



"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"

UNIVERSIDAD DE SONORA

FACULTAD INTERDISCIPLINARIA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y
TECNOLÓGICAS

POSGRADO EN BIOCENCIAS

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y GENÉTICA DE LOS OSTRÉIDOS DEL ESTERO EL SOLDADO, SONORA.

TESIS

que para obtener el grado de:

DOCTORA EN BIOCENCIAS

presenta:

MARÍA FERNANDA MARTÍNEZ GARCÍA

Hermosillo, Sonora, México

01 de agosto de 2024

Hermosillo, Sonora a 01 de agosto de 2024.

Asunto: Licencia de uso no exclusiva

UNIVERSIDAD DE SONORA
P R E S E N T E.

Por este conducto hago constar que soy autora y titular de la obra denominada "**Caracterización morfológica y genética de los ostréidos del Estero El Soldado, Sonora**" (LA OBRA), que realicé como trabajo terminal siendo estudiante de Doctorado, como requisito para obtener el Grado de **Doctora en Biociencias** en la Universidad de Sonora (UNISON), y en justa retribución autorizo a la UNISON, para que divulgue total o parcialmente LA OBRA mediante repositorios, bibliotecas, distribución electrónica y reproducción, así como la digitalización de la misma, con fines educativos, de investigación, de extensión y de difusión de la cultura, las veces que se requieren y en cualquiera otra forma en que a juicio de la UNISON sea necesario utilizarla, sin fines de lucro, en el entendido de que habrá de respetar en todo momento mi autoría y a otorgarme el crédito correspondiente en todas las actividades mencionadas anteriormente.

De la misma manera, manifiesto que el contenido académico, literario, la edición y en general cualquier parte de LA OBRA son de mi entera responsabilidad, por lo que deslindo a la UNISON por cualquier violación a los derechos de autor y/o propiedad intelectual y/o cualquier responsabilidad relacionada con la OBRA del que suscribe, frente a terceros.

Esta autorización es gratuita y la otorgo por un tiempo de cinco años, renovable automáticamente por el mismo periodo, reservándome el derecho de manifestar, en un plazo de cuando menos treinta días naturales previos a su vencimiento, su revocación por escrito dirigido a la Rectoría de la Universidad de Sonora.

Así mismo, esta autorización no es exclusiva y no implica la cesión de mis derechos patrimoniales.

A T E N T A M E N T E

Nombre completo y firma: María Fernanda Martínez García 
Departamento Académico: Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas
Dirección: Luis Donald Colosio s/n, entre Sahuaripa y Reforma. Col Centro, C.P. 83000.
Hermosillo, Sonora, México.
Correo electrónico y teléfono: posgrado.biociencias@unison.mx Tel. (662) 2592169.

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y GENÉTICA DE LOS OSTREIDOS
DEL ESTERO EL SOLDADO, SONORA

T E S I S

que para obtener el grado de:

DOCTORA EN BIOCENCIAS

presenta:

M.C. MARÍA FERNANDA MARTÍNEZ GARCÍA

Hermosillo, Sonora, México

1 de agosto del 2024

APROBACIÓN

Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada “Caracterización morfológica y genética de los ostreidos del estero El Soldado, Sonora”, presentada por María Fernanda Martínez García, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Doctora en Biociencias.



Dr. José Manuel Grijalva Chon
Director



Dr. Jorge Eduardo Chávez Villalba
Co-Director



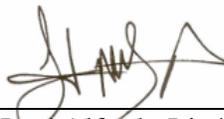
Dr. Alejandro Varela Romero
Secretario



Dr. Enrique de la Re Vega
Sinodal interno



Dr. César Lodeiros Seijo
Sinodal externo



Dr. José Alfredo Lizárraga
Asesor

DEDICATORIA

A mi madre, **Luz Elena García Barceló**, por su gran apoyo, aliento y ejemplo, que me han guiado a lo largo de todos estos años.

A mi padre, **Ramón Martínez Barceló†**, te extraño mucho, papá. Ojalá estés orgulloso de todo lo que he logrado a mis 34 años. Gracias por todo lo que me diste.

A mi esposo y mejor amigo, **Ángel de Jesús Worley Parra**. Gracias a tu constante consejo y apoyo, pude culminar otra etapa en mi vida. Me enorgullece estar acompañada por un hombre que siempre resalta lo mejor de mí. Gracias por estos 14 años juntos; espero compartir muchos más a tu lado, logrando nuevas metas.

A mi hija, **Luz Ángela Worley Martínez**. Aún eres muy pequeña, pero también formas parte de este proyecto. Me has enseñado que, a pesar de las adversidades, es posible seguir adelante. Espero que en el futuro te sientas orgullosa de tu mamá. También deseo ser un ejemplo para ti, para que sigas tus sueños sin importar lo que digan los demás. Te amo, nena.

AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Biociencias** y al **Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora**, por brindarme la oportunidad de continuar con mi carrera científica y ayudarme a desarrollarme como investigadora y docente.

Al **Dr. José Manuel Grijalva Chon**, le agradezco su gran paciencia, sus valiosos consejos y todo el aprendizaje que me ha brindado. Espero seguir aprendiendo de usted.

A mi comité de tesis: **Dr. José Manuel Grijalva Chon, Dr. Jorge Eduardo Chávez Villalba, Dr. Enrique de la Re Vega, Dr. Alejandro Varela Romero, Dr. César Lodeiros Seijo y Dr. José Alfredo Lizárraga**. Muchas gracias por sus consejos y revisiones, los cuales me han ayudado a ser una mejor estudiante y serán fundamentales para mi desarrollo como investigadora y docente.

A **mis compañeros y amigos de laboratorio**, quienes siempre están dispuestos a ayudarme. Me han apoyado a seguir adelante, me hacen reír y convierten los momentos difíciles en más llevaderos. Los considero mis maestros tanto en términos académicos como de vida. Espero seguir aprendiendo de ustedes.

A mi familia: **Luz Elena García Barceló, Danira Adriana Martínez García, Claudia Martínez García y mis sobrinos**. Gracias por el apoyo constante y por su interés en mi persona, su ejemplo y sus consejos.

A mi suegra **María de la Luz Parra Villalobos**, a su hermana **Carmen Consuelo Parra Villalobos** y a su mamá **María del Refugio Villalobos López†**. Gracias por apoyarme siempre y ser tres pilares fundamentales en mi vida y formación. Por su ejemplo y paciencia, porque también son parte de mi familia. Las quiero mucho y gracias por todo.

A mi esposo **Ángel de Jesús Worley Parra** y a mi hija **Luz Ángela Worley Martínez**, mi pequeña familia. Muchas gracias por todos los momentos que hemos compartido. Su apoyo constante es lo más valioso que tengo. Los amo.

A la pandemia del **COVID-19**, ya que durante esos dos años aprendí a valorar más mi salud física y a prestar mayor atención a mi salud mental. Ese tiempo me ayudó a desarrollar habilidades que desconocía y a trabajar con los recursos disponibles en el momento.

A los **Drs. Jorge Eduardo Chávez Villalba** y **José Alfredo Lizárraga**, así como al **CIBNOR unidad Guaymas**, por su valioso apoyo en la gestión de los trámites para acceder al estero, y por proporcionar todo el apoyo logístico, material, instrumental y de recursos necesarios para los muestreos y recorridos en busca de la especie. También extendemos nuestro agradecimiento al personal directivo y operativo del **Área Natural Protegida Estero El Soldado** por brindarnos todas las facilidades y el apoyo para llevar a cabo este estudio.

RESUMEN

La ostricultura en Sonora comenzó en la década de 1980 con el cultivo comercial de ostión japonés exótico *Crassostrea gigas*, y en el estero El Soldado, Guaymas se desarrolló un cultivo comercial de la especie hace aproximadamente 10 años, en el presente es un Área Natural Protegida Estatal, con una comunidad de moluscos que incluye especies nativas de la familia Ostreidae. El objetivo de esta investigación es determinar la riqueza de especies de Ostreidae en el estero y evaluar el impacto de las introducciones de *Crassostrea gigas* a nivel local y mundial. El procedimiento incluyó: 1) una revisión bibliográfica sobre los factores y el impacto de las introducciones de *C. gigas* en diferentes países, 2) recolección de especímenes en diversos ambientes del estero (zona intermareal rocosa, manglar y sublitoral) y uso de trampas colectoras en tres sitios del cuerpo de agua (boca, zona intermedia e interna) para obtener semillas, y 3) la identificación morfológica y genética de los ostreidos mediante secuenciación de genes mitocondriales *COI* y *ADNr 16S*, y la región nuclear ITS1, comparando con secuencias del GenBank. Se observó que *C. gigas* se ha introducido en 64 países, estableciéndose poblaciones ferales en 32 y contribuyendo a la producción en 36. Factores económicos, introducciones tempranas y producción en granjas han facilitado su establecimiento. En el estero El Soldado se registraron *Saccostrea palmula* y *Ostrea angelica*, y se añadieron como nuevos registros a *Striostrea prismatica* y *Crassostrea corteziensis*. Además, se detectaron indicios de introgresión de genes de *C. gigas* en *S. palmula*, sugiriendo la necesidad de evaluar la magnitud de esta introgresión en la población nativa de *S. palmula* dentro del estero.

ABSTRACT

Oyster farming in Sonora began in the 1980s with the commercial cultivation of the exotic Japanese oyster *Crassostrea gigas*. Approximately 10 years ago, a commercial cultivation of this species was developed in the El Soldado estuary, Guaymas, which is currently a State Natural Protected Area. The estuary hosts a mollusk community that includes native species of the Ostreidae family. The objective of this research is to determine the species richness of Ostreidae in the estuary and to assess the impact of introductions of *C. gigas* at local and global levels. The procedure included: 1) a literature review on the factors and impact of *C. gigas* introductions in different countries, 2) specimen collection in various environments of the estuary (rocky intertidal zone, mangrove, and sublittoral) and the use of collector traps at three sites (mouth, middle, and inner zones) to obtain seedlings, and 3) morphological and genetic identification of oysters through *COI* and *ADNr 16S* mitochondrial gene sequencing, and ITS1 nuclear region, comparing with GenBank sequences. It was observed that *C. gigas* has been introduced in 64 countries, establishing feral populations in 32 and contributing to production in 36. Economic factors, early introductions, and farming practices have facilitated its establishment. In the El Soldado estuary, *Saccostrea palmula* and *Ostrea angelica* were recorded, with new records of *Striostrea prismatica* and *Crassostrea corteziensis* added. Additionally, evidence of gene introgression from *C. gigas* into *S. palmula* was detected, suggesting the need to assess the extent of this introgression in the native population of *S. palmula* within the estuary.

ÍNDICE GENERAL

	Página
APROBACIÓN	ii
DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	x
ÍNDICE DE TABLAS	xiv
INTRODUCCIÓN	1
I. ANTECEDENTES	4
I.1. Aspectos relevantes de los bivalvos	4
I.1.1. Anatomía	4
I.1.2. Alimentación	5
I.1.3. Ciclo de vida	5
I.1.4. Producción acuícola de moluscos bivalvos	7
I.2. Clasificación de los ostreidos	8
I.2.1. Familia Ostreidae	8
I.2.2. Subfamilia Crassostreinae	16
I.3. Ostreidos en el Pacífico Oriental mexicano	21
I.4. <i>Crassostrea gigas</i> en el Estero El Soldado	23
I.5. Especies exóticas e invasoras	25
I.5.1. Especies invasoras pertenecientes a la familia Ostreidae y su impacto en los ecosistemas	27
I.5.2. <i>Crassostrea gigas</i> como especie exótica invasora	34
I.5.3. Hibridación entre especies del género <i>Crassostrea</i>	36
I.6. El código de barras de la vida	40
I.6.1. Gen <i>ADNr 16S</i>	42
I.6.2. Gen <i>COI</i>	43
I.6.3. Regiones ITS	44
I.7. Estudios de genética en ostreidos del Pacífico Oriental	45
II. HIPÓTESIS	49
III. OBJETIVOS	50

III.1. Objetivo general	50
III.2. Objetivos específicos.....	50
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	51
IV.1. Recopilación bibliográfica de <i>Crassostrea gigas</i> como especie invasora	51
IV.1.1. Introducción, establecimiento y producción.....	51
IV.1.2. Efectos ecológicos	54
IV.2. Área de estudio y toma de muestras	54
IV.2.1. Colectores de semilla.....	55
IV.2.2. Muestreos	58
IV.3. Extracción de ADN.....	59
IV.4. Análisis de PCR y electroforesis.....	59
IV.5. Análisis de código de barras del ADN.....	60
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	61
V.1. Factores Socioecológicos relacionados con las introducciones acuícolas y la producción del ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>) en el mundo	61
V.1.1. Introducción y establecimiento del ostión del Pacífico por continente.....	61
V.1.2. Factores relacionados con la introducción del ostión del Pacífico	62
V.1.3. Factores relacionados con el establecimiento del ostión del Pacífico.....	65
V.1.4. Factores relacionados con la producción ostrícola	72
V.1.5. Impactos de las poblaciones ferales de <i>Crassostrea gigas</i>	74
V.1.6. Efecto de las poblaciones ferales	83
V.2. Colecta de organismos y resultados de la distribución espacial de las especies en el área.....	84
V.3. Resultados obtenidos con los genes mitocondriales	89
V.3.1. Gen <i>16S</i>	89
V.3.2. Gen <i>COI</i>	96
V.4. Resultados de la región ITS1.....	102
V.5. Resultados del análisis filogenético concatenado.....	109
VI. CONCLUSIONES	110
VII. RECOMENDACIONES	112
VIII. LITERATURA CITADA	114
IX. APÉNDICE	136

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Anatomía interna del ostión de placer <i>Crassostrea corteziensis</i> (tomado y modificado de Lodeiros et al., 2020).	4
Figura 2. Ciclo de vida de la ostra del Pacífico <i>Crassostrea gigas</i> . Los números del 1-10 representan los estadios embriológicos y larvarios hasta llegar al ostión adulto. hpf: horas post fertilización; dpf: días post fertilización; mpf: meses post fertilización. Figura tomada y traducida de Vogeler et al. (2016).	6
Figura 3. Filogenia de Ostreidae de Salvi y Mariottini (2017) derivada de secuencias combinadas de ADN mitocondrial y nuclear (ARNr 16S + COI + ITS2 + ARNr 28S). <i>Hyotissa hyotis</i> y <i>Neopycnodonte cochlear</i> (Gryphaeidae) fueron utilizados como grupo externo. Árbol de máxima verosimilitud, con valores de arranque (≥ 70) reportados por encima de los nodos principales y probabilidades posteriores bayesianas (≥ 0.90) reportados por debajo de los nodos.....	11
Figura 4. Conservación del orden de genes codificadores de proteínas mitocondriales en tres géneros de Ostreidae. Los bloques de genes reorganizados se resaltan en azul y verde. Los bloques de genes invertidos en comparación con <i>Ostrea</i> están en rojo. Abreviatura de los nombres: Smo= <i>Saccostrea scyphophilla</i> , Olu = <i>Ostrea lurida</i> , Oed = <i>Ostrea edulis</i> , Ode = <i>Ostrea denselamellosa</i> , Cgi = <i>Crassostrea gigas</i> , Cta = <i>Crassostrea talonata</i> y Cvi = <i>Crassostrea virginica</i> (tomado de Guo et al., 2018).	12
Figura 5. Árbol filogenético bayesiano de Ostreidae construido con secuencias mitocondriales de los genes <i>COI</i> y <i>16S</i> . (tomado de Guo et al., 2018).	13
Figura 6. Características de la concha en Ostreidae. (A) Bisagra con márgenes lisos y ranura de ligamento largo; (B) bisagra con cómatas y ligamento ancho; (C) valva izquierda (inferior) casi plana, margen fuertemente ondulado; (D) valva izquierda profundamente convexa, márgenes sin ondulación; (E) valva derecha (superior), cicatriz del músculo aductor mayormente posterior de la línea media (tomado y modificado de Lodeiros et al., 2020).	15
Figura 7. Morfología de la concha del ostión japonés <i>Crassostrea gigas</i>	17
Figura 8. Morfología de la concha de la ostra rayada <i>Ostrea conchaphila</i> (Carpenter, 1857). Modificado de Fischer (1995).	17
Figura 9. Morfología de la concha de la ostra palmada <i>Saccostrea palmula</i> (Carpenter, 1857). Longitud: medida umbo-orilla distal de la concha. Modificado de Fischer (1995).	20
Figura 10. Morfología de la concha de la ostra de piedra <i>Striostrea prismática</i> (Grey, 1825). Modificado de Fischer (1995).	21
Figura 11. Valvas de los organismos recolectados del estero El Soldado y mantenidas en engorda por dos años.	24
Figura 12. Etapas del proceso de invasión (modificado de Capdevila-Argüelles et al., 2013).	26
Figura 13. Diagrama del espaciador transcrito interno ribosómico nuclear en eucariotas (tomado de Cheng et al., 2006).	45
Figura 14. A) Localización de la laguna costera El Soldado en el Golfo de California, B) Áreas de manglar, arrecifes, colectores de semilla y puntos de recolecta dentro de El Soldado.	56

Figura 15.	Estructura de los colectores de semilla	57
Figura 16.	Mapa de los 64 países y 10 territorios en donde se ha reportado la introducción y el establecimiento del ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>). Amarillo: área de distribución nativa, que se extiende hasta el este de Rusia. Gris: país costero sin introducción conocida. Morado claro: introducido, pero no establecido, incluidas las islas marcadas como triángulos. Morado oscuro: establecido (poblaciones que se auto reproducen), incluidas las islas marcadas con diamantes.	61
Figura 17.	Patrones globales de introducción y establecimiento del ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>) en un total de 148 países costeros fuera del área de distribución nativa. El establecimiento se define por las poblaciones que se reproducen a sí mismas en el país. (a) Patrón latitudinal, agrupado en incrementos de 5 grados por latitud del punto medio del país. (b) Patrón económico basado en el Producto Interno Bruto per cápita del país (2018), agrupado en una escala logarítmica.	64
Figura 18.	Patrón temporal de introducciones del ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>) a 64 países y 10 territorios. Los puntos muestran la fracción de países donde se establecieron los ostiones (poblaciones que se reproducen por sí mismas), clasificadas por década de la primera introducción.	66
Figura 19.	Representación esquemática del conjunto de datos mundial sobre la introducción y producción del ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>). Las barras grises horizontales representan las secciones del conjunto de datos analizadas (de arriba a abajo) para la introducción, el establecimiento y la producción comercial. Se incluyen países como *Senegal, Emiratos Árabes Unidos (con datos de la FAO), Ucrania y Malasia (con otras pruebas de producción). Además, se consideran **Brasil, Bélgica, Bulgaria, Chipre y Noruega, así como ***Indonesia, Turquía, Croacia, Grecia y Suecia. La categoría "Otros datos" se refiere a pruebas distintas de las cifras de la FAO para el cultivo de <i>C. gigas</i> , mientras que "No a especies" se relaciona con la producción de la FAO notificada como <i>Crassostrea</i> spp. u otros ostiones. Cabe destacar que, aunque Taiwán no se encuentra en el área de distribución nativa, se incluyó en el análisis de producción debido a que <i>C. angulata</i> se encuentra relacionada.	73
Figura 20.	Producción ostreidos (incluido el ostión del Pacífico, <i>Crassostrea gigas</i>) en países y territorios que difieren en longitud de costa. Los valores de producción se basan tanto en la acuicultura como en las capturas silvestres notificadas a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Los puntos que se muestran a 0.1 toneladas/año probablemente tengan algo de producción, pero no se declararon (Bélgica, Bulgaria, Chipre, Noruega, Rumanía, Ucrania y Vietnam) y los de 0.05 no proporcionaron evidencia de producción comercial a pesar de las poblaciones establecidas (Malta y Eslovenia).	77
Figura 21.	Imágenes de <i>Saccostrea palmula</i> presentes en el estero El Soldado. Longitud: 4.35 cm.	84
Figura 22.	Imágenes de ostreidos recolectados en el estero El Soldado el 11 de diciembre del 2019. Longitud: A) individuo m07UKNW, 7.6 cm; B) individuo m08UKNW, 13.76 cm.	85
Figura 23.	Imagen de ostreido (m09UKNW) recolectado en el estero El Soldado el 13 de diciembre del 2019. Longitud: 14.2 cm.	85
Figura 24.	Imagen de ostreido (m10UKNW) recolectado en el estero El Soldado el 23 de enero del 2020. Longitud: 18.3 cm.	86

Figura 25.	Ejemplares de la especie <i>Striostrea prismática</i> encontrados en el punto 1 durante la expedición en el sitio del 20 de mayo del 2022.....	87
Figura 26.	Segunda área de arrecife de <i>Saccostrea palmula</i> identificado como punto 2 durante la expedición en el sitio del 20 de mayo del 2022.....	87
Figura 27.	Punto 4 correspondiente a un área de mangle de donde se recolectaron ostreidos el 20 de mayo del 2022.	88
Figura 28.	Alineación de la secuencia ADNr 16S KT317423 reportada para <i>Striostrea prismatica</i> de Bahía Magdalena, Baja California Sur, y el haplotipo obtenido a partir de los individuos m09UKNW y m10UKNW recolectados en el estero el Soldado (13/dic/2019 y 23/ene/2020), con una identidad del 99.79% según el análisis BLAST.....	90
Figura 29.	Alineación de la secuencia ADNr 16S FJ768514 reportada de la laguna Urias en Mazatlán, Sinaloa, para <i>Saccostrea palmula</i> , y de los 3 haplotipos obtenidos de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 identificados morfológicamente como <i>Saccostrea palmula</i> . Los haplotipos 1 y 2 obtuvieron una identidad del 100% con secuencias reportadas para <i>Saccostrea palmula</i> , mientras que el haplotipo 3 obtuvo una identidad del 100% con secuencias reportadas de <i>Crassostrea gigas</i> según el análisis BLAST.....	93
Figura 30.	Imagen de ostreidos recolectados del sitio 2 en el estero El Soldado. A) m02CCS, longitud: 8.02 cm; B) m04CCS, longitud: 7.59 cm; C) m06CCS, longitud: 7.65 cm; D) m07CCS, longitud: 6.37 cm.	95
Figura 31.	Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades a posteriori de inferencia bayesiana del gen ARNr <i>16S</i> mitocondrial de los ostreidos recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. La secuencia OQ551179 corresponde al haplotipo 3 de organismos identificados morfológicamente como <i>Saccostrea palmula</i> . <i>Hytotissza hyotis</i> y <i>Neopycnodonte cochlear</i> (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades <i>a posteriori</i> BI.....	96
Figura 32.	Alineación con la secuencia KT317568 de COI reportada en GenBank para <i>Sacrosstrea palmula</i> de Playa Pichillinge, Baja California Sur, con los cinco haplotipos obtenidos de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie <i>Saccostrea palmula</i> . El haplotipo 5 también correspondió a cinco individuos de <i>Crassostrea gigas</i> de un cultivo comercial.	101
Figura 33.	Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades <i>a posteriori</i> de inferencia bayesiana del gen <i>COI</i> mitocondrial de los ostreidos recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. La secuencia OQ709476 corresponde al haplotipo 5 de organismos identificados morfológicamente como <i>Saccostrea palmula</i> . <i>Hytotissza hyotis</i> y <i>Neopycnodonte cochlear</i> (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades <i>a posteriori</i> BI.....	102
Figura 34.	Alineación de secuencias parciales de ITS1 entre los organismos m13 (haplotipo 1) y m14 (haplotipo 2) con secuencias obtenidas en GenBank de <i>Saccostrea palmula</i> (KF370466), <i>Saccostrea kegaki</i> (KM460844), <i>Saccostrea glomerata</i> (KU640731), <i>Saccostrea mytiloides</i> (KU647030), <i>Saccostrea cucullata</i> (KX228827).	104

- Figura 35.** Alineación entre los tres haplotipos obtenidos de la región ITS1 (no incluye oligonucleótidos). 106
- Figura 36.** Alineación de secuencias parciales de ITS1 entre el haplotipo 3 con cuatro secuencias obtenidas en GenBank de *Crassostrea gigas* (no incluye oligonucleótidos)..... 107
- Figura 37.** Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades *a posteriori* de inferencia bayesiana de la región ITS1 nuclear de los ostreidos con morfología de *Saccostrea palmula*, pero con genes mitocondriales de *Crassostrea gigas*, recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. *Hyotissza hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades a posteriori BI. 108
- Figura 38.** Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades a posteriori de inferencia bayesiana de secuencias concatenadas de los genes ARNr *16S+COI+ITS1* de los ostreidos con morfología de *Saccostrea palmula*, pero con genes mitocondriales de *Crassostrea gigas*, recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. *Hyotissza hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades a posteriori BI..... 109

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Clasificación de la familia Ostreidae según distintos autores. (Tomado de Guo et al., 2018). *Designado a taxa propuestos.....	10
Tabla 2. Efectos generados por el establecimiento de poblaciones ferales de <i>Crassostrea gigas</i> sobre los hábitats, poblaciones nativas de bivalvos y otras especies.	30
Tabla 3. Marcadores moleculares comunes a nivel de especie (modificado de Hajibabaei et al., 2007).	42
Tabla 4. Fuentes de información sobre los factores a nivel de país y la historia de la introducción, el establecimiento (poblaciones ferales en el país) y la producción comercial del ostión <i>Crassostrea gigas</i>	53
Tabla 5. Resultados de modelos lineales que prueban posibles variables explicativas para la introducción, establecimiento y producción de ostreidos del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>).	63
Tabla 6. Países y territorios donde se introdujo al ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>), incluido el año, motivo, resultado de la introducción y las estadísticas de producción de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación durante las dos últimas décadas.	69
Tabla 7. Estudios que documentan los efectos negativos y positivos del establecimiento de poblaciones ferales de <i>Crassostrea gigas</i> en diferentes países.	75
Tabla 8. Secuencia de <i>ADNr 16S</i> obtenida de los individuos m15CC16S-m23CC16S correspondientes a <i>Crassostrea corteziensis</i> procedente de Boca de Camichín, Nayarit (2013) y los individuos m07UKNW y m08UKNW (GenBank OQ551175) correspondientes a ostreidos de especie incierta del estero El Soldado recolectados el 11 de diciembre del 2019. La secuencia tuvo una identidad del 100% con la especie <i>Crassostrea corteziensis</i> . En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.....	89
Tabla 9. Secuencia de <i>ADNr 16S</i> obtenida con los individuos m09UKNW y m10UKNW (registro GenBank OQ551176) recolectados en el estero El Soldado el 13 de diciembre del 2019 y el 23 de enero del 2020, respectivamente, con un 99.79% de identidad con <i>Striostrea prismatica</i> . En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.....	91
Tabla 10. Secuencias de <i>ADNr 16S</i> obtenidas a partir de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie <i>Saccostrea palmula</i> . Se obtuvieron 3 haplotipos, los haplotipos 1 (registro GenBank OQ551177) y 2 (registro GenBank OQ551178) obtuvieron una identidad del 100% con secuencias reportadas para <i>Saccostrea palmula</i> , mientras que el haplotipo 3 (registro GenBank OQ551179) obtuvo una identidad del 100% con secuencias reportadas de <i>Crassostrea gigas</i> . En negritas se muestran las secuencias	

	de los oligonucleótidos. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.....	92
Tabla 11.	Secuencia de <i>ADNr 16S</i> obtenida a partir de los individuos m02CCS, m04CCS y m06CCS (registro GenBank OQ551180), con una identidad del 100% con la especie <i>Ostrea angelica</i> . En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos...	94
Tabla 12.	Secuencia obtenida a partir del gen <i>COI</i> de los individuos m15CC-m23CC pertenecientes a un cultivo de <i>Crassostrea corteziensis</i> de Boca de Camichín, Nayarit (2013) y del organismo m08UKNW (GenBank OQ709471) del estero El Soldado recolectado el 11 de diciembre del 2019. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.....	97
Tabla 13.	Secuencias obtenidas de <i>COI</i> a partir de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie <i>Saccostrea palmula</i> y de cinco individuos de <i>Crassostrea gigas</i> (m3CG-m7CG) provenientes de un cultivo comercial. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.....	99
Tabla 14.	Secuencias obtenidas de la región ITS1 a partir de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie <i>Saccostrea palmula</i> de acuerdo con su morfología. En negritas se muestra las secuencias de los oligos (con excepción del haplotipo 3).....	103
Tabla 15.	Números de acceso en GenBank de las secuencias obtenidas de los organismos identificados morfológicamente como <i>Saccostrea palmula</i> pero que presentaron identidades con <i>Crassostrea gigas</i> en los genes mitocondriales y algunos de ellos en la región nuclear ITS1.....	106
Tabla 16.	Fecha, origen y motivo de la introducción del ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>) por país. El año* representa que el informe de introducción no era específico, por lo que pudo haber ocurrido antes. Las entradas en negritas se presentan para complementar la información dada la literatura publicada, pero no se incluyeron en los análisis de introducción o establecimiento debido a la confusión sobre las especies de ostreidos o a la incapacidad de determinar el resultado en el área de distribución nativa. También puede haber confusión en Indonesia (múltiples publicaciones de <i>Crassostrea gigas</i> como especie no nativa), Senegal y EUA (informes de la FAO sobre la producción del ostión del Pacífico), pero estos países se incluyeron en los análisis. Las razones incluyen la acuicultura (cultivo durante años, Aqua), ensayos experimentales (pruebas de supervivencia y crecimiento, Ensayos), expansión debida a la deriva de larvas desde otros países (Deriva), en o sobre barcos (Barco), y desconocida (?)......	136
Tabla 17.	Países con poblaciones ferales de ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>). Las entradas en negritas se refieren al área de distribución nativa o a la incapacidad reciente de detectar ostiones ferales y no se incluyeron como establecidas.....	146
Tabla 18.	Países productores de ostión del Pacífico (<i>Crassostrea gigas</i>) por acuicultura o captura pesquera. El nombre del país aparece en negritas si el informe no se refiere específicamente al ostión del Pacífico, sino a una categoría más general, o la	

especie puede estar mal identificada. Además de los países enumerados aquí, *Crassostrea gigas* está establecida en Malta y Eslovenia (Tabla 5), pero sin ningún registro de producción actual. Los datos de la FAO se presentan como el promedio de toneladas anuales por año de 1999 a 2018 procedentes de la acuicultura (+ capturas, si están presentes). Los países de esta tabla con <0,1 toneladas anuales⁻¹ o sin informes a la FAO se introdujeron como 0,1 para el análisis estadístico.155

INTRODUCCIÓN

La familia de bivalvos Ostreidae (ostras y ostiones) incluye alrededor de 255 especies distribuidas en todo el mundo a lo largo de las costas de todos los continentes con excepción de la Antártida y algunas islas oceánicas (Huber, 2010; WoRMS, 2024). Debido a su importancia económica y ecológica, los ostreidos son organismos ampliamente estudiados (Ruesink et al., 2005).

Muchas especies pertenecientes a esta familia han sido sobreexplotadas debido a que son una fuente de alimentación muy atractiva por su sabor y fácil acceso (Menzel, 1991). Esto ha llevado a que se realicen introducciones de ostiones alrededor del mundo para el reemplazo de las poblaciones nativas afectadas por enfermedades o sobreexplotación (Miossec et al., 2009). La mayoría de las introducciones de ostiones se han producido a través de la ostricultura (Spencer, 2002), pero también se han reportado introducciones accidentales a través de la actividad naviera global, donde la larva es transportada en agua de balastre o por adultos adheridos al casco de los barcos (Dinamani, 1971). Estas introducciones han causado en ocasiones colonización y establecimiento de poblaciones ferales, las cuales tienen impactos en el ecosistema que podrían ser tanto benéficos (Escapa et al., 2004; Ruesink et al., 2005) como perjudiciales (Margalef, 1968; Carrasco y Barón, 2010; Hansen et al., 2023) para las especies nativas.

En particular, en el ostión del Pacífico, *Crassostrea gigas*, la producción de semilla es una actividad de la que se tiene el control completo (Guo, 2009). Aunque Salvi et al. (2014) y Salvi y Mariottini (2017, 2020) proponen la nueva denominación del género *Magallana* para las especies de *Crassostrea* del Océano Pacífico y conservar la denominación *Crassostrea* para las especies del Atlántico, otros autores recientes, como Carranza et al. (2023), consideran sinónimos a *C. gigas* y *Magallana gigas*, y en Asia, autores como Jiang et al. (2023) y Matsubara et al. (2023) lo mencionan como *C. gigas*. En vista de estas discrepancias, en este estudio mantendremos la denominación *Crassostrea gigas* en general considerando el extenso acervo de información científica disponible desde hace década.

Desde finales de los 70, *C. gigas* se produce en muchos laboratorios alrededor del mundo, haciendo que las semillas sean ampliamente disponibles en apoyo de la producción acuícola

local, regional, nacional o incluso internacional. Además, existe la alternativa del asentamiento remoto, donde los laboratorios de producción exportan larvas premetamórficas de *C. gigas* y el asentamiento y la metamorfosis se producen en unidades que los ostricultores construyen en sus instalaciones de cultivo (Chew, 1990). Varios países importan larvas o semillas de ostión del Pacífico debido a la inexistencia de laboratorios de producción, o si los hay su producción es insuficiente (Nel et al., 2014).

Las introducciones han dado como resultado el establecimiento de poblaciones ferales de *C. gigas* (Ruesink et al., 2005) y en muchos lugares se cultiva como una especie exótica (Diederich et al., 2005). El beneficio de la introducción es el valor económico, lo que coloca al ostión del Pacífico en los primeros lugares de la producción acuícola de moluscos (Li et al., 2011). Por otra parte, el ostión del Pacífico tiene la habilidad de establecer poblaciones ferales, es decir, establecerse en la naturaleza con poblaciones libres, autoperpetuantes y sostenidas, independientes del control humano (Alexandrov et al., 2007). Los ostiones ferales pueden ser motivo de preocupación ya que pueden competir y desplazar a ostiones y especies nativas y alterar los hábitats locales (Miossec et al., 2009). Sin embargo, *C. gigas* también puede sustituir algunas funciones de los ostiones nativos, los cuales han experimentado severas disminuciones a nivel global (McAfee y Connell, 2021).

Muchas revisiones han documentado las introducciones de *C. gigas* y los efectos de esta especie como ingenieros del ecosistema (Mann, 1983; Chew, 1991; Ruesink et al., 2005; Miossec et al., 2009; Sutherland et al., 2020), aunque esta habilidad constructiva es inherente de los ostreidos y mejillones, sean o no invasores (McAfee et al., 2022). Más aún, dada la expansión del cultivo del ostión del Pacífico, esas revisiones se convierten rápidamente en algo incompleto y desactualizado. Ningún enfoque hasta la fecha ha intentado probar para esta especie globalizada los factores que puedan influir en las decisiones de introducción, las estadísticas de producción y el establecimiento de poblaciones ferales. En la biología de las invasiones, los análisis cuantitativos globales muestran que el establecimiento de especies no autóctonas aumenta con la presión de los propágulos, es decir, con la cantidad y frecuencia con la que las semillas y larvas, llegan a un nuevo lugar; a mayor presión de propágulos, mayor es la probabilidad de que algunos sobrevivan, se establezcan y se reproduzcan (Blackburn y Duncan, 2001; Ruesink, 2005; Ricciardi et al., 2013). El impacto puede deberse a la novedad

del papel ecológico de la especie (Zibrowius, 1992). Para contribuir a este conocimiento, llevamos a cabo una revisión dirigida a identificar las regiones, sectorizadas por países donde se ha introducido *C. gigas* a través de prácticas de acuicultura o por otros medios hasta la fecha. Recopilamos evidencia acerca de la introducción, establecimiento, producción, evaluación de impacto, factores socioeconómicos, abióticos y bióticos.

La acuicultura de bivalvos es crucial para la sostenibilidad de los medios de vida costeros, proporcionando alimentos nutritivos y mejorando las comunidades locales, asimismo, cuenta con beneficios ecosistémicos como la fijación de carbono y su potencial de desarrollo sigue siendo notable en los entornos marinos (FAO, 2022; FAO, 2024). Durante el 2022 la producción de moluscos a nivel mundial alcanzó los 18.911 millones de toneladas de los cuales 7.072 millones de toneladas pertenecen a ostiones (FAO, 2024).

En el estado de Sonora, México, la actividad ostrícola inició a finales de la década de los 1980 con la importación de lotes de semilla de *C. gigas* (Chávez-Villalba, 2014). En el estero El Soldado (Guaymas, Sonora) existió un cultivo comercial de *C. gigas* que estuvo funcionando por tres décadas (hasta hace poco más de diez años), con reportes locales informales que indican un probable asentamiento de la especie dentro de este cuerpo de agua. Además, en esta laguna se encuentran especies nativas pertenecientes a la familia Ostreidae (Martínez-Córdova, 1996), lo cual permite suponer que posiblemente también podrían existir organismos híbridos del género *Crassostrea* aún sin reportar, ya que en estudios anteriores se ha detectado hibridación de la especie con organismos de su mismo género en otras partes del mundo (Huvet et al., 2004). Detectar si esta especie se ha establecido aquí es de gran importancia ya que se considera una especie exótica invasora a nivel internacional (Reyes-Bonilla et al., 2024).

Bajo el contexto anterior, se establecieron dos objetivos para el desarrollo de este estudio, el primero fue hacer una revisión exhaustiva de las introducciones de *C. gigas* en el mundo para entender todos los mecanismos involucrados, así como las consecuencias (negativas y positivas) que se han detectado. El segundo fue estudiar directamente la probable influencia de un cultivo de ostión japonés sobre las especies nativas en un cuerpo de agua como el estero El Soldado. Esta tesis aborda estos dos temas con el propósito de hacer contribuciones relevantes que ayuden a entender mejor el papel que juegan las especies introducidas.

I. ANTECEDENTES

I.1. Aspectos relevantes de los bivalvos

I.1.1. Anatomía

En el filo Mollusca se agrupan seis clases, siendo una de ellas los Lamelibranquios o Bivalvos, animales comprimidos lateralmente cuyas partes blandas del cuerpo están completa o parcialmente recubiertas por la concha, la cual está formada por dos valvas (Figura 1), de igual o diferente tamaño, que pueden cerrarse completamente o no sobre las partes blandas del interior. Compuestas principalmente de carbonato de calcio, las valvas tienen tres capas: la capa interna o nacarada, la capa intermedia o brillante, que prácticamente forma toda la concha, y la capa externa o periostraco, una capa pardusca y áspera que los animales más viejos suelen perder debido a la abrasión o al desgaste, las cuales se unen por una charnela, compuesta por dientes que se engarzan en alveolos y por un filamento proteico denominado ligamento; por debajo de la concha se encuentra el tejido que la secreta, denominado manto (Helm et al., 2006; Darrigran, 2013).

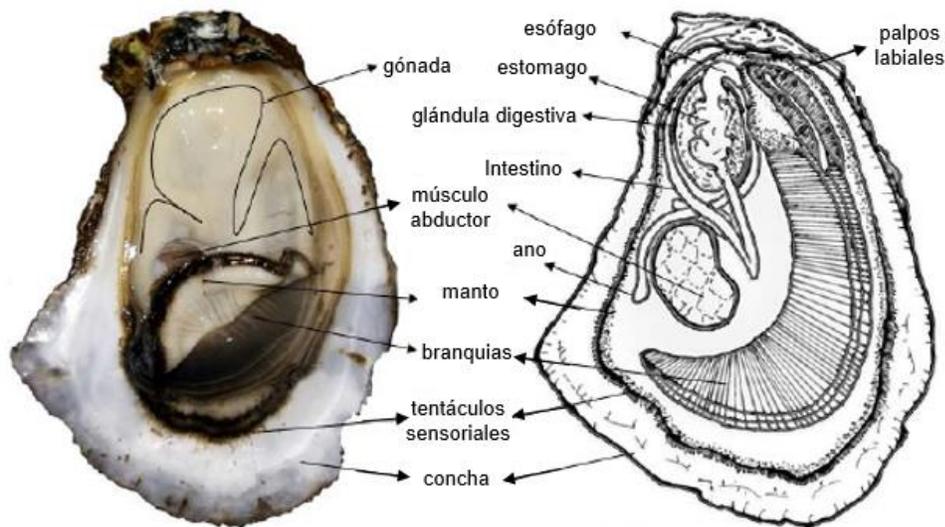


Figura 1. Anatomía interna del ostión de placer *Crassostrea corteziensis* (tomado y modificado de Lodeiros et al., 2020).

El nivel interior de la valva se compone por aparato digestivo, sistema circulatorio, sistema nervioso, branquias o ctenidios. Las branquias de estos animales son órganos bien desarrollados y especializados para la alimentación y respiración (Suárez-Valencia, 2012).

I.1.2. Alimentación

Los moluscos bivalvos son organismos filtradores y se alimentan de fitoplancton, principalmente. En los juveniles y adultos, los ctenidios o branquias se encuentran bien desarrolladas para ejercer la doble función de alimentación y respiración. Los ctenidios están cubiertos por cilios (filamentos vibradores pequeños) los cuales inducen una corriente de agua. Cuando el animal se encuentra en descanso o sobre el sustrato absorbe el agua a través de la apertura o sifón inhalante, la cual recorre las branquias y luego vuelve al medio a través de la abertura o sifón exhalante. Las branquias recogen el plancton y lo pegan a su mucosa. Debido al latido de los cilios, los filamentos de mucosa cargados de alimento pasan por unos surcos especiales en las branquias hasta los palpos labiales, los cuales dirigen el alimento a la boca y lo introducen. Generalmente los bivalvos seleccionan parte del alimento y periódicamente los palpos rechazan pequeñas cantidades de alimento, cuando esto sucede, a esta sustancia se le denomina como pseudoheces, las cuales son expulsadas de la cavidad paleal, mediante un batido vigoroso de las valvas. El fitoplancton constituye una parte principal de la dieta de los moluscos bivalvos, sin embargo, existen otras fuentes de alimentación que pueden ser muy importantes como las partículas finas de materia orgánica muerta (detritus) con bacterias asociadas y materia orgánica disuelta (Helm et al., 2006).

I.1.3. Ciclo de vida

La mayoría de los bivalvos son dioicos (hembras y machos), sin embargo, algunas especies pueden ser hermafroditas. Una vez que los gametos (ovocitos y espermatozoides) están completamente maduros son liberados a la columna de agua, donde se produce la fecundación, a este proceso se le llama desove (Peteiro et al., 2008). Una vez liberados los gametos, el espermatozoide penetra en el ovocito produciéndose una membrana, la cual impide el paso a otro espermatozoide. Unas horas después de la fecundación se produce la segmentación del huevo, proceso por el que se divide la célula por mitosis, dando lugar a un embrión multicelular

que por su aspecto se denomina mórula (Figura 2). La mórula se deposita en el fondo debido a su peso, continuando con su desarrollo, dando lugar a múltiples estadios larvarios móviles.

El primer estadio larvario es el de larva trocófora la cual todavía no ha desarrollado la concha, se desplaza utilizando una corona de cilios y se alimenta de las reservas del huevo (vitelo). En un primer momento la larva veliger se denomina “D”, debido al ángulo recto que forma su concha. A medida que la larva crece, su concha adquiere una forma más redondeada y pasa a denominarse larva veliger. La última fase, denominada pediveliger, se caracteriza por el desarrollo del pie y por poseer la capacidad de asentarse. El asentamiento supone el paso de la vida planctónica en la columna de agua en donde se ancla a un sustrato. Una vez asentadas las larvas pediveliger sufren una metamorfosis que consiste en la pérdida del velo y el desarrollo de la estructura interna, en esta última etapa se les denomina como juveniles (Peteiro et al., 2008).

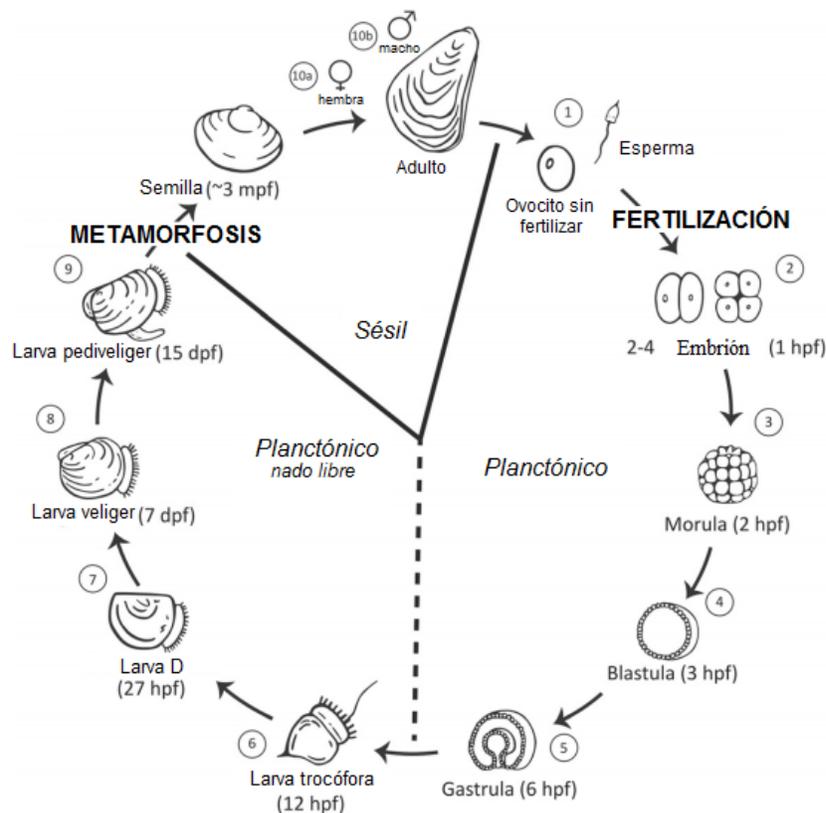


Figura 2. Ciclo de vida de la ostra del Pacífico *Crassostrea gigas*. Los números del 1-10 representan los estadios embriológicos y larvarios hasta llegar al ostión adulto. hpf: horas post fertilización; dpf: días post fertilización; mpf: meses post fertilización. Figura tomada y traducida de Vogeler *et al.* (2016).

I.1.4. Producción acuícola de moluscos bivalvos

Según el informe de "El estado mundial de la pesca y la acuicultura (SOFIA)" de 2022 y 2024, las principales especies de moluscos bivalvos en el comercio internacional son las almejas, ostras, vieiras y mejillones, cultivadas principalmente en Europa, América del Norte, China y Chile, mientras que los mayores mercados son China, Estados Unidos, Corea del Sur y la Unión Europea, la demanda de bivalvos se ha mantenido estable debido a su percepción como alimentos saludables y sostenibles.

En 2020, la exportación de moluscos bivalvos disminuyó debido al cierre de restaurantes a causa de la pandemia de COVID-19, sin embargo, la industria se recuperó en 2021 y 2022, no obstante, los precios han aumentado por la inflación y la alta demanda, aunque podría haber resistencia de los consumidores a los precios altos. En 2022, la producción total de moluscos por acuicultura fue de 18.9 millones de toneladas, con 7.07 millones de toneladas de diferentes especies de ostiones, alcanzando las exportaciones mundiales de moluscos bivalvos los 6,000 millones de dólares, representando el 3% del valor de las exportaciones mundiales de productos animales acuáticos (FAO, 2024).

En México, la producción de ostión durante el 2021 fue de 27,923 toneladas (SAGARPA, 2021) y se basa principalmente en tres especies: a) el ostión americano *Crassostrea virginica*, el cual se captura y cultiva a nivel extensivo en el Golfo de México y representa el 80% de la producción; b) el ostión del Pacífico *C. gigas* y c) el ostión de placer *Crassostrea corteziensis*, especies que se cultivan en la región Noroeste del país, incluyendo el Océano Pacífico y el Golfo de California. Mientras que el cultivo del ostión del Pacífico se basa en la producción de semilla en laboratorio exclusivamente, el cultivo del ostión de placer es de manera artesanal y depende de la captación de semilla del medio natural, aunque en algunas ocasiones la semilla proviene de laboratorio (Islas-Olivares et al., 1978; Cáceres-Martínez et al., 2010). Además, existen otras especies, pero con menor producción como; el ostión kumamoto *Crassostrea sikamea*, que fue introducido en México como una variedad de *C. gigas*, el ostión de mangle *Saccostrea palmula*, y la ostra de piedra *Striostrea prismatica*. La mayoría de la producción ostrícola de México es destinada al mercado nacional y una pequeña parte de la producción se exporta a Estados Unidos y Japón (Cáceres-Martínez et al., 2014).

Crassostrea gigas es una especie de gran importancia para el país, ya que es el principal bivalvo que se cultiva en la región noroeste y representa ~60% del valor de la producción de los moluscos cultivados a nivel nacional. La especie ya tiene más de cuarenta años de haber sido introducida al país y durante este tiempo las actividades relacionadas con su cultivo han venido evolucionando de diferentes maneras, en ocasiones con avances significativos, pero en ciertos momentos la actividad ha estado en riesgo de desaparecer de algunos lugares (Chávez-Villalba, 2014). En Sonora, la actividad ostrícola inició a nivel comercial a finales de la década de los 80 con la importación de los primeros lotes de semilla de *C. gigas*. Posteriormente y con la idea de consolidar la actividad, se creó lo que hoy se conoce como el Centro Reproductor de Especies Marinas del Estado de Sonora (CREMES), dependiente del Instituto de Acuicultura del Estado de Sonora (IAES). Actualmente el CREMES es uno de los pocos centros de producción de semilla de *C. gigas* en la región noroeste de México. A pesar de lo anterior, la producción de ostión en el noroeste de México se basó por mucho tiempo en la importación de semilla triploide y los esfuerzos dirigidos a especies nativas de ostiones y almejas apenas son incipientes (Chávez-Villalba, 2014).

I.2. Clasificación de los ostreidos

I.2.1. Familia Ostreidae

Los miembros de la familia Ostreidae incluye un total de 225 especies registradas en la base de datos del World Register of Marine Species (WoRMS, 2024), abarcando una variedad de ostras marinas que se distribuyen en diferentes géneros y subfamilias, siendo significativos, no solo por su diversidad biológica sino también por su importancia económica y ecológica en diferentes regiones del mundo, los más representativos son:

- a) *Crassostrea*: Este género incluye algunas de las ostras y ostiones más conocidas y cultivadas en el mundo, como el ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*) y la ostra japonesa (*Crassostrea sikamea*).
- b) *Magallana*: Anteriormente parte del género *Crassostrea*, incluye especies como *Magallana gigas* (sinónimo de *Crassostrea gigas*), que es muy significativa en la acuicultura global.
- c) *Ostrea*: Este es el género tipo de la familia e incluye especies como la ostra plana europea (*Ostrea edulis*) y la ostra americana (*Ostrea lurida*).

- d) *Saccostrea*: Incluye especies como *Saccostrea glomerata* (ostra de Sídney), muy importante en la acuicultura en Australia y de Nueva Zelanda.
- e) *Lopha*: Menos conocido comercialmente, pero incluye especies que habitan en diversas regiones marinas.

Los moluscos bivalvos que integran a la familia Ostreidae son comúnmente los más consumidos en el mundo y por ende económicamente importantes (Ruesink et al., 2005), pero, a pesar de lo anterior, estas especies son excepcionalmente difíciles de identificar, ya que presentan un alto grado de plasticidad fenotípica en las conchas debido a distintos factores ambientales tales como la naturaleza del sustrato y al régimen de las mareas, los cuales influyen fuertemente en la morfología de las valvas (Gunter, 1950; Seilacher et al., 1985), es por esta razón que la clasificación basada únicamente en caracteres morfológicos como también en las partes blandas (p. ej. la descripción de la anatomía de la cavidad del mando y el sistema digestivo), propicia numerosos errores y grandes confusiones dentro de la comunidad científica al catalogar a estas especies por fines tanto comerciales como ecológicos o simplemente al no poder identificar especies crípticas (Liu et al., 2011; Guo et al., 2018).

A lo largo de los años, varios investigadores han propuesto clasificaciones con base en los análisis moleculares y caracteres morfológicos de estas especies. En la Tabla 1 se muestran algunas de estas clasificaciones. Guo et al. (2018) propuso que dentro de la familia Ostreidae se acepten cinco subfamilias, las cuales son: Crassostreinae, Lophinae, Ostreinae, Saccostreinae y Striostreinae, basándose en los resultados obtenidos con las secuencias de los genes mitocondriales *COI* y *16S*. Previamente, Salvi et al. (2014) y Salvi y Mariottini (2017) propusieron tres subfamilias: Crassostreinae, Ostreinae y Saccostreinae, así como también la subtaxa del género *Crassostrea* para incluir el género *Magallana*, ya que, según los autores, de esta manera se tendría una menor representación de las relaciones jerárquicas de los ostreidos a lo largo de su historia evolutiva (Figura 3). La justificación de esta propuesta se basa en la alta divergencia genética entre las especies del género *Crassostrea* de Asia, el Pacífico y el Atlántico, ya que, según los autores, el género *Magallana* incluiría a la mayoría de las especies de *Crassostrea* de Asia y el Pacífico.

Tabla 1. Clasificación de la familia Ostreidae según distintos autores. (Tomado de Guo et al., 2018). *Designado a taxa propuestos.

Familia	Subfamilia	Género
Ostreidae (Salvi et al., 2014)	Crassostreinae	<i>Crassostrea, Magallana*</i> , <i>Talonostrea</i>
	Ostreinae	<i>Alectryonella, Cryptostrea, Dendostrea, Lophia, Ostrea</i>
	Saccostreinae	<i>Saccostrea</i>
Ostreidae (Raith et al., 2016)	Crassostreinae	<i>Crassostrea</i>
	Ostreinae	<i>Alectryonella, Dendostrea, Lophia, Ostrea</i>
	Saccostreinae	<i>Saccostrea</i>
	Striostreinae*	<i>Striostrea</i>
Ostreidae (Guo et al., 2018)	Crassostreinae	<i>Crassostrea</i>
	Lophinae	<i>Alectryonella, Dendostrea, Lophia, Nicaisolopha</i>
	Ostreinae	<i>Anomiostrea, Ostrea, Booneostrea, Planostrea, Pustulostrea</i>
	Saccostreinae	<i>Saccostrea</i>
	Striostreinae	<i>Striostrea</i>

Una gran parte de la comunidad científica se opone a esa reclasificación ya que consideran varios aspectos; (1) que los estudios contienen un número limitado de genes secuenciados, (2) muestreos incompletos, ya que no considera suficiente el número de especies pertenecientes a la subfamilia Crassostreinae y finalmente, (3) que falta un estudio morfológico para analizar los fenotipos de las especies y no solo incluir datos moleculares (Bayne et al., 2017, Bayne et al., 2019). Guo *et al.* (2018) justifica que el género *Crassostrea* está bien establecido, además de que dentro de éste se encuentran especies de gran importancia ecológica y económica. Guo et al. (2018) destaca algunos puntos: 1) la divergencia genética incluyendo el cariotipo y el orden de los genes mitocondriales de las especies dentro de *Crassostrea* pertenecientes a Asia, el Pacífico y el Atlántico han sido bien reconocidas, a su vez indica que, aunque la divergencia dentro de las secuencias de ADN se considere alta, las secuencias de proteínas han mostrado una identidad

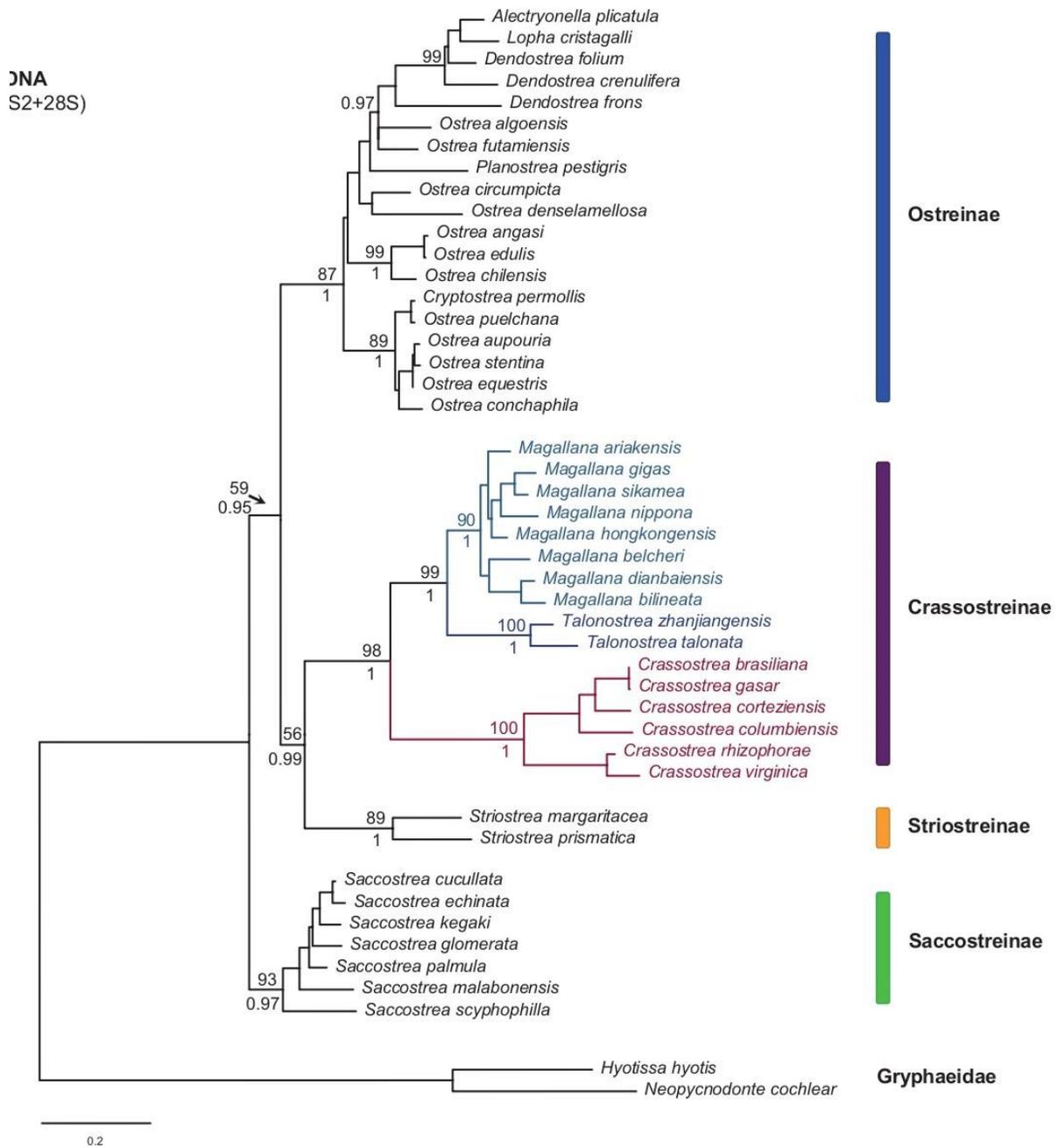


Figura 3. Filogenia de Ostreidae de Salvi y Mariottini (2017) derivada de secuencias combinadas de ADN mitocondrial y nuclear (*ARNr 16S* + *COI* + *ITS2* + *ARNr 28S*). *Hyotissa hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados como grupo externo. Árbol de máxima verosimilitud, con valores de arranque (≥ 70) reportados por encima de los nodos principales y probabilidades posteriores bayesianas (≥ 0.90) reportados por debajo de los nodos.

significativa (Figura 4); 2) la duplicación y el reordenamiento de los genes del ARN mitocondrial entre las especies de Asia, el Pacífico y del Atlántico se citaron como justificación para la creación del género *Magallana*, sin embargo, él considera que estos procesos son comunes y que el orden de los genes codificadores de proteínas se conserva a nivel de género en *Crassostrea*, *Ostrea* y *Saccostrea* (Figura 5) por lo que no considera necesario ni útil destituir un género tan bien establecido y aceptado por uno nuevo, en consecuencia se tendría que cambiar el nombre de algunas especies pertenecientes al género *Crassostrea*, las cuales, son consideradas de gran importancia en la acuicultura. Resalta que es desafortunado nombrar a los ostreoides de Asia y del Pacífico en honor a Magallanes, ya que en Asia se le asocia con el dominio colonial (Guo et al., 2018).

Smo: *cox1-cox3-cob-cox2-nad3-nad1-nad4L-nad5-nad6-nad1-atp6-nad2*

Olu: *cox1-cox3-cob-cox2-nad2-atp6-nad4--nad5-nad6-nad3-nad1-nad4L*

Oed: *cox1-cox3-cob-cox2-nad2-atp6-nad4--nad5-nad6-nad3-nad1-nad4L*

Ode: *cox1-cox3-cob-cox2-nad2-atp6-nad4--nad5-nad6-nad3-nad1-nad4L*

Cgi: *cox1-cox3-cob-cox2-atp6-nad2-nad4--nad5-nad6-nad3-nad1-nad4L*

Cta: *cox1-cox3-cob-cox2-atp6-nad2-nad4--nad5-nad6-nad3-nad1-nad4L*

Cvi: *cox1-cox3-cob-cox2-atp6-nad2-nad4--nad5-nad6-nad3-nad1-nad4L*

Figura 4. Conservación del orden de genes codificadores de proteínas mitocondriales en tres géneros de Ostreidae. Los bloques de genes reorganizados se resaltan en azul y verde. Los bloques de genes invertidos en comparación con *Ostrea* están en rojo. Abreviatura de los nombres: *Smo*= *Saccostrea scyphophilla*, *Olu* = *Ostrea lurida*, *Oed* = *Ostrea edulis*, *Ode* = *Ostrea denselamellosa*, *Cgi* = *Crassostrea gigas*, *Cta* = *Crassostrea talonata* y *Cvi* = *Crassostrea virginica* (tomado de Guo et al., 2018).

Por otro lado, en la última publicación de Salvi y Mariottini (2020), éstos replican a la comunidad científica que el género *Magallana* está respaldado por abrumadora evidencia científica la cual es sólida y robusta y, está basada en un muestreo completo en conjunto de datos independientes y métodos analíticos variados. En ese estudio se realizaron filogenias basadas en diferentes loci (*COI*, *16S*, *ITS2* y *28S*), se utilizaron distintos métodos filogenéticos (vecino más cercano, máxima parsimonia, máxima verosimilitud y análisis bayesiano) y varios enfoques filogenéticos. También indicaron que las especies dentro de *Magallana* se distribuye en el Océano

Indo-pacífico y *Crassostrea* en el Océano Atlántico y la divergencia genética entre estos dos géneros es tan alta como entre los géneros de subfamilias distintas, cumpliendo con los criterios secundarios de denominación para los taxones. Por último, ellos indican que la clasificación de los tres géneros *Magallana*, *Crassostrea* y *Talonostrea* refleja la diversidad evolutiva de Crassostreinae y es consistente con los criterios de clasificación taxonómica adoptados para otras subfamilias de ostreidos.

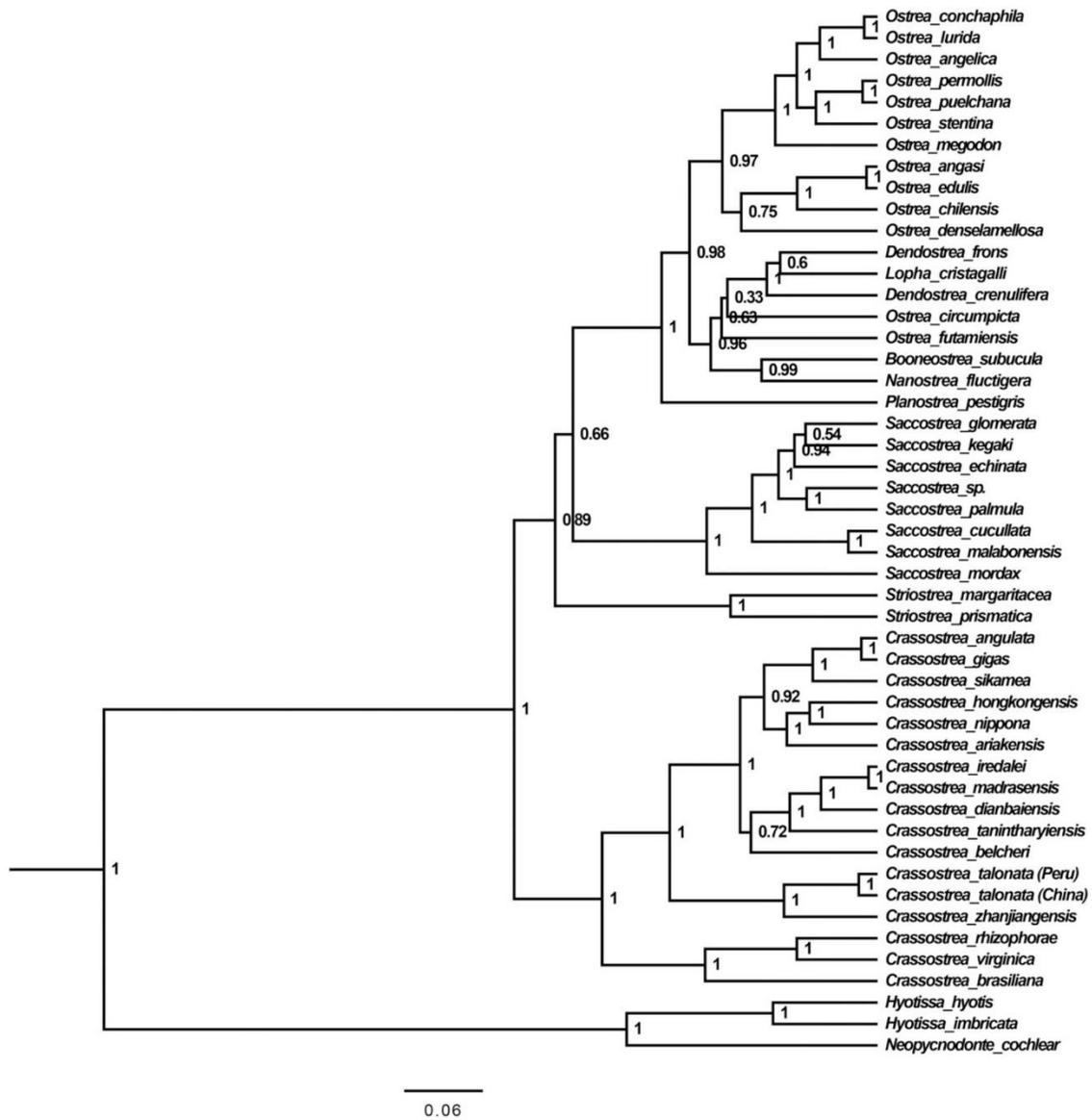


Figura 5. Árbol filogenético bayesiano de Ostreidae construido con secuencias mitocondriales de los genes *COI* y *16S*. (tomado de Guo et al., 2018).

Pese a lo anterior, en la literatura científica posterior a Salvi et al. (2014) y Salvi y Mariottini (2017, 2020) podemos encontrar diferentes maneras de referirse al ostión de Pacífico, con una mezcla de denominaciones. Por ejemplo, Carranza et al. (2023) consideran sinónimos a *Crassostrea gigas* y *Magallana gigas*; y en contraposición a Salvi et al. (2014) y Salvi y Mariottini (2017, 2020), en Europa, Clubley et al. (2023) y Ewers-Saucedo et al. (2020) se refieren al ostión del Pacífico como *M. gigas*, mientras que, en Asia, Jiang et al. (2023) y Matsubara et al. (2023) lo refieren como *C. gigas*. Mientras se llega a un consenso y a una única denominación formal, en este estudio mantendremos la denominación tradicional de *Crassostrea* para el género, y en particular *C. gigas*, no *M. gigas*, considerando la basta información científica disponible para la especie desde hace décadas.

En cuanto a la anatomía interna de los ostreidos (Figura 6), los dos lóbulos que forman el manto recubren los órganos y dan forma a la cavidad paleal. Las branquias se dividen en dos cámaras: de inhalación y de exhalación en donde circula el agua de mar filtrada. La boca está cubierta por los palpos labiales y está orientada hacia el ligamento (Figura 1, Figura 6A, 6B), mientras que el ano se encuentra cerca del músculo aductor. La gónada se extiende en gran medida dentro de la glándula digestiva y ambas rodean el pericardio (Figura 1) y parte del músculo aductor (Chávez-Villalba et al., 2005; Flores-Higuera 2011).

En cuanto a la anatomía externa, la clasificación de los caracteres morfológicos es difícil de determinar, generalmente esto se debe a que la forma de la concha está altamente influenciada por la naturaleza del sustrato al que se adhieren, aunado a esto, generalmente estos organismos suelen estar cubiertos por epibiontes u otras conchas (conglomeradas formando arrecifes). Por esta razón, es importante prestar atención a algunos detalles en cuanto a la forma de sus conchas (Lodeiros et al., 2020).

Por lo general la valva derecha casi siempre es la más pequeña y plana, mientras que la valva izquierda es la que se adhiere al sustrato (Figura 6D) y es convexa, este rasgo es distintivo de los Ostreidos. La altura de la concha se presenta desde el margen dorsal hasta el ventral (Figura 6E) y frecuentemente la altura es mayor a la longitud y, esta última cuenta con un ángulo de aproximadamente 90° (concha con forma de cono). La cicatriz del músculo abductor se ubica en el lado posterior a la línea media de la concha, por lo tanto, en la valva izquierda se podrá observar

principalmente a la izquierda de la línea media y, en la valva derecha a la derecha de la línea media (Lodeiros et al., 2020).

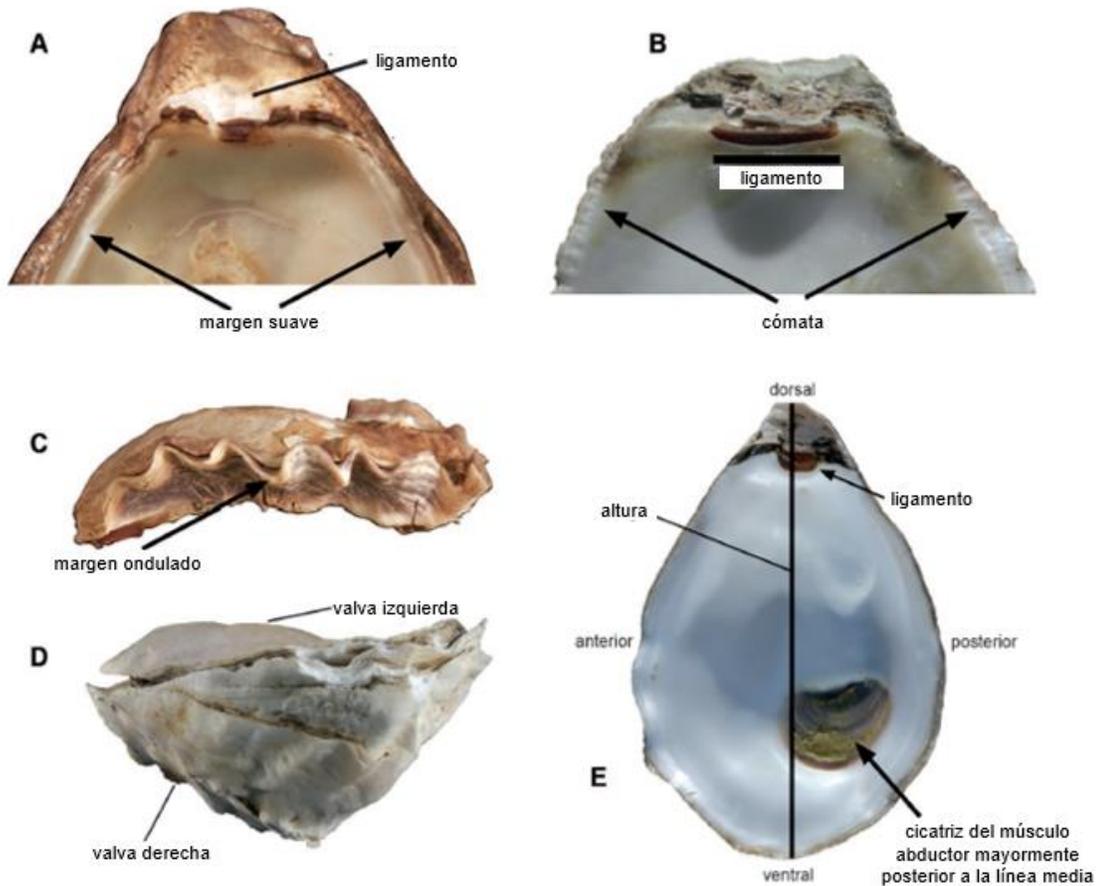


Figura 6. Características de la concha en Ostreidae. (A) Bisagra con márgenes lisos y ranura de ligamento largo; (B) bisagra con cómatas y ligamento ancho; (C) valva izquierda (inferior) casi plana, margen fuertemente ondulado; (D) valva izquierda profundamente convexa, márgenes sin ondulación; (E) valva derecha (superior), cicatriz del músculo aductor mayormente posterior de la línea media (tomado y modificado de Lodeiros et al., 2020).

En otras ocasiones el diagnóstico de estas especies se basa principalmente en la valva que se adhiere al sustrato, ya que a veces la fijación es leve en la valva izquierda, sin embargo, también podría contar con varias áreas de fijación. El margen de la concha puede estar muy ondulado (Figura 6C) o no (Figura 6D). La morfología externa de las valvas puede ser útiles si no se encuentran erosionadas o no tienen epibiontes incrustados (Lodeiros et al., 2020).

Varias especies cuentan con pliegues radiales (costillas) o con láminas de crecimiento (lamelas) (Figura 7 y 8) y la mayoría son lisas. Las características internas de las conchas suelen ser más útiles que las externas para separar las ostreidos tropicales del Pacífico oriental. La presencia o ausencia de pequeñas denticulaciones (cómata) a lo largo del margen de la concha cerca de la bisagra puede ser muy útil para separar a los géneros (Figura 6A, B); sin embargo, a veces las cómatas se reducen en gran medida en ciertos especímenes (Lodeiros et al., 2020).

Estos organismos cuentan con dos tipos de comportamientos reproductivos, pueden ser ovíparos (teniendo huevo) y larvíparas (por medio de larvas). Las especies larvíparas, como *Ostrea edulis* muestran cambios de sexo en el mismo individuo durante toda su vida, mientras que las especies ovíparas, como *C. virginica* y *C. gigas*, son esencialmente hermafroditas y pueden producir gametos masculinos o femeninos dependiendo de la temperatura ambiental y la disponibilidad de nutrientes (Morton, 1960).

Para fines prácticos, en este trabajo se describirán las principales familias y géneros que se encuentran en el noroeste de México, ya sea por ser su lugar nativo o por ser introducidas y de cultivo.

I.2.2. Subfamilia Crassostreinae

La subfamilia Crassostreinae se encuentra conformada por las especies dentro del género *Crassostrea*, las cuales cuentan con formas irregulares y muy variadas, no presentan cómata. Una de las principales características dentro de este género, es que la valva derecha es profundamente cóncava con lados casi verticales (ocasionalmente) y la valva izquierda es plana o ligeramente convexa, apoyándose dentro de la derecha (Figura 7). El umbo de la valva derecha es pronunciado y significativamente curvo, además esta valva es con la cual se fijan a diferentes tipos de sustrato como mangles, rocas o conchas formando aglomerados. El ligamento anterior

se encuentra bien desarrollado y se ubica lejos de todos los precusores de los dientes (Rodríguez-Romero et al., 2003).

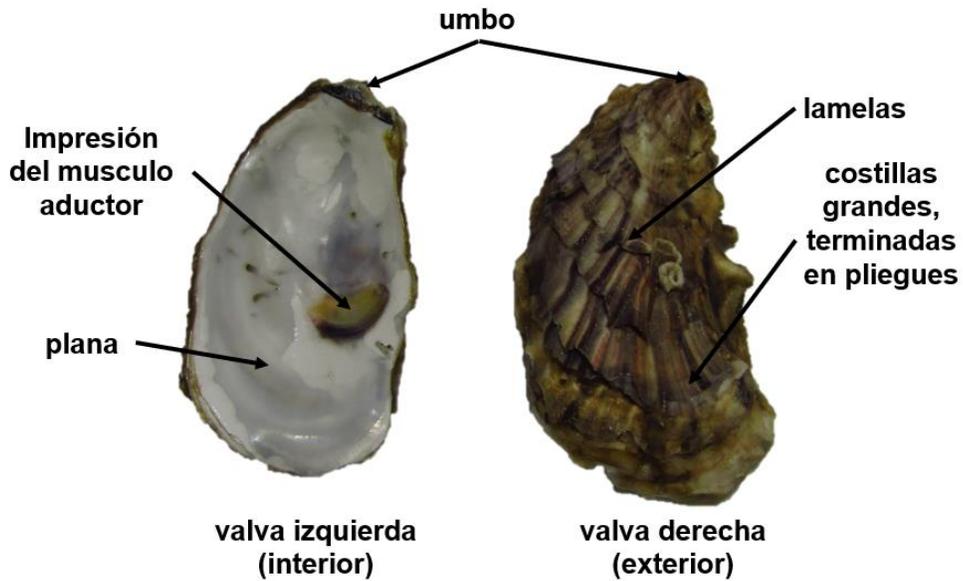


Figura 7. Morfología de la concha del ostión japonés *Crassostrea gigas*.

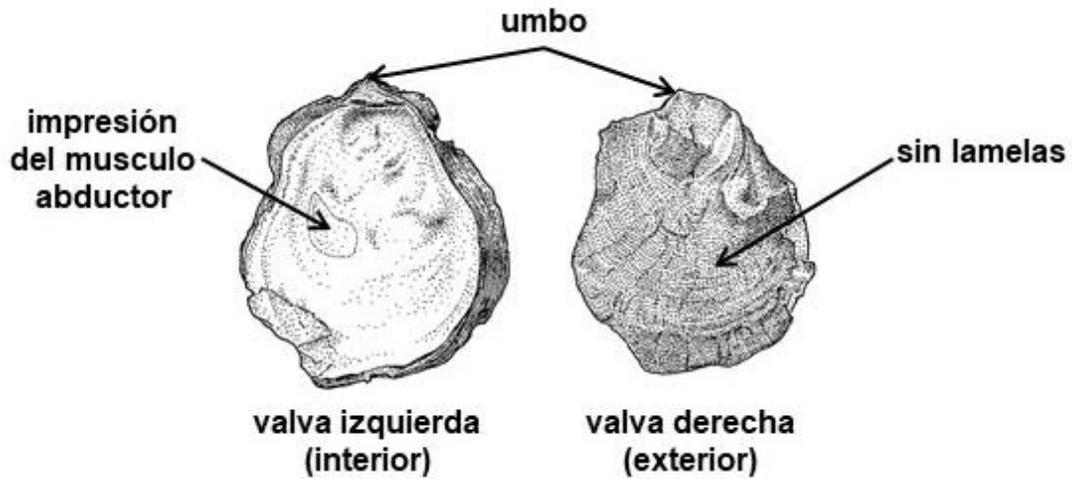


Figura 8. Morfología de la concha de la ostra rayada *Ostrea conchaphila* (Carpenter, 1857). Modificado de Fischer (1995).

I.2.2.1. Género *Crassostrea*

Los organismos del género *Crassostrea* (Figura 7) se encuentran distribuidos alrededor del mundo y cuentan con una gran importancia comercial. Por esta razón se han realizado varias investigaciones acerca de su taxonomía, filogenia y genética poblacional (Liu et al., 2011; Li et al., 2013; Wu et al., 2013).

En la base de datos de WoRMS (World Register of Marine Species), se encuentran registradas varias especies del género *Crassostrea*. Entre las principales, algunas se consideran aceptadas bajo el género *Magallana* debido a revisiones taxonómicas recientes. Estas especies incluyen: *Crassostrea gigas* (aceptada como *Magallana gigas*), *Crassostrea angulata* (aceptada como *Magallana angulata*), *Crassostrea hongkongensis* (aceptada como *Magallana hongkongensis*), *Crassostrea ariakensis* (aceptada como *Magallana ariakensis*), *Crassostrea sikamea* (aceptada como *Magallana sikamea*), *Crassostrea tulipa* (aceptada bajo su nombre original). En total, hay aproximadamente 35 especies del género *Crassostrea* registradas en WoRMS, algunas de las cuales han sido reclasificadas a otros géneros como *Magallana* y *Saccostrea* (WoRMS, 2024).

Son bivalvos ovíparos, dioicos, cuyo ciclo de vida es típico de los invertebrados marinos y estuarinos, con un periodo largo de dispersión larvaria y un estado sedentario en los adultos que producen larvas no incubadas. Son hermafroditas secuenciales, siendo la gónada primaria bisexual (Galtsoff, 1964). En general, empiezan su vida como macho, luego pueden producir ovocitos y nuevamente pueden volver a producir espermatozoides (Galtsoff, 1964; Andrews, 1979). La mayoría de los ejemplares jóvenes alcanzan la madurez sexual antes de alcanzar los 30 mm de longitud (Vélez, 1976; Nascimento et al., 1980).

Las especies de este género son eurihalinas (Quayle y Newkirk, 1986), con una gran capacidad de adaptación a cambios de temperatura y salinidad (Angell, 1986). Existen factores que afectan el desarrollo de los cultivos larvarios y su metamorfosis, los cuales pueden ser intrínsecos, como las características hereditarias, la calidad de los ovocitos y la edad de las larvas, y, por otro lado, los factores extrínsecos como los parámetros fisicoquímicos del agua de mar (Hadfield, 1984; Valdez-Ramírez et al., 2000), por lo tanto, la temperatura, la salinidad y

la calidad del agua son los principales factores que ejercen influencia directa sobre la fisiología y crecimiento de los ostiones (Barraza-Guardado et al., 1983; Reynaga-Franco et al., 2019).

I.2.2.2 Género *Ostrea*

Los organismos del género *Ostrea* también conocidos como ostras planas (Figura 8), cuentan con un crecimiento lento en comparación a los otros miembros de la familia Ostreidae. A pesar de esto, son de gran valor dentro del mercado europeo y consideradas como un producto de lujo en Francia (FAO, 2004). Se encuentran adaptados mayormente a ambientes de agua muy limpia o “agua clara”. En cuanto a su anatomía, las valvas son planas; el músculo abductor es color púrpura; el umbo presenta dientes bien desarrollados y el color interno de la concha es púrpura oscuro. En los organismos pertenecientes a este género el desove, fertilización y desarrollo larvario temprano son internos ya que los huevos son descargados dentro la cámara inhalante (Baquerizo-Ramírez, 2003).

I.2.2.3. Género *Saccostrea*

En los miembros de la familia Ostreidae, la taxonomía del género *Saccostrea* es el más problemático, debido a que las especies que lo conforman cuentan con una gran plasticidad morfológica en comparación a los otros taxones. Estos organismos pueden variar mucho en cuestión de forma y tamaño dependiendo del sustrato y a factores ambientales (Lam y Morton, 2006). Generalmente los miembros dentro del género *Saccostrea* se encuentran distribuidos en hábitats tropicales y subtropicales (Hamaguchi et al., 2014).

Sekino y Yamashita (2016), estudiaron varios linajes pertenecientes al género *Saccostrea*, y observaron que las conchas variaban con respecto al tamaño, desde los 56 hasta los 123 mm de longitud (Figura 9); con costillas redondeadas, moderadamente afiladas, afiladas o sin costillas; la valva izquierda puede presentar varias formas en el margen como suave, ondulada o con forma de sierra; la valva derecha presenta lamelas, las cuales pueden tener forma recta o pequeñas escamas, pueden estar sin desarrollar o bien desarrolladas; con espinas prolongadas (en algunos casos están presentes y en otros no). Estos autores concluyen que dada la extrema dificultad para la determinación de las especies pertenecientes al género *Saccostrea* basada en

la morfología de la concha, sugieren que la sistemática de este género se restablezca con base en los análisis de ADN.

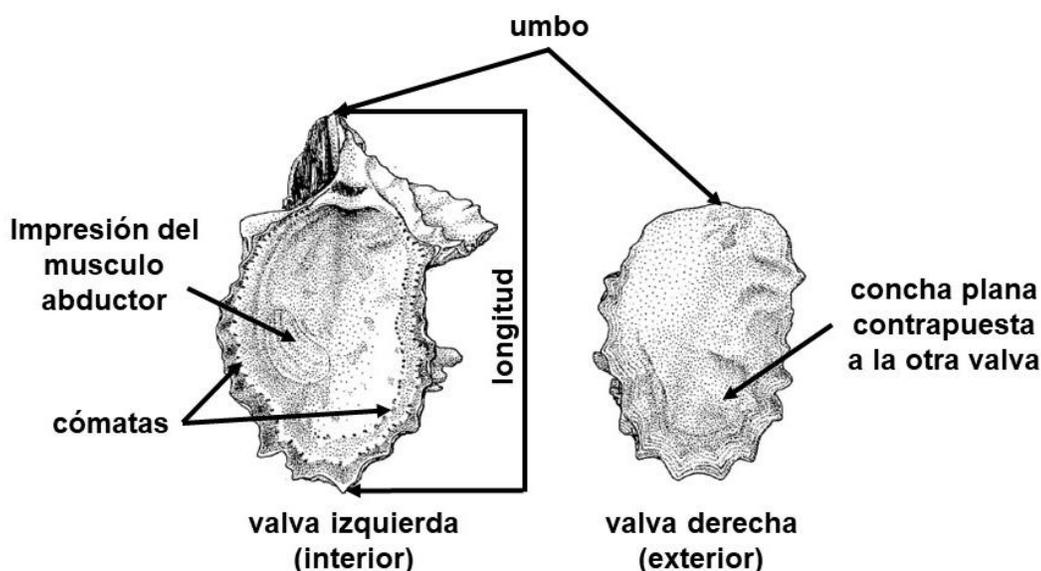


Figura 9. Morfología de la concha de la ostra palmada *Saccostrea palmula* (Carpenter, 1857). Longitud: medida umbo-orilla distal de la concha. Modificado de Fischer (1995).

I.2.2.4. Género *Striostrea*

El género *Striostrea* actualmente incluye a las especies *Striostrea margaritacea* (Lamarck, 1819), *Striostrea denticulata* (Born, 1778) y *Striostrea prismatica* (Gray, 1825) (Salvi y Mariottini, 2017) (Figura 10). Por lo general, estas especies son grandes y llegan a medir hasta alrededor de los 20 cm o más (Harry, 1985). Las conchas son gruesas y dorsalmente alargadas o irregularmente ovalada subrectangular, se adhieren al sustrato frecuentemente con la valva izquierda abarcando la mayor parte de la superficie a excepción de los bordes (Fischer, 1995). La valva derecha plana o ligeramente convexa, está recorrida por lamelas densamente cubiertas por hilos radiales (Fischer, 1995). Presenta cómatas fuertes y espaciadas (Fischer, 1995) con denticulos que varían dependiendo de la especie, en *Striostrea denticulata* son de 6-8, en ocasiones ausentes en organismos adultos (Schneider, 1992). El color externo de la concha puede ser blanco-crema, con marcas concéntricas y radiales gris-purpúreas o café oscuras e internamente la superficie es blanquecina, con manchas café, azul o púrpura e iridiscente. Se les

puede encontrar sobre sustratos rocosos expuestas al oleaje en las zonas intermareales (Harry, 1985; Fischer, 1995).

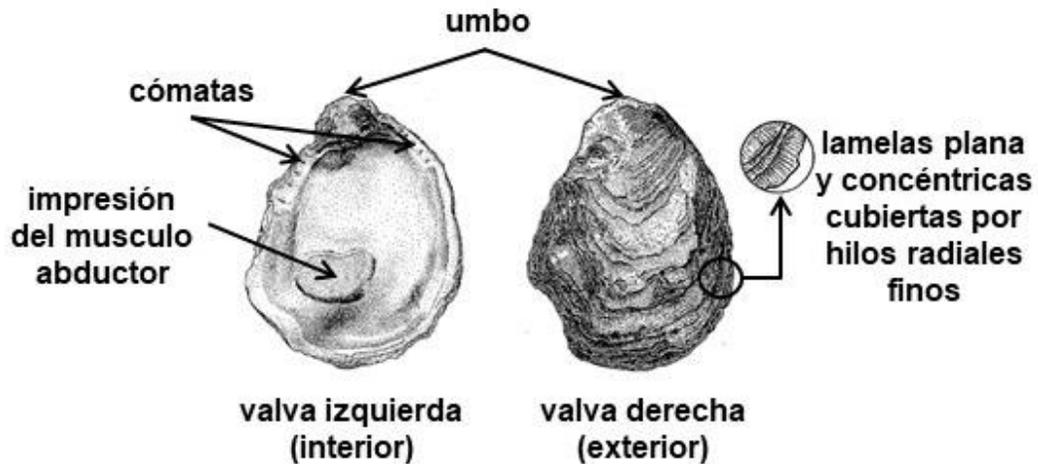


Figura 10. Morfología de la concha de la ostra de piedra *Striostrea prismática* (Grey, 1825). Modificado de Fischer (1995).

I.3. Ostreidos en el Pacífico Oriental mexicano

En el Océano Pacífico mexicano, se encuentran algunas de las especies principales que se comercializan, explotan y cultivan, estas son: *Crassostrea corteziensis*, *C. gigas*, *C. palmula* y *Striostrea prismatica* (Hernández-Sepúlveda, 2006; Lodeiros et al., 2020). Dentro de las lagunas costeras de Sonora, Martínez-Córdova (1996) reportó la presencia de los ostreidos *Ostrea angelica* y *Saccostrea palmula* en los esteros El Soldado y en La Cruz.

El ostión de placer *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) se encuentra distribuido dentro del litoral del Pacífico, desde Sonora hasta Nayarit (Leal-Sepúlveda, 2011) y usualmente se le asocia a las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle*). Las comunidades ribereñas locales han explotado este recurso para su consumo y comercio local (Hoyos-Chairez, 2001).

El ostión del Pacífico *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1873), es originario de Japón, en donde se le ha cultivado durante siglos y debido a su potencial de rápido crecimiento y su gran tolerancia a las condiciones ambientales ha sido el elegido para el cultivo en diversas regiones

del mundo. Ha sido introducido en muchos países, en particular en las costas occidentales de los Estados Unidos de América a partir de la década de los 20 y en Francia desde 1966 (FAO, 2009). Este ostión se introdujo en la región noroeste de México en la década de los 70 para iniciar la actividad de la ostricultura en el estado de Baja California y posteriormente la actividad ostrícola se extendió a los estados de Baja California Sur, Sinaloa y Sonora (Barbosa-Solomieu, 2004).

Crassostrea columbiensis (Hanley, 1846) se encuentra desde la Bahía San Bartolomé en la costa del Pacífico de Baja California Sur hasta Colán, Piura, Perú. Se pueden encontrar sobre la zona intermareal, particularmente en los manglares, unidos a las raíces y aglomerados entre sí formando arrecifes (Lodeiros et al., 2020).

El ostión Kumamoto *Crassostrea sikamea* (Amemiya, 1928) es nativo del Pacífico occidental y se introdujo a la costa oeste de los Estados Unidos desde el sur de Japón después de la segunda guerra mundial; con gran éxito comercial desde el estrecho de Puget en Washington hasta la Bahía Tomales, California, Estados Unidos y también en Australia (Lodeiros et al., 2020). En México, actualmente se cultiva comercialmente en San Quintín, Baja California (Leal-Sepúlveda, 2011).

Ostrea angelica (Rochebrune, 1895) se le puede encontrar desde Rocas Alijos en la costa del Pacífico de Baja California Sur hasta Bahía de Santa Elena, Guanacaste en Costa Rica. Estos organismos se encuentran en la zona intermareal baja a 50 m. Esta especie ha sido reportada desde el Mioceno tardío de California y el Plioceno (Lodeiros et al., 2020).

Ostrea conchaphila (Carpenter, 1857), este ostión se distribuye desde la Laguna San Ignacio en Baja California Sur, México hasta Puerto Pizarro, Tumbes en Perú. Se encuentran desde la zona intermareal hasta los 100 m de profundidad. La especie se ha registrado en el Plioceno (Lodeiros et al., 2020).

Ostrea megodon (Hanley, 1846) se distribuye desde Bahía San Bartolomé, costa del Pacífico de Baja California Sur hasta Bahía de la Independencia, Ica, Perú. Se encuentra desde la zona intermareal hasta 110 m de profundidad. Esta especie ha sido registrada en el Mioceno en el sur de California (Lodeiros et al., 2020).

El ostión de mangle *Saccostrea palmula* (Carpenter, 1857) se distribuye desde las costas del Golfo de California hasta Oaxaca y su hábitat son los tallos y raíces del mangle. Su explotación se reduce al autoconsumo (Leal-Sepúlveda, 2011).

Striostrea prismatica (Hanley, 1854) mejor conocido como ostión de piedra, se distribuye desde el Golfo de California hasta el norte de Perú (Hernández-Sepúlveda, 2006). Soporta una explotación pesquera principalmente en el estado de Guerrero (Ruiz-García, 2006).

Dendostrea folium (Linnaeus, 1758), esta especie del Indo-Pacífico tiene una distribución discontinua en el Pacífico oriental tropical en Cabo Pulmo, Baja California Sur en México, Bahía de Panamá, Panamá, Isla del Coco en Costa Rica, Isla de Malpelo en Colombia y en la isla Galápagos en Ecuador a partir de los 8-37 m, unidos a sustratos calcáreos, incluyendo espinas de erizo de mar (*Eucidaris thourasii* y *Eucidaris galapagensis*), gorgonias, gasterópodos y corales (Lodeiros et al., 2020).

Dendostrea sandvichensis (G. B. Sowerby II, 1871) otra especie del Indo-Pacífico que ocasionalmente se encuentra en el Pacífico oriental tropical. Se ha reportado en Bahía de los Muertos, Baja California Sur y Golfo de Tehuantepec en México unido a corales y rocas a una profundidad de 2-3 m (Lodeiros et al., 2020).

I.4. *Crassostrea gigas* en el Estero El Soldado

El estero El Soldado se declaró Área Natural Protegida desde el 18 de mayo de 2006 debido a que esta zona cumple con múltiples funciones con el ecosistema, siendo una de las más importantes el refugio y la crianza de especies, protección contra tormentas y marejadas, proveer de alimento, así como también otorgar sitios de recreo, esparcimiento y educación (BOGES, 2006).

A lo largo de 40 años, esta zona se ha visto impactada debido a diferentes actividades humanas como: la construcción de carreteras, pesca artesanal, maricultura de ostión, extracción de sal, extracción de leña, pastoreo, tiradero de escombros y caminos de terracería. A pesar de esto, el Área Natural Protegida Estero El Soldado sigue aportando servicios ambientales que son de gran importancia y presenta pocas perturbaciones irreversibles (CEDES, 2018).

Por tres décadas, en el estero El Soldado se desarrolló un cultivo comercial de *Crassostrea gigas* que estuvo funcionando hasta hace poco más de 10 años, aproximadamente. En agosto de 2016, el Dr. Jorge Chávez Villalba (com. pers.) descubrió aproximadamente 40 ejemplares de ostión (sin identificar) adheridas a canastas Nestier utilizadas para el cultivo de almeja negra (*Chionista fluctifraga*). Estos fueron retirados de las canastas y agrupados en un módulo para su posterior estudio. El Dr. Chávez señala que tenían una longitud aproximada de 20-30 mm (Figura 11) y que en cada muestreo se procedía a limpiar tanto las canastas como los organismos con un cepillo. A lo largo del tiempo, estos ejemplares mostraron un crecimiento gradual, aunque nunca fueron medidos oficialmente. En agosto de 2017, se registró un evento de mortalidad que afectó al 50% de la población, y para julio de 2018 aún quedaban aproximadamente entre 12 y 15 individuos vivos. Sin embargo, para agosto de 2018, todos los ejemplares habían perecido. El Dr. Chávez conservó algunas conchas, de las cuales nos proporcionó dos con longitudes de 151 mm y 145 mm, respectivamente. La morfología de estos ejemplares sugiere que pertenecen al género *Crassostrea*, comparándolos con muestras obtenidas del estero La Cruz en Bahía de Kino (Chávez-Villalba, com. pers., Figura 11). El 25 de octubre del 219 en una visita inicial para este proyecto se encontraron en la misma zona valvas unidas completas de organismos muertos sobre el sedimento de playa y también incrustadas en rocas. El cultivo comercial dejó de funcionar hace poco más de una década, de tal forma que encontrar valvas completas en la zona intermareal de playa parece improbable, y resulta de mucho interés.



Figura 11. Valvas de los organismos recolectados del estero El Soldado y mantenidas en engorda por dos años.

I.5. Especies exóticas e invasoras

A través de la historia los humanos han transportado especies fuera de su área nativa por medio de las rutas migratorias, debido a que solían transportar algunas plantas y animales; sin embargo, el transporte de organismos se ha incrementado a través de los años, por lo que, los recursos obtenidos mediante la biodiversidad a lo largo de la historia han sido útiles para abastecer distintas necesidades como la alimentación, salud (elaboración de medicamentos), energía, agua, materias primas, recreación, satisfacciones espirituales, inspiración artística, entre otras (Capdevila-Argüelles et al., 2013).

A las especies, subespecies o taxones inferiores que se encuentran fuera de su área natural de distribución, ya sea pasada o actual, y fuera de su potencial de dispersión natural, es decir, fuera de las áreas que ocupa de manera natural o que no podría ocupar sin la introducción o el cuidado humano, ya sea directo o indirecto, se les define como especies exóticas, introducidas o no nativas (UICN, 2012; Baquero et al., 2022). No todas las especies exóticas introducidas llegan a convertirse en invasoras; sin embargo, hay una pequeña proporción que lo hace y constituye una significativa amenaza para la biodiversidad, la sociedad y el bienestar humano (McNeely, 2001; Baquero et al., 2022).

Se define como especie “invasora” a aquella que se ha establecido y propagado (o tiene el potencial de hacerlo) fuera de los límites de distribución natural, transformándose en una amenaza para los ecosistemas, hábitats y otras especies, causando daños económicos, ambientales, o a la salud humana (Hilliard, 2005; Aguilar et al., 2007). Por otro lado, se define como especie “exótica” a aquella que ha sido introducida fuera de su área de distribución natural (incluyendo gametos, semillas, huevos o propágulos) que pueda sobrevivir y subsecuentemente reproducirse y hasta colonizar los sitios de introducción (Hilliard, 2005; Aguilar et al., 2007).

Las especies invasoras son una de las principales causas de la pérdida de la biodiversidad a nivel global, ya que estas alteran los ecosistemas y afectan a las especies nativas provocando severos daños a los servicios ambientales, a la salud pública y en última instancia ocasionan pérdidas económicas (CANEI, 2010). De igual manera, las especies invasoras pueden ser capaces de modificar el entorno en el que se introducen llegando a ser “ingenieros de los ecosistemas” al producir cambios drásticos en la flora y fauna nativa, modifican las condiciones

abióticas y bióticas de su entorno provocando un fuerte impacto, por otro lado, estas especies pueden ser a la vez “vectores” para la introducción de otros animales o enfermedades a nuevos ecosistemas (Darrigran y Torres, 2014).

Para que una especie se considere como exótica introducida (Figura 12), ésta debe pasar por tres etapas principales (Hilliard, 2005; Aguilar et al., 2007; Capdevila-Argüelles et al., 2013):

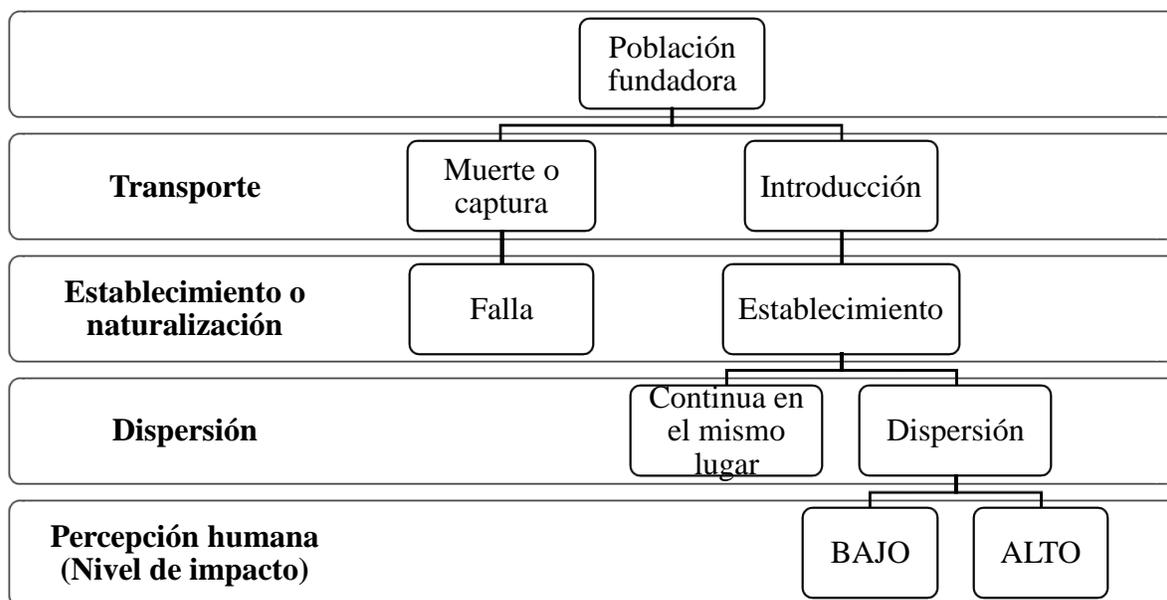


Figura 12. Etapas del proceso de invasión (modificado de Capdevila-Argüelles et al., 2013).

1) La introducción de la especie: en esta etapa la especie tiene que pasar por un proceso biogeográfico, ya que necesita un medio de transporte hacia el sitio de destino. Éstos pueden ser naturales (por el viento, corrientes y/o sobre animales) o artificiales (buques, plataformas de perforación, astilleros, boyas de navegación y plataformas marinas, vehículos anfibios, aeroplanos e hidroplanos, canales, acuarios públicos, investigación, equipos de recreación, acuicultura, industria de mascotas de acuarios, restauración y educación). El vector considerado como el más importante de organismos costeros es el agua que se utiliza en la navegación (agua de lastre), ya que su éxito radica en que aproximadamente el 80% del comercio se realiza a través de barcos.

2) El establecimiento y reproducción de las especies introducidas: Los sobrevivientes deben persistir exitosamente hasta que se naturalicen, esto se realizará gracias a algunos factores biológicos los que serán determinados por las características biológicas propias de la especie y las del ecosistema receptor. La “población fundadora” será el grupo inicial de organismos de la misma especie, la cual necesitará un número mínimo de individuos, referidos como la población mínima viable, lo que variará dependiendo de la especie y las condiciones ambientales.

3) La propagación: La especie establecida comienza a multiplicarse y propagarse, algunas veces después de un tiempo sustancial en reposo. Durante este tiempo, la especie no es muy abundante y sus impactos no se notan, sin embargo, con el tiempo la población se incrementará con rapidez (fase de explosión) y es cuando los impactos serán observados.

I.5.1. Especies invasoras pertenecientes a la familia Ostreidae y su impacto en los ecosistemas

La acuicultura continúa expandiéndose como un medio para remplazar a la pesca, incrementar la producción de alimentos y crear trabajos abriendo nuevos mercados en diferentes regiones del mundo, con un incremento anual del 6.4% desde el 2001 (Nascimento-Schulze et al., 2021). Las demandas del mercado son para especies que muestran un crecimiento rápido, alta tolerancia a cambios ambientales, resistencia a la manipulación y supervivencias en nuevas circunstancias debido a rasgos generalistas o a la adaptación (Steeves et al., 2018; Saurel et al., 2019). Para la ostricultura, existen áreas nuevas de cultivo que podrían desarrollarse a través de la importación de semilla, juveniles, preadultos o adultos, enviados repetidamente en periodos o meses del año dependiendo de las condiciones ambientales de cada país (Anglès-d’Auriac et al., 2017). Estos ensayos espaciotemporales podrían acelerar el establecimiento de la especie como una alternativa económica de la acuicultura.

Al menos 18 especies de la familia Ostreidae se han utilizado para el consumo humano (Carriker y Gaffney, 1996) debido a su buen sabor y su fácil acceso, contribuyendo a la sobreexplotación de muchas poblaciones naturales en distintas regiones alrededor del mundo (Menzel, 1991). Como acción para la repoblación de estas comunidades se optó por el reclutamiento natural (Ruesink et al., 2005), y de igual manera por la introducción de especies

para el reemplazo de las poblaciones nativas de ostión afectadas por enfermedades o sobreexplotación y también con fines de cultivo (Chávez-Villalba, 2014).

Como se mencionó anteriormente, se han realizado introducciones accidentales de ostreidos a través de actividad naviera global (Dinamani, 1971). También se ha informado de introducciones extensas, a pequeña escala o indocumentadas de un país a otro (Helm et al., 2006). Estas actividades han producido en ocasiones el establecimiento de poblaciones en lugares donde se pensaba que las condiciones de temperatura impedirían la reproducción exitosa, así como el desove y, por lo tanto, el asentamiento de las poblaciones ferales (Carrasco y Barón, 2010).

La mayoría de las introducciones de ostiones se ha producido a través de la acuicultura; sin embargo, una excepción fue la introducción del ostión de mangle (*Crassostrea rhizophorae*) de Brasil a Reino Unido realizada con fines de investigación (Spencer, 2002). Las introducciones de ostión probablemente ocurrieron desde el siglo XVII, cuando la ostra portuguesa (*Crassostrea angulata*) llegó a Europa desde Asia (Carlton, 1999).

Ruesink et al. (2005) reportan que, en general, los ostiones se han introducido y establecido permanentemente en al menos 24 países, fuera de su distribución nativa. También se tienen reportes de introducciones sin algún establecimiento exitoso en 55 países. La mayoría de las introducciones, según reporta, fueron de *Crassostrea gigas* (alrededor de 66), de las cuales 17 se establecieron y el resto no. *Crassostrea gigas* se ha importado mayormente a zonas templadas y a algunas áreas tropicales de todo el mundo, lo que lo ha convertido en uno de los invertebrados más cosmopolitas. A su vez, también reporta otras especies que han sido ampliamente introducidas como *Crassostrea virginica* (14 casos), *Ostrea edulis* (11 casos) y *Saccostrea commercialis* (6 casos); estas especies presentaron tasas de establecimiento menores.

Los ostiones pueden producir un gran impacto (Tabla 2) una vez que se introducen en los ecosistemas debido a su influencia en la calidad del hábitat (Crooks, 2002), ya que se les considera como ingenieros de ecosistemas porque al establecerse, convierten las antiguas comunidades de sustrato blando en comunidades de sustrato duro (Reyes-Bonilla et al., 2024). Se ha observado que estas modificaciones en el sustrato mejoran las condiciones para algunas especies, pero perjudican a otras (Ruesink et al., 2005). Se ha reportado que estos arrecifes

pueden funcionar como refugio y también incrementan la abundancia de especies, por lo que son áreas preferidas por otras especies, tanto locales como migratorias, mostrando tasas de alimentación más altas (Escapa et al., 2004). Por otro lado, una vez que estos organismos transforman el sustrato blando en duro, modifican el entorno físico y químico con importantes consecuencias dentro de las poblaciones, comunidades y tramas tróficas del ecosistema (Margalef, 1968).

Tabla 2. Efectos generados por el establecimiento de poblaciones ferales de *Crassostrea gigas* sobre los hábitats, poblaciones nativas de bivalvos y otras especies.

Tipo de efecto	Descripción	Referencias
Competencia interespecífica y recolección de larvas de las poblaciones naturalizadas para la acuicultura.	En Australia las poblaciones de <i>C. gigas</i> se establecieron en Nueva Gales del Sur debido a la acuicultura, estas poblaciones comenzaron a desplazar a la especie nativa <i>Saccostrea glomerata</i> . En Tasmania, se establecieron poblaciones en el Río Tamar, las cuales se utilizaron con fines acuícolas.	Wilkie et al. (2012) English et al. (2000)
Obtención de larvas de las poblaciones naturalizadas para la acuicultura, Competencia interespecífica e ingeniero de ecosistemas.	En Francia las larvas para los cultivos se obtienen de las poblaciones ferales, han construido arrecifes en donde se refugia una gran cantidad de especies, sin embargo, se considera que se debe tener cuidado por ser una especie exótica. A pesar de esto, también ha desplazado a otros organismos de cultivo y nativos como caracoles (<i>Crepidula fornicata</i>), mejillones (<i>Mytilus edulis</i>), varias especies de percebes y poliquetos (<i>Sabellaria alveolata</i>).	Gouletquer y Heral (1997) Robert y Gérard (1999) Cognie et al. (2006) Lejart y Hily (2011)
Competencia interespecífica, ingeniero de ecosistemas, convivencia de <i>C. gigas</i> con una especie nativa sin competencia.	En Nueva Zelanda, el ostión de roca nativo <i>S. glomerata</i> fue desplazada por <i>C. gigas</i> . También se han reportado la presencia de poblaciones de <i>Ostrea chilensis</i> (nativo) y <i>C. gigas</i> ferales (sin la presencia de competencia espacial), de igual manera estas poblaciones ferales se presentaban en arrecifes a lo largo de la zona intermareal.	Dinamani (1991) Dunphy et al. (2006)
Competencia interespecífica, ingeniero de ecosistemas, recolección de larvas de las poblaciones naturalizadas para la acuicultura.	En Estados Unidos, <i>C. gigas</i> es el probable responsable de la reducción de las poblaciones nativas de la ostra <i>Ostrea conchaphila</i> y de la planta marina <i>Zostera marina</i> debido a las modificaciones de su hábitat (generación de arrecifes y cambio en las características de los sedimentos, aumentando el contenido orgánico, las proporciones limo/arena y los	Buhle y Ruesink (2009) Wagner et al. (2012) Wheat y Ruesink (2013) Weisberg et al. (2016)

niveles de amonio). Se ha comprobado que también cuenta con la capacidad de disminuir las concentraciones de clorofila. Por otra parte, ayuda al sedimento contra la erosión y proporcionar un hábitat de cría que podría aumentar la producción pesquera y también las larvas de las comunidades naturalizadas son utilizadas para la acuicultura.

- | | | |
|---|--|--|
| <p>Son ingenieros de ecosistemas y los arrecifes de conchas proporcionan refugio y alimento a otras especies.</p> | <p>En Argentina, los arrecifes formados por <i>C. gigas</i> sirven como refugio de una gran cantidad de especies epifaunales como cangrejos (<i>Cyrtograpsus angulatus</i>, <i>Chasmagnathus granulatus</i>), isópodos (<i>Melita palmata</i>) y caracoles (<i>Heleobia australis</i>); y especies infaunales como poliquetos (<i>Laeonereis acuta</i>, <i>Nephtys fluviatilis</i>) y priapúlidos (<i>Priapulius tuberculatospinosus</i>), además de proporcionar alimento a especies de aves locales (<i>Larus dominicanus</i>, <i>Haematopus palliatus</i>, <i>Charadrius falklandicus</i>, <i>Pluvialis dominica</i>, <i>Calidris canutus</i>, <i>Tringa flavipes</i>) y otras especies (<i>P. dominica</i>, <i>C. falklandicus</i>).</p> | <p>Escapa et al. (2004)</p> |
| <p>Competencia interespecífica, ingeniero de ecosistemas, recolección de larvas de las poblaciones naturalizadas para la acuicultura e ingenieros de ecosistemas y los arrecifes de conchas proporcionan refugio y alimento a otras especies.</p> | <p>En el estuario de Oosterschelde (Países Bajos) se observó que <i>C. gigas</i> reemplazaba a antiguas comunidades de fondo blando por una comunidad de sustratos duros. El desarrollo de los arrecifes de <i>C. gigas</i> también puede afectar a niveles trófico más altos, mejorar la disponibilidad de alimentos para los depredadores bivalvos o aumentar la disponibilidad de refugio para especies epifaunales. Se recolectan larvas de las poblaciones naturalizadas para utilizarlas en otros cultivos.</p> | <p>Troost et al. (2009)
Troost (2010)
Smaal et al. (2009)</p> |
| <p>Hay convivencia de <i>C. gigas</i> con una especie nativa sin competencia, los arrecifes alteran a los ecosistemas nativos y son</p> | <p>En Irlanda, dentro del mar de Wadden se encontraron poblaciones de <i>C. gigas</i> que coexisten con poblaciones nativas de <i>O. edulis</i>, los investigadores sugieren la erradicación del ostión del Pacífico para proteger a la especie nativa. También se reportó que el aumento de las poblaciones</p> | <p>Green et al. (2012)
Zwerschke et al. (2018)
Holmes y Minchin (1995)</p> |

vectores para la introducción de otras especies	de <i>C. gigas</i> modifica los procesos de los ecosistemas y las asociaciones microbianas asociadas. De igual manera se reportaron dos copépodos exóticos que se introdujeron a través de la importación del ostión del Pacífico.	
Con competencia interespecífica y convivencia de <i>C. gigas</i> con una especie nativa sin competencia.	Rumania. Dentro de las aguas costeras rumanas del Mar Negro, las poblaciones de <i>C. gigas</i> parecen estar llenando los nichos vacíos <i>O. edulis</i> , que desapareció de la costa rumana debido a la depredación por el caracol exótico <i>Rapana venos</i> .	Krapal et al. (2019)
Con competencia interespecífica y convivencia de <i>C. gigas</i> con una especie nativa sin competencia.	En la parte oriental del Mar Adriático, en Croacia, las comunidades de <i>O. edulis</i> y <i>C. gigas</i> al parecer no compiten y esta última ocupó un nicho vacío. En la Bahía Lin (Mar Adriático) se detectó competencia por alimento entre poblaciones de <i>C. gigas</i> y la ostra nativa <i>O. edulis</i> , también se descubrió que el ostión del Pacífico se alimentaba de larvas de <i>O. edulis</i> .	Stagličić et al. (2020) Ezgeta-Balić et al. (2020)
Ingenieros de ecosistemas y los arrecifes de conchas proporcionan refugio y alimento a otras especies y competencia interespecífica.	En Alemania, las comunidades de arrecifes de ostión pueden tener ventajas sobre las comunidades de mejillones (<i>Mytilus edulis</i>) nativos ya que estos cuentan con una tasa de crecimiento más rápida. Se ha encontrado que los arrecifes de <i>Crassostrea</i> compensan la pérdida de lechos de <i>Mytilus</i> en el Mar de Wadden reemplazando la función ecológica. Se registró una mayor abundancia y biomasa de especies como cangrejos y poliquetos (<i>P. ciliata</i> y <i>P. cornuta</i>).	Diederich (2006) Market et al. (2009)
Ingenieros de ecosistemas y los arrecifes de conchas proporcionan refugio y alimento a otras especies y competencia interespecífica.	En el Reino Unido, los arrecifes de <i>C. gigas</i> han incrementado la diversidad de las especies y no hay evidencia de que este desplazando a especies nativas, sin embargo, se ha reportado que en algunas pequeñas áreas estos arrecifes pueden sofocar al gusano Ross <i>Sabellaria spinulosa</i> en las costas de Kent.	Herbert et al. (2012)

Obtención de larvas de las poblaciones naturalizadas para la acuicultura y son vectores para la introducción de otras especies.

En Canadá, la importación de *C. gigas* a través de la acuicultura ha sido uno de los principales vectores de la introducción especies exóticas (*Sargassum muticum*, *Batillaria attramentaria*, *Ocinebrellus inornatus*, *Venerupis philippinarum*). Además, en este país se obtienen las larvas de las poblaciones naturalizadas para la ostricultura.

Gillespie (2007)
Gillespie et al. (2012)
Reid (2020)

I.5.2. *Crassostrea gigas* como especie exótica invasora

El ostión del Pacífico ha sido introducido en diversas regiones del mundo debido a su alta tolerancia a diferentes ambientes y su rápido crecimiento (Ruesink et al., 2005; Miossec et al., 2009). *Crassostrea gigas* es originario del Pacífico occidental, desde la isla Sakhalin en Rusia hasta el río Yangtsé en China (Wang et al., 2010; Lodeiros et al., 2020). Su distribución nativa abarca áreas marinas de Japón y Corea (Imai et al., 1961), así como las costas del norte de China, donde todavía existen poblaciones silvestres de la especie (Molnar et al., 2008), cubriendo latitudes desde 31° N hasta al menos 52° N (Kamenev et al., 2012).

Crassostrea gigas es una especie de estuario que no solo vive en fondos estables fijada a sustratos sólidos tales como rocas, conchas y escombros, sino que también vive en fondos de lodo y arena-lodo (FAO, 2005). Puede ubicarse desde el área de la marea media hasta profundidades de 40 m y es extremadamente eurihalina (10-50 ‰) y euritérmica (-1.8 a 35 °C), aunque la reproducción solo es posible en un rango térmico más estrecho. *C. gigas* es un hermafrodita protándrico que se caracteriza por ser muy fecundo; las hembras (8-15 cm) producen alrededor de 60 millones de huevos en un solo desove (Chávez-Villalba et al., 2003). Su tasa de crecimiento es rápida en general, y en algunas áreas puede alcanzar la talla comercial en menos de 12 meses de cultivo (Lodeiros et al., 2018). Los nombres comunes incluyen ostión/ostra del Pacífico, japonesa, ahuecada o gigante, lo que contribuye a cierta incertidumbre en los informes de producción a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), ya que se pueden combinar varias especies de ostreidos.

El ostión del Pacífico se ha introducido desde su área de distribución nativa en Asia a numerosos países (Miossec et al., 2009), además de estar sujetos a introducciones secundarias (Chew, 1990). La mayoría de las introducciones se han realizado con fines acuaculturales (Ruesink et al., 2005), sin embargo, se han realizado introducciones involuntarias de ostión del Pacífico a través de la actividad naviera mundial (Dinamani, 1971; Chew, 1990), de la propagación pasiva de larvas (Troost, 2010) e introducciones de nivel menor o no supervisadas entre países.

Por lo anterior es necesario considerar varios puntos de interés. En primera instancia se debe de considerar la probabilidad de colonización y establecimiento en las áreas de

introducción, dependiendo del medio ambiente, alimento disponible, reproducción y hábitat de cada especie (Ruesink et al., 2005). En el caso del ostión del Pacífico, uno de los factores que han influenciado en gran medida a su éxito de colonización es que este ha sido introducido de manera consciente en la mayoría de los casos. Las introducciones se han realizado repetidamente, proporcionando a la especie varias oportunidades de reproducirse y establecerse (Troost, 2010). Otras vías de introducción de la especie, además de la acuicultura, serían el transporte marítimo (agua de lastre, la suciedad del casco) y el comercio vivo (mariscos vivos, cebo) (Anglès-d'Auriac et al., 2017).

Por otro lado, el crecimiento rápido de esta especie puede permitirle sobrevivir a la depredación de invertebrados y peces, al mismo tiempo que le da ventaja sobre las especies nativas (Diederich, 2006). También es importante tomar en cuenta la probabilidad de propagación desde el punto de introducción, incluida la capacidad de dispersión y el alcance de las condiciones ambientales adecuadas para la especie (Ruesink et al., 2005). El éxito del establecimiento de *C. gigas* dependerá de cada sitio y sus características físicas (temperatura, salinidad, etc.) o de los depredadores, entre los cuales se encuentra una gran variedad de especies como aves, peces, cangrejos, camarones, estrellas de mar, entre otros (Troost, 2010). La temperatura es uno de los factores importantes para el éxito de su reproducción, esta especie tiene la capacidad de sobrevivir a una amplia gama de condiciones ambientales (Shamseldin et al., 1997).

Pueden seguir desarrollándose con temperaturas de 10-40 °C y salinidad de 10-30 ‰ y desovan a temperaturas de 16-30 °C y salinidad de 10-30 ppt. Las larvas pueden soportar temperaturas entre 18 y 35 °C y salinidades entre 19 y 35 ‰ (Troost, 2010). Por otra parte, *C. gigas* se ha considerado como un “ingeniero de ecosistemas” debido ya que es capaz de modificar los sustratos, además de crear arrecifes de conchas, lo que favorece a su colonización (Gutiérrez et al., 2003). Esta estructura modifica el hábitat, proporcionando refugio contra condiciones ambientales extremas como el calor y la desecación (Gutiérrez et al., 2003), además de ofrecer protección contra la depredación (Grabowski, 2004). Asimismo, la especie es reconocida por ocupar nichos vacíos dejados por otros ostreidos (Troost, 2010). Por otro lado, es crucial considerar la magnitud del impacto en los ecosistemas nativos, que incluyen

interacciones tróficas, transformaciones del hábitat e interacciones con especies nativas de interés, algunas de las cuales están amenazadas o experimentan un declive (Ruesink et al., 2005).

Se ha observado que *C. gigas* parece ser una especie altamente fecunda (Chávez-Villalba et al., 2003). Los huevos de esta especie presentan un gran contenido energético lo que propiciada lugar a una duración mayor de la fase larvaria pelágica (Cardoso et al., 2007), y esto permite un rango de dispersión más amplio (Luttikhuisen et al., 2004). La mayor parte de las larvas viajan de 5 a 15 km y una parte más pequeña será arrastrada más lejos por las corrientes (Brandt et al., 2008). La ostra del Pacífico muestra una gran capacidad de propagarse rápidamente después de la primera introducción (Fey et al., 2010). Esto ilustra el alto potencial de expansión de rango de *C. gigas* (Troost, 2010).

Una interrogante de interés sobre la biología reproductiva de *C. gigas* en México, es que a pesar de que la especie desarrollaba gametos viables y desovaba, no se encontraban fijaciones de semilla en los sitios de cultivo ni en otras áreas (Chávez-Villalba, 2014). Tampoco existían reportes oficiales relacionados con la presencia de esta especie fuera de los sitios de cultivo. No obstante, resultados recientes han corroborado la presencia de *C. gigas* fuera de las zonas de cultivo en algunas zonas de la Laguna Ojo de Liebre, en la costa del Pacífico de la península de Baja California, dentro de la Reserva de la Biosfera El Vizcaíno (REBIVI); cabe resaltar que la mayoría de estos organismos se encontraban en estado reproductivamente activo, lo que significa el asentamiento de una población feral en esta zona y debido a los antecedentes de esta especie a nivel internacional como especie exótica invasora, se cree que la situación descrita podría comprometer la estabilidad ecológica y ambiental de la Reserva (Reyes-Bonilla et al., 2024). Por último, la probabilidad de transportar patógenos o parásitos dañinos para las especies nativas es muy alta (Ruesink et al., 2005).

I.5.3. Hibridación entre especies del género *Crassostrea*

La introducción de especies exóticas puede ocasionar un proceso de hibridación, debido al solapamiento espacial y temporal entre poblaciones o sus gametos, denominada “zona de hibridación”. El medio ambiente marino ha sido de gran interés para la comunidad científica, debido a que tanto los individuos como sus gametos son separados largas distancias por las

corrientes marinas (Huvet et al., 2004), de tal forma que estas zonas ofrecen la oportunidad de estudiar los procesos evolutivos que mantienen el aislamiento reproductivo de las especies (Leitão et al., 2007). En peces se ha encontrado que los arrecifes de coral son zonas de hibridación debido a que son ricas en especies (Hobbs et al., 2009); sin embargo, se pudo demostrar que algunos peces híbridos mostraban menor diversidad genética y utilizaba un conjunto reducido de recursos, lo que sugiere una menor adaptabilidad (Montanari et al., 2011). En cuanto a los bivalvos marinos, estas zonas se encuentran bien documentadas en almejas *Mercenaria* spp. (Bert et al., 1993) y mejillones *Mytilus* spp. (Bierne et al., 2002). En ostiones del género *Crassostrea* se ha comprobado hibridación natural entre *Crassostrea angulata* y *Crassostrea gigas* en poblaciones portuguesas cuyos taxones tienen contacto debido al transporte de *C. gigas* de cultivo a las comunidades naturales de *C. angulata* (Huvet et al., 2004).

La hibridación natural consiste en el apareamiento exitoso entre individuos que se distinguen por uno o varios caracteres heredables (Arnold, 1997; González-Rodríguez, 2007), consecuentemente un híbrido es un individuo que pertenece a poblaciones diferenciadas por lo menos en un carácter heredable (González-Rodríguez, 2007). Algunos factores físicos como la temperatura y la salinidad parecen promover la hibridación. Huo et al. (2014) comprobaron que la supervivencia y crecimiento de larvas y juveniles de la cruce híbrida entre *Crassostrea hongkongensis* ♀ y *Crassostrea ariakensis* ♂ soportan salinidades de entre los 15-30 ‰, significativamente mayores en comparación a las larvas y juveniles de *C. hongkongensis*. De igual manera, Li et al. (2021) comprobaron que la salinidad óptima para el crecimiento y la supervivencia larvaria de la cruce entre *C. gigas* ♀ × *C. ariakensis* ♂ se encuentra entre los 24-28 ‰.

La hibridación interespecífica en la acuicultura se lleva a cabo para incrementar el crecimiento, mejorar la productividad y transferir los mejores rasgos de los organismos, como la calidad de la carne, resistencia a enfermedades e incremento de la tolerancia a distintos ambientes (Rahman et al., 2013). Para el comercio, los productos híbridos con características de rendimiento son económicamente importantes y permiten ofrecer nuevos productos con mejor calidad y de esta manera ganar nuevos mercados (Cruz y Gallardo-Escarate, 2011). Tan et al. (2019) observaron que los híbridos resultantes de *C. gigas* ♀ × *C. angulata* ♂ cuentan con

una calidad nutricional lipídica alta y destacan que la hibridación aumenta la calidad de estos productos.

En ostiones del género *Crassostrea*, se ha reportado una gran cantidad de estudios sobre cruces interespecíficos con confirmación genética, como, por ejemplo: *Crassostrea gigas* × *C. rivularis* (Allen y Gaffney, 1993), *C. gigas* × *C. virginica* (Allen et al., 1993), *C. gigas* × *C. angulata* (Huvet et al., 2002; Soletchnik et al., 2002; Leitão et al., 2007; Jiang et al., 2023), *C. gigas* × *C. hongkongensis* (Zhang et al., 2012), *C. rivularis* × *C. virginica* (Allen et al., 1993), *C. ariakensis* × *C. sikamea* (Xu et al., 2009), y *C. ariakensis* × *C. hongkongensis* (Huo et al., 2013). La mayoría de estas cruces interespecíficas contaban con fragilidad genética, inviabilidad o con poco crecimiento (Allen et al., 1993; Allen y Gafney, 1993). Aunque también se han obtenido resultados exitosos como: *C. angulata* × *C. ariakensis* (Yao et al., 2015), *C. hongkongensis* × *C. angulata* (Zhang et al., 2016), *C. hongkongensis* × *C. sikamea* (Zhang et al., 2017), *C. hongkongensis* × *C. ariakensis* (Huo et al., 2013), *C. sikamea* × *C. gigas* (Xu et al., 2019a) y *C. nipona* × *C. gigas* (Xu et al., 2019b). Estos híbridos presentaban heterosis que implica ventajas en la supervivencia (Yao et al., 2015; Xu et al., 2019a).

Por otro lado, se sabe que la hibridación puede afectar la integridad de las especies nativas debido a que esta provoca procesos de introgresión, en donde el material genético de las especies exóticas se combina con el de las especies nativas (Rocha y Gasca, 2007) provocando la pérdida de la diversidad genética de las poblaciones nativas. Por esta razón es importante y necesario que las poblaciones amenazadas por la hibridación y la introgresión sean identificadas, aisladas o eliminadas para preservar la integridad de la reserva genética de las especies nativas (Gardner, 1997).

En el cultivo de ostreidos no se ha tomado mucha atención a la prevención de la propagación de las poblaciones de especies exóticas y sus genes. La hibridación e introgresión potencial con *C. gigas* representan una seria amenaza para la conservación de las especies de ostreidos nativos a escala mundial (Gardner, 1997). Leitão et al. (2007) señalan que en el sur de Europa es necesario preservar a las poblaciones puras de *C. angulata* y que sólo quedan unas pocas poblaciones en el sur de España y Portugal; además destacan que recientemente, han observado cambios en la composición genética de las poblaciones en el sur de Portugal, lo que

demuestra que las actividades humanas han creado zonas de contacto entre estos taxones, mientras que en Europa no existen zonas simpátricas naturales.

Para resolver la problemática de las especies invasoras se tiene que llevar a cabo tres acciones importantes: erradicación, control y prevención. La erradicación solo se podrá llevar a cabo en una etapa temprana de la introducción o al inicio del proceso de invasión. Los métodos de control pueden ser físicos, químicos y biológicos, aunque este último no siempre se considera viable ya que se tendría que introducir una especie que sea depredadora de la invasora que, muchas veces, puede a su vez transformarse en otra especie invasora (Rocha y Gasca, 2007).

I.6. El código de barras de la vida

El código de barras del ADN constituye una herramienta diseñada para la identificación rápida y precisa de especies a partir de una secuencia estándar corta de ADN (Floyd et al., 2002; Hebert et al., 2003a). Esta herramienta ha resultado ser muy efectiva para estudios de filogenética molecular, distribución geográfica de especies y para la conservación de la biodiversidad marina (Trivedi et al., 2016).

La idea de estandarizar la identificación molecular mediante la técnica de código de barras surgió con base en los enfoques de la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés); esta técnica ha sido aplicada a estudios de biodiversidad microbiana y bacteriana, y a su vez, para diagnósticos rutinarios de patógenos (Trivedi et al., 2016). Con respecto a esto, Hebert et al. (2003b, 2003c) propusieron inicialmente el gen mitocondrial Citocromo c oxidasa subunidad 1 (*COI*) para la identificación de animales.

La identificación de las especies pertenecientes a la familia Ostreidae ha causado confusión taxonómica, debido a su alto grado de plasticidad fenotípica, las valvas pueden exhibir distintos niveles de plasticidad morfológica que dependen del hábitat y el ambiente en el que se desarrollen (Tack et al., 1992; Yamaguchi, 1994; Lam y Morton, 2003, 2006; Liu et al., 2011; Hamaguchi et al., 2017). El código de barras del ADN ha sido utilizado para la detección de especies ocultas y crípticas, determinar la distribución de las especies para el monitoreo de la biodiversidad de la fauna marina y la reconstrucción filogenética de las confusiones taxonómicas en especies de ostreidos (Jozefowicz y Ó Foighil, 1998; Hebert et al., 2003a; Hurwood et al., 2005; Schindel y Miller, 2005; Lapègue et al., 2006; Polson et al., 2009; Salvi et al., 2014). Además, el código de barras del ADN es una herramienta versátil porque puede ser empleada en todos los estadios del ciclo de vida de los ostreidos, incluyendo larvas planctónicas, semillas y juveniles (Hamaguchi et al., 2017).

La variabilidad genética del *COI* permite distinguir entre variación interespecífica (entre especies cercanamente relacionadas) y variación intraespecífica (entre individuos de la misma especie), y con esto diferenciar a las especies. La tasa de mutación en esta región es lo suficientemente lenta para que la variación intraespecífica se minimice, pero es suficientemente rápida como para resaltar la variación interespecífica. El ADN mitocondrial (ADNmt) ofrece

grandes ventajas en comparación al ADN nuclear. Esto se debe a que la tasa de mutación del ADN es relativamente inversamente proporcional al tamaño del genoma, por lo tanto, el ADN nuclear tendrá una mutación más lenta en comparación con el ADNmt, y requiere una secuencia mucho más larga para proporcionar un código de barras capaz de diferenciar especies (Floyd et al., 2002; Hebert *et al.*, 2003a; Paz et al., 2011).

En los animales, el ADNmt es un material genético circular cerrado, de doble cadena, la cadena H o pesada codifica 12 genes para mRNA, que a su vez producen 12 proteínas, 14 genes de tRNA y 2 genes para 2 rRNAs ribosomales. La cadena L o ligera, presenta una menor cantidad de C+G, codifica un gen para ARNm el cual produce 1 proteína y 8 tRNA.

El genoma mitocondrial se encuentra compuesto por una molécula de ADN de doble hélice de aproximadamente 16 kb y representa del 1 al 2% del ADN total en mamíferos (Anderson, 1981; Wallance, 1999). El genoma mitocondrial codifica 13 subunidades de proteínas/polipéptidos esenciales para la fosforilación oxidativa; siete subunidades del Complejo I (*ND1, ND2, ND3, ND4, ND4L, ND5, ND6*); una subunidad del Complejo III (*Cytb*); tres subunidades del Complejo IV (*COI, COII, COIII*) y dos subunidades del Complejo V (*ATPasa 6, ATPasa8*) (Wallance, 1999; Anderson, 1981). De igual manera codifica dos ARNr (*12S ARNr* y *16S ARNr*) y 22 ARNt que son necesarios para la síntesis de proteínas mitocondriales, por lo tanto, las mitocondrias poseen sus propios sistemas de replicación, transcripción y traducción de ADN específicos de orgánulos (Anderson, 1981; Wallance, 1999).

Cada mitocondria contiene varias moléculas circulares de este tipo y, por lo tanto, varios conjuntos completos de genes mitocondriales. Además, cada célula tiene varias mitocondrias. Por lo tanto, cuando la muestra de tejido es limitada, la mitocondria ofrece una fuente relativamente abundante de ADN. Esta herramienta ha resultado ser muy efectiva para estudios de filogenética molecular, distribución geográfica de especies y para la conservación de la biodiversidad marina (Trivedi et al., 2015).

Para que una región del genoma pueda ser utilizada como marcador de código de barras del ADN es necesario que esta permita distinguir entre variación interespecífica y variación intraespecífica (Meyer y Paulay, 2005). Con base a lo anterior se deriva el concepto “barcoding gap”, que es la diferencia que existe entre la variación interespecífica e intraespecífica. Cuanto

mayor sea la diferencia entre estas, la discriminación específica será más acertada (Meyer y Paulay, 2005).

En un inicio se propuso al gen mitocondrial Citocromo c oxidasa subunidad 1 (*COI*) para la identificación de animales (Paz et al., 2011), sin embargo, no es el único marcador molecular que podemos encontrar (Tabla 3), particularmente para los análisis de filogenética molecular en moluscos bivalvos los más utilizados además del *COI* son *16S ARNr* y la región nuclear no codificante ITS.

Tabla 3. Marcadores moleculares comunes a nivel de especie (modificado de Hajibabaei et al., 2007).

Gen	Ubicación en el Genoma	Numero de secuencias			
		Animales	Plantas	Protistas	Hongos
<i>COI</i>	Mitocondrial	195,777	520	1,931	410
<i>16S ADNr</i>	Mitocondrial	41,381	221	2,059	285
<i>Cytb</i>	Mitocondrial	88,324	165	1,920	1,084
<i>ITS1 ADNr</i>	Núcleo	12,175	57,693	68,839	56,675
<i>ITS2 ADNr</i>	Núcleo	13,923	58,065	67,332	56,349
<i>18S ADNr</i>	Núcleo	21,063	17,121	32,290	33,327
<i>rbcL</i>	Plástido	NA	30,663	37,328	NA

I.6.1. Gen *ADNr 16S*

Los ARN ribosomales mitocondriales son necesarios para la traducción de ARN mensajero en proteínas mitocondriales. Los genes *12S ADNr* y *16S ADNr* ocupan un 1/16 y 1/10 respectivamente, del genoma mitocondrial. Dentro del ADNmt animal, estos genes cuentan con numerosas sustituciones de nucleótidos (Yang et al., 2014).

El gen *16S ADNr* ha demostrado suficiente variabilidad ya que es capaz de formar grupos monofiléticos con distancias intraespecíficas menores a las interespecíficas, ya que es un

marcador altamente conservado; sin embargo, existen mutaciones que son comunes en algunas regiones variables que corresponden a los loops de la estructura del ARN ribosómico (Vences et al., 2005).

En el caso de moluscos se ha comprobado que este gen provee suficiente variación intraespecífica como para ser utilizado en estudios poblacionales, además de su comprobada eficiencia para resolver relaciones filogenéticas entre especies o categorías taxonómicas superiores (Chiba, 1999; Ramírez *et al.*, 2009). A la fecha ya ha sido utilizado específicamente como código de barras en bivalvos de la familia Pectinidae (Feng et al., 2011) y en babosas del género *Arion* (Barr et al., 2009). Para el caso específico de organismos pertenecientes a la familia Ostreidae, este marcador molecular se ha utilizado para análisis filogenéticos, sistemáticos y de diversidad de especies (Liu et al., 2011; Sekino y Yamashita, 2013; Salvi et al., 2014). Aunque se ha determinado que existe una variación adicional en el fragmento del gen en ostreidos, los análisis con este marcador se pueden aplicar de manera extensiva tanto a poblaciones de cultivo como silvestres. Además, existen numerosos sitios de restricción específicos adicionales dentro del gen para la diferenciación de estas especies (Ó Foighil et al., 1995).

I.6.2. Gen *COI*

Inicialmente, dentro de la metodología del código de barras del ADN se propuso la identificación de animales con base a un fragmento del gen mitocondrial *Citocromo c oxidasa subunidad 1 (COI)*, de aproximadamente 650 pares de pb, el cual presenta una alta tasa de sustitución, lo que resulta en alta variación de la secuencia entre especies del mismo género (Hebert et al., 2003b, 2003c; Luo et al., 2011). En años recientes, numerosos estudios demostraron que para algunos taxa este fragmento presenta una variación interespecífica suficientemente amplia, permitiendo buena correspondencia entre la identificación molecular y la identificación basada en caracteres morfológicos de las especies (Hebert et al., 2003a, 2003b; Ward et al., 2005; Borisenko et al., 2008). Además, este gen se encuentra entre los genes codificadores de proteínas más conservados dentro del genoma mitocondrial animal (Brown, 1985).

En la actualidad, varios estudios han evidenciado que la diversidad de la secuencia del gen *COI* en una región cercana al extremo 5' ofrece una sólida resolución a nivel de especie en diversos taxones de animales, incluyendo aves (Yoo et al., 2006; Ratnasingham y Hebert, 2007), peces (Ward et al., 2005; Trivedi et al., 2014), colémbolos (Hogg et al., 2004), arañas (Greenstone et al., 2005), ostreidos (Trivedi, 2013), mosquitos (Cywinska et al., 2006), camarones (Trivedi et al., 2011), entre otros. Por ende, se posiciona como una herramienta eficaz para el estudio de la biodiversidad marina (Trivedi et al., 2015).

I.6.3. Regiones ITS

El espaciador transcrito interno ribosómico nuclear (ITS) se encuentra entre los marcadores moleculares mayormente secuenciados, se puede definir como la región ya transcrita del ARN ribosomal. Este sitio consta de las secuencias *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*. Estas regiones existen en varios cientos de copias en la mayoría de los eucariotas y de uno o varios loci que se distribuyen en varios cromosomas (Cheng et al., 2006). Tanto ITS1 como ITS2 son regiones no codificantes ubicadas en el ADNr entre los genes de *ARNr 18S* y *5.8S* y entre los genes de *ARNr 5.8S* y *28S*, respectivamente (Figura 13). Debido a que las secuencias de ITS muestran divergencia entre especies y son fáciles de amplificar, son utilizadas para diferenciar híbridos, distinguir especies relacionadas e inferir relaciones filogenéticas de poblaciones a familias e incluso niveles taxonómicos más altos de moluscos bivalvos (Cheng et al., 2006).

El espaciador transcrito interno ribosómico nuclear 1 (ITS1) se ha utilizado en diversos estudios en ostreidos. En 1994 se creía que el ostión Kumamoto *Crassostrea sikamea* del mar de Ariake localizado en la isla de Kyushu en Japón estaba extinto. En 1996 tomaron muestras de estos ostiones y los tipificaron con los marcadores *ADNr 16S* e ITS1 en donde pudieron dilucidar que en el sitio se encontraban *Crassostrea gigas*, *Crassostrea sikamea* y *Crassostrea ariakensis*, además observaron híbridos interespecíficos (Hedgecock et al., 1999).

En otro estudio, este sitio sirvió para reforzar la precisión del diagnóstico de especies y determinar si *C. gigas* e híbridos (*C. gigas* × *Crassostrea angulata*) se encontraban en Taiwán. La filogenia de ITS1 mostró que todos los ostiones recolectados en el estudio pertenecían a la especie de *C. angulata* y no de *C. gigas* (Hsiao et al., 2016). Por último, en un estudio realizado

por Pagenkopp Lohan et al. (2015) se utilizó esta región para asegurar que los individuos identificados como *Saccostrea* sp. con el gen mitocondrial *COI* no fueran híbridos intergénicos.

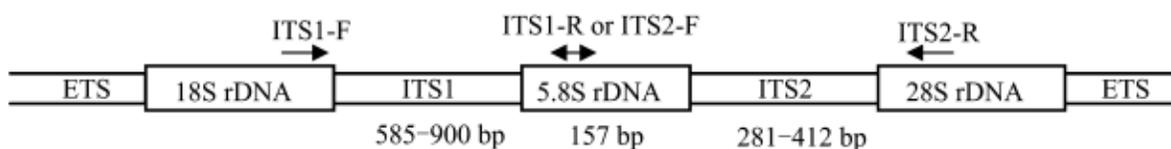


Figura 13. Diagrama del espaciador transcrito interno ribosómico nuclear en eucariotas (tomado de Cheng et al., 2006).

I.7. Estudios de genética en ostreidos del Pacífico Oriental

En el Pacífico Oriental, se han realizado varios estudios con la utilización de herramientas moleculares, una de ellas es la electroforesis, que en años pasados se utilizaba en combinación con la citotaxonomía para resolver algunos problemas taxonómicos, es el caso de Rodríguez-Romero et al. (1979) quienes con ayuda de esta herramienta realizaron un análisis citogenético en los cromosomas de *Crassostrea corteziensis* con muestras recolectadas en Puerto San Blas, Nayarit México, con el propósito de comparar el cariotipo de *C. corteziensis*. En otro estudio, Rodríguez-Romero et al. (1988) utilizaron patrones electroforéticos para observar la respuesta de la expresión génica adaptativa debido a la aclimatación en organismos de *C. corteziensis* de Nayarit, Sinaloa y Sonora. Por último, Hedgecock y Okazaki (1984) realizaron un estudio electroforético de la variación gen-enzima dentro y entre poblaciones simples de las tres especies de ostreidos americanas, para determinar las distancias genéticas entre los taxones *C. corteziensis*, *Crassostrea virginica* y *Crassostrea rhizophorae*, ya que se creía que *C. virginica* y *C. rhizophorae* se integraban a América Central por el sur de la península de Yucatán y, debido a estudios de hibridación, se les consideraba como subespecies. A su vez, se suponía que *C. corteziensis* se separó en el Océano Pacífico de un antepasado de *C. virginica* aislado por el ascenso del puente terrestre centroamericano. Los resultados arrojaron que estas especies se encuentran separadas, además la evidencia fósil en conjunto con la molecular colocó la divergencia de *C. corteziensis* en el Plioceno después de la separación de *C. virginica* de *C. rhizophorae*. Las similitudes cariotípicas y morfológicas de estas muestras indican la conservación evolutiva de un programa básico de desarrollo.

Otra herramienta utilizada en la genética de poblaciones son los sistemas enzimáticos y aloenzimas, tal es el caso del estudio de Enríquez-Espinoza y Grijalva-Chon (2010), quienes realizaron un estudio para evaluar la variabilidad genética en *C. gigas* utilizados en el CREMES y en ostión nativo *C. corteziensis*. Se analizaron 10 sistemas enzimáticos para *C. gigas* y 9 para *C. corteziensis*; se encontró una gran deficiencia de heterocigotos en todos los *loci*, sugiriendo que el pie de cría fuente estuvo genéticamente erosionado, por lo que recomendaron un programa de selección de un linaje diploide de *C. gigas* que posea una buena variabilidad genética y un buen nivel de heterocigosis, además de seleccionar las poblaciones silvestres de *C. corteziensis* con el menor índice de endogamia con el fin de obtener un pie de cría genéticamente saludable. Pérez-Enríquez et al. (2008) realizaron un análisis de diversidad y estructura genética de poblaciones naturales de *C. corteziensis* oriundas de las localidades entre Sonora y Nayarit, en el Golfo de California, esto para verificar el potencial de la utilización de estas poblaciones naturales para el cultivo. El análisis con aloenzimas mostró un amplio flujo genético lo que indica que la población no se encuentra estructurada. La gran diversidad genética observada indica un importante potencial de manejo tanto para la selección como para la recuperación de los stocks naturales. Los análisis basados en aloenzimas y ADN mitocondrial a su vez revelaron la presencia de una especie simpátrica, presumiblemente *C. columbiensis*.

Los microsatélites son de gran importancia para comprender la estructura genética en las especies y de esta manera monitorear la variabilidad genética. Una muestra de esto es el estudio realizado por Cruz et al. (2007), en donde aislaron y caracterizaron 11 loci de microsatélites en *C. gigas*, de los cuales 10 resultaron ser polimórficos para *C. palmula* y, por lo tanto, útiles para la asignación de parentesco en estudios de genética poblacional en ambas especies. Otro ejemplo es el estudio de Grijalva-Chon et al. (2013) en donde evaluaron la variabilidad genética en seis loci microsatelitales de dos generaciones consecutivas de un nuevo linaje de *Crassostrea gigas* para ser utilizado en cultivos del Golfo de California, en donde no encontraron evidencia de endogamia acumulada y diferencias de las distribuciones de las frecuencias alélicas y genotípicas. Ellos indican que el monitoreo de la variabilidad genética de organismos provenientes de laboratorios de producción debería de ser un análisis de rutina dentro del proceso de control de calidad en los laboratorios.

El análisis de microsatélites es una buena herramienta para vigilar las fluctuaciones de la heterocigosis a lo largo de la vida productiva de los linajes de cultivo. Los marcadores tanto mitocondriales como nucleares, han demostrado ser muy exitosos en los estudios de identificación de especies y se han utilizado como herramienta esencial para la técnica de código de barras del ADN. En el Pacífico Oriental ya se han realizado varios estudios con la utilización de estos marcadores, como el estudio de Mazón-Suástegui et al. (2016) en donde comprobaron la eficacia del gen *ADNr 28S* como marcador molecular para la identificación de las subfamilias Crassostreinae (*Crassostrea gigas*, *Crassostrea sikamea*, *Crassostrea virginica*, *Crassostrea rhizophorae*, *Crassostrea corteziensis* y *Crassostrea columbiensis*), Striostreinae (*Saccostrea palmula* y *Striostrea prismatica*) y Ostreinae (*Ostrea chilensis*). El gen *ADNr 28S* presentaba ventaja ante el gen *COI* y el ITS1 debido a su simplicidad metodológica y confianza para la identificación de estas especies.

Polson et al. (2009) utilizaron dos marcadores de ADN mitocondrial (ADNmt), el *ADNr 16S* y el citocromo oxidasa subunidad III (*COIII*), para probar la hipótesis de que la especie *O. conchaphila* recolectada de Mazatlán, Sinaloa, pertenece a la especie *O. lurida*. Los individuos de este último se recolectaron en Willapa Bay, WA, para su posterior comparación; la evidencia molecular indicó que *O. conchaphila* y *O. lurida* son especies separadas, a pesar de que las comparaciones morfológicas no revelaron algún rasgo significativo para su distinción morfológica. Pese a la falta actual de diferencias en el diagnóstico morfológico para separar estas especies nominales, los datos moleculares no son consistentes con la sinonimia de la especie y respaldan el restablecimiento de *O. lurida* de todas las localidades de Baja California. Por último, Raith et al. (2016) realizaron un análisis filogenético y de diversidad de especies pertenecientes a la familia Ostreidae del Golfo de California, las cuales se identificaron mediante la secuenciación del *ADNr 16S* y de *COI*, en conjunto con secuencias reportadas en GenBank para realizar comparaciones. Las estimaciones filogenéticas, con máxima verosimilitud, respaldaron la relación entre *Ostrea lurida* y *O. conchaphila*, las cuales se agrupan como linaje hermano de *Myrakeena angelica*, dentro del grupo Ostreidae. También reportaron *O. equestris* en el Pacífico Oriental, y reconocieron cuatro subfamilias dentro de Ostreidae: Ostreinae Rafinesque, 1815, Crassostreinae (Scarlatto y Starobogatov, 1979), Saccostreinae (Salvi et al., 2014), y la nueva subfamilia Striostreinae (Harry, 1985). Otra

subfamilia, Lophinae (Vialov, 1936), es sinónimo de Ostreinae porque de lo contrario sería parafilético de ese taxón. Las secuencias de *Saccostrea palmula* (Carpenter, 1857) revelaron una sorprendente falta de variación genética que contrastaba con su sustancial plasticidad fenotípica. Sorprendentemente, la especie morfológicamente distintiva, *Ostrea tubulifera* (Dall, 1914), se reveló como un ecotipo de *S. palmula*, por lo que aquí se considera un sinónimo menor de esta última especie.

II. HIPÓTESIS

El análisis genético de individuos de la familia Ostreidae con morfotipos diferentes en el estero El Soldado, aportará evidencia de la ocurrencia de especies no registradas con anterioridad.

III. OBJETIVOS

III.1. Objetivo general

Evaluar la introducción de *Crassostrea gigas* alrededor del mundo y sus efectos, así como determinar la riqueza específica de la familia Ostreidae en el estero El Soldado, Sonora.

III.2. Objetivos específicos

1. Identificar los países donde *C. gigas* ha sido introducido por prácticas acuaculturales incluyendo producción, establecimiento, impacto, así como factores socioeconómicos, bióticos y abióticos.
2. Determinar la presencia de ostreidos juveniles y/o adultos, fijados o asentados naturalmente y definir los periodos de fijación de semilla.
3. Caracterizar morfológica y molecularmente a los ostreidos y potenciales híbridos del estero El Soldado.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV. 1. Recopilación bibliográfica de *Crassostrea gigas* como especie invasora

Las introducciones de *Crassostrea gigas* en diversos países han sido documentadas de manera exhaustiva, aunque no sistemática. Se ha recopilado información de revisiones previas (Chew, 1990, 1991; Eldredge, 1994; Ruesink et al., 2005; Zenetos et al., 2005; Miossec et al., 2009; Padilla, 2010; Herbert et al., 2012), así como de colecciones de literatura personal y búsquedas en Web of Science e Internet, enfocadas en países específicos. Se han consultado numerosas bases de datos, entre las que se incluyen: www.cabi.org (Invasive Species Compendium), www.iucngisd.org (Global Invasive Species Database), www.issg.org (Invasive Species Specialist Group), www.spatial.nbnatlas.org (NBNAtlas), www.fao.org/fishery/introsp/seekh/en (Base de datos de la FAO sobre introducciones de especies acuáticas) y www.europe-aliens.org (DAISIE).

La búsqueda de información se prolongó durante más de un año hasta junio de 2021, utilizando criterios de búsqueda clave como "*Crassostrea gigas*", "*Magallana gigas*" y el nombre del país, así como "*Crassostrea gigas*" e "introducción", "*Crassostrea gigas*" y "asilvestrado", junto con diversas combinaciones como "ostión" y el nombre del país, o "*Crassostrea*" y el nombre del país, entre otros. Esta búsqueda se llevó a cabo principalmente en inglés, aunque también se incluyeron resultados en español y francés, y se consideraron artículos en otros idiomas (como italiano, alemán, etc.) siempre que contaran con títulos y resúmenes en inglés, español o francés.

IV.1.1. Introducción, establecimiento y producción

Los datos ecológicos y económicos de las 152 naciones costeras soberanas actualmente reconocidas por las Naciones Unidas, así como de 10 territorios con registros conocidos de introducción del ostión del Pacífico, fueron recopilados de bases de datos de acceso público (Tabla 4).

Para el análisis de la introducción (como un factor binario sí/no), se consideraron 148 países costeros ubicados fuera del área de distribución nativa, excluyendo los territorios debido a que estos representaban únicamente casos de introducción conocida. Es importante tener en

cuenta que es probable que no se hayan reportado algunas introducciones de *C. gigas*, lo que podría conducir a una subestimación de la frecuencia de introducción. Además, dado que los ostiones pueden ser difíciles de distinguir morfológicamente, los informes de la presencia de la especie sin confirmación genética podrían resultar en sobreestimaciones de la incidencia de introducción.

La introducción de los ostiones se evaluó considerando dos factores (PIB y latitud), mientras que el establecimiento se analizó a través de cuatro factores (PIB, latitud, motivo de introducción y año), y la producción se examinó con cuatro factores adicionales (PIB, latitud, longitud de costa y si *C. gigas* se había establecido). Dado que la introducción y el establecimiento eran respuestas binarias, se emplearon modelos lineales generalizados con error binomial (función log-link). Los datos de producción se distribuyeron logarítmicamente y se transformaron en logaritmo base 10 antes del análisis. Algunos factores requirieron transformación para mejorar la normalidad (PIB y longitud de la línea costera, ambos transformados en \log_{10}), mientras que la latitud se ingresó como grados absolutos desde el ecuador, considerando que las condiciones térmicas cambiarían de manera similar con la latitud en ambos hemisferios. Todos los factores continuos se estandarizaron (media = 0, desviación estándar = 1) antes de su inclusión en los modelos, para facilitar la comparación de la fuerza relativa de las relaciones. Se presentan los resultados del modelo que destacan la importancia de cada factor en el modelo completo (solo efectos principales, dado que las interacciones parecían menos plausibles desde una perspectiva biológica). Los factores de inflación de la varianza fueron pequeños (<2) para todos los factores en todos los modelos, lo que indica que es poco probable que la colinealidad haya afectado los resultados. Todos los análisis se realizaron utilizando el software R (R Core Team, 2018).

Tabla 4. Fuentes de información sobre los factores a nivel de país y la historia de la introducción, el establecimiento (poblaciones ferales en el país) y la producción comercial del ostión *Crassostrea gigas*.

Variable	Fuente	Notas
Latitud	https://developers.google.com/public-data/docs/canonical/counties_csv	Aproximaciones al centro del país o territorio. Madeira y Martinique: www map
Línea costera	CIA World Factbook	Islas del Canal del Reino Unido es la suma de Jersey y Guernsey Madeira y Martinica: britannica.com
Producto interno bruto por persona	Datos económicos de las Naciones Unidas y prospecto de población del 2018. CIA World Factbook, 1993–2017 (Islas del Canal, Islas Malvinas, Guam, Islas Vírgenes de E.U.)	Estimaciones nominales principalmente de PIB, excepto en algunos territorios donde los datos se ajustaron por paridad de poder adquisitivo: https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_countries_by_GDP_(PPP) Madeira: entrada de Wikipedia Martinica: us.martinique.org , datos de 2012
Producción comercial	http://www.fao.org/fishery/statistics/global-aquaculture-production/en	1999-2018

IV.1.2. Efectos ecológicos

Clasificamos los efectos de las poblaciones silvestres de ostiones del Pacífico mediante la revisión de publicaciones que documentan experimentos de campo o comparaciones con y/o sin la presencia de ostiones. Si una evaluación de riesgo sugería impactos, no se consideraba evidencia suficiente en ausencia de datos de campo del país. Desde hace mucho tiempo se reconoce que los ostiones del Pacífico pueden actuar como vectores de otras especies no autóctonas (Elton, 1958), a menos que provengan de criaderos certificados. Para evaluar el papel de *Crassosrea gigas* como vector, incluimos publicaciones que enumeraban especies marinas no autóctonas en un área con un probable modo de introducción. Las categorías de efectos identificados fueron los siguientes:

- Efecto negativo: (a) Competencia y/o desplazamiento de ostiones nativos; (b) Competencia y/o desplazamiento de otras especies nativas; (c) Alteración del flujo de agua o la distribución de especies en los arrecifes; (d) Acción como vector de otras especies no autóctonas.
- Efecto neutral: (e) Presencia de especies nativas y *C. gigas* sin competencia espacial.
- Efecto positivo: (f) Formación de arrecifes que sustenta a otros bivalvos; (g) Formación de arrecifes que sustenta a otras especies; (h) Apoyo de las poblaciones silvestres a la recolección de semillas para la acuicultura; (i) Apoyo de las poblaciones silvestres a la extracción de recursos.

Es posible que una misma publicación aborde múltiples categorías de efectos. Además, realizamos una comparación del Producto Interno Bruto (PIB) entre países representados por estudios ecológicos y aquellos con poblaciones silvestres que no tenían evidencia de estudio ecológico.

IV.2. Área de estudio y toma de muestras

El área de estudio fue la laguna costera El Soldado, localizada en la costa este del Golfo de California (Figura 14A) en el municipio de Guaymas, Sonora. Es un Área Natural Protegida con la categoría de Zona Sujeta a Conservación Ecológica (BOGES, 2006). Tiene una superficie de 1.85 km², profundidad promedio de 0.60 m y se comunica con el Golfo de California por medio

de una boca de ≈ 50 m de ancho y ≈ 2 m de profundidad. Por su origen geológico está clasificada como tipo IE (erosión diferencial cañón rocoso inundado) (Lankford, 1977). Está ubicada en una costa con amplitud de marea de 1 m (Filloux, 1973) con influencia de un clima del tipo BW (h '): muy seco, muy cálido y cálido (García, 2004). La tasa de evaporación (2700 mm año^{-1}) excede la tasa de precipitación (230 mm año^{-1}), los aportes de agua dulce son exclusivamente de las escorrentías de lluvias, en el agua la temperatura tiene intervalo anual promedio de 18 - 30 °C, salinidad de 35-39 ppt y oxígeno disuelto de $4 - 7.5 \text{ mg L}^{-1}$ (Medina-Galván et al., 2021).

IV.2.1. Colectores de semilla

Se instalaron colectores para semilla de ostreidos, los cuales constaron de 3 elementos importantes; una boya para su ubicación y mantener los colectores suspendidos en la columna de agua, una cuerda donde se amarraron bolsas de malla, y conchas vacías de bivalvos (ostión y almejas) que se colocaron dentro de las bolsas y sirvieron como sustrato para la fijación de larva (Figura 15). Un sistema colector constaba de 6 bolsas con aproximadamente con 10 conchas cada una, las cuales se amarraron en dos grupos de tres bolsas; un grupo se colocó cercano a la boya por lo que se consideró superficial, mientras que el otro grupo se amarró aproximadamente a 1 m de profundidad. Los sistemas se colocaron en tres sitios del estero el 18 de enero del 2020: uno cerca de la boca (sitio 1; $27^{\circ}57'57.20''$ latitud norte $110^{\circ}58'42.08''$ longitud oeste), otro a la mitad del estero (sitio 2; $27^{\circ}57'30.55''$ latitud norte $110^{\circ}58'22.32''$ longitud oeste), y otro en la parte más alejada de la boca (sitio 3; $27^{\circ}57'08.81''$ latitud norte $110^{\circ}58'22.06''$ longitud oeste) (Figura 14B).

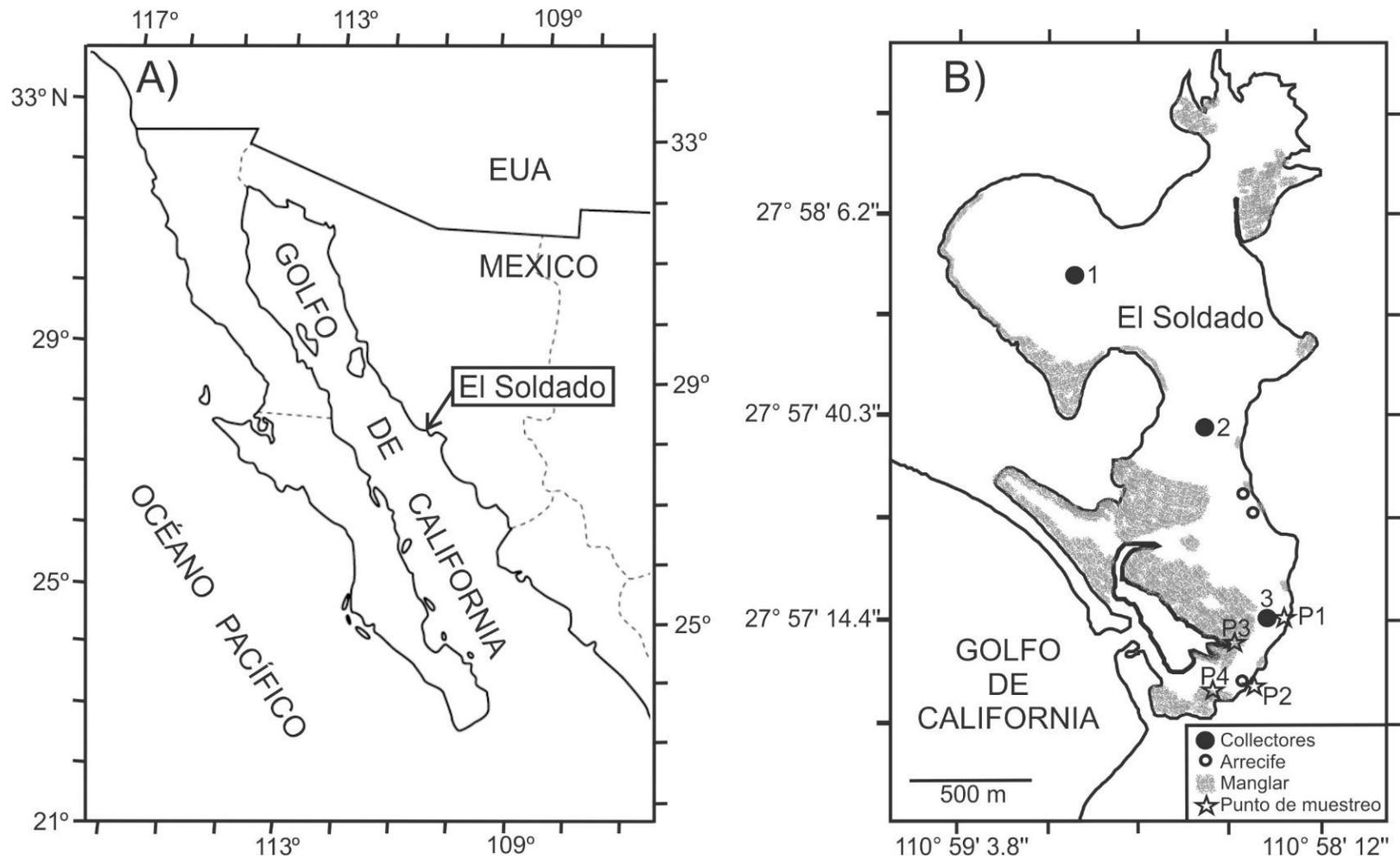


Figura 14. A) Localización de la laguna costera El Soldado en el Golfo de California, B) Áreas de manglar, arrecifes, colectores de semilla y puntos de recolecta dentro de El Soldado.

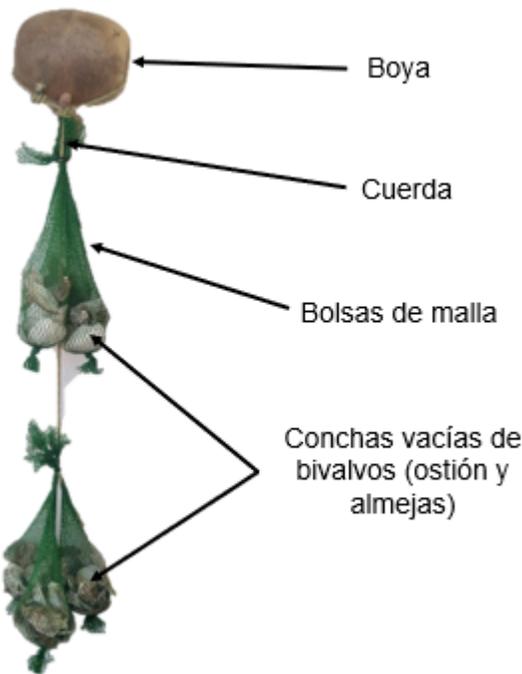


Figura 15. Estructura de los colectores de semilla.

De acuerdo con el plan inicial, en abril se esperaba retirar ese colector para revisar la fijación y en su caso pasar a la fase de engorda. Además, en ese mismo mes le correspondía colocar colectores nuevos para la segunda ronda de fijación. Sin embargo, ese plan no fue posible llevarlo a cabo debido a la prohibición de acceso al estero El Soldado por la pandemia de COVID-19. Hasta el 08 de julio del 2021 fue posible recuperar los colectores, se revisaron y los organismos obtenidos se llevaron al laboratorio de ecología molecular para su posterior análisis. Se instalaron colectores nuevos, mismos que fueron recuperados y cambiados el 15 de noviembre del 2021. Se separaron los organismos fijados en los colectores de julio y se colocaron en canastas Nestier para su crecimiento, este colector se revisó el 25 de noviembre del 2022 en donde solo se pudieron recuperar 2 organismos. El 16 de marzo del 2022 se realizó el cambio correspondiente de los colectores, los organismos pasados murieron y de estos no se consiguieron asentamientos. El 17 de junio se realizó cambio y limpieza, pero no se obtuvieron semillas, ni organismos. La última visita al estero fue el 3 de octubre del 2022, en

donde se obtuvieron 23 organismos de los 3 colectores, los cuales se llevaron al laboratorio de ecología molecular para su posterior análisis.

Los sistemas debían permanecer por tres meses en el agua y luego serían sustituidos por nuevos; esto se llevaría a cabo a lo largo de dos años, pero la pandemia COVID-19 cambió el esquema como se verá en la sección de resultados. Los colectores recuperados se revisaron *in situ*, se contabilizó el número de fijaciones por concha y estas se separaron (cuando había disponibles) y se colocaron en un sistema de cultivo suspendido (módulos de canastas Nestier). En los casos en los que se obtuvo semilla (juveniles), estos permanecieron en el lugar hasta alcanzar una talla adecuada para una mejor identificación morfológica y para facilitar la obtención de tejidos para el análisis de ADN.

IV.2.2. Muestreos

Se programaron muestreos en el estero El Soldado, considerando tres tipos de áreas: rocosas, con manglar y de sedimento blando. Una vez localizados los organismos en las áreas rocosas y de manglar, se recolectaron manualmente los individuos, mientras que, en las zonas de sedimento blando, los organismos se localizaron utilizando manos y pies. Posteriormente, se registraron datos geográficos de la ubicación de los organismos mediante un GPS.

En cada ubicación, se recolectaron entre 10 y 30 individuos de todas las especies de ostreidos presentes, incluyendo *Saccostrea palmula*, que es la especie más abundante en el área, así como aquellos que podrían ser *Crassostrea gigas* o algún híbrido. Además, se obtuvieron 10 individuos de *C. gigas* de un cultivo comercial en la laguna costera La Cruz, Sonora, y se extrajo ADN genómico de 10 individuos de *Crassostrea corteziensis* provenientes de un cultivo comercial en Boca de Camichín, Nayarit. La inclusión de estas dos últimas especies se debe a que servirán como referencia plenamente identificada. También se incluyeron los ostreidos provenientes de los colectores de semilla. Todos los organismos fueron transportados vivos a las instalaciones del laboratorio de Ecología Molecular de la Universidad de Sonora en Hermosillo para su posterior análisis, incluyendo la toma de medidas y peso de los individuos.

Para la identificación de las especies, se utilizaron las siguientes guías de referencia: "Sea Shells of Tropical West America" (Keen, 1971), la "Guía FAO para la Identificación de Especies

para los Fines de la Pesca: Pacífico Centro-Oriental" (Fischer, 1995) y la guía de Lodeiros et al. (2020).

IV.3. Extracción de ADN

El ADN de los ostreidos se obtuvo a partir de 25 mg de una mezcla de porciones de tejido fresco de manto y branquias. Como una medida precautoria, se preservaron porciones de los mismos tejidos de cada organismo en etanol (95%) y en congelación (-70 °C). Para la extracción del ADN se utilizó el juego de reactivos QIAamp DNA Mini Kit siguiendo las instrucciones del fabricante (QIAGEN). La concentración se estimó en un espectrofotómetro NanoDrop 1000 y la pureza se estimó con el cociente de absorbancias A_{260}/A_{280} .

IV.4. Análisis de PCR y electroforesis

Las reacciones de amplificación se llevaron a cabo en un volumen total de 20 µl la cual consta de: 10 µl de solución Crystal Taq Master (Jena Bioscience), 50 ng/µl de ADN, 5 pmol de cada oligonucleótido y agua calidad PCR. Se amplificaron dos fragmentos mitocondriales parciales, *COI* y *ADNr 16S*, utilizando los oligos universales diseñados por Folmer et al. (1994) para el gen *COI* (LCO1490: 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3' y HCO2198: 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3') para un amplicón esperado de ~700 pb, y los oligos para el gen *16S* diseñado por Palumbi (1996) (16Sar: 5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3' y 16Sbr: 5'-CCGGTCTGAACTCAGATCACGT-3'), con un amplicón esperado de ~455 pb. Por último, se utilizaron los oligos para la región ITS1 diseñados por Hedgecock et al. (1999) (ITS-A: 5'-GGTTTCTGTAGGTGAACCTGC-3' e ITS-B: 5'-CTGCGTTCTTCATCGACCC-3') con un amplicón esperado de aproximadamente de ~491-611 pb.

La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para los genes *COI* y *16S* fueron los recomendados por Liu et al. (2011), de la siguiente manera: desnaturalización inicial de 3 min a 94 °C, seguidos por 30 ciclos de 94 °C durante 1 min, temperatura de alineamiento (50 °C para *COI*, 56 °C para *16S*) durante 90 segundos, y una extensión a 72 °C durante 1 min. Al finalizar los 30 ciclos se realizó una extensión final a 72 °C durante 10 min.

Para la región ITS1 las condiciones del termociclador se realizaron tomando como base lo recomendado por Pagenkopp Lohan et al. (2015), de la siguiente manera: desnaturalización inicial de 10 min a 94 °C, seguidos por 35 ciclos de 94 °C durante 30 segundos, temperatura de alineamiento 55 °C durante 1 min, y 72 °C durante 45 segundos, y luego una extensión final a 72 °C durante 5 min.

Todos los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 2% y teñidos con GelRed® Nucleic Acid Gel Stain (Biotium). Se obtuvieron imágenes digitales de los geles por medio del sistema DNR MiniBis Pro. Los productos de PCR fueron enviados al servicio de purificación y secuenciación en ambos sentidos de la compañía Macrogen, Inc. de Corea del Sur y al servicio de secuenciación del IBT-UNAM, utilizando el kit de purificación QIAquick® PCR Purification kit y los resultados fueron verificados utilizando el programa ChromasPro para eliminar ambigüedades y fueron registradas en GenBank (Apéndice 2). Las secuencias obtenidas de todos los genes fueron alineadas con secuencias pertenecientes a la familia Ostreidae reportadas en GenBank utilizando el programa Clustal X (Thompson et al., 1997).

IV.5. Análisis de código de barras del ADN

Se recuperaron árboles filogenéticos de Máxima Verosimilitud (ML) utilizando el programa PAUP*, empleando el mejor modelo evolutivo según el criterio AICc para los genes *ARNr 16S*, *COI* y las secuencias concatenadas de los genes *ARNr 16S + COI+ITS1*. El modelo seleccionado fue el de reversión temporal general (GTR, nst=6): frecuencias de bases variables, matriz de sustitución simétrica. Para la matriz de datos de la región ITS1, se utilizó el modelo simétrico (SYM): frecuencias de bases iguales, matriz de sustitución simétrica (A a T = T a A) en el programa con 1000 réplicas de bootstrap. Posteriormente, los mismos datos se analizaron en el programa MrBayes utilizando los modelos mencionados anteriormente con 10,000,000 de generaciones.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

V.1. Factores Socioecológicos relacionados con las introducciones acuícolas y la producción del ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*) en el mundo

V.1.1. Introducción y establecimiento del ostión del Pacífico por continente

En todos los continentes, el ostión del Pacífico fue introducido en la mayoría de los países costeros de Europa (68%), seguidos por América (55%), Oceanía (50%), Asia (33%, incluyendo a China, Japón y Corea del Sur) y África (24%) (Figura 16). El establecimiento en general ocurrió después de más de la mitad de estas introducciones, siendo más frecuente en Europa (20 de 22 países y territorios, 91%), mientras que en África se registró en un 30% de los casos (3 de 10), en las Américas en un 23% (5 de 22), en Oceanía en un 18% (2 de 11) y en Asia en un 22% (sin incluir el área de distribución nativa, 2 de 9) (Figura 16).

El ostión del Pacífico continúa siendo introducido como una alternativa de la acuicultura en nuevos países. Ninguna otra especie de bivalvo ha logrado una dispersión mundial tan amplia, estando presente en 46 países o territorios como especie cultivada y/o con poblaciones ferales.

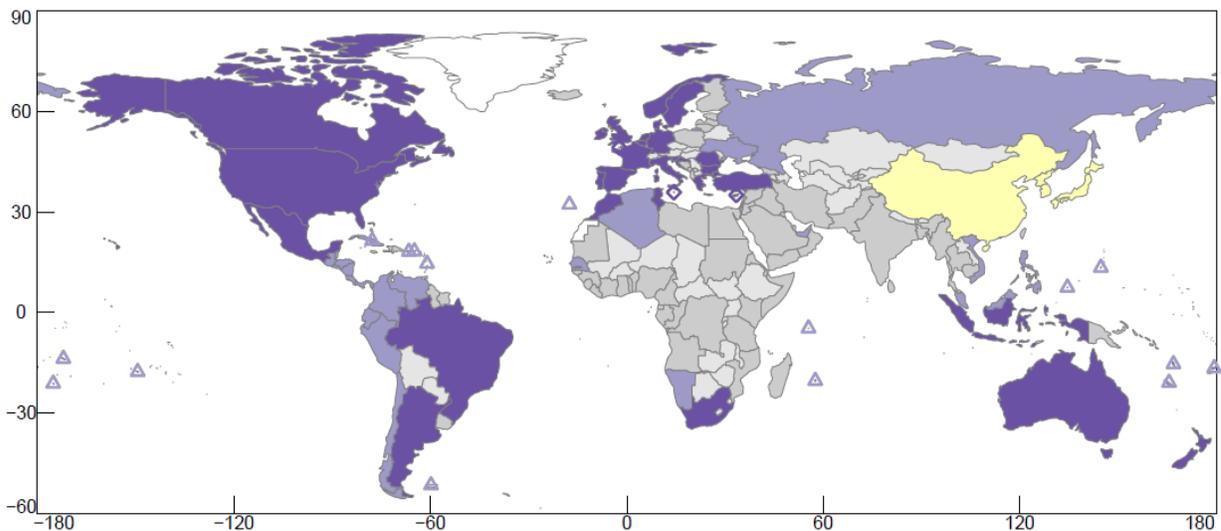


Figura 16. Mapa de los 64 países y 10 territorios en donde se ha reportado la introducción y el establecimiento del ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*). Amarillo: área de distribución nativa, que se extiende hasta el este de Rusia. Gris: país costero sin introducción conocida. Morado claro: introducido, pero no establecido, incluidas las islas marcadas como triángulos. Morado oscuro: establecido (poblaciones que se auto reproducen), incluidas las islas marcadas con diamantes.

La mayoría de estas introducciones tuvieron lugar en las décadas de 1960 y 1980, mucho después de que Elton (1958) destacara el papel de la acuicultura de ostiones en la reorganización de la distribución de las especies marinas.

V.1.2. Factores relacionados con la introducción del ostión del Pacífico

Es más probable que ocurran introducciones de ostión japonés en países con un mayor Producto Interno Bruto (PIB) (Tabla 5, Figura 17). Los dos factores considerados en el modelo de introducción, es decir, la latitud absoluta y el PIB, están correlacionados debido a que las naciones más ricas tienden a ubicarse en latitudes más altas. Sin embargo, los análisis comparativos de modelos indicaron que el PIB explicaba significativamente mejor las variaciones en las introducciones que la latitud ($\Delta AICc = 9.1$).

Otros factores socioeconómicos que podrían influir en las decisiones de introducción incluyen la difusión de ideas entre países vecinos o aquellos con conexiones coloniales, así como la necesidad de sustituir especies nativas de crecimiento lento o pequeñas, o incluso compensar pérdidas debido a la sobreexplotación o enfermedades en las especies nativas. El predominio del factor económico sugiere que los países con menores recursos pueden enfrentar limitaciones en términos de inversión en investigación o infraestructura para explorar nuevas especies en la acuicultura.

La inclusión del PIB como variable explicativa proporciona una perspectiva más amplia sobre la introducción y producción de *C. gigas*, y va más allá de los factores biológicos. Revela que los países con menos recursos han quedado rezagados en las oportunidades que le brinda la acuicultura debido a un menor número de introducciones. Además, la marcada disparidad en el establecimiento de ostiones entre los países con ensayos y aquellos con acuicultura puede tener implicaciones económicas subyacentes. Se observó que los países donde las introducciones fueron solo a corto plazo tenían un PIB considerablemente más bajo en comparación con aquellos donde se mantuvo la acuicultura ($\$13,933 \pm \$2,342$ SE, $N = 28$ frente a $\$29,960 \pm \$4,031$ SE, $N = 36$).

En resumen, nuestros análisis revelan una inequidad generalizada en términos de inversión en la acuicultura de ostiones del Pacífico, con una menor inversión en los países más pobres,

mientras que los países más ricos no solo han podido invertir en la acuicultura, sino también en estudios sobre los impactos ambientales de los ostiones ferales.

Tabla 5. Resultados de modelos lineales que prueban posibles variables explicativas para la introducción, establecimiento y producción de ostreidos del Pacífico (*Crassostrea gigas*).

Variable respuesta	Factor	Estimado (SE)	Valor Z o t
Introducción	Intercepción	-0.25 (0.18)	Z=1.39
	PIB	0.72 (0.24)	3.07**
	Latitud	0.24 (0.21)	1.13
	Desviación residual=179.8, AIC=185.8, pseudo-R ² de Nagelkerke = 0.19		
Establecimiento	Intercepción	-0.12(0.53)	Z=0.22
	PIB	0.09 (0.57)	0.14
	Latitud	1.46 (0.47)	3.08**
	Razón	Pruebas -2,94 (1.01)	2.92**
		Otro 1,25 (1.27)	0.99
	Año	-1.08(0.54)	2.00*
Desviación residual=44.38, AIC=56.4, pseudo-R ² de Nagelkerke = 0.72			
Producción	Intercepción	0.57(0.36)	t = 1.57
	PIB	0.35(0.33)	1.05
	Latitud	-0.68(0.28)	2.41*
	Línea costera	1.02(0.21)	4.74***
	Establecido	1.20(0.54)	2.22*
	r ² ajustada = 0.34		

Nota: La introducción (N = 148 países costeros fuera del área de distribución nativa) y el establecimiento (N = 74, basado en la presencia o ausencia de poblaciones que se reproducen después de la introducción en 64 países y 10 territorios) fueron respuestas binarias. La producción (promedio log10 de 1999 a 2018 para 58 países) siguió la distribución gaussiana. Los resultados estadísticos para la producción se mantuvieron esencialmente sin cambios cuando el análisis se restringió a 39 países donde la producción informada parece ciertamente referirse a *C. gigas*. Los factores de inflación de la varianza para los factores en todos los modelos fueron inferiores a 2, por lo que los factores no mostraron una colinealidad problemática.

* p <0.05, ** p <0.01, *** p <0.001.

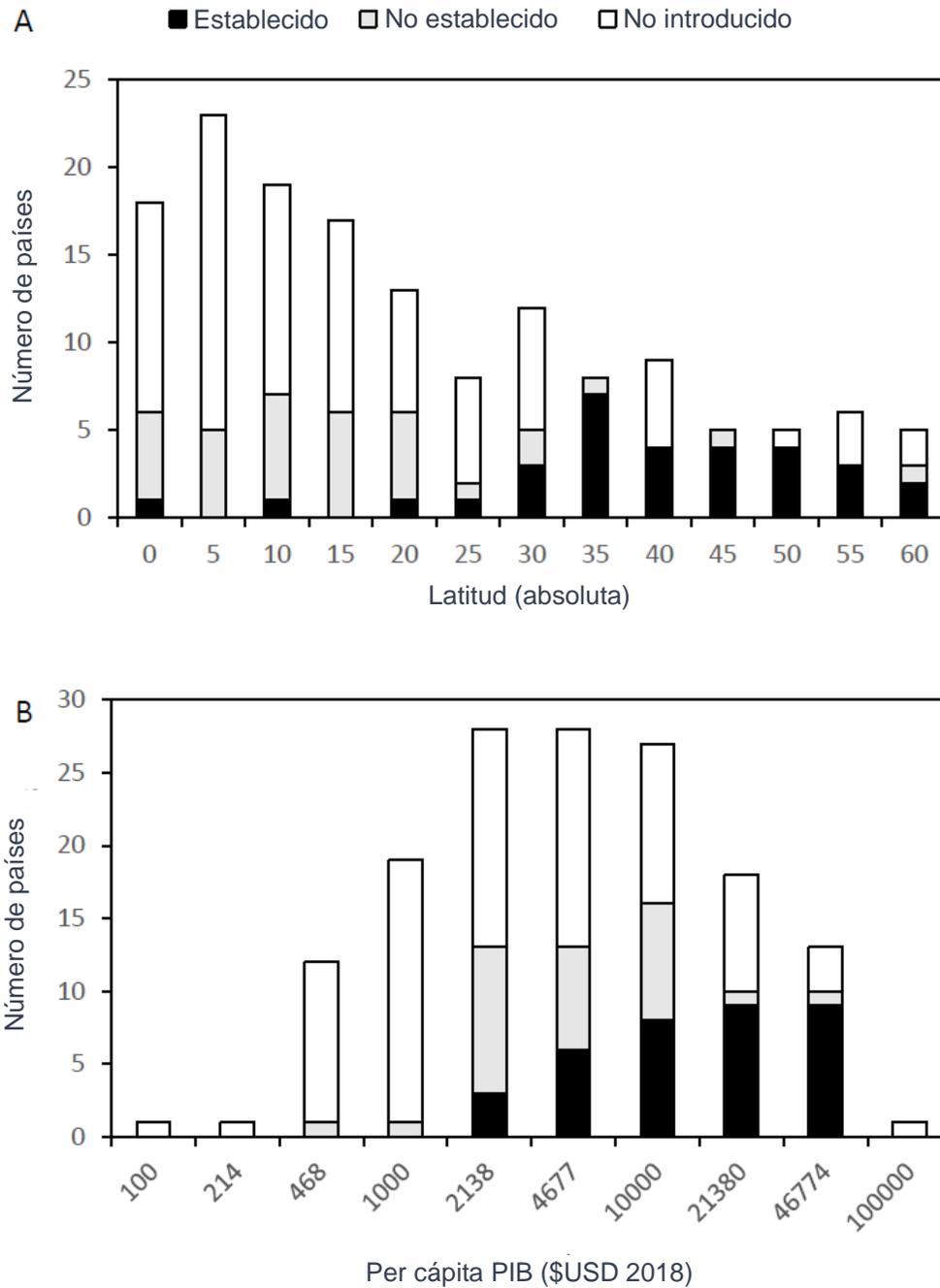


Figura 17. Patrones globales de introducción y establecimiento del ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*) en un total de 148 países costeros fuera del área de distribución nativa. El establecimiento se define por las poblaciones que se reproducen a sí mismas en el país. (a) Patrón latitudinal, agrupado en incrementos de 5 grados por latitud del punto medio del país. (b) Patrón económico basado en el Producto Interno Bruto per cápita del país (2018), agrupado en una escala logarítmica.

V.1.3. Factores relacionados con el establecimiento del ostión del Pacífico

El establecimiento estuvo relacionado con el año y el motivo de la introducción, y varió según la latitud, aunque el Producto Interno Bruto (PIB) no mostró ser un factor significativo (Tabla 5). Se observó una disminución en el establecimiento a medida que las introducciones ocurrieron más recientemente, alcanzando un 70% para las introducciones tempranas, pero solo dos países con introducciones en las últimas tres décadas han logrado establecer poblaciones de *C. gigas* (Figura 18). En presencia de la acuicultura, los ostiones del Pacífico se establecieron en 23 de 36 casos (64%), mientras que los ensayos mostraron un menor índice de establecimiento (1 de 28 casos, 4%). En siete de diez casos, el establecimiento ocurrió por razones desconocidas o no especificadas.

El establecimiento del ostión del Pacífico aumentó en latitudes más altas, lo que concuerda con el rango nativo de *C. gigas*, que se extiende desde los 31° hasta los 52° N. Se observó un punto de inflexión en los 30° de latitud, donde se registró un cambio significativo en el establecimiento, sin una disminución evidente en las latitudes más altas. Aunque Alaska, se ha codificado con los mismos colores que Estados Unidos en el mapa de la Figura 16, no ha reportado establecimiento, sin embargo, se han registrado casos de reproducción exitosa de *C. gigas* en otras áreas, a pesar de que las temperaturas esperadas se reportan como “demasiado frías” (Kerckhof et al., 2007; Wrange et al., 2010).

La expansión exitosa de *C. gigas* hacia los polos desde su área de distribución introducida puede atribuirse a varios factores. En primer lugar, las isoclinas térmicas con mayor dispersión en los márgenes orientales que en los occidentales de los océanos pueden facilitar este fenómeno. Además, las bahías localmente cálidas proporcionan condiciones óptimas para el desove y el desarrollo larvario a través de un tiempo de residencia prolongado (Troost, 2010). Por último, las condiciones térmicas favorables asociadas con el cambio climático pueden estar ampliando la zona de los polos y permitiendo una mayor adaptación de *C. gigas* (Lejart, 2009; Laugen et al., 2015). Con base en las temperaturas en las que *C. gigas* ha logrado establecer poblaciones, su distribución potencial podría abarcar hasta 100,000 km de costa a nivel mundial, en comparación con los aproximadamente 40,000 km actualmente, que oscilan desde temperaturas de invierno -1.7 °C hasta máximas de verano 26.7 °C (McAfee, 2021).

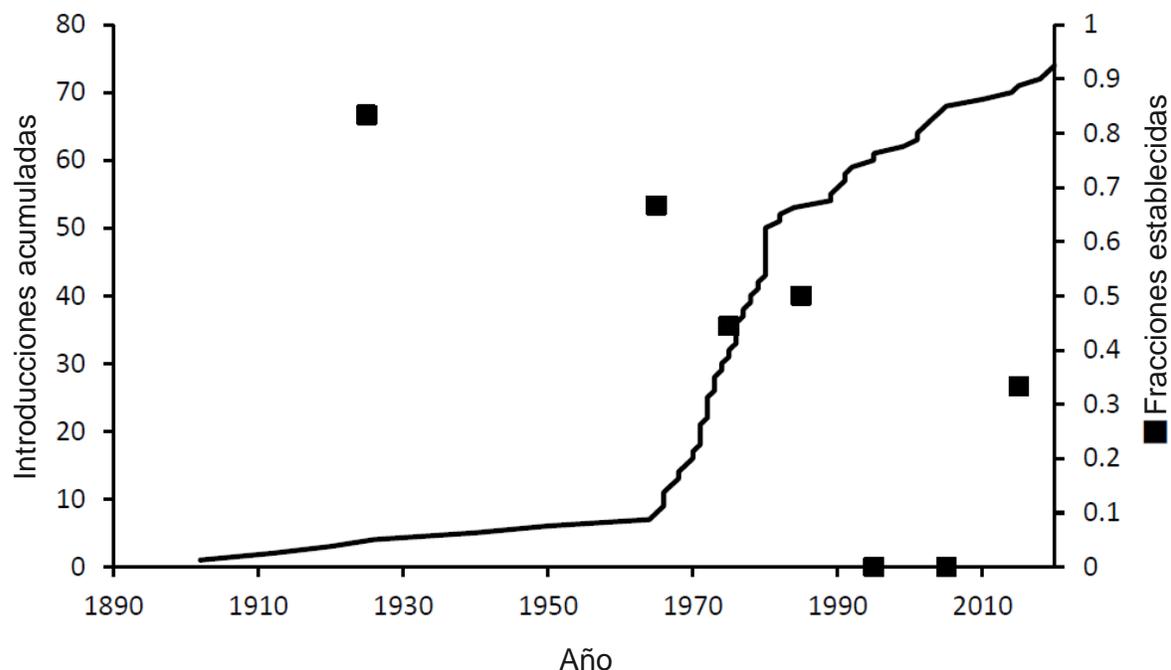


Figura 18. Patrón temporal de introducciones del ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*) a 64 países y 10 territorios. Los puntos muestran la fracción de países donde se establecieron los ostiones (poblaciones que se reproducen por sí mismas), clasificadas por década de la primera introducción.

Las introducciones recientes han ocurrido a un ritmo más lento y han resultado en un menor establecimiento. Estos patrones temporales sugieren una precaución continua en lugar de una saturación evidente. Es posible que las medidas de regulación implementadas por organizaciones marinas internacionales hayan contribuido a esta desaceleración, como el Código de Prácticas del CIEM sobre las Introducciones y Transferencias de Organismos Marinos, desarrollado inicialmente en 1973 (ICES, 2005). Aunque *C. gigas* se ha introducido en menos de la mitad de los países costeros y ocupa menos de la mitad de su rango térmico estimado, según lo señalado por McAfee y Connell (2020), aún no parece haber alcanzado una saturación en términos de introducción o establecimiento.

Existe un vacío de información respecto a la producción de *C. gigas* en varias áreas, incluidos Senegal, Emiratos Árabes Unidos e Islas Malvinas, donde se informa sobre la producción sin documentación de importación para el cultivo.

Del total de introducciones, el 51% ha resultado en actividades de acuicultura y/o extracción silvestre. La presencia de *C. gigas* representa la posibilidad de desarrollar una industria generadora de empleo y recursos, especialmente en países subdesarrollados, donde podría ofrecer una fuente de proteína de calidad a un costo relativamente bajo y promover el desarrollo social a través de la actividad económica.

Los países de latitudes más bajas no parecen estar en desventaja en cuanto a la producción comercial, aunque es importante señalar que este análisis no consideró muchos lugares donde los ensayos de acuicultura se han llevado a cabo sin éxito en los trópicos. La reducción en el establecimiento en latitudes más bajas sugiere la presencia de barreras para el asentamiento reproductivo y/o larvario, posiblemente asociadas con altas temperaturas y otras variables, o bien que las altas temperaturas pueden generar un equilibrio energético deficiente para los adultos en condiciones oligotróficas (Mann, 1979; Ibarra et al., 2017). Sin embargo, el bajo riesgo de establecimiento en los trópicos podría favorecer la obtención de permisos para la introducción y el cultivo de *C. gigas*, dada su alta factibilidad y rentabilidad en estas áreas (Lodeiros et al., 2018; Treviño et al., 2020). Es importante destacar que, independientemente de la latitud, todas las actividades deben realizarse con la máxima precaución.

En contraste con las latitudes más bajas, *C. gigas* ha demostrado casos sorprendentes de reproducción exitosa en latitudes más altas, como en el norte de Europa y Escandinavia, donde no se esperaba su establecimiento debido a las bajas temperaturas para el desarrollo larvario (Drinkwaard, 1999; Kerckhof et al., 2007). Estudios indican que las latitudes más allá del ecuador probablemente experimentarán un aumento del riesgo de establecimiento de *C. gigas* debido al calentamiento global, que ya ha demostrado influir en la reproducción exitosa (Diederich et al., 2005; Dolmer et al., 2014; Valdez y Ruesink, 2017). A pesar de estas oportunidades, varios países de latitudes más altas, incluidos Bélgica, Dinamarca, Noruega y Suecia, aún no han aprovechado plenamente las posibilidades de producción, lo que coincide con la relación negativa entre producción y latitud en el análisis estadístico.

En el Mediterráneo y el Mar Negro, las fronteras entre países generan escalas espaciales que podrían permitir que las larvas alcancen nuevas regiones sin una introducción deliberada. La certeza sobre la introducción de la especie en Albania, Montenegro y Bosnia y Herzegovina a lo largo del Golfo de Trieste era incierta, sin embargo, las calificamos como casos sin

presentación. No pudimos confirmar si una introducción de ostiones reportada en Myanmar correspondía a *C. gigas* (podría tratarse de *C. ariakensis* [<http://www.fao.org/fishery/introsp/3914/en>]). Es probable que los ostiones recolectados en Mauritania e Irán sean especies nativas en lugar de *C. gigas*. Senegal, Emiratos Árabes Unidos, Indonesia y Siria requieren mayor documentación sobre la introducción de *C. gigas*, a pesar de haber sido incluidos en este análisis (Tabla 6).

Los análisis de establecimiento (como un factor binario sí/no) incluyeron 64 países y 10 territorios que se sabe han recibido transferencias de *C. gigas* (Figura 19, Tabla 6). *C. gigas* no se consideró establecida en Vanuatu o la Polinesia Francesa, ya que la fuente original citada (GISD, 2020) indicó que la especie fue introducida, pero no se disponía de información sobre su establecimiento (Eldredge, 1994). Respecto a Fiji, a pesar de un informe sobre la presencia de ostiones fuera de la acuicultura (GISD, 2020), no existen evidencias recientes de establecimiento. Se encontraron pruebas independientes de establecimiento en Bulgaria y Rumania, pero no en otros países del Mar Negro (Rusia, Ucrania y Georgia). Identificamos evidencia de establecimiento en 32 países o territorios, superando lo reportado recientemente (24 países; McAfee y Connell, 2021), aunque en Indonesia sería beneficiosa una evaluación genética (Tabla 6).

La producción comercial fue calculada sumando la producción de ostiones reportada a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), promediada entre 1999 y 2018. Se disponía de datos de producción o se inferían para tres países en el área de distribución nativa y Taiwán, que produce *C. angulata* (Mann, 1989), así como para países y un territorio con poblaciones establecidas de *C. gigas*, así como 20 países y dos territorios que producen ostiones incluyendo *C. gigas*, sin establecimiento conocido (Figura 19, Tabla 6). Se halló evidencia de producción en algunos países, basada en artículos publicados o informes de Internet, a pesar de la ausencia de datos de la FAO (Bélgica, Bulgaria, Chipre, Ucrania, Vietnam y Rumania con un promedio bajo de la FAO, ingresado como 0.1 toneladas/año con fines de análisis).

Tabla 6. Países y territorios donde se introdujo al ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*), incluido el año, motivo, resultado de la introducción y las estadísticas de producción de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación durante las dos últimas décadas.

País	Año de introducción (*quizá antes) o primera publicación	Motivo de la introducción	Año de establecimiento (*quizá antes)	Producción de <i>C. gigas</i> (o de ostreidos) mediante la acuicultura + capturas, toneladas/año, promedio 1999-2018
<i>África: 38 países costeros</i>				
Argelia	1973*	Acuicultura		1.3
Cabo verde	1999	Pruebas		
Mauritania	1999*	?		
Mauricio	1971	Pruebas	2002*	(3.6)
Marruecos	1966	Acuicultura		257.7
Namibia	1990	Acuicultura		216.2
Senegal	2001*	?		33.1 ¿mal identificado?
Seychelles	1974	Pruebas		
Sudáfrica	1950	Acuicultura	2001	279.4
Túnez	1984*	Acuicultura	1985	16.1
<i>América: 33 países costeros</i>				
Argentina	1982	Pruebas	1987	50.5
Belice	1980	Pruebas		
Brasil	1974	Acuicultura	2005*	(2,192)
Canadá, costa oeste	1912	Acuicultura	1932	6,970
Chile	1977	Acuicultura		1,697
Colombia	1995	Pruebas		
Costa Rica	1979	Acuicultura		7.5
Cuba	1991*	Pruebas		(1,314)
Ecuador	1980	Acuicultura		1.6 + 0.8
El Salvador	2001	Acuicultura		(5.1)
Guatemala	1995	Pruebas		
Honduras	2015*	Pruebas		
México	1973	Acuicultura	2019*	2,531
Nicaragua	1972	Pruebas		(0.75)
Panamá	2005	Pruebas		
Perú	1992	Acuicultura		3.1
EUA costa oeste	1902	Acuicultura	1936	34.486 + 5.459
EUA costa este		Pruebas		
Alaska	1980	Acuicultura		
Hawái	1926	Acuicultura	1990	

Venezuela	1976	Pruebas		(1,107)
<i>Asia: 36 países costeros (incluyendo Corea del Norte, Corea del Sur, Japón y China dentro del rango nativo.</i>				
China	1979	Acuacultura	Rango nativo	(3,679,405)
Indonesia	2014*	?	Si es <i>C. gigas</i> , está establecido	(557.4)
Irán	2011*	?		
Israel	1976	Pruebas		(0.15)
Japón	1990*	Pruebas	Rango nativo	195,945
Malasia	1980	Acuacultura		(625.1)
Myanmar	1990	Pruebas, especies inciertas		
Filipinas	1966	Pruebas		(19,275)
Singapur	2003	Acuacultura		7.8
Corea del Sur	1980	Pruebas	Rango nativo	252,249 + 20,981
Siria	2002*	Pruebas		
Taiwán				
Turquía	1989*	Deriva	1989*	<i>C. angulata</i> 25,057 + 9 (75.9)
Emiratos Árabes Unidos	2017*	?		0.75 ¿mal identificada?
Vietnam	2019*	Acuacultura		Granjas presentes
<i>Europa: 31 países costeros</i>				
Bélgica	1969	Acuacultura	1990	Ningún reporte reciente
Bosnia y Herzegovina				
Bulgaria	2010	Deriva	2010	Granjas presentes
Croacia	1970	Deriva	1970	(53.9)
Chipre	1970*	Acuacultura (también deriva)	2002*	Granjas presentes
Dinamarca	1978*	Acuacultura	A mediados de los 90	0+0.75
Francia	1966	Acuacultura	1975*	97,272+32
Alemania	1971	Acuacultura	1990	83.0
Grecia	1989*	Deriva	1989	(10.9)
Irlanda	1965	Acuacultura	1980s	7,009
Italia		Acuacultura	1987*	40.0
Malta		Pruebas	1996*	
Montenegro				
Países Bajos	1964	Acuacultura	1971	0+3.6

Noruega	1979	Acuacultura	2005	Ningún reporte reciente
Portugal	1977	Acuacultura	1999*	534.4+26.4
Romania	1980	Acuacultura	1995	Granjas presentes
Rusia, Mar Negro	1976	Pruebas	Rango nativo	(153.6) Granjas presentes
Rusia, costa este				
Eslovenia	1971*	Deriva	1971	
España	1980	Acuacultura	2002*	791.3+26.4
Suiza	1973	Acuacultura	2007	(6.4)
Ucrania	1976	Pruebas		Granjas presentes
Reino Unido	1926*	Acuacultura	1965	1,248+24
<hr/>				
Oceanía: 14 países costeros				
Australia			1967	3,932
Tasmania	1940	Acuacultura	1949	
Fiyi	1968	Acuacultura	1982, ahora desaparecida	
Nueva Zelanda	1971*	Embarcaciones	1971	2,902+40
Palaos	1972	Pruebas		
Samoa	1980	Pruebas		
Tonga	1975*	Pruebas		
Vanuatu	1920	Pruebas		
<i>Territorios</i>				
Islas de Canal (Europa)	1982	Acuacultura (y deriva)	1982	860.4
Islas Cook (Oceanía)	2020*	Acuacultura		
Islas Malvinas (territorio británico de ultramar)	2004*	?		0.2
Polinesia Francesa (Oceanía)	1972	Pruebas		
Guam (Oceanía)	1975	Pruebas		
Madeira (África)	1991	Pruebas		
Martinica (América)	1972	Pruebas		

Nueva Caledonia (Oceanía)	1967	Acuacultura	42.1
Puerto Rico (América)	1980	Pruebas	
Islas Vírgenes EUA (América)	1980*	Pruebas	

Nota: Los países están ordenados alfabéticamente por continente, seguidos de 10 territorios con introducciones conocidas. Las razones incluyen acuacultura (cultivo a lo largo de años), ensayos experimentales (pruebas de supervivencia y crecimiento), expansión debido a la deriva larvaria de otros países, transporte relacionado con el transporte marítimo y sin introducción informada, con posible confusión de especies (?). El año de establecimiento se proporciona en los casos en que se informan poblaciones que se reproducen a sí mismas en el país. Los detalles de esta información se pueden ver en el Apéndice 1.

Para dos países con *C. gigas* establecido, no existe evidencia reciente de su uso comercial (Malta y Eslovenia, registrados como 0.05 toneladas/año para propósitos de análisis). Se examinó un conjunto de datos amplio que incluía países que reportaban categorías de ostiones que podrían incluir a *C. gigas* (N = 58, incluyendo a China, un importante productor mundial de ostiones en la cuenca dominante) y un conjunto de datos más reducido de países con alta certeza de producción de *C. gigas* (N = 39, incluyendo a Malta y Eslovenia debido a sus poblaciones establecidas; Tabla 6). Ambos conjuntos superan el recuento reciente de 27 países donde se cultiva ostión del Pacífico (McAfee et al., 2021).

V.1.4. Factores relacionados con la producción ostrícola

Tres factores emergieron como variables explicativas significativas de la producción comercial de ostreidos, tanto al considerar países con cierta producción de *C. gigas* (N = 39) como en un conjunto de países más inclusivo (N = 58, Tabla 7). Se observó un aumento en la producción comercial con la longitud de la costa y la presencia de poblaciones nativas o establecidas de *C. gigas*, mientras que disminuyó en latitudes más altas (Figura 20). Es importante destacar que menos del 1% de la producción se destinó a las capturas, ya que la acuacultura constituye el modo dominante de producción de ostreidos. China lidera la producción notificada de ostreidos de captación, aportando el 84%, seguida de Japón con otro 4.4%. Dentro de su área de distribución nativa, China, Japón y Corea del Sur han recibido *C. gigas* de otros países,

contribuyendo así a la producción acuícola en China (Li et al., 2006). Sin embargo, se destaca la necesidad de mejorar la calidad de los informes comerciales de ostreidos reportados por la FAO, que parecen ser insuficientes para algunos países, como Vietnam, Bélgica, Bulgaria, Ucrania y Chipre.

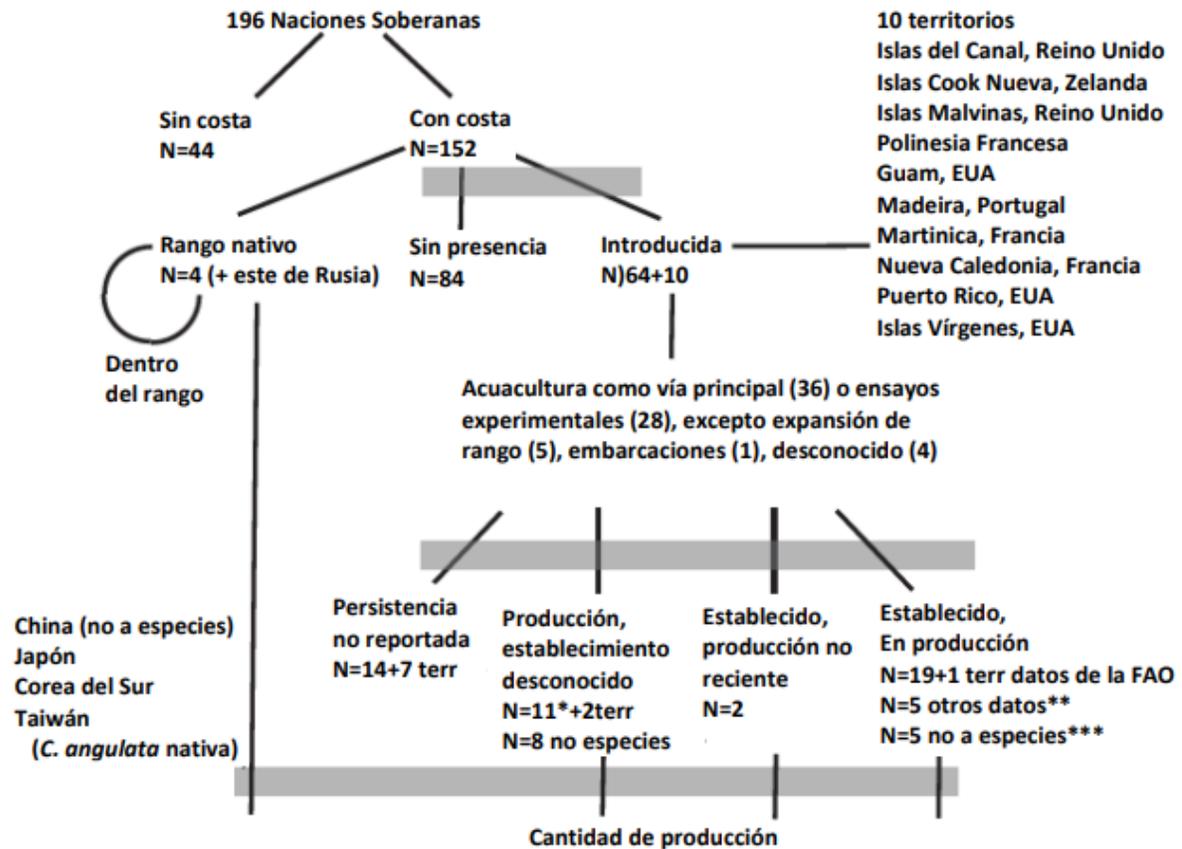


Figura 19. Representación esquemática del conjunto de datos mundial sobre la introducción y producción del ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*). Las barras grises horizontales representan las secciones del conjunto de datos analizadas (de arriba a abajo) para la introducción, el establecimiento y la producción comercial. Se incluyen países como *Senegal, Emiratos Árabes Unidos (con datos de la FAO), Ucrania y Malasia (con otras pruebas de producción). Además, se consideran **Brasil, Bélgica, Bulgaria, Chipre y Noruega, así como ***Indonesia, Turquía, Croacia, Grecia y Suecia. La categoría "Otros datos" se refiere a pruebas distintas de las cifras de la FAO para el cultivo de *C. gigas*, mientras que "No a especies" se relaciona con la producción de la FAO notificada como *Crassostrea* spp. u otros ostiones. Cabe destacar que, aunque Taiwán no se encuentra en el área de distribución nativa, se incluyó en el análisis de producción debido a que *C. angulata* se encuentra relacionada.

Algunos países han logrado una alta producción comercial sin capitalizar o provocar poblaciones ferales. Chile es un caso destacado, posiblemente debido a la limitada presencia de áreas con temperaturas de agua cálida o tiempos de retención que permitan el reabastecimiento de larvas a la costa (Hoyl y Uribe, 1990). Los criaderos de Cultivos Marinos de Tongoy Ltda. y la Universidad Católica del Norte, en la Región de Coquimbo, han producido grandes cantidades de semilla desde 1982 hasta 1989, abasteciendo a 32 cultivos suspendidos y 28 intermareales concesionados en todo el país (Juliano et al., 1989). Estos criaderos continúan suministrando semilla no solo para la producción local, sino también para la exportación mundial.

V.1.5. Impactos de las poblaciones ferales de *Crassostrea gigas*

Los impactos de las poblaciones ferales del ostión del Pacífico han sido principalmente estudiados en países de mayor desarrollo económico, incluyendo tres en América (EE. UU., Canadá y Argentina), seis en Europa (además de otros donde se han realizado evaluaciones de riesgo o estudios en la región escandinava, a lo largo del Golfo de Trieste o el Mar Negro), y dos en Oceanía (Australia y Nueva Zelanda), sin embargo, no se encontraron estudios en África o Asia. Los efectos de *C. gigas* ferales abarcan una amplia gama, desde impactos negativos hasta positivos, a menudo asociados con beneficios económicos (Tabla 7), los cuales se detallan con mayor precisión por continente en las siguientes secciones. En áreas donde *C. gigas* se ha establecido, los efectos han sido estudiados en países con un PIB promedio de US\$ 45,772 (DE \$19,497, N = 11), el doble en comparación con aquellos sin estudios de impacto (US\$ 24,061, DE \$21,831, N = 21; $t_{1.30} = 6.1$, $p = 0.02$). Se han llevado a cabo esfuerzos de erradicación en áreas restringidas de Noruega, Suecia (Troost, 2010), Reino Unido (McKnight y Chudleigh, 2015), Australia (Wolf y Medcof, 1974) y Sudáfrica (Keightley et al., 2015).

Tabla 7. Estudios que documentan los efectos negativos y positivos del establecimiento de poblaciones ferales de *Crassostrea gigas* en diferentes países.

Tipo de efecto	Descripción general de este efecto	Países en donde estos efectos han sido registrados
Negativo	Competir y/o desplazar a especies de ostreidos nativos	Australia (Pollard y Hutchings, 1990); Nueva Zelanda (Dinamani et al., 1991); EUA (Buhle et al., 2009); Irlanda (Thieltges et al., 2009); Rumania (Krapal et al., 2019); Croacia (Ezgeta-Balić et al., 2020b)
	Competir y/o desplazar a otras especies nativas	France (Cognie et al., 2006); Alemania (Diederich, 2006); Países Bajos (Troost, 2010); EUA (Wagnet et al., 2012); Reino Unido (Herbert et al., 2012); Argentina (Lomovasky et al., 2014); Rumania (Krapal et al., 2019); Croacia (Ezgeta-Balić et al., 2020b)
	Construcción de arrecifes que altere el flujo del agua, la distribución, etc.	Países Bajos (Troost et al., 2009); Irlanda (Green et al., 2012); EUA (Wheat y Ruesink, 2013).
	Vector para la introducción de especies invasoras	Francia (Perez et al., 1984); Irlanda (Holmes y Minchin, 1995); EUA (Wonham y Carlton, 2005); Canadá (Gillespie, 2007).
Neutral	Presencia de especies nativas y <i>C. gigas</i> , pero sin competencia espacial	Nueva Zelanda (Dunphy et al., 2006); Rumanía (Krapal et al., 2019); Croacia (Ezgeta-Balić et al., 2020b).
Positivo	La formación de arrecifes utilizado como refugio para otros bivalvos	Países bajos (Troost et al., 2009).
	La formación de arrecifes utilizado como refugio para otras especies	Nueva Zelanda (Dinamani et al., 1991); Argentina (Escapa et al., 2004); Países bajos (Wolff, 2005); Alemania (Markert et al., 2010); Francia (Robert y Gérard, 1999); Reino Unido (Herbert et al., 2012).

Recolección de semilla de poblaciones ferales para el uso de la ostricultura

Francia (Robert y Gérard, 1999); Australia (Ward et al., 2000); Países Bajos (Smaal et al., 2009); Canadá (Gillespie, 2012); EUA (Weisberg et al., 2016).

Extracción de individuos de poblaciones ferales

Francia (Gouletquer y Heral, 1997); Canadá (Reid, 2020).

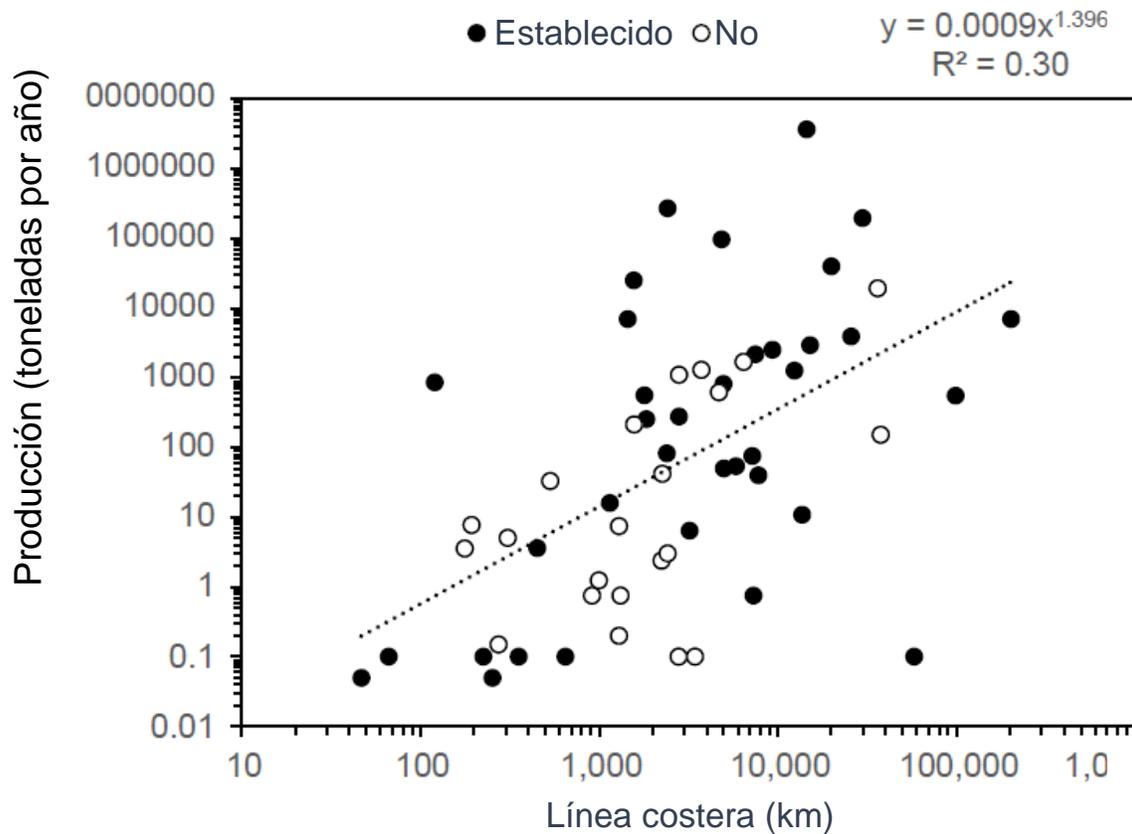


Figura 20. Producción ostreidos (incluido el ostión del Pacífico, *Crassostrea gigas*) en países y territorios que difieren en longitud de costa. Los valores de producción se basan tanto en la acuicultura como en las capturas silvestres notificadas a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Los puntos que se muestran a 0.1 toneladas/año probablemente tengan algo de producción, pero no se declararon (Bélgica, Bulgaria, Chipre, Noruega, Rumanía, Ucrania y Vietnam) y los de 0.05 no proporcionaron evidencia de producción comercial a pesar de las poblaciones establecidas (Malta y Eslovenia).

Todas las introducciones conllevan riesgos para los países receptores, principalmente el establecimiento de poblaciones ferales, situación que ha ocurrido en la mitad de los países para *C. gigas*. Sin embargo, las poblaciones ferales de *C. gigas* muestran una gama de impactos, desde negativos hasta positivos. Fuera de los países más desarrollados, los efectos han sido insuficientemente estudiados, lo que genera numerosas lagunas en la comprensión del impacto de *C. gigas*. Se necesitan estudios en varios aspectos, especialmente para identificar efectos no deseados con el fin de implementar medidas de contención o control, o para guiar acciones

potenciales de explotación. Por ejemplo, en Noruega, la agencia gubernamental ambiental se centra en la eliminación de ostiones para prevenir cambios ambientales, mientras que los administradores de pesca y acuicultura se concentran en la cosecha y en la posible acuicultura futura (Troost, 2010).

Crassostrea gigas se establece como una población feral en regiones templadas, con la capacidad de formar grandes arrecifes naturales, aunque estos se encuentran con menos frecuencia en áreas subtropicales, y hay pocos informes de su presencia en los trópicos. En este sentido, sería especialmente valioso estudiar genéticamente los ostiones silvestres reportados como *C. gigas* en Indonesia (6° N) (y en Hawái, 20° N). Los ostiones presentan una morfología externa variable, y solo estudios genéticos recientes han podido determinar que *C. gigas* no está presente entre los ostiones silvestres de Hong Kong (Lam y Morton, 2016), el sur de China (Wang et al., 2010) o Taiwán (Hsiao et al., 2016).

V.1.5.1. América

En el oeste de los Estados Unidos, *C. gigas* compite por alimento y espacio con el ostión nativo *Olympia Ostrea lurida* (Chew, 1991; Buhle y Ruesink, 2009) y ha reemplazado a *O. lurida* como la especie de ostión dominante en el Pacífico nororiental (Ruesink et al., 2006). *C. gigas* también puede competir con otras especies que ocupen su mismo espacio, particularmente con *Zostera marina* en sedimentos blandos (Tallis et al., 2009; Wagner et al., 2012). La concha de ostión puede atraer cangrejos que posteriormente reducen la densidad de las almejas (Iribarne et al., 1995; y Ruesink, 2013). En costas rocosas, *C. gigas* fungió como ecosistema óptimo para las lapas (Padilla, 2010). Los desplazamientos de *C. gigas* para prácticas de acuicultura están documentados como uno de los principales factores para la introducción de organismos marinos invasores (Byers, 2000; Wasson et al., 2001).

En el oeste de Canadá, se redujo el pasto marino, además, otras propiedades del ecosistema cambiaron bajo el contexto de una zona de ostreidos contra un escenario sin ostreidos presentes (Kelly y Volpe, 2007; Kelly et al., 2008). Los autores encontraron que la presencia de poblaciones ferales ha provocado la interferencia de la conexión anterior de los lechos de *Zostera* por cubiertas de guijarros, teorizando que los productos de desecho de los ostreidos

provocan la pérdida de *Zostera* hacia el océano de los criaderos de ostreidos. La actividad acuícola, en particular la importación de semilla del ostión del Pacífico ha sido uno de los vectores para la introducción de especies exóticas, incluidas las algas marinas japonesas *Sargassum muticum*, el pasto marino *Zostera japonica*, el caracol de barro japonés *Batillaria atramentaria*, el taladro de ostreidos japonés *Ocenebrellus inornatus* y la almeja de Manila, *Venerupis philippinarum* a Canadá (Gillespie, 2007).

En Argentina, los arrecifes de ostreidos han cambiado la arquitectura espacial de las comunidades intermareales, mostrando el papel de *C. gigas* como ingeniero de ecosistemas que facilita el uso de un entorno físicamente estresante (Méndez et al., 2015). Aunque la mortalidad de la halófito *Spartina alterniflora* puede ocurrir debido a la macroincrustación ocasionado por *C. gigas* (Lomovasky et al., 2014). En general, los estudios sugieren un aumento de los efectos positivos en las zonas de refugio y la abundancia de especies nativas, y las áreas ahora son elegidas por especies de aves endémicas y migratorias, que aparentemente han aumentado sus tasas de alimentación (Escapa et al., 2004). Sin embargo, en el sustrato de arenisca fina, los ostiones del Pacífico no cambiaron notablemente la composición de la comunidad bentónica (Méndez et al., 2015).

V.1.5.2. Europa

En el Reino Unido, los arrecifes de ostreidos parecen aumentar la diversidad de especies sin desplazar a las especies nativas, mientras que algunas pequeñas áreas intermareales utilizadas por el gusano ross *Sabellaria spinulosa* son asfixiadas por los arrecifes de *C. gigas* en las costas de Kent (Herbert et al., 2016). Por lo tanto, se implementaron medidas de control para frenar la proliferación de poblaciones de ostreidos en esta región (McKnight y Chudleigh, 2015).

En los Países Bajos, las poblaciones ferales de *C. gigas* han provocado cambios significativos en el ecosistema del Mar de Wadden. Los ostiones del Pacífico formaron grandes y gruesos arrecifes de ostreidos en las zonas intermareales y submareales del estuario de Oosterschelde, que ahora son utilizadas por la fauna de invertebrados y se encuentran en elevaciones adecuadas para las aves zancudas (Troost, 2010). No obstante, los arrecifes han permitido la colonización de otros organismos exóticos (Wolff, 2005). Los ostiones del Pacífico

pueden desplazar a los mejillones *Mytilus edulis*, aunque los lechos de mejillones mostraron una recuperación de espacio a más largo plazo (Troost, 2010). *C. gigas* parece utilizar el nicho disponible dejado por el ostreido nativo *Ostrea edulis* (Troost, 2010). Por otro lado, los ostiones del Pacífico compiten directamente con los bivalvos nativos (*M. edulis*, *Cerastoderma edule*) por las mismas fuentes de alimento, disminuyen las cantidades de alimentos accesibles a otras especies (Troost, 2010). Este autor encontró que la competencia por el alimento entre los ostiones del Pacífico con los bivalvos nativos ocurre cuando los requisitos de hábitat se superponen, pero esto ocurre solo en los márgenes. *C. gigas* puede consumir larvas de otros bivalvos (Troost, 2009; Smaal et al., 2009); la larvifagia contribuye significativamente a la mortalidad de las larvas de bivalvos (Tan y Ransangan, 2017) particularmente de mejillones en relación con los ostreidos porque las larvas de mejillón son más lentas, lo que reduce la capacidad de migrar, escapar de los depredadores, encontrar comida o nadar usando las mareas (Troost, 2010). Por el contrario, se estableció que *C. gigas* reduce la carga parasitaria de los mejillones en lechos mixtos ya que actúa como distractor (Thieltges et al., 2017).

En Irlanda, aunque *C. gigas* generalmente no se propaga ampliamente desde los sitios de introducción y las poblaciones autosustentables ocurren en bajas densidades, se ha sugerido la erradicación de las poblaciones de *C. gigas* ferales para la protección de las poblaciones nativas de *Ostrea edulis* (Zwerschke et al., 2018). En el lodo intermareal bajo en Ballylin Point (Condado de Donegal), los ostiones del Pacífico, aun en cantidades bajas, pueden alterar la descomposición y el ciclo de nutrientes que afectan la diversidad microbiana y, por lo tanto, el funcionamiento del ecosistema (Green et al., 2012). Se introdujeron en Irlanda dos copépodos exóticos (*Mytilicola orientalis* y *M. intestinalis*) con *C. gigas* importadas; estos copépodos se consideran plagas graves, sobre todo porque son capaces de transmitirse a la ostra nativa *Ostrea edulis* (Holmes y Minchin, 1995).

En Francia, *C. gigas* tiene poco o ningún impacto en la productividad y cantidad de macrofauna en el lecho rocoso, pero puede facilitar la macrofauna cuando los arrecifes se encuentran en ambientes de lodo y capas de rocas (Lejart y Hily, 2011). Lejart et al. (2012) encontró que *C. gigas* tiene un efecto considerable en el proceso del carbono, incluida la creación de carbonatos esenciales en entornos costeros. En otras regiones de Francia, los estudios mostraron que, en condiciones tróficas no limitantes, *C. gigas* no es un competidor

trófico de otros organismos filtradores como mejillones (*M. edulis*), berberechos comunes (*Cerastoderma edule*), percebes o ascidias (Dubois et al., 2007). Las poblaciones de ostiones del Pacífico pueden generar abundantes heces que podrían perturbar las comunidades intermareales bentónicas, pero este enriquecimiento de materia orgánica tendería a incrementar la biodiversidad (Bouchet y Sauriau, 2008; Lejart, 2009). Sin embargo, en la Bahía de Bourgneuf, el ostión del Pacífico es competidor trófico y espacial de *Sabellaria alveolata*, un gusano de panal nativo (Cognie et al., 2006). Varias especies no nativas se han introducido en Francia a través de la importación de semilla de *C. gigas* (Gruet et al., 1976; Perez et al., 1984).

En Alemania, *C. gigas* no utiliza el nicho dejado por el ostión *O. edulis*, pero existe como un epibionte en las poblaciones de mejillones (Reise, 1998). *C. gigas* crece en exceso en los mejillones nativos, lo que puede llevar a limitaciones en el uso de espacios para los mejillones locales (Diederich, 2006). En Baja Sajonia (2003-2005), la distribución de *C. gigas* se expandió, lo que sugiere que los lechos de mejillones azules están en transición hacia arrecifes de ostreidos o poblaciones compartidas de mejillones azules y el ostión del Pacífico (Schmidt, 2008). Sin embargo, en la isla de Juist, Markert et al. (2010) revelaron que los arrecifes de *C. gigas* pueden compensar la función ecológica de los lechos de mejillones al mostrar una mayor diversidad, biomasa, abundancia y riqueza de especies. Estos arrecifes no solo benefician especialmente a especies adheridas como percebes, antozoos e hidrozoos, sino que también sustentan especies móviles como el bígaro *Littorina littorea* y el cangrejo costero *Carcinus maenas*. Los arrecifes de ostreidos también aumentan la abundancia de poliquetos y oligoquetos que se alimentan de sedimentos.

En Croacia, *C. gigas* se limita principalmente a la zona intermareal en la que forma densas colonias, mientras que el ostión nativo *Ostrea edulis* está presente exclusivamente en el submareal (Stagličić et al., 2020), por lo que hay poca superposición en la que podría ocurrir competencia. Sin embargo, a pesar de la diferente zonificación, los estudios de campo mostraron que *O. edulis* y *C. gigas* consumían alimentos similares, y *C. gigas* consumían además larvas de *O. edulis* (Ezgeta-Balić et al., 2020a).

Se han desarrollado evaluaciones de riesgo para *C. gigas* para dos países de Europa sin un estudio local detallado, basado en evidencia en otros lugares. En Bélgica, la especie se considera invasora porque compite con los organismos locales, altera los entornos originales y modifica

considerablemente la biodiversidad y la biomasa (Kerckhof et al., 2007). En Noruega, la especie tiene un gran potencial de invasión y un efecto ecológico medio debido a las siguientes consideraciones: puede ocurrir a altas densidades ($> 1000 \text{ ind/m}^2$) formando densos arrecifes que cubren completamente el sustrato inferior; esta transición afecta a la epifauna y la infauna de fondos blandos y el acceso a los alimentos para las aves zancudas (Jelmert et al., 2018). Aunque los arrecifes pueden mantener una gran biodiversidad, por lo general reducen la biodiversidad en el sedimento subyacente. *C. gigas* puede competir con especies locales (*O. edulis* y *M. edulis*), y también con vieiras y caracoles de playa. Las densas poblaciones producen desechos biológicos o materia orgánica que contribuyen a una mayor producción de lodo (Jelmert et al., 2018). En el Golfo de Trieste, que incluye las costas de Italia, Croacia y Eslovenia, el ostión del Pacífico se ha establecido en todas las fronteras mesolitorales e infralitorales y se cree que compiten con el mejillón mediterráneo *Mytilus galloprovincialis*, aunque no se llevaron a cabo pruebas de campo (Crocetta, 2011). En Rumania, cerca del puerto de Agigea (Constanța), un estudio de 2017 sugirió que las poblaciones parecían llenar un nicho ecológico vacío dejado por *O. edulis*, que desapareció de la costa rumana debido a la depredación por el gasterópodo de origen asiático y exitoso organismo invasor *Rapana venosa* (Krapal et al., 2019).

V.1.5.3. Oceanía

En Australia, los ostiones del Pacífico interfieren con el cultivo de los organismos autóctonos (ostra de roca de Sydney, *Saccostrea glomerata*) ya que las semillas se asientan en las conchas y crecen demasiado en los ostreidos locales; esto requiere la remoción de ostreidos no deseados, lo cual es laborioso y costoso (Pollard y Hutchings, 1990). El ostión del Pacífico se proclama como plaga dañina en Nueva Gales del Sur y Victoria y está incluido en el catálogo de plagas del Comité Asesor de Gestión del Agua de Lastre de Australia (Grewe et al., 2007). Las poblaciones ferales de *C. gigas* mostraron mayores tasas de alimentación y una eficacia metabólica superior para la alimentación y el crecimiento que la *S. glomerata* nativa en la costa este de Australia (Bayne, 2002). El ostión del Pacífico podría sofocar y matar a los ostreidos nativos en los espacios intermareales medios y bajos donde el crecimiento y la supervivencia de los ostiones son altos (Krassoi et al., 2008). Sin embargo, Bishop et al. (2010) descubrieron que

la propagación del ostión del Pacífico en Port Stephens está restringida porque la especie tiene una supervivencia muy baja después del asentamiento. Además, el ostión del Pacífico en áreas de manglares mostró el doble de mortalidad en la zona intermareal alta que en las áreas intermareales media y baja (Krassoi et al., 2008). La ocupación de una zona intermareal baja puede permitir que *C. gigas* coexista con *S. glomerata*, que no fue desplazada del Puerto Stephens, considerando que no ha habido cambios significativos en la abundancia de *S. glomerata* durante al menos dos décadas (Bishop et al., 2010).

En Nueva Zelanda, se informa que el ostión del Pacífico crece en exceso y se apoderan de los ostreidos nativos, desplazándolos del cultivo. Las poblaciones ferales pueden formar densos conglomerados sobre sustratos duros entre mareas y pueden crecer entre manglares (Dinamani, 1991). Los ostreidos también pueden vivir en fondos fangosos desarrollándose en forma de espátula cuando se adhieren a conchas y piedras, donde pueden servir como sustrato para percebes, diferentes especies de mejillones y poliquetos (Dinamani, 1991).

V.1.6. Efecto de las poblaciones ferales

Los países que muestran más estudios sobre los efectos de las poblaciones ferales son Estados Unidos, Holanda y Francia. En el caso de los efectos negativos de *C. gigas*, la competencia y/o desplazamiento de especies nativas son las más reconocidas, seguido del ostión del Pacífico como vector para introducir especies no autóctonas. El papel de *C. gigas* como ingeniero de ecosistemas tiene efectos más positivos que negativos, ya que la formación de arrecifes aparentemente sirve más como soporte para otros bivalvos y otras especies que como elemento perjudicial.

Por otro lado, las poblaciones ferales se han documentado como una fuente importante de semilla para las actividades de cultivo y para el apoyo de la pesca comercial en varios países, aumentando las alternativas de producción. Nuestra revisión también mostró que, en algunos casos, no se observaron efectos de *C. gigas* considerándolo neutral. Es probable que los estudios futuros demuestren efectos sobre las especies y el medio ambiente locales, pero en cambio, *C. gigas* puede facilitar otras especies y apoyar el desarrollo económico, proporcionando potencialmente más beneficios que daños.

V.2. Colecta de organismos y resultados de la distribución espacial de las especies en el área

Se realizaron expediciones de reconocimiento al estero los días 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 en donde se recolectaron ostreidos nativos pertenecientes a la especie *Saccostrea palmula* (27°57'30.80" latitud norte 110°58'21.09" longitud oeste) los cuales se presentan en gran cantidad dentro del estero (Figura 21). Los tejidos se preservaron en etanol para el análisis molecular.

Posteriormente, en una visita prospectiva se recolectaron dos organismos el 11 de diciembre del 2019 (Figura 22) en el estero. Además, se recibieron en donación otros dos organismos, uno el 13 de diciembre 2019 (Figura 23) y el 23 de enero del 2020 (Figura 24). De igual manera los tejidos se preservaron en etanol para el análisis molecular. Una vez que se realizó la identificación morfológica con la bibliografía antes mencionada se llegó a la conclusión de que estas pertenecen al género *Crassostrea*.



Figura 21. Imágenes de *Saccostrea palmula* presentes en el estero El Soldado. Longitud: 4.35 cm.



Figura 22. Imágenes de ostreidos recolectados en el estero El Soldado el 11 de diciembre del 2019. Longitud: A) individuo m07UKNW, 7.6 cm; B) individuo m08UKNW, 13.76 cm.



Figura 23. Imagen de ostreido (m09UKNW) recolectado en el estero El Soldado el 13 de diciembre del 2019. Longitud: 14.2 cm.



Figura 24. Imagen de ostreido (m10UKNW) recolectado en el estero El Soldado el 23 de enero del 2020. Longitud: 18.3 cm.

El 21 de febrero de 2022, se llevó a cabo una búsqueda de ostreidos fuera del estero, hacia el sur, en las proximidades del delfinario, atendiendo una sugerencia de habitantes del lugar que nos indicaban de la posible presencia de ostiones en la zona. Sin embargo, esta búsqueda no arrojó resultados positivos. El 20 de mayo de 2022, durante una inspección en la parte sur del estero, se realizaron recolecciones de diferentes organismos en varios puntos específicos: en el punto 1 (Figura 14B 27°57'12.90" latitud norte, 110°58'17.20" longitud oeste) se encontraron organismos de *Striostrea prismatica* (Figura 25); en el punto 2 (27°57'08.56" latitud norte, 110°58'20.81" longitud oeste) se identificó otra área de arrecifes correspondiente a *Saccostrea palmula* (Figura 26); en el punto 3 (27°57'10.13" latitud norte, 110°58'23.56" longitud oeste) se recolectaron cinco organismos de un área de mangle y en el punto 4 (27°57'04.68" latitud norte, 110°58'26.82" longitud oeste), asimismo en una zona de mangle, se recolectaron algunos organismos de *S. palmula* y otros ostreidos que estaban adheridos a las raíces del mangle (Figura 27).



Figura 25. Ejemplares de la especie *Striostrea prismática* encontrados en el punto 1 durante la expedición en el sitio del 20 de mayo del 2022.



Figura 26. Segunda área de arrecife de *Saccostrea palmula* identificado como punto 2 durante la expedición en el sitio del 20 de mayo del 2022.



Figura 27. Punto 4 correspondiente a un área de mangle de donde se recolectaron ostreidos el 20 de mayo del 2022.

En junio de 2022, se inspeccionó el lado noroeste del estero, caracterizado por ser somero, de baja energía y altamente fangoso. También se exploró una zona de manglares al suroeste del estero. Sin embargo, debido a la marea alta y a las condiciones climáticas adversas, que provocaron un ligero oleaje en el agua de mar, no pudimos adentrarnos completamente en el área y aunque no se observaron asentamientos visibles de ostreidos, se planificó explorar la zona en una embarcación menor. Esta exploración se llevó a cabo durante la última visita al estero el 3 de octubre de 2022, donde se lograron coleccionar un total de 10 organismos del sitio.

Por último, se analizaron organismos de *Crassostrea corteziensis* procedentes de la comunidad de Boca de Camichin, Nayarit, los cuales se recolectaron 8 de octubre del 2013 y que fueron parte del estudio de Martínez-García et al. (2017). A su vez, se utilizaron extractos de ADN pertenecientes a la especie *Crassostrea gigas* pertenecientes a la laguna la Cruz, en Bahía de Kino recolectados el 2 de julio del 2018.

V.3. Resultados obtenidos con los genes mitocondriales

V.3.1. Gen *16S*

A partir de las muestras m15CC-m23CC procedentes de cultivos de *Crassostrea corteziensis* en Nayarit y Sonora (2013/2014) y los individuos m07UKNW y m08UKNW (Figura 22) recolectados en el estero el Soldado (11/dic/2019), se obtuvo la misma secuencia (registro GenBank OQ551175) que según el análisis BLAST obtuvo un 100% de identidad con las secuencias: KT317088 procedente de Topolobampo Sinaloa; EU733651 de Bahía de Ceuta, Sinaloa; EU733652 de Guaymas, Sonora, las cuales pertenecen a la especie *Crassostrea corteziensis* (Tabla 8).

Tabla 8. Secuencia de ADNr *16S* obtenida de los individuos m15CC16S-m23CC16S correspondientes a *Crassostrea corteziensis* procedente de Boca de Camichín, Nayarit (2013) y los individuos m07UKNW y m08UKNW (GenBank OQ551175) correspondientes a ostreidos de especie incierta del estero El Soldado recolectados el 11 de diciembre del 2019. La secuencia tuvo una identidad del 100% con la especie *Crassostrea corteziensis*. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.

Muestra	Secuencia obtenida	Identidad GenBank 100%
m15CC	CGCCTGTTTATCAAAAACAT CGCCTGTTTATCAAAAACAT	<i>Crassostrea corteziensis</i>
m16CC	CGCTAAAAGTACCTGATTTTTAGTAGTACCTGCCAGTGC	KT317088 (Topolobampo,
m17CC	ATATTATTTGTCAACGGCCGCCTTAGCGTGAGGGTGCTAA	Sinaloa).
m18CC	GGTAGCGAAATTCCTTGCCTTTTAATTGTAGGCCAGCATG	EU733651 (Bahía de Ceuta,
m19CC	AATGGTTTGACGAGGGCCTCACTGTCTCTCAGCTCTATAT	Sinaloa).
m20CC	TGAAATTCAGTGGAGGTGAAGATACCTCCATAAGAAAGT	EU733652 (Guaymas, Sonora).
m21CC	AAGACAAGAAGACCCCGTCAACTTTGAAAATTAAGTCAG	
m22CC	GTTAAATGGCAAAGATTTTTAGGTGGGGCCGAAAGAG	
m23CC*	GAAAATATAACCTCTTTGTTAAGCTAATTCTTACTGGAG	
m07UKNW	TTGACCCGACCTAAGTCGATCAAAGGAGAAGTTACGCCGG	
m08UKNW	GGATAACAGGCCAATCCTTTAGTAAAGCTCGTATTAACATA AAGGGCTTGGCACCTCGATGTTGAATCAGGGATTATAGCT TCAGGGCGTAGACGCTTTGACTAGTGGGTCTGTTCGACCT TTGAAACCCT ACGTGATCTGAGTTCAGACCGG	

El análisis con los individuos colectados el 13 de diciembre del 2019 (m09UKNW, Figura 23) y el 23 de enero del 2020 (m10UKNW, Figura 24) y con morfología correspondiente a *Striostrea prismatica*, el análisis BLAST indicó que la secuencia obtenida (registro GenBank OQ551176, Tabla 9) tuvo una identidad del 99.79% con las secuencias KT31723 de Bahía Magdalena, B.C.S. y KT317422 de Los Cabos, B.C.S. y que corresponden precisamente a *S. prismatica*. La secuencia de estos organismos presenta un cambio de par de bases de una timina por una citocina (Figura 28).

Por otro lado, en el caso de los organismos de *Saccostrea palmula* (m01SP - m14SP), recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 se obtuvieron 3 haplotipos, de los cuales el 1 (registro GenBank OQ551177) y el 2 (registro GenBank OQ551178) contaron con una identidad del 100% con secuencias reportadas de *Saccostrea palmula* pertenecientes a los estados de Sinaloa, Sonora y Baja California (Tabla 10, Figura 30).

*Striostrea prismatica*16S Alineación con KT317423 de Bahía Magdalena B.C.S.

```

KT317423 24  AGGGTATTAAAGGTGCGAACAGACCCACTTTCAGAGCTTCTACGCCCTAAAGGTATCATCC 83
M09UNKW 482  ..... 423

KT317423 84  CTGATTCAACATCGAGGTGCCAATCCCAACAGCCAATACGAGCTCTACTGTTGGATAAGC 143
M09UNKW 422  ..... 363

KT317423 144 CTGTTATCCCCGGCGTAACTTCTCCTTAGATCGACGATATGCCGGGTCTAGACTAGTAAG 203
M09UNKW 362  ..... 303

KT317423 204 TTTAAATTACTTTTGGAGGTTAGATTTGCTCTATAGGCGCCCCACCTAAAAATCTCGAAGC 263
M09UNKW 302  .....C..... 243

KT317423 264 TTCTAAATTCACCGATTTTAAAAAGTTGCACGGGGTCTTTTGTCTAATTTTTTCATAAA 323
M09UNKW 242  ..... 183

KT317423 324 GGCATCTTCACCTATATTTCAATTTCAATATAAAGGTAAGAAACAGTTAAGCCCTCGTCG 383
M09UNKW 182  ..... 123

KT317423 384 AACCATTTCATGCAGGCCTACAATTAAGGCAAGGAATTCGCTACCTTCGCACCCCTCAC 443
M09UNKW 122  ..... 63

KT317423 444 GCTAGGGCGGCCGTTTACACTTTGCACCGGGCAGGTATTGCTGAAAGTAAATCTTCCAG 503
M09UNKW 62  ..... 3

KT317423 504 TG 505
M09UNKW 2 .. 1

```

Figura 28. Alineación de la secuencia *ADNr 16S* KT317423 reportada para *Striostrea prismatica* de Bahía Magdalena, Baja California Sur, y el haplotipo obtenido a partir de los individuos m09UNKW y m10UKNW recolectados en el estero el Soldado (13/dic/2019 y 23/ene/2020), con una identidad del 99.79% según el análisis BLAST.

Tabla 9. Secuencia de *ADNr 16S* obtenida con los individuos m09UKNW y m10UKNW (registro GenBank OQ551176) recolectados en el estero El Soldado el 13 de diciembre del 2019 y el 23 de enero del 2020, respectivamente, con un 99.79% de identidad con *Striostrea prismatica*. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.

Muestra	Secuencia	Identidad GenBank 99.79%
m09UKNW m10UKNW	<p>CGCCTGTTTATCAAAAACATCCGGTCTGAAACT CAGATCACGTAGGGTATTAAGGTGCAACAGAC CCACTTTCAGAGCTTCTACGCCCTAAAGGTATC ATCCCTGATTCAACATCGAGGTGCCAATCCCAA CAGCCAATACGAGCTCTACTGTTGGATAAGCCT GTTATCCCCGGCGTAACTTCTCCTTAGATCGAC GATATGCCGGGTCTAGACTAGTAAGTTTAAATT ACTTTTGAGGTTAGATTTGCTCTATAGGCGCCC CACCTAAAAATCTCGAAGCTTCTAAATTCACCG ATTTTAAAAAGTTGCACGGGTCTTTTGTCTA ATTTTTTCATAAAGGCATCTTCACCTATATTC AATTCATTATAAAGGTAAGAAACAGTTAAGCC CTCGTGCAACCATTTCATGCAGGCCTACAATTAA AAGCAAGGAATTCGCTACCTTCGCACCCTCA CGCTAGGGCGGCCGTTTACACTTTCACCCGGC AGGTATTGCTGAAAGTAAATCTTCCAGTGATG TTTTGAAAAACAGGCGACGTGATCTGAGTTCA GACCGG</p>	<p><i>Striostrea prismatica</i> KT317423 (Bahía Magdalena, B.C.S.). KT317422 (Los Cabos, C.C.S.).</p>

Tabla 10. Secuencias de *ADNr 16S* obtenidas a partir de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie *Saccostrea palmula*. Se obtuvieron 3 haplotipos, los haplotipos 1 (registro GenBank OQ551177) y 2 (registro GenBank OQ551178) obtuvieron una identidad del 100% con secuencias reportadas para *Saccostrea palmula*, mientras que el haplotipo 3 (registro GenBank OQ551179) obtuvo una identidad del 100% con secuencias reportadas de *Crassostrea gigas*. En negritas se muestran las secuencias de los oligonucleótidos. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.

Muestra	Secuencia	Identidad GenBank 100%
m01SP m03SP m11SP m12SP	<p>Haplotipo 1 CGCCTGTTTATCAAAAACATCACTAGGAGAAATTTTACTCTTAGCAGTAC CTGCCAGTGCAAAGTTGTAAACGGCCGCCCTAGCGTGAGGGTGCCAAGG TAGCGAAATTCCTTGCCCTTTAATTGTAGGCCTGCATGAATGGATTGACG AGGGTCAAACGTGCTCTTGCTTTGTATAGCGAAATGGACTAAAGGTGAA GATACCTTTATATAAAAAGTTAGACAAGAAGACCCCGTGCAGCTTTTAAAA ACTTGCTTATTAAGGGTTGTAAGATTTTTAGGTGGGGCGCCTAGGAAGTA AAACCTAACCTTCTTATTTGTTAAAAATAACTGTCTGGTGTAGACCCGGC AAGTCCGATCATAGGAGAAGTTACGCCGGGGATAACAGGCTTATCCATTA GTAGAGCTCGTATTGGCTAATGGGATTGGCACCTCGATGTTGAATTAAGG ATAATAACTCTAAGGCGTAGAGGCTTTAGAAGTGGGTCTGTTTCGACCTTT AATACCTTACGTGATCTGAGTTCAGACCGG</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> FJ768514, KT317258 (Mazatlán, Sinaloa). KT317378 (Guaymas, Sonora).</p>
m02SP	<p>Haplotipo 2 CGCCTGTTTATCAAAAACATCACTAGGAGAAATTTTACTCTTAGCAGTAC CTGCCAGTGCAAAGTTGTAAACGGCCGCCCTAGCGTGAGGGTGCCAAGG TAGCGAAATTCCTTGCCCTTTAATTGTAGGCCTGCATGAATGGATTGACG AGGGTCAAAGCTGCTCTTGCTTTGTATAGCGAAATGGACTAAAGGTGAA GATACCTTTATATAAAAAGTTAGACAAGAAGACCCCGTGCAGCTTTTAAAA ACTTGCTTATTAAGGGTTGTAAGATTTTTAGGTGGGGCGCCTAGGAAGTA AAACCTAACCTTCTTATTTGTTAAAAATAACTGTCTGGTGTAGACCCGGC AAGTCCGATCATAGGAGAAGTTACGCCGGGGATAACAGGCTTATCCATTA GTAGAGCTCGTATTGGCTAATGGGATTGGCACCTCGATGTTGAATTAAGG ATAATAACTCTAAGGCGTAGAGGCTTTAGAAGTGGGTCTGTTTCGACCTTT AATACCTTACGTGATCTGAGTTCAGACCGG</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> KT317341 (Loreto, B.C.S.).</p>
m04SP m05SP m06SP m13SP m14SP	<p>Haplotipo 3 CGCCTGTTTATCAAAAACATCACTAGAAGATAAAGACTTTTAGCAATACC TGCCAGTGCGAAATATTACTGTAAACGGCCGCCCTAGCGTGAGGGTGCT AAGGTAGCGAAATTCCTTGCCCTTTTGATTGTGGCCTGCATGAATGGTTT AACGAGGGTTTGACTGTCTCTAAATTTTTATTGAAATTTGACTGAAGGT GAAGATACCTTCAATTTAAAAGTTAGACAAAAGACCCCGTGAACCTTTGA AAATTAACCTTATTTCAGGAGTAAAAGATTTTTAGGTGGGGCGCCTAGAAA GCAAGTCTAACCTTCTGAATAACTAACTCTTCCGGATTTGACCCGATT ATATTCGATCATAGGAGAAGTTACGCCGGGGATAACAGGCTAATCCTTTA GTAGAGTTCGTATTGGCTAAAGGGATTGGCACCTCGATGTTGAATCAGGG ATAATAGTCTCAAGGCGTAGAGGCTTTGAAAGTAGGTCTGTTTCGACCTTT AATACCTTACGTGATCTGAGTTCAGACCGG</p>	<p><i>Crassostrea gigas</i> MN862573 (Turquía). MF663018, MF663017, FJ478033 (Brasil).; KJ855245, KJ855244, KJ855243, KJ855242 (China). KJ855241, LC005445 (Japón). EU672831 (Oregón, USA). AF177226 (Corea del Sur).</p>

Saccostrea palmula 16s

Alineación con FJ768514 de Mazatlán, Sin.

FJ768514	1	CACTAGGAGAAATTTTACTCTTAGCAGTACCTGCCAGTGCAAAGT-----TGTAACGG	55
H1-16s	1	55
H2-16s	1	55
H3-16s	1A...T.AAG-...T.....A.....G..A.ATTAC.....	59
FJ768514	56	CCGCCCTAGCGTGAGGGTGCCAAGGTAGCGAAATTCCTTGCCTTTAAATTGTAGGCCTGC	115
H1-16s	56	115
H2-16s	56	115
H3-16s	60T.....G.....G.....	119
FJ768514	116	ATGAATGGATTGACGAGGGTCAAACGTCTCTTGCTTTGTATAGCGAAATTGGACTAAAG	175
H1-16s	116	175
H2-16s	116G.....	175
H3-16s	120T..A.....TTG.....AAA...T-.TT.....T...G...	178
FJ768514	176	GTGAAGATACCTTTATATAAAAAGTTAGACAAGAAGACCCCGTGCAGCTTTTAAAAACTTG	235
H1-16s	176	235
H2-16s	176	235
H3-16s	179C..T.....A.....A....G....TTAAC	238
FJ768514	236	CTTATTAAGGGTTGTAAGATTTTTAGGTGGGGCGCCTAGGAAGTAAACTTAACCTTCTT	295
H1-16s	236	295
H2-16s	236	295
H3-16s	239	T.....C...AG.AA.....A...C..GT..A.C.T...G	298
FJ768514	296	ATTTGTTAAAAATAACTGTCTGGTGTAGACCCGGCAA-GTCCGATCATAGGAGAAGTTAC	354
H1-16s	296-	354
H2-16s	296-	354
H3-16s	299	.A.AAC...CT----.T..C..AT.T.....ATT.TA.T.....	354
FJ768514	355	GCCGGGGATAACAGGCTTATCCATTAGTAGAGCTCGTATTGGCTAATGGGATTGGCACCT	414
H1-16s	355	414
H2-16s	355	414
H3-16s	355A...T.....T.....A.....	414
FJ768514	415	CGATGTTGAATTAAGGATAATAACTCTAAGCGTAGAGGCTTTAGAAGTGGGTCTGTTTCG	474
H1-16s	415	474
H2-16s	415	474
H3-16s	415C.G.....G..TC.....GA...A.....	474
FJ768514	475	ACCTTTAATACCTT	488
H1-16s	475	488
H2-16s	475	488
H3-16s	475C.	488

Figura 29. Alineación de la secuencia *ADNr 16S* FJ768514 reportada de la laguna Urias en Mazatlán, Sinaloa, para *Saccostrea palmula*, y de los 3 haplotipos obtenidos de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 identificados morfológicamente como *Saccostrea palmula*. Los haplotipos 1 y 2 obtuvieron una identidad del 100% con secuencias reportadas para *Saccostrea palmula*, mientras que el haplotipo 3 obtuvo una identidad del 100% con secuencias reportadas de *Crassostrea gigas* según el análisis BLAST.

En conclusión, el haplotipo 3 (registro GenBank OQ551179) contó con una identidad del 100% con secuencias reportadas para la especie *Crassostrea gigas*, lo cual resultó ser sorprendente, ya que los rasgos morfológicos de estos individuos coinciden con los de *S. palmula* (Tabla 10 y Figura 30).

Finalmente, se editaron y analizaron las secuencias obtenidas de individuos situados en los colectores, estos se encontraban sobre la cuerda, en el sitio 2 que está en medio del estero (m02CCS, m04CCS y m06CCS) colectados el 08 de julio del 2021, los cuales obtuvieron la misma secuencia (registro GenBank OQ551180). El análisis BLAST mostró una identidad del 100% con la secuencia KT317127 de California, E.U.A. y también un 99.79% - 99.57% de identidad con las secuencias KT317135, KT317133, KT317128, KT317138 también de California, (E.U.A), reportadas para la especie *Ostrea angelica* (Tabla 11).

Tabla 11. Secuencia de *ADNr 16S* obtenida a partir de los individuos m02CCS, m04CCS y m06CCS (registro GenBank OQ551180), con una identidad del 100% con la especie *Ostrea angelica*. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.

Muestra	Secuencia	Identidad GenBank
m02CCS	CGCCTGTTTATCAAAAAACAT CCCACTTTTAAAGCTTCTACGC	<i>Ostrea angelica</i>
m04CCS	CTTAAAGGTATCATCCCTGATTCAACATCGAGGTGCCAATCCCCTA	100% con KT317127
m06CCS	GCCAATACGTTCTCTACTAGTGGATTAGCCTGTTATCCCCGGCGTAA	(California, E.U.A.).
	CTTCTCCTATGATCGACAATGTCGGGTCTACACTTGAAAGTTTCTCT	
	TATACACAGAGGTTAATATTACTCAGTAGGCGCCCCACCTAAAAATC	
	TTAGATTTCTCAATAAACCGACTTTAAAAGTTGCACGGGGTCTTCTT	99.79% - 99.57% con
	GTCTGACTTTTATATAAAGGTATCTTCACCTTTAATCCAATTTAGAC	KT317135, KT317133,
	CTTACAAACCAGAGACAGTTAAACCCTCGTCAAGCCATTCATGCAGG	KT317128 y KT317138
	CCTACAATTTAAAAGCAAGGAATTCGCTACCTTAGCACCCCTCACGC	(California, E.U.A.).
	TAGGGCGGCCGTTTACGACTTTTAAATCGCACTGGGCAGGCATTGCTG	
	AGAGTTATAATTCTCCAGTGATGTTTTTGAAAAACCAGGCGA ACG	
	TGATCTGAGTTCAGACCGG	

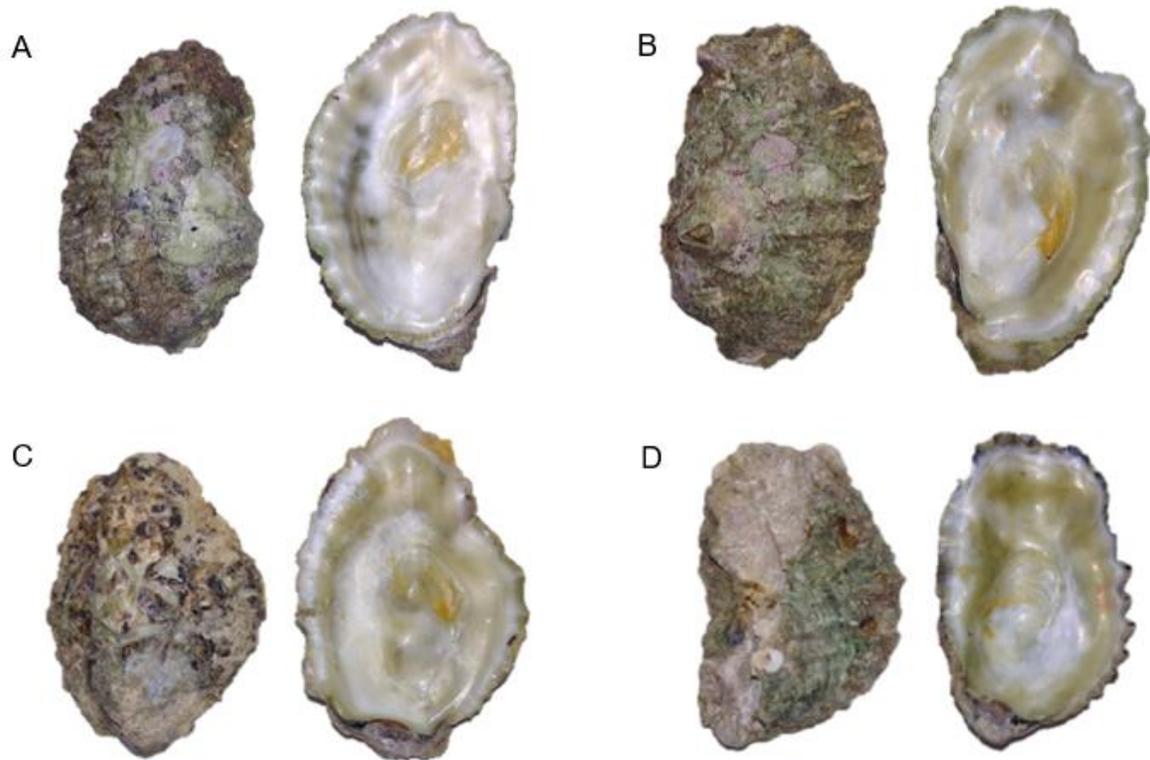


Figura 30. Imagen de ostreidos recolectados del sitio 2 en el estero El Soldado. A) m02CCS, longitud: 8.02 cm; B) m04CCS, longitud: 7.59 cm; C) m06CCS, longitud: 7.65 cm; D) m07CCS, longitud: 6.37 cm.

Una vez editadas e identificadas las secuencias y en conjunto con las obtenidas del GeneBank, se llevó a cabo el análisis filogenético (Figura 31). Este análisis permitió validar los resultados obtenidos durante el proceso de identificación de las especies. Específicamente, en el caso de la especie nativa *S. palmula*, se observó que los haplotipos 1 y 2 se agruparon dentro del mismo clado que las secuencias previamente reportadas en GeneBank para este taxón. Sin embargo, la secuencia del haplotipo 3 se asoció a las secuencias pertenecientes a la especie *C. gigas*, formando así un clado separado. Este hallazgo sugiere un evento de hibridación y posterior introgresión de *C. gigas* hacia la población local de *S. palmula*.

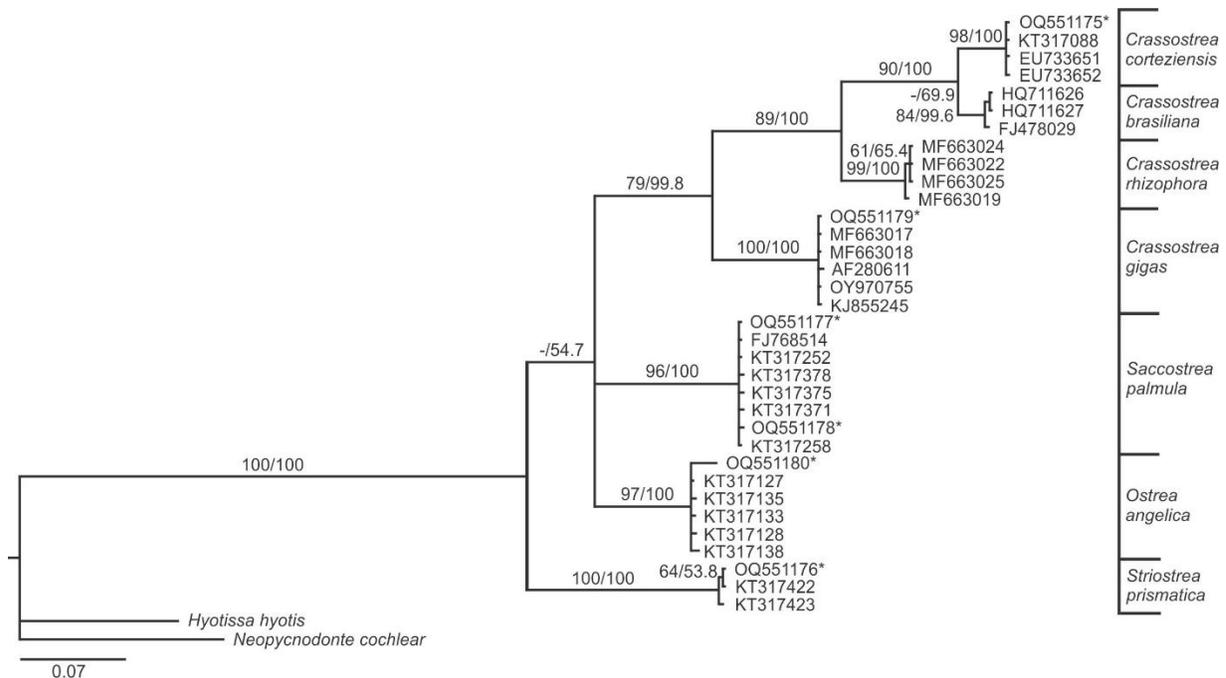


Figura 31. Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades a posteriori de inferencia bayesiana del gen *ARNr 16S* mitocondrial de los ostreidos recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. La secuencia OQ551179 corresponde al haplotipo 3 de organismos identificados morfológicamente como *Saccostrea palmula*. *Hyotissia hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades a posteriori BI.

V.3.2. Gen *COI*

A partir de las muestras m15CC-m23CC procedentes de cultivos de *Crassostrea corteziensis* en Nayarit (2013) y el individuo m08UKNW (Figura 22) recolectado en el estero el Soldado (11/dic/2019), se obtuvo la misma secuencia (registro GenBank OQ709471) que según el análisis BLAST obtuvo un 100% de identidad con las secuencias OL877183, OL877184, OL877185 que corresponden a *Crssostrea gigas* (Tabla 12). Esto es un resultado inesperado ya que todos esos organismos tienen una secuencia del gen *16S* que corresponde a *C. corteziensis* (Tabla 10). Se realizó una segunda secuenciación del organismo m20CC para verificar el resultado y se obtuvo la misma secuencia. Del organismo m07UNKWN no pudo obtenerse una secuencia legible para *COI*.

Tabla 12. Secuencia obtenida a partir del gen *COI* de los individuos m15CC-m23CC pertenecientes a un cultivo de *Crassostrea corteziensis* de Boca de Camichín, Nayarit (2013) y del organismo m08UKNW (GenBank OQ709471) del estero El Soldado recolectado el 11 de diciembre del 2019. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.

Muestra	Secuencia obtenida	Identidad GenBank
m15CC	Haplotipo 1	100% de identidad con <i>C. gigas</i> OL877183, OL877184, OL877185.
m16CC	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAGGTTTTATATAGTATTTGG	
m17CC	ATTTTGAGCTGTTCTTGGCGGAACTAGGTTTAGGTCTCTTATTCGT	
m18CC	TGGAGACTTTATAACCCTGGAGCTAAGTTTTTAGACCCCGTGACTT	
m19CC	ATAATGCAGTTGTAAGTACTAGGCATGCGTTGGTTATGATTTTTTCTT	
m20CC	TGTTATACCTGTAATAATTGGGGGGTTTGGTAACTGGCTTATCCCT	
m21CC	TTGATGCTTCTAGTAGCAGACATGCAATTCCTCGATTAAATGCAT	
m22CC	TTAGATTTTGAGTTTTGGCCAGGGTCTCTTTATCTTATGCTTATGTC	
m23CC	TAACATTGTAGAAAACGGAGTTGGGGCAGGGTGAACAATTTACCCT	
m08UKNW	CCTTATCAACTTACTCTTATCATGGAGTTTGTATAGACCTTGCAA	
	TTCTAAGCCTTCACCTTGCTGGTATTAGCTCTATTTTCAGGTCAAT	
	TAATTTTCATAGTAACGATTAGAAATATGCGATCTGTTGGGGGCCAT	
	TTACTAGCACTATTCCTTGATCTATTAAGGTTACTTCATTCTTGC	
	TTTTGACTACTCTCCAGTGTTAGCTGGAGGCTTACTATACTTTT	
	GACTGATCGTCATTTAATACCTCTTTTTTTGACCCTGTCGGAGGG	
	GGGGACCTGTCTTATTTTCAGCATTTGTTTT TGATTTTTTGGTCAAC	
	CATGAGTTTA	

El resultado anterior es sumamente interesante porque descarta una posible contaminación o mal etiquetado de las muestras, considerando que en el momento de ese análisis no se trabajó con organismos de *C. gigas*. En Nayarit se cultiva *C. corteziensis* captando semilla del medio natural, sin embargo, desconocemos si en algún momento histórico se realizaron cultivos con *C. gigas* en ese estado que pudiesen haber madurado y liberado gametos que hayan fecundado gametos de *C. corteziensis* nativo. Este resultado motiva a realizar un muestreo más exhaustivo con organismos de *C. corteziensis* de Nayarit para dilucidar la posible introgresión entre esas dos especies.

En el caso de las muestras de *Saccostrea palmula* (m01SP - m14SP) recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019, se obtuvieron 5 haplotipos distintos de *COI*, de los cuales el 1 al 4 (registro GenBank OQ709472, OQ709473, OQ709474, OQ709475) contaron con una identidad >99% con secuencias reportadas de *Saccostrea palmula*, y difieren en algunos cambios de pares de bases. Por otra parte, el haplotipo 5 (registro GenBank OQ709476) correspondió a los organismos m04SP, m05SP, m06SP y m14SP de *S. palmula*, pero dicho haplotipo tuvo una identidad del 100% con *C. gigas*. Estos organismos son los mismos cuya secuencia de *16S ADNr* correspondió a *C. gigas*, corroborándose la

introgresión del genoma mitocondrial del ostión del Pacífico en *S. palmula*, conservando la morfología externa típica de *S. palmula*, definida por los genes nucleares. Por último, el análisis de las muestras de *Crassostrea gigas* de la laguna la Cruz, Bahía de Kino, obtuvieron la misma secuencia del haplotipo 5, lo cual es congruente por corresponder a su especie (Tabla 13, Figura 33).

Los resultados anteriores sugieren que la población de *Saccostrea palmula* que se encuentra en el estero El Soldado, podría estar sujeta a un proceso de introgresión, ya que como se sabe, en el estero existió un cultivo comercial de *C. gigas*, que duró en producción por 30 años y hasta hace poco más de 10 años dejó de funcionar. Esto concuerda con la definición de introgresión la cual nos indica que es la incorporación de genes de una población/especie a otra a través de la hibridación, que da como resultado una descendencia fértil que después se retrocruza e hibridiza con las poblaciones parentales.

Una vez editadas e identificadas las secuencias junto con las obtenidas del GeneBank, se realizó el análisis filogenético (Figura 33). Este análisis validó los resultados de identificación de las especies. Para la especie nativa *S. palmula*, los haplotipos 1 (OQ709472), 2 (OQ709473), 3 (OQ709474) y 4 (OQ709475) se agruparon en el mismo clado al igual que las secuencias previamente reportadas en GeneBank para este taxón. Sin embargo, la secuencia del haplotipo 5 (OQ709476) se asoció a las secuencias de *C. gigas*, formando un clado separado. Este hallazgo coincide con los resultados obtenidos para 16S de los mismos individuos, sugiriendo que, en algún momento pasado, una o varias hembras de *C. gigas* se cruzaron con machos de *S. palmula*, generando una progenie con genoma mitocondrial de *C. gigas*.

Tabla 13. Secuencias obtenidas de *COI* a partir de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie *Saccostrea palmula* y de cinco individuos de *Crassostrea gigas* (m3CG-m7CG) provenientes de un cultivo comercial. En negritas se muestra las secuencias de los oligonucleótidos.

Muestra	Secuencias obtenidas	Identidad GenBank
m01SP	<p>Haplotipo 1 (GenBank OQ709472) GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGTAGGTTTTACATGGTGTGG GTTTTGGTTCGGTTTTAGCTGGGACAAGATTTAGGTCTTTAATTCGA TGAAGACTGTTCAATCCGGGAGCTAAGTTTTAGACCCCGTTTGT ATAATGCTGTAGTAACTATGCATGCCTTAGTAATGATTTTTTTCTT CGTAATGCCAGTTATAATTGGGGGGTTGGGAATTGGCTAGTCCCA CTAATGCTAGAGGTCCCTGATATGCAGTTTCTCGAGTGAACGCTT TTAGGTTTTGGGTTTTACCCGCATCTCTATTTTTATGGGAATCTC AGGGTTTGTAGAAAACGGGGTTGGTGTGGTGGACTATCTACCCCT CCGTTATCCACTTTCCTCGTATCACGGGATGTGTATGGATCTGGCTA TTTTGAGGCTTCATTTAGCCGGTATTAGTTCAATTTTTAGTTCAAT TAATTTTATAGTAACTATTAATAATATGCGTTCTGTAGACGGTCAC TTATTAAGGTTGTTTCCGTGATCAATTAAGTAACTTCTTTCTTGT TGCTTACAACTTTGCCTGTATTAGCGGGGGTCTTACTATACTTTT AACAGACCGGCATTTAATACTTCGTTTTTCGACCCCGTAGGTGGT GGGGATCCGGTTTTATTCCAGCATCTGTTTTTGATTTTTGGTCACC CTGAAGTTTA</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> 46 secuencias con >99 - <100 % Máxima con 99.85%: KT317587 (Bahía Concepción, B.C.S.) KT317550 (Mazatlán, Sinaloa.); KP455012 y KP455013 (Caribe Panameño).</p>
m03SP	<p>Haplotipo 2 (GenBank OQ709473) GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGTAGGTTTTACATGGTGTGG GTTTTGGTTCGGTTTTAGCTGGGACAAGATTTAGGTCTTTAATTCGA TGAAGACTGTTCAATCCGGGAGCTAAGTTTTAGACCCCGTTTGT ATAATGCTGTAGTAACTATGCATGCCTTAGTAATGATTTTTTTCTT CGTAATGCCAGTTATAATTGGGGGGTTGGGAATTGGTTAGTCCCA CTAATGCTAGAGGTCCCTGATATGCAGTTTCTCGAGTGAACGCTT TTAGGTTTTGGGTTTTACCCGCATCTCTATTTTTATGGGAATCTC AGGGTTTGTAGAAAACGGGGTTGGTGTGGTGGACTATCTACCCCT CCGTTATCCACTTTCCTCGTATCACGGGATGTGTATGGATCTGGCTA TTTTGAGGCTTCATTTAGCCGGTATTAGCTCAATTTTTAGTTCAAT TAATTTTATAGTAACTATTAATAATATGCGTTCTGTAGACGGTCAC TTATTAAGGTTGTTTCCGTGATCAATTAAGTAACTTCTTTCTTGT TGCTTACAACTTTGCCTGTATTAGCGGGGGTCTTACTATACTTTT AACAGACCGGCATTTAATACTTCGTTTTTCGACCCCGTAGGTGGT GGGGATCCGGTTTTATTCCAGCATCTGTTTTTGATTTTTGGTCACC CTGAAGTTTA</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> 100% KT317568 (La Paz, B.C.S.).</p>
m12SP	<p>Haplotipo 3 (GenBank OQ709474) GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGTAGGTTTTACATGGTGTGG GTTTTGGTTCGGTTTTAGCTGGGACAAGATTTAGGTCTTTAATTCGA TGAAGACTGTTCAATCCGGGAGCTAAGTTTTAGACCCCGTTTGT ATAATGCTGTAGTAACTATGCATGCCTTAGTAATGATTTTTTTCTT CGTAATGCCAGTTATAATTGGGGGGTTGGGAATTGGTTAGTCCCA CTAATGCTAGAGGTCCCTGATATGCAGTTTCTCGAGTGAACGCTT TTAGGTTTTGGGTTTTACCCGCATCTCTATTTTTATGGGAATCTC AGGGTTTGTAGAAAACGGGGTTGGTGTGGTGGACTATCTACCCCT CCGTTATCCACTTTCCTCGTATCACGGGATGTGTATGGATCTGGCTA TTTTGAGGCTTCATTTAGCCGGTATTAGTTCAATTTTTAGTTCAAT CAATTTTATAGTAACTATTAATAATATGCGTTCTGTAGACGGTCAC TTATTAAGGTTGTTTCCGTGATCAATTAAGTAACTTCTTTCTTGT TGCTTACAACTTTGCCTGTATTAGCGGGGGTCTTACTATACTTTT AACAGACCGGCATTTAATACTTCGTTTTTCGACCCCGTAGGTGGT GGGGATCCGGTTTTATTCCAGCATCTGTTTTTGATTTTTGGTCACC CTGAAGTTTA</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> 46 secuencias con >99 - <100 % Máxima con 99.69%: KP455012 del Caribe Panameño.</p>
m02SP m11SP	<p>Haplotipo 4 (GenBank OQ709475) GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGTAGGTTTTACATGGTGTGG GTTTTGGTTCGGTTTTAGCTGGGACAAGATTTAGGTCTTTAATTCGA TGAAGACTGTTCAATCCGGGAGCTAAGTTTTAGACCCCGTTTGT ATAATGCTGTAGTAACTATGCATGCCTTAGTAATGATTTTTTTCTT</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> 100% KP455057 y KP455012 (Caribe Panameño).</p>

CGTAATGCCAGTTATAATTGGGGGGTTGGGAATTGGTTAGTCCCA
 CTAATGCTAGAGGTCCTGATATGCAGTTTCCTCGAGTGAACGCTT
 TTAGGTTTTGGGTTTACCCGCATCTCTCTATTTTATGGGAATCTC
 AGGGTTTGTAGAAAACGGGGTTGGTGCTGGTTGGACTATCTACCC
 CCGTTATCCACTTTCCTCGTATCACGGGATGTGTATGGATCTGGCTA
 TTTTGAGGCTTCATTTAGCCGGTATTAGTTCATTTTTAGTTCAA
 TAATTTTATAGTAACTATTAATAAATATGCGTTCTGTAGACGGTCA
 TTATTAAGGTTGTTTCCGTGATCAATTAAGTAACCTCTTTCTTGT
 TGCTTACAACCTTGCCTGTATTAGCGGGGGTCTTACTATACTTT
 AACAGACCGGCATTTAATACTTCGTTTTTCGACCCCGTAGGTGGT
 GGGGATCCGGTTTTATTCAGCATCTGTTT**GATTTTTGGTCACCC**
TGAGTTTA

Haplotipo 5 (GenBank OQ709476)

m04SP
 m05SP
 m06SP
 m13SP
 m14SP

 m3CG
 m4CG
 m5CG
 m6CG
 m7CG

GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAGGTTTTATATAGTATTTGG
 ATTTTGAGCTGTTCTTGCGGGAAGTGGTTTAGGTCTCTTATTTCGT
 TGGAGACTTTATAACCCTGGAGCTAAGTTTTTAGACCCCGTGACTT
 ATAATGCAGTTGTAAGTACAGGATGCGTTGGTTATGATTTTTTTCTT
 TGTTATACCTGTAATAATTGGGGGGTTGGTAACTGGCTTATCCCT
 TTGATGCTTCTAGTAGCAGACATGCAATTTCCCTCGATTAATGCAT
 TTAGATTTTGAGTTTGGCCAGGGTCTCTTTATCTTATGCTTATGTC
 TAACATTTGTAGAAAACGGAGTTGGGGCAGGGTGAACAATTTACCCT
 CTTTTATCAACTTACTCTTATCATGGAGTTTGTATAGACCTTGCAA
 TTCTAAGCCTTACCTTGCTGGTATTAGCTCTATTTTCAGGTCAAT
 TAATTTTCATAGTAACGATTAGAAAATATGCGATCTGTTGGGGGCCAT
 TTACTAGCACTATTCCTTGATCTATTAAGGTTACTTCACTCTTGC
 TTTTGACTACTCTCCAGTGTAGCTGGAGGCTTACTATACTTTT
 GACTGATCGTCATTTAATACCTCTTTTTTTGACCCTGTCGGAGGG
 GGGGGACCTGTCTTATTTTCAGCATTTGTTT**GATTTTTGGTCAC**
CCTGAAGTTTA

Crassostrea gigas
 100%
 MN862563 (Turquía)
 MT219484 (Hawai)
 KJ855245, KJ855244, HQ718598 y
 HM626169 (China)
 KJ855241 y EU007508 (Japón)
 FJ717608 (Brasil)
 AF177226 (Corea del Sur)

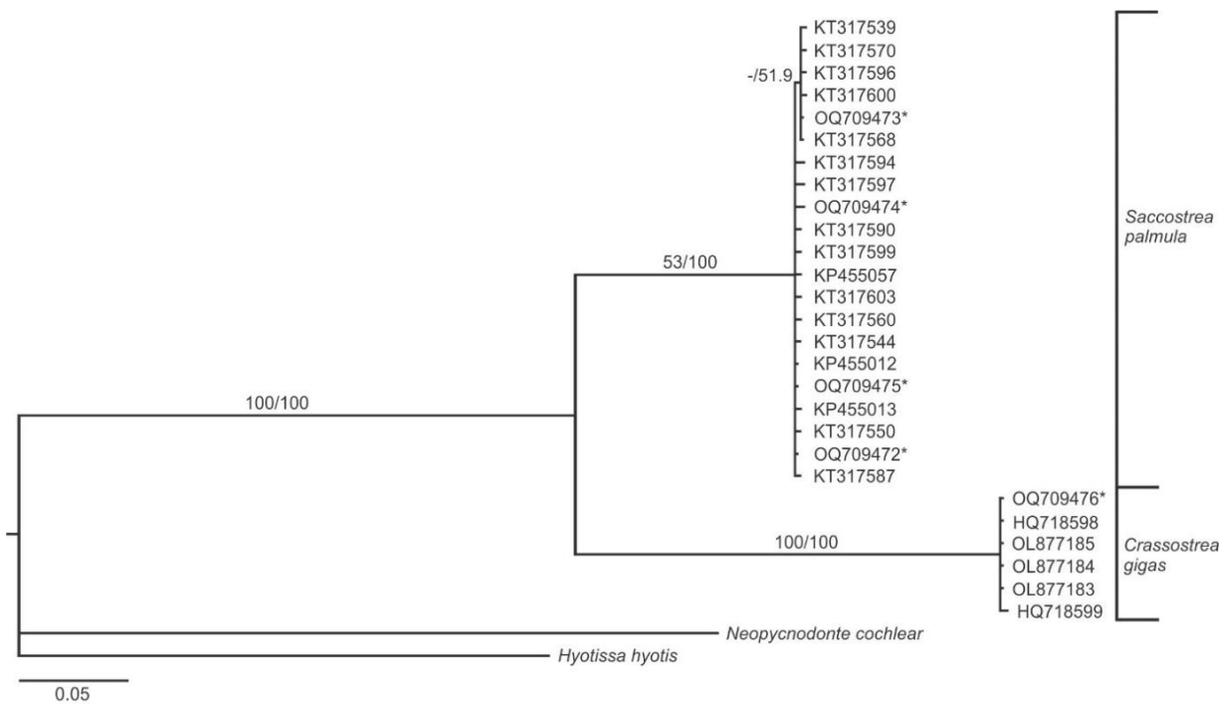


Figura 33. Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades a posteriori de inferencia bayesiana del gen *COI* mitocondrial de los ostreídos recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreídos. La secuencia OQ709476 corresponde al haplotipo 5 de organismos identificados morfológicamente como *Saccostrea palmula*. *Hyotissisa hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades a posteriori BI.

V.4. Resultados de la región ITS1

En último lugar, se analizó la región ITS1 en las muestras de *Saccostrea palmula* que presentaron evidencia de introgresión con *Crassostrea gigas* (organismos m04SP, m05SP, m06SP, m13SP y m14SP) recolectados en el estero El Soldado el 25 de octubre y el 13 noviembre del 2019. Se obtuvieron tres haplotipos, los dos primeros correspondieron a los organismos m13SP (registro GenBank OR750382) y m14SP (registro GenBank OR750383). El análisis BLAST de estas secuencias indicó una identidad >99% con la secuencia KF370466 de *S. palmula* de Bahía Magdalena, B.C.S., además de otras altas identidades con otras especies del mismo género (Tabla 14, Figura 35).

Tabla 14. Secuencias obtenidas de la región ITS1 a partir de los individuos recolectados en el estero El Soldado el 13 noviembre del 2019 pertenecientes a la especie *Saccostrea palmula* de acuerdo con su morfología. En negritas se muestra las secuencias de los oligos (con excepción del haplotipo 3).

Muestra	Secuencias obtenidas	Identidad GenBank										
m13SP	<p>Haplotipo 1 (GenBank OR750382) GGTTTCTGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAAACAAAAGACAAT GGGGCAAACCATTTGGCAAACCATCTCATGGTCGAGATGTGACGGTC CAAACCCCGGAGCCCGTGACCAGGTGCGCGGGATGGGGTGC GGAGA GAAAACGCTTGTCTCTTTCCGGTGGTACCGAGAGAGCCTTGGGCAGT CGCAGCCGTAACAGGCTCCGTCGCCTTAAATTCAGACGAGCTCGAC CGCGACCCGGGCTTTAAAAGGGGAAGGTCGCAAAAACACCGCTCG GCATCGTCGGTCATTGTTCCGATGTTGTAAGCGCCGAGTATGTAC TTCTCAYGTATACGAAATCCTTATTTTGACGAGGAAGGGGTCGGGA GCAGGCAAAGTCTCTCGGCTTTTCTTTCCTCGGCCGCTCAGGCGT ACCTCGTTGCGCGCCTCGACCGGCCGAATCACTTTTGGCATCTAT TGACAACCTAAGTGGTGGATCACTCGGCTCGGGGTCGATGAAGA ACGCAG</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> 99.8% KF370466 (Bahía Magdalena, B.C.S.) y con otras especies de <i>Saccostrea</i>.</p>										
	<p>Haplotipo 2 (GenBank OR750383) GGTTTCTGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAAACAAAAGACAAT GGGGCAAACCATTTGGCAAACCATCTCATGGTCGAGATGTGACGGTC CAAACCCCGGAGCCCGTGACCAGGTGCGCGGGATGGGGTGC GGAGA GAAAACGCTTGTCTCTTTCCGGTGGTACCGAGAGAGCCTTGGGCAGT CGCAGCCGTAACAGGCTCCGTCGCCTTAAATTCAGACGAGCTCGAC CGCGACCCGGGCTTTAAAAGGGGAAGGTCGCAAAAACACCGCTCG GCATCGTCGGTCATTGTTCCGATGTTGTAAGCGCCGAGTATGTAC TTCTCATGTATACGAAATCCTTATTTTGACGAGGAAGGGGTCGGGA GCAGGCAAAGTCTCTCGGCTTTTCTTTCCTCGGCCGCTCAGGCGT ACCTCGTTGCGCGCCTCGACCGGCCGAATCACTTTTGGCATCTAT TGACAACCTAAGTGGTGGATCACTCGGCTCGGGGTCGATGAAGA ACGCAG</p>	<p><i>Saccostrea palmula</i> 99.8% KF370466 (Bahía Magdalena, B.C.S.) y con otras especies de <i>Saccostrea</i>.</p>										
<p>m04SP m05SP m06SP</p>	<p>Haplotipo 3 (GenBank OR750384) TCGTTGGCAGAGCGACCGAGAGGCTAACGCAAAAACACAGCCGAGG GTTGTTGTTAAAGTCGGATCGACCTCGAACGCCAGCCAGGTC GCTAGGCCGAGGGATCCAGGCGAATCGCTGGAGGGTTTATCTCTC AGCGCCTTGGGCGTCGAAGCTTTCTGCTCCGTCGCCTTAAGTAC AGACGAGCTCGACCCGACCCCGGGCTTCCGGAACGGTGGGTGCT AAAACAAAACAAAAGCACTCGGCATCGTCGGGGGAAACCTCGAC GTTATAAGCACCCGAGTATGTACTTTCTCAGTATACCAACAGATT TCTTACAAAAACCCGGGAAGGCGGAGTCGGCAAGGCTCTTGCCTT TTTTCGGGGGTCGGCCGGGCTACCTCGTTGCGCGCCGCGACCGACC GAATTGGCATCATACTATTTTGAC</p>	<p>Con 100% de cobertura, las identidades con <i>C. gigas</i> son: <table border="1"> <thead> <tr> <th>Num. Acc.</th> <th>Identidad</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>AB041761.1</td> <td>100 %</td> </tr> <tr> <td>EU073234.1</td> <td>99.77 %</td> </tr> <tr> <td>EU073228.1</td> <td>99.54 %</td> </tr> <tr> <td>KM460833.1</td> <td>99.32 %</td> </tr> </tbody> </table> </p>	Num. Acc.	Identidad	AB041761.1	100 %	EU073234.1	99.77 %	EU073228.1	99.54 %	KM460833.1	99.32 %
Num. Acc.	Identidad											
AB041761.1	100 %											
EU073234.1	99.77 %											
EU073228.1	99.54 %											
KM460833.1	99.32 %											

<i>S. palmula</i>	1	-----AACCTGCGGAAGGATCATTAACAAAA-GACAATGGGGCAAACCATT	45
m14	1	GGTTTCTGTAGGTG.....-.....	59
m13	1-.....	59
<i>S. kegaki</i>	52C.....A.....	111
<i>S. mytiloides</i>	1681C.....-.....	1739
<i>S. cucullata</i>	1683C.....-.....	1741
<i>S. glomerata</i>	1684C.....A.....	1743
<i>S. palmula</i>	46	GGCAAA-CCATCTCATGGTCGAGATGTGACGGTCCAACCCCGAGCCCGTGACCAGGTC	104
m14	60-.....	118
m13	60-.....	118
<i>S. kegaki</i>	112-.....	170
<i>S. mytiloides</i>	1740A.....	1799
<i>S. cucullata</i>	1742A.....	1801
<i>S. glomerata</i>	1744-.....	1802
<i>S. palmula</i>	105	GCGCGGATGGGGTGCAGGAGA-AAACGCTT--GTCTCTTTCGGTGGTACCGAGAGAGCC	161
m14	119-.....--.....	175
m13	119-.....--.....	175
<i>S. kegaki</i>	171-.....--.....	227
<i>S. mytiloides</i>	1800G.....AAAAA..C.....	1859
<i>S. cucullata</i>	1802A.....AAAAA.....	1861
<i>S. glomerata</i>	1803G.....--A.....	1858
<i>S. palmula</i>	162	TTGGGAGTCGCGAGCCGTAACAGGCTCCGTCGCCTTAAATTCAGACGAGCTCGACCGCA	221
m14	176	235
m13	176	235
<i>S. kegaki</i>	228	287
<i>S. mytiloides</i>	1860	1919
<i>S. cucullata</i>	1862G.....	1921
<i>S. glomerata</i>	1859	1918
<i>S. palmula</i>	222	CCCGGGCTTTAAAAGGGGAAGGTCGCAAAAAACCCGCTCGGCATCGTCGGTCATTGTTC	281
m14	236	295
m13	236	295
<i>S. kegaki</i>	288	347
<i>S. mytiloides</i>	1920-.....	1978
<i>S. cucullata</i>	1922-.....	1980
<i>S. glomerata</i>	1919T.....--..A.....	1976
<i>S. palmula</i>	282	CGATGTTGTAAGCGCCGAGTATGTACTTCTCACGTATACGAAATCCTTATTTTGACGAG	341
m14	296T.....	355
m13	296Y.....	355
<i>S. kegaki</i>	348	407
<i>S. mytiloides</i>	1979T.....A.....	2038
<i>S. cucullata</i>	1981T.....A.....	2040
<i>S. glomerata</i>	1977T.....	2036
<i>S. palmula</i>	342	GAAGGGGTCGGGAGCAGGCAAAGTCTCTCGGCTTTTCTTTCTCGGCCGCGTCAGGCGTA	401
m14	356	415
m13	356	415
<i>S. kegaki</i>	408T.....	467
<i>S. mytiloides</i>	2039T.....	2098
<i>S. cucullata</i>	2041T.....	2100
<i>S. glomerata</i>	2037T.....	2096
<i>S. palmula</i>	402	CCTCGTTGCGCGCCTCGACCGGCCGAATCACTTTTGGCATCTATTGACAACCTAAGTG	461
m14	416	475
m13	416	475
<i>S. kegaki</i>	468	527
<i>S. mytiloides</i>	2099	2157
<i>S. cucullata</i>	2101-.....	2159
<i>S. glomerata</i>	2097-.....	2155
<i>S. palmula</i>	462	GTGGATCACTCGGCTCGGGGTCGATG-----	488
m14	476AAGAACGCAG	512
m13	476AAGAACGCAG	512
<i>S. kegaki</i>	528AAGAGCGCAG	564
<i>S. mytiloides</i>	2158AAGAACGCAG	2195
<i>S. cucullata</i>	2160AAGAACGCAG	2197
<i>S. glomerata</i>	2156AAGAACGCAG	2193

Figura 34. Alineación de secuencias parciales de ITS1 entre los organismos m13 (haplotipo 1) y m14 (haplotipo 2) con secuencias obtenidas en GenBank de *Saccostrea palmula* (KF370466), *Saccostrea kegaki* (KM460844), *Saccostrea glomerata* (KU640731), *Saccostrea mytiloides* (KU647030), *Saccostrea cucullata* (KX228827).

La diferencia entre los haplotipos 1 y 2 se ubica en el sitio 329 ya que el organismo m13SP es heterocigoto C/T y el m14SP es homocigoto para T (Figura 34). Para el haplotipo 3, que corresponde a las muestras m04, m05 y m06, se observó una secuencia completamente diferente a la de los haplotipos 1 y 2 (Figura 35). Además, el análisis BLAST mostró una identidad >99% con *C. gigas* (Tabla 15, Figs. 36 y 37). Esta identidad en la región nuclear ITS1 indica que también hubo una cruce ancestral entre machos de *C. gigas* con hembras de *S. palmula*.

En el caso particular de este marcador, el resultado esperado era que todos esos individuos identificados morfológicamente como *S. palmula*, pero con genes mitocondriales de *C. gigas* tuvieran todos el ITS1 de *S. palmula*. La explicación más plausible para la presencia de tres organismos con un ITS1 de *C. gigas* y que conservan la morfología de *S. palmula* (Tabla 14) es que esta especie esté pasando por un proceso de "enjambre híbrido" (Allendorf et al., 2013). En este proceso, una población de una especie en donde se haya dado un evento de hibridación con otra especie entre algunos de sus individuos y con un determinado número de generaciones de retrocruzamiento con uno o ambos tipos parentales y apareamiento entre los híbridos (Allendorf, 2013), dará como resultado todo un mosaico genético repartido entre la población. Gyllesten et al. (1985) y Allendorf y Leary (1988) documentaron las consecuencias de la hibridación introgresiva entre subespecies de la trucha *Salmo clarki* en los Estados Unidos de Norteamérica. Esos autores realizaron un análisis RFLP de ADN mitocondrial para tipificar patrones de identidad genética entre *S. c. lewisi* y *S. c. bouvieri* y también genotipificaron a los individuos con 15 (Gyllesten et al., 1985) y ocho (Allendorf y Leary, 1988) loci aloenzimáticos (productos del genoma nuclear). El resultado fue que hubo individuos dentro de cada subespecie en donde algunos presentaron el patrón mitocondrial de una especie o de otra, pero todos tenían una mezcla diferente de patrones aloenzimáticos de ambas subespecies. Este patrón diverso de segregación de marcadores aloenzimáticos se puede deber a la característica aleatoria de los entrecruzamientos entre cromosomas homólogos dentro de la célula. En los individuos de *S. palmula* recolectados en El Soldado se observó precisamente ese esquema, debido a que hubo individuos con genes mitocondriales propios de la especie y también individuos con genes mitocondriales de *C. gigas*, en donde algunos de éstos presentaron el marcador nuclear de *C. gigas* y otros el de *S. palmula*. Considerando el caso de la trucha *S. clarki*, si se hubieran

analizado otros marcadores nucleares en *S. palmula*, se esperaría que los organismos exhibieran combinaciones diferentes de marcadores de una u otra especie.

```

H1 GGCAAACCATTTGGCAAACCATCTCATGGTTCGAGATGTGACGGTCCAAACCCCGGAGCCCG 60
H2 ..... 60
H3 .T....AT.G.ATG.TG...AT.--.....----.CG...CG.GC.A.GA..TA.G.- 53

H1 TGACCAGGTTCGCGCGGATGGGGTTCGGGAGAGAAAACGCTTGTCTCTTTTCGGTGGTAC-CG 119
H2 .....-.. 119
H3 C.G..GACC.C..AAA.AA..CAAGA.CCTTGCCGACTCC.C..TCCCG...TT.GTGTA 113

H1 AGAGAGCCTTGGGCAGTCGC-AGCCGTAACAGGCTCCGTCGCCTTAAATTCAGACGAGCT 178
H2 .....- 178
H3 ...A.T.TG.T..T.TA..TG..AAAGT...TA...G.GT..T.AT..CGTC..G.TTTC 173

H1 CGACCG-CGACCCGGGCTTTAAAAGGGGAAGGTCGAAAAAACCCGCTCGGCATCGTCG 297
H2 ..... 237
H3 .CC...A...TG.C.AG.GCTTTTT.TTTT.T.TTAGCG.CC.....T..C.G.----- 227

H1 GTCATTGTTCCGATGTTGTAAGCGCCCGAGTATGTACTTCTCAYGTATACGAAATCCTTA 297
H2 .....T..... 297
H3 -----AGC...GG..C.CGGT..AG.TC..C.....AAGGC.-.CGGAGC.GGAAAG 280

H1 TTTTGACGAGGAAGGGGTCGGGAGCAGGCAAAGTCTCTCGGCTTTTCTTCTCGGCCGC 357
H2 ..... 357
H3 C..C...GCCC.AG..G.T.AGAG.TAA.CCC..CAG..AG..CG.C.GGA..CCT..- 339

H1 GTCAGGCGTACCTCGTTGCGCGCCTCGACCGGCCGAATCACTTTT-TGGCATCTATTGAC 416
H2 .....-- 415
H3 .C.TA...-...G..C..TG.G.GTTTCGA..T...TC.GAC...AACAA..A.CC.C.G 398

H1 AACTCTAAGTGGTGGATCACTCGGCTCGGGGGTCGATGAA 456
H2 ..... 455
H3 .TGTGT.TTTGC..TAGC.T....TCGCTCT.C..AC.. 438

```

Figura 35. Alineación entre los tres haplotipos obtenidos de la región ITS1 (no incluye oligonucleótidos).

Tabla 15. Números de acceso en GenBank de las secuencias obtenidas de los organismos identificados morfológicamente como *Saccostrea palmula* pero que presentaron identidades con *Crassostrea gigas* en los genes mitocondriales y algunos de ellos en la región nuclear ITS1.

Organismo	<i>16s</i> GenBank	Identidad GenBank	<i>COI</i> GenBank	Identidad GenBank	ITS-1 GenBank	Identidad GenBank
m13	OQ551179	<i>C. gigas</i>	OQ709476	<i>C. gigas</i>	OR750382	<i>S. palmula</i>
m14	OQ551179	<i>C. gigas</i>	OQ709476	<i>C. gigas</i>	OR750383	<i>S. palmula</i>
m04	OQ551179	<i>C. gigas</i>	OQ709476	<i>C. gigas</i>	OR750384	<i>C. gigas</i>
m05	OQ551179	<i>C. gigas</i>	OQ709476	<i>C. gigas</i>	OR750384	<i>C. gigas</i>
m06	OQ551179	<i>C. gigas</i>	OQ709476	<i>C. gigas</i>	OR750384	<i>C. gigas</i>

H3	1	GTCAAAATAGTATGATGCCAATTCGGTCGGTCGCGGC	60
EU073234	471	412
AB041761	503	444
EU073228	470	411
KM460833	539	480
H3	61	CCCCGAAAAAAGGCAAGAGCCTTGCCGACTCCGCTTCCC-GGGTTTTGTGTAAGAAAT	119
EU073234	411T.....	352
AB041761	443-.....	385
EU073228	410-.....	352
KM460833	479-.....	421
H3	120	CTGTTGGTATACGTGAGAAAGTACATACTCGGGTGCTTATAACGTCGAGGTTTCCCCCG	179
EU073234	351	292
AB041761	384	325
EU073228	351	292
KM460833	420	361
H3	180	ACGATGCCGAGTGCTTTTTGTTTTGTTTTAGCGACCCACCGTCCGGAAGCCCGGGGTCG	239
EU073234	291	232
AB041761	324	265
EU073228	291	232
KM460833	360	301
H3	240	CGGTCGAGCTCGTCTGTACTTAAGGCGACGGAGCAGGAAAGCTTCGACGCCCAAGGCGC	299
EU073234	231	172
AB041761	264	205
EU073228	231	172
KM460833	300	241
H3	300	TGAGAGATAAACCTCCAGCGAGTTCGCCTGGATCCCTCGGCCTAGCGACCTGGTCGCTG	359
EU073234	171	112
AB041761	204	145
EU073228	171	112
KM460833	240	181
H3	360	GGCGTTCGAGGTCGATCCGACTTT-AACAACAACCCTCGGCTGTGTTTTTGGGTTAGCCT	418
EU073234	111-.....	53
AB041761	144-.....	86
EU073228	111T.....-.....	53
KM460833	180-..A.CA.C.....-.....	123
H3	419	CTCGGTCGCTCTGCCAACGA	438
EU073234	52	33
AB041761	85	66
EU073228	52	33
KM460833	122	103

Figura 36. Alineación de secuencias parciales de ITS1 entre el haplotipo 3 con cuatro secuencias obtenidas en GenBank de *Crassostrea gigas* (no incluye oligonucleótidos).

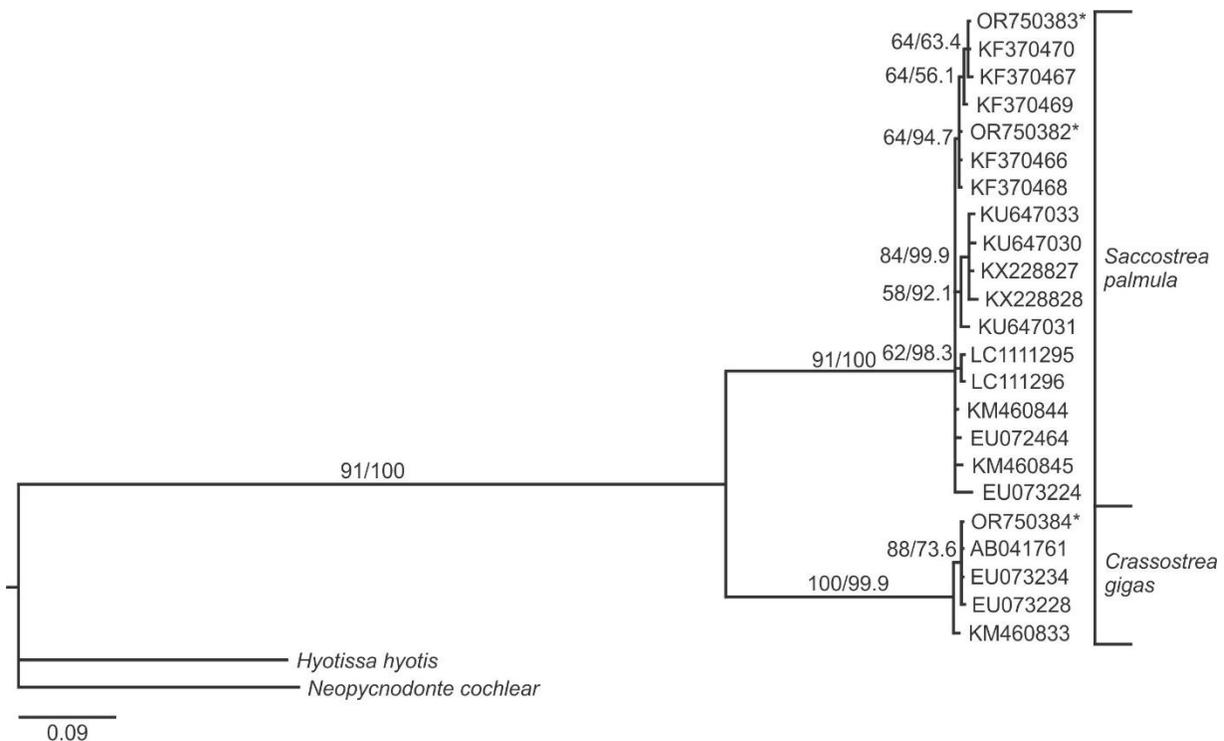


Figura 37. Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades a posteriori de inferencia bayesiana de la región ITS1 nuclear de los ostreidos con morfología de *Saccostrea palmula*, pero con genes mitocondriales de *Crassostrea gigas*, recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. *Hyotissssa hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades a posteriori BI.

Es interesante que en los diez individuos de *S. palmula* que fueron secuenciados, la mitad de ellos presentaron genes mitocondriales de *C. gigas*. Es poco probable que si un genotipo o haplotipo es de baja frecuencia pueda ser detectado en una muestra pequeña, por lo que habría que corroborarse en un estudio futuro el grado de introgresión de *C. gigas* hacia *S. palmula* en una muestra significativamente grande. Si el grado de la introgresión es grande se podría dar una "extinción genómica", donde la hibridación y el retrocruzamiento conducen a la pérdida del legado de una línea evolutiva de la especie nativa. Esto significa que la combinación de alelos y genotipos en todo el genoma en *S. palmula*, que ha evolucionado a lo largo del tiempo, se podría perder debido a la inundación genética por la introgresión de *C. gigas*.

Sorprendentemente, la introgresión y la mezcla pueden propagarse incluso si los individuos hibridados tienen una aptitud reducida (Allendorf, 2013).

V.5. Resultados del análisis filogenético concatenado

En este caso y para poder tener un resultado más robusto sobre el enjambre genético, se llevó a cabo un análisis filogenético concatenado mediante la unión de todas las secuencias derivadas de ADN mitocondrial y nuclear de los cinco individuos con evidencia de introgresión, junto con las secuencias equivalentes de especies reportadas en GeneBank. En este análisis, pudimos corroborar que los individuos m04SP, m05SP y m06SP están estrechamente relacionadas con *C. gigas*, mientras que m13SP y m14SP se posicionan entre *C. gigas* y *S. palmula* (Figura 38). Este resultado confirma los hallazgos anteriores, lo cual era de esperarse dado que estas muestras comparten genes mitocondriales con la especie invasora, mientras que unos individuos tienen la región ITS1 de *C. gigas* y otros tienen de *S. palmula*.

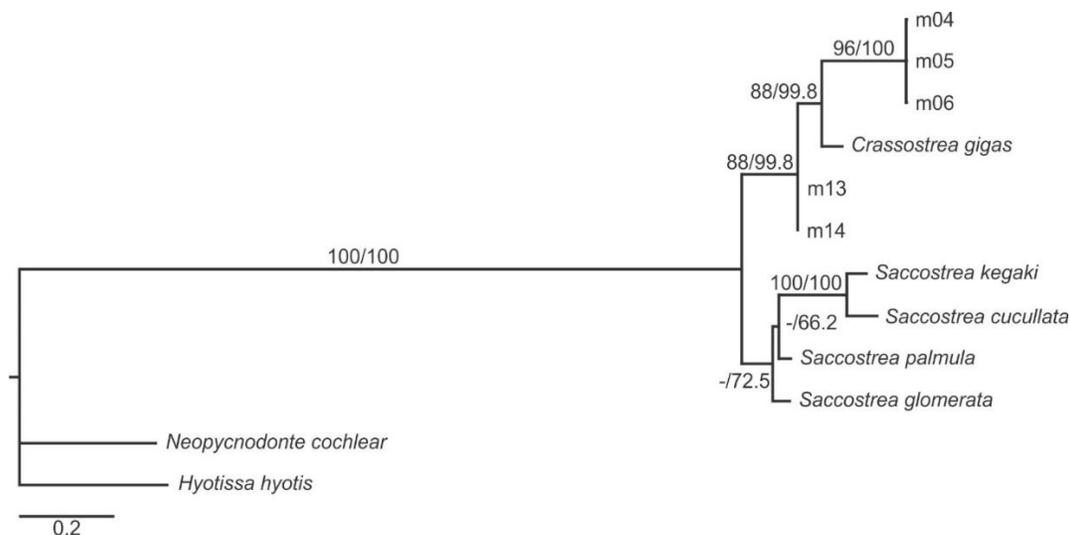


Figura 38. Árbol filogenético recuperado mediante el método de máxima verosimilitud y probabilidades a posteriori de inferencia bayesiana de secuencias concatenadas de los genes ARNr *16S+COI+ITS1* de los ostreidos con morfología de *Saccostrea palmula*, pero con genes mitocondriales de *Crassostrea gigas*, recolectados en el estero El Soldado (señalados con asterisco) y en conjunto con secuencias obtenidos del GenBank de otros ostreidos. *Hyotissia hyotis* y *Neopycnodonte cochlear* (Gryphaeidae) fueron utilizados con grupo externo. Los valores sobre las ramas representan las probabilidades de remuestreo de ML/probabilidades a posteriori BI.

VI. CONCLUSIONES

La revisión sobre la introducción de *Crassostrea gigas* a nivel mundial permitió actualizar la información del impacto significativo que ha presentado la especie a nivel global, estableciéndose en 64 países y 10 territorios, con poblaciones ferales en 32 de ellos. Esta especie ha contribuido a la producción de ostreidos en 36 países, mostrando una mayor probabilidad de introducción y establecimiento en regiones de mayor latitud. El Producto Interno Bruto (PIB) se identificó como una variable explicativa clave para su introducción, indicando que los países con mayores recursos económicos tienden a facilitar la dispersión de la especie. Además, se observó que las introducciones tempranas y la acuicultura prolongada de *C. gigas* favorecen su establecimiento.

La producción comercial de *C. gigas* se correlacionó positivamente con la longitud de la costa, aunque disminuyó en latitudes más altas. Los efectos de las poblaciones ferales fueron documentados en 11 países, donde en algunos casos se justificó su eliminación, como en el Reino Unido, Noruega, Suecia, Australia y Sudáfrica, debido a los impactos negativos observados. Finalmente, el análisis de los datos utilizando el PIB reveló una desigualdad generalizada en la distribución y gestión de esta especie.

En este estudio, se reporta, por primera vez que las poblaciones de la especie *Saccostrea palmula* dentro del estero El Soldado están experimentando un potencial proceso de "enjambre híbrido", mientras que, la evidencia de genes mitocondriales de *Crassostrea gigas* en *Saccostrea palmula* sugiere una ventana de oportunidad ambiental en el estero El Soldado, la cual facilitó la madurez completa y el posterior desove de *C. gigas* cultivado, coincidiendo con la época reproductiva de *S. palmula*. Estudios previos han demostrado que *C. gigas* no completa su ciclo de madurez sexual en las aguas del Golfo de California o que los gametos desovados no sobreviven. Este hallazgo es significativo, ya que destaca la capacidad de *C. gigas* para reproducirse en un ambiente previamente considerado inadecuado para su maduración.

La fecundación entre los gametos de *C. gigas* y un ostreido de diferente género dentro de la familia Ostreidae es notable, aún considerando que *Ostrea*, *Crassostrea* y *Saccostrea* comparten un número cromosómico de $2n = 20$. No obstante, existen barreras de aislamiento reproductivo post-cigótico que pueden influir en la viabilidad o fertilidad de los híbridos debido

a diferencias genéticas significativas. Los estudios de cruces intergenéricos en laboratorio han mostrado resultados mixtos, indicando que el número cromosómico, aunque importante, no es el único factor determinante en la capacidad de hibridación.

Por lo tanto, se requieren investigaciones más detalladas sobre la biología reproductiva y genética de estas especies para entender completamente las posibilidades y limitaciones de la hibridación, así como los factores genéticos específicos que la influyen. Este conocimiento es crucial para la gestión de poblaciones ferales y el desarrollo de prácticas de acuicultura sostenibles.

Sobre la contribución al conocimiento de la biodiversidad de El Soldado, este estudio incrementó de dos a cuatro el catálogo de especies de ostreidos en el lugar ya que el reporte de Martínez-Córdova (1996) no incluía a *Crassostrea corteziensis* y a *Striostrea primatica*. La especie más conspicua fue *Saccostrea palmula*, seguida en menor medida por *S. prismática*, *C. corteziensis* y *Ostrea angelica*.

VII. RECOMENDACIONES

La revisión permitió identificar que a pesar de los avances en la evaluación de varios aspectos de la introducción y producción de ostreidos del Pacífico, existen temas que requieren un análisis más profundo. Por ejemplo, las consecuencias de las introducciones en la genética y las enfermedades necesitan ser evaluadas. Además, no se han revisado las investigaciones orientadas a aumentar la producción, lo que podría mostrar un patrón global diferente al encontrado respecto a la investigación ecológica. Es crucial destacar que el "crecimiento azul", concepto que se refiere al crecimiento económico y el desarrollo sostenible de las actividades económicas relacionadas con los océanos, mares y zonas costeras, no solo beneficia el desarrollo económico, sino también la equidad social y el medio ambiente. Este enfoque promueve la utilización eficiente y sostenible de los recursos marinos para impulsar la economía, proteger el medio ambiente marino y mejorar el bienestar social. Por lo tanto, conocer más sobre el contexto social y económico y las consecuencias de la introducción de *Cassostrea gigas* también contribuiría al desarrollo sostenible, más allá de una simple consideración del PIB.

Otro aspecto que merece atención posterior es analizar a fondo la población de *C. corteziensis* de Nayarit dada la identidad del gen *COI* mitocondrial. No hay información publicada sobre cultivos de *C. gigas* en Nayarit en tiempos actuales o históricos, pero no podemos descartar que no se hayan realizado en algún momento dado. En este caso se tiene a dos especies del mismo género, por lo que las posibilidades de compatibilidad genética son mucho mayores, acorde con los resultados obtenidos en este estudio.

En cuanto a los colectores de semilla la colecta no fue exitosa, lo que pudiera deberse a que no se presentaron las condiciones ambientales adecuadas para el desove y desarrollo de larvas o bien los sustratos proporcionados no fueron los adecuados, Matsubara et al. (2023) ponen de manifiesto lo detallado que debe de ser un estudio integral para comprender los factores que determinan el asentamiento larval de *C. gigas*. De esta manera, un estudio amplio que considere el desarrollo del ciclo de madurez sexual de las especies de ostreidos del estero El Soldado, así como la dinámica ambiental para poder describir el acople del ciclo biológico con variables como la temperatura, salinidad, biomasa y diversidad fitoplanctónica y tipos de

sustrato para el asentamiento podría elucidar las causas de la ausencia de fijación en los colectores de semilla.

En el estero El Soldado hay dos arrecifes de *S. palmula* que quedan al descubierto durante la marea baja, de ellos el mostrado en la Figura 26 es el más extenso. Aunque el estero es un área natural protegida y con acceso limitado, no está exento de un cierto flujo turístico a su cuerpo de agua y áreas adyacentes. Estos conjuntos arrecifales de ostiones deben de protegerse del tránsito peatonal turístico dado los servicios al ecosistema que provee este tipo de agregaciones (Smith et al., 2022) tales como mejoras en el aprovisionamiento de hábitat (abundancia, riqueza y biomasa), remoción de nitrógeno, provisión de nutrientes al suelo y materia orgánica.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aguilar, V., A. Aguirre-Muñoz, J. Alarcon, A. Boomer, S. Contreras, E. Del-Val, A. Elizalde, E. Enkerlin, F. Espinosa-García, J. Golubov, H. Hermann, P. Koleff, I. March, M. Martinez-Jiménez, M. Meave del Castillo, J. Mena, R. Mendoza, E. Moreno, J. Randall y H. Zimmerman. 2007. Especies Invasoras de Alto Impacto a la Biodiversidad: Prioridades en México. Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. México.
- Ahmed, M. 1973. Cytogenetics of oysters. *Cytologia* 38: 337–346.
- Alexandrov, B., A. Boltachev, T. Kharchenko, A. Lyashenko, M. Son, P. Tsarenko y V. Zhukinsky. 2007. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine. *Aquatic Invasions*, 2: 215-242.
- Allen, S. K. y P. M. Gaffney. 1993. Genetic confirmation of hybridization between *Crassostrea gigas* (Thunberg) and *Crassostrea rivularis* (Gould). *Aquaculture*, 113: 291-300.
- Allen, S. K., P. M. Gaffney, J. Scarpa y D. Bushek. 1993. Inviabile hybrids of *Crassostrea virginica* (Gmelin) with *C. rivularis* (Gould) and *C. gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 113: 269-289.
- Allendorf, F. W. y R. F. Leary. 1988. Conservation and distribution of genetic variation in a polytypic species: the cutthroat trout. *Conservation Biology*, 2: 170–184.
- Allendorf, F. W., G. Luikart y S. N. Aitken. 2013. Conservation and the Genetics of Populations. Wiley-Blackwell. Chichester, West Sussex, UK.
- Anderson, S. 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290: 457–465.
- Andrews, J. D. 1979. Pelecypoda: Ostreidae, 293-341 p. En: A.C. Giese y J.S. Pearse. *Reproduction of Marine Invertebrates*, Vol. V: Molluscs: Pelecypods and Lesser Classes. Academic, Nueva York, EEUU.
- Angell, C. L. 1986. The biology and culture of tropical oysters. ICLARM Technical Report, No. 13. 42 pp. Manila, Philippines.
- Anglès-d'Auriac, M. B., E. Rinde, P. Norling, S. Lapègue, A. Staalstrøm, D. Ø. Hjermann y J. Thaulow. 2017. Rapid expansion of the invasive oyster *Crassostrea gigas* at its northern distribution limit in Europe: naturally dispersed or introduced? *PLoS One*, 12(5): e0177481.
- Arnold, M. L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, New York.
- Baquerizo-Ramírez, J. 2003. Análisis comparativo de diferentes dietas para el acondicionamiento de reproductores de ostión de mangle, *Crassostrea columbiensis*, Hanley 1.846. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ecuador EPOL (Escuela Superior Politécnica del Litoral). Facultad de ingeniería Marítima y Ciencias del Mar. Guayaquil, Ecuador.

- Barbosa-Solomieu, V. 2004. Detección de agentes virales en ostión japonés (*Crassostrea gigas*). Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz Baja California Sur.
- Barr, N., A. Cook, P. Elder y J. Molongoski. 2009. Application of a DNA barcode using the *16S rRNA* gene to diagnose pest Arion species in the USA. *Journal of Molluscan Studies*, 75: 187–191.
- Barraza-Guardado, R. H. Chavarín, G. Juárez-Carvajal, J. C. y E. Morales-Carrasco. 1983. Contribución al conocimiento sobre algunas especies comerciales de moluscos bivalvos *Crassostrea corteziensis* (Hertlein 1951), *Saccostrea palmula* (Carpenter 1857), y *Atrina maura* (Sowerby 1835) y crustáceos decápodos *Callinectes arcuatus* (Ordway 1863), *Peneus californiensis* (Holmes 1900), *Peneus vannamei* (Boone 1931), y *Peneus stilyrostris* (Stimpson 1871) en el estero el Pozole, Sinaloa México 1982-1983. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Bayne, B. L. 2002. Una comparación fisiológica entre las ostras del Pacífico *Crassostrea gigas* y ostras de Sydney Rock *Saccostrea glomerata*: alimento, alimentación y crecimiento en un hábitat estuarino compartido. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 163-178.
- Bayne, B. L., M. Ahrens, S. K. Allen, M. Anglès d’Auriac, T. Backeljau, P. Beninger, R. Bohn, P. Boudry, J. Davis, T. Green, X. Guo, D. Hedgecock, A. Ibarra. P. Kingsley- Smith, M. Krause, C. Langdon, S. Lapègue, C. Li, D. Manahan, R. Mann, L. Perez-Paralle, E. N. Powell, P. D. Rawson, D. Speiser, J.L. Sanchez, S. Shumway y H. Wang. 2017. The proposed dropping of the genus *Crassostrea* for all Pacific cupped oysters and its replacement by a new genus *Magallana*: a dissenting view. *Journal of Shellfish Research*, 36: 545–547.
- Bayne, B., M. Angles d’Auriac, T. Backeljau, P. Beninger, P. Boudry, R. Carnegie, J. Davis, X. Guo, D. Hedgecock, M. Krause, C. Langdon, S. Lapegue, D. Manahan, R. Mann, E. Powell y S. Shumway. 2019. A scientific name for Pacific oysters. *Aquaculture*, 499: 373.
- Bert, T. M., D. M. Hesselman, W. S. Arnold, W. S. Moore, H. Cruz-López y D. C. Marelli. 1993. High frequency of gonadal neoplasia in a hard clam (*Mercenaria* spp.) hybrid zone. *Marine Biology*, 117: 97-104.
- Bierne, N., P. David, A. Langlade y F. Bonhomme. 2002. Can habitat specialization maintain a mosaic hybrid zone in marine bivalves? *Marine Ecology Progress Series*, 245: 157-170.
- Bishop, M. J., F. R. Krassoi, R. G. McPherson, K. R. Brown, S. A. Summerhayes, E. M. Wilkie y W. A. O’Connor. 2010. Change in wild-oyster assemblages of Port Stephens, NSW, Australia, since commencement of non-native Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) aquaculture. *Marine and Freshwater Research*, 61: 714-723.
- Blackburn, T. M. y R. P. Duncan. 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature*, 414: 195-197.
- BOGES. 2006. Declaratoria como área natural protegida estero El Soldado con la categoría de zona sujeta a conservación ecológica. Boletín Oficial del Gobierno del Estado de Sonora,

18 de mayo 2006.

- Borisenko, A. V., B. K. Lim, N. V. Ivanova, R. H. Hanner y P. D. N. Hebert. 2008. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources*, 8: 471–479.
- Bouchet, V. M. P. y P. G. Sauriau. 2008. Influence of oyster culture practices and environmental conditions on the ecological status of intertidal mudflats in the Pertuis Charentais (SW France): A multi-index approach. *Marine Pollution Bulletin*, 56: 1898-1912.
- Brandt, G., A. Wehrmann, K. W. Wirtz. 2008. Rapid invasion of *Crassostrea gigas* into the German Wadden Sea dominated by larval supply. *Journal of Sea Research*, 59: 279–296.
- Brown, W. M. 1985. Molecular evolutionary genetics. 95-130 pp. En: MacIntyre RJ (ed) *The mitochondrial genome of animals*. Plenum Press, New York.
- Buhle, E. R. y J. L. Ruesink. 2009. Impacts of invasive oyster drills on Olympia oyster (*Ostrea lurida* Carpenter 1864) recovery in Willapa Bay, Washington, United States. *Journal of Shellfish Research*, 28: 87-96.
- Byers, J. 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology*, 81: 1225-1239.
- CABI. 2020. Invasive Species Compendium. *Crassostrea gigas* (Pacific oyster), 2020. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/87296>
- Cáceres-Martínez, J., R. Vásquez-Yeomans y G. Padilla-Lardizábal. 2010. Parasites of the Pleasure Oyster *Crassostrea corteziensis* cultured in Nayarit, Mexico. *Journal of Aquatic Animal Health*, 22: 141-151.
- Cáceres-Martínez, J. y R. Vásquez-Yeomans. 2014. Manual de buenas prácticas para el cultivo de moluscos bivalvos. 117 p. OIRSAOSPESCA.
- Capdevila-Argüelles, L, B. Zilletti y V. A. Álvarez. 2013. Causas de la pérdida de biodiversidad: Especies Exóticas Invasoras. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 10: 55-75.
- Carranza, A., I. Agudo-Padrón, G.A. Collado, C. Damborenea, A. Fabres, D.E. Gutiérrez Gregoric, C. Lodeir, S. Ludwig, G. Pastorin, P. Penchaszadeh, R.B. Salvador, P. Spotorno, S. Thiengo, T.H.D.A. Vidigal y G. Darrigran. 2023. Socio-environmental impacts of non-native and transplanted aquatic mollusc species in South America: What do we really know? *Hidrobiologia*, 850: 1001-1020.
- Cardoso, J.F.M.F., D. Langlet, J. F. Loff, A. R. Martins, J. I. Witte, P. T. Santos y H. W. Van der Veer. 2007. Spatial variability in growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) along the west European coast. *Journal of Sea Research*, 57: 303-315.
- Carlton, J. T. 1999. Molluscan Invasions in Marine and Estuarine Communities. *Malacologia*, 41: 439-454.
- Carrasco, M. F. y P. J. Barón. 2010. Analysis of the potential geographic range of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) based on surface seawater temperature

- satellite data and climate charts: the coast of South America as a study case. *Biological Invasions*, 12: 2597–2607.
- Carriker, M. R. y P. M. Gaffney. 1996. A catalogue of selected species of living oysters (Ostreacea) of the world, 1–8 p. En: Kennedy V. S. et al. (eds.), *The Eastern Oyster, Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant College, College Park MD.
- CEDES, 2018. Comisión de Ecología y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora. Programa de Manejo, Área Natural Protegida Estero El Soldado, Zona sujeta a Conservación Ecológica. <http://www.boletinoficial.sonora.gob.mx/boletin/images/boletinesPdf/2018/08/2018CCIII1IV.pdf>
- Chávez-Villalba, J., J. Barret, C. Mingant, J. C. Cochard y M. Le Pennec. 2003. Influence of timing of broodstock collection on conditioning, oocyte production, and larval rearing of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) at six production sites in France. *Journal of Shellfish Research*, 22: 465-474.
- Chávez-Villalba, J., M. R. López-Tapia, J. M. Mazón-Suástegui & M. Robles-Mungaray. 2005. Growth of the oyster *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) in Sonora, Mexico. *Aquaculture Research*, 36: 1337–1344.
- Chávez-Villalba, J., R. Villelas-Ávila, C. Cáceres-Martínez. 2007. Reproduction, condition and mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Sonora, México. *Aquaculture Research*, 38: 268-278.
- Chávez-Villalba, J. 2014. Culture of the oyster *Crassostrea gigas*. Analysis of 40 years of activities in Mexico. *Hidrobiológica*, 24: 175-190.
- Cheng, H. L., D. Q. Xia, T. T. Wu, X. P. Meng, H.J. Ji y Z. G. Dong. 2006. Study on Sequences of Ribosomal DNA Internal Transcribed Spacers of Clams Belonging to the Veneridae Family (Mollusca: Bivalvia). *Acta Genetica Sinica*, 33: 702–710.
- Chew, K. K. 1990. Global bivalve shellfish introductions. *World Aquaculture Society*, 21: 9-22.
- Chew, K. K. 1991. Ecological and biological considerations for the introduced Pacific oyster to the west coast of the United States, 21-24 p. En: Leffler, M., J. Greer, (Eds). *The ecology of Crassostrea gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. Maryland Sea Grant College, United States.
- Chiba, S. 1999. Accelerated evolution of land snails *Mandarina* in the oceanic Bonin Islands. *Evolution*, 53: 460-471.
- Clubley, C.H., L.B. Firth, L.E. Wood, D.T. Bilton, T.A.M. Silva y A.M. Knights. 2023. Science paper or big data? Assessing invasion dynamics using observational data. *Science of the Total Environment*, 877: 162754.
- Cognie, B., J. Haure y L. Barille. 2006. Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 259: 249-259.
- Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras (CANEI). 2010. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. Comisión Nacional

- para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Crocetta, F. 2011. Marine alien mollusca in the Gulf of Trieste and neighbouring areas: a critical review and state of knowledge (updated in 2011). *Acta Adriatica*, 52: 247-260.
- Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97: 153–166.
- Cruz, P., B. Yáñez-Jacome, A.M. Ibarra y J. Rangel-Becerril. 2007. Isolation and characterization of microsatellite loci in the Pacific pleasure oyster, *Crassostrea corteziensis*, and their cross-species amplification in four other oyster species. *Molecular Ecology Notes*, 7: 448–450.
- Cruz, F. L. D. L. y C. Gallardo-Escarate. 2011. Intraspecies and interspecies hybrids in *Haliotis*: natural and experimental evidence and its impact on abalone aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, 3: 74–99.
- Cywinska, A., F. F. Hunter y P. D. N. Hebert. 2006. Identifying Canadian mosquito species through DNA barcodes. *Medical Veterinary Entomology*, 20: 4213-424.
- Darrigran, G. A. 2013. Los moluscos bivalvos: aportes para su enseñanza: teoría-métodos. La Plata: Universidad Nacional de La Plata. E-Book: ISBN 978-950-34-1034-9.
- Darrigran, G. y S. Torres. 2014. Especies invasoras y conservación. En J. A. Calcagno (ed.). *Los Invertebrados Marinos*. Fundación de Historia Natural editorial. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. 354 p.
- Diederich, S., G. Nehls, J. E. E. van Beusekom y K. Reise. 2005. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgoland Marine Research*, 59: 97-106.
- Diederich, S. 2006. High survival and growth rates of introduced Pacific oysters may cause restrictions on habitat use by native mussels in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 328: 211-227.
- Dinamani, P. 1971. Occurrence of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in Northland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 5: 352-357.
- Dinamani, P. 1991. Introduced Pacific oyster in New Zealand. En: Leffler, M, J. Greer, eds. *The Ecology of Crassostrea gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. Maryland Sea Grant College, 9-12.
- Dolmer, P., M. W. Holm, Å. Strand, S. Lindegarth, T. Bodvin, P. Norling y S. Mortensen. 2014. The invasive Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavian coastal waters: A risk assessment on the impact in different habitats and climate conditions. HAVFORSKNINGSINSTITUTTET Institute of Marine Research, Bergen, Norway. https://imr.braage.unit.no/imr-xmlui/bitstream/handle/11250/193021/FoH_2-2014.pdf?sequence=1
- Drinkwaard, A. C. 1999. Introductions and developments of oysters in the North Sea area: a review. *Helgoland Marine Research*, 52: 301-308.

- Dubois, S., F. Orvain, J. C. Marin-Leal, M. Ropert y S. Lefebvre. 2007. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 336: 151-160.
- Dunphy, B. J., R. M. G. Wells y A. G. Jeffs. 2006. Oxygen consumption and enzyme activity of the subtidal flat oyster (*Ostrea chilensis*) and intertidal Pacific oyster (*Crassostrea gigas*): responses to temperatura and starvation. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 40: 149-158.
- Eldredge, L. G. 1994. Introductions of Commercially Significant Aquatic Organisms to the Pacific Islands. South Pacific Commission.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen & Company.
- Enríquez-Espinoza, T. L. y J. M. Grijalva-Chon. 2010. Genetic Variability of *Crassostrea gigas* and *Crassostrea corteziensis* from a hatchery in northwestern Mexico. *Ciencias Marinas*, 36: 333-344.
- Escapa, M., J. P. Isacch, P. Daleo, J. Alberti y O. Iribarne. 2004. The distribution and ecological effects of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern Patagonia. *Journal Shellfish Research*, 23: 765–772.
- Ewers-Saucedo, C., N. Heuer, Z. Moesges, K. Ovenbeck, N. Schröter, D yBrandis. 2020. First record of the Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) in the Baltic Sea proper. *Marine Biodiversity Records*, 13: 9.
- Ezgeta-Balić, D., T. Šegvić-Bubić, N. Stagličić, Y. Lin, D. Bojanić-Varezić, L. Grubišić y E. Briskiet. 2019. Distribution of non-native Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) along the eastern Adriatic coast. *Acta Adriatica*, 60: 137-146.
- Ezgeta-Balić, D., D. Šantić, T. Šegvić -Bubić, N. Bojanić, M. Bužančić, O. Vidjak, D. B. Varezić, N. Stagličić, P. Kundid, M. Peharda, I. Žužul, L. Grubišić, E. yBriski. 2020a. Competitive feeding interactions between native *Ostrea edulis* and non-native *Crassostrea gigas* with implications of introducing *C. gigas* into comercial aquaculture in the eastern Adriatic Sea. *Marine Environmental Research*, 160: 105051.
- Ezgeta-Balić, D., I. Radonić, D. Bojanić-Varezić, B. Zorica, J. Arapov, N. Stagličić, S. Jozić, M. Peharda, E. Briski y Y. T. Šegvić–Bubić. 2020b. Reproductive cycle of a non-native oyster, *Crassostrea gigas*, in the Adriatic Sea. *Mediterranean Marine Science*, 21: 146-156.
- FAO. 2004. Programa de información de especies acuáticas. *Ostrea edulis*. Programa de información de especies acuáticas. Texto de Goulletquer, P. En: Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO en línea. Roma. Actualizado. Citado 24 April 2024. (https://firms.fao.org/fi/website/FIRetrieveAction.do?dom=culturespecies&xml=Ostrea_edulis.xml&lang=es)
- FAO. 2005. Cultured Aquatic Species Information Program *Crassostrea gigas* (Text by Helm MM). FAO Fisheries and Aquaculture Department online. Rome. (fao.org/fishery/culturedspecies/Crassostrea_gigas/es)

- FAO. 2009. *Crassostrea gigas*. In Cultured aquatic species fact sheets. Text by Helm M.M. Edited and compiled by Valerio Crespi and Michael New. (http://www.fao.org/tempref/FI/DOCUMENT/aquaculture/CulturedSpecies/file/es/es_pacificcuppedoyster.htm)
- FAO. 2022. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome. (<https://www.fao.org/3/cc0461en/cc0461en.pdf>).
- FAO. 2024. The State of World Fisheries and Aquaculture 2024. Blue Transformation in action. Rome.
- Feng, Y., Q. Li, L. Kong y X. Zheng. 2011. DNA barcoding and phylogenetic analysis of Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) based on mitochondrial *COI* and *16S rRNA* genes. *Molecular Biology Reports*, 38: 291-299.
- Fey, F., N. Dankers, J. Steenbergen y K. Goudswaard. 2010. Development and distribution of the non-indigenous Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Dutch Wadden Sea. *Aquaculture International*, 18: 45-59.
- Filloux, JH. (1973). Tidal Patterns and Energy Balance in the Gulf of California. *Nature*, 243(5404): 217-221.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen I. Plantas e invertebrados. Roma. FAO.
- Flores-Higuera, F. A. 2011. Bases tecnológicas para el cultivo integral del ostión de placer *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Área de Conocimiento de Ciencias del Mar. Baja California Sur.
- Floyd, R., E. Abebe, A. Papert y M. Blaxter. 2002. Molecular Barcodes for Soil Nematode Identification. *Molecular Ecology*, 11: 839-850.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz y R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294-299.
- Galtsoff, P. S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Serv. USA.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática De Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Libros No. 6, Cd. de México. <http://www.librosoa.unam.mx/handle/123456789/1372>
- García, E. C. 2012. Mecanismos de especiación ecológica en plantas y animales. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias*, 14(2): 7-13.
- Gardner, J. P. A. 1997. Hybridization in the Sea. *Advances in Marine Biology*, 31: 1-78.
- Gillespie, G. E. 2007. Distribution of intertidal non-indigenous Species on the Pacific Coast of Canada. *Nippon Suisan Gakkai Shi*, 73: 1133-1137.
- Gillespie, G. E., S. M. Bower, K. L. Marcus y D. Kieser. 2012. Biological synopsis for three exotic molluscs, Manila Clam (*Venerupis philippinarum*), Pacific Oyster (*Crassostrea*

- gigas*) and Japanese Scallop (*Mizuhopecten yessoensis*) licensed for Aquaculture in British Columbia. Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2012/013, Pacific Region.
- GISD. 2020. Global Invasive Species Database. www.issg.org (*Crassostrea gigas*), <http://www.iucn.org/gisd/species.php?sc=797>.
- González-Rodríguez, A. 2007. Ecología Evolutiva de las zonas de hibridación. 427-435 p. En: Ecología molecular. En: Eguiarte L. E. Valeria Souza Xitrali Aguirre, (Eds.). Instituto Nacional de Ecología, México.
- Gouletquer, P. y M. Héral. 1997. Marine molluscan production trends in France: From Fisheries to Aquaculture. NOAA Technical Report NMFS, (129): 137-164.
- Grabowski, J. H. 2004. Habitat complexity disrupts predator-prey interactions but not the trophic cascade on oyster reefs. *Ecology*, 85: 995-1004.
- Green, D. S., B. Boots y T. P. Crowe. 2012. Effects of non-indigenous oysters on microbial diversity and ecosystem functioning. *PLoS One*, 7: e48410.
- Greenstone, M. H., D. H. Rowley, U. Heimbach, J. G. Lundgren, R. S. Pfannenstiel y S. A. Rehner. 2005. Barcoding generalist predators by polymerase chain reaction: carabids and spiders. *Molecular Ecology*, 14: 3247-3266.
- Grewe, P. M., J. G. Patil, D. J. McGoldrick, P. C. Rothlisberg, S. Whyard, L. A. Hinds, C. M. Hardy, S. Vignarajan y R. E. Thresher. 2007. Preventing genetic pollution and the establishment of feral populations: a molecular solution. In: Bert TM, ed. *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Springer, 103-114.
- Grijalva-Chon, J.M., O. Izaguirre-Castro, R. Castro-Longoria, M.A. López-Torres y F. Hoyos-Chairez. 2013. Variabilidad genética en ADN microsatélite de un nuevo linaje de ostión (*Crassostrea gigas*) en Sonora. *Biotecnia*, 15(1): 12-18.
- Gruet, Y., M. Héral y J. M. Robert. 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg), importé sur la Côte Atlantique française. *Cahiers de Biologie Marine*, 17: 173-184.
- Gunter, G. 1950. The generic status of living oysters and the scientific name of the common American species. *American Midland Naturalist*, 43: 438-449.
- Gutiérrez, J. L., C. G. Jones, D. L. Strayer y O. O. Iribarne. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101: 79-90.
- Guo, X. 2009. Use and exchange of genetic resources in molluscan aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, 1: 251-259.
- Guo, X., Li, C., H. Wang y Z. Xu. 2018. Diversity and Evolution of Living Oysters. *Journal of Shellfish Research*, 37: 755-771.
- Gyllensten, U., R. F. Leary, F. W. AUendorf y A. C. Wilson. 1985. Introgression between two cutthroat trout subspecies with substantial karyotypic, nuclear, and mitochondrial genomic divergence. *Genetics*, 111: 905-915.

- Hadfield, M. G. 1984. Settlement requirements of molluscan larvae: new data on chemical and genetics roles. *Aquaculture*, 39: 283-298.
- Hamaguchi, M., H. Shimabukuro, H. Usuki y M. Hori. 2014. Occurrences of the Indo-West Pacific rock oyster *Saccostrea cucullata* in mainland Japan. *Marine Biodiversity Records*, 7: e84.
- Hamaguchi, M., M. Manabe, N. Kajihara, H. Shimabukuro, Y. Yamada y E. Nishi. 2017. DNA barcoding of flat oyster species reveals the presence of *Ostrea stentina* Payraudeau, 1826 (Bivalvia: Ostreidae) in Japan. *Marine Biodiversity Records*, 10: 4.
- Hansen, B. W., P. Dolmer y B. Vismann. 2023. Too late for regulatory management on Pacific oysters in European coastal waters? *Journal of Sea Research*, 191: 102331.
- Harry, H. W. 1985. Synopsis of the supraspecific classification of living oysters (Bivalvia: Gryphaeidae and Ostreidae). *The Veliger*, 28: 121-158.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball y J. R. de Waard. 2003a. Biological Identifications through DNA Barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 313-321.
- Hebert, P. D. N, A. Cywinska, S. Ball y J. De Waard. 2003b. Barcode of Life: Identifying Species with DNA Barcoding Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 313-321.
- Hebert, P. D. N., S. Ratnasingham y J. R. de Waard. 2003c. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: S96–S99.
- Hedgecock, D. y N.B. Okazaki. 1984. Genetic diversity whiting and between populations of American oysters (*Crassostrea*). *Malacologia*, 25: 535-549.
- Hedgecock, D., G. Li, M. A. Banks y Z. Kain. 1999. Occurrence of the Kumamoto oyster *Crassostrea sikamea* in the Ariake Sea, Japan. *Marine Biology*, 133: 65-68.
- Helm, M. M., N. Bourne y A. Lovatelli. 2006. Cultivo de bivalvos en criadero. 182 p. Un manual práctico. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 471. Roma, FAO.
- Hernández-Sepúlveda, J. A. 2006. Crecimiento y sobrevivencia del ostión del Pacífico *Crassostrea gigas* en el estero La Piedra, Guasave, Sinaloa, durante el ciclo otoño-invierno. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de los Mochis. Los Mochis, Sinaloa, México.
- Herbert, R. J. H., C. Roberts, J. Humphreys y S. Fletcher. 2012. The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the UK: economic, legal and environmental issues associated with its cultivation, wild establishment and exploitation. Report for the Shellfish Association of Great Britain, London, 2012. [http://www.shellfish.org.uk/files/PDF/73434 Pacific%20Oysters%20Issue%20Paper_final_241012.pdf](http://www.shellfish.org.uk/files/PDF/73434%20Pacific%20Oysters%20Issue%20Paper_final_241012.pdf).
- Herbert, R. J. H., J. Humphreys, C. J. Davies, C. Roberts, S. Fletcher y T. P. Crowe. 2016. Ecological impacts of non-native Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and management measures for protected areas in Europe. *Biodiversity Conservation*, 25: 2835-2865.

- Hilliard, R. 2005. Best practice for the management of introduced marine pests. A review. Prepared for Global Invasive Species Programmed by URS Australia Pty. Ltd. Published by the GISP Secretariat in 2004.
- Hsiao, S. T., S. C. Chuang, K. S. Chen, P. H. Ho, C.L. Wu y C.A. Chen. 2016. DNA barcoding reveals that the common cupped oyster in Taiwan is the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* (Ostreoida; Ostreidae), not *C. gigas*. *Scientific Reports*, 6: 34057.
- Hobbs, J. P. A., A. J. Frisch, G. R. Allen y L. V. Herwerden. 2009. Marine hybrid hotspot at Indo-Pacific biogeographic border. *Biology Letters*, 5: 258–261.
- Hogg, I. D. y P. D. N Hebert. 2004. Biological identification of speingtails (Collenbola: Hexapoda) from Canadian arctic, using mitochondrial DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 1-6.
- Holmes, J. M.C. y D. Minchin. 1995. Two exotic copepods imported into Ireland with the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *The Irish Naturalists' Journal*, 25: 17-20.
- Hoyl, A. y E. Uribe. 1990. Cultivo de la ostra del Pacífico (*Crassostrea gigas*) en Chile (1977-1989). En: Hernandez, A., ed. Cultivo de Moluscos en América Latina. Red Regional de Entidades y Centros de Acuicultura de América Latina. CIID/CANADA, 265-272.
- Hoyos-Chairez, F. 2001. Informe técnico sobre la ostricultura Sonorense. Instituto de Acuicultura del Estado de Sonora OPD, Reporte de Campo clave PO5-05122001.
- Huber, M. 2010. Compendium of bivalves. A full-color guide to 3,300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research. Hackenheim: ConchBooks Vorm. 901 pp.
- Huo, Z. M., Z. P. Wang, X. W. Yan y P. M. Gaffney. 2013. Fertilization, survival, and growth of *Crassostrea hongkongensis* ♀ × *Crassostrea ariakensis* ♂ hybrids in Northern China. *Journal of Shellfish Research*, 32: 377-385.
- Huo, Z., Z. Wang, X. Yan y R. Yu. 2014. Hybridization between *Crassostrea hongkongensis* and *Crassostrea ariakensis* at Different Salinities. *Journal of the World Aquaculture Society*, 45: 226-232.
- Hurwood, D. A., M. P. Heasman y P. B. Mather. 2005. Geneflow, colonization and demographic history of the flat oyster *Ostrea angasi*. *Marine and Freshwater Research*, 56: 1099–106.
- Huvet, A., A. Gérard, C. Ledu, P. Phélipot, S. Heurtebise y P. Boudry. 2002. Is fertility of hybrids enough to conclude that the 2 oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* are the same species? *Aquatic Living Resources*, 15: 45–52.
- Huvet, A., C. Fabioux, H. McCombie, S. Lapègue y P. Boudry. 2004. Natural hybridization between genetically differentiated populations of *Crassostrea gigas* and *C. angulata* highlighted by sequence variation in flanking regions of a microsatellite locus. *Marine Ecology Progress Series*, 272: 141–152.
- Ibarra, A. M., R. Ascencio-Michel, J. L. Ramirez, M. Manzano-Sarabia y C. Rodríguez-Jaramillo. 2017. Performance of diploid and triploid *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) grown in tropical versus temperate natural environmental conditions. *Journal of Shellfish Research*, 36: 119-139.

- ICES. 2005. ICES Code of Practice on the Introductions and Transfers of Marine Organisms 2005. International Council for the Exploration of the Sea. 30 pp.,
- Imai, T. y S. Sakai. 1961. Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. Tohoku Journal of Agricultural Research, 12: 125-171.
- Iribarne, O., D. Armstrong y M. Fernandez. 1995. Environmental impact of intertidal juvenile dungeness crab habitat enhancement: effects on bivalves and crab foraging rate. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 192: 173-194.
- Islas-Olivares, R., V. Gendrop-Funes y M. Miranda-Aguilar. 1978. Infraestructura básica para la obtención de larvas (semilla) de ostión japonés (*Crassostrea gigas*) y ostión europeo (*Ostrea edulis*) en Baja California. Ciencias Marinas, 5(2): 73-86.
- Jara-Seguel, P. 2007. Avances en estudios cromosómicos de moluscos acuáticos chilenos. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 56: 53-61.
- Jelmert, A., B. Gulliksen, E. Oug, J. Sundet y T. Falkenhaus. 2018. *Crassostrea gigas*, assessment of ecological risk. Foreign species list 2018. The species database; <https://artsd.ataba.nken.no/Fab2018/N/1050>.
- Jiang, G., Y. Chi, J. Zhou, G. Cheng, L. Du, C. Xu y Q. Li. 2023. Phenotypic evaluation of two genetically improved strains selected from the reciprocal hybrids of *Crassostrea gigas* and *C. angulata*. Aquaculture, 576: 739808.
- Jozefowicz, C. J. y D. O. Ó Foighil. 1998. Phylogenetic analysis of southern hemisphere flat oysters based on partial mitochondrial 16S rDNA gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 10: 426-435.
- Juliano, R. O., R-III Guerrero, I. Ronquillo. 1989. The introduction of exotic aquatic species in the Philippines, 83–90 p. En: De Silva SS, (Eds.). Exotic Aquatic Organisms in Asia. Vol 3. Manila, PH: Asian Fisheries Society, Philippines.
- Kamenev, G. M. y D. A. Nekrasov. 2012. Bivalve fauna and distribution in the Amur River estuary – warm-water ecosystem in the cold-water Pacific region. Marine Ecology Progress Series, 455: 195-210.
- Keen, A. M. 1971. Sea Shells of Tropical West American Marine Mollusks from Baja California to Perú. 1064 p. Stanford University, Stanford.
- Keightley, J., S. von der Heyden y S. Jackson. 2015. Introduced Pacific oysters *Crassostrea gigas* in South Africa: demographic change, genetic diversity and body condition. African Journal of Marine Science, 37: 89-98.
- Kelly, J. R. y J. R. Volpe. 2007. Native eelgrass (*Zostera marina* L.) survival and growth adjacent to non-native oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg) in the Strait of Georgia, British Columbia. Botanica Marina, 50: 143-150.
- Kelly, J. R., H. Proctor y J. P. Volpe. 2008. Intertidal community structure differs significantly between substrates dominated by native eelgrass (*Zostera marina* L.) and adjacent to the introduced oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in British Columbia, Canada. Hydrobiologia, 596: 57-66.

- Kerckhof, F., J. Haelters y S. Gollash. 2007. Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters. *Aquatic Invasions*, 2: 243-257.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16: 111–120.
- Krapal, A. M., M. Ioniță, M. Caplan, E. Buhaciuc-Ioniță. 2019. Wild Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) populations in Romanian Black Sea waters –friend or foe? *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa*, 62:175-183.
- Krassoi, F. R., K. R. Brown, M. J. Bishop, B. P. Kelaher y S. Summerhayes. 2008. Condition-specific competition allows co-existence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *Journal of Animal Ecology*, 77: 5-15.
- Lam, K. y B. Morton. 2003. Mitochondrial DNA and morphological identification of a new species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) cultured for centuries in the Pearl River Delta, Hong Kong, China. *Aquaculture*, 228: 1–13.
- Lam, K. y B. Morton. 2006. Morphological and mitochondrial-DNA analysis of the Indo-West Pacific rock oysters (Ostreidae: *Saccostrea* species). *Journal of Molluscan Studies*, 72: 235–245.
- Lam, K. y B. Morton. 2016. The oysters of Hong Kong (Bivalvia: Ostreidae and Gryphaeidae). *Raffles Bulletin of Zoology*, 52: 11–28.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico their origin and classification. En: *Estuarine processes*. Academic Press. 182-215 pp.
- Lapègue, S., I. B. Salah, F. M. Batista, S. Heurtebise, L. Neifar y P. Boudry. 2006. Phylogeographic study of the dwarf oyster, *Ostreola stentina*, from Morocco, Portugal and Tunisia: evidence of a geographic disjunction with the closely related taxa, *Ostrea aupaoria* and *Ostreola equestris*. *Marine Biology*, 150: 103–10.
- Laugen, A. T., J. Hollander, M. Obst y Å. Strand. 2015. The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) invasion in Scandinavian coastal waters: impact on local ecosystem services, 230-252 p. En: Canning-Clode J, ed. *Biological invasions in changing ecosystems: vectors, ecological impacts, management and prediction*. De Gruyter open access, Berlin, Germany.
- Leal-Sepúlveda A. L. 2011. Efecto de la estación y densidad de siembra en el crecimiento e índice de condición fisiológica del ostión de placer *Crassostrea corteziensis* cultivado en Guasave, Sinaloa. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Sinaloa. Guasave, Sinaloa, México.
- Leitão, A., R. Chaves, S. Santos, H. Guedes-Pinto y P. Boudry. 2007. Interspecific hybridization in oysters: Restriction enzyme digestion chromosome banding confirms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343: 253-260.
- Lejart, M. 2009. Etude du processus invasif de *Crassostrea gigas* en Bretagne: Etat des lieux, dynamique et conséquences écologiques. *Ecologie, Environnement*. Tesis Doctoral.

Université de Bretagne Occidentale. 256 pp. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00444262>.

- Lejart, M. y C. Hily. 2011. Differential response of benthic macrofauna to the formation of novel oyster reefs (*Crassostrea gigas*, Thunberg) on soft and rocky substrate in the intertidal of the Bay of Brest, France. *Journal of Sea Research*, 65: 84-93.
- Lejart, M., J. Clavier, L. Chauvaud y C. Hily. 2012. Respiration and calcification of *Crassostrea gigas*: contribution of an intertidal invasive species to coastal ecosystem CO₂ fluxes. *Estuaries Coasts*, 35: 622-632.
- Li, Q., H. Yu y R. Yu. 2006. Genetic variability assessed by microsatellites in cultured populations of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in China. *Aquaculture*, 259: 95-102.
- Li, Q., Q. Wang y S., Liu. 2011. Selection response and realized heritability for growth in three stocks of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Fisheries Science*, 77: 643-648.
- Li, L., X. Y. Wu y Z. N. Yu. 2013. Genetic diversity and substantial population differentiation in *Crassostrea hongkongensis* revealed by mitochondrial DNA. *Marine Genomics*, 11: 31-37.
- Li, H., R. Yu, C. Li y P. Ma. 2021. Effects of salinity on early activities of artificial hybridization between *Crassostrea ariakensis* and *C. gigas*. *Aquaculture Research*, 52: 2540-2549.
- Liu, J., Q. Li, L. Kong, H. Yu y X. Zheng. 2011. Identifying the true oysters (Bivalvia: Ostreidae) with mitochondrial phylogeny and distance-based DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources*, 11: 820-830.
- Lodeiros, C., D. Rodríguez-Pesantes, A. Márquez, J. Revilla, J. Chávez-Villalba y S. Sonnenholzner. 2018. Suspended cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the eastern tropical Pacific. *Aquaculture International*, 26: 337-347.
- Lodeiros, C., P. Valentich-Scott, J. Chávez-Villalba, J. M. Mazón-Suástegui y J. M. Grijalva-Chon. 2020. Tropical and Subtropical Ostreidae of the American Pacific: Taxonomy, Biology, Ecology, and Genetics, 39: 181-206.
- Lomovasky, B. J., G. Alvarez, M. Addino, D. I. Montemayor y O. Iribarne. 2014. A new non-indigenous *Crassostrea* species in Southwest Atlantic salt marshes affects mortality of the cordgrass *Spartina alterniflora*. *Journal of Sea Research*, 90: 16-22.
- Luo, A., A. Zhang, S. Y. W. Ho, W. Xu, Y. Zhang, W. Shi, S. L. Cameron y C. Zhu. 2011. Potential efficacy of mitochondrial genes for animal DNA barcoding: a case study using eutherian mammals. *BMC Genomics*, 12: 84.
- Luttikhuisen, P. C., P. J. C. Honkoop, J. Drent y J. Van der Meer. 2004. A general solution for optimal egg size during external fertilization, extended scope for intermediate optimal egg size and the introduction of Don Ottavio “tango”. *Journal of Theoretical Biology*, 231: 333-343.
- Mann, R. 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 59: 95-110.

- Mann, R. 1983. The role of introduced bivalve mollusc species in mariculture. *Journal of the World Aquaculture Society*, 14: 546-559.
- Markert, A., A. Wehrmann y I. Kröncke. 2010. Recently established *Crassostrea*-reefs versus native *Mytilus*-beds: differences in ecosystem engineering affects the macrofaunal communities (Wadden Sea of Lower Saxony, southern German Bight). *Biological Invasions*, 12: 15-32.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago: University of Chicago Press 111 pp.
- Martínez-Córdova, L. R. 1996. Contribution to the knowledge of the Malacological fauna of four costal lagoons in the state of Sonora, México. *Ciencias Marinas*, 22(2): 191-203.
- Martínez-García, M. F., J. M. Grijalva-Chon, R. Castro-Longoria, J. E. Chávez-Villalba, T. L. Enríquez-Espinoza, A.N. Maeda-Martínez y E. Peña-Messina. 2017. OsHV-1 and notifiable protozoa in healthy *Crassostrea corteziensis* cultured in two distant areas of the Gulf of California. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45: 699-707.
- Matsubara, T., M. Yamaguchi, K. Abe, G. Onitsuka, K. Abo, T. Okamura, T. Sato, K. Mizuno, F. Lagarde y M. Hamaguchi. 2023. Factors driving the settlement of Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae in Hiroshima Bay, Japan. *Aquaculture*, 563: 738911.
- Mazón-Suástegui, J.M., N. Trabal-Fernández, I. Leyva-Valencia, P. Cruz-Hernández y H. Latisnere-Barragán. 2016. 28S rDNA as an alternative marker for commercially important oyster identification. *Food Control*, 66: 205-214.
- McAfee, D., M. J. Bishop y G. A. Williams. 2022. Temperature-buffering by oyster habitat provides temporal stability for rocky shore communities. *Marine Environmental Research*, 173: 105536.
- McAfee, D. y S. D. Connell. 2021. The global fall and rise of oyster reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19: 118-125.
- McKnight, W. y I. J. Chudleigh. 2015. Pacific oyster *Crassostrea gigas* control within the intertidal zone of the North East Kent Marine Protected Areas, UK. *Conservation Evidence*, 12: 28-32.
- Medina-Galván, J., Osuna-Martínez, C. C., Padilla-Arredondo, G., Frías-Espericueta, M. G., Barraza-Guardado, R. H., & Arreola-Lizárraga, J. A. 2021. Comparing the biogeochemical functioning of two arid subtropical coastal lagoons: the effect of wastewater discharges. *Ecosystem Health and Sustainability*, 7(1): 1892532.
- Méndez, M. M., E. Schwindt, A. Bortolus, A. Roche, M. Maggioni y M. Narvarte. 2015. Ecological impacts of the austral-most population of *Crassostrea gigas* in South America: a matter of time? *Ecological Research*, 30: 979-987.
- Menzel, R.W. 1991. *Estuarine and Marine Bivalve Mollusk Culture*. Boca Raton, FL: CRC Press. 376 pp.
- Meyer, C. P. y G. Paulay. 2005. DNA Barcoding: Error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biology*, 3 (12): e422.

- Miossec, L., R. M. LeDeuff y P. Gouilletquer. 2009. Alien species alert: *Crassostrea gigas* (Pacific Oyster). Copenhagen, Denmark. ICES Cooperative Research Report No. 299. Versión de acceso libre: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6945/>
- Molnar, J. L., R. L. Gamboa, C. Revenga y M. D. Spalding. 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6: 485-492.
- Montanari, S. R., L. van Herwerden, M. S. Pratchett, J. P. A. Hobbs y A. Fugedi. 2011. Reef fish hybridization: lessons learnt from butterflyfishes (genus *Chaetodon*). *Ecology and Evolution*, 2: 310–329.
- Morton, J. E. 1960. *Molluscs-An Introduction to Their Form and Function*. Harper & Brothers. Harper Torchbook 1: 232.
- Nascimento, I. A. y S. A. Pereira. 1980. Change in the condition index from mangrove oysters (*Crassostrea rhizophorae*) from Todos os Santos Bay, Salvador, Brasil. *Aquaculture*, 20: 9-15.
- Nascimento-Schulze, J.C., T. P. Bean, R. D. Houston, E. M. Santos, M. B. Sanders, C. Lewis y R.P. Ellis. 2021. Optimizing hatchery practices for genetic improvement of marine bivalves. *Reviews in Aquaculture*, 13: 2289-2304.
- Nel, A., G. Pitcher, N. B. Richoux y S. Jackson. 2014. Culture environment and hatchery of origin influence growth, condition and feeding organ morphology in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in South Africa. *African Journal of Marine Science*, 36: 481-491.
- Ó Foighil, D., P. M. Gaffney y T. J. Hilbish. 1995. Differences in mitochondrial *16S* ribosomal gene sequences allow discrimination among American [*Crassostrea virginica* (Gmelin)] and Asian [*C. gigas* (Thunberg) *C. ariakensis* Wakiya] oyster species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192: 211-220.
- Padilla, D. K. 2010. Context-dependent impacts of a non-native ecosystem engineer, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Integrative and Comparative Biology*, 50: 213-225.
- Pagenkopp Lohan, K.M., K.M. Hill-Spanik, M.E. Torchin, E.E. Strong, R.C. Fleischer y G.M. Ruiz. 2015. Molecular phylogenetics reveals first record and invasion of *Saccostrea* species in the Caribbean. *Marine Biology*, 162: 957-968.
- Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction, 205-247 p. En: Hillis, D. M., C. Moritz y Mable, B. K., (Eds.), *Molecular Systematics*. Sinauer Associates Incorporation, Sunderland, Massachusetts.
- Paz, A., M. Gonzalez y A. J. Crawford. 2011. DNA Barcode of Life: An Introduction and Perspective. *Acta Biológica Colombiana*, 16: 161-176.
- Perez, R., R. Kaas y O. Barbaroux. 1984. Culture expérimentale de l'algue *Undaria pinnatifida* sur les côtes de France. *Science et Pêche*, 33: 3-15
- Pérez-Enríquez, R., S. Ávila y A.M. Ibarra. 2008. Population genetics of the oyster *Crassostrea corteziensis* in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 34: 479–490.

- Peteiro, L. G., L. Filgueira, A. Ayala y M. J. Fernández-Reiriz. 2008. Ciclo reproductivo de Moluscos Bivalvos. Departamento de Fisiología, Nutrición y Cultivo de Moluscos Bivalvos (IIM-CSIC). NIPO: 251-07-134-3.
- Polson, M.P., W.E. Hewson, D.J. Eernisse y P.K. Baker. 2009. You say *conchaphila*, I say *lurida*: molecular evidence for restricting the Olymphia oyster (*Ostrea lurida* Carpenter 1864) to temperate western North America. *Journal of Shellfish Research*, 28: 11-21.
- Pollard, D. y P. 1990. Hutchings. A review of exotic marine organisms introduced to the Australian region II. Invertebrates and algae. *Asian Fisheries Science*, 3: 223-250.
- Quayle, D. B. y G.F. Newkirk, 1986. Farming Bivalve Molluscs: Methods for Study and Development. *Advances in World Aquaculture Vol.1*. The World Aquaculture Society In Assoc. with The International Development Research Center. The World Aquaculture Soc., Baton Rouge L.A. 294 pp.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rahman, M. A., A. Arshad, K. Marimuthu, R. Ara y S. M. N. Amin. 2013. Inter-specific hybridization and its potential for aquaculture of fin fishes. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2: 139–153.
- Raith, M., D. C. Zacherl, E. M. Pilgrim y D. J. Eernisse. 2016. Phylogeny and species diversity of Gulf of California oysters (Ostreidae) inferred from mitochondrial DNA. *American Malacological Bulletin*, 33: 263-283.
- Ramírez J., R. Ramírez y P. Romero. 2009. Posición evolutiva de caracoles terrestres peruanos (Orthalicidae) entre los Stylommatophora (Mollusca: Gastropoda). *Revista Peruana de Biología*, 16: 51-56.
- Ratnasingham, S. y P. D. N. Hebert. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes*, 7: 355-364.
- Reise, K. 1998. Pacific oyster invades mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenbergiana Maritima*, 28: 167-175.
- Reyes-Bonilla, H., A. Munguía-Vega, F. O. López-Fuerte, L. Hernández, C. A. Aguilar-Cruz, C. Rangel-Dávalos, M. Olán-González, E. Rendón-Hernández, S. Espindola, G. Cruz-Piñón. 2024. Presence of free-living Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) at El Vizcaino Biosphere Reserve, Mexico, confirmed by morphological and molecular approaches. *BioInvasions Records*, 13: 437–451.
- Reynaga-Franco, F. J., J. Chávez-Villalba, R. H. Barraza-Guardado, E. Alcántara-Razo, J. A. Arreola-Lizárraga, R. Castro-Longoria y J. M. Grijalva-Chon. 2019. Influencia de la variabilidad ambiental de la laguna La Cruz (Sonora) en el crecimiento y condición del ostión del Pacífico *Crassostrea gigas*. *Biotecnia*, 21(2): 62-70.
- Ricciardi, A., M. F. Hoopes, M. P. Marchetti y J. L. Lockood. 2013. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs*, 83: 263-282.

- Rocha, M. y Gasca J. 2007. Capítulo 8, Ecología molecular de la conservación, 251-272 p. En: Eguiarte L. E. Valeria Souza Xitralli Aguirre (Eds.), Ecología molecular. Instituto Nacional de Ecología, México.
- Rodríguez-Romero, F., M. Uribe y A. Laguarda. 1979. The karyotype of *Crassostrea corteziensis* Hertlein 1951 (Mollusca: Ostreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 6: 15-18.
- Rodríguez-Romero, F., C. García-Saez y A. Laguarda-Figueras. 1988. Electrophoretic pattern variation in two oyster populations of *Crassostrea corteziensis* from the Mexican coast. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 15: 177–184.
- Rodríguez-Romero, F. y M. Gasca-Montes de Oca. 2003. La especiación en ostiones del género *Crassostrea* de México y su explotación, 363-373 p. En: L.A. Soto-Jiménez, (Eds.), Agustín Ayala Castañares: universitario, impulsor de la investigación científica. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ruesink, J. L. 2005. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology*, 19: 1883-1893.
- Ruesink, J. L., H. S. Lenihan, A. C. Trimble, K. W. Heiman y F. Micheli. 2005. Introduction of non-native oysters, ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 643–689.
- Ruesink, J. L., B. E. Feist, C. J. Harvey, J. S. Hong, A. C. Trimble y L. M. Wisheart. 2006. Changes in productivity associated with four introduced species: ecosystem transformation of a ‘pristine’ estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 311: 203-215.
- Ruiz-García, M.C. 2006. Efecto de la densidad y fecha de siembra en el crecimiento del ostión de placer *Crassostrea corteziensis* en Bahía de Agiabampo Sonora. Tesis de Licenciatura en Acuicultura. CESUES Navojoa Sonora.
- SAGARPA. 2021. Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2021. 31 p. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. Mazatlán, Sinaloa, México. (https://nube.conapesca.gob.mx/sites/cona/dgppe/2021/ANUARIO_ESTADISTICO_DE_ACUACULTURA_Y_PESCA_2021.pdf).
- Salvi, D., A. Macali y P. Mariottini. 2014. Molecular phylogenetics and systematics of the bivalve family Ostreidae based on rRNA sequence-structure models and multilocus species tree. *PLoS ONE*, 9: e108696.
- Salvi, D. y P. Mariottini. 2017. Molecular taxonomy in 2D: a novel ITS2 rRNA sequence-structure approach guides the description of the oysters’ subfamily Saccostreinae and the genus *Magallana* (Bivalvia: Ostreidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179: 263–276.
- Salvi, D. y P. Mariottini. 2020. Revision shock in Pacific oyster taxonomy: the genus *Magallana* (formely *Crassostrea* in part) is well-founded and necessary. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192: 43–58.

- Saurel, C., D. P. Taylor y K. Tetrault. 2019. Bivalve gardening, 355-380 p. En: Smaal, A. C., J. G. Ferreira, J. Grant, J. K. Petersen, Ø. Strand, (Eds.), Goods and Services of Marine Bivalves. Springer Open.
- Schindel, D. E. y S. E. Miller. 2005. DNA barcoding a useful tool for taxonomists. *Nature*, 435: 17.
- Schmidt, A., A. Wehrmann y S. Dittmann. 2008. Population dynamics of the invasive Pacific oyster *Crassostrea gigas* during the early stages of an outbreak in the Wadden Sea (Germany). *Helgoland Marine Research*, 62: 367-376.
- Schneider, W. 1992. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Guide de terrain des ressources marines commerciales du golfe de Guinée. Préparé et publié avec la collaboration du Bureau régional de la FAO pour l'Afrique. Rome, FAO. 268 p.
- Seilacher, A., B. A. Matyla y A. Wierzbowski. 1985. Oyster beds, morphologic response to changing substrate conditions, 421– 435 p. En: Bayer U, Seilacher A, (Eds.), *Sedimentary and Evolutionary Cycles*. Springer-Verlag, New York.
- Sekino, M. y H. Yamashita. 2013. Mitochondrial DNA barcoding for Okinawan oysters: a cryptic population of the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* in Japanese Waters. *Fisheries Science*, 79: 61–76.
- Sekino, M. y H. Yamashita. 2016. Mitochondrial and nuclear DNA analyses of *Saccostrea* oysters in Japan highlight the confused taxonomy of the genus. *Journal of Molluscan Studies*, 82: 492–506.
- Shamseldin, A. A., J. S. Clegg, C. S. Friedman, G. N. Cherr y M. C. Pillai. 1997. Induced thermotolerance in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Journal of Shellfish Research*, 16: 487-491.
- Smaal, A.C., B. J. Kater y J. Wijsman. 2009. Introduction, establishment and expansion of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Oosterschelde (SW Netherlands). *Helgoland Marine Research*, 63: 75-83.
- Smith, R. S., S. L. Cheng y M. C. N. Castorani. 2022. Meta-analysis of ecosystem services associated with oyster restoration. *Conservation Biology*, 37: e13966.
- Soletchnik, P., A. Huvet, O. Le Moine, D. Razet, P. Geairon, N. Faury, P. Gouilletquer y P. Boudry. 2002. A comparative field study of growth, survival and reproduction of *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their hybrids. *Aquatic Living Resources*, 15: 243-250.
- Spencer, B.E. 2002. *Molluscan Shellfish Farming*. Oxford: Blackwell Scientific. 272 pp.
- Stagličić, N., T. Šegvić-Bubić, D. Ezgeta-Balić, D. B. Varezić, L. Grubišić, L. Žuvić, Y. Lin y Elizabeta Briski. 2020. Distribution patterns of two co-existing oyster species in the northern Adriatic Sea: The native European flat oyster *Ostrea edulis* and the non-native Pacific oyster *Magallana gigas*. *Ecological Indicators*, 113: 106233.
- Steeves, L. E., R. Filgueira, T. Guyondet, J. Chassé y L. Comeau. 2018. Past, present, and future: performance of two bivalve species under changing environmental conditions. *Frontiers in Marine Science*, 5: 184.

- Suárez-Valencia, V. J. 2012. Estimación del riesgo a la salud por el consumo de ostión americano (*Crassostrea virginica*) depurado mediante tecnologías avanzadas de oxidación (mezclas de UV/ozono). Tesis de Maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Veracruzana. H. Veracruz, Ver.
- Sutherland, B. J. G., C. Rycroft, A. L. Ferchaud, R. Saunders, L. Li, S. Liu, A. M. Chan, S. P. Otto, C. A. Suttle y K. M. Miller. 2020. Relative genomic impacts of translocation history, hatchery practices, and farm selection in Pacific oyster *Crassostrea gigas* throughout the Northern Hemisphere. *Evolutionary Applications*, 13: 1380-1399.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP* 4.0: Phylogenetic analysis using parsimony and other methods, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tack, J. F., E. Erghe y P. H. Polk. 1992. Ecomorphology of *Crassostrea cucullata* (Born, 1778) (Ostreidae) in a mangrove creek (Gazi, Kenya). *Hydrobiologia*, 247: 109-117.
- Tallis, H. M., J. L. Ruesink y B. R. Dumbauld. 2009. Oysters and aquaculture practices affect eelgrass density and productivity in a Pacific Northwest estuary. *Journal of Shellfish Research*, 28: 251-261.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei y S. Kumar. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 10: 2731-2739.
- Tan, Y. y H. Tong. 1989. The status of the exotic aquatic organisms in China, 35–43 p. En: De Silva, S. S., (Eds.), *Exotic Aquatic Organisms in Asia*. Asian Fisheries Society, Manila.
- Tan, K.S. y J. Ransangan. 2017. Feeding behavior of green mussels, *Perna viridis* farmed in Marudu Bay, Malaysia. *Aquaculture Research*, 48: 1216-1231.
- Tan, K. S., H. Zhang, H. Liu, D. Cheng, T. Ye, H. Ma, S. Li y H. Zheng. 2019. Enhancing lipid nutritional quality of oysters by hybridization between *Crassostrea gigas* and *C. angulata*. *Aquaculture Research*, 50: 3776-3782.
- Thieltges, D. W., K. Reise, K. Prinz y K. T. Jensen. 2009. Invaders interfere with native parasite–host interactions. *Biological Invasions*, 11: 1421-1429.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D. G. Higgins. 1997. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25: 4876-4882.
- Trivedi, S., S. K. Ghosh y A. Choudhury. 2011. Cytochrome c oxidase Subunit 1 (COI) Sequence of *Macrobrachium rosenbergii* collected from Sunderbans, India. *Journal of Environment and Sociobiology*, 8: 169-172.
- Trivedi, S., S. K. Ghosh y A. Choudhury. 2013. DNA sequence of Cytochrome c oxidase Subunit 1 (COI) region of an oyster, *Saccostrea cucullata* collected from Sunderbans. *Journal of Environment and Sociobiology*, 10: 77-81.
- Trivedi, S., R. Affan, A. H. A. Alessa, A. A. Ansari, B. Dhar y P. Mahadani. 2014. DNA barcoding of Red Sea fishes from Saudi Arabia - The first approach. *DNA Barcodes*, 2: 17-20.

- Trivedi, S., A. A. Aloufi, A. A. Ansari y S. K. Ghosh. 2015. Molecular phylogeny of oysters belonging to the genus *Crassostrea* through DNA barcoding. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 3: 21-26.
- Trivedi, S., A. A. Aloufi, A. A. Ansari y S. K. Ghosh. 2016. Role of DNA barcoding in marine biodiversity assessment and conservation: An update. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 23: 161-171.
- Treviño, L., C. Lodeiros, J. Vélez-Falcones, C. Chávez-Alcivar, F. Isea-León, A. E., Bermúdez-Medrandá, J. C. Vélez-Chica, Y. Cruz-Quintana, D. Leal, A. M. Santana-Piñeros, D. Rodríguez-Pesantes. 2020. Suspended culture evaluation of Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a tropical estuary. *Aquaculture Research*, 51: 2052-2061.
- Troost, K, E. Gelderman, P. Kamermans, A. C. Smaal y W. J. Wolff. 2009. Effects of an increasing filter feeder stock on larval abundance in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Journal of Sea Research*, 61: 153-164.
- Troost, K. 2010. Causes and effects of a highly successful marine invasion: Case-study of the introduced *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea Research*, 64: 145-165.
- Valdez, S. R. y J. L. Ruesink. 2017 Scales of recruitment variability in warming waters: comparing native and introduced oysters in Hood Canal, Washington, USA. *Marine Ecology*, 38: e12435.
- Valdez-Ramírez, M. E., M. C. Rodríguez-Jaramillo, M. Robles-Mungaray y F.A. Flores-Higuera, 2000. Control of the artificial reproduction of *Argopecten ventricosus* 13th International Pectinid Workshop. Coquimbo, Chile.
- Vélez, A. 1976. Crecimiento, edad y madurez sexual del ostión *Crassostrea rhizophorae* de Bahía de Mochima. *Boletín Instituto Oceanográfico, (Venezuela)* 1: 65-72.
- Vences, M., M. Thomas, A. van der Meijden, Y. Chiari y D. R. Vieites. 2005. Comparative performance of the *16S* rRNA gene in DNA barcoding of amphibians. *Frontiers in Zoology*, 2: 5.
- Vogeler, S., T. P. Bean, P. Brett, L. Galloway y T. S. Galloway. 2016. Dynamics of nuclear receptor gene expression during Pacific oyster development. *BMC Developmental Biology*, 16: 33.
- Wagner, E., B. R. Dumbauld, S. D. Hacker, A. C. Trimble, L. M. Wisheart y J. L. Ruesink. 2012. Density-dependent effects of an introduced oyster, *Crassostrea gigas*, on a native intertidal seagrass, *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*. 468: 149-160.
- Wallance, D. C. 1999. Mitochondrial diseases in man and mouse. *Science*, 283: 1482–1488.
- Wang, H., L. Qian, X. Liu, G. Zhang, X. Guo. 2010. Classification of a common cupped oyster from southern China. *Frontiers in Marine Science*, 29: 857-866.
- Ward, R. D., T. S. Zemlak, B. H. Innes, P. R. Last y P. D. Hebert. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 1847-1857.

- Wasson, K., C. J. Zabin, L. Bediger, C. M. Diaz y J. S. Pearse. 2001. Biological invasions of estuaries without international shipping: the importance of intraregional transport. *Biological Conservation*, 102: 143-153.
- Weisberg, S. B., N. Bednarsek, R. A. Feely, F. Chan, A. B. Boehm, M. Sutula, J. L. Ruesink, B. Hales, J. L. Largier y J. A. Newton. 2016. Water quality criterion for an acidifying ocean: Challenges and opportunities for improvement. *Ocean and Coastal Management*, 126: 31-41.
- Wheat, E. E. y J. L. Ruesink. 2013. Commercially-cultured oysters (*Crassostrea gigas*) exert top-down control on intertidal pelagic resources in Willapa Bay, Washington, USA. *Journal of Sea Research*, 81: 33-39.
- Wolf, P. H. y J. C. Medcof. 1974. Be on your guard against the Pacific oyster. *Fisherman*, 4: 24-25.
- Wolf, M., M. Achtziger, J. Schultz, T. Dandekar y T. Müller. 2005. Homology modeling revealed more than 20,000 rRNA internal transcribed spacer 2 (ITS2) secondary structures. *RNA*, 11: 1616-1623.
- Wolff, W. J. 2005. Non-indigenous marine and estuarine species in The Netherlands. *Zoologische Mededelingen*, 79: 1-116.
- WoRMS, Editorial Board. 2024. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. doi:10.14284/170.
- Wrange, A. L., J. Valero, L. S. Harketstad, Ø. Strand, S. Lindegarth, H. T. Christensen, P. Dolmer, P. S. Kristensen y S. Mortensen. 2010. Massive settlements of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavia. *Biological Invasions*, 12: 1145-1152.
- Wu, X., X. Xu, Z. Yu, Z. Wei y J. Xia. 2010. Comparison of seven *Crassostrea* mitogenomes and phylogenetic analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 448-454.
- Wu, X., S. Xiao y Z. Yu. 2013. Mitochondrial DNA and morphological identification of *Crassostrea zhanjiangensis* sp. nov. (Bivalvia: Ostreidae): a new species in Zhanjiang, China. *Aquatic Living Resources*, 26: 273-280.
- Xu, F., G. F. Zhang, X. Liu, S. D. Zhang, B. Shi y X. M. Guo. 2009. Laboratory hybridization between *Crassostrea ariakensis* and *C. sikamea*. *Journal of Shellfish Research*, 28: 453-458.
- Xu, H., Q. Li, L. Kong, H. Yu y S. Liu. 2019a. Fertilization, survival and growth of hybrids between *Crassostrea gigas* and *Crassostrea sikamea*. *Fisheries Science*, 85: 821.
- Xu, H., Q. Li, Z. Han, S. Liu, H. Yu y L. Kong. 2019b. Fertilization, survival and growth of reciprocal crosses between two oysters, *Crassostrea gigas* and *Crassostrea nippona*. *Aquaculture*, 507: 91-96.
- Yamaguchi, K. 1994. Shell structure and behaviour related to cementation in oysters. *Marine Biology*, 118: 89-100.
- Yang, L., Z. Tan, D. Wang, L. Xue, M. Guan, T. Huang y R. Li. 2014. Species identification through mitochondrial rRNA genetic analysis. *Scientific Reports*, 4: 1.

- Yao, T., Y. Zhang, X. Yan, Z. Wang, D. Li, J. Su y R. Yu. 2015. Interspecific Hybridization Between *Crassostrea angulata* and *C. ariakensis*. Journal of Ocean University of China. Oceanic and Coastal Sea Research, 14: 710-7165.
- Yoo, H. S., J. Y. Eah, J. S. Kim, Y. J. Kim, M. S. Min y W. H. Paek. 2006. DNA barcoding Korean birds. Molecules and Cells, 22: 323-327.
- Zenetos, A., M. Cinar, M. Pancucci-Papadopoulou, J. G. Harmelin, G. Furnari. F. Andaloro, N. Bellou, N. Streftaris y H. Zibrowius. 2005. Annotated list of marine alien species in the Mediterranean with records of the worst invasive species. Mediterranean Marine Science, 6: 63-118
- Zhang, Y., Z. Wang, X. Yan, R. Yu, J. Kong, J. Liu, X. Li, Y. Li y X. Guo. 2012. Laboratory Hybridization between two oysters: *Crassostrea gigas* and *Crassostrea hongkongensis*. Journal of Shellfish Research, 31: 619-625.
- Zhang, Y., Y. Zhang, L. Jun, Z. Wang, X. Yan y Z. Yu. 2016. Phenotypic trait of *Crassostrea hongkongensis* ♀ × *C. angulata* ♂ hybrids in southern China. Aquaculture Research, 47: 3399-3409.
- Zhang, Y., J. Li, Y. Zhang, H. Ma, S. Xiao, Z. Xiang y Z. Yu. 2017. Performance evaluation of reciprocal hybrids derived from the two brackish oysters, *Crassostrea hongkongensis* and *Crassostrea sikamea* in southern China. Aquaculture, 473: 310–316.
- Zibrowius, H. 1992. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species. Mésogée, 51:83-107.
- Zwerschke, N., J. Kochmann, E. Ashton, T. Crowe, D. Roberts y N. O'Connor. 2018. Co-occurrence of native *Ostrea edulis* and non-native *Crassostrea gigas* revealed by monitoring of intertidal oyster populations. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 98: 2029-2038.

IX. APÉNDICE

APÉNDICE 1

Material complementario (traducido al español) que forma parte del artículo:

Martínez-García, M.F., J. Ruesink, J.M. Grijalva-Chon, C. Lodeiros, J.A. Arreola-Lizárraga, E. de la Re-Vega, A. Varela-Romero, J. Chávez-Villalba. 2022. Socioecological factors related to aquaculture introductions and production of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) worldwide. *Reviews in Aquaculture*, 14: 613-629.

Las referencias de este apéndice siguen el formato de la revista en donde se publicó.

Tabla 16. Fecha, origen y motivo de la introducción del ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*) por país. El año* representa que el informe de introducción no era específico, por lo que pudo haber ocurrido antes. **Las entradas en negritas** se presentan para complementar la información dada la literatura publicada, pero no se incluyeron en los análisis de introducción o establecimiento debido a la confusión sobre las especies de ostreidos o a la incapacidad de determinar el resultado en el área de distribución nativa. También puede haber confusión en Indonesia (múltiples publicaciones de *Crassostrea gigas* como especie no nativa), Senegal y EUA (informes de la FAO sobre la producción del ostión del Pacífico), pero estos países se incluyeron en los análisis. Las razones incluyen la acuicultura (cultivo durante años, Aqua), ensayos experimentales (pruebas de supervivencia y crecimiento, Ensayos), expansión debida a la deriva de larvas desde otros países (Deriva), en o sobre barcos (Barco), y desconocida (?).

Continente	País costero	Año	Información sobre la introducción	Razón
África: 38 países				
	Argelia	1973*	Importación al menos desde 1984 (Zibrowius, 1992), pero el programa de cooperativa de la FAO en 1973 reporto crecimiento del ostión en el lago El Mellah en 1940 (Haoui-Meslem <i>et al.</i> , 2017).	Aqua
	Cabo Verde	1999	Origen desconocido, introducido a la Bahía de Porto Grande (Mindelo) (Merino, 2002).	Ensayos
	Mauritania	1999*	No hay introducción documentada, presencia indicada por estudios sobre las concentraciones de metales pesados) (Roméo et al., 2000; Sidoumou et al., 2009). Estas referencias indican que C. gigas es común a lo largo de la costa y puede tratarse de una identificación errónea.	?

Mauricio	1971	Poco crecimiento y supervivencia en el segundo año, origen EUA (Glude, 1984; Macdonald <i>et al.</i> , 2003).	Ensayos
Marruecos	1966	Origen Francia (Chew, 1990), después se realizaron estudios de cultivo en la laguna de Oualida (Shafee, 1986; Rharbi <i>et al.</i> , 2003).	Aqua
Namibia	1990	Origen Chile (Ruesink <i>et al.</i> , 2005) (http://www.fao.org/fishery/introsp/497/en).	Aqua
Senegal	2001*	No hay introducción documentada, presencia indicada por los informes de producción del ostión del Pacífico de la FAO (Ruesink <i>et al.</i> , 2005), aunque la mayor parte de la producción del país se reporta como ostión Gasar, y el cultivo artesanal de ostreidos nativos puede ser la fuente (http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_senegal/fr)	?
Seychelles	1974	Origen Japón (http://www.fao.org/fishery/introsp/496/en)	Ensayo
Sudáfrica	1950	Importación al estuario de Knysna, origen Estados Unidos (De Moor y Bruton, 1988; Chew, 1990) y posteriormente Francia, Chile y Reino Unido (Pieterse <i>et al.</i> , 2012). Cultivado en viveros y luego en lugares de cultivo (Haupt <i>et al.</i> , 2012).	Aqua
Túnez	1984*	Actividad acuícola, origen Francia (Zibrowius, 1992), pero antes de Japón (1972), seguido por la producción de salpicaduras principalmente de Francia (Dridi <i>et al.</i> , 2007); posiblemente desde 1950 (Galil, 2008).	Aqua
América: 33 países			
Argentina	1982	Compra de 500 individuos de un mercado de mariscos para probar en el norte de la Patagonia argentina (Bahía Anegada), origen Chile (Coquimbo) (Orensanz <i>et al.</i> , 2002).	Ensayos
Belice	1980	Origen EUA (Chew, 1990; CABI, 2020).	Ensayos
Brasil	1974	Importación de Gran Bretaña y, posteriormente, de Japón, Francia,	Aqua

		EUA. y Chile hasta su prohibición en 1998 (Melo <i>et al.</i> , 2010).	
Canadá	1912	Envíos regulares desde Japón a partir de 1925-1930 (Quayle, 1964).	Aqua
Chile	1977	Juveniles de Washington (EUA, Lummi Tribal Enterprises) a Bahía Tongoy Coquimbo en marzo de 1977 (Eduardo Uribe com. pers. 2020), luego 20.000 espadas de California (EUA, Moss Landing) en 1978 (Hauer, 1988).	Aqua
Colombia	1995	Origen Chile (Álvarez-León y Gutiérrez-Bonilla, 2007).	Ensayos
Costa Rica	1979	Acuicultura experimental en 1979 en el estero Pochote (Golfo de Nicoya) por la Universidad de Costa Rica, origen EUA (Mann, 1983), luego estudios de acuicultura adicionales a mediados de la década de 1990 (Arias <i>et al.</i> , 1999).	Aqua
Cuba	1991*	Ensayos de crecimiento (alta mortalidad), origen desconocido (Cigarría-Alvarez, 1991; CABI, 2020).	Ensayos
Ecuador	1980	Origen EUA (Chew, 1990) o Chile, (Álvarez <i>et al.</i> , 2008) con un desarrollo más reciente del programa de acuicultura debido a la alta viabilidad del cultivo de la especie en las costas marítimas y estuarios (Lodeiros <i>et al.</i> , 2018; Treviño <i>et al.</i> , 2020).	Aqua
El Salvador	2001	Semilla importada de EUA y Chile, cultivada en Bahía de Jiquilisco (Vásquez <i>et al.</i> , 2007a; Vásquez <i>et al.</i> , 2007b).	Aqua
Guatemala	1995	Semilla importada de México para experimentos de cultivo en estanques de camarones (Carrillo-Ovalle <i>et al.</i> , 1995).	Ensayos
Honduras	2015*	Origen desconocido (FAO, 2015).	Ensayos
México	1973	Introducido para actividades de acuicultura en Baja California en la costa oeste (Islas-Olivares, 1975).	Aqua
Nicaragua	1972	Estudios de viabilidad realizados para el cultivo de ostreidos, origen desconocido (MacKenzie y López, 1997).	Ensayos
Panamá	2005	Semilla importada de México (Vergara-López, 2006).	Ensayos

Perú	1992	Se introdujo con fines de acuicultura (Castilla y Neill, 2009), y el desove experimental en el laboratorio tuvo éxito en 1993 y se mejoró en 1995 (Baltazar <i>et al.</i> , 1999), a partir de entonces, varios proyectos de producción de crías y cultivo de ostreidos (Bermúdez-Corcuera, 2006; Mendoza, 2011).	Aqua
EUA	1902	Importado de Japón a Washington en 1902 (Chew, 1979) o enviado en 1922 (Miossec <i>et al.</i> , 2009). También se introdujo en los estados de Alaska (1980) y Hawái (1926) (http://www.fao.org/fishery/introsp/510/en , http://www.fao.org/fishery/introsp/2891/en (Orensanz <i>et al.</i> , 2002) Importada pero no establecida en la costa este de EUA (Chew, 1990; Brown, 1992), en donde la introducción de ostreidos está restringida (Consejo Nacional de Investigación, 2004).	Aqua
Venezuela	1976	Origen desconocido, translocado a la Bahía de Cocineta (península de La Guajira), en la frontera con Colombia (Yoo, 1976).	Ensayos
Asia: 36 países			
China	1979	Origen Japón (Tan y Tong, 1989), pero genéticamente distintos en los criaderos (Li et al., 2006).	Área de distribución nativa
Indonesia	2014*	No se ha documentado su introducción, sin embargo, se ha reportado en la costa de Indramayu (Hermawati <i>et al.</i> , 2017).	?
Irán	2011*	No se ha documentado su introducción, presencia indicada por el estudio de las concentraciones de metales pesados (Safahieh et al., 2012). Algunos científicos marinos iraníes creen que la especie puede ser morfológicamente similar a <i>Saccostrea cucullata</i> (Moslem Sharifinia, com. pers.)	?
Israel	1976	Cultivado en estanques en tierra, originario de Reino Unido (Chew, 1990; Shpigel y Blaylock, 1991).	Ensayos

Japón	1990*	Origen EUA (Chew, 1990).	Área de distribución nativa
Malasia	1980	Origen EUA (Chew, 1990) (http://www.fao.org/fishery/introsp/2900/en).	Aqua
Myanmar	1990	Ostión (especie incierta) involucrado en ensayos en la década de 1990 (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Oficina Regional para Asia y el Pacífico, Bangkok 2003, "Myanmar Aquaculture and Inland Fisheries" www.fao.org/3/ad497e/ad497e00.htm)	Ensayos
Filipinas	1966	Estudios de cultivos en Pangasinán sin éxito, origen Japón (Juliano <i>et al.</i> , 1989).	Ensayos
Singapur	2003	Cultivo (Ruesink <i>et al.</i> , 2005), incluyendo ostiones esterilizadas químicamente de Australia cultivadas en un sistema flotante frente a la costa este (Jaafar <i>et al.</i> , 2012).	Aqua
Corea del Sur	1980	Origen EUA (Chew, 1990) (http://www.fao.org/fishery/introsp/2899/en).	Área de distribución nativa
Siria	2002*	Posible maricultura (citada en Galil, 2008).	Ensayos
Turquía	1989*	No se ha documentado su introducción, se ha informado de ella en el mar de Mármara (Yüksek, 1989), posiblemente por deriva larvaria y expansión de la especie.	Deriva
Emiratos Árabes Unidos	2017*	No hay introducción documentada, presencia indicada por los informes de producción de la FAO del ostión del Pacífico (FAO, 2011-2020).	?
Vietnam	2019*	Importaciones de acuicultura, origen China y Australia (http://www.fao.org/fishery/introsp/3808/en), lugares de cultivo en la costa central de Vietnam (Tung y Son, 2019).	Aqua
Europa: 31 países			
Bélgica	1969	Origen Países Bajos (Buestel <i>et al.</i> , 2009).	Aqua
Bosnia y Herzegovina		En vías de expansión desde el Golfo de Trieste, pero no hay evidencias de	

poblaciones establecidas tan al sur (Ezgeta-Balić et al., 2019; Glamuzina et al., 2020), y la acuicultura se observa sólo para *Ostrea edulis* (http://www.fao.org/fishery/country-sector/naso_bosnia/en).

Bulgaria	2010	Probable origen mediante el agua de lastre o a su expansión por el Mar Negro (Mitov <i>et al.</i> , 2020).	Deriva
Croacia	1970	Observada en la bahía de Lim, posiblemente ocasionados por la acuicultura, pero puede haberse expandido desde Italia (Zibrowius, 1992; Filić y Krajnović-Ozretić, 1978; Ezgeta-Balić <i>et al.</i> , 2020).	Deriva
Chipre	1970*	Origen desconocido, plantaciones de acuicultura o deriva y expansión de larvas (Zibrowius, 1992; Özcan-Gökçek <i>et al.</i> , 2020).	Aqua
Dinamarca	1978*	Introducción en 1972 (Dolmer et al., 2014), pero existe una descripción detallada para 1978, utilizando semillas de un laboratorio alemán en Langballigau (Mar Báltico), y para 1979 en Lillebælt, utilizando semillas importadas de Escocia (Hoffman, 1981). Origen EUA en 1980 (Mann, 1983). Posteriormente, se trajeron semilla de Francia, Países Bajos, Alemania y Reino Unido para actividades de acuicultura en varios sitios: Fiordos de Mariager y Horsens, Isefjord, Limfjord, Little Belt y Mar de Wadden (Kristensen, 1989). La invasión hacia el norte se produce por deriva larvaria, desde el mar de Wadden hasta Jylland.	Aqua
Francia	1966	Pruebas en la cuenca de Marennes-Oléron en 1966-1970 (Buestel <i>et al.</i> , 2009), luego la importación de 562 toneladas de ostión adulto de Canadá (1971-1975) que se introdujeron en la bahía de Bourgneuf, La Rochelle, estuario de la Gironda, bahía de Arcachon y Marennes-Oléron (. Grizel y Héral, 1991). También 10.000	Aqua

Alemania	1971	toneladas procedentes de Japón en torno a 1971 y 1973 dispersadas en las principales zonas de cultivo. Semilla introducida para el experimento de cultivo en balsa cerca de la isla de Sylt en el Mar de Wadden, origen Escocia (Drinkwaard, 1999). Las importaciones de semilla y los experimentos de cultivo continuaron en Sylt y en Norderney en la década de 1970.	Aqua
Grecia	1989*	Observado en los golfos de Patraikos y Korinthiakos, proveniente de la acuicultura o la expansión (Zenetos <i>et al.</i> , 2005).	Deriva
Irlanda	1965	Remplazo de la pesca de ostreidos autóctonos (Steele y Mulcahy, 1999), proyectada para generar poblaciones autosuficientes (Miossec <i>et al.</i> , 2009). Actividades de acuicultura en múltiples sitios con diferentes sistemas de cultivo (Parsons, 1974), utilizando semillas importadas de Francia y las Islas del Canal ya que los criaderos locales proporcionaron un suministro limitado (Lynch <i>et al.</i> , 2010).	Aqua
Italia	1968*	Introducción en las lagunas del Adriático, origen Francia (Šegvić-Bubić <i>et al.</i> , 2016), aunque los pescadores pueden haberla importado a principios del siglo XX (Mattei <i>et al.</i> , 1997).	Aqua
Malta	1978	Semilla importada de Gales para ensayos de crecimiento en la bahía de Marsaxlokk, la bahía de Mistra y el arollo Rinella, pero solo con buen rendimiento en la bahía de Marsaxlokk (Agius <i>et al.</i> , 1978).	Ensayos
Montenegro		En vías de expansión desde el Golfo de Trieste, pero no hay evidencias de poblaciones establecidas tan al sur (Ezgeta-Balić <i>et al.</i>, 2019), y la acuicultura sólo para <i>Ostrea edulis</i> (http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_montenegro/en)	

Países Bajos	1964	Juveniles procedentes de Canadá para realizar pruebas experimentales en el estuario de Oosterschelde (Drinkwaard, 1999), seguidas de una introducción legal y repetida para la acuicultura, esperando que no se establezcan (Troost, 2010).	Aqua
Noruega	1979	Importaciones para la acuicultura (Wrange <i>et al.</i> , 2010), origen Escocia en 1981-1986. La invasión de ostreidos se produce por la deriva de las larvas desde el Mar de Wadden hasta el sur de Noruega.	Aqua
Portugal	1977	Importaciones de acuicultura, origen Francia y EUA (Ruesink <i>et al.</i> , 2005). Los métodos probados fueron el cultivo en fondo (Bernardino, 2000) y el de suspensión en el estuario del río Lima y en Ría de Aveiro, en el norte de Portugal (Almeida <i>et al.</i> , 1999).	Aqua
Rumanía	1980	Probable expansión temprana mediante la acuicultura (Skolka y Preda, 2010), después se documentó en 1995 (Krapal <i>et al.</i> , 2019), seguido por la puesta en marcha de un cultivo activo (2001-2003).	Aqua
Rusia	1976	Ensayos de cultivo, incluyendo la aclimatación y la introducción en el Mar Negro (http://www.fao.org/fishery/introsp/3490/en) (Orlenko, 1999), origen desconocido.	Ensayos
Eslovenia	1971*	Ruta desconocida, posible expansión en el Golfo de Trieste (Lipej <i>et al.</i> 2012).	Deriva
España	1980	Importaciones para la acuicultura, origen Francia (Ruesink <i>et al.</i> , 2005) (http://www.fao.org/fishery/introsp/503/en).	Aqua
Suecia	1973	Semilla importada de Gales (Dolmer <i>et al.</i> , 2014). La intrusión de ostreidos es el resultado de la deriva de larvas desde el Mar de Wadden hasta la costa occidental de Suecia.	Aqua
Ucrania	1976	Pruebas de cultivo, incluida la aclimatación e introducción en el Mar	Ensayos

			Negro en la península de Crimea (http://www.fao.org/fishery/introsp/3490/en) (Orlenko, 1999), origen desconocido.	
	Reino Unido	1926*	Importación más temprana 1890 e importaciones regulares de semilla de 1926-1962 (Herbert et al., 2012), origen Canadá en 1926 (Walne y Helm, 1979) o EUA en 1965 (Mann, 1983).	Aqua
Oceanía: 14 países				
	Australia	1940	Producto de mercado, origen Japón (Thomson, 1952). Introducción en Australia Occidental, Australia del Sur y Tasmania entre 1947 y 1970 (Grewe et al., 2007) y expansión a Nueva Gales del Sur en 1985 (Brown et al., 1997).	Aqua
	Fiji	1968	Origen Japón (Eldredge, 1994).	Aqua
	Nueva Zelanda	1971*	No se ha documentado su introducción, puede haber llegado en el agua de lastre de los barcos japoneses (por ejemplo, los barcos de calamar) (Smith et al., 1986).	Barco
	Palau	1972	Origen EUA (Eldredge, 1994).	Ensayos
	Samoa	1980	Origen EUA (Chew, 1990).	Ensayos
	Tonga	1975*	Semilla cultivada e importada de Tasmania (Australia) y Japón (Eldredge, 1994).	Ensayos
	Vanuatu	1920	Origen desconocido (Adams et al., 2001; Amos, 2007), también 1972-1973, origen California (EUA) (Eldredge, 1994).	Ensayos
Territorios				
	Islas del Canal (Europa)	1982	Reproductores, origen Columbia Británica (Canadá), combinados con la expansión de Francia (Child et al., 1995).	Aqua
	Islas Cook (Oceanía)	2020*	Origen Australia (http://www.fao.org/fishery/introsp/9182/en).	Aqua
	Islas Malvinas (América)	2004*	No hay introducción documentada, presencia indicada por el informe de producción de la FAO de ostión del Pacífico (FAO, 2016).	?
	Polinesia Francesa (Oceanía)	1972	Semilla importada de California (EUA) a Raiatea (Tahití) (Eldredge, 1994).	Ensayos

Guam (Oceanía)	1975	Semilla importada de Taiwán (11.550 semilla en 431 conchas, probables <i>C. angulata</i>) (Fitzgerald, 1982).	Ensayos
Madeira (África)	1991	Experimentos de cultivo, origen Reino Unido vía Báltico occidental (Kaufmann <i>et al.</i> , 1994).	Ensayos
Martinica (América)	1972	Pruebas de cultivo cerca de Vauclin (persistencia sólo unos meses), origen desconocido (Allain, 1975; CABI, 2020).	Ensayos
Nueva Caledonia (Oceanía)	1967	Origen Japón (Eldredge, 1994), así como Australia, California (EUA), Tahití de 1971 a 1977.	Aqua
Puerto Rico (América)	1980	Origen EUA (Chew, 1990).	Ensayos
Islas Vírgenes (EUA)	1980*	Origen EUA (Chew, 1990), primeros ensayos de acuicultura en St. Croix (Sunderlin <i>et al.</i> , 1976).	Ensayos

Tabla 17. Países con poblaciones ferales de ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*). **Las entradas en negritas** se refieren al área de distribución nativa o a la incapacidad reciente de detectar ostiones ferales y no se incluyeron como establecidas.

Continente	País costero	Información sobre el establecimiento
África (de 9 países, 1 territorio con probable introducción)	Marruecos	Muestras de ostiones ferales para estudios genéticos en la laguna de Oualidia y Tahaddart (Fabioux et al., 2002).
	Sudáfrica	Se informó por primera vez en 2001 fuera de las zonas de cultivo (Robinson et al., 2005a; Robinson et al., 2005b) y sólo se detectó en los estuarios de las provincias del Cabo Occidental y Oriental y no en la costa abierta (Miossec et al., 2009). En 2001 había seis poblaciones, pero sólo tres en 2003; de ellas, la población del estuario de Breede había disminuido en un 87%, probablemente porque la baja salinidad inhibe el reclutamiento (Keightley et al., 2015). Las poblaciones ferales restantes fueron eliminadas de los estuarios de Kaaimans y Swartkops (Keightley et al., 2015).
	Túnez	La distribución mediterránea incluía el litoral de este país (Fischer et al., 1987). La población naturalizada en el lago de Ichkeul en 1985 (Medhioub y Zaouali, 1988) no producía suficiente cantidad de semilla para mantener a la acuicultura local (Miossec et al., 2009).
América (de 18 países, 4 territorios con probable introducción)	Argentina	Se detectaron ostreidos ferales, incluyendo adultos sexualmente maduros, cinco años después de su introducción (Pascual y Orensanz, 1996). El asentamiento de ostreidos aumentó de forma explosiva entre 1998 y 2000, y a partir de entonces, la especie se ha extendido a varios sitios (Bahía Blanca, Bahía Samborombón), estableciéndose especialmente en zonas intermareales bajas y medias de crestas de arenisca (Dos Santos y Fiori, 2010; Giberto et al., 2012).
	Brasil	Individuos ferales en el sur de Brasil (Isla de Florianópolis y Laguna) identificados con anatomía general, PCR/RFLP y marcadores de secuenciación nuclear y mitocondrial (Melo et al., 2010). Programas de seguimiento para estudiar la expansión y las interacciones con las especies autóctonas empezaron en 2005 (Pie et al., 2006), y otros estudios han discriminado a <i>C. gigas</i> de otras especies de ostreidos (Amaral y Simone, 2015).

	Canadá	La primera aparición natural de crías fue en 1932 en el puerto de Ladysmith Harbor (Quayle 1964; Gillespie <i>et al.</i> , 2012), y en la actualidad la aparición natural de crías en la costa occidental, en Pendrell y Hotham Sounds, y cada vez más en ambos lados de la isla de Vancouver (Reid, 2020). Los eventos reproductivos fueron esporádicos al principio, pero a partir de 1948 la reproducción fue abundante, lo que dio lugar al establecimiento de poblaciones de <i>C. gigas</i> a lo largo del Estrecho de Georgia. La producción se basa en la caída natural de las crías y, desde 1988, en los criaderos.
	México	Una de las principales zonas de producción es la Bahía de San Quintín, en el lado oeste de Baja California, donde las rocas intermareales han sido colonizadas por el ostión del Pacífico, probablemente al liberarse un exceso de larvas de un criadero local (Pablo Jorgensen, com. pers., 2020). Recientemente, se han encontrado ostreidos fuera de las áreas de cultivo en la Laguna Ojo de Liebre (Baja California), dentro de la Reserva de la Biosfera El Vizcaíno (Reyes-Bonilla <i>et al.</i> , 2024). La mayoría de estos ostiones estaban en un estado reproductivamente activo, lo que podría indicar una población feral.
	EUA	La población natural se produjo en 1936 en la bahía de Willapa y en 1942 en el canal de Hood, en el estado de Washington (Dumbauld <i>et al.</i> , 2011; Valdez y Ruesink, 2017); las poblaciones ferles se identificaron recientemente en el sur de California (Crooks <i>et al.</i> , 2015). Los cultivadores utilizan material producido en el criadero y la caída natural de las crías. Se recogieron individuos de origen natural para su estudio en la bahía de Kaneohe (Hawái) (Bailey-Brock, 1990; Hunter <i>et al.</i> , 1995).
Asia (de 9 países con probable introducción, sin incluir China, Japón y Corea del Sur en el área de distribución nativa)	Indonesia	Hermawati <i>et al.</i> (2017) se refirió al ostión del Pacífico como una especie invasora en su estudio sobre la distribución, el estado y la madurez de las gónadas en Indramayu. <i>C. gigas</i> vive en los arrecifes de ostras de las costas (Sarong <i>et al.</i> , 2015; Octavina <i>et al.</i> , 2015), y el ciclo reproductivo se ha estudiado en poblaciones de Aceh (Kasmini <i>et al.</i> , 2019).
	Turquía	La colonización inicial probablemente se produjo por dispersión natural en el mar Mediterráneo, ya que el primer registro se produjo en la isla de Mármara antes de cualquier introducción deliberada conocida (Yüksek, 1989). En 1991 se realizaron estudios experimentales de cultivo con juveniles procedentes de Francia en la zona

Europa (de 21 países y 1 territorio con probable introducción)	Bélgica	de la laguna de Homa, en Izmir (Özcan-Gökçek et al., 2020). Posteriormente, se documentaron poblaciones ferales en Tuzla y el mar de Mármara (Çevik et al., 2001), mientras que Yildiz et al. (2016) mencionó que la especie se distribuía por todas las costas turcas y tenía potencial para la acuicultura. Recientemente, Özcan-Gökçek et al. (2020) presentó la confirmación molecular del ostión del Pacífico en el mar de Mármara. Se estableció fuera de las zonas de cultivo en 1990, presumiblemente debido a un aumento de las temperaturas del agua (Kerckhof et al., 2007). Ahora se encuentra en la mayoría de las costas belgas, como especie dominante que forma densas estructuras de arrecife (Miossec et al., 2009).
	Bulgaria	Ostiones ferales documentadas en Bunata (2010), Burgas (2015), Varna (2016), Kavarna y la bahía de Foros (2017), Dalboka (2018) y la bahía de Sozopol y la ciudad de Kiten (2019-2020) (Mitov et al., 2020).
	Islas del Canal	Se ha informado de la presencia de ostiones ferales en la isla de Jersey en 1982, y son comunes en las costas rocosas durante la década de 1990 (Departamento de Medio Ambiente, 2017). Es posible que las larvas hayan sido arrastradas desde la costa francesa, pero la acuicultura local también podría contribuir (Child et al., 1995). Se localizaron algunos individuos en los arrecifes de Les Écréhous, lo que sugiere que las larvas tenían la capacidad de propagarse a las zonas locales cercanas. En la actualidad, se encuentra en 11 biotopos diferentes invadiendo pequeñas zonas de costa abierta, pero en la mayoría de los casos no en colonias densas (Departamento de Medio Ambiente, 2017).
	Croacia	Se observó por primera vez en la bahía de Lim en 1970 (Filić y Krajnović-Ozretić, 1978), que es el probable asentamiento inicial en la costa occidental de la península de Istria (Stagličić et al., 2020). Aunque Šegvić-Bubić et al. (2016) indicó que no había poblaciones ferales de <i>C. gigas</i> , un estudio más reciente mostró que la especie se extendía desde Umag, Poreč, el Parque Nacional "Brijuni", Rovinj, Pula, Medulin y Biograd (Ezgeta-Balić et al., 2019)
	Chipre	Poblaciones establecidas fuera de las zonas de cultivo (Galil y Zenetos, 2002).
Dinamarca	A mediados de la década de 1990, los pescadores daneses informaron de la existencia de una población en la zona intermareal del área de Ho Bight (Wrangle et al., 2010), con una posterior expansión hacia el fiordo	

de Horsens, Isefjorden y, actualmente, a lo largo de casi toda la costa (Dolmer et al., 2014). La biomasa estimada aumentó de 1.056 toneladas en 2005 a 6.264 toneladas en 2007 en el mar de Wadden danés (Wrange et al., 2010), seguido de una alta mortalidad (entre el 3 y el 66%) durante el invierno de 2009/2010 en esta zona, así como en el Isefjord y el Limfjord (Strand et al., 2012). Groslier et al. (2014) estudió en 2006 y 2011 varios lechos de *C. gigas* en el Limfjord y concluyó que pertenecen a una población única de ostreidos, que no se ha expandido en términos de distribución geográfica, se presenta en condiciones subóptimas y presenta poco riesgo.

Francia

Al principio, se detectó una caída irregular de larvas desde La Rochelle hasta Arcachon, pero la caída de larvas comenzó a ser profusa a partir de 1975 (Grizel y Héral, 1991). El reclutamiento se extendió al norte del Loira en la década de 1980, y al norte de Bretaña y desde el Golfo de la región Normandía-Bretón (frente Canal-Atlántico) hasta la frontera española en la década de 1990 (Lejart, 2009). Las ostreidos colonizaron sustratos rocosos intermareales en entornos protegidos, así como estructuras abandonadas e infraestructuras marinas (muelles, embarcaderos, etc.), probablemente en cantidades crecientes en las costas de Bretaña desde principios de los años 90 debido al calentamiento de las aguas costeras (Lejart, 2009). Las costas más colonizadas por *C. gigas* en Bretaña fueron los lugares con fuerte actividad ostrícola como la bahía de Saint Briec y desde Lorient hasta la bahía de Bourgneuf (Lejart, 2009). El cultivo inicial de ostión del Pacífico se basaba exclusivamente en la caída natural de las semillas, pero a partir de los años 90 se requirió con más frecuencia la producción de semillas en criaderos (Robert y Gérard, 1999).

Alemania

Se observó por primera vez en 1990 cerca de la isla de Sylt, seguida de una intensa caída de semillas en los lechos de mejillones locales de las zonas intermareales durante 1991 y 1994, que produjeron aproximadamente 1 millón de ostiones ferales en 1995 (Reise, 1998). Se encontró en 1998 en la isla de Frisia Oriental, lejos de las zonas de cultivo (Wehrmann *et al.*, 2000). Es probable que las larvas se extiendan de forma natural al establecerse las poblaciones ferales, pero en el norte del Mar de Wadden alemán, la dispersión parece estar asociada al aporte continuo de larvas procedentes del

cultivo local de ostreidos (Brandt et al., 2008). Además, las poblaciones del ostión del Pacífico se expandieron desde ubicaciones intermareales a submareales por un mayor reclutamiento relacionado con temperaturas más altas que la media observada en verano, cuando se produce el desove y la dispersión de las larvas (Diederich et al., 2005). Recientemente se ha confirmado su presencia en la bahía de Kiel del Mar Báltico alemán, asociada a las altas salinidades detectadas desde el verano de 2018 (Ewers-Saucedo et al., 2020).

- Grecia La primera notificación en 1989 (Golfo de Patraikos y Golfo de Korinthiakos), atribuida a la acuicultura (Zenetos et al., 2005); notificada tanto en el Mar Jónico como en el Mar Egeo Norte (Zenetos et al., 2005). Dado que Turquía, Chipre y Grecia están muy cerca geográficamente en el Mediterráneo oriental, podrían compartir una vía de dispersión de larvas
- Irlanda Se informó por primera vez en la década de 1980 (Miossec et al., 2009). En la década de 1990 se informó de la presencia de ostión del Pacífico fuera de las zonas de cultivo en Strangford Lough, y un estudio estableció que la especie estaba ampliamente distribuida por toda la cuenca norte (Guy y Roberts, 2010). Kochmann et al. (2013) encontró 18 lugares invadidos por el ostión del Pacífico con densidades variables en los que casi todas las ostreidos estaban fijados únicamente a las conchas de los mejillones y a las rocas del lecho. Otro estudio encontró *C. gigas* ferales en 20 lugares, coexistiendo con *O. edulis* en cinco de ellos (Zwerschke et al., 2018).
- Italia Se cree que se han asentado en zonas de cultivo y posteriormente se ha extendido de forma natural estableciendo grandes poblaciones ferales (Occhipinti-Ambrogi, 2001). Establecida en los lados oeste y este de la península (Fischer et al., 1987). En el Golfo de Trieste, establecida en todo el mesolitoral e infralitoral (Crocetta, 2011; Katsanevakis et al., 2020).
- Malta Poblaciones reproductoras pequeñas (Schembri y Lanfranco, 1996); registro de estudio reciente de estructuras artificiales (Katsanevakis et al., 2020).
- Países Bajos Los ostiones juveniles del Pacífico se recogieron en el puerto de Zierikzee por primera vez en 1971, luego se detectaron crías en algunos lechos de mejillones intermareales en 1975, y se observó una amplia caída de crías asociada a las altas temperaturas del agua en 1976 y 1982 (Troost, 2010). El estuario de

Oosterschelde fue una fuente probable de larvas para la expansión hacia el Mar de Wadden en 1983 (Nehls, 2007). Posteriormente se documentó en la isla de Texel (1983), Grevelingenmeer (1987), Eemshaven y la costa de Frisia oriental (1998) (Drinkwaard, 1999; Wehrmann et al., 2000). Ahora se distribuye por toda la costa (Fey et al., 2010). Las poblaciones de ostreidos del estuario de Oosterschelde se utilizaron para la recogida de semillas y para la extracción de ostión juvenil (Smaal et al., 2009).

- Noruega Los primeros registros fuera de las granjas se produjeron en 2005 en aguas poco profundas del sur de Noruega (Burøy), y desde entonces en otros lugares como Tvedestrand, Arendal, Farsund, Kvitsøy, Halsnøy y Telavå (Wrangé et al., 2010). La rápida dispersión en las costas noruegas parece estar apoyada por poblaciones naturalizadas de Suecia y Dinamarca a través de la deriva de las larvas, pero no se conocen las rutas (Espelien, 2020). Ahora se encuentra en numerosos lugares de la costa (Dolmer et al., 2014),⁶³en gran número y tamaño, normalmente cubierto por algas, hidroides y diminutos mejillones azules (Espelien, 2020). En 2009/2010 se produjo una elevada mortalidad invernal a lo largo de la costa meridional (incluido el fiordo de Oslo), lo que redujo las densidades entre un 25 y un 82% (Strand et al., 2012). En 2012 y 2013, algunas poblaciones habían aumentado y se produjeron nuevas poblaciones ferales en Rogaland (Dolmer et al., 2014). Rinde et al. (2017) simuló diversas situaciones climáticas para Oslofjord y predijo un aumento de la dispersión y el establecimiento, ampliando su distribución actual. Según Laugen et al. (2015), la invasión de *C. gigas* en Noruega está en una fase inicial y se produciría hacia el norte.
- Portugal La presencia de poblaciones ferales se supone a partir de los ostreidos utilizados para estudiar el desove en el Algarve, sur de Portugal (Massapina et al., 1999); *C. angulata* es difícil de diferenciar morfológicamente y ha estado presente desde el año 1600.
- Rumanía Primer informe en 1995, con individuos vivos aislados encontrados desde 2003 y persistentes hasta 2017 cerca del puerto de Agigea (Constanza) (Krapal et al., 2019).
- Rusia **La documentación de poblaciones ferales se encuentra únicamente en el área de distribución nativa: larvas en la bahía de Aniva (isla de Sajalín), bahías de Amursky y Ussuriisky, poblaciones ferales**

en la bahía de Pedro el Grande, cerca de la isla de Rikord (Kulikova et al., 2003; Kolpakov, 2006; Borzykh y Zvereva, 2012), al norte de la bahía (Kolpakov, 2006) de De-Kastri y el río Amur (Kamenev y Nekrasov, 2012). Los ostreidos de la bahía de Pedro el Grande sufren micosis y micotoxicosis debido a hongos filiformes en la concha y también en los tejidos interiores (Borzykh y Zvereva, 2012).

Eslovenia Presente desde 1971 (Lipej et al. 2012), y en 1997 se encontraba a lo largo de toda la costa de Eslovenia, especialmente en los canales, incluyendo el humedal costero de la ensenada de Škocjan (De Min y Vio, 1997). Poblaciones establecidas (Ezgeta-Balić et al., 2019; Katsanevakis et al., 2020).

España A partir de las introducciones en Galicia (noreste), las poblaciones ferales se dan en los estuarios de la costa norte, ocupando zonas de media marea y formando pequeños arrecifes que cubren el sustrato por completo (Gómez-Gesteira et al., 2017); las localizaciones incluyen Cantabria (Marismas de Santoña, San Vicente de la Barquera y Bahía de Santander), donde se tomaron muestras de ostión feral para detectar elementos traza (Higuera-Ruiz y Elorza, 2009). La liberación masiva de gametos tiene lugar en julio y agosto (Gómez-Gesteira et al., 2017). Se ha informado de la existencia de poblaciones silvestres en Orio, Islares, Ribadesella y Castropol (norte de España), pero también en Cádiz, en el sur (Fabioux et al., 2002).

Suecia Se observó por primera vez en 2007 cerca de Strömstad (Wrange et al., 2010), lo que motivó un estudio a gran escala a lo largo de las costas suecas que documentó 42 lugares invadidos (Nehring, 2006). La rápida expansión a lo largo de la costa occidental puede reflejar la deriva de larvas desde otros lugares en lugar del reclutamiento local. Una elevada mortalidad que osciló entre el 59 y el 100% afectó a las poblaciones durante el invierno de 2009/2010 en Kristineberg y Tjärnö (Strand et al., 2012). En relación con 2007, la distribución en 2013 se había desplazado hacia el norte, con la pérdida de poblaciones meridionales de baja densidad; en general, el reclutamiento fue elevado en 2010 y 2011, con 250 lugares invadidos en la costa occidental y una aparente extensión a profundidades inferiores (Dolmer et al., 2014).

	Reino Unido	<p>Cría inicial en arroyos de Essex y Kent en 1965, esporádica al principio en el suroeste de Inglaterra, luego más frecuente, lo que permitió que las poblaciones crecieran rápidamente (Herbert et al., 2012). Paralelamente, se desarrollaron arrecifes en el sur y sureste de Inglaterra (Robins et al., 2017). El tráfico de barcos (agua de lastre) contribuyó al transporte de las larvas que se asentaron hasta 50 km de los criaderos de ostreidos, ya que se excluyó la posibilidad de que las larvas fueran a la deriva (Herbert et al., 2012). Según el análisis genético, la dispersión de larvas desde Francia contribuyó a las poblaciones de Inglaterra (Lallias et al., 2015). Se distribuye en Poole Harbour y Southampton Water (Mills, 2016), y en Milford Haven hacia el sureste en dirección al Canal de Bristol y hacia el oeste de Irlanda y el norte (Robins et al., 2017). El registro más septentrional en las Islas Británicas se encuentra en la costa occidental de las Shetland en mejillones cultivados (Shelmerdine et al., 2017). Los esfuerzos de control se centran en una parte del área de distribución en el sureste del Reino Unido (McKnight y Chudleigh, 2015).</p>
Oceanía (de 7 países o territorios con probable introducción)	Australia	<p>Se observó por primera vez en 1949 en Pittwater y Port Sorrell (Tasmania), aumentando en años posteriores (Thomson, 1952). Las larvas de ostión cultivadas dispersaron la especie por los estuarios de Tasmania, estableciendo poblaciones ferales en zonas intermareales y submareales poco profundas (Thomson, 1959). Por ejemplo, en el estuario de Tamar se estableció una población autosuficiente (Ayres, 1991). En el sur de Australia se observó por primera vez en 1967, y posteriormente las poblaciones se extendieron por toda la costa desde Port Stephens hasta Queensland (Pollard y Hutchings, 1990). Se informó a los acuacultores locales de la propagación y se les enseñó a reconocer y eliminar estas ostreidos (Wolf y Medcof, 1974). Después de seis años, se abandonaron los esfuerzos de control y algunos agricultores obtuvieron la posterior legalización de la venta y el cultivo (Ayres, 1991). Se hicieron esfuerzos para consolidar el cultivo de ostión del Pacífico, primero a base de crías de poblaciones ferales y después con crías de criaderos comerciales que utilizaban reproductores locales (Ward et al., 2000) y la industria utiliza la cría natural en Nueva Gales del Sur y la producción de criaderos en Australia del Sur y Tasmania (Brown et al., 1997).</p>

Fiji	<p>En 1982 se informó de la existencia de poblaciones ferales en lugares no especificados (Navakalomana, 1982), pero los análisis genéticos recientes no han detectado la presencia de <i>C. gigas</i> entre las ostreidos de la bahía de Laucala, donde se introdujeron originalmente (Timothy Pickering, SPC Aquaculture, com. pers.)</p>
Nueva Zelanda	<p>La población feral se detectó por primera vez en 1971 (Dinamani, 1971), seguida de una rápida expansión en el lado norte de la Isla Norte y, en 1978, de la detección en Kenepuru Sound y Croisilles Harbour en la Isla Sur (Jenkins y Meredyth-Young, 1979). El ostión dominante es el de piscifactoría ya que a los ostricultores les resultaba imposible cultivar ostiones nativos y del Pacífico juntos o de forma selectiva. Los acuacultores incorporaron las semillas recogidas en la naturaleza en toda la costa este y en la península norte de la Isla Norte (Dinamani, 1991).</p>

Tabla 18. Países productores de ostión del Pacífico (*Crassostrea gigas*) por acuicultura o captura pesquera. **El nombre del país aparece en negritas** si el informe no se refiere específicamente al ostión del Pacífico, sino a una categoría más general, o la especie puede estar mal identificada. Además de los países enumerados aquí, *Crassostrea gigas* está establecida en Malta y Eslovenia (Tabla 5), pero sin ningún registro de producción actual. Los datos de la FAO se presentan como el promedio de toneladas anuales por año de 1999 a 2018 procedentes de la acuicultura (+ capturas, si están presentes). Los países de esta tabla con <0,1 toneladas anuales⁻¹ o sin informes a la FAO se introdujeron como 0,1 para el análisis estadístico.

Continente	País	Producción acuícola	Datos de la FAO
África			
	Argelia	La acuicultura genera una producción modesta; 1 tonelada en 2013, 0,5 toneladas en 2017, pero 24 toneladas en 2018 (FAO, 2016).	1.3
	Mauricio		3.6
	Marruecos	La acuicultura está bien establecida y en general va en aumento (Berraho, 2020); la producción media de 1999 a 2018 fue de 258 toneladas/año (FAO, 2016).	257.7
	Namibia	Los datos de producción acuícola indican una industria importante y sostenida desde 1990, con una media de 390 toneladas/año en los últimos ocho años (2011-2018) (FAO, 2016).	216.2
	<i>Senegal</i>	La FAO recibió los primeros informes de producción en 2001. Después de 2005, la producción fue de 83 toneladas/año en promedio (2001-2018) (FAO, 2016). La producción del ostión de Gasar se ha reportado cada año, mientras que la producción del ostión del Pacífico se ha reportado durante los mismos años y podría estar mal identificada.	33.1
	Sudáfrica	La producción acuícola se inició en 1985 (151 toneladas) y muestra un nivel sostenido desde entonces con una media de 280 toneladas/año durante los últimos 20 años (FAO, 2016).	279.4
	Túnez	La producción acuícola se inició en 1984 y fue continua hasta 1991, después no se informó la producción hasta el año 2000, cuando aumentó gradualmente hasta una media de 18 toneladas/año (FAO, 2016).	16.1
América			
	Argentina	La producción acuícola comenzó en 1999 (2 toneladas), tuvo un pico de 120 toneladas en 2007 y disminuyó a 10 toneladas/año desde 2014-2018;	50.5

	la producción de los últimos 20 años es de 50 toneladas/año (FAO, 2016).	
Brasil	Producción general de ostreidos, según las estadísticas de la FAO, pero <i>C. gigas</i> aparece en el análisis por países (http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_brazil/en)	2,196
Canadá	La producción acuícola muestra una media de 7.300 toneladas/año en los últimos 20 años (1999-2018) (FAO, 2016). Las estadísticas de la FAO informaron extracción silvestre entre 1950 y 1969 la cual representó una media de 1.200 toneladas/año, pero no se ha informado de ninguna desde entonces (FAO, 2016).	6,970
Chile	La producción acuícola fluctuó, alcanzando las 7.000 toneladas en 2001, seguida de algunos años con producción nula reportada (2011-2013; 2015); 59 toneladas/año es el promedio producido de 2016 a 2018. La producción media de los últimos 20 años es de 1.700 toneladas/año (FAO, 2016).	1,697
Costa Rica	La producción comenzó en 2005 y se ha mantenido hasta 2018 con una media de 7,5 toneladas/año (FAO, 2016).	7.5
Cuba		1,314
Ecuador	La acuicultura es una actividad comercial con larvas producidas en un criadero local o importadas de Chile. La producción es baja, con 2 toneladas en 2010 y 8 toneladas/año durante 2015-2018 (FAO, 2016). La extracción silvestre fue reportada a la FAO de 1981 a 2001 con un promedio de 18 toneladas/año (FAO, 2016) pero puede ser una ostra diferente.	1.6 (+0.8)
El Salvador		5.1
Islas Malvinas		0.2
México	La producción comercial comenzó a registrarse oficialmente a partir de 1990, utilizando crías producidas en criaderos de Estados Unidos y Chile, y combinando posteriormente las importadas con las producidas localmente (Chávez-Villalba, 2014). La producción se ha mantenido con una media de 2.531 toneladas/año (FAO, 2016).	2,531
Nicaragua		0.75

	Perú	La producción acuícola fue constante pero baja durante 1997-2006 (8 toneladas/año) y después de este periodo no ha habido producción (FAO, 2016).	3.1
	EUA	Principal productor mundial con una media de 34.486 toneladas/año reportadas para la acuicultura (1999-2018) (FAO, 2016). La extracción silvestre tiene una producción media reportada de 5.459 toneladas/año (1999-2018) considerando la no extracción en varios años y un pico de 15.000 toneladas en 2013 (FAO, 2016).	34,486 (+5,459)
Asia	Venezuela		1,107
	China (área de distribución nativa)	Los reproductores japoneses contribuyen al cultivo de ostreidos, inicialmente en la provincia de Zhejiang, y se expanden a casi todo el litoral de China, que comprende las provincias meridionales de Fujian y Guangdong y las provincias septentrionales de Liaoning y Shandong (Yu y Li, 2007; Yu et al., 2008). A su rápido crecimiento y a su gran adaptabilidad, <i>C. gigas</i> se convirtió en la ostra de cultivo dominante a partir de las semillas producidas en los criaderos (Mao et al., 2019). Los ostreidos cultivadas de cinco criaderos mostraron distinción genética y aislamiento por distancia (Li et al., 2006), aunque las poblaciones silvestres de la costa china no eran genéticamente distintas (Li et al., 2015).	3,679,405
	Indonesia	El informe del sector de la acuicultura sólo menciona las ostras perleras (http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_indonesia/en).	557.4
	Israel		0.15
	Japón (área de distribución nativa)		195,946
	Malasia	Los especímenes examinados para el estudio de la biodiversidad procedían de instalaciones de cultivo con crías procedentes de criaderos australianos (Lam y Morton, 2009), pero el informe del sector de la acuicultura hace hincapié en el cultivo de ostras autóctonas (http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_malaysia/en).	625.1
Filipinas		19,275	

	Singapur	Producción acuícola de 12 toneladas/año (2004-2018) (FAO, 2016).	7.8
	Corea del Sur (área de distribución nativa)	Aparece de forma natural en las costas coreanas (Park et al., 1988) y las operaciones de acuicultura utilizan las crías recolectadas en lugares naturales (Mondol et al., 2016). Por lo tanto, no es posible saber si las importaciones de <i>C. gigas</i> de fuera del país han contribuido en absoluto a las poblaciones ferales actuales o cultivadas. Es uno de los principales productores mundiales por acuicultura, con una media de 235.000 toneladas/año (1980-2018), y la pesca comercial proporciona una de las mayores capturas del planeta; 18.600 toneladas/año (1980-2018) (FAO, 2016).	252,249 (+20,981)
	Taiwán	Especie autóctona reconocida genéticamente como <i>C. angulata</i> , pero declarada a la FAO como ostión del Pacífico	25,057 (+9)
	Turquía		75.9
	Emiratos Árabes Unidos	Primer informe de la FAO sobre la producción de ostión del Pacífico (o de cualquier ostra) en 2017, aunque el informe del sector de la acuicultura solo señala a las ostras perleras (http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_ua_e/en).	0.75
Europa	Vietnam	Explotaciones presentes (Tung y Son, 2019).	Ninguno
	Bélgica	Las actividades culturales terminaron en 1974 pero se reanudaron en 1996 durante al menos una década en Sluice Dock, Oostende (Kerckhof et al., 2007).	Ninguno
	Bulgaria	No hay estadísticas de producción, pero hay pruebas en la web de explotación en 2020 (https://kaliakria.com/oysters-in-the-black-sea/).	Ninguno
	Islas del Canal	La producción de acuicultura en Jersey y Guernsey basada en la importación de larvas era relativamente baja al principio (10 toneladas en 1986), pero ha ido aumentando y recientemente ha alcanzado hasta 1.380 toneladas (FAO, 2016).	860.4
	Croacia		53.9
	Chipre	Explotaciones presentes (Galil y Zenetos, 2002).	Ninguno
	Dinamarca	Aunque hubo producción durante los años 80 y 90 (Hoffman, 1981; Troost, 2010), los ostricultores tuvieron problemas de contaminación por parte de los mejillones y la consiguiente competencia por el alimento, por lo que el cultivo se detuvo en 1998 (Wrangle et al., 2010). La FAO no registra ninguna producción acuícola, pero la producción anual fue	(+0.75)

	de 0,1 a 0,3 toneladas hasta 1999 (Nehring, 2006) y hace una década se documentó la introducción de ostiones en las granjas (Paisley et al., 2010). En cuanto a la extracción silvestre, el ostión del Pacífico recolectadas se coloca en estaciones de depuración y se comercializan; hay un único registro de 15 toneladas en 2018 (FAO, 2016).	
Francia	Cultivo por múltiples métodos, que comprenden diversos recolectores, sacos en estanterías y estantes (Grizel y Héral, 1991). Primer productor mundial, con una producción media de 97.272 toneladas/año (1999-2018) (FAO, 2016). Las poblaciones silvestres permitían la extracción durante una temporada de recolección determinada en lugares no contaminados, pero estaban restringidas a las licenciaturas autorizadas en zonas contaminadas bacteriológicamente (Gouletquer y Heral, 1997). La extracción silvestre comenzó a finales de la década de 1960 y fue relativamente alta entre 1985 y 1989, con un pico de 4.400 toneladas en 1986, pero luego disminuyó, y en los últimos 20 años (1999-2018), la extracción promedia 32 toneladas/año (FAO, 2016).	97,272 (+32)
Alemania	La producción alcanzó 27 toneladas/año en 1986 y se duplicó a 55 toneladas/año en 1988. Desde entonces, la producción por acuicultura ha continuado y la media de los últimos 20 años (1999-2018) es de 83 toneladas/año (FAO, 2016). Los experimentos de cultivo lejos de la costa en emplazamientos y fuera de los sitios en el Mar del Norte mostraron resultados prometedores para evitar conflictos de espacio en las zonas costeras (Pogoda et al., 2011).	83.0
Grecia		10.9
Irlanda	La producción acuícola se inició en 1970 y aumentó gradualmente hasta alcanzar las 10.100 toneladas en 2018; la media a lo largo de 1999-2018 es de 7.000 toneladas/año (FAO, 2016).	7,009
Italia	Experimentos de cultivo en varios sitios (por ejemplo, el Golfo de Castellammare por Sarà y Mazzola (1997), pero el cultivo se limita a las lagunas de Venecia y Taranto (Orban et al., 1929; Mattei et al., 1997). Los informes de producción son recientes (2010-2018) y rondan las 80 toneladas/año (FAO, 2016).	40

Países Bajos	La producción inicial fue de 1 tonelada en 1976 (Smaal et al., 2009) y el cultivo se amplió a partir de 1982 (Drinkwaard, 1999). La producción fue de 1.000 toneladas de peso húmedo en 1988 y tuvo un incremento, de 2000 a 2003, hasta alcanzar un rendimiento medio de 3.000 toneladas (Smaal et al., 2009). Curiosamente, la FAO no informa de la producción acuícola (FAO, 2016). Los informes de la FAO sobre las capturas comenzaron en 2012 y tuvieron un promedio de 12 toneladas/año hasta 2018 (FAO, 2016).	(+3.6)
Noruega	Basándose en las semillas obtenidas de Escocia, las granjas produjeron entre 2,5 y 3 millones de individuos durante 1981-1986. Entre 1987 y 1990 se construyeron tres criaderos que produjeron varios millones de crías (Strand y Vøllstad, 1997). Sin embargo, sólo se ha informado de la producción por acuicultura de la especie en 1986 y 1987 y fue de 1 tonelada/año (FAO, 2016). La producción reciente de ostreidos sólo se ha reportado para <i>O. edulis</i> , aunque se ha informado de las larvas de ostiones introducidos hace una década (Paisley et al., 2010). Los ejemplares de ostión del Pacífico recolectados en los lechos ferales se encuentran en estaciones de depuración y se comercializan (aproximadamente 25 toneladas en 2020).	Ninguno
Portugal	La FAO informa de la extracción silvestre desde 1950 con una producción constante hasta 1975 (2.300 toneladas/año), que parece corresponder a <i>C. angulata</i> . Después, las extracciones son probablemente de <i>C. gigas</i> , pero bajas (0-2 toneladas/año) hasta 2004, luego aumentaron, y la media de 2005 a 2018 es de 41 toneladas/año (FAO, 2016), con un orden de magnitud más de producción vía acuicultura.	534.4 (+26.4)
Rumanía	Aunque hubo explotaciones agrícolas, el único registro de producción fue en 2013 pero <1 tonelada (FAO, 2016).	Presente
Rusia	La producción de ostreidos se comunica a la FAO desde 2009, y existen pruebas separadas para las explotaciones de ostreidos en la costa del Mar Negro (https://www.rt.com/news/wine-russia-mussel-farmers-979/)	153.6
España	En 1994 se construyó un criadero para la producción de crías (Cerviño-Otero et al., 2017) y la especie se produjo mediante un cultivo extensivo	791.3 (+26.4)

en balsas flotantes sobre cuerdas y cestas (Sánchez-Mata y Mora, 2000). Guerra (2002) indicó numerosos estudios experimentales para incentivar el cultivo de *C. gigas*. El primero se inició en 1983 en la zona intermareal de la Ría de Ribadeo (norte de Galicia), utilizando semillas producidas por criadero y siguiendo el método tradicional de sacos sobre plataformas de la ostricultura en la costa atlántica de Francia (Guerra et al., 1987). Los experimentos continuaron en las Rías Bajas (Sur de Galicia), con el método de cultivo tradicional suspendido en balsas. A pesar del alto crecimiento y la baja mortalidad, el cultivo industrial de esta especie no alcanzó niveles significativos en comparación con *O. edulis*. La escasa e interés comercial orientaron la producción de *C. gigas* a la exportación al mercado francés. Las estadísticas de la FAO indican que la producción en España se identifica en dos zonas geográficas, Galicia (las Rías Bajas) y el Delta del Ebro (Cataluña). En ambos casos el cultivo es en balsas y principalmente con crías producidas por incubación. La producción acuícola se reporta desde 1964, pero desde este año hasta la década de 1980 parece corresponder a *O. edulis*, y a partir de entonces a *C. gigas*. La producción ha sido constante hasta 2018 con una media en los últimos 20 años (1999-2018) de 791 toneladas/año (FAO, 2016). La misma situación se observó con la extracción silvestre, que comenzó en 1975 pero fue baja o nula hasta 2009, después de lo cual las capturas promedian 56 toneladas/año (FAO, 2016).

Suecia	Casi no hay acuicultura marina y los pocos ostiones del Pacífico que se recogen de las poblaciones ferales se colocan en estaciones de depuración y se comercializan.	6.4
Reino Unido	La producción acuícola comenzó en 1961 y se ha mantenido en su mayor parte hasta 2018, durante los últimos 20 años con una media de 1.250 toneladas/año (FAO, 2016). La extracción silvestre comenzó en 1974, con una media de 24 toneladas/año en los últimos 20 años (FAO, 2016).	1,248 (+24)
Ucrania	En la bahía de Karantinnaya y en el estuario de Donuzlav se ha utilizado ostión procedente de granjas para realizar estudios (Pirkova y Demenko,	Ninguno

		2008; Vialova, 2020), pero no hay registros de la FAO	
Oceanía			
	Australia	Producción sostenida por acuicultura desde 1974 con una media de 3.932 toneladas/año (1999-2018) (FAO, 2016).	3,932
	Nueva Caledonia	La producción de ostión se registró en 1996. ⁹⁰ La producción acuícola se inició en 1989 y se mantuvo hasta 2014 (media de 64 toneladas/año), seguida de la ausencia de producción (FAO, 2016).	42.1
	Nueva Zelanda	La FAO informa de la producción desde 1950, pero los primeros años probablemente se refieran a ostreidos autóctonos. La producción de 1999 a 2018 es una media de 2.900 toneladas/año. La extracción silvestre de las poblaciones naturalizadas también ha sido reportada desde 2011 y hasta 2018 tuvo un promedio de 120 toneladas/año (FAO, 2016).	2,902 (+40)

Referencias

- Adams T, Bell J, Labrosse P. Current status of aquaculture in the Pacific Islands. In: Subasinghe RP, Bueno P, Phillips MJ, Hough C, McGladdery SE, Arthur JR, eds. *Aquaculture in the Third Millennium*. NACA-Bangkok and FAO-Rome; 2001:295-305.
- Agius C, Jaccarini V, Ritz DA. Growth trials of *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* in inshore waters of Malta (Central Mediterranean). *Aquaculture*. 1978; 15(3):195-218.
- Amaral V, Simone L. Revision of genus *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) of Brazil. *J Mar Biolog Assoc UK*. 2015; 94(4):811-836.
- Amos MJ. Vanuatu fishery resource profiles. IWP-Pacific Technical Report No. 49, SPREP, 2007. https://www.sprep.org/att/publication/000557_IWP_PTR49.pdf. Accessed May 2, 2020.
- Allain C. Activité de l'Institut des Pêches en Méditerranée et dans les régions tropicales pendant l'année 1974. *Sci. et Pêche*. 1975; (252):1-15.
- Almeida MJ, Machado J, Coimbra J. Growth and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) and *Ostrea edulis* (Linné) in two estuaries from the north of Portugal. *J Shellfish Res*. 1999; 18(1):139-146.
- Álvarez-León R, Gutiérrez-Bonilla F de P. Situación de los invertebrados acuáticos introducidos y transplantados en Colombia: antecedentes, efectos y perspectivas. *Rev Acad Colomb Cienc*. 2007; 31(121):557-574.
- Álvarez R, Cobo L, Sonnenholzner S, Stern S. Estado actual de la acuicultura de moluscos bivalvos en Ecuador. In: Lovatelli A, Farías A, Uriarte I, eds. *Estado actual del cultivo y*

- manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina*. Roma, IT: FAO Actas de Pesca y Acuicultura No. 12; 2008:129–133.
- Arias S, Zúñiga G, Zamora E, Zurburg W. Perspectivas para el cultivo de ostras en el Golfo de Nicoya. *Uniciencia*. 1999; (15-16):9-26.
- Ayres P. Introduced Pacific oyster in Australia. In: Leffler M, Greer J, eds. *The ecology of Crassostrea gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. College Park, Maryland: Maryland Sea Grant College; 1991:3-8.
- Bailey-Brock JH. *Polydora nuchalis* (Polychaeta: Spionidae), a new Hawaiian record from aquaculture ponds. *Pac Sci*. 1990; 44(1):81-87.
- Baltazar P, Bermúdez P, Rivera W. The oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) culture in an artisanal breeding pond, La Arena, Casma. *Rev Peru Biol*. 1999; (6):123-130.
- Bermúdez-Corcuera P. Guía técnica “Cultivo suspendido de la ostra del Pacífico *Crassostrea gigas*”. Fondo Nacional de Desarrollo Pesquero – FONDEPES, 2006. https://nanopdf.com/download/fondo-nacional-de-desarrollo-pesquero-fondepes_pdf. Accessed April 13, 2020.
- Bernardino FNV. Review of aquaculture development in Portugal. *J Appl Ichthyol*. 2000; 16(4-5):196-199.
- Berraho A. Évaluation du milieu marin. Report INRH–Casablanca, 2006. <http://www.ires.ma/wp-content/uploads/2017/02/GT8-5BIS.pdf>. Accessed June 6, 2020.
- Borzykh OG, Zvereva LV. Mycobiota of the giant oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1787) (Bivalvia) from the Peter the Great Bay of the Sea of Japan. *Microbiology*. February 2012; (81):109–111.
- Brandt G, Wehrmann A, Wirtz KW. Rapid invasion of *Crassostrea gigas* into the German Wadden Sea dominated by larval supply. *J Sea Res*. 2008; 59(4):279–96.
- Brown GD. *Intentional introductions of non-indigenous species: A case study of policy and management affecting Crassostrea gigas* [dissertation]. Williamsburg, VA: College of William and Mary, Virginia Institute of Marine Science; 1992.
- Brown D, Van Landeghem K, Schiele M. *Australian aquaculture: Industry profiles for selected species*. Canberra, AUS: ABARE, Research Report 97-3; 1997.
- Buestel D, Ropert M, Prou J, Gouletquer P. History, status, and future of oyster culture in France. *J Shellfish Res*. 2009; 28(4):813– 820.
- CABI. Invasive Species Compendium. *Crassostrea gigas* (Pacific oyster), 2020. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/87296>
- Carrillo-Ovalle L, Paz-Cordón KL, Ruano-Solares S. Cultivo de la ostra del Pacífico bajo diferentes sistemas y la implementación de un laboratorio de reproducción. Centro de Estudios del Mar y Acuicultura, Universidad de San Carlos de Guatemala, 1995. <http://sinat.semarnat.gob.mx/dgiraDocs/documentos/bcs/estudios/2007/03BS2007PD083.pdf>. Accessed March 23, 2020.

- Castilla JC, Neill PE. Marine Bioinvasions in the Southeastern Pacific: Status, Ecology, Economic Impacts, Conservation and Management. In: Rilov G, Crooks JA, eds. *Biological Invasions in Marine Ecosystems, Ecological, Management, and Geographic Perspectives*, Berlin, DE: Springer; 2009:439-457.
- Cerviño-Otero A, Iglesias-Baños O, da Costa-González F. Producción de larvas y semillas de ostra rizada en criadero: una perspectiva industrial al cultivo. In: Abollo E, Villalba A, Sieiro P, Maroto J, eds. *El cultivo de la ostra rizada en Galicia pasado, presente y futuro*. Vigo, España: Centro Tecnológico del Mar-Fundación CETMAR; 2017:69-88.
- Çevik C, Ozturk B, Buzzuro G. The presence of *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) and *Saccostrea commercialis* (Iredale & Roughley, 1933) in the Eastern Mediterranean Sea. *La Conchiglia*. 2001; 32(298):25-28.
- Chávez-Villalba J. Cultivo de ostión *Crassostrea gigas*: Análisis de 40 años de actividades en México. *Hidrobiológica*. 2014; 24(3):175-190.
- Chew KK. The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the west coast of the United States. In: Mann R, ed. *Exotic Species in Mariculture*. Cambridge, UK: MIT Press; 1979:54-82.
- Chew KK. Global bivalve shellfish introductions. *World Aquacult*. 1990; (21):9-22.
- Child AR, Papageorgiou P, Beaumont AR. Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) of possible French origin in natural spat in the British Isles. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst*. 1995; 5(3):173-177.
- Cigarría-Alvarez J. Oyster culture in Cuba. *World Aquacult*. 1991; (22):14-18.
- Crocetta F. Marine alien mollusca in the Gulf of Trieste and neighbouring areas: a critical review and state of knowledge (updated in 2011). *Acta Adriat*. 2011; 52(2):247-260.
- Crooks JA, Crooks KR, Crooks AJ. Observations of the non-native Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in San Diego County, California. *Calif Fish Game*. 2015; (101):101-107.
- De Min R, Vio E. Molluschi conchiferi del litorale sloveno. *Ann. Istran Medit Stud*. 1997; (11):241-258.
- De Moor IJ, Bruton MN. *Atlas of alien and translocated indigenous aquatic animals in southern Africa, Foundation for Research Development*. Pretoria, SA: Council for Scientific and Industrial Research; 1988.
- Department of the Environment. Non-native Marine Species in the Channel Islands: A Review and Assessment. Report by the Government of Jersey. Société Jersiaise. 2017. <https://www.gov.je/Government/Pages/StatesReports.aspx?ReportID=3366>. Accessed July 22, 2020.
- Diederich S, Nehls G, van Beusekom JEE, Reise K. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgol Mar Res*. January 2005; (59):97-106.
- Dinamani P. Occurrence of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in Northland, New Zealand. *N Z J Mar Freshwater Res*. 1971; 5(2):352-357.

- Dinamani P. Introduced Pacific oyster in New Zealand. In: Leffler M, Greer J, eds. *The ecology of Crassostrea gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. College Park, Maryland: Maryland Sea Grant College; 1991:9-12.
- Dolmer P, Holm MW, Strand Å, Lindegarth S, Bodvin T, Norling P, et al. The invasive Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavian coastal waters: A risk assessment on the impact in different habitats and climate conditions. HAVFORSKNINGSINSTITUTTET Institute of Marine Research, 2014. https://gup.ub.gu.se/v1/asset_data/127123. Accessed July 25, 2020.
- Dos Santos EP, Fiori SM. Primer registro sobre la presencia de *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Bivalvia: Ostreidae) en el estuario de bahía Blanca (Argentina). *Comun Soc Malacol Urug.* 2010; 9(93):245 – 252.
- Dridi S, Romdhane MS, Elcafsi M. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in relation to the gametogenic cycle and environmental conditions of the Bizert lagoon, Tunisia. *Aquaculture.* October 2007; (263):238–248.
- Drinkwaard AC. Introductions and developments of oysters in the North Sea area: a review. *Helgol Mar Res.* 1999; (52):301–308.
- Drinkwaard AC. History of cupped oyster in European coastal waters. *Aquacult Eur.* 1999; 15(7):14–41.
- Dumbauld BR, Kauffman BE, Trimble AC, Ruesink JL. The Willapa Bay Oyster Reserves in Washington State: Fishery collapse, creating a sustainable replacement, and the potential for habitat conservation and restoration. *J Shellfish Res.* 2011; 30(1):71-83.
- Fabioux C, Huvet A, Lapègue S, Heurtebise S, Boudry P. Past and present geographical distribution of populations of Portuguese (*Crassostrea angulata*) and Pacific (*C. gigas*) oysters along the European and north African Atlantic coasts. *Haliotis.* 2002; (31):33-44.
- Eldredge LG. *Introductions of commercially significant aquatic organisms to the Pacific Islands*. Noumea, NC: South Pacific Commission; 1994.
- Espelien MS. *Looking for alien invertebrates in Norwegian ports, extensive sampling, and precise identification* [dissertation]. Trondheim, NO: Norwegian University of Science and Technology; 2020.
- Ewers-Saucedo C, Heuer N, Moesges Z, Ovenbeck K, Schröter N, Brandis D. First record of the Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) in the Baltic Sea proper. *Mar Biodivers Rec.* August 2020; (13):9.
- Ezgeta-Balić D, Šegvić-Bubić T, Stagličić N, Lin Y, Bojanić-Varezić D, Grubišić L, et al. Distribution of non-native Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) along the eastern Adriatic coast. *Acta Adriat.* 2019; 60(2):137-146.
- Ezgeta-Balić D, Radonić I, Bojanić-Varezić D, Zorica B, Arapov J, Stagličić N, et al. Reproductive cycle of a non-native oyster, *Crassostrea gigas*, in the Adriatic Sea. *Medit Mar Sci.* 2020; 21(1):146-156.

- FAO. Perfiles de Pesca y Acuicultura por Países. Honduras (2015). Hojas de datos de perfiles de los países. In: *Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO* [online]. Rome. Updated 2015; 2015-2016. <http://www.fao.org/fishery/facp/HND/es>
- FAO. Fisheries and aquaculture software. FishStatJ – Software for Fishery and Aquaculture Statistical Time Series. In: *FAO Fisheries and Aquaculture Department* (online). Rome Updated July 2016; 2011-2020.
- Fey F, Dankers N, Steenbergen J, Goudswaard K. Development and distribution of the non-indigenous Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Dutch Wadden Sea. *Aquac Int*. July 2010; (18):45–59.
- Filić Z, Krajnović-Ozretić M. Sur la présence de l’huitre *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le canal du Lim (Adriatique Septentrionale). *Ichthyologia*. 1978; (10):41-54.
- Fischer W, Schneider M, Bauchot ML. *FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes – Méditerranée et Mer Noire*. Rome, IT: FAO; 1987. Fitzgerald WJ. *Aquaculture development plan for the Territory of Guam*. Hagåtña, GU: Department of Commerce Govt. of Guam; 1982.
- Galil BS. Alien species in the Mediterranean Sea – which, when, where, why? *Hydrobiologia*. 2008; (606):105-116.
- Galil BS, Zenetos A. A sea change – exotics in the eastern Mediterranean Sea. In: Leppäkoski E, Gollash S, Olenin SJ, eds. *Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management*. London, EN: Kluwer Academic Publishers; 2002:325-336.
- Giberto DA, Bremec CS, Schejter L, Escolar M, Souto V, Schiariti A, et al. La ostra del Pacífico *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) en la provincia de Buenos Aires: Reclutamientos naturales en Bahía Samborombón. *Rev Invest Desarr Pesq*. 2012; (21):21-30.
- Gillespie GE, Bower SM, Marcus KL, Kieser D. *Biological synopsis for three exotic molluscs, Manila Clam (Venerupis philippinarum), Pacific Oyster (Crassostrea gigas) and Japanese Scallop (Mizuhopecten yessoensis) licensed for Aquaculture in British Columbia*. Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2012/013, Pacific Region; 2012.
- Glamuzina B, Tutman P, Glamuzina L, Vidović Z, Simonović P, Vilizzi L. Quantifying current and future risks of invasiveness of non-native aquatic species in highly urbanized estuarine ecosystems—A case study of the River Neretva Estuary (Eastern Adriatic Sea: Croatia and Bosnia–Herzegovina). [published online ahead of print November 6, 2020]. *Fish Manag Ecol*. <https://doi.org/10.1111/fme.12463>
- Glude JB. The applicability of recent innovations to mollusc culture in the western Pacific islands. *Aquaculture*. 1984; 39(1-4):29-43.
- Gouletquer P, Heral M. Marine molluscan production trends in France: From Fisheries to Aquaculture. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 1997; (129):137-164.
- Gómez-Gesteira JL, Rodríguez-González LM, Montes-Pérez J, Iglesias-Esteba D. Cultivo y explotación de la ostra rizada *Crassostrea gigas* en Galicia. In: Abollo E, Villalba A,

- Sieiro P, Maroto J, eds. *El cultivo de la ostra rizada en Galicia pasado, presente y futuro*. Vigo, España: Centro Tecnológico del Mar-Fundación CETMAR; 2017:41-67.
- Grewe PM, Patil JG, McGoldrick DJ, Rothlisberg PC, Whyard S, Hinds LA, et al. Preventing genetic pollution and the establishment of feral populations: a molecular solution. In: Bert TM, ed. *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Berlin, DE: Springer; 2007:103–114.
- Grizel H, Héral M. Introduction into France of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J Cons Int Explor Mer*. 1991; (47):399–403.
- Groslier T, Christensen HT, Davids J, Dolmer P, Elmedal I, Holm MW, et al. Status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in the western Limfjord, Denmark – Five years of population development. *Aquat Invasions*. 2014; 9(2):175–182.
- Guerra A. La ostricultura. Técnicas de producción y cultivo. In: Fundación Alfonso Martín Escudero, ed. *Impulso, desarrollo y potenciación de la ostricultura en España*. Madrid, España; 2002:37-72.
- Guerra A, Acosta C, Espinos F. Primeras experiencias de cultivo de almeja japonesa (*Tapes semidecussatus*) y ostra japonesa (*Crassostrea gigas*) en la Ría de Ribadeo. *Cuad Marisq Publ Divulg*. 1987; (12):347-352.
- Guy C, Roberts D. Can the spread of non-native oysters (*Crassostrea gigas*) at the early stages of population expansion be managed? *Mar Pollut Bull*. 2010; 60(7):1059-1064.
- Haoui-Meslem N, Chávez-Villalba J, Alcántara-Razo E, Rebzani-Zahaf C. Growth, condition and gametogenic activity of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Algeria. *Cah Biol Mar*. 2017; 58(2):153-161.
- Hauer R. Experiencia de producción de ostras individuales (*Crassostrea gigas*) en laboratorio. In: Uribe E, ed. *Producción de larvas y juveniles de especies marinas*. Santiago, CL: Universidad Católica del Norte; 1988:115-118.
- Haupt TM, Griffiths CL, Robinson TB. Intra-regional translocations of epifaunal and infaunal species associated with cultured Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Afr J Mar Sci*. 2012; 34(2):187–194.
- Herbert RJH, Roberts C, Humphreys J, Fletcher S. The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the UK: Economic, legal and environmental issues associated with its cultivation, wild establishment and exploitation. Report for the Shellfish Association of Great Britain, London, 2012. http://www.shellfish.org.uk/files/PDF/73434Pacific%20Oysters%20Issue%20Paper%20final_241012.pdf. Accessed June 22, 2020.
- Hermawati S, Sulistiono S, Samosir AM. Distribution, condition and gonad maturity of the invasive Pacific oysters (*Crassostrea gigas*, Thunberg 1793) in Cimanuk Delta, Indramayu, West Java, Indonesia. *Omni-Akuatika*. 2017; 13(2):99–110.
- Higuera-Ruiz R, Elorza J. Biometric, microstructural, and high-resolution trace element studies in *Crassostrea gigas* of Cantabria (Bay of Biscay, Spain): Anthropogenic and seasonal influences. *Estuar Coast Shelf Sci*. 2009; (82):201–213.

- Hoffman E. Marine aquaculture in Denmark. *J World Aquacult Soc.* 1981; 12(2):1-8.
- Hunter CI, Stephenson MD, Tjeerdema RS, Crosby DG, Ichikawa GS, Goetzl JD, et al. Contaminants in oysters in Kaneohe Bay, Hawaii. *Mar Pollut Bull.* 1995; 30(10):646-654.
- Islas-Olivares R. El ostión japonés (*Crassostrea gigas*) en Baja California. *Cienc Mar.* 1975; 2(1):58-59.
- Jaafar Z, Yeo DCJ, Tan HH, O’Riordan RM. Status of estuarine and marine non-indigenous species in Singapore. *Raffles Bull Zool.* June 2012; (25):79–92
- Jenkins RJ, Meredyth-Young JL. Occurrence of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, off the South Island of New Zealand. *N Z J Mar Freshwater Res.* 1979; 13(1):173-174.
- Juliano RO, Guerrero R-III, Ronquillo I. The introduction of exotic aquatic species in the Philippines. In: De Silva SS, ed. *Exotic Aquatic Organisms in Asia*. Vol 3. Manila, PH: Asian Fisheries Society; 1989:83–90.
- Kamenev GM, Nekrasov DA. Bivalve fauna and distribution in the Amur River estuary – a warm-water ecosystem in the cold-water Pacific region. *Mar Ecol Prog Ser.* May 2012; (455):195-210.
- Kasmini L, Barus TA, Sarong MA, Mulya MB, Batubara AS. Reproductive biology of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*): A decade after the tsunami disaster in Aceh, Indonesia. *Jordan J Biol Sci.* 2019; 12(5):553-560.
- Katsanevakis S, Poursanidis D, Hoffman R, Rizgalla J, Rothman SBS, Levitt-Barmats Y, Hadjoannou L, et al. Unpublished Mediterranean records of marine alien and cryptogenic species. *Bioinvasions Rec.* 2020; 9(2):165–182.
- Kaufmann MJ, Seaman MNL, Andrade C, Buchholz F. Survival, growth, and glycogen content of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), at Madeira Island (Subtropical Atlantic). *J Shellfish Res.* 1994; (13):503–505.
- Keightley J, von der Heyden S, Jackson S. Introduced Pacific oysters *Crassostrea gigas* in South Africa: demographic change, genetic diversity and body condition. *Afr J Mar Sci.* April 2015; (37):89-98.
- Kerckhof F, Haelters J, Gollash S. Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters. *Aquat Invasions.* 2007; 2(3):243–257.
- Krapal AM, Ioniță M, Caplan M, Buhaciuc-Ioniță E. Wild Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) populations in Romanian Black Sea waters – friend or foe? *Trav Mus Natl Hist Nat Grigore Antipa.* 2019; 62(2):175–183.
- Kochmann J, O’Beirn F, Yearsley J, Crowe TP. Environmental factors associated with invasion: modelling occurrence data from a coordinated sampling program for Pacific oysters. *Biol Invasions.* 2013; (15):2265–2279.
- Kolpakov EV. On the northern boundary of distributional range of *Crassostrea gigas* (Bivalvia: Ostreidae) along continental coast of the Sea of Japan. *Bull Russ Far East Malacol Soc.* 2006; (10):126–129.

- Kristensen PS. Mussel and oyster culture in Denmark. In: De Pauw N, Jaspers E, Ackerfors H, Wilkins N, eds. *Aquaculture - A biotechnology in progress*. Bredene, BE: European Aquaculture Society; 1989:342-350.
- Kulikova VA, Sergeenko VA. Abundance and distribution of pelagic larvae of bivalves and echinoderms in Busse lagoon (Aniva Bay, Sakhalin Island). *Russ J Mar Biol*. 2003; 29(2):97-105.
- Kulikova VA, Kolotukhina NK, Omelyanenko VA. The dynamics of the density and distribution of larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in the Amursky and Ussuriisky Bays of the Sea of Japan. *Russ J Mar Biol*. 2015; 41(5):335–342.
- Lallias D, Boudry P, Batista FM, Beaumont AR, King JW, Turner JT, et al. Invasion genetics of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the British Isles inferred from microsatellite and mitochondrial markers. *Biol Invasions*. May 2015; (17):2581–2595.
- Lam K, Morton B. Oysters (Bivalvia: Ostreidae and Gryphaeidae) recorded from Malaysia and Singapore. *Raffles Bull Zool*. 2009; 57(2):481–494.
- Laugen AT, Hollander J, Obst M, Strand Å. The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) invasion in Scandinavian coastal waters: impact on local ecosystem services. In: Canning-Clode J, ed. *Biological invasions in changing ecosystems: vectors, ecological impacts, management and prediction*. De Gruyter Open; 2015:230–252.
- Lejart M. *Etude du processus invasif de Crassostrea gigas en Bretagne: Etat des lieux, dynamique et conséquences écologiques* [dissertation]. Ecologie, Environnement. Brest, FR:Université de Bretagne Occidentale, 2009. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00444262>. Accessed July 13, 2020.
- Li Q, Yu H, Yu R. Genetic variability assessed by microsatellites in cultured populations of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in China. *Aquaculture*. 2006; 259(1-4):95-102.
- Li S, Li Q, Yu H, Kong L, Liu S. Genetic variation and population structure of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the northwestern Pacific inferred from mitochondrial COI sequences. *Fish Sci*. September 2015; (81):1071-1082.
- Lipej L, Mavrič B, Orlando-Bonaca M, Malej A. State of the art of the marine non-indigenous flora and fauna in Slovenia. *Medit Mar Sci*. 2012; 13(2):243-249.
- Lodeiros C, Rodríguez-Pesantes D, Márquez A, Revilla J, Chávez-Villalba J, Sonnenholzner S. Suspended cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the eastern tropical Pacific. *Aquacult Int*. 2018; 26(1):337–347.
- Lynch SA, Abollo E, Ramilo A, Cao A, Culloty SC, Villalba A. Observations raise the question if the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, can act as either a carrier or a reservoir for *Bonamia ostreae* or *Bonamia exitiosa*. *Parasitology*. April 2010; (137):1515–1526.
- Macdonald IAW, Reaser JK, Bright C, Neville LE, Howard GW, Murphy SJ. et al. *Invasive alien species in Southern Africa: national reports and directory of resources*. Cape Town, SA: Global Invasive Species Program; 2003.

- MacKenzie CL, Lopez A. Molluscan fisheries of Nicaragua. In: McKenzie CL Jr, Burnell VG Jr, Rosenfield A, Hobart WL (eds.) *The history, present condition, and future of the molluscan fisheries of North, and Central America and Europe*. Washington, USA: D.C NOAA Technical Report NMFS 127; 1997:19-32.
- Mann R (1983) The role of introduced bivalve mollusc species in mariculture. *J World Maricul Soc.* 1983; (14):546–559.
- Mao Y, Lin F, Fang J, Fang J, Li J, Du M. Bivalve production in China. In: Smaal A, Ferreira J, Grant J, Petersen J, Strand Ø, eds. *Goods and Services of Marine Bivalves*. Springer, Cham; 2019:51-72.
- Massapina C, Joaquim S, Matias D, Devauchelle N. Oocyte and embryo quality in *Crassostrea gigas* (Portuguese strain) during a spawning period in Algarve, South Portugal. *Aquat Living Resour.* 1999; (5):327-333.
- Mattei N, Pellizzato M. Mollusk fisheries and aquaculture in Italy. In: MacKenzie Jr CL, Burrell Jr VG, Rosenfield A, Hobart WL, eds. *The history, present condition, and future of the molluscan fisheries of North and Central America and Europe*. Vol. 3 (Europe). NOAA Technical Report NMFS-129; 1997:201–216.
- McKnight W, Chudleigh IJ. Pacific oyster *Crassostrea gigas* control within the inter-tidal zone of the North East Kent Marine Protected Areas, UK. *Conserv Evid.* 2015; (12):28-32.
- Medhioub M N, Zaouali J. Captage de l’huître creuse *Crassostrea gigas* dans le lac d’Ichkeul. *Bull. Inst. Natn. Scient. Tech. Océanogr. Pêche Salambó.* August 1988; (15):47-60.
- Melo CMR, Silva FC, Gomes CHAM, Sole-Cava AM, Lazoski C. *Crassostrea gigas* in natural oyster banks in southern Brazil. *Biol Invasions.* May 2010; (12):441-449.
- Mendoza DH. *Informe panorama de la acuicultura mundial, américa latina y el caribe y en el Perú*. Lima, PE: Ministerio de la Producción, Dirección General de Acuicultura; 2011.
- Merino SE (2002) Studies on the adaptation to the ecological conditions of Cabo verde archipelago of Japanese oyster *Crassostrea gigas* and green mussel *Mytilus smaragdinus*. *Relat Cient Tec Ins. Port Invest Marit.* 2002; (79):14.
- Mills SRA. *Population structure and ecology of wild Crassostrea gigas (Thunberg, 1793) on the south coast of England* [dissertation]. Southampton, EN: University of Southampton; 2016.
- Miossec L, Le Deuff RM, Gouletquer P. Alien Species Alert: *Crassostrea gigas* (Pacific Oyster). Copenhagen, Denmark. ICES Cooperative Research Report No. 299; 2009. Open Access version: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6945/>
- Mitov P, Uzunova S, Kenderov L, Dimov S, Yanachkov P. Pacific oyster invasion along Bulgarian Black Sea coast. Kliment's days, Faculty of Biology – Sofia University, 2020. https://scholar.google.es/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Pacific+oyster+invasion+along+Bulgarian+Black+Sea+coast&btnG=. Accessed January 15, 2021.
- Mondol MR, Kim CW, Kang CK, Park SR, Noseworthy RG, Choi KS. Growth and reproduction of early grow-out hardened juvenile Pacific oysters, *Crassostrea gigas* in Gamakman Bay, off the south coast of Korea. *Aquaculture.* June 2016; (463):224-233.

- National Research Council. *Nonnative Oysters in the Chesapeake Bay*. Washington, USA: The National Academies Press; 2004.
- Navakalomana J. Fiji. In: Davy FB, Graham M, eds. *Bivalve culture in Asia and the Pacific*. Ottawa, CA: International Development Research Centre; 1982:29-30.
- Nehls G, Büttger. *Spread of the Pacific oyster Crassostrea gigas in the Wadden Sea, causes and consequences of a successful invasion*. The Common Wadden Sea Secretariat, Husum, Germany; 2007.
- Nehring S. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet *Crassostrea gigas*. Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS; 2006. http://www.stefannehring.de/downloads/165_Nehring-2006_NOBANIS-fact-sheet_crassostrea-gigas.pdf. Accessed July 1, 2020.
- Occhipinti-Ambrogi A. Transfer of marine organisms: a challenge to the conservation of coastal biocenoses. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst*. July 2001; (11):243-251.
- Octavina C, Yulianda F, Krisanti M, Muchlisin ZA. Length-weight relationship of Ostreidae in the Kuala Gigieng estuary, Aceh Besar District, Indonesia. *Aquac Aquar Conserv Legis*. 2015; 8(5):817-823.
- Orban E, Di Lena G, Masci M, Nevigato T, Casini I, Caproni R, et al. Growth, nutritional quality and safety of oysters (*Crassostrea gigas*) cultured in the lagoon of Venice (Italy). *J Sci Food Agric*. August 2004; (84):1929–1938.
- Orensanz JM, Schwindt E, Pastorino G, Bortolus A, Casas G, Darrigran G, et al. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biol Invasions*. April 2002; (4):115-143.
- Orlenko AN. The acclimatization of giant oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Crassostreidae) and the principal stages of its introduction in the Black Sea. *Zoologičeskij žurnal*. 1999; 73(1):51-54.
- Özcan-Gökçek E, Acarli S, Karahan B, Vural P, Baştanlar EK. First molecular record of the alien species Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg 1793) in the Marmara Sea, Turkey. *Mar Sci Tech Bull*. 2020; 9(1):23–31.
- Paisley LG, Ariel E, Lyngstad T, Jónsson G, Vennerström P, Hellström A, Østergaard P. An overview of aquaculture in the Nordic countries. *J World Aquac Soc*. 2010; 41(1):1-17.
- Park BH, Park MS, Kim BY, Hur SB, Kim SJ. Culture of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Republic of Korea. National Fisheries Research and Development Agency, Pusan, Republic of Korea, 1988. <https://pdfs.semanticscholar.org/c030/07ef528843c007768b112de73fd1367df15a.pdf>. Accessed May 17, 2020.
- Parsons J. Advantages in tray cultivation of pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in Strangford Lough, N. Ireland. *Aquaculture*. 1974; 3(3):221-229.
- Pascual MS, Orensanz JM. *Introducción y trasplantes de especies marinas en el litoral patagónico*. Puerto Madryn, AR: Informe Técnico del Plan de Manejo Interno de la Zona Costera Patagónica N° 9; 1996.

- Pie MR, Ribeiro RO, Boeger WA, Ostrensky A, Falleiros RM, Angelo L. A simple PCR-RFLP method for the discrimination of native and introduced oyster species (*Crassostrea brasiliiana*, *C. rhizophorae* and *C. gigas*; Bivalvia: Ostreidae) cultured in Southern Brazil. *Aquac Res.* 2006; (37):1598-1600.
- Pieterse A, Pitcher G, Naidoo P, Jackson S. Growth and condition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* at three environmentally distinct South African oyster farms. *J Shellfish Res.* 2012; 31(4):1061-1076.
- Pirkova AV, Demenko DP. Cases of shell disease in the giant oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia) cultivated in the Black Sea. *Russ J Mar Biol.* 2008; 34(5):309–315.
- Pogoda B, Buck BH, Hagen W. Growth performance and condition of oysters (*Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis*) farmed in an offshore environment (North Sea, Germany). *Aquaculture.* July 2011; (319):484–492.
- Pollard D, Hutchings P. A review of exotic marine organisms introduced to the Australian region II. Invertebrates and algae. *Asian Fish Sci.* 1990; (3):223–250.
- Quayle DB. Distribution of introduced marine Mollusca in British Columbia waters. *J Fish Res Board Can.* 1964; (21):1155-1181.
- Reid R. Integrated Fisheries Management Plan Summary, Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) Pacific region 2020/21. Fisheries and Oceans Canada, 2020. <https://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/fm-gp/mplans/oyster-huitre-ifmp-pgip-sm-eng.pdf>. Accessed June 12, 2020.
- Reise K. Pacific oyster invades mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenb Marit.* 1998; 28(4-6):167–175.
- Rharbi N, Ramdani M, Berraho A. Development of farming strategy of oyster *Crassostrea gigas*, in the lagoon of Oualidia (Morocco) based on the trophic relationships. *Bull Soc Zool Fr.* 2003; (128):63-86.
- Rinde E, Tjomsland T, Hjermann D, Kempa M, Norling P, Kolluru VS. Increased spreading potential of the invasive Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) at its northern distribution limit in Europe due to warmer climate. *Mar Freshwater Res.* 2017; (68):252-262.
- Robert R, Gérard A. Bivalve hatchery technology: The current situation for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the scallop *Pecten maximus* in France. *Aquat Living Resour.* 1999; 12(2):121-130.
- Robins PE, Tita A, King JW, Jenkins SR. Predicting the dispersal of wild Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) from an existing frontier population – a numerical study. *Aquat Invasions.* 2017; 12(2):117–131.
- Robinson TB, Griffiths CL, McQuaid CD, Rius M. Marine alien species of South Africa — status and impacts. *Afr J Mar Sci.* 2005; 27(1):297–306.
- Robinson TB, Griffiths CL, Tonin A, Bloomer P, Hare MP. Naturalized populations of oysters, *Crassostrea gigas* along the south African coast: distribution, abundance and population structure. *J Shellfish Res.* 2005; 24(2):443-450.
- Roméo M, Sidoumou Z, Gnassia-Barelli M. Heavy metals in various molluscs from the Mauritanian Coast. *Bull Environ Contam Toxicol.* May 2000; (65):269–276.

- Ruesink JL, Lenihan HS, Trimble AC, Heiman KW, Micheli F, Byers JE, et al. Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* September 2005; (36):643-689.
- Safahieh A, Zolgharnein H, Tabar MH, Archangi B, Sarmadyan S. The levels of essential (Cu) and nonessential (Cd) heavy metals in *Crassostrea gigas*, sediment and water. *J Toxicol.* 2012; 4(3):143-146.
- Sánchez-Mata A, Mora J. A review of marine aquaculture in Spain: production, regulations and environmental monitoring. *J Appl Ichthyol.* April 2000; (16):209-213.
- Sarà G, Mazzola A. Effects of trophic and environmental conditions on the growth of *Crassostrea gigas* in culture. *Aquaculture.* January 1997; (153):81-91.
- Sarong MA, Jihan C, Muchlisin ZA, Fadli N, Sugianto S. Cadmium, lead and zinc contamination on the oyster *Crassostrea gigas* muscle harvested from the estuary of Lamnyong River, Banda Aceh City, Indonesia. *Aquac Aquar Conserv Legis.* 2015; 8(1):1-6.
- Šegvić-Bubić T, Grubišić L, Zrnčić S, Jozić S, Žužul I, Talić I, et al. Range expansion of the non-native oyster *Crassostrea gigas* in the Adriatic Sea. *Acta Adriat.* 2016; 57(2):321-329.
- Shelmerdine RL, Mouat B, Shucksmith RJ. The most northerly record of feral Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in the British Isles. *Bioinvasions Rec.* 2017; 6(1):57-60.
- Schembri PJ, Lanfranco E. Introduced species in the Maltese Islands. In: Baldacchino AE, Pizzuto A, eds. *Introduction of alien species of flora and fauna.* Floriana, Malta: Environment Protection Department; 1996:29-54.
- Sidoumou Z, Gnassia-Barelli M, Siau Y, Roméo M. Study of heavy metals in two species of molluscs from the Mauritania coast, *Crassostrea gigas* and *Perna perna*. *J Res Oceanogr.* 2009; (24):13-18.
- Shafee MS. Biological adaptation of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg) in a Moroccan lagoon at Oualida. In: Huisman EA, ed. *Aquaculture research in the Africa region.* Wageningen, NL: International Foundation for Science; 1986:227-245.
- Shafee MS, Sabatie MR. Croissance et mortalité des huitres dans la lagune Oualidia (Maroc). *Aquaculture.* 1986; 53(3-4):201-214.
- Shpigel M, Blaylock RA. The Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, as a biological filter for a marine fish aquaculture pond. *Aquaculture.* 1991; (92):187-197.
- Skolka M, Preda C. Alien invasive species at the Romanian black sea coast – present and perspectives. *Trav Mus Natl Hist Nat Grigore Antipa.* December 2010; (LIII):443-467.
- Smaal AC, Kater BJ, Wijsman J. Introduction, establishment and expansion of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Oosterschelde (SW Netherlands). *Helgol Mar Res.* January 2009; (63):75-83.

- Smith PJ, Ozaki H, Fujio Y. No evidence for reduced genetic variation in the accidentally introduced oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand. *N Z J Mar Freshwater Res.* 1986; 20(4):569-574.
- Stagličić N, Šegvić-Bubić T, Ezgeta-Balić D, Bojanić-Varezića D, Grubišić L, Žuvić L, et al. Distribution patterns of two co-existing oyster species in the northern Adriatic Sea: The native European flat oyster *Ostrea edulis* and the non-native Pacific oyster *Magallana gigas*. *Ecol Indic.* 2020; (113):106233.
- Steele S, Mulcahy MF. Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. *J Mar Biolog Assoc UK.* 1999; 79(4):673–686.
- Strand Å, Blanda E, Bodvin T, Davids JK, Jensen LF, Holm-Hansen TH, et al. Impact of an icy winter on the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg, 1793) populations in Scandinavia. *Aquat Invasions.* 2012; 7(3):433–440.
- Strand Ø, Vøllstad JH. The Molluscan fisheries and culture of Norway. In: MacKenzie Jr CL, Burrell V, Rosenfield A, Hobart WL, eds. *The history, present condition, and future of the Molluscan fisheries of North America and Europe*. NOAA Tech. Rep. NMFS 129; 1997:7–24.
- Sunderlin JB, Baab PT, Patry EM. Growth of clam and oyster larvae on different algal diets in a tropical artificial upwelling mariculture system. *J World Aquac Soc.* 1976; 7(1-4):215-228.
- Tan Y, Tong H. The status of the exotic aquatic organisms in China. In: De Silva SS, ed. *Exotic Aquatic Organisms in Asia*. Vol 3. Manila, PH: Asian Fisheries Society; 1989:35–43.
- Thomson JM. The acclimatization and growth of the Pacific oyster (*Gryphaea gigas*) in Australia. *Aust J Mar Freshw Res.* 1952; 3(1):64–73.
- Thomson JM. The naturalization of the Pacific oyster in Australia. *Aust J Mar Freshw Res.* 1959; 10(2):144–149.
- Treviño L, Lodeiros C, Vélez-Falcones J, Chávez-Alcivar C, Isea-León F, Bermúdez-Medranda AE, et al. Suspended culture evaluation of Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a tropical estuary. *Aquac Res.* January 2020; (51):2052-2061.
- Troost K. Causes and effects of a highly successful marine invasion: Case-study of the introduced *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *J Sea Res.* February 2010; (64):145-165.
- Tung NT, Son TPH. GIS-Based Multi-Criteria evaluation models for selection of suitable sites for Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) aquaculture in the central region of Vietnam. *J. Environ. Sci. Eng.* 2019; (8):141-158.
- Valdez SR, Ruesink JL. Scales of recruitment variability in warming waters: Comparing native and introduced oysters in Hood Canal, Washington, USA. [published online ahead of print February 12, 2017]. *Mar Ecol.* <http://doi:10.1111/maec.12435>
- Vásquez HE, Pérez-Rosales RJ, Pacheco-Reyes SP, Kani K. Manual técnico de producción de semillas de ostra del Pacífico (*Crassostrea gigas*). Centro de Desarrollo de la Pesca y Acuicultura, El Salvador, 2007.

- https://www.jica.go.jp/project/elsalvador/2271029E1/materials/pdf/2007/2007_03_01.pdf. Accessed September 10, 2019.
- Vásquez HE, Pérez-Rosales RJ, Pacheco-Reyes SP, Kani K. Guía para el cultivo de ostra del Pacífico (*Crassostrea gigas*). Centro de Desarrollo de la Pesca y Acuicultura, El Salvador, 2007.
https://www.jica.go.jp/project/elsalvador/2271029E1/materials/pdf/2007/2007_04.pdf. Accessed September 10, 2019.
- Vergara-López P, Guerra-Lima ZI, Barrios-Rodríguez AE, Polo-Ospino AL. Adaptación tecnológica para el cultivo de la ostra *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1873) en la Finca Camaronera Los Azules, Provincia de Coclé, Panamá. Ministerio de Desarrollo Agropecuario de la República de Panamá, 2006.
<https://www.oceandocs.org/bitstream/handle/1834/8074/Adaptaci%C3%B3n%20tecnol%C3%B3gica%20para%20el%20cultivo%20de%20la%20ostra%20Crassostrea%20gigas.pdf?sequence=1&isAllowed=y>. Accessed September 15, 2019.
- Vialova OY (2020) Comparative morphological analysis of diploid and triploid oysters, *Crassostrea gigas*, farmed in the Black Sea. *Turk J Vet Animal Sci.* June 2020; (44):740-746.
- Walne PR, Helm MM. Introduction of *Crassostrea gigas* into the United Kingdom. In: Mann R, ed. *Exotic species in mariculture*. Massachusetts, USA; MIT Press; 1979:83-105.
- Ward RD, English LJ, McGoldrick DJ, Maquire GB, Nell JA, Thompson PA. Genetic improvement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Australia. *Aquac Res* 2000; (31):35-44.
- Wrange AL, Valero J, Harkestad LS, Strand Ø, Lindegarth S, Christensen HT, et al. Massive settlements of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavia. *Biol Invasions.* August 2010; (12):1145–1152.
- Wehrmann A, Herlyn M, Bungenstock F, Hertweck G, Millat G. The distribution gap is closed—first record of naturally settled Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the East Frisian Wadden Sea, North Sea. *Senckenb Marit.* 2000; 30(3-6):153–160.
- Wolf PH, Medcof JC. Be on your guard against the Pacific oyster. *Fisherman.* 1974; 4(3-5):24-25.
- Yildiz H, Berber S, Acarli S, Vural P. Seasonal variation in the condition index, meat yield and biochemical composition of the flat oyster *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) from the Dardanelles, Turkey. [published online February 18, 2016]. *Ital J Anim Sci.* <https://doi.org/10.4081/ijas.2011.e5>
- Yoo SK. Growth of transplanted Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Bull Nat Fish Univ Busan.* 1976; (16):42-48.
- Yu H, Li Q. Genetic variation of wild and hatchery populations of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* assessed by microsatellite markers. *J. Genet. Genom.* 2007; 34(12):1114-1122.

- Yu H, Li Q, Yu R. Genetic differentiation between Zhe oyster *Crassostrea plicatula* and Pacific oyster *Crassostrea gigas* populations in China assessed by microsatellite analysis. *Fish Sci.* August 2008; (74):88–97.
- Yüksek A. The investigation of littoral biota of southern coast of Marmara Island. *Bull Inst Mar Sci Geogr, Istanbul University.* 1989; (6):203-216.
- Zenetos A, Cinar M, Pancucci-Papadopoulou M, Harmelin J, Furnari G, Andaloro F, et al. Annotated list of marine alien species in the Mediterranean with records of the worst invasive species. *Medit Mar Sci.* 2005; 6(2):63-118.
- Zenetos A, Koutsoubas D, Vardala-Theodorou E. Origin and vectors of introduction of exotic molluscs in Greek waters. *Belg J Zool.* 2005; 135(2):279-286.
- Zibrowius H. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species. *Mésogée.* 1992; (51):83-107.
- Zwerschke N, Kochmann J, Ashton E, Crowe T, Roberts D, O'Connor N. Co-occurrence of native *Ostrea edulis* and non-native *Crassostrea gigas* revealed by monitoring of intertidal oyster populations. *J Mar Biolog Assoc UK.* 2018; 98(8):2029-2038.

APÉNDICE 2

Registros de GenBank de las secuencias obtenidas en este estudio.

Gen 16s

```
LOCUS      OQ551175                532 bp    DNA        linear    INV 01-MAR-2023
DEFINITION Crassostrea corteziensis strain Cc16sH1 large subunit ribosomal RNA
            gene, partial sequence; mitochondrial.
ACCESSION  OQ551175
VERSION    OQ551175
KEYWORDS   .
SOURCE     mitochondrion Crassostrea corteziensis
  ORGANISM Crassostrea corteziensis
            Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia;
            Autobranchia; Pteriomorphia; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae;
            Crassostrea.
REFERENCE  1 (bases 1 to 532)
  AUTHORS  Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E.,
            Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and
            Lodeiros-Seijo,C.
  TITLE    Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico,
            and evidence of genetic introgression between Cassostrea gigas and
            Saccostrea palmula
  JOURNAL  Unpublished
REFERENCE  2 (bases 1 to 532)
  AUTHORS  Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E.,
            Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and
            Lodeiros-Seijo,C.
  TITLE    Direct Submission
  JOURNAL  Submitted (01-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio
            s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT    ##Assembly-Data-START##
            Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
            ##Assembly-Data-END##
FEATURES   Location/Qualifiers
  source   1..532
            /organism="Crassostrea corteziensis"
            /organelle="mitochondrion"
            /mol_type="genomic DNA"
            /strain="Cc16sH1"
            /db_xref="taxon:396373"
            /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
            /collection_date="11-Dec-2019"
  rRNA    <1..>532
            /product="large subunit ribosomal RNA"
ORIGIN
  1  cgcctgttta tcaaaaacat cgctaaaagt acctgatttt tagtagtacc tgcccagtgc
  61  atattatttg tcaacggccg ccttagcgtg agggtgctaa ggtagcgaaa ttccttgcc
  121 ttttaattgta ggccagcatg aatggtttga cgagggcctc actgtctctc agctctatat
  181 tgaaattgca gtggaggtga agatacctcc ataagaaagt aagacaagaa gaccccgatc
  241 aactttgaaa attaatcag gttaaattggc aaaagatttt taggtggggc gccgaaagag
  301 gaaaatataa cctccttgtt taagctaatt cttactggag ttgacccgac ctaagtcgat
  361 caaaggagaa gttacgccgg ggataacagg ccaatccttt agtaaagctc gtattaacta
  421 aagggcttgg cacctcgatg ttgaatcagg gattatagct tcagggcgta gacgctttga
  481 ctagtgggtc tgttcgacct ttgaaaccct acgtgatctg agttcagacc gg
//
```

LOCUS OQ551176 567 bp DNA linear INV 01-MAR-2023
 DEFINITION *Striostrea prismatica* strain Stpr16sH1 large subunit ribosomal RNA gene, partial sequence; mitochondrial.
 ACCESSION OQ551176
 VERSION OQ551176
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion *Striostrea prismatica*
 ORGANISM *Striostrea prismatica*
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoida; Ostreidae; *Striostrea*.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 567)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between *Cassostrea gigas* and *Saccostrea palmula*
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 567)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (01-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..567
 /organism="Striostrea prismatica"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /strain="Stpr16sH1"
 /db_xref="taxon:1518023"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="23-Jan-2020"
 rRNA <1..>567
 /product="large subunit ribosomal RNA"
 ORIGIN
 1 ccggtctgaa ctcagatcac gtcgcctggt tttcaaaaac atcactggaa gaatttactt
 61 tcagcaatac ctgcccgggtg caaagtgtaa acggccgccc tagcgtgagg gtgcgaaggt
 121 agcgaaattc cttgcctttt aattgtaggc ctgcatgaat ggctcgacga gggcttaact
 181 gtttcttacc tttataatga aattgaaata taggtgaaga tgcctttatg aaaaaattag
 241 acaaaaagac cccgtgcaac tttttaaaat cgggtgaattt agaagcttcg agatttttag
 301 gtggggcgcc tatagagcaa atctaacctc aaaagtaatt taaacttact agtctagacc
 361 cggcatatcg tcgatctaag gagaagttac gccggggata acaggcttat ccaacagtag
 421 agctcgtatt ggctgttggg attggcacct cgatggtgaa tcagggatga taccttttag
 481 gcgtagaagc tctgaaagtg ggtctgttcg accttaata ccctacgtga tctgagtttc
 541 agaccgatg tttttgataa acaggcg

//

LOCUS OQ551177 530 bp DNA linear INV 01-MAR-2023
 DEFINITION Saccostrea palmula strain Sapal6sH1 large subunit ribosomal RNA gene, partial sequence; mitochondrial.
 ACCESSION OQ551177
 VERSION OQ551177
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
 ORGANISM Saccostrea palmula
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoida; Ostreidae; Saccostrea.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 530)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 530)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (01-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..530
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /strain="Sapal6sH1"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="25-Oct-2019"
 rRNA <1..>530
 /product="large subunit ribosomal RNA"
 ORIGIN
 1 cgccctgttta tcaaaaacat cactaggaga aattttactc ttagcagtac ctgcccagtg
 61 caaagttgta aacggccgcc ctagcgtgag ggtgccaagg tagcgaaatt ccttgccttt
 121 taattgtagg cctgcatgaa tggattgacg aggtcaaac tgtctcttgc ttgtatagc
 181 gaaattggac taaagtgaa gataccttta tataaaagtt agacaagaag accccgtgca
 241 gcttttaaaa acttgcttat taagggttgt aagattttta ggtggggcgc ctaggaagta
 301 aaacttaacc ttcttatttg ttaaaaataa ctgtctggtg tagaccggc aagtccgatc
 361 ataggagaag ttacgccggg gataacaggc ttatccatta gtagagctcg tattggctaa
 421 tgggattggc acctcgatgt tgaattaagg ataataactc taaggcgtag aggctttaga
 481 agtgggtctg ttcgacctt aataccttac gtgatctgag ttcagaccgg
 //

LOCUS OQ551178 530 bp DNA linear INV 01-MAR-2023
 DEFINITION *Saccostrea palmula* strain Sapal6sH2 large subunit ribosomal RNA gene, partial sequence; mitochondrial.
 ACCESSION OQ551178
 VERSION OQ551178
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion *Saccostrea palmula*
 ORGANISM *Saccostrea palmula*
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreioidea; Ostreidae; *Saccostrea*.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 530)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between *Cassostrea gigas* and *Saccostrea palmula*
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 530)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (01-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..530
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /strain="Sapal6sH2"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="25-Oct-2019"
 rRNA <1..>530
 /product="large subunit ribosomal RNA"
 ORIGIN
 1 cgccctgttta tcaaaaacat cactaggaga aattttactc ttagcagtac ctgcccagtg
 61 caaagttgta aacggccgcc ctagcgtgag ggtgccaagg tagcgaaatt ccttgccttt
 121 taattgtagg cctgcatgaa tggattgacg aggtcaagc tgtctcttg cttgtatagc
 181 gaaattggac taaagtgaa gataccttta tataaaagtt agacaagaag accccgtgca
 241 gcttttaaaa acttgcttat taagggttgt aagattttta ggtggggcgc ctaggaagta
 301 aaacttaacc ttcttatttg ttaaaaataa ctgtctggtg tagaccggc aagtccgatc
 361 ataggagaag ttacgccggg gataacaggc ttatccatta gtagagctcg tattggctaa
 421 tgggattggc acctcgatgt tgaattaagg ataataactc taaggcgtag aggctttaga
 481 agtgggtctg ttcgacctt aataccttac gtgatctgag ttcagaccgg
 //

LOCUS OQ551179 530 bp DNA linear INV 01-MAR-2023
DEFINITION Saccostrea palmula strain Sapal6sH3 large subunit ribosomal RNA gene, partial sequence; mitochondrial.
ACCESSION OQ551179
VERSION OQ551179
KEYWORDS .
SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
ORGANISM Saccostrea palmula
Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorphia; Ostreida; Ostreoida; Ostreidae; Saccostrea.
REFERENCE 1 (bases 1 to 530)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 530)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Direct Submission
JOURNAL Submitted (01-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT ##Assembly-Data-START##
Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
##Assembly-Data-END##
FEATURES Location/Qualifiers
source 1..530
/organism="Saccostrea palmula"
/organelle="mitochondrion"
/mol_type="genomic DNA"
/strain="Sapal6sH3"
/db_xref="taxon:360292"
/country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
/collection_date="13-Nov-2019"
rRNA <1..>530
/product="large subunit ribosomal RNA"
ORIGIN
1 cgcctgttta tcaaaaacat cactagaaga taaagacttt tagcaatacc tgcccagtgc
61 gaaatattac tgtaaacggc cgccctagcg tgaggggtgct aaggtagcga aattccttgc
121 cttttgattg tgggcctgca tgaatggttt aacgagggtt tgactgtctc taaatttttt
181 attgaaattg tactgaaggt gaagatacct tcatttaaaa gttagacaaa aagaccccgt
241 gcaactttga aaattaactt tattcaggag taaaagattt ttaggtgggg cgcctagaaa
301 gcaagtctaa cttttctgaa taactaactc tttccggatt tgaccggatt atattcgatc
361 ataggagaag ttacgccggg gataacaggc taatccttta gtagagttcg tattggctaa
421 agggattggc acctcgatgt tgaatcaggg ataatagctt caaggcgtag aggctttgaa
481 agtaggtctg ttcgacctt aataccctac gtgatctgag ttcagaccgg
//

LOCUS OQ551180 530 bp DNA linear INV 01-MAR-2023
DEFINITION Ostrea angelica strain Oa16sH1 large subunit ribosomal RNA gene, partial sequence; mitochondrial.
ACCESSION OQ551180
VERSION OQ551180
KEYWORDS .
SOURCE mitochondrion Ostrea angelica
ORGANISM Ostrea angelica
Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreioidea; Ostreidae; Ostrea.
REFERENCE 1 (bases 1 to 530)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between *Cassostrea gigas* and *Saccostrea palmula*
JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 530)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Direct Submission
JOURNAL Submitted (01-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT ##Assembly-Data-START##
Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
##Assembly-Data-END##
FEATURES Location/Qualifiers
source 1..530
/organism="Ostrea angelica"
/organelle="mitochondrion"
/mol_type="genomic DNA"
/strain="Oa16sH1"
/db_xref="taxon:1754051"
/country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
/collection_date="08-Jul-2021"
rRNA <1..>530
/product="large subunit ribosomal RNA"
ORIGIN
1 ccggctctgaa ctcagatcac gttcgcctgg tttttcaaaa acatcactgg gagaattata
61 actctcagca atgcctgccc agtgcgatta aaagtcgtaa acggccgccc tagcgtgagg
121 gtgctaaggc agcgaattc cttgcctttt aattgtaggc ctgcatgaat ggcttgacga
181 gggtttaact gtctctgggt tgtaaggctt aaattggatt aaagggtgaag atacctttat
241 ataaaagtca gacaagaaga ccccggtcaa cttttaaagt cggtttattg agaaatctaa
301 gatttttagg tggggcgctt actgagtaat attaacctct gtgtataaga gaaactttca
361 agtgtagacc cgacattgtc gatcatagga gaagttacgc cggggataac aggctaattc
421 actagtagag aacgtattgg ctagtgggat tggcacctcg atggtgaatc agggatgata
481 cctttaaggc gtagaagctt taaaagtggg atgtttttga taaacaggcg
//

Gen COI

LOCUS OQ709471 700 bp DNA linear INV 29-MAR-2023
DEFINITION Crassostrea corteziensis isolate CcCOIH1 cytochrome c oxidase subunit I (COX1) gene, partial cds; mitochondrial.
ACCESSION OQ709471
VERSION OQ709471
KEYWORDS .
SOURCE mitochondrion Crassostrea corteziensis
ORGANISM Crassostrea corteziensis
Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoida; Ostreidae; Crassostrea.
REFERENCE 1 (bases 1 to 700)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Cassostrea gigas and Saccostrea palmula
JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 700)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Direct Submission
JOURNAL Submitted (29-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT ##Assembly-Data-START##
Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
##Assembly-Data-END##
FEATURES Location/Qualifiers
source 1..700
/organism="Crassostrea corteziensis"
/organelle="mitochondrion"
/mol_type="genomic DNA"
/isolate="CcCOIH1"
/db_xref="taxon:396373"
/country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
/collection_date="11-Dec-2019"
gene <1..>700
/gene="COX1"
CDS <1..>700
/gene="COX1"
/codon_start=3
/transl_table=5
/product="cytochrome c oxidase subunit I"
/protein_id="WEX49396"
/translation="STNHKDIGSFYVMVFGFWAVLAGTSFSSLRWSLYNPGAKFLDPV
TYNAVVTSHALVMIFFFVMPVMIGGFGNWLIPMLLVADMQFRLNAFSFWVLPGLY
LMLMSNIVENGVGAGWTIYPPLSTYSYHGVCMDLAILSLHLAGISSIFSSINFMVTIS
NMRSVGGHLLALFPWSIKVTSFLLLTLPVLGGLTMLLTDHRFNTSFDFPVGGGDPV
LFQHLFWFFGHPEV"
ORIGIN
1 ggtcaacaaa tcataaagat attggaaggt tttatatagt atttggattt tgagctgttc
61 ttgcgggaac taggttttag tctcttattc gttggagact ttataaccct ggagctaagt
121 ttttagacc cgtgacttat aatgcagttg taactaggca tgcgttggtt atgatttttt
181 tctttgttat acctgtaata attggggggt ttggttaactg gcttatccct ttgatgcttc
241 tagtagcaga catgcaattt cctcgattaa atgcatttag attttgagtt ttgccagggt
301 ctctttatct tatgcttatg tctaacattg tagaaaacgg agttggggca gggngaacaa
361 tttaccctcc tttatcaact tactcttatt atggagtttg tatagacctt gcaattctaa
421 gccttcacct tgctgtgatt agctctattt tcagggtcaat taatttcata gtaacgatta
481 gaaatatgcg atctgttggg ggccatttac tagcactatt cccttgatct attaagggta
541 cttcattctt gcttttgact actctccag tgttagctgg aggtcttact atacttttga
601 ctgatcgta ttttaatacc tctttttttg accctgtcgg agggggggac cctgtcttat
661 ttcagcattt gttttgattt tttggtcacc ctgaagttaa

//

LOCUS OQ709472 700 bp DNA linear INV 29-MAR-2023
 DEFINITION Saccostrea palmula isolate SapaCOIH1 cytochrome c oxidase subunit I (COX1) gene, partial cds; mitochondrial.
 ACCESSION OQ709472
 VERSION OQ709472
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
 ORGANISM Saccostrea palmula
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae; Saccostrea.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (29-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..700
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /isolate="SapaCOIH1"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="25-Oct-2019"
 gene <1..>700
 /gene="COX1"
 CDS <1..>700
 /gene="COX1"
 /codon_start=3
 /transl_table=5
 /product="cytochrome c oxidase subunit I"
 /protein_id="WEX49397"
 /translation="STNHKDIGSFYMVFGFWSVLGTSFSSLRWSLFPNGAKFLDPV
 CYNNAVVTMHALVMIFFFVMPVMIGGFNWLVLPLMLEVPMQFPRVNAFSAFWVLPASLY
 FMGISGFVENGVGAGWTIYPPLSTFSYHGMCMDLAILSLHLGIISSIFSSINFMVTIK
 NMRSVDGHLLSLFPWSIKVTSFLLLTLPVLGGLTMLLTDHRFNTSFFDPVGGGDPV
 LFQHLFWFFGHPEV"
 ORIGIN
 1 ggtcaacaaa tcataaagat attggtaggt tttacatggt gtttggggtt tggctcggtt
 61 tagctgggac aagatthtagg tctttaattc gatgaagact gttcaatccg ggagctaagt
 121 ttttagaccc cgthttggtat aatgctgtag taactatgca tgccttagta atgatttttt
 181 tcttcgtaat gccagttata attggggggg ttgggaattg gctagtccca ctaatgctag
 241 aggtccctga tatgcagttt cctcgagtga acgcttttag gttttggggt ttaccgcat
 301 ctctctattt tatgggaatc tcagggtttg tagaaaacgg gtttgggtgct ggttggacta
 361 tctaccctcc gttatccact ttctcgtatc acgggatgtg tatggatctg gctattttga
 421 ggcttcattt agccgggtatt agttcaattt ttagttcaat taattttata gtaactatta
 481 aaaatatgcg ttctgtagac ggtcaactat taaggttggt tccgtgatca attaaagtaa
 541 cttctttctt gttgcttaca actttgcctg tattagcggg gggcttact atacttttaa
 601 cagaccgga ttttaatact tcgtttttcg accccgtagg tgggtgggat ccggttttat
 661 tccagcatct gttttgattt tttggtcacc ctgaagtta
 //

LOCUS OQ709473 700 bp DNA linear INV 29-MAR-2023
 DEFINITION Saccostrea palmula isolate SapaCOIH2 cytochrome c oxidase subunit I (COX1) gene, partial cds; mitochondrial.
 ACCESSION OQ709473
 VERSION OQ709473
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
 ORGANISM Saccostrea palmula
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae; Saccostrea.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (29-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..700
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /isolate="SapaCOIH2"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="25-Oct-2019"
 gene <1..>700
 /gene="COX1"
 CDS <1..>700
 /gene="COX1"
 /codon_start=3
 /transl_table=5
 /product="cytochrome c oxidase subunit I"
 /protein_id="WEX49398"
 /translation="STNHKDIGSFYMVFGFWSVLGTSFSSLRWSLFPNGAKFLDPV
 CYNNAVVTMHALVMIFFFVMPVMIGGFNWLVLMLLEVPMQFPRVNAFVFWVLPASLY
 FMGISGFVENGVGAGWTIYPPLSTFSYHGMCMDLAILSLHLGIISSIFSSINFMVTIK
 NMRSVDGHLLSLFPWSIKVTSFLLLTLPVLGGLTMLLTDHRFNTSFDFPVGGGDPV
 LFQHLFWFFGHPEV"
 ORIGIN
 1 ggtcaacaaa tcataaagat attggtaggt tttacatggt gtttggggtt tggtcgggtt
 61 tagctgggac aagatthtagg tctttaattc gatgaagact gttcaatccg ggagctaagt
 121 ttttagaccc cgthttggtat aatgctgtag taactatgca tgccttagta atgatttttt
 181 tcttcgtaat gccagttata attggggggg ttgggaattg gttagtccca ctaatgctag
 241 aggtccctga tatgcagttt cctcgagtga acgcttttag gtttggggtt ttaccgcat
 301 ctctctattt tatgggaatc tcagggtttg tagaaaacgg gtttgggtgct ggttggacta
 361 tctaccctcc gttatccact ttctcgtatc acgggatgtg tatggatctg gctattttga
 421 ggcttcattt agccgggtatt agctcaattt ttagttcaat taattttata gtaactatta
 481 aaaatatgcg ttctgtagac ggtcaactat taaggttggt tccgtgatca attaaagtaa
 541 cttctttctt gttgcttaca actttgcctg tattagcggg gggcttact atacttttaa
 601 cagaccgga ttttaatact tcgtttttcg accccgtagg tgggtgggat ccggttttat
 661 tccagcatct gttttgattt tttggtcacc ctgaagtta
 //

LOCUS OQ709474 700 bp DNA linear INV 29-MAR-2023
 DEFINITION Saccostrea palmula isolate SapaCOIH3 cytochrome c oxidase subunit I (COX1) gene, partial cds; mitochondrial.
 ACCESSION OQ709474
 VERSION OQ709474
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
 ORGANISM Saccostrea palmula
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae; Saccostrea.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (29-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..700
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /isolate="SapaCOIH3"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="25-Oct-2019"
 gene <1..>700
 /gene="COX1"
 CDS <1..>700
 /gene="COX1"
 /codon_start=3
 /transl_table=5
 /product="cytochrome c oxidase subunit I"
 /protein_id="WEX49399"
 /translation="STNHKDIGSFYMVFGFWSVLGTSFSSLRWSLFPNGAKFLDPV
 CYNNAVVTMHALVMIFFFVMPVMIGGFNWLVLPLMLEVPMQFPRVNAFSAFWVLPASLY
 FMGISGFVENGVGAGWTIYPPLSTFSYHGMCMDLAILSLHLGSISSIFSSINFMVTIK
 NMRSVDGHLLSLFPWSIKVTSFLLLTLPVLGGLTMLLTDHRFNSTFFDPVGGGDPV
 LFQHLFWFFGHPEV"
 ORIGIN
 1 ggtcaacaaa tcataaagat attggtaggt tttacatggt gtttggggtt tggctcggtt
 61 tagctgggac aagatthtagg tctttaattc gatgaagact gttcaatccg ggagctaagt
 121 ttttagaccc cgthttggtat aatgctgtag taactatgca tgccttagta atgatttttt
 181 tcttcgtaat gccagttata attggggggg ttgggaattg gttagtccca ctaatgctag
 241 aggtccctga tatgcagttt cctcgagtga acgcttttag gtttggggtt ttaccgcat
 301 ctctctattt tatgggaatc tcagggtttg tagaaaacgg gtttgggtgct ggttggacta
 361 tctatcctcc gttatccact ttctcgtatc acgggatgtg tatggatctg gctatthtga
 421 ggcttcattt agccggtatt agttcaattt ttagttcaat caatthtata gtaactatta
 481 aaaatgatgc ttctgtagac ggtcaactat taaggttggt tccgtgatca attaaagtaa
 541 cttctttctt gttgcttaca actttgcctg tattagcggg gggcttact atactthttaa
 601 cagaccgga tthtaatact tcgtthttcg acccctaggt tgggtgggat ccggtthtat
 661 tccagcatct gthttgattt tttggtcacc ctgaagtta
 //

LOCUS OQ709475 700 bp DNA linear INV 29-MAR-2023
 DEFINITION Saccostrea palmula isolate SapaCOIH4 cytochrome c oxidase subunit I (COX1) gene, partial cds; mitochondrial.
 ACCESSION OQ709475
 VERSION OQ709475
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
 ORGANISM Saccostrea palmula
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae; Saccostrea.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (29-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..700
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /isolate="SapaCOIH4"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="25-Oct-2019"
 gene <1..>700
 /gene="COX1"
 CDS <1..>700
 /gene="COX1"
 /codon_start=3
 /transl_table=5
 /product="cytochrome c oxidase subunit I"
 /protein_id="WEX49400"
 /translation="STNHKDIGSFYMVFGFWSVLGTSFSSLRWSLFPNGAKFLDPV
 CYNNAVVTMHALVMIFFFVMPVMIGGFNWLVLMLLEVPMQFPRVNAFSAFWVLPASLY
 FMGISGFVENGVGAGWTIYPPLSTFSYHGMCMDLAILSLHLGIISSIFSSINFMVTIK
 NMRSVDGHLLSLFPWSIKVTSFLLLTLPVLGGLTMLLTDHRFNSTFFDPVGGGDPV
 LFQHLFWFFGHPEV"
 ORIGIN
 1 ggtcaacaaa tcataaagat attggtaggt tttacatggt gtttggggtt tggctcggtt
 61 tagctgggac aagatthtagg tctttaattc gatgaagact gttcaatccg ggagctaagt
 121 ttttagacc cgtttgttat aatgctgtag taactatgca tgccttagta atgatttttt
 181 tcttcgtaat gccagttata attggggggg ttgggaattg gttagtccca ctaatgctag
 241 aggtccctga tatgcagttt cctcgagtga acgcttttag gtttggggtt ttaccgcat
 301 ctctctattt tatgggaatc tcagggtttg tagaaaacgg gtttgggtgct ggttgggacta
 361 tctaccctcc gttatccact ttctcgtatc acgggatgtg tatggatctg gctatthtga
 421 ggcttcattt agccggattt agttcaattt ttagttcaat taatthtata gtaactatta
 481 aaaatgatcg ttctgtagac ggtcaactat taaggttggt tccgtgatca attaaagtaa
 541 cttctttctt gttgcttaca actttgcctg tattagcggg gggcttact atactthttaa
 601 cagaccgga ttttaatact tcgtttttcg accccgtagg tgggtgggat cgggttttat
 661 tccagcatct gttttgattt tttggtcacc ctgaagtta
 //

LOCUS OQ709476 700 bp DNA linear INV 29-MAR-2023
 DEFINITION Saccostrea palmula isolate SapaCOIH5 cytochrome c oxidase subunit I (COX1) gene, partial cds; mitochondrial.
 ACCESSION OQ709476
 VERSION OQ709476
 KEYWORDS .
 SOURCE mitochondrion Saccostrea palmula
 ORGANISM Saccostrea palmula
 Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae; Saccostrea.
 REFERENCE 1 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and Saccostrea palmula
 JOURNAL Unpublished
 REFERENCE 2 (bases 1 to 700)
 AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A., de la Re-Vega,E. and Lodeiros-Seijo,C.
 TITLE Direct Submission
 JOURNAL Submitted (29-MAR-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio s/n, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
 COMMENT ##Assembly-Data-START##
 Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
 ##Assembly-Data-END##
 FEATURES Location/Qualifiers
 source 1..700
 /organism="Saccostrea palmula"
 /organelle="mitochondrion"
 /mol_type="genomic DNA"
 /isolate="SapaCOIH5"
 /db_xref="taxon:360292"
 /country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
 /collection_date="13-Nov-2019"
 gene <1..>700
 /gene="COX1"
 CDS <1..>700
 /gene="COX1"
 /codon_start=3
 /transl_table=5
 /product="cytochrome c oxidase subunit I"
 /protein_id="WEX49401"
 /translation="STNHKDIGSFYMVFGFWAVLAGTSFSSLRWSLYNPGAKFLDPV
 TYNAVVTSHALVMIFFFVMPVMIGGFNWLIPMLLVADMQFRLNAFSFWVLPGLY
 LMLMSNIVENGVGAGWTIYPPLSTYSYHGVCMDLAILSLHLAGISSIFSSINFMVTIS
 NMRSVGGHLLALFPWSIKVTSFLLLTLPVLAGGLTMLLTDHRFNTSFFDPVGGGDPV
 LFQHLFWFFGHPEV"
 ORIGIN
 1 ggtcaacaaa tcataaagat attggaaggt tttatatagt atttggattt tgagctgttc
 61 ttgcgggaac taggttttagg tctcttattc gttggagact ttataaccct ggagctaagt
 121 ttttagacc cgtgacttat aatgcagttg taactaggca tgcgcttggt atgatttttt
 181 tctttggtat acctgtaata attggggggg ttgtaactg gcttatccct ttgatgcttc
 241 tagtagcaga catgcaattt cctcgattaa atgcatttag attttgagtt ttgccagggt
 301 ctctttatct tatgcttatg tctaacattg tagaaaacgg agttggggca gggatgaacaa
 361 tttaccctcc tttatcaact tactcttattc atggagtttg tatagacctt gcaattctaa
 421 gccttcacct tgctggtatt agctctattt tcaggccaat taatttcata gtaacgatta
 481 gaaatgatgc atctgttggg gccattttac tagcactatt cccttgatct attaaggtta
 541 cttcattctt gcttttgact actctcccag tgtagctgg aggtcttact atacttttga
 601 ctgatcgta ttttaatacc tctttttttg accctgtcgg agggggggac cctgtcttat
 661 ttcagcattt gttttgattt tttggtcacc ctgaagtta
 //

ITS-1

LOCUS OR750382 512 bp DNA linear INV 30-OCT-2023
DEFINITION Saccostrea palmula strain H1 small subunit ribosomal RNA gene,
partial sequence; internal transcribed spacer 1, complete sequence;
and 5.8S ribosomal RNA gene, partial sequence.
ACCESSION OR750382
VERSION OR750382
KEYWORDS .
SOURCE Saccostrea palmula
ORGANISM Saccostrea palmula
Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia;
Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae;
Saccostrea.
REFERENCE 1 (bases 1 to 512)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E.,
Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico,
and evidence of genetic introgression between Saccostrea gigas and
Saccostrea palmula
JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 512)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E.,
Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Direct Submission
JOURNAL Submitted (26-OCT-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave.
Colosio, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT ##Assembly-Data-START##
Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
##Assembly-Data-END##
FEATURES Location/Qualifiers
source 1..512
/organism="Saccostrea palmula"
/mol_type="genomic DNA"
/strain="H1"
/db_xref="taxon:360292"
/country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
/collection_date="13-Nov-2019"
/collected_by="Maria Fernanda Garcia"
/PCR_primers="fwd_seq: ggtttctgtaggtgaacctgc, rev_seq:
ctgcgttcttcatcgacctc"
misc_RNA <1..>512
/note="contains small subunit ribosomal RNA, internal
transcribed spacer 1, and 5.8S ribosomal RNA"
ORIGIN
1 ggtttctgta ggtgaacctg cggaaggatc attaacaaaa gacaatgggg caaaccattg
61 gcaaaccatc tcatggtcga gatgtgacgg tccaaacccc ggagcccgtg accagggtcg
121 gcggatgggg tgccgagaga aaacgcttgt ctctttcggg ggtaccgaga gaggccttggg
181 cagtcgcagc cgtaacaggc tccgtcgcct taaattcaga cgagctcgac cgcgacctgg
241 gctttaaaag gggaaggtcg caaaaaaacac cgctcggcat cgctcggatc tgttcggatg
301 ttgtaagcgc ccgagtatgt acttctcayg tatacgaaat ccttattttg acgaggaagg
361 ggtcggggagc aggcaaagtc tctcggcttt tctttcctcg gccgcgtcag gcgtacctcg
421 ttgcgcgcct cgaccggccg aatcactttt tggcatctat tgacaactct aagtgggtgga
481 tcactcggct cgggggtcga tgaagaacgc ag

//

LOCUS OR750383 512 bp DNA linear INV 30-OCT-2023
DEFINITION *Saccostrea palmula* strain H2 small subunit ribosomal RNA gene, partial sequence; internal transcribed spacer 1, complete sequence; and 5.8S ribosomal RNA gene, partial sequence.
ACCESSION OR750383
VERSION OR750383
KEYWORDS .
SOURCE *Saccostrea palmula*
ORGANISM *Saccostrea palmula*
Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreoidea; Ostreidae; *Saccostrea*.
REFERENCE 1 (bases 1 to 512)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between *Cassostrea gigas* and *Saccostrea palmula*
JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 512)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Direct Submission
JOURNAL Submitted (26-OCT-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT ##Assembly-Data-START##
Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
##Assembly-Data-END##
FEATURES Location/Qualifiers
source 1..512
/organism="*Saccostrea palmula*"
/mol_type="genomic DNA"
/strain="H2"
/db_xref="taxon:360292"
/country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
/collection_date="13-Nov-2019"
/collected_by="Maria Fernanda Garcia"
/PCR_primers="fwd_seq: ggtttctgtaggtgaacctgc, rev_seq: ctgcgttcttcatcgacctc"
misc_RNA <1..>512
/note="contains small subunit ribosomal RNA, internal transcribed spacer 1, and 5.8S ribosomal RNA"
ORIGIN
1 ggtttctgta ggtgaacctg cggaaggatc attaacaaaa gacaatgggg caaacattg
61 gcaaaccatc tcatggtcga gatgtgacgg tccaaacccc ggagcccgtg accagggtcg
121 gcggatgggg tgcggagaga aaacgcttgt ctctttcggg ggtaccgaga gagccttggg
181 cagtcgcagc cgtaacaggc tccgtcgct taaattcaga cgagctcgac cgcgacctgg
241 gctttaaaag gggaaggctg caaaaaacac cgctcggcat cgtcgggtcat tgttccgatg
301 ttgtaagcgc ccgagtatgt acttctcatg tatacgaat cttatatttg acgaggaagg
361 ggtcgggagc aggcaaagtc tctcggcttt tctttcctcg gccgcgtcag gcgtacctcg
421 ttgcgcgct cgaccggccg aatcactttt tggcatctat tgacaactct aagtgggtga
481 tcaactcgct cgggggtcga tgaagaacgc ag
//

LOCUS OR750384 438 bp DNA linear INV 30-OCT-2023
DEFINITION *Saccostrea palmula* strain H3 internal transcribed spacer 1, partial sequence.
ACCESSION OR750384
VERSION OR750384
KEYWORDS .
SOURCE *Saccostrea palmula*
ORGANISM *Saccostrea palmula*
Eukaryota; Metazoa; Spiralia; Lophotrochozoa; Mollusca; Bivalvia; Autobranchia; Pteriomorpha; Ostreida; Ostreioidea; Ostreidae; *Saccostrea*.
REFERENCE 1 (bases 1 to 438)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Oyster species from the El Soldado coastal lagoon, Sonora, Mexico, and evidence of genetic introgression between *Cassostrea gigas* and *Saccostrea palmula*
JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 438)
AUTHORS Martinez-Garcia,M.F., Grijalva-Chon,J.M., Chavez-Villalba,J.E., Varela-Romero,A., Arreola-Lizarraga,J.A. and Lodeiros-Seijo,C.
TITLE Direct Submission
JOURNAL Submitted (26-OCT-2023) DICTUS, Universidad de Sonora, Ave. Colosio, Hermosillo, Sonora 83000, Mexico
COMMENT ##Assembly-Data-START##
Sequencing Technology :: Sanger dideoxy sequencing
##Assembly-Data-END##
FEATURES Location/Qualifiers
source 1..438
/organism="Saccostrea palmula"
/mol_type="genomic DNA"
/strain="H3"
/db_xref="taxon:360292"
/country="Mexico: El Soldado coastal lagoon, Sonora"
/collection_date="13-Nov-2019"
/collected_by="Maria Fernanda Garcia"
/PCR_primers="fwd_seq: ggtttctgtaggtgaacctgc, rev_seq: ctgcgttcttcatcgacc"
misc_RNA <1..>438
/product="internal transcribed spacer 1"
ORIGIN
1 tcgttggcag agcgaccgag aggctaacgc aaaaacacag ccgaggggtg ttgttaaagt
61 cggatcgacc tcgaacgccc agcgaccagg tcgctaggcc gagggatcca ggcgaactcg
121 ctggagggtt tatctctcag cgccttgggc cgtcgaagct ttctgctcc gtcgccttaa
181 gtacagacga gctcgaccgc gacccgggc ttccggaacg gtgggtcgct aaaacaaaac
241 aaaaagcact cggcatcgtc ggggggaaac ctcgacgta taagcaccg agtatgtact
301 ttctcacgta taccaacaga tttcttacac aaaaccggg aagcggagt cggaaggct
361 cttgcctttt ttcgggggtc ggccggcgta ctcggttgcg cgccgcgacc gaccgaattg
421 gcatcact attttgac
//