

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE
EDUCACION SUPERIOR DE ENSINADA

EFFECTO INTERACTIVO DE LA TEMPERATURA Y
DE LA CONCENTRACION DE MICROALGAS EN LA
FISIOLOGIA ALIMENTICIA Y LA ENERGIA POTEN-
CIAL PARA EL CRECIMIENTO DE MODIOLUS CAPAX

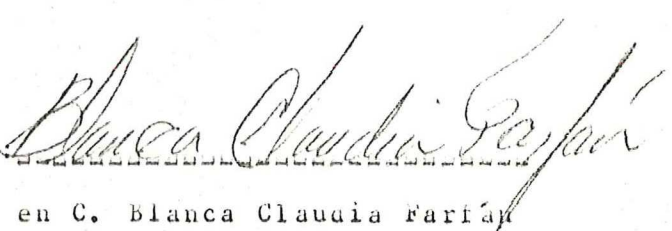
T E S I S
MAESTRIA EN CIENCIAS

Roxana Rico Mora

RESUMEN de la tesis de Roxana Rico Mora, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO en CIENCIAS en OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA MARINA, Ensenada, Baja California, México. Julio de 1987.

EFFECTO INTERACTIVO DE LA TEMPERATURA Y DE LA CONCENTRACION
DE MICROALGAS EN LA FISIOLOGIA ALIMENTICIA
Y LA ENERGIA POTENCIAL PARA EL CRECIMIENTO DE
Modiolus capax (Conrad) (Bivalvia : Mytilidae).

Resumen aprobado por


M. en C. Blanca Claudia Farfán

Director de Tesis

Se examina el efecto interactivo de la temperatura y de la concentración de las microalgas *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) y *Tetraselmis suecica* (Kyllin) en las respuestas de filtración, clarificación, eficiencia de asimilación, consumo de oxígeno y excreción amoniacal de *Modiolus capax* (Conrad) del Golfo de California, México y se estima la energía potencial para el crecimiento del mitílido en el espacio térmico y de concentración alimenticia de 15-30° C y 2.6-7.3 mg de peso

seco/1. La aproximación experimental fue de tipo factorial efectuándose las mediciones relativas a la alimentación del bivalvo en un sistema abierto.

El análisis de las superficies de respuesta generadas con la información resultante, indicó que la tasa de filtración del mitílido se reduce al aumentar la concentración alimenticia registrándose en general, tasas de filtración mayores al proveer *P. suecica*. Con el suministro de esta microalga, independientemente de la concentración experimental, se observa el típico incremento de esta tasa fisiológica y su posterior decaimiento con el aumento en la temperatura ambiente. Con *P. lutneri* dicha tendencia solo se manifiesta en las concentraciones más bajas. La tasa de consumo de oxígeno y la eficiencia de asimilación del alimento se observan prácticamente independientes de la concentración microalgal, pero se incrementan al aumentar la temperatura. Ambas respuestas fisiológicas registraron tasas más altas con el suministro de *P. lutneri*. Diversos elementos señalan que las tasas de ingestión y asimilación de raciones altas dependen más del alimento presente en el tracto digestivo del mitílido que de la concentración alimenticia en el medio. La energía potencial para el crecimiento indicó que en el marco experimental de temperaturas y concentraciones microalgales *P. capax* dispone de un excedente calórico para crecimiento. En general, el mitílido responde más favorablemente a *P. lutneri*,

cuyo suministro puede efectuarse en cualquiera de las concentraciones del rango experimental en raciones diarias de hasta el 9 % del peso seco del tejido blando del organismo. Para maximizar el uso de raciones diarias semejantes de *L. suecica* se propone suministrar éstas en 2 ó más porciones o administrarlas en concentraciones alimenticias menores a 2.0 mg de peso seco/l. El rango térmico más adecuado para el mantenimiento de *L. capax* es de 15 - 20° C.

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION SUPERIOR

DE ENSENADA, B. C.

DIVISION DE OCEANOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA MARINA

EFFECTO INTERACTIVO DE LA TEMPERATURA Y DE LA CONCENTRACION

DE MICROALGAS EN LA FISIOLOGIA ALIMENTICIA

Y LA ENERGIA POTENCIAL PARA EL CRECIMIENTO DE

Modiolus capax (Conrad) (Bivalvia : Mytilidae).

T E S I S

que como requisito parcial para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS presenta

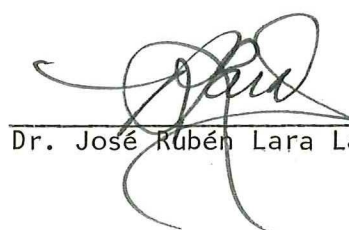
ROXANA RICO MORA

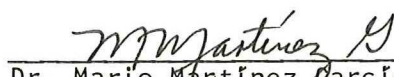
Ensenada, B. C., agosto, 1987.

TESIS APROBADA PARA SU DEFENSA POR:


M.C. Blanca Claudia Farfán, Director del Comité


Dr. Luis Fernando Bückle Ramírez, Miembro del Comité


Dr. José Rubén Lara Lara, Miembro del Comité


Dr. Mario Martínez García, Miembro del Comité


M.C. Gregory Hammann, Jefe del Departamento de Ecología Marina


Dr. José Rubén Lara Lara, Director Interino de la División de Oceanología


M.C. Cuauhtémoc Nava Button, Director Académico Interino

Tesis presentada en Agosto 10, 1987.

DEDICATORIA

El amor que nos ama
no aparta de nosotros
ni un instante
la mirada

Rosario Castellanos

A Julio Alberto

A mis padres

Tomás Rico Cano

Elisa Mora Olivares

A mis hermanos

Tomás Netzahualcóyotl

Crispín Gabriel

Roberto Hirepan

AGRADECIMIENTOS

A M.C. Blanca Claudia Farfán por su apoyo y tiempo dedicado a la realización y dirección de esta tesis.

A mis sinodales Dr. Fernando Buckle Ramírez, Dr. Rubén Lara Lara y Dr. Mario Martínez García por sus comentarios y correcciones para el mejoramiento de la misma.

Al Dr. Fernando Buckle R. y Sr. Antonio Amador por su ayuda en la construcción del sistema experimental.

A mis compañeros y amigos Erika del Castillo, Beatriz Cordero, Gabriela del Valle, Ma del Carmen Garza, Teresa Gutiérrez, Eduardo Aguirre, Carlos Aquino, Javier Orduña y Julio Alberto Villaescusa por brindarme su ayuda incondicional durante el desarrollo de este trabajo.

A los integrantes de la Sección de Acuicultura de esta Institución por su ayuda e interés, particularmente a los técnicos Salvador Sánchez, Norberto Flores y Francisco Valenzuela.

A mis compañeros de cubículo Bertha Lavaniegos, Guillermo Rodríguez y Roberto Terrazas por su apoyo continuo y su amistad.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de Maestría.

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCION	1
1.1. Objetivos	6
II. MATERIALES Y METODOS	7
II.1. Diseño experimental	7
II.2. Aclimatación de los organismos	8
II.3. Sistema experimental	11
II.4. Fase experimental	14
II.5. Tasas fisiológicas	15
II.5.1. Tasa de filtración	15
II.5.2. Tasa de clarificación	16
II.5.3. Eficiencia de asimilación	16
II.5.4. Consumo de oxígeno y excreción amoniaca	17
II.5.5. Energía potencial de crecimiento	20
II.6. Análisis de datos	20
III. RESULTADOS	22
III.1. Tasa de filtración	22
III.2. Tasa de clarificación	26
III.3. Eficiencia de asimilación	30
III.4. Consumo de oxígeno	32
III.5. Excreción de amoníaco	36
III.6. Energía potencial de crecimiento	38
IV. DISCUSION	43
V. CONCLUSIONES	69
VI. LITERATURA CITADA	73
VII. APENDICE	85

LISTA DE FIGURAS

FIGURA	PÁGINA
1.- Esquema del estanque de mantenimiento. (A) Fuente de alimento, (B) renovación agua de mar, (C) sistema de aireación, (D) estanque, (E) salida agua de mar del estanque, (F) regreso agua de mar al sistema, (G) mejillones, (H) rejilla de plástico. Las flechas indican la dirección del flujo.	10
2.- Esquema del sistema experimental. (A) Fuente de alimento, (B) bomba peristáltica, (C) entrada agua de mar, (D) cámara para mantener la presión del agua constante, (E) llave de paso, (F) dilución alimento, (G) aireación, (H) acuario, (I) cámaras, (J) llaves de paso para abrir sistema, (K) enfriador con recirculación de agua. Las flechas indican la dirección de los flujos.	12
3.- Superficie de respuesta de la tasa de filtración de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>P. lutheri</i> en el medio.	23
4.- Superficie de respuesta de la tasa de filtración de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>T. suecica</i> en el medio.	25
5.- Superficie de respuesta de la tasa de clarificación de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>P. lutheri</i> en el medio.	27
6.- Superficie de respuesta de la tasa de clarificación de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>T. suecica</i> en el medio.	29
7.- Superficie de respuesta de la eficiencia de asimilación porcentual de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>P. lutheri</i> en el medio.	31
8.- Superficie de respuesta de la eficiencia de asimilación porcentual de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>T. suecica</i> en el medio.	33

cont. LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
9.- Superficie de respuesta del consumo de oxígeno de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>P. lutheri</i> en el medio.	35
10.- Superficie de respuesta del consumo de oxígeno de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>T. suecica</i> en el medio.	37
11. Superficie de respuesta de la energía potencial para el crecimiento de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>P. lutheri</i> en el medio.	40
12.- Superficie de respuesta de la energía potencial para el crecimiento de <i>M. capax</i> en función de la temperatura y de la concentración de <i>T. suecica</i> en el medio.	42

LISTA DE TABLAS

Tabla

Página

- I.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de filtración de H_2 $capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de P_2 $lutheri$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

23
- II.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de filtración de H_2 $capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de T_2 $succisa$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

25
- III.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de clarificación de H_2 $capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de P_2 $lutheri$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

27
- IV.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de clarificación de H_2 $capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de T_2 $succisa$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

29
- V.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la eficiencia de asimilación porcentual de H_2 $capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de P_2 $lutheri$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

31
- VI.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la eficiencia de asimilación porcentual de H_2 $capax$ en función de las variables temperatura (T) y

cont. LISTA DE TABLAS

Tabla

Página

concentración de T_2 suecica (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

33

VII.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de consumo de oxígeno de $M. capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de $P. lutheri$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

35

VIII.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de consumo de oxígeno de $M. capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de T_2 suecica (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

37

IX.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la energía potencial para el crecimiento de $M. capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de $P. lutheri$ (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

40

X.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la energía potencial para el crecimiento de $M. capax$ en función de las variables temperatura (T) y concentración de T_2 suecica (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

42

Apéndice

a.- Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los valores observados en la tasa de filtración de $M. capax$ en respuesta a las diferentes condiciones experimentales de temperatura (T) y concentración alimenticia (A) utilizando las

Tabla

Página

- microalgas *P. lutheri* (a) o *T. suecica* (b).
Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones.
Valores en l/h/gr PS. 86
- b.- Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los
valores observados en la tasa de clarificación
de *H. capax* en respuesta a las diferentes
condiciones experimentales de temperatura (T)
y concentración alimenticia (A) utilizando las
microalgas *P. lutheri* (a) o *T. suecica* (b).
Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones.
Valores en mg PS/h/gr PS. 87
- c.- Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los
valores observados en la eficiencia de
asimilación porcentual de *H. capax* en
respuesta a las diferentes condiciones
experimentales de temperatura (T) y
concentración alimenticia (A) utilizando las
microalgas *P. lutheri* (a) o *T. suecica* (b).
Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones.
Valores en %. 88
- d.- Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los
valores observados en la tasa de consumo de
oxígeno de *H. capax* en respuesta a las
diferentes condiciones experimentales de
temperatura (T) y concentración alimenticia
(A) utilizando las microalgas *P. lutheri* (a) o
T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de
3 observaciones. Valores en ml O₂/h/gr PS. 89
- e.- Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los
valores observados en la tasa de excreción
amoniacal de *H. capax* en respuesta a las
diferentes condiciones experimentales de
temperatura (T) y concentración alimenticia
(A) utilizando las microalgas *P. lutheri* (a) o
T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de
3 observaciones. Valores en μ g NH₃-N/h/gr PS. 90
- f.- Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los
valores observados en la energía potencial
para el crecimiento de *H. capax* en respuesta a
las diferentes condiciones experimentales de
temperatura (T) y concentración alimenticia
(A) utilizando las microalgas *P. lutheri* (a) o
T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de
3 observaciones. Valores en cal/h/gr PS. 91

EFEECTO INTERACTIVO DE LA TEMPERATURA Y DE LA CONCENTRACION DE MICROALGAS EN LA FISIOLOGIA ALIMENTICIA Y LA ENERGIA POTENCIAL PARA EL CRECIMIENTO DE *Mytilus edulis* (Conrad) (Bivalvis : Mytilidae).

I. INTRODUCCION

El cultivo de mitílidos, forma eficiente y económica de convertir la productividad orgánica primaria del medio acuático en proteína de alta calidad para el consumo humano (Korringa, 1976; Acuña, 1978), se practica en Francia desde el siglo XII (Bardach et al., 1972). Sin embargo, es sólo durante las últimas tres décadas que la mitilicultura se ha intensificado y extendido constituyéndose en una empresa altamente rentable y en un factor importante en la economía de diversos países, entre otros, España, Francia, Italia, Holanda, Nueva Zelanda, Filipinas y Venezuela (Mason, 1972).

En las costas mexicanas del Pacífico y Golfo de California se reportan 29 especies de mitílidos (Keen, 1971), de los cuales únicamente *Mytilus edulis* y *Mytilus californianus* son actualmente objeto de cultivo. Considerando que estas especies están restringidas a la costa noroccidental de Baja California y que el género *Mytilus*, el más intensamente estudiado y explotado a nivel mundial, no ocurre en la región este del Pacífico tropical ni dentro del Golfo de California, en

términos geográficos, el desarrollo de la mitilicultura en México dependerá grandemente de la evaluación del potencial acuicultural de otras especies nativas.

Un mitílido nativo que se distingue por su amplio rango de distribución geográfica y que al igual que *Mytilus* spp forma densas agrupaciones es *Hodiolus capax* (Conrad). Su distribución comprende desde Santa Cruz, California E.U.A. hasta Paita, Perú incluyendo todo el Golfo de California, siendo especialmente abundante en Bahía Cholla y Bahía de los Angeles (Brusca, 1980). Habita la zona rocosa intermareal y sublitoral hasta los 46 m de profundidad y llega a medir hasta 95 mm de longitud anteroposterior.

En el Golfo de California la mayor parte de las poblaciones de este molusco se encuentran sin explotar. Sin embargo, considerando la creciente demanda de productos marinos de los asentamientos humanos aledaños y de la industria especializada, a corto plazo es factible que se inicie la extracción de las poblaciones naturales. Esta práctica podría resultar en una rápida sobreexplotación del recurso ya que en la mayoría de los mitílidos la recuperación de los bancos naturales es muy lenta, no obstante, en la actualidad no se tiene la información necesaria para poder plantear estrategias de explotación o biotecnias de cultivo para esta especie.

Aunque existen algunos estudios relativos al género *Modiolus* (Chanley, 1970; Morton, 1971; Seed y Brown, 1975; Stromgren, 1976; De Schweinitz y Lutz, 1976; Brown y Seed, 1977; Parulekar et al., 1978; Rodríguez y Day, 1978; Comeley, 1978, 1981), específicamente sobre *M. gapax* sólo se cuenta como antecedente un trabajo donde se describe su desarrollo embriológico y larval (Orduña-Rojas, 1986), desconociéndose otros aspectos generales de su biología y ecología básica.

En la búsqueda del entendimiento de la biología y ecología de cualquier especie, es de fundamental importancia el conocer su biología reproductiva así como los procesos fisiológicos y las variables ambientales que limitan la adaptabilidad de los individuos (Bayne, 1985).

Los moluscos bivalvos son alimentadores de partículas en suspensión y su adaptación está fuertemente asociada a las variables calidad y cantidad de alimento, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, intensidad lumínica y velocidad de la corriente entre otras (Bayne, op cit.). En general las tres primeras están consideradas como las variables de mayor importancia en la biología nutritiva (Schulte, 1975) y en la regulación de las tasas de crecimiento (Kiorboe et al. , 1981) y de los procesos gametogénicos del organismo (Cayré, 1978; Aguirre, 1979; Walne, 1979).

En la acuicultura, los estudios de laboratorio orientados a la selección de dietas y del espacio térmico que maximice el aprovechamiento de la energía disponible para el mantenimiento y la maduración sexual de reproductores son básicos. Sin embargo, debido a que las variables ambientales generalmente no actúan independientemente sobre las respuestas fisiológicas del organismo, para establecer los máximos y mínimos fisiológicos de interés, la experimentación factorial es la más indicada (Alderdice, 1972).

En los Bivalvos, la determinación de las tasas fisiológicas de filtración, clarificación e ingestión de las partículas en suspensión y la eficiencia de asimilación de éstas, permite establecer la cantidad de energía obtenida del alimento. Las tasas metabólicas de consumo de oxígeno y excreción amoniacal proveen una estimación de la cantidad de energía gastada en los procesos vitales (Tsikhon-Lukanina, 1983).

Para definir el presupuesto energético de la especie, los valores de estas tasas fisiológicas se sustituyen en la ecuación básica de energía de Winberg (1960), con la cual se pueden integrar los procesos fisiológicos básicos en un índice de la energía disponible para crecimiento y/o reproducción (Mann, 1979; Buxton et al. , 1981; Bayne, 1985).

El índice resultante se denomina energía potencial para el crecimiento y es objeto del presente estudio establecer el efecto interactivo de la temperatura y de la concentración alimenticia en el medio sobre este índice en adultos de *H. gahani* utilizando dos de las especies microalgales más utilizadas en acuicultura, *Kavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) y *Tetraselmis suecica* (Kyllin).

La información resultante, además de tener una clara aplicación al desarrollo de una biotecnia de cultivo para *H. gahani*, podrá servir de referencia al programa de vigilancia de la contaminación marina a través de la condición fisiológica de moluscos costeros en el Pacífico tropical y Golfo de California, regiones donde no ocurre el género *Pyellus* que tradicionalmente se utiliza en este tipo de estudios (Thompson y Bayne, 1974; Langton et al., 1977; Bayne y Widdows, 1978; Riisgard y Møhlenberg, 1979; Widdows et al., 1980-81; Martin e Ichnikawa, 1983; Bayne, 1985; Lucas y Beninger, 1985). Los bioensayos se realizarán en organismos provenientes de Bahía de los Angeles, B. C., localidad que actualmente está prácticamente libre de contaminación antropogénica (Villaescusa-Celaya, 1987; Olguín-Espinoza, 1987).

1.1. Objetivos específicos

1.) Determinar el efecto interactivo de las variables temperatura y concentración de microalgas, en el espacio experimental $15^{\circ} - 30^{\circ} \text{C}$ y 100 000 - 250 000 cel/ml de *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) y 12 000 - 30 000 cel/ml de *Tetraselmis suecica* (Kylin), sobre las tasas de filtración, clarificación, eficiencia de asimilación, consumo de oxígeno y excreción amoniacal del mitílido *Modiolus capax* (Conrad).

2.) En el espacio experimental antes definido, establecer el efecto de la especie microalgal utilizada como alimento sobre las respuestas fisiológicas anteriores suministrando los fitoplanctonizados *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) y *Tetraselmis suecica* (Kylin).

3.) Estimar el índice de la energía potencial para el crecimiento (EPC) de *M. capax* en función de la especie microalgal utilizada, del espacio térmico y de la concentración alimenticia preestablecida.

II. MATERIALES Y METODOS

II.1. Diseño experimental

Para evaluar el efecto interactivo de las variables ambientales temperatura, calidad y cantidad de alimento sobre las respuestas fisiológicas: tasa de filtración, tasa de clarificación, eficiencia de asimilación, consumo de oxígeno y excreción amoniacal del mejillón *Modiolus capax*, se utilizó un diseño experimental de tipo factorial consistente en cuatro niveles de temperatura y cuatro niveles de concentración alimenticia de dos especies de microalgas, *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) y *Tetraselmis suecica* (Kytlin), las cuales fueron ensayadas separadamente.

Las temperaturas experimentales seleccionadas (15° , 20° , 25° y 30° C) se fijaron de acuerdo al rango térmico que prevalece en Bahía de los Angeles, B.C., sitio de colecta de los organismos experimentales.

La elección de las concentraciones microalgales se basó en bioensayos preliminares los cuales indicaron que *M. capax* produce una cantidad considerable de pseudoneces al ser alimentado a concentraciones superiores a 250 000 cels/ml de *Pavlova lutheri*. Asimismo se determinó que con variaciones de 50 000 cels/ml es posible detectar fluctuaciones en la tasa de

filtración del mitílido.

Considerando lo anterior, las densidades experimentales de *P. lutneri* se fijaron en 100 000, 150 000, 200 000 y 250 000 cels/ml. Debido a las diferencias de tamaño celular entre *P. lutneri* ($6.7 \times 5.4 \mu\text{m}$) y *Tetraselmis suecica* ($16.2 \times 10.8 \mu\text{m}$), elemento regulador de gran importancia en la tasa de filtración, para establecer concentraciones de alimento equivalentes se utilizaron unidades de peso seco/ml.

En términos de peso seco, un millón de células de *P. lutneri* equivale a 0.029 mg, mientras que una cantidad celular igual de *T. suecica* tiene un peso de 0.230 mg. Con la relación proporcional aproximada de 8:1 las densidades celulares de *P. lutneri* antes citadas equivalen a 12 000, 18 000, 25 000 y 30 000 cels/ml de *T. suecica*, que expresadas en unidades de peso seco (PS) corresponden a 2.90, 4.35, 5.80 y 7.25 mg PS/l de *P. lutneri* y 2.76, 4.14, 5.75 y 6.90 mg PS/l de *T. suecica*.

11.2. Aclimatación de los organismos

Los organismos utilizados en este trabajo fueron colectados en el Campo Tortugas de Bahía de los Angeles, Baja California, en agosto de 1985. Se seleccionaron ejemplares de 70 a 90 mm de longitud anteroposterior los cuales fueron transportados al laboratorio en nieieras de plástico cubiertos

por macroalgas y bolsas de hielo con el fin de que el estrés mecánico y/o térmico fuese mínimo.

En el laboratorio los organismos se limpiaron de epibiontes, se midieron y marcaron y fueron colocados en un estanque de mantenimiento (Fig.1) con un volumen funcional de 400 l de agua y aireación continua. Para evitar la acumulación de metabolitos en el medio, el volumen del estanque era renovado diariamente mediante el flujo continuo de 277 ml de agua/min.

El suministro de la ración alimenticia de mantenimiento (2.89 mg/org/día) se hizo en la modalidad de flujo continuo, regulado para tener concentraciones no mayores de 2.90 mg/l de *P. lutneri* ó 2.30 mg/l de *T. suecica* las cuales fueron alternadas cada quince días.

Debido a que la condición reproductiva en los bivalvos constituye una importante fuente de variación endógena en las respuestas fisiológicas a medir (Bayne, 1975), antes de iniciar la fase experimental todo el lote de organismos se indujo al desove. El procedimiento se llevó a cabo siguiendo la metodología descrita por Orduña-Rojas (1986) para ejemplares de la misma especie, resultando una eficiencia de desove del 40 %.

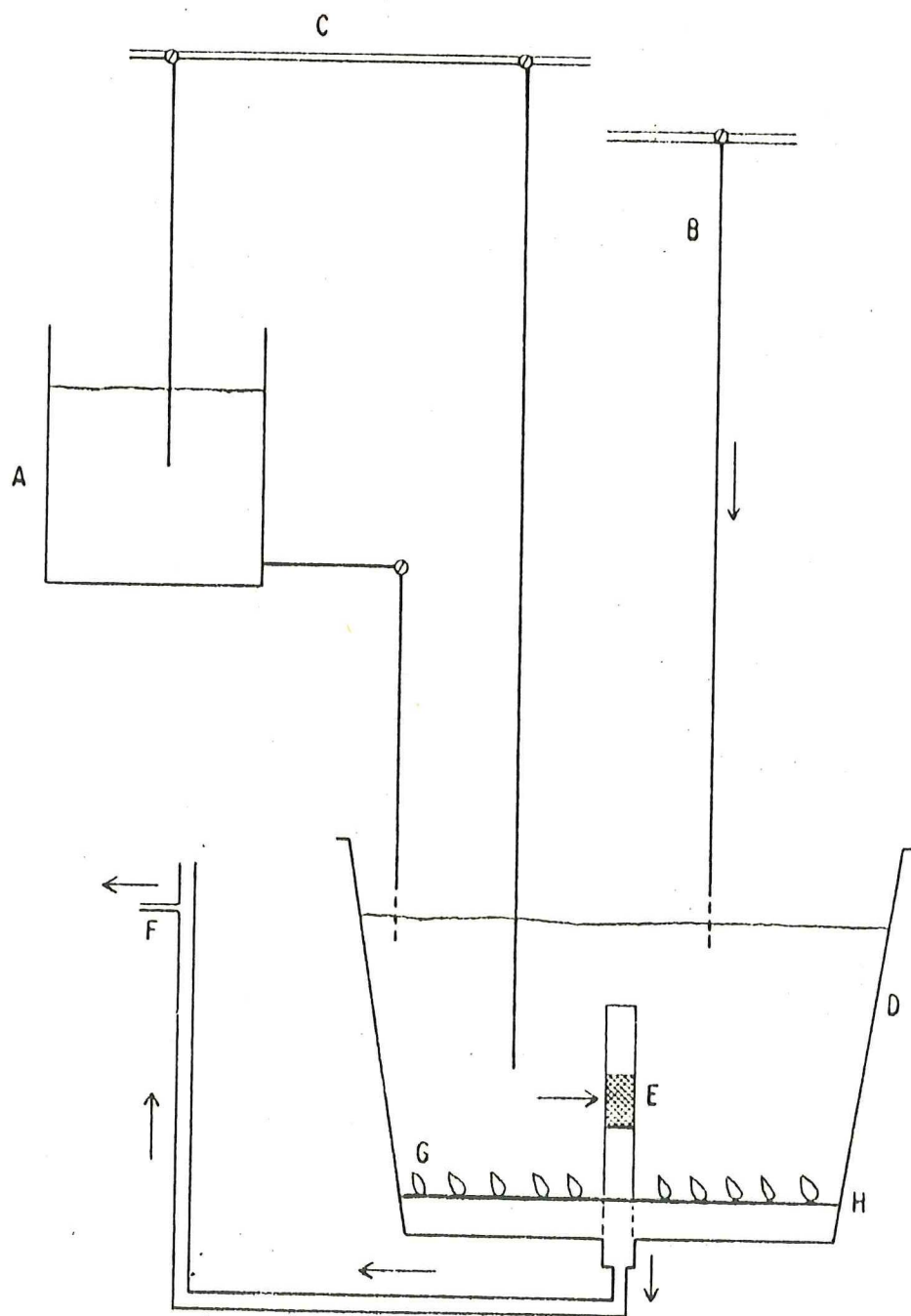


Figura 1. Esquema del estanque de mantenimiento. (A) Fuente de alimento, (B) renovación agua de mar, (C) sistema de aireación, (D) estanque, (E) salida agua de mar del estanque, (F) regreso agua de mar al sistema, (G) mejillones, (H) rejilla de plástico. Las flechas indican la dirección del flujo.

Después de un período de quince días de recuperación y aclimatación a 18°C se inició el acondicionamiento de los organismos a las diferentes temperaturas experimentales. Un grupo de 20 especímenes fue trasladado a un acuario de 45 l de capacidad, provisto con aireación y flujo continuo de agua a 16 ml/min, tasa de renovación suficiente para mantener la temperatura del agua a 15°C . Los organismos restantes permanecieron en el estanque de mantenimiento donde se procedió a incrementar la temperatura del agua 1°C por semana por medio de calentadores de inmersión Ebo-Jäger de 100 watts. Una vez alcanzadas las temperaturas experimentales de 20° , 25° y 30°C un grupo de 20 organismos era trasladado a un acuario de características similares al descrito anteriormente manteniendo la temperatura de acondicionamiento mediante calentadores de inmersión.

El suministro de alimento en los acuarios también se proporcionó en flujo continuo conforme a lo descrito anteriormente, pero antes de hacer los bioensayos, la especie de microalga a utilizar se proporcionaba por un período mínimo de cinco días.

11.3. Sistema experimental

Para realizar la medición de las tasas fisiológicas se diseñó un sistema especial (figura 2) constituido por un

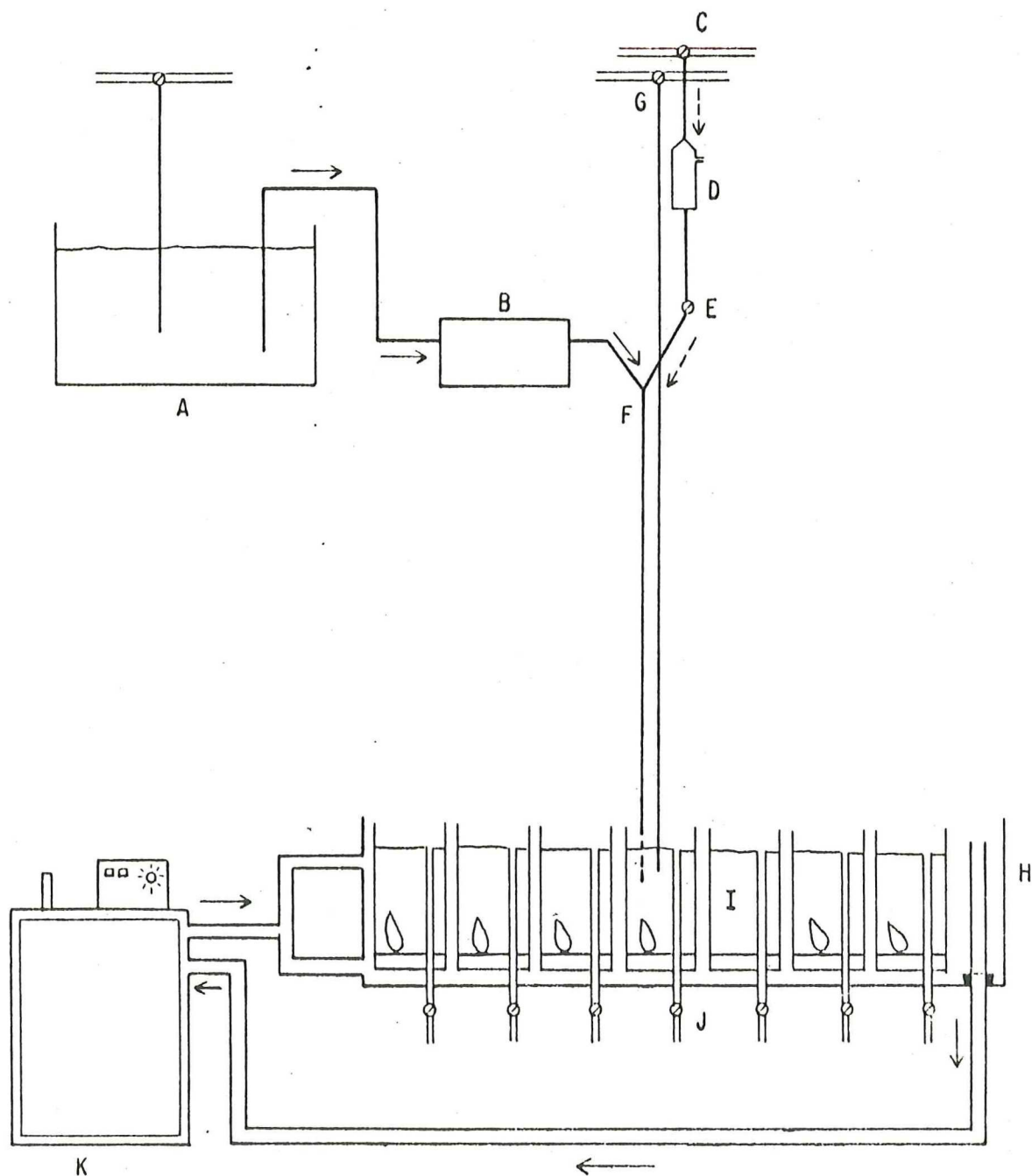


Figura 2. Esquema del sistema experimental. (A) Fuente de alimento, (B) bomba peristáltica, (C) entrada agua de mar, (D) cámara para mantener la presión del agua constante, (E) llave de paso, (F) dilución alimento, (G) aireación, (H) acuario, (I) cámaras, (J) llaves de paso para abrir sistema, (K) enfriador con recirculación de agua. Las flechas indican la dirección de los flujos.

acuuario de acrílico en cuyo interior se colocaron, distribuidas de manera uniforme, 21 cámaras también de acrílico de 12.5 x 12.5 x 20.0 cm y 3.5 l de capacidad cada una.

El acuuario externo estaba conectado en circuito cerrado a un enfriador recirculador de agua HGW Lauda, modelo K4K Electronic, que mantenía la temperatura experimental dentro de las cámaras en un rango de variación de 1° C.

La medición de las tasas de filtración y clarificación se hizo en flujo abierto siguiendo la metodología descrita por Thompson y Bayne (1972). Para tal propósito, las cámaras estaban provistas de un sistema de renovación de agua que tenía dos entradas, una correspondía a la del alimento regulado por medio de una bomba peristáltica Manostat, y la otra a la del agua de mar cuyo flujo era regulado por medio de una llave de paso. Al unirse ambas entradas, el sistema funcionaba como una celda de dilución fijándose así las concentraciones de entrada de alimento. El volumen del agua en las cámaras se mantenía constante mediante un tubo de nivel.

Cada una de las cámaras tenía un sistema de aireación a fin de circular el agua y mantener la distribución de alimento homogénea. Dado que *B. capax* forma un bisco abundante, se colocó en la base de las cámaras un piso de rejilla de plástico donde se adhirieron de modo que la manipulación de los

organismos y la colecta de heces se facilitarán.

II.4.Fase experimental

Se llevaron a cabo ocho experimentos en cada uno de los cuales un grupo de 16 mejillones, previamente aclimatado, era sometido a la temperatura experimental respectiva (15° , 20° , 25° ó 30° C) utilizando 4 ejemplares por cada una de las 4 concentraciones de alimento prefijadas de acuerdo a la especie de microalga experimental.

Antes de trasladar los organismos a las cámaras experimentales, el agua del acuario de acondicionamiento se cambiaba por agua de mar filtrada ($1.2 \mu m$), se cerraba el flujo de renovación y se suspendía la alimentación por 48 horas para permitir que se eliminaran las heces de alimentaciones anteriores.

En el sistema experimental los mejillones se distribuían al azar en las cámaras provistas con un volumen de 2 l, aireación y un flujo de agua regulado en función de las concentraciones de alimento. Se usaron cuatro cámaras sin organismo como testigo y una quinta para revisar la temperatura.

Los organismos permanecían durante dos horas únicamente

con el flujo de agua de mar para que se acondicionaran a las cámaras y a las tasas renovación de agua. Posteriormente se abrió la entrada de alimento a las cámaras, se esperaba una hora y se procedía a revisar los flujos y concentraciones alimenticias de entrada. Una vez estabilizados ambos valores se iniciaba la medición de las tasas fisiológicas.

11.5. Tasas fisiológicas

11.5.1. Tasa de filtración

La tasa de filtración se estimó en la modalidad de flujo abierto (Thompson y Bayne, 1972).

A intervalos de 30 minutos se colectaron tres series de muestras de agua de la entrada y de la salida de cada cámara, registrándose en cada caso el valor de los flujos. Las muestras se fijaron con una solución Utermöhl (Guillera, 1973) y la concentración de microalgas se determinó por medio de un nematocitómetro Fuchs-Rosenthal de 0.2 mm de profundidad en un microscopio Olympus modelo BH-2.

Los valores obtenidos se sustituyeron en la fórmula (Thompson y Bayne, op cit.) :

$$T.F. = [(C1-C2)/C1] \times F$$

donde:

T.F. = Tasa de filtración (l/h)

C1 = concentración de entrada del alimento (cels/l)

C2 = concentración de salida del alimento

r = flujo de entrada del alimento (l/h)

Los valores se estandarizaron con respecto al peso seco (P.S.) de los organismos (unidades en gr), expresándose la tasa de filtración en l/h/gr P.S.

11.5.2. Tasa de clarificación

La tasa de clarificación, se determinó multiplicando la tasa de filtración (l/h) por la concentración de entrada (C1) correspondiente (Winter, 1978; Sprung, 1984). La tasa de clarificación se expresa en mg PS del alimento retenido/h/gr PS del organismo.

11.5.3. Eficiencia de asimilación

Una vez terminado el experimento de filtración, los organismos continuaron alimentándose en el sistema experimental de 8 a 12 horas adicionales.

Las heces acumuladas durante ese período fueron colectadas por medio de un sifón a un matraz Erlenmeyer y traspasados con

una pipeta Pasteur a un filtro de microfibras de vidrio (Whatman GF/C, retención de 1.2 μ m) previamente incinerado por 8 hrs a 490° C y pesado en una balanza Mettler HL52 0.01 mg. Las sales adventicias fueron eliminadas con un enjuague de ácido fórmico al 1% (Conover, 1966 a).

Las muestras de heces se secaron a 60° C en una estufa de convección mecánica Blue M hasta obtener peso constante (24 horas). Seguidamente éstas eran calcinadas a 490° C en una mufla Lindberg Moldetherm (8 horas) obteniéndose el peso orgánico seco por diferencias gravimétricas. De igual manera se procedió con las muestras de microalgas correspondientes al alimento proporcionado.

La eficiencia de asimilación porcentual (E.A.) fue evaluada con la fórmula de Conover (op cit.)

$$\% \text{ E.A.} = [(F-E) / ((1-E) \times F)] \times 100$$

donde:

F = Razón de peso orgánico seco a peso seco en el alimento

E = Razón de peso orgánico seco a peso seco en las heces

11.5.4. Consumo de oxígeno y excreción amoniacal

La determinación del consumo de oxígeno y de la excreción

amoniacal se realizó en la modalidad de sistema cerrado.

El agua de las cámaras se cambió por agua de mar filtrada a 1 μ m, preacondicionada a la temperatura experimental, evitándose así interferencias en las mediciones debido a material particulado. El volumen en las cámaras se fijó en 3 l.

El agua permaneció con aireación para lograr la saturación de oxígeno y poder coleccionar las muestras iniciales. Inmediatamente se procedió a sellar las cámaras con una capa de aceite vegetal para evitar el intercambio gaseoso con el aire atmosférico.

Las cámaras permanecieron en incubación por un período de tiempo que varió, de acuerdo a la temperatura experimental, de la siguiente manera: 6 hrs a 15°, 5 hrs a 20° y 25° C y 4 hrs a 30° C, para detectar el cambio en la concentración de oxígeno sin llegar a niveles de resistencia del organismo.

La concentración de oxígeno disuelto se determinó por titulación de acuerdo al método Macro-Winkler (Strickland y Parsons, 1972). El consumo de oxígeno estimado corresponde a la diferencia entre la concentración final de las cámaras testigo (valor promedio) y la concentración de las experimentales. Los resultados se expresan en ml O_2 / h / gr P.S.

El coeficiente respiratorio Q_{10} se calculó con el consumo de oxígeno promedio estimado en cada una de las temperaturas experimentales de acuerdo a la fórmula (Bayne et al., 1976):

$$(10 / t_1 - t_2)$$

$$Q_{10} = (V_1 / V_2)$$

donde:

V_1 y V_2 = tasas de consumo de oxígeno
a las temperaturas t_1 y t_2 ,
respectivamente

La concentración de amoníaco se determinó por medio de un analizador de iones Orion modelo 901. La excreción amoniaca estimada corresponde a la diferencia entre el valor final promedio de las cámaras testigo y el valor de las experimentales. Los resultados se expresan como $\mu\text{g NH}_3 - \text{N} / \text{h} / \text{gr PS}$.

Finalizado el bioensayo, la capa de aceite era extraída y los organismos trasladados al acuario de aclimatación correspondiente donde se alimentaban con la siguiente especie de microalga experimental durante cinco días.

Una vez realizados los experimentos con las dos especies

de microalga los organismos eran sacrificados para obtener el peso seco del tejido blando, (60° C durante 72 hrs).

11.5.5. Energía potencial para el crecimiento

Con los resultados de las tasas fisiológicas medidas en el espacio experimental térmico y de las diferentes densidades de microalgas de *P. lutheri* y *T. succisa*, se estimó la energía potencial para el crecimiento (EPC) de *B. capax*. Se utilizó la ecuación y los equivalentes calóricos de Bayne y Widdows, 1976 :

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

donde:

EPC = energía potencial de crecimiento (cal/n)

A = energía absorbida; producto de la energía ingerida por la eficiencia de asimilación (2.43 cal por mg de alimento absorbido)

R = energía perdida por respiración (4.75 cal por ml de oxígeno consumido)

U = energía perdida por excreción (5.94 cal por mg de amoníaco excretado)

11.6. Análisis de datos

La relación funcional entre cada una de las respuestas

fisiológicas medidas y las variables temperatura y concentración microalgal de cada especie se estableció ajustando los resultados a un polinomio de segundo grado por el método de mínimos cuadrados (Snedecor y Cochran, 1971).

A partir de las ecuaciones resultantes se generaron diagramas de contorno para representar de manera gráfica el efecto interactivo de las dos variables ambientales sobre la fisiología de la especie.

El procesamiento de datos se hizo por medio de los paquetes estadísticos ESIMSL, MINITAB y PECS del Centro de Cálculo Electrónico del CICESE.

III. RESULTADOS

III.1. Tasa de Filtración

El efecto interactivo de la temperatura (T) y de la concentración de la microalga *Pavlova lutheri* (A) sobre la tasa de filtración (TF) de *Modiolus capax*, se describió mediante el polinomio de segundo orden:

$$TF = 2.397 - 0.081(T) - 0.352(A) + 0.003(T^2) + 0.045(A^2) - 0.010(T \times A)$$

La ecuación explica el 60 % de la varianza total de los datos experimentales (Tabla 1). Los términos lineal y cuadrático de la concentración de alimento (A, A²), el efecto cuadrático de la temperatura (T²) y la interacción de estas variables ambientales (TxA) fueron significativos a un nivel de $\alpha < 0.07$.

El diagrama de contorno resultante (Fig.3) indica que los términos no lineales del polinomio modifican significativamente la tasa de filtración. Las isopletas forman un sistema de cordillera descendente de configuración elipsoide orientada en relación al eje de la concentración alimenticia. En general, al incrementarse la concentración de alimento en el medio la tasa de filtración de *M. capax* disminuye, el cambio es más evidente entre los 25° y 30° C. El área de mínima respuesta, 0.40 l/h/gr de PS (Peso Seco), está ubicada en la zona de concentraciones alimenticias iguales o mayores de 5.00 mg PS/l y cubre todo el rango de temperaturas experimentales.

Tabla I. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de filtración de *M. capax* en función de las variables temperatura (T) y concentración de *P. lutheri* (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión						
$Y=2.3936-0.0814(T)-0.3517(A)+0.0032(T^2)+0.0446(A^2)-0.0102(T*A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	A	38.05	0.279	28.248	1,46	0.000
2	A ²	45.19	0.266	5.869	1,45	0.019
3	T ²	49.19	0.259	3.458	1,44	0.069
4	T*A	58.54	0.237	9.696	1,43	0.003
5	T	60.05	0.235	1.587	1,42	0.215

TASA DE FILTRACION (ml/h/gr PS)

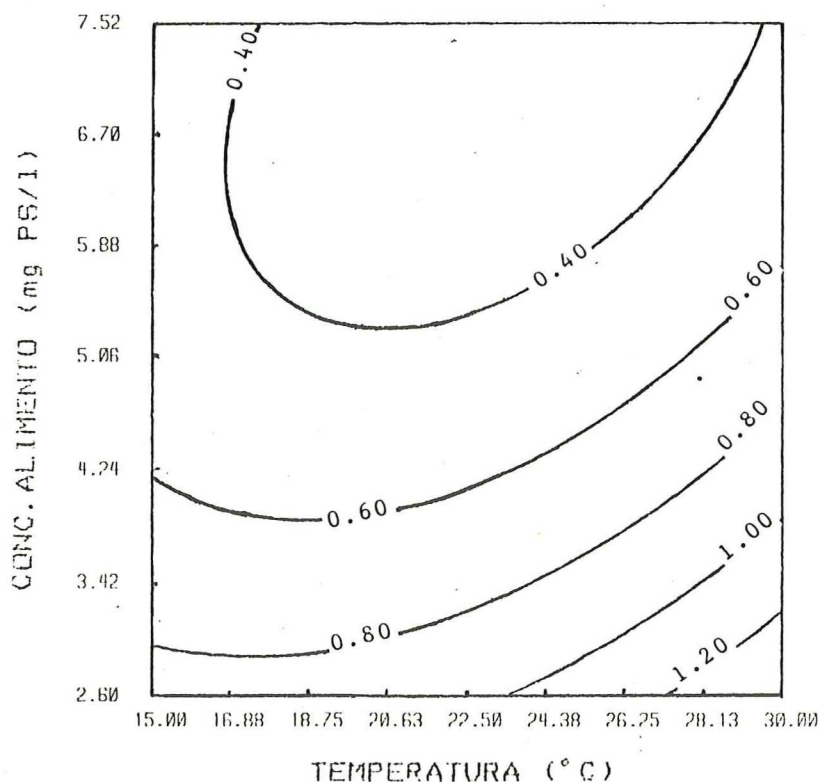


Figura 3. Superficie de respuesta de la tasa de filtración de *M. capax* en función de la temperatura y de la concentración de *P. lutheri* en el medio.

Con el cambio cualitativo de las partículas alimenticias en el medio (*Tetraselmis suecica*), el polinomio de segundo orden que describe la relación funcional entre la tasa de filtración (TF) de *M. capax* y las variables temperatura (T) y la concentración de alimento (A) es:

$$TF = -2.526 + 0.361(T) + 0.093(A) - 0.008(T^2) - 0.014(A^2) - 0.004(T \times A)$$

El polinomio explica el 60 % de la variabilidad observada en la respuesta fisiológica (Tabla II). Los términos con significancia estadística de $\alpha < 0.001$ fueron el efecto cuadrático de la temperatura (T^2) y el término de interacción entre ésta y la concentración de alimento ($T \times A$). La contribución de los términos remanentes fue baja ($\alpha > 0.20$).

En la superficie de respuesta correspondiente (Fig. 4) se observa, al igual que en el diagrama anterior, que incrementos en la concentración de alimento reducen la tasa de filtración del mitílido. Las isopletas generadas representan una cordillera ascendente de configuración parabólica orientada con el eje de la temperatura. Al igual que en *P. lutheri* la isolínea de mínima respuesta fue de 0.40 l/h/gr PS, pero ubicada en el límite superior experimental de temperatura y concentración de alimento.

En cuanto al máximo de filtración, 1.40 l/h/gr PS, éste se localiza en la región térmica de 19-25°C, mientras que en *P.*

Tabla II. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de filtración de M. capax en función de las variables temperatura (T) y concentración de J. suecica (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión

$$Y = -2.525 + 0.3607(T) + 0.0927(A) - 0.0020(T^2) - 0.0142(A^2) - 0.0040(T \cdot A)$$

#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T*A	34.46	0.334	16.826	1,32	0.000
2	T	37.73	0.331	1.626	1,31	0.212
3	T ²	59.37	0.272	15.978	1,30	0.000
4	A ²	59.65	0.275	0.203	1,29	0.656
5	A	59.91	0.279	0.180	1,28	0.675

TASA DE FILTRACION (ml/h/gr PS)

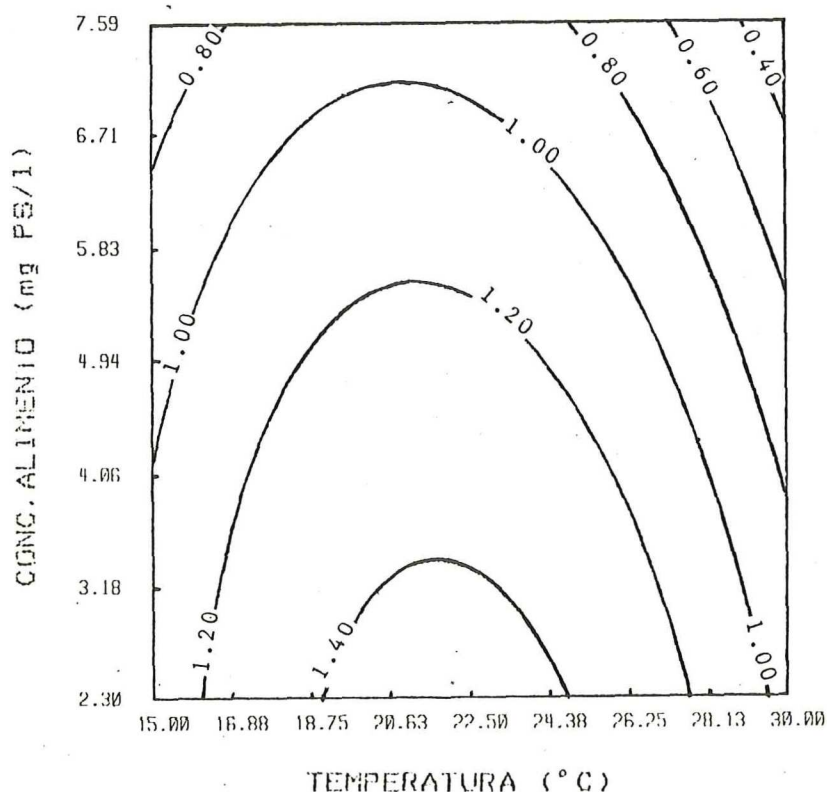


Figura 4. Superficie de respuesta de la tasa de filtración de M. capax en función de la temperatura y de la concentración de J. suecica en el medio.

lutheri, 1.20 l/h/gr PS, en temperaturas mayores de 27° C. En ambos casos la respuesta está restringida a concentraciones alimenticias menores a 3.5 mg PS/l es decir, alrededor de 15 000 cel/ml de *T. suecica* y 130 000 cel/ml de *P. lutheri*.

III.2. Tasa de clarificación

El polinomio que describe el comportamiento de la tasa de clarificación (TC) de *M. capax* al considerar el efecto conjunto de la temperatura (T) y de la concentración de alimento (A) suministrando la microalga *P. lutheri* es el siguiente:

$$TC = 7.145 - 0.450(T) - 0.168(A) + 0.013(T^2) + 0.081(A^2) - 0.027(T \times A)$$

Y explica únicamente el 24 % de la varianza total de la respuesta (Tabla III). El efecto lineal de la temperatura (T) y el interactivo (TxA) son los términos de mayor significancia estadística ($\alpha = 0.03$) aunque es el elemento cuadrático de la temperatura (T²) el que se incluye en el primer paso ($\alpha < 0.20$). La respuesta fisiológica no está afectada significativamente por los términos de la concentración alimenticia.

La configuración de la superficie de respuesta correspondiente (Fig. 5) muestra un sistema de cordillera descendente de tipo parabólico. El efecto de la concentración alimenticia ejercido a través del término interactivo imprime una leve inclinación a la isopleta con respecto al eje de esta

Tabla III. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de clarificación de *M. capax* en función de las variables temperatura (T) y concentración de *P. lutheri* (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y qdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión $Y = 7.1454 - 0.4502(T) - 0.1680(A) + 0.0137(T^2) + 0.0807(A^2) - 0.0276(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	qdl	nivel de significancia (α)
1	T^2	3.59	0.952	1.716	1,46	0.197
2	T^2	13.51	0.912	5.157	1,45	0.028
3	A^2	14.28	0.918	0.396	1,44	0.532
4	$T \cdot A$	24.27	0.873	5.671	1,43	0.022
5	A	24.38	0.893	0.061	1,42	0.806

TASA DE CLARIFICACION (mg PS/h/gr PS)

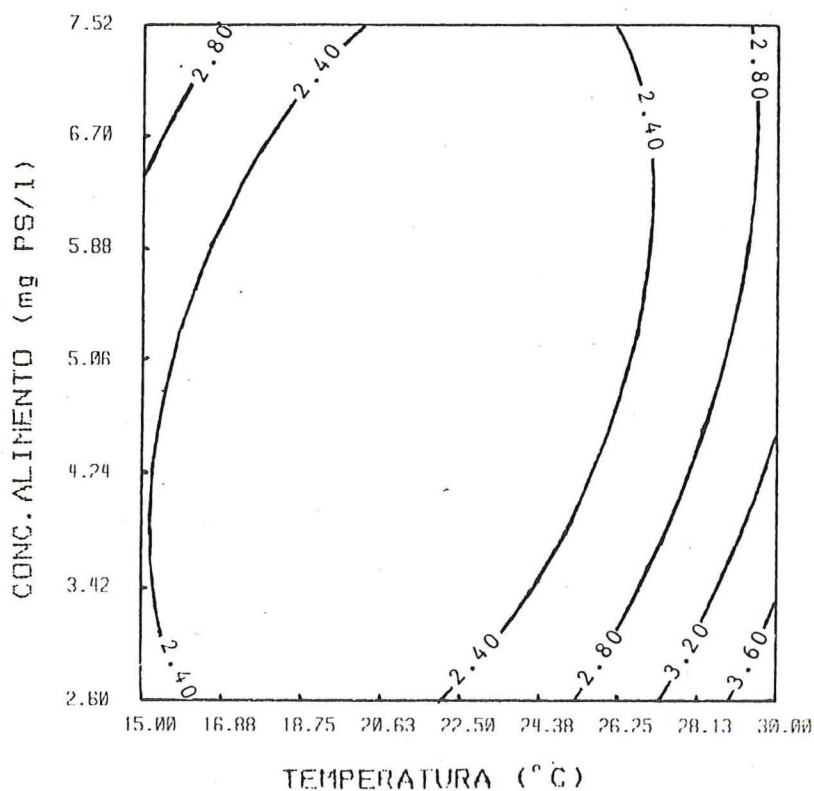


Figura 5. Superficie de respuesta de la tasa de clarificación de *M. capax* en función de la temperatura y de la concentración de *P. lutheri* en el medio.

variable.

En el espacio experimental preestablecido de temperatura (T) y concentración de partículas alimenticias en el medio (A) pero utilizando la microalga *T. suecica*, la tasa de clarificación de *M. capax* se describe con el polinomio de segundo orden:

$$TC = -19.416 + 1.785(T) + 2.435(A) - 0.038(T^2) - 0.160(A^2) - 0.032(T \times A)$$

Los cinco términos del polinomio explican el 50 % de la variabilidad total observada en la respuesta fisiológica (Tabla IV); sólo los términos lineal de temperatura (T) y cuadrático de concentración de alimento (A^2) tienen niveles de significancia alta ($\alpha < 0.05$), aunque es el término cuadrático de temperatura el que entra en el primer paso ($\alpha = 0.13$); los términos restantes tienen significancia de $\alpha > 0.20$.

La representación gráfica correspondiente (Fig.6) es una cordillera ascendente de tipo elipsoide. En términos de configuración general, los diagramas de contorno obtenidos con *P. lutheri* y *T. suecica* son semejantes, sin embargo, el efecto que sobre esta tasa fisiológica ejerce el tipo de partícula en suspensión se enfatiza al contrastar el valor de las isopletras. Mientras que *M. capax* al ser alimentado con *P. lutheri* responde con valores bajos de clarificación en casi todo el rango experimental de temperatura y concentración de alimento (2.4 mg PS/h/gr PS), en *T. suecica* se obtienen valores entre 3.5 y 5.5

Tabla IV.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de clarificación de M. capax en función de las variables temperatura (T) y concentración de L. suecica (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión $Y = -19.4165 + 1.7854(T) + 2.4349(A) - 0.0386(T^2) - 0.1600(A^2) - 0.0319(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T ²	7.12	1.637	2.452	1,32	0.127
2	T	37.75	1.363	15.255	1,31	0.000
3	A	39.81	1.363	1.029	1,30	0.318
4	A ²	47.42	1.294	4.194	1,29	0.049
5	T·A	50.18	1.283	1.552	1,28	0.223

TASA DE CLARIFICACION (mg PS/h/gr PS)

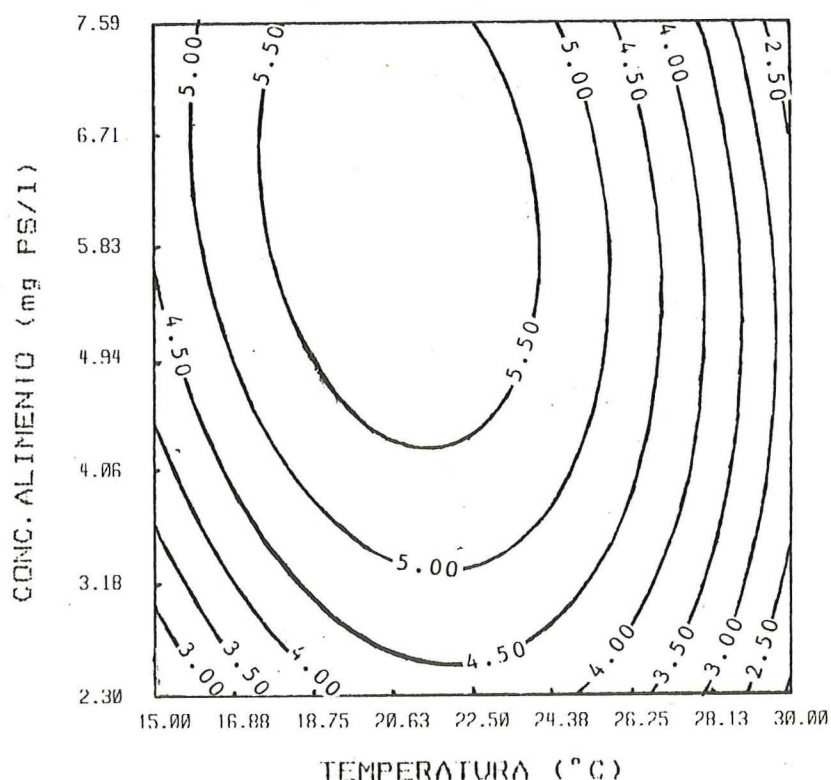


Figura 6. Superficie de respuesta de la tasa de clarificación de M. capax en función de la temperatura y de la concentración de L. suecica en el medio.

mg PS/h/gr PS .

III.3. Eficiencia de asimilación

El ajuste cuadrático de los valores de eficiencia de asimilación porcentual (EA) de *M. capax* obtenidos bajo las diferentes combinaciones experimentales de temperatura y concentración alimenticia utilizando la microalga *P. lutheri* como fuente de alimento es:

$$EA = 81.073 - 2.596(T) + 7.939(A) + 0.080(T^2) - 0.811(A^2) - 0.047(T \times A)$$

El polinomio sólo explica el 14 % de la varianza total de los datos experimentales (Tabla V). El efecto cuadrático de temperatura (T^2) es el único término cuyo nivel de significancia es menor a 0.05, el efecto cuadrático de la concentración alimenticia le sigue en significancia ($\alpha = 0.18$); los términos restantes presentan un $\alpha > 0.40$.

El diagrama de contorno generado de la ecuación anterior (Fig. 7) muestra una configuración de tipo punto silla cuyo campo de respuesta estacionario está desplazado hacia temperaturas menores de 20° C. Fuera de esta zona la eficiencia de asimilación aumenta al incrementarse la temperatura ambiente.

Al ajustar a un polinomio cuadrático los valores de eficiencia de asimilación porcentual (EA) resultantes en el

Tabla V. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la eficiencia de asimilación porcentual de M. capax en función de las variables temperatura (T) y concentración de P. lutheri (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión						
$Y = 81.0733 - 2.5963(T) + 7.9396(A) + 0.0802(T^2) - 0.8111(A^2) - 0.0467(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
		(%)				
1	T^2	8.98	14.122	5.624	1,57	0.021
2	A^2	11.84	14.022	1.819	1,56	0.183
3	T	12.97	14.058	0.710	1,55	0.403
4	A	13.87	14.112	0.582	1,54	0.449
5	$T \cdot A$	13.99	14.237	0.056	1,53	0.814

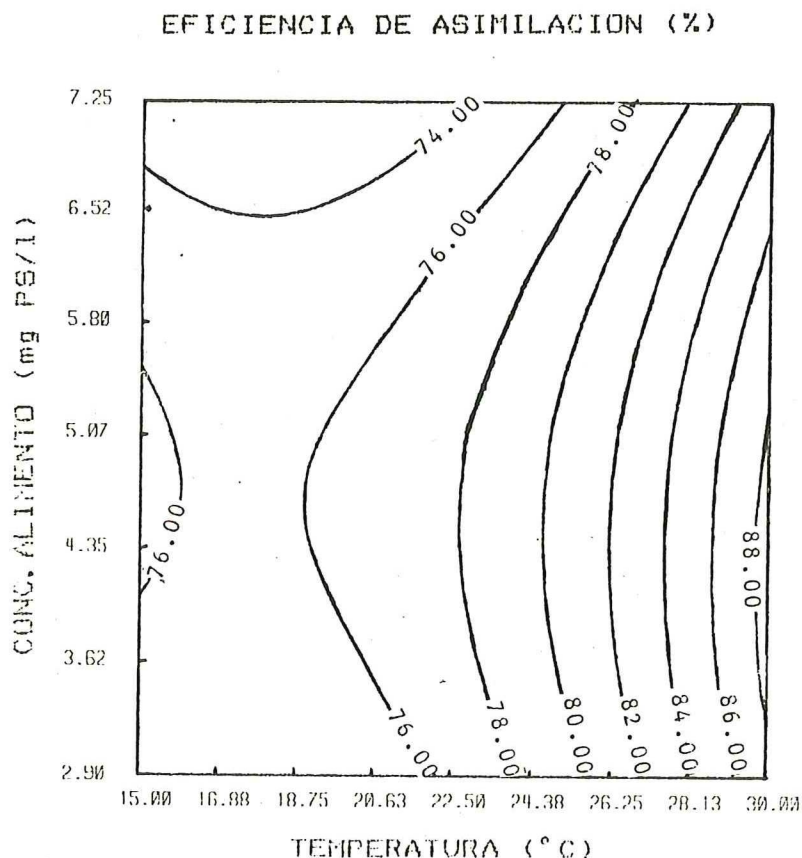


Figura 7. Superficie de respuesta de la eficiencia de asimilación porcentual de M. capax en función de la temperatura y de la concentración de P. lutheri en el medio.

marco experimental de temperaturas (T) y concentraciones alimenticias (A) usando la microalga *T. suecica* se obtuvo :

$$EA = 184.098 - 13.127(T) + 7.475(A) + 0.292(T^2) - 0.622(A^2) - 0.114(TxA)$$

La ecuación explica el 12 % de la varianza total observada en la respuesta fisiológica (Tabla VI). El término lineal de temperatura (T) es el único cuya significancia es $\alpha = 0.05$, aunque el término de interacción (Tx A) fue seleccionado en el primer paso. Los términos remanentes fueron significativos al nivel $\alpha > 0.20$.

El diagrama de respuesta generado con la ecuación (Fig.8) presenta, al igual que en el caso anterior, una configuración de tipo punto silla, pero con el campo de respuesta estacionario situado en la región de temperaturas intermedias (20 - 26° C) y del cual se irradian isopletras de valor ascendente que responden a los cambios de temperatura independientemente de la concentración alimenticia en el medio.

En general se observan porcentajes de eficiencia de asimilación más altos al suministrar *P. lutheri* que *T. suecica*. Los rangos respectivos fueron 74 - 88 % y 44 - 64 %. En ambos casos los mínimos enmarcan el campo de respuesta estacionario.

III.4. Consumo de oxígeno

La ecuación resultante al ajustar la tasa de consumo de

Tabla VI. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la eficiencia de asimilación porcentual de *M. capax* en función de las variables temperatura (T) y concentración de *L. suecica* (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión						
$Y = 184.0979 - 1.1267(T) + 7.4755(A) + 0.2924(T^2) - 0.6223(A^2) - 0.11413(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T*A	2.10	24.059	1.233	1,57	0.271
2	A	2.70	24.204	0.321	1,56	0.573
3	T ²	3.60	24.305	0.534	1,55	0.532
4	T	12.00	23.434	5.166	1,54	0.027
5	A ²	12.30	23.624	0.136	1,53	0.713

EFICIENCIA DE ASIMILACION (%)

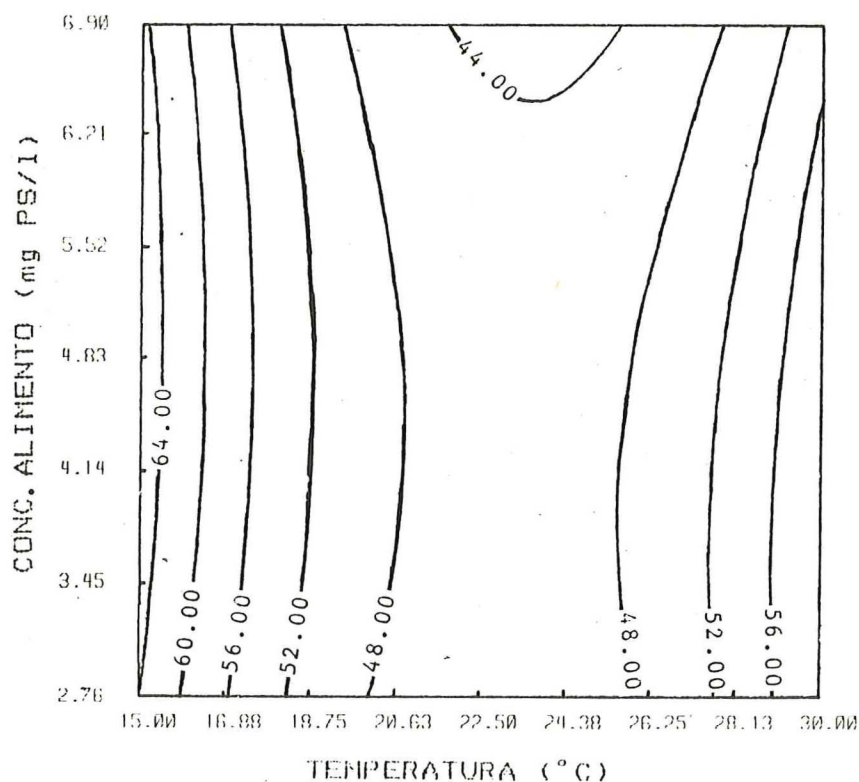


Figura B. Superficie de respuesta de la eficiencia de asimilación porcentual de *M. capax* en función de la temperatura y de la concentración de *L. suecica* en el medio.

oxígeno (CO) a un polinomio de segundo orden en función de las variables temperatura (T) y concentración de alimento (A) suministrando la microalga *P. lutheri*, fue:

$$CO=0.614-0.067(T)-0.001(A)+0.003(T^2)+0.006(A^2)-0.001(TxA)$$

El ajuste explica el 83 % de la varianza total de los datos (Tabla VII). Los descriptores con mayor nivel de significancia ($\alpha = 0.01$) fueron los términos lineal y cuadrático de temperatura (T y T^2 , respectivamente) y el efecto cuadrático de la concentración de alimento (A^2). La significancia de los términos restantes fue de $\alpha > 0.30$.

La superficie de respuesta generada (Fig.9) muestra un sistema de cordillera descendente de tipo elipsoide donde los valores de la tasa de consumo de oxígeno se incrementan al aumentar la temperatura. En relación a la concentración de alimento, aunque la tendencia general es similar, sólo en la región de temperaturas bajas (16° a 20° C) se hace evidente.

Para describir la tasa de consumo de oxígeno (CO) pero proporcionando la microalga *T. suecica* como fuente de alimento el polinomio cuadrático resultante fue:

$$CO=0.372-0.018(T)-0.024(A)+0.001(T^2)+0.004(A^2)-0.0002(TxA)$$

La ecuación explica el 68 % de la varianza total de los resultados experimentales (Tabla VIII). El efecto cuadrático de la temperatura (T^2) es el único término de significancia estadística alta ($\alpha = 0.001$). Los términos restantes tienen

Tabla VII. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* en función de las variables temperatura (T) y concentración de *P. lutheri* (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión						
$Y = 0.6138 - 0.0676(T) - 0.0008(A) + 0.0026(T^2) + 0.0064(A^2) - 0.0013(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T^2	76.40	0.138	194.338	1,60	0.000
2	A^2	80.60	0.125	12.934	1,59	0.001
3	T	82.80	0.119	7.276	1,58	0.091
4	$T \cdot A$	83.00	0.120	0.836	1,57	0.374
5	A	83.10	0.100	0.000	1,56	0.999

CONSUMO DE OXIGENO ($\text{ml}_2\text{O} / \text{h/gr PS}$)

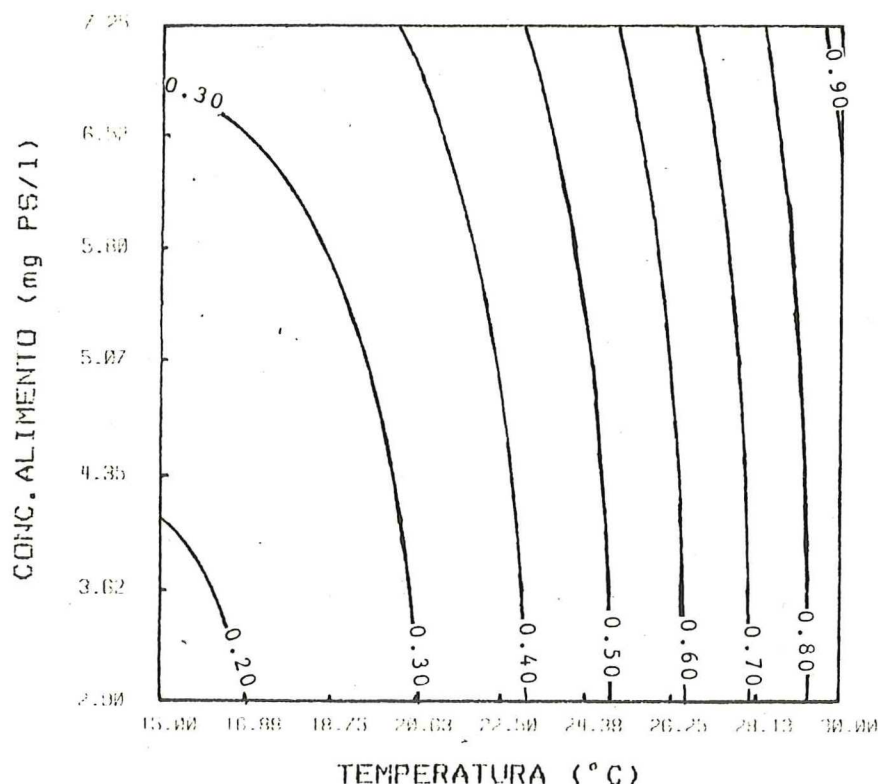


Figura 9. Superficie de respuesta de la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* en función de la temperatura y de la concentración de *P. lutheri* en el medio.

una significancia menor de 0.50.

La figura 10 , superficie de respuesta generada, corresponde a un sistema de cordillera donde la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* aumenta con el incremento de la temperatura ambiente independientemente de la concentración de alimento en el medio.

Al comparar los diagramas de respuesta de consumo de oxígeno de *M. capax* (Figs. 9 y 10) se observa que si bien los valores de las isopletas aumentan al incrementarse la temperatura, la tasa de cambio y el rango de respuesta es mayor al suministrar *P. luhneri* que *T. suecica*. Los rangos respectivos fueron 0.20 - 0.90 y 0.30 - 0.60 ml O₂/h/gr PS.

III.5. Excreción amoniacal

Debido a que una fracción considerable de las muestras obtenidas para determinar la tasa de excreción amoniacal se malogró al fallar uno de los congeladores en que se preservaban hasta el momento del análisis, no fue posible establecer mediante el análisis estadístico de superficie de respuesta el efecto de las variables temperatura y concentración alimenticia sobre esta tasa fisiológica.

Las tablas a - e (Apéndice) contienen los valores

Tabla VIII. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* en función de las variables temperatura (T) y concentración de *I. suecica* (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión $Y=0.3702-0.0183(T)-0.0245(A)+0.0010(T^2)+0.0037(A^2)-0.0002(T*A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T^2	67.10	0.115	91.738	1,45	0.000
2	A^2	67.40	0.114	0.462	1,44	0.500
3	T	67.70	0.117	0.351	1,43	0.556
4	A	67.80	0.118	0.102	1,42	0.751
5	T*A	67.80	0.119	0.011	1,41	0.917

CONSUMO DE OXIGENO (ml_2O /h/gr PS)

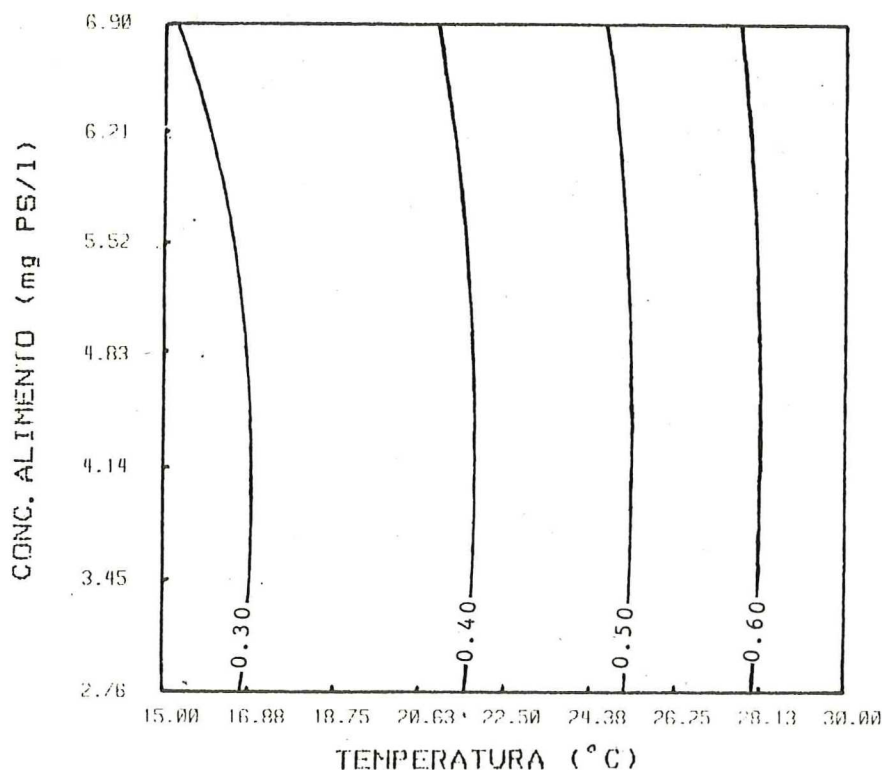


Figura 10. Superficie de respuesta de la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* en función de la temperatura y de la concentración de *I. suecica* en el medio.

promedio y errores estándar asociados que para cada tratamiento experimental registraron las variables fisiológicas medidas en *M. galeatus*. Para el caso específico de la tasa de excreción amoniacal (Tabla e) los promedios fluctuaron entre 4.20 y 10.33 $\mu\text{g NH}_3\text{-N/h/gr PS}$ al suministrar la microalga *P. lutheri* y de 6.20 a 12.71 $\mu\text{g NH}_3\text{-N/h/gr PS}$ con *T. suecica*, sin embargo, la información es claramente insuficiente para sugerir tendencia alguna con respecto a la calidad o a la cantidad de alimento suministrado o en relación a la temperatura ambiente.

Para estimar la energía potencial para el crecimiento se consideró un valor promedio de excreción de amoníaco de 6.64 $\mu\text{g NH}_3\text{-N/h/gr PS}$ con *P. lutheri* y de 8.30 $\mu\text{g NH}_3\text{-N/h/gr PS}$ con *T. suecica* que transformados a equivalentes calóricos corresponden a una pérdida por excreción de 0.04 y 0.05 cal/h/gr PS, respectivamente. Dichos valores representan entre 1 y 2 % de la energía absorbida por el organismo, porcentaje similar al reportado por Widdows y Bayne (1971) en *Mytilus edulis* quienes lo consideran despreciable en esta especie, razón por la cual no incluyen este término al estimar la energía potencial para el crecimiento (Gabbott y Bayne, 1973; Widdows, 1978 a).

III.6. Energía potencial para el crecimiento

La energía potencial para el crecimiento (EPC) estimada a partir de las tasas fisiológicas medidas en los tratamientos

experimentales tiene en general valores positivos (Tabla I, Apéndice).

La ecuación resultante al ajustar a un polinomio de segundo orden los valores de energía potencial para el crecimiento en función de las variables temperatura (T) y concentración de alimento (A) suministrando la microalga *P. lutheri* fue:

$$EPC = 13.224 - 1.050(T) + 0.554(A) + 0.028(T^2) + 0.054(A^2) - 0.055(TxA)$$

El ajuste explica el 20 % de la varianza total observada (Tabla IX). Únicamente el efecto lineal y cuadrático de la temperatura (T y T^2 respectivamente) y el término de la interacción (TxA) fueron significativos a un nivel de $\alpha \leq 0.16$.

La superficie de respuesta resultante (Fig. 11) muestra un sistema de cordillera descendente de tipo parabólico. Sólo en los extremos del intervalo térmico experimental se observa un ligero efecto de la concentración microalgal ejercido a través del término interactivo.

Para describir la energía potencial de crecimiento (EPC) proporcionando la microalga *T. suecica* como fuente de alimento el polinomio cuadrático resultante fue:

$$EPC = -16.035 + 0.527(T) + 7.268(A) - 0.012(T^2) - 0.609(A^2) - 0.059(TxA)$$

La ecuación explica el 43 % de la varianza total de los resultados experimentales (Tabla X); sólo los términos

Tabla IX. - Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la energía potencial para el crecimiento de *M. capax* en función de las variables temperatura (T) y concentración de *P. lutheri* (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión $Y=13.224-1.0499(T)+0.5540(A)+0.0276(T^2)+0.0538(A^2)-0.0547(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T·A	7.82	2.254	3.563	1,42	0.066
2	A ²	9.63	2.247	0.822	1,41	0.369
3	T ²	13.99	2.241	2.028	1,40	0.162
4	T	20.20	2.184	3.037	1,39	0.089
5	A	20.39	2.212	0.092	1,38	0.763

ENERGIA POTENCIAL DE CRECIMIENTO (Cal/h/grPS)

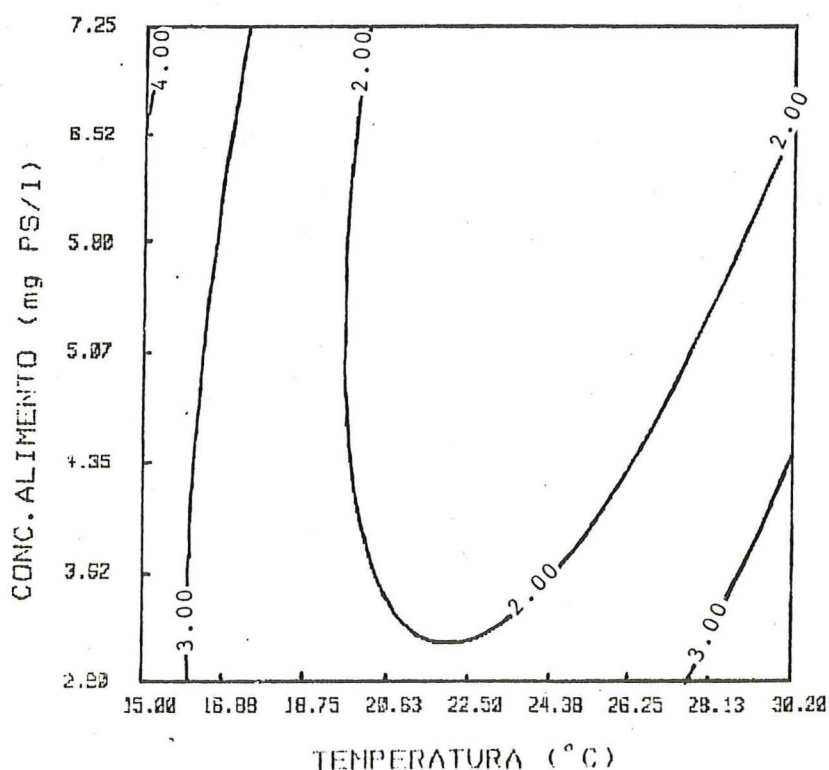


Figura 11. Superficie de respuesta de la energía potencial para el crecimiento de *M. capax* en función de la temperatura y de la concentración de *P. lutheri* en el medio.

cuadrático de la temperatura (T^2) y de la concentración alimenticia (A^2) tienen niveles de significancia alta ($\alpha < 0.03$).

La representación gráfica correspondiente (Fig. 12) es una cordillera ascendente de tipo elipsoide. En los extremos del rango térmico experimental se ubican las isopletras de valor máximo y mínimo (5.00 y 0.0 respectivamente). A diferencia del diagrama de respuesta suministrando *P. lutheri*, el efecto de la concentración de *T. succica* sobre esta variable fisiológica es comparativamente notable.

Tabla X.- Análisis de la regresión múltiple por pasos del ajuste cuadrático de la energía potencial para el crecimiento de M. capax en función de las variables temperatura (T) y concentración de I. suecica (A). R^2 corresponde al coeficiente de determinación múltiple, E es el error estándar de la regresión y gdl los grados de libertad.

Ecuación de regresión						
$Y = -16.035 + 0.527(T) + 7.2679(A) - 0.0123(T^2) - 0.6094(A^2) - 0.0576(T \cdot A)$						
#paso	Fuente de variación	R^2 (%)	E	nivel F	gdl	nivel de significancia (α)
1	T^2	27.71	2.862	11.503	1,30	0.002
2	T	27.94	2.907	0.090	1,29	0.766
3	A^2	28.02	2.956	0.030	1,28	0.864
4	T*A	39.91	2.751	5.342	1,27	0.028
5		42.67	2.739	1.253	1,26	0.273

ENERGIA POTENCIAL DE CRECIMIENTO (Cal/h/grPS)

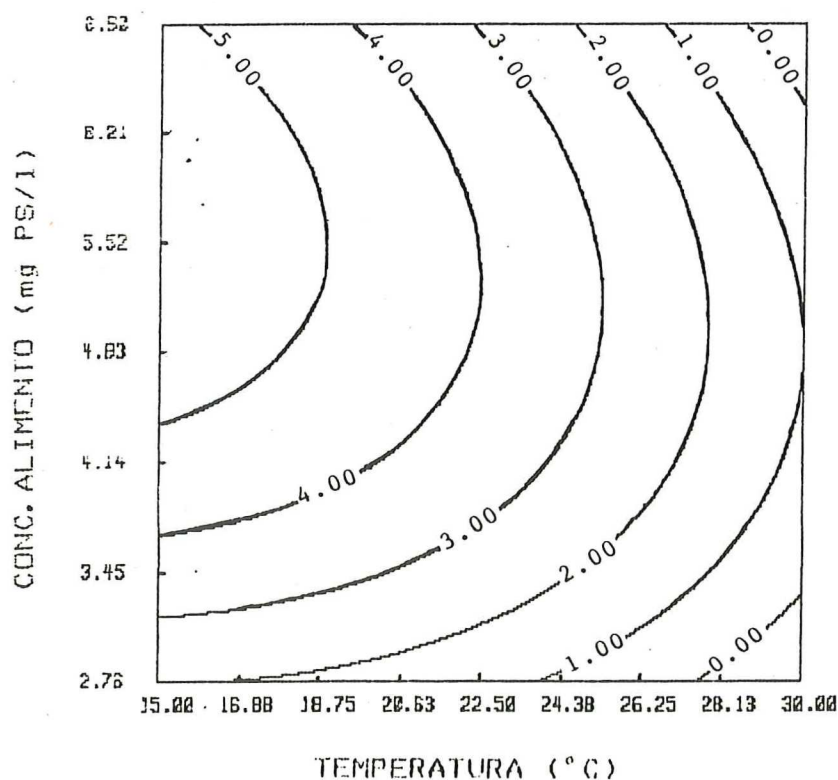


Figura 12. Superficie de respuesta de la energía potencial para el crecimiento de M. capax en función de la temperatura y de la concentración de I. suecica en el medio.

IV. DISCUSION

En los Bivalvos existen dos formas para determinar cuantitativamente la tasa de transporte de agua a través de las branquias: el método directo, raramente utilizado, ya que requiere del uso de técnicas especiales para separar físicamente o hacer visibles los flujos inhalantes y exhalantes, y el método indirecto en el cual únicamente se requiere cuantificar el volumen de agua que el organismo clarifica de partículas alimenticias o inertes por unidad de tiempo.

Coughlan (1969) y Bayne y Newell (1983) denominan tasa de ventilación al proceso fisiológico medido con el método directo y tasa de filtración al estimado con el método indirecto, e indican que éstos son equivalentes si la retención de partículas en las branquias es eficiente en un cien por ciento.

Aunque la eficiencia de retención de las partículas utilizadas para medir las tasas de filtración de *Modiolus capax* no se midió, puede considerarse del cien por ciento ya que el tamaño de las microalgas experimentales (6.7 μm en *Pavlova lutheri* y 16.2 μm en *Tetraselmis suecica*) es superior al límite inferior de 4.0 μm que una variedad de bivalvos adultos

retienen con un cien por ciento de eficiencia (Haven y Morales-Alamo, 1970; Vahl, 1972). Sin embargo, en el intervalo térmico experimental las tasas de filtración no corresponden a las tasas potenciales de ventilación del mitílido debido a que las concentraciones alimenticias utilizadas afectaron significativamente la respuesta fisiológica (Tablas I y II).

En los diagramas de contorno generados para las tasas de filtración en función de la temperatura y de la concentración alimenticia, se observa que el incremento de esta última variable reduce significativamente la tasa fisiológica (Figs. 3 y 4). Esta correlación entre la actividad de filtración y la concentración de microalgas ofrecidas ha sido descrita en la literatura para otras especies de moluscos bivalvos.

Por ejemplo Winter (1973), utilizando también la modalidad de sistema abierto en su experimentación, reporta que *M. edulis* disminuye su tasa de filtración en el intervalo de 10,000 a 40,000 cel/ml de *Dunaliella marina* de manera tal que el número de células de microalgas filtradas se mantiene aproximadamente constante. Sanina (1976), trabajando en un sistema cerrado, encuentra un comportamiento similar en cinco especies de moluscos bivalvos del mar Caspio.

Después de un exhaustivo análisis de la información

disponible sobre este t6pico, Winter (1978) postula que la respuesta de la tasa de filtraci6n a la concentraci6n de alimento en el medio tiene varias etapas. Inicialmente, a partir de un umbral m6nimo de concentraci6n alimenticia, el incremento de 6sta estimula un r6pido aumento en la tasa de filtraci6n la cual se mantiene m6s o menos estable en el intervalo de concentraci6n microalgal donde el organismo est6 pr6ximo a alcanzar su tasa 6ptima de ingest6n. Tan pronto como 6sta es alcanzada, un aumento en la concentraci6n hace que la tasa de filtraci6n disminuya continuamente manteniendo as6 la cantidad de alimento ingerido aproximadamente constante.

Este patr6n permanece sin cambiar hasta que la excesiva carga de part6culas en suspensi6n sobresatura las branquias y se inicia la formaci6n de pseudoheces. Incrementos mayores de la concentraci6n microalgal finalmente conducen a la dr6stica reducci6n de las tasas de filtraci6n e ingest6n.

Aunque son escasos los estudios publicados en que el intervalo experimental de concentraci6n alimenticia ha permitido observar todo el espectro de respuesta de la tasa de filtraci6n propuesto por Winter (1978), en algunos trabajos se pueden identificar dos o m6s de las etapas planteadas.

Foster-Smith (1975 a), por ejemplo, encuentra que en *Cerastoderma edule* la tasa de filtraci6n se incrementa en el

intervalo de 50,000 a 100,000 cel/ml de *Phaeogastylum* sp, después del cual disminuye continuamente. El mismo autor en *Venerupis pullastra* observa que al aumentar la concentración de *Isochrysis* sp de 50,000 a 150,000 cel/ml la tasa de filtración se incrementa, manteniéndose estable entre 150,000 y 400,000 cel/ml; concentraciones mayores disminuyen la tasa fisiológica. Esta misma especie al ser alimentada con *Phaeogastylum* sp tiene un comportamiento similar, pero las concentraciones que disparan las respuestas descritas son diferentes.

Evidentemente diferentes especies de moluscos tolerarán diferentes concentraciones de partículas suspendidas en el agua antes de reducir su tasa de filtración o iniciar la formación de pseudoheces. En el caso de *M. caryax*, presumiblemente se experimentó fuera del intervalo de densidad microalgal correspondiente a la región de filtración estable, ya que el incremento en la concentración alimenticia redujo la tasa de filtración del mitílido, aunque tampoco se llegó al umbral de formación de pseudoheces.

Winter (1978) en su análisis del efecto de la concentración alimenticia sobre la tasa de filtración, tópico frecuentemente considerado controversial, argumenta que si los resultados de algunos estudios no se ajustan al comportamiento generalizado que propone, especialmente los más antiguos, es

debido básicamente a problemas de carácter metodológico y consigna una lista de trabajos llevados a cabo en sistema cerrado donde no detectan una relación clara entre la tasa de filtración y la concentración de partículas ofrecida. Lo anterior, concluye, pudo deberse a que durante la experimentación la concentración de partículas cambió con el tiempo, los experimentos se realizaron en períodos relativamente cortos o se utilizaron concentraciones microalgales muy altas.

El determinar las tasas de filtración en sistema abierto, como se hizo en el presente estudio, elimina éstos y otros problemas asociados al uso del sistema cerrado ya que la concentración de alimento se mantiene aproximadamente constante, el período experimental puede prolongarse indefinidamente, se evita que el organismo recircule el agua del medio ocasionando la sobreestimación de la tasa de filtración (Riisgard, 1977), y además se reduce la acumulación de metabolitos provenientes del bivalvo, factor que puede influir en la respuesta de filtración (Winter, 1970; 1978).

Ali (1970) al estudiar el efecto de la concentración de partículas en suspensión sobre la tasa de filtración de *Mytilus edulis* hace una revisión muy completa de este tema y concluye, al igual que Winter (1978), que es extremadamente difícil comparar resultados de diferentes

estudios debido a la diversidad de procedimientos empleados en la determinación de esta relación. Entre los posibles responsables de las diferencias encontradas menciona los errores inherentes a la técnica empleada, la variabilidad alométrica no corregida, el empleo de diferentes especies de microalga, algunos cuya composición bioquímica o productos metabólicos inhiben la respuesta normal de filtración, el uso de intervalos experimentales de concentración alimenticia muy pequeños o el suministro de concentraciones muy altas.

Aunque en algunas ocasiones el origen del comportamiento irregular o independiente de la tasa de filtración en relación a la concentración alimenticia ha sido clarificado plenamente, en muchos casos éste no se ha identificado y continua siendo materia de especulación. Tal es el caso en *H. edulis*, especie en que esta relación funcional ha sido intensamente estudiada y es notoria la diversidad de resultados obtenidos por diferentes autores.

Ilustrativo de ello es el trabajo de Davids (1964) quien encuentra que la actividad de filtración de *H. edulis* disminuye con el incremento en la concentración de *Isochrysis* sp mientras que con *Chlorella* sp y *Nitzschia* sp ésta es afectada de forma irregular y demuestra experimentalmente que los desechos metabólicos de *Chlorella* sp son los responsables de este comportamiento, pero no identifica el origen de resultados

similares al utilizar *Nitzschia* sp. Por otro lado Schulte (1975), quien sí detecta el incremento de la tasa de filtración y su posterior decaimiento con el aumento en la concentración de *T. suecica*, especula que Davids no detectó una relación concreta debido a las altas densidades microalgales que utilizó.

Una importante fuente de variación en los niveles de densidad celular que se sabe inician un comportamiento determinado de la tasa de filtración es la especie microalgal utilizada en la medición. En general la concentración celular crítica a la cual se inicia la producción de pseudoneces es mayor con especies de microalgas de menor tamaño (Winter, 1978). Lo anterior ha sido demostrado por Loosanoff y Engle (1947) quienes encuentran que alimentando al bivalvo *Crassostrea virginica* con *Nitzschia closterium* (40 μ m) la densidad celular crítica para la formación de pseudoneces es de 70,000 cel/ml, mientras que con *Euglena viridis* (60 μ m) ésta es de 3,000 a 5,000 cel/ml.

Por tal razón, el suministro de concentraciones alimenticias gravimétricamente equivalentes en lugar de equivalentes en número de células fue adoptado en el presente estudio con el propósito de reducir las discrepancias atribuibles al uso de dos microalgas de tamaño celular significativamente diferentes. Sin embargo, aunque en ambos

casos se observó la reducción en la tasa de filtración de *D. capax* con el incremento en la densidad microalgal, las tasas de filtración medidas con *P. lutheri* y *T. weissii* fueron diferentes; en promedio, la primera tuvo tasas de filtración significativamente menores ($\alpha < 0.001$).

La disminución de la tasa de filtración asociada generalmente a altas concentraciones alimenticias, también se ha observado en densidades relativamente bajas de ciertas especies de microalgas cuando los metabolitos de éstas inhiben la tasa de filtración normal del organismo. Debido al alto grado de especificidad que presenta este fenómeno, como medida precautoria algunos autores lavan las microalgas, separándolas del medio de cultivo por centrifugación, enjuagando con agua de mar filtrada y resuspendiéndolas en el medio requerido, antes de realizar los ensayos de filtración (Ali, 1970; Winter, 1978; Navarro y Winter, 1982). En el presente estudio no fue posible realizar esta operación debido al excesivo volumen de microalgas utilizado en cada experimento, sin embargo, se tuvo el cuidado de utilizar únicamente cultivos en la fase exponencial de crecimiento ya que en algunas ocasiones la toxicidad del medio de cultivo está vinculada a la edad de éste (Epifanio y Ewart, 1977).

Aunque es factible que en el espacio experimental de temperaturas y concentraciones alimenticias los productos

metabólicos de *P. lutheri* deprimieran la tasa de filtración normal de *P. capax*, en el presente estudio, a diferencia de otras microalgas como *Chlorella* sp notables por inhibir las tasa de filtración y crecimiento de una variedad de bivalvos (Loosanoff y Engle, 1947; Davids, 1964), la eficiencia de asimilación con *P. lutheri* y la respuesta general del mitílido al acondicionamiento suministrando esta microalga fue más favorable que con *T. suecica*. Por otra parte, de existir un efecto adverso se esperaría que las tasas de filtración y de clarificación disminuyeran notablemente con el incremento de la concentración alimenticia, sin embargo, ésta última se mantuvo estable, entre 2.8 a 2.4 mg PS/h/gr PS, prácticamente en todo el intervalo experimental térmico y de concentración alimenticia.

Los resultados anteriores sugieren que el proceso de clarificación es limitado o regulado físicamente por el organismo. Una limitante física es la capacidad de carga del sistema de filtración del mitílido, la cual posiblemente depende de la estructura interlamelar de las branquias y de alguna función compleja entre tamaño, peso y forma de las partículas a clarificar. Dada la significativa diferencia en peso y tamaño entre *P. lutheri* y *T. suecica* (8:1) es probable que las diferencias en las tasas de filtración y clarificación medidas estén asociadas a esta interacción.

En cuanto a la posibilidad de que las tasas de remoción celular estén reguladas por el organismo, Winter (1978) postula que la estabilización de ésta es una estrategia para minimizar el gasto energético de filtración y simultáneamente clarificar la cantidad máxima de alimento que el organismo puede ingerir. Aparentemente, *M. capax* obedece a este postulado cuando se le suministra *P. lutheri* pero parece no ocurrir cuando la microalga ofrecida es *T. suecica*. Esta observación proviene de contrastar el comportamiento de ingestión del mitílido al sometersele a 12 horas de alimentación continua, periodo después del cual la ausencia de pseudoneces en todos los tratamientos con *P. lutheri* certifica el acoplamiento entre las tasas de clarificación e ingestión con esta microalga, circunstancia que no ocurrió con el suministro de *T. suecica*.

De lo anterior se deduce que, en términos gravimétricos, la tasa de ingestión óptima de *M. capax* es similar para los dos fitoflagelados e incluso menor con *T. suecica* y por lo tanto no se justifica el gasto energético de clarificar más alimento del que el organismo puede ingerir, además de que tiene que utilizar más energía para producir pseudoneces. Esta discrepancia con la hipótesis de optimización pudiera estar vinculada con algún factor en la composición de la pared celular de *T. suecica* que estimuló las tasas de filtración y clarificación más allá del óptimo de ingestión (Epifanio, 1979).

Claramente, con la información disponible no es posible discernir a cuál de las tres hipótesis planteadas corresponden las diferencias observadas en las tasas de filtración de *H. capax* al ser medidas utilizando concentraciones de *P. lutheri* y *T. suecica* gravimétricamente equivalentes.

Respecto al efecto de la temperatura sobre las tasas de filtración, las especies de bivalvos en que se ha estudiado esta relación son relativamente pocas. Entre las más intensamente estudiadas, las especies de agua fría *H. edulis*, *Modiolus modiolus* y *Ostrea edulis*, se observa que si bien los valores absolutos de esta tasa fisiológica difieren incluso entre diferentes poblaciones de la misma especie, en general las tasas de filtración aumentan al incrementarse la temperatura hasta un valor máximo después del cual declinan rápidamente (Winter, 1969; Wiadows y Bayne, 1971; Walne, 1972; Buxton et al., 1981).

En *H. capax*, especie de aguas tropicales y subtropicales, se observa un comportamiento similar al descrito al medir las tasas de filtración con la microalga *T. suecica* (Fig.4), pero no al utilizar *P. lutheri* (Fig.3). En esta última el cambio de la tasa de filtración con el incremento en la temperatura sólo se manifiesta en densidades bajas de alimento; en el resto del espacio experimental las tasas de filtración son notablemente estables y de valor bajo (0.6 a 0.4 l/h/gr PS) aún cuando las

temperaturas experimentales se aproximan al límite de tolerancia térmica de la especie.

La insuficiencia del espacio experimental para resolver la curva típica tasa de filtración-temperatura utilizando la microalga *P. lutheri* ilustra la importancia de utilizar concentraciones alimenticias bajas al evaluar el efecto de otras variables ambientales sobre la tasa de filtración, circunstancia que también se deduce de la alta significancia estadística del efecto interactivo temperatura-concentración alimenticia sobre esta tasa fisiológica (Tablas I y II).

La tasa de clarificación o capacidad del organismo para remover de una suspensión dada una cantidad de partículas por unidad de tiempo (mg/h), además de incorporar el efecto de la concentración alimenticia sobre el potencial de filtración del organismo, es una medida de la tasa de ingestión siempre y cuando durante el proceso de filtroalimentación no haya producción de pseudofeces (Winter, 1978).

Aunque durante el período de 3 horas en que se determinaron experimentalmente las tasas de clarificación con las microalgas *P. lutheri* y *T. suecica*, *M. capax* no produjo pseudofeces, como se hizo notar anteriormente, al extender el tiempo de tratamiento a 12 horas, tiempo adicional requerido para determinar la eficiencia de asimilación del alimento, las

tasas de ingestión con *T. suecica* experimentaron una reducción considerable a juzgar por la abundancia de pseudoheces encontradas especialmente en los tratamientos térmicos de 25° y 30° C, mientras que con el mismo régimen de alimentación continua suministrando *P. lutheri* las tasas de clarificación e ingestión de *M. capax* continuaron siendo equivalentes.

Varios elementos indican que la etapa de saciedad del tracto digestivo del mitílido, en el momento específico en que se obtuvieron los resultados antes citados, es la responsable de las diferencias observadas.

De la correspondencia inicial entre las tasas de clarificación e ingestión se deduce que la abundante producción de pseudoheces después de 12 horas de alimentación continua con *T. suecica* y la ausencia de éstas al suministrar *P. lutheri* es solo una consecuencia de que las tasas de clarificación de esta microalga hayan sido significativamente menores que las obtenidas con *T. suecica* (Figs. 5 y 6) y sugiere que no es la saturación del sistema de filtración la responsable de la producción de pseudoheces, lo que generalmente se asocia a altas cargas de partículas en el medio, sino que éstas se produjeron al saturarse el sistema palial al ocurrir un desbalance entre la capacidad del tracto digestivo y la cantidad de material clarificado.

Una consideración en favor de este argumento es el hecho de haber determinado las tasas de clarificación en organismos con el tracto intestinal inicialmente vacío, consecuencia de las 48 horas de inanición previa a la experimentación, y que las mediciones hayan tenido una duración de 3 horas, período que corresponde únicamente al tiempo promedio de tránsito intestinal del alimento en bivalvos (Bayne y Newell, 1983).

Esta observación coincide con los resultados de investigaciones recientes orientadas a evaluar el efecto de la concentración alimenticia sobre la tasa de ingestión y su eficiencia de asimilación pero con la modalidad de tiempos experimentales mayores de 10 horas, donde se señala que estas dos variables fisiológicas, a diferencia de las tasas de filtración y clarificación, no dependen de la concentración de partículas en el medio, sino de la cantidad de alimento presente en el tracto digestivo (Foster-Smith, 1975 b; Navarro y Winter, 1982; Bayne , 1985).

Otros posibles indicadores en favor de la hipótesis de saciedad del tracto digestivo como regulador de las tasas de ingestión y eficiencia de asimilación del alimento es el alto porcentaje de asimilación de la microalga *P. lutheri*, su relativamente bajo error estándar asociado observado en todos los tratamientos experimentales (tabla c, Apéndice) y la significancia del efecto cuadrático de la concentración

alimenticia ($\alpha = 0.183$) sobre la asimilación del mismo (Tabla 3), eventos esperados cuando el tracto digestivo no está saturado (Foster-Smith, 1975 b; Winter, 1978; Bayne y Newell, 1983) en contraste con la baja y variable eficiencia de asimilación de la microalga *T. suecica* y la correspondencia registrada entre las tasas de clarificación más altas y las eficiencias de asimilación más bajas (Figs. 4 y 6).

Bayne y Newell (1983) indican que además de la evidente importancia de la calidad del alimento sobre las tasas de asimilación, éstas están funcionalmente relacionadas con la capacidad del tracto digestivo, el tiempo de tránsito y su tasa de ingestión. Debido a que la pared celular de *T. suecica* es más gruesa que la de *P. lutheri* y por lo tanto menos digerible (Walne, 1970), hasta cierto punto, los menores porcentajes de asimilación se justifican, sin embargo, la alta variabilidad probablemente esté asociada a variaciones temporales de las tasas de ingestión y/o de la proporción de alimento derivado al divertículo digestivo.

En moluscos, la relación entre la capacidad del tracto digestivo y la eficiencia de absorción es compleja, debido a que una parte del alimento ingerido pasa al intestino medio y otra parte hacia el divertículo digestivo. En el primer compartimiento el tiempo de residencia del alimento es menor ya que se procesa parcialmente, se compacta y libera mientras que

en el segundo compartimiento, la digestión del material es completa y consecuentemente la asimilación de las dos fracciones es diferente. Las heces derivadas de éstos dos procesos digestivos se denominan respectivamente heces intestinales y heces glandulares y pueden distinguirse en el listón fecal (Widdows et al., 1979).

Posiblemente al ir saciándose el organismo la habilidad de variar la distribución y la retención del material ingerido entre estas dos partes funcionalmente separadas del tracto digestivo ocasionó el bajo y variable porcentaje de asimilación de la microalga *T. suecica*.

Por otra parte, la interrupción periódica del proceso de ingestión como un mecanismo de desahogo del tracto digestivo propiciada por eventos de altas producción de pseudoneces y/o por el cese de la actividad de filtración, también pudo ocasionar o contribuir a la variabilidad observada en los porcentajes de asimilación de la microalga *T. suecica*.

En bivalvos es común el cese ocasional de la actividad de bombeo, Higgens (1980 a; 1980 b) estudiando los movimientos de las valvas y la alimentación de *C. virginica* reporta que las ostras se mantienen activas por más tiempo cuando existe disponibilidad de alimento, Foster-Smith (1975 a) añade que prácticamente ningún filtroalimentador continua bombeando

ininterrumpidamente por períodos largos aun cuando las valvas estén abiertas. Aunque en este estudio no se hicieron observaciones sobre la actividad de filtración de *P. galea* durante las 12 horas de alimentación continua, la mayor producción de pseudoneces con la microalga *T. suecica* en los tratamientos térmicos de 25° y 30° C sugieren que una mayor necesidad de ventilación de los organismos sometidos a estas temperaturas probablemente ocasionaron una actividad de bombeo más sostenida ya que en estos tratamientos las tasas de clarificación fueron menores (Fig.7).

A pesar de las diferencias observadas de los porcentajes de asimilación y variabilidad asociada de las microalgas *P. lutheri* y *T. suecica* (Tabla c, Apéndice), en ambos casos los diagramas de contorno son de tipo punto silla (Figs. 7 y 8) donde el término cuadrático de la temperatura es el principal modificador de la respuesta (Tablas V y VI) aunque el modelo cuadrático explica un porcentaje bajo de la varianza total ($r^2 < 15 \%$). El aumento en el porcentaje de asimilación con el incremento de la temperatura del agua ha sido también observado en *Arctica islandica* (Winter, 1970) y está posiblemente relacionado con una mayor producción enzimática de la especie al aumentar el metabolismo.

Aunque los porcentajes de asimilación observados en general coinciden con el rango de 50 - 80 % reportado en

moluscos (Welch, 1968; Thompson y Bayne, 1972; Romberger y Epifanio, 1981; Tsikhon-Lukanina, 1983), la relación directa entre esta tasa fisiológica y la temperatura no está generalizada. En otros estudios realizados en bivalvos se ha encontrado que la eficiencia de asimilación es independiente de la temperatura (Conover, 1966 b; Widdows, 1978 b; Buxton et al., 1981).

En relación al consumo de oxígeno, en moluscos bivalvos se reconocen tres niveles metabólicos denominados tasa estándar, activa y rutinaria (Thompson y Bayne, 1972; Bayne et al., 1973). La tasa estándar comprende los requerimientos mínimos para el mantenimiento de las funciones esenciales de un organismo en condiciones de inanición, la tasa activa representa la demanda energética del organismo en condiciones de máxima actividad. Entre ambos extremos se encuentra toda una gama intermedia de tasas rutinarias las cuales, proveen una estimación del consumo de oxígeno del organismo en relación a diferentes condiciones ambientales. Al igual que el metabolismo activo, en filtroalimentadores las tasas rutinarias incluyen el gasto energético correspondiente al metabolismo estándar, el esfuerzo mecánico de filtración y el costo fisiológico de digestión y absorción del alimento.

Bayne y Newell (1983) indican que en bivalvos el metabolismo activo puede duplicar y hasta triplicar el valor de

la tasa estándar; Navarro y Winter (1982) por otro lado, al desglosar los diferentes componentes del metabolismo rutinario en *H. chilensis*, encuentran que organismos con tasas de filtración entre 0.50 y 2.00 l/h (tallas entre 0.02 a 3.00 gr PS) el proceso de filtración consume únicamente de 3.0 a 7.6 % de la tasa rutinaria correspondiente, el costo fisiológico de la digestión y absorción entre 17.6 a 29.2 %, mientras que la tasa de consumo estándar representa entre el 67.8 al 74.8 % del gasto energético rutinario.

En el presente estudio, debido a las limitantes impuestas por la infraestructura y equipos disponibles para medir simultáneamente las tasas metabólicas y de filtración del mitílido, y tomando en consideración los resultados de Navarro y Winter (op cit.), se decidió medir una tasa de consumo de oxígeno "rutinaria" que incluyera al menos el consumo estándar y el costo fisiológico de digestión y asimilación.

Considerando que las tasas de consumo de oxígeno de *H. capax* se midieron después de proveer las raciones correspondientes a 12 horas de alimentación continua, se esperaba que éstas fueran independientes de la concentración alimenticia de exposición previa, sin embargo esto sólo se observó al suministrar la microalga *T. suecica* (Tabla 8). En *P. luggeri* (Fig. 9) el término cuadrático de la concentración alimenticia de exposición afectó significativamente el consumo

de oxígeno del mitílido, aunque la inclusión del término en la ecuación de regresión múltiple sólo incrementó el coeficiente de determinación (r^2) de 76.4 a 80.6 %. De hecho, independientemente de la microalga utilizada, más del 95 % de la variabilidad explicada por el modelo cuadrático se debe al efecto del término cuadrático de la temperatura (t^2), lo cual también se refleja en la similitud de los contornos de las superficies de respuesta obtenidos con las dos especies de microalga (Figs. 9 y 10).

El incremento que se observa en las tasas de consumo de oxígeno con el aumento de la temperatura del agua es común en invertebrados marinos (Kinne, 1970), y ha sido discutido ampliamente en relación a los moluscos bivalvos (Bayne y Thompson, 1970; Ansell, 1973; Gabbot y Bayne, 1973; Widdows, 1973 a; 1973 b; Bayne et al., 1976; Grilliths, 1981; Shumway, 1982).

Por otra parte, aunque las tasas estándar y rutinaria de consumo de oxígeno siempre aumentan con el incremento súbito de la temperatura ambiente, algunos moluscos pueden regular su consumo de oxígeno al prolongarse el tiempo de exposición. En *Gacridula loricata* se ha observado que esta aclimatación termal mantiene el consumo de oxígeno estable entre 73 y 75 $\mu\text{l/h}$ al incrementar la temperatura de aclimatación de 10 a 25 C (Newell y Kofoed, 1977).

En *M. capax* el aumento en el consumo de oxígeno con la temperatura es indicativo de que la tasa metabólica no experimentó una aclimatación termal semejante a la antes descrita ya que los organismos estuvieron sometidos a las temperaturas experimentales correspondientes por un mínimo de tres semanas.

El incremento en el coeficiente respiratorio (Q_{10}) en los intervalos térmicos de 15-20° y 20-25° C de 0.92 a 5.27 al suministrar la microalga *P. lutheri* y de 1.00 a 2.97 con *T. suecica* y la reducción posterior de este índice en el intervalo de 25-30 C a 1.96 y 1.85, respectivamente (Tabla d, Apéndice), es la respuesta característica del consumo de oxígeno en mitílidos al aproximarse al límite de tolerancia termal de la especie (Bayne et al., 1973).

En general, el consumo de oxígeno de *M. capax* en el intervalo de temperaturas experimentales no tuvo características particulares, los valores observados están comprendidos en el intervalo de valores reportados en la literatura para otras especies de bivalvos (Bayne y Newell, 1983).

Con respecto al consumo de oxígeno de *M. capax* en relación a la especie utilizada como alimento, las mayores tasas metabólicas observadas al suministrar *P. lutheri* posiblemente

estén asociadas a un costo fisiológico adicional en las reacciones químicas asociadas con los procesos de digestión y absorción de esta microalga, referidas también como acción dinámica específica, que en parte se refleja en el mayor porcentaje de asimilación encontrado.

Sin embargo, de haber medido el consumo de oxígeno durante el proceso de filtroalimentación es probable que en el intervalo de temperaturas y concentraciones alimenticias experimentales, las mayores tasas respiratorias se hubiesen observado al proveer *T. suecica*. Esta reflexión no se fundamenta exclusivamente en el hecho de haber obtenido tasas de filtración significativamente mayores con esta microalga, sino en el potencial desgaste energético asociado con la abundante producción de pseudoneces que registró el suministro continuo de *T. suecica*.

En el marco de temperaturas y concentraciones alimenticias experimentales los resultados de las pruebas fisiológicas realizadas, transformadas a unidades calóricas, se incorporaron a la ecuación de balance energético obteniéndose así un índice de la energía potencial para el crecimiento del mitilido.

En general, los valores de este índice resultaron positivos (Tabla f, Apéndice), indicativo de que en las condiciones experimentales *M. capax* dispone de un excedente

calórico que puede ser canalizado a crecimiento somático o a la producción de gametos. Aunque se requiere más información de la fisiología de crecimiento de la especie en estudio para poder traducir la energía potencial para el crecimiento en ganancia de peso o de condición gonadal (Bayne y Newell, 1983).

Comparativamente, la energía potencial para el crecimiento del mitílido es notablemente más estable con el suministro de la microalga *P. lutheri* que con *T. suecica* (Figs. 11 y 12). La estabilidad del índice es atribuible en gran medida a la capacidad del organismo de mantener sus tasas de clarificación e ingestión más o menos constantes en casi todo el intervalo de temperaturas y concentraciones experimentales con esta especie.

Por otra parte, la ausencia de pseudofeces después de 12 horas de alimentación continua con esta microalga, permite pensar que la energía potencial para el crecimiento estimada por día (Tabla I, Apéndice) es una aproximación aceptable aún cuando el consumo de oxígeno se haya medido en organismos previamente alimentados, ya que el gasto energético de filtroalimentación en otros mitílidos con tasas de filtración similares a las observadas en este estudio es relativamente bajo (Navarro y Winter, 1982; Bayne y Newell, 1983).

Cabe mencionar además que también en otros estudios el índice de energía potencial para el crecimiento de moluscos

Divalvos se ha estimado utilizando el consumo de oxígeno de organismos previamente alimentados (Thompson y Bayne, 1972; Bayne et al., 1973; Bayne et al., 1976), e incluso dicho procedimiento forma parte de la metodología estándar del programa de vigilancia de la contaminación marina a través de la condición fisiológica de mitílidos costeros (Martin e Ichikawa, 1983).

Al suministrar la microalga *T. suecica*, el índice de energía potencial para el crecimiento en el nivel de temperaturas y concentraciones alimenticias más bajo es "similarmemente" aceptable, pero en el espacio experimental restante debido a la abundante producción de pseudoneces observada en condiciones de alimentación continua y consecuentemente a la incertidumbre del valor real de la ración ingerida y del gasto energético involucrado en la producción de pseudoneces, es más prudente utilizar el índice de la energía potencial para el crecimiento en base a una hora, extrapolándose al intervalo de tiempo previo al inicio de la producción de pseudoneces, el cual si el tracto intestinal del organismo está vacío, puede fluctuar entre 4 y 7 horas dependiendo de la temperatura y de la concentración de alimento en suspensión.

Los resultados antes discutidos, claramente indican que *H. capax* responde más favorablemente al suministro de raciones

altas de la microalga *P. lutheri* que de *T. suecica*. Si consideramos una tasa de ingestión de 2.4 mg PS/n/gr PS, es decir la tasa de clarificación con *P. lutheri* más estable, la ración total diaria factible de ser ingerida por el organismo equivale al 9% de su propio peso seco ($\bar{X}$ de 1.57 mg de PS), ración de *P. lutheri* que puede ser suministrada en una sola ración o en flujo continuo en cualquiera de las concentraciones experimentales.

Para maximizar el uso de una ración diaria similar de la microalga *T. suecica*, una estrategia adecuada podría ser el proveer esta ración en concentraciones menores a las utilizadas en este estudio o bien realizar el suministro de la ración en 2 ó más porciones con el fin de evitar la saturación del tracto digestivo del organismo y consecuentemente el estrés nutricional que puede inducir el suministro de concentraciones alimenticias altas que a pesar de ser clarificadas por el organismo, una fracción considerable es descartada como pseudoneces y el material ingerido es ineficientemente asimilado.

Finalmente, cabe señalar que aún con la experimentación factorial llevada a cabo en este estudio, de no haberse extendido el tratamiento experimental de 3 horas, tiempo utilizado generalmente en este tipo de bioensayos, a 12 horas, aspectos importantes de la fisiología alimenticia de *H. capax*

habrían pasado desapercibidos. Esta observación conduce a recomendar que al realizar estudios de esta índole utilizando concentraciones alimenticias altas el periodo experimental se extienda al menos a 5 horas y de ser posible se generen simultáneamente las series de tiempo de las variables relativas al proceso alimenticio, incluyendo de ser necesario la tasa de producción de pseudoneces.

V. CONCLUSIONES

1.) En el espacio experimental térmico y de concentración microalgal de 15 - 30° C y 2.8 - 7.3 mg de peso seco/l, la tasa de filtración de *M. capax* se redujo significativamente al incrementarse la concentración alimenticia en el medio.

2.) Los valores de la tasa de filtración medidos con *P. lutheri* fueron significativamente menores que los registrados con *T. suecica*.

3.) Con *T. suecica* las tasas de filtración medidas aumentan directamente con la temperatura hasta un máximo, aproximadamente a los 21° C, después del cual declinan rápidamente. Con *P. lutheri* este comportamiento sólo se manifiesta a densidades bajas de alimento, en el resto del espacio experimental las tasas de filtración son notablemente estables y de valor bajo.

4.) En el marco experimental de temperaturas y concentraciones microalgales, *M. capax* no produjo pseudoneces durante las tres horas en que se efectuaron las determinaciones de las tasas de clarificación.

5.) Con la prolongación de los tratamientos experimentales a 12 horas no se alteró la equivalencia

inicialmente observada entre las tasas de clarificación e ingestión con la microalga *P. lutheri*, pero las tasas de ingestión con *T. suecica* experimentaron una reducción considerable a juzgar por la abundante producción de pseudofeces encontradas especialmente en los tratamientos térmicos de 25° y 30° C.

6.) En general la eficiencia de asimilación con los fitoflagelados experimentales aumentó con el incremento de la temperatura.

7.) La eficiencia de asimilación con la microalga *P. lutheri* fue mayor que con *T. suecica*.

8.) Diversos elementos indican que las tasas de ingestión y los porcentajes de asimilación de las microalgas dependen más del alimento presente en el tracto digestivo que de la concentración de alimento en el medio.

9.) Independientemente de la microalga y de la concentración utilizada, la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* aumentó con el incremento de la temperatura.

10.) En el rango térmico experimental los valores de la tasa de consumo de oxígeno de *M. capax* fueron mayores con la microalga *P. lutheri*.

11.) Los valores estimados de la energía potencial para el crecimiento (EPC) en general fueron positivos, indicativo de que *M. capax* en el espacio experimental térmico y de concentraciones microalgales dispone de un excedente calórico.

12.) En general *M. capax* responde más favorablemente al suministro de *P. lutheri* que de *T. suecica*.

13.) En las condiciones experimentales y alimentando al mitilido con *P. lutheri*, las estimaciones del EPC en base a un día son una aproximación aceptable debido a que en condiciones de alimentación continua no se observó producción de pseudoneces. Al suministrar *T. suecica* en flujo continuo la extrapolación del EPC estimado con base a una hora sólo es válida para el intervalo de tiempo previo a la producción de pseudoneces.

14.) El suministro de *P. lutheri* puede efectuarse en cualquiera de las concentraciones experimentales en raciones diarias de hasta el 9 % del peso seco del tejido blando del organismo.

15.) Para maximizar el uso de raciones altas de *T. suecica*, una estrategia adecuada podría ser el proveer la ración en concentraciones menores a las utilizadas en este estudio o bien realizar el suministro de la ración 2 ó más

porciones.

16.) Para el mantenimiento de adultos de H. capax el rango térmico más adecuado es de 15 - 20° C.

VI. LITERATURA CITADA

- Acuña, A. 1978. Investigaciones básicas y aplicadas sobre aspectos científicos y tecnológicos del cultivo de mejillones. Inst. Oceanogr. Univ. de Oriente. pp 37.
- Aguirre, M.P. 1979. Biología del mejillón (*Mytilus edulis*) de cultivo de la Ria de Vigo. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 5(3):107 - 159.
- Alderdice, D.F. 1972. Factor combinations: response of marine poikilotherms to environmental factor acting in concert, p. 1659-1722. En: Marine Ecology. Vol. 1 Environmental factors, parte 3 (O. Kinne, ed.). Wiley-Interscience, London.
- Ali, R.M. 1970. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Diatella arcuata*. Mar. Biol. 6:291-302.
- Ansell, A.D. 1973. Oxygen consumption by the bivalve *Donax vittatus* (da Costa). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 11:311-328.
- Bardach, J.E., J.H. Raydner y W.O. McLaren. 1972. Aquaculture. The farming and husbandry of freshwater and marine organisms. Wiley-Interscience. New York. 868 pp.
- Bayne, B.L. 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress, p. 259-277. En: Physiological ecology of estuarine organisms (F.J. Vernberg ed). University of South Carolina Press, Columbia.

- Bayne, B.L. 1985. Biological effects of stress and pollution in marine animals: ideas and techniques. Praeger Press., New York.
- Bayne, B.L. y R.C. Newell. 1983. Physiological energetics of marine molluscs, p. 407-515. En: The Mollusca. Vol. 4. Physiology, parte 1. (A.J.M. Saleuddin y K.M. Wilbur, ed). Academic Press., New York.
- Bayne, B.L. y R.J. Thompson. 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. Helgolander. Wiss. Meeresunters. 20:526-552.
- Bayne, B.L., R.J. Thompson y J. Widdows. 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L., p. 181-193. En: Effects of temperature on ectothermic organisms (W. Wieser, ed) Springer-Verlag, Berlín.
- Bayne, B.L., R.J. Thompson y J. Widdows. 1976. Physiology: I, p. 121-206. En: Marine Mussels: their ecology and physiology (B.L. Bayne, ed). Cambridge University Press, Cambridge. 506 pp.
- Bayne, B.L. y J. Widdows. 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. Oecologia 37:137-162.
- Brown, R.A. y R. Seed. 1977. *Modiolus modiolus* (L.) An autoecological study. Proc. 11th Europ. Symp. Mar. Biol. Pergamon Press. 93-100.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of Gulf of

- California. The University of Arizona Press., Tucson.
513 pp.
- Buxton, C.D., R.C. Newell y J.G. Field. 1981.
Response-Surface analysis of the combined effects of
exposure and acclimation temperatures on filtration,
oxygen consumption and scope for growth in the oyster
Ostrea edulis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 6:73-82.
- Cayré, P. 1978. Etude de la moule *Perda perda* L. et des
possibilités de mytiliculture en République Populaire du
Congo. Cah. O.R.S.T.O.N. Ser Oceanogr. 16 (1):9-17.
- Chanley, P. 1970. Larval development of the hooked mussel,
Brachidontes recurvus Rafinesque (Bivalvia:Mytilidae)
including a literature review of larval characteristics of
the mytilidae. Proceeding of the National Shellfisheries
association. 60:86-94.
- Comeley, C.A. 1978. *Modiolus modiolus* (L.) from the Scottish
west coast. I. Biology. Ophelia 17 (2):167-193.
- Comeley, C.A. 1981. The physical and biochemical condition of
Modiolus modiolus (L.) in Shetland voes. Proc. of the
Royal Soc. of Edimburgh. 229-321.
- Conover, R.J. 1966 a. Assimilation of organic matter by
zooplankton. Limnol. Oceanogr. 11 (3):338-345.
- Conover, R.J. 1966 b. Factors affecting the assimilation of
organic matter by zooplankton and the question of
superfluous feeding. Limnol. Oceanogr. 11 (3):346-354.
- Coughlan, J. 1969. The estimation of filtering rate from the

clearance of suspensions. Mar. Biol. 2:356-358.

DAVIDS, C. 1964. The influence of suspensions of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.). Netherlands Journal of Sea Research 2(2):233-249.

De Schweinitz, E.R. y R.A. Lutz. 1976. Larval development of the northern horse mussel, *Modiolus modiolus* (L.) including a comparison with the larvae of *Mytilus edulis* L. as an aid in planktonic identification. Biol. Bull. 150:348-360.

Epifanio, C.E. 1979. Growth in bivalve molluscs: nutritional effects of two or more species of algae in diet fed to the american oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) and the hard clam *Mercuraria mercenaria* (L.) Aquaculture 18:1-12.

Epifanio, C.E. y J. Ewart. 1977. Maximum ration of four algal diets for the oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Aquaculture 11:13-29.

Foster-Smith, R.L. 1975 a. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 17:1-22.

Foster-Smith, R.L. 1975 b. The effect of concentration of suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 55:411-418.

- Gabbott, P.A. y B.L. Bayne. 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 53:269-286.
- Griffiths, R.J. 1981. Aerial exposure and energy balance in littoral and sublittoral *Choromytilus meridionalis* (L.) (Bivalvia). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 52:231-241.
- Guillard, R.R. 1973. Division rates, p. 289-311. En: Handbook of phyecological methods (J.R. Stein, ed.). Cambridge University Press., New York. 448 pp.
- Haven, D.S. y R. Morales-Alamo. 1970. Filtration of particles from suspension by the american oyster *Crassostrea virginica*. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 139:248-264.
- Higgins, P.J. 1980 a. Effects of food availability on the valve movements and feeding behaviour of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). Valve movements and periodic activity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 45 (1):229-244.
- Higgins, P.J. 1980 b. Effects of food availability on the valve movements and feeding behaviour of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). Feeding rates and Behaviour. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 46(2):17-27.
- Keen, A.M. 1971. Sea shells of tropical west America. Stanford University Press. 208 pp.
- Kinne, O. 1970. Temperature:animal invertebrates, p. 407-514. En: Marine Ecology, Vol 1. Environmentalis

- factors, parte I (O. Kinne, ed). Wiley-Interscience, London. 681 pp.
- Kiorboe, T., F. Møntenberg y O. Nohr. 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 51:243-255.
- Korringa, . 1976. Farming marine organisms low in the food chain. A multidisciplinary approach to edible sea weed, mussel and clam production. Elsevier. Sci. Pub. Co. 264 pp.
- Langton, R.W., J.E. Winter y 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.
- Loosanoff, V.L. y J.B. Engle. 1947. Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters. Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. U.S. 51:31-57.
- Lucas, A. y P.G. Beninger. 1985. The use of physiological condition indices in marine bivalves aquaculture. Aquaculture 44:187-200.
- Mann, R. 1979. The effect of temperature on growth, physiology and gametogenesis in the manila clam *Tapes philippinarum*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 38:121-133.
- Martin, M. y G. Ichikawa. 1983. Procedures for performing scope for growth measurement in mussels. Marine Pollution Studies Laboratories. California Department of Fish and Game. Monterey, Ca. 93940.

- Mason, J. 1972. The cultivation of the European mussel, *Mytilus edulis* Linnaeus. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 10:437 - 460. Manuscrito 18 pp.
- Morton, B. 1971. The biology and functional morphology of *Modiolus metcallei* (Bivalvia, Mytilidae) from Singapore Mangrove. Malacologia. 16 (2):501-517.
- Navarro, J.M. y J.E. Winter. 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. Mar. Biol. 67:255-266.
- Newell, R.C. y L.R. Kofoed. 1977. Adjustment of the components of energy balance in the gastropod *Crepidula fornicata* in response to thermal acclimation. Mar. Biol. 44:275-286.
- Olguín Espinoza, G. 1987. Estudio de Cu, Zn, Cd y Hg biológicamente disponibles en el Valle de Mexicali y Alto Golfo de California. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. (En proceso).
- Orduña Rojas, J. 1986. Desove y desarrollo embriológico y larval del mejillón *Modiolus capax* Conrad (Bivalvia:Mytilidae) en condiciones controladas. Tesis Profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C.
- Parulekar, A.H., Z.A. Anzari, S.N. Harkantra y A. Nair. 1978. Growth of weaving mussel, *Modiolus metcallei* (Hanley) in the Mandovi River Goa. Indian J. Mar. Sci.

7 (1):51-53.

Klisgard, H.U. 1977. On measurements of the filtration rates of suspension feeding bivalves in a flow system. *Ophelia* 16 (2):167-173.

Klisgard, H.U. y F. Møhlenberg. 1979. An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration. *Mar. Biol.* 52:61-67.

Rodríguez, O.D. y J.W. Day. 1978. An ecological study of *Modiolus demissus gradosissimus* Sowerby in Louisiana (USA). *An. Centro de Ciencias del Mar y Limnol. U.N.A.M.* 5 (1):215-224.

Romberger, H.P. y C.E. Epifanio. 1981. Comparative effects of diets consisting of one or two algal species upon assimilation efficiencies and growth of juvenile oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Aquaculture* 25:77-87.

Sanina, L.V. 1976. Rate and intensity of filtration in some Caspian Sea bivalve mollusks. *Oceanology (U.S.S.R.)* 15:496-498.

Schulte, E.H. 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 30:331-341.

Seed, R. y R.A. Brown. 1975. The influence of reproductive cycle, growth and mortality on populations structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Mytilus edulis* L. (Molluscs:Bivalvia). *Proc. 9th Europ.*

- Mar. Biol. Symp. 257-274.
- Shumway, S.E. 1982. Oxygen consumption in oysters: an overview. Marine Biology Letters 3:1-23.
- Snedecor, G.W. y W.G. Cochran. 1971. Métodos estadísticos. C.E.C.S.A., México. 703 pp.
- Sprung, M. 1984. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. Mar. Ecol. Prog. Ser. 17:283-293.
- Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 167. 2a ed. 311 pp.
- Stromgren, T. 1976. Growth rates of *Modiolus americanus* (Leach) in relation to mechanical disturbance and darkness. Bull. Mar. Sci. 26(3):410-413.
- Thompson, R.J. y B.L. Bayne. 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 9:111-124.
- Thompson, R.J. y B.L. Bayne. 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 27:317-326.
- Tsikhon-Lukanina, Ye.A. 1983. Food assimilability in bottom mollusks. Oceanology 22(5):619-623. traducción de Okeanologiya 22(5) 1982.
- Vahl, U. 1972. Particle retention and relation between water transport and oxygen uptake in *Chlamys opercularis*, (Bivalvia). Ophelia 10:67-74.

Villaescusa Celaya, J.A. 1987. Distribución geográfica y temporal de hidrocarburos clorados en el Valle de Mexicali y Alto Golfo de California. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. (En proceso).

Walne, P.R. 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera *Ostrea*, *Crassostrea*, *Mercenaria* and *Mytilus*. Fish. Invest. Minist. Agric. Fish Food (G.B.) Ser. II. 25:62 pp.

Walne, P.R. 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rates of five species of bivalves. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 52:345-374.

Walne, P.R. 1979. Culture of bivalve mollusc 50 years experience at Conway. 2a. Fishing News Books Ltd. Farnham. 190 pp.

Welch, H. E. 1968. Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. Ecology 49:755-759.

Widdows, J. 1973 a. The effects of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. Netherlands J. Sea Research 7:387-398.

Widdows, J. 1973 b. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 20:269-276.

Widdows, J. 1978 a. Physiological indices of stress in

Mytilus edulis. J. Mar. Biol. Ass. U. K.
58:125-142.

Widdows, J. 1978 b. 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. y B.L. Bayne. 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 51(4):827-843.

Widdows, J., P. Fieth y C.M. Worral. 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 50:195-207.

Widdows, J., D.K. Phelps y W. Galloway. 1980-81. Measurement of physiological condition of mussel transplanted along a pollution gradient in Narragansett Bay. Marine Environmental Research 4:181-194.

Winberg, C.G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd. Can. (Transl.ser.) 194.

Winter, J.E. 1969. Über den Einfluß der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus*. Mar. Biol. 4:87-135.

Winter, J.E. 1970. Filter feeding and food utilization in *Arctica islandica* L. and *Modiolus modiolus* L. at different food concentrations., p. 126-206 En: Marine food chains (J.R. Steele, ed). Oliver and Boyd. Edinburgh.

Winter, J.E. 1973. The filtration rate of Mytilus edulis and its dependence on algal concentration, measured by continuous automatic recording apparatus. Mar. Biol. 22:317-328.

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

VII. APENDICE

Tabla a. Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los valores observados en la tasa de filtración de M. capax en respuesta a las diferentes condiciones experimentales de temperatura (T) y de concentración alimenticia (A) utilizando las microalgas P. lutheri (a) o T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones. Valores en l/h/gr PS

(a)						(b)					
P. lutheri						T. suecica					
(A)	(T)	15	20	25	30	(A)	(T)	15	20	25	30
(mgPS/l)						(mgPS/l)					
2.90 (X)		0.748	0.412	0.989	1.368	2.76 (X)		1.036	0.881	1.129	0.859
(e)		0.184	0.052	0.049	0.419	(e)		0.176	0.138	0.077	0.105
4.35 (X)		0.847	0.244	0.672	0.686	4.14 (X)		1.045	---	1.611	0.738
(e)		0.007	0.089	0.254	0.119	(e)		0.086	---	0.287	0.060
5.80 (X)		0.506	0.343	0.407	0.370	5.75 (X)		0.869	---	0.800	0.419
(e)		0.024	0.043	0.048	0.109	(e)		0.055	---	0.101	0.179
7.25 (X)		0.416	0.413	0.334	0.484	6.90 (X)		0.598	0.368	0.915	0.142
(e)		0.070	0.057	0.056	0.055	(e)		0.064	0.038	0.272	0.024

Tabla b. Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los valores observados en la tasa de clarificación de M. capax en respuesta a las diferentes condiciones experimentales de temperatura (T) y concentración alimenticia (A) utilizando las microalgas P. lutheri (a) o T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones. Valores en mg PS/h/gr PS.

(a) P. lutheri					(b) T. suecica				
(A) (T)	15	20	25	30	(A) (T)	15	20	25	30
(mgPS/l)					(mgPS/l)				
2.90 (X)	2.146	1.329	2.595	3.819	2.76 (X)	2.735	2.169	3.185	2.425
(e)	0.538	0.027	0.275	0.941	(e)	0.483	0.317	0.246	0.084
4.35 (X)	3.599	1.163	2.658	3.019	4.14 (X)	4.319	---	6.148	3.116
(e)	0.071	0.383	0.728	0.493	(e)	0.179	---	0.646	0.199
5.80 (X)	2.753	1.888	2.348	2.128	5.75 (X)	4.745	---	4.356	2.357
(e)	0.173	0.140	0.294	0.695	(e)	0.626	---	0.591	0.943
7.25 (X)	2.970	2.973	2.435	3.358	6.90 (X)	4.145	2.453	6.425	1.030
(e)	0.447	0.401	0.423	0.292	(e)	0.295	0.125	2.036	0.137

Tabla c. Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los valores observados en la eficiencia de asimilación porcentual de M. capax en respuesta a las diferentes condiciones experimentales de temperatura (T) y concentración alimenticia (A) utilizando las microalgas P. lutheri (a) o T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones. Valores en %.

P. lutheri						T. suecica					
(a)			(b)								
(A)	(T)	15	20	25	30	(A)	(T)	15	20	25	30
(mgPS/L)						(mgPS/l)					
2.90 (X)		67.06	82.27	77.43	86.59	2.76 (X)		51.15	46.27	52.16	63.01
(e)		11.66	5.04	5.37	4.60	(e)		14.34	12.49	14.26	6.67
4.35 (X)		79.27	86.54	74.37	86.15	4.14 (X)		77.69	79.20	41.97	49.00
(e)		9.22	2.92	10.63	0.70	(e)		6.06	3.57	8.16	3.43
5.80 (X)		65.61	72.39	78.11	89.43	5.75 (X)		57.79	41.61	31.43	61.96
(e)		8.30	8.18	5.08	2.95	(e)		14.03	17.15	16.46	10.20
7.25 (X)		73.87	75.52	56.84	89.34	6.90 (X)		64.22	54.49	29.46	63.40
(e)		8.28	5.68	9.35	3.60	(e)		17.60	10.16	13.20	6.30

Tabla d. Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los valores observados en la tasa de consumo de oxígeno de M. capax en respuesta a las diferentes condiciones experimentales de temperatura (T) y concentración alimenticia (A) utilizando las microalgas P. lutheri (a) o L. suecica. Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones. Valores en ml O₂/h/gr PS.

(a)						(b)					
P. lutheri						T. suecica					
(A)	(T)	15	20	25	30	(A)	(T)	15	20	25	30
(mgPS/l)						(mgPS/l)					
2.90 (X)		0.178	0.169	0.589	0.859	2.76 (X)		0.215	---	0.491	0.688
(e)		0.030	0.039	0.030	0.045	(e)		0.032	---	0.033	0.033
4.35 (X)		0.279	0.329	0.555	0.780	4.14 (X)		0.359	---	0.487	0.706
(e)		0.060	0.042	0.079	0.041	(e)		0.057	---	0.052	0.007
5.80 (X)		0.249	0.264	0.602	0.921	5.75 (X)		0.265	---	0.473	0.606
(e)		0.018	0.062	0.032	0.059	(e)		0.064	---	0.066	0.083
7.25 (X)		0.427	0.313	0.748	0.929	6.90 (X)		0.295	---	0.555	0.739
(e)		0.120	0.037	0.044	0.035	(e)		0.099	---	0.078	0.033
total (X)		0.280	0.270	0.620	0.870	total (X)		0.290	---	0.500	0.680
(Q10)		0.92	5.27	1.96		(Q10)			2.97	1.85	

Tabla e. Medias ($\bar{X}$) y errores estándar (e) de los valores observados en la tasa de excreción amoniacal de M. capax en respuesta a las diferentes condiciones experimentales de temperatura (T) y concentración alimenticia (A) utilizando las microalgas P. lutheri (a) o T. suecica (b). Estimaciones con un mínimo de 3 observaciones. Valores en $\mu\text{g N}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{gr PS}$.

(a)						(b)					
P. lutheri						T. suecica					
(A)	(T)	15	20	25	30	(A)	(T)	15	20	25	30
(mgPS/l)						(mgPS/l)					
2.90 (X)	4.20	---	---	5.22	6.65	2.76 (X)	---	---	---	---	7.53
(e)	0.82	---	---	2.00	2.86	(e)	---	---	---	---	1.32
4.35 (X)	6.94	---	---	5.98	---	4.14 (X)	---	---	---	---	6.20
(e)	0.79	---	---	2.07	---	(e)	---	---	---	---	1.90
5.80 (X)	---	---	---	---	10.33	5.75 (X)	---	---	8.51	---	8.23
(e)	---	---	---	---	0.47	(e)	---	---	1.73	---	2.55
7.25 (X)	5.39	---	---	5.58	9.52	6.90 (X)	---	---	12.71	---	6.64
(e)	0.92	---	---	1.47	2.96	(e)	---	---	1.73	---	0.59