

MAREARTEKO ANIMALIEN BIOLOGIA: ERRESISTENTZI MOLDAPENAK

J. IGNACIO P. IGLESIAS eta ENRIQUE NAVARRO

Zientzi Fakultatea. Animali Fisiologia.
Euskal Herriko Unibertsitatea. P.K. 644 - BILBO.

SUMMARY: Distribution of intertidal organisms -specially its upper limits- is highly determined by physical environment. Considering the effect of the different environmental variables upon lethality, a good correspondence can be found between the size of tolerancy range of littoral species and their vertical and latitudinal distribution. This phenomenon is related to what is termed resistance adaptations. This work deals with temperature, desiccation, oxygen and salinity levels as factors most widely affected by tidal recession and mainly responsible for lethality in the area.

Sarrera

Aurreko lanean (IGLESIAS & NAVARRO, 1983) seinatu denez, marear teko faunaren banapen-mugak, eta batez ere, bere goiko mugak, estres fisikoak baldintzatzen ditu. Alabainan, animalien moldapenak sor ditzaketen faktore hauek, bi ikuspegitatik kontsidera daitezke.

A) Animaliaeren heriotza sortera dezaketen faktoreei erantzutekoak. Moldapen-mota honek, tolerantzi mugak finkatzen ditu, eta moldapenak efektiboak izan daitezzen, ematen diren ingurune-faktoreen aldaketa guztiek, tolerantzi mugen artean geratu behar dute. Moldapen-mota honi, zenbait autorek (PROSSER, 1973; VERNBERG & VERNBERG, 1972; KU-

NEMANN & PRECHT, 1979, a,b) erresistentzi moldapenak (resistance adaptations) esaten diote.

- B) Tolerantzi mugen barneko oreka fisiologikoa aldarazten duten faktoreei erantzutekoak. Funtzio fisiologikoak konpentsazio-mekanismoen bidez ingurune-egoerari egokitzeko gaitasunaren menpean dago moldapen-maila. Azken moldapen-mota honi gaitasun-moldapenak (capacity adaptations) deritzen.

Lan honetan, marearteko zonako animalien erresistentzi moldapenak soilik ikusiko ditugu, besteetaz, hots, gaitasun-moldapenetaz, geroko lanen batean arituko garelarik.

Marearteko zona ingurune eze-gonkorrakenez, bertako faunaren jasankortasun-tartea, ozeanoko beste eskualdeetako animaliena baino zabalagoa izatea espero daiteke. Izan ere, mareartea, airean gelditzen da marea behekatzen denean; ondorioz, ingurune-faktoreen gorabeherak areagotu egiten dira. Faktore hauei, LEWIS-ek (1964) emeritsio-faktoreak deritze. Ikertzaile honek, hiru faktore ematen ditu nagusizat, temperatura, argia (bere eragin termikoari dagokion heinean), eta lehorpena. Beste bi faktore, gazitasuna eta oxigeno-gertutasunaren fluktuazioak, alegia, oso baldintza berezietan soilik izan daitezke letaiak.

Temperaturarekiko erresistentzia

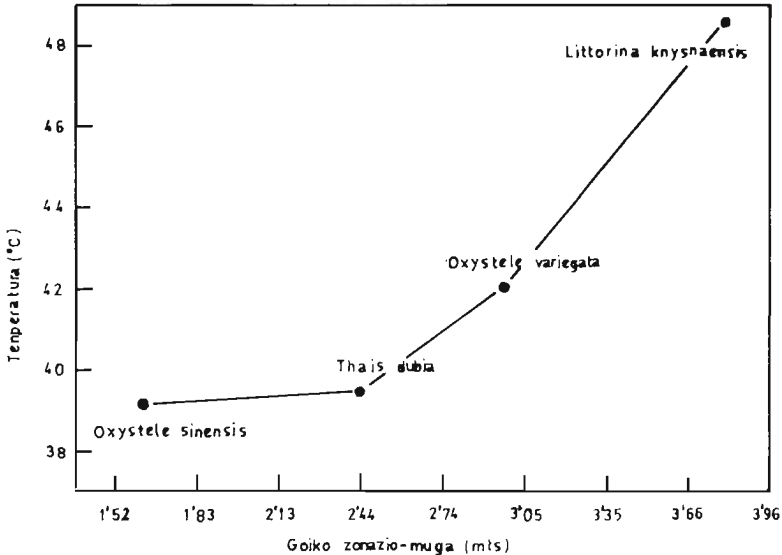
Marearteko animalien tenperatura altuekiko eta baxuekiko erresistentziari buruz burutu diren ikerlanak, ugariak izan dira. Beroak sortarazitako heriotzaren kausak, zeintzu ote diren zalantzekoa da, eta animalia guztietan ez dira berdinak izaten kausa hauek (KONEMANN & PRECHT, 1979 b). Askotan, tenperaturaren hiltze-muga, sistema entzikomatiko sentikorrenen desnaturalke-

ta-puntuen azpian dago. Esate baterako, *Astacus pallipes*-en hiltze-tenperatura 35°C izan arren, animalia honen ehun isolatuek ordubete batean zehar jarraitzen dute arnas egiten aipatutako tenperaturaren (BOWLER, 1963 a,b).

Hotzarekiko erresistentziaren mekanismoak eta beroarekiko erresistentziarenak guztiz desberdinak dira, eta, bestalde, beheko hiltze-muga, gorputz-medioaren izozte-puntuaren azpitik dagoenean, problema tsua gertatzen da berori interpretatzeko.

Animalia litoralaren tenperatur erresistentziari buruzko lan gehienek, zerara jo dute: jasankortasun-tartearen zabaleraren eta tenperaturaren fluktuazio-arauaren artean egon litekeen erlazioa analizatzera. Kontextu honetan, latitudeari eta kostaldeango animalien kokapen bertikalari dagozkien desberdintasunak, hiltze-mugan desplazamenduekin erlazionatuta daudela nabarierazi izan da. Adibidez, SOUTHWARD-ek (1958) eta LEWIS-ek (1963) zirripedo eta gasteropodo litoralaren goiko tenperatur mugak animalien zonazio-mailari eta banapen latitudealari dagozkiela frogatu dute. Kostaldeko goi-mailetan kokatzen diren animaliek eta animalia hegotarragoek tenperaturarekiko jasankortasun-tarte zabalagoa erakusten dute (ikus I. irudia). Bestalde, autoren hauek, zirripedoak, gasteropodoak baino erresistenteagoak bide direla ikusi dute. Gasteropodoei eta kuskubitakoei buruzko lan berri batzuk (ANSELL & McLACHLAN, 1980; ANSELL *et al.*, 1980 a,b) tenperatur mugak zonazio-mailaren, banapen biogeografikoaren, eta sa-soi-aldaketan menpean daudela nabarierazi izan dute.

Autore batzuren eritziz (MILLER & VERNBERG, 1968; SASSAMAN & MANGUM, 1970; ANSELL & McLACHLAN, 1980) zenbait espeziaren banapen



1. Irudia.- Gasteropodo batzutako goiko zonazio-mugaren eta goiko temperatur mugaren artean dagoen erlazioa (BROEKHUYSEN, 1940, NEWELL-engan-dik, 1979, hartuta).

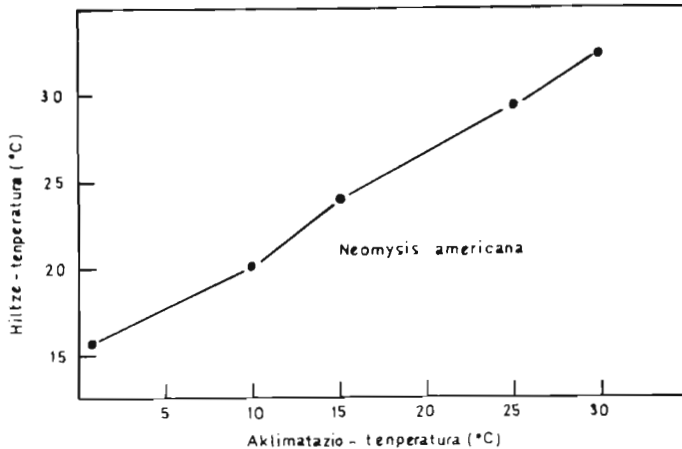
biografikoa eta kokapen bertikala temperatur mugak a priori determinatu dukete. Dena den, eta gure eritziz, animalien temperatur mugak zein mailataraino diren egonkorrak eta zein mailataraino izan daitezkeen aldatuta egiaztatu behar izan-nen litzateke temperatur aldaketa gradualak erabiliz. Aklimatazio-tenperaturaren aldaketa experimenta-lak jasankortasun-tartea lekuzal-dazera jotzen du; honela, aklimata-zio-temperatura goratzen baldin ba-da, temperaturaren goiko hiltze-mu-ga ere, goratu egiten da (ikus 2. irudia) (KUNEMANN & PRECHT, 1979 b), temperatur mugen sasoi-aldake-ta, fenomeno honen ondorioa dela dirudielarik (WAUGH, 1972; ANSELL et al, 1980 a). Arrazoi beragatik, kokapen bertikal desberdina erakus-ten duten espezieek, temperaturaren

jasankortasun-tarte desberdina eta erakutsi ohi dute (FRAENKEL, 1961).

Dena dela, eta ikuspegi biogeo-grafikoaren aldetik interesgarriak izan arren, animalien banapen ber-tikalaren arazoari dagokionez, lan hauek ez dira hain interesgarri gertatzen, ondoko bi puntuak hartu behar bait dira kontutan:

1.- Animalien goiko temperatur mu-gak, ingurunean gertatu ohi diren aldaketa termikoen goi-mugak baino altuagoak izaten direnez, ez dute kostaldeko animalien banapen ber-tikala baldintzatzen (SOUTHWARD, 1958; ANSELL et al 1980 b).

Bestalde, erresistentzi tartez gain, jasankortasun-tartea eta, ha-laber, hiltze-denbora, zehatz finka



2. Irudia. - Aklimatazio-tenperaturaren eta hiltze-tenperaturaren arteko erlazioa, tenperatura bakoitzean 24 ordu egon eta gero (MIHURSKY & KENNEDY, 1967, NE WEL-Engandik, 1979, hartuta)

tu behar dira. Gainera, animalien hiltze-mugaren azpitik eta, berez, erresistentzi tartearen barruan egon arren, konkurrentzia edo hondakapenaren aurkakò gaitasuna murrizten duten (SOUTHWARD, 1958) edo animalien garapenean eragina duten (MILLER & VERNBERG, 1968) itzulezinezko aldaketak gerta daitezke.

2.- Askotan, animalia berebetean experimentalki aurkituriko aireango eta uretango hiltze-mugak desberdinak izaten dira. Desberdintasun hau agerikoa, izan daiteke, hots, salbuespenetatik at, animalien benetako gorputz-tenperaturak neuritzen ez direnez, berauek eta inguruneak oso desberdinak izatea gerta daiteke emertsioaldian zehar; horrela baliuz, uretango hiltze-mu-

garen parekoa izanen litzateke aireangoa. Eguzkiaren erradiazio termikoen eraginak faktore nagusitzat hartu behar dira, berauetatik beste gabe dauden animalien tenperatura, inguruneak baino gradu batzuek altuagoa izan daitekeelarik; esate baterako, *Patella vulgata*-ren kasuan, desberdintasun hau, 1-18°C izan daiteke (DAVIES, 1970), *Actinia equina*-ren kasuan, 11,2°C (GRFFITHS, 1977), *Anthopleura elegantissima*-ren kasuan, desberdintasuna 13°C-takoa izanik (DAYTON, 1971) Hala ere, animaliek ez dute energia irradiantea bizigabe batek bereinganatu lukeen moduan berengantzen. LEWIS-en (1963) eta DAVIES-en (1970) ustez, gasteropodo batzuren gorputz-tenperatura, eguzkitandagoen harrizko substratuko tenperatura baino 4 edo 6°C baxuagoa

izan daiteke. Pentsatzekoa denez, lurrinketa da animalien hozteko modurik egokiena, baina honek, beste lako arazo bat sorterazten du: beroak, lehorpen-tasa goratu egiten duenekoa, alegia.

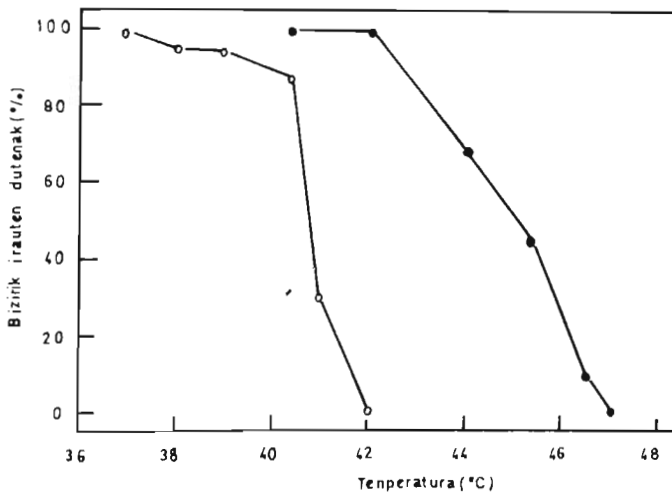
Lehorpenarekiko erresistentzia

Lehorpena da marearteko animalien baldintzatzaile fisikorik garrantzitsuen (NEWELL, 1976,1979). Maskorrik edo exoeskeletorik gabeko animalietan faktore mugatzailea gertatzen da (DAYTON, 1971; OTTAWAY, 1973); alabaina, hobeto babes-tua dauden beste animalia batzuk, hala nola, zirripedoek, hiltze-tasa altuak erakusten dituzte lehorpenaren kausaz (FOSTER, 1971, b).

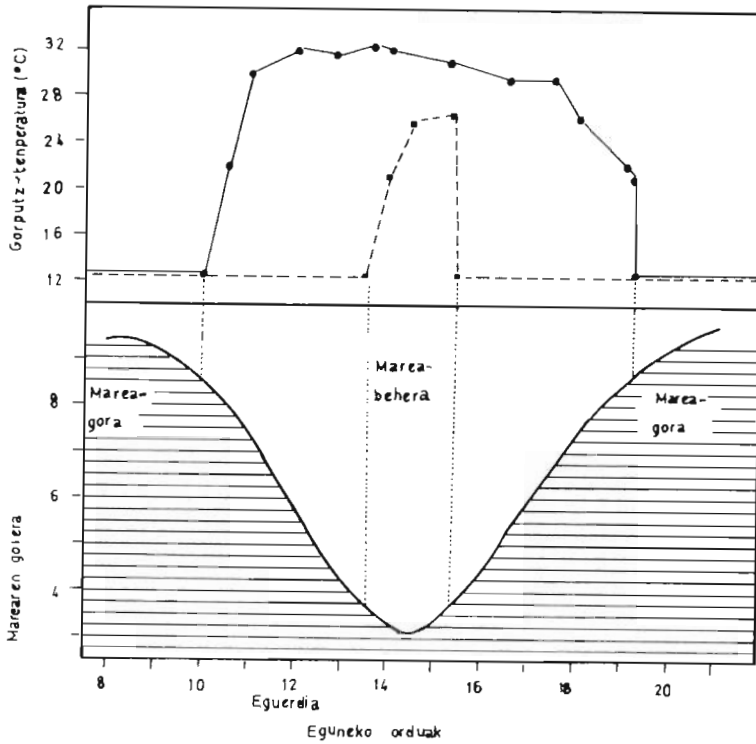
Animalien lehorpenarekiko erre-

sistentzia, beraren ehunen ur-galpena pairatzeko duen ahalmenaren menpean dago, baina animaliek, lehorpen-baldintza zehatz batzuren aurrean, gorputzeko ur-lurrinketa jasateko mekanismorik erakus dezakete, era honetan, jasankortasun tarte zabal dezaketelarik. Ur-galpena erregulatzeko ahalmena, faktore bik baldintzatzen du:

- Batetik, gorputz-temperaturaren maila onargarrian mantendu behar izatea.
- Bestetik, lehorpenarekiko erresistentziarako mekanismoek gas-elkartrukeari eragozpenik jarri arren, animalia batzuk beraien oxigeno-eskaria betetzeko moduko arnas metabolismo aerobioaren tasa egokia mantendu behar izatea marea



3. Irudia.- Temperaturaren eta superbizipen-portzentaiaren arteko erlazioa. (●).- Ur-lurrinez aseturiko eguratsen. (○).- Aire lehorretan. Ikerketa-denbora ordu betekoa da (WILKENS & FINGERMAN, 1965, NEWELL-engandik hartuta).



4. Irudia.-

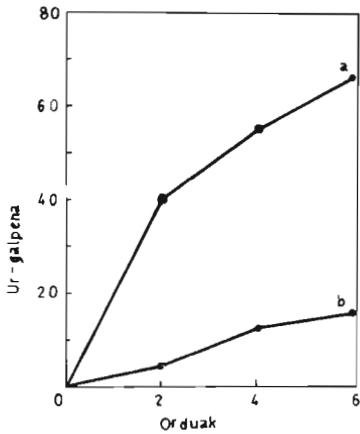
Goi-mailako (●—●) eta behe-mailako (●---●) lapen gorputz-tenperaturak marea-ziklo batean zehar. (DAVIES, 1970).

beheran zehar (BARNES & BARNES, 1957); aurrekoa dela kausa, lehorpenarekiko erresistentziaren eta gas-elektrotrukearen artean, nola baitaiteko konpromezuren bat egon behar izanen luke.

Marearteko animalien lehorpenaz egindako ikerlan askotan, animalien erresistentzi mailaren eta beraien kostaldeango kokapenaren artean, erlazio estuak behatu dira. Zonazio-maila desberdinek erakusten duten generoen (edo familien) espezieei dagozkien batezbesteko hiltze-denborak determinatu dira (BROEKHUYSEN, 1940; FOSTER, 1971 a; KENNEDY, 1976; YOUNG, 1978). WALLACE-k (1972) *Acmaea scabra* laparen zona litoraleko, zona infralitoraleko eta putzuetako aleetan, parametro berbera neurtu eta gonbara

tu egin du eta emaitzck aldeztatik espero ziren bezalakoak lortu ditu: goi-zonako aleen batezbesteko hiltze-denboraren balio altuak dira, zona babestuetan bizi diren aleenak, ordea, baxuak direlarik.

Ikertanek egurats estatikoan egiten direnez eta, horretaz, aldatzen diren faktore bakarrak, tenperatura eta hezetasun erlatiboa direnez, emaitza hauek balio erlatiboa dute. Izatez, hazieraren abiadurak erabateko eragina du lehorpen-prozesuan. COLEMAN-en (1973) ustez, *Modiolus modiolus* muskuiluaren lehorpenaren eragin handiena duen aldagaia hau da: aire-korrontearen presentzia (ikus 5. irudia); *Mytilus edulis* muskuiluan, berriz, ez da gauza bera gertatzen. Aire estatikoan, tenperatura eta hezetasun



5. Irudia.- Airean dagoen *Modiolus demissus* bibalbioaren ur-galera. Ur-galera, ehunen pisu-galera bezala adierazten da (%). a) lehorpen-gan barako airea higitzen da. b) airea geldirik dago. (COLLEMAN, 1973).

erlatiboaren balio desberdinen arauera, hiltze-denbora 2 eta 3 egunen artean oszilatzen da; hala ere, aire-korronterik deneko kasuetan, periodo hau, animalia marea-ziklo batean zehar airean dagoen bitarteko periodoaren bezalakoa izan daiteke.

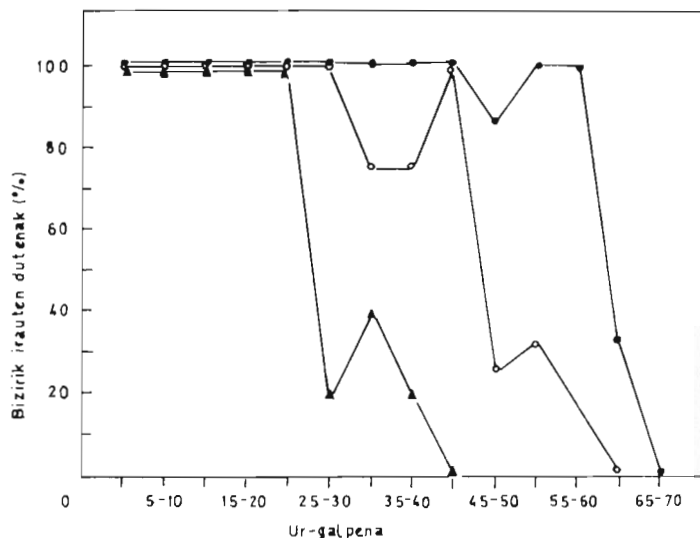
Gorago aipatuenez, lehorpenarekiko erresistentziaren batezbesteko hiltze-denbora, honako bi faktoreen funtzioa da: ehunen ura galtzeko gaitasuna eta animaliaaren uraren lurrinketa-tasa. Izan ere, lehorpenarekiko erresistentzia handitzeko moldapenak, hoietako faktore batekin edo biek in erlaziona daitezke.

Animalia-errentzako onargarria den ehunetako ur-galera ezagutzeko,

metodo grabimetrikoak erabil daitezke; beraz, zera egiten da: hiltze-mugara heltzeko galdu deneko pisuaren neurketa.

Marearteko animaliek pairatzen duten lehorpen-gradua oso altua da. ur-galeraren funtziozat hartuz, pisu-galeraren balio maximoak (%70-80-a) zonazio-maila altuetako gasteropodoek erakusten dituzte (PRICE, 1980; ROLAND & RING, 1977) eta, jeneralean, animalien banapen-mugak, ur-galerarekiko erresistentziak berak baldintzatzen ditu (BROEKHUYSEN, 1940; DAVIES, 1969; YOUNG, 1978; BOESE & PRITCHARD, 1981) (Ikus 6. irudia).

Lurrinketa-tasa ere, kokapen bertikalarekiko erlazioan dago (DAVIES, 1969; HERREID, 1969; FOSTER,



6. Irudia.- Bizirik irauten duten lapen portzentaia ur-galpenaren funtzio bezala adierazten da.

- (▲).- *Patella aspera* (behe-mailakoa).
- (○).- Behe-mailako *P. vulgata*
- (●).- Goi-mailako *P. vulgata* (DAVIES, 1969).

1971 a; COLEMAN, 1973; KENNEDY, 1976; MITCHELL, 1980; BOESE & PRITCHARD, 1981). Beronek, zera inplikatzeko du: periodo luzeetan zehar airean egoteko moldapena, iragazkaizte-bide efikazak eukitzearen menpean dagoela.

Bestalde, gainazal/bolumen erlazioak ere, bere garrantzia du arazo honetan, zeren, ur-galera, tamai nuaren funtzioa bait da. Ondorioz, animalia txikietakoko lehertzeko arriskua, handiagoa izaten da (animalia txikietakoko hiltze-denborak la burragoak izaten dira: FGSTER, 1971 a; DAVIES, 1969; OTTAWAY, 1973), fenomeno honek populazioen egitura eragin handia duelarik (ikus IGLESIAS & NAVARRO, 1983).

HERREID-ek (1969), krustazeo

batzuren "pisu-galera vs. animalia ren hasierako pisua" erregresio-funtzioaren berrretzaileak 0,69 balioa duela aurkitu zuen, erlazio hau eta gainazal/bolumen erlazio alometrikoak duen balioa ($2/3=0,66$) oso berdintsuak izanik. OTTAWAY-k (1973) antzeko fenomenoak aurkitu ditu *Actinia tenebrosa* antozooren: ale gazteetan, askoz ere altuagoa da ur-galperaren tasa, baina erlazio alometrikoaren balioa ez zaio 0,66 balioari dohitzten. Dirudenez, animalia ren hazieran zehar, gorputz-hormaren lodiera erlatiboa edo/eta urarekiko iragazkortasun-tasa aldatu egiten da indibiduo helduetan, lurriketa-tasa baxuagok lortzen direlarik. Azkenik, DAVIES-ek (1969) antzeko joera aurkitzen du goi-mailako *Patella vulgata*-n ("pisu-galera vs. animalia ren hasierako pi-

sua" erlazioaren berretzailea = = 0,45) eta behe-mailako *P. aspera* eta *P. vulgata*-n (berretzailea=0,55) Berretzaile hauen balioak ikusiz, goi-mailako lapen kasuan, mekanismo hauek behe-mailakoena baino hobekak direla, argi dago.

Gazitasun-aldaketekiko erresistentzia

PRECHT & PLEIT-ek (1979) aztertu dituzte gazitasun-aldaketekiko erresistentziaren alderdi desberdinak. Estuarioan izan ezik, mareartean, inguruneko gazitasun-fluktuazioak ez dira mareen menpekoak (LOCKWOOD, 1976). Kostalde arroka-tsuetan, estres osmotikoa dagoenean, aipatutakoak ez du zonazioarekiko

gradienterik erakusten eta, ondorioz, ez bide du mugatzen animalien banapena (NEWELL, 1976). Hala eta guztiz ere, lehorpenarekiko erresistentziak hiperosmosi-baldintzapenekiko jasankortasun altua eskatzen du. Hau dela eta, goi-mailako animaliek (*Acmaea digitalis*-ek esate baterako) disoluzio hiperosmotikoetan bizitzeko erakusten duten gaitasuna, lehorpenarekiko erresistentziaren ondorioa, besterik ez bide da (ROLAND & RING, 1977). Bestalde, marearteko animalia batzuk izoztearekiko erresistentzia altua ere erakusten dute, eta aurreko kasuan bezala, lehorpenaren erresistentziaren ondorioa da. Ez dago, beraz, ez batean, ez bestean moldapen espezifikorik.

Eskerrak:

Euskara Zientifikozko Juan Carlos Odriozola eta Biologiako Jesus Mari Txurruka irakasleek zuzendu dute eskuskribua; beraiei esker uler daiteke idatzi duguna. Gloria Fernandezek mekanografiatu du textua, eta grafikak, berak egin ditu ere. Laburpenaren ingelesezko itzulpena Mertxe Ortégak egin du. Laurei gure eskerrak.

Bibliografia

- (1) Ansell, A.D. & A. McLachlan, 1980. "Upper temperature tolerances of three molluscs from South African sandy beaches". *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **48**: 243-251.
- (2) Ansell, A.D.; P.R.O. Barnett; A. Bodoy & H. Massé, 1980 a. "Upper temperature tolerances of some european molluscs. I. *Tellina fabula* and *Tellina tenuis*." *Mar. Biol.* **58**: 33-39.
- (3) Ansell, A.D.; P.R.O. Barnett; A. Bodoy & H. Massé, 1980 b. "Upper temperature tolerances of some european molluscs. II. *Donax vittatus*, *D. semistriatus* and *D. trunculus*." *Mar. Biol.* **58**: 41-46
- (4) Barnes, H. & M. Barnes, 1957. "Resistance to desiccation in intertidal barnacles". *Science*, **126**: 358
- (5) Boese, B.L. & A.W. Pritchard, 1981. "Physiological effects of desiccation and hypoxia on the intertidal limpets *Cclisella digitalis* and *Cclisella pelta*" *The Veliger*, **23**: 265-274

- (6) Bowler, K., 1963 a. "A study of the factors involved in acclimatization to temperature and death of high temperatures in *Astacus pallipes* I. Experiments on intact animals". *J. Cell. Comp. Physiol.*, 62: 119-132
- (7) Broekhuysen, C.J., 1940. "A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain marine gastropods in False Bay, South Africa". *Trans. Roy. Soc. S. Africa*, 28: 255-292
- (8) Coleman, N., 1973. "Water loss from aerially exposed mussels" *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 12: 145-155
- (9) Davies, P.S., 1969. "Physiological ecology of *Patella* : III. Desiccation effects". *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 49: 291-304
- (10) Davies, P.S., 1970. "Physiological ecology of *Patella* : IV. Environmental and limpet body temperatures". *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 50: 1069-1077
- (11) Dayton, P.K., 1971. "Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space on a rocky-intertidal community". *Ecol. Monogr.* 41: 351-389
- (12) Foster, B.A., 1971 a. "Desiccation as a factor in the intertidal zonation of barnacles". *Mar. Biol.* 8: 12-29
- (13) Foster, B.A., 1971 b. "On the determinants of the upper limit of intertidal distribution of barnacles (Crustacea: Cirripedia)" *J. Anim. Ecol.* 40: 33-48
- (14) Fraenkel, G., 1961. "Resistance to high temperatures in a mediterranean snail, *Littorina neritoides*". *Ecology*, 42: 604-606
- (15) Griffiths, R.J., 1977. "Thermal stress and the biology of *Actinia equina* L. (Anthozoa)". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 27: 141-154
- (16) Herreid, E.F., 1969. "Water loss of crabs from different habitats" *Comp. Biochem. Physiol.* 28: 829-839
- (17) Iglesias, J.I.P. & E. Navarro, 1983. "Marearteko zonaren ezaugarriak: berri-kustapena". *Elhuyar* 9, 1, 101.
- (18) Kennedy, V.S., 1976. "Desiccation, higher temperatures and upper intertidal limits of three species of sea mussels (Mollusca: Bivalvia) in New Zealand" *Mar. Biol.* 35: 127-137
- (19) Künnemann, H. & H. Precht, 1979 a. "The influence of environmental temperature and salinity on animals. I. Poikilothermic animals and the normal range of temperature". *Zool. Anz., Jena* 202: 145-153
- (20) Künnemann, H. & H. Precht, 1979 b. "The influence of environmental temperature and salinity on animals. II. Resistance of poikilothermic animals to heat and cold". *Zool. Anz., Jena* 202: 154-162

- (21) Lewis, J.R., 1963. "Environmental and tissue temperatures of some tropical intertidal marine animals". *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole.*, 124: 277-284
- (22) Lewis, J.R., 1964. "The ecology of rocky shores". Hodder & Stoughton. London. 323 ppp.
- (23) Lockwood, A.P.M., 1976 "Physiological adaptation to life in estuaries" in *Adaptation to environment. Essays on the Physiology of marine animals* (Arg. R.C. Newell) 315-392 ppp. Butterworths. London.
- (24) Miller, D.C. & F.J. Vernberg, 1968. "Some thermal requirements of fiddler-crabs of the temperate and tropical zones and their influences on geographic variation". *Am. Zoologist* 8: 459-469
- (25) Mitchell, C.P., 1980. "Intertidal distribution of six trochids at Portobello, New Zealand". *N.Z.J. Mar. Fresh. Res.* 14: 47-54
- (26) Newell, R.C., 1976. "Adaptations to intertidal life" in *Adaptation to environment. Essays on the Physiology of marine animals* (Arg. R.C. Newell) 1-82 ppp. Butterworths. London.
- (27) Newell, R.C., 1979. "Biology of intertidal animals". *Marine ecological surveys*. Faversham. Kert. 781 ppp.
- (28) Ottaway, J.R., 1973. "Some effects of temperature, desiccation, and light on the intertidal anemone *Actinia tenebrosa* Farguher (CNIDARIA: ANTHOZOA)". *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 24: 103-126
- (29) Precht, H. & Pleit, 1979. "The influence of environmental temperature and salinity on animals. III. Salinity". *Zool. Anz., Jena*, 202: 425-436
- (30) Price, C.H., 1980. "Water relations and physiological ecology of the salt marsh snail *Melampus bidentatus* Say". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 45: 51-67
- (31) Prosser, C.L. 1973. "Water: osmotic balance; hormonal regulation" in *Comparative Animal Physiology*. 1-71 ppp. (Arg. C.L. Prosser). Saunders.
- (32) Roland, W. & R.A. Ring, 1977. "Cold, freezing, and desiccation tolerance of the limpet *Acmaea digitalis* (Eschscholtz)". *Cryobiology* 14: 228-235
- (33) Sassaman, C. & C.P. Mangum, 1970. "Patterns of temperature adaptation in North American Atlantic Coastal actinians". *Mar. Biol.* 7: 123-130
- (34) Southward, A.J., 1958. "Note on the temperature tolerances of some intertidal animals in relation to environmental temperatures and geographic distribution" *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 37: 49-66
- (35) Vernberg, W.B. & F.J. Vernberg, 1972. "Environmental physiology of marine animals". Springer-Verlag. New York. 346 ppp.
- (36) Wallace, L.R., 1972. "Some factors affecting vertical distribution and resistance to desiccation in the limpet *Acmaea testudinalis* (Müller)". *Biol. Bull.* 142: 186-193

- (37) Waugh, D.L., 1972. "Upper lethal temperatures of the pelecypod *Modiolus demissus* in relation to declining environmental temperatures". *Can. J. Zool.* 50: 523-527
- (38) Young, A.M., 1978. "Desiccation tolerances for three hermit crabs species *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus pollicaris* (Say) and *P. longicarpus* (Say) (Decapoda, Anomura) in the North Inlet Estuary, South Carolina, U.S.A." *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 6: 117-122.

Hiztegia

A

Aklimatazio-temperatura: Temperatura de aclimatación

Arnas metabolismo: Metabolismo respiratorio

B

Behe-maila: Nivel bajo

Behe-zona: Zona inferior, zona baja

D

Desnaturalketa-puntu: Punto de desnaturalización

E

Ehun: Tejido

Emertsioaldi: Periodo de emersión

Emertsio-faktore: Factor de emersión

Erregresio-funtzio: Función de regresión

Erresistentzi maila: Nivel de resistencia

Erresistentzi modapen: Adaptación resistiva

Erresistentzi muga: Límite de resistencia

Erresistentzi tarte: Intervalo de resistencia

G

Gas-elkartruke: Intercambio gaseoso

Gazitasun-aldaketa: Variación de salinidad

Gazitasun-fluktuazio: Fluctuación de salinidad

Goi-maila: Nivel alto

Goi-zona: Zona alta, zona superior

Gorputz-horma: Pared corporal

Gorputz-medio: Medio corporal

Gorputz-temperatura: Temperatura corporal

H

Haziera: Crecimiento

Hezetasun: Humedad

Hiltze-denbora: Tiempo letal

Hiltze-muga: Límite letal

Hiltze-temperatura: Temperatura letal

Hondakapen: Depredación

I

Ingurune-egoera: Situación ambiental

Ingurune-faktore: Factor ambiental

Iragazkaizte-metodo: Método de impermeabilización

Iragazkortasun-tasa: Tasa de permeabilidad

Itzulezinezko: Irreversible

Izozte: Congelación

Izozte-puntu: Punto de congelación

J

Jasankortasun: Tolerancia

Jasankortasun-muga: Límite de tolerancia

Jasankortasun-tarte: Intervalo de tolerancia

K

Kokapen bertikal: Posición vertical

Konkurrentzia: Competencia

Konpentsazio: Compensación

L

Lehorpen: Desección

Lehorpen-gradu: Grado de desecación

Lehorpen-prozesu: Proceso de desecación

Lehorpen-tasa: Tasa de desecación

Lurrinketa: Evaporación

Lurrinketa-tasa: Tasa de evaporación

M

Mareabehera: Bajamar

Mareagora: Pleamar

Marearte: Zona intermareal

Marearteko: Intermareal (Adj.)

Mareen arau: Régimen de mareas

Moldapen: Adaptación

O

Oxigeno-eskari: Demanda de oxígeno

Oxigeno-gerutasun: Disponibilidad de oxígeno

P

Pisu-galera: Pérdida de peso

Pisu-galper: Pérdida de peso

S

Sasoialdaketa: Variación estacional

T

Temperatur erresistentzia: Resistencia térmica

Temperatur muga: Límite térmico

Tolerantzi muga: Límite de tolerancia

Tolerantzi tarte: Intervalo de tolerancia

U

Ur-galera: Pérdida de agua

Ur-galpen: Pérdida de agua

Z

Zonazio-maila: Nivel de zonación