

MOLUSKU ITSASTARREN BIOLOGIA:

HAZKUNDE ETA HAZKUNDERAKO AHALMENEAN ERAGINA DUTEN FAKTOREAK

MIREN BEGO URRUTIA eta IRRINTZI IBARROLA

Zientzi Fakultatea. Animali Fisiologia

Euskal Herriko Unibertsitatea. P.K. 644 – BILBO

SUMMARY:

In the present work, an analysis of factors affecting the energy budget in marine molluscs was undertaken, in order to define the set of environmental conditions which are compatible with a positive scope for growth (somatic plus reproductive growth). Special attention was paid to the description of several physiological adaptations enabling the maintenance of a positive energy budget under fluctuating conditions.

SARRERA

Organismo litoralaren balantze energetikoan mota desberdinetako faktoreek duten eragina analizatzeko posibilitateak, organismoaren hazkunderako eta ugal egituren sintesirako erabilgarria den soberakin energetikoa eman daitekeeneko baldintzak definitzea baimentzen du. Aldizkari honetan argitaratutako lan batean, IGLESIAS & NAVARROK (1984), marearteko organismoen multzoari buruzko mota honetako analisisa burutu zuten. Oraingo honen helburua, hurbilketa berdintsuari jarraiturik, horren baliokide den anali-

sia egitea da, baina kasu honetan talde taxonomiko bakar bati mugatuko gatzaizkio:

Mollusca filumari hain zuzen ere; gaur egun honi buruzkoa bait da azken urteotan lortu den informazio gehiena, izaki itsastarrei dagokienez. Erabaki honen zergatiak ondo-koak dira: alde batetik, bere komertzializazio eta ekoizpenari buruzko kuestioiek duten garrantzi hazkorra, eta bestetik, ingurune-inpaktuaren (stressaren) indikatzaile modura erabiltzeko, talde ezin hobea izatea.

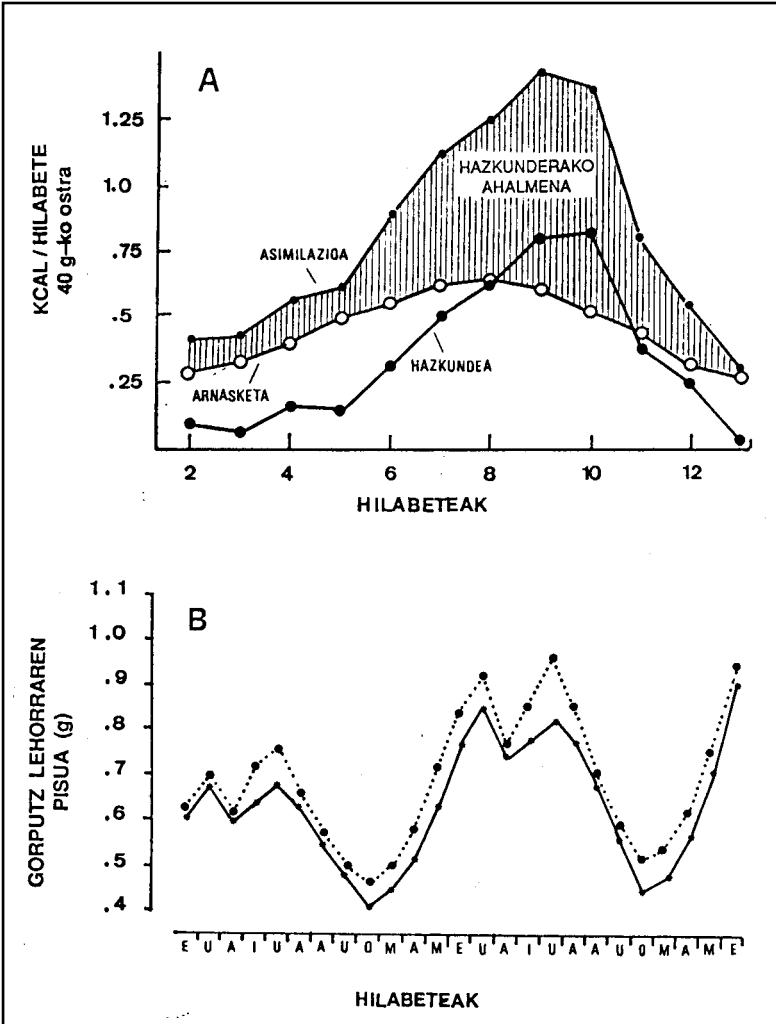
Lan honetan aipatzen diren balantze energetiko eta hazkunde-efizientzia direlako kontzeptuak IGLESIAS & NAVARROK (1984)

definitu eta garatu zituztenez, ez dugu bero-rietaz kontsiderazio sakonik egingo.

HAZKUNDERAKO AHALMENA ETA HAZKUNDE-EFIZIENTZIA

Hazkunderako ahalmena energi prozesu-analisi zehatz batez estimatua izan de-
nean benetako hazkunderaren adierazle fida-
garri izan daitekeelako ideia, DAMEk (1972)
Crassostrea virginica ostra amerikarrean, eta
BAYNE et al. (1979) eta BAYNE &

WORRALLeK (1980) ikertu zuten. 1A
irudiak, hilabetero estimaturiko ostraren
asimilazioa, arnasketa eta hazkundera adie-
razten du. 1B irudiak, muskuiluan bi urtean
gertaturiko pisu-aldaketak erakusten ditu, bai
hazkunderako ahalmen modura eta bai
luzera/pisu erregresio modura estimaturik.
Kasu bietan, estimazio fisiologikoen eta neur-
tutakoen arteko antzekotasuna onargarria da.
Emaitza hauek, bi espezieetan hazkundera
duen urtaro-aldaketekiko menpekotasuna ere
adieraziko digute. Urtaroarekiko dependen-



1. irudia.

A: *Crassostrea virginica* ostraren hazkunderako ahalmena (area iluna) eta neurturiko hazkundera. (DAME, 1972)

B: *Mytilus edulis* muskuiluari bi urtean zehar neurturiko hazkundera (marra jarraia) eta neurturiko hazkundera (marra jarraia) eta neurturiko hazkundera (marra jarraia) fisiologikoen bidez aurrean hazkundera (marra jarraia). (BAYNE & WORRALL, 1980)

tzia hori, temperaturaren, elikagaiaren, ugalketa-aktibitatearen eta energi balantzearen arteko elkarreagin konplexuen emaitza da.

HAZKUNDERAKO AHALMENA ETA TENPERATURA

BUXTON et al.ek (1981) *Ostrea edulis* ostra gaztearen hazkunderako ahalmena ikeru zuten aklimatazio eta esposizio-tenperaturen funtzio modura. Hazkunderako ahalmen maximoa 15–20°C bitartean izaten zela adierazi zuten emaitzek. Hala eta guztiz ere, temperatura altuagotan (25°C) esposizio laburrek hazkunde-ahalmena areagotu egiten zuten. Arnasketa- eta elikadura-tasaren egoitze-kompentsazioak gertatu zirenez, hazkunderako ahalmenaren balio altuak tenperatur tarte zabalean mantendu ziren. Ikertzailerek ondoko hau ondorioztatu zuten: udako hilabeteetan zeharreko beroarekiko aklimatazio gradualek, temperatura altuagotako esposizioaldi laburrekin batera, espezie hauen ekoizpenerako baldintza optimoak eskaintzen dituzte.

Hazkunderako ahalmenaren erregulazioa, ezaugarri arrunta da ohizko tenperatur tarte normalean marearteko eta urazaleko itsas ertzeko espezieetan, eta *M. edulis* muskuiluaren kasurako, zehazki deskribatu da (BAYNE et al., 1973; WIDDOWS and BAYNE, 1971). WIDDOWSek (1978 b) hazkunderako ahalmena eta bertatik eratorritako hazkunde-efizientzia (IGLESIAS & NAVARROK definituta, 1984) neurtu zituen tenperatur eta ratio-maila desberdinetan. Hazkunderako ahalmenak tenperaturarekiko menpekotasunik eza agertu zuen 5–20°C bitartean, baina 25°C-tan nabariki murriztu zen, stress termala adieraziz. Hazkunde-efizientzia 5°C-tan 0,35koa izatetik, 20°C-tan 0,20koa izatera pasatu zen. R. THOMPSONek (1984) Newfoundland-en muskuilu-populazio batekin lanean ari zela, 0,50 eta 0,75eko hazkun-

de-efizientzia netoak neurtu zituen, tenperaturarekiko menpekotasuna (0,5–15°C) esanguratsua ez zelarik. Aurretik egindako lan batean, WIDDOWSek (1976) bi populaziotako muskuiluak konparatu zituen, tenperatur aldaketak erabiliz. Bere habitat naturalean tenperatura altuak jasan zituzten animaliak, baxuak jasan zituztenak baino hobeto hazten ziren tenperatura altutan (25°C) eta bizirik irauteko aukera handiagoak zituzten (BAYNE et al., 1977). Tenperatura altuetako esposizioak (20°C), animalia talde bietan hazkunderako ahalmenaren emendapena eragin zuen. Honen arrazoiatariko bat, iragazpen-tasa altua mantentzean datza, arnasketa tenperatur zikloetarako adaptazioaren ondorioz areagotzen ez delarik.

Mundakako (Bizkaia) itsasadarreko *Cerastoderma edule* berberetxoaren aleetan ere, tenperaturaren epe luzeko aldaketen aurkako balantze energetikoaren kompentsazio-fenomenoak ikusi dira. Kompentsazioa, ingestio-tasa eta gastu metabolikoaren aklimatazio partzialaren ondorioa da, eta beraz, hazkunderako ahalmenak tenperaturaren urtaro-aldaketekiko ez-menpekotasun erlatiboa agertzen du (ARMENTIA, argitaratu gabeko datuak).

Mota honetako erantzunek (ikus NEWELL, 1979; NEWELL and BRANCH, 1980) ingurune naturalean, hazkunderako ahalmenak eta hazkunde-efizientziak, tenperaturarekiko elikagai-gertutasunarekiko baino menpekotasun txikiagoa izatea sortez dezakete. ELVIN & GONOREk (1979) *Mytilus californianus* espeziean elikagai-mailak hazkunderako ahalmenean urtaro-aldaketaren %96ko maila azaltzen zuela neurtu zuten, ehunen batezbesteko tenperaturak %3a baino azaltzen ez zuelarik. CONOVER & LALLIk (1974) tenperatura eta ratioaren hazkunde-efizientzia gordinarekiko (K_1) efektua aztertu zuten *Clione limacina* espeziean. Tenperaturak nolabaiteko efektu positiboa zuen

$\log K_1$ -ean, nahiz eta estatistikoki esanguratsua ez izan. Hala ere, $\log K_1$ eta ratioaren arteko korrelazio negatiboa neurtzeko balio izan zuen. Tenperatur igoerak harrapakinen tamaina haztearekin batera gertatzen zirenean, hazkunde-efizientzia altua mantentzea eragiten zuen, harrapakin-gertutasun tarte zabalean.

ANSELLek (1982) *Polinices*ekin burutako laborategiko esperimntuen bidez, ondoko hau adierazi zuen: espezieen balentzia ekologiko arruntaren barnean, tenperatur aldaketek energiaren lorpenean eta gastuan eragina zuten, eta hazkunde-limite maximoak baldintzatzen zituzten. Hazkunde-efizientziak, ordea, tenperaturarekiko nolabaiteko menpekotasunik eza zuen. *M. edulis* muskuiluaren Ingalaterrako hego-mendebaldeko bi populaziorekin egindako lanetan, erregresio anizkoitzaren motako analisiak erabiliz, (B.L.BAYNE, argitaratu gabeko datuak) ratioak hazkunde-efizientiaren urtaro-aldaketak ongi azaltzen dituela frogatu da; tenperatur aldaketak erabiltzen dituzten ereduek bezain ongi, alegia.

Hazkunderako ahalmena eta hazkunde-efizientzia gutxi gorabehera konstante mantentzen direneko tenperatur tarteak, desberdinak dira espezie artean, eta baita espezie bereko populazio desberdinen artean ere. Zenbait espezieren habitat naturaletan, bai tenperatura altuek, bai baxuek ere, biek dituzte eragin negatiboak. Wadden Sea-ko *Macoma balthica* espezieak esate baterako, udan errutaldi ostean, hazkunde negatibozko tarteak jasan dezake, tenperatur igoerak sorterazitako energia metabolikoaren eskaria elikatze-prozesuen konpentsazio-ahalmena baino handiagoa denean (DE WILDE, 1975; LAMMEN, 1967; HUMEL, 1985). BEUKEMA et al.ek (1977) zortzi urtez hamabost marearteko laginketa-puntutan aztertutako hazkunde-aldaketek, aitzitik, elikagai-gertutasun eta elikatze-denborarekiko korre-

lazio esanguratsua aurkeztu zuten; tenperaturarekiko ez, ordea. Brest-eko badian (Frantziako iparraldean) *Clamys variak* ere, udan hazkunde-efizientzia negatibozko aldiak jasaten ditu tenperatura altuak direla eta. Sasoi horretan, aldiz, elikagaia ugari da, eta hazkunde-efizientzian duen efektua txikia da negukoarekin konparaturik. Neguan, tenperatura baxuek ratio urriarekin batera, hazkunderako ahalmenaren eta hazkunde-efizientiaren beharpen gogorra sorterazten dute (SHAFEE, 1980). KIRBY-SMITH & BARBERek (1974), ordea, honako hau ikusi zuten: Beaufort kanaleko (Iparraldeko Karolinan, Estatu Batuetan) fitoplankton-mailaren aldaketa naturalek ez zuten inolako eraginik *A. irradians* espeziearen hazkuntzan, zeina tenperaturak erregulaten bait du.

Mota honetako ikerketatik ondoriozta dezakeguna, ondokoa da: habitat naturalean, energetika fisiologikoan eraginik handiena ratioa eta tenperaturaren arteko efektu konbinatuak duela.

HAZKUNDERAKO AHALMENA ETA GAZITASUNA

Gazitasunak moluskuen energetika fisiologikoan duen eraginaz lan gutxi burutu dira. WIDDOWSek (argitaratu gabeko datuak) %15 eta %30eko gazitasunera aklimatatu zituen (ikus LIVINGSTONE et al., 1979) *M. edulis*en aleak. %15eko gazitasun konstantean, bai elikagai-kontsumoak bai arnasketak beharpen txikia jasan zuten. Zurgapen-efizientzia nabarmen murriztu zen, eta hazkunderako ahalmena, nahiz eta positibo mantendu, %30eko gazitasunean baino baxuagoa zen. Gazitasun-aldaketa ziklikoetan zehar, energi balantzean parte hartzen duten osagai guztiak konstante mantendu ziren %20 eta %30 bitartean, baina txikiagotu egin ziren %15 eta %20 bitartean. Hazkunderako ahalmena, beraz, gazitasun-hein zabalean

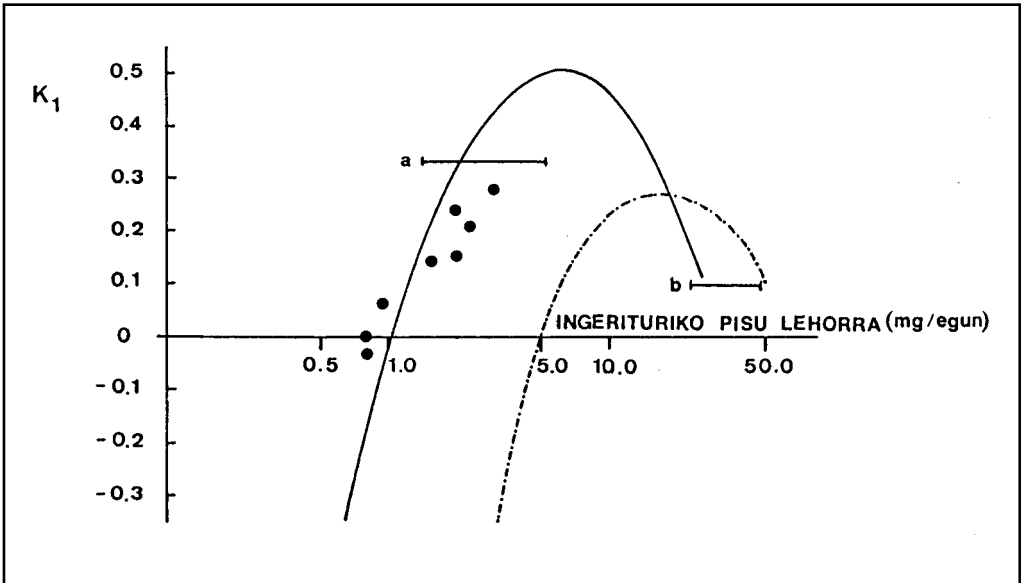
mantendu zen, baina %15eko gazitasunean, txikiagotu egin zen. Gazitasun aldakor eta baxuetan egindako esperimentuetan, aminen irazpen eran izandako galera, potentzialki esanguratsua den energi eskaera modura hartu behar da.

Gazitasuna, gehienetan, faktore mugagarri modura hartzen da molusku itsastarretan (FRY, 1947). Jaisten denean, energi lorpenarako ahalmena murrizten du, eta beraz, energi balantze osoa mugatzen. STICKLE & BAYNEk (1982) *Thais lapillus* espeziearekin burututako saioetan, ondo ikus daiteke esandakoa: 15°C-tan, elikadura eta zurgapena murriztu egiten ziren %25 baino gazitasun baxuagotan, nahiz eta galera metabolikoa ia konstante mantendu. Ondorioz, %20tik azpitiko hazkunderako ahalmenaren balioa, negatiboa zen, maximoa testaturiko gazitasun

altuenean (%35) lortu zelarrik. Emaitza hauek, ezagunak ziren espezieen banaketan gazitasun-limiteekin bat zetozen (BOYDEN et al., 1977).

HAZKUNDERAKO AHALMENA ETA RATIOA

M. edulis eta *Aulacomya ater* muskui-lu-espezie bien hazkunderako ahalmena, alga-zelulen kontzentrazioaren funtzio modura (*Tetraselmis suecica* eta *Dunaliella primolecta* hurrenez hurren) adieraz daiteke, laborategian burututako esperimentuetan lortutako emaitzen arabera (GRIFFITHS & KING, 1979; THOMPSON & BAYNE, 1974). Kasu biotan elikagai-kontzentrazioa handiagotu zenean, hazkunderako ahalmenaren balioa altuagoa zen; mikrolitroko bi zelula baino



2. irudia. *Mytilus edulis* espeziearen hazkunde-efizientzia gordina, ingerituriko ratioaren funtzio modura.
- : 20–35 mg-ko gorputz-pisu lehorreko aleak (WINTER & LANGTON, 1976)
 - a: 20–27 mg-ko gorputz-pisu lehorreko aleak (KIORBOE et al., 1981)
 - b: 200 mg-ko gorputz-pisu lehorreko aleak
- Datu originalak karbono-unitateetan zeuden, eta beraz, hemen agertu direnak, berriz kalkulatu dira. (TENORE et al., 1973)

kontzentrazio txikiagotan negatibo izatetik, balio maximoa mikrolitroko 10 – 15 zelulako kontzentrazio-tartean lortzera pasatu zen. Hortik aurrera, nahiz eta zelula-kontzentrazioa altuagoa izan, balio baxuagoa hartu zuen; zurgapen-efizientzia txikiagoa bait zen. Alga-kultibo puruak erabiltzen direneko mota honetako esperimenduetan, hazkunde-efizientzia azkar emendatzen da ratio-maila baxutan, eta txikiagotu egiten da kontzentrazio altuagotan.

M. edulis bibalbioarekin burututako lau ikerketetako emaitzek, ondoko hau adierazten dute: hazkunde-efizientzia maximoa (K_1) murriztu egiten dela, eta ratio optimoa handitu, gorputz-tamaina emendatzen denean (ikus 2. irudia).

Ingurune naturalean aitzitik, animalia suspentsiboroen elikagaia oso kasu gutxitan da fitoplankton purua. Ratioa gehienetan, alga-zelula, detritus eta silt inorganikoaren nahastez osotuta egoten da. WINTER (1976), MURKEN (1976), KIORBOE et al. (1980, 1981) eta MOHLENBERG & KIORBOEK (1981), silt-ak hazkundean eta energetikan duen eragina aztertu dute

M. edulis eta *Spisula subtruncata* espezieetan. WINTERek (1976) elikadura-aktibitatearen igoera, ingerituriko ratioaren gehikuntza eta hazkundearen handiagotzea ere aztertu zituen *Mytilusean*, espezie hau alga-zelulen kontzentrazio optimoaz gehi itsasur litro bakoitzeko 12,5 mg silt-ez (pisu lehorra) osoturiko ratioaz elikatu zenean. KIORBOE et al.ek (1981) *Mytilusean* gertatzen den silt-aren bidezko hazkundearen estimulazioa aztertu zuten, eta ondoko ondorioztatu: silt-ak elikatze azkarragoa sortera-zen duela (ikus THOMPSON & BAYNE, 1972), eta gainera, muskuiluak silt-ean dagoen materia organikoa (gainazaleko agregatuak) erabiltzeko posibilitatea ere badela. Era berean, *S. subtruncata*ren hazkundea, %10-100 emendatu zen alga-zelulen ratioari

silt-a gehituz (MOHLENBERG & KIORBOE, 1981). Kasu honetan, aklaramendu- eta arnasketa-tasek esekiduran zegoen silt-arekiko menpetasunik ez zuten agertzen, baina silt-a urdailean agertzen zenean, bazegoen nolabaiteko zurgapen-efizientziaren igoera.

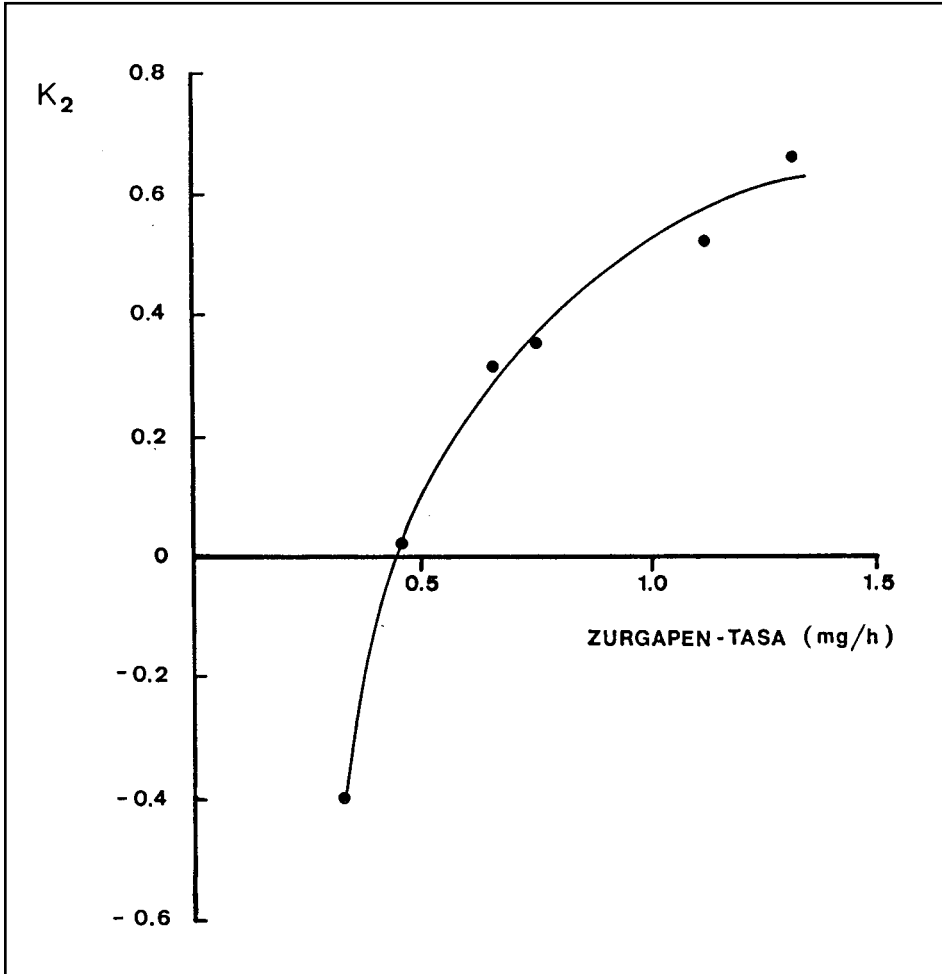
Hala eta guztiz ere, alga-kultibo gehi partikula inerte osoturiko nahasteak, ez du bibalbioen ratio naturala osotzen duen suspentsio konplexua imitatzen. Oraindik ez da ezagutzen itsasertz eta itsasadarretako inguruetan suspentsioan dauden partikulen benetako izaera eta energi balioa. Partikula naturalen balio elikatzailaren ezagupenerako metodo bat, materia organikoa neurtzea da (hots, iragazitako partikulen erreketa onorioz gertatzen den pisu-galera), gero balioak kalorifikoa aplikatzen zaiolarik (adibidez, VAHL, 1980). WIDDOWS et al.ek (1979) partikulen nitrogenoa, karbohidratoak eta lipidoak analizatu zituzten, eta urtaroen arabera aldatzen den balio kalorifikoa lortu zuten. BAYNE & WIDDOWSek (1978) eta BAYNE et al.ek (1979) nitrogeno-edukina neurtu zuten (KJELDAHL liseriketa erabiliz), eta nitrogeno organiko partikulatu eta materia organiko partikulatuaren (POM) balio kalorifikoen arteko erregresioa lortu zuten.

Hazkunderako ahalmenaren, hazkunde-efizientziaren eta gertu dagoen ratio naturalen mailaren arteko erlazioak, aldakorak dira hurrengo faktore hauen arabera: partikula-kontzentrazio absolutuaren, POM eta PIM (materia inorganiko partikulatua) arteko erlazioaren eta materia organikoaren egiazko balio elikatzailaren arabera. Kontzentrazioa sasigorotzak eratzen direneko mailatik beherakoa denean, PIMak dietaren kalitatea murriztu egiten du; POMa “diluitu” egiten bait da (HAVEN & MORATES-ALAMO, 1966; WIDDOWS et al., 1978 a). VAHLeK (1980), esate baterako, POM eta PIMaren kontzentrazio erlatiboen urtaroen arabera aldaketek Norvegiako *Chlamys islandicaren*

hazkunde-eredua azaltzen zutela aurkitu zuen. Partikula-kontzentrazioa sasigorotzak eratzeko bestekoa denean, aklaramendu-tasarekiko, sestonaren energi balioaren urtarro-aldaketarekiko (BAYNE & WORRALL, 1980) eta sasigorotzak eratzeko behar den kontzentrazioarekiko menpekoa izan daiteke ingestio-tasa. Sasigorotzak eratzeko beharrezko den kontzentrazioa, espezieen arabera eta animalien tamainaren arabera aldatzen da.

Nolanahi ere, kontu handia behar da egiazko zurgapen-efizientziaren estimazio fidagarria aztertzean; esekiduran dauden partikulen POMaren proportzioarekiko nabariki menpeko izan baitaiteke.

Partikulatu naturalekin burututako esperimentuetan lortutako *M. edulis* espeziearen hazkunde-efizientzia netoa (K_2), zurgaturiko ratioaren funtzio modura adieraziko du 3. irudiak. Alga-kultibo puruetan lortutako



3. irudia. K_2 eta zurgaturiko ratioaren arteko erlazioa, Arosako (Galizia) itsasadarreko batean kultibatutako *Mytilus edulis* muskuilu-aleetarako (NAVARRO et. al., argitaratu gabeko datuak)

emaitzetatik ez bezala, K marra honek ez du ratio altuetan malda negatibozko tarterik agertzen; baizik eta 0,80 balio asintotikora jotzen du.

Habitat naturalean bibalbio suspentsiboroak hazkunde-efizientzia elikagai-gertutasunaren funtzio hazkorra deneko elikagai-kontzentrazioan bizi daitezkeela esan daiteke. Ratio-mailaren hein arruntaren behe-mugan, hazkunde-efizientziak balio negatiboak har ditzake, eta beraz, animaliek pisua galtzen dute, *Mya arenaria* (GILLFILLAN et al., 1977), *Mytilus edulis* (BAYNE & WIDDOWS, 1978), *Cerastoderma edule* (NEWELL, 1977), *Chlamys islandica* (VAHL, 1980) eta *Chlamys varia* (SHAFEE, 1981) espezieetan ikusi den modura. INCZE et al.ek (1980) *M. edulis* muskuiluaren populazio naturalen hilkortasunaren igoera dektatu zuten, elikagai-gertutasuna murriztea eta tenperatura igotzea batera gertatzen zirenean. Horrela, hazkunderako ahalmen negatiboa eta erreserbetako energia endogenoak azkar erabiltzea ere gertatzen ziren. Bibalbio-espezie askoren banaketa, hazkunde-efizientzia negatibozko aldiak sortarazten dituzten urtaro-baldintza aldakorren bidez mugatuta egotea gerta daiteke.

Hazkunde-efizientzia nitrogenoaren arabera aztertu duen oso neurketa gutxi egin da. LANGTON et al.ek (1977) ordea, diatomeoz elikaturiko *Tapes japonica* bibalbioarekin lan egin zuten, eta nitrogenoaren 0,37-0,48ko hazkunde-efizientziak neurtu zituzten, balio altuenak testaturiko ratio baxuenean lortu zituztelarik. Emaitzek, nitrogenoarekiko karbonoarekiko baino efizientzia handiagoak erakutsi zituzten ratio-maila baliokideetan (WINTER, 1978). BAYNE & WIDDOWSek (1978) *Mytilus edulis*en populazio natural baten nitrogeno-galerak neurtu zituzten, zurgaturiko nitrogeno totalaren proportzio modura. Balioak 0,10-0,82 bitartekoak izan ziren, baina oro

har, lortutako kaloriekiko kalorien galera-tasa baino txikiagoak ziren (0,51±0,09). Newfoundland-eko muskuilu-populazio baterako, R.J.THOMPSONek (1984) nitrogeno-galeraren balioa 0,11±0,02koa zela neurtu zuen. Oso interesgarria da *L. pediculatus* itsas zizarearen muturrerainoko nitrogenoaren kontserbazioa; animalia honengan amonioaren irazpenik inoiz ez bait da ikusi (GALLAGER et al., 1980).

Bibalbio horiek, proteinen katabolismoaren azken produktuak bide sinbiotikoetatik birzikla ditzakete bakterioekiko harremanen bitartez, horrela zuraren nitrogeno-edukin urria jori erazten dutelarik (ikus MANN, 1982).

Elikagai naturalaren kalitatearen arazoa, energi balantzeari dagokionez, oso garrantzitsua da karniboroen kasuan; harrapakinaren bilaketa eta ehizarako energi gastua, elikagaietatik lortutako energiaren proportzio oso altua izatera hel bait daiteke. Lorpen eta galera hauen arteko balantzea maximizatu egiten bide da, eta elikadura-prozesuak sortarazten duen arriskua gainditzeko erabiltzen da. *Polinices duplicatus* espeziean burututako esperimentuetan, EDWARDS & HUEBNERek (1977) hazkunde-eza ikusi zuten moluskurik (harrapakina) gertu ez zegoenean. Tamaina egokiko zenbait moluskuz (*Nassarius*, *Mytilus*) elikatzen zirenean lortutako hazkundera, txikia zen elikagaia harrapakin egokiena (*Mya arenaria*) zenean lortzen zenarekin konparatuz. Harrapakin guzti hauen ehunen energi balioa antzekoa da, eta, seguru asko, harrapakinaren ehizan erabilitako energiak mugatuko du hazkunde-efizientzia. Harrapakina ezagutzeko denbora ehiza-denboraren proportzio altua denean (HUGHES, 1980), harrapariaren elikadura harrapakin-gertutasunaren menpekoea da, eta ez harrapakinetik lor daitekeen energia netoaren araberrakoa (BAYNE, 1981), eta ondorioz, hazkundera-efizientzia urriagoa izango da.

EDWARDS & HUEBNERek (1977) adierazi zuten modura, harrapariak habitat naturalean daudenean, askotan, harrapakinaren aukeraketa harrapakinen gertutasunaren menpekoa gertatzen da.

HAZKUNDERAKO AHALMENA ETA MAREAREN ALTUERA

Itsasertzeko banaketak gastropodo eta bibalbioen elikagai-gertutasunean arazoak sortarazten ditu. Alatzaile eta karniboroek elikagai ugari badute ere, marea behean lehoraketa-arriskua eta marea goran arrastatuak izatearen arriskua gaingidu behar dituzte. MENGEK (1974) *Acanthina punctulata* prosobranquioaren elikadura-eraren ikerketan, arriskua, harrapakin-aukeraketaren eta energia neitoaren lorpenaren arteko elkarrekintzen izaera konplexua aztertu zuen.

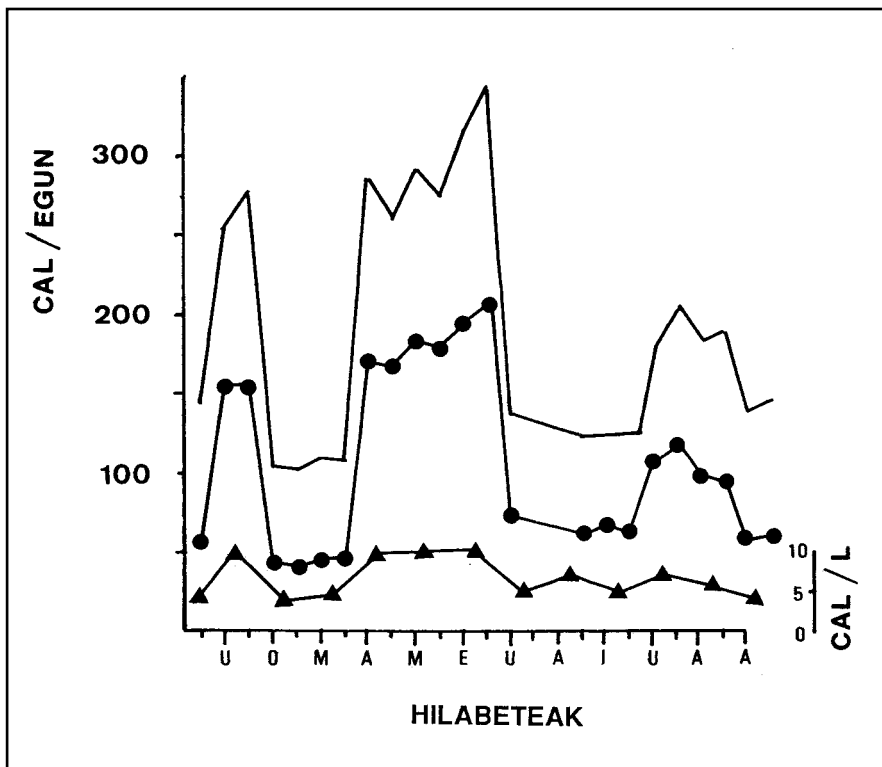
BRANCHEK (1982) gauzatutako berrikusketan, itsasertzeko laparen fisiologia eta energetikan, lehoraketa, tenperaturak eta beste zenbait faktorek duten eragina aztertu zuen. BRANCHEK (1982) honako posibilitate hau eztabaidatu du: zenbait espezie (oportunistak), elikagai-gertutasun altuetara moldatuta egon daitezkeela, energia eskuragarriaren erabilera inefizientea (baina turnover altukoa) betetzen dutelarik. Beste zenbait (kontserbadoreak) ordea, elikagai urriko baldintzetera moldatuta daude, efizientzia altuak eta turnover-tasa baxuak agertzen dituztelarik. Kostalde bereko maila desberdinetan, mota bi horietako eta bi mutur horien tarteko espezieak aurki daitezke.

Animalia suspentsiboroen kasuan, marea behean gertatzen den aire-esposizioak elikagai gabeko aldiak ezezik tenperatura altuetako aldiak ere sortarazten ditu. GRIFFITHS & BUFENSTEIN (1981) eta GRIFFITHSEK (1981 a, 1981 b), *Choromytilus meridionalis*en hazkunderako ahalmenean banaketa litoralak duen eragina zehatz ikertu zuten.

Espezie honetan ez dago konpentsaziorik uretako esposizio aldietan, hots, inmertsioan zehar ez da elikadura-tasa azkartzen eta ezta zurgapen-efizientzia ere. Energi lorpena kosta-lerroaren altuerarekiko proportzionalki gutxitzen da beraz. *Choromytilusek*, bestalde, aireko esposizioan zehar arnasketa-tasa murriztu egiten du, eta beraz, nolabaiteko energiaren kontserbazioa badago. Horrela, hazkunderako ahalmenaren balioa positibo mantentzea posible da, limitea hamalau egunetan zeharreko %50eko aireango esposizioan neurtu delarik. Alde litoraleko muskuiluek, gainera, alde submarealekoek baino energia gehiago erabiltzen dute ugalketarako. Hori dela eta, hazkunde somatikoa eta tamaina maximoa murriztu egiten dira, baina populazioranzko ale ugaltzaileen sarreraren maila altu mantentzeko. SUCHANEK (1981) Estatu Batuetako ekialdeko kostaldeko muskuiluetan, bestelako portaerak ikusi ditu.

ELVIN & GONOREK (1979) kostako maila desberdinetako *Mytilus californianus*en ehunen tenperaturak aztertu zituen, eta bai kostaren altueraren eta hazkunderako ahalmenaren arteko erlazioak ere. Tenperaturak zurgapen-efizientzian duen eragina dela eta, marea behean tenperatura altuak jasan zituzten muskuiluek neguan elikagai-zurgapena areagotu egin zuten. Honekin batera, esposizioan zehar, tasa metabolikoa baxuagoa izan zen eta honela lortutako energi irabazia gero udan erabilia izan zen, animaliak berriz ur hotzagoetan sartu zirenean; elikadura-tasak kasu honetan murriztu egin bait ziren. Mareako esposizioak, hazkunderako ahalmenaren balioa baxuagoa izatea eragin zuen beraz, baina neguko efektua ez zen espero bezain nabaria izan; hazkunderako ahalmena, egunean zortzi orduko esposizioa jasanda ere mantentzeko bait zatekeen (ikus 4. irudia).

GILLMOREK (1982) sei bibalbio-espezieren baldintza litoraleko moldaerarako



4. irudia. *Mytilus californianus* espezierako energi balantze hipotetikoa (ELVIN & GONOR, 1979).
 : zurgaturiko ratioa
 : hazkunderako ahalmena
 : elikagai-kontzentrazioa, litro bakoitzeko kaloria modura

energetika aztertu du. Berak, hazkunde-kurbak osagaietan banatu zituen, energi sarrerek eta galerak bereizturik. Marearteko esposizioari dagozkion energi galeren tasak, berez kosta-lerroan gorago dauden espezieetan (*Geukensia* = *Modiolus demissa*, *Crassostraea virginica*, kasurako) baxuagoak zirela aurkitu zuen. *Mytilus edulis* eta *C. virginica* ere, energi galerak konpentsa zitzaketen, eta ondorioz, inmertsio-denbora unitateko, hazkundera azkarragoa zen zenbait marearteko mailetan urazpian baino. Zenbait bibalbiok, energiaren kontserbazioari eta energiaren lorpenaren hobekuntzari dagozkien zenbait modifikazioen bitartez, bizimo-

du litoralera moldatzea lortu dutela frogatu du ikerketa honek.

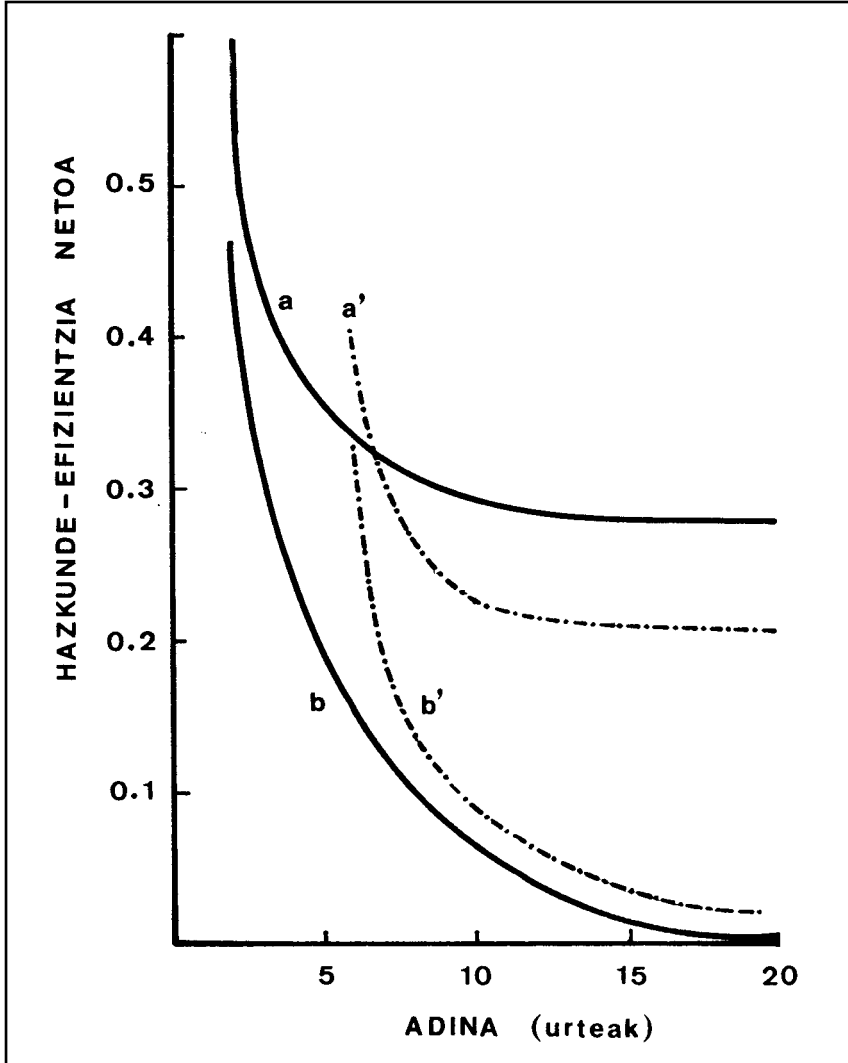
HAZKUNDERAKO AHALMENA ETA HAZKUNDE-EFIZIENTZIA, ADINAREKIKO

Hazkunderako ahalmena, P ekoizpen osoaren baliokidea da, ehun somatiko eta maskorraren hazkunderaren eta ugalketarako ekoizpenaren batura modura kontsideratzen delarik. Aleak zahartuz doazela, P-ren proportzio handiagoa dagokio gametoen ekoizpenari. Zenbait kasutan ekoizpen somatikoa zero izatea ere gerta daiteke, animaliak bere

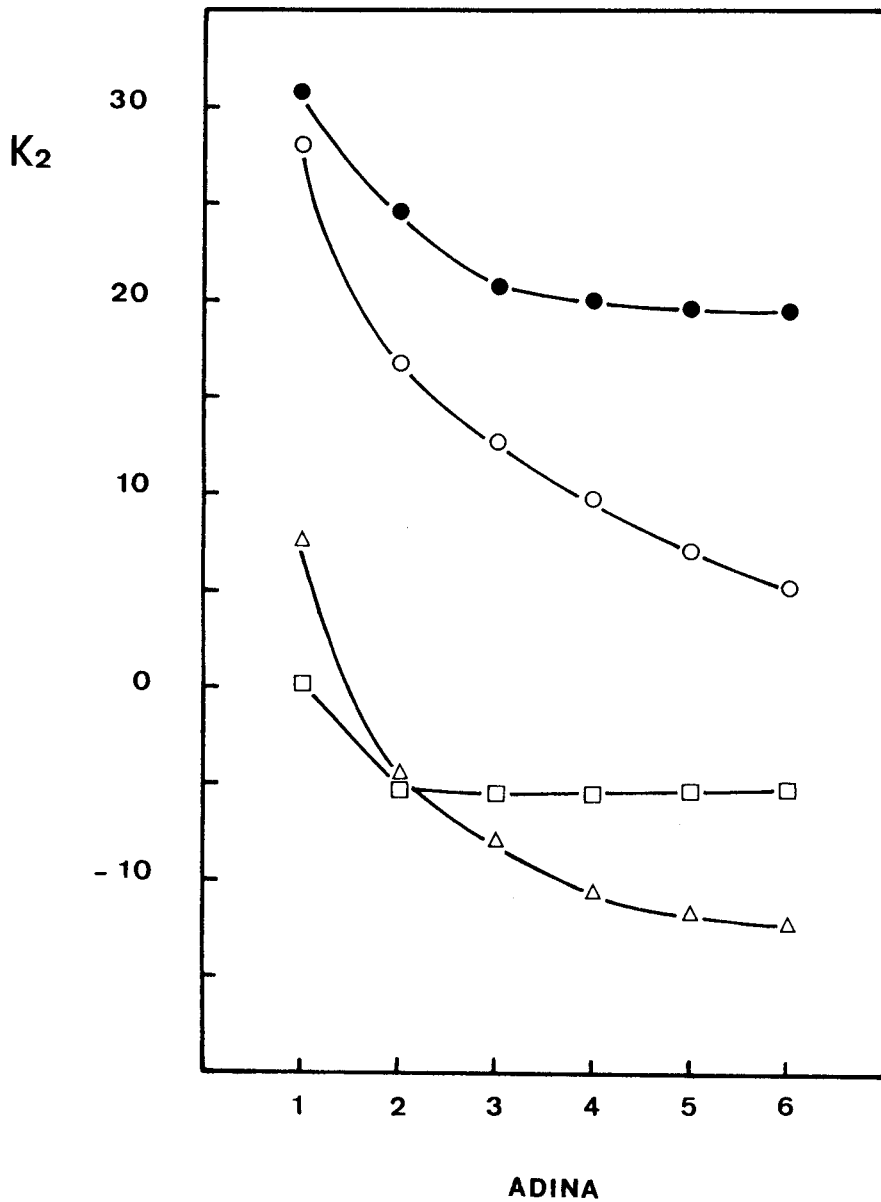
tamaina asintotikoa lortzen duelarik. Orduan ugal ahaleginaren adierazgarri den Pr/P zatidurak bere balio maximoa lortzen du, hau da, $Pr/P = 1$. Argi dago, beraz, hazkundearen energetika-ikerketetan Pr eta Pg desberdindu egin beharko liratekeela. Hazkunde-eteekin

somatikoak (Pg/A) zerorantz jotzen du animalia zahartu ahala, hazkunde-efizientzia osoa ($(Pg + Pr) / A$, ordea, animalia heldutasunera heltzen denean konstante mantentzen daitekeelarik (5. irudia).

EDWARDS & HUEBNER (1977; P.



5. irudia. *Ostrea edulis* (marra jarraiak; RODHOUSE, 1978) eta *Chlamys islandica* (marra etenak; VAHL, 1981) espezieen hazkunde-efizientzia netoa, adinarekiko:
a eta a': efizientzia osoa, hau da, $(Pg+Pr)/A$
b eta b': efizientzia somatikoak, hau da, Pg/A



6. irudia. Hazkunde-efizientzia netoa (K_2) eta adinaren arteko erlazioa urtaro desberdinetan, Mundakako (Bizkaia) itsasadarreko *Cerastoderma edule* aleetarako (IGLESIAS & NAVARRO, prestatze-prozesuan):

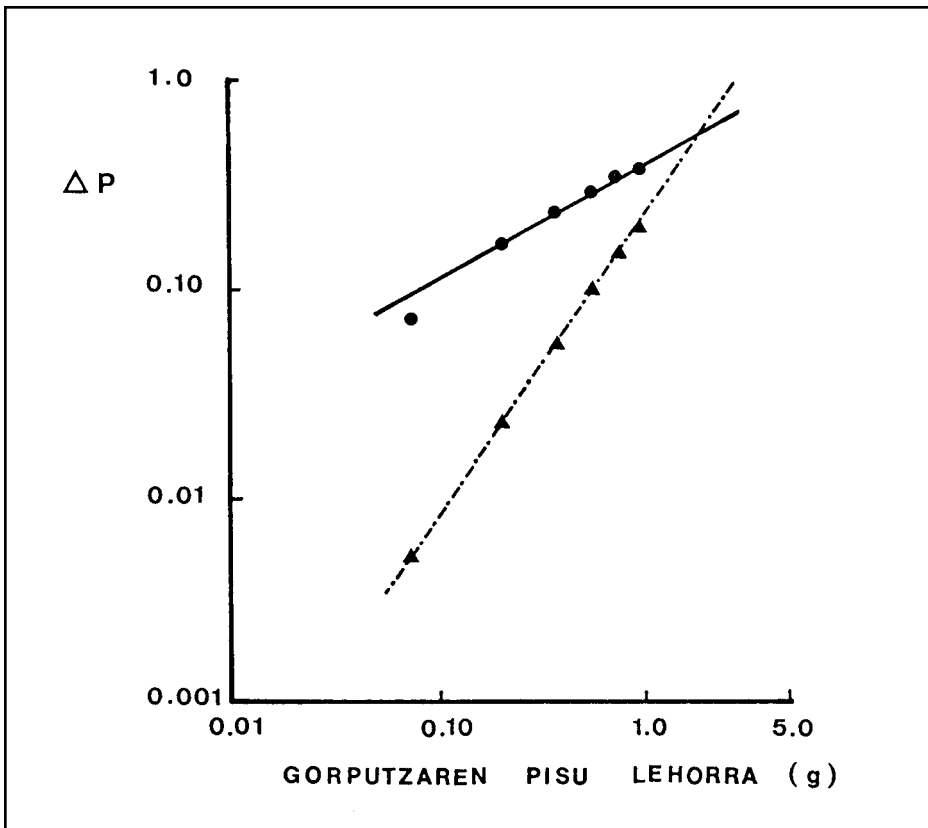
Urtaroak:

- 1984eko negu / udaberria
- 1984eko uda
- 1984–85eko udazken / negua
- 1985eko negu / udaberria

duplicatus), BROOM (1981; *Natica maculosa*) eta ANSELLEk (1982; *P. alderi*) erlazio hauek ikertu dituzte hiru gastropodo karniboroen kasuan. Hazkunde-efizientzia murriztu egin da adinarekin, gametorik ekoizten ez duten marraskiloekin lan egiten denean. *M. arenariaz* elikaturiko *P. duplicata* espeziean (EDWARDS & HUEBNER, 1977), adibidez, hazkunde-ekin gordina 2 urteko marraskiloetan 0,48koa zen, bi urte igaroz gero 0,16koa zelarik. ANSELLEk (1982) *T. tenuis* bibalbioetaz elikaturiko *P. alderi* espezieko aleetan, ekoizpen somatikoa eta gameto-ekoizpena desberdindu egin zituen.

Hazkunde-efizientzia osoa ez zen adinarekin murriztu, 0,38–0,42 tartean mantendu egin zelarik.

IGLESIAS & NAVARROk (prestatze-prozesuan), K_2 eta adinaren arteko erlazioak hazkunderako baldintzekiko nolabaiteko menpekotasuna agertzen dutela (6. irudia) ikusi dute oraintsu. Hazkundera elikadura-motako murriztapenez mugatuta geratzen den sasoietan (1984. urteko negu eta udaberria, eta 1984–1985eko udazken eta neguan), K_2 eta adinaren arteko menpekotasuna oso nabaria da. Hazkundera faktore termikoa-gatikako gastu metabolikoak hartzen duen maila



7. irudia. Ekoizpen osoa metatua (•) eta ekoizpen gametogenikoa (▲), gorputz-tamainaren funtzio modura, *Mytilus edulis* muskuiluaren kasurako. (BAYNE & WIDDOWSetik (1978) ateratako "Lynher populazioa" delakoaren datuak)

altuagatik mugatzen denean (1984eko udan) edo elikadura-motako murriztapenak larriak ez direnean (1985eko negu eta udaberrian) aldiz, menpekotasun hori ez da horren nabaria. Behaketa honek, ondoko hau adierazten du: elikadura-motako murriztapenek batez ere ale handienei eragiten dietela.

M. edulis muskuiluaren gorputzaren tamaina maximoa kontrolatzen duten faktoreei dagokiolarik, JORGENSENek (1976) honako hau proposatu du: gorputz-tamaina ertainetik gora, gorputz-pisuaren unitateko uraren garraio-tasa, tasa metabolikoa baino azkarrago murriz daitekeela. Bibalbioetan gertatzen den gorputz-tamainaren eta aklaramendu-tasa /arnasketa-tasa erlazioaren arteko erlazio negatiboak, aurreko ideia hori indartu egiten du. Hala ere, faktore bakar hau ez da nahikoa gorputzaren tamaina eraentze-

ko; tamainaren muga azken batean gameto-ekoizpenerako erabiltzen den energiak finkatzen bait du (7. irudia).

Hazkunde-etekina ez dago adinarekin bakarrik erlazionatuta; hazkunde-tasak berak ere eraentzen bait du. WINTERek (1978) eta MOHLENBERG & KIORBOEk (1981) bibalbio-espezie bitarako aurkezturiko balioek, hazkunde-tasa altuetarako 0,40ko K_{max} -rainoko emendapena adierazten dute, kasu bietan antzera gertatzen delarik.

ESKERRAK

Animali Fisiologiako Juan Ignacio Perez Iglesias irakasleak zuzendu du eskuskribua. Itziar Armentiak testua mekanografiatzen eta grafikoak egiten eskaini digu bere laguntza. Laburpenaren ingelesen itzulpena Enrique Navarrok egiten du. Hirurei gure eskerrak.

BIBLIOGRAFIA

- ANSELL, A.D., 1982. Experimental studies of a bentonic predator/prey relationship. Energetics of growth and reproduction, and food conversion efficiencies, in long-term cultures of the gastropod drill *Polinices alderi* (Forbes) feeding on the bivalve *Tellina tenuis* (da Costa). J.Exp.Mar. Biol.Ecol., 2
- BAYNE, B.L., 1981. Theory and observation: Benthic predator/prey relationships. In "Analysis of Marine Ecosystems" (A.Longhurst, ed.). Academic Press, New York. 573-606.
- BAYNE, B.L. & J.WIDDOWS, 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. Oecologia, 37: 137-162.
- BAYNE, B.L. & C.M.WORRALL, 1980. Growth and production of mussels, *Mytilus edulis* from two populations. Mar.Ecol.Prog.Ser. 3: 317-328.
- BAYNE, B.L., R.J.THOMPSON & J.WIDDOWS, 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. In "Effects of Temperature on Ectothermic Organisms" (W. Wieser, ed.). Springer-Verlag, Berlin. pp. 181-193.
- BAYNE, B.L., J.WIDDOWS & C.W.WORRALL, 1977. Some temperature relationships in the physiology of two ecologically distinct bivalve populations. In "Physiological Responses of Marine Biota to Pollutants" (F.J.Vernberg, A.Calabrese, F.P.Thurberg & W.Vernberg, eds.). Academic Press, New York. 379-400.
- BAYNE, B.L., M.N.MOORE, J.WIDDOWS, D.R.LIVINGSTONE & P.SALKELD 1979. Measurements of the responses of individuals to environmental stress and pollution: Studies with bivalve molluscs. Phil Trans.R.Soc. (B). 286: 563-581.

- BEUKEMA, J.J., C.G.CADEE & J.J.M.JANSEN, 1977. Variability in the growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to the availability of food. In “Biology of Benthic Organisms” (B.F.Keegan, P.O’Ceidigh & P.J.S.Boaden, eds.). Pergamon Press, Oxford, Ingalaterra. 69–77.
- BOYDEN, C.R., J.H.CROTHERS, C.LITTLE & C.METTAM, 1977. The intertidal invertebrate fauna of the Severn Estuary. Field Study. 4: 477–554.
- BRANCH, G.M., 1982. The biology of limpets: Physical factors, energy flow and ecological interactions. Oceanogr.Mar.Biol. Ann. Rev.
- BROOM, M.J., 1981. Size–selection, consumption rates and growth of the gastropods *Natica maculosa* (Lamarck) and *Thais carinifera* (Lamarck) preying on the bivalve *Anadara granosa* (L.). J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 56: 213–233.
- BUXTON, C.D., R.C.NEWELL & J.G.FIELD, 1981. Response–surface analysis of the combined effects of exposure and acclimatation temperatures on filtration, oxygen consumption and scope for growth in the oyster *Ostrea edulis*. Mar.Ecol.Prog.Ser. 6:73–82.
- CONOVER, R.J. & C.M.LALLI, 1974. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. Assimilation metabolism and growth efficiency. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. Vol.2. 16: 131–154.
- DAME, R.F., 1972. The ecological energetics of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster, *Crassostrea virginica*. Mar.Biol. 17: 243–250.
- DE WILDE, P.A.W.J., 1975. Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of *Macoma balthica* (L.) In “Proc. 9th Europ.Mar.Biol.Symp.” (H.Barnes, ed.). Aberdeen University Press, Aberdeen, Eskozia. 239–256.
- EDWARDS, D.C. & J.B.HUEBNER, 1977. Feeding and growth rates of *Polinices duplicatus* preying on *Mya arenaria* at Barnstable Harbor, Massachusetts. Ecology. 58: 1218–1236.
- ELVIN, O.W. & J.J.GONOR, 1979. The thermal regime of an intertidal *Mytilus californianus* Conrad population of the central Oregon coast. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 39: 265–279.
- FRY, F.E.J., 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ.Toronto Stud.Biol.Ser. 55: 1–62.
- GALLAGER, S.M., R.D.TURNER & C.J.BERG, 1981. Physiological aspects of wood consumption, growth and reproduction in the shipworm *Lyrodus pedicellatus* Quatrefages (Bivalvia: Teredinidae). J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 52: 63–77.
- GILFILLAM, E.S., D.MAYO, S.HANSON, D.DONOVAN & L.C.JIANG, 1977. Reduction in carbon flux in *Mya arenaria* caused by a spill of No.6 fuel oil. Mar.Biol. 37: 115–123.
- GILLMORE, R.B., 1982. Assessment of intertidal growth and capacity adaptations in suspension feeding bivalves. Mar.Biol.
- GRIFFITHS, R.J., 1981 a. Aerial exposure and energy balance in littoral and sub–littoral *Choromytilus meridionalis* (Kr.) (Bivalvia). J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 52: 231–241.
- GRIFFITHS, R.J., 1981 b. Production and energy flow in relation to age and shore level in the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.). Estuarine Coast.Shelf.Sci. 13: 477–493.
- GRIFFITHS, R.J. & R.BUFFENSTEIN, 1981. Aerial exposure and energy input in the

- bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.). J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 52: 219–229.
- HAVEN, D.A. & R.MORALES–ALAMO, 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. Limnol.Oceanogr. 11: 489–498.
- HUGHES, R.N., 1980. Optimal foraging theory in the marine context. Oceanogr.Mar.Biol. 18: 423–481.
- IGLESIAS, J.I.P. & E.NAVARRO, 1984. Marearteko animalien biologia: ingurune–faktoreek energi balantzean duten eragina. Elhuyar 10 (2): 213–229.
- IGLESIAS, J.I.P. & E.NAVARRO. Growth and reproduction in the common cockle *Cerastoderma edule* (L.) from the Mundaca Estuary (Biscay, N. Spain). I. Season and age effects on individual growth and Net Growth Efficiency. (in press)
- INCZE, L.S., R.A.LUTZ & L.W.WATLING, 1980. Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of *Mytilus edulis* in a temperate Northern estuary. Mar.Biol. 57: 147–156.
- JORGENSEN, C.B., 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L.: A review and interpretation. Ophelia. 15: 175–192.
- KIORBOE, T., F.MOHLBERG & O.NOHR, 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. Ophelia. 19: 193–205.
- KIORBOE, T., F. MOHLBERG & O.NOHR, 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. Mar.Biol. 61: 283–288.
- KIRBY–SMITH, W.W. & R.T.BARBER, 1974. Suspension feeding aquaculture systems: effects of phytoplankton concentration and temperature on growth of the bay scallop. Aquaculture 3: 135–145.
- LAMMENS, J.J., 1967. Growth and reproduction of a tidal flat population of *Macoma balthica* (C.). Neth.J.Sea Res. 3:315–382.
- LANGTON, R.W., J.E.WINTER & O.A.ROELS, 1977. The effect of ration size on the growth and growth efficiency of the bivalve mollusc, *Tapes japonica*. Aquaculture 12: 283–292.
- LIVINGSTONE, D.R., J.WIDDOWS & P.FIETH, 1979. Aspects of nitrogen metabolism of the common mussel, *Mytilus edulis*: adaptation to abrupt and fluctuating changes in salinity. Mar.Biol. 53: 41–55.
- MANN, R., 1982. Nutrition in the Teredinidae. In “Proc. Symp. Marine Biodeterioration” (J.Costlow, ed.).
- MENGE, J.L., 1974. Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. Oecologia. 17: 293–316.
- MOHLBERG, F. & T.KIORBOE, 1981. Growth and energetics in *Spisula subtruncata* (da Costa) and the effect of suspended bottom material. Ophelia. 20: 79–90.
- MURKEM, J., 19976. Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. Feeding of waste organic products from the fish industry of Bremerhaven as a means of recycling biodegradable wastes. Vol.3
In “Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp.” (G.Persoone & E.Jaspers, eds). Universa Press, Wetteren. 273–284.
- NEWELL, R.C., 1979. “Biology of intertidal animals”. Marine Ecological Surveys, Faversham, Kent, England.

- NEWELL, R.C. & G.M. BRANCH, 1980. The effects of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates. Adv.Mar.Biol. 17: 329–396.
- NEWELL, R.I.E., 1977. The eco–physiology of *Cardium edule* (Linne). Ph. D. thesis, University of London, Londres, Ingalaterra.
- RODHOUSE, P.G., 1978. Energy transformations by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 34: 1–22.
- SHAFEE, M.S., 1980. “Ecophysiological studies on a temperate bivalve *Chlamys varia* (L.) from Lanevoc (Bay of Brest)”. Thèse de Dr. es–Sci. Nat., Université de Bretagne Occidentale, Frantzia.
- STICKLE, W.B. & B.L.BAYNE, 1982. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and nitrogen excretion in *Thais (Nucella) lapillus*. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 57:
- SUCHANEK, T.H., 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. Oecologia 50: 143–152.
- TENORE, K.R., J.C.GOLDMAN & J.P.CLARNER, 1973. The food chain dynamics of the oyster, clam and mussel in an aquaculture food chain. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 12: 157–165.
- THOMPSON, R.J. & B.L.BAYNE, 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 8: 191–212.
- THOMPSON, R.J. & B.L.BAYNE, 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel, *Mytilus edulis*. Mar.Biol. 27: 317–326.
- VAHL, O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Fuller) from Balsfjord 70 N. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 48: 195–204.
- VAHL, O., 1981. Age–specific residual reproductive value and reproductive effort in the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Muller). Oecologia 51: 53–56.
- WIDDOWS, J., 1976. Physiological adaptation of *Mytilus edulis* to cyclic temperatures. J.Comp.Physiol. 105: 115–128.
- WIDDOWS, J., 1978 b. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. J.Mar.Biol.Assoc.U.K. 58: 125–142.
- WIDDOWS, J. & B.L.BAYNE, 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. J.Mar.Biol.Assoc.U.K. 51: 827–843.
- WINTER, J.E., 1976. Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. The influence of suspended silt in addition to algal suspensions on growth, Vol.2. In “Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp.” (G.Persone & E.Jaspers, eds.). Universa Press, Wetteren. pp. 583–600.
- WINTER, J.E., 1978. A review of the knowledge of suspension–feeding in lamelli–branchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture 13: 1–33.
- WINTER, J.E. & R.W.LANGTON, 1976. Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. The influence of the total amount of food ingested and food concentration on growth, Vol.1. In “Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp.” (G.Persone & E.Jaspers, eds.) Universa Press, Wetteren. 565–581.