



ZTF-FCT
Zientzia eta Teknologia Fakultatea
Facultad de Ciencia y Tecnología

GRADO EN BIOLOGÍA

TRABAJO DE FIN DE GRADO

“Efecto de la calidad de la dieta sobre la eficiencia de selección y absorción del alimento en semillas de mejillón de crecimiento rápido y lento”.

ITZIAR CANIVE PINEDO

Leioa, Septiembre 2014

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

ÍNDICE

1. Resumen	2
2. Introducción	3-5
3. Objetivos	6
4. Material y métodos	7-12
4.1. Recolección de mejillones	7
4.2. Crecimiento	7-8
4.3. Mantenimiento y selección de R y L	8
4.4. Experimentos de alimentación	8-11
4.4.1. Diseño experimental	8-9
4.4.2. Elaboración de las dietas y clasificación	9-11
4.5. Parámetros fisiológicos	11
4.6. Análisis estadístico	11
5. Resultados	12-21
5.1. Tasa de crecimiento de los mejillones durante la fase de estabulación	12
5.2. Experimentos de alimentación con mejillones seleccionados por su tasa de crecimiento	13-21
5.2.1. Características de las dietas	13
5.2.2. Contenido orgánico de los biodepositos	14-15
5.2.3. AE y SE	16-17
5.2.4. Tratamiento estadístico	18-21
5.2.4.1. SE	18-19
5.2.4.1.1. ANOVA de dos factores	
5.2.4.2. AE	20-21
5.2.4.2.1. ANOVA de dos factores	
6. Discusión y conclusiones	22-23
7. Bibliografía	24-25

1. ABSTRACT

Juvenile mussels (*Mytilus galloprovincialis*) were collected and maintained under restrictive and optimal feeding conditions. After 7 months maintenance fast and slow growth individuals were selected for study of the effect of diet quality on selection efficiencies and absorption of food in fast and slow growth mussels. The objective of this experiment was to confirm that the physiological components responsible for the differentiation were able to vary according to the environmental conditions. The analysis of physiological traits indicates that under conditions of abundant food efficiency and absorption efficiencies are the main factors that explain the differences in growth. Under conditions of restricted food are physiological differences that give rise to differences in growth.

RESUMEN

Mejillones juveniles (*Mytilus galloprovincialis*) fueron recogidos y mantenidos bajo condiciones alimentarias restrictivas y óptimas. Tras 7 meses de mantenimiento se seleccionaron individuos de crecimiento rápido y lento para su posterior estudio del efecto de la calidad de la dieta sobre las eficiencias de selección y absorción del alimento en semillas de mejillón de crecimiento rápido y lento. El objetivo de este experimento era corroborar que los componentes fisiológicos responsables de esa diferenciación eran capaces de variar de acuerdo con las condiciones ambientales. El análisis de los rasgos fisiológicos indica que bajo condiciones de abundante alimento la eficiencia de ingesta y absorción del mismo son los principales factores que explican las diferencias en el crecimiento. Bajo condiciones restrictivas de alimento se encuentran diferencias fisiológicas que dan lugar a diferencias en el crecimiento.

2. INTRODUCCIÓN

La magnitud de las diferencias entre individuos en la tasa de crecimiento en los moluscos bivalvos es una de las más altas de la naturaleza (Goff, 2011). Estas diferencias constituyen un fenómeno biológico de gran importancia para la acuicultura, dado que su análisis podría derivarse hacia la mejora de la productividad en las plantas de cultivo.

Hay numerosos estudios que han tratado de establecer las bases energéticas de las diferencias inter-individuales en la tasa de crecimiento de numerosos bivalvos, incluido *M. galloprovincialis* (Bayne, 1983).

A juzgar por los trabajos existentes en la literatura, la base fisiológica de las diferencias endógenas en el potencial de crecimiento que se manifiestan durante los primeros estadios de desarrollo y que permanecen durante la fase juvenil se derivan de diferencias que afectan a la capacidad de adquirir (filtrar) alimento por unidad de tiempo (cuanto más alimento ingieran más crecen), los costes energéticos de los procesos asociados al crecimiento (los que más alimento ingieren gastan menor en metabolismo y crecen más) y los costes basales (los mejillones que más crecen tienen menor metabolismo basal) (Bayne *et al.*, 1999b; Bayne, 2000; Pace *et al.*, 2006).

Los análisis de los cambios fisiológicos indican que bajo condiciones de abundante alimento además de la variación en la ingesta y absorción del alimento, también los diferentes costes del crecimiento entre los individuos son los principales factores que causan diferencias en el ratio de crecimiento (Tamayo *et al.* 2011; Parry, 1983). Es decir, los individuos que crecen más rápidamente poseen tasas de aclaramiento superiores a pesar de lo cual mantienen la misma eficiencia de absorción que los individuos de crecimiento lento. Por otro lado, el coste energético de los procesos asociados al crecimiento, calculado como la diferencia entre las tasas metabólicas de rutina y basal, o estimado a partir de la tasa de absorción y tasa metabólica de rutina, resulta menor en los individuos de crecimiento rápido (Tamayo *et al.* 2011).

El presente trabajo tiene por objetivo analizar las posibles diferencias en la fisiología de la alimentación y digestión en los mejillones de la especie *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) de crecimiento rápido (R) y lento (L) en respuesta a un conjunto de dietas que simula el rango de condiciones tróficas de su hábitat natural, Laida (Vizcaya) (Ilustración 1).

En experimentos de alimentación se analizará la posible existencia de diferencias entre individuos de crecimiento rápido y lento en su capacidad para la selección pre-ingestiva del alimento así como para absorberlo. El objetivo de estos experimentos era verificar la hipótesis de que la calidad de la dieta y cambios en las condiciones ambientales (Brown, 1988) tienen un efecto sobre las eficiencias de selección y absorción del alimento en semillas de mejillón de crecimiento rápido y lento.

Los parámetros fisiológicos responsables de las diferencias interindividuales en la tasa de crecimiento podrían estar ligados a las condiciones tróficas y ambientales. Así, el perfil fisiológico de individuos R y L difiere entre poblaciones de diferentes nichos ecológicos. En este trabajo se va a comprobar si existen diferencias en la capacidad para absorber el alimento y seleccionarlo entre individuos R y L seleccionados en condiciones de sumersión y emersión (S y E, respectivamente).

Los parámetros fisiológicos medidos en el presente trabajo son la eficiencia de selección y absorción del alimento en *M. galloprovincialis* en diferentes dietas. La **eficiencia de selección** (SE) es la eficiencia con la que son seleccionadas las partículas en suspensión al paso de las branquias de los mejillones y todos los bivalvos dependiendo de su tamaño y forma. De esta manera, los bivalvos presentan una cierta capacidad de regulación de la cantidad de material que pasa al tubo digestivo recurriendo a la producción de pseudoheces, estableciéndose preferencias por el alimento. Este índice mide la eficiencia con que un componente de la dieta es seleccionado por el consumidor de entre el conjunto de componentes presentes en la misma. Su cálculo se basa en comparar el contenido orgánico de las pseudoheces con el del alimento. Una concentración significativamente inferior en las pseudoheces que en

la dieta indican selección de ese material ($SE\ 0 < x < 1$), por lo que la SE se cuantifica en las pseudoheces y en el alimento disponible, respectivamente.

La calidad del alimento en suspensión parece ejercer un importante efecto en la eficiencia con la que se selecciona la materia orgánica como el fitoplancton presente en el seston (Iglesias *et al.* 1992; Bayne *et al.*, 1993).

Las pseudoheces constituyen junto con las heces los dos componentes de la biodeposición total, están formadas por material retenido en la branquia que es expulsado tras su procesamiento en los palpos labiales, siendo un material no ingerido por el animal (Haven y Morales-Alamo, 1966, Tenore y Dunstan, 1973). La producción de pseudoheces es un mecanismo que permite modificar la calidad nutricional del material ingerido con respecto al filtrado. Para ello operan procesos de selección preingestiva rechazando material de tipo inorgánico que carece de valor nutricional.

La **eficiencia de absorción** (AE) es el porcentaje con el que la materia orgánica ingerida es absorbida por unidad de tiempo. La cantidad y la calidad del alimento son los factores más influyentes en este parámetro (Iglesias *et al.* 1996). Se trata de un índice que nos indica el grado de aprovechamiento de la materia orgánica ingerida, ya que expresa la proporción de materia orgánica en el sistema digestivo con respecto a la materia orgánica ingerida.

3. OBJETIVOS

El objetivo de este estudio es verificar la hipótesis de que los componentes fisiológicos responsables de la diferenciación en el crecimiento en mejillones de la especie *M. galloprovincialis* están ligados a los cambios de las condiciones ambientales, determinando el efecto de la calidad de la dieta sobre la eficiencia de selección y absorción del alimento en semillas de mejillón de crecimiento rápido y lento.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Recolección de mejillones

Las semillas de mejillón *M. galloprovincialis* fueron recogidas en un roquedo intermareal en Antzoras, Laida (Vizcaya) en noviembre de 2011. En el laboratorio se seleccionó un número aproximado de 200 individuos con similar tamaño L (longitud de la concha) y W (peso vivo) (Tabla 1).

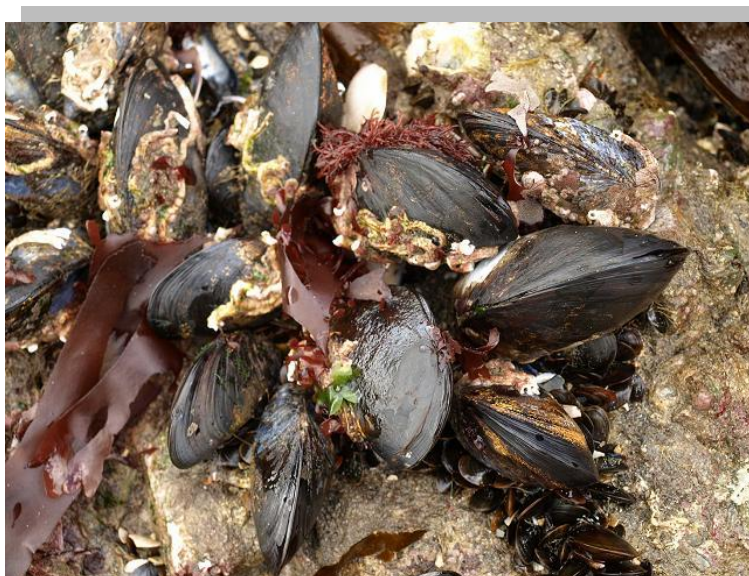


Ilustración 1: Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819- Padstow mussel (Marine Bivalves). Fuente: APHOTOMARINE web. 20/10/2013.

4.2. Crecimiento

El crecimiento en este experimento fue estimado a partir del aumento observado en la longitud de la concha de cada mejillón con ayuda de un calibre manual. Se calculó como la diferencia entre la longitud final y la longitud inicial. El aumento de la longitud de la concha ocurrido durante la estancia de los mejillones en el laboratorio era fácilmente determinable, puesto que el aspecto de la superficie de la concha generada durante ese período era netamente diferente del original, por lo que la determinación de la longitud inicial se llevó a cabo con precisión. Así, se determinó la tasa de crecimiento

(mm) y el % de crecimiento correspondiente de cada individuo y se pudieron separar en los 2 grupos de crecimiento rápido y lento (*Tabla 1*).

4.3. Mantenimiento y selección de R y L

Los mejillones se mantuvieron en el laboratorio en tanques de agua de mar termostatzados bajo dos condiciones referentes al régimen mareal de 6 horas al día de emersión, es decir, sumergidos (S) y emergidos (E). Ambas condiciones fueron alimentadas con *Isochrysis galbana* a una ración de 2mm³/l y mantenidas a una temperatura constante de 17°C mediante un termostato.

Se midió la longitud de los animales cada 2 semanas y, tras 7 meses, se seleccionaron los R y L. Tanto los mejillones S como los E disponían de la misma cantidad de alimento durante la mayor parte del día, pero durante un período diferente. De manera que los individuos emergidos carecían de alimento durante las 6 horas diarias que se hallaban fuera del agua (simulando un régimen mareal), mientras que los individuos S pasaban todo el día dentro del mismo recibiendo alimento.

4.4. Experimentos de alimentación

4.4.1. Diseño experimental

Este trabajo tiene dos partes diferenciadas, en primer lugar una **fase de mantenimiento** de los animales en el laboratorio bajo dos condiciones diferentes (S, sumergidos continuamente; y E, con emersiones diarias cada 6 horas) en la que se seleccionan los individuos que crecieron mucho (R) y poco (L). Y una segunda **fase de análisis** de las posibles diferencias entre mejillones R y L (tanto S como E) bajo una serie de dietas (A, B y C) con diferentes características de cantidad y calidad de materia orgánica.

Se tomaron los mejillones seleccionados de los cuatro grupos (SR, SL, ER, EL) y se expusieron de 8-10 individuos por dieta. Cada individuo se mantuvo individualizado en un tarro numerado y tapado con una pequeña malla para evitar su escape.

A su vez, los individuos que constituían cada grupo de condición y crecimiento (SL, SR, EL y ER) se mantuvieron repartidos en 3 tanques equitativamente con sus respectivas vías de alimento y oxigenación. De manera que cada tanque correspondía a una dieta distinta (Dieta A, B y C).

Se llevaron a cabo los experimentos de alimentación con tres dietas distintas, en las que se midió la eficiencia de absorción del alimento (AE) y la eficiencia de selección del mismo (SE).

4.4.2. Elaboración de las dietas experimentales

Se recogió sedimento natural en la zona costera intermareal de Barrika (Bizkaia) y se tamizó con una malla de 63 μ m de diámetro de poro. Este sedimento sirvió para elaborar las dietas junto con células de fitoplancton de *I. galbana*.

Cada dieta se preparaba en un matraz de 3 L y se suministraba al tanque correspondiente mediante una bomba peristáltica. En cada matraz y cada tanque se colocó una vía de oxigenación para que la distribución de las partículas de sedimento y de materia orgánica fuera homogénea.

El alimento fue suministrado mediante bombas peristálticas, manteniendo el volumen empaquetado de las partículas en suspensión en torno a 2mm³/L, concentración que se sitúa en el rango habitual de concentración de partículas en las rías gallegas (Navarro *et al.* 1991). Dicha concentración fue determinada utilizando un contador de partículas Coulter Multisizer 3. Las mezclas se homogeneizaron mediante fuerte aireación y agitación magnética para evitar la precipitación del material.

Las muestras de dieta se filtraron en filtros Whatman GF/C pre-tarados de 25mm de diámetro y 1 μ de poro mediante una copa de filtrado, registrando el volumen filtrado en cada caso. Tras filtrar la dieta, se añadió a cada filtro 50ml de formiato amónico (0,9% p/v) para disolver las sales adheridas. Se procesaron 3-4 réplicas de cada muestra de

dieta, y se usaron 3 filtros blancos (control) por cada muestra, a los que únicamente se añadió formiato. Los filtros fueron secados posteriormente a 90°C durante 48h, período tras el cual se pesaron en una balanza Sartorius M3P (0,001mg) obteniendo valores de peso seco (PS). Después fueron calcinados en un horno tipo Mufla (450°C durante 6h) y pesados de nuevo, obteniendo valores de peso calcinado (PC).

El valor de la concentración de materia particulada total, que indica la concentración del material total en suspensión (TPM, mg/L), se obtuvo restando el peso inicial del filtro al peso seco del filtro y dividiendo el resultado por el volumen filtrado. La materia inorgánica particulada (PIM, mg/L) se estimó como (PS-PC)/vol.filtrado, mientras que la materia orgánica particulada (POM, mg/L) se definió como la diferencia entre TPM y PIM.

$$\text{TPM}=\text{PIM}+\text{POM}$$

El porcentaje orgánico de la dieta (f) se calculó dividiendo POM entre TPM. Los datos brutos obtenidos se corrigieron correspondientemente en función de la variación observada en los filtros blancos.

Composición de las dietas:

- Dieta A: 75mL sedimento + 5L SW
- Dieta B: 50mL sedimento + 1,21L alga + 3,79L SW
- Dieta C: 10mL sedimento + 1,21L alga + 3,80L SW

Donde SW es agua salada.

La dieta A se caracterizaba por una mayor proporción de material inorgánico consistente en sedimento exclusivamente (75mL sedimento y 5l SW), la dieta B se caracterizaba por una proporción menor de sedimento y fitoplancton (50mL sedimento, 1,21L fitoplancton y 3,79L SW) y la dieta C tiene la menor proporción de material inorgánico (10mL sedimento, 1,21L fitoplancton y 3,80L SW), lo que se observa en la tabla 2 diferenciando entre partes orgánica e inorgánica incluyendo el contenido

orgánico final de cada dieta. Así, se puede observar que la dieta C es la que posee un mayor contenido orgánico respecto de las otras dos dietas (*Tabla 2*).

4.5. Parámetros fisiológicos

Se midieron la eficiencia de absorción del alimento (AE) y la eficiencia de selección del alimento (SE). Para ello se caracterizaron las heces y pseudoheces de cada mejillón recogidas cada 24h durante un período de 3 días (*Tabla 3*).

El primer día y el segundo día se recogieron 2L de agua del tanque donde se encontraban los animales y se filtró, de esta manera se determinaron las características de la dieta: PIM, POM, TPM y el contenido o porcentaje orgánico de la dieta.

La eficiencia de absorción (AE) fue calculada mediante el método de Conover (1966). Se calculó a partir de los contenidos orgánicos de la dieta y de las heces, según la siguiente expresión:

$$AE = (f-h)/(1-h)f$$

Donde h es el contenido orgánico de las heces y f el contenido orgánico del alimento.

La eficiencia de selección (SE) fue calculada a partir de la ecuación:

$$SE = 1-(p/f)$$

Donde f y p son el contenido orgánico del alimento y de las pseudoheces, respectivamente.

4.6. Análisis estadístico

Se usó el programa Microsoft Office Excel 2010 para el tratamiento básico de datos.

La comparación de las medias de los diferentes parámetros entre grupos se realizó mediante el análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores (Zar, 1984). Para ello se usó la versión 18 del programa SPSS Inc. (PASW statistics 18).

5. RESULTADOS

5.1. Tasa de crecimiento de los mejillones durante la fase de estabulación

Tabla 1: Medias y desviaciones estándar de crecimiento medido en mm y en %, longitud y peso de los mejillones pertenecientes a cada tipo de condición y crecimiento (SR, SL, ER y EL).

	Crecimiento (mm)	Crecimiento (%)	Longitud final media (L)(mm)	Peso (W)(mg)
SR	20,86 ± 3,96	207,20 ± 60,60	32,55 ± 4,68	3590,20 ± 1452,39
SL	8,65 ± 3,02	50,58 ± 13,86	25,37 ± 4,87	2083,68 ± 1236,74
ER	12,91 ± 4,94	116,75 ± 44,12	28,41 ± 3,54	2629,41 ± 882,34
EL	7,28 ± 2,46	43,99 ± 14,10	19,99 ± 5,33	1144,90 ± 688,12

En la Tabla 1 se puede observar la diferencia de tamaño entre los individuos de crecimiento R y L y a su vez entre S y E, notando que los individuos sumergidos obtienen un mayor crecimiento y, con ello, longitud final superior a los individuos expuestos a un régimen mareal, de la misma manera que los individuos SR frente a los SL y los ER frente a los EL. Del mismo modo, obtienen un peso superior los individuos S que los E y los SR frente a SL y los ER frente a los EL.

5.2. Experimentos de alimentación con mejillones seleccionados por su tasa de crecimiento

5.2.1. Características de las dietas

Tabla 2: Características de las dietas según su TPM (Total Particulate Matter), POM (Particulate Organic Matter), PIM (Particulate Inorganic Matter) y f (% orgánico total de la dieta).

Parám./ Dieta	A	B	C
TPM	3,178 ± 0,237	2,888 ± 1,585	1,528 ± 0,388
POM	0,826 ± 0,312	1,147 ± 0,993	0,775 ± 0,217
PIM	2,351 ± 0,352	1,741 ± 0,655	0,753 ± 0,297
f	0,260 ± 0,093	0,357 ± 0,102	0,514 ± 0,101

La dieta A se caracterizaba por una mayor proporción de material inorgánico consistente en sedimento exclusivamente, la dieta B se caracterizaba por una proporción menor de sedimento y fitoplancton y la dieta C tiene la menor proporción de material inorgánico lo que se observa en la tabla 2 diferenciando entre partes orgánica e inorgánica incluyendo el contenido orgánico final de cada dieta. Así, se puede observar que la dieta C es la que posee un mayor contenido orgánico respecto de las otras dos dietas. Así, la diferencia entre las dietas es que la cantidad de materia orgánica (POM) es prácticamente constante pero se sirve con diferentes cantidades de PIM.

En la Tabla 2 se puede observar una tendencia del TPM descendiente desde la dieta A hasta la C, al igual que el PIM. Por el contrario, el contenido orgánico (f) presenta valores menores en la dieta A y en aumento en las dietas B y C.

5.2.2. Contenido orgánico de los biodepósitos

Tabla 3: Características de los biodepósitos producidos por los mejillones: *h* (contenido orgánico de las heces) y *p* (contenido orgánico de las pseudoheces), para cada una de las condiciones: *SR* (mejillones sumergidos de crecimiento rápido), *SL* (mejillones sumergidos de crecimiento lento), *ER* (mejillones emergidos de crecimiento rápido) y *EL* (mejillones emergidos de crecimiento lento) y en cada dieta.

DIETA A		
Tipo de mejillón	h	p
SR	0,181 ± 0,015	0,138 ± 0,016
SL	0,219 ± 0,057	0,161 ± 0,021
ER	0,189 ± 0,026	0,169 ± 0,016
EL	0,203 ± 0,019	0,159 ± 0,055
DIETA B		
Tipo de mejillón	h	p
SR	0,170 ± 0,025	0,134 ± 0,017
SL	0,204 ± 0,069	0,152 ± 0,012
ER	0,183 ± 0,031	0,141 ± 0,005
EL	0,215 ± 0,064	0,137 ± 0,006
DIETA C		
Tipo de mejillón	h	p
SR	0,263 ± 0,034	0,229 ± 0,045
SL	0,274 ± 0,054	0,209 ± 0,033
ER	0,273 ± 0,013	0,178 ± 0,081
EL	0,283 ± 0,038	0,323 ± 0,311

En la Tabla 3 se puede observar la proporción de la producción de los biodepósitos por los mejillones, diferenciándose la producción de heces (*h*) y pseudoheces (*p*).

La regulación en respuesta a cambios en la concentración de partículas en suspensión se efectúa mediante ajustes en la tasa de producción de pseudoheces si el contenido orgánico de la dieta es reducido (Dieta A).

Los mejillones producen pseudoheces de mayor contenido orgánico en la dieta A, con mayor contenido inorgánico, que en la B.

Así, la producción de heces tiene aproximadamente el mismo contenido orgánico en las tres dietas y sólo varía en la producción de pseudoheces de manera más significativa al variar la composición de materia en suspensión.

5.2.3. AE y SE

Tabla 4: Características de los mejillones referentes al alimento midiendo sus AE (eficiencias de absorción) y SE (eficiencias de selección) para cada una de las condiciones: SR (mejillones sumergidos de crecimiento rápido), SL (mejillones sumergidos de crecimiento lento), ER (mejillones emergidos de crecimiento rápido) y EL (mejillones emergidos de crecimiento lento).

DIETA A		
Tipo de mejillón	AE	SE
SR	0,367 ± 0,094	0,467 ± 0,061
SL	0,263 ± 0,212	0,394 ± 0,075
ER	0,373 ± 0,091	0,348 ± 0,065
EL	0,284 ± 0,151	0,325 ± 0,245
DIETA B		
Tipo de mejillón	AE	SE
SR	0,625 ± 0,130	0,625 ± 0,049
SL	0,577 ± 0,140	0,575 ± 0,062
ER	0,593 ± 0,094	0,605 ± 0,018
EL	0,566 ± 0,093	0,617 ± 0,021
DIETA C		
Tipo de mejillón	AE	SE
SR	0,659 ± 0,078	0,541 ± 0,080
SL	0,637 ± 0,101	0,594 ± 0,063
ER	0,644 ± 0,043	0,654 ± 0,174
EL	0,626 ± 0,088	0,634 ± 0,163

En cuanto a la **AE**, en la Tabla 4 se puede observar que presenta los valores más bajos en la dieta A (sólo sedimento) y aumentan en la dieta B, obteniendo los valores más altos en la dieta C. A su vez, se puede ver que para la **SE** aumenta también desde la

dieta A hasta la C. en cuanto a la comparación entre R y L, los R obtienen valores superiores a los L de AE y también de SE, generalmente.

5.2.4. Tratamiento estadístico

5.2.4.1. SE

5.2.4.1.1. ANOVA de dos factores

Tabla 5: ANOVA de dos factores (condición y crecimiento) para determinar la influencia de los mismos en la eficiencia de selección. Se consideran diferencias significativas valores de $p \leq 0,05$.

DIETA A					
Factor	SS	gl	MS	F	Sig.
Condición	0,082	1	0,082	13,937	0,001
Crecimiento	0,022	1	0,022	3,680	0,064
Cond.*Crecim.	0,005	1	0,005	0,935	0,341
Error	0,194	33	0,006		
Total	5.846	37			
DIETA B					
Factor	SS	gl	MS	F	Sig.
Condición	0,001	1	0,001	0,637	0,430
Crecimiento	0,003	1	0,003	1,979	0,169
Cond.*Crecim.	0,009	1	0,009	5,049	0,031
Error	0,059	34	0,002		
Total	14,035	38			
DIETA C					
Factor	SS	gl	MS	F	Sig.
Condición	0,005	1	0,005	0,698	0,411
Crecimiento	0,002	1	0,002	0,238	0,630
Cond.*Crecim.	0,011	1	0,011	1,551	0,224
Error	0,176	26	0,007		
Total	10,387	30			

Para las eficiencias de selección al analizar las varianzas de la Tabla 5 se pueden observar diferentes relaciones. En la **dieta A** la condición presenta diferencias significativas, por lo que los mejillones mantenidos en condiciones de inmersión continua (S) presentan eficiencias de selección significativamente superiores a los sometidos a régimen intermareal (E). Por el contrario, ni el crecimiento ni la interacción entre los dos factores (condición y crecimiento) presentan diferencias significativas, por lo que seleccionan lo mismo sumergidos y emergidos y rápidos y lentos, si bien es destacable que las diferencias entre R y L están muy próximas a la significación estadística ($p=0,064$).

En la **dieta B** se puede observar que la interacción entre los dos factores presenta diferencias significativas, lo que informa de la existencia de tendencias claramente diferentes entre los mejillones R y L de ambas condiciones. Así, en los animales sometidos a continua inmersión (S) los mejillones de crecimiento rápido ® presentan valores más elevados de SE, mientras que en la condición de emersión discontinua (E) son los mejillones de crecimiento lento quienes presentan mayores valores de SE. Por el contrario, el crecimiento y la condición, por separado, no presentan diferencias significativas.

En la **dieta C** no presenta diferencias significativas entre ningún factor, lo que indica que seleccionan el alimento de la misma manera individuos S que E, e individuos R que L.

5.2.4.2. AE

5.2.4.2.1. ANOVA de dos factores

Tabla 6: ANOVA de dos factores (condición y crecimiento) para determinar la influencia de los mismos en la eficiencia de absorción. Se consideran diferencias significativas valores de $p \leq 0,05$.

DIETA A					
Factor	SS	gl	MS	F	Sig.
Condición	0,002	1	0,002	0,085	0,771
Crecimiento	0,086	1	0,086	4,129	0,050
Cond.*Crecim.	0,001	1	0,001	0,027	0,870
Error	0,691	33	0,021		
Total	4,657	37			
DIETA B					
Factor	SS	gl	MS	F	Sig.
Condición	0,005	1	0,005	0,335	0,567
Crecimiento	0,013	1	0,013	0,954	0,336
Cond.*Crecim.	0,001	1	0,001	0,075	0,785
Error	0,458	34	0,013		
Total	13,763	38			
DIETA C					
Factor	SS	gl	MS	F	Sig.
Condición	0,002	1	0,002	0,227	0,637
Crecimiento	0,004	1	0,004	0,544	0,466
Cond.*Crecim.	3,990E-005	1	3,990E-005	0,006	0,939
Error	0,215	32	0,007		
Total	15,072	36			

En la Tabla 6 se pueden observar las diferencias de absorción en las dos condiciones y tipo de crecimiento en cada una de las dietas.

En la **dieta A** se observan diferencias significativas en lo referente al crecimiento, lo que indica que no absorben lo mismo los individuos de crecimiento R que L, aquí se ve la ventaja de seleccionar mejor de los R frente a los L. Por el contrario, no hay diferencias significativas respecto de la condición ni la interacción entre los dos factores, por lo que los individuos S y E no presentan diferencias significativas a la hora de absorber el alimento.

En la **dieta B** no se observan diferencias significativas entre ninguno de los factores ni en la interacción entre ambos, por lo que no hay diferencias de absorción en ningún caso.

En la **dieta C** tampoco se encuentran diferencias significativas entre ningún factor ni en la interacción de los mismos, por lo que no hay diferencias en la eficiencia de absorción de los individuos de las diferentes condiciones y crecimiento.

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El experimento presentado en este trabajo nos ha permitido analizar algunas de las bases fisiológicas que subyacen en las diferencias inter-individuales en la tasa de crecimiento en moluscos bivalvos. Numerosos trabajos previos se basan en experimentos de comparación de variables fisiológicas registradas en individuos que presentaban diferencias en tasas de crecimiento tras permanecer durante un período breve bajo condiciones controladas de laboratorio.

En primer lugar las semillas pertenecen a la misma cohorte y fueron mantenidas bajo las mismas condiciones ambientales hasta que fueron finalmente seleccionadas como de crecimiento rápido (R) o lento (L) en función del tamaño adquirido en un período determinado, presentando tasas de crecimiento muy diferentes. En el experimento realizado con semillas de *Mytilus galloprovincialis* se ha observado que las características fisiológicas de los individuos seleccionados como de crecimiento rápido o lento pueden variar de manera significativa si se alteran las condiciones tróficas en la fase de selección. Los mejillones R y L mantenidos con una dieta (A) de bajo contenido orgánico ($f=0,260\pm 0,093$) presentan menores tasas de AE y SE que las dietas con un creciente contenido orgánico (Dieta B $f=0,357\pm 0,102$ y Dieta C $f=0,514\pm 0,101$).

Los animales de crecimiento rápido y lento seleccionados en las dos condiciones presentan diferencias como, en primer lugar, que los animales R son capaces de seleccionar mejor el alimento al presentar valores más elevados de SE en una dieta experimental en la que los individuos se exponen a una dieta compuesta por sedimento natural (**SR**→Dieta A: $SE=0,467\pm 0,061$, Dieta B: $SE=0,625\pm 0,049$, Dieta C: $SE=0,541\pm 0,080$; **ER**→Dieta A: $SE=0,348\pm 0,065$, Dieta B: $SE=0,605\pm 0,018$, Dieta C: $SE=0,654\pm 0,174$). En este sedimento hay una mezcla de partículas tanto minerales, sin valor nutricional, como por ejemplo, diatomeas con un elevado valor nutricional. Esa capacidad para seleccionar mejor el alimento confiere a dichos mejillones R una clara ventaja, puesto que la AE es significativamente superior en R que en L (**SR**→Dieta A: $AE=0,367\pm 0,094$; Dieta B: $AE=0,625\pm 0,130$; Dieta C: $AE=0,659\pm 0,078$. **ER**→Dieta A: $AE=0,373\pm 0,091$; Dieta B: $AE=0,593\pm 0,094$; Dieta C: $AE=0,644\pm 0,043$).

A su vez, al observar las ANOVAS para la eficiencia de selección y la eficiencia de absorción, se puede observar que la influencia de la condición afecta al crecimiento en ciertas circunstancias. Es decir, en el caso de la SE en la dieta A tanto la condición como el crecimiento presentan diferencias significativas, lo que mantiene que el ser S o E, y el ser R o L afecta a la SE de una manera significativa, seleccionan de distinta manera el alimento según la condición y el crecimiento que presenten en condiciones de una dieta de bajo contenido orgánico. Por el contrario, en la dieta B se observan diferencias significativas entre estos dos factores juntos, interaccionando, de manera que la condición o el crecimiento por separado no provocan diferencias significativas en la eficiencia de selección del alimento.

En las ANOVAS de la AE únicamente se encuentran diferencias significativas en la dieta A en lo referente al crecimiento, por lo que los individuos de crecimiento R o L sí presentan diferencias significativas en la AE, lo que explica que bajo condiciones de una dieta baja en contenido orgánico la eficiencia de absorción del alimento provoca diferencias en el crecimiento de los individuos, provocando diferencias en el crecimiento inter-individual de la población de mejillones.

En la **dieta A** la condición presenta diferencias significativas, por lo que los mejillones mantenidos en condiciones de inmersión continua (S) presentan eficiencias de selección significativamente superiores a los sometidos a régimen intermareal (E), lo cual significa que la situación de continua sumersión les confiere cierta ventaja.

En conclusión, si experimentos anteriores (Tamayo *et al.* 2011) mostraron que los mejillones de crecimiento rápido presentaban mayores tasas de ingestión y menores costes metabólicos, el presente experimento permite confirmar que los mejillones que destacan por tener mayor tasa de crecimiento son a su vez más eficaces a la hora de utilizar partículas de alimento de baja calidad, al parecer, por ser capaces de realizar una selección preingestiva más eficiente.

Este es un dato fundamental ya que la SE es importante cuando la calidad de las partículas es baja, es decir, en condiciones referentes a la dieta A. Aquí es donde se observa la mayor capacidad de los R para seleccionar mejor el alimento, lo que les da ventajas, dado que la AE en la dieta A es superior en los R.

7. BIBLIOGRAFÍA

- ✓ Bayne, B. L., Svensson, S., Nell, J. A., 1999b. The physiological basis for faster growth in the Sydney rock oyster, *Saccostrea commercialis*. *Biol. Bull.* 197, 377-387.
- ✓ Bayne, B. L., 2000. Relations between variable rates of growth, metabolic costs and growth efficiencies in individual Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 251, 185-203.
- ✓ Bayne, B. L., 2004. Phenotypic flexibility and physiological tradeoffs in the feeding and growth of marine bivalve molluscs. *Integr. Comp. Biol.* 44, 425-432.
- ✓ Brown, J. R., 1988. Multivariate analyses of the role of environmental factors and seasonal and site-related growth variation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 45, 225-236.
- ✓ Conover, R. J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 338-345.
- ✓ Goff, S. A., 2011. A unifying theory for general multigenic heterosis: energy efficiency, protein metabolism, and implications for molecular breeding. *New Phytol.* 189, 923-937.
- ✓ Haven, D. S., Morales-Alamo, R., 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 487-498.
- ✓ Iglesias, J. I. P., Camacho, A. P., Navarro, E., Labarta, U., Beiras, R., Hawkins, A. J. S., Widdows, J., 1996. Microgeographic variability in feeding, absorption and condition of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.): a transplant experiment. *J. Shellfish Res.* 15: 673-680.
- ✓ Navarro, E., Iglesias, J. I. P., Pérez Camacho, A., Labarta, U., Beiras, R., 1991. The physiological energetics of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) from different cultivation rafts in the Ria de Arosa (Galicia, N. W. Spain). *Aquaculture*, vol. 94, 2-3: 197-212.
- ✓ Pace, D. A., Marsh, A. G., Patrick K. Leong, 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*. *J. of Exp. Mar. Biol. Ecol.* 335, Issue 2, 188-209.

- ✓ Parry, G. D., 1983. The influence of the costs of growth on ectotherm metabolism. *J. theor. Biol.* 101, 453-477.
- ✓ 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, 113-120.
- ✓ Tenore, K. R., Dunstan, W. M., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21: 190-195.
- ✓ Zar, J. H., 1984. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, NJ.

