



ZTF-FCT

Zientzia eta Teknologia Fakultatea
Facultad de Ciencia y Tecnología

GRADO EN BIOLOGÍA

TRABAJO DE FIN DE GRADO

**Bases fisiológicas del crecimiento
diferencial en especies de almeja del
género *Ruditapes*: estudio de
alometrías**

Amaia Autor Cortés

Leioa, Junio 2014



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
1.- INTRODUCCIÓN.....	3
2.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	6
2.1.- Ejemplares utilizados.....	6
2.2.- Mantenimiento.....	7
2.3.- Determinaciones fisiológicas.....	7
2.4.- Estimación de áreas branquiales y pesos de branquias y palpos labiales.....	9
2.5.- Procedimientos estadísticos.....	10
3. - RESULTADOS.....	10
3.1.- PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.....	10
3.1.1.- Tasas de aclaramiento.....	10
3.1.2.- Tasas metabólicas.....	13
3.1.3.- Comparación de alometrías para metabolismos rutina y estándar en almeja japónica.....	16
3.1.4.- Comparación entre exponentes de masa para tasa de aclaramiento y tasa metabólica (rutina).....	17
3.2.- RELACIONES ENTRE PARÁMETROS MORFOLÓGICOS.....	17
3.2.1.- Parámetros de las dimensiones corporales.....	17
3.2.2.- Estructuras implicadas en la adquisición de alimento.....	19
3.2.3.- Comparación de alometrías para tasas de aclaramiento y área branquial.....	20
4.- DISCUSIÓN.....	22
5.- BIBLIOGRAFÍA.....	25

RESUMEN

La coexistencia de las especies *R. philippinarum* y *R. decussatus* en la costa atlántica, empleando los mismos recursos y con tasas de crecimiento diferenciadas, parece indicio de estrategias fisiológicas diferentes. Dichas estrategias pueden identificarse mediante la cuantificación de parámetros fisiológicos que intervienen en el crecimiento, el cual es resultante del balance energético. En el presente estudio, se ha hecho una aproximación a ello, eligiendo como parámetros a analizar, la tasa de aclaramiento (componente de ganancia energética) y la tasa metabólica (componente de pérdida energética). El crecimiento diferencial viene determinado por diferentes combinaciones de comportamientos fisiológicos, recogidos en modelos fisiológicos de crecimiento (modelo de adquisición de energía, de limitación de costes basales y de eficiencia metabólica). Con el objetivo de realizar una comparación inter-específica entre ambas especies, se ha estudiado además la relación alométrica de estos parámetros con el tamaño, ya que la distribución de tamaños es una característica de la población y constituye la base sobre la que se construyen curvas de crecimiento. De acuerdo a informes emitidos por la FAO, *R. philippinarum* presenta mayores tasas de crecimiento por lo que cabría esperar mayor tasa de aclaramiento y menor tasa metabólica en esta especie. Sin embargo los resultados no se corresponden con ello, siendo la tasa de aclaramiento mayor para *R. decussatus* y no encontrándose diferencias en la tasa metabólica. Las relaciones alométricas tampoco difieren entre especies. No se puede asociar la mayor tasa de crecimiento de *R. philippinarum* a ninguno de los modelos de crecimiento, ya que las diferencias inter-específicas en los parámetros estudiados son nulas o contrarias a lo esperado. La falta de disponibilidad de semillas de la especie *R. decussatus* para este estudio limita en parte estas conclusiones, ya que los patrones de crecimiento diferencial pueden diferir profundamente entre estadios juvenil y adulto. Alternativamente las anomalías comentadas podrían explicarse por la presencia de híbridos de ambas especies entre los ejemplares estudiados y donde la heterosis del crecimiento podría disipar las diferencias entre especies.

1.- INTRODUCCIÓN

Las comunidades de almejas (Veneridae) constituyen un importante componente ecológico en los ambientes costeros. Un hecho que ha determinado recientemente la composición de estas comunidades en la costa Atlántica, es la presencia de la especie exótica *Ruditapes philippinarum* o almeja japónica. Debido a su importancia comercial, esta especie fue introducida en numerosos lugares, con el objetivo de incrementar la productividad y servir de fuente de semillas para las empresas de acuicultura. *R. philippinarum* es una almeja originaria de las costas de Asia-Pacífico, que actualmente constituye la mayor contribución al mercado de almejas en Europa (Hurtado et al., 2011). Aunque su introducción se pretendía controlada a instalaciones y parques de cultivo, gran parte de la costa Atlántica Francesa e Ibérica ha sido colonizada a partir de Francia, donde fueron introducidas entre 1972 y 1975 (Bald et al., 2009). En dicha costa, coexiste con la especie autóctona *Ruditapes decussatus* o almeja fina, entre otras especies menos ubicuas.

A pesar de que el valor comercial de la especie japónica es claramente inferior al de la almeja fina, su mayor tasa de crecimiento junto con la irregularidad del rendimiento de la almeja autóctona han sido decisivos en su introducción. No obstante, los beneficios económicos se enfrentan aquí a los perjuicios ecológicos por posible desplazamiento de especies autóctonas, o introducción de parásitos con las nuevas especies. Por ejemplo, en la costa gallega se introdujo el parásito *Perkinsus olseni* junto con ejemplares de almeja japonesa. (Figueras et al., 1992).

Morfológicamente ambas especies son bastante similares, pero se diferencian en la concha, que presenta mayor angulación en *R. philippinarum*, tanto posterior como anteriormente, y, sobre todo, en los sifones, fusionados unas tres cuartas partes en esta especie, a diferencia de *R. decussatus* que los tiene totalmente separados.

Ambas especies son infaunales (viven enterradas en el sustrato), lo que condiciona su modo de alimentación y las características de la dieta natural, de composición muy irregular en cuanto a la densidad de partículas suspendidas y su valor nutricional (contenido orgánico e índice fitoplanctónico), debido a la influencia de la re-suspensión de las capas superficiales del sustrato por acción del oleaje y corrientes de marea.

En su condición de organismos suspensívoros que ocupan la misma posición infaunal enterradas en el sustrato, cabe considerar que ambas especies utilicen los mismos recursos y su coexistencia en la costa cantábrica con tasas de crecimiento diferenciadas (FAO, 2006) podría ser indicio de diferentes estrategias fisiológicas. La identificación de estas estrategias requeriría la cuantificación de los principales parámetros fisiológicos que intervienen en el crecimiento, considerado éste como resultante de un balance entre componentes de ganancia (asociada a la adquisición, digestión, absorción y asimilación de alimento) y pérdida (disipación metabólica) de

energía. Con objeto de realizar una aproximación al estudio de estas estrategias, el presente estudio se centra en el análisis comparado de la tasa de aclaramiento (parámetro que determina la adquisición de alimento) y de la tasa metabólica, medida tanto en condiciones de rutina como basales.

La tasa de aclaramiento es una medida de la actividad filtradora que corresponde al proceso de captura del alimento en los organismos suspensívoros. En bivalvos, el aclaramiento de las partículas suspendidas se lleva a cabo en las branquias, estructuras lamelares (formadas por una serie de filamentos ciliados) capaces de generar corrientes de agua, que ingresa en la cavidad paleal mediante el sifón inhalante y sale al exterior por el sifón exhalante. La intensidad de este proceso de bombeo está, en consecuencia, estrechamente determinado por el área branquial. Las partículas suspendidas en el agua son retenidas por los filamentos ciliados y, posteriormente, transportadas hasta los palpos labiales, próximos a la boca, encargados de regular la cantidad y composición, en su caso, del alimento a ingerir. Conviene indicar que no todas las partículas suspendidas se retienen con igual eficiencia: En bivalvos en general, las de diámetro superior a 3 μm se retienen con eficiencias próximas al 100%, mientras esta eficiencia se reduce drásticamente con el descenso del tamaño de las partículas (Riisgård, 1988; Stuart and Klumpp, 1984; Villiers and Allanson, 1988).

La tasa metabólica, o tasa de consumo de oxígeno representa la parte principal de los costes energéticos asociados a los procesos vitales. A los efectos de este estudio, dichos costes pueden dividirse en costes de mantenimiento, asociados al mantenimiento de la homeostasia celular y de la integridad funcional del organismo, y costes de crecimiento. La tasa de consumo de oxígeno determinada en condiciones basales representa estos costes de mantenimiento o metabolismo estándar. Por su parte, la tasa respiratoria de rutina (en condiciones normales de actividad) representa la suma de dichos costes de mantenimiento y de los correspondientes al crecimiento (Parry, 1983).

Dado que tasa de aclaramiento y tasa metabólica representan componentes fisiológicos del crecimiento es importante comprender cómo se integran las posibles diferencias en el comportamiento de estas tasas para producir efectos diferenciales en el crecimiento. Prácticamente la totalidad de la información sobre este asunto ha sido obtenida en comparaciones intra-específicas, asociadas al estudio fisiológico de líneas de crecimiento diferenciadas (Bayne, 2000; Dickie et al., 1984; Mallet and Haley, 1983; Pace et al., 2006; Tamayo et al., 2011), pero es razonable suponer que las conclusiones alcanzadas en estos estudios sean de aplicación también a las comparaciones inter-específicas como la que se plantea en este trabajo. Bayne et al. (1999) han formalizado, en una serie de modelos, las diferentes combinaciones posibles de comportamientos fisiológicos responsables de diferencias inter-individuales de crecimiento en

bivalvos: modelos de adquisición de energía, de limitación de costes basales y de eficiencia metabólica. En lo que se refiere a la especie *R. philippinarum*, el mayor potencial de crecimiento que muestran unos individuos sobre otros se debe a una combinación de mayores tasas de filtración (modelo de adquisición de energía) y menores costes metabólicos de crecimiento (modelos de eficiencia metabólica) (Tamayo et al., 2011).

Otro aspecto a tener en cuenta en cualquier aproximación al crecimiento es la distribución de tallas de los individuos; una característica de la población que constituye, a la vez, la base sobre la que se construyen las curvas de crecimiento. Para explicar estas curvas es preciso comprender la dependencia entre los componentes fisiológicos del crecimiento (las tasas que gobiernan procesos de adquisición de energía y gasto metabólico) y el tamaño, la cual es de naturaleza alométrica. Para la formulación de estas relaciones alométricas se utiliza la expresión potencial $Y = a W^b$, donde Y representa la tasa fisiológica, W es el peso, a la constante de proporcionalidad, y b la potencia o exponente de masa que cuantifica la dependencia de la tasa fisiológica con el peso corporal. (Randall et al., 2002).

En este trabajo se aborda la determinación de tasas de aclaramiento y tasas metabólicas (rutina y estándar) en ejemplares de almeja japónica y almeja fina comprendidos en un amplio rango de tallas, con el objetivo de establecer las relaciones alométricas de dichas tasas en cada especie y llevar a cabo una comparación inter-específica de las tasas fisiológicas basada en dichas relaciones. La hipótesis de trabajo es que las mayores tasas de crecimiento comunicadas para la almeja japónica se expresen en forma de mayores tasas de aclaramiento, menores tasas metabólicas o una combinación de ambas respuestas, por comparación con la especie autóctona de crecimiento más lento. Sin embargo, informes sobre hibridación de ambas especies en áreas de la costa donde coexisten (Hurtado et al., 2011), unidos a evidencias preliminares de heterosis de crecimiento (mayor crecimiento de los híbridos: Hedgecock et al., 1995; Hedgecock et al., 1996), obtenidas en nuestro laboratorio a partir de híbridos de ambas especies, dejan abierta una línea de interpretación alternativa.

2.- MATERIAL Y MÉTODOS

2.1.- Ejemplares utilizados

Debido al interés en las relaciones alométricas con el tamaño de parámetros morfológicos y tasas fisiológicas de las especies *R. philippinarum* y *R. decussatus* y las posibles diferencias interespecíficas, se ha tratado de cubrir el mayor rango posible de tallas. En el caso de la especie *R. decussatus*, se utilizaron ejemplares adultos de entre aproximadamente 15 y 50mm (entre 2 y 30g de peso vivo). En el caso de *R. philippinarum* el rango de los adultos es similar, pero se incorporaban al estudio semillas de rango de tallas comprendido entre 1 y 15 mm (entre 0,02-0,7g), lo cual permitió ampliar el rango de tallas utilizado para esta especie.

Los ejemplares adultos de ambas especies fueron recogidas por mariscadores en el submareal de la marisma de Santoña (Cantabria). La semillas, en el caso de *R. philippinarum*, fueron suministradas por la planta de cultivos Tinamenor S.L. (Pesués, Cantabria, España).

2.2.- Mantenimiento

En el laboratorio, los ejemplares adultos de cada una de las especies y las semillas se mantuvieron en tanques separados, con aireación constante y mantenidos con un mismo régimen de alimentación dentro de un sistema de agua de mar recirculante regulado a una temperatura entre 15-16°C. La dieta se suministraba a los tanques de alimentación a partir de un stock concentrado de microalgas mediante una línea de alimentación conectada a una bomba peristáltica de régimen regulable. Este régimen se ajustaba frecuentemente a la demanda para mantener una concentración constante de alimento en los tanques (20 000 partículas ml⁻¹, que representan un volumen empaquetado de partículas de entre 1,5 y 2 mm³ l⁻¹). Esta concentración se medía con un equipo Coulter Multisizer 3 en muestras de agua tomadas de los tanques. La dieta de mantenimiento consistía en un cultivo de la microalga *Isochrysis galbana* producido en continuo en el laboratorio, enriquecido mediante la adición de un preparado comercial (ShellfishDiet 1800™ de Reed Mariculture) que incorpora una mezcla de microalgas concentradas (géneros *Isochrysis*, *Pavlova*, *Thalassiosira* *Tetraselmis*).

2.3.- Determinaciones fisiológicas

El estudio fisiológico se ha centrado en dos parámetros clave relacionados con el balance energético: La tasa de aclaramiento y la tasa metabólica. En el caso de esta última se han diferenciado dos niveles metabólicos: El metabolismo de rutina (determinado bajo condiciones de alimentación) y el metabolismo estándar (determinado en condiciones de ayuno para excluir los costes metabólicos asociados a la actividad alimenticia así como los derivados de la asimilación del alimento).

Para el tratamiento de las relaciones con el tamaño (alometrías), dichos parámetros fisiológicos se establecieron en unos 25-30 individuos de talla variable por especie (en los rangos anteriormente indicados), utilizando determinaciones individuales, en el caso de los adultos, o grupos de individuos de tamaño uniforme, en el caso de las semillas.

2.3.1.- Tasa de aclaramiento

La tasa de aclaramiento (CR) o volumen de agua depurado de partículas por unidad de tiempo es una medida de la actividad filtradora en organismos suspensívoros. Para su determinación, cada individuo (o grupo de individuos de tamaño uniforme en el caso de las semillas) se dispone dentro de una cámara provista de circulación interna, con una entrada y una salida entre las cuales se crea un flujo regulable. Un sistema de estas cámaras va montado sobre un reservorio de agua de mar que alimenta el flujo de las cámaras mediante una bomba sumergible y recoge sus salidas, de forma que se crea un movimiento constante de agua a través de las cámaras (Tamayo et al., 2011). El reservorio está provisto de aireación para mantener homogénea la concentración de partículas, que se mantiene constante mediante la adición de la cantidad de dieta requerida para compensar la actividad filtradora de los animales. Los principios de esta regulación son los mismos que se han explicado a propósito del control de la concentración de partículas en los tanques de mantenimiento. Sin embargo, a diferencia de las condiciones de mantenimiento, el stock de dieta suministrado en este caso es un cultivo monoalgal de *Isochrysis galbana*. Las ventajas de la dieta monoalgal para la medición de este parámetro reside en la homogeneidad de talla de las partículas en relación a la dieta mixta de mantenimiento (más completa desde el punto de vista de la composición nutricional). Esta homogeneidad limita los efectos, sobre la medición de CR, de una posible retención diferencial de partículas en función de su tamaño; en especial la menor eficiencia de retención de partículas muy pequeñas que daría lugar a una subestimación de los valores de CR. El rango de tallas de las células de *I. galbana* es de 4 a 6 µm de diámetro, por lo que no se contabilizaron en el recuento partículas de talla < 3,5 µm.

En este sistema abierto, CR (ml h⁻¹) se calcula a partir de los valores de concentración de partículas (medida con un Multisizer 3) en muestras de agua tomadas a la salida de las cámaras y del flujo, de acuerdo con la expresión (Crisp, 1971):

$$CR = F/n * ((C_i - C_o)/C_i)$$

Donde F es el flujo (l h⁻¹); n el número de animales, que varía entre 1 (en las determinaciones con adultos) y 100 (en las determinaciones con la semilla de talla menor); y C_i y C_o son las concentraciones de partículas en los flujos de salida del control (cámara sin animales) y las cámaras experimentales, respectivamente.

Los flujos fueron regulados individualmente para proporcionar reducciones de la concentración de partículas entre un 20 y 35%. La experiencia en este tipo de determinaciones indica que estos flujos son suficientemente elevados para evitar que el agua sea filtrada más de una vez antes de abandonar la cámara (que ocasionaría una subestimación de CR) al tiempo que dan lugar a reducciones suficientes para una estimación precisa de las diferencias de concentraciones.

Se disponía de 10 cámaras experimentales más la cámara control, por lo que se realizaron las determinaciones en tandas de 10 animales empleando en cada caso 5 para cada especie, al objeto de que la comparación interespecífica incluyera individuos medidos, no sólo en las mismas condiciones particulares de concentración sino incluso en los mismos intervalos temporales. Con cada serie de 10 animales, de tamaño uniforme, se procedía a un periodo de acomodación en las cámaras de unos 2 días seguido de un periodo de mediciones repetidas durante 2-3 días durante los que se efectuaban 10-15 determinaciones de CR, descartándose los valores nulos correspondientes a aquellos animales que permanecían cerrados. Los valores obtenidos para cada cámara se promediaban a lo largo del tiempo para uniformizar posibles oscilaciones cíclicas debidas a ritmos circadianos o de otro tipo.

2.3.2.- Tasas metabólicas

Se midieron como tasas del consumo de oxígeno (VO_2 : $mO_2 h^{-1}$) medidas en sistema cerrado. Las almejas se colocaban en cámaras individuales de capacidades diferentes en función del tamaño del animal: tubos Falcom (de unos 40-50ml de capacidad), empleados para las semillas más pequeñas entre 0,02 y 0,05g, cámaras de 140-160ml de capacidad para almejas de entre 2 y 15 g y cámaras de 250-270ml para las almejas mayores, de peso superior a 15g. Los animales se introducían en estas cámaras llenas de agua de mar saturada con aire y el sistema se sellaba (para evitar el contacto del agua con la atmósfera) con un tapón perforado a través del cual se insertaba una sonda (LDO de HACH (LANGE)) conectada a un oxímetro (Medidor HQ40d multi electrodo de oxígeno STD HACH (LANGE)) para la lectura de concentraciones de oxígeno. Las cámaras se sumergían en un baño de agua regulado a 16 °C, para el control de la temperatura. Las tasas de consumo de oxígeno se establecían a partir del descenso en su concentración medida con la sonda a intervalos regulares de tiempo durante un periodo 2-3 horas en el caso del metabolismo de rutina y 4-5 horas para el metabolismo estándar. El uso permanente de un control (cámara sin animal) servía para comprobar la estabilidad de la concentración de oxígeno durante el periodo de medida e introducir correcciones en caso de variación.

Las condiciones estándar se lograban tras un periodo de ayuno de 7 días.

2.4.- Estimación de áreas branquiales y pesos de branquias y palpos labiales

Entre 15 y 30 individuos de cada especie de almeja comprendidos en un rango de entre 11 y 50 mm de longitud de la concha, fueron diseccionadas para establecer las relaciones alométricas entre diferentes órganos relacionados con la capacidad alimenticia, así como la relación entre peso vivo-peso seco de la carne y longitud de la concha.

Tras pesar y medir cada almeja, se abrían las valvas y se fotografiaba una demibranchia de cada animal, junto con una sección de papel milimetrado como referencia de tamaño. Las fotografías fueron utilizadas para estimar el área de la demibranchia de cada ejemplar mediante el programa informático Image J. A partir de dicho valor, se calculó el área branquial multiplicando por 4 (número de demibranchias) el valor obtenido.

Se separaron los palpos labiales y las branquias del resto de la carne. Dichas fracciones se secaron a 100°C en la estufa y se pesaron por separado. El peso seco total de la carne se construyó sumando los pesos de todas estas fracciones.

2.5.- Procedimientos estadísticos

Las relaciones alométricas entre las tasas fisiológicas y el peso vivo (W : mg) fueron expresadas de acuerdo a la ecuación $Y = aW^b$. La constante de proporcionalidad (a) y el exponente de la masa (b) se obtuvieron a partir de las ecuaciones de regresión lineal ajustadas a los datos transformados logarítmicamente. La significación de las diferencias en los coeficientes de regresión (b) y en las ordenadas en el origen o elevaciones de las líneas ($\log a$) correspondientes a distintos grupos de comparaciones se testaron mediante análisis de covarianza (ANCOVA; Zar, 1984). En los casos donde no se observaban diferencias significativas en el exponente de la masa, se calculó una pendiente común (b_c) y las constantes de proporcionalidad (a) fueron recalculadas para la pendiente común a partir de las regresiones $\log a = \log \bar{Y} - b_c * \log \bar{X}$, de acuerdo a Zar (1984). Cuando tampoco había diferencias significativas entre las elevaciones se calculó una ecuación común con pendiente común (b_c) y constante de proporcionalidad común (a_c). Estos análisis se realizaron mediante el programa estadístico R asistido por ordenador.

3. - RESULTADOS

3.1.- PARÁMETROS FISIOLÓGICOS

3.1.1.- Tasas de aclaramiento

La Figura 1 muestra el conjunto completo de datos de tasas de aclaramiento (ml h^{-1}) obtenidos con semillas y adultos de almeja japónica (*Ruditapes philippinarum*), para ilustrar su dependencia con el tamaño, representado por el peso vivo (mg.)

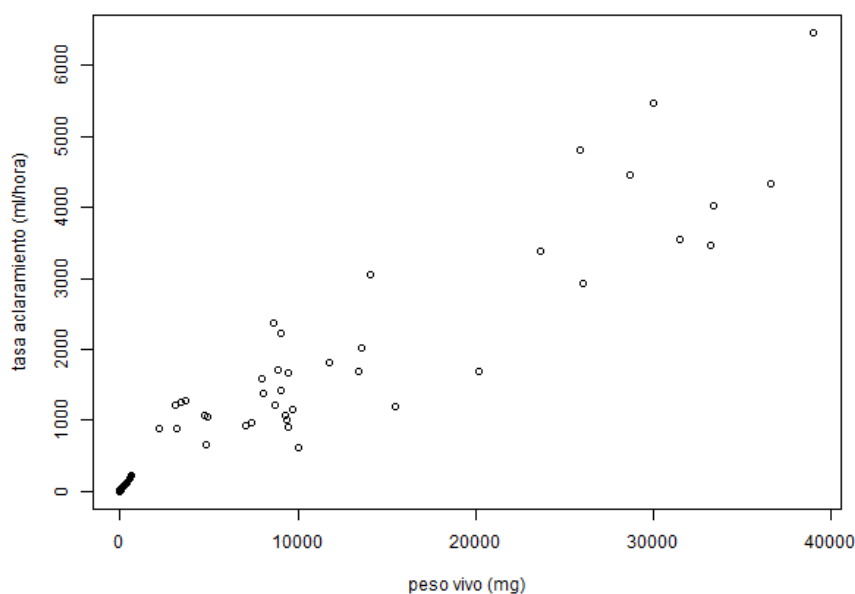


Figura 1. Relación entre tasa de aclaramiento (ml/h) y peso vivo (mg) para la especie *R. philippinarum*. Los puntos en color negro corresponden a las semillas.

El análisis de esta relación se ha particularizado para ambos grupos de edad (semillas y adultos) a fin de establecer sus respectivas relaciones alométricas con el peso y efectuar un análisis de posibles diferencias entre ambos rangos de tamaño mediante procedimientos estadísticos de comparación de líneas de regresión (ANCOVA). Según se muestra en la Figura 2, ambas relaciones para semillas y adultos son altamente significativas ($P < 0.001$). Los resultados del ANCOVA muestran ausencia de diferencias significativas en la pendiente, lo que permite calcular un exponente común de masa $b_c=0,8066$. El ANCOVA tampoco muestra diferencias significativas entre los valores de la ordenada en el origen (elevación), por lo que se obtiene para los dos grupos de edades una expresión común de la relación alométrica: $Y = 0,955 * W^{0,807}$.

La ausencia de datos en semillas de almeja fina impide el cómputo de una ecuación alométrica ajustada a un rango de tallas tan amplio como en el caso de la almeja japónica. En

cambio, dada la coincidencia en el rango de tallas entre adultos de ambas especies, se plantea la posibilidad de una comparación inter-específica basada en las ecuaciones de regresión obtenidas para el grupo de los adultos (Figura 3). Ambas ecuaciones de regresión ajustadas a los datos obtenidos en adultos de almeja japónica y almeja fina fueron altamente significativas ($p < 0.001$). La comparación entre la línea de regresión de cada especie (ANCOVA) muestra ausencia de diferencias significativas en la pendiente, con un exponente común de masa $b_c = 0,6091$. Sin embargo, las elevaciones de las líneas (ordenadas en el origen) eran significativamente diferentes. Las elevaciones de ambas líneas re-calculadas para la pendiente común se muestran en la Tabla 1 e indican valores más elevados en la especie *R. decussatus*. Es decir, las tasas de aclaramiento son sistemáticamente mayores en almeja fina que en almeja japónica, para todos los tamaños comprendidos en el grupo de los adultos.

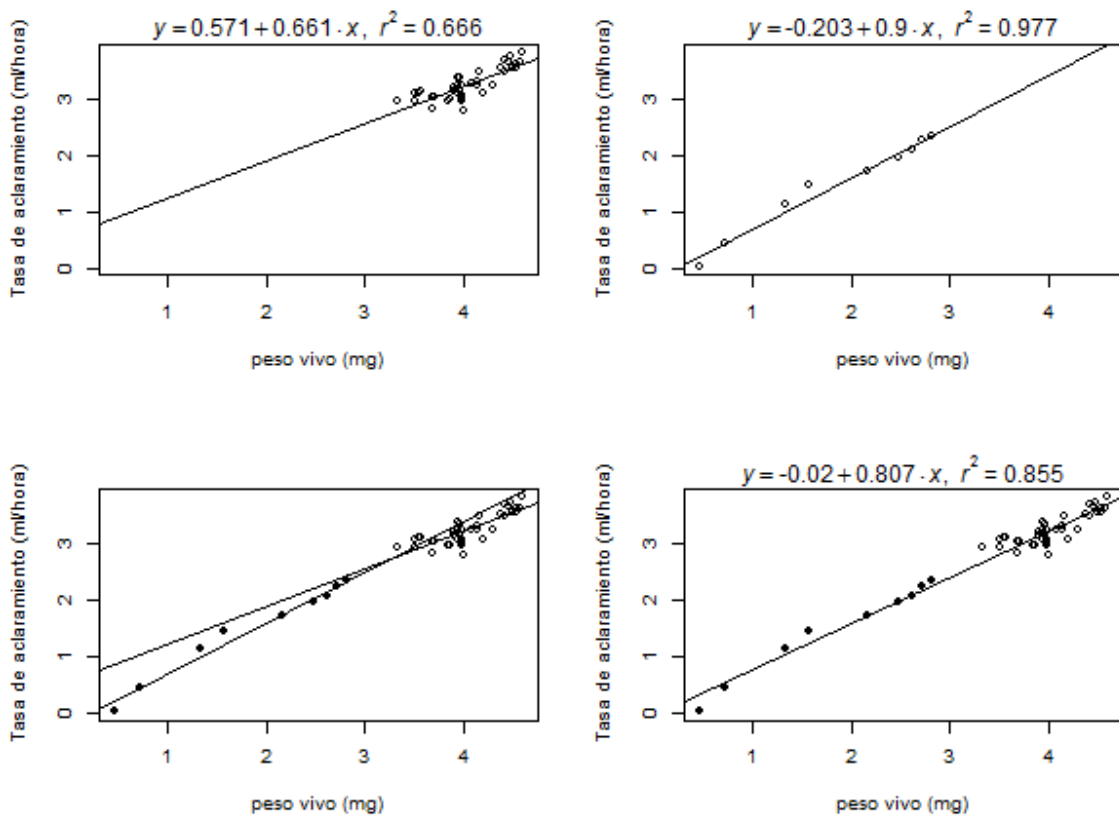


Figura 2. Test ANCOVA para comparar las relaciones alométricas de la tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) con peso vivo (mg) correspondientes a adultos y semillas de *R. philippinarum*. En la imagen superior izquierda, se representa la regresión lineal para los adultos y en la superior derecha la correspondiente a las semillas. En la imagen inferior izquierda se representan ambas líneas de regresión. La ausencia de significación entre pendientes y elevaciones permite calcular una ecuación común: $y = -0,02 + 0,807x$. Puntos llenos: semillas; punto vacíos: adultos.

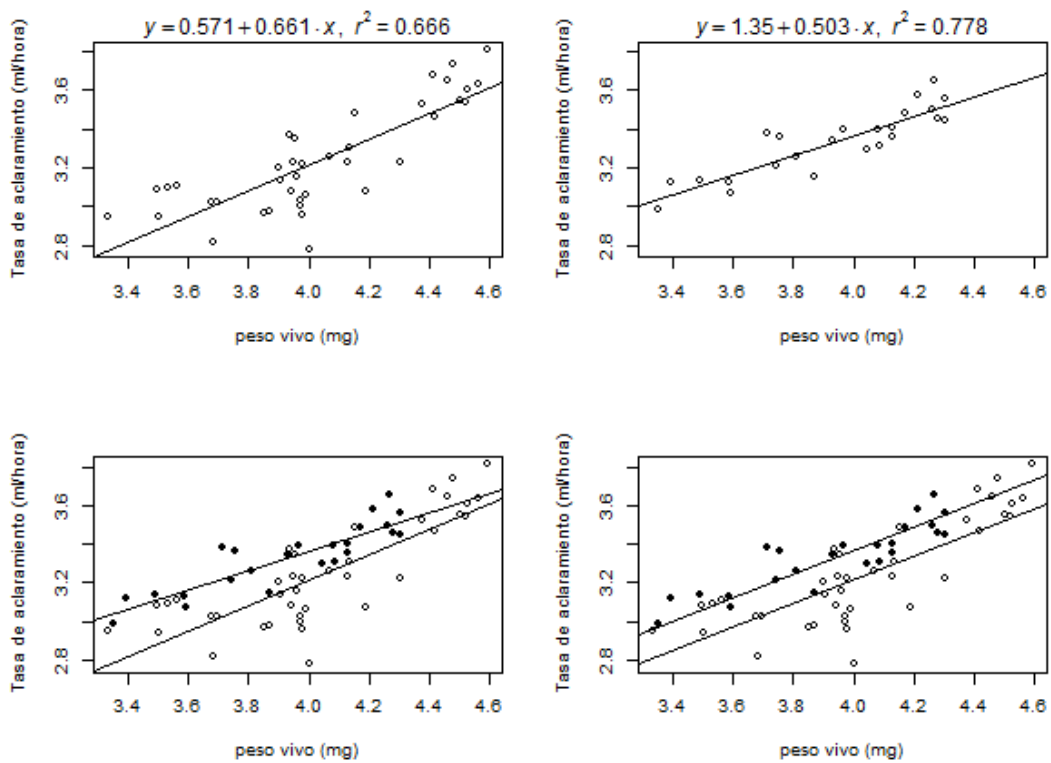


Figura 3. Test ANCOVA para comparar las relaciones alométricas de la tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) con el peso vivo (mg) correspondientes a adultos de *R. philippinarum* y *R. decussatus*. En la imagen superior izquierda, se representa la regresión lineal para *R. philippinarum* y en la superior derecha, la correspondiente a *R. decussatus*. En la imagen inferior izquierda se representan ambas líneas de regresión y, en la inferior derecha, estas líneas ajustadas a una pendiente común y sus elevaciones re-calculadas. En las imágenes inferiores, los puntos llenos corresponden a *R. decussatus* y los vacíos a *R. philippinarum*.

Tabla 1. Resultados de ANCOVA para la comparación inter-específica de las relaciones alométricas de tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) vs peso vivo (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común (b_c).

	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
<i>R. philippinarum</i>	39	0,571 (\pm 0,312)	0,661 (\pm 0,077)	0,666	2,49e-10	0,781	0,609
<i>R. decussatus</i>	24	1,35 (\pm 0,226)	0,503 (\pm 0,0572)	0,778	1,21e-08	0,935	0,609

3.1.2.- Tasas metabólicas

Metabolismo rutina

Para tratar los datos de consumo de oxígeno en condiciones de rutina ($\mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1}$) como una función del peso vivo (mg), se ha seguido la misma secuencia de comparaciones mencionada

en el caso de las tasas de aclaramiento. En primer lugar, se compararon las líneas de regresión para semillas y adultos de *R. philippinarum*, ambas significativas ($p < 0.1$ y $p < 0.001$ respectivamente), según se muestra en la Figura 4. Los resultados de ANCOVA indican ausencia de diferencias significativas en la pendiente entre ambos grupos, permitiendo calcular un exponente común de masa $b_c = 0,7074$. El análisis muestra igualmente ausencia de diferencias significativas en la elevación, por lo que puede computarse una ecuación común para el metabolismo rutina correspondiente a todos los grupos de talla de la almeja japónica: $Y = 0,324 * W^{0,707}$.

Este mismo análisis comparativo de consumo de oxígeno en condiciones de rutina, realizado para adultos de las dos especies, se representa en la Figura 5. Las relaciones son, en ambos casos, significativas ($p < 0.001$ en *R. philippinarum* y $p < 0.02$ en *R. decussatus*). La comparación de ambas mediante ANCOVA no revela diferencias significativas entre pendientes ni elevaciones, siendo el exponente común de masa calculado $b_c = 0,6967$ y la ecuación común para adultos de ambas especies: $Y = 0,347 * W^{0,697}$.

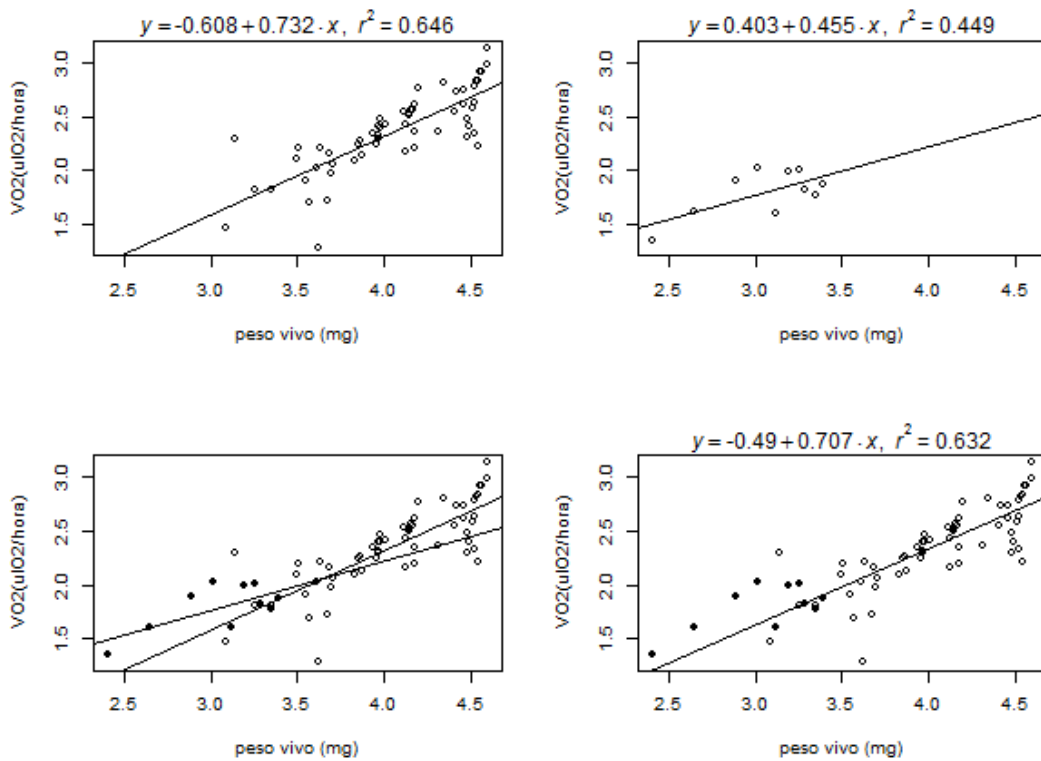


Figura 4. Test ANCOVA para comparar las relaciones alométricas de consumo de oxígeno en condiciones de rutina (VO_2 : μl de O_2 h^{-1}) con el peso vivo (mg) correspondientes a adultos y semillas de *R. philippinarum*. En la imagen superior izquierda se representa la regresión lineal para los adultos y en la superior derecha la perteneciente a las semillas. En la imagen inferior izquierda se representan las regresiones lineales de ambos grupos. La ausencia de diferencias significativas, entre pendientes y elevaciones permite calcular una ecuación común para ambas: $y = -0,49 + 0,707x$. Puntos llenos: semillas; puntos vacíos: adultos.

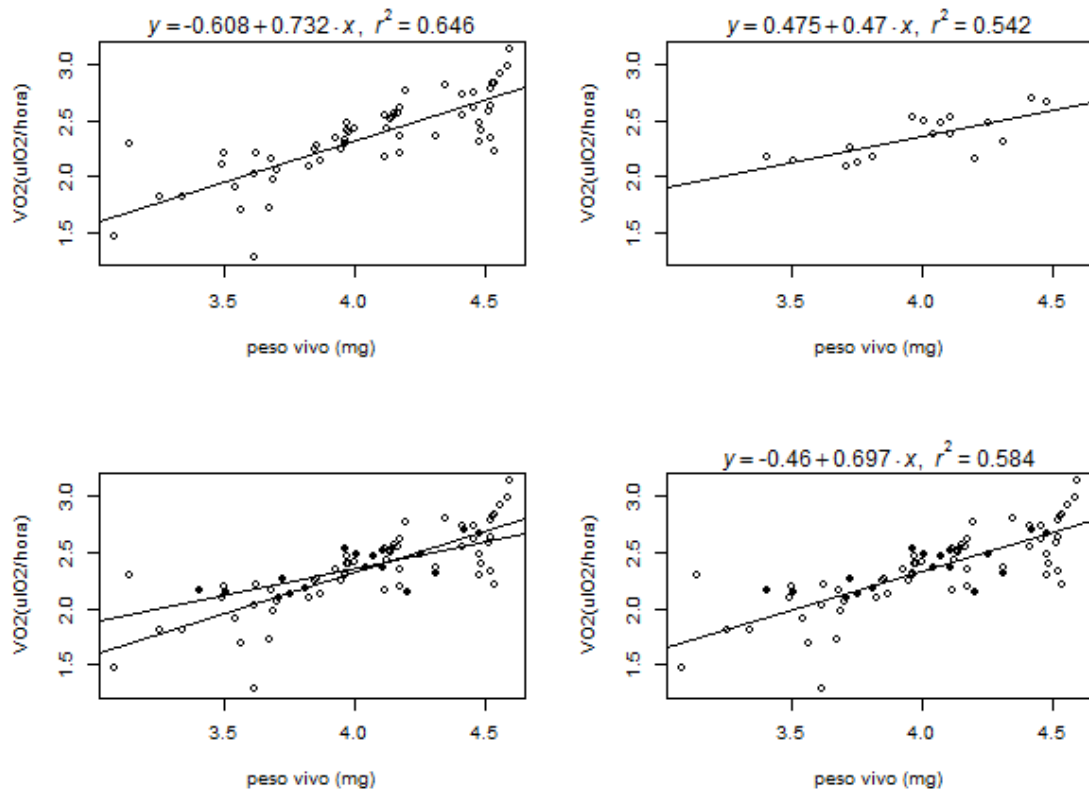


Figura 5. Test ANCOVA para comparar las relaciones alométricas del consumo de oxígeno en condiciones de rutina (VO_2 : $\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) con el peso vivo (mg) correspondientes a adultos de *R. philippinarum* y *R. decussatus*. En la imagen superior izquierda se representa la regresión lineal para *R. philippinarum* y en la superior derecha la regresión lineal para *R. decussatus*. La imagen inferior izquierda muestra ambas. Debido a la ausencia de significación entre pendientes y elevaciones permite calcular una ecuación común: $y = -0,46 + 0,697x$ (representada en la imagen inferior derecha). Puntos llenos: *R. decussatus*; puntos vacíos: *R. philippinarum*.

Metabolismo estándar

El consumo de oxígeno medido en condiciones basales ($\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) en adultos de almeja japónica presenta una relación altamente significativa ($p < 0.001$) con el peso vivo (mg). Como puede observarse en la Figura 6, la ecuación de regresión lineal ajustada muestra una pendiente 0,872. Dicha relación no ha resultado significativa en el caso de la almeja fina (Figura 6), lo que impide la comparación interespecífica de alometrías para el metabolismo estándar.

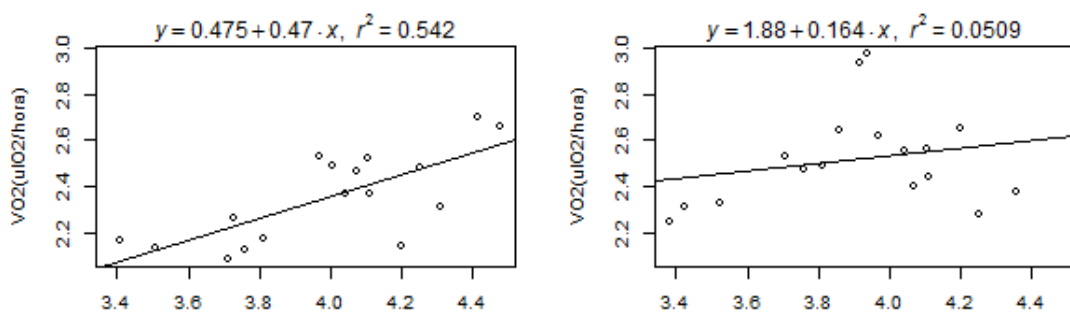


Figura 6. Relaciones entre consumo de oxígeno en condiciones basales (VO_2 : $\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) y peso vivo (mg). La imagen de la izquierda representa la regresión lineal para la especie *R. philippinarum* y la de la derecha para *R. decussatus*.

3.1.3.- Comparación de alometrías para metabolismos rutina y estándar en almeja japónica

La comparación de líneas de regresión correspondientes a las tasas de consumo de oxígeno en condiciones de rutina y condiciones estándar de la almeja japónica (Figura 7) muestra ausencia de diferencias significativas entre pendiente, siendo el exponente común de masa $b_c = 0,7749$. Las diferencias de nivel metabólico entre ambas condiciones se expresan en forma de diferencias significativas entre elevaciones. Los valores de esas elevaciones re-calculadas para la pendiente común se muestran en la Tabla 2.

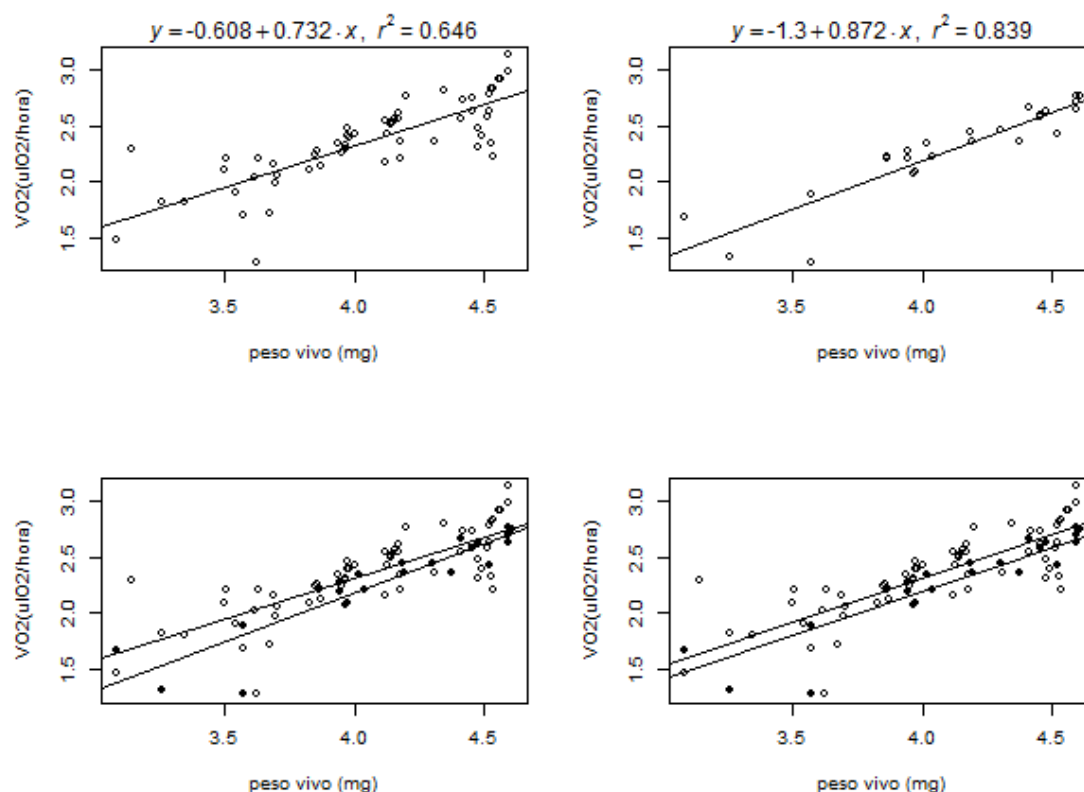


Figura 7. Test ANCOVA para comparar las relaciones alométricas del consumo de oxígeno en condiciones de rutina y condiciones basales (VO_2 : $\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) con el peso (mg) para la especie *R. philippinarum*. La imagen superior izquierda representa la regresión lineal para el consumo de oxígeno en condiciones de rutina y la derecha para condiciones basales. La imagen inferior izquierda representa ambas líneas de regresión. Dichas líneas se representan en la imagen derecha ajustadas a una pendiente común y sus elevaciones re-calculadas. En las imágenes inferiores, los puntos llenos corresponden a condiciones basales y los vacíos a a condiciones de rutina.

Tabla 2. Resultados de ANCOVA para la comparación intra-específica de las relaciones alométricas de consumo de oxígeno en condiciones de rutina y basales ($\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) con peso vivo (mg). Se presentan en la tabla valores de los parámetros de las regresiones de cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común.

	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
Metabolismo rutina	60	-0.608 (\pm 0.291)	0.732 (\pm 0.0711)	0.646	1.08e-14	-0.783	0.775
Metabolismo estándar	25	-1.3 (\pm 0.329)	0.872 (\pm 0.0796)	0.839	1.34e-10	-0.903	0.775

3.1.4.- Comparación entre exponentes de masa para tasa de aclaramiento y tasa metabólica (rutina)

Esta comparación se justifica por el significado que tendría en la dinámica del crecimiento la posible existencia de diferencias en los exponentes alométricos que determinan el efecto del tamaño sobre los procesos de adquisición y gasto de energía. El resultado de estas comparaciones (Tablas 3 y 4, para almeja japónica y almeja fina, respectivamente) indica, en ambas especies, ausencia de diferencias significativas entre los exponentes de masa para tasas de aclaramiento y tasas metabólicas. Sin embargo, el exponente común de masa es mayor en *R. philippinarum* (0,710 vs. 0,489), denotando mayor dependencia de sus tasas fisiológicas con respecto al tamaño.

Tabla 3. Resultados de ANCOVA para la comparación intraespecífica (en *R. philippinarum*) para las relaciones alométricas de tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) con peso vivo (mg) y consumo de oxígeno en condiciones de rutina ($\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) con peso vivo (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común.

<i>R. philippinarum</i>	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
Tasa de aclaramiento	39	0.571 (\pm 0.312)	0.661 (\pm 0.077)	0.666	2.49e-10	0.373	0.71
Metabolismo rutina	60	-0.608 (\pm 0.291)	0.732 (\pm 0.0711)	0.646	1.08e-14	-0.52	0.71

Tabla 4. Resultados de ANCOVA para la comparación intraespecífica (en *R. decussatus*) para las relaciones alométricas de tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) con peso vivo (mg) y consumo de oxígeno en condiciones de rutina ($\mu\text{l de O}_2 \text{ h}^{-1}$) con peso vivo (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común.

<i>R. decussatus</i>	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
Tasa de aclaramiento	24	1.35 (\pm 0.226)	0.503 (\pm 0.0572)	0.778	1.21e-08	1.41	0.489
VO ₂ en condiciones de rutina	17	0.475 (\pm 0.447)	0.47 (\pm 0.112)	0.542	0.000753	0.4	0.489

3.2.- RELACIONES ENTRE PARÁMETROS MORFOLÓGICOS

3.2.1.- Parámetros de las dimensiones corporales

En una primera aproximación se han obtenido las relaciones entre parámetros que definen las dimensiones del animal: longitud, peso vivo y peso seco de la carne (los tejidos blandos). Las relaciones alométricas del peso seco (mg) con la longitud de la concha (mm) fueron altamente significativas en ambas especies ($p < 0.001$; Figura 8) y la comparación (ANCOVA) muestra ausencia de diferencias significativas en pendiente o en elevación, lo que permite calcular una ecuación común $W = 0,091 * L^{2,34}$. Las ecuaciones obtenidas para la relación peso seco de la carne y peso vivo (ambas en mg.) se muestran altamente significativas ($p < 0.001$; Tabla 5). La

comparación de ambas líneas de regresión ANCOVA (Tabla 5) muestra ausencia de diferencias significativas entre pendientes, siendo el exponente común de masa $b_c=0,9013$, muy próximo a la isometría ($b = 1$), como cabría esperar de la relación entre dos mediciones del peso corporal. Este análisis muestra, sin embargo, diferencias significativas entre las elevaciones, con un valor superior en *R. philippinarum*, indicativo de un índice de condición corporal más elevado.

Tabla 5. Resultados de ANCOVA para la comparación inter-específica de las relaciones entre peso seco de la carne (mg) peso vivo (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común.

	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
<i>R. philippinarum</i>	15	-1.29 (\pm 0.232)	0.949 (\pm 0.0585)	0.953	5.18e-10	-1.1	0.901
<i>R. decussatus</i>	30	-0.74 (\pm 0.194)	0.831 (\pm 0.0478)	0.915	1.59e-16	-1.02	0.901

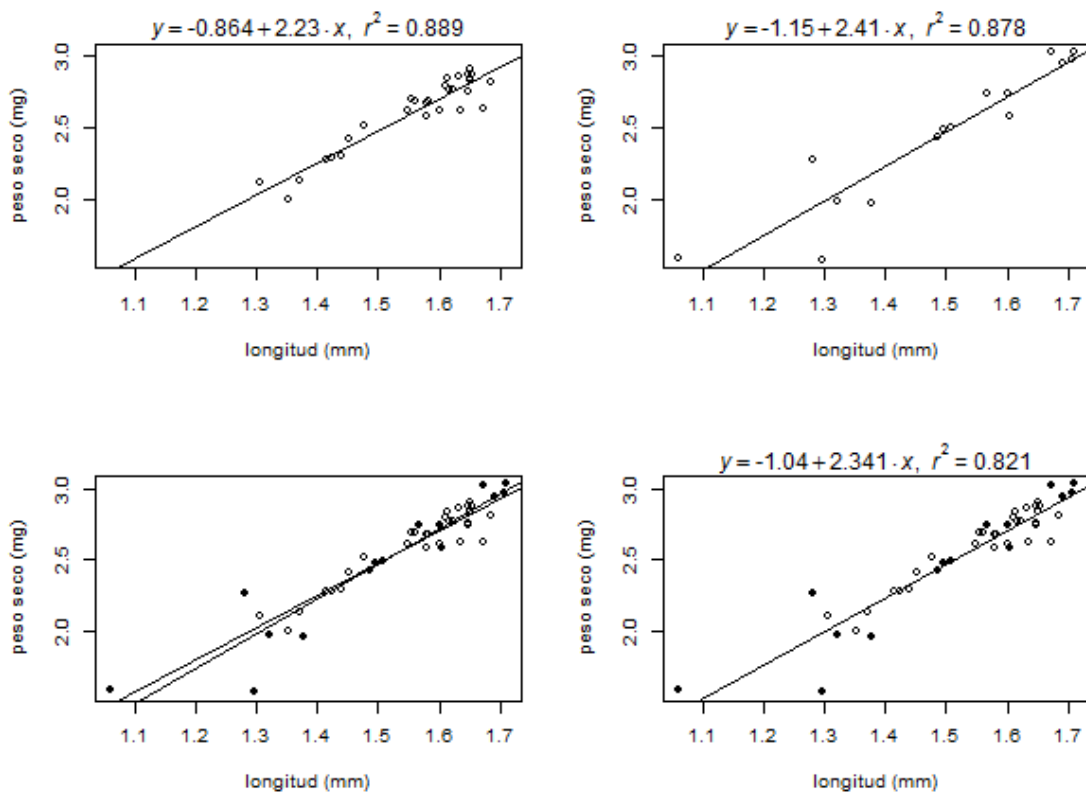


Figura 8. Test ANCOVA para comparar las relaciones entre peso seco de la carne (mg) y longitud (mm) correspondientes a adultos de *R. philippinarum* y *R. decussatus*. En la imagen superior izquierdo se representa la regresión lineal para la especie *R. decussatus* y en la superior derecha para *R. philippinarum*. En la imagen inferior izquierda se representan ambas líneas de regresión y, en la inferior derecha, estas líneas ajustadas a una pendiente común y sus elevaciones re-calculadas. Puntos llenos: *R. philippinarum*; puntos vacíos: *R. decussatus*.

3.2.2.- Estructuras implicadas en la adquisición de alimento

En una segunda aproximación a las determinaciones morfométricas, se han analizado las relaciones de los pesos de órganos relacionados con la adquisición de alimento (branquias y palpos labiales), y el peso seco de la carne, así como la relación entre área branquial y peso seco de la carne. En todos los casos, el tratamiento incluye la comparación inter-específica. Todas las ecuaciones ajustadas muestran una alta significación ($p < 0.001$). El ANCOVA revela ausencia de diferencias en las pendientes para las relaciones de peso y área branquial con el peso seco de la carne (Tabla 6 y Figura 9). La comparación de elevaciones indica diferencias significativas en el caso del peso branquial, con valores más elevados en almeja japónica (Tabla 6). En cambio, no se encontraron diferencias significativas entre elevaciones para el área branquial, pudiéndose calcular una ecuación común para ambas especies: $Y=14,45*W^{0,591}$.

En el caso de las relaciones entre el peso de los palpos labiales (mg) y el peso seco (mg), (Tabla 7), el ANCOVA no muestra diferencias significativas entre las pendientes ni entre las elevaciones, habiéndose calculado la ecuación común: $Y=0,041*W^{0,838}$.

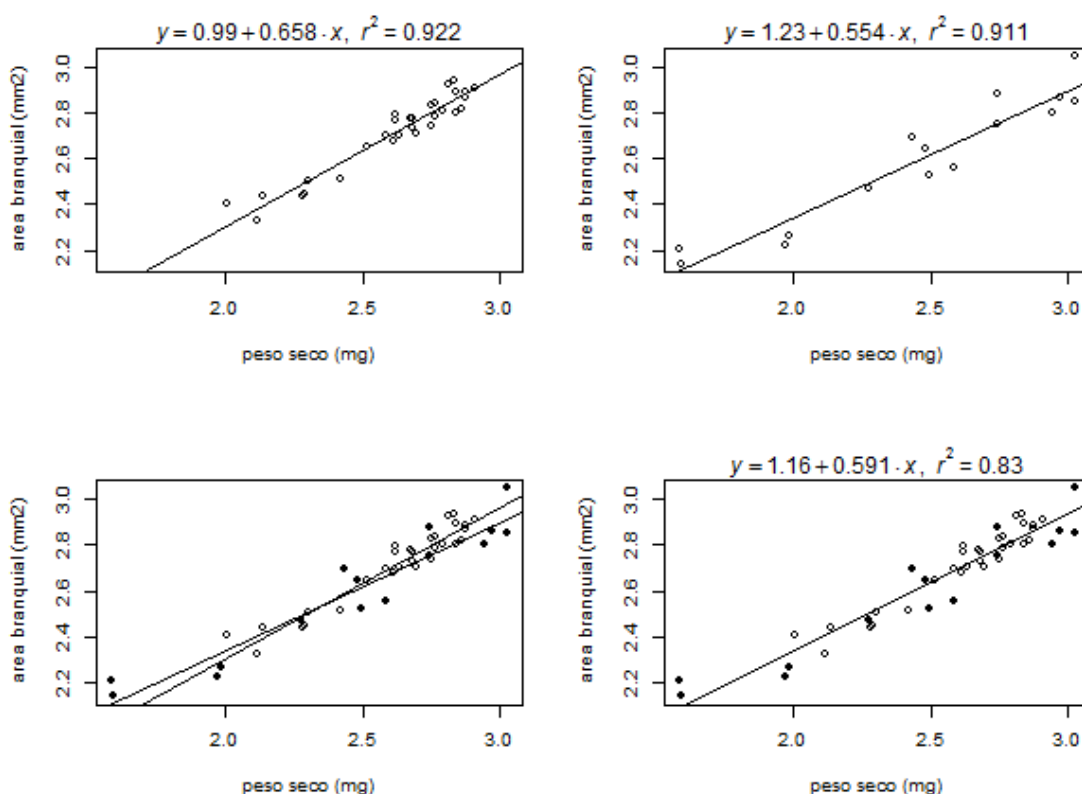


Figura 9. Test ANCOVA para comparar relaciones alométricas del área branquial (mm^2) con el peso seco de la carne (mg). En la imagen superior izquierda se representa la regresión lineal para la especie *R. decussatus* y en la superior derecha para *R. philippinarum*. La imagen inferior izquierda representa ambas regresiones. Finalmente, en la imagen inferior derecha se representa la ecuación común $y = 1,16 + 0,591x$, debido a la ausencia de diferencias significativas entre pendientes y elevaciones. En las imágenes inferiores, los puntos llenos corresponden a *R. philippinarum* y los vacíos a *R. decussatus*.

Tabla 6. Resultados de ANCOVA para la comparación inter-específica de las relaciones entre peso de las branquias (mg) y peso seco de la carne (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones (log a') re-calculadas mediante la pendiente común.

	n	Log a (±SD)	b (±SD)	r ²	p	Log a'	b' (b _c)
R. philippinarum	15	-0.63 (±0.123)	0.867 (±0.049)	0.96	1.78e-10	-0.714	0.901
R. decussatus	30	-0.797 (±0.11)	0.963 (±0.042)	0.949	1.09e-19	-0.634	0.901

Tabla 7. Resultados de ANCOVA para la comparación inter-específica de las relaciones entre peso seco de los palpos labiales (mg) y peso seco de la carne (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones (log a') re-calculadas mediante la pendiente común.

	n	Log a (±SD)	b (±SD)	r ²	p	Log a'	b' (b _c)
R. philippinarum	15	-1.28 (±0.196)	0.776 (±0.0785)	0.883	2.07e-07	-1.38	0.838
R. decussatus	30	-1.65 (±0.348)	0.951 (±0.132)	0.648	8.14e-08	-1.38	0.838

3.2.3.- Comparación de alometrías para tasas de aclaramiento y área branquial

La tasa de aclaramiento está funcionalmente relacionada con el área branquial, lo que justifica la comparación de los exponentes de masa de ambas relaciones alométricas. El análisis (ANCOVA) muestra ausencia de diferencias significativas en el exponente de masa para ambos parámetros, tanto en almeja japónica (Tabla 8) como en almeja fina (Tabla 9). La diferencia inter-específica en este exponente común de masa (0,6 en *R. philippinarum* vs 0,54 en *R. decussatus*) no puede considerarse significativa habida cuenta de la ausencia de significación en comparaciones inter-específicas previas para tasa de aclaramiento (Figura 3) y área branquial (Figura 9).

Tabla 8. Resultados de ANCOVA para la comparación intraespecífica (en *R. philippinarum*) para las relaciones alométricas de tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) con peso vivo (mg) y del área branquial (mm^2) con peso vivo (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común.

<i>R. philippinarum</i>	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
Tasa de aclaramiento	39	0.571 (\pm 0.312)	0.661 (\pm 0.077)	0.666	2.49e-10	0.818	0.6
Área branquial	15	0.519 (\pm 0.224)	0.527 (\pm 0.0565)	0.87	3.98e-07	0.23	0.6

Tabla 9. Resultados de ANCOVA para la comparación intraespecífica (en *R. decussatus*) para las relaciones alométricas de tasa de aclaramiento (ml h^{-1}) con peso vivo (mg) y del área branquial (mm^2) con peso vivo (mg). La tabla incluye valores de los parámetros de las regresiones correspondientes a cada especie, así como de la pendiente común (b') y de las elevaciones ($\log a'$) re-calculadas mediante la pendiente común.

<i>R. decussatus</i>	n	Log a (\pm SD)	b (\pm SD)	r^2	p	Log a'	b' (b_c)
Tasa de aclaramiento	24	1.35 (\pm 0.226)	0.503 (\pm 0.0572)	0.778	1.21e-08	1.21	0.54
Área branquial	30	0.404 (\pm 0.128)	0.571 (\pm 0.0316)	0.921	5.77e-17	0.532	0.54

4.- DISCUSIÓN

Al abordar el estudio comparado del crecimiento en distintas especies de bivalvos mediante el análisis de sus componentes fisiológicos, es esencial considerar las relaciones alométricas que relacionan las tasas fisiológicas con el tamaño de los individuos, dado que aspectos importantes de la dinámica del crecimiento pueden residir en dichas relaciones (Ibarrola et al., 2012).

Una característica general de las curvas de crecimiento en especies de crecimiento continuo –la reducción del crecimiento instantáneo con el aumento de la edad– sugiere que la pendiente o coeficiente alométrico de masa para las tasas fisiológicas podría ser diferente en individuos juveniles (semillas) comparado con los adultos. Aunque se han observado tales diferencias en almeja japónica (e.g., mayores pendientes para las tasas de aclaramiento y menores para las tasas metabólicas rutina en el caso de las semillas) la comparación de líneas de regresión mediante análisis de covarianza (ANCOVA) revela ausencia de significación estadística para dichas diferencias. Por lo tanto, no se pudo establecer que las tasas fisiológicas varíen con el peso de manera diferente en función del estado de desarrollo.

La comparación inter-específica de tasas fisiológicas, basada en el comportamiento de los adultos, arroja resultados que son problemáticos en relación con la hipótesis principal planteada en este trabajo. De acuerdo con dicha hipótesis, 1) las mayores tasas de crecimiento comunicadas para *R. philippinarum*, recogidas en informes de la FAO (cita), debieran reflejarse en diferencias de comportamiento fisiológico con su congénere *R. decussatus*. 2) Estas diferencias responderían a alguno (o varios) de los modelos propuestos para explicar fisiológicamente las diferencias intra-específicas de crecimiento en este grupo de animales (Bayne et al., 1999b).

En lo que se refiere al modelo de adquisición de energía, las diferencias de crecimiento indicadas entre especies de almejas serían consistentes con mayores tasas de aclaramiento en *R. philippinarum*. (Este modelo ha explicado en otras ocasiones las diferencias en crecimiento: (Holley and Foltz, 1987; Toro and Vergara, 1998). Sin embargo, la comparación inter-específica de estas tasas muestra diferencias opuestas a lo esperado: La elevación de la línea de regresión para tasa de aclaramiento vs peso en *R. decussatus* es significativamente mayor que en *R. philippinarum*. En este sentido, las supuestas diferencias en el crecimiento no responderían al modelo de adquisición energética.

La dependencia funcional entre tasa de aclaramiento y tamaño branquial justifica la discusión conjunta de ambos parámetros (Navarro et al., 2011). Para cada especie, la tasa de aclaramiento presenta la misma relación con el tamaño que el área branquial, presentando un exponente común de masa de 0,6 en *R. philippinarum* y 0,54 en *R. decussatus* (no considerados significativamente diferentes). La implicación directa de la branquia en el bombeo de agua y

retención de las partículas explica esta coincidencia: Este órgano contiene cilios, responsables de captar las partículas en suspensión mediante la creación de corrientes de agua. A mayor área branquial, mayor número de cilios y mayor superficie de retención de partículas, lo cual permite obtener valores más elevados de tasa de aclaramiento. La comparación interespecífica de la relación del área branquial con el peso seco resulta en un exponente común de masa 0,591, cercano al valor $2/3$ que caracteriza la relación superficie/volumen, y es similar a valores encontrados en la bibliografía (Hawkins et al., 1990; Ibarrola et al., 2008; Jones et al., 1992; Vahl, 1973).

La ausencia de diferencias inter-específicas significativas en área branquial y mayores tasas de aclaramiento en la almeja fina implica una mayor eficiencia de filtración (mayor tasa de aclaramiento por unidad de superficie) para la branquia de esta especie. Sin embargo, cuando se considera el peso branquial, los valores son significativamente mayores en la almeja japónica, lo que sugiere mayor espesor de los filamentos branquiales en este caso. Cabe en consecuencia plantear una posible relación entre la eficiencia de filtración y parámetros de la arquitectura branquial, como el propio espesor de la branquia, que parecen diferir entre especies. Es significativo a este respecto constatar que las diferencias intra-específicas en tasa de aclaramiento encontradas entre individuos de *R. philippinarum* segregados por su crecimiento estaban basadas en diferencias de superficie branquial más que en el efecto diferencial de la eficiencia de filtración (Tamayo et al., 2011)

El modelo de limitación de costes basales como base de diferencias en tasa de crecimiento se ha analizado comparando las tasas de consumo de oxígeno en condiciones de rutina y basales. En principio, las mayores tasas de crecimiento supuestas en *R. philippinarum* no aparecerían asociadas a una reducción de gasto energético en condiciones de rutina respecto a *R. decussatus*, ya que el consumo de oxígeno en dichas condiciones no difiere significativamente entre especies. Por tanto, es preciso recurrir a la comparación intra-específica entre tasas metabólicas en condiciones rutina y estándar a fin de establecer posibles diferencias entre las dos especies en cuanto a la fracción de energía disponible para el crecimiento. Lamentablemente, este cómputo no pudo realizarse en la especie *R. decussatus*, debido a problemas con la determinación de sus tasas metabólicas basales (ver sección de Resultados). En *R. philippinarum*, se obtiene que la fracción del gasto metabólico correspondiente al mantenimiento alcanza un 75,86% del total registrado en condiciones de rutina, lo que deja menos de un 25% para actividades relacionadas con el crecimiento. Es decir, *R. philippinarum* emplea gran parte de energía en mantenimiento, por lo que no parece que su estrategia de crecimiento se base en limitar los costes basales. A reserva de poder establecer este reparto entre componentes del metabolismo también para la almeja fina, nos queda considerar el modelo de eficiencia metabólica como base del crecimiento diferencial entre especies.

El modelo de eficiencia metabólica, implica que una relación más o menos favorable entre componentes de ganancia y pérdida energética es responsable de diferencias de crecimiento. El componente de ganancia se mide aquí por la tasa de aclaramiento y el de pérdida como consumo de oxígeno. Al comparar entre especies la relación de ambos componentes se concluye mayor eficiencia metabólica en *R. decussatus*, ya que esta especie desarrolla mayores tasas de aclaramiento con el mismo gasto metabólico que *R. philippinarum*, por lo que parece contar con mayor disponibilidad de energía para el crecimiento.

En resumen, las diferencias fisiológicas encontradas entre ambas especies residen en una combinación de mayores tasas de aclaramiento y mayores eficiencias metabólicas en *R. decussatus*, lo que anticiparía mayores tasas de crecimiento en esta especie. Ninguno de los modelos fisiológicos de crecimiento propuestos podría, en función de los parámetros estudiados, explicar el mayor crecimiento que se atribuye a la especie *R. philippinarum*. La falta de disponibilidad de semillas de la especie *R. decussatus* para este estudio limita en parte estas conclusiones, ya que los patrones de crecimiento diferencial pueden diferir profundamente entre estadíos juvenil y adulto: No cabe descartar, por ejemplo, que la ventaja en el crecimiento de la almeja japónica sobre la fina se logre en la etapa juvenil y remita en los adultos. El comportamiento diferencial (aunque no significativo) de los componentes fisiológicos del crecimiento entre adultos y semillas de *R. philippinarum* parece apuntar en esa dirección.

Alternativamente, las anomalías comentadas podrían explicarse por la presencia de híbridos de ambas especies entre los ejemplares estudiados y donde la heterosis del crecimiento podría disipar las diferencias entre especies. Análisis realizados en nuestro laboratorio han evidenciado un alto porcentaje de híbridos entre las semillas de crecimiento rápido atribuidas a la especie *R. philippinarum*, lo que confirma este fenómeno de heterosis. Aunque novedosa, la existencia de hibridación entre estas dos especies también ha sido documentada en el medio natural (Hurtado et al., 2011), precisamente en biocenosis costeras formadas por poblaciones mezcladas de ambas especies del tipo encontrado en las marismas de Santoña.

5.- BIBLIOGRAFÍA

- Bald, J., Sinquin, A., Borja, A., Caill-Milly, N., Duclercq, B., Dang, C., de Montaudouin, X., 2009. "A system dynamics model for the management of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in the Bay of Arcachon (France)." *Ecological Modelling* 220(21): 2828–2837.
- Bayne, B.L. 2000. "Relations between variable rates of growth, metabolic costs and growth efficiencies in individual Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 251(2): 185–203.
- Bayne, B.L., Hedgecock D., McGoldrick D., and Rees, R., 1999a. "Feeding behaviour and metabolic efficiency contribute to growth heterosis in Pacific oysters [*Crassostrea gigas* (Thunberg)]." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233(1): 115–130.
- Bayne, B.L., Svensson, A., and Nell, J.A., 1999b. "The physiological basis for faster growth in the Sydney rock oyster, *Saccostrea commercialis*." *The Biological bulletin* 197(3): 377–387.
- Crisp, D.J., 1971. "Energy flow measurements. In methods for the study of marine benthos." In: Holme, N.A., Mc Intyre, A.D. (Eds.), Blackwell, Oxford, pp. 197-323 (IBP n° 16)
- Dickie, L.M., Boudreau, P.R., Freeman, K.R., 1984. "Influences of stock and site on growth and mortality in the blue mussel (*Mytilus edulis*)." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41(1): 134–140.
- FAO, 2006. "Cultivo de bivalvos en criadero." Documento técnico 471. Fao, Roma.
- Figueras, A., Robledo, J.A., Novoa, B., 1992. "Occurrence of Haplosporidian and Perkinsus-like infections in carpet-shell clams, *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758), of the Ría de Vigo (Galicia, NW Spain)." *Journal of Shellfish Research*, 11(2): 377-384.
- Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Iglesias, J.I.P., 1990. "Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic fecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*." *Marine Biology* 105(2), 197-204
- Hedgecock, D., McGoldrick, D.J., and Bayne B.L., 1995. "Hybrid vigor in Pacific oysters: an experimental approach using crosses among inbred lines." *Aquaculture* 137(1-4): 285–298.
- Hedgecock, D., McGoldrick, D.J., Manahan, D.T., Vavra, J., Appelmans, N., Bayne, B.L., 1996. "Quantitative and molecular genetic analyses of heterosis in bivalve molluscs." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 203(1): 49–59.
- Holley, M.E., Foltz, D.W., 1987. "Effect of multiple-locus heterozygosity and salinity on clearance rate in a brackish water clam, *Rangia cuneata* (sowerby)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 111, 121-131.
- Hurtado, N.S., Pérez-García, C., Morán, P., Pasantes, J.J., 2011. "Genetic and cytological evidence of hybridization between native *Ruditapes decussatus* and introduced *Ruditapes philippinarum* (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) in NW Spain." *Aquaculture* 311(1-4): 123–128.
- Ibarrola, I., Arambalza, U., Navarro, J.M., Urrutia, M.B., Navarro, E., 2012. "Allometric relationships in feeding and digestion in the Chilean mytilids *Mytilus chilensis* (Hupé), *Choromytilus chorus* (Molina) and *Aulacomya ater* (Molina): A comparative study." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 426-427, 18-27.
- Ibarrola, I., Larretxea, X., Navarro, E., Iglesias, J., Urrutia, M.B., 2008. "Effects of body-size and season on digestive organ size and the energy balance of cockles fed with a constant diet of phytoplankton." *Journal Comparative Physiology B* 178 (4), 501-514.
- Jones, H.D., Richards, O.G., Southern, T.A., 1992. "Gill dimensions, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155 (2), 213-23.
- Mallet, A.L., Haley, L.H., 1983. "Growth rate and survival in pure population matings and crosses of the oyster *Crassostrea virginica*." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 40: 948–954.
- Navarro, J.M., González, L.P., Chaparro, O.R., 2011. "Filtering capacity and endoscopic analysis of sympatric infaunal and epifaunal bivalves of southern Chile." *Journal Marine Biological Association UK* 91 (8), 1607-1612.
- Pace, D.A., Marsh A.G., Leong, P.K., Green, A.J., Hedgecock, D., Manahan, D.T., 2006. "Physiological bases of genetically determined variation in growth of marine invertebrate larvae: A study of growth heterosis in the bivalve *Crassostrea gigas*." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335(2): 188–209.
- Parry, G.D., 1983. "The influence of the cost of growth on ectotherm metabolism." *Journal of theoretical biology* 101(3): 453–477.
- Randall, D., Burggren, W., French, K., 2002. "Eckert animal physiology." 5th ed. Freeman and Co., New York.
- Riisgård, H.U., 1988. "Efficiency of particle retention and filtration rates in 6 species of Northeast American bivalves." *Marine Ecology Progress Series* 45: 217–223.
- Stuart, V., Klumpp, D.W., 1984. "Evidence for food-resource partitioning by kelp-bed filter feeders." *Marine Ecology Progress Series* 16: 27–37.
- Tamayo, D., Ibarrola, I., Urrutia, M.B., Navarro, E., 2011. "The physiological basis for inter-individual growth variability in the spat of clams (*Ruditapes philippinarum*)." *Aquaculture* 321(1-2): 113–120.
- Toro, J.E., Vergara, A.M., 1998. "Growth and heterozygosity in a 12-month-old cohort of *Ostrea chilensis* obtained by mass spawning in the laboratory." *Marine Ecology* 19(4): 311-323
- Vahl, O., 1973. "Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of difference sizes." *Ophelia* 12, 45-52.
- Villiers, C.J., Allanson, B.R., 1988. "Efficiency of particle retention in *Solen cylindraceus* (Hanley) (mollusca: bivalvia)." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 26(4): 421–428.
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical analysis*, 4th ed. Prentice Hall, Englewood.