

00381
2ej.
4



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BALANCE ENERGETICO DE *Tivela stultorum*
(MOLLUSCA, LAMELLIBRANCHIA):
INFLUENCIA DE FACTORES
INTRINSECOS Y EXTRINSECOS.

T E S I S

Que para obtener el grado de
DOCTORA EN CIENCIAS

(BIOLOGIA)

P r e s e n t a

M. en C. SONIA SOFIA ESPINA AGUILERA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

1989



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

C O N T E N I D O

Resumen	1
Introducción	1
Materiales y Métodos	11
Resultados y Discusión	
- Relaciones alométricas: variables morfológicas	20
- Relaciones alométricas: variables fisiológicas	34
- Relaciones alométricas: integraciones fisiológicas simples	53
- Relaciones alométricas: interacciones fisiológicas complejas	59
- Integraciones fisiológicas complejas en relación a los factores ambientales	65
Consideraciones Generales e Implicaciones en el Cultivo .	70
Conclusiones	79
Literatura Citada	81
Tablas	94
Figuras	109

RESUMEN

Con el fin de determinar el cambio del tamaño sobre las variables morfológicas y fisiológicas de *Tivela stultorum*, así como sobre las integraciones simples y complejas de éstas, se recolectaron almejas de diferentes tallas. Se agruparon en Clases atendiendo a la longitud del diámetro mayor de las valvas (DM), en A-pequeñas (11.6 a 23.0 mm), M-medianas (36.8 a 49.5 mm) y C-talla comercial (101.6 a 128.8 mm). En cada Clase se midieron además la longitud del diámetro menor (An) y la altura (Al); el volumen de las almejas, por desplazamiento de agua, en la Clase C; el volumen de la cavidad de las valvas en las Clases M y C y el peso con concha o peso total; el peso húmedo y seco de los tejidos blandos de los animales pertenecientes a las diferentes Clases de talla. Con las medidas lineales se formuló un modelo con el fin de conocer el volumen de la cavidad de las valvas, válido para un intervalo de tallas desde 1.845 a 12.84 cm de longitud del diámetro mayor. Este modelo permite derivar varios índices de la condición fisiológica de los especímenes.

En las Clases A y M se midieron las tasas de filtración, ingestión y respiración, en 100% AM (32 % S) y 21 °C; en la Clase C, se determinó además la tasa de excreción y de evacuación de heces. En las almejas de talla comercial se investigó la influencia de la combinación salinidad-temperatura. Todos los valores de las respuestas fisiológicas se expresaron en unidades calóricas (cal/día).

Los resultados indicaron que el tamaño corporal influyó significativamente los procesos fisiológicos mencionados, lo

cual se reflejó en las diferentes integraciones que se derivaron de éstos. La tasa de filtración fue más alta en las almejas pequeñas que en las grandes y no hubo similitud geométrica; la tasa de ingestión aumentó al disminuir el tamaño sin que se detectara tal similitud; la tasa respiratoria, en cambio, aumentó en forma paralela al variar el tamaño. A través de las integraciones simples se comprobó que en las condiciones experimentales establecidas las almejas pequeñas y medianas tuvieron menor cantidad de energía disponible para crecimiento que las grandes ya que el requerimiento de convección, fué mayor en éstas.

El campo de crecimiento fue positivo en todos los grupos y aumentó al disminuir la talla lo mismo que la eficiencia de crecimiento. En los experimentos multivariados en los que se consideró la influencia del peso, la temperatura y la salinidad sobre el campo de crecimiento, los polinomios cuadráticos describieron adecuadamente las relaciones; las superficies de respuesta generadas mostraron la influencia positiva de la temperatura en todas las salinidades experimentales, con lo cual se comprobó lo descrito anteriormente para la especie; esto es, la combinación de alta temperatura y alta salinidad estimulan el crecimiento cuando las almejas alcanzan la talla comercial.

Los resultados se discutieron con respecto a su incidencia en el cultivo de la especie en aspectos que comprenden desde la selección de reproductores hasta el mantenimiento de éstos en condiciones óptimas para obtener larvas viables que servirían para el repoblamiento y/o siembra (cuando la semilla alcance un tamaño conveniente) en sitios apropiados para sobrevivencia y crecimiento óptimo.

INTRODUCCION

Todo proceso compatible con la vida requiere energía; los organismos heterótrofos la obtienen del alimento que consumen y la canalizan hacia mantenimiento, crecimiento y reproducción. La eficiencia con la que se lleva a cabo esta distribución es indicativa de la adaptación del organismo al ambiente. El ambiente comprende un conjunto de variables físicas, químicas y biológicas. Así, en el estudio de la adecuación de un organismo a un complejo ambiental determinado, es necesario tomar en cuenta los diferentes factores y las variaciones que experimentan. Estas variaciones pueden ser regulares como ocurre con la temperatura a través de las diferentes estaciones del año o irregulares e impredecibles como son las tormentas. Aún en el caso de cambios ambientales bruscos, el organismo puede sobrevivir siempre que tales alteraciones no sean extremas, es decir, que no provoquen la pérdida de su estado estable fisiológico, en forma irreversible.

Se ha comprobado que la adaptación de los organismos a medios extremadamente erráticos es imposible (Pianka, 1978), pero en ciertos intervalos de variación ambiental pueden sobrevivir y reproducirse y aún cuando las condiciones les sean adversas, tienen la capacidad de responder de diversas maneras. Se habla de respuestas de tolerancia en el intervalo biocinético y de respuestas de resistencia en el intervalo que comprende niveles que son deletéreos para los especímenes (Hoar, 1978; Vernberg y Vernberg, 1972; 1981). Para afrontar las demandas del medio, a menudo en conflicto, el

organismo debe canalizar una cierta cantidad de energía, la que ya no puede utilizar en otros procesos (Pianka, op. cit.). Existen varios ejemplos en la literatura referentes a animales acuáticos que como *Mytilus edulis*, se encuentran en estrés en un sitio expuesto a efluentes de aguas de temperaturas elevadas. La combinación de temperaturas elevadas y alimento escaso produjo la pérdida del estado estable fisiológico de los especímenes, lo que se comprobó por la disminución del esfuerzo reproductivo (Bayne, et al., 1978b; Rodhouse, et al., 1984). Esto se interpreta como una reducción en la porción de energía canalizada hacia la producción de gametos.

El examen del balance energético de una especie en particular puede ayudar a comprender los fenómenos ecológicos e interpretar aquellos relacionados con la distribución de los organismos y su adecuación al medio. De manera pragmática, dicho estudio es fundamental para el cultivo.

En la figura 1 se presenta, en forma esquemática, la interrelación de los estudios básicos sobre biología, ecología, ecofisiología, aspectos sociales y económicos y el cultivo de especies de interés comercial en las diferentes etapas, desde la selección de la especie hasta el ensayo preliminar (ver Bardach, et al., 1972).

Es fácil de entender que para cualquier tipo de proyecto en acuicultura, se requiera conocer exhaustivamente la biología del recurso, la fisiología de la reproducción y el

control de enfermedades y parásitos. Lo que no es tan obvio, es reconocer los beneficios que aportarían los estudios ecofisiológicos. Probablemente esto se deba a un problema de desfase en el tiempo ya que en tanto la Acuicultura es muy antigua, la Ecofisiología emergió y fue reconocida como área autónoma dentro de la Biología recién en la década de los años setenta (Ferrero, 1985). La aplicación de la Ecofisiología deriva de la definición misma: es el estudio de las interrelaciones fundamentales entre el organismo íntegro y el medio que lo rodea; se busca la explicación de sus respuestas a niveles inferiores (sistemas, órganos, tejidos, células, moléculas) y su proyección en los niveles superiores (población, comunidad, ecosistema) de organización biológica. "La Ecofisiología aplica las claves interpretativas de la fisiología al estudio de problemas cuyos propósitos están a nivel ecológico" (Ferrero, *op. cit.*). El aspecto bionérgico de la Ecofisiología se refiere al estudio e interpretación del flujo de energía a través del animal o del sistema al que pertenece.

De lo anterior se desprende que los resultados de las investigaciones sobre dichos aspectos del recurso ayudarían a proponer proyectos regionales primero y nacionales después, "eminente y productivos con un mínimo de compromiso con actividades de investigación básica y fundamentados en el aprovechamiento racional de la información ya producida" (Comité de Acción de Productos de Mar y Agua Dulce del SELA, 1983). La "información ya producida" será, naturalmente, la derivada de la investigación que se lleve a cabo sobre la adecuación de las especies foráneas al nuevo ambiente y la relativa a las especies autóctonas.

Sáenz y García (1988) indican que en México la producción acuícola por medio del cultivo, está básicamente enfocada a organismos de agua dulce, entre los que se incluyen cinco especies de carpa, cuatro de tilapia, una de bagre y una de trucha; también se realizan trabajos en cultivo de lobina, pescado blanco y mojarra nativa. En las aguas costeras se producen ostión, camarón, langostino y en menor escala callo de hacha, almeja, abulón y peces estuarinos. Los autores también señalan que los cultivos marinos en México no se han desarrollado debido al predominio de la pesca; sin embargo, agregan, en los últimos años se ha visto la necesidad de cultivar especies marinas y que actualmente la Secretaría de Pesca tiene laboratorios para la producción de semilla de ostión en San Blas, Nayarit; en Eréndira, Baja California Norte y en Bahía Magdalena, Baja California Sur. Lendo (1988) informa que en el Centro Ostrícola del Estado de Sonora (COES) se produjeron 35 millones de semillas de ostión durante el primer trimestre de ese año; que el Centro tiene actualmente un programa de investigación para producir callo de hacha en el laboratorio y que además planea la producción de almejas de diferentes especies.

Hasta aquí se visualiza un panorama en el que se incluyen organismos que cumplen los requisitos indispensables para el cultivo. Sin embargo, existen en el País otras que también son económicamente importantes, como la almeja Pismo de Baja California, *Tivela stultorum*.

Esta especie no reúne los atributos para considerarla una especie apta para ser cultivada artificialmente ya que se caracteriza por un lento crecimiento; la talla comercial de aproximadamente 12 cm la alcanza entre los 6 a 7 años de edad (Coe, 1947). La explotación de este recurso en Baja California, calificada de anárquica por algunos autores (Carriquiriborde, *et al.*, 1983), es la causa principal de la disminución de las poblaciones. Al respecto, Searcy Bernal (1984) reporta que en Baja California el volumen de captura de la almeja Pismo correspondió al 46-68% de la captura comercial de invertebrados en los años de 1977 y 1978, lo cual representó un millón a millón y medio de almejas. En La Jolla, E.U.A. las fluctuaciones observadas en la abundancia del recurso se han atribuido a cambios en los factores ambientales. Esto lo afectaría en forma negativa, en la fase larval (Coe, *op. cit.*).

Una solución al problema es la protección legal del recurso; esto se llevó a cabo en E.U.A. en 1950 con la prohibición de la captura comercial. Después de 27 años, se ha informado que las poblaciones se estaban recuperando muy lentamente (Fitch, 1977). Otra solución es el trasplante; éste es el tipo de práctica de cultivo menos intensiva, respecto al esfuerzo humano requerido (Bardach, *et al.*, 1972). Tanto en E.U.A. como en México, se han intentado trasplantes aunque con poco éxito (Fitch, *op. cit.*; Carriquiriborde, *et al.*, 1983). Una tercera solución al problema es la siembra, lo cual requiere esquemas de cultivo tendientes a obtener la semilla y esperar que los organismos alcancen una talla adecuada antes de liberarlos.

Para lograr esto, es necesario aumentar y profundizar los conocimientos que se tienen sobre la biología y ecología de *Tivela stultorum*. Información al respecto se puede encontrar en los trabajos realizados por Coe (1947), Fitch (1950, 1977), Macías, et al. (1979), Searcy Bernal (1979a,b), Sautto y Searcy Bernal (1981), Carriquiriborde, et al. (1983), Searcy Bernal (1984), Estrada-Ramírez, et al. (1986). No obstante, son pocos los trabajos realizados con el fin de conocer la fisiología de esta almeja. Al respecto, Vaillard (1981) midió algunas respuestas fisiológicas de *T. stultorum* de talla comercial en diferentes combinaciones de salinidad y de temperatura; recientemente, Espina (1987) determinó el balance energético de la especie en las mismas combinaciones de los factores ambientales mencionados. Los resultados permitieron conocer el modelo de distribución de la energía obtenida por el organismo y la porción de ésta canalizada hacia el crecimiento somático y producción de gametos, es decir, el campo de crecimiento.

Históricamente, el balance energético se midió en peces. Ivlev (1939) y Winberg (1956) desarrollaron un modelo en el que las tasas fisiológicas se expresan en unidades de energía/tiempo. Este modelo, conocido como la ecuación del balance energético, integra las tasas de ingestión (I), respiración (R), producción de heces (H) y excreción nitrogenada (U). Una vez conocidos los diferentes destinos de la energía se puede calcular por diferencia, la energía potencial de crecimiento (P) o campo de crecimiento ("scope for growth"). El término fue acuñado por Warren y Davis (1967):

$$P = I - (R + H + U)$$

Entre los moluscos se conoce el campo de crecimiento de varias especies; la más estudiada es sin duda *Mytilus edulis* (Widdows y Bayne, 1971; Winter, 1973; Thompson y Bayne, 1974; Schulte, 1975; Bayne, et al., 1976; Thompson, 1984; Widdows y Schick, 1985; Hawkins y Bayne, 1985). Entre otras, se pueden citar *M. chilensis* (Winter, 1978), *Aulacomya ater* (Griffith y King, 1979), *Scrobicularia plana* (Hughes, 1970), *Crassostrea virginica* (Bahr y Lanier, 1981).

En México, se ha estudiado exhaustivamente la biología de *Crassostrea gigas* con fines de cultivo (Nieves Soto, 1988); el autor señala que en el Golfo de California existen por lo menos ocho especies de bivalvos que forman bancos naturales de los cuales los más intensamente explotados corresponden a los géneros *Pinna* y *Atrina*, por lo que seleccionó la especie *Atrina tuberculosa* (callo de hacha botijona) para llevar a cabo un estudio ecofisiológico con miras a "...en un futuro próximo, incidir sobre la recuperación de los bancos naturales, mediante la producción de larvas y semillas en condiciones de laboratorio". En el mismo sentido Rico Mora (1987) trabajó con *Hodiolus capax*.

Los resultados de este tipo de investigación tienen aplicación directa en el cultivo debido a que permiten conocer la adecuación de los especímenes tanto a las condiciones del medio natural, como a las del laboratorio.

Por otra parte, se ha mencionado que el campo de crecimiento es un índice de estrés confiable ya que una disminución en éste sería detectada de inmediato (Bayne, et al., 1976). Estos autores también mencionan otros índices de condición, derivados de las variables morfométricas y bioquímicas, como las relaciones entre el volumen interno de la concha en proporción al tejido corporal que lo ocupa (Baird, 1958); la correlación entre el contenido de glucógeno, el peso seco del animal y el volumen interno de la concha; la razón atómica O / N (Ansell y Sivadas, 1973), medida en *Tivela stultorum* por Vaillard (1981). Searcy Bernal (1984) propone para esta especie, un índice de condición morfométrico al que denomina peso estándar. Todas estas integraciones de las respuestas fisiológicas o de las medidas corporales, son útiles para la acuicultura. Asimismo se podrían utilizar en programas de vigilancia de la contaminación marina, como lo señalan Bayne et al. (1976).

Los factores del medio afectan de diferentes maneras las tasas fisiológicas de los organismos, por lo tanto, el grado de sensibilidad de éstos ante la temperatura o la salinidad dependerá de la integración de las respuestas individuales al estímulo global de las variables ambientales. El campo de crecimiento es el reflejo de la integración fisiológica del animal, como un todo; así, los cambios que experimente ante las variaciones del medio, proporcionará una medida de la situación en la que se encuentra. Dependiendo del diseño experimental, se podrá conocer la eficiencia con la cual se desempeña en un cierto complejo ambiental, a corto plazo, o el grado de adaptación al mismo, a plazo largo.

La integración organismo-ambiente, es también influida por la cantidad y calidad del alimento disponible. En bivalvos de varias latitudes se ha hecho referencia a este tipo de interacciones (Widdows y Bayne, 1971; Foster-Smith, 1975; Navarro y Winter, 1982; Bayne, 1985) y en bivalvos del Golfo de California, las mencionan Rico Mora (1987) y Nieves Soto (1988).

También es necesario destacar la importancia de la talla corporal. Schmidt-Nielsen (1984b) indica que "la proporcionalidad de los animales, sus órganos y sus funciones fisiológicas, no es siempre una función simple del tamaño del cuerpo". En lo que respecta a las funciones fisiológicas, éstas se relacionan con el peso en forma potencial.

Con base en lo expuesto anteriormente este trabajo se planeó con el propósito de obtener la información necesaria en la que se basen los proyectos relacionados con el repoblamiento y la siembra de *Tivela stultorum*.

Los objetivos específicos se enlistan a continuación:

-Proponer un modelo estructural para determinar índices de condición de los especímenes.

-Medir las respuestas fisiológicas de *T. stultorum* de diferentes Clases de talla, para conocer la influencia del peso corporal sobre éstas y sobre las integraciones que se deriven de las mismas.

-Medir el efecto conjunto del peso corporal, de la temperatura y de la salinidad sobre el campo de crecimiento de las almejas de talla comercial.

MATERIAL Y METODOS

1 - CAPTURA Y MANTENIMIENTO DE LOS ORGANISMOS

Los ejemplares de *Tivela stultorum* se recolectaron en la playa San Ramón, en la parte norte de la península de Baja California, México. Se trasladaron al laboratorio en cajas con arena húmeda, donde se marcaron y se colocaron en estanques (1 m³) con agua de mar filtrada y aireada constantemente. Después de 24 horas se extrajo una muestra de 30 animales, los cuales se distribuyeron en seis acuarios de 25 L, conectados al sistema de aireación, con fondo de arena y filtro biológico (Vaillard, 1981). Los ejemplares restantes se mantuvieron en un estanque similar al primero (1 m³) pero con fondo de arena, agua recirculante (32 % S), aireación permanente y temperatura ambiente (21° C). Esto se repitió cada vez que fue necesario recolectar nuevos ejemplares en el curso del trabajo. Los organismos de los diferentes acuarios se alimentaron diariamente con una combinación de microalgas. En los acuarios pequeños, los animales permanecieron por un lapso de 15 días antes de someterlos a experimentación. El agua se recambió en forma parcial dos veces por semana; las características del agua fueron similares a las del estanque. Las almejas de las diferentes tallas se recolectaron en los meses de Julio a Diciembre.

Los especímenes se separaron en 3 Clases, pequeños (A), medianos (M) y de talla comercial (C), atendiendo a la longitud del diámetro mayor de la concha. En la clase A se incluyeron las almeja de 9.9 a 23.0 mm; en la clase M,

Como se puede observar, en los trabajos mencionados, los autores utilizan los índices morfológicos y emplean los fisiológicos, para confirmar los anteriores.

En conclusión, los resultados de este trabajo, referentes a la determinación de las respuestas fisiológicas de *Tivela stultorum*, las integraciones simples y complejas que se hicieron de éstas y las mediciones estructurales con sus correspondientes integraciones, permiten ahondar el conocimiento que se tiene sobre la especie en diferentes clases de talla. Es decir, se sientan las bases, para un estudio sobre dinámica poblacional en el sentido de llegar a obtener un modelo de crecimiento de la especie y para implementar prácticas de cultivo.

El modelo empírico derivado de los datos morfométricos simples para estimar el volumen de la cavidad de las valvas permitirá conocer con mayor certidumbre un índice de condición a nivel poblacional y para seleccionar los reproductores que se encuentren en estado estable fisiológico con fines de cultivo, en el sentido de repoblamiento y siembra.

Lo anterior está en concordancia con la opinión que nos merece la revisión del tema cuya conclusión es que el índice de Baird (1958) es difícil de superar por las inconsistencias que se han señalado para otros métodos, como el ajuste del peso a la longitud total mencionado, y que fue empleado para *Tivela stultorum* por Searcy Bernal (1984).

anteriormente (Espina, 1987). En ese trabajo se calculó el campo de crecimiento de los valores de las tasas fisiológicas, medidas en nueve combinaciones de salinidad y temperatura. Las temperaturas fueron 13, 16 y 21 °C y las salinidades de 80, 100 y 110 ‰ AM (25.6, 32.0 y 35.0‰ S). Para la dilución del agua de mar, disponible en el laboratorio, se usó agua destilada y la concentración de 35 g/L se consiguió adicionando la cantidad apropiada de sales "Instant Ocean". Estos valores corresponden a los que se pueden encontrar en el medio natural (Searcy Bernal, 1984), con excepción de la salinidad más alta ensayada, la que se puede alcanzar en el laboratorio como consecuencia de la evaporación.

Una vez determinadas las respuestas fisiológicas, los animales se midieron y se pesaron y en los del grupo C, se determinó además el volumen por desplazamiento de agua (100% AM) en 54 ejemplares, antes de ser sometidos a experimentación. Los datos correspondientes a la longitud del diámetro mayor (DM) se obtuvieron con un ictiómetro; tanto el diámetro menor como la altitud de las almejas se midieron con un vernier.

Para determinar el peso con concha o peso total (PT) de los especímenes, se abrieron las valvas seccionando los músculos aductores y se dejaron escurrir durante 10 min. En seguida se pesaron en una balanza Sartorius 1204-mp; se extrajo la carne cuidadosamente y se pesó en la misma balanza. El cuerpo de cada almeja se deshidrató, hasta peso constante en una estufa Blue-M a 80 °C. De esta manera se

obtuvieron el peso húmedo (PH) y el peso seco (PS) de la carne en cada organismo de la serie M y C. Las almejas pequeñas de los nueve grupos se pesaron en conjunto, de modo que PT, PH y PS representan los valores promedio de 10 individuos.

En la elaboración del modelo geométrico (Fig. 2) se usó una muestra de 21 ejemplares de talla comercial y 60 de la clase M. Las medidas perpendiculares entre sí se tomaron con vernier al igual que toda otra de longitud (bases del cono y del semielipsoide y alturas de éste y del cono). El espesor de la concha de las almejas de menor tamaño se midió con un esferómetro y el de las grandes con un tornillo micrométrico. Para medir el volumen interno se sellaron las valvas con plastilina y por el orificio de la charnela se inyectó agua coloreada con una jeringa de 140 ml y luego se completó el volumen con una de 10 ml; la precisión de ambas fue de 0.1 ml. Con las almejas medianas se procedió de manera similar y la única diferencia se debió a que se tuvieron que horadar con una fresa de dentista antes de cerrarlas. El forado se hizo en la región del umbo de una valva, cuidando que fuera mayor que el diámetro de la aguja empleada.

2 - TASAS FISIOLÓGICAS

Las tasas fisiológicas de los nueve grupos de almejas de la Clase A y de las del grupo M, se midieron en el mismo dispositivo (Fig. 3) que el empleado anteriormente para la talla comercial (Espina, 1987), consistente en un acuario rectangular en cuyo interior contenía 15 cámaras de acrílico de 4 L cada una, suspendidas por los vástagos de otras tantas

llaves de paso que permitían la obtención de las muestras. El acuario estaba conectado a un termorregulador (Frigo-Thermomix, VWR; $\pm 0.02^{\circ}\text{C}$) en circuito cerrado, de tal manera que se podía mantener agua recirculante entre las cámaras a la temperatura experimental y por el tiempo deseado. En cada experimento realizado con los organismos de las tallas mayores, se colocó un organismo por cámara y se dejó dos o tres de éstas como testigos. Las almejas pequeñas se dispusieron en grupos de 10 en nueve cámaras. Con el fin de disminuir el estrés por la manipulación, los organismos se dejaron 24 horas en el dispositivo, antes de someterlos a los experimentos; durante este lapso, no se les proporcionó alimento.

Las almejas de talla comercial se colocaron en soportes para que pudiesen mantener los sifones hacia arriba. En los experimentos realizados en condiciones diferentes a las ambientales (100% AM y $21 \pm 1^{\circ}\text{C}$), los especímenes se expusieron directamente a la nueva salinidad pero se mantuvo la temperatura ambiente. En seguida, la temperatura se cambió paulatinamente hasta alcanzar la deseada en aproximadamente 15 a 20 horas. En las combinaciones de salinidad-temperatura experimental, las almejas permanecieron 24 horas (sin alimento) antes de medir las respuestas fisiológicas.

a) La tasa de filtración (TF) de los animales de los diferentes grupos se midió por el método indirecto de Jørgensen, es decir, mediante la depuración ("clearance") de material suspendido en un volumen conocido de agua por un tiempo determinado (Welsh, *et al.*, 1968):

$$TF = [(\ln C_1 - \ln C_2) V] / T$$

donde TF es la tasa de filtración en L/h; C_1 y C_2 representan las concentraciones en el momento inicial y en el tiempo T, respectivamente; V corresponde al volumen del medio en litros (L); T es el tiempo en horas y Ln es el logaritmo natural.

Para efectuar la medición se extrajo un cierto volumen del agua de cada cámara y se reemplazó por igual volumen de un cultivo de microalgas (*Tetraselmis suecica*), ajustado con antelación a la temperatura y salinidad necesarias para un determinado experimento.

Para las almejas de talla comercial, la concentración de algas en las cámaras fue la adecuada para que en tres horas quedaran células en el medio. En el momento inicial se tomó una muestra de 1 ml, del centro de cada cámara y se fijó con formol boratado (5%); las siguientes muestras se tomaron cada hora durante tres horas. En los experimentos realizados con las almejas medianas y pequeñas, el tiempo fue de media y de una hora respectivamente. Durante el lapso experimental, los acuarios se airearon constantemente. La concentración de células, tanto en las cámaras testigo como en las experimentales, se determinó contándolas al microscopio en un hematocitómetro de 0.2 mm de profundidad (Hausser Scientific). La disminución de microalgas en las cámaras testigo se expresó como % de la concentración inicial y se usó para corregir los valores obtenidos en las cámaras experimentales. La tasa de filtración se calculó empleando la fórmula mencionada. En el cálculo de dicha tasa para las almejas de la Clase C, se

tomaron en cuenta los datos obtenidos en la primera hora solamente.

La tasa de ingestión (I) se obtuvo del producto entre tasa de filtración y el valor calórico del medio, determinado a partir de la concentración de *Tetraselmis suecica* existente en el momento inicial y de su contenido calórico. En dichos cálculos se utilizó el factor de conversión proporcionado por Widdows y Bayne (1971) para esta microalga:

$$10^6 \text{ células} = 0.066 \text{ mg PS}$$

$$1 \text{ mg PS} = 5.6 \text{ calorías}$$

Los datos correspondientes a la tasa de ingestión de las almejas de las diferentes Clases de talla, se expresaron en cal/día (1 cal = 4.184 joules).

c) La tasa de producción de heces (H) se midió solamente en las almejas de talla comercial, en las diferentes combinaciones de salinidad-temperatura mencionadas. Con este fin se colocaron seis almejas en cada una de las nueve combinaciones de los factores señalados; se alimentaron con *Tetraselmis suecica* y después de dos horas, se recambió el agua de las cámaras. Las heces procedentes de una misma condición experimental se colectaron mediante un sifón, se decantaron y se congelaron. Posteriormente se midió el valor calórico, para lo cual se deshidrataron las muestras a 80 °C hasta peso constante (Estufa Blue-M) previo lavado con agua destilada. El valor calórico se determinó por duplicado en una

bomba calorimétrica Parr. Los datos de expresaron en cal/mg de heces, correspondientes a los especímenes que en conjunto produjeron dichas heces. Las tasas se expresaron en cal/día (Espina, 1987).

d) Por diferencia entre la tasa de ingestión y la reproducción de heces, se obtuvo la tasa de asimilación (A) de las almejas de talla comercial:

$$A \text{ (cal/día)} = I - H$$

e) Los valores de la tasa de asimilación se relacionaron con los valores correspondientes a la ingestión para estimar la eficiencia de asimilación (Ef.A):

$$\text{Ef.A} = [(I - H) / I] 100$$

f) La tasa de respiración (R) de todos los grupos, se obtuvo como consumo de oxígeno, medido en respirómetro cerrado. Esto es, a las cámaras del dispositivo (Fig. 3) donde se encontraban los organismos, se les cortó el aire y se sellaron con una capa de aceite vegetal. Se tomó una muestra inicial del agua de cada cámara y se determinó la concentración de oxígeno mediante un electrodo conectado a un multianalizador Orion-901. Una hora después se tomó una segunda muestra y se determinó la concentración del gas como anteriormente. Idéntico procedimiento se empleó con las cámaras testigo. El oxígeno consumido por las almejas se calculó por diferencia entre la concentración del gas de las muestras tomadas al inicio y al final del experimento, corregidas por el valor de las cámaras testigo. Las tasas de

consumo de oxígeno de las almejas, obtenidos en mg/L, se transformaron en ml/L y en seguida en cal/día, utilizando el valor oxicalórico de $4.75 \text{ cal ml O}_2^{-1}$ Thompson y Bayne (1974).

g) En las almejas de talla comercial se midió la tasa de excreción (U) como nitrógeno amoniacal, en las mismas muestras en las que se midió la concentración de oxígeno. La concentración de amoniaco se determinó empleando un electrodo conectado al multianalizador Orion-901. El amoniaco excretado por las almejas se calculó también por diferencia entre las concentraciones de amoniaco de las muestras tomadas al inicio del experimento y las tomadas después de una hora, corregidas por el valor encontrado en las cámaras testigos. Los datos expresados en $\text{mg N-NH}_3/\text{L}$ se transformaron en sus valores calóricos empleando el factor de conversión 5.94 cal mg^{-1} de N-NH_3 (Elliot y Davison, 1975). Las tasas de excreción de nitrógeno amoniacal se expresaron en cal/día.

h) El campo de crecimiento (P) de las almejas de las diferentes clases de talla, se calculó por diferencia entre la energía incorporada en el alimento ingerido (I) y la suma de la energía perdida por diferentes vías:

$$P \text{ (cal / día) } = I - (R + H + U)$$

i) La eficiencia de crecimiento bruta (K_1) se estimó relacionando el campo de crecimiento con la tasa de ingestión (I):

$$K_1 = (P / I) 100$$

3 - ANALISIS ESTADISTICO

Los datos correspondientes a las diferentes medidas del volumen de las almejas: volumen medido por desplazamiento de agua (VD), volumen calculado empleando el modelo geométrico (VT^*) y volumen interno (VI), se relacionaron con la longitud del diámetro mayor de las valvas (DM) y los datos de las tasas fisiológicas se relacionaron con el peso corporal, utilizando la transformación logarítmica (\log_{10} o Ln) del modelo potencial:

$$Y_i = a X_i^b e_i \quad (1)$$

$$\log Y_i = \log a + b \log X_i + \log e_i \quad (2)$$

Los parámetros a y b se estimaron utilizando la técnica de regresión resistente de los tres grupos propuesta por Tuckey (1977). Dicha técnica es útil cuando los supuestos clásicos de la regresión no se cumplen satisfactoriamente (Zar, 1974; Montgomery y Peck, 1982), o bien cuando el conjunto de datos por analizar contiene casos aberrantes. El carácter resistente de la técnica amortigua dichos casos.

El término e_i (ecuaciones 1 y 2) corresponde a los residuos o medida del error del modelo. Los residuos se obtienen por diferencia entre el valor observado (Y_i) y el valor esperado (\hat{Y}_i).

$$\log e_i = \log Y_i - \log \hat{Y}_i \quad (i = 1, 2, \dots, n)$$

La evaluación de la calidad del ajuste del modelo, se hizo a través del análisis de residuos, para lo cual se empleó : a) el diagrama de tallo y hoja, b) se graficaron los e_i con respecto a la variable regresora X_i y c) se efectuó la regresión entre e_i y X_i . El análisis establece que los residuos en a) se deben distribuir simétricamente en torno al cero; en b) se deben distribuir aleatoriamente en torno al cero y en c) la regresión debe tener una pendiente aproximadamente de cero (Curts, 1985; 1986). En este tipo de ajuste se empleó el programa de cómputo de Velleman y Hoaglin (1981).

También se utilizó el análisis multivariado para medir el cambio simultáneo de una tasa fisiológica (Y) con respecto a la temperatura (X_1) y al peso corporal (X_2) a una determinada salinidad. La ecuación que describe esta relación se ajustó mediante un polinomio de segundo grado:

$$Y_i = b_0 + b_1 X_1 + b_2 X_2 + b_{11} X_1^2 + b_{22} X_2^2 + b_{12} X_1 X_2$$

donde Y_i es el campo de crecimiento (P), b_1 a b_{12} son los coeficientes parciales estimados de la regresión y b_0 es la intersección en Y; es el valor de Y cuando X_1 y X_2 son cero.

La representación gráfica se hizo a través de diagramas de cajas en paralelo y de superficies de respuesta: a) en el primer caso se procedió a calcular los elementos de las cajas con la mediana (M) de los valores esperados de las tasas fisiológicas (\hat{Y}), decodificados. Además, se calcularon los

cuartiles superior e inferior (H_o y H_i). Por diferencia entre ambos valores, se determinó la amplitud de cada caja (ΔH). Las cotas superior e inferior (C_o y C_i) se estimaron a partir de las fórmulas:

$$C_o = H_o \pm 1.5 \Delta H$$

$$C_i = H_i \pm 1.5 \Delta H$$

Asimismo, los intervalos de confianza de la mediana se calcularon de la expresión:

$$IC = M \pm 1.58 \Delta H / \sqrt{N}$$

donde 1.58 es una constante, ΔH es la amplitud de la caja y \sqrt{N} es raíz cuadrada del número de observaciones en cada condición experimental (Mosteller y Tuckey, 1977).

b) Con respecto a las superficies de respuesta, se generaron a partir de las relaciones polinomiales mencionadas, para lo cual se utilizó el programa de cómputo "Statgraphics" (ibid).

RESULTADOS Y DISCUSION

RELACIONES ALOMETRICAS : VARIABLES MORFOLOGICAS

El término alometría se origina en la palabra griega *allos* que significa diferente; en Biología, alometría se refiere a la medición de ciertas proporciones del organismo que cambian de manera regular a medida que el tamaño aumenta (Schmidt-Nielsen, 1984b). El autor también menciona que en un gran número de variables tanto morfológicas como fisiológicas (Y) experimentan una variación, relativa al tamaño corporal (X), acorde a la ecuación alométrica:

$$Y = a X^b \quad (1)$$

cuya expresión logarítmica, ya mencionada, es :

$$\log Y = \log a + b \log X \quad (2)$$

Prothero (1986) establece que la palabra escala se utiliza generalmente en dos sentidos opuestos; uno se refiere al "efecto de escala" y el otro al "modelo a escala". Cuando se trata del "modelo a escala", el término implica que cualitativamente un modelo es similar a un prototipo en una o más características. En contraste, cuando el término se refiere al "efecto de escala" implica disimilitud cualitativa, sin embargo, las estructuras y procesos que se comparan son similares. Con el fin de evitar confusiones, en este trabajo se tomó en cuenta lo manifestado por Prothero (op. cit.): "los problemas de escala se pueden contemplar como pertenecientes a un subcampo de la alometría, en el cual

las estructuras o procesos que se comparan son cualitativamente similares; una vez establecida la similitud, nuestra preocupación inmediata cambia hacia consideraciones cuantitativas". En tales consideraciones cuantitativas se pueden reflejar las disparidades existentes en los organismos como consecuencia de las variaciones en la talla corporal.

En referencia a las variables morfológicas, son tres los parámetros, propios del mundo físico, que se deben tomar en cuenta: las dimensiones, los materiales y el diseño. Como los dos últimos son inherentes a cada ser vivo y su estudio pertenece al campo de la genética y al de la evolución, aquí se considerará sólo el primero.

Las dimensiones que se usan más frecuentemente para medir un organismo son la longitud y el peso. Peso y masa se usan generalmente como sinónimos en Biología, indicando la magnitud determinada por la balanza. Schmidt-Nielsen (1984) establece que la masa es de "fundamental importancia debido a que se relaciona con la resistencia de las estructuras de soporte, las demandas del sistema muscular en la locomoción, las necesidades de alimento y otros". Asimismo, agrega el autor, la masa es una medida adecuada para estimar el volumen. También se puede mencionar que es fácil de medir con precisión y exactitud.

En lo que atañe a la almeja Pismo, Searcy Bernal (1984) supone que el crecimiento de estos organismos es isométrico. El término isométrico se usa en correspondencia a la

similitud geométrica, lo que se refiere a un cuerpo cuyas magnitudes lineales guardan la misma proporción al aumentar el tamaño (Lin, 1982; Schmidt-Nielsen, 1984a y b; McMahon y Bonner, 1986; Prothero, 1986).

Es necesario recordar que en cuerpos similares, la superficie y el volumen no cambian en la misma proporción, sino que lo hacen como potencias de exponentes 2 y 3 respectivamente. Como ejemplo se puede citar a Schmidt-Nielsen (*op. cit.*) quien dice que "si dos perros de diferente tamaño son verdaderamente isométricos, las razones de sus superficies y volúmenes estarán relacionados con sus dimensiones lineales a la segunda y tercera potencia, respectivamente".

Tomando en cuenta los planteamientos mencionados es posible establecer la isometría de la almeja Pismo a través de las relaciones entre el volumen corporal y la longitud del diámetro mayor de las valvas. Si el exponente de la dimensión lineal es igual o cercano a 3, tal similitud quedaría comprobada. Con este objeto se tomó una submuestra al azar de 18 especímenes, de las 54 almejas disponibles (pp. 12) cuyas características morfológicas se presentan en la Tabla 1. Se relacionó la longitud del diámetro mayor (DM) con el volumen (VD) medido por desplazamiento de agua (100% AM). Cabe mencionar que cuando se asocia el volumen del líquido desplazado con el volumen de la almeja, se supone que ésta es un cuerpo sólido cuya forma queda definida por la superficie externa.

En la Tabla 2, a modo de ejemplo, se presenta el diagrama de tallo y hoja (TH) de los residuos (R) resultantes de la regresión resistente (N=54) entre el volumen (VD) de *Tivela stultorum* vs. la longitud valvar (DM) y el peso corporal (PT), para lo cual se utilizó el algoritmo de Velleman y Hoaglin (1981). Se puede apreciar la existencia de casos aberrantes (datos atípicos) en ambas relaciones. La distribución simétrica de los datos indica la adecuada bondad del ajuste. Dicha característica valida este modelo en ambos casos a la vez que permite el empleo de métodos paramétricos.

La regresión lineal entre el volumen y la longitud del diámetro mayor de las valvas, ajustada por mínimos cuadrados, fue :

$$\ln VD = -1.543 + 2.813 \ln DM \quad (3)$$

y la ecuación alométrica correspondiente:

$$VD = 0.21 DM^{2.813} \quad (4)$$

En la figura 4 se puede observar la existencia de datos atípicos, aunque el coeficiente de determinación de 0.87 y la razón F de 50.07, pueden considerarse satisfactorios (Tabla 3). La presencia de los datos atípicos se puede atribuir a errores en la medición porque al eliminarlos el ajuste de la recta mejoró substancialmente, con $r^2 = 0.92$. La nueva ecuación alométrica fue:

$$VD = 0.20 DM^{2.842} \quad (5)$$

Como esta nueva ecuación tiene un coeficiente de determinación mejor, $r^2 = 0.92$ en comparación al $r^2 = 0.76$ de la ecuación (4) y la desviación máxima de los volúmenes obtenidos con los exponentes 2.813 y 2.842 es menor que el 1%, se puede establecer que la ecuación (5) representa adecuadamente la variación del volumen desplazado en función del diámetro mayor de las valvas.

La desviación máxima entre los volúmenes desplazados se calculó acorde a Prothero (1986)

$$\% \text{ de desviación máxima} = 100 (10^{pIL \Delta} - 1)$$

donde Δ es la diferencia entre los exponentes y pIL es la forma logarítmica (\log_{10}) del intervalo (I) de la longitud (L), la cual se calcula como la razón entre la magnitud máxima y mínima del intervalo :

$$pIL = \log_{10} (L_{\max} / L_{\min})$$

Los coeficientes de proporcionalidad a de las ecuaciones (4) y (5), son iguales (primera cifra decimal). El valor de $\Delta = 0.03$; $L_{\max} = 12.84$ cm y $L_{\min} = 10.16$ cm, por lo tanto:

$$pIL = \log 1.26 = 0.10$$

$$\begin{aligned} \% \text{ Desv. M\acute{a}x.} &= 100 (10^{0.1 \times 0.03} - 1) \\ &= 100 (10^{0.003} - 1) \\ &= 100 (1.007 - 1) \\ &= 0.7 \% \end{aligned}$$

Cabe recordar que si el exponente de la ecuación

5

potencial es exactamente 3 el crecimiento del volumen con respecto al de las valvas del molusco sería isométrico. Al comparar los datos utilizando la ecuación cuyo exponente es 2.842 con los datos calculados empleando el exponente ideal, se comprobó que la diferencia era menos de un 4% (Prothero, 1986). Con base en estos resultados es posible establecer el comportamiento isométrico de tal relación para *Tivela stultorum* de talla comercial.

Por otra parte, en la Tabla 2, se puede apreciar que las pendientes de la regresión entre el volumen y DM, ajustado por el método resistente de los tres grupos de Tuckey (1977) es cercano a 3, aunque la desviación máxima es mayor a la obtenida al ajustar la recta logarítmica por el método de mínimos cuadrados; 7% y menos de 4% respectivamente. En contraste, en la relación entre el DM y el peso corporal (PT), cuya pendiente debiera tener un valor de 1, esto se cumple exactamente; la desviación resultante entre el valor observado ($b = 1.053$) y el valor esperado ($b = 1$) fue de 1.2%. Así, el tamaño de la muestra no influye substancialmente los resultados.

Una vez establecida la isometría del volumen de la concha de la almeja, se consideró importante crear un modelo para medir dicho volumen de manera más fácil y que permitiera además, ampliar el intervalo en el cual se cumple la condición de isometría. El primer atributo del modelo se logra si en su elaboración se emplea solamente la medición de las dimensiones lineales del bivalvo.

Al observar con detenimiento las valvas de la almeja Pismo, resulta fácil concebir que en su forma se pueden inscribir un cono y un semielipsoide. Así, el volumen de la concha resultaría de la suma de los volúmenes de estos cuerpos geométricos.

Para comprobar la validez del modelo geométrico (Fig. 2) se tomó al azar una muestra de 21 ejemplares de talla comercial cuyas características se presentan en la Tabla 2. Los volúmenes del cono (V_c) y del semielipsoide (V_e) se calcularon de las fórmulas básicas para estos cuerpos geométricos:

$$V_c = 1/3 (h_c S_{base})$$

donde h_c es la altura del cono y S la superficie de la base; como ésta es elíptica se calculó de la fórmula:

$$S_{base} = \pi / 4 (a_c b_c)$$

a y b se refieren a los diámetros mayor y menor de la elipse. El volumen del elipsoide se estimó de:

$$V_e = 2/3 (S_{base} C)$$

es decir, la base del cono es la misma que la del semielipsoide y C , es la altura de éste. El volumen total de la almeja (VT) resultó de:

$$VT^* = V_c + V_e$$

donde el asterisco denota que VT se calculó a partir del modelo.

En este modelo se supone nuevamente que la almeja es un cuerpo sólido delimitado por la superficie exterior. Al establecer la relación entre las variables, se obtuvo la recta logarítmica (Fig. 4):

$$\ln VT^* = -2.198 + 3.042 \ln DM$$

$$VT^* = 0.11 DM^{3.042} \quad (6)$$

En la Tabla 3 se presenta la evaluación de la ecuación logarítmica; el coeficiente de determinación obtenido, fue de 0.92. Al considerar la desviación máxima (Prothero, 1986) entre los valores de volumen obtenidos utilizando el exponente 3.042 de esta ecuación y aquellos calculados empleando $b = 3$, que establece la condición ideal de isometría, se encontró una cifra inferior al 1%. Esto significa que los valores determinados con el modelo geométrico, se ajustan a una ecuación alométrica que establece claramente la isometría.

Asimismo, cabe destacar que el intervalo de la longitud del diámetro mayor de las almejas consideradas en el modelo geométrico y las de la muestra utilizada en la determinación del volumen por desplazamiento de agua, se traslapan (Tabla 2). Se puede concluir por lo tanto que el modelo es válido para este intervalo de talla.

Con el fin de verificar si se podía ampliar dicho intervalo manteniendo las condiciones de isometría, se tomó al azar una submuestra de 30 organismos de los 60 disponibles de almejas de la Clase M cuyas características morfológicas se presentan en la Tabla 2. La ecuación logarítmica obtenida, con $r^2 = 0.995$ (Tabla 5; Fig. 5) fue:

$$\text{Ln VTM} = -2.198 + 3.074 \text{ Ln DM}$$

y la ecuación alométrica :

$$\text{VTM} = 0.11 \text{ DM}^{3.074} \quad (7)$$

de donde se desprende que en las almejas medianas también existe isometría.

De lo anteriormente expuesto, se desprende que en *Tivela stultorum* el cambio de volumen total con el aumento de tamaño es isométrico en un intervalo de longitudes de:

$$1.645 \leq \text{DM} \leq 12.840 \text{ cm}$$

y que la ecuación

$$\text{VT} = 0.11 \text{ DM}^3 \quad (8)$$

modela estrechamente esta relación.

También interesa analizar el cambio del volumen interno con el aumento del tamaño corporal de la almeja Pismo, reflejado en las magnitudes lineales de las valvas.

Si el volumen exterior tiene un crecimiento isométrico, es lógico suponer que el volumen interior (VI) crece de la misma forma, por consiguiente la ecuación alométrica será:

$$VI = a DM^b$$

Al considerar la longitud interior de las valvas, sin embargo, es necesario tomar en cuenta el espesor de éstas (Searcy Bernal, 1984):

$$LI = DM - 2G$$

donde G es el grosor de las valvas.

Si se toma en consideración la simetría del volumen externo se puede decir que

$$G/DM = K = \text{constante}$$

de donde

$$G = K DM$$

entonces

$$\begin{aligned} VI &= a [DM - 2G]^b \\ &= a [DM - 2K DM]^b \\ &= a DM^b [1 - 2K]^b \\ &= a [1 - 2K]^b DM^b \end{aligned}$$

si a la expresión: $a [1 - 2K]^b$ se denomina a^* , entonces

$$VI = a * (DM)^b$$

La ecuación predice que el crecimiento del volumen de la cavidad con respecto a la longitud total del diámetro mayor de la concha es similar al crecimiento del volumen externo con respecto a la misma medida de longitud. Los exponentes son iguales; en este caso, iguales a b.

Con el fin de comprobar tal suposición se midió el volumen, en las mismas muestras de almejas de talla comercial (N=21) y de talla mediana (N=22), introduciendo líquido en el interior de las conchas selladas; el volumen de este líquido proporcionó la medida del volumen de la cavidad. Las rectas de regresión (Figs. 4 y 5; Tablas 3 y 4) para ambas muestras y las ecuaciones alométricas fueron:

Talla comercial: $\ln VI = -2.399 + 2.982 \ln DM$
 $(r^2 = 0.866)$

$$VI = 0.09 DM^{2.982} \quad (9)$$

Talla mediana: $\ln VI = -2.4516 + 2.976 \ln DM$
 $(r^2 = 0.993)$

$$VI = 0.09 DM^{2.976} \quad (10)$$

Los resultados indican que en efecto, al variar el tamaño corporal evaluado para la almeja Pismo mediante una magnitud simple (longitud del diámetro mayor de la concha) el crecimiento de la cavidad es isométrico y similar al del

volumen externo.

La determinación del volumen de la cavidad es importante ya que por una parte reafirma la isometría del crecimiento de la concha y por otra es fundamental para establecer índices de condición para esta especie, que describan el estado fisiológico de los organismos en situaciones determinadas. Las implicaciones que estos resultados tienen para la acuicultura, se discutirán más adelante.

RELACIONES ALOMETRICAS : VARIABLES FISIOLÓGICAS

Tivola stultorum es un bivalvo filtrador cuya forma y estructura están en concordancia con su habitat. La almeja Pismo, de gruesa concha en comparación con la de otros bivalvos, vive en playas y barras arenosas expuestas al fuerte oleaje de la costa abierta. Se entierra cerca de la superficie y se alimenta de organismos diminutos y partículas orgánicas que puede extraer por acción de los cilios e introducirlos a la cavidad del manto a través del sifón inhalante (Coe, 1947). Los sifones, relativamente cortos, de acuerdo al tipo de alimentación, comprueban las descripciones del autor en cuanto a que esta almeja se entierra a baja profundidad (Zwartz y Wanink, 1989).

El filtrador bombea agua a través de las branquias con lo cual obtiene tanto el alimento como el oxígeno indispensable para llevar a cabo los procesos de oxidoreducción con la concomitante obtención de energía. Los

destinos de la energía incorporada con el alimento ingerido y los diversos procesos asociados, necesariamente experimentarán modificaciones al cambiar el tamaño del animal.

Las ecuaciones alométricas que describen adecuadamente las tasas fisiológicas (Y) son de la misma forma que las que describen las variables morfométricas esto es :

$$Y = a X^b \quad (1)$$

donde X es el peso corporal y a y b son constantes. Se prefiere este modelo debido a que proporciona un mejor ajuste a los datos biológicos, aún en intervalos estrechos de peso.

Además estas ecuaciones son útiles como patrones de comparación ya que pueden revelar las desviaciones que experimente cierta tasa al cambiar la talla del organismo; asimismo sirven para estimar la magnitud del cambio de la función "pero no hay que perder de vista que no son leyes biológicas" (Schmidt-Nielsen, 1984b).

Tasa de Filtración (TF)

La tasa de filtración se ha determinado en numerosas especies, sin embargo no existe un patrón de comparación único debido a la gran variabilidad observada. La dispersión de los valores es atribuida por una parte al método empleado en la medición del proceso; por otra, a la influencia de los

factores ambientales como la salinidad y la temperatura y a la concentración del material particulado en suspensión. Aunado a lo anterior, se encuentra la diferencia entre los intervalos de talla en los que se llevó a cabo la evaluación del proceso.

Varios autores mencionan que generalmente la tasa de filtración disminuye cuando la concentración de partículas en el medio es alta; que se incrementa al subir la temperatura y que también aumenta a medida que crece el animal (Winter, 1970; Navarro y Winter, 1982; Bricelj y Malouf, 1984).

El efecto del tamaño sobre esta tasa, es evidente en *Tivela stultorum*. Cuando se establecen las relaciones entre la tasa de filtración y el peso seco (PS) corporal, es necesario tener en cuenta que la pendiente de la recta logarítmica describe el fenómeno relacionado con el crecimiento, en este problema de escala (Meyhöfer, 1985). En la almeja Pismo, al considerar cada intervalo de PS, por separado, se pudo observar (Tabla 6) que en las de menor talla como en las de tamaño intermedio, las pendientes de las rectas ajustadas por la técnica de regresión resistente fueron positivas. En las primeras, la tasa de cambio fue mucho más pronunciada que en las medianas; las pendientes corresponden a $\tan 56.5^\circ$ y $\tan 44.9^\circ$, respectivamente. Por lo tanto la tasa de filtración aumenta al incrementarse el peso al igual que en otras especies de bivalvos.

Entre los ejemplos citados en la literatura se pueden

mencionar, entre otros, a *Mya arenaria*, *Macoma baltica*, *M. nasuta*, *Mulinia lateralis*, *Donax vittatus*, *Chlamys islandica*, *C. hastata*, *Aulacomya ater*, *Mytilus californianus* y la más estudiada, *Mytilus edulis* (Vahl, 1973; Ansell y Sivadas, 1973; Winter, 1973; Bayne y Widdows, 1978; Widdows, 1978; Griffiths y King, 1979; Navarro y Winter, 1982; Meyhöfer, 1985). Para todas estas especies, el valor de la pendiente de la relación mencionada es positivo y se encuentra entre 0.34 y 0.95. En *Tivela stultorum*, de alto peso seco, se observaron valores que discrepan con los obtenidos para la generalidad de los bivalvos ya que la relación tuvo una pendiente negativa (Tabla 6), lo cual significa que los animales más pequeños de este intervalo filtraron más intensamente que los más grandes.

Tentativamente se podrían ofrecer dos explicaciones a lo ocurrido en el grupo de almejas de tamaño comercial. Por una parte, si se considera la amplitud del intervalo desde peso seco menores que la unidad hasta de 15 g, la pendiente negativa de la tasa de filtración sería un hecho atribuible al fenómeno de crecimiento en el sentido que las funciones de los animales de mayor edad, tienden a estabilizarse y por otra que entre las tallas correspondientes a esta Clase C se encuentran confundidos dos grupos. Esto sólo se podría comprobar repitiendo el experimento con un mayor número de almejas en los grupos que se identificaron como diferentes.

Con respecto a la temperatura y a la salinidad, se mantuvieron constantes en todos los experimentos en 21 °C y 100% AM. La concentración de algas (*Tetraselmis suecica*)

disponible en el medio para las almejas de la Clase M y C fue de 40 a 50 mil células/ml. En las de la Clase A, fue de 90 mil células/ml, pero como cada grupo estaba constituido por 10 especímenes, la cantidad aprovechable para cada uno fue de 9×10^8 cél./ml. Esta menor concentración pudo haber estimulado la tasa de filtración de las almejas pequeñas, lo que explicaría la inclinación tan pronunciada de la recta de regresión, calculada en este grupo.

La ecuación alométrica predice que la tasa de filtración por unidad de peso seco corporal es menor en las almejas pequeñas de menos de 1 g, que en las medianas de cerca de 2 g y que en las más grandes de aproximadamente 15 g PS. Los valores esperados fueron 2.25, 2.35 y 8.45 $L h^{-1} g^{-1}$ PS, tomando en cuenta que en conjunto las 10 almejas de la Clase A, filtraron 22.54 $L h^{-1} g^{-1}$ PS. Estas cifras corresponden a la intersección de la recta logarítmica con el eje de las ordenadas y por tanto equivalen a la razón, entre la tasa de filtración y el tamaño corporal.

Tal razón es útil para establecer comparaciones con otras especies, aunque es necesario considerar que la ecuación "predice solamente el valor promedio de un organismo típico de una talla dada y los animales reales, siempre se desvían de esta norma idealizada" (Schmidt-Nielsen, 1984b). Los valores así obtenidos para las almejas pequeñas y medianas concuerdan con los citados en literatura para otras especies de moluscos bivalvos cuyos valores se encuentran entre 2 y 5 $L h^{-1} g^{-1}$ PS (Vahl, 1973; Meyhöfer, 1985), en cambio en las almejas de talla comercial, el valor esperado

fue de $8.45 \text{ L h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ PS y no es comparable con los citados anteriormente. Probablemente tal discrepancia se deba al intervalo de peso considerado; al respecto en una misma especie, *Mytilus californianus*, Meyhöfer (1985) encontró valores de $5 \text{ L h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ PS y cita que otros autores han reportado tasas máximas de $2.0 \text{ L h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ PS; también menciona que dicha especie tiene tasa muy similares a *M. edulis* para la cual se han citado cifras de 6 a $7 \text{ L h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ PS. Tales discordancias las atribuye a la diferencia entre los métodos utilizados para determinar la tasa de filtración. Asimismo argumenta que los métodos directos que no envuelven cateterización, son los más confiables, como el empleo del flujómetro. Los valores medios y medianos esperados de la tasa de filtración (L/h) de las almejas de las diferentes Clases de talla, se presentan en la Tabla 7.

Por otra parte, la asociación entre la tasa de filtración y el peso corporal en *Tivela stultorum*, no tuvo similitud geométrica. Si existiese tal similitud, el exponente del peso de la relación alométrica sería de 0.667. Por lo tanto en la almeja Pismo de pequeña talla (Clase A), la tasa de filtración aumenta más rápidamente que el tamaño, lo mismo ocurre en las de Clase M (Tabla 6). Pocas especies presentan dicha similitud, entre éstas Meyhöfer (1985) cita a *Mytilus californianus* ($b = 0.715$) y menciona que en *M. edulis* la pendiente es de 0.66. En *Tivela stultorum* de talla comercial, la pendiente fue negativa, lo que indica que en este intervalo de tallas, la tasa de filtración disminuye al aumentar el tamaño del animal.

Tasa de Ingestión (I)

Tivela stultorum al igual que muchos lamelibranquios ingiere, indiscriminadamente, tanto partículas asimilables como no asimilables. El estudio del contenido estomacal de la almeja, paralelo al del material disponible en el medio, ha llevado a concluir que de éste, las diatomeas, las bacterias, los flagelados del zooplancton, los gametos de los invertebrados, las zooesporas de las algas y la materia orgánica del detritus contribuyen de manera substantiva a la nutrición de la almeja Pismo (Coe, 1947; Fitch, 1950; 1977).

En el trabajo de Coe (*op. cit.*) se destacó lo reducido de los requerimientos diarios de la almeja ya que "sólo podría obtener 0.3 g de materia orgánica/día siempre que fuera capaz de ingerir y asimilar toda aquella existente en el medio"; se refiere a un organismo de 7 cm que filtra 60 L/día y que se ha tardado de 4 a 6 años en alcanzar dicha talla. En el mismo trabajo, compara el crecimiento de este animal con el de *Mytilus californianus* y con el de *M. edulis* *diagenensis* los cuales logran una talla similar (6 a 8.6 cm) a la edad de un año, en condiciones favorables; por lo tanto concluye que la almeja Pismo es un organismo de relativamente lento crecimiento.

La tasa de crecimiento de un organismo, se correlaciona con la disponibilidad de alimento así como con la temperatura y con la edad. En los filtradores que se alimentan de detritus y de material suspendido, el proceso de la digestión es intracelular; la almeja Pismo, no es una excepción (Coe,

1947; Fitch, 1977).

La tasa de ingestión del filtrador se puede determinar si se conocen la tasa de filtración y la concentración de las partículas existentes en el medio, siempre que no se produzcan pseudoheces (Winter, 1978; Griffiths y King, 1979).

La tasa de ingestión envuelve varios procesos aunados a la tasa de filtración, íntimamente relacionados; se mencionan el transporte de agua a través de las estructuras filtradoras, la separación de las partículas del medio y el transporte de éstas a la boca.

Así, el flujo de agua influye en la retención de las partículas y a su vez depende de la resistencia del filtro -la branquia- ya que si ésta es alta, la velocidad del flujo disminuye. La separación de las partículas del medio ocurre a nivel de las branquias, por lo que a su vez depende tanto del flujo de agua como del área, a través de la cual se lleva a cabo la filtración. Las partículas retenidas permanecen en suspensión hasta que son ingeridas; paralelamente otras partículas son embebidas en mucus y eliminadas como pseudoheces.

Barker-Jørgensen (1981) cita que *Mytilus edulis* puede cambiar desde la ingestión total de las partículas retenidas hasta la eliminación completa de éstas en las pseudoheces, aún si los individuos se mantienen en condiciones similares;

además menciona que la producción de mucus es estimulada por la presencia de una cierta cantidad de partículas pequeñas aunque la concentración no alcance niveles a los cuales se produzcan pseudoheces. A su vez Meyhöfer (1985) establece que el compromiso entre las variables envueltas en el proceso de ingestión, podrían ser parte de una adaptación en la selección del tamaño de las partículas y la eficiencia con la cual son retenidas durante el proceso de filtración, con una razón costo/beneficio baja.

Sin embargo, es necesario aclarar que la tasa de ingestión del alimento no es en sí misma una medida de la energía disponible para cubrir las necesidades del organismo puesto que parte de su contenido energético se pierde vía heces; por lo tanto la energía disponible es función de la tasa de asimilación, como se discutirá más adelante.

La tasa de ingestión de *Tivela stultorum*, se determinó del producto entre la tasa de filtración y el valor calórico del medio ya que durante los experimentos, de lapsos cortos, no se produjeron pseudoheces. El intervalo de confianza del valor mediano de la tasa de ingestión indica que las almejas pequeñas ingirieron 1.89 a 17.39 cal/día; estos valores se elevaron hasta 1113-1191 cal/día y 1789 - 1995 cal/día en las almejas medianas y en las de talla comercial, respectivamente (Tabla 7). Los valores medianos expresados como razón referida al peso seco corporal fueron 3110, 631 y 132 cal día⁻¹ g⁻¹ PS respectivamente, lo cual indica que al disminuir el tamaño de las almejas la actividad de alimentación aumentó considerablemente. Esto significa que

las almejas pequeñas ingirieron 80% más alimento que las medianas y 96% más que las de talla comercial.

Si se consideran los parámetros de la regresión logarítmica se puede visualizar una familia de rectas con diferentes inclinaciones (Tabla 6). La correspondiente a las almejas de la Clase A, tiene una pendiente de 1.276 (tan 51.9°), la recta siguiente declina hasta 0.724 (tan 35.9°) y en las talla comercial disminuye hasta 0.381 (tan 20.9°). Las pendientes fueron estadísticamente diferentes (Prothero, 1986).

La pendiente positiva de las regresiones entre la tasa de ingestión y el peso seco, pone de manifiesto que en los intervalos de peso correspondientes a los diferentes grupos, los animales más grandes tuvieron una tasa de ingestión mayor que los más pequeños, lo cual concuerda con lo descrito en la literatura (Thompson y Bayne, 1974; Winter, 1973; Navarro y Winter, 1982; Bricelj y Malouf, 1984).

En referencia al valor de las pendientes de las rectas logarítmicas que describen la actividad de alimentación al variar el peso de las almejas, se encontró que al igual que la tasa de filtración, no existe simetría. En todas las clases de peso, la tasa de ingestión cambia más rápidamente que el tamaño corporal.

Al considerar la intersección de la recta con la ordenada, se notó una ligera disminución de la ingestión por unidad de peso, en forma global, con valores de 8128, 745 y 679 cal/día (Tabla 6). Sin embargo, los valores promedios y

medianos concuerdan con la tendencia general de los bivalvos. Esto se refiere a que a medida que aumenta el tamaño, la captación de alimento se incrementa (Tabla 7).

Por otra parte, mucho se ha discutido acerca de la regulación del complejo proceso de la digestión de los bivalvos. Griffiths y King (1979) argumentan que si varía la tasa de filtración al cambiar la concentración de alimento en el medio, tales variaciones influirán la tasa de ingestión. Altas concentraciones de un material suspendido afectan negativamente la tasa de filtración y por lo tanto, la tasa de alimento ingerido, debido a la producción de pseudoheces. Este mecanismo se ha observado en *M. edulis*, *M. chilensis* y *Mercenaria mercenaria* (Thompson y Bayne, 1974; Navarro y Winter, 1982; Bricelj y Malouf, 1984).

En *Tivela stultorum* la concentración de células de *Tetraselmis suecica* disponibles para los diferentes grupos de animales fue 9000, 30000 y 50000. Con respecto a la tasa de filtración, en forma general se elevó al incrementarse el tamaño de los organismos como se discutió anteriormente, aunque entre las almejas medianas y las de talla comercial no hubo diferencias ya que los intervalos de confianza de los valores medianos se traslapan (Tabla 7); la tasa de ingestión también aumentó. Estos resultados se podrían interpretar como ausencia de regulación por los mecanismos mencionados, sin embargo, hay que considerar otros elementos de discusión. Esto es, no se observaron pseudoheces por lo reducido del lapso de experimentación. La asimilación fué alta en las almejas de talla comercial debido a que sólo el 5% del

alimento ingerido se perdió en las heces evacuadas. En consecuencia, la eficiencia de asimilación de este grupo también se considera alto ya que alcanzó un valor del 95%.

Como la eficiencia de asimilación es la razón entre la tasa de asimilación y la de ingestión, si ésta crece la eficiencia disminuye (Widdows, 1978; Winter, 1978). También se ha encontrado que la eficiencia es independiente de la talla (Thompson y Bayne, 1974) aunque en altas concentraciones de material suspendido se reduce en los animales grandes (Widdows, 1978). Como esto no se observó en *Tivela stultorum* de tamaño comercial, se puede inferir que o bien la concentración de algas de 50×10^3 cel./ml, no se puede considerar alta para estas almejas o que la eficiencia de asimilación del 95% es alta porque se alimentó con algas cultivadas (Malouf y Breese, 1978).

La eficiencia de asimilación se estimó en un 75% en las almejas pequeñas y medianas debido a que no se midió la tasa de producción de heces. Se justifica esta cifra con base en la literatura ya que se ha encontrado que en otros lamelibranquios la tasa de asimilación permanece constante entre 15 y 40×10^3 cél./ml (Winter, 1969; Vahl, 1973; Thompson y Bayne, 1974; Widdows, 1978; Griffiths y King, 1979; Navarro y Winter, 1982), si bien se postula que en los animales de mayor tamaño la asimilación es alta debido a que tienen una superficie branquial grande, lo cual les permite una mayor captación de alimento.

Los resultados derivados de la estimación de la eficiencia de asimilación en las Clases A y M permiten comparar las tasas de asimilación de los tres grupos (Tabla 7). Las cifras fueron de 7.23, 864 y 1769 cal/día. Tal comparación es correcta ya que no cambió la naturaleza del material ingerido (Griffiths y King, 1979) aunque sí la cantidad, en consecuencia se podría inferir, que en la almeja Pismo la tasa de asimilación depende tanto del tamaño corporal como de la concentración de las partículas en suspensión, cuando se le alimenta con *Tetraselmis suecica*.

Tasa de Respiración (R)

Cuando se mide la tasa metabólica de un organismo tradicionalmente se consideran tres niveles; el primero se refiere a la necesidad de energía mínima para el mantenimiento de las funciones vitales de un animal inactivo y se denomina metabolismo estándar; en el otro extremo se encuentra el metabolismo activo que se relaciona con la energía requerida para sostener condiciones de actividad máxima. En el nivel intermedio se encuentra la tasa metabólica de rutina que incluye las demandas energéticas de la actividad espontánea.

Cada nivel metabólico puede ser afectado en forma diferente por numerosos factores externos como la disponibilidad de oxígeno del medio, la temperatura, la salinidad y el alimento, entre otros. Con respecto a los factores internos, se deben mencionar el tamaño corporal y la condición del organismo.

El metabolismo se mide generalmente en forma indirecta como consumo de oxígeno, aunque se conoce que todos los animales y especialmente los bivalvos, tienen mecanismos que les permite extraer energía del alimento ingerido en ausencia de oxígeno. Aún en condiciones normóxicas, los bivalvos extraen parte de la energía de éste a través de procesos anaeróbicos. El factor desencadenante de tales mecanismos es la disminución de la concentración del oxígeno disuelto en el agua del medio (Galtsoff, 1964).

En este trabajo, se midió el consumo de oxígeno en respirómetro cerrado, pero se tuvo la precaución de disminuir el tiempo de experimentación con el fin de evitar que la concentración del gas interfiriera con la medición ya que los bivalvos poseen la capacidad de regular la tasa de consumo de oxígeno cuando cambia la concentración del gas en el medio (Galtsoff, *Op. cit.*). Asimismo, la temperatura y la salinidad se mantuvieron constantes (21 °C y 100% AM).

En referencia a la temperatura, Widdows (1973b) menciona que en los invertebrados de la zona litoral se observa una relativa independencia de la temperatura de la tasa metabólica estándar. Este tipo de control, se interpreta como una respuesta adaptativa de los especímenes a un ambiente caracterizado por amplios y rápidos cambios de temperatura. El autor agrega que en *Mytilus edulis* "en marcado contraste con las tasas estándar y activa el consumo de oxígeno de rutina es dependiente de la temperatura con un valor de Q_{10} sobre 3". En *Tivela stultorum* de talla comercial se demostró que la tasa de consumo de oxígeno activa era dependiente de

la temperatura, aunque no se calculó el coeficiente de temperatura Q_{10} (Espina, 1987). En el mismo trabajo se encontró que la salinidad influye sobre la respuesta respiratoria de la almeja Pismo; por esta razón este parámetro se mantuvo constante con el fin de analizar el efecto del peso corporal sobre la tasa metabólica de los especímenes. Se midió el nivel activo ya que el experimento se realizó a continuación de la cuantificación de la tasa de filtración, es decir, en animales recién alimentados, después de haberse mantenido en ayuno por las 48 horas previas al primer experimento.

Al medir las respuestas fisiológicas, es necesario distinguir entre respuestas inmediatas y respuestas de aclimatación (Kinne, 1975; Bayne, 1975; Schmidt-Nielsen, 1984; Hoar, 1978). En esta parte del trabajo los animales se mantuvieron a la temperatura experimental por 20 a 25 días, lo cual se considera un lapso suficiente para que las principales respuestas fisiológicas alcanzaran un cierto estado estable. Esta precaución se tomó porque se conoce que esta temperatura no se encuentra en el intervalo biocinético de otros bivalvos. Por ejemplo, de Vooy's (1976) encontró que en *M. edulis* disminuye la tasa de consumo de oxígeno a 21 °C, lo cual es indicativo del estrés producido por la temperatura.

En referencia a las ecuaciones alométricas que describen las respuestas metabólicas en relación al tamaño corporal (Tabla 6), los valores del exponente del peso de las tres clases de talla fueron similares: 0.60, 0.63 y 0.66

respectivamente. Al respecto Ansell (1973) indica que un valor de 0.703 es común a 16 especies de bivalvos y que no difieren de una pendiente de 0.75 reportada como general para los poiquiloterms. Este autor trabajó con *Donax vittatus* para la cual encontró un valor de 0.865. A su vez Thompson y Bayne (1974) mencionan que la inclinación de la línea T (recta logarítmica) es de aproximadamente 0.7 ($\tan 34.99^\circ$) y es bastante estable entre los bivalvos. Para *Aulacomya ater*, se reportan cifras de 0.56 a 0.73 ($\tan 29.2^\circ$ - $\tan 36.1^\circ$), con valores mayores en organismos de tallas grandes (Griffiths y King, 1979). Asimismo, en *Chlamys delicatula*, de 0.025 a 1.5 g PS, la pendiente de la recta logarítmica fue de 0.539 (Mackay y Shumway, 1980) y en el mismo sentido Vahl (1981) encontró, en *Chlamys delicatula*, una pendiente de 0.78. Así, los resultados encontrados en *Tivela stultorum* no son diferentes de los reportados en la literatura.

En contraste con la constancia de la tasa de cambio del consumo de oxígeno a medida que aumenta el tamaño, la intersección de la recta con el eje de las ordenadas que representa la intensidad del proceso experimenta amplias variaciones. Más de veinte años de investigación activa en este campo han llevado a concluir que entre los múltiples factores a los que se puede atribuir la variabilidad, en dichos valores común a los bivalvos, se encuentran la temperatura, la estación del año, la concentración del alimento, la actividad gametogénica y el tamaño corporal. Así, en especímenes maduros de *Mytilus dulcis*, la tasa de consumo de oxígeno por unidad de peso aumenta en el invierno en conjunción con la gametogénesis y la utilización de las reservas de glucógeno (Barber y Blake, 1985). En la misma

especie de Vooy's (1976) reportó que la temperatura era el principal factor regulador y limitante del proceso. En *Aulacomya ater*, Griffiths y King (1979) encontraron una intersección de la recta logarítmica de 0.15 a 0.24 ($\text{ml O}_2 \text{ h}^{-1}$); atribuyen la variación al aumento en la ración ya que cualquier cambio en la tasa de filtración o en la eficiencia de asimilación, debida a las diferencias en la concentración del alimento disponible, se reflejarán en el gasto metabólico. Widdows (1978) también encontró que el consumo de oxígeno de *Mytilus edulis* aumenta cuando el alimento se encuentra en mayor cantidad en el medio y concuerda con Bayne, et al. (1978b) en que la tasa metabólica aumenta en la estación del año en la cual se observa actividad gametogénica.

Aunado al efecto que producen los factores mencionados sobre la tasa respiratoria de peso unitario se puede mencionar el tamaño corporal. La tasa de cambio de la actividad metabólica al aumentar la talla, se puede asociar con el aumento de la demanda de energía como ocurre en *Tivela stultorum* cuando se comparan los valores esperados promedios y medianos de las diferentes Clases de talla, los cuales aumentan significativamente (Tabla 8.). En cambio, cuando se comparan las rectas logarítmicas (Tabla 6), se puede observar que en la familia de líneas paralelas con inclinación promedio de 0.63 ($\tan 32.2^\circ$), el consumo de oxígeno correspondiente a las almejas de talla comercial ocupa un lugar intermedio. Tentativamente se podría atribuir este comportamiento a que en esta Clase se encuentran confundidos dos grupos de diferente tamaño. Los valores calculados correspondientes fueron 34.5 para las medianas, 15.38 para

las de talla comercial y $12.6 \text{ cal día}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ PS}$ para las almejas pequeñas.

El análisis de las pendientes indicó una cierta isometría; esto es, la tasa de consumo de oxígeno aumenta tan rápidamente como lo hace el tamaño corporal en todos los intervalos de pesos considerados. La isometría se identifica con un valor de 0.67 para la pendiente. Las desviaciones de las diferentes Clases de peso, A, M y C, con respecto a dicho valor, calculadas acorde a Prothero (1986), fueron 2.27%, 8.52% y 0.46% respectivamente.

Por otra parte, en la respuesta respiratoria de los bivalvos se pueden reconocer tres procesos estrechamente relacionados; estos son, la tasa de filtración, el consumo de oxígeno y la extracción de gas de la cantidad desponible en el medio. En *Tivela stultorum*, se comprobó la dependencia del peso de los dos primeros procesos.

La eficiencia de extracción del oxígeno es uno de los mecanismos que tienen los bivalvos que les permiten regular la tasa de consumo de oxígeno en condiciones de altas temperaturas con la concomitante disminución de la concentración del gas en el agua del medio. Por ejemplo, en *Mytilus edulis* se observó un aumento de la eficiencia de la remoción de oxígeno al incrementarse la temperatura ambiental de 4.5% a 11.9% (Widdows, 1973a). Esto fue comprobado más tarde por Vooy's (1976), en la misma especie, para la cual reporta un aumento de 3 a 12 % .

En *Tivela stultorum* (Tabla 8), se encontró que la temperatura y también la salinidad afectan la extracción de oxígeno de las almejas de talla comercial. Así, en 21 °C la extracción fue de 23% en 80‰ de agua de mar y aumentó a 40% en 110‰ de AM; al descender la temperatura, la eficiencia de extracción disminuyó hasta 3.2% en la combinación de 13 °C y 110‰ AM. Por unidad de peso corporal las cifras variaron de 0.57 a 2.94% en las 9 combinaciones de salinidad-temperatura ensayadas en esta Clase de talla (Espina, 1987). La baja eficiencia observada generalmente en los bivalvos, se atribuye a altas tasas de filtración (Widdows, 1973a).

En la Tabla 8, se presentan los resultados obtenidos acerca de la eficiencia de extracción de la almeja Pismo de diferentes Clases de talla. Es posible observar que el peso también influye la remoción de oxígeno del agua del medio con tendencia a aumentar a medida que se incrementa el tamaño de los organismos. En las almejas pequeñas y medianas no se encontraron diferencias significativas ya que los intervalos de confianza se traslaparon. El intervalo de la respuesta se puede considerar por lo tanto entre 5.74 y 10.04 %, en cambio las almejas de mayor tamaño removieron hasta un 17.6% del oxígeno disponible en el medio. Con respecto a la concentración del gas disuelto en el agua, ésta fue de 6.00, 6.80 y 6.22 mg O₂L⁻¹ en los tres grupos, respectivamente.

RELACIONES ALOMETRICAS : INTEGRACIONES FISIOLOGICAS SIMPLES

Los organismos que se alimentan de materia en suspensión poseen una serie de estructuras que les permiten separar las partículas del medio. Estos animales se pueden dividir en filtradores pasivos y activos; los primeros dependen, en gran medida, del flujo de agua circulante. Los filtradores activos pueden atraer la materia suspendida con la ayuda de cilios y de músculos que aumentan la velocidad del flujo. En todo caso, las corrientes ambientales les proporcionan mucho más alimento que el que pueden obtener por medio de corrientes autogeneradas. Best (1988) menciona que la diferencia es de un orden de magnitud aproximadamente. Las estructuras y el mecanismo de filtración de la almeja Pismo han sido descritas exhaustivamente por Coe (1947) y Fitch (1977).

También es necesario recordar que el flujo de agua autogenerado por el filtrador, le ayuda a mantener una cierta cantidad del oxígeno disuelto en contacto con las branquias debido al constante recambio de la película de agua próxima a éstas. De este modo el animal, a la vez que se alimenta, obtiene el oxígeno necesario para sus procesos metabólicos.

Al considerar que la tasa de filtración (TF) es una medida de la incorporación de alimento (con las restricciones mencionadas anteriormente) y la tasa de consumo de oxígeno (R) proporciona una medida del metabolismo aerobio del organismo, la integración de ambas respuestas ayuda a estimar la concentración de alimento que debe estar presente en el agua para cubrir los requerimientos energéticos de los

bivalvos (Vahl, 1973; 1981). Esta integración se realiza estableciendo la razón TF/R, la cual se denomina requerimiento de convección (RC):

$$TF/R = RC \text{ (L} \cdot \text{mlO}_2^{-1}\text{)}$$

Con el fin de conocer los requerimientos de convección de *Tivela stultorum* de diferentes Clases de Talla, se dividieron las ecuaciones alométricas, en su expresión logarítmica correspondientes a la TF (L/h) vs. PS (g) de las tres Clases de talla. En el ajuste de estas regresiones se empleó el método resistente de los tres grupos de Tuckey (1977). En la Tabla 6 se presentan los parámetros de las regresiones correspondientes a la tasa de filtración. Las relaciones entre la tasa respiratoria en $\text{mlO}_2 \text{ h}^{-1}$ y el peso seco corporal para las diferentes Clases de talla, fueron:

$$\log R_A = 0.424 + 0.604 \log PS$$

$$\log R_M = 0.560 + 0.660 \log PS$$

$$\log R_C = -0.883 + 0.667 \log PS$$

Considerando el peso seco unitario ($PS = 1$; $\log PS = 0$), se tiene que para la Clase A:

$$\log TF_A = 1.353 + 1.512 \log PS$$

$$\log R_A = 0.424 + 0.604 \log PS$$

$$\log TF_A = \log 22.54$$

$$\log R_A = \log 2.66$$

$$\log (TF_A / R_A) = \log (22.54 / 2.66)$$

$$TF_A / R_A = 8.47 \text{ (L.mlO}_2^{-1}\text{g}^{-1} \text{ PS)}$$

El valor calculado para el grupo de 10 almejas pequeñas, es el mismo que el del un individuo puesto que tanto el numerador como el denominador de la razón se dividió por la misma cifra.

Para la Clase M, el valor calculado de idéntica manera fue $8.43 \text{ L.mlO}_2^{-1}\text{g}^{-1}\text{PS}$, es decir, similar al requerimiento de convección de las almejas pequeñas. Estos resultados concuerdan con lo reportado para *Mytilus edulis* (Vahl, 1973) de $10.54 \text{ L.mlO}_2^{-1}\text{g}^{-1}\text{PS}$. Al respecto Bayne y Widdows (1978) encontraron que en promedio, dos poblaciones de la misma especie filtraron 3.6 y 4.7 $\text{L.mlO}_2^{-1}\text{g}^{-1}\text{PS}$ lo que sugiere en opinión de los autores, que los individuos de la segunda población "son más eficientes en establecer un balance entre la alimentación y la necesidad de alimento".

Las almejas de talla comercial tuvieron el requerimiento de convección más alto ya que filtraron $65 \text{ L.mlO}_2^{-1}\text{g}^{-1}\text{PS}$. Cabe destacar que se han reportado amplias variaciones en el RC de los bivalvos; Hamwi y Haskin (1969) mencionan que en varias especies esta relación se encuentra entre 1 y 40 $\text{L.mlO}_2^{-1}\text{g}^{-1}\text{PS}$, lo que atribuyen al aumento de la temperatura.

Otra manera de aproximarse al problema es dividiendo las tasas de filtración y de respiración de cada uno de los individuos; en la Tabla 8 se presentan los valores promedios y medianos y las medidas de dispersión correspondientes. Los

valores obtenidos para los diferentes grupos indican que, por animal, las almejas de tamaño mediano filtran 44.5% más agua por mlO_2 consumido que las de la talla comercial. También se puede observar que las almejas pequeñas tuvieron el RC más bajo. Si se establece la comparación en peso unitario, se sigue manteniendo esta relación; así, el RC aumenta al incrementarse el tamaño corporal entre la Clase A y M y luego declina al continuar aumentando éste. Se ha reportado anteriormente que en *Mytilus edulis*, el RC disminuye al aumentar la talla. Esto se debe probablemente, a que los organismos pequeños tienen un costo de mantenimiento menor que los más grandes (Bayne y Widdows, 1978).

Los resultados indican que las almejas pequeñas, medianas y de talla comercial, alimentadas con *Tetraselmis suecica* a una concentración de 9×10^3 cél./ml las primeras y a 30×10^3 y 50×10^3 cél./ml las últimas, tendrían suficiente energía disponible para llevar a cabo sus procesos metabólicos; también es posible suponer que las almejas de mayor talla serían las más beneficiadas. Al respecto, Vahl (1973) al comparar los RC de *Mytilus edulis* y *Chlamys opercularis*, reporta un beneficio mayor para la última especie debido a que tiene un RC muy alto, aunque no presenta los respectivos valores.

También, se ha mencionado que cuando se observan grandes variaciones en el exponente de las relaciones alométricas de ambas tasas y el peso corporal, el RC disminuye y esto se traduce en una menor cantidad de energía disponible para crecimiento (Vahl, 1973). En las diferentes

Clases de talla de *Tivela stultorum* no se observó congruencia en el exponente de las tasas de filtración y respiratoria; así, con el fin de comprobar la aseveración del autor se calculó el exponente de la ecuación que describe el requerimiento de convección de los diferentes grupos. En forma general, los cálculos se hicieron de la manera siguiente:

$$\begin{aligned} \log TF/R &= \log a + (b_1 - b_2) \log X \\ &= \log a + \log (X^{b'}) \\ &= \log (a X^{b'}) \\ RC = TF/R &= a X^{b'} \end{aligned}$$

Las ecuaciones alométricas correspondientes al requerimiento de convección calculadas para las almejas pequeñas, medianas y grandes, se presentan a continuación.

$$\begin{aligned} \text{Clase A : } RC &= 8.470 X^{0.908} \\ \text{Clase M : } RC &= 8.430 X^{0.389} \\ \text{Clase C : } RC &= 65.000 X^{-0.931} \end{aligned}$$

Como se puede observar, los exponentes del peso son positivos en los primeros dos grupos, lo que significa que en el intervalo de peso de estas Clases, los animales pequeños resultan menos beneficiados que los grandes en el conjunto de condiciones características de cada grupo. Al comparar las

condiciones características de cada grupo. Al comparar las pendientes de las Clases A y M, se encontró que eran significativamente diferentes, con una desviación máxima de 28.7% entre ambas (Prothero, 1986). La inclinación diferente, indica que el requerimiento de convección de las almejas pequeñas aumenta mucho más rápidamente con el crecimiento de los animales que cuando han alcanzado un tamaño mediano. En las almejas de este grupo M, el RC cambia más lentamente que el tamaño corporal. Esto pone de manifiesto la carencia de isometría ($b = 0.667$) en ambas Clases de talla, con un incremento de la necesidad de energía más acelerado que el crecimiento somático en las almejas de la Clase A; en contraste, en las Clase M el tamaño corporal aumenta más rápidamente que el requerimiento de convección.

En las almejas de la talla comercial la pendiente de la recta de regresión es negativa ($b = -0.931$), lo cual se debe al hecho que las necesidades metabólicas de este grupo de almejas, aumentan más rápidamente que la tasa de filtración, al incrementarse el tamaño corporal, con pendiente de -0.264 y 0.667 , respectivamente. Vahl (1973) atribuye este hecho, similar al encontrado en *Mytilus edulis*, a las limitaciones en los mecanismos de filtración de los organismos grandes y agrega que independientemente de las razones para la falta de coordinación entre las tasas, "significa que la energía disponible para crecimiento y reproducción, disminuye al aumentar el tamaño corporal".

RELACIONES ALOMETRICAS : INTEGRACIONES FISIOLÓGICAS COMPLEJAS

Un organismo se puede definir como un sistema extremadamente complejo, altamente integrado y precisamente controlado que evolucionó como un todo (Townsend y Calow, 1981). Es complejo no sólo a nivel bioquímico o con respecto a la función de sus órganos o a la estructura anatómica, sino que también lo es en su interacción con el medio al cual se adapta. Una parte importante de tal interacción la constituye la adquisición y utilización de los recursos, en el sentido del alimento y su contenido energético.

La adecuación de un organismo a un ambiente determinado es función de la distribución de la energía obtenida a través del alimento ingerido, hacia crecimiento, reparación, reservas, reproducción y otros. Esto se puede entender mejor si se tiene en cuenta que en el medio natural, la disponibilidad de los recursos es finita.

En condiciones controladas de laboratorio, se puede medir la cantidad de energía que incorpora el animal con el alimento y los destinos que alcanza en el interior del sistema, es decir, se puede determinar el balance energético. Tal balance puede resultar positivo o negativo dependiendo en gran medida de la magnitud de la entrada (Winter, 1978); sólo si es positivo, parte de la energía incorporada con el alimento se traducirá en crecimiento somático y productos reproductivos. Esta porción de energía que queda después que se han cubierto las demandas básicas de mantenimiento, impuestas al organismo por sus propias particularidades

internas, así como por las condiciones ambientales, se denomina campo de crecimiento. Así, el campo de crecimiento se puede contemplar como un resumen de los numerosos y complejos procesos que ocurren en el interior del organismo, o bien como la salida del sistema termodinámicamente abierto que es el animal, en tanto responde a los estímulos del medio.

Por otra parte, la región enmarcada por las variables ambientales y bióticas donde se obtenga un campo de crecimiento negativo, en el cual el organismo no puede vivir indefinidamente, puede ser contemplada como zona de resistencia y la región de campo de crecimiento positivo, como zona de tolerancia (Widdows, 1978).

Para estimar el campo de crecimiento de *Tivela stultorum*, se midieron las diferentes tasas fisiológicas (cal/día) y se integraron en la ecuación del balance energético (Ivlev, 1939; Winberg, 1956; Warren y Davis, 1967; Beamish, *et al.*, 1975). En las almejas de talla comercial, se midieron las tasas de ingestión (I), respiración (R), producción de heces (H) y excreción de $N-NH_3$ (U) y se calculó el campo de crecimiento (P), sin distinguir entre crecimiento somático y producción de gametos:

$$P = I - (R + H + U)$$

En las almejas pequeñas y medianas, no fué posible medir la energía perdida en heces ni vía excreción, por lo que se estimaron las pérdidas en conjunto (HU) en un 25% (Tabla 9).

Debido a que en *Tivela stultorum* la excreción amoniaca alcanza valores desde 0.34 a 30.83 cal día⁻¹ g⁻¹ PS, correspondientes al 1.2 - 24% de la contenida en el alimento ingerido (Espina, 1987), dependiendo de las condiciones ambientales en que se encuentre, se estimaron las pérdidas en el valor indicado (25%) ya que tampoco la energía perdida en heces es despreciable. Cabe señalar que la energía perdida a través de la excreción amoniaca y de mucus, en opinión de Hughes (1970) es despreciable. Este autor trabajó en *Scrobicularia plana* a nivel poblacional. En este mismo sentido Thompson y Bayne (1974) y Bayne (1975) mencionan que en *Mytilus edulis*, las pérdidas calóricas vía excreción nitrogenada (aminoácidos) no exceden el 10% del metabolismo total, medido como consumo de oxígeno, por lo cual no tomaron en cuenta tales pérdidas en su estudio.

El campo de crecimiento en valores medianos (cal día⁻¹ g⁻¹PS) de las almejas de la Clase M resultó significativamente mayor (p < 0.05) que en las dos otras Clases de talla; con respecto a las pequeñas, 50% más alta y 20% que en la talla comercial (Tabla 9). Probablemente estos resultados sean consistentes con la curva de crecimiento de la especie donde las almejas clasificadas como medianas, se encuentran en la parte exponencial. En todo caso, existe una relación directa entre la tasa de ingestión y el campo de crecimiento y debido a que se mantuvieron constantes tanto la temperatura (21 °C) como la salinidad (100% AM), la única variable cuyo efecto se puede confundir con el tamaño corporal, es la disponibilidad de alimento. En esta Clase, también se obtuvieron las mayores pérdidas (HU) y el consumo de oxígeno también fue cuatro a cinco veces más alto que en

las Clases A y C, respectivamente.

Con respecto a los parámetros estadísticos, la intersección de las rectas (Tabla 10; Fig. 6) muestra que a peso unitario, las almejas de la Clase A tienen un campo de crecimiento mayor que las otras Clases, lo cual concuerda con lo citado en la literatura; esto es, que los animales pequeños tienen un campo de crecimiento mayor que los más grandes, independientemente de la ración (Thompson y Bayne, 1974; Bayne, et al., 1976; Griffiths y King, 1979; Thompson, 1984), lo cual se atribuye a la capacidad que tienen de filtrar más agua sin un mayor costo respiratorio.

En todas las Clases de talla, el campo de crecimiento fue positivo, por lo que a la ración suministrada y en las condiciones ambientales mencionadas, las almejas tendrían energía suficiente para crecer y para la producción de gametos.

El análisis de las pendientes (Tabla 11; Fig. 6) indicó que las almejas de la Clase A, el campo de crecimiento aumenta más rápidamente que el tamaño corporal ($\tan b = 52^\circ$); en la Clase C, ocurre lo contrario ya que la pendiente fue menor, de modo que el modelo predice que en este intervalo de talla, la energía potencial de crecimiento disminuirá al seguir aumentando el tamaño, si se mantuviesen las condiciones experimentales. En las almejas de la Clase M se detectó similitud geométrica al relacionar el campo de crecimiento con el tamaño corporal, ya que la pendiente da la

recta de regresión de 0.73 es ligeramente superior a 0.57, lo que indica similitud; la diferencia entre las pendientes es 0.06, lo cual corresponde a la tangente de un ángulo de 3.4° solamente.

Por otra parte, debido a que las pendientes de las rectas de regresión son positivas, se pueda establecer que en todos los intervalos de peso en los que se estimó el campo de crecimiento, las almejas de menor tamaño tienen menos energía potencial para crecimiento y reproducción que las de talla mayor.

Entre las integraciones fisiológicas complejas se puede citar también la eficiencia de crecimiento bruta K_1 ; ésta se refiere al porcentaje de la ración ingerida que es convertida en materia corporal (Bayne, et al., 1976; Widdows, 1978; Griffiths y King, 1979). Estos autores mencionan que K_1 es independiente de la talla; en *Mytilus edulis* Widdows (op. cit.) encontró que al aumentar el tamaño corporal el valor de K_1 se reduce al aumentar los requerimientos energéticos de mantenimiento.

En *Tivela stultorum* de diferentes Clases de talla se determinó la cantidad de alimento ingerido y su contenido calórico y se estimó el campo de crecimiento de tal manera que fue posible calcular con facilidad la porción de energía disponible para crecimiento. Los resultados (Tabla 9) indicaron que en los tres grupos A, M y C la eficiencia de crecimiento (K_1) es alta en comparación a otros bivalvos. En las almejas pequeñas fue de 73.4%; en las medianas 70.6% y en las de talla comercial de 66.8%. La tendencia manifiesta

fue la de disminuir a medida de que la talla aumenta. En contraste, en *Mytilus edulis* se citan valores de 33-44 % (Widdows, 1978); en *Scrobicularia plana* 21% (Hughes, 1970; en *Tapes japonica* 33-50 % (Langton, et al., 1977); en *Ostrea edulis* 50% (Laing y Millican, 1986). En peces los valores no sobrepasan el 19% como en *Sparus auratus* (Klaoudatos y Apostolopoulos, 1986).

Aún a los altos valores de K_1 obtenidos en *Tivela stultorum*, probablemente debido a que se alimentaron con microalgas cultivadas y de alta calidad (Laing y Millican, 1986), es posible comprobar lo que Widdows (1978) encontró en *Mytilus edulis*, es decir, que a medida que aumenta la talla corporal se reduce el valor de K_1 , lo cual se debe a que el requerimiento energético de mantenimiento, se incrementa con la talla.

Las interacciones complejas como las analizadas ayudan a entender la bionergética de una especie, lo cual es importante en los estudios ecológicos a la vez que inciden en la acuicultura ya que aportan los elementos necesarios "para comprender la dinámica de las cadenas tróficas de las comunidades bentónicas, a la vez que son de gran utilidad en el desarrollo de sistemas de maricultura controlados" (Langton, et al., 1977).

INTEGRACIONES FISIOLÓGICAS COMPLEJAS EN RELACION A LOS FACTORES AMBIENTALES

Una vez que se midieron las respuestas fisiológicas de *Tivela stultorum* en diferentes Clases de talla, se observó que el peso afecta significativamente ($p < 0.05$) los varios procesos fisiológicos lo cual se tradujo en la medida integradora de los mismos, es decir, en el campo de crecimiento.

Como la respuesta del animal a un estímulo ambiental corresponde al organismo íntegro más bien que a sus respuestas fisiológicas aisladas, el campo de crecimiento es una buena medida de la integración de los procesos fisiológicos que ocurren en su interior, y como tal, la interrelación de éste con la combinación de los factores ambientales, que tampoco actúan de manera separada, proporciona una información más profunda de la interacción funcional organismo-ambiente.

Se conoce que en *Tivela stultorum* tanto las respuestas fisiológicas individuales como el campo de crecimiento son influidos por la salinidad y la temperatura (Espina, 1987). La interrelación entre estas variables dió como resultado una mayor proporción de la energía potencial de crecimiento en la combinación 21°C y 110% AM (Tabla 12). En el mencionado trabajo, se notó la influencia del peso de los nueve grupos de almejas sometidas a otras tantas combinaciones de $\text{S\%} - \text{T}^{\circ}\text{C}$, pero se intentó controlar la variable utilizando los valores esperados de las regresiones resistentes entre la respuesta y

el peso corporal y se visualizó el comportamiento de los datos a través de un diagrama de cajas en paralelo (Fig. 7).

En el diagrama se puede observar que el campo de crecimiento de *Tivela stultorum* es influido principalmente por la temperatura y que la salinidad cobra importancia en los extremos del gradiente de temperatura. De aquí que fue interesante comprobar estos resultados cuando se introduce como variable el peso corporal, en la almeja Pismo de talla comercial.

En el presente trabajo se utilizaron regresiones múltiples no lineales para modelar el efecto de la temperatura (13, 16 y 21 °C) y el peso corporal (8.85-14.29 g PS) en diferentes salinidades (80, 100 y 110 ‰ AM) sobre el campo de crecimiento y se emplearon superficies de respuesta para visualizar la combinación en los efectos sobre *Tivela stultorum*, después de comprobar la normalidad de la distribución de los valores a través del diagrama de cajas en paralelo (Fig. 8).

En 80‰ AM el modelo estadístico que describe tales efectos fue el siguiente polinomio cuadrático:

$$P \text{ (cal/día)} = 10473.59 - 1076.99 T - 217.68 PS + 28.26 T^2 + 7.02 PS^2 + 8.38 T \times PS$$

donde P es el campo de crecimiento, T es la temperatura y PS es el peso seco (g).

El modelo explica el 97.61% de la varianza total (Tabla 13), lo cual significa que es altamente significativo. Tanto la temperatura como su valor cuadrático, así como ambas expresiones del peso corporal y la interacción de estas variables resultaron por tanto, significativas ($p < 0.0001$). Asimismo, se comprobó que los valores observados y esperados del modelo, concuerdan estrechamente (Fig. 9). La gráfica de residuos vs. peso seco indicó que éstos se distribuyen aleatoriamente en torno al cero lo cual comprueba la bondad del ajuste (Fig. 10).

La superficie de respuesta pone de manifiesto que el campo de crecimiento aumenta al incrementar la temperatura tanto en las almejas de menor tamaño como en las de talla grande.

El polinomio que describe el efecto combinado del peso de los animales con la temperatura a 100% AM fue:

$$P \text{ (cal/día)} = -2008.87 + 284.10 T - 172.38 PS - 5.25 T^2 + 3.01 PS^2 + 4.81 T \times PS$$

El modelo explica el 98.54% de la varianza total ($p < 0.001$), con una mayor contribución de la temperatura que del peso y la interacción entre ambas no es significativa (Tabla 14). Así, el campo de crecimiento aumenta al subir la temperatura por igual en organismos pequeños y grandes (Fig. 11). El ajuste del modelo a los datos experimentales es adecuado lo cual se comprobó por la distribución aleatoria de los residuos, en torno al cero (Fig. 12).

Cuando las almejas se expusieron a salinidad supranormal (110 % AM) el modelo fue:

$$P \text{ (cal/día)} = 7197.61 - 1212.46 T + 474.95 PS + 52.36 T^2 + 0.62 PS^2 - 31.89 T \times PS$$

El polinomio explica el 99.60% de la varianza total con una alta contribución de la temperatura mas no del peso corporal (Tabla 15). En la figura 13 se observa que en las temperaturas intermedias (17 °C) disminuye el campo de crecimiento al aumentar el peso y desde este punto, empieza a elevarse tanto hacia las bajas, como hacia las altas temperaturas cuando disminuye el peso. En 13 °C se observa un ligero incremento en la energía disponible para crecimiento al aumentar el peso corporal.

La adecuación del modelo a los datos experimentales se ve claramente en la figura 14 y la distribución de los residuos confirman la bondad del ajuste.

En todas las salinidades experimentales, el campo de crecimiento fue positivo, lo cual comprueba que en las combinaciones de factores ambientales y tamaño corporal de *Tivela stultorum*, los organismos se encuentran en la zona de tolerancia respecto a las variables salinidad y temperatura (Widdows, 1978). Asimismo, las superficies de respuesta demostraron que la temperatura influyó positivamente el campo de crecimiento aún en forma independiente del tamaño corporal, cuando la salinidad del medio es normal (Tabla 14). Esto comprueba lo que predice el análisis exploratorio a

través del diagrama de cajas en paralelo (Fig. 7).

Cabe señalar que aunque en todas las combinaciones de salinidad-temperatura el alimento proporcionado fue suficiente, sólo en las combinaciones de alta temperatura (21 °C) y salinidades de 100 y 110 ‰ AM y baja temperatura (13 °C) y 110 ‰ AM, los animales dispondrían de un excedente de energía del 60 al 84 % de la incorporada con el alimento ingerido. En otras combinaciones, las pérdidas en heces de más del 35% hasta 59% o vía excreción mayores del 20% de la energía incorporada, provocaron una disminución del campo de crecimiento (Tabla 12). En 100% AM y 21 °C la excreción fue alta, sin embargo la energía potencial para crecimiento también alcanzó un valor alto (87.79 cal/día g⁻¹ PS) lo cual es atribuible a la alta tasa de ingestión observada en el grupo de almejas.

La evaluación de los datos de estos experimentos multivariados a través de las superficies de respuesta permitieron por una parte, confirmar los resultados obtenidos para la especie con respecto al efecto de factores externos sobre el campo de crecimiento y por otra conocer de qué manera el peso corporal influye la acción de dichos factores, lo cual podría servir en la implementación del tipo de prácticas de cultivo mencionadas anteriormente.

CONSIDERACIONES GENERALES E IMPLICACIONES EN EL CULTIVO

Hace más de diez años que Bayne, Widdows y Thompson (1976) destacaron la necesidad de estimar cuantitativamente la "condición" fisiológica de los organismos y su adecuación ecológica ya que, según los autores, muchas áreas de investigación podrían beneficiarse con tal información.

La "condición" fisiológica se refiere al grado de "salud" de un animal, es decir, el nivel homeostático adecuado en una situación determinada. El conocimiento de la condición de los especímenes ayuda a establecer la adecuación ecológica; cuando la condición fisiológica es pobre, se considera que éstos están en estrés.

El término estrés tiene una amplia y congruente connotación ecofisiológica ya que involucra los diferentes niveles de organización biológica. En las palabras de Bayne (1975), estrés es "una alteración medible del estado estable fisiológico (o de comportamiento, o bioquímico, o citológico) inducido por un cambio ambiental, que hace al individuo (o población o comunidad) más vulnerable ante un nuevo cambio ambiental".

Las integraciones fisiológicas son útiles para determinar tanto la condición del animal como el grado de estrés que experimente y por lo tanto proporcionan al

investigador una herramienta para entender la adecuación ecológica de las poblaciones así como la distribución y abundancia de las especies.

~~Entre las integraciones fisiológicas complejas, el campo de crecimiento es tal vez la más útil desde el punto de vista ecológico ya que representa el balance de energía en cualquier momento determinado bajo condiciones específicas (Thompson, 1984). Por ejemplo, cuando el campo de crecimiento del organismo es negativo y coincide con la producción de gametos se podría, obviamente, inferir el efecto dañino sobre la fecundidad y sobre la vida larval, atributos esenciales de la adecuación ecológica (Bayne, 1973; Bayne y Widdows, 1978).~~

Las estimaciones cuantitativas como éstas, permiten además establecer comparaciones entre las poblaciones (Bayne, et al., 1978). Asimismo, los autores agregan que los estudios sobre genética de poblaciones "necesitan relacionarse con las mediciones de la adecuación fisiológica".

También se reconoce que en las investigaciones sobre la interacción entre los organismos y el ambiente existe la urgente necesidad de establecer métodos y criterios para medir los efectos subletales que provocan los cambios de las variables ambientales en los organismos (Widdows, 1978). Así, entre las integraciones fisiológicas complejas, la determinación del balance energético encuentra su lugar natural en los estudios sobre contaminación. El campo de

crecimiento, reconocido índice de estrés por los autores mencionados, es fundamental para medir los efectos y detectar los impactos que producen los contaminantes sobre la biota acuática. A modo de ejemplo se puede citar que en peces de agua dulce, expuestos a niveles subletales de detergente, a concentraciones aún más bajas que las aceptadas regularmente, se detectó una disminución en la energía potencial para crecimiento (Espina, et al., 1986).

Recientemente, en referencia a la contaminación marina, se ha recomendado que se incluyan estudios de la biota en todos los niveles de organización biológica; a nivel organismo se hace hincapié en la medición de las respuestas fisiológicas tanto en tejidos aislados como en organismos completos; tasas de respiración, alimentación, excreción y procesos del balance de energía y el crecimiento (Bayne, et al., 1988).

Por otra parte las estimaciones cuantitativas del grado de estrés de los organismos y de las poblaciones, beneficiarían por igual a los sistemas de cultivo y al manejo de los recursos renovables (Bayne, et al., 1976).

Al respecto, nuevamente las integraciones fisiológicas complejas son provechosas, ya sea como indicadores de estrés o para establecer condiciones que permitan un crecimiento óptimo o bien para evaluar dietas diferentes. Asimismo, cuando se conocen y se comprenden las complejas interacciones entre el organismo y su medio, se puede ubicar un sitio apropiado para establecer un cultivo (Winter, 1978; Fig. 15).

Este autor enfatiza que cuando se pretende dilucidar este tipo de interacciones, la investigación se debe realizar en condiciones controladas de laboratorio ya que sólo así es posible identificar y cuantificar el efecto que cualquier cambio en algún factor específico del medio produce en el organismo.

Debido a que es lugar común que los resultados de este tipo de estudios no siempre son extrapolables al ambiente natural (Bayne, et al., 1978a; Nieves Soto, 1988 entre otros) es alentador conocer que en la determinación del campo de crecimiento en *Mytilus chilensis*, cuantificado en relación a la talla corporal a diferentes niveles de ración, los resultados concordaron estrechamente con el crecimiento real en el campo (Navarro y Winter, 1982). Los autores informan que estos estudios forman parte de un extenso programa de acuicultura, lo cual les permite la retroalimentación entre el laboratorio y el medio natural (ver Fig. 1).

Por otra parte, también es necesario en la práctica de cultivo mantener a los reproductores en condiciones fisiológicas adecuadas con el fin de obtener larvas viables. Estas condiciones adecuadas se refieren al estado fisiológico intrínseco del animal adulto en condiciones ambientales que aseguren una cantidad óptima de energía disponible para crecimiento (Objetivos; Fig.15).

La eficiencia de crecimiento es también una integración fisiológica compleja esencial en cualquier sistema de

producción. Muchos estudios han demostrado que la ingestión del alimento y la eficiencia de conversión de éste en materia corporal (K_1) depende estrechamente de los factores ambientales (Landon, et al., 1977; Laing y Millican, 1986; Klaoudatos y Apostolopoulos, 1986). Por lo tanto la información producida en este aspecto es aprovechable en el cultivo.

Winter (1978) señala que integraciones simples como las relaciones entre algunas variables fisiológicas (tasa de filtración, respiración, ingestión y excreción) y el tamaño corporal, hacen posible "útiles predicciones para el cultivo de especies de importancia económica". Así, si se conoce la ración de mantenimiento en relación a la talla y a la temperatura, se puede emplear el modelo para predecir las cantidades de alimento que se debe suministrar al cultivo, a la vez que es útil para localizar sitios adecuados para su implementación (vide supra). Por lo tanto, la aplicación a la acuicultura de los principales derivados de la bionergética beneficiarían en última instancia al acuicultor al aumentar la eficiencia y reducir los costos del sistema.

Otras integraciones simples han sido propuestas como índices de condición o para cuantificar el estrés de animales acuáticos. Entre estas varios autores (Bayne, et al., 1976; Widdows, 1978; Barber y Blake, 1985) mencionan el coeficiente respiratorio (CR) el cual permite conocer el substrato energético del que dispone el animal en un momento determinado; también se refieren a la razón atómica O/N, la cual proporciona un índice de balance, en los tejidos del espécimen, entre la degradación de proteínas, carbohidratos y lípidos. Al respecto, en *Tivela stultorum* y *Atrina*

tuberculosa el valor de tal integración hizo evidente la ~~situación de estrés~~ ~~que se encontraban los organismos~~ atribuido en tales casos a la época de desove (Vaillard, 1981; Nieves Soto, 1988).

De lo anterior se desprende que tanto las integraciones fisiológicas simples como las complejas, trascienden los estudios biológicos básicos y tienen aplicación directa en el manejo de los recursos renovables. De manera similar, las integraciones de las variables estructurales son provechosas para predecir la condición fisiológica de un organismo y la de la población a la que pertenece.

Hickman e Illingworth (1980) en un extenso estudio sobre la biología de *Perna canaliculus*, en relación al potencial para el cultivo de varias poblaciones, utilizaron siete índices para evaluar la condición de los animales. Dichos autores definen este concepto simplemente como una medida del contenido en carne del bivalvo. Las estimaciones de condición que utilizaron, se basaron en el método sugerido por Baird (1958) pero incluyeron modificaciones para obtener índices extras, para lo cual midieron el peso total; el volumen total; el peso de la concha; el volumen de la concha y el volumen de la carne. La longitud total la calcularon utilizando la regresión entre esta medida y el peso total que ya había sido formulada para dicha especie. El volumen de la cavidad valvar la estimaron de la diferencia entre el volumen total y el volumen de la concha. Enseguida integraron las mediciones y derivaron los siguientes índices: 1- Peso húmedo de la carne : cavidad; 2- Cavidad : peso total; 3- Peso de la

4- Peso húmedo : peso total; 5- contenido de agua de la concha : peso total; 6- Peso seco de la carne : peso húmedo y 7- Peso seco : cavidad. Además, midieron el contenido de glucógeno del tejido y relacionaron los índices con esta medida. Los autores mencionan las virtudes y los defectos de tales índices; los cuales, afirman, están íntimamente relacionados, aunque presentan un coeficiente de correlación de 0.400 a 0.700.

Entre las primeras, citan que los índices de condición les permitieron establecer que *P. canaliculus* tiene, al igual que *Mytilus edulis*, condiciones óptimas en tallas de 50 a 60 mm de longitud y que aumenta el índice de condición cuando los animales se trasladan de la zona intermareal al infralitoral (Hickman e Illingworth, 1980). Estos datos, sin duda, son ilustrativos para los sistemas de cultivo de mejillones.

Además es posible destacar el hecho que a través de los índices de condición se puede seleccionar la población que servirá de base para el cultivo.

Entre las deficiencias de los índices de condición, los autores indican por una parte la gran variabilidad natural entre los animales y por otra los errores experimentales en los métodos de análisis. Entre éstos últimos destacan que las mediciones de volumen provocan errores hasta de un 6% en promedio, siendo mayor al disminuir la talla de los animales. Debido a esto, las diferencias mínimas que se pueden detectar con este método es de 1.0 unidades, en tanto que en los índices que envuelven medidas de peso, las mínimas diferencias detectables son de 0.02 unidades.

Otros índices de condición que incluyen medidas estructurales para examinar la productividad de bivalvos marinos, emplean modelos de regresión para asociar un cierto peso de tejido seco a un individuo de tamaño estándar; generalmente se emplea la longitud (Hilbish, 1986). Cualquier cambio en esta asociación, se considera como reflejo de las variaciones en la productividad, en la fecundidad o en la condición fisiológica. Una disminución en el ajuste se interpreta como un índice de estrés debido a la escasez de alimento disponible o la actividad reproductiva de los bivalvos.

Aunque este índice es comunmente usado, recientemente se ha llamado la atención sobre las interpretaciones acerca de la productividad de las poblaciones de *Mytilus edulis*, las que deben tomarse con bastante precaución ya que el modelo de crecimiento de la concha no paraleliza el crecimiento de las partes blandas del animal en el ciclo anual, lo que introduce serios errores en las conclusiones que se derivan de este tipo de estudios. La discrepancia entre las mediciones no son atribuibles al desove ni a pérdidas de peso resultantes de un balance energético negativo (Hilbish, *op. cit.*). El autor llama la atención acerca de la necesidad de determinar por separado las tasas de crecimiento de la concha y del tejido para conocer si la falta de paralelismo entre ambas es un fenómeno general en las poblaciones de bivalvos; de ser así, el peso ajustado a una longitud estándar, introduciría serios errores en la estimación de las variaciones temporales de la productividad, condición o estimaciones cuantitativas de la fecundidad.

aquellas comprendidas en un intervalo de 35.55 a 49.50 mm y los de la Clase C entre 101.6 y 138.8 mm de longitud valvar. Después del periodo de mantenimiento, las almejas de los diferentes grupos, se sometieron a la misma rutina de experimentación, tendiente a medir las siguientes tasas fisiológicas: filtración, ingestión de alimento, respiración, excreción y producción de heces. Cuando esto no fue posible como en las almejas del grupo A y M, las pérdidas vía excreción y heces, se estimaron de la literatura. En seguida se calculó el campo de crecimiento en todos los grupos.

Con el fin de medir el efecto del peso corporal sobre las tasas fisiológicas mencionadas, los diferentes experimentos se realizaron a 21 ± 1 °C y 100% agua de mar (AM) correspondiente a 32‰ S. Estas variables concordaron con las prevalcientes en el laboratorio en el momento que se llevaron a cabo dichos experimentos.

Las almejas pequeñas (N = 90) se separaron en nueve grupos, cada uno de los cuales estaba constituido por 10 almejas cuyo diámetro mayor era similar. Por esta razón, los valores obtenidos para las diferentes tasas fisiológicas correspondieron al promedio de cada unidad experimental.

En las almejas de talla comercial se evaluó además, en conjunto, la influencia del peso y la de las variables ambientales (salinidad y temperatura) sobre el campo de crecimiento. Esto es, sobre la medida integradora de las respuestas fisiológicas de los especímenes, obtenida

Asimismo, en este trabajo se comprobó que la combinación de salinidad-temperatura donde se obtiene el campo de crecimiento óptimo para los reproductores de la almeja Pismo son los establecidos anteriormente (Espina, 1987). El análisis se hizo empleando un método estadístico de baja sofisticación (Tuckey, 1977) y se comprobó empleando la técnica de superficies de respuesta (Snedecor y Cochran, 1984).

Debido a que *Tivela stultorum* es una especie de crecimiento lento, la meta del cultivo sería la de producción de semillas para sembrarlas en un sitio adecuado, una vez que hayan alcanzado una talla que asegure su sobrevivencia; otra meta sería el trasplante. En el esquema adjunto (Fig. 15) se resumen los aportes que podrían proporcionar los estudios ecofisiológicos a dichos proyectos.

CONCLUSIONES

En relación a las variables morfológicas se determinó que el cambio que experimenta el volumen total de *Tivela stultorum* al aumentar el tamaño, es isométrico en un intervalo entre 1.645 y 12.840 cm de longitud del diámetro mayor de las valvas (DM) y que la ecuación $VT = 0.11 DM^3$ describe estrechamente esta relación ($r^2 = 0.92$); el volumen interno también es isométrico y cambia de manera similar al volumen externo con el incremento de la talla de la almeja: $VI = 0.09 DM^3$ ($r^2 = 0.87$ a 0.99).

En la relación entre las tasas fisiológicas y el tamaño corporal (DM), se observó que R es isométrica ya que en las diferentes Clases de talla el coeficiente de regresión fue cercano a 0.67. En contraste, las tasas de filtración y de ingestión de las almejas de las Clases A y M, el exponente de las regresiones indicó un cambio más acelerado de las tasas

fisiológicas que ~~no se visualizó~~ En las almejas de la Clase C tampoco se visualizó un comportamiento isométrico y en comparación con las almejas pequeñas y de talla mediana, éstas declinan al aumentar el tamaño. En esta misma Clase, las tasas de producción de heces y de excreción tuvieron un comportamiento similar al de las otras tasas medidas.

Con respecto a las integraciones fisiológicas simples (RC) no se observó congruencia entre el exponente de las regresiones de TF y R y el peso seco, lo cual significa que al aumentar el tamaño la energía disponible para crecimiento y reproducción, disminuye. En referencia a las integraciones complejas, el campo de crecimiento (P) fue positivo en todas las Clases de tallas, por lo que las condiciones de 100% AM y 21 °C y a las raciones suministradas, las almejas tendrían suficiente energía potencial de crecimiento con un K_1 mayor en las pequeñas que en las otras Clases de talla. La relación entre P y el tamaño fue isométrica sólo en las almejas medianas.

El efecto de los factores, tanto intrínsecos como extrínsecos sobre P, indicaron que en la salinidad normal, la temperatura influyó positivamente sobre el campo de crecimiento en forma independiente del tamaño corporal; en cambio en 80 y 100 % AM, tanto el PS como la temperatura influyeron dicha tasa. Esta fue mayor en 21 °C y 110 % AM en los animales de menor tamaño, en tanto que en las mas grandes se visualiza un aumento del campo de crecimiento tanto en la menor como en la mayor temperatura ensayadas.

Tanto el modelo propuesto para conocer el volumen interno como los resultados referentes a la combinación de los factores intrínsecos como extrínsecos sobre el campo de crecimiento de *Tivela stultorum* son útiles para implementar practicas de cultivo.

Literatura Citada

- Ansell, A.D., 1973. Oxygen consumption by the bivalve *Donax vittatus* (da Costa). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 11:311-238.
- Ansell, A.D. and P. Sivadas, 1973. Some effects of temperature and starvation on the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) in experimental laboratory populations. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 13: 220-262.
- Bahr, L.N. and W.P. Lanier, 1981. *The Ecology of Intertidal Oyster Reefs of the South Atlantic Coast: A Community Profile*. Louisiana State University. Baton Rouge, Louisiana. 105 pp.
- Baird, R.H., 1858. Measurement of condition in mussels and oysters. *J. Cons. Perm. Explor. Mer.*, 23: 249-257.
- Barber, B.J. and N.J. Blake, 1985. Substrate catabolism related to reproduction in the bay scallop *Argopecten irradians concentricus*, as determined by O/N and RQ physiological indexes. *Mar. Biol.*, 87: 13-18.
- Bardach, J. E., Ryther, J.H. and W.O. McLarney, 1972. *Aquaculture. The Farming and Husbandry of Freshwater and Marine Organisms*. Wiley-Interscience, New York. 868 p.
- Barker Jørgensen, C., 1981. Feeding and cleaning mechanism in the suspension feeding bivalve *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 65: 158-163.
- Bayne, B.L., 1973. Physiological changes in *Mytilus edulis* L. induced by temperature and nutritive stress. *J.mar. biol.*

Ass. U.K., 53: 9-58.

- Bayne, B.L., 1975 Aspects of physiological condition in *Mytilus edulis* L., with special reference to the effects of oxygen tension and salinity. *Proc. 9th. Europ. msr. biol. Symp.*, pp. 213-239. Ed. H. Barnes. Aberdeen University Press.
- Bayne, B.L. Widdows, J. and R.J. Thompson, 1976. Physiological integrations. In: B.L. Bayne (ED.) *Marine Mussels: Their Ecology and Physiology*. P.P. 261-291. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bayne, B.L. and J. Widdows, 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia (Berl.)*, 37: 137-162.
- Bayne, B.L., Widdows, J. and R.I.E. Newell, 1978a. Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field. In: B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden (Eds.) *Biology of Benthic Organisms: 11th. Europ. mar. biol. Symp.*, Ireland, 1976. Reimpresion, Pergamon Press Ltd., London. pp. 57-68.
- Bayne, B.L., Holland, D.L., Moore, M.N., Lowe, D.M. and J. Widdows, 1978b. Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58 : 825-841.
- Bayne, B.L. 1985. Ecological consequences of stress. In: B.L. Bayne, (Ed.) *The Effects of Stress and Pollution on Marine Animals*. Praeger Scientific Studies, New York, pp. 135-141.

- Bayne, B.L., Clarke, K.R. and J.S. Gray, 1988. Background and rationale to a practical workshop on biological effects of pollutants. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 1-5.
- Beamish, F.W.H., Niimi, A.J. and P.F.K.P. Lett., 1975. Bioenergetics of teleost fishes: Environmental influences. In: L. Bolis, H.P. Mandrell and K. Schmidt-Nielsen (Eds.) *Comparative Physiology-Functional Aspects of Structural Materials*. pp. 187-209. North-Holland Pub. Co. Amsterdam.
- Best, B.A., 1988. Passive suspension feeding in a sea pen: effects of ambient flow on volume flow rate and filtering efficiency. *Biol. Bull.*, 175: 332-342.
- Bricelj, V.M. and R.E. Malouf, 1984. Influence of algal and suspended sediments concentrations on feeding physiology of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Mar. Biol.*, 84: 155-165.
- Carriquiriborde, L., Farías, A. Ferrer, L., Gastelú, A. y O. Pérez, 1983. Almeja Pismo (*Tivela stultorum*, Mawe 1823). Transplante experimental en Baja California, México *Ciencias del Mar*, 5: 34-41.
- Coe, W.R., 1947. Nutrition, growth and sexuality of the Pismo clam (*Tivela stultorum*). *J. exp. Zool.*, 104(1): 1-24.
- Comité de Acción de Productos del Mar y de Agua Dulce del SELA, 1983. Pautas para la formulación de proyectos en Acuicultura. II Foro "Acuicultura", Lima-Perú (1978). *Rev. Lat. Acu.*, Lima Perú, No. Especial: Sept. 1979-Marzo, 1983: 63-66.

Curts, J., 1985. El diagrama de Tallo y Hoja. *Biología*, 31: 7-12.

Curts, J., 1986. Introducción al análisis de residuos en *Biología. Biótica*, 9: 271-278.

Elliot, J.M. and W. Davison, 1975. Energy equivalent of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia (Berl.)*, 19: 195-201.

Espina, S., Díaz, F., Rosas, C. e Rosas I., 1986. Influencia del detergente sobre el balance energético de *Ctenopharyngodon idella* a través de un bioensayo crónico. *Contam. Ambient.*, 2: 25-37.

Espina, S., 1987. *Aspectos Bionergeticos de la Almeja Tivela stultorum* (Mollusca, Lamellibranchia). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Auton. de México. 126 p.

Estrada Ramirez, A., Gutiérrez Wing, M.T. y L.F. Bückle Ramirez, 1986. Nota sobre la recuperación de una población de *Tivela stultorum* (Mawe, 1823) en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México.

Ferrero, E.A., 1985. Ecofisiología: Nuova disciplina o nuova etichetta? *Oebalia*, 11: 1-22.

Fitch, J.E., 1950. The Pismo clam. *Cal. Fish. and Game*, 36(3): 285-312.

Fitch, J.E., 1977. *The Pismo Clam*. Department of Fish and Game. The Resources Agency. 3ed. Ed. California State Printing Office, California. 23 pp.

- Foster-Smith, R.L. 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* L. and *Venerupis pullastra*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 17: 1-22.
- Galtsoff, P.S., 1964. The American oyster *Crassostrea virginica*. *Fish. Bull. Fish and Wildlife Service*, 64: 200-214.
- Griffiths, C. L. and J.A. King, 1979. Some relationship between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, 51: 141-149.
- Hamwi, A. and H.H. Haskin, 1969. Oxygen consumption and pumping rates in the hard clam *Mercenaria mercenaria*: a direct method *Science*, 163: 823-824.
- Hawkins, A.J.S. and B.L. Bayne, 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 181-188.
- Hickman, R.W. and J. Illingworth, 1980. Condition cycle of the green-lipped mussel *Perna canaliculus* in New Zealand. *Mar. Biol.*, 60: 27-38.
- Hilbish, T.J., 1986. Growth trajectories of shell and soft tissue in bivalves: seasonal variation in *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96: 103-113.

- Hoar, W.S., 1978. *Fisiología General y Comparada*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 855 pp.
- Hughes, R.N., 1970. An energy budget for a tidal flat population of bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). *J. Animal Ecol.*, 39: 357-381.
- Ivlev, V.S., 1939. Balance of energy in carps. *Zool. Zh.*, 18: 303-318. (En ruso). Citado por Beamish, et. al., 1975 (vide supra).
- Kinne, O., 1975. Mechanism of heterotrophy: output of non-utilized energy and matter-excretion. In: O. Kinne (Ed.) *Marine Ecology*. Wiley and Sons, Inc. Co., London. Vol 2 (1): 179-201.
- Klaoudatos, S. and J. Apostolopoulos, 1986. Food intake, growth, maintenance and food conversion efficiency in the gilthead sea bream (*Sparus auratus*): *Aquaculture*, 51: 217-224.
- Laing, I. and P.F. Millican, 1986. Relative growth and growth efficiency of *Ostrea edulis* L. spat fed various algal diets. *Aquaculture*, 54: 245-262.
- Langton, R.W., Winter, J.E. and D.A. Roels, 1977. The effect of ration size on the growth and growth efficiency of the bivalve mollusc *Tapes Japonica*. *Aquaculture*, 12: 283-292.
- Lendo, F.T., 1988. Reportaje: Centro Ostrícola del Estado de Sonora. *Acuavisión*, Año III, No. 16: 17-20.

- Lin, H., 1982. Fundamental of zoological scaling. *Am. J. Phys.*, 50 (1): 72-81.
- MacDonald, B.A. and R.J. Thompson, 1988. Intraspecific variation in growth and reproduction in latitudinally differentiated populations of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Biol. Bull.* 175: 361-371.
- Macias, V.E., Gastélum, E. y G. Leyva, 1979. Informe de avance del programa de bioquímica. pp. 145-162. En: Informe anual del Proyecto Bivalvos de Baja California: Sección Almeja Pismo. Inst. Inv. Ocean., Ensenada, B.C., SEP, México, D.F.
- Mackay, J. and S.E. Shumway, 1980. Factors affecting oxygen consumption in the scallop *Chlamys delicatula* (Hutton). *Ophelia*, 19: 19-26.
- Malouf, R.E. and W.P. Breese, 1978. Intensive culture of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), in heated effluents. Oregon State University. Sea Grant College Program. Agricultural Experiment Station. Station Bulletin, 627: 5-41.
- McMahon, T.A. y J.T. Bonner, 1986. *Tamaño y vida*. Prensa Científica, S.A., Calabria, Barcelona. 255 pp.
- Meyhöfer, E., 1985. Comparative pumping rates in suspension feeding bivalves. *Mar. Biol.*, 85: 137-142.
- Montgomery, D.C. and E.A. Peck, 1982. *Introduction to Linear*

- Regression Analysis*. John Wiley and Sons, New York. 504 pp.
- Mosteller, F. and J.W. Tuckey, 1977. *Data Analysis and Regression*. Addison-Wesley Pub. Co., Reading, Massachusetts. 588 pp.
- Navarro, J.M. and J.E. Winter, 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* with relation to body size and different algal concentrations. *Mar. Biol.*, 67: 255-266.
- Nieves Soto, M., 1988. Efecto de la temperatura y la alimentación en algunos procesos fisiológicos de *Atrina tuberculosa*. Sowerky, 1935 (Mollusca, Bivalvia) bajo condiciones de laboratorio. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, B.C. 95 pp.
- Pianka, E.R., 1978. *Evolutionary Ecology*. 2nd Ed. Harper and Row, Pub., New York. 397 pp.
- Prosser, C.L., 1973. *Comparative Animal Physiology*. 3ed. Ed. W.B. Saunders Co. Philadelphia. 1011 pp.
- Prothero, J., 1986. Methodological aspects of scaling in Biology. *J. theor. Biol.*, 118: 259-286.
- Rico Mora, R., 1987. Efecto interactivo de la temperatura y de la concentración de microalgas en la fisiología alimenticia y la energía potencial para el crecimiento de *Modiolus capax* (Conrad) (Bivalvia: Mytilidae). Tesis de

- Maestría. Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada, B.C. 91 pp.
- Rodhouse, P.G., Roden, C.M. Hensey, M.P. and T.H. Ryan, 1984. Resource allocation in *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture. *Mar. Biol.*, 84: 27-34.
- Saenz, P.G. y S. García, 1988. La maricultura en México. *Acuavisión*, Año III, No. 16: 4-7.
- Sautto, V.L. y R. Searcy, 1981. Bivalvos de Baja California: Estudios en la almeja Pismo (*Tivela stultorum*, Mawe 1823). Proyecto de Bivalvos de Baja California, sección Almeja Pismo. Inst. de Inv. Ocean. de la UABC. Informe final.
- Searcy Bernal, R., 1979a. La almeja Pismo (*Tivela stultorum*): Aspectos biológicos y producción en Baja California. En el Reporte del Proyecto: Bivalvos de Baja California. Sección Almeja Pismo. UABC, Unidad de Ciencias Marinas, Ensenada, B.C. pp. 4-17.
- Searcy Bernal, R., 1979b. Variaciones en la talla comercial promedio y notas sobre el ciclo reproductor de la almeja Pismo (*Tivela stultorum*) en San Ramón, B.C. En el reporte del Proyecto: Bivalvos de Baja California. Sección Almeja Pismo. UABC. Unidad de Ciencias Marinas, Ensenada, B.C. pp. 29-38.
- Searcy Bernal, R., 1984. Un estudio sobre la condición de la almeja Pismo *Tivela stultorum* con datos de longitud y peso de la carne, de capturas comerciales. *Ciencias Marinas*, 9 (2): 19-30.

- Schmidt-Nielsen, K., 1984a. *Fisiología Animal. Adaptación y Medio Ambiente*. Ed. Omega, S.A., Barcelona. 459 pp.
- Schmidt-Nielsen, K., 1984b. *Scaling: Why is animal size so important*. Cambridge University Press, Cambridge. 241 pp.
- Schulte, E.H. 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 30: 331-341.
- Snedecor G.W. y W.G. Cochran, 1984. *Métodos estadísticos*. Cía. Ed. Continental, S.A., México. 703 pp.
- Thompson, R.J., and B.L. Bayne, 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 27: 317-326.
- Thompson, R.J., 1984. The reproductive cycle and physiological ecology of the mussel *Mytilus edulis* in a subarctic, non-estuarine environment. *Mar. Biol.*, 79: 277-288.
- Townsend C.R. and P. Calow, 1981. *Physiological Ecology. An evolutionary approach to resource use*. Blackwell Sc. Pub., Oxford. 393 pp.
- Tuckey, J., 1977. *Exploratory Data Analysis*. John Wiley and Sons, New York.
- Vahl, G., 1973. Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. *Ophelia*, 12: 45-52.

- Vahl, O., 1981. Energy transformation by the iceland scallop, *Chlamys islandica* (D.F. Müller), from 70 N. I. The age specific energy budget and net growth efficiency. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 53: 281-296.
- Vaillard, M.I., 1981. Respuestas fisiológicas de *Tivela stultorum* (Mollusca, Lamellibranchia) a los cambios de salinidad y temperatura: implicaciones en su cultivo. Tesis de Licenciatura. Escuela Superior de Ciencias Marinas. UABC, Ensenada B.C. 67 pp.
- Velleman, P.F. and D.C. Hoaglin, 1981. *Exploratory Data Analysis*. Duxbury Press.
- Vernberg, W.B. and F.J. Vernberg, 1972. *Environmental Physiology of Marine Animals*. Springer-Verlag, New York.
- Vernberg, F.J. and W.B. Vernberg (Eds.), 1981. *Functional Adaptations of Marine Organisms*. Academic Press, Inc., New York. 347 p.
- Voys de, C.G.N., 1976. The influence of temperature and time of year on the oxygen uptake of the sea mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 38: 25-30.
- Warren, C.E. and G.E. Davis, 1967. Laboratory studies on the feeding, bionergetics and growth of fish. In: *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*. pp.175-214. S.D. Gerking (Ed.). Blackwell, Oxford.
- Welsh, J.H., Smith, R.I. and A.E. Kammer, 1968. *Laboratory Exercises in Invertebrate Physiology*. 3ed Ed. Burgess Pub. Co., Minneapolis, Minn. pp. 12-13.

- Widdows, J. and B.L. Bayne, 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51: 827-843.
- Widdows, J., 1973a. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 20: 269-276.
- Widdows, J., 1973b. The effect of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. 7th Europ. Symp. Mar. Biol., 7: 387-398. *Netherlands Journal of Sea Research*.
- Widdows, J., 1978. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58: 109-124.
- Widdows, J. and J.M. Shick, 1985. Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar. Biol.*, 85: 217-232.
- Winberg, G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Bd. Canada, Translation Ser.*, 194: 202.
- Winter, J.E., 1970. Filter feeding and food utilization in *Arctica islandica* L. and *Modiolus modiolus* at different food concentration. In: J.H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains*. Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 126-206.
- Winter, J.E., 1973. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a

continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.*, 22: 317-328.

Winter, J.E., 1978. Fundamental knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13: 1-33.

Zar, J.H., 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 620 pp.

Zwarts, L. and J. Wanink, 1989. Siphon size and burrowing depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Mar. Biol.*, 100: 227-240.

T A B L A S

Tabla 1-Intervalos de las características morfológicas de las diferentes Clases de talla de *I. stultorum*. El No. entre paréntesis indica el tamaño de muestra.

Clases de talla			
Variables	Pequeñas (a)	Medianas (b)	Comerciales (c)
Diámetro mayor, cm	1.16-2.30	3.66-4.95 (22)	10.16-12.34 (18)
Diámetro menor		2.65-3.9 (22)	76.4-92.45 (18)
Altura, cm		1.6-2.05 (22)	46.5-56.4 (18)
Peso con concha, g	0.03-0.26	8.86-18.7 (22)	258-455 (18)
Peso húmedo, de la carne, g	0.01-0.05	3.5-5.8 (22)	53.3-81 (18)
Peso seco, de la carne, g	0.002-0.01	1.56-2.19 (22)	14.35-22.2 (18)
Vol. total, ml (desplazado)			146.0-265 (18)
Vol. interno, ml (medido)		0.40-5.00 (60)	91.00-161.2 (21)

Tabla 2 - Parámetros de las rectas de regresión resistente. 1) volumen desplazado (VD) vs. longitud del diámetro mayor (DM) y 2) VD vs peso total (PT) de *L. stultorum* de Clase C, en salinidad normal. Diagrama de tallo y hoja de los residuos (TH-R) de las regresiones 1 y 2, con 54 datos.

Relación entre Y y X	Intersección (log a)	Pendiente (b)
VD vs DM	-3,243	2,689
VD vs PT	-3,359	1,053

1 TH-R
Unidad= 1E-03
1 2 representa 0.012
casos aberrantes: 12

1	-7	1
2	-6	0
3	-5	1
3	-4	
7	-3	8433
11	-2	8753
17	-1	987420
27	-0	9886644400
27	0	068
24	1	00014458
16	2	2
15	3	12289
10	4	07
8	5	47
6	6	33
4	7	016

2 TH-R
Unidad= 1E-03
1 2 representa 0.012
casos aberrantes: -91,-73,98

4	-5	7
7	-4	942
10	-3	422
14	-2	9997
19	-1	66533
27	-0	87755433
27	0	00224445689
16	1	0011222235
6	2	8
5	3	2
4	4	199

Tabla 3-Análisis de Varianza de las regresiones entre los volúmenes y el diámetro mayor (DM) de Tivela pultorum de talla comercial, en 100% AM.

Análisis de Varianza In VD vs In DM

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	0.57844	1	0.57844	50.07404
Error	183678	16	0.01148	
Total (Corr.)	0.758522	17		

Coefficiente de determinación = 0.757847

Error Estandar = 0.107144

Análisis de Varianza In VT* vs In DM

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	0.55334	1	0.55334	205.23385
Error	0.051227	19	0.002696	
Total (Corr.)	0.604565	20		

Coefficiente de determinación = 0.915269

Error Estandar = 0.0519243

Análisis de Varianza In VI vs In DM

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	0.53171	1	0.53171	122.8857
Error	0.082211	19	0.004327	
Total (Corr.)	0.613924	20		

Coefficiente de determinación = 0.866089

Error Estandar = 0.0657791

VD = volumen de agua desplazado

VT* = volumen total calculado del modelo

VI = volumen interno

Tabla 4 - Intervalos de las medidas (cm) realizadas para establecer el modelo geométrico del volumen (ml) de *Tivela stultorum* de diferentes Clases de talla. El número entre paréntesis indica el tamaño de la muestra.

Clases de Talla	Medianas (60)	Coerciales (21)
Diámetro mayor, D _H	1.645 - 4.090	10.065 - 12.425
Diámetro menor, D _a	1.200 - 2.920	7.535 - 9.735
Altura, A ₁	0.730 - 1.930	4.760 - 6.075
Altura del cono, H _c	0.535 - 1.530	3.055 - 4.825
Altura del semielipsoide, c	0.610 - 1.625	3.755 - 5.04

Tabla 5-Análisis de Varianza de las regresiones entre volúmenes y longitud del diámetro mayor (DM) de *L. Stultorum* de tamaño mediano.

Análisis de Varianza ln VIM* vs ln DM

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	22.5018	1	22.5018	6026.1449
Error	0.104553	28	.003734	
Total (Corr.)	22.606376	29		

Coefficiente de determinación = 0.995375
 Error Estandar = 0.0611067

Análisis de Varianza ln VIM vs ln DM

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	9.9964	1	9.9964	2962.9175
Error	0.060729	18	0.003374	
Total (Corr.)	10.057126	19		

Coefficiente de determinación = 0.993961
 Error Estandar = 0.0580847

VIM* = volumen total calculado con el modelo
 VIM = volumen interno

Tabla 6-Parámetros de las rectas logarítmicas de las tasas fisiológicas (cal/día) y el peso seco (g) de *L. skutteroni* de diferentes clases de talla: A-pequeñas M-Medianas; C-talla comercial

Tasas Fisiológicas	A			M			C		
	ln	a	b	ln	a	b	ln	a	b
Filtración (L/h)	1.353	-	1.512	0.372	-	0.999	0.927	-	0.264
Ingestión	3.91	-	1.276	2.072	-	0.724	2.832	-	0.381
Respiración	1.101	-	0.604	1.530	-	0.626	0.187	-	0.655
Hecas	-	-	-	-	-	-	1.541	-	0.376
Excreción	-	-	-	-	-	-	2.204	-	0.375

Tabla 7-Tasas fisiológicas de *I. stultorum* de diferentes clases de talla.
A-pequeña, M-mediana, C-de talla comercial. \bar{x} \pm S \bar{x} y M \pm IC

Clases de talla		A	M	C
Peso seco g	\bar{x}	0.004 \pm 0.001	1.897 \pm 0.052	14.99 \pm 1.27
	M	0.0031	1.825	14.16
	IC	(0.002 , 0.004)	(1.285 , 2.365)	(11.02 , 16.50)
Filtración (L/h)	\bar{x}	0.018 \pm 0.002	4.473 \pm 0.123*	4.179 \pm 0.065*
	M	0.0118	4.29*	4.17*
	IC	(0.006 , 0.018)	(4.20 , 4.30)	(3.955 , 4.385)
Ingestión (cal/día)	\bar{x}	13.25 \pm 1.90	118.4 \pm 23.21	1973 \pm 173.48
	M	9.64	1152	1862
	IC	(1.89 , 17.39)	(1113 , 1191)	(1729 , 1995)
Asimilación (cal/día)	\bar{x}	9.94 \pm —	888 \pm —	1779.35 \pm 164.81
	M	7.23	864	1769
	IC	(1.42 , 13.04)	(835 , 893)	(1643 , 1895)
Eficiencia de Asim (%)	\bar{x}	75	75	75

* no hubo diferencias significativas entre la Clase M y C

Tabla 8—Tasa de respiración, eficiencia de extracción de oxígeno y requerimientos de convección de *Lybia stultorum* de diferentes clases de talla. A-pequeña M-mediana y C-tamaño comercial. $\bar{X} \pm SR$ y M±IC

Clases de talla		A	M	C
Peso seco (g)	\bar{X}	0.004 ± 0.001	1.897 ± 0.052	14.99 ± 1.270
	M	0.003	1.825	14.16
	IC	(0.002 , 0.004)	(1.285 , 2.365)	(11.820 , 16.500)
Respiración a. (mlO ₂ /h)	\bar{X}	0.018 ± 0.002	0.450 ± 0.01	0.788 ± 0.43
	M	0.033	0.44	0.77
	IC	(0.026 , 0.039)	(0.430 , 0.45)	(0.717 , 0.823)
b. (cal/día)	\bar{X}	0.169 ± 0.021	51.42 ± 0.680	79.41 ± 9.49
	M	0.155	50.240	87.100
	IC	(0.012 , 0.180)	(48.77 , 51.71)	(77.520 , 96.680)
Extracción de O ₂ (%)	\bar{X}	8.53 ± 1.020	7.06 ± 0.190	16.2 ± 0.320
	M	7.890*	6.790*	15.900
	IC	(5.74 , 10.04)	(6.47 , 7.11)	(14.200 , 17.600)
Req. de convección (L/ml O ₂)	\bar{X}	0.042 ± 0.008	9.97 ± 0.100	5.53 ± 0.032
	M	0.036	9.660	5.42
	IC	(0.026 , 0.047)	(9.510 , 9.810)	(4.530 , 6.310)

* no hubo diferencias significativas entre los grupos A y M respecto a la extracción de oxígeno

Tabla 9-Balance energético (cal/día g^{0.75}) y eficiencia de crecimiento (K, %) de *I. stultorum* de diferentes clases de talla, en 100% AM y 21 C. Valores mediaros \pm intervalo de confianza; en paréntesis % respecto a la energía contenida en el alimento ingerido.

Tallas	I	R	HV	P	KI
A*	310.9 \pm 27.9 (100)	5 \pm 0.7 (1.6)	77.7 \pm 7 (25)	228.2 \pm 21.6 (73.4)	73.4
M	631.4 \pm 4.9 (100)	27.5 \pm 0.3 (4.4)	157.8 \pm 1.9 (25)	446 \pm 5.4 (70.6)	70.6
C	131.5 \pm - (100)	6.2 \pm - (4.7)	37.6 \pm - (28.6)	87.7 \pm 8.6 (66.76)	66.8

* = valores individuales

Tabla 10-Relación entre el campo de crecimiento y el peso seco corporal de *I. stultorum* de diferentes tallas en 100% AM y 21°C; parámetros de las rectas de regresión.

Clases de talla	Intersección (ln a)	Pendiente (b)	Coefficiente correlación
A. Pequeña	9.092	1.407	0.946
B. Mediana	6.263	0.729	1.000
C. Comercial	6.172	0.373	0.969

Tabla 11-Análisis de varianza entre el campo de crecimiento y el peso seco corporal de L. cultrora de diferentes clases de talla. A-pequeña, M-mediana, C-comercial

A				
Análisis de Varianza				
Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	4,80836	1	4,80836	244,81266
Error	0,1374868	7	0,019641	
Total (Corr.)	4,9458436	8		

Coefficiente de determinación = 0,972202
Error Estandar = 0,140146

M				
Análisis de Varianza				
Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	0	1	0	11851983
Error	0,000000	10	0,000000	
Total (Corr.)	0,000075	11		

Coefficiente de determinación = 1

C				
Análisis de Varianza				
Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F
Modelo	0,07798	1	0,07798	138,793130
Error	0,0050569	9	0,0005619	
Total (Corr.)	0,083041	10		

Coefficiente de determinación = 0,939104

Tabla 12-Balance energético (cal/día x g⁻¹PS) de *I. sulitorus* medido en diferentes combinaciones de salinidad (‰ AM) y temperatura (°C). En paréntesis el valor porcentual de las tasas respecto a la energía incorporada en el alimento ingerido

C	‰ AM	I	R	H	U	P
13	80	122.97	5.42 (4.41)	30.49 (24.79)	3.75 (3.05)	83.31 (67.75)
	100	28.85	6.1 (21.14)	17 (58.93)	0.34 (1.18)	5.41 (18.75)
	110	158.49	1.74 (1.1)	56.23 (35.48)	4.79 (3.02)	95.73 (60)
16	80	98.16	4.34 (4.42)	38.63 (39.35)	23.82 (245.47)	31.37 (31.96)
	100	110.42	3.69 (3.34)	40.44 (36.62)	7.46 (6.76)	58.83 (53.28)
	110	84.36	3.27 (3.88)	18.83 (22.32)	1.46 (1.73)	60 (72.07)
21	80	93.38	9.22 (9.87)	10.22 (10.94)	2.12 (2.27)	71.82 (76.91)
	100	131.5	6.15 (4.68)	6.73 (5.12)	30.83 (23.44)	87.79 (66.76)
	110	179.87	11.35 (6.31)	14.62 (8.13)	3.05 (1.7)	150.85 (83.46)

Tabla 13-Regresión múltiple correspondiente al campo de crecimiento de *L. stultorum* en 80% AM. Ajuste del modelo (A); ANVA de regresión global (B) y ANVA de las variables temperatura, peso, efecto cuadrático de ambas e interacciones (C).

A RESULTADOS DEL AJUSTE DEL MODELO				
VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR STND	VALOR T	PROB(>T)
CONSTANTE	10473.589258	967.194326	10.8288	0.0000
T80	-1076.992127	91.813191	-11.7303	0.0000
PS80	-217.679761	66.822992	-3.2576	0.0031
(T80) ²	28.263608	2.556354	11.0562	0.0000
(PS80) ²	7.016502	1.544474	4.543	0.0001
T80 vs PS80	8.375267	2.13603	3.621	0.0006

B ANALISIS DE VARIANZA PARA LA REGRESION COMPLETA					
Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F	PROB(>F)
Modelo	4575540.20	5	914908	171.4	0
Error	112065.66	21	5336.46		
TOTAL (CORR.)	4686605.9	26			

R-cuadrada = 0.976083
R-cuadrada (AJUSTADA PARA g.l) = 0.970395
Error estandar = 73.0511

C ANOVA ADICIONALES PARA VARIABLES EN EL ORDEN AJUSTADO					
Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l	Cuadr. medios	F	PROB(>F)
T80	543612.5	1	543612	101.8675	0.0000
PS80	3303039.5	1	3303039	618.9571	0.0000
(T80) ²	608360.6	1	608361	114.0008	0.0000
(PS80) ²	37485.7	1	37486	7.0244	0.0150
T80 vs PS80	82041.9	1	82042	15.3739	0.0008
TOTAL MODELO	4574540.2	5			

Tabla 14-Regresión múltiple correspondiente al caso de crecimiento de *L. shulzeri* en 100% AM. Ajuste del modelo (A); ANVA de regresión global (B) y ANVA de las variables temperatura, peso, efecto cuadrático de ambas e interacciones (C).

A RESULTADO DEL AJUSTE DEL MODELO				
VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR STND	VALOR T	PROB (> T)
CONSTANTE	-2008,865704	763,136301	-2,6324	0,0131
T100	284,103146	77,012818	3,689	0,0009
PS100	-172,378703	50,434771	-3,4178	0,0018
(T100) ²	-5,251248	2,514691	-2,0682	0,0451
(PS100) ²	3,013123	1,208775	2,4927	0,0182
T100 vs PS100	4,811764	3,695887	1,3019	0,2025

B ANALISIS DE VARIANZA PARA LA REGRESION COMPLETA					
Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F	PROB(> F)
Modelo	8528549,00	5	1765709,	351,4	0
Error	130643,6	26	5024,75		
TOTAL (CORR.)	8759192,6	31			

R-cuadrada = 0,935418

R-cuadrada (AJUSTADA PARA g.l) = 0,932614

Error estandar = 70,8855

C ANOVA ADICIONALES PARA VARIABLES EN EL ORDEN AJUSTADO					
Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l	Cuadr. medios	F	Prob (> F)
T100	8542531,4	1	8542531	1700,0836	0,0000
PS100	6627,8	1	6628	1,319	0,2612
(T100) ²	108478,9	1	108479	21,5899	0,0001
(PS100) ²	162393,9	1	162394	32,3199	0,0000
T100 vs PS100	6517	1	6517	1,635	0,2044
TOTAL MODELO	8828549	5			

Tabla 15-Regresión múltiple correspondiente al campo de crecimiento de *I. stultorum* en 110% AM. Ajuste del modelo (A); ANVA de regresión global (B) y ANVA de las variables temperatura, peso, efecto cuadrático de ambas e interacciones (C).

A RESULTADOS DEL AJUSTE DEL MODELO				
VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR STND	VALOR T	PROB (< T)
CONSTANTE	7197.607538	897.053892	8.0236	0.0000
T110	-1212.462938	112.02792	-10.8229	0.0000
PS110	474.954105	21.370901	22.2243	0.0000
(T110) ²	52.364281	3.222465	16.2498	0.0000
(PS10) ²	0.625266	1.685434	0.371	0.7146
T110 vs PS110	-31.888414	2.298684	-13.8725	0.0000

B ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LA REGRESION COMPLETA					
Fuente de variacion	Suma de cuadrados	g.l	Cuadrados medios	F	PROB (>F)
Modelo	7913793.70	5	1582758.7	746.3	0
Error	32813.447	15	2120.896		
TOTAL (CORR.)	7945607.1	20			

R-cuadrada = 0.995996

R-cuadrada (AJUSTADA PARA g.l) = 0.994661

Error estandar = 46.0532

C ANOVA ADICIONALES PARA VARIABLES EN EL ORDEN AJUSTADO					
Fuente de variacion	Suma de cuadrados	g.l	Cuadr. medios	F	Prob (>F)
T110	6183766.6	1	6183767	2915.6381	0.0000
PS110	19.4	1	19	0.0032	0.9260
(T110) ²	321522	1	321522	151.5972	0.0000
(PS110) ²	1000329	1	1000329	471.6538	0
T110 vs PS110	408156.6	1	408157	192.4453	0.0000
TOTAL MODELO	7913793.7	5			

FIGURAS

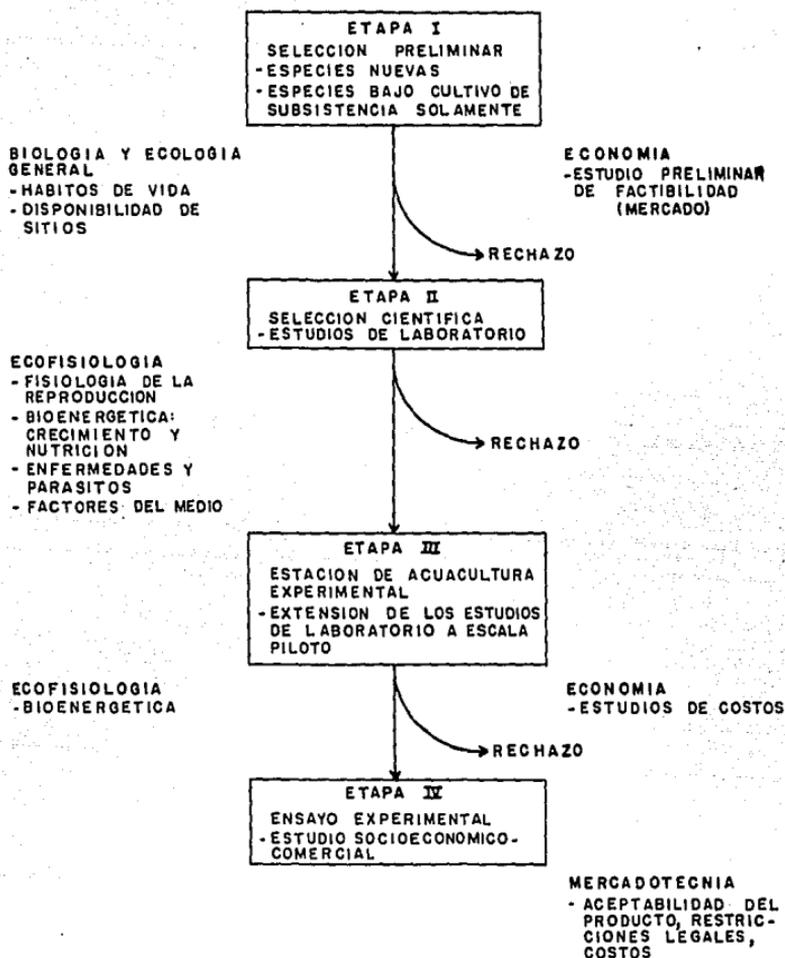


Fig.1- Relación entre los estudios biológicos básicos, las diferentes etapas de un programa de acuicultura y su factibilidad económica (modificado de Bardach, *et al.*, 1972).

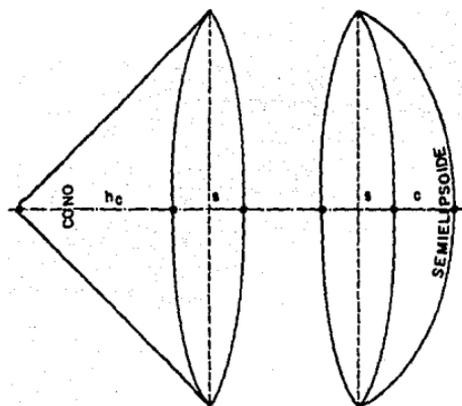
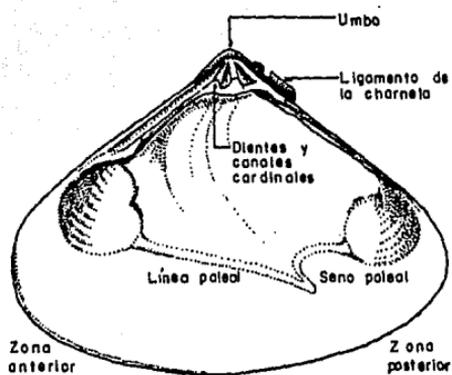


Fig. 2- Vista ventral de una valva de T. stultorum y modelo geométrico de la almeja. S= bases, h_c = altura del cono y c= altura del semielipsoide.

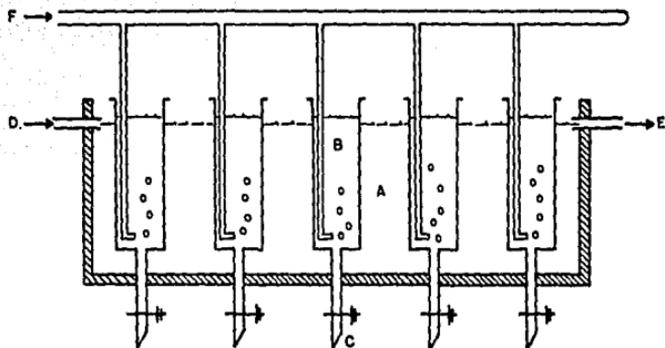


Fig. 3. Dispositivo experimental. A. Acuario con 15 cámaras, B. Cámara de 4l, C. Llave para tomar muestras de agua, D. y E. Entrada y salida de agua dulce, tubería conectada al termostato, F. Tubería de aire.

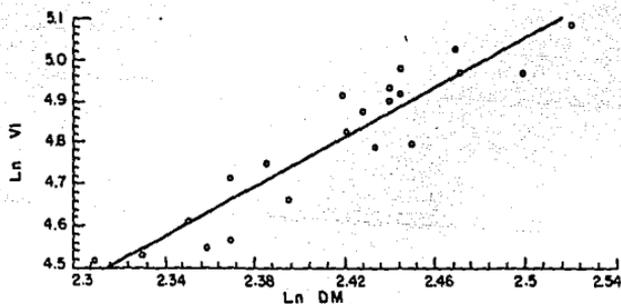
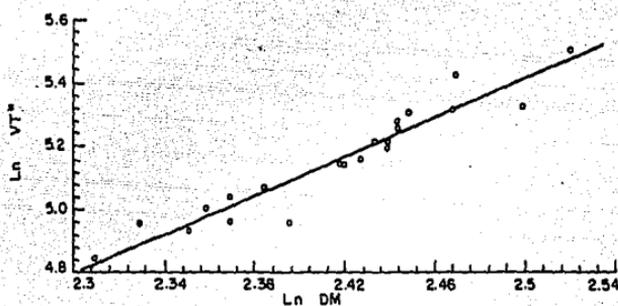
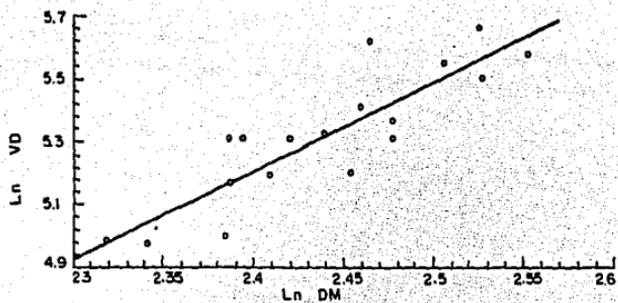


Fig.4- Relación entre diferentes medidas de volumen y el diámetro mayor (DM) de *Tiveta stultorum* de talla comercial, en 100% AM. VD= volumen desplazado; VT volumen total calculado por el modelo y VI= volumen interno.

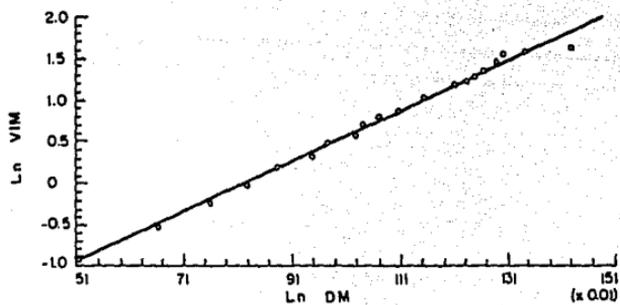
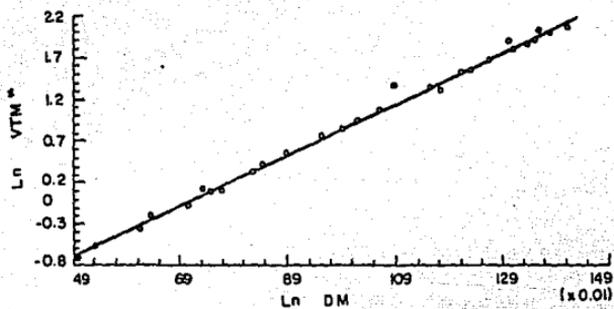


Fig.5- Relación entre diferentes medidas de volumen y el diámetro mayor (DM) de *I. stultorum* de tamaño mediano, en 100% AM. VTM* volumen total calculado por el modelo y VIM= volumen interno.

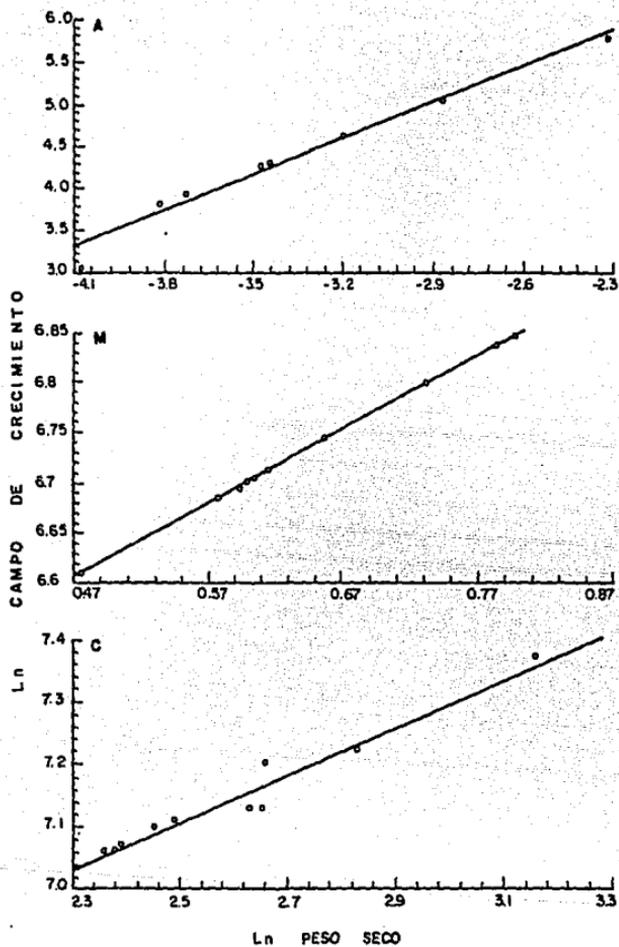


Fig.6 - Relación entre el campo de crecimiento (cal/día) y el peso seco corporal (g) de Tivela stultorum de diferentes tamaños : A- Pequeño, M- Mediano, C- Comercial, en 100% A.M. y 21°C.

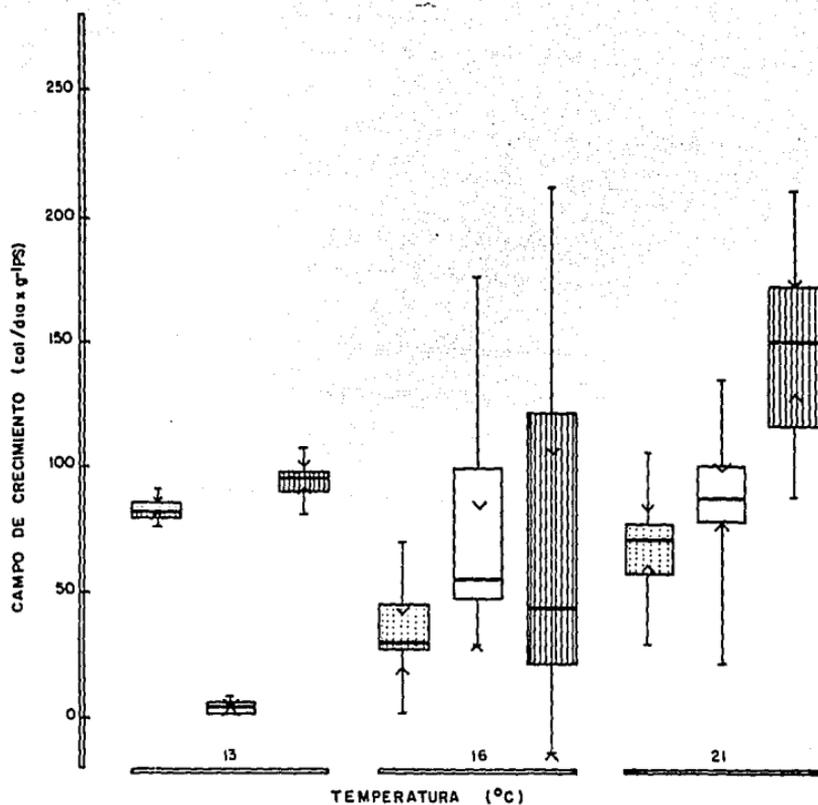


Fig. 7- Campo de crecimiento de *Tivelo stultorum* en relación a la salinidad (% AM) y a la temperatura.  80%,  100% y  110% A.M.

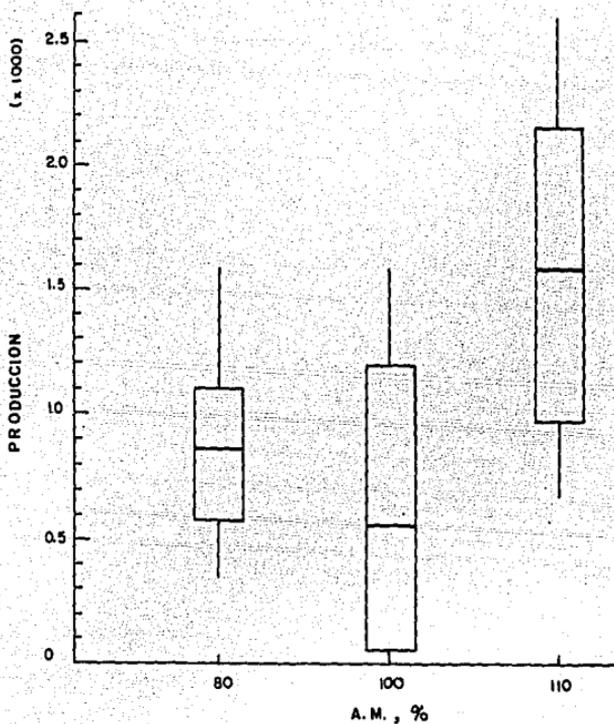


Fig 8 - Diagrama de cajas en paralelo de la producción de Tivejo stultorum de tala comercial en diferentes concentraciones de agua de mar.

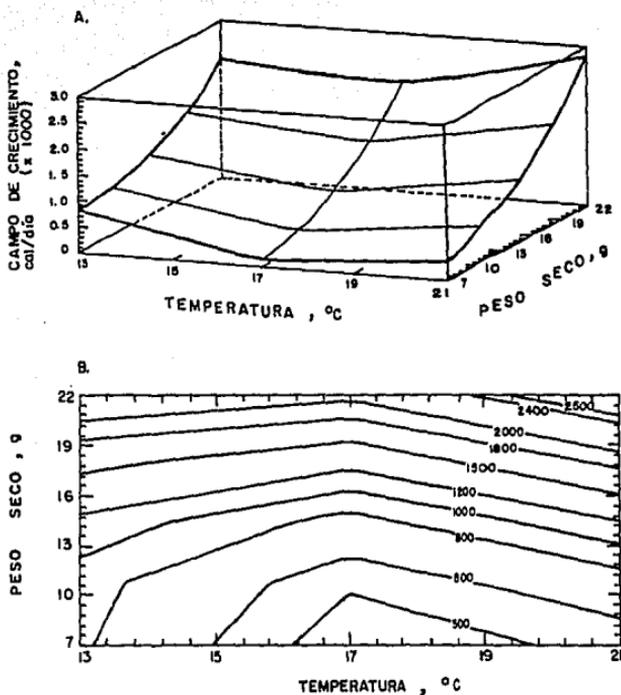


Fig.9 - Campo de crecimiento (cal/día) de *Tivola stultorum* en relación al tamaño corporal (PS,g) y a la temperatura, en 80% de agua de mar. Superficie en el espacio (A) y su proyección en el plano (B).

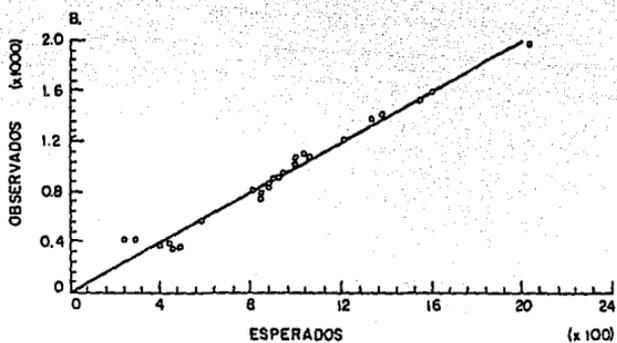
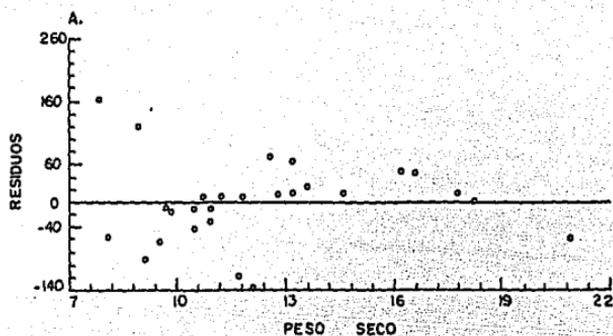


Fig.10- Gráfica de residuos vs. peso corporal de *Tilapia stultiorum* correspondiente a la regresión múltiple del campo de crecimiento, peso y temperatura a 80% A.M. y análisis de residuos (A). Relación entre los valores observados y esperados, considerando el modelo (B).

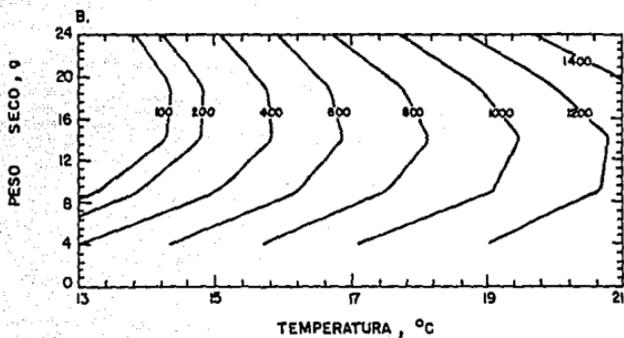
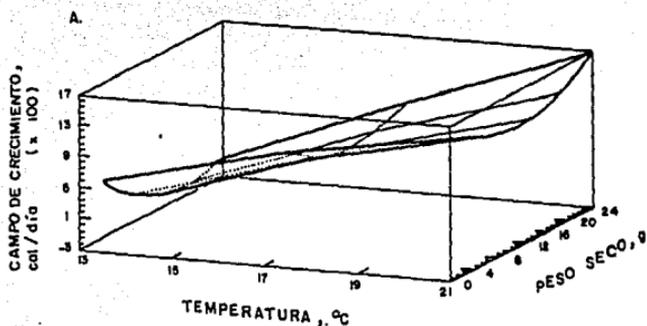


Fig.11 - Campo de crecimiento (cal/día) de *Tivisg stultorum* en relación al tamaño corporal (PS,g) y a la temperatura, en 100‰ de agua de mar. Superficie en el espacio (A) y su proyección en el plano (B).

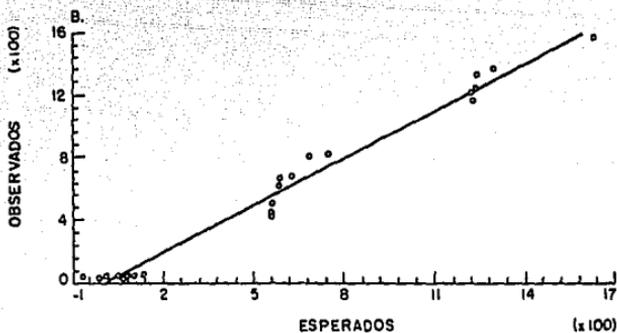
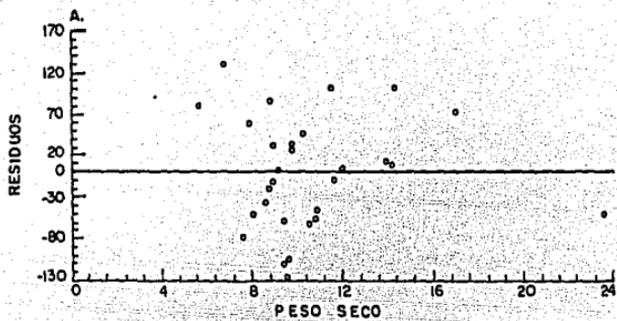


Fig.12- Gráfica de residuos vs. peso corporal de *Tilapia stultiorum* correspondiente a la regresión múltiple del campo de crecimiento, peso y temperatura a 100% A.M. y análisis de residuos (A). Relación entre los valores observados y esperados, considerando el modelo (B).

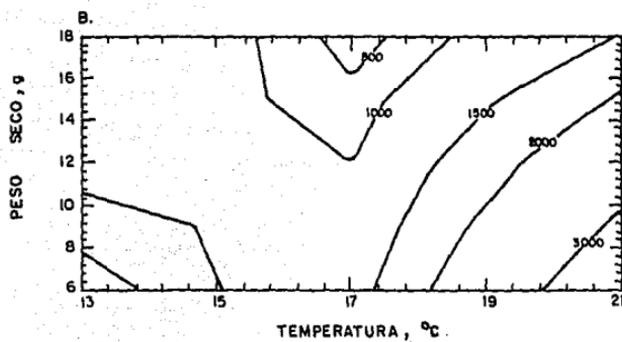
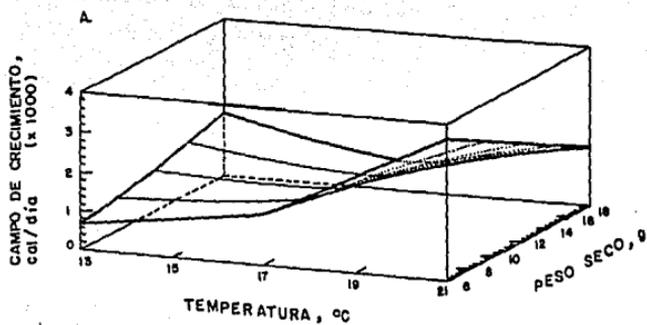


Fig.13 - Campo de crecimiento (cal/día) de *Tivela stultorum* en relación al tamaño corporal (PS,g) y a la temperatura, en 110% de agua de mar. Superficie en el espacio (A) y su proyección en el plano (B).

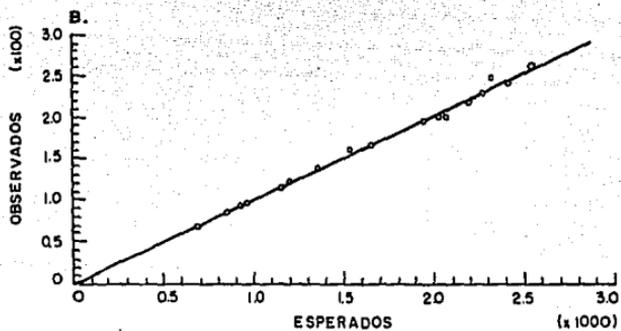
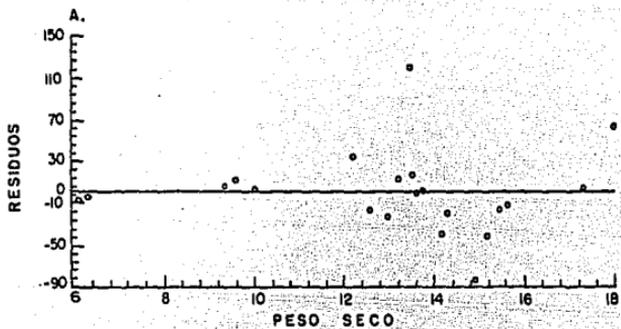


Fig. 14- Gráfica de residuos vs. peso seco corporal de *Tweig stultorum* correspondiente a la regresión múltiple del campo de crecimiento, peso y temperatura a 10% A.M. y análisis de residuos (A). Relación entre los valores observados y esperados, considerando el modelo (B).

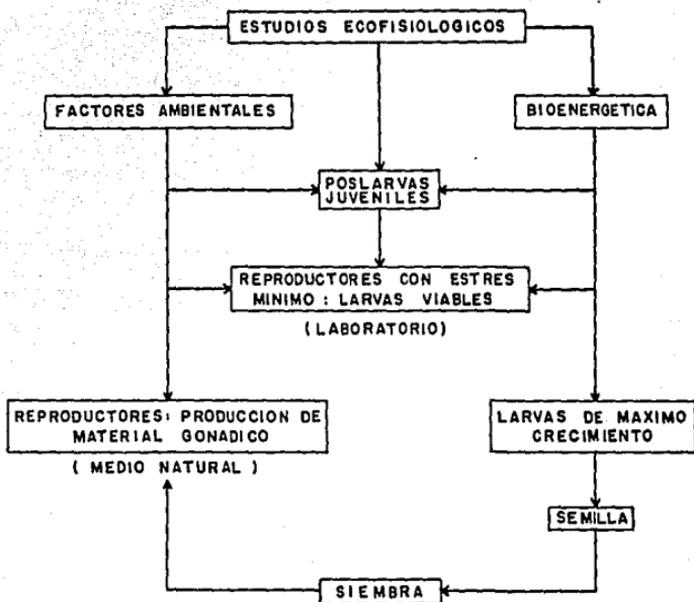


Fig. 15- Relación entre los estudios ecofisiológicos básicos y el cultivo de una especie de crecimiento lento, con fines de repoblamiento y siembra.