

Captura, selección e ingestión de partículas en Ostreidae (Bivalvia): *Crassostrea* spp.

Capture, selection and ingestion of particles in Ostreidae (Bivalvia): *Crassostrea* spp.

Alexander Varela Mejías, Walter Barbosa Ortega

Laboratorio Sea Farmers, Sinaloa, México

Correspondencia: Alexander Varela Mejías,  E-mail: alexander.varela@gmail.com

Artículo original | Original article

Palabras clave

Ostras
Alimentación
Ctenidium
Fisiología
Pseudo-heces

RESUMEN | La contribución de los moluscos bivalvos a la producción acuícola mundial ha mostrado un incremento constante, la cual ha sido de gran importancia e impacto como fuente de alimentos con alto valor nutricional, divisas y empleo, generando así un interés significativo durante las últimas décadas, incluyendo investigaciones realizadas sobre aspectos relacionados con su anatomía funcional, ontología, fisiología y los mecanismos utilizados para su alimentación. Existen múltiples publicaciones e investigaciones en este tema, algunas de las cuales se mencionan en esta revisión. El presente trabajo inicia presentando generalidades sobre la anatomía de las ostras y enfatiza posteriormente aspectos relacionados con sus estrategias de captura, selección e ingestión de partículas en suspensión, enfocándose en las ostras del género *Crassostrea*, pero con estructuras y mecanismos relacionados a otras especies de bivalvos también, con los cuales mantiene fuertes similitudes. Se presenta información detallada sobre la estructura ctenidial y su desarrollo, así como sobre los principales factores químicos, físicos, ambientales y fisiológicos involucrados en el tratamiento de las partículas alimentarias capturadas, y finalmente los mecanismos propuestos para la producción de pseudo-heces.

Keywords

Oysters
Feeding
Ctenidium
Physiology
Pseudo-feces

ABSTRACT | The contribution of bivalve mollusks to world aquaculture production has shown a constant increase, which has been of great importance and impact as a source of food with high nutritional value, foreign exchange and jobs, thus generating significant interest during the last decades, including research carried out on aspects related to their functional anatomy, ontology, physiology and mechanisms used for their feeding. There are multiple publications and research done on this subject, some of which are referenced in this review. The present work begins by presenting generalities about oysters anatomy and emphasizes aspects related to their strategies for capturing, selecting and ingesting suspended particles, focusing on oysters of the genus *Crassostrea*, but with structures and mechanisms related to other species of bivalves as well, with which it bears strong similarities. Detailed information on the ctenidial structure and its development is presented, as well as on the main chemical, physical, environmental and physiological factors involved in the treatment of captured food particles, and finally the mechanisms proposed for the production of pseudo-feces.

GENERALIDADES

Según datos de la Organización Mundial para la Agricultura y la Alimentación, FAO, la producción general originada en la pesca de captura, incluyendo a los moluscos, comenzó a descender durante los últimos 20 años, estos descensos fueron notorios en ostras a principios de la década de 1980; en las almejas a finales de la década de 1980; en los mejillones al comienzo de la década de 1990 y en los pectínidos en 2012, tal como lo indica el informe del Estado mundial de la pesca y la acuicultura. Dicha reducción es atribuida a la sobreexplotación de las poblaciones naturales, las cuales ya están llegando a su límite máximo y capacidad de regeneración, sin embargo, este mismo informe indica que, contrario a lo que ocurre con las capturas, en el tema referente a la producción mundial aportada por la acuicultura, se han presentado incrementos constantes, que en el caso de los moluscos ascendió a 17,1 millones de toneladas para el año 2016, debido a los diferentes sistemas de producción acuícola utilizados en la actualidad (FAO, 2018). Presentando un crecimiento anual promedio de 3.46% desde el año 2000, con más de 65 especies de moluscos diferentes reportado en 2017, valorado en US \$ 30,4 mil millones (Tacon, 2019).

Los datos sobre el sector pesquero abarcan el conjunto de actividades que tienen origen en el aprovechamiento de los recursos acuáticos e incluyen a la captura y el cultivo de esos organismos, así como a su transformación y comercialización final. Todas de vital importancia en la generación de alimentos de alto valor nutritivo, empleo e ingresos económicos para la población, así como fuente de insumos y divisas para la industria alimentaria local y nacional (Cáceres y Vásquez, 2013; FAO, 2018).

Los aportes concernientes a la producción de moluscos son muy significativos, lo que ha dado lugar a un creciente interés en el desarrollo de los conocimientos asociados a estos organismos, realizando constates investigaciones sobre aspectos como su ciclo de vida, anatomía, condiciones de crecimiento, fisiología, inmunología, reproducción y sanidad (Ward *et al.*, 1991; Rodríguez *et al.*, 2002; Bernay *et al.*, 2006; Cáceres y Vásquez, 2014; Schmit *et al.*, 2014; Rosa *et al.*, 2018; OIE, 2019).

Ahora bien, las operaciones de pesca y cultivo de moluscos dependen en gran parte de una fijación larvaria exitosa, la cual permite un crecimiento y desarrollo bentónico temprano y el reclutamiento posterior a las poblaciones explotadas. Actualmente, las ostras están entre los principales bivalvos cultivados y comercializados en el mundo por su aceptación, valor nutritivo y adaptabilidad a entornos, siendo la ostra japonesa *Crassostrea gigas* la principal especie utilizada (Cannuel y Beninger, 2006; Chávez-Villalba, 2014).

Gran parte de estas producciones se deben a las técnicas y sistemas aplicados, los cuales han demostrado un gran potencial y capacidad de adaptación de diferentes especies de bivalvos, entre las que se encuentran la ostra chilena *Ostrea chilensis*, la ostra japonesa *Crassostrea gigas*, la ostra americana *C. virginica*, la ostra de placer *C. corteziensis* (Cáceres y Vásquez, 2013), y en menor proporción la ostra de manglar *C. gasar* y *C. rhizophorae* (Cham *et al.*, 2014). Lo cual ha permitido su producción en diversas áreas geográficas con buena adaptación, como lo demuestra *C. gigas*, introducido en países como Estados Unidos, Canadá, México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú y Chile (Lodeiros *et al.*, 2017).

Si bien es cierto se tiene poco o ningún control sobre la disponibilidad o calidad de los alimentos que los animales obtienen en los espacios destinados a su producción, crianza y engorde. La comprensión de los mecanismos alimenticios de estas especies, son de gran importancia para los centros de producción de semillas, lugares en los cuales, se debe suministrar una alimentación óptima a los reproductores, larvas y las semillas obtenida de ellos, previo a su envío a las granjas de crianza y engorde.

La mayoría de las investigaciones realizadas sobre este tema se han realizado bajo condiciones controladas, debido a las implicaciones de manejo que requieren, ante ello y como consecuencia, se han realizado pocos estudios en entornos naturales que consideren el efecto de las variaciones producidas por las mareas y su impacto. Especialmente considerando las variaciones en la temporalidad de las mareas, en la calidad y la cantidad de alimentos potenciales que aportan y en su efecto en el comportamiento alimentario de los bivalvos que dependen de las partículas en suspensión (Pastoureaud *et al.*, 1996).

El objetivo del presente trabajo consiste en transmitir la información generada durante las últimas décadas, obtenida de fuentes científicas especializadas, dirigido a comprender en forma global las estrategias utilizadas por las ostras para obtener los alimentos presentes en la columna de agua, enfatizando sobre un género en particular, *Crassostrea* spp.

ANATOMÍA BÁSICA GENERAL

Externamente, los especímenes del género *Crassostrea*, presentan conchas rígidas y fuertes, con formas muy variadas, lo que impide su utilización como base para su identificación taxonómica. Su función es contener, delimitar y proteger a los tejidos internos. Generalmente, estas conchas se caracterizan por ser más largas que anchas. La valva izquierda es ligeramente más convexa que la derecha. La charnela, presente en el extremo anterior, es el lugar donde se unen las valvas mediante un ligamento, dicha charnela está

generalmente ondulada en los individuos adultos (Shaw y Battle, 1957; Rodríguez *et al.*, 2002; Escudeiro, 2006).

Para articular las valvas, estos organismos presentan un único músculo aductor (monomiaris), el cual está formado por dos tipos de fibras adyacentes y fácilmente diferenciables a simple vista: a) fibras lisas, responsables de realizar contracciones lentas que mantienen las valvas cerradas durante largos períodos de tiempo y b) fibras estriadas, capaces del cierre rápido de las valvas, pero de menor resistencia al tiempo de contracción (Shaw *et al.*, 1957; Rodríguez *et al.*, 2002; Escudeiro, 2006).

Internamente, las ostras poseen una anatomía funcional que incluye la mayoría de los sistemas presentes en los invertebrados: circulatorio, reproductor, tracto gastrointestinal, nervioso y respiratorio. El espacio entre las valvas está ocupado por la masa visceral y la cavidad paleal, comprendida ésta última, como el espacio contenido entre los mantos, sin incluir la masa visceral (Shaw y Battle, 1957; Howard *et al.*, 2004; Rosa *et al.*, 2018; Góngora-Gómez *et al.*, 2020).

Como ocurre en otros invertebrados acuáticos, el sistema circulatorio de las ostras es de tipo abierto y está conformado por un corazón, contenido dentro de la cavidad pericárdica y adyacente al músculo aductor, desde el cual se extienden las arterias que distribuyen la hemolinfa, irrigando, nutriendo, oxigenando y retirando sustancias de desecho, hacia y desde los diferentes órganos y tejidos. Su aparato excretor está formado por los nefridios, conformado por dos lóbulos conectados por un canal nefridial y ubicado entre la cavidad pericárdica y los ctenidios (Bautista, 1988, citado en Rodríguez *et al.*, 2002; Howard *et al.*, 2004; Escudeiro, 2006).

Los únicos órganos sensoriales importantes que presentan son los tentáculos paleales, localizados en el borde del manto y presentan células táctiles y quimiorreceptoras. El sistema reproductor presenta la gónada, que en animales maduros rodea y cubre en forma difusa a la masa visceral. *Crassostrea* presenta, como otros moluscos, la particularidad de ser una especie hermafrodita asincrónica alternante. Ello implica que poseen el potencial de producir gametos masculinos y femeninos durante su ciclo reproductivo. Estos gametos se desarrollan en una misma gónada, pero en momentos diferentes y los individuos presentan numerosos cambios de sexo durante su etapa reproductiva. Adicionalmente, se trata de organismos protándricos, dado que en la mayoría de individuos, su primer desove lo realizan como machos (Escudeiro, 2006).

El tracto digestivo, considerando todas las estructuras implicadas para su funcionamiento, inicia en los ctenidios, en contacto con los palpos labiales, conformados por cuatro láminas compuestas por dos pares de estructuras aplanadas que se encuentran situadas en la parte anterior, a ambos lados de la boca (Ward *et al.*, 1991; Escudeiro, 2006; Dutertre *et al.*, 2007; Rosa *et al.*, 2018), la cual canaliza los alimentos a través del esófago hacia el estómago, provisto de numerosos surcos, pliegues e irregularidades (Shaw y Battle, 1957). Rodeando al estómago se encuentra la glándula digestiva, lugar donde se realiza la digestión intra y extracelular. Posteriormente, el tracto continúa hacia el intestino y este finaliza en el ano, situado en posición dorso-posterior del músculo aductor (Shaw y Battle, 1957; Rodríguez *et al.*, 2002; Howard *et al.*, 2004; Escudeiro, 2006).

Su sistema nervioso está conformado por la inervación de las ramas centrales y periféricas, comprende pares de ganglios nerviosos simétricamente distribuidos en el molusco, a lo largo de su cordón nervioso y un gran ganglio visceral. El cual se encuentra cerca del esófago, este sistema posee las funciones de transmisión de impulsos y la secreción de los productos de su sistema neuroendocrino (Yurchenko *et al.*, 2018).

Las funciones de respiración son realizadas por las branquias o ctenidios, órganos de alta complejidad en los cuales se oxigena a la hemocianina, proteína transportadora presente en la hemolinfa. Estas estructuras también participan activamente en las funciones de alimentación, realizada en asociación a los palpos labiales (fig. 1), considerados ambos como parte integral de la cavidad paleal (Shaw y Battle, 1957; Howard *et al.*, 2004; Rosa *et al.*, 2018; Góngora-Gómez *et al.*, 2020).

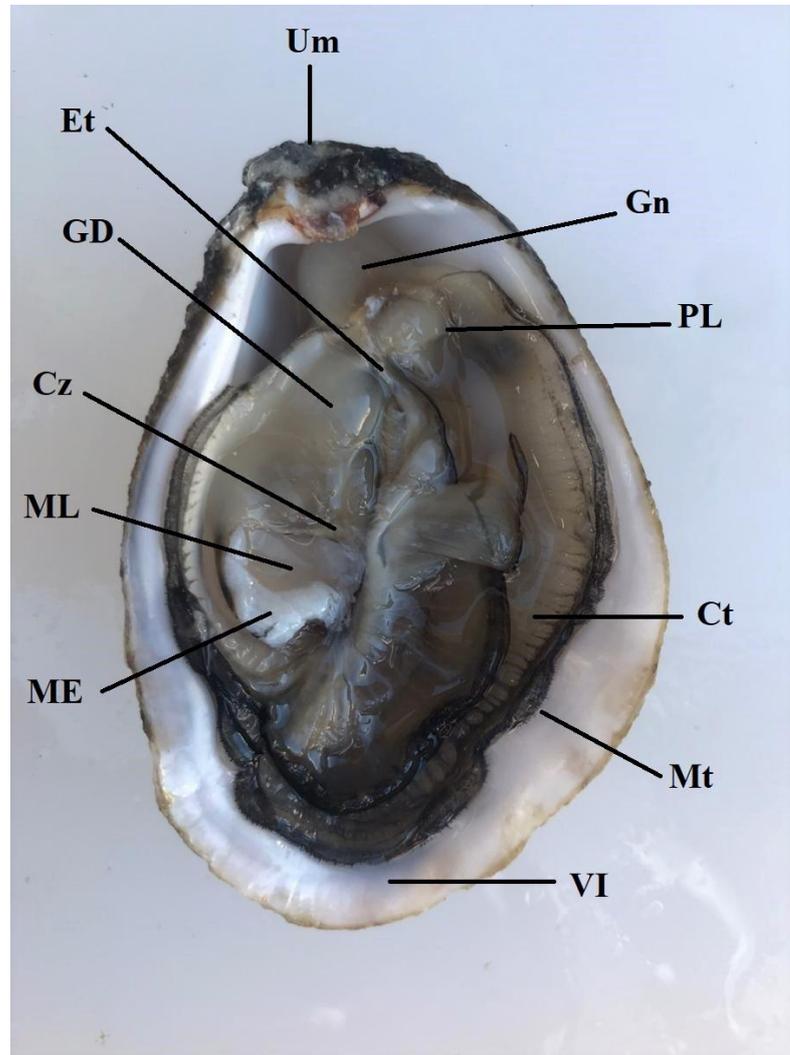


Figura. 1. Vista panorámica de ostión adulto *Crassostrea gigas*, al cual se le ha retirado la valva derecha y su correspondiente manto. Se muestran algunos de sus órganos y regiones: Um: Umbo parte más antigua de la concha. Gn: Gónada. PL: Palpo labial. Ct: Ctenidios (branquias). Mt: Manto en su borde inferior. VI: Valva izquierda. ME: Músculo aductor estriado; ML: músculo aductor liso. Cz: Corazón. GD: glándula digestiva; Et: estómago.

MECANISMO DE ALIMENTACIÓN POR FILTRACIÓN.

Las primeras horas post fecundación, las larvas metabolizan las reservas presentes en el vitelo, una vez agotadas éstas, inician con su alimentación exógena (Whyte *et al.*, 1990), por lo que la nutrición que obtengan los reproductores durante la gametogénesis incidirá directamente en la calidad y sobrevivencia inicial de la progenie (Caers *et al.*, 2002; da Costa *et al.*, 2015).

La captura de partículas suspendidas en el agua se encuentra entre las estrategias más utilizadas por una gran variedad de invertebrados acuáticos (Ward *et al.*, 1998). Los bivalvos, al presentar poca o ninguna movilidad, una vez superada la etapa larval pelágica, dependen fuertemente de las mareas, su periodicidad, carga y composición, captando las partículas del seston presentes en la columna de agua, por lo cual son clasificados como organismos filtradores (Ward *et al.*, 1994; Ward *et al.*, 1998; Medler y Silverman, 2001; Saraiva *et al.*, 2011; Ehrich y Harris, 2015).

Considerando que el aporte nutricional del seston puede ser extremadamente heterogéneo en concentración y variedad, incluyendo partículas no nutritivas o incluso partículas tóxicas (Cognie *et al.*, 2003), como ocurre con el dinoflagelado *Alexandrium minutum* (Castrec *et al.*, 2020), estos animales han desarrollado mecanismos altamente eficientes y complejos, los cuales, si bien han sido objeto de numerosas

investigaciones y descripciones durante décadas, siguen presentando algunos vacíos que han persistido hasta la actualidad (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1991; Pastoureaud *et al.*, 1996; Ward *et al.*, 1998; Rosa *et al.*, 2018).

Como suele ocurrir, los primeros estudios y descripciones sobre los mecanismos utilizados por estos organismos para la selección de partículas alimenticias, se enfocaron en especies de importancia comercial, como la ostra *C. virginica* (Dean, 1887 y Lotsy, 1896, citados por Rosa *et al.*, 2018). Investigaciones que han sido complementadas por numerosos trabajos posteriores.

Inicialmente, estas investigaciones se realizaron mediante disección y análisis individual de las estructuras implicadas: ctenidios, palpos labiales, boca, etc. Permitiendo grandes avances, pero siendo robustecidos por trabajos de investigación posteriores, en los cuales se aplicaron exploraciones mediante endoscopías de organismos *in vivo* (Ward *et al.*, 1991; Ward, 1996), permitiendo así, observar directamente las actividades de captura y selección de partículas en tiempo real, sin las alteraciones generadas por otras metodologías más invasivas o destructivas.

Además, con el fin de comprender y parametrizar estos biosistemas de filtración, se han desarrollado investigaciones basadas o apoyadas en los principios de la mecánica de fluidos, permitiendo el desarrollo de modelos matemáticos (Ren *et al.*, 2000; Kooijman, 2006; Saraiva *et al.*, 2011; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2020). Este tipo de análisis requiere de un profundo conocimiento sobre la morfología de estos animales. Por ejemplo, la longitud y ancho de las aperturas inhalantes y exhalantes de los bivalvos han sido utilizados para estimar presiones, fricción y resistencia del flujo de agua. Estos componentes son generalmente procesados mediante cálculos inicialmente diseñados para estructuras rígidas y sistemas estables, siendo esta una simplificación utilizada para fines de modelaje, pero que la evidencia demuestra que los tejidos blandos de estos organismos afectan las áreas de estas aperturas y sus cálculos (Medler y Silverman, 2001), por lo que la precisión de los resultados obtenidos debe ser considerada como aproximaciones.

En muchas de las publicaciones consultadas se consideran y determinan además, parámetros como la velocidad de bombeo, que es la cantidad de agua que fluye a través del ctenidio por unidad de tiempo; la tasa de aclaramiento, que brinda una indicación del volumen de agua a la que se le extraen las partículas suspendidas y la eficiencia captura, que hace referencia al porcentaje de captura realizado *vs* la disponibilidad total de partículas presentes (Ward *et al.*, 1998; Bayne *et al.*, 1999; Ren *et al.*, 2000; Cognie *et al.*, 2001; Kooijman, 2006; Saraiva *et al.*, 2011; Enríquez-Ocaña *et al.*, 2012; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Rosa *et al.*, 2018; Gray y Langdon, 2019).

En el presente trabajo, parámetros como velocidad de bombeo, tasa de aclaramiento y eficiencia captura se mencionarán por su uso recurrente e importancia en investigaciones específicas y en el análisis de sus resultados. Sin embargo, esta revisión no pretende profundizar cuantitativamente en ellos, mencionándolos solo como referencia conceptual para los lectores y limitándose a la fisiología cualitativa implicada en las capturas de partículas y su posterior procesamiento.

ESTRUCTURA Y DESARROLLO CTENIDIAL

Se trata de estructuras de alta complejidad y especialización funcional (Ward *et al.*, 1994; Beninger y Cannuel, 2006; Cannuel y Beninger, 2006; Rosa *et al.*, 2018), que forman parte integral de la cavidad paleal (fig. 1), las cuales, por su importancia, requieren de una descripción más detallada.

Presentan estructuras hipertrofiadas, utilizadas para la filtración, captura, selección y transporte de las partículas presentes en la columna de agua que son utilizadas como alimento (Ward *et al.*, 1998; Cannuel y Beninger, 2006; Bieler *et al.*, 2014; Ehrich y Harris, 2015; Rosa *et al.*, 2018).

Se ubican ventralmente desde la región anterior, en contacto directo con los palpos labiales y se extienden hacia el extremo posterior del organismo, para terminar en el borde del manto (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1994; Rosa *et al.*, 2018).

Las ostras poseen dos ctenidios, cada uno de los cuales está conformado por dos hemibranquias, por lo que dan la impresión de poseer cuatro branquias al diseccionarlos. Estas hemibranquias, llamadas en función a su posición como interna y externa, presentan forma de “V” y están compuestas por dos lamelas. El ctenidio completo y desarrollado presenta una estructura cuya vista transversal es en forma de “W” (fig. 2), en aquellos animales que ya han superado la metamorfosis larvaria (Cannuel y Beninger, 2006; Bieler *et al.*, 2014).

Cada hemibranquia está conformada por filamentos de diferente estructura, tamaño y morfología, por lo que se clasifica a estos organismos como heterorábdcos, en contraparte a las especies de moluscos que presentan un solo tipo de filamentos u homorábdcos (Ward *et al.*, 1994; Cognie *et al.*, 2003; Cannuel y Beninger, 2006; Bieler *et al.*, 2014; Rosa *et al.*, 2018).

La condición heterorábdcica incluye cambios morfológicos y funcionales durante el desarrollo, entre ellos, la unión o fusión parcial de tejido ctenidial, la presencia de surcos de transporte dorsales y ventrales y el desarrollo de cilios (Cognie *et al.*, 2003).

Los filamentos presentan asociaciones entre ellos, a partir de las cuales se clasifican en dos tipos: a) filamentos ordinarios, con estructura tubular simple, se unen entre ellos mediante uniones interfilamentares. Estas uniones generan agrupaciones regulares denominadas “plicas”. b) filamentos principales, formados por la unión y fusión de tres filamentos ordinarios como una sola estructura que se ubica entre las plicas. Además de las uniones interfilamentares, se presentan uniones interlamelares (Cannuel y Beninger, 2006).

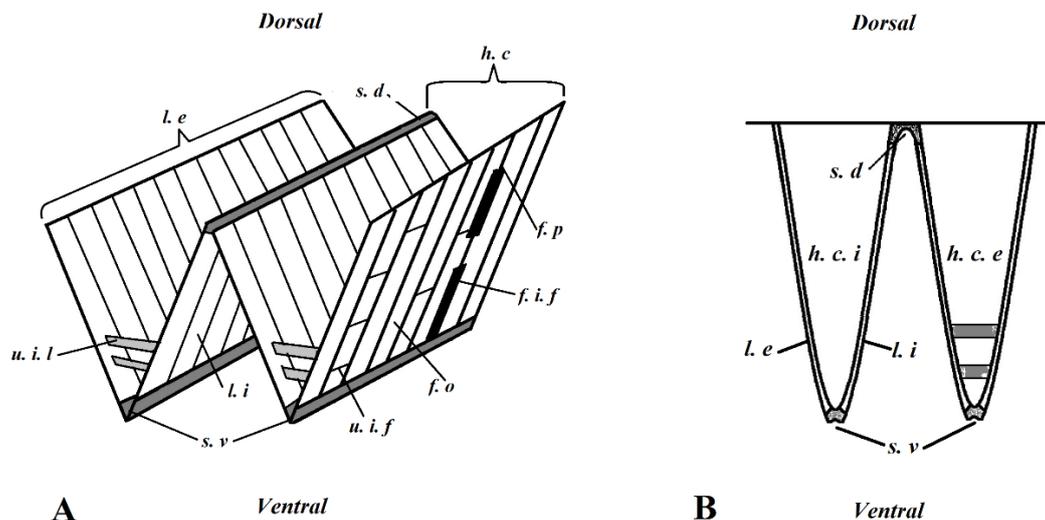


Figura 2. A: Representación esquemática simplificada de vista diagonal de ctenidio en un ostión adulto *Crassostrea gigas*: l. e: lámela externa; s. d: surco dorsal; h. c: hemictenidio; f. p: filamento primario; f. i. f: fusión interfilamentar; f. o: filamento ordinario; u. i. f: unión interfilamentar; l. i: lamela interna; s. v: surcos ventrales; u. i. l: unión inter lamelar. B: Representación esquemática de vista transversal de ctenidio con detalle de los surcos ciliados.

Este diseño posibilita el procesamiento de las partículas presentes en el agua, la cual fluye sobre, entre y a través de las lamelas, en espacios denominados “ostium” u ostias (fig. 3). Para dicho procesamiento se dispone de estructuras accesorias llamadas cilios, los cuales presentan diferente forma y ubicación y de un tipo especial de células llamadas “mucocitos”, responsables de segregar el “mucus”, el cual unido a la acción de los cilios, posibilitan la movilización de las partículas capturadas hacia los surcos o tractos ciliados en ambos extremos de las lamelas y desde ahí hacia los palpos labiales (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1994; Cannuel y Beninger, 2006).

El género *Crassostrea* presentan cuatro morfotipos diferenciados de cilios cubriendo los filamentos: cilios frontales simples y compuestos, ubicados en las superficies superiores e inferiores de los filamentos; cilios laterales, ubicados en las regiones externas de los filamentos y los cilios latero-frontales, localizados en las regiones intermedias o de transición (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1998; Rosa *et al.*, 2018).

La nomenclatura anatómica utilizada en los diferentes trabajos publicados puede variar mucho en función a sus autores, sin consenso en algunos casos. Por ejemplo, el surco dispuesto a lo largo del borde de unión de los ctenidios al cuerpo del molusco es llamado surco basal, dorsal o proximal en diferentes publicaciones. En tanto que el surco dispuesto en el borde distal de las lamelas es conocido como surco marginal, ventral o terminal (Ward *et al.*, 1994).

Lo que si presenta consenso es en la participación activa de los movimientos ciliares en la generación de corrientes de agua para la atracción de las partículas en suspensión, las cuales, una vez capturadas son transportadas hacia los surcos ventrales o dorsales, en función a su destino de uso, bien como alimento ingerible o como partículas de desecho. Además de crear corrientes de exhalación para colaborar con eliminación de pseudoheces y la dispersión de los gametos durante el desove (Bernard, 1974; Sornin *et al.*, 1988; Ward, 1996; Ward *et al.*, 1998; Bieler *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2020).

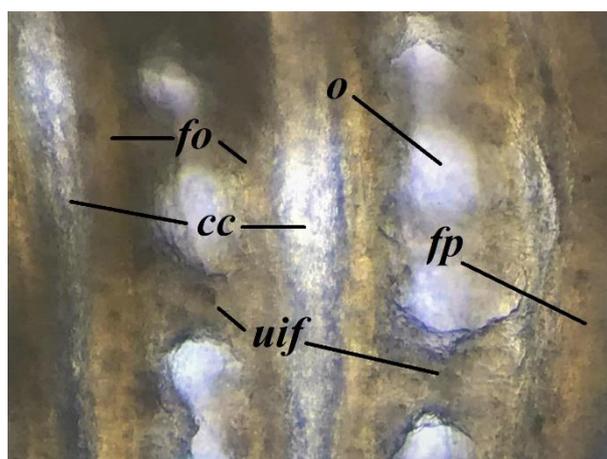


Figura 3. Microfotografía de vista parcial del tejido en fresco de un ctenidio de *C. gigas* adulto. *fo*: filamento ordinario; *cc*: canal ciliado; *uif*: unión interfilamentar; *o*: ostium; *fp*: filamento principal. 400X

Su formación ocurre en forma gradual, paralelamente al desarrollo larvario en sus diferentes etapas, siendo un periodo que incluye grandes cambios anatómicos y funcionales generados por la metamorfosis y muchas veces acompañados de mortalidades significativas (Helm *et al.*, 2006; Cannuel y Beninger, 2006).

Inicia con la formación simétrica de las hemibranquias internas, vía “cavitación y extensión”. Estas estructuras en “V”, presentan inicialmente filamentos homorábdcos en disposición postero-anterior. Al formarse las hemibranquias externas, también homorábdcas a través el axis central, originan la forma definitiva de “W”. Durante su desarrollo, el número efectivo de filamentos presentes es marcadamente discontinuo en la transición entre las formas “V” y “W”. además, la ciliación de los filamentos muestra una serie de cambios importantes: Establecimiento de filamentos ordinarios en condición homorábdcica, ciliación y desdiferenciación de los filamentos principales hacia la condición heterorábdcica y el establecimiento de grupos de cilios o “cirri” laterofrontales desde la cresta de los pliegues o plicas hacia la base de los filamentos principales (Cannuel y Beninger, 2006).

CAPTURA Y TRANSPORTE DE PARTÍCULAS

Las estrategias utilizadas para el acarreo de los alimentos presentan características distintivas, constituyendo un mecanismo mucociliar altamente eficiente. Según lo describe Ward *et al* (1998), el proceso de captura de las partículas en suspensión se compone de tres acciones sucesivas e íntimamente

interrelacionadas que son encuentro de la partícula por parte de los cilios ctenidiales, su retención y posterior transporte.

Para la captura de las partículas las especies del género *Crassostrea* utilizan una gran variedad de mecanismos físicos, químicos e hidrodinámicos. Los cilios generan corrientes inhalantes de agua que ingresa a su cavidad paleal con sus partículas presentes, estas entran en contacto con la superficie de los ctenidios, lugar en el que son capturadas, seleccionadas y acarreadas (Ward *et al.*, 1994; Pales *et al.*, 2009, Rosa *et al.*, 2018). Los cilios en conjunto, mediante movimientos coordinados, generan la fuerza de arrastre necesaria para movilizar a las partículas capturadas, canalizándolas hacia zonas denominadas surcos, también provistos de cilios y ubicadas en las regiones proximales y distales de las lamelas, desde donde las movilizan hacia la región oral para su ingestión o siguen rutas de desecho (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1994; Ward *et al.*, 1998; Rosa *et al.*, 2018).

La realización de observaciones mediante endoscopia ha hecho posible, no solamente observar a los filamentos y cilios en acción *in vivo*, sino que además ha permitido realizar mediciones de su velocidad de acarreo, tasas de aclaramiento y flujo de bombeo entre otras, siguiendo las trayectorias de las partículas (Ward *et al.*, 1998).

TIPOS DE PARTÍCULAS ACEPTADAS COMO ALIMENTO

Una gran cantidad de estudios se han enfocado sobre aspectos específicos de los criterios de selección y muchas de las características de las partículas han sido descritas, entre ellas su tamaño medio, forma, composición y las propiedades de su superficie (Ward *et al.*, 1991; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Alexander *et al.*, 2008; Prasetya *et al.*, 2017; Rosa *et al.*, 2018; Rato *et al.*, 2019).

No obstante, se han planteado modelos de aceptabilidad de partículas que en ocasiones son contradictorios. En sus inicios, algunos investigadores indicaron que la principal fuente de alimentos para los bivalvos eran los detritus en suspensión; Blegvad (1914), publicó datos según los cuales, el detritus era su principal fuente de alimento natural. Para ello, realizó análisis sobre el contenido intestinal en múltiples especies de bivalvos, capturados en su ambiente natural; opinión que encontró apoyo en trabajos previos, como los realizados por Petersen, (1908) y Petersen y Jensen (1911).

Sin embargo, estudios posteriores, también realizados sobre contenido intestinal de bivalvos, indicaron la importancia de fitoplancton, particularmente de las diatomeas, como la principal fuente de alimento de estos organismos, incluyendo una gran variedad de microalgas que han sido utilizadas tanto en trabajos de investigación, como en laboratorios de producción de semilla, con clases y especies que incluyen entre ellas a: *Chaetoceros muelleri*, *C. calcitrans*, *Dunaliella* sp., *Isochrysis galbana*, *Isochrysis* sp., *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* sp., *Thalassiosira pseudonana*, *Tetraselmis suecica* y *Pavlova lutheri* (Ward *et al.*, 1991; Ward *et al.*, 1998; Ren *et al.*, 2000; Cannuel y Beninger, 2006; Alexander *et al.*, 2008; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Rosa *et al.*, 2018; Rato *et al.*, 2019).

Asimismo, se han publicado trabajos en los cuales se indica que los bivalvos se pueden alimentar tanto de células como de partículas orgánicas, incrementando su rango de selección y aceptación (Ehrich *et al.*, 2015). En pruebas realizadas con *C. corteziensis* sustituyendo a las microalgas como alimento durante los estadios larvales, se obtuvieron resultados que sugerían que con la sustitución hasta en un 50% de las microalgas por harina de maíz, no se comprometieron los requerimientos nutricionales en forma significativa (Mazón-Suástegui *et al.*, 2019).

Experimentalmente Kach y Ward (2008), reportaron el consumo de bacterias *Escherichia coli*, realizando ensayos con *C. virginica*, en trabajos en los cuales usaron además partículas inertes, las cuales fueron entregadas a los animales como suspensiones libres o incorporadas como agregados con las bacterias, obtuvieron resultados que indicaron que los bivalvos no solamente ingirieron a las bacterias y a las partículas, sino que, además, su ingesta fue significativamente más alta en los casos de partículas unidas

a agregados bacterianos, indicando que la presencia de estos flóculos bacterianos podría favorecer la captura, transporte y asimilación de las partículas presentes en la columna de agua.

Tanyaros *et al.*, 2016, por su parte, realizando ensayos con larvas de la ostra *C. belcheri*, demostraron que para estos organismos es posible sustituir a las microalgas utilizadas en la dieta, hasta en un 25% con la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, sin encontrar diferencias significativas en los resultados finales de producción. Rato *et al.*, 2019, realizaron experimentos con *C. gigas* aplicando sustituciones de hasta un 25% de las microalgas por macroalgas de la especie *Ulva rigida*, sin afectar los rendimientos finales en forma significativa. Estos y otros trabajos sustentan la aceptabilidad de una gran variedad de microorganismos, partículas, sustancias y detritus por estos animales, lo que sugiere un amplio rango de potenciales fuentes alimenticias.

No obstante, este rango no puede ser ilimitado y presenta excepciones naturales. Existe evidencia sustancial de que algunos microorganismos pueden ser potencialmente peligrosos para los bivalvos, ocasionando mortalidades en masa. Tal es el caso de los reportes de mortalidades causados por florecimientos de algunas especies de dinoflagelados tóxicos (Alexander *et al.*, 2008; Castrec *et al.*, 2020).

Por su parte, Marshall *et al.*, 2010, comentan sobre la necesidad de mayores investigaciones acerca de los requerimientos nutricionales específicos de los bivalvos y menciona como ejemplo el alga *Pavlova lutheri*, comúnmente utilizada en el cultivo de larvas de bivalvos y recomendada para las especies de *Crassostrea* en particular, sin embargo, según su investigación de literatura, sería un alimento deficiente para las larvas de *C. gigas*, esto a pesar de ser recomendada por otros autores, pero en combinación con *Isochrysis galbana* para su uso en larvas de este mismo bivalvo (Lucas y Rangel, 1983). Adicionalmente, Epifanio (1979), realizando ensayos en los cuales se brindaron dietas compuestas *Thalassiosira pseudonana*, la cual fue reemplazada gradualmente por otra levadura, en este caso *Candida utilis*, hasta llegar a un 50% de sustitución, reportó una aparente inhabilidad de *C. virginica* para la asimilación de esta levadura.

Interesantemente, Pastoureaud *et al.*, 1996, realizaron análisis sobre los pigmentos presentes en las pseudoheces y las compararon contra los presentes en la columna de agua, mediante técnicas de HPLC (Cromatografía Líquida de Alta Eficiencia, por sus siglas en inglés), cuyos resultados parecen sugerir que las ostras son capaces de rechazar en forma selectiva, células en buen estado de materia en degradación. Los resultados concuerdan con los reportados por Dutertre *et al.*, 2007, quienes trabajando con *C. gigas*, a las cuales alimentaron con microalgas *Tetraselmis suecica*, previamente inactivadas por calor y *Skeletonema costatum* vivas, encontraron que las *T. suecica* fueron preferentemente rechazadas como pseudoheces, en comparación con *S. costatum*, lo que indicaría una selección pre ingestiva de partículas. Esto también en concordancia con Beninger *et al.*, 2004, quienes experimentando con otro bivalvo heterorábido, *Pecten maximus*, observaron una activa selección entre microalgas vivas y muertas, indicando que el proceso es realizado tanto en los ctenidios como en los palpos labiales.

Posteriormente, una vez que las partículas son ingeridas, podrían darse nuevas selecciones dentro del tracto digestivo, influenciadas por las características de la partícula. En un estudio realizado sobre la selección post ingestiva en *C. gigas* se concluyó que algunas especies de microalgas son digeridas preferentemente sobre otras, para dichas microalgas, su tamaño y forma no parecen ser consideradas en la selección post ingestiva (Cognie *et al.*, 2001). Este trabajo además demostró que el bentos presente en los fondos, al ser suspendido por las corrientes de agua, puede ser utilizado como parte de la dieta de los bivalvos.

MECANISMOS QUÍMICOS DE SELECCIÓN DE PARTÍCULAS

Numerosos modelos han tratado de dilucidar la forma en las ostras realizan la selección de partículas, para ello se ha propuesto la intervención de procesos químicos en el reconocimiento de las partículas, en base a los cuales se define el destino de estas. Pales *et al.*, 2009, demostró que las ostras *C. gigas* fueron capaces de reconocer alginatos presentes en microalgas, las cuales fueron seleccionadas e ingeridas o

rechazadas como pseudoheces, dependiendo para ello del tipo utilizado, así como la especie de microalga presente.

Adicionalmente, como ya se mencionó y como parte del proceso de captura, los ctenidios y la cavidad paleal, segregan *mucus*, mucopolisacárido que facilita la captura y acarreo de las partículas suspendidas (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1998; Rosa *et al.*, 2018; Ward *et al.*, 2019), el cual presenta entre sus componentes, sustancias que maximizan la eficiencia de las capturas, incluyendo proteínas con alta especificidad para su enlace con constituyentes de los alimentos, entre las cuales se encuentran lectinas capaces de reconocer carbohidratos de las superficies celulares de algunas microalgas (Pales *et al.*, 2009). Fisher y DiNuzzo (1991), por su parte, indicaron que el *mucus* presenta también actividad de aglutinación contra algunas microalgas y bacterias como ya se mencionó (Kach y Ward, 2008), estas aglutinaciones podrían facilitar la captura y transporte como flóculos.

De estas y otras investigaciones, se desprende que no solo se debe considerar la composición de las partículas, sino, además, la cantidad, composición y propiedades del mismo *mucus*. Cognie y Barillé (1999), sugieren que su presencia en las heces y pseudoheces, favorece el crecimiento de algunos tipos de microalgas, en un trabajo realizado sobre nueve especies de fitoplancton, de las cuales cuatro parecieron verse favorecidas por la biodeposición del *mucus*: *Chaetoceros* sp., *Haslea ostrearia*, *Nitzschia gundersheimiensis* y *Tetraselmis suecica*. Indicando que además de su actividad de captura y transporte, el *mucus* posee una composición química biodisponible como fuente de nutrientes para algunos organismos.

MECANISMOS FÍSICOS DE SELECCIÓN BASADOS EN EL TAMAÑO DE PARTÍCULA

Paralelo a los factores químicos o como complemento mutuo, existen importantes componentes físicos en la captura y selección de partículas. Cognie *et al.* (2003), analizando el tamaño relativo de las microalgas, observaron efectos en las variaciones de captura. Por ejemplo, algunas diatomeas como *Coscinodiscus* spp., cuyas dimensiones pueden superar los 100 μm de diámetro y considerando que el rango teórico de acción de los filamentos principales de aproximadamente 70 μm , conllevarían una complicación anatómica debida al límite de expansión debida a la estructura, fusión y tamaño de los tejidos ctenidiales.

Esto supondría la existencia de una talla crítica máxima de captura y acarreo, la cual no podría ser superior al tamaño máximo que puede ser procesado por los filamentos o los surcos ctenidiales. Esto se confirmó en ensayos con *C. gigas* utilizando tres especies de diatomeas de gran tamaño, *Pleurosigma planctonicum*, *Rhizosolenia setigera* y *Coscinodiscus perforatus*, se observó que las tres especies fueron sometidas a diferentes trayectorias de transporte en función a sus tamaños, a las posiciones adoptadas en los ctenidios y principalmente en los surcos (Cognie *et al.*, 2003).

Los trabajos dirigidos a establecer el tamaño máximo de las partículas que se pueden capturar e ingerir no son numerosos y algunos presentan datos diferentes a los generados por las conclusiones de Cognie *et al.*, 2003. Se ha reportado que *C. virginica* puede capturar e ingerir experimentalmente partículas inertes con diámetros comprendidos entre 10 y 370 μm , aunque la eficiencia de la ingestión disminuye rápidamente con el tamaño (Tamburri y Zimmer-Faust, 1996). Curiosamente, en el mismo estudio las ostras presentaron en sus intestinos, larvas de nueve especies diferentes de invertebrados, midiendo entre 100 μm y más de 500 μm de longitud.

El tamaño de las partículas capturadas puede variar incluso dentro de una misma especie de microorganismo, esto se observa, por ejemplo, durante el crecimiento poblacional y las divisiones mitóticas sucesivas de las diatomeas, en las cuales una de las células hija es más pequeña que la célula madre, este es un fenómeno normal que también se observa en los cultivos monoalgales de los laboratorios y se origina en las diferencias de tamaño entre las dos frústulas que les recubren (Prasetya *et al.*, 2017).

Este dato es importante, ya que se pueden encontrar fácilmente células de una misma especie, con tamaños diferentes coexistiendo en el mismo ambiente (Potapova y Snoeijs, 1997; Mann, Chepurnov y Droop, 1999, citados en Prasetya *et al.*, 2017). En estos casos, resulta interesante que pese a ello, estas

microalgas sean utilizadas como alimento por los bivalvos, lo que implicaría que las dimensiones de las microalgas como característica para su selección se vería afectada negativamente y, de hecho, se ha reportado en *C. virginica*, donde puede verse comprometida en la selección de *Pseudonitzschia multiseries* (Mafra, 2009), mismo resultado fue encontrado por Prasetiya *et al.*, 2017, para *C. gigas*, utilizando las dimensiones de la diatomea *Haslea ostrearia* como criterio de selección, generando un rechazo como pseudoheces en las microalgas de mayor tamaño. Estos autores plantean que en estos animales la habilidad de selección podría estar relacionada a la presencia de tractos o canales ciliares antagónicos en la superficie de los filamentos ctenidiales.

Si a esto se le agrega el efecto causado por la forma de las células, además del tamaño y la orientación para especies asimétricas de microalgas, se podría imposibilitar el ingreso a los surcos ctenidiales, lo cual se ha reportado para *C. gigas* y *C. virginica*. Cuando esto sucede, las partículas más grandes son rechazadas como pseudoheces (Cognie *et al.*, 2003).

Los tamaños mínimos también presentan dimensiones críticas, Palmer y Williams (1980), al examinar los efectos de la concentración de partículas de diferentes tamaños en la eficiencia de captura con ostras *C. virginica*, ensayando con diferentes dietas monoalgales cuyos tamaños celulares oscilaban entre 4 y 10 μm , encontrando una considerable variabilidad en la eficiencia de captura, siendo menor en las microalgas más pequeñas. Datos que concuerdan con Barille *et al.*, 1993, quienes llevaron a cabo experimentos con *C. gigas* para examinar los efectos de la calidad de seston variable, encontrando un efecto de las cargas de partículas sobre las capturas, concluyendo que cuando la concentración total de partículas disponibles fue baja, *C. gigas* capturó preferentemente partículas mayores a 3 μm . Dato cercano al de Møhlenberg y Riisgård (1978), quienes indicaron que en los organismos heterorábdicos, la captura más eficiente los de partículas se presenta en el rango de 4 a 5 μm . Asimismo, en ensayos con *C. gigas* alimentados con una mezcla de microalgas, se concluyó que los flagelados con dimensiones menores a 5 μm y el eucariota *Ostreococcus tauri* cuya dimensión es inferior a 1 μm , no fueron eficientemente retenidos por las ostras (Dupuy *et al.*, 2000).

Como factor físico complementario, también determinado mediante observaciones endoscópicas realizadas en organismos *in vivo*, se observó que la intercepción y captura de las partículas presenta otro aspecto a considerar: el ángulo de aproximación. La intercepción directa realizada por los filamentos sería el principal mecanismo de captura, pero la concentración y redirección por procesos hidrodinámicos realizada por los filamentos primarios también puede constituir un mecanismo importante. De modo que las partículas que se aproximen al ctenidio en ángulos bajos incrementan sus posibilidades de encuentro con los cilios frontales. Para ello, los cilios laterofrontales inducen flujos laterales, creando vórtices para reducir el flujo directo a través de los espacios interfilamentares, incrementando así las posibilidades de encuentros de las partículas resuspendidas con las superficies frontales de los filamentos. De este modo, las partículas serían retenidas mediante la combinación del *mucus*, el arrastre de los cilios y la convergencia de los flujos generados (Ward *et al.*, 1988; Ward, 1996).

PRODUCCIÓN DE HECES Y PSEUDOHECES

Como se mencionó, bajo condiciones naturales, los bivalvos son expuestos a fuentes de alimentos extremadamente variables, tanto en calidad nutricional, como en origen y frecuencia. Lo cual estaría fuertemente influenciado por las mareas, las corrientes presentes y las áreas específicas en que habitan. Ante esto, el desarrollado de diferentes estrategias para controlar estas variaciones, incluyendo los mecanismos de selección pre ingestiva constituyen una optimización en la capacidad de alimentación (Pastoureaud *et al.*, 1996).

Las partículas capturadas, ingeridas y digeridas, una vez concluido su paso por el tracto digestivo, son eliminadas dorsalmente como heces (Ward *et al.*, 1998). Sin embargo, el hecho inicial de que una partícula sea capturada por los cilios ctenidiales, no implica, necesariamente, que vaya a ser ingerida y más aún, digerida por el organismo (Bernard, 1974; Rosa *et al.*, 2018; Ward *et al.*, 2019).

En general, los organismos filtradores enfrentan dos problemas comunes durante su alimentación que son: la regulación del volumen de material procesado e ingerido y la clasificación entre el material asimilable y aquel que es inorgánico, de bajo aporte nutricional, o incluso, potencialmente tóxico para su consumo (Beninger *et al.*, 1999).

Esto da como resultado que en muchas ocasiones y luego de haber capturado partículas, la ostra opte por no conservarlas. Estas cargas son expulsadas como biodepositos de materia orgánica, microorganismos y partículas extrañas no ingeridas, constituyen las pseudoheces (Bernard, 1974; Beninger *et al.*, 1999; Beninger y Cannuel, 2006; Kooijman, 2006; Cáceres y Vásquez, 2014; Rosa *et al.*, 2018; Ward *et al.*, 2019).

Físicamente las heces y pseudoheces son fácilmente diferenciables, ya que las heces forman hilos fecales, flexibles y de longitud variable, expulsados dorsalmente, que mantienen su integridad debido a la presencia de la capa peritrófica de *mucus*. En tanto que las pseudoheces se presentan como cúmulos de material fino y amorfo, biodepositado ventralmente a la posición del bivalvo.

Se han desarrollado diferentes teorías sobre los mecanismos que median en la producción de estas pseudoheces. Ya en 1974, Bernard presentó un interesante modelo, según el cual se consideraban aspectos hidrodinámicos. Su planteamiento se basaba en las diferencias de área entre las aperturas exhalantes e inhalantes del molusco. Ambas relativamente pequeñas, en contraposición a la cavidad paleal, de mayor tamaño. Según argumentó, el agua, al ingresar a la cavidad paleal, experimenta una reducción en la velocidad de flujo al incrementarse el volumen del área disponible para su recorrido, lo que provocaría que las partículas ingresantes de mayor gravedad específica precipitaran al manto sin lograr alcanzar la superficie de los ctenidios. Dado que el manto también posee cilios, este material sedimentado sería eliminado hacia el exterior, mediante transporte mucociliar, generando los biodepositos de pseudoheces. Adicionalmente, partículas que lograron depositarse en los ctenidios pero que, por alguna razón resulten irritantes o no aptos para su ingesta, inducirían a un incremento significativo en la secreción de *mucus*, formando capas anormalmente gruesas que avanzarían a través de los ctenidios como parte del transporte mucociliar, pero debido a su espesor y rigidez no lograrían ingresar a los palpos labiales, terminando así en una segunda ruta de generación de pseudoheces y su posterior eliminación.

A este y otros planteamientos iniciales, les han seguido múltiples hipótesis y modelos, muchos de ellos complementarios, que indicarían que el control realizado por los bivalvos sobre el volumen y la selección cualitativa de las partículas capturadas dan como resultado la producción final de las pseudoheces, siendo éste un mecanismo esencial para prevenir la proliferación de epibiontes, saprófitos, bacterias oportunistas y la acumulación de sustancias de degradación (Beninger y Cannuel, 2006), eliminando los materiales que no son de utilidad para el organismo, lo que supone finalmente, un ahorro energético.

Es precisamente esta capacidad de producir pseudoheces la que permite a las especies del género *Crassostrea* crecer y sobrevivir en aguas que presentan alta turbidez, de una manera mucho más exitosa que otras especies de filtradores (Escudeiro, 2006). En esta misma línea, se han desarrollado modelos matemáticos que buscan demostrar como las partículas destinadas como pseudoheces, están relacionadas con las cargas de lodos y turbidez del agua, causando la saturación de los ctenidios de los bivalvos (Kooijman, 2006).

Adicionalmente, según Prasetiya *et al.*, 2017, el transporte de partículas por los cilios hacia el surco ventral de los ctenidios, presentan mayores posibilidades de ser rechazados como pseudoheces, en tanto que las partículas hacia el surco dorsal son preferentemente transportadas hacia los palpos labiales y la boca, para su ingestión. Esto concuerda con Beninger *et al.*, 1999, quienes indican que la posesión de surcos ventrales es una condición necesaria para la producción de pseudoheces.

A lo anterior se le suma que se podría dar un mecanismo adicional de selección, el cual estaría relacionado en la diferenciación de los ctenidios heterorábdicos. Mediante endoscopías se observó que las partículas de mayor tamaño presentes en las zonas que contenían filamentos principales eran siempre

orientadas dorsoventralmente, en tanto que las de menores dimensiones no mostraban una orientación preferencial. Este dato cualitativo sugeriría una selección relacionada al tamaño de las células capturadas y sus posibilidades de procesamiento (Prasetya *et al.*, 2017), posibilidad que ha sido presentada en otros trabajos, como Cognie *et al.*, 2003 y Rosa *et al.*, 2018.

De este modo, la calidad y la cantidad de las partículas capturadas serían controladas por los filtradores y como respuesta a estas variables, se han observado cambios en la eficiencia de retención y las tasas de aclaramiento, incrementando producción de pseudoheces al superar el umbral de concentración de seston (Barillé *et al.*, 1993; Pastoureaud *et al.*, 1996).

CONDICIONES AMBIENTALES

Además de las características de la especie de microorganismo que el bivalvo ingerirá, las condiciones ambientales podrían influenciar la respuesta de consumo, lo cual se ha demostrado realizando experimentos sobre los efectos de las variaciones en la salinidad o la temperatura del agua en las tasas de aclaramiento (Ren *et al.*, 2000; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013). Así como estudios en los cuales se evaluó el efecto de las variaciones simultáneas de salinidad y temperatura en *C. corteziensis*, donde también se observaron efectos negativos sobre la actividad alimenticia, reduciéndose o cesando por completo (Enríquez-Ocaña *et al.*, 2012). En este último estudio se sugirió que este efecto negativo respondería a que en salinidades superiores a 39 ppt, los animales podrían responder defensivamente cerrando sus valvas, lo que imposibilitaría temporalmente la alimentación.

Por lo tanto, las ostras del género *Crassostrea* exhiben comportamientos dinámicos y adaptativos de alimentación, en base a las condiciones ambientales en que habitan, ajustando sus respuestas en función a los cambios hidrodinámicos, disponibilidad, calidad y concentración de alimentos y los a parámetros físico químicos del entorno (Wang *et al.*, 2020), de modo que los factores externos al molusco afectan directamente la capacidad de filtración que poseen.

Esto ha sido analizado mediante modelos en los cuales niveles muy altos o bajos de partículas suspendidas afectan negativamente la eficiencia de las capturas. Animales que han sido expuestos a ambientes con baja disponibilidad de fitoplancton, experimentan un decrecimiento en su actividad alimenticia, en tanto que aquellos presentes ante una carga excesiva de partículas reaccionan también con un descenso en la actividad por sobresaturación o bloqueo de los ctenidios (Sornin *et al.*, 1988; Ehrich y Harris, 2015). La actividad de alimentación en estos organismos es, por tanto, fisiológicamente ajustable y reactiva a estímulos, en función a los cambios en la composición del seston y las cargas de partículas (Rosa *et al.*, 2018).

De este modo y con el fin de aprovechar la mayor cantidad de las partículas posibles, los filtradores pueden reducir la tasa de aclaramiento o seleccionar entre ellas y aumentar la producción de pseudoheces. Este mecanismo de clasificación pre ingestiva es altamente selectivo y estaría diseñado para optimizar la ganancia de energía (Ward y Shumway, 2004).

CONDICIONES FISIOLÓGICAS Y NUTRICIONALES

Variables como el estadio, edad, sexo y condición general del organismo, jugarían también un papel determinante en el tipo, composición y cantidad de alimentos requeridos. Por ello, es importante considerar las necesidades específicas de la ostra. La variedad nutricional proporcionada por las partículas ingeridas y digeridas debe cumplir todos los requerimientos presentes en el organismo, en función a su estado de desarrollo o metabólico particular. Por ejemplo, no se tienen los mismos requerimientos de carbohidratos, lípidos y proteínas en animales que se encuentren en etapas tempranas de desarrollo durante la metamorfosis, que durante su crecimiento somático o su gametogénesis y reproducción (Tanyaros *et al.*, 2016; Rato *et al.*, 2019; Góngora-Gómez *et al.*, 2020).

La capacidad de selección, además de los factores propios de las partículas y el entorno, presenta factores directamente relacionados al organismo. Dutertre *et al.*, 2007, reportaron que en *C. gigas* desarrollados en aguas de alta turbidez, se generan diferencias en las dimensiones de los palpos labiales, de modo que su área es ajustada, en relación al gradiente de turbidez, implicando una adaptabilidad de los órganos paleales a las condiciones del entorno.

Como ocurre en todos los organismos, los factores genéticos influyen en el desempeño metabólico, incluyendo la capacidad de alimentación. Bayne *et al.*, 1999, encontraron ventajas al respecto entre poblaciones híbridas sobre poblaciones endogámicas, sin embargo, no se comprenden aun aspectos importantes de estas diferencias, sobre cómo el genotipo de un bivalvo influye en su comportamiento o capacidad alimenticia, presenta detalles que aún no se han esclarecido y requieren de mayores estudios al respecto.

CONCLUSIONES Y PROYECCIONES FUTURAS

Dadas las características particulares del género *Crassostrea*, con poca o ninguna movilidad, ausencia de articulaciones y requerimientos nutricionales específicos, estos organismos han desarrollado un sistema de captura, selección y transporte de partículas alimenticias que les ha permitido aprovechar las cargas de seston de su entorno.

Anatómicamente, la posesión de las estructuras necesarias para la captura de alimento en forma eficiente ha dado como resultado un diseño ctenidial cuyas características en complejidad y funcionamiento, dificultan un abordaje simple, requiriendo para ello un estudio especie-específico. Sin embargo, se tiene clara la participación activa de los filamentos, cilios, surcos, *mucus* y palpos labiales en las actividades de alimentación, posibilitando el procesamiento de las partículas retenidas (Ward *et al.*, 1994; Beninger y Cannuel, 2006; Cannuel y Beninger, 2006).

El desarrollo de las estructuras ctenidiales, es parte integral del proceso de metamorfosis, etapa de desarrollo que es particularmente susceptible, en la cual se pueden presentar mortalidades importantes (Helm *et al.*, 2006; Cannuel y Beninger, 2006). Estas mortalidades podrían estar asociadas entre otros factores, a bajas reservas vitelinas o a dificultades para el inicio de la alimentación, una vez agotadas dichas reservas, ambas posiblemente relacionadas con la alimentación recibida por los reproductores durante la gametogénesis, en la cual se genera el vitelo (Caers *et al.*, 2002; da Costa *et al.*, 2015).

Ante ello, la comprensión de los mecanismos alimenticios de las ostras es clave para su manejo adecuado, principalmente para la maduración, desove y desarrollo larvario en condiciones controladas. Como respuesta a esta necesidad, se han realizado una gran cantidad de estudios, principalmente bajo condiciones de laboratorio y en muchos casos basados en descripciones *post mortem* del animal, con un análisis realizado sobre las estructuras individuales implicadas, ctenidios, palpos labiales, boca, etc. (Bernard, 1974; Ward *et al.*, 1991, Rosa *et al.*, 2018). Estas observaciones, si bien han sido de gran valor, no permiten comprender en proceso de captura como un sistema integral, con etapas sucesivas e interconectadas. Como alternativa a este problema, las observaciones endoscópicas ofrecen condiciones de análisis menos invasivas, brindando más claridad en los procesos y permitiendo el análisis de la información en tiempo real (Ward *et al.*, 1991; Ward *et al.*, 1994; Ward, 1996; Rosa *et al.*, 2018).

Se debe considerar que, en muchas de las investigaciones desarrolladas, incluidas la mayoría de las citadas en este trabajo, se utilizan dietas monoalgales, o combinaciones de pocas especies con características que responden al interés o posibilidades particulares de la investigación realizada, lo cual contrasta claramente con las alimentaciones naturales, pero que obedece a la necesidad de cuantificar las cantidades capturadas, movilizadas, ingeridas y desechadas. Ya que esto no sería posible si se usan mezclas naturales de seston, de modo que es muy probable que los comportamientos observados en laboratorio, así como los resultados obtenidos a partir de ellos, difieran en menor o mayor grado de los generados en

ambientes naturales, particularmente complejos, en las cuales la variabilidad en calidad y cantidad de seston es impredecible (Pastoureaud *et al.*, 1996).

Esto también afectaría la determinación de parámetros como capacidad de bombeo, tasa de aclaramiento y eficiencia de captura (Ren *et al.*, 2000; Kooijman, 2006; Saraiva *et al.*, 2011; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2020), comúnmente utilizadas en investigaciones sobre la alimentación de los moluscos y que han aportado información muy valiosa, en base a la cual se han generado muchos avances y conocimientos. Pero que se deben analizar con cautela, ya que presentan resultados bajo condiciones controladas, para situaciones experimentalmente particulares. Aun así, su utilidad, aporte y generación de datos es innegable, dando lugar a la obtención y análisis de resultados cuyas conclusiones son comparables y cuantificables.

Sobre la identidad de las partículas aceptadas como alimento, se presentan algunas controversias, pero que en conjunto indican un amplio rango de aceptación, no limitado a un tipo o grupo en particular. Por ello, se considera que los bivalvos son capaces de asimilar detritus como alimento (Blegvad, 1914; Petersen, 1908; Petersen y Jensen, 1911). Además, existe una cantidad abrumadora de reportes que indican que las microalgas serían la fuente principal de nutrientes, y entre ellas, las diatomeas (Ward *et al.*, 1991; Ward *et al.*, 1998; Ren *et al.*, 2000; Cannuel y Beninger, 2006; Alexander *et al.*, 2008; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Rosa *et al.*, 2018; Rato *et al.*, 2019). Lo cual concuerda con las prácticas realizadas en los laboratorios de producción de semillas, en donde se utilizan combinaciones de microalgas prácticamente, como el único alimento brindado.

No obstante, algunos trabajos demuestran que esta dependencia es modificable, al menos en forma parcial. Ensayos realizados con alimentos alternativos así lo demuestran, el uso de levaduras como sustitutos parciales de las microalgas parece ser técnicamente viable (Tanyaros *et al.*, 2016), similares resultados se obtienen con flóculos bacterianos y con algunos carbohidratos complejos (Mazón-Suástegui *et al.*, 2019), e incluso con el uso de especies de macroalgas en sustituciones parciales de las raciones brindadas durante la alimentación (Rato *et al.*, 2019).

Los reportes sobre la presencia de larvas de invertebrados con tamaños comprendidos entre 100 μm y más de 500 μm de longitud, siendo parte del contenido intestinal de ostras (Tamburri y Zimmer-Faust, 1996), plantean inconsistencias obvias entre estas dimensiones y los límites teóricos de procesamiento mucociliar, estas partículas no podrían ser procesadas por los ctenidios y su ingestión podría estar mediada directamente por los palpos labiales o ser hallazgos incidentales. Adicionalmente, su presencia es en el intestino y posterior a la glándula digestiva, siendo, por tanto, materiales no digeridos o al menos no totalmente. La absorción de nutrientes a nivel intestinal, en caso de darse, requeriría una pre digestión y los reportes indicaban larvas completas. Por lo que se considera poco probable que constituyan parte de la dieta normal de este tipo de organismos.

Para el procesamiento de partículas cuyas dimensiones se adaptan a sus posibilidades fisiológicas, los moluscos poseen gran capacidad de adaptación a dietas variadas, lo cual es consecuente a las condiciones naturales en las cuales evolucionaron y habitan. Las columnas de agua costeras presentan composiciones altamente variables, por lo que esta capacidad de asimilar detritus, microalgas, levaduras, bacterias y sustancias en suspensión, constituiría una estrategia de adaptabilidad y optimización en el aprovechamiento de los recursos disponibles, permitiendo su sobrevivencia y desarrollo.

En lo referente a los mecanismos químicos y físicos implicados de la selección y procesamiento de partículas, estos han sido ampliamente estudiados (Ward *et al.*, 1991; Guzmán-Agüero *et al.*, 2013; Alexander *et al.*, 2008; Prasetya *et al.*, 2017; Rosa *et al.*, 2018), pero se debe considerar que no son aspectos independientes, sino íntimamente relacionados. De modo que partículas cuyas dimensiones las hacen aptas para su consumo, podrían ser rechazadas por su composición, como parece ocurrir con la levadura *Candida utilis*, la cual, a pesar de presentar dimensiones adecuadas, es rechazada por *C. virginica* como alimento (Epifanio, 1979), quien sugiere alguna diferencia en la fisiología digestiva de esta especie. Mismo fenómeno se presenta para diatomeas de grandes dimensiones, las cuales, considerando únicamente

su composición, serían nutricionalmente atractivas, pero las implicaciones de captura y movilización se pueden ver entorpecidas o imposibilitadas por aspectos físicos, como la forma, el tamaño o su posición con respecto a los cilios y surcos ctenidiales (Cognie *et al.*, 2003; Prasetya *et al.*, 2017).

Aunque se han realizado muchos avances con respecto a los mecanismos que participan en la selección de partículas, todavía hay aspectos por dilucidar, Rosa *et al.*, 2018, plantea la interrogante si existen procesos pasivos basales que pueden dar lugar a que algunas partículas sean más propensas que otras a ser ingeridas o rechazadas en función de las características fisicoquímicas.

La producción de pseudoheces presenta, igualmente, algunas interrogantes, el modelo de Bernard (1974), particularmente interesante por su simplicidad, combinado con aspectos hidrodinámicos presentados en investigaciones posteriores, es concordante con algunas de nuestras observaciones realizadas en las cuales, organismos adultos de *C. gigas* sometidos a flujos muy bajos de agua, tienden a incrementar la producción de pseudoheces. En estos casos se ha detectado una alta presencia de especies de microalgas, incluyendo entre ellas, a especies muy utilizadas en investigaciones y laboratorios de producción, como la diatomea *Thalassiosira pseudonana*, siendo inusual su rechazo.

Bajo estas circunstancias, el incremento de los flujos de agua genera una reducción en la producción de pseudoheces y un aumento paralelo en la producción de heces (observación personal, datos no mostrados), lo que conlleva a una mayor ingestión y posiblemente una mayor asimilación. Esto hace suponer que las condiciones hidrodinámicas externas al animal, también impactan su desempeño alimenticio. De modo que la velocidad de flujo, tanto extra como intravalvar, tendrían la capacidad de modificar el comportamiento de las partículas suspendidas en él, evitando su sedimentación y facilitando su captura y aprovechamiento.

Claramente, existen factores anatómicos y funcionales implicados en el procesamiento de los alimentos potenciales, Cognie *et al.*, 2003, indicaron que los surcos dorsales y ventrales parecen tener un papel diferencial sobre la producción de pseudoheces o la ingestión de las partículas, lo cual sería ajustable a las condiciones específicas del entorno, señalando que, pese a ello, estos surcos no deberían considerarse como rutas exclusivas de rechazo o aceptación. Mostrando, de nuevo, adaptabilidad a las circunstancias del momento.

Las condiciones propias del animal, por ejemplo, la variabilidad genética, podrían jugar un papel importante, Bayne *et al.*, 1999, demostró diferencias en el potencial de alimentación y desarrollo, en igualdad de condiciones de disponibilidad de alimento y entorno, entre animales de alta heterogocidad y animales endogámicos. Dutertre *et al.*, 2007, por su parte, observaron las adaptaciones anatómicas de *C. gigas* desarrollados en aguas de alta turbidez, los cuales presentaron mayores dimensiones de los palpos labiales, como una respuesta a una exposición prolongada a aguas con alta turbidez, lo cual nos indica que posiblemente las condiciones ambientales activen mecanismos genotípicos y éstos producirían adaptaciones fenotípicas.

Operativamente, el desarrollo ontogénico gradual de los ctenidios, paralelamente al desarrollo desde formas larvales hasta especímenes adultos, debe ser cuidadosamente considerado al diseñar las dietas que serán brindadas en los laboratorios, mismas que deben contemplar el tamaño de los organismos y sus estructuras de alimentación por una parte y las necesidades nutricionales asociadas a sus etapas fenológicas por otra (Cannuel y Beninger, 2006; Tanyaros *et al.*, 2016; Rato *et al.*, 2019; Góngora-Gómez *et al.*, 2020). Marshall *et al.*, 2010, comentan un caso específico al referirse al uso del alga *Pavlova lutheri*, la cual sería una fuente alimenticia deficiente para las larvas de *C. gigas*.

El diseño y estructura de los ctenidios, brindan información importante sobre el comportamiento alimenticio de los bivalvos y podrían guiarnos sobre la composición de la dieta. En las etapas iniciales en las cuales se utiliza el velo para alimentarse o las larvas con ctenidios homorábdicos e incompletos, con menores dimensiones, se verían favorecidas con alimentos de tamaños adecuados que faciliten su captura y procesamiento, en tanto que partículas de mayor tamaño, podrían ser utilizadas en etapas avanzadas, siempre que sus dimensiones no superen la capacidad de manejo por parte de las ostras.

Adicionalmente, los requerimientos nutricionales deben ser evaluados y cubiertos considerando las necesidades propias del momento. Las necesidades metabólicas de un animal en crecimiento o desarrollo somático (Cannuel y Beninger, 2006; Tanyaros *et al.*, 2016), no son, necesariamente, similares o extrapolables a las de un animal que se encuentra en proceso de maduración, lo cual implica desarrollo gonadal y gametogénesis (Rato *et al.*, 2019; Góngora-Gómez *et al.*, 2020). Es de esperarse que cada etapa conlleve requerimientos específicos.

Considerando que estos animales bajo condiciones naturales disponen de una gran variedad de partículas, con un amplio rango de dimensiones, formas y composición química. Es posible que al ser limitados a dietas monoalgales, se vean expuestos a déficit nutricionales. Es poco probable que una sola especie de microalgas cubra los requerimientos de estos organismos. Por lo que sería conveniente utilizar dietas mixtas de microalgas, considerando la capacidad de captura y procesamiento, así como el rango de partículas que han demostrado ser capaces de ingerir.

Finalmente, para fines de investigación, los mecanismos de alimentación del género *Crassostrea* ha sido objeto de estudios desde diferentes enfoques, químicos, físicos, anatómicos, ambientales, etc. Sin embargo, se debe considerar que estos factores no actúan en forma independiente, sino en conjunto integrado. Esto incrementaría la dificultad de realización de estudios futuros, pero es el desafío al cual se deben enfrentar las próximas investigaciones, hacia un enfoque integral de factores condicionantes de la alimentación.

REFERENCIAS

- Alexander, J, A; Stoecker, D, K; Meritt, D, W; Alexander, S, T; Padeletti, A; Johns, D; Van Heukelem, L; Glibert, P, M., (2008). Differential production of feces and pseudofeces by the oyster *Crassostrea ariakensis* when exposed to diets containing harmful dinoflagellate and raphidophyte species. *Journal of Shellfish Research*, 27(3):567–579.
- Barille, L; Prou, J; Heral, M; Bougrier, S., (1993). No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 171:91–106.
- Bayne, B, L; Hedgecock, D; McGoldrick, D; Rees, R., (1999). Feeding behaviour and metabolic efficiency contribute to growth heterosis in Pacific oysters [*Crassostrea gigas* (Thunberg)]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 233 (1999) 115 –130.
- Beninger, P, G; Cannuel, R., (2006). Acquisition of particle processing capability in the oyster *Crassostrea gigas*: ontogeny of the mantle pseudofeces rejection tracts. *Marine Ecology Progress Series*, 325:153–163.
- Beninger, P, G; Veniot, A; Poussart, Y., (1999). Principles of pseudofeces rejection on the bivalve mantle: integration in particle processing. *Marine Ecology Progress Series*, 178: 259-269.
- Bernard, F, R., (1974). Particle sorting and labial palp function in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795) *The Biological Bulletin*, 146, (1): 1-10.
- Bernay, B; Le Baudy-Floc'h, M; Zanuttini, B; Zatylny, C; Pouvreau, S; Henry, J., (2006). Ovarian and sperm regulatory peptides regulate ovulation in the oyster *Crassostrea gigas*. *Molecular reproduction and development* 73:607–616.
- Bieler A, N; Mikkelsen, P, M; Collins, T, M; Glover, M, A; González, V, L; Graf, D, L; Harper, E, M; Healy, J; Kawauchi, G, Y; Sharma, P, P; Staubach, S; Strong, E, E; Taylor, J, D; Tëmkin, I; Zardus, J, D; Clark, S; Guzmán, A; McIntyre, E; Sharp, P; Giribet, G., (2014). Investigating the Bivalve Tree of Life – an exemplar-based approach combining molecular and novel morphological characters. *Invertebrate Systematics*, 28:32–115 DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/IS13010>.

- Blegvad, H. (1914). Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on the sea bottom in Danish waters. *Report of the Danish Biological Station*, 22:45–78.
- Cáceres, J; Vásquez, R., (2013). Enfermedades, parásitos y episodios de mortalidad de ostiones de importancia comercial en México y sus implicaciones para la producción. *Ciencia Pesquera*. Número especial 21:5-48.
- Cáceres, J, Vásquez, R., (2014). Manual de buenas prácticas para el cultivo de moluscos bivalvos. OIRSAOSPESCA pp. 117.
- Caers, M; Utting, S, D; Coutteau, P; Millican, P, F., (2002). Impact of the supplementation of a docosahexanoic acid-rich emulsion in the reproductive output of oyster broodstock, *Crassostrea gigas*. *Marine Biology* 140, 1157-1166.
- Cannuel, R; Beninger, P, G., (2006). Gill development, functional and evolutionary implications in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia: Ostreidae). *Marine Biology* 149: 547–563 DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-005-0228-6>.
- Castrec, J; Hégaret, H; Huber, M; Le Grand, J; Huvet, A; Tallec, K; Boulais, M; Soudant, P; Fabioux, C., (2020). The toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* impairs the performance of oyster embryos and larvae. *Harmful Algae*. 92, 101744. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.hal.2020.101744>.
- Cham, G; Silva, F, C; Lopes, G, R; Melo, C, M, R., (2014). The reproductive cycle of the oyster *Crassostrea gasar*. *Brazilian Journal of Biology*., 74(4): 967-976.
- Chávez-Villalba, J., (2014). Cultivo de ostión *Crassostrea gigas*: Análisis de 40 años de actividades en México. *Hidrobiológica* 24(3): 175-190.
- Cognie, B; Barillé, L., (1999). Does bivalve mucus favour the growth of their main food source, microalgae? *Oceanologica Acta* 22 (4): 441-450.
- Cognie, B; Barillé, L; Massé, G; Beninger, P, G., (2003). Selection and processing of large suspended algae in the oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series*, 250: 145–152.
- Cognie, B; Barillé, L; Rincé, Y., (2001). Selective Feeding of the Oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. *Estuaries* 24(1):126–131.
- da Costa, F; Robert, R; Quéré, C; Wikfors, G, H., (2015). Essential fatty acid assimilation and synthesis in larvae of the bivalve *Crassostrea gigas*. *Lipids*, 50:503-511.
- Dupuy, C; Vaquer, A; Lam-Höai, T; Rougier, C; Mazouni, N; Lautier, J; Collos, Y; Le Gall, S., (2000). Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 205: 171–184.
- Dutertre, M; Barillé, L; Haure, J; Cognie, B., (2007). Functional responses associated with pallial organ variations in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352:139–151.
- Ehrich, M, K; Harris, L, A., (2015). A review of existing eastern oyster filtration rate models. *Ecological Modelling* 297:201–212
- Enríquez-Ocaña, L, F; Nieves-Soto, M; Piña-Valdez, P; Martínez-Cordova, L, R; Medina-Jasso, M, A., (2012). Evaluation of the combined effect of temperature and salinity on the filtration, clearance rate and assimilation efficiency of the mangrove oyster *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951). *Archives of Biological Sciences, Belgrade*, 64 (2): 479-488. DOI: <http://dx.doi.org/10.2298/ABS1202479O> 479

- Escudeiro, A., (2006). Crecimiento y reproducción de la ostra rizada, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), cultivada en intermareal y en Batea de Galicia (NW España). Universidade do Algarve Facultade de ciencias do mar e do ambiente. Centro de investigacións mariñas (CIMA). Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura. Xunta de Galicia.
- Epifanio, C. E., (1979). Comparison of yeast and algal diets for bivalve molluscs. *Aquaculture*, 16:187-192.
- FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations., (2018). El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2018. Cumplir los objetivos de desarrollo sostenible. Roma. [Internet]. Available in: <http://www.fao.org/publications/sofia/es/>
- Fisher, W; S; DiNuzzo, A. R., (1991). Agglutination of bacteria and erythrocytes by serum from 6 species of marine mollusks. *Journal of Invertebrate Pathology*, 57:380–394.
- Góngora-Gómez, A. M; Sepúlveda, C. H; Verdugo, H. A; Astorga, O; Rodríguez-González, H; Domínguez-Orozco, A. L; Hernández-Sepúlveda, J. A; García-Ulloa, M., (2020). Gonadal maturity of *Crassostrea corteziensis* cultivated in the Gulf of California. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 48(3):381-395.
- Gray, M. W; Langdon, C., (2019). Particle processing by Olympia oysters *Ostrea lurida* and Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Estuaries and Coasts*. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12237-018-0480-x>
- Guzmán-Agüero, J. E; Nieves-Soto, M; Hurtado, M. A; Piña-Valdez, P; Garza-Aguirre, M., (2013). Feeding physiology and scope for growth of the oyster *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) acclimated to different conditions of temperature and salinity. *Aquacult Int* 21:283–297. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10499-012-9550-4>
- Helm, M. M; Bourne, N; Lovatelli, A., (2006). FAO. Cultivo de bivalvos en criadero. Manual práctico. Documento técnico de pesca 471pp.
- Howard, D. W; Lewis, E. J; Keller, B. J; Smith, C. S., (2004). Histological techniques for marine bivalve molluscs and crustaceans. NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 5, 218pp.
- Kach, D; Ward, J. E., (2008). The role of marine aggregates in the ingestion of picoplankton-size particles by suspension-feeding molluscs. *Marine Biology* 153:797–805.
- Kooijman, S. A. L. M., (2006). Pseudo-faeces production in bivalves. *Journal of Sea Research* 56:103–106. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.003>.
- Lodeiros, C; Rodríguez-Pesantes, D; Márquez, A; Revilla, J; Chávez-Villalba, J; Sonnenholzner, S., (2017). Suspended cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Eastern Tropical Pacific. *Aquacult Int*. 26, 337–347. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10499-017-0217-z>
- Lucas, A; Rangel, C., (1983). Detection of the first larval feeding in *Crassostrea gigas*, using the epifluorescence microscope. *Aquaculture*, 30:369-374.
- Mafra, L. L; Bricelj, V. M; Ward, J. E., (2009). Mechanisms contributing to low domoic acid uptake by oysters feeding on *Pseudonitzschia* cells. II. Selective rejection. *Aquatic Biology*, 6:213–226.
- Mazón-Suástegui, J. M; Leyva-Miranda, G. A; Arrieche-Galíndez, D; Lodeiros-Seijo, C; López-Carvalho, J. A., (2019). Influence of hatchery rich-carbohydrate diet on the oyster *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) farming. *Aquaculture Research*. 2019:1–4.
- Medler, S; Silverman, H., (2001). Muscular alteration of gill geometry *in vitro*: Implications for bivalve pumping processes. *The Biological Bulletin*, 200:77–86.

- Møhlenberg, F; Riisgård, H, U., (1978). Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17:239–246.
- OIE. Organización Mundial de Sanidad Animal., (2019). Manual de diagnóstico en animales acuáticos. Cap. 2.4. 6th ed. París, Francia: OIE
- Pales, E; Barille, L; Allam, B., (2007). Use of encapsulated live microalgae to investigate pre-ingestive selection in the oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343:118–126.
- Pales, E; Perrigault, M; Ward, J, E; Shumway, S, E; Allam, B., (2009). Lectins associated with the feeding organs of the oyster *Crassostrea virginica* can mediate particle selection. *The Biological Bulletin*. 217:130–141.
- Palmer, R, E; Williams, L, G., (1980). Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia* 19:163–174.
- Pastoureaud, A; Heral, M; Prou, J; Razet, D; Russu, P., (1996). Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. *Oceanologica Acta*, 19 (1): 79-88.
- Petersen, C, G, J., (1908). First report on the oysters and oyster fisheries in the Lim Fjord. *Report of the Danish Biological Station* 15:1–42.
- Petersen, C, G, J; Jensen, P, B., (1911). Valuation of the sea. I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. *Report of the Danish Biological Station*, 20:1–78.
- Prasetya, F, S; Decottignies, P; Barillé, L; Gastineau, R; Jacqueline, B; Figiel, A; Morançais, M; Tremblay, R; Mouget, J, L; Cognie, B., (2017). Cell size-based, passive selection of the blue diatom *Haslea ostrearia* by the oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Molluscan Studies* 2017:1–8. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/mollus/eyx012>.
- Rato, A; Pereira, L F; Joaquim, S; Gomes, R; Afonso, C; Cardoso, C; Machado, J; Gonçalves, J, F, M; Vaz-Pires, P; Magnoni, L, J; Matias, A, M; Matias, D; Bandarra, N, M; Ozório, R, O, A., (2019). Fatty acid profile of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, fed different ratios of dietary seaweed and microalgae during broodstock conditioning. *Lipids*, DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/lipd.12177>.
- Ren, J, S; Ross, A, H; Schiel, D, R., (2000). Functional descriptions of feeding and energetics of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 208:119–130.
- Rodríguez, A; González M, L; Sarasquete, C., (2002). Estudio del aparato digestivo de *Crassostrea angulata*. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 18 (1-4): 329-336.
- Rodríguez-Jaramillo, C; Hurtado, M, A; Romero-Vivas, E; Ramírez, J, L; Manzano, Palacios, E., (2008). Gonadal development and histochemistry of the tropical oyster, *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) during an annual reproductive cycle. *Journal of Shellfish Research*, 27(5):1129–1141.
- Rosa, M; Ward, J, E; Shumway, A, E., (2018). Selective capture and ingestion of particles by suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal of Shellfish Research*, 37(4):727–746. DOI: <http://dx.doi.org/10.2983/035.037.0405>
- Saraiva, S; van der Meer, J; Kooijman, S, A, L, M; Sousa, T., (2011). Modelling feeding processes in bivalves: A mechanistic approach. *Ecological Modelling*, 222:514–523.

- Shaw, B, L; Battle, H, I., (1957). The gross and microscopic anatomy of the digestive tract of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) *Canadian Journal of zoology*. 35:
- Schmit, P; Duperthuy, M; Montagnani, C; Bachère, E; Destoumieux-Garzón, D., (2014). Immune responses in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: an overview with focus on summer mortalities Oysters. ISBN 978-1-62100-518-6
- Sornin, J, M; Deslous-Paoli, J, M; Hesse, O., (1988). Experimental study of the filtration of clays by the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg): Adjustment of particle size for best retention. *Aquaculture*, 69:355-366.
- Tacon, A, G, J., (2019) Trends in Global Aquaculture and Aquafeed Production: 2000–2017, *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/23308249.2019.1649634>
- Tamburri, M, N; Zimmer-Faust. R, K., (1996). Suspension feeding: basic mechanisms controlling recognition and ingestion of larvae. *Limnology and Oceanography*, 41:1188–1197.
- Tanyaros, S; Sujarit, C; Jansri, N; Tarangkoon, W., (2016). Baker’s yeast as a substitute for microalgae in the hatchery rearing of larval and juvenile tropical oyster (*Crassostrea belcheri*, Sowerby 1871), *Journal of Applied Aquaculture*, 28(1):35-46. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/10454438.2016.1163312>.
- Wang, L; Song, J; Bi, H; Gray, M; Fan, C; Liu, M; Mao, X., (2020). Adaptive feeding in the American oyster *Crassostrea virginica*: Complex impacts of pulsatile flow during pseudofecal ejection events. *Limnology and Oceanography*, 9999(2020):1–14.
- Ward, J, E., (1996) Biodynamics of Suspension-Feeding in Adult Bivalve Molluscs: Particle Capture, Processing, and Fate. *Invertebrate Biology* 115(3):218-231.
- Ward, J, E; Beninger, P, G; MacDonald, B, A; Thompson, R, J., (1991). Direct observations of feeding structures and mechanisms in bivalve molluscs using endoscopic examination and video image analysis. *Marine Biology*,. 111: 287-291.
- Ward, J, E; Newell, R. I. E; Thompson, R, J; MacDonald, B, A., (1994). *In vivo* Studies of Suspension-Feeding Processes in the Eastern Oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Biological Bulletin*, 186 (2): 221-240.
- Ward, J, E; Rosa, M; Shumway, S, E., (2019). Capture, ingestion, and egestion of microplastics by suspension-feeding bivalves: a 40-year history. Canadian Science Publishing.
- Ward, J, E; Sanford, L, P; Newell, R, I, E; MacDonald, B, A., (1998). A new explanation of particle capture in suspension-feeding bivalve mollusks. *Limnology and Oceanography*, 43:741–752.
- Ward, J, E; Shumway, S, E., (2004). Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300:83–130.
- Whyte, J, N, C; Bourne, N; Ginther, N, G., (1990). Biochemical and energy changes during embryogenesis in the rock scallop, *Crassadoma gigantea* (Gray). *Marine Biology*, 106:239-244.
- Yurchenko, O, V; Skiteva, O, I; Voronezhskaya, E, E; Dyachuk, V, A., (2018). Nervous system development in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Mollusca: Bivalvia). *Frontiers in Zoology* 15:10. DOI: <http://dx.doi.org/10.1186/s12983-018-0259-8>.

Recibido: 19-12-2020
Aprobado: 26-12-2020
Versión final: 30-12-2020

