en la reproducción (Thompson y MacDonald, 1991).

La cantidad de energía con la que cuenta un animal para crecer y reproducirse, o energía asimilada, es el resultado de la diferencia entre la energía que adquiere del alimento y la que se gasta para mantener las funciones vitales junto con la que se pierde en los productos

de excreción y secreción (Bayne y Newell, 1983). La ganancia de energía en los moluscos está dada por la velocidad y eficiencia de los procesos involucrados en la alimentación, los cuales incluyen: 1) Captura e ingestión del alimento con ayuda de branquias, palpos labiales, rádulas, brazos, mandíbulas y/o glándulas de veneno. 2) Digestión del alimento ingerido mediante enzimas producidas en el estómago, glándula digestiva y/o en el intestino (Purchon, 1971; Morton, 1983). 3) Absorción y asimilación de nutrientes simples hacia el sistema circulatorio y las células a través del epitelio del estómago, intestino y/o en la glándula digestiva (Morton, 1983; Hawkins et al., 1986). Por otro lado, las salidas de energía están dadas por la velocidad y eficiencia con las cuales se gasta energía en el mantenimiento de las diferentes funciones vitales, incluyendo las actividades de movimiento y alimentación. Adicionalmente, hay una pérdida de energía en las sustancias eliminadas

Dirección de los autores:

Laboratorio de Moluscos y Microalgas, Universidad del Magdalena, Carrera 2 No. 18-27, Taganga, Santa Marta, Colombia. Teléfono y fax: 57 5 4219133, e-mail: molmarcol@gmail.com. (L.A.V)



del organismo que tienen energía almacenada en sus moléculas, las cuales en los moluscos están representadas en los desechos nitrogenados que son excretados y en el mucus producido (Bayne y Newell, 1983; Carefoot, 1987).

Las múltiples interpretaciones que se le han dado al término “energía disponible” que acompaña a la definición de esfuerzo reproductivo, han ocasionado que la estimación de esta variable haya tenido diferentes comprensiones, índices de cuantificación y metodologías para la medición de los parámetros que lo componen. Algunos la toman como la energía almacenada en las estructuras corporales, y otros como la energía del alimento ingerido, absorbido o asimilado. En este trabajo se hace una revisión de las diferentes formas de estimar el esfuerzo reproductivo, analizando la representatividad del concepto, ventajas y desventajas de su utilización, y brindando una sugerencia final sobre los más apropiados y los que se deben descartar. Así mismo, se hace una síntesis de los principales factores que lo afectan, se describen las principales estrategias de partición energética de los moluscos, y, finalmente, se examina la existencia de una relación entre el esfuerzo reproductivo de los moluscos y diferentes variables de su historia de vida.

Para llevar a cabo esta revisión, se consultaron diversas bases de datos como Science Direct, Pubmed, Springer, Google académico, Bio One y Jstore, entre otras.

ÍNDICES DE ESFUERZO REPRODUCTIVO

Son varios los índices que se han propuesto para evaluar el esfuerzo reproductivo. Sea cualquiera el que se use, es necesario conocer previa o paralelamente el ciclo reproductivo de las poblaciones en estudio (número de desoves al año, sincronización y duración de la gametogénesis). El esfuerzo reproductivo se puede estimar para un periodo de tiempo que puede ir desde una determinada época reproductiva (meses), un año o hasta toda una vida (varios años). Este índice puede darse como una proporción o como un porcentaje, y puede expresarse para organismos de un tamaño estándar o para una población dada (Lucas, 1982).

En todos los índices de esfuerzo reproductivo debe haber una cuantificación del crecimiento del tejido reproductivo (Pr), la cual hará parte del numerador de

cualquiera de los índices. La estimación de Pr en una muestra representativa de una población de moluscos puede hacerse de diferentes formas: 1) Determinando el peso seco promedio de la gónada producida en un periodo de tiempo o hasta alcanzar su máxima madurez. Este método es sencillo de aplicar y puede ser usado tanto en poblaciones naturales como en cautiverio. No obstante, no se recomienda en moluscos donde la gónada se encuentra estrechamente relacionada con el sistema digestivo, ya que es prácticamente imposible separarlos, por lo que la estimación de Pr tiende a ser sobreestimada al incluir porciones del sistema digestivo. Adicionalmente, esta técnica puede llevar a una sobreestimación del tejido reproductivo ya que puede haber una proporción importante de sustancias de reserva en la gónada antes de la gametogénesis y después del desove, la cual es reabsorbida y no hace parte del tejido reproductivo, como se ha observado en pectínidos (Román et al., 2001). 2) Determinando el peso seco de los gametos liberados al medio externo. Para obtener los gametos es posible inducir el desove (ej.: en bivalvos con agentes químicos y cambios de temperatura) o coleccionar las masas de huevos liberadas naturalmente (Tood, 1979; Lucas, 1982; Bayne et al., 1983). Esta metodología puede ser aplicada cuando se tienen las facilidades para mantener a los animales en condiciones controladas y hay forma de tener certeza sobre los animales que han desovado y los que no lo han hecho. Tiene como desventajas el ser operativamente más complicada y dar sesgos debidos a estrés por manipulación si no se aclimatan apropiadamente los animales a las condiciones de laboratorio, pero es una de las formas más confiables de saber la energía que efectivamente el organismo deriva a la reproducción. 3) Determinando indirectamente el peso seco de la gónada a partir de la diferencia entre el peso de los animales antes y después del desove (Thompson, 1979). Para aplicar este método se debe conocer la relación entre el peso seco y húmedo total de los animales. Resulta útil con animales de poblaciones silvestres marcados o en cautiverio, cuando se tiene dificultad para coleccionar los gametos y/o no es posible diferenciar los animales que han desovado.

Entre los índices de esfuerzo reproductivo más utilizados y aceptados está la proporción de la producción total que es debida a la reproducción (ER_c) (Browne y Rusell-Hunter, 1978).

$$ER_1 = Pr / (Pr + Ps)$$

Donde Pr es el crecimiento del tejido reproductivo y Ps el crecimiento del tejido somático. Pr puede ser determinado con las técnicas antes mencionadas. Por otro lado, el crecimiento del tejido somático (Ps) de una población silvestre de moluscos se halla a partir de la determinación periódica (mensual o quincenal) del peso seco de los tejidos somáticos (incluyendo la concha) de una muestra representativa de diferentes clases de edad (Thompson y MacDonald, 1991). También es posible hallarla a partir de la diferencia entre el peso seco promedio de los tejidos somáticos de muestras representativas de una población en su máxima madurez y en estado inmaduro. Es conveniente ajustar los datos a la curva de crecimiento de von Bertalanffy para determinar la tasa de crecimiento de organismos con diferentes edades. Estimaciones indirectas del crecimiento somático a partir del seguimiento de organismos marcados cuya relación talla de la concha - peso del tejido somático o del tejido gonadal sea conocida (Parry, 1982) no son recomendables, pues se está introduciendo un error importante al desconocerse la proporción real de gónada y tejidos somáticos.

El índice ER_1 tiene la desventaja de sobrestimar la cantidad de energía destinada a la reproducción, ya que dentro de los recursos disponibles del animal no se tienen en cuenta las pérdidas de energía en que incurre para mantener sus funciones vitales (metabolismo, excreción y/o producción de mucus) (Figura 1).

El índice ER_2 es similar a ER_1 , pero incluye en la producción total la tasa metabólica (R) que representa la energía gastada en el mantenimiento de las funciones vitales del animal (Tinkle y Hadley, 1975).

$$ER_2 = Pr / (Pr + Ps + R)$$

La determinación de R en moluscos se hace colocando una muestra representativa de la población en estudio en respirómetros o cámaras herméticas por periodo de tiempo y calculando la diferencia entre la concentración de oxígeno inicial y la final (Bayne et al., 1985). Lo más deseable es realizar estas mediciones manteniendo a los animales en una condición rutinaria, es decir, recién alimentados y realizando una actividad normal representativa de su forma de vida. Por medio de la determinación de estos valores es posible establecer la tasa metabólica en unidades energéticas (Joules o calorías) mediante el factor de conversión como el propuesto por Gnaiger (1983), en donde 1 mL O_2

equivale a 20,08 J. Para calcular este índice es necesario que Pr y Ps también sean transformados a unidades de energía. Con tal fin, es necesario calcular el peso seco orgánico de la gónada y el resto de los tejidos, al igual que calcular la energía equivalente mediante el uso de factores como el de Crisp (1971), donde 1 mg de materia orgánica equivale a 20,78 J. Alternativamente, una mejor aproximación es calcular el factor de conversión a partir de la determinación del contenido real de energía de los tejidos de los animales estudiados mediante una bomba calorimétrica.

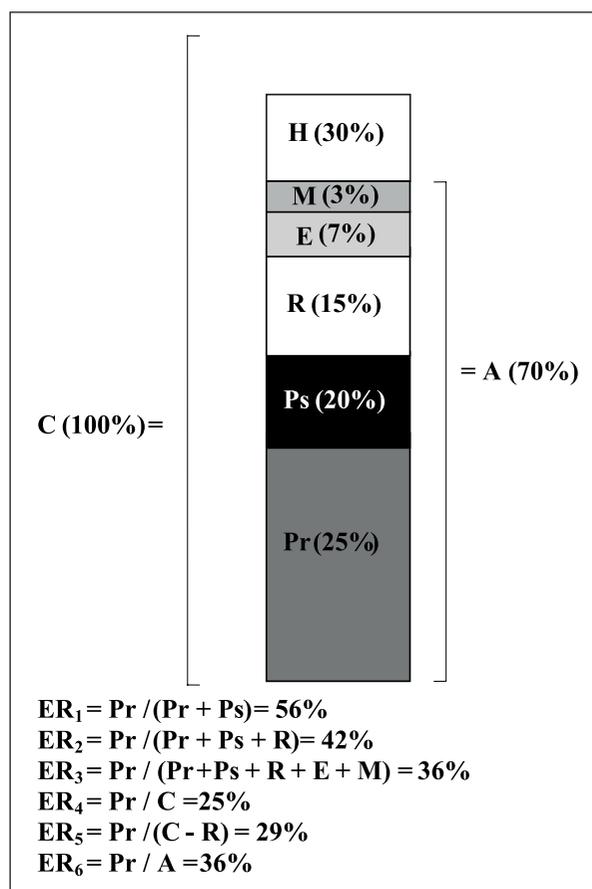


Figura 1. Distribución hipotética de la energía adquirida del alimento por parte de un molusco y variaciones en la estimación de su esfuerzo reproductivo (ER) usando diferentes índices (ER_1 a ER_6). Energía ingerida (C); energía que se pierde en las heces (H) y en el mucus producido (M); energía gastada para realizar las diferentes funciones (R), energía usada para crecer (Ps) y para reproducirse (Pr); energía absorbida o asimilada del alimento (A).

Aunque el índice ER_2 cuantifica de una forma más real el esfuerzo reproductivo que ER_1 , no incluye las pérdidas de energía por los productos de excreción ni por el mucus,

razón por la cual este índice también sobreestima la energía disponible del animal (Figura 1). La inclusión de estas variables dentro de la determinación de la energía disponible en moluscos, se considera importante ya que estos valores pueden ser considerables (Carefoot, 1978). Por ello el índice ER_3 puede ser más preciso, aunque también más dispendioso para la medición de las variables tasa de excreción (E) y producción de mucus (M).

$$ER_3 = Pr / (Pr + Ps + R + E + M)$$

La tasa de excreción E de los moluscos se estima incubando a los animales en cámaras cerradas por un periodo corto de tiempo y calculando la tasa de producción de amonio (Bayne et al., 1985). La energía contenida en estas sustancias se determina a partir de factores como el de Elliot y Davison (1975), quienes indican que 1 mg NH_4-N equivale a 24,8 J. La producción de mucus es cuantificada determinando el peso orgánico del mucus producido por una muestra de gasterópodos en un periodo de tiempo.

Aunque dos organismos pueden destinar las mismas cantidades de energía a la reproducción a tallas equivalentes, pueden diferir en la cantidad de energía reunida o en el tiempo que se requirió para ello. Por estas razones, se ha sugerido que las mediciones de esfuerzo reproductivo empleando balances de energía (determinaciones de entrada y salida de energía) constituyen una mejor base empírica para entender las diferencias en la partición de energía (Parry, 1982). Existen varios índices de esfuerzo reproductivo que relacionan la producción reproductiva con alguna medición de la velocidad de entrada de energía en el organismo (Hirshfield y Tinkle, 1975). Es así como el índice ER_4 estima el crecimiento del tejido reproductivo en relación con la cantidad de energía ingerida por los animales [©] en un determinado periodo de tiempo.

$$ER_4 = Pr / C$$

La tasa de ingestión [©] de los moluscos se determina directamente calculando la diferencia entre el peso seco del alimento suministrado y el no ingerido (Carefoot, 1987), o, indirectamente, conociendo el contenido orgánico del alimento disponible en el medio, así como la tasa de producción de pseudoheces y/o heces orgánicas e inorgánicas (Iglesias et al., 1998). Para calcular el ER_4 debe establecerse el contenido de energía del alimento y de la gónada usando la metodología indicada anteriormente para la estimación del ER_2 .

Este índice tiene la desventaja de ser técnicamente complejo de estimar en el campo, ya que requiere de un laboratorio móvil, pero resulta apropiado para animales mantenidos en condiciones ambientales controladas porque es rápido de estimar y no depende de la determinación del crecimiento somático por largos periodos de tiempo (Thompson y MacDonald, 1991). El ER_4 tiende a dar valores muy bajos (Figura 1), debido a que sobrestima la energía disponible del individuo al considerar que toda la energía ingerida con el alimento es la que este tiene disponible para utilizar y no tiene en cuenta la energía que no es absorbida en el tracto digestivo, la cual es expulsada con las heces.

Otro índice similar es el ER_5 (Thompson y Macdonald, 1991), en el cual se estima el crecimiento del tejido reproductivo en relación con la diferencia entre la cantidad de energía ingerida por los animales (C) y la gastada en mantener sus funciones vitales (R) en un determinado periodo de tiempo.

$$ER_5 = Pr / (C - R)$$

Los valores de R y C se estiman como se indicó en los índices ER_2 y ER_4 , respectivamente.

El índice ER_5 , además de tener los mismos inconvenientes de ER_4 , erróneamente resta la energía que se gasta en metabolismo, la cual hace parte de la energía total para utilizar que tiene el animal, introduciendo un sesgo importante en la estimación (Figura 1).

El índice ER_6 estima la proporción de la energía absorbida del alimento en el tracto digestivo por unidad de tiempo (A) que es derivada al crecimiento reproductivo (Pr):

$$ER_6 = Pr / A$$

La tasa de absorción (A) se determina del producto de la tasa de ingestión (C) en unidades de energía y la eficiencia de absorción (EA). La eficiencia de absorción se determina conociendo el contenido orgánico e inorgánico de las heces y del alimento, siguiendo la metodología de Conover (1966).

El índice ER_6 representa de forma más real el esfuerzo reproductivo, ya que la tasa de absorción de la energía del alimento representa de la mejor forma la energía disponible que tiene el animal para llevar a cabo todos sus procesos: gastos metabólicos; pérdidas por excreción y/o producción de mucus; crecimiento somático y reproductivo (Figura 1). Tiene las mismas desventajas

técnicas de los 2 índices anteriores para llevar a cabo las estimaciones en el campo, requiriéndose un laboratorio móvil. Este índice puede dar determinaciones muy exactas para el estudio de poblaciones mantenidas en condiciones controladas, pero en poblaciones naturales cuya dieta varía espacial y temporalmente su valor está limitado a la dieta examinada en el estudio.

La figura 1 ilustra las amplias variaciones que puede tener la estimación del esfuerzo reproductivo atribuidas solo al uso de los diferentes índices mencionados. Considerando estas variaciones, así como los análisis realizados para cada índice, los índices que mejor representan el concepto de esfuerzo reproductivo son ER_3 y ER_6 . En los casos en que las dietas son muy variables y/o existe dificultad técnica para establecer la tasa de absorción, se recomienda usar el índice ER_2 , siempre y cuando las pérdidas de energía por excreción y producción de mucus sean despreciables. Por ejemplo, en los gasterópodos terrestres es difícil cuantificar la tasa de excreción de sus desechos nitrogenados ya que los almacenan en forma de ácido úrico y los expulsan con una baja frecuencia (Needham, 1935). Adicionalmente, se ha observado que el patrón de variación de ER_1 y ER_2 es muy similar entre individuos, por lo que cualquiera de los dos es igualmente efectivo para ver tendencias del esfuerzo reproductivo en respuesta a diferentes variables en lugar de valores reales, (Havenhand y Tood, 1989).

Existen otros índices que se propusieron para evaluar el esfuerzo reproductivo de una forma más sencilla, pero que presentan serios problemas y en la actualidad han sido descartados como indicadores del esfuerzo reproductivo. Entre ellos están la salida reproductiva y el costo somático. La salida reproductiva (SR) es la proporción de tejido reproductivo producido (Pr) con respecto al peso del individuo (B); también se ha llamado índice gonado-somático.

$$SR = Pr / B$$

Esta proporción subestima el esfuerzo reproductivo de un animal por varias razones: 1) El esfuerzo reproductivo de un solo año (o de un intervalo corto de tiempo) es dividido entre la producción somática acumulada durante años (o un intervalo de tiempo largo) (Thompson y MacDonald, 1991). 2) No tiene en cuenta la energía que se pierde por metabolismo, excreción y/o producción de mucus (Clarke, 1987). Aunque usualmente la salida reproductiva guarda una correlación directa con el esfuerzo reproductivo, en algunas ocasiones ocurre que una reducción en la salida

reproductiva se asocia a un aumento en el esfuerzo reproductivo, especialmente cuando las condiciones ambientales generan estrés (Bayne et al. 1983). Los valores de Pr en este índice normalmente se calculan directamente de forma gravimétrica, o indirectamente a partir del análisis de la gónada en términos de volumen (Velasco, 2008), área (por medio de análisis histológicos) y/o contenido de proteínas (usando la prueba de inmunoabsorción enzimática) (Royer et al., 2008; Uddin, 2013).

El “costo somático” (CS) estima la proporción de la inversión somática que se deja de producir en organismos maduros (Ps) con respecto a la que producen los inmaduros (Psi) (Tuomi et al., 1983).

$$CS = (Psi - Ps) / Psi$$

Esta proporción introduce un fuerte sesgo al no tener en cuenta la diferencia en la eficiencia metabólica y entrada de recursos que tienen los animales maduros e inmaduros.

Otros índices que se han usado recientemente para medir esfuerzo reproductivo, como la proporción de túbulos gonadales en el área gonadal determinada usando análisis de imágenes histológicas (Jouaux et al., 2010) no son incluidos en esta revisión, ya que no cumplen con la definición fundamental de este concepto, representando en su lugar una caracterización de la salida reproductiva.

Factores que afectan el esfuerzo reproductivo en moluscos

Todos los factores que alteran la adquisición y/o pérdidas de energía de un organismo, tienen un considerable impacto en el esfuerzo reproductivo (Bayne y Newell, 1983); dichos factores pueden ser de orden externo o interno. A continuación se describen aquellos que se han hallado para el caso de moluscos.

1. Externos

a. Alimento

Es uno de los principales factores que afectan la energética y la cronología reproductivas. La energía para la reproducción puede ser obtenida directamente del ambiente o puede ser almacenada, usualmente en forma de carbohidratos (glucógeno), durante los períodos de abundancia de nutrientes hasta que la transferencia

a la reproducción sea oportuna (Sastry, 1975). En varias especies de moluscos se ha comprobado que al incrementarse la disponibilidad y/o calidad del alimento, variables como la asimilación, la salida reproductiva y/o el esfuerzo reproductivo aumentan también (Workman, 1983; MacDonald y Thompson, 1985; MacDonald y Bourne, 1987; Navarro e Iglesias, 1995; Hendriks et al., 2003), probablemente debido a que estas especies derivan la energía para la reproducción directamente del alimento. Se sabe que las dietas con altos niveles de ácidos grasos poliinsaturados, eicosapentanoicos y docosahecanoicos, promueven mayores salidas reproductivas (fecundidad y tamaño de oocitos) en bivalvos como *Macoma balthica* (Hendriks et al., 2003).

Contrariamente, en otros casos se ha verificado una falta de influencia de la alimentación sobre el esfuerzo reproductivo, como sucede en el gastrópodo *Pomacea canaliculata* (Lamarck) (Estoy et al., 2002), o incluso se ha encontrado un mayor esfuerzo reproductivo cuando las condiciones de alimentación son deficientes, como en *Nassarius pauperatus* (Lamarck) (McKillup y Butler, 1979). Esto posiblemente se deba a que la principal fuente de energía para la reproducción proviene de sus reservas de glucógeno. La última estrategia mencionada puede ser selectivamente ventajosa cuando las probabilidades de sobrevivir otra temporada son reducidas.

b. Temperatura

La temperatura puede modificar las tasas de gametogénesis, al afectar los gastos metabólicos (Navarro e Iglesias, 1995). En la mayoría de los moluscos estudiados, la cantidad de energía asimilada, la salida reproductiva y/o el esfuerzo reproductivo aumentan con la temperatura (Clarke, 1987; MacDonald y Bourne, 1987; Navarro e Iglesias, 1995; Velasco, 2006; Velasco y Barros, 2007), pero a valores muy altos de temperatura estas variables descienden (Navarro e Iglesias, 1995; Velasco, 2006), posiblemente debido a que el aumento en la temperatura promueve el aumento de las tasas metabólicas y/o de excreción (Beiras et al., 1995; Bougrier et al., 1995; Sicard et al. 1999; Velasco, 2006;).

c. Estrés

En respuesta a un ambiente deteriorado o a parámetros ambientales extremos para un molusco, se ha verificado un descenso en su esfuerzo reproductivo y/o en la edad específica en la cual el incremento del esfuerzo

reproductivo es mayor (Bayne et al., 1983; Iglesias y Navarro, 1991). Experimentos en laboratorio con *Mytilus edulis* (Lamarck) han mostrado que el esfuerzo reproductivo se mantiene a altos valores hasta que el estrés experimental es muy severo, condiciones en las que también se evidencia la reabsorción de los gametos y la utilización de energía almacenada endógenamente, para el metabolismo (Bayne y Newell, 1983).

Por otro lado, en algunas especies como en gasterópodos de los géneros *Littorina* y *Patella*, se ha evidenciado que las poblaciones o miembros de una población sujetos repetidamente a presiones que ocasionan altas mortalidades, tales como factores ambientales desfavorables o presión pesquera, tienen mayores esfuerzos reproductivos que los miembros de poblaciones más estables (Lassen, 1979; Hughes y Roberts, 1980).

Tales respuestas sugieren que un estrés temporal ocasiona el descenso en el esfuerzo reproductivo, mientras que uno de largo plazo ocasiona el efecto contrario, posiblemente como una medida que permita contrarrestar la alta mortalidad y mejorar el éxito reproductivo.

2. Internos

a. Edad

La salida reproductiva y el esfuerzo reproductivo de los moluscos se incrementan con la edad (Vahl, 1981; Bayne y Newell, 1983; Iglesias y Navarro, 1991; Pouvreau et al., 2000; Estoy et al., 2002). En individuos seniles el esfuerzo reproductivo es usualmente muy alto llegando a valores cercanos al 100 % (Hughes y Roberts 1980; Thompson y MacDonald, 1991). Esto ocurre debido a la reducción en los gastos metabólicos (Perron, 1982; Bayne et al., 1983; Workman, 1983) y en la producción somática (Bayne y Newell, 1983) al incrementarse la edad.

b. Sexo:

Para algunas especies de gasterópodos como *Patella vulgata* (Lamarck) se ha observado que hay un mayor esfuerzo reproductivo en los machos que en las hembras (Workman, 1983), mientras que en otras como *Littorina littorea* (Lamarck) ocurre lo contrario: los machos presentan un esfuerzo reproductivo mucho menor que el de las hembras, especialmente cuando se comparan animales de mayores tallas (Grahame, 1973).

c. Variación genética

Indudablemente existe un componente génico que afecta al esfuerzo reproductivo, aunque está poco documentado y es más difícil de cuantificar. Jokela y Mutikainen (1995) usan trasplantes recíprocos en poblaciones de *Anodonta piscinalis* (Nilss) y demuestran que hay una baja plasticidad fenotípica en la salida reproductiva bajo condiciones ambientales diferentes, y por lo tanto, que la modulación genética es importante. En *Placopecten magellanicus* (Gmelin) de diferentes poblaciones se encontraron variaciones intraespecíficas en el esfuerzo reproductivo y longevidad no asociadas a factores ambientales, las cuales pueden atribuirse a variaciones genéticas (MacDonald y Thompson, 1988). Finalmente, Huvet et al. (2010) demostraron que en *Crassostrea gigas* (Thunberg) existe una correlación negativa entre el esfuerzo reproductivo y la resistencia a la mortalidad del verano, organismos provenientes de líneas resistentes a la mortalidad del verano presentaron menores valores de esfuerzo reproductivo que aquellos provenientes de líneas vulnerables a dicha mortalidad. Esto sugiere que el esfuerzo reproductivo es un carácter heredable.

Estrategias de partición de la energía asimilada en moluscos

La mayoría de los moluscos inmaduros que tienen unas tasas de asimilación de energía comparativamente más alta que los de mayor edad (Thompson y MacDonald, 1991) e invierten en la síntesis de proteínas (crecimiento somático) durante períodos de abundancia de alimento y durante períodos de baja oferta alimenticia, metabolizan rápidamente este caro producto energético (Vahl, 1981; Bayne et al., 1983). La estrategia de los moluscos juveniles aparentemente es crecer rápidamente para alcanzar la madurez probablemente como resultado de la presión selectiva que ejerce la depredación (Thompson y MacDonald, 1991).

Los individuos maduros con menores tasas de asimilación de energía y eficiencias metabólicas que los inmaduros, protegen la proteína ya invertida en el cuerpo almacenando relativamente más glicógeno a expensas de la síntesis de proteínas o crecimiento real. En algunas especies de moluscos la reproducción no es iniciada hasta que el crecimiento somático cesa, mientras que en otras el crecimiento continúa después de la edad de la primera madurez, cualquiera que sea el caso una incrementada proporción de la energía excedente es destinada a la gametogénesis (Vahl, 1981;

Bayne y Newell, 1983; Iglesias y Navarro, 1991). Por ejemplo, *Clamys islándica* (Muller) tiene la habilidad de continuar creciendo por un período prolongado luego de alcanzar su primera madurez, solo cuando alcanza cierta edad (13 años aprox.) la asignación de recursos a la reproducción toma prioridad sobre el crecimiento somático (Vahl, 1981), *Mya arenaria* (Lamarck), invierte más energía en el crecimiento gonadal que en el crecimiento somático tan pronto empieza a reproducirse (Roseberry et al., 1991).

Es indiscutible que en condiciones de baja disponibilidad de recursos la prioridad de los organismos en la distribución de la energía es el mantenimiento somático (Bayne et al., 1983; Jokela y Mutikainen, 1995), pero aparentemente existen diferencias en la segunda prioridad de la asignación de la energía; en algunas especies es la reproducción (por ej.: *Anodonta piscinalis*) y en otras el crecimiento somático (por ej.: *Crassostrea virginica* Gmelin) (Choi et al., 1994). En condiciones de inanición prolongada los tejidos son reabsorbidos y su energía es usada para mantener las funciones más vitales (Bayne et al., 1983; Jokela y Mutikainen, 1995). No obstante, algunas especies semélparas continúan con la reproducción hasta morir (Geraerts y Joosse, 1884).

Influencia de algunos caracteres de la historia de vida de los moluscos sobre su esfuerzo reproductivo

Algunos autores han tratado de soportar teorías de demografía ecológica con las estimaciones del esfuerzo reproductivo, postulando que las especies de corta vida, propias de ambientes inestables, sujetas a una mortalidad denso-independiente (selección de tipo 'r'), tienden a ser semélparas, vivíparas con larvas lecitotróficas, y a presentar mayores valores de esfuerzo reproductivo. Por otro lado, aquellas que tienen una más larga vida, habitan ambientes más estables, están sujetas a una mortalidad denso-dependiente (selección de tipo 'k'), tienden a ser iteróparas, ovíparas, con larvas planctotróficas y a presentar menores valores de esfuerzo reproductivo (Pianka, 1970). En moluscos se han encontrado algunas de estas asociaciones para ciertas especies (Browne y Rusell-Hunter, 1978; Hughes y Roberts, 1980). No obstante, en otras especies estas relaciones no se han encontrado (Lucas et al. 1975; Tood, 1979), en buena parte porque estas categorías ecológicas y formas de desarrollo no siempre coinciden, como es el caso de varias especies de moluscos que

tienen larvas planctotróficas y una corta vida o larvas lecitotróficas que son iteróparas (Grant, 1990).

Considerando que tales resultados podrían deberse en parte a que muchas de las estimaciones reportadas

en la literatura no son comparables, se recopilaron y analizaron las estimaciones del esfuerzo reproductivo empleando el índice ER_1 en diversos moluscos, y se analizaron en relación con las características de su historia de vida.

Tabla 1. Comparación del esfuerzo reproductivo promedio anual (ER_1) reportado para diferentes moluscos. M = marino, D = dulceacuícola, i = iteróparo, s = seméiparo, p = larva planctotrófica, l = larva lecitotrófica, v = vivíparos o incubadores y * = estudios en poblaciones incluyendo machos y hembras.

Especie	ER_1	Notas	Fuente
Bivalvos			
<i>Argopecten irradians concentricus</i> (Say)	14	Mip	Barber y Blake, 1986
<i>Chlamys varia</i> (Lamarck)	44	Mi*	Thompson y MacDonald, 1991
<i>Choromytilus meridionalis</i> (Krauss)	64	Mi	Bayne y Newell, 1983
<i>Crassostrea virginica</i> (Gmelin)	19	Mip*	Lucas, 1982
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	30-45	D	Sprung, 1995
<i>Lissarca militaris</i> (Phillipi)	28	Mi	Bayne y Newell, 1983
<i>Margaritifera margaritifera</i> Lamarck	1-5	Div	Bauer, 1998
<i>Mercenaria mercenaria</i> (Lamarck)	84	Mip*	Lucas, 1982
<i>Modiolus demissus</i> (Dillwyn)	16.8	Mip	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Mytilus edulis</i> (Lamarck)	40	Mip*	Bayne et al., 1983
<i>Ostrea edulis</i> (Lamarck)	85	Miv*	Lucas, 1982
<i>Patinopecten yessoensis</i> (Jay)	3-61	Mi	Lucas, 1982
<i>P. caurinus</i> (Gould)	68	Mi*	Thompson y MacDonald, 1991
<i>Pinctada margaritifera</i> (Linnaeus)	7-38	Mip	Pouvreau et al., 2000
<i>Placopecten magellanicus</i> (Gmelin)	64	Mi*	Thompson y Mac Donald, 1991
<i>Venus mercenaria</i> (Lamarck)	22.5	Mi	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Corbicula manilensis</i> Philippi	15.3	Div	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Sphaerium striatum</i> Lamarck	6	Div	Browne y Rusell-Hunter, 1978
Prosobranquios			
<i>Conus pennaceus</i> Born	35-80	Mil	Perron, 1982
<i>Cellana tramoserica</i> (Sowerby)	73	Minv*	Parry, 1982
<i>Fissurella barbadensis</i> Gmelin	9.6	Mi	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Lacuna pallidula</i> (da Costa)	59	Msl	Grahame, 1982
<i>L. vincta</i> (Montagu)	63	Msp	Grahame, 1982
<i>Leptoxis carinata</i> Bruguiere	6-19	Ds	Aldridge, 1982
<i>Nerita tessellata</i> Gmelin	18.6	Mi	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Notoacmea petterdi</i> (Tenison-Woods)	74	Minv*	Parry, 1982
<i>Patella peroni</i> Blainville	75.6	Minv*	Parry, 1982
<i>P. vulgata</i> Lamarck	68	Mil*	Workman, 1983
<i>Pomacea canaliculata</i> (Lamarck)	83-99	Di	Estoy et al., 2002
<i>Bithynia tentaculata</i> (Lamarck)	19	Ds	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Viviparus georgianus</i> (Lea)	4.5	Di	Browne y Rusell-Hunter, 1978
Opistobranquios			
	59.8	Msl	Havenhand y Tood, 1989
<i>Adalaria proxima</i> (Alder & Hancock)	66.9	Ms	Havenhand y Tood, 1989.
<i>Aeolidia papillosa</i> (Lamarck)	75.7	Msp	Havenhand y Tood, 1989
<i>Onchidoris muricata</i> (Müller)			
Pulmonados			
<i>Ferrissia rivularis</i> (Say)	20.5	Dsv	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Helisoma trivolis</i> (Say)	69	Dsv	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Laevapex fuscus</i> (Adams)	63	Dsv	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Lymnaea palustris</i> (Müller)	15	Dsv	Browne y Rusell-Hunter, 1978
<i>Melampus bidentatus</i> (Say)	46	Div	Browne y Rusell-Hunter, 1978



El esfuerzo reproductivo de los moluscos, medido como ER_1 (Tabla 1), muestra una gran variabilidad entre los taxa (bivalvos, prosobranquios, opistobranquios y pulmonados) y una falta de influencia ($p > 0,05$) de algunas características propias de su historia de vida como son: estrategia reproductiva, tipo larvario e incubación de huevos. La única influencia significativa encontrada se refirió al hábitat, las especies dulceacuícolas muestran valores de esfuerzo reproductivo significativamente menores que los de las marinas ($p = 0,04$). No obstante, esto podría ser solo el reflejo de los pocos datos que se tienen en ambientes dulceacuícolas.

CONCLUSIONES

La existencia de diferentes índices de esfuerzo reproductivo está dada por las diferentes interpretaciones de la energía disponible que tiene un organismo. Los índices que representan mejor el concepto de esfuerzo reproductivo son aquellos que incluyen estimaciones de la tasa metabólica o la de absorción o asimilación en la cuantificación de la energía disponible del organismo. La alta variabilidad de las estimaciones del esfuerzo reproductivo en moluscos, la influencia de numerosos factores endógenos y exógenos sobre las mismas, así como la falta de asociación con características de su historia de vida, sugieren que el esfuerzo reproductivo, lejos de ser útil para soportar teorías ecológicas-demográficas, permite conocer la distribución de la energía en un organismo o población, predecir su salida reproductiva, así como manejar las variables ambientales de forma que se obtenga el desempeño somático y/o reproductivo deseado bajo condiciones controladas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al doctor Jorge Navarro y a los evaluadores anónimos por sus comentarios que permitieron mejorar el presente manuscrito. Este manuscrito hace parte de los resultados del proyecto COLCIENCIAS-UNIMAGDALENA 1117-521-28882.

BIBLIOGRAFÍA

- Aldrige, D.W. 1982. Reproductive tactics in relation to life-cycle bioenergetics in three natural populations of the freshwater snail, *Leptoxis carinata*. *Ecology* 63(1): 196-208.
- Barber, B.J. y N.J. Blake. 1986. Reproductive effort and cost in the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus*. *International Journal of Invertebrate Reproduction* 10(1): 51-57.
- Bauer, G. 1998. Allocation policy of female freshwater pearl mussels. *Oecologia* 117: 90-94.
- Bayne, B.L. y R.C. Newell. 1983. Physiological Energetics of marine Molluscs. pp. 407-515. En: Saleuddin A.S.M. y K.M. Wilbur (Eds). *The Mollusca*, vol. 4. Physiology, part 1. Academic Press, Orlando. 523p.
- Bayne, B.L., P.N. Salkeld y C.M. Worrall. 1983. Reproductive effort and value in different populations of the marine mussel, *Mytilus edulis* L. *Oecologia* 59: 18-26.
- Bayne, B.L., D.A. Brown, K. Burns, D.R. Dixon, A. Ivañovici, D.R. Livingstone, D.M. Lowe, A.R.D. Stebbing y J. Widdows. 1985. *The effects of stress and pollution on marine animals*. Praeger Scientific Publications, New York, 384 pp.
- Beiras, R., A. Pérez-Camacho y M. Albetosa. 1995. Short-term and long-term alternations in the energy budget of young oyster *Ostrea edulis* L. in response to temperature change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 186(2): 221-236.
- Bougrier, S., P. Geairon, C. Deslous-Paoli, J. M. Bacher y G. Jonquière. 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134: 143-154.
- Browne, R.A. y W.D. Rusell - Hunter. 1978. Reproductive effort in molluscs. *Oecologia*, 37: 23-27.
- Carefoot, T.H. 1987. Gastropoda. pp 89-172. En: T.J. Pandian and F.J. Vernberg (Eds). *Animal Energetics* vol. 2 Bivalvia through Reptilia, Academic Press, San Diego. 631 p.
- Choi, K., E.N. Powell, D.H. Lewis y S.M. Ray. 1994. Instantaneous reproductive effort in female american oysters, *Crassostrea virginica*, measured by a new immunoprecipitation assay. *The Biological Bulletin* 186: 41-61.
- Clarke, A. 1987. Temperature, latitude and reproductive effort. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 89-99.
- Conover, R.J. 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnology and oceanography* 11: 338-345.
- Crisp, D.J. 1971. Energy flow measurements. pp. 197-279. En: N.A. Holme, y A.D. McIntyre (eds). *Methods of the study of marine benthos*. IBP handbook No. 16. Blackwell, Oxford. 334 p.
- Elliot, J.M y W. Davison. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19: 195-201.
- Estoy, G.F., Y. Yusa, T. Wada, H. Sakurai y K. Tsuchida. 2002. Effects of food availability and age on the reproductive effort of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck) (Gastropoda: Ampullariidae). *Applied Entomology and Zoology* 37 (4): 543-550.
- Geraerts, W.P.M. y J. Joosse. 1984. Freshwater snails (Basommatophora). En: K.M. Wilbur (ed). *The Mollusca*, vol. 7. Reproduction. Academic Press, Orlando, 141-207 p.



- Gnaiger, E. 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. pp. 337-345. En: E. Gnaiger y H. Forstner (Eds). Polarographic oxygen sensors. Springer, Berlin. 370 p.
- Grahame, J. 1973. Breeding energetics of *Littorina litorea* (L.) (Gastropoda: Prosobranchiata). *Journal of Animal Ecology* 42: 383-389.
- Grahame, J. 1982. Energy flow and breeding in two species of *Lacuna*: comparative costs of eggs production and maintenance. *International Journal of Invertebrate Reproduction* 5: 91-99.
- Grant, A. 1990. Mode of Development and Reproductive Effort in Marine Invertebrates: Should there be any Relationship? *Functional Ecology* 4: 128-130.
- Havenhand, J.N. y C.D. Tood. 1989. Reproductive effort on the nudibranch molluscs *Adalara proxima* (Alder y Hancock) and *Onchidoris muricata* (Müller): an evaluation of techniques. *Functional Ecology* 3: 153-163.
- Hawkins, A.J.S., B.L. Bayne, R.F.C. Mantoura, C.A. Llewellyn y E. Navarro. 1986. Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 96: 213-223.
- Hirshfield, M.F. y D.W. Tinkle. 1975. Natural selection and evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 72: 2227-2231.
- Hendriks I.E., L.A. van Duren, P.M.J Herman. 2003. Effect of dietary polyunsaturated fatty acids on reproductive output and larval growth of bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 296(2): 199-213.
- Hughes, R. y D. Roberts. 1980. Reproductive effort of winkles (*Littorina* spp.) with contrasted methods of reproduction. *Oecologia* 47: 130-136.
- Huvet, A., J. Normand, E. Fleury, V. Quillien, C. Fabioux y P. Boudry. 2010. Reproductive effort of Pacific oysters: A trait associated with susceptibility to summer mortality. *Aquaculture* 304: 95-99.
- Iglesias, J.I.P. y E. Navarro. 1991. Energetics of growth and reproduction in cockles (*Cerastoderma edule*): seasonal and age-dependent variations". *Marine Biology* 111: 359-368.
- Iglesias, J.I.P., M.B. Urrutia, E. Navarro y L. Ibarrola. 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219: 71-86.
- Jokela, J. y P. Mutikainen. 1995. Phenotypic plasticity and priority rules for energy allocation in a freshwater clam: a field experiment. *Oecologia* 104: 122-131.
- Jouaux, A., C. Heude-Berthelin, P. Sourdain, M. Mathieu y K. Kellner. 2010. Gametogenic stages in triploid oysters *Crassostrea gigas*: Irregular locking of gonial proliferation and subsequent reproductive effort. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 395: 162-170.
- Lassen, H.H. 1979. Reproductive effort in Danish Mudsnaills (Hydribiidae). *Oecologia* 40: 365-369.
- Lucas, A. 1982. Evaluation of reproductive effort in bivalve molluscs. *Malacologia* 22(1-2): 183-187.
- MacDonald, B.A. y R.J. Thompson. 1985. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Marine Ecology Progress Series* 25: 295-303.
- MacDonald, B.A. y N.F. Bourne. 1987. Growth, reproductive output, and energy partitioning in wethervane scallops, *Patinopecten caurinus*, from British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 152-160.
- MacDonald, B.A. y R.J. Thompson. 1988. Intraspecific variation in growth and reproduction in latitudinally differentiated populations of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *The Biological Bulletin* 175: 361-371.
- McKillup, S.C. y A.J. Butler. 1979. Modification of egg production and packaging in response to food availability by *Nassarius pauperatus*. *Oecologia* 43: 221-223.
- Morton, B.S. 1983. Feeding and digestion in Bivalvia. pp. 65-147. En: A.S.M. Saleuddin y K.M. Wilbur (Eds). *The Mollusca*. Vol 5, part 2. Physiology. Academic Press, New York. 500 p.
- Navarro, E. y J.I. Iglesias. 1995. Energetics of reproduction related to environmental variability in bivalve molluscs. *Halictis* 24: 43-55.
- Needham, J. 1935. Problems of nitrogen catabolism in invertebrates correlation between uricotelic metabolism and habitat in the phylum Mollusca. *Biochemical Journal* 29(2): 238-251.
- Parry, G.D. 1982. Reproductive effort in four species of intertidal limpets. *Marine Biology* 67: 267-282.
- Perron, F.E. 1982. Inter and Intraspecific patterns of reproductive effort in four species of cone shells (*Conus* spp.). *Marine Biology* 68: 161-167.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and k- selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.
- Pouvreau, S., A. Gangnery, J. Tiapari, F. Lagarde, M. Garnier y A. Boday. 2000. Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). *Aquatic Living Resources* 13(1): 37-48.



- Purchon, R.D. 1971. Digestion in filter feeding bivalves, a new concept. *Proceedings of the Malacological Society of London* 39: 253-262.
- Román, G., G. Martínez, O. García y L. Freitas. 2001. Reproducción. pp. 27-51. En: A.N. Maeda-Martínez (Ed.). *Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: ciencia y acuicultura*. McGraw-Hill Interamericana Editores S. A., La Paz, México. 501 p.
- Roseberry, L., B. Vincent y C. Lemaire, 1991. Growth and reproduction of *Mya arenaria* in their intertidal zone of the Saint Lawrence estuary. *Canadian Journal of Zoology* 69: 724-732.
- Royer, J., C. Seguineau, K. Park, S. Pouvreau, K. Choi y K. Costil. 2008. Gametogenetic cycle and reproductive effort assessed by two methods in 3 age classes of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, reared in Normandy. *Aquaculture* 277: 313-320.
- Sastry, A.N. 1975. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. pp. 279-299. En: F.J. Veruberg (Ed). *Physiological Ecology of Estuarine Organism*. University of South Carolina Press., Columbia. 420 p.
- Sicard, M.T., A.N. Maeda-Martínez, P. Ormart, T. Reynoso-Granados y L. Carvalho. 1999. Optimum temperature for growth in the Catarina scallop (*Argopecten ventricosus-circularis*, Sowerby II, 1842). *Journal of Shellfish Research* 18(2): 385-392.
- Sprung, M. 1995. Physiological energetics of zebra mussel *Dreissena polymorpha* in lakes. I. Growth and reproductive effort. *Hydrobiologia* 304: 117-132.
- Thompson, R.J. 1979. Fecundity and reproductive effort in the blue mussel (*Mytilus edulis*), the sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*), and the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 955-964.
- Thompson, R.J. y B.A. MacDonald. 1991. Physiological integrations and energy partitioning. En: Shumway (ed). *Scallops: Biology, ecology and aquaculture*. Elsevier, Amsterdam, 346-376.
- Tinkle, D.W. y N.F. Hadley. 1975. Lizard reproductive effort: caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56: 427-434.
- Tood, C.D. 1979. Reproductive energetics of two species of dorid nudibranchs with plantotrophic and lecithotrophic larval strategies. *Marine Biology* 53(11): 57-68.
- Tuomi, J., T. Hakala y E. Haukioja. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life - history evolution. *American Zoologist* 23: 25-34.
- Uddin, M. J. H. Yang, K. Park, C. Kang, H. Kang y K. Choi. 2012. Annual reproductive cycle and reproductive efforts of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Incheon Bay off the west coast of Korea using a histology-ELISA combined assay. *Aquaculture* 364-365: 25-32.
- Vahl, O. 1981. Age - specific residual reproductive value and reproductive effort in the iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller). *Oecologia* 51: 53-56.
- Velasco, L.A. 2006. Effect of microalgal concentration and water temperature on the physiology of the Caribbean scallops *Argopecten nucleus* and *Nodipecten nodosus*. *Journal of Shellfish Research* 25(3): 823-831.
- Velasco, L.A. 2008. Acondicionamiento reproductivo de los pectínidos de interés comercial de Colombia. pp 65-86. En: Velasco LA (Ed). *Biología y cultivo de los pectínidos de interés comercial de Colombia*. Fondo de Publicaciones de la Universidad del Magdalena, Santa Marta. 258 p.
- Velasco, L.A. y J. Barros. 2007. Potential of broodstock conditioning of the Caribbean scallops *Argopecten nucleus* and *Nodipecten nodosus*. *Aquaculture* 272: 763-773.
- Workman, C. 1983. Comparisons of energy partitioning in contrasting age - structured populations of the limpet *Patella vulgata* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 68: 81-103.

Fecha de recepción: 29/10/2013
 Fecha de aceptación: 11/12/2013

Para citar este artículo: Velasco, L.A. 2013. Esfuerzo reproductivo en moluscos: Una revisión.
 Revista Intrópica 8: 87 - 97

