

DINAMICA DE ALIMENTACION DE INDIVIDUOS *Argopecten purpuratus* L. EN CONDICIONES DE LABORATORIO *

PAMELA ARAYA¹, ALEJANDRO POZO¹, MIGUEL AVENDAÑO¹ y RUBEN ESCRIBANO²

ABSTRACT: Araya, P.; Pozo, A.; Avendaño, M. & R. Escribano. 1993. Feeding dynamics of individuals *Argopecten purpuratus* L. under laboratory condition. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 28(2): 313-329.

Individuals *Argopecten purpuratus* were collected from a natural bank at the Bay of Mejillones (23 S, 72 W). These animals were used to perform laboratory experiments on feeding dynamics of the species under controlled conditions. A culture of *Chaetoceros calcitrans* was used as food. The experiments allowed estimates of individual filtration (F) and ingestion (I) rates and their dependence on food availability and body size. For 3 size classes the results indicate that under low concentration of food, both F and I do not considerably differ among the groups. However as food concentration increases F and I tend to be greater with a larger body size.

To analyze the dependence of I on food availability the model of Ivlev was fitted. This model adequately described the feeding function of the individuals and it showed a saturation food level, at which I remains constant. The parameter I_m describing such saturation was significantly greater for larger animals. A second parameter α , which indicates the initial value of I, at low food levels, was not significantly different among the 3 size classes. The implications and limitations of such results are discussed, as well as their comparison with results from similar studies in other bivalve species.

Key words: Bivalve, filtration-rate, ingestion-rate.

RESUMEN: Araya, P.; Pozo, A.; Avendaño, M. & R. Escribano. 1993. Dinámica de alimentación de individuos *Argopecten purpuratus* L. en condiciones de laboratorio. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 28(2): 313-329.

Utilizando individuos *Argopecten purpuratus* colectados desde un banco natural en Bahía Mejillones (23 S, 72 W) y como alimento un cultivo microalgal de *Chaetoceros calcitrans*, se realizaron una serie de experimentos en laboratorio, los cuales permitieron estimar la tasa de filtración (F), la tasa de ingestión (I), y la dependencia de estos caracteres fisiológicos con la disponibilidad del alimento y el tamaño de los individuos. Para 3 clases de tallas los resultados indican que a bajas concentraciones microalgales, ambos F e I no difieren mayormente. Sin embargo con el aumento de la oferta alimenticia, tanto F como I tienden a aumentar con el tamaño de los individuos.

Para analizar la dependencia de I con la oferta alimenticia se ajustó el modelo de Ivlev mediante una regresión no lineal. Este modelo describe adecuadamente la función de alimentación y mostró un punto de saturación de la alimentación, a partir

1 Departamento de Acuicultura, Facultad de Recursos del Mar, Universidad de Antofagasta, Casilla 170, Antofagasta, Chile. FONO: 55-242160 anexo 226, FAX: 55-247542.

2 Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Recursos del Mar, Universidad de Antofagasta, Casilla 170, Antofagasta, Chile. FONO: 55-242160 anexo 226, FAX: 55-247542.

* Trabajo presentado en las XIII Jornadas de Ciencias del Mar, mayo 1993, Viña del Mar, Chile.

del cual I es constante. El parámetro de saturación (I_m) resultó diferente entre las clases de talla, siendo mayor para los individuos mas grandes. Un segundo parámetro del modelo, α , el cual refleja el valor instantáneo de I a bajas concentraciones no fué diferente entre las clases de tallas. La implicancia y limitación de estos resultados se discuten y comparan a resultados de estudios similares en otros moluscos bivalvos.

Palabras claves: Bivalvos, *Argopecten*, tasa-filtración, tasa-ingestión.

INTRODUCCION

En el uso de organismos filtradores para propósitos de cultivo es fundamental el conocimiento de los hábitos alimentarios de la especie y sus requerimientos nutricionales; así como el costo requerido para satisfacerlos. En este contexto la tasa de filtración (F) será un parámetro crítico, pues a partir de su magnitud es posible estimar la cantidad de alimento retenido por las branquias y potencialmente ingerido por el animal (Winter 1978). F se define como el volumen de agua, aclarado cien por ciento, por unidad de tiempo y por individuo, o por unidad de peso (e.g. Winter 1978, Dardignac 1990, Heral 1990).

F puede ser afectada por varios factores, tales como la temperatura, la velocidad del agua, la talla de los organismos y la concentración de partículas, entre otros (e.g. Newell 1979, Walne 1980). Estos factores pueden actuar en forma sinérgica, influyendo en la rapidez de filtración y en la cantidad de alimento ingerido por los organismos. Muchos estudios se han llevado a cabo sobre F y sus variables asociadas en moluscos, con resultados que difieren enormemente entre autores. Esto debido a la correlación, no necesariamente lineal entre los factores (Dardignac 1990). El tamaño corporal y la concentración de partículas,

son algunos de estos factores que han sido bastante estudiados. Winter (1978) señala que la actividad filtración-alimentación puede ser función de la concentración de alimento absorbido, sugiriendo que los bivalvos, autoregulan su actividad alimentaria en relación a la concentración del medio. A su vez, hace notar la dependencia existente entre el tamaño corporal y F . Mecanismos de compensación fisiológica de este tipo se observan en pectínidos en general (Bricelj & Shumway 1991 para revisión).

Para cuantificar el consumo de fitoplancton, es necesario calcular la tasa de ingestión (I), la cual es un producto de F y la concentración de partículas de fitoplancton (Conover & Huntley 1980). En conjunto, estos dos componentes, F e I , nos podrían permitir estudiar y establecer los requerimientos alimenticios del organismo.

En Chile, uno de los moluscos bivalvos que ha adquirido gran interés comercial en el último tiempo es el "ostión del norte", *Argopecten purpuratus*. Desde el punto de vista biológico, tecnológico y económico, el ostión presenta características ideales para ser cultivado, puesto que es de alta fecundidad, tiene un rápido crecimiento y resistencia a la manipulación (Illanes 1990). Sin embargo, a pesar de ser un organismo de alto potencial de cultivo y manejo, algunos aspectos

tos fisiológicos, como alimentación, digestión y metabolismo son poco conocidos, siendo éstos de importancia fundamental para un cultivo exitoso. En cuanto a la alimentación sólo Correa *et al.* (1978) se refieren a la dieta alimentaria de la especie (consistente en diatomeas, dinoflagelados y silicoflagelados), no señalando el mecanismo de alimentación que presenta. Por otra parte, la dependencia de la F e I con los factores disponibilidad de alimento y estadio de desarrollo son materia totalmente desconocida en esta especie.

A través del presente estudio, se pretende contribuir con información básica acerca de la dinámica de alimentación de *Argopecten purpuratus* en condiciones experimentales. No obstante los resultados en condiciones de laboratorio poseen limitada extrapolación a situaciones naturales, ellos cuentan con la ventaja de que las variables determinantes pueden ser controladas. Así, el valor de resultados experimentales puede ser referido a la generación de hipótesis científicas, las cuales son susceptibles de ser sometidas a prueba en condiciones naturales. El enfoque adoptado es a través de medidas y estimaciones individuales para permitir analizar las tasas de alimentación de individuos modelos en distinto grado de desarrollo. F e I se analizan como función de la disponibilidad de alimento y el tamaño de los individuos.

MATERIALES Y METODOS

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL.

Los ostiones se colectaron desde un banco natural en la Bahía de Mejillones

del Sur (23° 05 S, 70° 27 W), durante agosto de 1992, mediante buceo autónomo, desde una profundidad entre 12 y 22 m. Los especímenes se transportaron al laboratorio, donde se mantuvieron bajo condiciones controladas (ca. 19 °C y 35 PSU), en un estanque rectangular (50 l), durante 10 días antes de ser utilizados en la experiencia. Durante este período de aclimatación el agua era cambiada cada tres días, siendo los ostiones alimentados una vez al día con cultivo de *Chaetoceros calcitrans* a una concentración final aproximada a 10^6 células \times ml⁻¹.

Como alimento, tanto para el período de aclimatación, como para los experimentos, se utilizó un cultivo puro de *Chaetoceros calcitrans* (4.5 - 5.0 μ m de diámetro celular). Los cultivos de microalgas se obtuvieron según metodología descrita por Paniagua *et al.* (1989). Solo se utilizó cultivos en su fase de declinación relativa del crecimiento (Fox 1983), para evitar cambios bruscos en la concentración de alimento.

Las experiencias se realizaron entre los meses de noviembre y diciembre de 1992. Durante este período la temperatura del agua fluctuó entre 19 °C y 19.5 °C, manteniéndose la salinidad relativamente constante a 35 PSU, según mediciones (realizadas con refractómetro) previas al inicio de cada experimento.

Para la realización de los experimentos los individuos se dividieron en 3 grupos de tallas, nominalmente: semillas, juveniles y adultos. Cada grupo constaba de tres ejemplares, los cuales se midieron con un Caliper Maub, \pm 0.01 mm de resolución. Peso húmedo total se obtuvo con una balanza Sartorius GM BH

Gottingen (0.1 g de resolución).

En todas las experiencias, se utilizó agua de mar filtrada, la cual era pasada por filtros de 10, 5, 2, 1 y 0.45 μm y luego por dos filtros de 5 y 1 μm respectivamente. Se utilizaron acuarios divididos en compartimentos individuales (1 l). Cada compartimento fué llenado con un litro de agua de mar filtrada y se dispuso aireación constante en cada uno.

Los mismos individuos se utilizaron para cada una de las concentraciones de alimento experimentales (5 en total). Los grupos de ostiones se mantuvieron en ayuno durante 24 h, antes de la realización de cada experiencia, con el fin de vaciar su contenido estomacal.

Una vez pasado el ayuno, los organismos eran dispuestos en los acuarios, según al grupo de talla en que ha-

bian sido asignado. La distribución de los tres organismos pertenecientes a cada grupo, era totalmente al azar, pudiendo ocupar cualquiera de los compartimentos. Dejando 3 blancos o controles. Así, cada experiencia se realizaba en triplicado.

Previo a la realización de los experimentos, se determinaron cinco concentraciones microalgales nominales, para ser agregadas, estas fueron: 4.5×10^5 , 3.5×10^6 , 2.5×10^7 , 1.5×10^8 , 5×10^8 células $\times \text{ml}^{-1}$.

Así se podría eventualmente determinar el rango óptimo de concentración en la alimentación de cada grupo de tallas. Las concentraciones nominales sólo se utilizaron como referencia, dado que las cantidades observadas difieren ligeramente de ellas (Tabla 1).

Tabla 1. Tamaños de los organismos experimentales de *Argopecten purpuratus*, de acuerdo a mediciones de longitud de la concha y peso húmedo individual.

Grupo	Longitud (cm)	Media \pm S.D. (cm)	Peso húmedo (g)	Media \pm S.D. (g)
Semilla	2.93	2.99 \pm 0.062	5.0	5.6 \pm 0.49
	2.98		5.6	
	3.08		6.2	
Juvenil	5.43	5.47 \pm 0.031	21.1	26.97 \pm 4.15
	5.49		29.7	
	5.50		30.1	
Adulto	9.40	9.63 \pm 0.323	139.4	158.23 \pm 18.97
	9.41		151.1	
	10.09		184.2	

Una vez dispuestos los organismos, se agregó a cada compartimento, una de las cinco concentraciones anteriormente mencionadas. Al cabo de dos horas se obtuvieron muestras del medio

de cada compartimento, sobre las cuales se realizaron inmediatamente los conteos de fitoplancton, usando para ello una cámara de Newbauer, en un microscopio compuesto Leitz. Los conteos de células

se realizaron en 3 o más replicados para incrementar la precisión del método de la cámara de Newbauer. Algunas mediciones posteriores en cultivos similares se realizaron mediante el método de Utermöhl en microscopio invertido Wild, revelando una buena aproximación de la cámara de Newbauer. De este modo se obtuvieron los valores finales de la concentración de microalgas. Este procedimiento se aplicó a cada organismo, con sus respectivos controles y a su vez para las 5 concentraciones experimentales.

ANÁLISIS DE DATOS.

Para organismos filtradores la metodología de análisis ha sido descrita por Conover & Huntley (1980). De acuerdo a estos autores, la tasa de filtración puede ser estimada como,

$$F = (V \times g) / N \quad (1)$$

donde, F = Tasa de filtración ($\text{ml} \times \text{min}^{-1} \times \text{individuo}^{-1}$), N = Numero de individuos, V = Volumen del acuario (ml) y g = constante de filtración ($\text{ml} \times \text{min}^{-1}$). La constante de filtración (g) puede ser estimada como,

$$g = k - [\ln(C_2 / C_1)] / (t_2 - t_1) \quad (2)$$

donde, k = Crecimiento del fitoplancton ($\text{células} \times \text{ml}^{-1} \times \text{min}^{-1}$), C_1 y C_2 son la concentración inicial y final ($\text{células} \times \text{ml}^{-1}$) respectivamente en los compartimentos experimentales, mientras que t_1 y t_2 son los tiempos iniciales y finales (min). El crecimiento del fitoplancton (k) se obtuvo al aplicar la siguiente ecuación,

$$k = [\ln(C_2 / C_1)] / (t_2 - t_1) \quad (3)$$

donde C_2 es la concentración final en los compartimentos controles.

Ecuaciones (1), (2) y (3) se aplicaron para estimar la tasa de filtración (F) para los tres grupos y sus respectivas cinco concentraciones.

La tasa de ingestión (I) de acuerdo a Conover & Huntley (1980), puede ser estimada como,

$$I = F \times C_m \quad (4)$$

donde, I = Tasa de Ingestión ($\text{células} \times \text{min}^{-1} \times \text{individuo}^{-1}$), F definido anteriormente, y C_m = concentración media de fitoplancton durante el período experimental. De acuerdo a McClatchie & Lewis (1986), C_m no representa la media aritmética entre C_1 y C_2 sino que, dado que el crecimiento del fitoplancton tiende a ser logarítmico, una estimación adecuada de C_m debería ser la media geométrica. La ecuación sugerida por estos autores es,

$$C_m = C_1 [\exp((k-g)t) - 1] / t(k-g) \quad (5)$$

donde, C_m = concentración media estimada ($\text{células} \times \text{ml}^{-1}$), $t = t_2 - t_1$ y C , g y k como se definieron anteriormente.

Con el objeto de describir a través de un modelo la dinámica de alimentación de esta especie y comparar objetivamente los 3 grupos, se aplicó el modelo de Ivlev, el cual describe la alimentación de los organismos en función de la concentración de partículas (ver McClatchie & Lewis 1986). Este modelo consta de 2 parámetros, los cuales permiten definir la curva o función de alimentación. El modelo se formula como,

$$I(C) = I_m [1 - \exp(-\alpha C / I_m)] \quad (6)$$

donde, $I(C)$ = tasa de ingestión en función de la concentración (C), I_m = pará-

metro que define la concentración a partir de la cual la tasa de ingestión se mantiene constante y α = pendiente inicial de la curva y que define la tasa de ingestión a bajas concentraciones de alimento.

La ecuación (6) se aplicó a los datos mediante un método de ajuste no lineal, usando la técnica de Quasi-Newton (Wilkinson 1990) y el programa estadístico SYSTAT versión 5.0. El ajuste del modelo permitió una estimación insesgada de los parámetros I_m y α . El modelo estimado para cada grupo de tallas permitió compararlos entre sí a través de las curvas de alimentación, en función de la concentración de alimento y a través de los parámetros de estas curvas. I_m y α se compararon utilizando la prueba simple t- student con un nivel de significancia de 0.05.

RESULTADOS

Se realizaron tres experimentos con un total de 9 individuos, cuyos pesos húmedos y tallas se muestran en la Tabla 1. La variación en tamaño corporal dentro de cada grupo de tallas no superó el 4%, mientras que el peso húmedo alcanzó un máximo del 15% de variación sobre la media en el grupo intermedio (juveniles).

Las concentraciones de alimento utilizadas para cada experimento, como también los cambios que estas experimentaron se resumen en la Tabla 2. En esta se puede notar que a bajas concentraciones de alimento, el fitoplancton es consumido rápidamente por los individuos, mientras que en altas concentraciones, aunque el agotamiento se manifiesta sólo en los compartimentos conteniendo adultos, la disminución en la con-

centración de alimento es drástica, generalmente superior al 50% entre la concentración inicial y la concentración final. Los controles por otra parte, mostraron una alta variación entre la concentración inicial y final. Esta fué en promedio un 40% para la concentración mas baja y en promedio un 10% para las concentraciones restantes.

La aplicación de la ecuación número (3) sobre los datos permitió estimar el valor de k , el cual como se puede ver en la Tabla 3 fluctuó entre 0.000-0.004 células \times ml⁻¹ \times min⁻¹, indicando una baja tasa de crecimiento en estas condiciones experimentales.

En cuanto a la estimación del parámetro g utilizando la ecuación (2), se puede apreciar que presentó una relativamente alta variación, la que fluctuó entre 0.003-0.107 ml \times min⁻¹ (Tabla 3). La variación se denota al comparar las varianzas de las tres clases de talla, 1.57 \times 10⁻³; 1.97 \times 10⁻³ y 1.27 \times 10⁻³, para semillas, juveniles y adultos respectivamente. Estas varianzas sugieren diferencias en las respuestas individuales, es decir variación intrapoblacional, y posiblemente la importancia del estado de desarrollo. El parámetro g tiende a ser notablemente mayor en los individuos adultos. El valor promedio de g fué, 0.086 \pm 0.032, 0.050 \pm 0.039, 0.023 \pm 0.036 (media \pm S.D.), para los adultos, juveniles y semillas respectivamente.

Como se puede ver en la Tabla 3, la tasa de filtración (F) mostró un amplio rango de variación, registrando los mayores valores en los adultos (media = 86.38) y los menores en las semillas (media = 23.08). La estimación de este

Tabla 2. Concentraciones (*) de fitoplancton experimentales aplicadas a los estudios de alimentación de *Argopecten purpuratus* en condiciones de laboratorio.

Concentracion inicial	Concentracion media final	Concentracion final control	Grupo
64375	0	78125	Semillas
159687	52083	177083	
272812	171875	317701	
354265	239583	369791	
458750	380208	520833	
64375	0	93750	Juveniles
159687	0	171875	
272812	10417	317710	
354265	41667	369667	
458750	229100	546875	
64218	0	98958	Adultos
163679	0	182291	
262500	0	286458	
379218	0	397239	
470218	36458	572916	

(*) Las concentraciones están expresadas en células \times ml^{-1} .

Tabla 3. Resumen datos experimentales y estimados para estudio de la dinámica de alimentación en *Argopecten purpuratus* en condiciones de laboratorio. k = crecimiento del fitoplancton (células \times min^{-1}), g = constante de filtración ($\text{ml} \times \text{min}^{-1}$), F = tasa de filtración ($\text{ml} \times \text{min}^{-1} \times \text{individuo}^{-1}$), C_m = concentración media (células $\times \text{ml}^{-1} \times 10^4$), I = tasa de ingestión observada (células $\times \text{min}^{-1} \times \text{individuo}^{-1} \times 10^5$) durante al experiencia e I^* = tasa de ingestión estimada (células $\times \text{min}^{-1} \times \text{individuo}^{-1}$) según modelo de Ivlev.

Grupo	k	g	F	C_m	I	I^*	Concentración. inicial
Semillas	0.002	0.094	93.883	0.581	5.458	5.458	64375
	0.001	0.010	10.200	9.603	9.795	10.632	159687
	0.001	0.005	5.117	21.851	11.181	10.632	272812
	0.000	0.004	3.617	29.319	10.604	10.632	354265
	0.001	0.003	2.617	41.841	10.948	10.632	458750
Juveniles	0.003	0.095	95.400	0.581	5.546	6.547	64375
	0.001	0.100	100.450	1.333	13.389	12.511	159687
	0.001	0.028	28.483	8.036	22.887	24.317	272812
	0.000	0.018	18.183	14.610	26.565	24.652	354265
	0.001	0.007	7.250	33.077	23.980	24.662	458750
Adulto	0.004	0.096	95.850	0.580	5.560	8.128	64218
	0.001	0.101	100.950	1.363	13.762	16.540	163679
	0.001	0.105	104.717	2.104	22.028	22.660	262500
	0.000	0.107	107.433	2.952	31.716	27.391	379218
	0.002	0.023	22.950	16.967	38.939	39.875	470218

parámetro se realizó de acuerdo a la ecuación (1). Por otra parte en la Fig.1 se aprecia que F es similar para las 3 clases de tamaño a la concentración mas baja de alimento, aunque con una tendencia inicial a incrementar, especialmente en adultos. En la medida que C_m incrementa

F tiende a ser diferente entre los grupos de talla. F a su vez, en los 3 casos, disminuye bruscamente cuando aumenta la concentración media de alimento, aunque se estabiliza pronto y tiende en forma asintótica hacia cero en altas concentraciones.

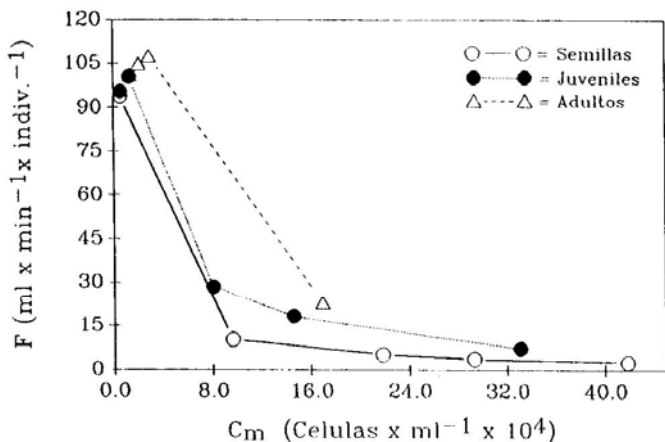


Fig. 1. La relación entre la tasa de filtración (F) y la concentración media (C_m) de fitoplancton en 3 clases de tamaño de *Argopecten purpuratus*. Las clases de tamaño han sido nominalmente designadas como semillas, juveniles y adultos. Cada punto representa el valor medio de 3 estimaciones individuales.

La tasa de ingestión (I) fué determinada a partir de valores de F y concentración media del alimento (C_m), previo cálculo de C_m . La Tabla 3 muestra el resumen de valores estimados de I , donde se observa que la mayor variación de I se registró en los adultos ($S^2 = 179.66$) y la menor en las semillas ($S^2 = 5.62$), siendo observados los mayores valores para el grupo de los adultos (media = 22.40).

La aplicación de la función de alimentación utilizando la ecuación (6), permitió la estimación de I de acuerdo al modelo de Ivlev. Es importante destacar que el modelo de Ivlev describe adecuadamente la variación de I en función de la concentración de alimento tanto para semillas, juveniles y adultos (ver Fig. 2). La ecuación explica sobre un 95% de la varianza para las 3 clases de talla, semillas, juveniles y adultos ($r^2 > 0.95$) (Tabla 4). La bondad de ajuste puede también-

deducirse al observar los valores de variación residual y variación explicada por el modelo (Tabla 4). La mayor variación

se presentó entre los individuos adultos, aunque el ajuste del modelo es aún altamente significativo ($F_{2,3} = 139, P < 0.001$).

Tabla 4. Parámetros y resumen estadístico de la aplicación del modelo de Ivlev en estudio de alimentación de *Argopecten purpuratus* en condiciones de laboratorio. Im = parámetro de saturación, S.E. = error estandar, r^2 = coeficiente de determinación, MSR = cuadrado medio residual, g.l. = grados de libertad y Ms = el cuadrado medio explicado por el modelo.

Grupo	Im \pm S.E	$\alpha \pm$ S.E.	r^2	MSR	g.l.	Ms
I	10.63 \pm 0.303	13.18 \pm 2.152	0.95	0.367	3	240.974
II	24.66 \pm 0.977	13.10 \pm 2.134	0.97	2.547	3	1003.318
III	39.93 \pm 3.289	15.67 \pm 2.147	0.95	11.431	3	1596.698

I = Semillas II = Juveniles III = Adultos

Por otra parte en la Fig.2a se puede apreciar que las semillas presentan un I^* ($I^* = I$ estimado por modelo) que incrementa bruscamente con la concentración de alimento, pero que se hace constante a partir de ca. 10×10^4 células \times ml^{-1} . Un patrón similar se observa con los juveniles (Fig.2b), aunque I^* alcanza su máximo y se hace constante alrededor de 25×10^4 células \times ml^{-1} . En los adultos, por otra parte, I^* continúa aumentando con la concentración y no se denota con claridad si es que se ha alcanzado un punto de saturación (Fig.2c). Es importante destacar que, independiente al punto de saturación, los valores de I van de mayor a menor según la secuencia adultos - juveniles - semillas. Esto indica que, al menos para estas 3 clases de tamaños, existe una dependencia de la tasa de ingestión (I) con el tamaño de los individuos, ya sea longitud de la concha, o su variable correlacionada peso húmedo individual. Esta asociación positiva, es decir aumento de I con el tamaño individual se hace evidente en Fig.3, la cual no obstante poseer solo 3 puntos, hace evidente

la dependencia de I con el tamaño en acuerdo con la relación general alométrica entre las tasas fisiológicas y el tamaño de los organismos.

El parámetro Im del modelo de Ivlev representa la concentración a partir de la cual I es constante e independiente a la concentración de alimento. Los estimadores insesgados de Im difieren significativamente entre los grupos (t-test $> 4.8, P < 0.05$) y sus variaciones dentro de cada grupo es bastante reducida de acuerdo a los errores estandar, estimados por la regresión no lineal (Tabla 3). El parámetro α , por otra parte, el cual representa la tasa inicial instantánea de I (a bajas concentraciones de alimento), no difirió significativamente entre los grupos, adultos, juveniles y semillas (t-test $< 1, P > 0.05$).

DISCUSION

La calidad del alimento puede ser un componente crítico para la alimentación y estado fisiológico de bivalvos (e.g.

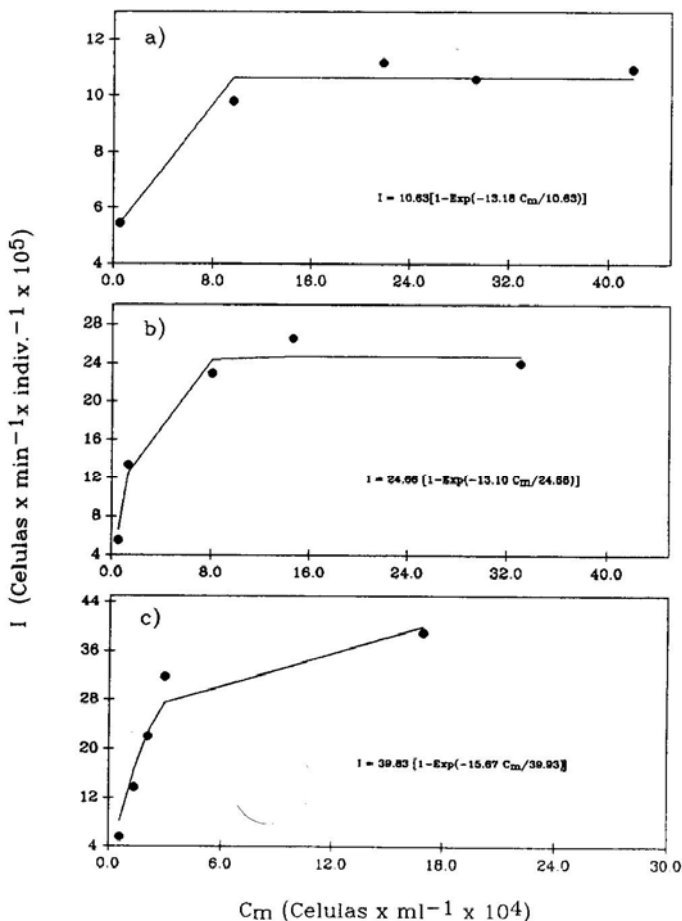


Fig. 2. La relación entre la tasa de ingestión (I) y la concentración media (C_m) de fitoplancton en individuos *Argopecten purpuratus* para 3 clases de tamaño nominadas como semillas (a), juveniles (b) y adultos (c). Cada punto representa el valor medio de 3 réplicas y las curvas representan el modelo de Ivlev ajustado por regresión no lineal.

Rodhouse et al. 1983, Napolitano et al. 1990, Diaz & Martinez 1992). Estudios experimentales en mitílidos han demostrado que *C. calcitrans* posee un buen valor nutritivo, comparado a otros monocultivos algales (Walne 1970). En el ostión esta misma microalga también parece ser una adecuada fuente nutritiva (Diaz & Martinez 1992). Además que su tamaño (entre 4 a 5 μm) favorece una alta eficiencia de ingestión, como se ha observado en otros pectínidos (e.g. Riisgård 1988). Evidencia experimental indica que el uso de cultivos microalgales presenta la ventaja de no deteriorar significativamente el medio por efecto de senescencia

o muerte algal (Walne 1970). Estas observaciones permiten presumir que el uso de cultivos de *C. calcitrans* en su fase de declinación relativa del crecimiento no debería generar mayores problemas de deterioración de la calidad del alimento en un corto período experimental (2 h). Aunque los requerimientos nutritivos reales de la especie es una materia que amerita mayores estudios, dado que en pectínidos en general, además de detritus, una dieta satisfactoria incluye variados tipos de microalgas esencialmente de tipo bentónicas, tales como *Melosira*, *Navicula* y *Pleurosigma* (Bricelj & Shumway 1991).

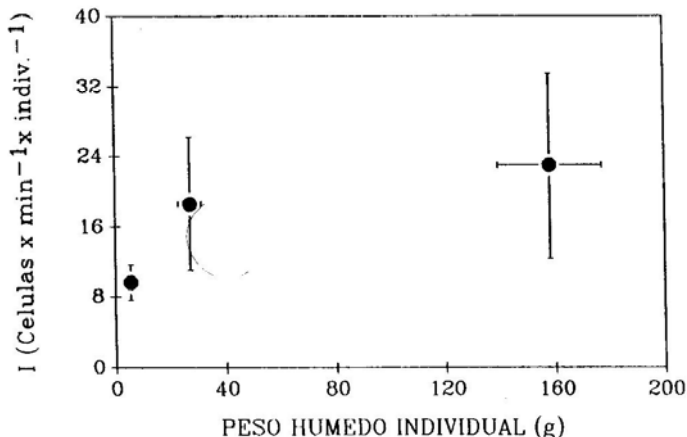


Fig. 3. La relación entre la tasa de ingestión (I) y el tamaño de individuos *Argopecten purpuratus* medido como peso húmedo individual. I se estimó en condiciones de laboratorio en experimentos de 2 horas de duración utilizando *Chaetoceros calcitrans* como alimento. Las barras verticales y horizontales representa la desviación estándar de I y el Peso Húmedo respectivamente.

Entre las limitaciones de los resultados que aquí se presentan es importante destacar el bajo número de unida-

des experimentales (individuos), lo cual podría afectar la robustez estadística de los datos. No obstante, este diseño tiene

las ventajas de poder analizar respuestas y diferencias individuales. Además por el hecho de trabajar con individuos aislados se pueden descartar las potenciales interferencias entre individuos, como podría ser una competencia intraespecífica por el alimento, la cual podría agregar un factor difícil de evaluar (e.g. Lomnicki 1988). Alternativamente y como usualmente se realiza, se pueden utilizar cultivos masivos de bivalvos. Esta segunda alternativa no tiene la posibilidad de analizar variación individual en las tasas fisiológicas de interés.

En un contexto similar al anterior existe incertidumbre acerca del estado fisiológico de los individuos sometidos a experimentación. Alteraciones fisiológicas podrían haber resultado desde la aplicación de un período de aclimatación y de un período de ayuno (24 h) previo a los experimentos. Este último podría activar algún mecanismo de compensación fisiológica y acelerar las tasas de filtración e ingestión. Sin embargo el procedimiento aplicado es necesario para asegurar respuestas inmediatas frente a la oferta alimenticia, dada la corta duración de las experiencias; así mismo se pueden extraer conclusiones acerca de las tasas máximas en estas condiciones. Por lo demás, una eventual sobre-estimación de valores absolutos de tasas naturales no impide extraer conclusiones acerca de la dinámica y patrones de alimentación en términos comparativos entre niveles de oferta alimentaria y grupos de tamaños individuales.

Numerosos estudios revelan una gran variación individual en tasas de crecimiento de bivalvos (e.g. Helm 1977, Whyte *et al.* 1989). Por esta razón se ha

preferido no hacer referencia a la edad sobre la base del tamaño. Parece evidente sin embargo que, dada la homogeneidad de tamaños dentro de cada grupo, éstos constituyen entidades discretas de desarrollo, provenientes de una misma población natural.

No obstante la corta duración de los experimentos (2 horas), los resultados obtenidos muestran un patrón similar en las 3 clases de tallas y para las 5 concentraciones experimentales. La ventaja de este diseño de corta duración es que permite evadir posibles ritmos de alimentación que usualmente muestran los organismos filtradores (Head *et al.* 1985), los cuales seguramente se hacen presentes en mayores períodos de tiempo y que podrían complicar extremadamente el análisis de la dinámica de alimentación, especialmente para un tratamiento estadístico o matemático. Experimentos de mayor duración son posibles de obtener utilizando sistemas de flujo continuo de alimento, es decir a concentración constante. No está claro en la literatura si el uso de sistemas de flujo continuo presenta ventajas explícitas para la validez de la información que se obtenga. De cualquier manera, en un experimento de corta duración es dudoso que el cambio en la concentración en alimento pudiera originar una respuesta instantánea en las tasas de filtración e ingestión. Además el método de análisis utilizado permite incorporar la variación en la concentración algal, a través de la estimación de C_m para el período experimental.

El efecto de la concentración del alimento sobre la tasa de filtración y en relación al tamaño corporal ha sido descrita por diversos autores. En bivalvos en

general la tasa de filtración incrementa a medida que aumenta el tamaño corporal y decrece con el incremento de la concentración de alimento (Winter et al. 1984). Observaciones en pectínidos muestran mecanismos fisiológicos de este tipo (Palmer 1980, Cahalan et al. 1989). Los resultados obtenidos en nuestras experiencias concuerdan con lo anteriormente expuesto. Aunque es importante notar que el incremento de F con el tamaño solo se expresa a altas concentraciones de alimento (ver Tabla 3); es decir a baja concentración de alimento F se hace independiente del tamaño de los individuos.

La dependencia de F e I con el tamaño corporal ha sido estudiada en mitílidos (e.g. Navarro (1983, Winter et al. 1984, Incze & Lutz 1980). En *Mytilus*, por ejemplo, las tasas de ingestión aumentan ostensiblemente con el peso y talla del animal (e.g. Navarro 1983). Resultados similares son reportados por Spencer (1988) y Sornin et al. (1988), quienes trabajaron con *Ostrea edulis* y *Crassostrea gigas* respectivamente. Esta relación positiva ha sido también documentada en pectínidos (Bricelj & Shumway 1991).

El aumento de F e I respecto a la talla, puede deberse a que la capacidad de filtración fluctúa de acuerdo al estado que presentan las branquias, puesto que la superficie de estas estructuras que cumplen un rol importante en la alimentación va aumentando a medida que los organismos se van desarrollando (Newell 1979). Aunque, es muy conocido que, virtualmente toda tasa fisiológica depende alométricamente del tamaño del organismo (Peters 1983 para revisión). Esta relación se expresa matemática-

mente como,

$$TF = a P^b,$$

donde TF = alguna tasa fisiológica (por ejemplo F) y P = peso del animal. a y b representan las constantes alométricas, de las cuales b reviste importancia, porque indica la relación existente entre el costo metabólico de TF y la razón superficie/volumen del animal.

En pectínidos los estudios de la relación alométrica entre F e I y el tamaño corporal indican que existe una amplia variación del exponente alométrico b, entre 0.5 y 0.9 y con una media de 0.7 (Bricelj & Sumway (1991). El rango de variación de b es similar a aquel mostrado por otros bivalvos (Bayne & Newell 1983). Sin embargo debe notarse que la alta variedad de condiciones a que son sometidos los animales en los experimentos y la diversidad de métodos de estudio, son probablemente los principales causantes de la alta variación de b. En nuestras experiencias, utilizando los valores máximos estimados de I (Tabla 3), los pesos individuales y aplicando una regresión no lineal la ecuación alométrica resultante para *A. purpuratus* es,

$$I = 7.33 P^{0.34}, (r^2 = 0.96, F_{2,7} = 483, P < 0.001).$$

El valor de $b = 0.34 \pm 0.029$ (\pm error estándar) es evidentemente mas bajo que el rango citado anteriormente. Esta diferencia posiblemente resulta del hecho de utilizar peso húmedo total como medida de tamaño, incluyendo así gran parte de tejido no metabólicamente activo. Lo importante es que la relación alométrica se cumple satisfactoriamente, dada la buena bondad de ajuste de la ecuación.

En relación a la dependencia de la tasa de filtración con la concentración de alimento en el medio, se ha postulado que esta tiende a disminuir cuando existe un incremento en la concentración celular. Winter (1978) y Winter *et al.* (1984) sugieren que los bivalvos regulan la cantidad de agua filtrada libre de partículas en relación a la concentración de alimento. Este proceso de regulación también lo describe Navarro (1983) en experiencias con *Mytilus chilensis*, puesto que de acuerdo a sus resultados la tasa de filtración depende de la oferta alimenticia, disminuyendo a medida que aumenta la cantidad de alimento. Ambos autores hacen hincapié en la importancia de este mecanismo regulatorio, debido a que estos organismos filtradores pueden vivir en un medio natural con un amplio rango de variación en cuanto a la oferta alimenticia. En pectínidos Bricelj & Shumway (1991) han postulado 3 posibles mecanismos de regulación de la ingestión frente a una alta oferta de alimento: a) una conducta alimentaria discontinua, b) reduciendo la tasa de filtración, y c) incrementando la formación de pseudoheces. Considerable evidencia experimental sugiere que el mecanismo b) es preponderante en ostiones (e.g. Palmer 1980, Calahan *et al.* 1989).

En nuestros resultados se aprecia un punto en el cual la tasa de ingestión comienza a ser independiente de la concentración de células en el medio (Fig. 2). Esto puede deberse al mecanismo regulatorio referido anteriormente. En el caso de mitílidos los organismos frente a concentraciones muy altas de alimento hacen pasar directamente las células de la boca a los palpos labiales, estas se dirigen hacia el manto y por movimientos de los

músculos son expulsadas en forma directa al medio, a lo cual se le denomina pseudoheces (e.g. Winter *et al.* 1984, Navarro 1983). Una conducta similar se presenta frente a la oferta de algas o detritus de bajo valor nutritivo (Newell & Jordan 1983). Observaciones visuales de los compartimentos revelaron una aparentemente escasa o nula acumulación de pseudoheces, posiblemente debido a la corta duración de los experimentos y la buena digestibilidad que presenta esta microalga para los bivalvos en general (Walne 1970) y para juveniles de "ostión" (Díaz & Martínez 1992). Por otra parte los pectínidos típicamente no producen grandes cantidades de pseudoheces comparados a mitílidos y ostreidos (Bricelj & Shumway 1991). La brusca caída de la tasa de filtración con el aumento de la oferta alimentaria (Fig. 1) confirma que el mecanismo b), es decir reducción de F, constituye la respuesta alimentaria de *A. purpuratus* frente a una alta oferta de alimento.

Sería interesante, por otra parte, verificar la existencia de un "umbral de inicio de alimentación", es decir la existencia de una concentración mínima requerida para iniciar el proceso de filtración e ingestión. Para resolver tal pregunta, sin embargo, se requeriría una muy alta resolución en la estimación de F, para así poder detectar diferencias en las concentraciones iniciales y finales del fitoplancton. De todas formas, esta permanece como una pregunta abierta y que merece ser estudiada.

El cálculo de la tasa de ingestión asume una distribución homogénea de microalgas en el medio. La corta duración de los experimentos, el bajo volu-

men del compartimento (1 l) y una agitación continua inducida por el bombeo de aire, hacen altamente improbable la generación de "parches" o agregaciones de células de fitoplancton en el medio experimental.

La elección de la ecuación de Ivlev para describir la tasa de ingestión en función de la concentración de alimento resultó apropiada como se demuestra en los resultados estadísticos. Es importante señalar que el tratamiento estadístico aplicado para la estimación de los parámetros, no es de uso común en este tipo de estudios. La aplicación de una regresión no lineal tiene ventajas obvias para obtener estimadores insesgados de parámetros de funciones no lineales (Wilkinson 1990). Tanto I_m como α , aunque son estimadores empíricos, poseen un valor y explicación biológica. I_m ya ha sido discutido como representante del punto de saturación de la ingestión, α por otra parte nos entrega información

importante acerca de las respuestas de los individuos frente a bajas concentraciones de alimento. Como se muestra en los resultados, el parámetro α es similar para las tres clases de talla, es decir semillas, juveniles y adultos. Este resultado sugiere que frente a la variabilidad en la oferta alimentaria en el ambiente natural, los tres estados de desarrollo tiene la misma capacidad potencial para iniciar el proceso de ingestión a la máxima velocidad. El incremento de I_m con el grado de desarrollo por otra parte, puede explicarse por la capacidad de individuos de mayor talla, para aprovechar altas concentraciones de alimento, para satisfacer los requerimientos que deberían incrementar con el tamaño corporal. Finalmente ambos parámetros podrían ser de potencial aplicación en estudios orientados a la optimización de los recursos necesarios, para un crecimiento máximo y sostenido de esta especie en sistemas de cultivo.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer toda la ayuda brindada por el Sr. Romelio Araya durante la realización de los experimentos. También deseamos agradecer a dos anónimos revisores, cuyas críticas y sugerencias permitieron mejorar ostensiblemente el texto final del artículo.

LITERATURA CITADA

- Bayne, B.L. & R.C. Newell. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: The Mollusca, 4(1). A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur (Eds.). Academic Press, N.Y. pp.406-515.
- Bricelj, V.M. & S. Shumway. 1991. Physiology: Energy acquisition and utilization. In: Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. S.E. Shumway (Ed.). Elsevier, N.Y., pp.305-346.
- Calahan, J.A.; Siddall, S.E. & M.W. Luckenbach. 1989. Effects of flow velocity, food concentration, and particle flux on the growth rates of juvenile bay scallops, *Argopecten irradians*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 129: 45-60.
- Conover, R & M. Huntley. 1980. General Rules of Grazing in pelagic ecosystems. In: Primary productivity in the sea. Falkowsky (Ed.) Plenum Press, NY. pp.461-485.

- Correa, E.D.; Lay, C.; Petricio, A. & R. Ramirez. 1978. Contribución al conocimiento del cultivo del ostión *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), en la Bahía de Mejillones del sur (Mollusca, Pelecypoda). Seminario para optar al título de Ing. Ejec. Acuicultura. Universidad de Chile.
- Dardignac, M. 1990. Traditional mussel culture. G. Barnabe (Ed.): Aquaculture. Volume 1. Published by Ellis Horwood Lmt. pp. 342-380.
- Diaz, M.A. & G. Martinez. 1992. Efecto de diferentes dietas sobre el balance energético en juveniles de *Argopecten purpuratus* L. Revista de Biología Marina, Valparaíso 27: 163-173.
- Fox, J. 1983. Intensive algal culture techniques. J Mcvey (Ed.): Handbook of mariculture. Volume 1. Crustaceans Aquaculture. CRC Press. pp. 15-31.
- Head, E.; Harris, L. & D.C. Abou. 1985. Effects of daylength and food concentration on in situ feeding rhythms in Arctic copepods. Marine Ecology Progress Series 24: 281-282.
- Helm, M.M. 1977. Mixed algal feeding of *Ostrea edulis* larvae with *Isochrysis galbana* and *Tetraselmis suecica*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 57: 1019-1029.
- Heral, M. 1990. Traditional oyster culture in France. G. Barnabe (Ed.): Aquaculture. Volume 1. Published by Ellis Horwood Lmt. pp. 342-380.
- Illanes, J. 1990. Cultivo del ostion del norte. Aqunoticias Internacional. Mensual, Marzo 4: 8-11.
- Incze, L & R. Lutz. 1980. Mussel culture: An East Coast Perspective. R. Lutz (Ed.): Mussel culture and harvest: A North American perspective. Elsevier Scientific Publishing Company. pp. 99-140.
- Lomnicki, A. 1988. Population Ecology of Individuals. Princeton University Press. Princeton, N.J. 210 pp.
- Maclatchie, S & M. Lewis. 1986. Limitation of grazing rate equations: The case for time-series measurements. Marine Biology 92: 135-140.
- Napolitano, G.; Ackman, R. & W. Ratnayake. 1990. Fatty acid composition of three cultured algal species (*Isochrysis galbana*, *Chaetoceros gracilis* and *Chaetoceros calcitrans*) used as food for bivalve larvae. Journal of the World Aquaculture Society Vol.21 No.2.
- Navarro, J. 1983. Oferta alimenticia natural y su efecto sobre los procesos fisiologicos del bivalvo *Mytilus chilensis* en la Bahía de Yaldad, Chiloe (Sur de Chile). Memorias Asociación Latinoamericana de Acuicultura 5(2): 175-187.
- Newell, R. 1979. Biology of intertidal animals. Published by Marine Ecology Surveys. Faversham, Kent.
- Newell, R.I.E. & S.J. Jordan. 1983. Preferential ingestion of organic material by the american oyster *Crassostrea virginica*. Marine Ecology Progress Series 13: 47-53.
- Palmer, R.E. 1980. Behavioral and rhythmic aspects of filtration in the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say), and the oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 45: 273-295.

- Paniagua, J.; Buckle, L.; Granados, C. & D. Loya. 1989. Manual de metodologías y alternativas para el cultivo de microalgas. Segunda edición. Ed. Cicese. Mexico.
- Peters, R.H. 1983. Ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sornin, J.; Deslous, J. & O. Hesse. 1988. Experimental study of the filtration of clays by the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg): Adjustment of particle size for best retention. *Aquaculture* 69: 355-366.
- Spencer, B. 1988. Growth and filtration of juvenile oyster in experimental outdoor pumped upwelling systems. *Aquaculture* 75: 139-158.
- Riisgård, H.U. 1988. Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 45: 217-223.
- Rodhouse, P.G.; Roden, C. & M.E. Somerville-Jacklin. 1983. Nutritional value of micro-algal mass culture to the oyster, *Ostrea edulis* L. *Aquaculture* 32: 11-18.
- Walne, P.R. 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera *Ostrea*, *Crassostrea*, *Mercenaria* and *Mytilus*. *Fishery Investigation London Series II* 25: 1-62.
- Walne, P.R. 1980. Cultivo de moluscos bivalvos: 50 años de experiencia en Conway. Ed. Acribia. Zaragoza. Espana.
- Whyte, J.N.C.; Bourne, N. & C.A. Hodgson. 1989. Influence of algal diets on biochemical composition and energy reserves in *Patinopecten yessoensis* (Jay) larvae. *Aquaculture* 78: 33-47.
- Wilkinson, L. 1990. Systat: The systems for statistics. Evanston II Systat Inc.
- Winter, J. 1978. A review on the knowledge of suspension-feeding in Lamelibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture* 13: 1-33.
- Winter, J.; Acevedo, M. & J. Navarro. 1984. Quempillen estuary, an experimental oyster cultivation station in southern Chile. Energy balance in *Ostrea chilensis*. *Marine Ecology Progress Series* 20:151-164.