

# Nutrición y alimentación en moluscos bivalvos

**Ana Farías**

*Instituto de Acuicultura, Universidad Austral de Chile*

*CIEN Austral*

*Puerto Montt, Chile*

*E-mail: afarias@uach.cl*

**Farías, A.** 2008. Nutrición y alimentación en moluscos bivalvos. En A. Lovatelli, A. Farías e I. Uriarte (eds). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Taller Técnico Regional de la FAO. 20-24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. *FAO Actas de Pesca y Acuicultura*. No. 12. Roma, FAO. pp. 297–308.

## RESUMEN

Se diferencia la producción de bivalvos en cultivos controlados, cultivos de engorda y poblaciones sometidas a extracción pesquera y se describe el tipo de estudios de nutrición y de alimentación que en ellos se ha realizado. Se indican los principales tipos de estudio nutricional que se ha realizado en mitílidos, ostreidos y venéridos. Se discuten las mayores problemáticas de los estudios nutricionales y los requerimientos para solucionarlas. Se identifican las necesidades de cooperación internacional para fortalecer estudios nutricionales en bivalvos y se concluye acerca de las principales proyecciones que tiene el desarrollo de la investigación en nutrición para la acuicultura de moluscos bivalvos.

## ABSTRACT

Bivalve may be produced under fully controlled conditions, through capture-based aquaculture and fishing from natural banks. This paper reviews the nutrition and feeding studies which have been conducted on mussels, oysters and clams. The main constraints on bivalve nutritional research are discussed in this paper and possible solutions proposed. The need for international cooperation to strengthen this type of study in bivalves is identified. The paper also highlights the main nutritional research programmes likely to develop in support of the bivalve aquaculture sector.

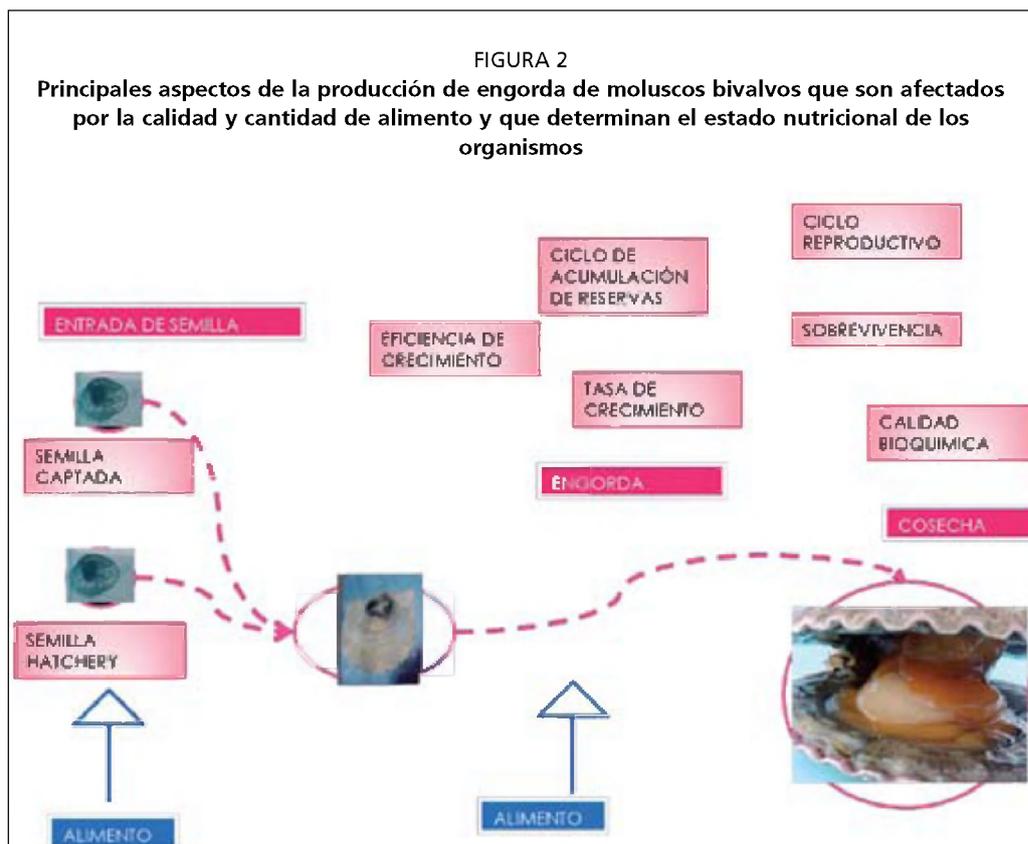
## INTRODUCCIÓN

Los estudios nutricionales en moluscos bivalvos son escasos debido, principalmente, al carácter de cultivo extensivo que tiene la engorda de estos organismos. Sin embargo, existe una gran abundancia de estudios ecofisiológicos, enfocados en la alimentación y parámetros nutricionales, en poblaciones naturales y de cultivo de mitílidos, ostreidos, venéridos y pectínidos. Por ello, para esta revisión los resultados disponibles en la extensa bibliografía se han agrupado en tres grandes categorías de producción:

**Cultivo controlado.** Este tipo de cultivo requiere de condiciones apropiadas de alimentación y nutrición que permitan la emisión de gametos abundantes y viables



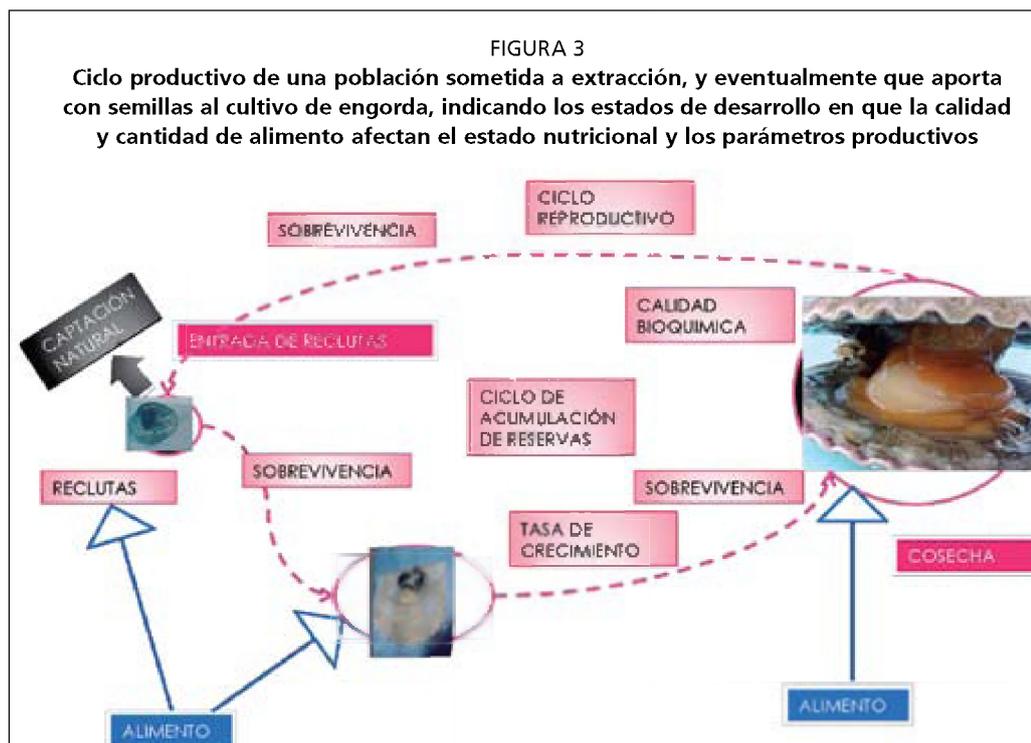
por parte de los reproductores, la producción de una progenie larvaria de alta sobrevivencia con alta competencia en el proceso de metamorfosis, y la obtención final de juveniles con alta tasa de crecimiento y alta sobrevivencia (Figura 1). Todas estas fases se realizan bajo condiciones controladas de laboratorio y el alimento suele ser en base a una o más especies de microalgas (Uriarte *et al.*, 2001). Existen en la actualidad centros experimentales e industriales que se dedican al cultivo controlado, suele denominárseles hatchery o centro semillero, ya que por lo general producen juveniles para dar inicio a las actividades de engorda, estos juveniles comercialmente se denominan «semillas» y suelen tener tallas entre 1 y 20 mm, dependiendo de la especie que se cultive y del tipo de cultivo de que se trate. Las etapas más consumidoras de alimento en el cultivo controlado son las de acondicionamiento reproductivo y de cultivo de juveniles. Las etapas que requieren mayor cuidado y presentan la mayor mortalidad son las de cultivo larvario y de fijación y metamorfosis. La etapa larvaria es altamente sensible a la contaminación bacteriana, por lo que el alimento microalgal debe estar bien controlado en este aspecto, y requiere de alta calidad en términos de contenido y calidad de proteínas, lípidos, y carbohidratos. Aunque durante la fase embrionaria y la fase larvaria los bivalvos pueden utilizar materia orgánica disuelta en el agua, tanto aminoácidos, como azúcares (Langdon, 1982; Manahan y Crisp, 1982; Farías *et al.*, 1998), son las microalgas la principal partícula utilizada en su alimentación, por lo que existen numerosos estudios acerca de la calidad de diferentes especies de microalgas (Chu y Webb, 1984; Brown, 1991; Brown y Miller, 1992; Brown y Farmer, 1994). También, se han estudiado posibles sustitutos de las microalgas con los objetivos de reducir costos de producción, disminuir la dificultad tecnológica y variabilidad nutricional del cultivo microalgal, e, incluso, mejorar la calidad nutricional de las microalgas vivas, entre estos sustitutos se encuentran las levaduras (Coutteau *et al.*, 1994; Chien y Hsu, 2006), las microalgas secas (Doroudi *et al.*, 2002; Espinosa y



Allam, 2006), las pastas de microalgas (Heasman *et al.*, 2000; Bonaldo *et al.*, 2005), los microencapsulados (Langdon y Waldoock, 1981; Langdon *et al.*, 1985) y las emulsiones de lípidos (Coutteau y Sorgeloos, 1992; Coutteau *et al.*, 1996; Navarro *et al.*, 2000; Uriarte *et al.*, 2003; Uriarte *et al.*, 2004).

**Cultivo de engorda.** Este tipo de cultivo se puede iniciar a partir de semillas capturadas en colectores y provenientes de poblaciones naturales o, alternativamente, a partir de juveniles producidos bajo condiciones controladas de cultivo; en cualquiera de ambos casos el cultivo se prolonga en el mar hasta alcanzar el tamaño comercial (Figura 2). Este tipo de cultivo se realiza en sistemas extensivos por lo que los estudios nutricionales o de alimentación no son relevantes, y la capacidad de carga de los ecosistemas en que se realiza la engorda pasa a tener una alta relevancia ya que de ello depende la tasa de crecimiento, sobrevivencia, acumulación de reservas energéticas y composición bioquímica de los tejidos (Smaal *et al.*, 1997; Dame y Prins, 1997; Melià y Gatto, 2005). Esta capacidad de carga se define tanto en los términos de una disponibilidad de partículas alimenticias apropiada en el seston, como de variables físico-químicas que permitan cultivar la biomasa de juveniles y adultos que hagan sustentable el cultivo. Para este tipo de cultivo se han desarrollado modelos predictivos de crecimiento, que se basan principalmente en determinar características nutricionales simples del seston, como son el contenido orgánico, y el contenido de proteínas y/o de carbono de las partículas, y requieren conocer previamente, desde estudios empíricos, las relaciones matemáticas entre la calidad del alimento y la variables nutricionales como tasa de consumo, eficiencia de alimentación y eficiencia de absorción del bivalvo (Bayne, 2002; Suplicy, 2004).

**Poblaciones naturales sujetas a extracción.** En el caso de las poblaciones naturales que están sujetas a pesquerías, en general los estudios de nutrición y alimentación no han sido relevantes, habiéndose hecho mayor énfasis en los estudios de acumulación



y uso de las reservas energéticas de bivalvos en relación a ciclos reproductivos y de desove, principalmente para determinar periodos de cosecha o de veda de las especies (Figura 3). Para algunas poblaciones de mitílidos y ostreidos también, se han estudiado las relaciones entre ingestión-absorción del alimento y calidad-abundancia de las partículas orgánicas del seston, incluyendo estudios enzimáticos y de interacción con variables ambientales físicas, principalmente temperatura. Ello ha permitido desarrollar modelos predictivos de la abundancia y crecimiento de bivalvos.

### ESTADO DEL CONOCIMIENTO EN NUTRICIÓN Y ALIMENTACIÓN POR TIPO DE BIVALVO

Las especies más estudiadas en cuanto a su alimentación y nutrición han sido los mitílidos, los pectínidos, los ostreidos y los venéridos

**Mitílidos.** Los estudios principalmente se han enfocado en cultivos de engorda y poblaciones naturales. El efecto de la alimentación sobre el crecimiento, se ha enfocado sobre el efecto de la cantidad de alimento y del contenido de materia orgánica de las partículas, debido a que la resuspensión de sedimentos dependiente de las estaciones del año y del lugar geográfico en que se encuentre la población, hace variar significativamente este parámetro de la calidad. Sin embargo, otros parámetros de calidad como el contenido proteico, la calidad de los ácidos grasos, el contenido de carbohidratos, el aporte de vitaminas han sido muy poco estudiados en este tipo de bivalvos.

**Pectínidos.** En estas especies los estudios se han enfocado tanto en cultivos de engorda y poblaciones naturales, como en cultivos controlados. Los pectínidos alcanzan mayor valor económico que los mitílidos y se caracterizan por presentar fuertes vedas para la extracción de sus poblaciones naturales. Ello ha favorecido el desarrollo de los estudios de nutrición y alimentación en el cultivo controlado para aumentar la eficiencia de la producción de semilla. Los estudios de pectínidos han demostrado un alto efecto del contenido proteico de las microalgas sobre la producción en condiciones controladas. El aumento del contenido de proteínas de las microalgas aumenta la cantidad de huevos

liberados luego del acondicionamiento reproductivo, mejora el crecimiento de las larvas, y, después de la metamorfosis, mejora el crecimiento de postlarvas hasta que estas alcanzan 5 mm de altura de la concha (Uriarte y Farías, 1999; Farías, 2001). El mayor contenido de proteínas no tiene un efecto significativo en juveniles mayores de 5 mm. En pectínidos, se ha estudiado la sustitución parcial de la dieta microalgal por partículas artificiales, en particular con emulsiones de lípidos enriquecidas en ácidos grasos esenciales como el ácido docosahexanoico (DHA = 22:6n-3) y el ácido eicosapentanoico (EPA = 20:5n-3), y también se ha estudiado los requerimientos de enriquecimiento de la dieta microalgal con determinados aminoácidos, ácidos grasos o azúcares.

**Ostreidos.** Las ostras han sido muy estudiadas en cultivo controlado, cultivo de engorda y poblaciones naturales sometidas a extracción. Existen especies, como *Crassostrea gigas*, que muestran una gran dispersión geográfica de su producción. La ostra del Pacífico, ha superado a la producción de ostras nativas por razones tales como: resistencia a las enfermedades que atacan a las ostras del género *Ostrea*, versatilidad fenotípica que le permite crecer en una amplia gama de temperaturas y salinidades de cultivo, altas tasas reproductivas, y mayores tasas de filtración en los periodos de alta abundancia de alimento. Ello contribuye a que esta especie de ostra sea la más estudiada nivel mundial. En los países latinoamericanos que se encuentra *C. gigas*, constituye una especie introducida, por lo que requiere de la producción controlada de semilla, o de larvas con ojo. Durante la corta fase de fijación remota de larvas con ojo, los productores utilizan microalgas. Para evitar el costo que ello significa, se ha intentado sustituirlas por pastas preservadas de microalgas, que tienen escaso valor nutricional, y por el uso de levadura. Por ello, en esta especie se han realizado la mayor parte de los estudios de sustitutos de microalgas.

**Venéridos y otros tipos de bivalvos de fondos blancos.** Los estudios en alimentación y nutrición en venéridos y otros bivalvos que viven enterrados en el sedimento son escasos, principalmente porque han sido el grupo de especies más nuevo en entrar al cultivo. Estos estudios abarcan tanto cultivo controlado, como cultivo de engorda y poblaciones naturales. Presentan escasa oferta de captación natural de semilla por lo que la producción de juveniles se debe realizar a través de cultivo controlado. Estas especies al vivir enterradas en el sedimento filtran una amplia gama de calidades de partículas del seston, y se ha demostrado que la absorción en este tipo de especie mejora en presencia de partículas no-orgánicas, reduciéndose al mismo tiempo su tasa de filtración.

## MAYORES PROBLEMÁTICAS DEL ENFOQUE NUTRICIONAL Y DESAFÍOS A FUTURO

**Requerimientos nutricionales en cultivos controlados:** Los estudios realizados en cuánto a aminoácidos esenciales en microalgas muestran que en general todas las microalgas marinas presentan los diez aminoácidos considerados esenciales para organismos marinos en cantidad suficiente para suplir las demandas de los bivalvos. Por ello la mayor problemática es obtener una cantidad suficiente de proteína presente en las microalgas de cultivo. Los trabajos de Farías y Uriarte (2001), Uriarte y Farías (1999) y Uriarte *et al.* (2004) muestran que el contenido de proteína de las microalgas determina en *Argopecten purpuratus* aspectos de fecundidad, duración del periodo de acondicionamiento, y tasa de crecimiento de la progenie, mientras que en ostra del Pacífico, sólo se observa un efecto en sobrevivencia larvaria en la progenie de reproductores alimentados con variaciones de proteína microalgal (Uriarte *et al.*, 2004).

Respecto de los requerimientos en lípidos, la principal fuente energética son los triglicéridos y en particular los ácidos grasos de cadena corta y saturados son los que predominantemente se utilizan con fines energéticos, vía  $\beta$  oxidación. Por otro lado, los requerimientos de esteroides, principalmente colesterol, entregados por las microalgas

en general no son limitantes para el crecimiento larvario (Tremblay *et al.*, 2007) y además, los bivalvos muestran biosíntesis de esteroides, cuya composición puede ser fuertemente modificada por la dieta, y el lugar de origen de los bivalvos (Napolitano *et al.*, 1994; Pazos *et al.*, 2005). En términos de ácidos grasos esenciales, los bivalvos muestran requerimientos de DHA, EPA, ARA, y ácido docosapentanoico (DPA = 22:5n-6), los que influyen la tasa de crecimiento y sobrevivencia larvarias, así como el éxito de la metamorfosis (Farías *et al.*, 2003; Nevejan *et al.*, 2003; Pernet y Tremblay, 2004; Pernet *et al.*, 2005; Farías y Uriarte, 2006; Milke *et al.*, 2006). Sin embargo, la alta variabilidad bioquímica de las microalgas bajo diferentes condiciones de cultivo, así como la falta de estandarización en los experimentos nutricionales con larvas y postlarvas, contribuyen a cierta contradicción de resultados entre autores respecto de que ácidos grasos son esenciales. Por ello mismo, se propone como dieta idónea para la alimentación larvaria y postlarvaria el uso de mezclas de microalgas (Pernet *et al.*, 2005; Milke *et al.*, 2004, 2006). La principal función de los ácidos grasos esenciales en bivalvos, como parte de los fosfolípidos de membrana, se propone que sea la regulación de la fluidez de membranas celulares y subcelulares, y de la aclimatación a diferentes rangos de temperatura, como ocurre en el caso de peces (Bell *et al.*, 2004). Otra función sería la producción de eicosanoides a partir de los ácidos grasos poliinsaturados de 20 carbonos de la serie n-3 y n-6. Además, los HUFA n-3 parecen tener una función relevante en la respuesta inmune de bivalvos a nivel de la actividad fagocítica de los hemocitos (Delaporte *et al.*, 2003).

***Búsqueda de sustitutos de microalgas en la alimentación en cultivos controlados:*** En bivalvos, principalmente en ostras, en venéridos y en menor medida en pectínidos, se ha observado que es posible sustituir las microalgas vivas por algas secas y pastas conservadas de microalgas. En pectínidos, la sustitución de 50 por ciento o más de la ración de microalgas por algas secas o levaduras producen pérdidas de crecimiento y mortalidad de hasta 100 por ciento en juveniles, mientras que la sustitución de microalgas por emulsiones de lípidos hasta en un 40 por ciento no altera el crecimiento ni la sobrevivencia de larvas, aunque sí afecta el crecimiento de las postlarvas (Farías, 2001).

***Contribución a la predicción del crecimiento y sobrevivencia en cultivos controlados:*** En el cultivo controlado el éxito en la producción de juveniles depende tanto del alimento que hayan recibido los reproductores como del alimento que se les suministra a las larvas, postlarvas y juveniles, lo cual depende también de las temperaturas de cultivo. Se ha demostrado que el crecimiento en el primer mes después de la metamorfosis es afectado por las reservas acumuladas en las larvas en el periodo previo a la metamorfosis (Nicolas y Robert, 2001; Marín *et al.*, 2002; Nevejan *et al.*, 2003). Incluso, se ha encontrado que la dieta que los juveniles reciben en cultivo controlado hasta los 2 mm produce efectos posteriores en la engorda en mar, hasta el primer desdoble (Ulloa, 2002).

***Contribución a la predicción del crecimiento y sobrevivencia en cultivos de engorda o en poblaciones naturales:*** Para su alimentación los bivalvos filtran en todas las etapas de su desarrollo, esta filtración se hace sobre el seston suspendido en la columna de agua, y presenta mecanismos que les permite a los bivalvos ingerir partículas seleccionadas. La selección pre-ingestiva se realiza en base a la calidad nutricional de las partículas determinada tanto, por el total de contenido orgánico de las partículas, como por el contenido de proteína de las partículas. La tasa de ingestión de bivalvos sobre el alimento, varía a lo largo del año dependiendo de la concentración y calidad de las partículas, existiendo una relación entre la tasa de filtración y la eficiencia de selección de partículas que determina la eficiencia ingestiva (Bayne, 2002). En respuesta a la

calidad y cantidad de partículas disponibles para filtrar los bivalvos pueden reducir su tasa de filtración al aumentar la concentración de partículas de alta calidad en el medio, así evitan que se sature el sistema de filtración, o bien a altas concentraciones de partículas de baja calidad pueden disminuir la tasa de filtración o aumentar la tasa de filtración concomitante con un aumento de la producción de pseudoheces, en este segundo caso el mecanismo de selección de partículas permite mejorar la calidad del alimento ingerido (Velasco y Navarro, 2003). La capacidad de selección pre-ingestiva de partículas en bivalvos está asociada a la detección de metabolitos (Espinosa *et al.*, 2007). Las especies epifaunales como los mitílidos tienden a regular su tasa de filtración para regular la ingestión frente a variaciones de la cantidad de partículas en el ambiente, ello porque hay mayor contenido orgánico en las partículas que filtran, mientras que las especies infaunales como los venéridos tienden a regular la ingestión a través de la producción de pseudoheces porque hay menor calidad en las partículas que filtran (Velasco y Navarro, 2002). Una vez que los bivalvos han ingerido las partículas, procede la absorción de estas partículas, lo que depende tanto de la disponibilidad enzimática de la especie, como de la calidad de las partículas (Bayne, 2002; Labarta *et al.*, 2002). Desde este punto de vista, en general la eficiencia de absorción es bastante constante a lo largo del año y lo que varía normalmente es la tasa de absorción (Bayne, 2002). Tanto la eficiencia de ingestión como la de absorción determinan el consumo energético total que el bivalvo tiene en un momento dado, ello en conjunto con el costo que tengan estos procesos determinarán la eficiencia de crecimiento del organismo. En especies de alta eficiencia como *C. gigas* el costo metabólico de estos procesos varían entre 9 y 38 por ciento de la energía consumida, mientras que en otra especie de ostra como *Saccostrea glomerata* este costo varía entre 18 y 83 por ciento. El costo de la alimentación depende tanto de los procesos pre- como post-ingestivos y su modelación permite predecir, cuantitativamente, el crecimiento de los bivalvos basándose en relaciones simples pero robustas entre las conductas de alimentación y la calidad y cantidad del alimento disponible. La conducta alimenticia de los bivalvos bajo diversas condiciones experimentales, permite generar modelos para predecir tasas de alimentación y crecimiento a partir la evaluación del alimento disponible, evitando evaluaciones fisiológicas complejas en terreno (Bayne, 2002). Por ello, deben estandarizarse las mediciones de disponibilidad del alimento para bivalvos, observándose que el volumen de las partículas es el parámetro que mejor se asocia a la variabilidad en las tasas de filtración (Hawkins *et al.*, 2001).

**Manejo de la calidad nutricional de los bivalvos como producto final:** La calidad nutricional de los moluscos bivalvos para la población humana radica en su composición bioquímica, tanto a nivel proximal, en términos de proteínas, lípidos y carbohidratos, como a nivel de moléculas esenciales, que el metabolismo humano no puede sintetizar o los sintetiza en cantidad insuficiente. A este último grupo corresponden aminoácidos, ácidos grasos altamente insaturados (HUFA), vitaminas y antioxidantes. La composición bioquímica, tanto proximal como en nutrientes esenciales, depende de las condiciones ambientales en que se encuentran creciendo los bivalvos, y por ello presenta variaciones estacionales (Urrutia *et al.*, 2003), geográficas y con la profundidad, así como con las diferentes etapas de desarrollo, y con variaciones en la dieta (Tabla 1).

Los bivalvos son una excelente fuente de proteínas, ya que a la cosecha su contenido proteico es de alrededor del 48 por ciento del peso seco, mientras los lípidos alcanzan 8.2 por ciento de los tejidos en promedio y los carbohidratos 15 por ciento. Esta composición varía entre diferentes órganos de acuerdo a ciclos estacionales de almacenamiento de reservas y de reproducción (Ahn *et al.*, 2000; Ojea *et al.*, 2004). Los lípidos que presentan los bivalvos son de alto valor nutricional para el ser humano, ya que los contenidos de colesterol son inferiores al 5 por ciento de los lípidos totales, mientras que los contenidos de fosfolípidos pueden llegar a ser del 27 por ciento en



adultos y hasta del 42 por ciento en larvas, similares a los triglicéridos que alcanzan al 32 por ciento de los lípidos totales en adultos y hasta 39 por ciento en larvas (Cuadro 1). La calidad de los fosfolípidos (lípidos de membranas) y de los triglicéridos (lípidos de reserva) depende del tipo de alimento que consumen los bivalvos, y por lo tanto, dependen en gran medida del lugar en que está establecido el cultivo. Se ha encontrado que los mitílidos que proceden de zonas costeras, cultivados entre 1.5 y 5 m de profundidad, expuestos durante las mareas bajas carecen de ácidos grasos altamente insaturados omega 3 (HUFA n-3), y pueden ser abundantes en ácidos grasos saturados de 14 a 18 carbonos procedentes del detritus. Por otro lado, aquellos mitílidos procedentes de cultivos submareales, a 20 m de profundidad en zonas con alta productividad, muestran elevados contenidos de HUFA n-3, principalmente EPA y DHA, durante el periodo de mayor productividad. Los mitílidos en invierno pueden presentar bajos valores de EPA y DHA y elevados valores de ácido araquidónico (ARA = 20:4n-6) debido a la falta de alimento y el periodo de gametogénesis en que se encuentran (Freites *et al.*, 2002), por lo que la estación de cosecha también tiene efecto en la calidad nutricional del producto final. Dado que, el EPA origina eicosanoides con propiedades antiinflamatorias, vasoconstrictoras y anticoagulantes, y el DHA mantiene en óptimo estado las membranas del sistema nervioso central (Valenzuela, 2005), entonces surge la necesidad de aumentar los alimentos de origen marino, del tipo de los bivalvos, en la dieta humana.

### NECESIDADES DE COOPERACIÓN PARA EL ESTUDIO NUTRICIONAL DE MOLUSCOS BIVALVOS

Se requiere fortalecer la estandarización de los métodos en estudios nutricionales de bivalvos, ello significa desarrollar protocolos estandarizados para estudios de nutrición tanto en larvas y postlarvas de bivalvos, como en reproductores.

Se debe potenciar la obtención de una elevada calidad nutricional del producto final que se cultiva, lo que requiere un mejor entendimiento de cómo los factores ambientales del cultivo extensivo, especialmente la calidad y cantidad de alimento disponibles, y los factores controlados del cultivo intensivo, afectan la calidad nutricional para el consumidor. Todo ello, teniendo en cuenta además la seguridad alimentaria para el consumidor.

Se requiere estudiar aquellos nichos de mercado, en que el consumidor requiere de productos finales con alto valor agregado en lo nutricional, propendiendo a la producción de moluscos bivalvos funcionales.

### CONCLUSIONES

- Los países que ya cuentan con desarrollo del cultivo controlado para especies exóticas y nativas, deben aumentar la eficiencia de las diferentes etapas de este tipo de cultivo. Dado que el costo de la alimentación puede ser de hasta 60 por ciento del costo de producción, este es uno de los aspectos que deben aumentar su eficiencia a través de tecnologías que permitan producir más y mejor alimento para bivalvos, buscando óptima combinación de nutrientes energéticos y esenciales tanto en el alimento vivo como en el alimento inerte. Bajar los costos de alimentación supone mejorar la eficiencia de la producción controlada de semilla y para ello deben aumentar los estudios nutricionales en reproductores, larvas y postlarvas.
- En los cultivos de engorda y en las poblaciones sometidas a extracción se requiere de modelos que relacionen la oferta de alimento natural con la producción de gametos viables y el éxito del reclutamiento, para así disponer de una captación natural predecible. También se debe priorizar el desarrollo modelos predictivos del crecimiento y la sobrevivencia de moluscos bivalvos en cultivo y en poblaciones naturales que se basen en relaciones consistentes entre la calidad de la oferta del alimento natural y la fisiología nutricional de estos organismos.

**BIBLIOGRAFIA**

- Ahn, I.-Y., Woong Cho, K., Choi, K.-S., Seo, Y. y Shin, J.** 2000. Lipid content and composition of the Antarctic lamellibranch, *Laternula elliptica* (King & Broderip) (Anomalodesmata: Laternulidae), in King George Island during an austral summer. *Polar Biol.*, (23): 24–33.
- Bayne, B.L.** 2002. A physiological comparison between Pacific oysters *Crassostrea gigas* and Sydney Rock oysters *Saccostrea glomerata*: food, feeding and growth in a shared estuarine habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, (232): 163–178.
- Bonaldo, A., Badiani, A., Testi, S., Corso, G., Mordenti, A.L. y Gatta, P.P.** 2005. Use of centrifuged and preserved microalgae for feeding juvenile Manila clam (*Tapes philippinarum*): effects on growth and fatty acid composition. *Ital. J. Anim. Sci.*, (4): 375–384.
- Brown, M.R.** 1991. The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (145): 79–99.
- Brown, M.R. y Farmer, C.L.** 1994. Riboflavin content of six species of microalgae used in mariculture. *J. Appl. Phycol.*, (6): 61–65.
- Brown, M.R. y Miller, K.A.**, 1992. The ascorbic acid content of eleven species of microalgae used in mariculture. *J. Appl. Phycol.*, (4): 205–215.
- Coutteau, P., Castell, J.D., Ackman, R.G. y Sorgeloos, P.** 1996. The use of lipid emulsions as carriers for essential fatty acids in bivalves: a test case with juvenile *Placopecten magellanicus*. *J. Shellfish Res.*, (15): 259–264.
- Coutteau, P., Hadley, N.H., Manzi, J.J. y Sorgeloos, P.** 1994. Effect of algal ration and substitution of algae by manipulated yeast diets on the growth of juvenile *Mercenaria mercenaria*. *Aquaculture*, (120): 135–150.
- Coutteau, P. y Sorgeloos, P.** 1992. The use of algal substitutes and the requirement for live algae in the hatchery and nursery rearing of bivalve mollusks: an international survey. *J. Shellfish Res.*, (11): 467–476.
- Chien, Y.-U. y Hsu, W.-H.** 2006. Effects of diets, their concentrations and clam size on filtration rate of hard clams (*Meretrix lusoria*). *J. Shellfish Res.*, (25): 15–22.
- Chu, F.E. y Webb, K.L.** 1984. Polyunsaturated fatty acids and neutral lipids in developing larvae of the oyster, *Crassostrea virginica*. *Lipids*, (19): 815–820.
- Dame, R.F. y Prins, T.C.** 1997. Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquatic Ecology*, (31): 1386–2588.
- Delaporte, M., Soudant, P., Moal, J., Lambert, C., Quéré, C., Miner, P., Choquet, G., Paillard, C. y Samain, J.C.** 2003. Effect of mono-specific algal diet on immune functions in two bivalve species- *Crassostrea gigas* and *Ruditapes philippinarum*. *J. Exp. Biol.*, (206): 3053–3064.
- Doroudi, M.S., Southgate, P.C. y Mayer, R.J.** 2002. Evaluation of partial substitution of live algae with dried *Tetraselmis* for larval rearing of black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.). *Aquaculture International*, (10): 265–277.
- Espinosa, E.P. y Allam, B.** 2006. Comparative growth and survival of juvenile hard clams, *Mercenaria mercenaria*, fed commercially available diets. *Zoo Biology*, (25): 513–525.
- Espinosa, E.P., Barillé, L. y Allam, B.** 2007. Use of encapsulated live microalgae to investigate pre-ingestive selection in the oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (343): 118–126.
- Farías, A.** 2001. Capítulo 5. Nutrición en moluscos pectínidos. En: A.N. Maeda-Martínez (Ed.). Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura. Editorial Limusa, SA de CV México City, México, pp. 89–104.
- Farías, A., Bell, J.G., Uriarte, I. y Sargent, J.R.** 2003. Polyunsaturated fatty acids in total lipid and phospholipids of Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (L.) larvae: effects of diet and temperature. *Aquaculture*, (228): 289–305.
- Farías, A. y Uriarte, I.** 2001. Effect of microalgae protein on the gonad development and physiological parameters for the scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). *J. Shellfish Res.*, (20): 97–105.

- Farías, A. y Uriarte, I. 2006. Nutrition in Pectinids. En: SE Shumway and GJ Parsons (Eds). *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier B.V. pp. 521–542.
- Farías, A., Uriarte, I. y Castilla, J.C. 1998. A biochemical study of the larval and postlarval stages of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus*. *Aquaculture*, (166): 37–47.
- Freites, L., Labarta, U. y Fernández-Reiriz, M.J. 2002. Evolution of fatty acid profiles of subtidal and rocky shore mussel seed (*Mytilus galloprovincialis*, Lmk.). Influence of environmental parameters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (268): 185–204.
- Hawkins, A.J.S., Fang, J.G., Pascoe, P.L., Zhang, J.H., Zhang, X.L. y Zhu, M.Y. 2001. Modelling short-term responsive adjustments in particle clearance rate among bivalve suspension-feeders: separate unimodal effects of seston volume and composition in the scallop *Chlamys farreri*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (262): 61–73.
- Heasman, M., Diemar, J., O'Connor, W., Sushames, T. y Foulkes, L. 2000. Development of extended shelf-life microalgae concentrate diets harvested by centrifugation for bivalve mollusks- a summary. *Aquaculture Research*, (31): 637–659.
- Kawashima, H., Ohnishi, M., Negishi, Y., Amano, M. y Kinoshita, M. 2007. Sterol composition in muscle and viscera of the marine bivalve *Megangulus zyonoensis* from Coastal waters of Hokkaido, Northern Japan. *J. Oleo Sci.*, (56): 231–235.
- Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J., Navarro, J.M. y Velasco, A. 2002. Enzymatic digestive activity in epifaunal (*Mytilus chilensis*) and infaunal (*Mulinia edulis*) bivalves in response to changes in food regimes in a natural environment. *Mar. Biol.* (140): 669–676.
- Langdon, C.J. 1982. Growth studies with bacteria-free oyster (*Crassostrea gigas*) larvae fed on semi-defined artificial diets. *Biol. Bull.*, (164): 227–235.
- Langdon, C.J., Levine, D.M. y Jones, D.A. 1985. Microparticulate feeds for marine suspension-feeders. *J. Microencapsul.*, (2): 1–11.
- Langdon, C.J. y Waldock, M.J. 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat. *J. Mar. Biol. Assoc., U.K.* (61): 431–448.
- Manahan, D.T. y Crisp, D.J. 1982. The role of dissolved organic material in the nutrition of pelagic larvae: amino acid uptake by bivalve veligers. *Integrative and Comparative Biology*, (22): 635–646.
- Melià, P. y Gatto, M. 2005. A stochastic bioeconomic model for the management of clam farming. *Ecological Modelling*, (184): 163–174.
- Milke, L.M., Bricelj, V.M. y Parrish, C.C. 2004. Growth of postlarval sea scallops, *Placopecten magellanicus*, on microalgal diets, with emphasis on the nutritional role of lipids and fatty acids. *Aquaculture*, (234): 293–317.
- Milke, L.M., Bricelj, V.M. y Parrish, C.C. 2006. Comparison of early life history stages of the bay scallop, *Argopecten irradians*: Effects of microalgal diets on growth and biochemical composition. *Aquaculture*, (260): 272–289.
- Napolitano, G.E., Ackman, R.G. y Silva, M.A. 1994. Incorporation of dietary sterols by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) fed on microalgae. *Mar. Biol.*, (117): 647–654.
- Navarro, J.M., Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J. y Velasco, A. 2003. Feeding behavior and differential absorption of biochemical components by the infaunal bivalve *Mulinia edulis* and the epibenthic *Mytilus chilensis* in response to changes in food regimes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (287): 13–35.
- Navarro, J.M., Leiva, G.E., Martínez, G. y Aguilera, C. 2000. Interactive effects of diet and temperature on the scope for growth of the scallop *Argopecten purpuratus* during reproductive conditioning. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (247): 67–83.
- Nevejan, N., Saez, I., Gajardo, G. y Sorgeloos, P. 2003. Energy vs. Essential fatty acids: what do scallop larvae (*Argopecten purpuratus*) need most? *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* (134): 599–613.
- Ojea, J., Pazos, A.J., Martínez, D., Novoa, S., Sánchez, J.L. y Abad, M. 2004. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of *Ruditapes decussates* in relation to the gametogenic cycle. *Aquaculture*, (238): 451–468.

- Pazos, A.J., Silva, A., Vázquez, V., Pérez, M.L., Sánchez, J.L. y Abad, M. 2005. Differences in sterol composition of clams (*Ruditapes decussatus*) from three rías in Galicia (NW Spain). *Mar. Biol.*, (147): 663–670.
- Pernet, F. y Tremblay, R. 2004. Effect of varying levels of dietary essential fatty acid during early ontogeny of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (310): 73–86.
- Pernet, F., Bricelj, V.M. y Parrish, C.C. 2005. Effect of varying dietary levels of  $\omega 6$  polyunsaturated fatty acids during the early ontogeny of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (327): 115–133.
- Smaal, A.C., Prins, T.C., Dankers, N. y Ball, B. 1997. Minimum requirements for modeling bivalve carrying capacity. *Aquatic Ecology*, (31): 1386–2588.
- Suplicy, F.M. 2004. Population and ecophysiological modeling of the cultured mussel *Perna perna*: towards the development of a carrying capacity model. PhD Thesis, University of Tasmania. 211 p.
- Tremblay, R., Cartir, S., Miner, P., Pernet, F., Quére, C., Moal, J., Muzellec, M.L., Mazuret, M. y Samain, J.F. 2007. Effect of *Rhodomonas salina* addition to a standard hatchery diet during the early ontogeny of the scallop *Pecten maximus*. *Aquaculture*, (262): 410–418.
- Urrutia, G.X., Navarro, J.M., Clasing, E. y Stead, R.A. 2001. The effects of environmental factors on the biochemical composition of the bivalve *Tagelus dombeii* (Lamarck, 1818) (Tellineacea: Solecurtidae) from the intertidal flat of Coihuin, Puerto Montt, Chile. *J. Shellfish Res.*, (20): 1077–1087.
- Uriarte, I. y Farías, A. 1999. The effect of dietary protein on growth and biochemical composition of Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (L.) postlarvae and spat. *Aquaculture*, (180): 119–127.
- Uriarte, I., Farías, A., Hernández, J., Schäfer, C. y Sorgeloos, P. 2004. Reproductive conditioning of Chilean scallop (*Argopecten purpuratus*) and the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*): effects of enriched diets. *Aquaculture*, (230): 349–357.
- Uriarte, I., Farías, A., Navarro, J.M., Cancino, J.M., Gajardo, G. y Nevejan, N. 2003. The effects of lipid emulsions and temperature on the hatchery performance of Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) larvae. *Aquaculture Research*, (34): 899–902.
- Uriarte, I., Rupp, G. y Abarca, A. 2001. Capítulo 8: Producción de juveniles de Pectínidos iberoamericanos bajo condiciones controladas. En: “*Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: ciencia y acuicultura*” A. Maeda (Ed.). Ed. Limusa, Págs: 147–171.
- Valenzuela, A. 2005. El salmón: un banquete de salud. *Rev. Chil. Nutr.*, (32): 8–17.
- Velasco, L.A. y Navarro, J.M. 2002. Feeding physiology of infaunal (*Mulinia edulis*) and epifaunal (*Mytilus chilensis*) bivalves under a wide range of concentrations and qualities of seston. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, (240): 143–155.
- Velasco, L.A. y Navarro, J.M. 2003. Energetic balance of infaunal (*Mulinia edulis* King, 1831) and epifaunal (*Mytilus chilensis* Hupé, 1854) bivalves in response to wide variations in concentration and quality of seston. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (296): 79–92.