

Research Article

Asociación del color de la concha de reproductores de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) con la supervivencia, crecimiento y desarrollo larval de sus progenies

Ricardo M. García¹ & Federico M. Winkler^{1,2}

¹Departamento Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar
Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

²Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA), Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

RESUMEN. Las conchas de moluscos bivalvos marinos son extremadamente diversas en sus patrones de pigmentación y riqueza de colores. Tal diversidad se debe a factores ambientales y genéticos. En bivalvos marinos adultos, individuos con coloraciones de concha poco comunes en las poblaciones silvestres suelen presentar tasas de crecimiento y supervivencia menores que aquellos con colores de concha más frecuentes. Conociendo que la variación del color de la concha en *Argopecten purpuratus* está bajo control genético, en este trabajo se pone a prueba la hipótesis de que los loci responsables de dicha variación pueden afectar el crecimiento, la supervivencia y la tasa de desarrollo de las larvas de esta especie. Se estimó la supervivencia y el crecimiento en progenies de cruzamientos dirigidos entre individuos de *A. purpuratus* con colores de concha blanco, naranja y marrón, y se verificó la existencia de diferencias en las tasas de desarrollo. El crecimiento de las larvas producidas en cruzamientos que incluyeron individuos marrones o blancos con naranja no mostraron diferencias entre sí. En cambio, las progenies producto de autofecundaciones de individuos naranja y blancos presentaron tasas de crecimiento significativamente menores que las anteriores y distintas entre sí. Las tasas de desarrollo y de supervivencia, en cambio, no mostraron diferencias entre las progenies de los distintos tipos de cruzamientos. Los resultados sugieren que los genes que controlan la variación del color en las conchas de juveniles y adultos de *A. purpuratus* afectarían la tasa de crecimiento de sus larvas, pero no la tasa de desarrollo ni su supervivencia.

Palabras clave: *Argopecten purpuratus*, ostión del norte, pectinidos, cultivo, desarrollo larval, color, Chile.

Association between shell color of breeds (Lamarck, 1819) and the survival, growth and larval development of their progenies

ABSTRACT. Marine bivalve mollusks are extremely diverse in shell color and pigmentation patterns. Such diversity is affected by environmental and genetic factors. Some evidences in adult marine bivalves shows that individuals with low-frequency shell colors have lower growth rates and/or higher mortalities than those with the most frequent shell colors. Knowing that *Argopecten purpuratus* shell color variation is under genetic control, in this work we test the hypothesis that loci that control shell color variation also affect larvae's growth rate, survival and/or development rate. Survival, growth and development rates were estimated in larvae produced in different crosses between brooders of *A. purpuratus* having low frequency shell colors (white or orange) and "normal" (brown) color. Results showed no significant differences in growth rates between larvae produced by crosses that involved brown shell parents, or orange by white parents. However, progenies of self fertilized orange and white parents showed significant differences in growth among them, and a lower growth rate than the remaining crosses. Results suggest that genes that control shell color variation in juvenile and adult *A. purpuratus* could affect the growth rates of their larvae, but not the development rate or survival.

Keywords: *Argopecten purpuratus*, northern scallop, pectinid, culture, larval development, color, Chile.

INTRODUCCIÓN

Muchos moluscos marinos muestran gran diversidad de colores y patrones de pigmentación en sus conchas. En diversos casos esta variación se ha relacionado con la adecuación biológica de los animales (Waldron *et al.*, 1976; Hoagland, 1977; Mitton, 1977; Walozek, 1984; Garrido, 1990; Wolff & Garrido, 1991; Wolff *et al.*, 1991). Así, diferencias en la pigmentación basal de la concha en *Mytilus edulis* se asocian con distintos parámetros de crecimiento (Waldron *et al.*, 1976; Newkirk, 1980), mientras que la presencia de rayas pálidas sobre la concha afectaría la absorción de la radiación solar y causaría mortalidades diferenciales ante estrés por frío o calor (Mitton, 1977). En *Pecten maximus*, el color de la concha se ha relacionado con diferencias en caracteres morfométricos (Franklin *et al.*, 1980) y en *Patinopecten yessoensis* las variantes de color poco frecuentes, parecen morir en forma preferente durante el crecimiento en cultivos en el mar (Von Brand, 1991). A su vez, en el gasterópodo intermareal *Crepidula convexa* el color de la concha parece afectar la probabilidad de ser depredados por aves (Hoagland, 1977).

El color de la concha de los moluscos es afectado por factores ambientales o genéticos. En algunos casos, como *Crepidula convexa*, *Turbo cornutus* (Ino, 1949), *Haliotis rufescens* (Leighton, 1961) y *Austrocochlea constricta* (Creese & Underwood, 1976), se ha postulado que la variación se debe a factores ambientales. La luz, salinidad y clima se indican como algunos factores responsables de esta variación en especies marinas (Sokolova & Berger, 2000).

No obstante, en la mayoría de los animales los colores de la superficie del cuerpo son heredados de una manera relativamente simple (Legates & Warwick, 1990) y en moluscos marinos se han evidenciado diferentes mecanismos genéticos controlando la variación del color de las conchas en distintas especies. En algunos casos está controlada por un mecanismo simple, con un locus con dos o más alelos (Timothy, 1975; Palmer, 1985; Elek & Adamkewicz, 1990), mientras que en otros el mecanismo de herencia sería más complejo. En *Mytilus edulis*, la variación negro-marrón dependería de un locus con dos alelos (Newkirk, 1980), mientras que los colores naranja, amarillo y blanco del fondo de la concha de *Argopecten irradians* sería controlado por un locus con tres alelos con dominancia simple (Adamkewicz & Castagna, 1988). En *Macoma balthica*, en cambio, se ha propuesto que el polimorfismo de color de sus conchas depende de un locus con cuatro alelos, con una jerarquía de

dominancia lineal, pero la intensidad con que se manifiesta cada color estaría bajo control poligénico (Luttikhuisen & Drent, 2008). En la ostra del Pacífico (*Crassostrea gigas*), en cambio, la variación de color del borde del manto y de la concha parece responder a un modelo de herencia poligénica, con un alto nivel de control genético (Brake *et al.*, 2004). Adicionalmente, en el abalón del Pacífico, *Haliotis discus hannai*, la pigmentación de la concha está bajo control genético, pero es afectada por la alimentación de los animales (Liu *et al.*, 2009).

El ostión del norte, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), tiene una gama de colores en la superficie de la concha, incluyendo blanco, amarillo, naranja, marrón y púrpura (Vildoso & Chirichigno, 1956; Wolff, 1985; Garrido, 1990; Wolff & Garrido, 1991). Los últimos dos colores son los más comunes (normales) y a menudo están acompañados por manchas moradas o marrones sobre un fondo claro, usualmente blanco. En poblaciones naturales la frecuencia de ostiones amarillos, naranja o blancos es baja respecto a la coloración normal. En Perú, la variante amarilla aparece sólo en 1 a 3% de la población (Wolff, 1985), al igual que en Chile (Wolff & Garrido, 1991). Adamkewicz & Castagna (1988), encontraron porcentajes similares para los fenotipos amarillo y naranja en poblaciones naturales de *Argopecten irradians*. La variación del color en la concha de *A. purpuratus* estaría bajo control de dos loci, con un modelo de epístasis dominante simple, en que el marrón, amarillo y blanco se deberían a una serie de tres alelos con dominancia simple, en un locus, mientras que el púrpura sería controlado por un alelo dominante en un segundo locus, epistático sobre el primero (Winkler *et al.*, 2001). Las evidencias indican que en *A. purpuratus* los individuos con coloraciones normales (púrpura y marrón) tienen un mejor crecimiento y supervivencia en cultivo que aquellos amarillos (Garrido, 1990) y manifiestan distinta respuesta en crecimiento frente a las variaciones de temperatura (Wolff & Garrido, 1991).

El posible efecto de los genes que controlan la variación del color de la concha en moluscos durante las primeras etapas del desarrollo no es bien entendido. Wolff *et al.* (1991) observaron ausencia de juveniles amarillos o blancos en una población de *A. purpuratus* que recibió un shock de frío luego de la fecundación, colores que se presentaron en el grupo control no tratado, lo que atribuyen a mortalidad selectiva por efecto del tratamiento. No obstante, Zheng *et al.* (2005) no encontraron diferencias en crecimiento y supervivencia de las larvas al comparar stocks de *A. irradians irradians* con distinto color de la concha.

Este trabajo propone verificar si el color de la concha de los padres, y por lo tanto los genes que lo controlan, afectan la variación en caracteres vinculados a la adecuación biológica en las larvas de *A. purpuratus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental

Se puso a prueba el efecto de la variación en la serie alélica que incluye el marrón y blanco, y el color naranja, cuyo patrón de herencia aún no ha sido completamente aclarado (Winkler *et al.*, 2001), sobre la adecuación biológica de las larvas. No se incluyó en este estudio, animales de color púrpura ni amarillos. El primero, debido a que el gen responsable de su manifestación sería epistático dominante sobre la serie alélica que determina los colores blanco y marrón (Winkler *et al.*, 2001), y una eventual variación en el locus hipostático podría ocultar los efectos del alelo responsable del color púrpura. El amarillo se excluyó porque no se pudo obtener reproductores con este color.

Entre diciembre 2008 y marzo 2009 se realizaron autofecundaciones y fecundaciones cruzadas entre individuos maduros de *A. purpuratus* de tres diferentes colores de concha: naranja, blanco y marrón (normal). En total se hicieron 22 autofecundaciones, 11 de ellas para progenitores con conchas de color marrón, cinco para aquellos con conchas de color naranja y seis con ejemplares de conchas de color blanco.

Paralelamente, se realizaron 30 fecundaciones cruzadas, usando reproductores distintos de los anteriores, 10 de ellas entre individuos de concha color blanco con naranja, 9 entre ejemplares blanco con marrón, y 11 entre naranja y marrón. Cada reproductor se usó sólo en un cruzamiento.

Selección y acondicionamiento de los reproductores

Ostiones maduros con distintos colores de concha fueron proporcionados por centros de cultivo ubicados en Bahía Tongoy, Coquimbo. Estos fueron trasladados al Laboratorio Central de Cultivos en la Universidad Católica del Norte, Coquimbo, donde se acondicionaron por una semana en un estanque de 2000 L, con flujo constante de agua de mar filtrada, aeración continua y alimentación diaria con 100 L de *Chaetoceros calcitrans* o *Isochrysis galbana* (7×10^6 cel mL^{-1}).

Desove y fecundación

Previo a la inducción al desove, los individuos fueron limpiados para eliminar organismos incrustantes. El desove se indujo siguiendo la metodología general descrita por Di Salvo *et al.* (1984). Los ejemplares se dispusieron en una bandeja con un suave flujo de agua de mar microfiltrada a $1 \mu\text{m}$, por 2 h. Luego, se traspasaron a un estanque de 100 L con agua de mar microfiltrada a $1 \mu\text{m}$ y esterilizada con luz UV y se agregó *Isochrysis galbana* (250.000 cél. mL^{-1}).

Para las fecundaciones cruzadas los gametos masculinos y femeninos fueron colectados separadamente desde cada individuo. Para ello, cuando un ejemplar inició la liberación de espermatozoides fue retirado del estanque de inducción, lavado con agua de mar esterilizada con luz UV, y colocado en un recipiente transparente de 2 L con agua de mar microfiltrada y esterilizada, fresca. El cambio en el tipo de gameto liberado se verificó por inspección ocular del color del riñón o nefridio, el que cambia de marrón a blanco al iniciarse la liberación de espermatozoides, y de blanco a rojo al iniciarse la liberación de ovocitos. Al detectarse el cambio de color del nefridio de blanco a naranja, el ejemplar fue retirado del recipiente, lavado rigurosamente con agua de mar microfiltrada estéril y transferido a un recipiente con agua de mar fresca. Los primeros cinco pulsos de liberación de ovocitos fueron descartados para reducir el riesgo de autofecundación (Winkler & Estévez, 2003), lavando cuidadosamente los individuos y cambiando el agua del recipiente luego de cada pulso. Las fecundaciones se realizaron agregando una alícuota de agua conteniendo los espermatozoides al recipiente con los ovocitos, y luego agitando suavemente el agua con una varilla de vidrio limpia.

En las autofecundaciones, luego que los ostiones estimulados iniciaron la espermiación fueron retirados del estanque de inducción, lavados en la forma indicada precedentemente, y se dispusieron individualmente en recipientes con agua de mar microfiltrada para que liberaran tanto sus gametos femeninos como masculinos, produciéndose la fecundación en forma espontánea.

Cultivo de larvas

Cada familia formada fue dispuesta por 48 h en un estanque de 200 L con agua de mar microfiltrada ($1 \mu\text{m}$) e irradiada con UV, sin aeración. Luego se las retiró reteniéndolas en un tamiz con un tamaño de malla de $45 \mu\text{m}$ se las traspasó a un nuevo estanque con agua de mar microfiltrada fresca y se agregó aeración. Este proceso se repitió cada dos días, y en cada recambio de agua los estanques fueron lavados con agua dulce y cloro antes de volver a ser llenados

con agua microfiltrada fresca. La temperatura del agua en los estanques se controló cada dos días. Las larvas fueron alimentadas diariamente, agregando 10 L de *Isochrysis galbana* (25.000 cél mL⁻¹ inicial) por estanque.

En cada recambio de agua se extrajo al azar una muestra de al menos 15 larvas por familia, las que fueron fotografiadas usando una cámara fotográfica digital adosada a un microscopio óptico y conectada a un computador con el programa ZoomBrowser Ex. Las imágenes fueron analizadas y medidas utilizando el programa Image Pro Plus (IPP) 4.0, registrando su alto y largo. Adicionalmente, se registró el estadio de desarrollo de cada larva medida siguiendo los criterios descritos por Bellolio *et al.* (1994) y Méndez (2001), registrando el número de larvas prodisoconcha I, prodisoconcha II y pediveligera.

El recuento de larvas vivas se realizó a inicios del cultivo (día 2), en la mitad (día 10) y al final, previo al inicio de la fijación (día 18). Todas las larvas fueron extraídas del tamiz de retención, resuspendidas en 10 L de agua de mar microfiltrada, se homogeneizó y se extrajo una muestra de 1 mL en la que se contó, bajo microscopio óptico, el número de larvas vivas. Este número se extrapoló al volumen total del estanque respectivo para estimar el número total de larvas viables.

Análisis estadístico

Los supuestos de homocedasticidad para los análisis estadísticos paramétricos, se verificaron usando la prueba de Cochran y la normalidad mediante la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov, usando el paquete estadístico SYSTAT 11. La significancia de la variación de temperaturas promedio del agua entre los estanques de cultivo se verificó mediante un análisis de varianza de una vía (ANOVA). Las diferencias en las tasas de crecimientos entre tipos de cruzamientos se compararon mediante análisis de la covarianza (ANCOVA) y la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples de Tukey (Zar, 1996).

Las tasas de desarrollo se analizaron comparando la proporción de larvas en cada estadio de desarrollo (Prodisoconcha I, Prodisoconcha II y Pediveligera) a cada edad, mediante análisis de correlación entre pares de tipos de apareamiento. Las supervivencias se compararon entre los tipos de cruzamientos mediante la prueba de Kruskal-Wallis, debido a que no se cumplieron los requisitos necesarios para la aplicación de análisis paramétricos (Zar, 1996).

RESULTADOS

Temperatura

La temperatura media del agua en los estanques varió entre 18,5 y 20,3°C, sin diferencias significativas entre

los meses en que se desarrollaron los cultivos (diciembre, enero, febrero y marzo) ($P > 0,05$).

Crecimiento

A los dos días de cultivo, las larvas obtenidas por autofecundación de ejemplares blancos mostraron la menor longitud promedio (104,99 μm), mientras que las obtenidas por autofecundación de animales marrón presentaron el valor mayor (108,1 μm). Al final del período de cultivo, las larvas obtenidas de padres blancos mostraron el menor largo promedio (183,3 μm), mientras que las larvas obtenidas de los otros tipos de cruzamientos variaron entre 188,9 y 198,1 μm (Fig. 1a). El mayor alto promedio de las larvas varió de 81,09 μm , en aquellas obtenidas de padres blancos, hasta los 84,4 μm para las de ejemplares marrones. A los 18 días de cultivo, las larvas obtenidas de parentales blancos presentaron la menor altura promedio (157,7 μm), mientras que aquellas procedentes de los otros tipos de cruzamiento superaron los 166,7 μm (Fig. 1b).

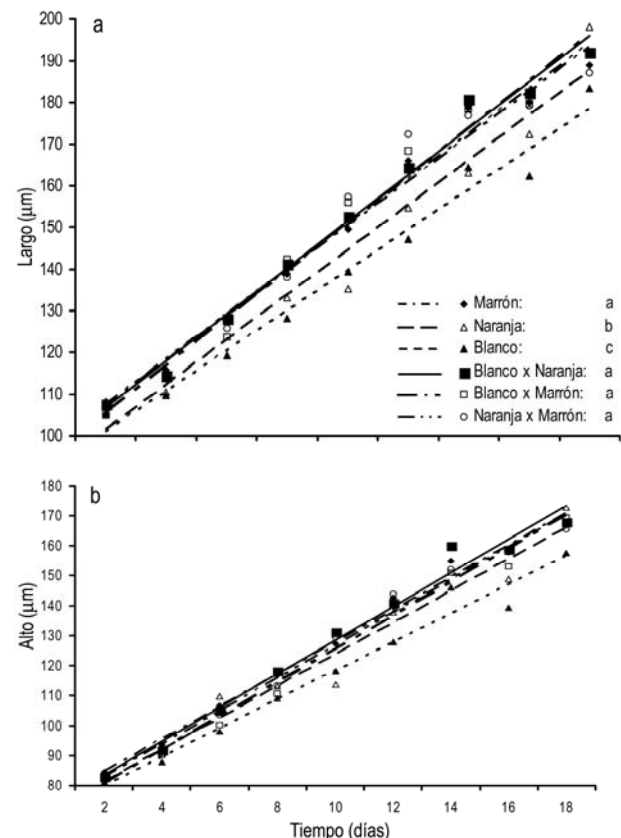


Figura 1. Incremento en la talla promedio de larvas de *A. purpuratus* en el tiempo, por tipo de cruzamiento. a) longitud y b) alto. (Letras diferentes $\Rightarrow P < 0,05$).

Figure 1. Average increase in size in *A. purpuratus* larvae on time, by cross type. a) length, b) height. (Different letters $\Rightarrow P < 0.05$).

El análisis de ANCOVA mostró, tanto para el largo como para el alto, diferencias significativas en las tasas de crecimiento de las larvas entre tipos de cruzamiento (Tablas 1 y 2; $P < 0,05$). Las larvas obtenidas por fecundaciones cruzadas y por autofecundación de ejemplares marrones no mostraron diferencias entre ellas ($P > 0,05$). En cambio, las progenies de ejemplares naranja presentaron tasas de crecimiento menores que los otros tipos de cruzamientos ($P < 0,05$) y larvas con padres blancos mostraron el crecimiento más lento (Fig. 1; $P < 0,05$).

Tabla 1. Análisis de ANCOVA de la variación en el largo de larvas de *A. purpuratus* entre tipos de cruzamiento.

Table 1. ANCOVA analysis of the variation in the length of larvae of *A. purpuratus* among crosses types.

Fuente de variación	gl	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Días	1	5950,55	0,000
Cruzamientos	5	1,65	0,147
Cruzamientos*Días	5	2,54	0,028

Tabla 2. Análisis de ANCOVA de la variación en el alto de larvas de *A. purpuratus* entre tipos de cruzamiento.

Table 2. ANCOVA analyses of the variation in the height of larvae of *A. purpuratus* among mating types.

Fuente de variación	gl	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Días	1	7147,13	0,000
Cruzamientos	5	1,03	0,401
Cruzamientos*Días	5	3,27	0,007

Supervivencia

En los primeros 10 días de cultivo, la supervivencia promedio de larvas varió entre $64 \pm 0,1\%$, en las progenies de los cruzamientos entre padres blancos y marrones, y $76 \pm 0,1\%$ en aquellas producidas por autofecundación de ejemplares naranja, sin diferencias significativas entre ellos (Fig. 2a; $P > 0,05$). Entre el día 10 y 18 del cultivo, sobrevivieron, en promedio, entre $63 \pm 0,1\%$, de las larvas procedentes de la autofecundación de padres naranjas, y $69 \pm 0,2\%$ en progenies de parentales blancos, sin diferencias significativas entre ellas ($P > 0,05$). Tampoco se detectaron diferencias en supervivencia entre los distintos tipos de cruzamiento durante todo el periodo (Fig. 2b; $P > 0,05$).

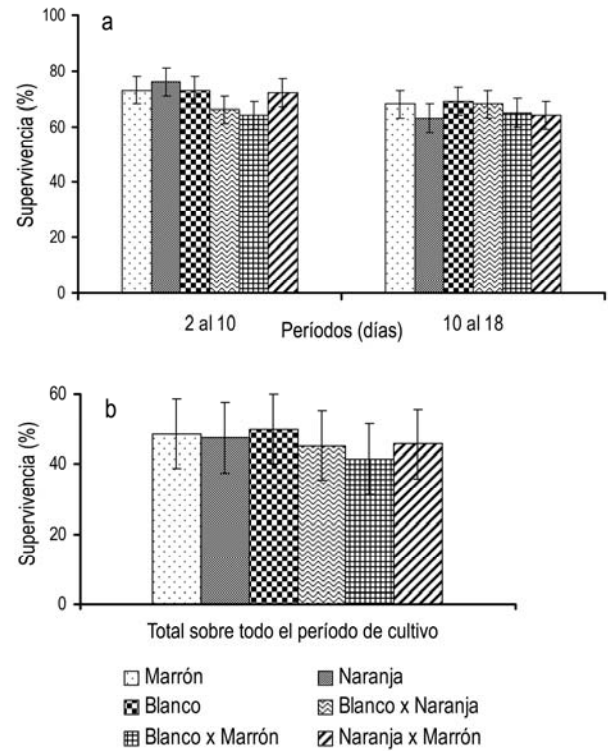


Figura 2. Supervivencia en larvas de *A. purpuratus* a) dos períodos de cultivo, y b) y total sobre todo el período de cultivo, por tipo de cruzamiento.

Figure 2. Survival of *A. purpuratus* larvae on a) two periods of culture, b) and total on the entire culture period, by cross type.

Estadios de desarrollo

El desarrollo larval no fue sincrónico dentro de los cultivos, detectándose el reemplazo progresivo de los estadios tempranos por aquellos más avanzados (Fig. 3). El momento de aparición o extinción de los distintos estadios larvales en el cultivo fue igual para todos los cruzamientos. Así, las larvas en Prodisoconcha I desaparecen por completo al día 12 en todos los cruzamientos, mientras que las primeras Prodisoconcha II aparecen al 4º día en todos los cruzamientos, alcanzando su máxima abundancia el día 12, para descender a una frecuencia aproximada de 10% el día 18. Por su parte, las primeras larvas pedivelíger se detectaron el día 10, alcanzando su máximo el día 18. Las curvas de abundancia de larvas en los distintos estadios de desarrollo estuvieron altamente correlacionadas entre todos los cruzamientos ($P < 0,05$).

DISCUSIÓN

La existencia de una base hereditaria en la variación del color de la concha en *A. purpuratus* está bien

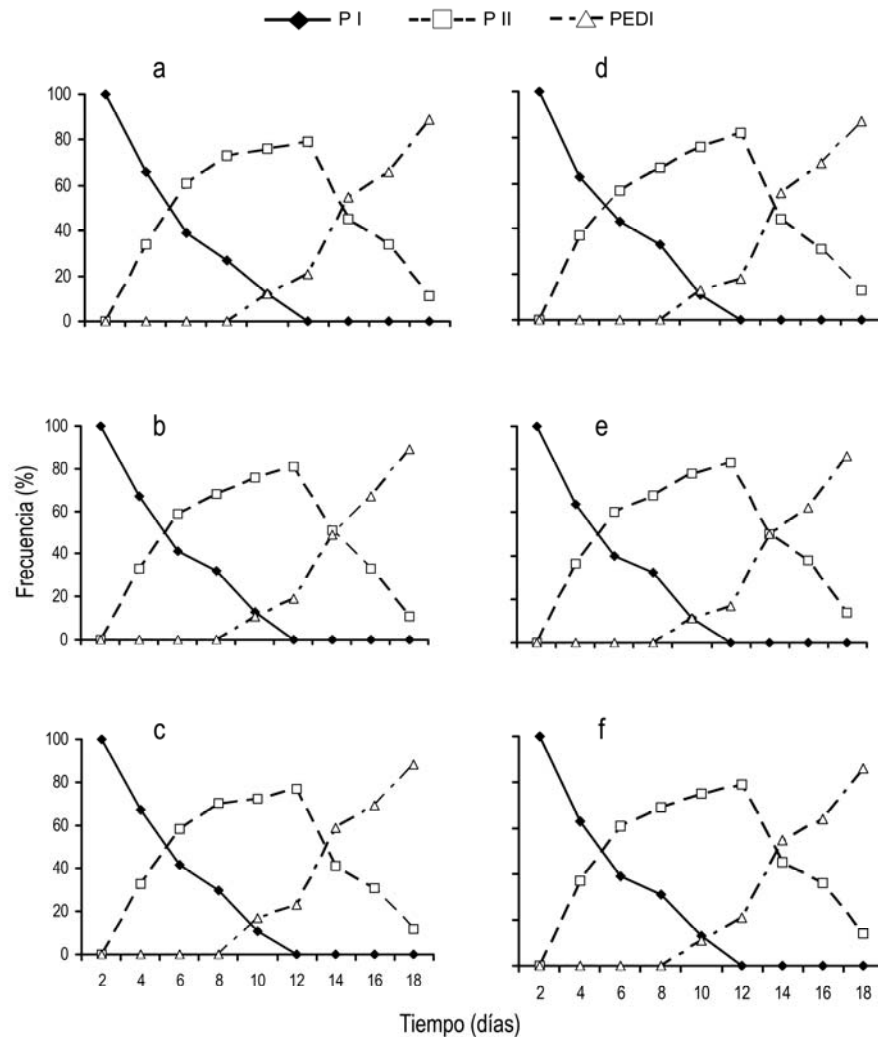


Figura 3. Variación de la frecuencia de larvas de *A. purpuratus* por estadios de desarrollo en cruzamientos de individuos con distinto color de concha. (Autofecundación: a: naranja, b: marrón, c: blanco; fecundación cruzada: d: blanco x naranja, e: blanco x marrón, f: naranja x marrón). (PI: Prodisoconcha I, PII: Prodisoconcha II, PEDI: Pederaligera).

Figure 3. Variation in the frequency of *A. purpuratus* larvae by developmental stages in crosses of individual with different shell color (Self-fertilization: a: orange, b: brown, c: white; cross-fertilization: d: white x orange, e: white x brown, f: orange x brown). (PI: Prodisoconcha I, PII: Prodisoconcha II; PEDI: Pederaliger).

establecida (Winkler *et al.*, 2001), aún cuando no está completamente esclarecido el mecanismo de control de toda la variedad de colores detectada en esta especie. Asimismo, existen evidencias empíricas que asocian los distintos colores con diferencias en crecimiento y supervivencia en juveniles y adultos (Garrido, 1990; Wolff & Garrido, 1991). Este es un fenómeno que, además, se ha detectado en otras especies de moluscos (Waldron *et al.*, 1976; Mitton, 1977; Newkirk 1980), lo que sugiere efectos pleiotrópicos de los genes que controlan la variación del color de la concha en moluscos. Los resultados muestran que dichos efectos pueden manifestarse también en las tasas de crecimiento de las larvas del

ostión del norte, aunque no aportan evidencias de efectos sobre las tasas de desarrollo o la supervivencia.

El color de la concha no es visible en las larvas, por lo que los eventuales efectos de los genes que controlan la variación del color sobre caracteres vinculados con la adecuación o producción sólo se pueden verificar indirectamente. El color de la concha de los reproductores permite inferir los alelos para el carácter que ellos transmitirán, preferentemente, a sus progenies. Así, Zheng *et al.* (2005) analizaron la existencia de diferencias en el crecimiento y la supervivencia entre larvas de líneas cultivadas de *A. irradians irradians* con distinto color de la concha,

rasgo cuya variación tiene una base hereditaria conocida (Adamkewicz & Castagna, 1988). Sus resultados, a diferencia del presente trabajo, no mostraron diferencias, y los autores sugieren que ello se debería a que las larvas tienen una misma base genética, porque sus progenitores derivaron desde la misma población base (ausencia de diferencias genéticas), o a que en esta etapa del desarrollo el manto carecería de la función de secretar pigmentos (ausencia de expresión de los genes).

En el presente estudio los progenitores se obtuvieron al azar desde una misma población silvestre, por lo que las diferencias observadas en el crecimiento de las larvas no pueden atribuirse a diferente origen de los padres. Por otra parte, la única diferencia entre los reproductores usados en este estudio es el color de sus conchas, lo que sugiere que los genes responsables de la variación de este carácter se expresaría en las larvas, aún cuando no se detecta color en sus protoconchas.

Las progenies de parentales naranja y blancos, que mostraron menores tasas de crecimiento, fueron producidas por autofecundación. En organismos con reproducción cruzada, la consanguinidad suele causar reducción en el valor fenotípico promedio en rasgos vinculados con la adecuación o el rendimiento productivo (Falconer & Mackay, 1996). En adultos de *Crassostrea gigas*, por ejemplo, niveles relativamente bajos de consanguinidad afectan significativamente rasgos como la supervivencia (Evans *et al.*, 2004). La depresión por consanguinidad puede manifestarse tempranamente en el ciclo larval de varios invertebrados marinos y tener efectos severos sobre la adecuación biológica de ellos (Launey & Hedgecock, 2001). En muchas especies hermafroditas funcionales, la autofecundación es común y, en algunos casos, se ha demostrado que puede provocar depresión por consanguinidad (Stiles & Choromanski, 1995; Zhang *et al.*, 2003). En *Pecten maximus* se han informado menores tasas de crecimiento de las larvas veliger producidas por autofecundación, que en sus contrapartes producidas por fecundación cruzada (Beaumont & Budd, 1983). En *Argopecten circularis* (Ibarra *et al.*, 1995), *A. irradians irradians* (Zheng *et al.*, 2008), *A. irradians concentricus* (Liu *et al.*, 2011) y *A. purpuratus* (Martínez *et al.*, 2007) se ha detectado menor crecimiento y supervivencia en poblaciones de larvas producidas por autofecundación respecto a aquellas producto de reproducción cruzada. Sin embargo, algunos autores han fallado en detectar depresión por consanguinidad en pectínidos. Winkler & Estévez (2003) no observaron diferencias significativas al comparar el crecimiento o supervivencia de larvas obtenidas de autofecundaciones y

fecundaciones cruzadas en *A. purpuratus*, y resultados similares fueron informados por Betancourt *et al.* (1994) en *Euvola ziczac*.

En el presente trabajo se observaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre las larvas generadas por autofecundación de ejemplares naranjas, blancos y marrón, pero las larvas producidas con parentales marrones no presentaron diferencias significativas con aquellas obtenidas por fecundación cruzada. Así, las menores tasas de crecimiento en progenies de ostiones blancos y naranjos respecto de las familias formadas por reproducción cruzada no pueden atribuirse al mero efecto de la consanguinidad. Por el contrario, los resultados generan interrogantes sobre el rol que pueden jugar los genes que controlan la variación del color de la concha sobre la manifestación de depresión por consanguinidad en experimentos de autofecundación.

Así, los resultados sugieren que las diferencias en crecimiento observadas en el presente estudio serían provocadas por los genes responsables de las variaciones del color de concha en los adultos, considerando que el diferente origen de los reproductores, la autofecundación y ausencia de pigmentos en la protoconcha de las larvas no parecen explicar tales diferencias. El acervo genético de las poblaciones puede influir sobre las tasas de desarrollo larval. En cultivos en ambiente común, Jollán (1993) observó asincronía en la aparición de los distintos estadios larvales en las progenies de cuatro poblaciones alopátricas de *A. purpuratus*. En el presente estudio no se observaron diferencias en las tasas de desarrollo entre las poblaciones de larvas obtenidas de los distintos tipos de cruzamiento, lo que sugiere que los genes que controlan la variación del color en las conchas de *A. purpuratus* no afectaría este parámetro poblacional.

En base a los antecedentes presentados, se sugiere que los genes que controlan la variación del color de concha en *A. purpuratus* se expresan en sus larvas, aun cuando esto no pueda ser verificado en el color de sus protoconchas, influyendo sobre sus tasas de crecimiento, pero no sobre sus tasas de desarrollo ni supervivencia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores están muy agradecidos con las Dras. Elisabeth Von Brand y Pilar Haye por su aporte a la discusión del diseño experimental y de los resultados, al Sr. Emilio Figueroa y a los técnicos profesionales del Laboratorio Central de Cultivos de la Universidad Católica del Norte por su apoyo al desarrollo de los experimentos. Trabajo parcialmente financiado por el proyecto INNOVA 05CR11PPT-18.

REFERENCIAS

- Adamkewicz, L. & M. Castagna. 1988. Genetics of shell color and pattern in the bay scallop *Argopecten irradians*. *J. Hered.*, 79: 14-17.
- Beaumont, A.R. & M.D. Budd. 1983. Effects of self-fertilization and other factors on the early development of the scallop *Pecten maximus*. *Mar. Biol.*, 76: 285-289.
- Bellolio, G., P. Toledo & B. Campos. 1994. Morfología de la concha larval y postlarval del ostión *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) (Bivalvia, Pectinidae) en Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 67: 229-237.
- Betancourt, R.J., J.E. Pérez, J.E. Vélez, L. Freitas & M.I. Segnini. 1994. Efectos de la consanguinidad en la vieira *Euvola ziczac*. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez. Univ. Oriente*, 34: 69-75.
- Brake, J., F. Evans & C. Langdon. 2004. Evidence for genetic control of pigmentation of shell and mantle edge in selected families of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 229: 89-98.
- Creese, R.G. & A.J. Underwood. 1976. Observations on the biology of the torchid gastropod, *Austrocochlea constricta* (Lamarck) (Prosobranchia). I. Factor affecting shell-banding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 23: 211-228.
- Di Salvo, L.H., E. Alarcón, E. Martínez & E. Uribe. 1984. Progress in mass culture of *Chlamys (Argopecten) purpurata* Lamarck (1819) with notes on its natural history. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 57: 35-45.
- Elek, J.A. & S.L. Adamkewicz. 1990. Polymorphism for shell color in the Atlantic bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck) (Mollusca: Bivalvia) on Martha's Vineyard island. *Am. Malacol. Bull.*, 7: 117-126.
- Evans, F., S. Matson, J. Brake & C. Langdon. 2004. The effects of inbreeding on performance traits of adult Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture*, 230: 89-98.
- Falconer, D.S. & T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics. Longman Group, Harlow, 464 pp.
- Franklin, A., G. Picket & P. Connor. 1980. The scallop and its fishery in England and Wales. Laboratory Leaflet, M.A.F.F. Direct Lowestoft, 51: 19 pp.
- Garrido, J.A. 1990. Tasas de crecimiento y mortalidad en dos morfos de color encontrados en ostión del norte, *Argopecten purpuratus* (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) y la composición fenotípica de su descendencia. Tesis de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 75 pp.
- Hoagland, K.E. 1977. A gastropod color polymorphism: one adaptive strategy of phenotypic variation. *Biol. Bull.*, 152: 360-372.
- Ibarra, A.M., P. Cruz & B.A. Romero. 1995. Effects of inbreeding on growth and survival of self-fertilized Catarina scallop larvae, *Argopecten circularis*. *Aquaculture*, 134: 37-47.
- Ino, T. 1949. The effect of diet on growth and coloration of the top shell *Turbo cornutus* (Solander). *J. Mar. Res.*, 8: 1-5.
- Jollán, L. 1993. Estudio de diferencias genéticas en caracteres cuantitativos entre cuatro poblaciones alopátricas de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). Tesis de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 89 pp.
- Launey, S. & D. Hedgecock. 2001. High genetic load in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Genetics*, 159: 255-265.
- Legates, J.E. & E.J. Warwick. 1990. Breeding and improvement of farm animals. McGraw-Hill, New York, 342 pp.
- Leighton, D.L. 1961. Observations on the effect of diet on shell coloration on the red abalone *Haliotis rufescens* Swainson. *Veliger*, 4: 29-32.
- Liu, J., Z. Liu & X. Sun. 2011. The effect of inbreeding on production traits of the southern bay scallop *Argopecten irradians concentricus*. *J. Shellfish Res.*, 30: 109-113.
- Liu, X., F. Wu, H. Zhao, G. Zhang & X. Guo. 2009. A novel shell color variant of the Pacific abalone *Haliotis discus hannai* Ino subject to genetic control and dietary influence. *J. Shellfish Res.*, 2: 419-424.
- Luttikhuisen, P.C. & J. Drent. 2008. Inheritance of predominantly hidden shell colors in *Macoma balthica* (L.) (Bivalvia: tellinidae). *J. Mollusc. Stud.*, 74: 363-371.
- Martínez, G., L. Mettifogo, A. Pérez & C. Callejas. 2007. A method to eliminate self-fertilization in a simultaneous hermaphrodite scallop. 1. Effects on growth and survival of larvae and juveniles. *Aquaculture*, 273: 459-469.
- Méndez, J. 2001. Los moluscos bivalvos: aspectos citogenéticos, moleculares y aplicados. Departamento de Biología Celular y Molecular, Área de Genética. Universidad de Coruña, Servicio de Publicaciones, 240 pp.
- Mitton, J.B. 1977. Shell color and pattern variation in *Mytilus edulis* and its adaptive significance. *Chesapeake Sci.*, 18: 387-390.

- Newkirk, G.F. 1980. Genetics of shell color in *Mytilus edulis* and the association of growth rate with shell color. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46: 89-94.
- Palmer, A.R. 1985. Genetic basis of shell variation in *Thais emarginata* (Prosobranchia, Muricacea). I. Banding in populations from Vancouver island. *Biol. Bull.*, 169: 638-651.
- Sokolova, I.M. & V.J. Berger. 2000. Physiological variation related to shell color polymorphism in white sea *Littorina saxatilis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 245: 1-23.
- Stiles, S. & J. Choromanski. 1995. Inbreeding studies on the bay scallop, *Argopecten irradians*. *J. Shellfish Res.*, 14: 1.
- Timothy, J.C. 1975. Inheritance of juvenile shell color of the oyster drill *Urosalpinx cinerea*. *Nature*, 257: 794-795.
- Vildoso, A. & N. Chirichigno. 1956. Contribución al estudio de la "concha de abanico" *Argopecten purpuratus* en Perú. *Pesca y Caza*, 7: 1-26.
- Von Brand, E. 1991. Genetic aspects of cultured scallop populations. Doctoral Thesis, Tohoku University, Sendai, 111 pp.
- Waldron, M., R.M. Packie & F.L. Roberts. 1976. Pigment polymorphism in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Veliger*, 19: 82-83.
- Walozek, D. 1984. Variabilität, Taxonomie und Verbreitung von *Chlamys patagonica* und Anmerkungen zu weiteren Chlamys-Arten von der Südspitze Südamerikas. *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, 27: 207-276.
- Winkler, F.M., B.F. Estévez, L.B. Jollán & J.P. Garrido. 2001. Inheritance of the general shell color in the scallop *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae). *J. Hered.*, 92: 521-525.
- Winkler, F.M. & B.F. Estévez. 2003. Effects of self-fertilization on growth and survival of larvae and juveniles of the scallop *Argopecten purpuratus* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 292: 93-102.
- Wolff, M. 1985. Abundancia masiva y crecimiento de preadultos de la concha de abanico peruana (*Argopecten purpuratus*) en la zona de Pisco bajo condiciones de El Niño 1983. In: W. Antz, A. Landa & J. Tarazona (eds.). *El fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina*: Instituto del Mar del Perú, pp. 88-89.
- Wolff, M. & J. Garrido. 1991. Comparative study of growth and survival of two color morphs of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* Lamarck (1819) in suspended culture. *J. Shellfish Res.*, 1: 47-53.
- Wolff, M., E. Von Brand & L. Jollán. 1991. Temperature shock treatment for early larval selection in the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). In: S.E. Shumway & P.A. Sandifer (eds.). *Scallop biology and culture. A tribute to James Mason*. World Aquaculture Workshop, Baton Rouge, pp. 10-15.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 718 pp.
- Zhang, G.F., S.X. Liu, X. Liu, X.M. Guo & F.S. Zhang. 2003. Self-fertilization family establishment and its depression in bay scallop *Argopecten irradians*. *J. Fish. Sci. China*, 10: 441-445.
- Zheng, H., G. Zhang & X. Liu. 2005. Comparison of growth and survival of larvae among different shell color stocks of bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck 1819). *Chinese J. Ocean. Limnol.*, 23: 183-188.
- Zheng, H., G. Zhang, X. Guo & X. Liu. 2008. Inbreeding depression for various traits in two cultured populations of the American bay scallop, *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819) introduced into China. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 364: 42-47.

Received: 9 May 2011; Accepted: 28 May 2012