

00361

3

Zej



Universidad Nacional Autónoma  
de México

FACULTAD DE CIENCIAS

ASPECTOS BIOENERGETICOS DE LA ALMEJA Tivela stultorum  
( MOLLUSCA, LAMELLIBRANCHIA ).

T E S I S

Que para obtener el grado de

MAESTRA EN CIENCIAS

( BIOLOGIA )

p r e s e n t a

Prof. en Biol. y Quím. SONIA SOFIA ESPINA AGUILERA

México, D. F.

TESIS CON-  
FALLA DE ORIGEN

1987



## **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.

## RESUMEN

Este trabajo se llevó a cabo con el propósito de medir las diferentes respuestas fisiológicas implicadas en el balance energético de la almeja Pismo, *Tivela stultorum*, ante la combinación de los factores ambientales salinidad-temperatura con el fin de estimar el campo de crecimiento y las eficiencias de crecimiento en una muestra de 117 organismos adultos de talla comercial.

Se midió la cantidad de energía asimilada del alimento ingerido (I) y el destino de ésta a través del cuerpo del animal, considerando la porción perdida en heces (H), en productos nitrogenados (U), la fracción utilizada en metabolismo (R) y la canalizada hacia crecimiento (P), la cual se calculó de las ecuaciones: (1)  $I = H + U + R + P$  o (2)  $P = I - (H + U + R)$ , donde cada término representa los valores calóricos de las tasas fisiológicas en calorías/día  $\times g^{-1}$  peso seco corporal. Todas las mediciones se realizaron individualmente, a tres niveles de cada factor: 13, 16 y 20 °C; 80, 100 y 110 % de agua de mar (AM). Se consideró la salinidad de 32‰ como 100%. Los experimentos se llevaron a cabo en acuarios de 15 cámaras de 4 L cada una llenas de agua de mar filtrada e irradiada (UV), con aireación constante y temperatura controlada.

Los resultados indicaron que el balance energético fué positivo en las 9 combinaciones experimentales de los factores del medio. El campo de crecimiento fue mínimo en 13°C-100% AM, bajo en 16°C-80% AM y óptimo en 21°C-100% AM, donde las almejas dispusieron de 135 mil células/ml. La eficiencia  $K_1$  presentó un valor mediano (M) de  $67 \pm 10\%$  y la eficiencia  $K_2$  de  $86 \pm 11\%$ . Los mayores valores se obtuvieron en la combinación óptima, donde la eficiencia bruta fué de 84% y la eficiencia neta de 94%. Estos resultados se discutieron en relación a las prácticas de cultivo de la especie.

## I N D I C E

Introducción	.....	1
Objetivos	.....	14
Materiales y Métodos	.....	15
Resultados	.....	26
Discusión	.....	46
Literatura Citada	.....	87
Tablas	.....	101
Figuras	.....	111

## I N T R O D U C C I O N

En los países desarrollados la Acuicultura es una ciencia multidisciplinaria, en tanto que en los nuestros se puede considerar como una biotecnia ya que prácticamente no existe suficiente conocimiento sobre los principios básicos envueltos. El cultivo de ostiones, mejillones y almejas se ha llevado a cabo casi exclusivamente en forma empírica. Así, lo que es un buen método en una región no lo es en otra. La interpretación de los buenos o malos resultados obtenidos en el campo, se podrían interpretar de manera más específica si se conociera con exactitud cómo un factor o un conjunto de factores ambientales, afecta el crecimiento y desarrollo de la especie sujeta al cultivo. Como bien lo señala Winter(1978), esto se puede lograr con trabajo de laboratorio cuyas condiciones experimentales estén definidas con claridad y se mantengan por el lapso que sea necesario.

Se encuentra bien fundamentado el hecho que un cultivo tendrá éxito si se conocen las condiciones ambientales que estimulan el crecimiento de los especímenes hasta alcanzar un óptimo. Entre los factores del medio que promueven el crecimiento se encuentra la temperatura, la salinidad, el pH, el oxígeno y tal vez lo más importante, la calidad y cantidad de alimento.

En el caso de los moluscos lamelibranquios, de lentos

movimientos, es importante también conocer la velocidad de las corrientes circundantes ya que de ellas depende en gran parte la obtención del alimento. Si se conocen todas las condiciones señaladas, es posible seleccionar un sitio adecuado para realizar trabajos acuiculturales (Winter, 1978).

Por otra parte, también se necesitan índices que permitan comprender la compleja relación organismo-ambiente ya que un organismo es una unidad discreta compuesta por muchas subunidades que interactúan coordinadamente para mantener la organización compatible con la vida. Los factores del medio actúan en conjunto sobre dicha unidad y no en forma aislada. Esta relación funcional, entre los animales y su entorno ha sido la constante preocupación de los fisiólogos ambientales, quienes con el fin de entender más profundamente cómo se desenvuelven los organismos en su medio natural han intentado integrar sus respuestas fisiológicas.

Existen integraciones simples y complejas. Entre las primeras se pueden citar el cociente respiratorio y la relación atómica oxígeno/nitrógeno (O/N). El cociente respiratorio ( $CO_2 / O_2$ ) proporciona información acerca de los procesos metabólicos subyacentes al intercambio respiratorio. La relación O/N, es un indicador del balance de los substratos energéticos en los tejidos del animal, en un momento dado. Esto es, el balance entre la degradación de carbohidratos, lípidos y proteínas. Bayne, et al. (1976) y Bayne y Widdows (1978) han señalado que esta razón es una integración, de respuestas fisiológicas, útil para comprender el

nivel de actividad del metabolismo oxidativo y el de las proteínas del animal. Esto es válido siempre que se tome en cuenta que los valores observados de la razón O/N se pueden desviar de los valores teóricos, entre otras causas, debido a la utilización del amoníaco en procesos de biosíntesis.

En un nivel de integración más complejo se encuentra el balance de la energía de los organismos. Con el fin de profundizar la comprensión sobre relaciones energéticas en los animales, Ivlev (1939) y Winberg (1956) desarrollaron una ecuación en la que se suman los componentes del balance de la energía:

$$I = R + H + U + P \quad (1)$$

donde I es la ingestión, R es la respiración, H corresponde a las heces producidas, U es la excreción de productos nitrogenados y P es la producción. Todos estos elementos tienen valores de tasas expresadas en unidades de energía/tiempo (cal/día).

Varios autores han utilizado esta expresión como modelo en estudio fisiológicos y ecofisiológicos en peces (Warren y Davis, 1967; Paloheimo y Dickie, 1965; 1966a,b). Estos trabajos abrieron el camino para que se extendiera su aplicación a los invertebrados.

En moluscos se ha determinado el balance energético de varias especies, tales como Mytilus edulis (Widdows y Bayne, 1971;

Winter, 1973; Thompson y Bayne, 1974; Schulte, 1975; Bayne, Widdows y Thompson, 1976; Thompson, 1984). En Mytilus chilensis (Winter, 1978); Aulacomya ater (Griffiths y King, 1979); Choromytilus meridionalis (Griffiths, 1980); Scrobicularia plana (Hughes, 1970); Crassostrea virginica (Bahr y Lanier, 1981); Mytilus edulis y Cardium edule (Widdows y Schik, 1985).

Conocer el balance energético proporciona un índice cuantitativo que permite describir, explicar y predecir la condición o estado fisiológico de un animal, en tanto responde a las variaciones ambientales (Bayne, et al., 1976).

En la ecuación del balance energético (1), el término P (producción) es la parte de la energía asimilada que se canaliza hacia crecimiento somático y a la producción de gametos. Se calcula por diferencia entre la energía incorporada con el alimento ingerido y todo otro destino de ésta en el cuerpo del animal. La fracción de la energía ingerida menos la perdida vía heces es la energía asimilada. Así, la energía destinada a crecimiento y reproducción es parte de la fracción asimilada; Warren y Davis (1967) la denominaron campo de crecimiento. Por lo tanto el campo de crecimiento es una medida que integra los procesos fisiológicos del organismo y como tal, es un índice de respuesta de éste ante un complejo ambiental determinado. Thompson (1984) argumenta que la medición del campo de crecimiento proporciona una mayor información que cualquier respuesta aislada.

Una reducción en el campo de crecimiento de un animal, en condiciones específicas, se puede interpretar como un síntoma de estrés. Bayne (1975) define este término como "una alteración medible del estado estable fisiológico (de comportamiento, citológico o bioquímico) inducido por un cambio ambiental que hace al organismo (población o comunidad) más vulnerable a nuevos cambios ambientales". También es posible inferir que el organismo cuyo estado estable fisiológico está alterado como consecuencia de un cambio en algún factor del medio, se encuentra en la zona de resistencia (Widdows, 1978). Se dice que un animal se encuentra en la zona de resistencia en el gradiente de un factor ambiental, cuando en un cierto intervalo de este gradiente no puede vivir por tiempo indefinido (Vernberg y Vernberg, 1972; 1981).

En animales adultos, las alteraciones subletales de los factores ambientales pueden producir regresión y reabsorción de gametos. Ejemplos de tal situación ha reportado Bayne et al. (1978b) en Mytilus edulis en condiciones de estrés inducido por la combinación de altas temperaturas y escaso alimento.

Recientemente se comprobó una disminución del esfuerzo reproductivo, en la misma especie, en un sitio expuesto a un efluente de aguas termales (Rodhouse, et al., 1984). Asimismo Griffiths y King (1979) reportaron que el campo de crecimiento de Aulacomya ater fué negativo cuando la ración alimenticia era baja; en esta situación, señalan los autores, el costo respiratorio excedió el valor energético del alimento asimilado.

A la luz de estos ejemplos es posible darse cuenta que la medición del campo de crecimiento de una especie potencialmente cultivable, es útil tanto para la Acuicultura como para el manejo de los recursos marinos y estudios de la contaminación ambiental (Espina, et al., 1986).

Es importante en el campo de la Acuicultura, considerar la eficiencia de crecimiento de las especies en cultivo. Esto es, la eficiencia con la cual el alimento es convertido en tejido corporal (Langton, et al., 1977). Ahora bien, cuando se determina el balance energético de un espécimen, se conocen las tasas de ingestión (I) y producción de heces (H), por lo tanto se puede calcular por diferencia la cantidad de energía asimilada (A), necesaria para determinar la eficiencia neta de crecimiento ( $K_2$ ). La eficiencia bruta de crecimiento es la relación entre la producción (P) y el alimento ingerido:

$$K_1 = P/I \times 100 \quad K_2 = P/A \times 100$$

Todas las tasas fisiológicas son afectadas en alguna forma por los factores ambientales y también por factores intrínsecos del animal. Tienen importancia relevante, la temperatura, la salinidad, la concentración de oxígeno en el medio, el alimento disponible en un determinado momento y el peso corporal. La temperatura es un factor regulador y limitante del metabolismo, como lo demuestra la disminución del consumo de oxígeno de Mytilus edulis cuando los animales se trasladaron directamente de 15 °C a

25 °C (de Vooy's, 1976). No todos los niveles de consumo de oxígeno son afectados por la temperatura; mientras el consumo estandar y el activo no lo son, el metabolismo de rutina es dependiente del factor. Widdows (1973b) obtuvo un valor  $Q_{10} = 3$  en *M. edulis*. El autor interpreta este hallazgo como consecuencia de las alteraciones en la tasa de ventilación o de filtración. Las tasas disminuyeron al aumentar la temperatura y al disminuir ésta, la tasa de filtración tuvo una tendencia opuesta con la subsecuente elevación del nivel del consumo de oxígeno de rutina. El  $Q_{10}$  es incremento de la velocidad de reacción producido por un aumento de la temperatura de 10 °C (Hoar, 1978).

En *Tapes philippinarum* se encontró que la tasa de excreción amoniacal exhibió dependencia de la temperatura al aumentar de 16 a 18 °C y disminuyó entre 12 y 14 °C (Mann, 1979). La tasa de excreción aumentó a medida que disminuía el alimento en el medio, en *M. edulis* mantenido a 20 °C; en tanto que a 15 °C aunque aumentó la excreción, la tasa se hizo independiente de la ración.

La eficiencia de asimilación también es afectada por la temperatura, cuando ésta excede a la del medio natural. Winter (1978) se refiere a *Modiolus modiolus* y *Artica islandica* en las que no se encontró un incremento significativo de la asimilación dentro del intervalo de temperatura de 4 a 12 °C, en cambio a 20 °C la eficiencia de asimilación fué significativamente mayor.

La eficiencia bruta de crecimiento ( $K_1$ ) de *M. edulis* es

dependiente del alimento; se incrementa al elevarse el nivel de la ración con el concomitante aumento en el crecimiento (Winter y Langton, 1976).

La dependencia de las tasas fisiológicas del peso corporal, la describe la ecuación alométrica general:

$$Y = \beta_0 X^{\beta_1}$$

donde Y es la tasa fisiológica, como las tasas de filtración, consumo de oxígeno, ración ingerida, excreción, etc; X es el peso corporal;  $\beta_0$  y  $\beta_1$  son constantes. Los animales pequeños tienen tasas menores que los de mayor tamaño (Prosser, 1973; Schimdt-Nielsen, 1984; Hoar, 1978; Bayne, 1975; Widdows, 1978).

Winter (1978) señala que el conocimiento de la ración de mantención en relación al tamaño corporal y a la temperatura, se puede utilizar para calcular la cantidad de alimento necesario para el crecimiento en sistemas de cultivo artificiales o bien como apoyo para seleccionar un sitio adecuado en el campo.

Los cambios de salinidad en el medio alteran la concentración osmótica de los animales. Los invertebrados marinos utilizan los aminoácidos libres intracelulares para regular el volumen durante el estrés producido por los cambios en la concentración salina ambiental (Hoyaux, et al., 1976). Estas moléculas son pequeñas y pasan a la sangre fácilmente; luego son desaminadas. De este

proceso resulta una tasa de excreción amoniacal aumentada. Bartberger y Pierce (1976) encontraron que en Macoma inconspicua aumentó la excreción de sustancias nitrogenadas luego de un traslado abrupto desde 100% a 50% de agua de mar (AM).

En general, un incremento en la salinidad produce una disminución en la tasa respiratoria y salinidades subnormales producen incremento del metabolismo oxidativo, el cual puede ser reflejo del gasto energético que conlleva la osmorregulación. Cuando las condiciones del medio son adversas, los moluscos bivalvos tienen la capacidad de cerrar las valvas y entrar en anaerobiosis. Esta respuesta no sólo altera la tasa de producción de CO<sub>2</sub>, sino que también provoca cambios en la excreción nitrogenada.

De la información reseñada sobre moluscos bivalvos, se destaca la importancia de la temática per se y lo más relevante, el apoyo que significan estos conocimientos para las prácticas acuiculturales. Por estas razones se encontró de interés diseñar un trabajo que contemplara por lo menos algunos de los aspectos que comprenden tan amplios temas, sobre una especie de molusco de importancia en el consumo humano. Por lo tanto este estudio se centró en la almeja Pismo Tivela stultorum Mawe.

La almeja Pismo, Tivela stultorum, se distribuye entre los 37 30' de latitud Norte y 122 30' de longitud Oeste, en las playas arenosas de Halfmoon Bay cerca de San Francisco, hasta 26 00'

latitud Norte y 112 14' longitud Oeste, en Baja California, México (Fitch, 1977).

Esta almeja vive exclusivamente en playas y barras arenosas de costas abiertas, expuestas a las marejadas del océano. Se les puede localizar desde la mitad de la zona intermareal hasta varios metros de profundidad en marea baja; las mayores densidades se encuentran en el borde del agua durante la baja marea (Coe, 1947). Es un excavador que se alimenta de detritus y de organismos unicelulares. Los requerimientos nutritivos de Tivela stultorum son muy pequeños, con excepción de la época de reproducción, desde primavera hasta el verano tardío.

El crecimiento se ha estimado 1 mm/mes en invierno y 2 mm/mes en abril-mayo. En comparación con otros bivalvos, esta especie se caracteriza por su lento crecimiento. Entre 6 a 7 años alcanza la talla comercial de 12 cm aproximadamente (Coe, 1947).

Tivela stultorum es un organismo dioico que no presenta dimorfismo sexual. La madurez gonádica la alcanza al año de edad cuando mide de 1.7 a 3.1 cm. A medida que crece, la concha aumenta en espesor y en diámetro. El peso de la concha, en todas las edades es 20 a 30 veces mayor que el peso seco de los tejidos blandos del cuerpo. Por tanto, es posible inferir que estas almejas "deben gastar una considerable cantidad de energía en la formación de la concha" (Coe, 1947). Además, también debe canalizar hacia las gónadas gran parte de la energía ingerida ya

que el mismo autor afirma que el peso seco de las gónadas maduras es casi la mitad del peso total de los tejidos del resto del cuerpo.

Según Fitch (1950) una hembra de 12.5 cm tiene 10 a 20 millones de ovocitos maduros y en un año produce hasta 80 millones de huevecillos, sin embargo, la alta tasa de mortalidad provoca una disminución notable en las poblaciones. De 1000 almejas de 6 meses, en 5 años y medio quedan sólo 5 y al cabo de 7 años no queda ninguna (Fitch, 1977).

En las poblaciones de La Jolla, Coe (1947) observó amplias fluctuaciones en la abundancia del recurso, lo que atribuye a probables variaciones de los factores ambientales en el período de natación de las larvas. Cuando éstas se asientan y el animal empieza a crecer, la competencia y la depredación son los factores principales que contribuyen a la mortalidad; cuando los organismos alcanzan la edad de 6 a 7 años, el hombre es el principal depredador de estas poblaciones.

La explotación de este recurso se ha efectuado en forma anárquica, de tal modo que las poblaciones han disminuído hasta niveles críticos (Carrquiriborde, et al., 1983). En Estados Unidos de Norte América, se prohibió la captura comercial en 1950 y desde ese momento hasta la fecha, las poblaciones se han recuperado muy lentamente (Fitch, 1977).

En Baja California, la almeja Pismo es uno de los invertebrados marinos de mayor importancia comercial, por lo que en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC-Ensenada, este recurso ha sido objeto de investigaciones multidisciplinarias (Searcy, 1984). En una Tabla que presenta el autor, se incluye el abulón, langosta, calamar, erizo, mejillón y la almeja Pismo. Se pudo observar que ésta alcanzó el 67.88% de la captura comercial en 1978, correspondiente a 1,520,988 Kg. En el año anterior, afirma, se capturaron 1,076,802 Kg lo que correspondió al 46.37% del volumen de producción de los invertebrados citados.

En 1981 se intentó un trasplante en Ensenada, Baja California, en una playa expuesta y otra protegida (Carriquiriborde, et al., 1983), denominadas Granada Cove y Playitas respectivamente. En la playa expuesta los autores mencionan que debido a fuertes marejadas, al cabo de cinco semanas habían desaparecido el 90% de las almejas por lo que se dió por terminado el experimento. En la playa protegida el experimento fué controlado por siete semanas, al cabo de las cuales gran parte de los animales habían muerto a causa de la presencia de depredadores. En Estados Unidos de Norte América, también se han intentado repoblamientos, pero según Fitch (1965) no tuvieron éxito.

Después de estas experiencias resulta alentador que seis años después, se haya observado la presencia de I. stultorum en Ensenada, a escasos 15 Km del lugar del primer repoblamiento (Estrada Ramírez, et al., 1987), aunque los autores no tengan

suficiente evidencia para comprobar que esta población derive del repoblamiento de 1981.

Carriquiriborde, et al. (1983) señalan que la única información disponible sobre la almeja Pismo, está orientada principalmente hacia el conocimiento de la biología y la abundancia en la zona intermareal de las costas de California, EEUU . Sin embargo, también en México se han efectuado trabajos con el mismo enfoque. Entre otros, se pueden citar los de Macías et al. (1979), Searcy (1979a,b), Sautto y Searcy (1982) y sobre respuestas fisiológicas de T. stultorum (Vaillard, 1981).

## OBJETIVOS

Los objetivos del trabajo fueron los siguientes:

-Medir el efecto de diferentes combinaciones de salinidad y temperatura sobre las respuestas fisiológicas (filtración, ingestión, producción de heces, asimilación, respiración y excreción) que se integran en el balance energético de Tivela stultorum.

-Estimar el campo de crecimiento en dichas combinaciones con el fin de conocer cual de éstas es óptima para la especie.

-Calcular la eficiencia de conversión del alimento ingerido ( $K_1$ ) y asimilado ( $K_2$ ).

## MATERIALES Y METODOS

Las almejas objeto de este estudio, Tivela stultorum M., se colectaron en la playa de San Ramón, Baja California durante la marea baja con la ayuda de una horquilla. Se seleccionaron los animales de aproximadamente 12 cm de longitud de diámetro mayor y se trasladaron al laboratorio en cajas con arena húmeda, donde se colocaron en un estanque con agua de mar. Al siguiente día, se marcaron y se dispusieron en acuarios de mantenimiento (Vaillard, 1981). Dichos acuarios tenían un fondo de arena, aireación permanente y un filtro químico externo. La temperatura se mantuvo en 20 °C ( $\pm 1$  °C), la salinidad osciló entre 32-33‰, el pH fué de 8.2. Las almejas se alimentaron diariamente con una ración de microalgas. Durante el período de alimentación, de dos horas, se suspendió la aireación. En estas condiciones los animales se mantuvieron por 15 a 20 días. El agua de los acuarios de mantenimiento se recambió parcialmente cada 3 a 4 días.

Los experimentos se realizaron de julio a diciembre, época de desove de la almeja Pismo (Searcy, 1979b; Vaillard, 1981).

FASE EXPERIMENTAL. Las respuestas fisiológicas de T. stultorum se midieron en 9 combinaciones de salinidad-temperatura, en un dispositivo como el que se esquematiza en la figura 1. Estos acuarios tenían 15 cámaras de acrílico con capacidad de 4 litros

cada una, con agua recirculante entre ellas proveniente de un termoregulador (Frigo-Thermomix, VWR;  $\pm 0.02$  °C) que permitía ajustar la temperatura experimental de las cámaras en aproximadamente 15 a 20 horas.

Los animales en grupos de 12 individuos, se colocaron al azar en las cámaras, en soportes que permitían que las almejas mantuviesen los sifones hacia arriba. Las tres cámaras restantes, sin animales, sirvieron de testigo. Se ajustó el termoregulador a la temperatura deseada y una vez alcanzada ésta, se permitió que los animales permanecieran en la combinación de salinidad-temperatura experimental por 24 horas. Durante este lapso (39 a 44 h) no se les proporcionó alimento.

El agua disponible en el laboratorio, era filtrada por arena e irradiada con luz ultravioleta por 4 horas. En los experimentos se utilizó ésta como agua de mar (AM) 100%. Las otras salinidades experimentales fueron 80% AM (25.6 ‰) preparada usando agua destilada para obtener la dilución adecuada y 110% AM (35 ‰) que se preparó con sales Instant Ocean. Las temperaturas experimentales correspondieron a 21, 16 y 13°C.

Las salinidades y temperaturas seleccionadas, corresponden a las que se pueden encontrar en el medio natural (Searcy, 1979b) con excepción de la salinidad supranormal. Sin embargo, ésta puede registrarse en el laboratorio debido a la evaporación.

TASA DE FILTRACION (TF). Para medir la tasa de filtración se utilizó el método indirecto de Jørgensen (en Welsh, et al., 1968). Se agregó una porción de cultivo de Tetraselmis suecica, calculado para que en el volumen total de cada cámara (4 L) existiese una concentración de alrededor de 100 mil cél/ml. Las micro algas empleadas en los experimentos se cosecharon en el momento en que el cultivo había alcanzado la fase estacionaria de crecimiento. En el momento inicial se tomó una muestra de 1 ml de agua del centro de cada cámara, se fijó con formol boratado (5%) y se contaron las células al microscopio en un hematocitómetro Hausser. Se tomaron las siguientes muestras cada hora durante tres horas y se contaron usando el mismo procedimiento. En un lapso de dos a tres horas las almejas retiraron todas las células del medio. Se mantuvo la aireación durante todo el experimento, lo cual ayudó a mantener las algas en suspensión. En las cámaras testigo fué posible conocer el % de decantación ocurrida. Este valor se utilizó para corregir la tasa con la cual las almejas removieron las células existentes en el medio. La tasa de filtración (TF) se calculó usando la fórmula:

$$TF (L/h) = ((Ln C_1 - Ln C_2) \times V(L)) / T$$

donde T es el tiempo expresado en horas (h); C corresponde a la concentración de micro algas (cél/ml); los subíndices se refieren al tiempo inicial y final y Ln es el logaritmo natural.

TASA DE INGESTION (I). La ración ingerida se determinó del

producto entre la tasa de filtración (TF) y el valor calórico del medio y se expresó en cal/día.

El valor calórico del medio en el momento inicial se calculó conociendo el número de células de Tetraselmis suecica y los factores de conversión :  $10^6$  células = 1 mg de peso seco (PS); 1 mg PS = 5.6 calorías (Widdows y Bayne, 1971).

TASA DE PRODUCCION DE HECEC (H). Las heces producidas por las almejas se colectaron de grupos de seis animales expuestos a las condiciones experimentales por 48 horas. Se alimentaron con Tetraselmis suecica y después de dos horas se recambió el agua. Las heces se colectaron a las 24 horas mediante sifón y se congelaron. Luego, se resuspendieron en agua destilada, se lavaron dos veces y se secaron a 80 °C (estufa Blue-M) hasta peso constante. El valor calórico se midió por duplicado en una bomba calorimétrica Parr. Los valores obtenidos se expresaron en cal/mg de heces, correspondientes a los individuos que en conjunto produjeron dichas heces en 24 horas. Las tasas de producción de heces en cada combinación de salinidad y temperatura se expresaron en cal/día.

TASA DE ASIMILACION (A). Conociendo la cantidad de energía incorporada con el alimento ingerido (I) y la cantidad perdida vía heces (H) se calculó, por diferencia, la energía asimilada por los animales:

$$A = I - H \text{ (cal/día)}$$

La eficiencia de asimilación ( $A_e$ ), se calculó de la ecuación:

$$A_e = [(I - H)/I] \times 100$$

TASA DE RESPIRACION (R). El gasto metabólico se cuantificó como oxígeno consumido de la manera siguiente: una vez medida la tasa de filtración, las almejas se trasladaron a un segundo acuario experimental (Fig. 1) mantenido en condiciones idénticas a las del primero. Después de dos horas se cortó el aire y se sellaron las cámaras con aceite vegetal. En el tiempo  $T_0$  se tomó una muestra de cada cámara en botellas BOD en las que se insertó un electrodo de oxígeno conectado a un multianalizador Orion-901. Durante el lapso que duró la medición de la concentración de oxígeno de estas muestras, las botellas permanecieron en un baño mantenido a la misma temperatura a la que se efectuaba el experimento. Después se tomó una segunda muestra ( $M_2$ ) a la hora y una tercera al cabo de dos horas ( $M_3$ ).

En las cámaras testigo se determinó el consumo de oxígeno de las bacterias ( $R_b$ ) aún existentes después de haber filtrado e irradiado el agua de mar con la que se llenaron las cámaras:

$$R_b \text{ (ppm/h)} = [O_2]_{M_1} - [O_2]_{M_2}$$

Para conocer el consumo de oxígeno de las almejas (R), se calculó

la diferencia de concentración entre la muestra inicial y la muestra final, corregida por el valor promedio de las cámaras testigo (M\*):

$$R \text{ (ppm/h)} = [O_2]_{M_1} - [O_2]_{M_2}^*$$

Los datos de consumo de oxígeno obtenidos en mg/L se transformaron en ml O<sub>2</sub>/día; el valor calórico se obtuvo utilizando el factor de conversión de 4.75 cal/ml O<sub>2</sub> (Thompson y Bayne, 1974).

TASA DE EXCRECIÓN (U). La tasa de excreción nitrogenada se midió como nitrógeno amoniacal en las mismas muestras en las que se determinó la concentración de oxígeno, las que se acidularon con ácido clorhídrico hasta pH 4 y se congelaron. En el momento de medir la concentración de amoníaco, dichas muestras estaban a la temperatura experimental y el pH se había restablecido al valor normal (pH=8.2) con hidróxido de sodio al 10%. La determinación se efectuó empleando un electrodo conectado al multianalizador, como anteriormente. El amoníaco excretado por las almejas se calculó también por diferencia:

$$U \text{ (ppm/h)} = [NH_3]_{M_2}^* - [NH_3]_{M_1}$$

Los datos se corrigieron por el valor determinado para las cámaras testigo (\*) y se transformaron en mg de nitrógeno amoniacal por litro (mg N-NH<sub>3</sub>/L). El valor calórico se obtuvo empleando el factor de conversión 5.94 cal/mg de N-NH<sub>3</sub> (Elliot y Davison, 1975).

TASA DE PRODUCCION (P). Con los valores calóricos de las tasas fisiológicas (cal/día), se calculó el campo de crecimiento (P) de los animales en cada una de las 9 combinaciones de salinidad-temperatura:

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

A partir de los datos de campo de crecimiento (P) y de asimilación (A), se determinaron las eficiencias de crecimiento bruta ( $K_1$ ) y neta ( $K_2$ ):

$$K_1 = P/I \times 100 \quad K_2 = P/A \times 100$$

DATOS MORFOMETRICOS. Una vez concluído cada experimento las almejas se secaron, se abrieron, se dejaron escurrir por 10 minutos y se pesaron para conocer el peso total. Luego se separó todo el tejido blando de las conchas y se pesó (balanza Sartorius 1204-mp); este valor fué el peso húmedo (PH). En seguida se deshidrataron hasta peso constante a 80°C (estufa Blue-M) con el fin de determinar el peso seco (PS).

ANALISIS ESTADISTICO. Las tasas de las respuestas fisiológicas (TF, I, R, H y U) se relacionaron con el peso corporal en forma potencial. El modelo estadístico utilizado para explicar cada una de las respuestas fisiológicas fué

$$Y_i = \beta_0 X_i^{\beta_1} \times e_i$$

donde  $Y_i$  es la tasa fisiológica,  $X_i$  es el peso corporal,  $\beta_0$  y  $\beta_1$  son constantes, y  $e_i$  es el error estadístico.

El modelo es intrínsecamente lineal y su transformación en escala logarítmica es:

$$\log Y_i = \log \beta_0 + \beta_1 \log X_i + \log e$$

La estimación de los parámetros del modelo,  $\beta_0$  y  $\beta_1$  se obtuvo ajustando la ecuación por medio de la técnica de los tres grupos o de regresión resistente (Tukey, 1977; Curtis, 1986). Para los cálculos se utilizó el programa de cómputo de Velleman y Hoaglin (1981). Dicha técnica es adecuada cuando las variables del modelo son de carácter aleatorio, es decir, ambas están sujetas a medición por parte del investigador. Asimismo, el efecto de los casos extremos en el lote de datos se amortigua por el carácter resistente de la técnica. En esta investigación, tanto las tasas fisiológicas como el peso de los organismos se consideran variables aleatorias. Aunado a lo anterior, en las 9 combinaciones de salinidad-temperatura, se detectó la presencia de casos extremos por lo que se justifica el empleo de la técnica de regresión resistente. La ecuación de regresión se definió a partir de la estimación de los parámetros del modelo, es decir:

$$\log \hat{Y}_i = \log \hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_1 \log X_i$$

donde  $\log \hat{Y}_i$  son los valores esperados de la tasa fisiológica,

$\log X_i$  son los valores observados del peso de los organismos,  $\log \hat{\beta}_0$  es la estimación de la ordenada al origen,  $\hat{\beta}_1$  es la estimación de la pendiente de la recta.

El cómputo de los residuos ( $\hat{\epsilon}_i$ ) también se llevó a cabo utilizando el programa citado anteriormente. Dicho término se puede contemplar como una materialización del error del modelo (Montgomery y Peck, 1982). Los residuos se obtienen por diferencia entre el valor observado ( $Y_i$ ) y el valor esperado ( $\hat{Y}_i$ ):

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

Para evaluar la calidad del ajuste del modelo se utilizó el análisis de residuos. En este análisis se establece que los residuos se deben distribuir simétricamente alrededor del cero en un diagrama de tallo y hoja (Curts, 1985). Asimismo, se deben distribuir en forma aleatoria en torno al cero en una gráfica de  $\hat{\epsilon}$  vs. la variable regresora  $X_i$ , en tanto que la regresión entre estos y  $X_i$  debe tener una pendiente aproximadamente de cero (Curts, 1986).

Para conocer la dependencia del peso seco corporal de las variables fisiológicas medidas, se empleó la técnica descrita en cada una de las 9 combinaciones de salinidad y temperatura. Del mismo modo se evaluaron la calidad del ajuste de las rectas. Los valores esperados ( $\hat{Y}_i$ ) de las tasas fisiológicas se calcularon de la suma algebraica de valores observados ( $Y_i$ ) y residuos ( $\hat{\epsilon}_i$ ) de la regresión resistente:

$$\hat{Y}_i = Y_i - \hat{\epsilon}_i$$

Los valores esperados de las tasas fisiológicas se decodificaron y se ordenaron en forma creciente con objeto de calcular la medida de tendencia central resistente: la mediana (M). De esta manera se obtuvo el valor que mejor tipificaba a cada tasa. Estos valores se dividieron por el peso corporal correspondiente ( $\text{cal/día} \times \text{g}^{-1}$  PS) para poder comparar el efecto de los diferentes tratamientos. Con el fin distinguir y diferenciar el efecto de la temperatura, de la salinidad y de la combinación de ambos factores sobre las tasas fisiológicas se utilizó el diagrama de cajas en paralelo. Esta técnica se basa en las propiedades de la mediana (M). Se organizaron las cajas a partir de los valores esperados ( $\hat{Y}$ ), ordenados en forma creciente. Se calcularon la mediana y los cuartiles superior e inferior ( $H_s, H_i$ ). Por diferencia entre ambos valores se determinó la amplitud de cada caja ( $\Delta H$ ). Las cotas superior e inferior ( $C_s, C_i$ ) se estimaron a partir de las fórmulas:

$$C_s = H_s + (1.5 \times \Delta H)$$

$$C_i = H_i - (1.5 \times \Delta H)$$

Esta técnica permitió encontrar tanto los patrones regulares como las irregularidades de los datos (Mosteller y Tukey, 1977; Curts, 1987).

Con el fin de conocer si las diferencias observadas eran

significativas ( $p(0.05)$ ) se calcularon los intervalos de confianza de la mediana utilizando la expresión:

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

donde 1.58 es una constante,  $\Delta H$  es la amplitud de la caja y  $N$  es el número de observaciones en cada tratamiento. La constante es equivalente al valor  $\alpha$  de las tablas de "t" de Student (Velleman y Hoaglin, 1981).

## RESULTADOS

Los ejemplares de almeja Pismo (Tivela stultorum) de la submuestra utilizada en este trabajo (Tabla 1) tuvieron un peso total mediano de 214.8 g, del cual 49.8 g correspondieron al peso húmedo de los tejidos blandos y 11.3 g al peso seco. Aunque el estudio se realizó en la época de desove de la especie, los valores de animales que desovaron durante el curso de los experimentos no se consideraron en los cálculos. Por tal razón el número de almejas varió en cada tratamiento.

TASA DE FILTRACION (TF). La medición de la tasa de filtración es el punto de partida para la determinación del campo de crecimiento de un bivalvo filtrador como Tivela stultorum.

En cada combinación de salinidad-temperatura, las almejas retuvieron más del 90% de las células de Tetraselmis suecica en 2 horas. Como en este trabajo se consideró solamente la primera hora no es posible igualar la tasa de filtración a la tasa de bombeo o de ventilación. Ambas tasas son similares, sólo cuando la retención excede el 80%. La tasa de bombeo o de ventilación se refiere al volumen de agua que baña la superficie branquial del bivalvo. En la Tabla 2 se presentan las cantidades de células de T. suecica disponibles para las almejas en el momento inicial de los experimentos (cél./ml) y el valor porcentual de la retención.

Como se puede observar, en ningún caso la retención fué cercana al 80% ; el valor más alto fué de 62% correspondiente a la combinación de 21°C y 110% de AM y el mínimo lo presentaron las almejas en 13°C y 100% AM.

El valor mediano de la suspensión fué de 100,000 cél./ml. Sin embargo, dentro de las raciones ofrecidas, consideradas altas, se observaron dos clases de concentración de algas que difieren entre si ( $p < 0.05$ ), lo cual se comprobó mediante las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y de Newman-Keuls (Zar, 1974). La primera clase comprende el intervalo entre 40,000-75,000 cél./ml y la segunda entre 90,000 y 135,000 cél./ml. Estas diferencias pueden atribuirse a error en la medición del volumen del cultivo de I. suecica suministrado a las cámaras experimentales ya que es poco probable que se debiera a la decantación de las algas. Como se mantuvo la aireación, permanentemente, el % de precipitación no fué mayor del 10%, considerando todas las combinaciones de salinidad y temperatura ensayadas.

Ahora bien, tomando en cuenta el % de retención en relación a la concentración de células disponibles, las almejas retuvieron menos ( $M = 37\%$ ) en las mayores concentraciones que cuando dispusieron de raciones menores ( $M = 50\%$ ).

La dependencia de la tasa de filtración del peso seco corporal (PS) se obtuvo utilizando el modelo alométrico potencial. Las variables se transformaron en logaritmos (base 10) y se calcularon

los parámetros de las rectas en cada combinación de salinidad-temperatura. Las rectas se ajustaron por el método de regresión resistente y la calidad del ajuste se evaluó por análisis de residuos. Como el procedimiento empleado fué idéntico en todas las tasas fisiológicas para los diversos tratamientos, sólo se analizará en detalle la tasa de filtración en 13°C y 80% AM.

En la figura 2 se presenta la recta logarítmica que relaciona el valor esperado ( $\hat{Y}_i$ ) de la respuesta y el peso seco corporal (X):

$$\log \hat{Y} = \log 0.6867 - 0.242 \log X$$

El ajuste resultó adecuado ya que en el diagrama de tallo y hoja (Fig. 3A) se observó que los datos presentaron una distribución simétrica; se distribuyeron por igual en torno al cero, como es posible comprobar en la columna de la derecha del diagrama, que representa las frecuencias acumuladas. En la figura 3B, sin casos extremos, la distribución simétrica se hizo más conspicua.

Los parámetros de las ecuaciones logarítmicas de los diferentes grupos experimentales se presentan en la Tabla 3. Sólo en dos combinaciones los valores de las pendientes fueron negativos (13°C-80% AM y 21°C-100% AM), lo cual indica que los animales pequeños filtran un mayor volumen de agua por unidad de tiempo que

los más grandes.

El comportamiento de la tasa de filtración de las almejas, en relación a los factores ambientales, se presenta en la figura 4. En el diagrama de cajas en paralelo, los intervalos de confianza de la M se destacan por los símbolos: )...(. Los resultados indican que al incrementarse la temperatura, la tasa de filtración (ml/h x g<sup>-1</sup> PS) aumentó significativamente en los animales mantenidos en agua de mar normal (100% AM) en tanto que en la salinidad subnormal, el efecto de la temperatura se invirtió. En la salinidad de 110% AM, tanto en la alta como en la baja temperatura la tasa de filtración fué mayor que en 16°C. Considerando los factores combinados, se observó un traslape de la mayoría de los valores con excepción de los correspondientes a 16°C y 21°C en 80% AM. Por lo tanto, es posible distinguir tasas de filtración bajas en 13°C-100% AM = 16°C-110% AM < 16°C-80% AM y 21°C-80% AM y estos, a su vez, menores que las obtenidas en las demás combinaciones.

Las pruebas paramétricas son inadecuadas para la mayoría de los lotes de datos de este trabajo, por lo cual se decidió emplear las técnicas resistentes comunes al análisis exploratorio (Tukey, 1977; Velleman y Hoaglin, 1981; Mosteller y Tukey, 1977; Curts, 1987), donde la única premisa es la distribución simétrica de los residuos, obtenida en este caso. Con respecto a la regresión resistente, se exige además que la pendiente de la regresión entre los residuos y la variable regresora  $X_1$  (= PS) sea cercana a cero.

En toda las condiciones experimentales se obtuvieron valores de cero o muy próximos como en 100% AM a 13, 16 y 21°C y 110% AM a 21°C donde los valores de las pendientes fueron de  $1 \times 10^{-8}$  y  $1 \times 10^{-10}$ , respectivamente.

TASA DE RESPIRACION (R). La tasa respiratoria determinada como consumo de oxígeno, representa una medida indirecta del metabolismo aerobio de los organismos. Cabe destacar que aunque el consumo de oxígeno de las almejas se midió en respirómetro cerrado, la disminución de la concentración de gas en el medio no se contempló como otra variable dado que en ningún caso fué inferior a 3.5 ml O<sub>2</sub> /L durante el tiempo de experimentación (Galtsoff, 1964). La disponibilidad de oxígeno varió al aumentar tanto la salinidad como la temperatura (Tabla 4). A 13°C-80% AM el valor mediano fué de 7.70 mg/L y en 21°C-110% AM este valor alcanzó a 6.07 mg/l, con un intervalo entre 5.85 a 6.22 mg/L, lo cual significó un decremento de 21.4 % .

En los experimentos que se describen a continuación, la tasa metabólica se refiere al consumo de oxígeno activo ya que las almejas estuvieron en ayunas durante las 48 horas previas a la medición de la tasa de filtración, seguido de lo cual se determinó el consumo de oxígeno.

Como la mayoría de las tasas fisiológicas, el consumo de oxígeno depende en forma potencial del tamaño corporal. En la Tabla 5 se presentan los parámetros de la ecuación logarítmica

ajustada mediante la técnica de regresión resistente y evaluada mediante el diagrama de tallo y hoja de los residuos.

En 8 de las 9 combinaciones las pendientes fueron positivas, lo cual indicó que independientemente de los factores ambientales, los animales grandes consumieron más oxígeno que los pequeños. La pendiente negativa indicó que en la combinación alta temperatura-alta salinidad, influyó acelerando más intensamente el metabolismo de las almejas pequeñas que el de las de mayor talla.

A partir de las ecuaciones, se obtuvieron los valores esperados de la tasa respiratoria y se expresaron en  $\text{cal/día} \times \text{g}^{-1}$  PS para poder establecer las comparaciones sobre el efecto producido por los factores ambientales, lo cual se visualizó a través del diagrama de cajas en paralelo (Fig.5). Se pudo observar que la temperatura afectó significativamente el consumo de oxígeno de las almejas medidas en 80% y 100% AM. En ambos casos la menor tasa se encontró en 16°C; al descender o bien aumentar la temperatura (13°C, 21°C) se obtuvieron valores mayores que no se diferenciaron entre sí. En la salinidad supranormal se encontró un aumento significativo del consumo de oxígeno al aumentar la temperatura, en todo el intervalo del factor.

Al considerar la interacción de ambos factores, se destacaron tres niveles en la respuesta metabólica: el más bajo en 13°C-110% AM, el más alto en 21°C donde no hubo evidencias para diferenciar entre 80% y 110% AM. En el nivel intermedio se

encontraron los valores obtenidos a 13°C, tanto a 80% como a 100% AM y en 16°C el consumo de oxígeno fué similar en las tres concentraciones de agua de mar.

Con respecto a la extracción de oxígeno, del disponible en el medio (Tabla 4), los organismos que presentaron una eficiencia de extracción mayor fueron los medidos en 80% AM a 21°C, cuando la concentración en el medio era de 6.27 mgO<sub>2</sub>/L. En 16°C y 100% AM la eficiencia fué de sólo 0.59% ante una concentración ambiental ligeramente más alta (8%). Cabe señalar que no se encontraron diferencias significativas entre los valores ( $p > 0.05$ ) al aplicar la prueba de Kruskal-Wallis. Así, sólo se indican las tendencias observadas. En general el % de extracción de oxígeno de I. stultorum fué bajo, como ocurre en la mayoría de los bivalvos.

Los valores observados obtenidos de las regresiones resistentes entre el consumo de oxígeno y el peso seco de las almejas, se correlacionaron con los valores observados de la tasa de filtración versus peso (Figs. 6A, B y C), en todas las combinaciones de salinidad y temperatura con excepción de 13°C y 100% AM. En esta condición los datos correspondientes a la tasa de filtración no fueron suficientemente diferentes para poder establecer la correlación. Las pendientes fueron positivas en 5 de 8 combinaciones, lo cual indica que al aumentar la tasa de filtración las almejas consumen mas oxígeno. En 13°C-80% AM, en 100% AM y en 110% AM a 21°C, al aumentar el consumo de oxígeno la tasa de filtración disminuyó.

La cantidad de agua filtrada (L/h) por unidad de oxígeno consumido ( $\text{mlO}_2/\text{h}$ ) proporciona una medida de la necesidad de alimento de los filtradores (Bayne y Widdows, 1978). Esta razón se denomina requerimiento de convección o también capacidad de filtración. En la tabla 6 se puede apreciar claramente que el valor obtenido en la combinación de  $13^\circ\text{C}$ -110% AM es más alto que en cualquier otra combinación ( $p < 0.05$ ), tanto para el animal completo como para la unidad de peso corporal. Los valores más bajos se encontraron en  $16^\circ\text{C}$ -110% AM y  $21^\circ\text{C}$ -80% AM ; igualmente bajo pero diferente de los anteriores, ocurrió en  $21^\circ\text{C}$ -110% AM. En el nivel intermedio se localizaron los obtenidos en las otras combinaciones, las que no difirieron entre sí. De esta manera los resultados indican que en  $13^\circ\text{C}$ -110% AM los animales necesitan filtrar cerca de 68% más agua que las almejas del nivel intermedio, para obtener la energía necesaria para enfrentar las condiciones del medio y entre 88%-90% más que las medidas en las combinaciones de  $16^\circ\text{C}$ -110% AM,  $21^\circ\text{C}$ -80% AM y  $21^\circ\text{C}$ -110% AM.

La capacidad de filtración fué también dependiente del peso corporal. Las rectas de regresión (Fig. 7A, B y C) presentaron pendientes negativas en la mayoría de las condiciones experimentales. Esto indica que los animales pequeños requieren mayor energía que los de tallas mayores en las bajas temperaturas tanto a 80% como a 110% AM. Lo mismo ocurre en  $16^\circ\text{C}$  a 80% y 100% AM, en tanto que en la salinidad supranormal, ocurre lo contrario. En temperaturas altas, sólo en 100% AM los animales pequeños presentaron requerimientos de convección mayores que las

almejas mas grandes. En 80% y 110% AM los animales de mayor talla filtraron más intensamente por ml  $O_2$  consumido comparados con los de menor talla.

TASA DE INGESTION (I). Conociendo la concentración de Tetraselmis suecica (células/ml) y el valor calórico de estas algas, fué posible determinar la energía que contenía el medio en cada combinación de salinidad y temperatura. Como se conocía además la tasa de filtración de los especímenes, en dichas condiciones, fué posible calcular la tasa de ingestión y con ésta, la energía incorporada con el alimento consumido (cal/día).

Al igual que las otras tasas fisiológicas, la tasa de ingestión depende del tamaño corporal en forma potencial. Se calcularon las regresiones logarítmicas cuyos parámetros se presentan en la Tabla 5. Se puede observar que en las combinaciones de 13°C-100% AM, 16°C-110% AM y 21°C-110% AM las almejas pequeñas consumieron una mayor cantidad de alimento que las más grandes, lo cual explicaría el valor negativo del exponente del peso en dichas combinaciones.

Con los valores esperados de la tasa de ingestión, obtenidos de las ecuaciones alométricas y expresados en cal/día  $\times g^{-1}$  PS, se organizaron las cajas en paralelo para las diferentes concentraciones de agua de mar en cada temperatura (Fig. B). En 80% AM la tasa de ingestión tuvo una tendencia a disminuir al aumentar la temperatura. Sin embargo, las diferencias observadas

no fueron significativas debido a la dispersión de los valores. Este hecho se repitió en 110% AM, pero en esta concentración el traslape de los intervalos de confianza fué mínimo. Así, es posible que la salinidad supranormal influya negativamente sobre la tasa de ingestión de I. stultorum. En contraste las diferencias entre los valores obtenidos en la salinidad normal, fueron significativas. Por lo tanto, es posible afirmar que el incremento de la temperatura, estimula la tasa de consumo de alimento de las almejas.

También se destaca en la figura 8 que a la temperatura más baja, la salinidad afecta diferencialmente la tasa de ingestión. Los menores valores se obtuvieron en 100% AM y en la concentración de 80% AM, aunque más altos, fueron inferiores a los obtenidos en 110% AM. En 16°C las tasas fueron similares y a la mayor temperatura, los animales presentaron una notable disminución en el consumo de alimento, en comparación con 80% y 100% AM donde los valores fueron similares.

Al observar en el diagrama (Fig.8) el efecto combinado de salinidad-temperatura, es posible apreciar la tendencia general a disminuir la tasa de ingestión con el aumento de la temperatura, con excepción de la de los animales medidos en 13°C y 100% AM. Sin embargo, es necesario recordar que al variar la concentración de las microalgas en el medio, es probable que también la ración esté desempeñando un papel importante en este caso (Tabla 2). Así, las raciones bajas aparentemente estimulan la tasa de consumo de

alimento, lo cual se observa en 13°C-80% AM, 16°C-100% AM y 21°C-100% AM. Cuando la cantidad de alimento en el medio fué más grande, las tasas disminuyeron como ocurrió en 13°C-100% AM, 16°C-80%-110% AM, 21°C-80%-110% AM. Una excepción a la tendencia descrita se presentó en 13°C-110% AM, donde la tasa fué alta y el alimento se encontraba a una concentración de  $90 \times 10^3$  cél./ml, también considerada alta.

PRODUCCION DE HECEES (H). La parte de la energía incorporada con el alimento ingerido que no es utilizada por el organismo, se pierde en las heces. En I. stultorum se observó que la tasa de producción de heces dependía del peso corporal, de la ración ingerida y de los factores ambientales.

La tasa de producción de heces en relación al peso seco corporal se sometió a análisis de regresión; los parámetros de las rectas logarítmicas se muestran en la Tabla 5. La buena calidad del ajuste de dichas rectas se comprobó como anteriormente. En la combinación de 16°C-80% y 100% AM las pendientes negativas indicaron que los animales de menor talla perdieron más energía vía heces que los más grandes. En las otras combinaciones de salinidad-temperatura, no se percibió tal efecto.

Los resultados de la tasa de producción de heces expresados en cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS sirvieron para poder determinar el efecto de los factores ambientales sobre esta tasa, lo cual se puede visualizar a través del diagrama de cajas en paralelo (Fig. 9). Los valores

medianos indican que la temperatura influyó notoriamente sobre la evacuación con una intensidad mayor en 13°C-110% AM que en 80% y 100% AM a la misma temperatura. Dichas diferencias fueron significativas ( $p < 0.05$ ).

En 16°C no se obtuvieron diferencias entre las distintas salinidades; aunque se observó una tendencia a disminuir la producción de heces con el aumento de la salidad. En 21°C se observó nuevamente un aumento de esta tasa en la salinidad más alta, 33% mayor que en 80% AM y 100% AM; entre estos valores no hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Con respecto a la combinación de salinidad-temperatura, es posible visualizar un patrón general que sugiere que la producción de heces disminuye al aumentar la temperatura.

La ración también influyó sobre esta tasa; tanto a altas como a bajas concentraciones de algas, la pérdida vía heces fué proporcional a la concentración independientemente de los factores ambientales. Claro está que las heces son un subproducto de los procesos digestivos sobre el alimento ingerido, sin embargo no toda la ración ingerida es procesada; parte de las algas retenidas por el filtrador son desechadas como pseudoheces. En estos experimentos no se separaron las heces de la pseudoheces por lo que el valor calórico medido, corresponde a la suma de ambos productos de desecho.

En las raciones altas, de 110 a 135 mil cél./ml, las pérdidas de energía en las heces relativas a la energía incorporada con el alimento ingerido fué de 11% a 59%. El valor menor lo presentaron las almejas en 13°C y 80% AM y el más alto, en la combinación de 13°C y 100% AM. En las raciones menos altas, de 40 a 75 mil cél./ml, la proporción entre las pérdidas y la ganancia de energía fué de 5% a 36%. El menor valor correspondió a los animales medidos en 21°C y 100% AM. A la misma salinidad y a 16°C, se observó el valor más alto.

TASA DE ASIMILACION (A). La energía asimilada del alimento ingerido, es la energía útil; se canaliza hacia procesos metabólicos, actividad, crecimiento somático y producción de gametos.

Las tasas de asimilación de las almejas, en cada condición experimental se expresaron en cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS (Tabla 7). Los valores más altos se presentaron en 21°C a las salinidades de 110% AM y 100% AM así como en 13°C y 110% AM. Las tasas de asimilación más bajas se observaron consistentemente en la temperatura intermedia, con la sola excepción de 13°C-100% AM, donde los animales asimilaron sólo 12 cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS.

Al comparar la energía contenida en el alimento ingerido con la fracción asimilada, se puede conocer la eficiencia de asimilación (A/I  $\times$  100). Las almejas que más eficientemente asimilaron el alimento ingerido corresponden al grupo medido en 21°C,

independientemente de la salinidad ambiental. En un nivel intermedio de 60-75 %, se encuentran los animales medidos en las demás combinaciones. Nuevamente en 13°C-100% AM se presentó el menor valor que correspondió a 41% (Tabla 7).

Con respecto a la disponibilidad de alimento, no se observó ningún patrón definido por lo que posiblemente sea la temperatura el principal factor regulador del proceso.

TASA DE EXCRECIÓN (U). Los bivalvos son generalmente amoniotélicos. Por lo tanto los otros productos de excreción nitrogenada, no se consideraron en este trabajo. La tasa de excreción se midió como nitrógeno amoniacal y se expresó en cal/día.

La relación entre la tasa de excreción y el peso seco corporal se analizó como anteriormente. Los parámetros de las rectas logarítmicas se presentan en la Tabla 5. Los valores de intersección, los cuales representan la intensidad de la respuesta, presentaron una dispersión extremadamente amplia: desde 1.25 cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS hasta 584.8 cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS en las combinaciones de 13°C-80% AM y 16°C-80% AM respectivamente. En 21°C-110% AM las pérdidas vía excreción fueron notables.

El exponente del peso de la tasa de excreción presentó valores negativos (Tabla 5) en las combinaciones de 13°C y 100% AM, 16°C-80% y 100% AM, 21°C-110% AM. En estas combinaciones los

animales de menor talla excretaron más que los grandes. En contraste, en las otras combinaciones las almejas grandes perdieron más energía en productos nitrogenados que los de menor talla.

En el diagrama de cajas en paralelo (Fig. 10) se puede observar que en 13°C, no hubo diferencias significativas en las salinidades sub y supranormales y ambos valores fueron significativamente mayores (90 %) que en 100% AM.

En 16°C, al aumentar la salinidad disminuyó significativamente la tasa de excreción. En 21°C, no se encontraron diferencias entre las respuestas obtenidas en 80% AM y 110% AM. En 100% AM ésta fue mucho mas alta, aproximadamente, 90% .

Al considerar la combinación de salinidad y temperatura (Fig. 10) se puede apreciar que la tasa de excreción es similarmente baja en todas las combinaciones (menos de 10 cal/día x g<sup>-1</sup> PS) excepto en 16°C-80% AM y 21°C-100% AM. En la temperatura intermedia, las pérdidas fueron más de 20 cal/día x g<sup>-1</sup> PS y en 21°C fueron aún más altas, cercanas a 40 cal/día x g<sup>-1</sup> PS.

Con respecto a la energía incorporada con el alimento ingerido, las pérdidas vía excreción nitrogenada fueron bajas en 80% y 110% AM a 13°C (3 %) y aún menor (1.2 %) en 100% AM. En la temperatura intermedia es cerca del 25% en 80% AM, en tanto que en 100% y 110% AM, se encuentra entre 2.38 y 6.36 % . En 21°C las

cal/día que perdieron las almejas en 100% AM es 23.5 % de la energía ingerida, en cambio, tanto en 80% como en 110% las pérdidas fueron mínimas: 2.15% y 1.67% respectivamente.

Por otra parte, la excreción nitrogenada es reflejo de los mecanismos de la regulación de volumen de los bivalvos que se desencadenan cuando cambia la concentración de sal en el medio. Al respecto, se encontró (Tabla 1) que el contenido de agua de las almejas en las diferentes condiciones experimentales, fueron similares. Sin embargo, es posible visualizar la tendencia que presentan los datos, esto es, en la mayor temperatura a la mayor salinidad los animales perdieron 13% de su agua corporal en comparación con los medidos en agua de mar normal a la misma temperatura (21°C). La misma tendencia se observó tanto en 16°C como en 13°C donde las almejas perdieron 18% y 6% de su agua al aumentar la salinidad a nivel supranormal.

CAMPO DE CRECIMIENTO (P). Cuando el crecimiento se determina de la ecuación del balance de energía de los organismos acuáticos, se denomina campo de crecimiento (P). La estimación comprende la medición de las tasas de ingestión (I), respiración (R), producción de heces (H) y excreción nitrogenada (U) y se calcula por diferencia entre la energía incorporada con el alimento ingerido y las pérdidas en heces y excretas, más la energía utilizada en procesos metabólicos:

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

En el campo de crecimiento está comprendida la energía que se canaliza tanto a crecimiento somático como a producción de gametos, sin distinguir entre ambas.

En Tivela stultorum el campo de crecimiento se calculó a partir de la suma algebraica de los valores esperados medianos obtenidos de las ecuaciones alométricas de las tasas fisiológicas (cal/día) y el peso seco corporal (g), en nueve combinaciones de salinidad y temperatura. Cada tasa se expresó luego por unidad de peso para poder establecer comparaciones entre las distintas combinaciones ambientales (Tabla 8). Los resultados indicaron que el mayor campo de crecimiento lo presentaron las almejas en 21°C y 110 ‰ AM.

La temperatura más alta estimuló la tasa de ingestión; así, a 21°C las almejas asimilaron una mayor cantidad de energía del alimento ingerido (92%) que a otras temperaturas. Al mismo tiempo, la utilización de energía en procesos metabólicos fué de 6.31% y la pérdida en heces y excretas, en conjunto, no alcanzaron el 10%. Por lo tanto en esta combinación de salinidad-temperatura (21°C-110‰ AM) de las 179.87 cal/día x g<sup>-1</sup>PS asimiladas, el 83.86% (= 150.85 cal/día x g<sup>-1</sup>PS) se puede canalizar hacia crecimiento.

En contraste, en la combinación de 13°C-100‰ AM se obtuvo el menor valor de P, lo cual se puede atribuir a la baja tasa de ingestión, por una parte y a la escasa eficiencia de asimilación, por otra. Esto resultó en que más del 50% de la energía del alimento ingerido fué depositada como heces. Asimismo, la proporción de

energía utilizada en procesos metabólicos fué más alta que en cualesquiera de las otras condiciones. En la misma temperatura, pero en las salinidades sub y supranormales el campo de crecimiento fué de 83.3 a 95.7 cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS respectivamente (Tabla 8). En la temperatura de 16°C en 80% y en 100% AM se obtuvieron los resultados más bajos.

En el diagrama de cajas en paralelo (Fig. 11) se puede visualizar de manera general que entre 16°C y 21°C, ocurre un incremento en el campo de crecimiento al aumentar la temperatura en todas las salinidades, sin embargo las diferencias no fueron significativas debido a la amplia dispersión de los datos, con excepción de los valores obtenidos en 110% AM. Los valores altos en 13°C también se traslapan con estos.

El campo de crecimiento fué influenciado por la ración ofrecida. En concentraciones de alimento relativamente bajas se obtuvo un valor mediano de 85.6 cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup>PS; en cambio, en densidades de 110 a 127 mil cél./ml fué de 31.4 a 71.8 cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup>PS. El menor valor obtenido en 13°C-100% AM, no puede ser atribuido a escasez de alimento ya que la concentración de algas en esta condición experimental fué de 100 mil cél./ml. En 21°C-110% AM las almejas dispusieron de abundante alimento ( $151 \times 10^3$  cél./ml) y por lo tanto, de energía suficiente para contrarrestar el efecto de la temperatura.

Del alimento ingerido la mayor parte fué asimilado, con la

excepción ya citada (13°C-100% AM), lo cual se tradujo directamente en valores altos del campo de crecimiento (P), como se puede observar en la Tabla 9, donde el campo de crecimiento se calculó en referencia a la energía útil (A):

$$P = A - (R + U)$$

R representa la energía utilizada en procesos metabólicos y U es la energía perdida como nitrógeno amoniacal.

La energía disponible para crecimiento, como proporción de la energía absorbida del alimento ingerido, se denomina eficiencia bruta de crecimiento ( $K_1$ ). En la combinación 21°C-110% AM se encontró el valor más alto y en 16°C-100% AM, el más bajo (Tabla 9). Globalmente, a medida que aumenta la temperatura se incrementa la eficiencia de crecimiento, tanto en 100% como a 110% AM. En la salinidad más baja,  $K_1$  descendió entre 13°C y 16°C y luego se hizo más alta en 21°C. Ahora bien, con respecto a la salinidad, sólo en 16°C se observó un aumento de la eficiencia de crecimiento entre 80% y 110% AM. En cambio, en las temperaturas sub y supranormales, en 80% y 110% AM los valores fueron mayores que en 100% AM (Tabla 9). Las diferencias fueron estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ).

La eficiencia neta de crecimiento, esto es, el crecimiento expresado por unidad de ración asimilada ( $K_2 = P/A$ ) varió de 46% a 94% (Tabla 9). Los valores menores los presentaron las almejas que

fueron expuestas a 13°C-100% AM y a 16°C-80% AM. En contraste, a la salinidad de 110% AM se encontraron los valores más altos en todas las temperaturas ( $p < 0.05$ ).

Tanto el campo de crecimiento, como las eficiencias bruta ( $K_1$ ) y neta ( $K_2$ ) de crecimiento, reflejaron la influencia del peso corporal a la vez que la de los factores ambientales. Las almejas de menor talla presentaron un campo de crecimiento mayor que las más grandes en 13°C-100% AM, 16°C-80% AM y en 21°C-110% AM. Asimismo, en estos grupos se observó una eficiencia de conversión del alimento ( $K_1$ ) mayor, en los individuos pequeños (Tabla 10). Consecuentemente, las pendientes de las rectas entre las variables fisiológicas y el peso corporal, fueron negativas. En las demás combinaciones experimentales, el exponente del peso fué positivo.

En relación a la energía asimilada, la eficiencia de crecimiento ( $K_2$ ) fué más alta en la salinidad de 80% tanto a 13°C como a 21°C y también en el grupo expuesto a la salinidad de 110% AM y 21°C. En la combinación de 13°C-110% AM, no se observaron diferencias entre las tallas, puesto que la pendiente no fué diferente de cero ( $-0.05 \rightarrow -2.86$ ). En 16°C-110% AM, el valor del exponente del peso resultó tan alto que se decidió no considerar estos datos en el análisis.

## D I S C U S I O N

En los estudios ecofisiológicos la unidad experimental es el organismo íntegro cuyo funcionamiento en un ambiente determinado sólo se puede comprender si se examinan sus respuestas en todos los niveles de integración biológica, en todos los estadios del ciclo de vida y bajo las condiciones más sobresalientes del medio. Cada nivel de organización encuentra la explicación a sus respuestas en el nivel inferior y su significado en el nivel superior (Tarifeño, 1985).

Considerando la premisa anterior, este trabajo es parte de una investigación más amplia, en lo referente a las etapas del crecimiento. Aquí se presenta el campo de crecimiento de la almeja Pismo adulta, Tivela stultorum de 165 a 280 g, obtenido en 9 combinaciones de los factores ambientales más relevantes del medio: la salinidad y la temperatura.

La aclimatación de los animales en agua de mar 100% a la temperatura de 20 °C obedeció a las condiciones imperantes en el laboratorio. Cabe destacar que la sobrevivencia alcanzó un nivel de cerca del 90%, por lo cual la escasa mortalidad es atribuible al estrés producido por la captura y el traslado.

Cabe destacar que las diferencias entre el peso seco de los

organismos, en las combinaciones de salinidad y temperatura, se debió a que se sortearon para cada tratamiento (Curts, com. pers.). Esto se reflejó en la presencia de animales pequeños y grandes en el mismo grupo y también en las diferencias significativas en el tamaño mediano de las almejas en las diferentes condiciones ambientales. Por esta razón fué necesario efectuar la regresión entre las variables fisiológicas y el peso seco de los organismos, antes de establecer cualquier comparación. La presencia de valores extremos no invalidó el análisis puesto que se utilizó la regresión resistente y no la técnica usual de mínimos cuadrados ya que ésta es muy sensible a los casos extremos (Tukey, 1977; Curts, 1986).

Por otra parte, el hecho que ambas variables utilizadas son aleatorias (respuesta fisiológica y peso seco corporal) obliga a utilizar la técnica de regresión resistente mencionada. La calidad del ajuste de las rectas logarítmicas, se midió empleando el análisis de residuos (Velleman y Hoaglin, 1981; Montgomery y Peck, 1982; Curts, 1985). Este análisis se hizo explícito para la tasa de filtración en 13°C y 80% AM solamente, con el fin de evitar repeticiones. Los resultados indicaron que el ajuste fué adecuado, lo cual permitió la obtención de los valores utilizados en el análisis de cada una de las respuestas fisiológicas medidas.

Con respecto al cambio en las tasas fisiológicas ante la variación de los factores ambientales, es necesario distinguir

entre la respuesta inmediata del organismo al estímulo y la estabilizada o respuesta de aclimatación que se alcanza en días o semanas (Prosser, 1959; Widdows, 1973; Bayne, 1975). En este trabajo se evitó el cambio brusco de temperatura, pero no el de salinidad. La variación de la temperatura ocurrió en un lapso de 15 a 20 horas. En la combinación deseada, los animales permanecieron 24 horas antes de efectuar las mediciones de las tasas fisiológicas. La intensidad del cambio fué de 3°C a 4°C en temperatura y de 3‰ a 6.4‰ de salinidad. Con estos antecedentes es posible afirmar que las respuestas medidas corresponden a respuestas inmediatas, aunque la duración del estímulo fué lo suficientemente paulatino para evitar el "shock".

**TASA DE FILTRACION.** Se ha reportado que la almeja Pismo, Tivela stultorum es capaz de filtrar alrededor de 60 litros de agua por día (Coe, 1947). En este trabajo se observó una tasa de filtración ampliamente variable, de 6.5 L/día a 100 L/día. Tal variación se puede atribuir al efecto combinado de la salinidad y la temperatura. En 13°C el mayor valor se encontró en 80% AM (63.8 L/día), en 16°C-100% AM 37.92 L/día y en 21°C-100% AM, el valor fué de 100.1 L/día. En otros bivalvos se han reportado tasas que concuerdan con las mencionadas. Así, Mann (1979) registró tasas de 17.0 a 57.6 L/día en Tapes philippinarum, medidas a 12°C y en 21°C éstas se elevaron de 22.03 a 72.29 L/día. En Mytilus edulis se han encontrado valores desde 22.8 L/día hasta 37.2 L/día (Bayne, 1975; Bayne, et al., 1978a). Estos autores mencionan que en los bivalvos en general se eleva

la actividad filtradora al incrementarse la temperatura. Los resultados obtenidos por Mann (1979) en Venerupes decussata, también concuerdan con lo anterior.

En contraste, Widdows (1978) reporta que en Mytilus edulis la tasa disminuye con el calor y aumenta con el frío. En la misma especie, se ha descrito que la salinidad afecta la tasa de filtración, la cual disminuye a medida que la concentración del medio declina.

En Tivela stultorum, se obtuvieron patrones similares en el comportamiento de esta tasa. Con respecto a la temperatura: a) la TF disminuye al aumentar ésta de 13°C a 21°C, en la baja salinidad (80% AM), b) aumenta al incrementarse la temperatura en 100% AM y c) en la mayor salinidad (110% AM) disminuye de 13°C a 16°C y luego se eleva de 16°C a 21°C. Con respecto a la salinidad en una misma temperatura se encontraron valores cercanos en 80% y 110% AM, más altos que a 100% AM en las bajas temperaturas. En la mayor temperatura el comportamiento es similar al citado para M. edulis (Bayne, 1975) y en 16°C la actividad filtradora es superior en 80% AM que en 110% AM, pero inferior que a 100% AM.

Cuando los valores de la TF se expresan por gramo de peso corporal, la almeja Pismo presenta tasas muy inferiores a Mytilus californianus y a M. edulis. Vahl (1973) y Meyhöfer (1985) reportan valores de 3 a 4 L/h x g<sup>-1</sup> PS. En cambio, Tivela stultorum filtra solamente 0.030 a 0.290 L/h por unidad de peso

seco corporal en 13 °C y en 21 °C respectivamente. Estos valores son los extremos del intervalo y los presentaron las almejas en 100% AM.

Con respecto a la relación existente entre la tasa de filtración y la ración disponible para los bivalvos en el medio, existen en la literatura resultados controvertidos. Por un lado se reporta una disminución progresiva con el aumento de la ración y por otro, se afirma que la velocidad de la filtración permanece constante en un amplio intervalo de concentraciones de algas en el medio (Winter, 1973; Thompson y Bayne, 1974; Widdows, 1978). En la almeja Pismo, aparentemente existe una disminución en la tasa a medida que se incrementa la concentración de Tetraselmis suecica en el medio experimental. De 40 mil a 90 mil cél./ml, las almejas filtraron 9 L/día x g<sup>-1</sup> PS. Cuando la concentración fue mayor de 100 mil cél./ml (110 a 115 x 10<sup>3</sup> cél./ml) la tasa de filtración disminuyó a 2.13-2.95 L/día x g<sup>-1</sup> PS; de 100 a 127 mil cél./ml la filtración presentó los menores valores de 0.73 a 0.54 L/día x g<sup>-1</sup> PS. Sin embargo, cuando la concentración de algas disponibles fué de 135 mil cél./ml la tasa de filtración alcanzó un valor de 5.5 L/día por unidad de peso corporal, lo cual probablemente se puede atribuir a la influencia de los factores ambientales ya que fué obtenido en la combinación de temperatura y salinidad más alta (21 °C-110% AM). Obviamente estos resultados no son concluyentes puesto que el experimento no fué diseñado con este fin, sin embargo es claro que la concentración del alimento influye la intensidad del proceso el que a su vez no

es ajeno al efecto de la temperatura y de la salinidad. Además es necesario destacar que la relación entre la concentración de células y la tasa de filtración puede ser influenciada por la naturaleza de la materia particulada usada para medir esta respuesta (Widdows, 1978).

Con respecto a la dependencia del peso, la actividad filtradora de Tivela stultorum experimentó un cambio constante positivo en la mayoría de las combinaciones de salinidad-temperatura experimentales, esto es, se acrecentó a medida que aumentaba el peso corporal de los animales. Entre estos grupos, el incremento en la temperatura estimuló la tasa de filtración ya que la inclinación de la recta fué más aguda a mayores temperaturas en las tres salinidades ensayadas.

El valor del exponente del peso ( $\beta_1$ ), en dichas situaciones se encuentra dentro del intervalo reportado en la literatura. Así, en Mytilus edulis varios autores han encontrado valores de 0.34 a 0.74 (Vahl, 1973; Winter, 1973; Widdows, 1978). En Aulacomya ater Griffiths y King (1979) relacionaron la tasa de filtración con el peso seco de los bivalvos a los cuales se les proporcionó alimento en concentraciones de mil a 32 mil cél./ml. Las rectas logarítmicas derivadas de estos experimentos presentaron pendientes de 0.65 a 0.78, con mayores valores en las raciones más bajas. Al respecto, en Tivela stultorum a las menores concentraciones de células en el medio ( $40 \times 10^3$  cél./ml) los animales pequeños filtraron un mayor volumen de agua que los más

grandes, consecuentemente, la recta tuvo una pendiente negativa. La inclinación de la pendiente fué pronunciada a las mayores raciones, de 115-135 mil cél./ml y en concentraciones de 75 a 110 mil cél./ml no se distinguen patrones que concuerden o desaprueben los encontrados en la generalidad de los bivalvos. Cabe señalar que Griffiths y King (1979) hacen referencia a la variabilidad de los resultados reportados en referencia a la tasa de filtración, lo que atribuyen a las diferentes técnicas utilizadas, a la duración de los experimentos y a la historia previa de los animales.

**TASA DE RESPIRACION.** La tasa metabólica se midió indirectamente como consumo de oxígeno. Se asignó este nivel debido a que a los animales se les proporcionó alimento después de haber permanecido 48 horas en ayunas (Thompson y Bayne, 1974).

Por otra parte, el consumo de oxígeno medido corresponde a la respuesta inmediata ya que una vez alcanzado el nivel de temperatura deseado, los animales permanecieron 24 h en la combinación experimental de salinidad-temperatura. En cambio la respuesta estabilizada de los bivalvos a estos factores, se percibe después de 15 a 18 días y se denomina aclimatación (Kinne, 1975; Bayne, 1975).

Las tasas de consumo de oxígeno se expresaron en valores de energía (cal/día) y se relacionaron con el peso seco corporal (g). Cabe recordar que las pendientes de tales

regresiones no son afectadas por las unidades en que se expresen las tasas.

Los datos obtenidos para el exponente del peso de Tivela stultorum son muy diferentes a los reportados en la literatura. Mientras Widdows (1978) registró un valor de 0.65 para Mytilus edulis, en la almeja Pismo se encontraron valores comprendidos en un amplio intervalo, desde negativos a positivos y entre estos últimos desde 0.247 a 4.607.

Widdows (1978) menciona también que en los bivalvos el valor de la pendiente fluctúa entre 0.16 a 1.02. Tal variación la atribuye a la temperatura y a la estación del año. Este último factor está ligado al ciclo reproductivo de los animales. El valor de la pendiente es más alto en la época de actividad gonádica (verano) y más bajo cuando los organismos están en reposo (invierno). En este trabajo las almejas estaban en época de desove y sin embargo se observaron valores bajos similares al de otras especies y también más altos que cualesquiera otros reportados para este grupo. Probablemente estos resultados reflejan tanto el efecto de la combinación de los factores salinidad-temperatura, como el tamaño de la especie. El peso seco de Tivela stultorum, de 8,850 mg a 14,290 mg, es mucho más alto que el de los bivalvos en los que han trabajado otros autores.

El exponente del peso negativo, indicaría una influencia mayor de los factores ambientales sobre los animales de talla más

pequeña que sobre los más grandes. Las agudas pendientes positivas reflejarían un efecto mayor sobre los animales grandes que sobre los pequeños.

La actividad respiratoria también es estimulada por la ración. El exponente del peso aumenta al disminuir la ración (Griffiths y King, 1979). Las raciones proporcionadas a Tivela stultorum se podrían considerar demasiado altas en comparación con las reportadas en la literatura. Sin embargo son las adecuadas para el tamaño de las almejas utilizadas ya que con concentraciones menores de 40 mil cél./ml, no fué posible medir la tasa de filtración en el dispositivo empleado.

En las combinaciones donde se registró una dependencia del peso más alta, con pendientes de 4.61 (16°C-110% AM) y 2.22 (16°C-80% AM) los animales dispusieron de 110-127 mil cél./ml y donde se obtuvo la pendiente negativa de -0.68 (21°C-110% AM), la ración disponible fué de 135 mil cél./ml. En relación a ésta los resultados obtenidos para Tivela stultorum también discrepan de los reportados en la literatura.

Como se señaló anteriormente, la tasa de consumo de oxígeno medida corresponde al nivel activo. Widdows (1973b) encontró en Mytilus edulis, que tanto la tasa metabólica estandard como la activa eran independientes de la temperatura y en cambio, la tasa de rutina era fuertemente dependiente del factor. En Tivela stultorum la tasa respiratoria se elevó significativamente ( $p(0.05)$ ) al incrementarse la temperatura, en todas las

concentraciones de agua de mar consideradas. Estos resultados indican que la temperatura es un factor controlador de la tasa metabólica activa en esta especie.

Asimismo, los resultados indican que para la almeja Pismo la temperatura de 21°C se encuentra en el intervalo biocinético normal. En Mytilus edulis el consumo de oxígeno disminuye al elevarse la temperatura hasta 21°C, lo cual se interpreta como reflejo que no es óptimo para la especie (de Vooy, 1976). Las diferencias encontradas entre ambos moluscos pueden probablemente deberse a la latitud.

En los filtradores el consumo de oxígeno, la extracción del oxígeno y la tasa de filtración son parámetros que en conjunto conforman la respuesta respiratoria. El porcentaje de extracción es generalmente bajo en los bivalvos. En Mytilus edulis se ha demostrado que la eficiencia de extracción es dependiente de la temperatura; aumenta desde 4.54% a 10°C hasta 11.97% a 25°C (Widdows, 1973a). En Tivela stultorum se observa un patrón similar, con valores de 0.27% en 13°C hasta 0.57% en 16°C y 2.94% en 21°C, en animales expuestos a 110% AM. En 80% AM la eficiencia de extracción aumenta de 0.71% a 1.90% al subir la temperatura desde 13°C o 16°C hasta 21°C. En 100% AM la dependencia de la eficiencia de extracción de oxígeno del disponible en el medio, se refleja en el incremento de la tasa tanto hacia la alta como a la baja temperatura (13°C y 21°C). La escasa eficiencia de extracción se atribuye principalmente a las altas tasas de

ventilación de los bivalvos, relativas al consumo de oxígeno (Widdows, 1973a).

La relación entre el transporte de agua y el oxígeno consumido no es constante en Tivela stultorum como ocurre en Mercenaria mercenaria (Hamwll y Haskin, 1969) y depende de las condiciones ambientales de salinidad y temperatura. Se puede observar (Fig. 6A, B y C) que en 13°C-110% AM, en 16°C-80%, 100% y en 110% AM y 21°C-80% AM, las almejas consumen mas oxígeno a medida que aumenta la tasa de transporte de agua, hasta un cierto límite donde la tasa de captación de oxígeno sigue aumentando mientras el transporte de agua declina.

En las combinaciones de 13°C-80% AM, 21°C-100% AM y 21°C-110% AM, se registró la relación inversa. Mientras más alta la tasa de transporte de agua, las almejas consumieron menos oxígeno. Cuando la tasa de filtración declinó, la captación del gas se hizo más eficiente.

La razón entre la cantidad de agua filtrada por unidad de oxígeno consumido (F/R) expresa el flujo de agua requerido para entregar una cierta cantidad de oxígeno; se ha denominado requerimiento de convección porque significa que el animal tiene que transportar un cierto volumen del medio a través de las superficies de intercambio para extraer una unidad de oxígeno (Widdows, 1973a).

En la almeja Pismo, la temperatura y la salinidad influyen sobre el requerimiento de convección (Tabla 6). Al aumentar la temperatura, las almejas tuvieron que transportar menor volumen de agua en 80% y en 100% AM; en 110% AM, el transporte de agua se redujo considerablemente entre 13°C y 16°C y luego aumentó al incrementarse la temperatura hasta 21 °C, por cada unidad de oxígeno extraída. Widdows (1973a) encontró para Mytilus edulis valores relativamente constantes de F/R a 10 , 15 y 20°C y una disminución del volumen de agua por ml de O<sub>2</sub> consumido al incrementarse la temperatura a 25 °C.

Con respecto a la influencia de la salinidad se registró (Tabla 6) una disminución en el valor de la razón F/R en las salinidades sub y supranormales comparadas con el obtenido en 100% AM, cuando la temperatura del agua se mantuvo en 16 y 21°C. En 13°C se observó el valor más alto en 110% AM, considerando todas las combinaciones de salinidad-temperatura experimentales, el que fué alrededor de 70% mayor que el registrado en 80% AM.

Hamwi y Haskin (1969) señalan que la relación entre el transporte de agua y el consumo de oxígeno, se encuentra en un intervalo de 1 L a 40 L por unidad de oxígeno removido en la mayoría de los bivalvos y que en contraste M. mercenaria transporta sólo 0.95 a 2.0 L a 15°C y 0.76 a 1.8 L a 24°C. Estos datos se refieren al animal completo, pero no reporta el peso corporal de los mismos. Valores similares en F/R se encontraron en Iivela stultorum en 16°C-110% AM y en 21°C tanto a 80% AM como

a 110% AM. En las otras combinaciones experimentales se registraron valores desde 4.0 a 13.5 (L/h)/ml O<sub>2</sub>.

La relación F/R también se considera como una importante integración de las respuestas fisiológicas ya que por una parte, proporciona información acerca de la cantidad de energía incorporada por el filtrador (si se conoce el valor calórico del medio) y por otra, sobre la demanda energética del organismo, la cual se refleja en la tasa metabólica. Por lo tanto al efectuar dicha integración, es posible conocer la cantidad de alimento que debe estar presente en el medio para satisfacer las demandas de energía del bivalvo (Vahl, 1973; Widdows, 1973a,b; Bayne y Widdows, 1978).

Los requerimientos de convección de Tivela stultorum dependen del tamaño corporal de manera similar a Chlamys islandica (Vahl, 1981) y Mytilus edulis (Vahl, 1973; Bayne y Widdows, 1978). Esto es, los animales pequeños tienen requerimientos más altos que los de mayor talla. En las figuras 7A, B y C se puede observar sin embargo, que tal comportamiento de los datos sólo es válido en ciertas combinaciones de salinidad y temperatura. En 16°C-110% AM, 21°C-80% AM y 21°C-110% AM, las pendientes de las rectas logarítmicas resultaron positivas, lo cual significa que al incrementarse la talla se eleva el requerimiento de convección.

TASA DE INGESTION. La cantidad de alimento filtrado por los bivalvos, por unidad de tiempo es una buena medida de la tasa de

ingestión cuando no se producen pseudoheces (Winter, 1978). En los experimentos realizados en Tivela stultorum, de lapsos cortos, no se observaron pseudoheces por lo que se considera adecuada la estimación de la tasa de alimentación.

Son varios los factores que afectan la ingestión de estos organismos, como el tamaño de la ración, los factores ambientales y la talla corporal.

Con respecto a la ración, las almejas estuvieron expuestas a varios niveles de concentración de algas Tetraselmis suecica: 40, 75, 112, 127 y 135 mil cél./ml. Se pudo observar que a la ración menor los animales ingirieron 10% a 17% más alimento cuando la concentración de células en el medio aumentó 47% (de 40 a 75  $\times 10^3$  cél./ml) y cuando se elevó en 64%, las diferencias se hicieron aún más marcadas; a la ración menor fueron 28% a 38% mayores que a la más alta. En 127 mil cél./ml, lo cual significó un incremento de 68%, la ingestión declinó, siendo sólo 24% a 31% más alta a la menor concentración. Paralelamente se observó una disminución en la tasa de filtración en los diferentes grupos de almejas, es probable que en Tivela stultorum ocurra un proceso de regulación de la ingestión, similar a la que se presenta en otros bivalvos. Se ha reportado que dichos organismos han desarrollado ciertas estrategias adaptativas, por medio de las cuales regulan la tasa de ingestión cuando la densidad del alimento disponible es alta. Por ejemplo en Mytilus chilensis la tasa de ingestión aumenta sólo alrededor de un 13% al aumentar la concentración de

algas en un 66% y a incrementos mayores de la ración (166.7%) los animales exhibieron un aumento de solamente 36% (Navarro y Winter, 1982).

Resultados similares se han obtenido en Aulacomya ater (Griffiths y King, 1979) y recientemente en Mercenaria mercenaria (Bricelj, et al., 1984). Todos estos autores mencionan que la disminución de la tasa de filtración observada en altas concentraciones de partículas en el medio tiene un efecto regulador sobre la tasa de ingestión.

Bricelj, et al. (1984) mencionan que este mecanismo de control es una estrategia adoptada también por Venerupis pallustra y por Cardium edule. Señalan además que el aumento en la producción de pseudoheces desplegada por Mytilus edulis, es otra forma de controlar la tasa de ingestión. Este hecho ha sido reportado en la literatura (Navarro y Winter, 1982: M. chilensis; Bricelj, et al., 1984: M. mercenaria).

Los bivalvos no ingieren todas las células filtradas de la suspensión de micro algas ya que rechazan cantidades variables como pseudoheces. La formación de pseudoheces embebidas en el mucus producido por las branquias ayuda a eliminar el material no ingerido, lo cual sirve para limpiar estas estructuras aunque ambos procesos pueden ocurrir simultáneamente (Barker-Jorgensen, 1981). Tanto el transporte de agua como la ingestión, la diges

ción, la producción de heces y de pseudoheces, forman parte del proceso de alimentación de los organismos que obtienen energía de la materia en suspensión (Meyhofer, 1985).

Tivela stultorum se alimenta tanto de detritus como de material suspendido (Coe, 1947). En este estudio los experimentos fueron realizados a corto plazo; probablemente debido a lo cual no se observaron pseudoheces durante las mediciones por lo que no fue posible detectar si en esta especie se lleva a cabo el segundo mecanismo de regulación de la tasa de ingestión mencionado.

Con respecto a la influencia de los factores del medio se destacan tres grupos con valores extremos. En 13 °C-100% AM las almejas tuvieron la tasa de ingestión más baja. En 13 °C y en 21 °C a 110% AM las almejas ingirieron más algas que en cualquier otra combinación. Las raciones disponibles en 13 °C-100% AM y 13 °C-110% AM no eran diferentes ( $100-90 \times 10^3$  cél./ml), por lo tanto sólo la salinidad pudo haber sido el factor que estimulara la tasa de ingestión hasta elevarla en un 83% sobre la anterior y solamente 23% sobre la obtenida a la menor salinidad en la misma temperatura, donde las almejas disponían de una ración 60% menor ( $40 \times 10^3$  cél./ml). La menor diferencia puede reflejar el efecto de la ración, el cual no alcanzó a ser enmascarado por el aumento de la salinidad. En 21 °C-110% AM, probablemente se sumaron los efectos estimuladores de la ingestión, la salinidad y temperatu

ra, de manera tal que en este grupo de almejas no se observó el efecto de la ración, aunque ésta fué la mayor entre todos los grupos ( $135 \times 10^3$  cél./ml).

De lo anterior se puede concluir que para esta especie, los factores físicos y químicos del medio también desempeñan un papel importante sobre la tasa de alimentación. En Mytilus edulis, Bayne (1975) encontró que la temperatura afectaba la ingestión. A diferencia de la almeja Pismo, los mejillones disminuyeron la tasa de alimentación a la mayor temperatura experimental de 25 °C.

Otro factor importante a considerar es el tamaño corporal. Que las tasas de filtración y de ingestión aumentan con el tamaño corporal se hace evidente en M. edulis (Thompson y Bayne, 1974; Winter, 1978; Navarro y Winter, 1982). En Tivela stultorum se observó el efecto del peso, en el mismo sentido. En 16°C-110% AM, la recta logarítmica se ajustó después de más de 10 iteraciones (Velleman y Hoaglin, 1981) por lo que se consideró necesario desechar estos resultados. En 21°C-80% AM y en 21°C-100% AM se incrementó el nivel de la ingestión a medida que aumentaba el peso corporal. En 16°C-100% AM y 21°C-110% AM el exponente del peso fué negativo, lo que indica que las almejas de pequeño tamaño fueron influenciadas por los factores ambientales y consumieron más alimento que las más grandes. Este tipo de comportamiento no es común entre los bivalvos.

TASA DE PRODUCCION DE HECES Y ASIMILACION. Las heces representan esa parte de la energía contenida en el alimento ingerido, que no es utilizada por el animal. Sin embargo, esta energía no se pierde del sistema puesto que queda disponible para los organismos detritívoros (Thompson y Bayne, 1974; Griffiths y King, 1979; Hawkins, et al., 1983).

La energía asimilada o digerible representa la diferencia entre la energía del alimento ingerido y la contenida en la materia fecal. En el esquema energético de Warren y Davis (1967) se emplea el término asimilación, en tanto que Beamish, et al. (1975) prefieren el de energía digerible porque implica que la medición no es tan exacta como lo supone el término asimilación. En referencia a los bivalvos se usa la expresión absorción (Ab) como sinónimo de asimilación (A). Hughes (1970) afirma que sólo son sinónimos si se toma en cuenta la energía perdida vía excreción nitrogenada:

$$A = I - (H+U) \quad \text{y} \quad Ab = I - H$$

aunque el autor le llama "asimilación" a la última expresión.

En el presente trabajo se emplea el término en el sentido de Warren y Davis (1967) puesto que se calculó por diferencia entre la ración ingerida y las heces, aunque no se asegura que la recolección fuese exactamente cuantitativa puesto que se efectuó

después de 24 horas de haber sido retirado el alimento. Parte del contenido nitrogenado pudo haberse disuelto en el agua de las cámaras y por tanto no se consideró en el análisis (Beamish, et al., 1975).

Navarro y Winter (1982) encontraron que la tasa de asimilación de Mytilus chilensis fué casi independiente de la concentración de alimento disponible, entre 15 mil y 40 mil cél./ml, en tanto que Vahl (1973) observó en M. edulis que la asimilación dependía de la concentración de células en el medio experimental. En el mismo sentido Bayne et al. (1976) sugieren que la asimilación se reduce por saturación de los procesos digestivos de los bivalvos. En la almeja Pismo los resultados no revelan ninguna relación entre la asimilación y la cantidad de células en el medio (Tabla 2 y 7). Sin embargo, se observa la influencia del tamaño de la ración ingerida así como el de los factores ambientales.

La temperatura más alta estimuló la asimilación del alimento ya que independientemente de la salinidad, la pérdida de energía en heces no fué mayor del 15%. En la temperatura más baja y salinidad de 80‰ y 110‰ AM, las pérdidas fueron de 25 y 35% respectivamente y en 13°C-110‰ AM las heces producidas alcanzaron valores de 23% a 40% relativos al alimento ingerido. Estos valores son bajos comparados con Chlamys islandica. En esta especie, Vahl (1981) encontró que la mayor parte de la ración ingerida fué depositada como heces.

Por otra parte Hawkins, et al. (1983) presentan evidencias que comprueban que en Mytilus edulis la producción fecal es menor en invierno que en verano. Esto sugiere un comportamiento opuesto al de Tivela stultorum (vide supra).

La tasa de producción de heces de I. stultorum se relaciona en forma potencial con el tamaño corporal. En general aumenta al aumentar el peso seco de los especímenes. Sin embargo, en dos situaciones las pendientes fueron negativas indicando que los animales de menor tamaño aumentaron la producción de heces en mayor nivel que los más grandes (16°C-80% AM y 16°C-100% AM). La pendiente más aguda correspondió al último grupo, donde la ingestión fué mayor y la disponibilidad de algas menor que en el primer grupo.

Se puede concluir que la cantidad de heces evacuadas dependen de la ración ingerida y de los factores ambientales, lo cual a su vez influye la tasa de asimilación. Thompson y Bayne (1974) señalan que la ración asimilada aumenta más en los animales grandes al aumentar la concentración de alimento en el medio debido a que las branquias más grandes pueden retener mayor cantidad de material suspendido. En I. stultorum sólo en 4 de 8 combinaciones se comprobó lo encontrado por dichos autores en Mytilus edulis. En las otras 4, las pendientes fueron negativas, lo cual indica que los animales de menor talla asimilaron más que los de mayor tamaño.

EFICIENCIA DE ASIMILACION. La eficiencia de asimilación es la relación entre la energía asimilada relativa a la energía contenida en el alimento ingerido. Es afectada principalmente por la cantidad de alimento ingerido y por la naturaleza de éste. En bivalvos, al aumentar la concentración de alimento en el medio disminuye la tasa de filtración, lo cual tiene un efecto regulador sobre la tasa de ingestión y ésta sobre la eficiencia de asimilación. Este planteamiento es sustentado por Winter (1978) y Navarro y Winter (1982). Por otra parte Thompson y Bayne (1974) y Widdows (1978) sostienen que la tasa de filtración permanece constante, mientras que la eficiencia de asimilación experimenta una disminución progresiva. Ambos planteamientos son consistentes con la suposición que la eficiencia de asimilación es función decreciente de la ración ingerida (Griffiths y King, 1979).

La eficiencia de asimilación de Tivela stultorum, se refleja en la producción. De la energía de la ración ingerida sólo del 7% al 11% se perdió en heces a la mayor temperatura; consecuentemente la asimilación fué alta y la eficiencia de asimilación alcanzó valores entre 89% a 95% en todas las salinidades. En 16°C la producción de heces fué mayor (40% en 80% AM, 36% en 100% AM y 23% en 110% AM) por lo tanto la asimilación disminuyó y la eficiencia de asimilación fué cerca del 30% menor que en 21°C. En la temperatura más baja, en 80% AM y 110% AM, los valores de la eficiencia de asimilación fueron 75% y 64% respecti

vamente. La menor eficiencia se presentó en el grupo de almejas expuestas a salinidad normal y 13°C (41%). En estos animales la tasa de ingestión también fué la menor y del alimento ingerido el 59% se depositó como heces: la baja asimilación se reflejó en una eficiencia también reducida.

Los resultados obtenidos en I. stultorum muestran la misma tendencia que los reportados para M. chilensis, donde el escaso incremento de la tasa de ingestión, al aumentar la densidad del alimento en el medio, está contrarrestado por una disminución en la eficiencia de asimilación (Navarro y Winter, 1978).

El alto valor de la eficiencia de asimilación de la almeja Pismo es mayor que el reportado por Widdows (1978) para M. edulis (90% y 75%, respectivamente). Probablemente esto concuerde con el hecho que los bivalvos alimentados con algas cultivadas tienen altas eficiencias, de alrededor de 90% (Malouf y Breese, 1978). El más bajo valor encontrado en la especie en estudio, de 41% se encuentra en el intervalo de 22 a 44% reportado para Crassostrea gigas y Chlamys islandica (Malouf y Breese, 1978; Vahl, 1981).

Con respecto al efecto de la temperatura, en Mytilus edulis también se comprobó una eficiencia significativamente mayor a 20°C, en tanto que el aumento experimentado en temperaturas más bajas, no lo fué (Winter, 1978).

TASA DE EXCRECION. En los moluscos bivalvos adultos los productos terminales del metabolismo nitrogenado son principalmente cuatro: amoníaco, urea, aminoácidos y ácido úrico. Entre estos, el amoníaco es la forma predominante. Srna y Baggaley (1976) señalan que en Mercenaria mercenaria y en Crassostrea virginica, clasificadas como especies amoniotéticas, los otros productos de excreción se detectaron en cantidades menores del 50% del total, aunque en Mytilus edulis la urea representa sólo un 4.6% del nitrógeno total excretado (Bayne, 1973).

La excreción amoniacal está relacionada con el tamaño, el estado fisiológico, los cambios en la salinidad y la temperatura del medio, la estación y la latitud (Srna y Baggaley, 1976; Bayne, et al., 1976; Bayne y Widdows, 1978).

Este estudio se llevó a cabo durante la época de desove de Tivela stultorum (julio a diciembre) por lo que es probable que la excreción observada sea baja. Se ha reportado que el ciclo reproductivo influye algunas de las respuestas fisiológicas de los moluscos. Así, en Mytilus edulis se ha comprobado que afecta las tasas respiratoria y de excreción nitrogenada, pero no afecta la tasa de filtración (Bayne, et al., 1976; Bayne y Widdows, 1978). Tanto Bayne (1973) como Mann (1979) encontraron una estrecha relación entre el aumento de la tasa de excreción con el cambio del sustrato energético a proteínas, durante el período de maduración gonadal; en M. edulis el primero y Crassostrea gigas y

Ostrea edulis, el segundo. La gametogénesis en la almeja Pismo ocurre de marzo a julio (Searcy, 1979b); además se observaron células sexuales maduras en los frotis de gónadas de los animales sujetos a experimentación.

En relación al peso corporal, en Mytilus edulis se encontró que los animales pequeños usan mayor cantidad de sustancias no proteicas como fuente de energía que los más grandes y que esta relación es mas evidente después del desove (Bayne y Widdows, 1978). En el mismo sentido Bartberger y Pierce (1976) señalan que en Macoma incospicua y Mya arenaria los animales de mayor tamaño presentaron mayores tasas de excreción que los más pequeños.

Estos antecedentes indican que en la relación alométrica entre la tasa de excreción y el peso corporal, el exponente del peso de la regresión logarítmica debe ser negativo en el caso de Mytilus edulis y positivo en el de las otras especies mencionadas. Resultados similares se obtuvieron en Tivela stultorum donde el exponente fué negativo en la salinidad normal a las temperaturas de 13°C y 16°C, aunque en la menor temperatura el exponente indica solamente una ligera tendencia en este sentido puesto que no es diferente de cero. En 80% AM, sólo en 16°C las almejas de menor tamaño excretaron más que las grandes. En las otras combinaciones el valor de las pendientes fué positivo, implicando un efecto de los factores ambientales más intenso, sobre los animales de mayor tamaño.

De la energía contenida en el alimento asimilado por las almejas se perdieron proporciones variables en amoníaco; desde 1.8% en 21°C-110% AM hasta 40% en 16°C-80% AM. En ambas combinaciones de salinidad y temperatura los animales dispusieron de alimento en abundancia. Probablemente debido a la variabilidad de los resultados no fué posible distinguir ningún patrón respecto al efecto de la ración o a la fracción asimilada de ésta. En peces se reporta una pérdida del 3% de la energía asimilada (Winberg, 1956); en la almeja Pismo se obtuvieron proporciones comparables en 110% AM en todas las temperaturas (1.8% a 4.7%) y de 80% a 110% AM en 13°C (2.8% a 4.7%) y en 21°C en 80% AM (2.6%).

La influencia de la temperatura fué notoria en la salinidad normal donde en 21°C la pérdida de la energía vía excreción fué 75.8% mayor que en 16°C y este valor a su vez, 95% más alto que a 13°C. En cambio, en 110% AM no hubo diferencias entre 16°C y 21°C y en la menor temperatura la excreción fué 36% mayor. Las tasas altas de excreción indican un aumento en la degradación de las proteínas, lo cual proporcionaría la energía necesaria para satisfacer el aumento de la demanda metabólica. Cabe señalar que la tasa respiratoria aumentó (42%) de 16°C a 21°C a la salinidad normal. Este consumo de oxígeno se incrementó en la misma proporción hacia la baja temperatura, donde las pérdidas en excreción fueron el 6% de la gastada en respiración. Resultados similares con respecto al efecto de la temperatura sobre la tasa

de excreción en Mytilus edulis, fueron reportados por Widdows (1978) tomando en cuenta el ciclo estacional. En Tivela stultorum mantenida en 80% AM, tanto en la temperatura alta como en la baja, la excreción disminuyó notablemente (90%) respecto a 16°C donde las pérdidas vía excreción sobrepasaron a la utilizada en respiración (82%).

Asimismo, en la almeja de Manila (Tapes philippinarum) la excreción fué más alta en las mayores temperaturas, de 16°C a 18°C que en el intervalo de 12°C a 14°C (Mann, 1979).

Cuando la salinidad del medio cambia, el medio interno de los moluscos bivalvos marinos cambia en el mismo sentido ya que no tienen la capacidad de regulación anisomótica. No obstante, pueden regular el volumen de las células. Entre los mecanismos de regulación isosmótica, los aminoácidos libres desempeñan un importante papel cuando el medio se diluye.

El comportamiento fisiológico de Tivela stultorum en el medio diluido, concuerda con el patrón general de los bivalvos. Esto es, aumenta la excreción amoniacal cuando la salinidad ambiental baja a 80% AM. El incremento es más notorio en 13°C que en 16°C cuyos valores fueron 90% y 68.7% respectivamente. Los resultados comprueban que en esta especie existen mecanismos osmorreguladores isosmóticos. Sin embargo, al subir la temperatura a 21°C, ya no se observa un aumento en la excreción sino una marcada dismi

nución en comparación con animales mantenidos en agua de mar normal. Probablemente, cualquier cambio ocurrido pudo haber sido enmascarado por la alta tasa de excreción, atribuible al efecto combinado de la temperatura y de la ración baja sobre la tasa de ingestión y de asimilación del alimento; la eficiencia fué de 95%.

La regulación isosmótica intracelular consiste en la movilización de los aminoácidos libres desde el interior de la célula hacia la hemolinfa, previniendo así la entrada osmótica del agua. La concentración de estos compuestos en la sangre aumenta a las pocas horas de la dilución del medio. Luego ocurre la degradación a amoníaco y aumenta el nivel de éste en la hemolinfa después de lo cual es rápidamente excretado. En algunos bivalvos como en Modiolus demissus, el aumento de aminoácidos y de amoníaco en la hemolinfa ocurre dentro de 24 a 36 horas después que ha tenido lugar la disminución de la salinidad (Bartberger y Pierce, 1976). La secuencia de eventos señalada también se ha observado en Scrobicularia plana, Glycymerys glycymerys y Mytilus edulis (Hoyaux, et al., 1976) y recientemente en Argopecten irradians concentricus (Barker y Blake, 1985).

Bayne (1975) reporta que cuando los cambios en la concentración del medio son repentinos y de corta duración, los aminoácidos no se degradan sino que se unen a las proteínas. Debi

do a este proceso de biosíntesis, no se observa un aumento en la tasa de excreción de nitrógeno amoniacal. Difícilmente se podría explicar en esta forma, lo ocurrido a Tivela stultorum en 21°C-110% AM; sería una posibilidad que requiere mayor investigación.

En el medio concentrado, se invierten los mecanismos descritos. Hoar (1978) cita que en Mytilus edulis expuesta a salinidades elevadas aumentan las sustancias ninhidrina positivas y la taurina en los tejidos del animal. En Tivela stultorum se aprecian en parte las consecuencias de tales mecanismos en la disminución de la excreción amoniacal (80%) en salinidad normal y 16°C y en 21°C-110% AM (90%).

CAMPO DE CRECIMIENTO. El campo de crecimiento de Tivela stultorum se estimó utilizando la ecuación balanceada energéticamente (Ivlev, 1939; Winberg, 1956) dentro del esquema propuesto por Warren y Davis (1967) y Beamish, et al., (1975). Esto es, considerando la energía perdida en heces, excreción nitrogenada y la utilizada en respiración. Otro punto de vista sobre esta estimación se relaciona con la concepción misma del problema. Thompson y Bayne (1974) y Bayne (1975) definen el campo de crecimiento como "la cantidad de calorías remanente de la ración asimilada después que se han cubierto las demandas metabólicas de los especímenes". Es decir, no consideran la energía perdida por medio de los procesos de excreción. En Tivela stultorum, las pér

didadas en nitrógeno amoniacal no pasan desapercibidas por lo que se considera válido el criterio empleado para determinar el crecimiento potencial.

La almeja Pismo excreta altas concentraciones de nitrógeno amoniacal; 24% a 63% de la energía incorporada con el alimento se pierde por esta vía, aunque en la temperatura más alta se obtuvieron valores que no excedieron el 10% .

El proceso de crecimiento esta influenciado por muchos factores, aunque ha sido confirmado en varios organismos que el consumo de alimento es el más relevante (Winter, 1978; Navarro y Winter, 1982; Rodhouse, et al., 1984., Kiaoudatos y Apostolopoulos, 1986).

En Tivela stultorum el campo de crecimiento, en parte, es función del alimento ingerido y en parte está influenciado por los factores ambientales. En las combinaciones de salinidad y temperatura donde la energía disponible para crecimiento fue alta, la concentración de células cubrió un intervalo entre 90 mil a 135 mil cél./ml (110% AM en todas las temperaturas y en 80% AM, sólo a 21°C). Sin embargo, también presentaron valores altos de energía potencial, los grupos que dispusieron de raciones bajas (40 mil cél./ ml) en 80% AM a 13°C y en la salinidad normal a 21°C . Por lo tanto en ambos grupos los animales obtuvieron energía suficiente para que una cierta proporción fuera canalizada

hacia reproducción.

En todos los grupos mencionados se puede inferir que al tener alimento suficiente, las almejas compensaron tanto los cambios en salinidad como en temperatura. Los valores del campo de crecimiento fueron mayores cuando la tasa de ingestión fue más alta y el alimento disponible más bajo, con excepción de 110% AM a 21°C (122, 132 y 158 cal/día x g<sup>-1</sup> PS en 13°C-80% y 110% AM y 21°C-100% AM respectivamente; en 21°C-110% AM: 180 cal/día x g<sup>-1</sup> PS).

El efecto de la temperatura y de la salinidad se observa en la eficiencia de conversión del alimento, ya que en estos grupos la eficiencia bruta de crecimiento (K<sub>1</sub>) fue 10% menor (valor mediano) que en los grupos que dispusieron de más alimento.

En 16°C y 80% AM la energía potencial fue de 31 cal/día x g<sup>-1</sup> PS y en la misma temperatura a la salinidad normal alcanzó un valor de 59 cal/día x g<sup>-1</sup> PS; gran parte de la energía ingerida fue depositada como heces. Esto es, 1.5 a 2.3 veces menos que en los grupos anteriores, a raciones comparables. Por último, el campo de crecimiento más bajo lo manifestaron los animales en 13°C-100% AM, esto es 14.4 veces menos que en los grupos de alta capacidad para compensar los cambios en el medio y con márgenes mayores de energía de reserva (valores medianos).

Aunque es bastante complejo intentar una explicación ante la variedad de comportamiento desplegada por los organismos, es probable que sean reflejo de lo que ocurre en el medio natural. Por ejemplo, en la zona de Baja California de donde proceden las almejas, llueve en los meses fríos; así, es probable que en el habitat de estos animales sea natural una combinación de bajas temperaturas y baja salinidad; por lo tanto la respuesta inmediata, que es reflejo de la respuesta ante cambios bruscos de los factores del medio, sería congruente con lo observado en el laboratorio. Esto es, un campo de crecimiento más alto (90%) en 13°C-80% AM que en la salinidad normal. Cabe recordar que la almeja Pismo, aunque hoy en día se encuentra en el infralitoral, en épocas pasadas también ocupaba las zonas más altas.

La eficiencia de crecimiento ( $K_1$ ) también es influida por los factores del medio. Los valores obtenidos para bivalvos, así como para otros moluscos son muy variables, cubren un intervalo de 10% a 49.6% (Hughes, 1970; Langton, *et al.*, 1977; Widdows, 1978). En Tivela stultorum, en los grupos con bajo campo de crecimiento, la eficiencia bruta de crecimiento también fue baja; con valores similares a los mencionados (19% a 53%). No obstante en todos los demás grupos las almejas tuvieron valores de  $K_1$ , muy diferentes a los reportados para otras especies: 60% a 84% (Tabla 9).

La alta eficiencia de conversión del alimento encontrada para

la almeja Pismo probablemente se deba a que se alimentaron con algas cultivadas (Tetraselmis suecica) y de alta calidad como lo menciona Laing y Millican (1986). También se ha reportado que los animales tienen eficiencias máximas ( $K_1$ ) a la tasa de alimentación óptima, más allá de la cual, declina (Klaoudatos y Apostolopoulos, 1986). La eficiencia bruta máxima de Tivela stultorum se obtuvo en el grupo expuesto a 21°C-110% AM, con un valor de 84%, con algas disponibles en el medio de 135 mil cél/ml. De estas algas los animales ingirieron mayor cantidad que en cualquier otro grupo. En comparación, también asimilaron más y mostraron la más alta eficiencia de asimilación (92%) y de conversión (84%). Por lo tanto es probable que esta alta concentración de algas sea cercana a la ración óptima ya que las pérdidas de energía del alimento ingerido, en heces y excreción son menores del 10%. Tales resultados, aunque preliminares en lo referente a la ración, son confiables en este aspecto. Cabe destacar que en este grupo se encontraban los animales de talla corporal más alta (14,290 mg PS).

Con respecto a la eficiencia neta de crecimiento ( $K_2$ ), Navarro y Winter (1982) reportan para Mytilus chilensis valores entre 44 % a 76.7%. En comparación, en Tivela stultorum la eficiencia neta varió dentro del mismo intervalo entre 46% y 70% y además de 84% a 94%. Los valores más altos se obtuvieron en las combinaciones de 110% AM en todas las temperaturas experimentales y a 21°C en 80%, (Tabla 9).

Tanto el campo de crecimiento de Tivela stultorum como las eficiencias en relación al alimento ingerido ( $K_1$ ) y a la ración asimilada ( $K_2$ ) dependieron del peso corporal (Tabla 10). En general, se ha encontrado que mientras mas pequeño es el animal mayor es el campo de crecimiento relativo, independientemente de la ración (Thompson y Bayne, 1974; Bayne, et al., 1976). Estos autores encontraron que en Mytilus edulis el animal pequeño es más eficiente a ración baja absoluta y el grande lo es a raciones absolutas altas. Recientemente, en la misma especie se encontró también que el campo de crecimiento dependía del peso corporal (Thompson, 1984). A diferencia de los resultados obtenidos en M. edulis, en Aulacomya ater los individuos pequeños tienen un campo de crecimiento mayor en todos los niveles de ración, con excepción del nivel más bajo (Griffiths y King, 1979).

En Tivela stultorum el campo de crecimiento fué dependiente del peso corporal en el mismo sentido, pero esto cambió en ciertas combinaciones de los factores ambientales. En cinco de éstas, el campo de crecimiento de los animales pequeños fué menor que el de los grandes y por lo tanto el exponente del peso fué positivo (Tabla 10: 13°C-80% y 110% AM, 16°C-110% AM y 21°C-80% y 100% AM). Estos resultados se pueden interpretar como consecuencia de la capacidad que tienen los animales pequeños de filtrar más agua sin costo respiratorio (Griffiths y King, 1979) sólo en parte, puesto que en las combinaciones mencionadas, no se visualiza ninguna relación consistente al respecto.

**ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

Tanto la eficiencia bruta ( $K_1$ ) como la eficiencia neta ( $K_2$ ) de crecimiento de Tivela stultorum fueron influenciadas por el peso corporal en forma similar a otros bivalvos lamelibranquios, como Mytilus edulis, Scrobicularia plana, Tapes japonica (philippinarum). En estas especies,  $K_1$  disminuye en los animales más grandes debido al aumento de la tasa metabólica y la baja asimilación del alimento. En la almeja Pismo este patrón de comportamiento fisiológico, depende a su vez de los factores ambientales. En cuatro combinaciones de salinidad-temperatura,  $K_1$  disminuyó con el tamaño, lo cual indica que las almejas pequeñas tuvieron mayores eficiencias en la transformación del alimento que las de tamaño mayor ( $13^{\circ}\text{C}-100\%$  AM,  $16^{\circ}\text{C}-80\%$  y  $100\%$  AM y  $21^{\circ}\text{C}-110\%$  AM).

La eficiencia neta de crecimiento ( $K_2$ ) de Tivela stultorum disminuye también, a medida que los animales crecen en 5 de las 9 combinaciones de los factores considerados. En este sentido, los animales siguieron el mismo patrón de Scrobicularia plana (Hughes, 1970) y que Ostrea edulis (Laing y Millican, 1986). El efecto de los factores ambientales se refleja en  $K_1$ , al igual que en  $K_2$ .

IMPLICACIONES EN EL CULTIVO DE LA ALMEJA PISMO. Tivela stultorum es un bivalvo de crecimiento extremadamente lento; la talla comercial de aproximadamente 12 cm de longitud de la concha (diámetro mayor) la obtienen a una edad de más de 8 años

(Coe, 1977). Esta característica hace prácticamente imposible mantener a las almejas en cautiverio hasta que alcancen el tamaño adecuado. Probablemente por esta razón sólo se ha intentado, hasta la fecha, preservar las poblaciones naturales legislando al respecto, o bien intentando repoblamiento mediante transplante de almejas de un sitio a otro sitio, supuestamente adecuado. Otra forma de preservar el recurso es a través del desove en condiciones controladas de laboratorio con el propósito de obtener la semilla, criarla hasta una talla conveniente y después de ubicar un lugar realmente adecuado, efectuar la siembra. De esta manera se evitaría en parte, la alta mortalidad que ocurre en la fase planctónica de las larvas (Bückle, et al., en preparación).

Para este tipo de esfuerzo acuicultural, los conocimientos de la bioenergética de la especie es de suma importancia. Es básico para la Acuicultura mantener los reproductores en condiciones óptimas con el fin de obtener larvas viables. Así, es necesario conocer a fondo la biología y la fisiología ecológica de Tivela stultorum. En el presente trabajo se intentó producir información que pudiera ser útil en este sentido.

Con base en el conocimiento científico que existe para otras especies de bivalvos lamelibranquios, se puede afirmar que su cultivo requiere de información sobre bioenergética a la vez que métodos prácticos para criar los animales (Langton, et al., 1977). La estimación de la potencialidad de crecimiento de

Tivela stultorum en condiciones determinadas de salinidad y temperatura, permite predecir la combinación de estos factores en la cual las almejas puedan disponer de energía suficiente para canalizarla a la producción de gametos. Los resultados indicaron que la temperatura de 21°C y la salinidad de 35.2‰ es la más favorable, aunque el agua de mar normal o ligeramente diluida (80%) son adecuadas a esta temperatura.

Una disminución en el campo de crecimiento indicaría que los animales están bajo estrés y esto traería como consecuencia una reducción en el esfuerzo reproductivo. En Mytilus edulis se comprobó recientemente, que tal reducción era producida por temperaturas altas conjuntamente con una deficiente disponibilidad de alimento (Rodhouse, et al., 1984). Tanto la temperatura como el alimento son los principales factores que hay que considerar en el mantenimiento de los animales para estos fines.

Por esta razón es necesario también disponer de indicadores de estrés confiables. Varios índices han sido desarrollados hasta el momento y los autores visualizan que su empleo resultaría altamente beneficioso para la Acuicultura.

Bayne et al. (1976) citan que entre los índices utilizados para describir la condición fisiológica, se encuentra la relación entre el volumen interno de la concha y el tejido corporal que lo ocupa o bien la correlación positiva entre el contenido de glicó

geno y un índice derivado de la proporción entre el tejido seco del animal y el volumen interno de la concha. Searcy (1984) ha propuesto un índice de condición para Tivela stultorum. Asimismo, Vaillard (1981) usó la razón O:N para esta especie, como medida de estrés. Esta razón fué propuesta por Ansell y Sivadas (1973) para Donax vittatus.

Al respecto, Bayne et al. (1976) sugieren que las integraciones simples de las respuestas fisiológicas son índices convenientes ya que proporcionan estimaciones cuantitativas del grado de estrés de los animales, como la razón atómica entre oxígeno y nitrógeno mencionado. Estos autores señalan que las integraciones complejas como el campo de crecimiento son útiles ya que una disminución en la cantidad de energía que potencialmente se puede traducir en crecimiento somático y gametos, no sólo está indicando un grado de estrés, sino que además proporciona una medida de la desventaja en que se encuentran los individuos o las poblaciones (si se trata de un trabajo de campo).

Conociendo el balance de la energía de un organismo, se pueden determinar las eficiencias bruta y neta de crecimiento. Navarro y Winter (1982) señalan que la aplicación de un modelo numérico de eficiencias de crecimiento en bivalvos lamelibranquios es un componente esencial en la estimación de la producción.

Las integraciones entre las tasas fisiológicas y el peso corporal son también útiles para el cultivo. Por ejemplo, la compensación de los divalvos a la temperatura y la ración de mantención son dependientes del peso corporal. Así, conociendo estas relaciones, la Acuicultura se beneficiaría aumentando la eficiencia y reduciendo los costos de una planta de producción, o del mantenimiento de los organismos con fines de cultivo como los señalados para Tiveia stultorum o bien para seleccionar un sitio adecuado donde desarrollar cualquier tipo de esfuerzos acuiculturales (Winter, 1978).

Por último, en el caso de transplantes o implantes es necesario enfatizar que las relaciones entre la condición fisiológica del organismo adulto, la gametogénesis, la fecundidad y el contenido bioquímico de los huevecillos, son importantes para conocer el impacto del medio sobre la adecuación ecológica (Rodhouse, et al., 1984).

CONCLUSIONES. El balance energético de Tiveia stultorum, se puede resumir como sigue:

- El balance fué positivo en todas las combinaciones experimentales de salinidad-temperatura.
- De la ración ingerida, las pérdidas en heces no fueron mayores del 40% con la sola excepción del grupo expuesto a 13 °C-100% AM, donde perdieron cerca del 60%.

- Los factores físicos y químicos del medio desempeñan un papel importante sobre la tasa de alimentación.
- Independientemente de la ración disponible, las almejas asimilaron una mayor cantidad de energía en 21 °C que en 13 o 16 °C.
- Como porcentaje de la energía asimilada, el gasto metabólico fué mínimo en comparación con otras especies en condiciones controladas.
- Solamente en las combinaciones de 16 °C-80% AM y 21 °C-100% AM, las pérdidas de energía vía excreción fueron relevantes.
- En conjunto, las heces y la excreción sumaron pérdidas entre 30 y 60%, con valores mínimos de 9 a 12% en 21 °C-110% AM y 21 °C-80% AM, respectivamente.
- La energía disponible para crecimiento fué mínima en 13 °C-100% AM, baja en 16 °C-80% AM y óptima en 21 °C-110% AM. Tanto en 16 °C como en 21 °C, aumentó al elevarse la salinidad del medio.
- La eficiencia de crecimiento como % del alimento ingerido ( $K_1$ ) fué mayor que en otros bivalvos, con un valor mediano de  $67 \pm 10\%$  y valores extremos de 19% en 13 °C-100% AM y 84% en 21 °C-110% AM.
- La eficiencia neta de crecimiento, también fué considerada alta:  $86 \pm 11\%$ . El menor valor fué de 46% en 13 °C-100% AM y el mayor, de 94% en 13 °C-110% AM.
- Los resultados indican que en 21 °C y 110% AM las almejas están en condiciones de canalizar hacia crecimiento, una considerable cantidad de energía. Estos datos probablemente reflejan las condiciones de la aclimatación y la alta densidad del alimento disponible.

- Como en el campo de crecimiento está comprendido el crecimiento somático y la producción de gametos, probablemente gran parte de la energía disponible se podría derivar hacia la reproducción.
- Ya que la determinación del campo de crecimiento proporciona un índice del estado fisiológico de los organismos se infiere, al comparar los diferentes grupos de animales, que estos no se encuentran en estrés en la mayor parte de las combinaciones de salinidad y temperatura experimentales, siendo las más favorables la de mayor temperatura en salinidades de 80% AM a 110% AM, siempre que las almejas dispongan de alimento suficiente.

#### RECOMENDACIONES

Aunque en los experimentos realizados para determinar las diferentes tasas fisiológicas implicadas en el cálculo del campo de crecimiento de Livella stultorum se controlaron adecuadamente las variables ambientales, es necesario considerar entre éstas la ración disponible. En este caso, esta variable escapó al control, lo cual hizo difícil la interpretación de los resultados en algunas combinaciones. Por lo tanto, se recomienda determinar la ración óptima para la especie en condiciones de alimentación continua.

Asimismo, se deben asignar aleatoriamente los tratamientos a los sujetos, lo que permite fijar de antemano el peso de los animales. Así se evitaría la influencia de este factor relevante per se.

Para completar el balance energético de Iivela stultorum, en cualquier peso, sería necesario conocer que proporción de la energía asimilada se emplea en fabricar la matriz orgánica de la concha y cuánto queda realmente disponible para la reproducción.

Mucho se ha cuestionado el hecho que tanto las metodologías diferentes como el análisis de los datos son causantes de la disparidad de respuestas observadas en los bivalvos. Al respecto se puede hacer hincapié en que para determinar las relaciones entre las variables fisiológicas (y también las morfométricas) y el peso corporal, no se deben ajustar las rectas obtenidas por el método usual de mínimos cuadrados, puesto que el peso es también una variable aleatoria. Existe en la actualidad bastante literatura disponible para el uso de técnicas resistentes, las que son más adecuadas en estos casos.

Por último, cuando la medición del campo de crecimiento se lleva a cabo en varios niveles de dos o más variables independientes, sería aconsejable emplear regresiones múltiples y presentar los datos como superficies de respuesta.

L I T E R A T U R A   C I T A D A

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.

Barker Jorgensen, C., 1981. Feeding and cleaning mechanisms in the suspension feeding bivalve Mytilus edulis. Mar. Biol., 65: 159-163.

Barker, 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.

Bartberger, C.A. and S.K. Pierce Jr., 1976. Relationship between ammonia excretion rates and hemolymph nitrogenous compounds of an eurihaline bivalve during low salinity acclimation. Biol. Bull., 150: 1-14.

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. mar. 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. pp. 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.

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.

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.

Bricelj, V.M., Malouf, R.E. and C. de Quillfeldt, 1984. Growth of juvenile Mercenaria mercenaria and the effect of resuspended bottom sediments. Mar. Biol., 84:167-173.

Bückle, F., Gendrop, V., Aceves, F. y O. Pérez, Cultivo experimental de las larvas de Tivela stultorum (Mawe, 1823) (Mollusca, Bivalvia). En preparación.

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.
- Curts, J., 1985. El diagrama de Tallo y Hoja. Biología, 3: 7-12.
- Curts, J., 1986. Introducción al análisis de residuos en Biología. Biótica, 9: 271-278.
- Curts, J., 1987. Analisis Exploratorio de Datos. Curso del Posgrado de la Facultad de Ciencias, UNAM.
- Elliot, J.M. and W. Davison, 1975. Energy equivalents 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.
- Estrada Ramírez, A., Gutiérrez Wing, M.T. y L.F. Bückle Ramírez, 1986. Nota sobre la recuperación de una población de Tivela stultorum (Mawe, 1823) en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México.

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

Fitch, J.E., 1965. Relatively unexploited of Pismo clam (Tivela stultorum, Mawe, 1823; Veneridae). Proc. Malac. Soc. London, 36 (5): 309-312.

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

Galtsoff, P.S., 1964. The American oyster Crassostrea virginica. Fish. Bull. Fish and Wildlife Service, 64: 200-214.

Griffiths, L. and J.A. King, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel Aulacomya ater. Mar. Biol, 51: 141-149.

Griffiths, R.J., 1980. Filtration, respiration and assimilation in the black mussel Choromytilus meridionalis. Mar. Ecol. Prog. Ser., 3: 63-70.

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., Bayne, B.L. and K.R. Clarke, 1983. Coordinate rhythms of digestion, absorption and excretion in Mytilus edulis (Bivalvia: Mollusca). Mar. Biol., 74: 41-48.

Hoar, W.S., 1978. Fisiología General y Comparada. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 855 pp.

Hoyaux, J., Gilles, R. and Ch. Jeaniaux, 1976. Osmoregulation in molluscs of the intertidal zone. Comp. Biochem. Physiol., 53 A: 361-365.

Hughes, R.N., 1970. An energy budget for a tidalfal population of the 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 O.A. Roels, 1977. The effect of ration size on the growth and growth efficiency of the bivalve mollusc Tapes Japonica. Aquaculture, 12: 283-292.
- 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.
- 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.
- Mann, R., 1979. The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the Manila clam Tapes philippinarum (Adams y Reeve, 1850). J. exp. mar. Biol. Ecol., 38: 121-133.

- 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. Tukey, 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.
- Paloheimo, J.E. and L.M. Dickie, 1965. Food and growth of fishes. I- A growth curve derived from experimental data. J. Fish. Res. Bd. Can., 22: 521-542.
- Paloheimo, J.E. and L.M. Dickie, 1966a. Food and growth of fishes. II- Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. J. Fish. Res. Bd. Can., 23: 869-908.
- Paloheimo, J.E. and L.M. Dickie, 1966b. Food and growth of fishes. III- Relations among food, body size, and growth efficiency. J. Fish. Res. Bd. Can., 23: 1209-1248.

Prosser, C.L. (Ed.), 1959. General Summary: The nature of physiological adaptation. In: Physiological Adaptation. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C. 185 pp.

Prosser, C.L., 1973. Comparative Animal Physiology. 3ed Ed. W.B. Saunders Co. Philadelphia. 1011 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 suspender culture. Mar. Biol., 84: 27-34.

Sautto, V.L. y R. Searcy, 1981. Bivalvos de Baja California: Estudios en la almeja Pismo (Tivela stultorum, Mawe 1823). Proyecto Bivalvos de Baja California, sección Almeja Pismo. Inst. de Inv. Ocean. de la UABC. Informe final.

Searcy, 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, 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, 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., 1984. Fisiología Animal. Adaptación y Medio Ambiente. Ed. Omega, S.A., Barcelona. 499 pp.
- Schulte, E.H., 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of Mytilus edulis. Mar. Biol., 30: 331-341.
- Srna, R.F. and A. Baggaley, 1976. Rate of excretion of ammonia by the hard clam Mercenaria mercenaria and the American oyster Crassostrea virginica. Mar. Biol., 36: 251-258.
- Tarifeño, E., 1985. Adaptaciones fisiológicas en animales marinos: mecanismos y sistemas de control. Recopilación de artículos para el Curso Internacional, 7-25 Enero, 1985. Depto. de Biol. y Tec. del Mar. Pont. Univ. Cat. de Chile, Sede Talcahuano, Chile.
- 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.

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.

Tuckey, J., 1977. Exploratory Data Analysis. John Wiley and Sons, New York.

Vahl, O., 1973. Pumping and oxygen consumption rates of Mytilus edulis L. of different sizes. Ophelia, 12: 45-52.

Vahl, O., 1981. Energy transformations by the iceland scallop, Chlamys islandica (O.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.

Vellewan, 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., 36: 25-30.

Warren, C.E. and G.E. Davis, 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish. In: The Biological Basis of Freshwater Fish Production. S.D. Gerking (Ed.). Blackwell, Oxford.

Welsh, J.H., Smith, R.I. and A.E. Kammer, 1968. Laboratory Exercises in Invertebrate Physiology. 3rd 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. Nederlands 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., 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. and R.W. Langton, 1976. Feeding experiments with Mytilus edulis L. at small laboratory scale. I- The influence of the total amount of food ingested and food concentration on growth. In: G. Persoone and E. Jaspers (Eds.) Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp., 1: 565-581. Wetteren. Universa Press, Belgium.

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.

T A B L A S

Tabla 1.- Datos de peso y contenido de agua de las almejas utilizadas en las diferentes combinaciones de salinidad y temperatura.

°C		% AM	Peso (g)	P. Húm. (g)	P. Seco (g)	Agua (g)	Agua (%)
	14	80	229.8	51.7	11.88	39.85	77.0
13	12	100	166.6	43.5	8.91	34.60	79.5
	9	110	189.6	46.5	10.00	36.50	78.5
	6	80	214.8	49.8	11.30	38.47	77.3
16	9	100	165.4	43.4	8.85	34.50	79.6
	7	110	259.8	55.6	13.33	42.29	76.0
	8	80	236.7	52.6	12.30	40.32	76.6
21	13	100	202.1	48.1	10.59	37.53	78.0
	11	110	280.0	58.3	14.29	43.96	75.5

N = número de almejas

Tabla 2 - Concentracion de células de Tetraselmis suecica disponible en cada condición experimental.

°C	% AM	células / ml	Retención (%)
13	80	48.000	41
	100	100.000	27
	110	90.000	33
16	80	110.000	40
	100	75.000	53
	110	127.000	38
21	80	115.000	34
	100	40.000	50
	110	135.000	62

Tabla 3 - Parámetros de las rectas de regresión ( $\beta_0$  y  $\beta_1$ ) entre la tasa de filtración (L/h) y el peso seco (g) de I. stultorum en diferentes combinaciones de salinidad (‰ AM) y temperatura (°C).

°C	‰ AM	$\log \beta_0$	$\beta_1$
	80	0.69	-0.24
13	100	-0.86	0.31
	110	-0.11	0.39
	80	-0.67	0.77
16	100	-0.14	0.36
	110	-25.26	22.25
	80	-1.73	1.62
21	100	0.93	-0.26
	110	-0.57	0.93

Tabla 4 - Eficiencia de extracción del oxígeno disponible en el medio (mg/L), de *I. stultorum* medida en diferentes combinaciones de salinidad (% AM) y de temperatura (°C).

°C	% AM	Concentración de oxígeno		% de extracción de oxígeno	
		M	Intervalo	X animal <sup>-1</sup>	X g PS <sup>-1</sup>
13	80	7.70	7.09-8.30	8.95	0.71
	100	7.41	7.20-7.62	9.70	1.08
	110	7.26	7.02-7.26	3.20	0.27
16	80	6.82	6.55-6.90	7.10	0.71
	100	6.79	6.71-6.90	5.20	0.59
	110	6.82	6.69-7.85	7.60	0.57
21	80	6.27	5.88-7.05	23.40	1.90
	100	6.44	5.47-6.98	15.90	1.25
	110	6.07	5.85-6.22	40.00	2.94

M = mediana

Tabla 5 - Parámetros de las rectas de regresión ( $\beta_0$  y  $\beta_1$ ) obtenidas entre las tasas fisiológicas (cal/día) y el peso seco (g) de *I. stultorum* medidas en diferentes combinaciones de salinidad (% AM) y temperatura (°C).

°C	% AM	Ingestión		Respiración		Heces		Excreción	
		$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_0$	$\beta_1$
13	80	159.96	0.89	34.99	0.25	170.37	0.31	5.12	0.87
	100	440.55	-0.24	23.17	0.39	228.03	0.18	3.21	-0.02
	110	257.04	-0.07	0.64	1.44	91.83	0.79	7.76	0.79
16	80	2089.30	-0.26	0.22	2.22	935.41	-0.32	584.79	-0.32
	100	5248.07	-0.77	2.19	1.96	282.97	-0.37	145.55	-0.37
	110	2512.00	22.60	0.00	4.61	3.27	27.50	2.09	27.54
21	80	12.30	1.81	1.11	1.45	5.82	1.22	1.25	1.22
	100	679.20	0.38	15.38	0.66	34.75	0.38	159.00	0.38
	110	38018.94	-1.02	14131.88	-0.68	1.45	1.37	537031.80	-3.14

Tabla 6 - Capacidad de filtración (L/h x ml<sup>-1</sup>O<sub>2</sub> x g<sup>-1</sup>) de *I. stultorum* en diferentes condiciones de salinidad (% AM) y de temperatura (°C). Valores medianos e intervalos de confianza (IC:95%).

°C	% AM	(L/h)/ml O <sub>2</sub>	(L/h)/ml O <sub>2</sub> x g <sup>-1</sup>	I.Confianza
13	80	4.66	0.39	0.29-0.49
	100	--	--	--
	110	13.47	1.35	0.95-1.75
16	80	4.00	0.35	0.28-0.42
	100	5.45	0.62	0.46-0.78
	110	1.30	0.10	0.05-0.15
21	80	1.09	0.10	0.08-0.10
	100	5.42	0.38	0.24-0.52
	110	2.24	0.16	0.15-0.17

Tabla 7 - Tasas de asimilación (cal/dfa x g<sup>-1</sup> PS) y eficiencia de asimilación (%) de I. stultorum medidas en diferentes combinaciones de salinidad (% AM) y de temperatura (°C).

°C	% AM	M	I.C.	Ef. A
	80	92.48	92.17-92.79	75.20
13	100	11.86	11.53-12.19	41.11
	110	102.26	98.63-105.89	64.52
	80	59.03	42.39-75.67	60.67
16	100	66.46	36.44-96.48	59.81
	110	52.58	27.88-77.28	62.33
	80	83.19	71.84-94.54	89.05
21	100	124.91	111.53-138.29	94.99
	110	165.25	140.59-189.91	91.87

M = Mediana ; I.C. = Intervalo de confianza.

Tabla 8 - Balance energético (cal/día  $\times$  g<sup>-1</sup> PS) de *I. stultorum* 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
	80	122.97	5.42 (4.41)	30.49 (24.79)	3.75 (3.05)	83.31 (67.75)
13	100	28.85	6.10 (21.14)	17.00 (58.93)	0.34 (1.18)	5.41 (18.75)
	110	158.49	1.74 (1.10)	56.23 (35.48)	4.79 (3.02)	95.73 (60.40)
	80	98.16	4.34 (4.42)	38.63 (39.35)	23.82 (24.27)	31.37 (31.96)
16	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)	60.80 (72.07)
	80	93.38	9.22 (9.87)	10.22 (10.94)	2.12 (2.27)	71.82 (76.91)
21	100	131.50	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 (1.70)	150.85 (83.86)

Tabla 9 - Eficiencias de crecimiento bruta ( $K_1$ ) y neta ( $K_2$ ) de T. stultorum medidas en diferentes combinaciones de salinidad (% AM) y de temperatura ( $^{\circ}$ C).

$^{\circ}$ C	% AM	$K_1$	$K_2$
13	80	67.75	90.08
	100	18.75	45.65
	110	60.40	93.61
16	80	31.96	52.70
	100	53.28	84.07
	110	72.07	92.78
21	80	76.91	86.36
	100	66.76	70.36
	110	83.86	91.29

Tabla 10 - Parámetros de las rectas de regresión al relacionar el campo de crecimiento (cal/día), las eficiencias de crecimiento (X) bruta ( $K_1$ ) y neta ( $K_2$ ) y el peso seco corporal de *I. stultorum* en diferentes combinaciones de salinidad (% AM) y temperatura (°C).

C	% AM	P		$K_1$		$K_2$	
		$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_0$	$\beta_1$
13	80	67.9	1.08	53.2	1.18	86.0	0.34
	100	860.0	-1.32	37.1	-2.08	74.6	-3.35
	110	161.0	0.78	60.9	-0.05	94.4	-0.08
16	80	1981.0	-0.72	40.4	-0.69	70.9	-1.68
	100	6613.0	-1.20	76.7	-2.90	103.6	-2.32
	110	2.5	25.10	--	--	--	--
21	80	7.2	1.91	64.7	0.98	78.8	0.60
	100	981.8	0.10	73.9	-0.40	78.3	-0.45
	110	63591.0	-1.28	104.2	-1.44	85.3	0.42

F I G U R A S

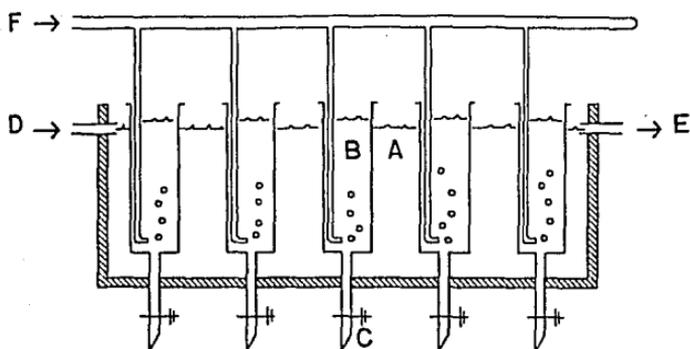


Fig. 1- DISPOSITIVO EXPERIMENTAL: A- ACUARIO CON 15 CAMARAS ; B- CAMARA DE 4 L; C- LLAVE PARA TOMAR MUESTRAS DE AGUA ; D- Y E- ENTRADA Y SALIDA DE AGUA DULCE, TUBERIA CONECTADA AL TERMORREGULADOR; F- TUBERIA DE AIRE.

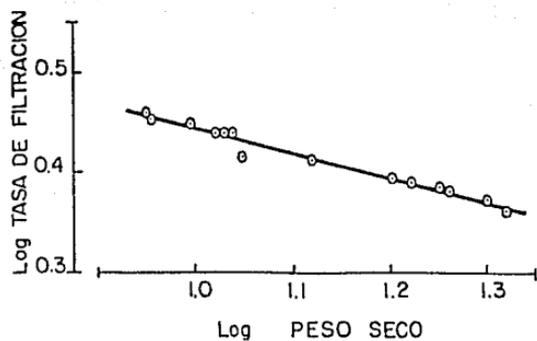


Fig.2-TASA DE FILTRACION EN RELACION AL PESO SECO CORPORAL. EXPERIMENTO REALIZADO A 16°C Y 80% A.M.

A- DIAGRAMA DE TALLO Y HOJA DE RESIDUOS

Unidad = 0.01

12 representa 0.12

1	-5	2						
1	-4							
1	-3							
1	-2							
2	-1	5						
7	-0	9	9	1	1	1	1	1
7	0	1	2	3	4			
3	1	2	4					
1	2							
1	3	4						

B.- DIAGRAMA DE TALLO Y HOJA DE RESIDUOS

Unidad = 0.01

12 representa 0.12

CF inferior = -52

2	.	5						
2	-1*							
4	.	9	6					
7	-0*	1	1	1				
7	+0*	1	2	3	4			
3	.							
3	1*	2	4					
	.							

CE superior = 34

Fig. 3.- REPRESENTACION DE LOS DIAGRAMAS DE TALLO Y HOJA DE LOS RESIDUOS: A- INCLUYENDO CASOS EXTREMOS (CE); B- SIN CONSIDERARLOS.

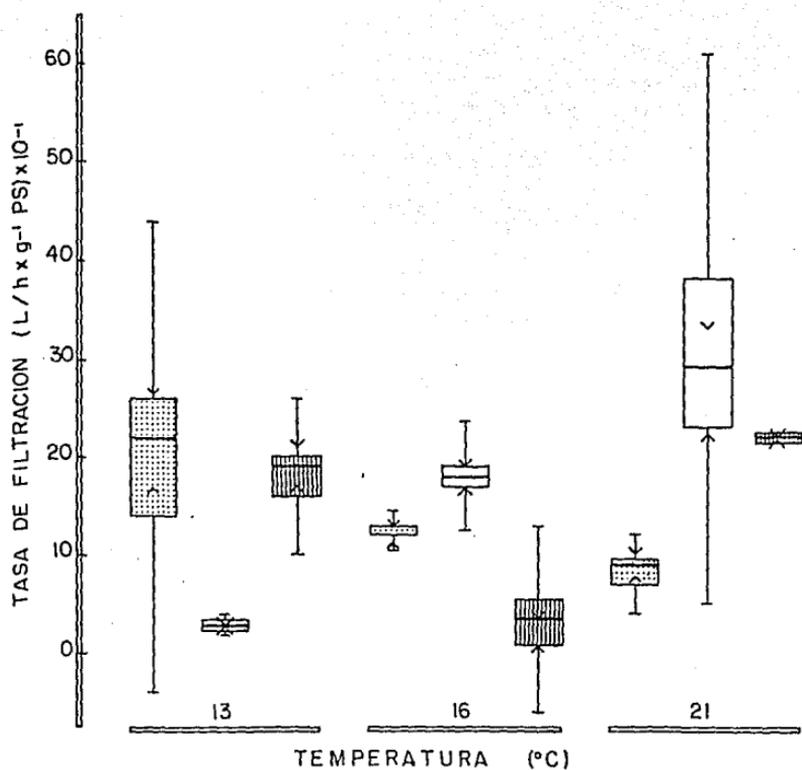


Fig.4- TASA DE FILTRACION DE *T. stultorum* EN DIFERENTES COMBINACIONES DE SALINIDAD (%A.M.) Y TEMPERATURA. . ▨ 80% , □ 100% Y ▩ 110% A.M.

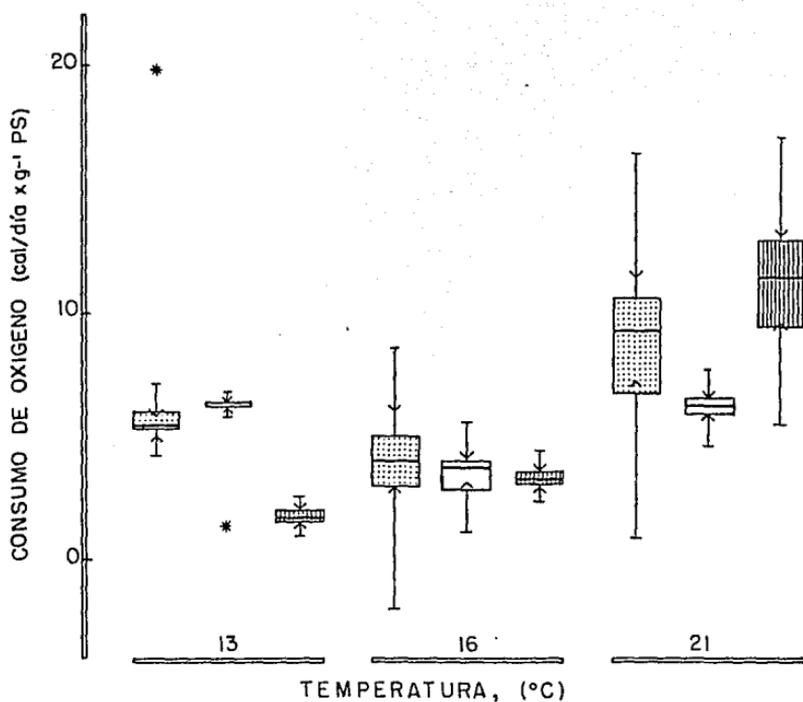


Fig. 5- RELACION ENTRE LA TASA RESPIRATORIA, LA SALINIDAD Y LA TEMPERATURA.  80%,  100% Y  110% A.M.

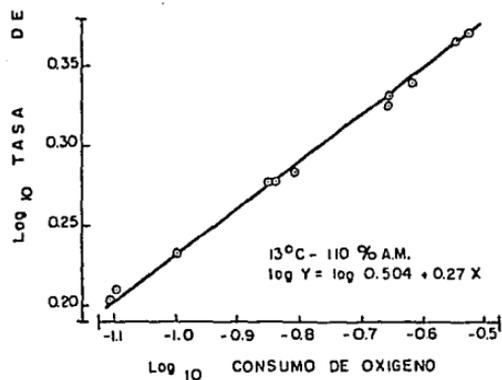
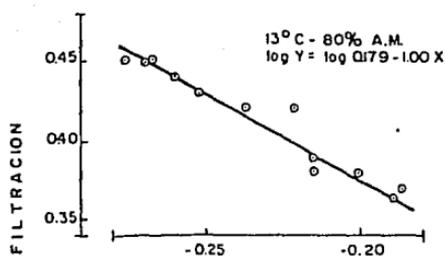


Fig. 6A—RELACION ENTRE LA TASA DE FILTRACION Y EL CONSUMO DE OXIGENO DE T. stultorum.

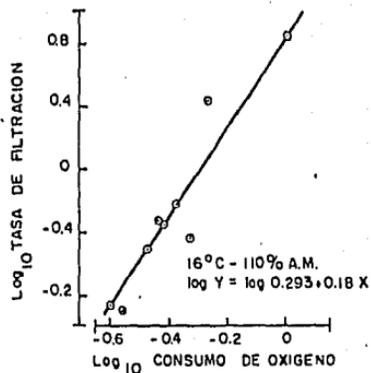
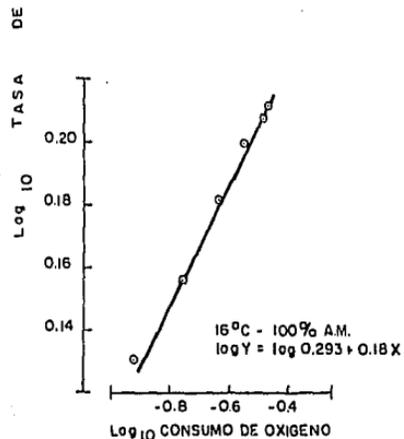
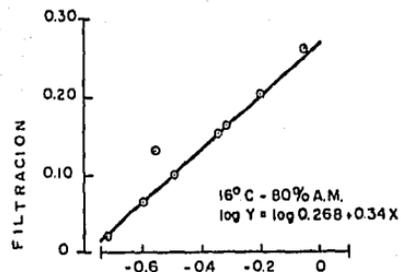


Fig. 6B-RELACION ENTRE LA TASA DE FILTRACION Y EL CONSUMO DE OXIGENO DE I. stultorum.

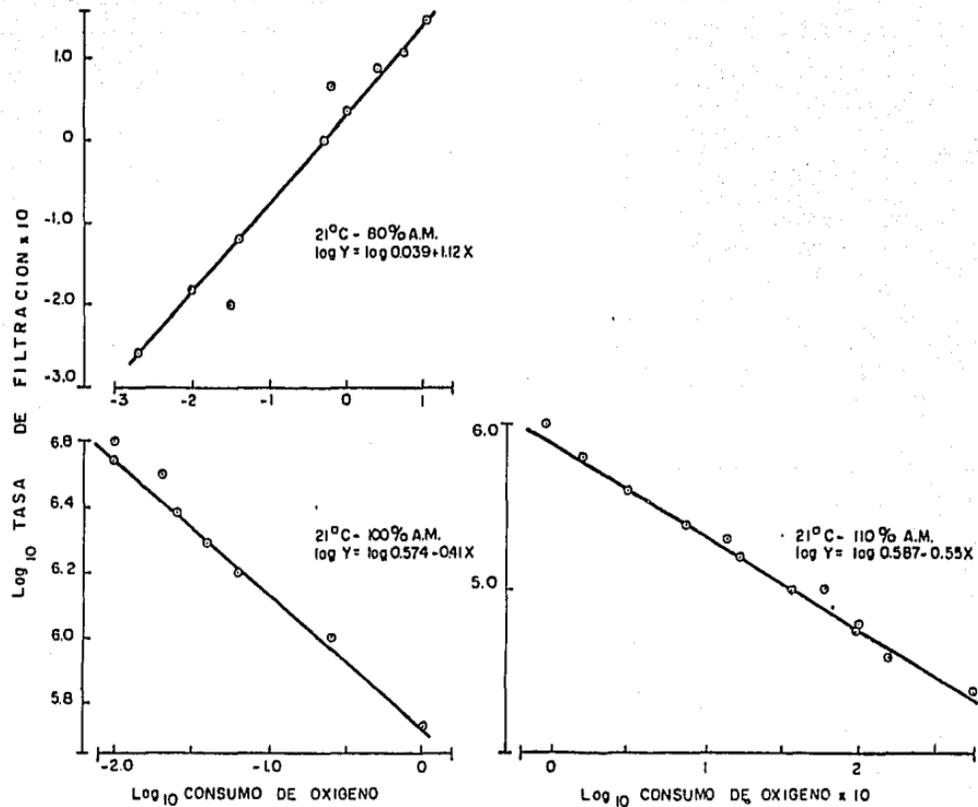


Fig. 6C-RELACION ENTRE LA TASA DE FILTRACION Y EL CONSUMO DE OXIGENO DE I. stultorum.

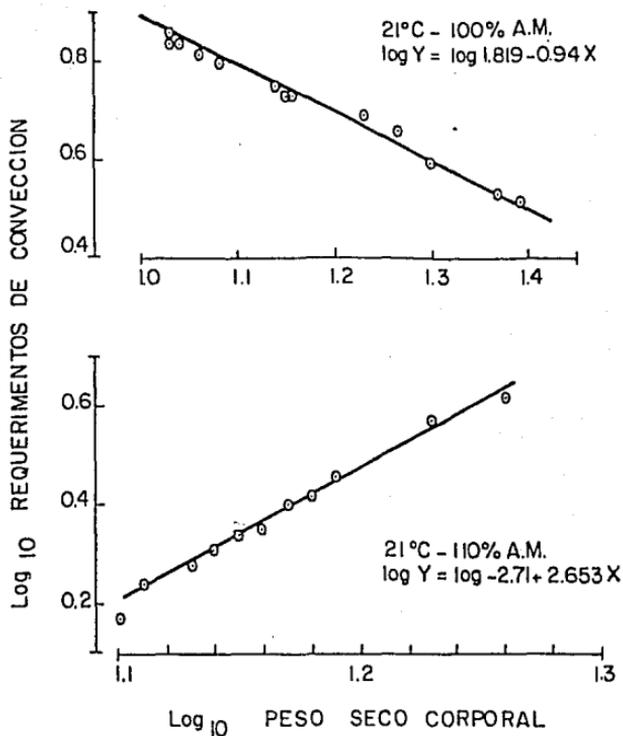


Fig.7A--RELACION ENTRE REQUERIMIENTOS DE CONVECCION Y EL PESO SECO CORPORAL DE I. siultorum.

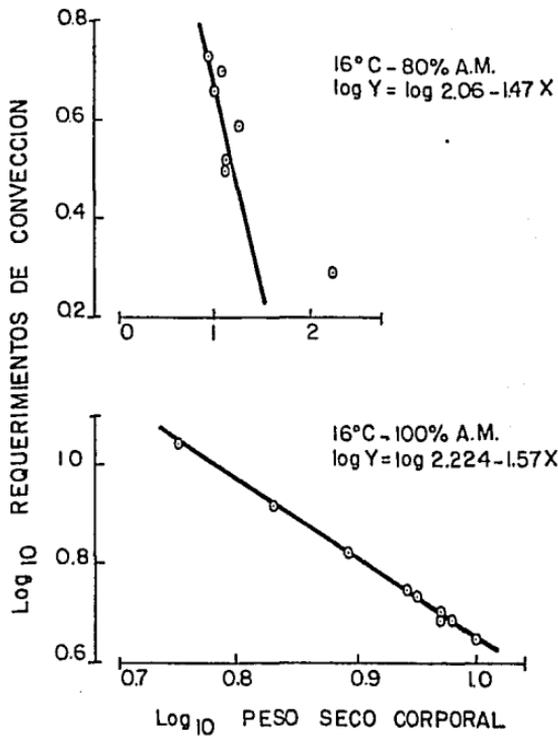


Fig.7B-RELACION ENTRE LOS REQUERIMIENTOS DE CONVECCION Y EL PESO SECO CORPORAL DE T. stultorum.

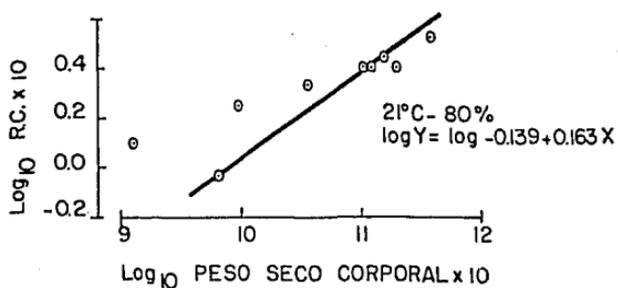
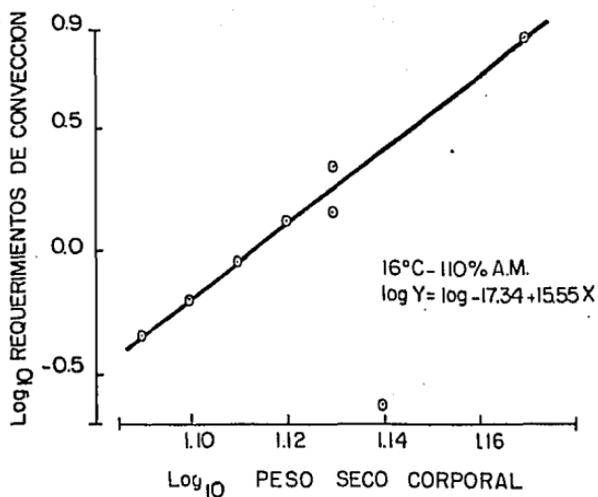


Fig. 7C-RELACION ENTRE LOS REQUERIMIENTOS DE CONVECCION Y EL PESO SECO CORPORAL DE *T. stultorum*.

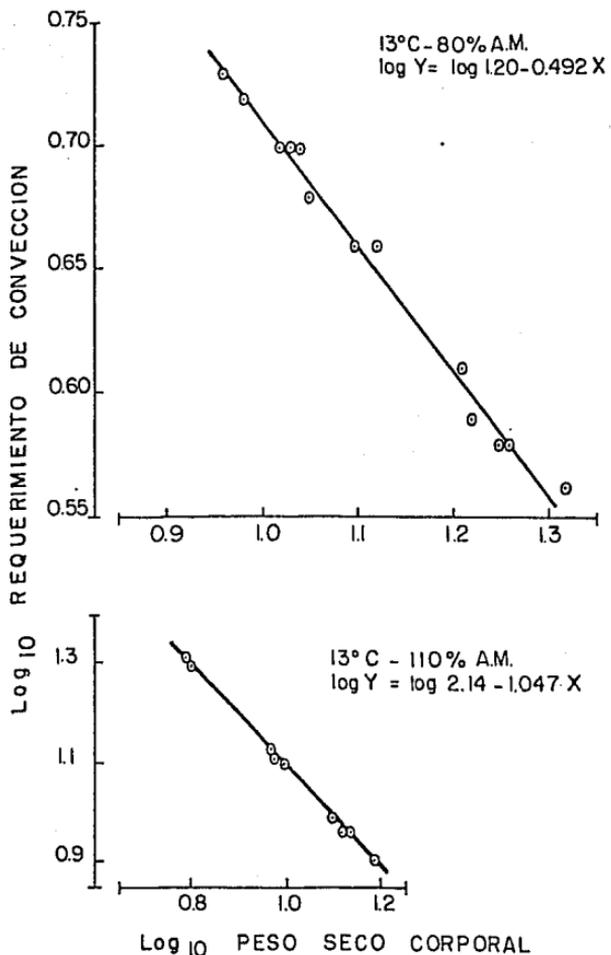


Fig. 7D -RELACION ENTRE LOS REQUERIMIENTOS DE CONVECCION Y EL PESO SECO CORPORAL DE *I stultorum*.

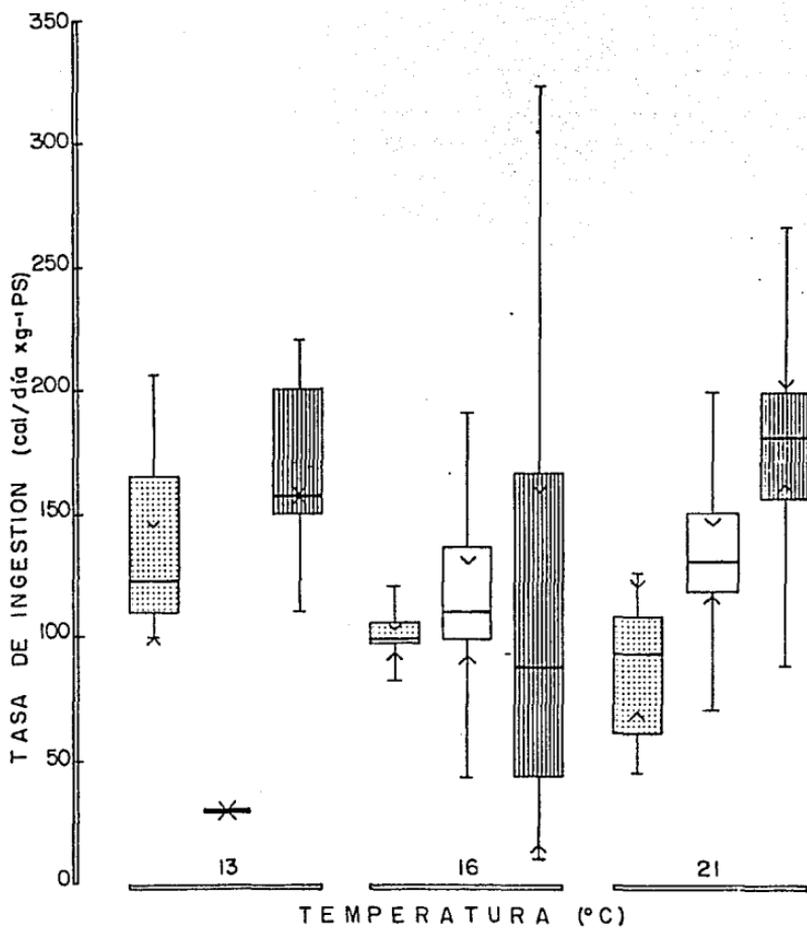


Fig. 8- TASA DE INGESTION EN RELACION A LA SALINIDAD Y A LA TEMPERATURA.  80%,  100% Y  110% A.M.

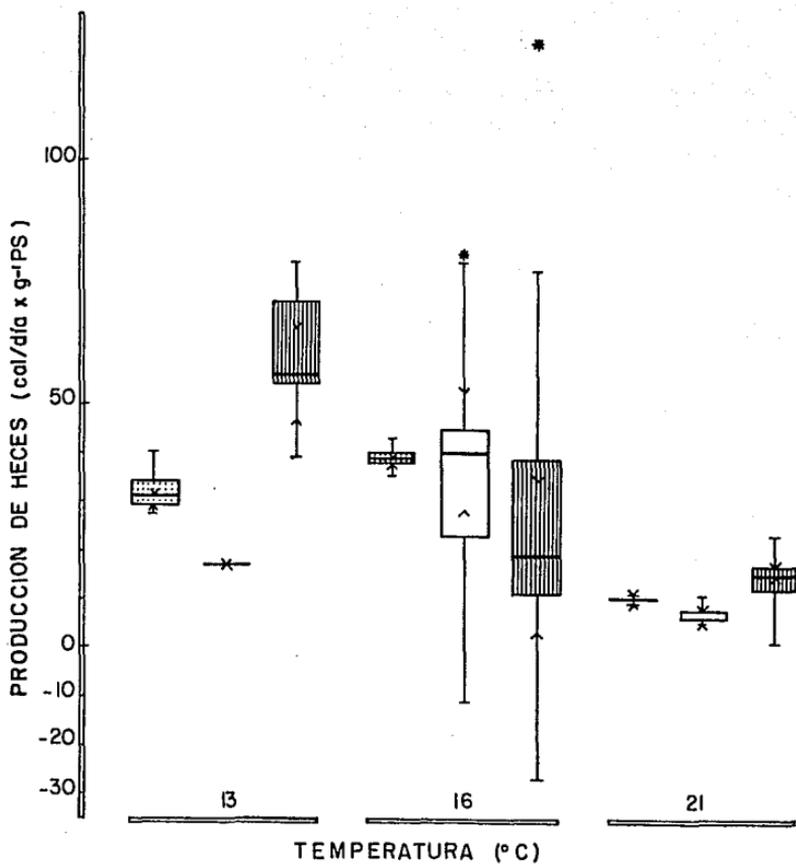


Fig.9- RELACION ENTRE LA PRODUCCION DE HECES, LA SALINIDAD Y LA TEMPERATURA.  80%,  100% Y  110% A.M.

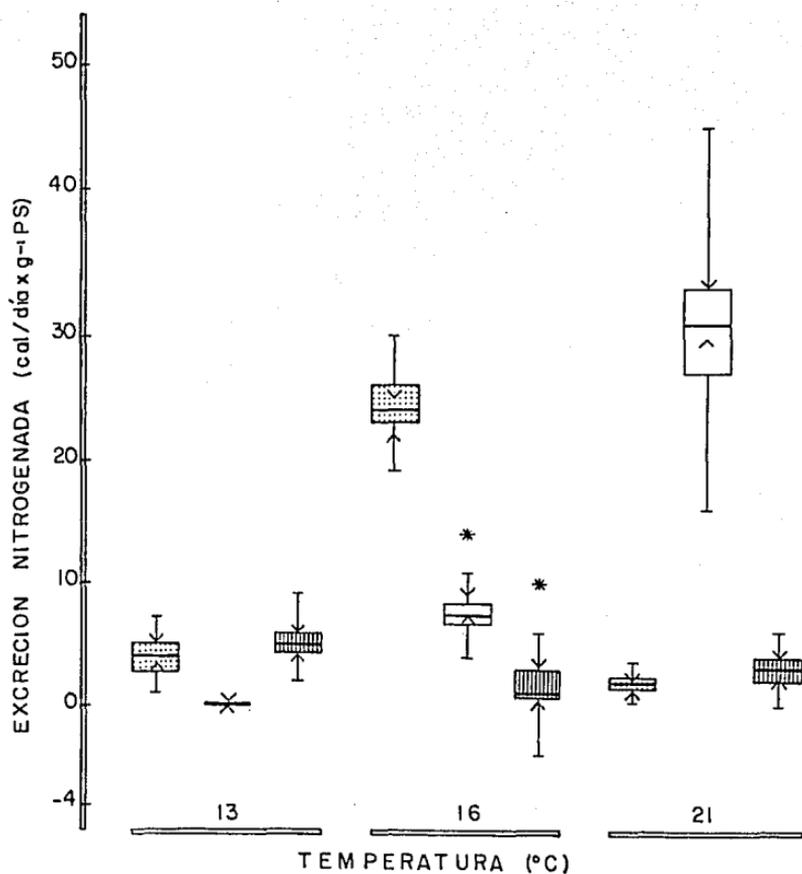


Fig. 10 - RELACION ENTRE LA EXCRECION DE NITROGENO AMONIA CAL, LA SALINIDAD Y LA TEMPERATURA. 80%, 100% Y 110% AM.

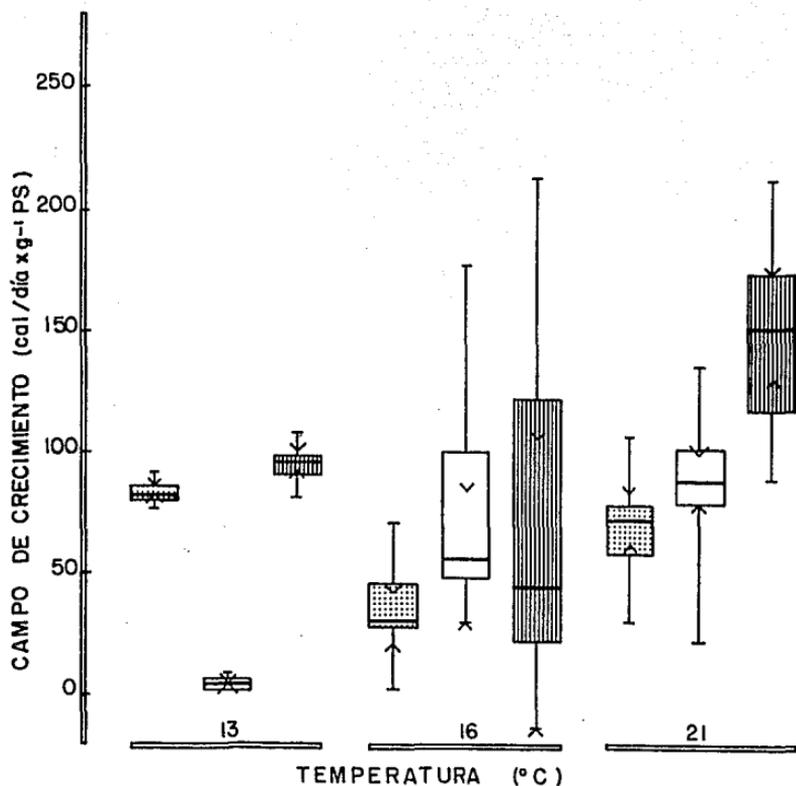


Fig.II- CAMPO DE CRECIMIENTO DE *I. stultorum* EN RELACION A LA SALINIDAD (% A.M.) Y A LA TEMPERATURA.  80 %,  100% Y  110 % A.M.