

Balance energético en la almeja *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758)

M. Delgado, A. Pérez Camacho y M. Albentosa

Centro Oceanográfico de A Coruña. Instituto Español de Oceanografía. Muelle de Ánimas, s/n. E-15001 A Coruña, España.
Correo electrónico: alejandro.perez@co.ieo.es

Recibido en julio de 2001. Aceptado en febrero de 2002.

RESUMEN

Se estudia el efecto de la ingestión de alimento y el tamaño de las almejas sobre la eficiencia de absorción, la tasa de absorción y el consumo de oxígeno de *Ruditapes decussatus* (L., 1758). La eficiencia de absorción (EA) se relaciona con la tasa de ingestión (TI) siguiendo el modelo no lineal

$$EA = 0,836 + e^{-0,64/TI} \quad (P < 0,01; n = 26; r^2 = 0,321)$$

Entre EA y el peso vivo de las almejas no existe una relación significativa, mientras que sí la hay entre la tasa de absorción (TA) y TI, y responde a la ecuación

$$TA = 0,8248 TI - 0,0344 \quad (P < 0,001; n = 26; r^2 = 0,964)$$

La ración de mantenimiento de una almeja de 2 g de peso vivo es de 1,528 J/h, que se corresponde con una dieta diaria de 0,08 mg de materia orgánica por gramo de peso vivo.

Palabras clave: Balance energético, *Ruditapes decussatus*, concentración de alimento, tamaño.

ABSTRACT

Energy balance of the clam Ruditapes decussatus (Linnaeus, 1758)

The effect of food ingestion and clam size on absorption efficiency, absorption rate and oxygen consumption of the clam *Ruditapes decussatus* (L., 1758) was studied. Absorption efficiency (AE) was related to the ingestion rate (IR) following the non-linear equation

$$AE = 0.836 + e^{-0.64/IR} \quad (P < 0.01; n = 26; r^2 = 0.321)$$

No significant relationship was found between AE and clam live weight, whereas there was a relationship between absorption rate (AR) and IR, following the expression

$$AR = 0.8248 IR - 0.0344 \quad (P < 0.001; n = 26; r^2 = 0.964)$$

The maintenance food ration for a 2 g (live weight) clam was estimated as 1.528 J/h, equivalent to a daily food ration of 0.08 mg organic matter/g clam live weight.

Keywords: Energy balance, *Ruditapes decussatus*, food concentration, clam size.

INTRODUCCIÓN

La almeja fina o sana *Ruditapes decussatus* (L., 1758) es una de las especies más apreciadas dentro

de los moluscos bivalvos cultivados y una de las menos abundantes. Su producción está limitada por la escasísima disponibilidad de semilla apta para el cultivo y, aunque los conocimientos biológicos

y la tecnología actuales permiten la producción de semilla en criadero, resulta imprescindible mejorar ciertos aspectos de esta tecnología para abaratar los costes de producción.

El estudio del balance energético de estos animales a través de la medición de sus tasas de ingestión, absorción, respiración y excreción permite estimar su crecimiento potencial (crecimiento entendido como la suma de producción gonadal, masa corporal y materia orgánica constituyente de la concha) bajo determinadas condiciones ambientales. La disponibilidad de alimento y la temperatura están entre los factores ambientales más influyentes en el crecimiento de los moluscos bivalvos. El efecto de la cantidad de alimento sobre el balance energético en bivalvos ha sido ampliamente estudiado (Thompson y Bayne, 1972, 1974; Widdows, 1978; Griffiths, 1980; Navarro y Winter, 1982; Schurink y Griffiths, 1992; Iglesias *et al.*, 1992, entre otros). Además de estos factores ambientales, existen factores endógenos, entre los que destaca el tamaño de los individuos, que ejercen una gran influencia en el balance energético de estos animales.

Por tanto, el estudio del modo en que la disponibilidad de alimento y el tamaño de los animales influyen en los parámetros fisiológicos que integran el balance energético permitiría establecer las condiciones de cultivo, tanto de engorde como de acondicionamiento, más adecuadas para maximizar este balance y, en consecuencia, mejorar la rentabilidad del cultivo. En este estudio se ha estimado el balance energético de la almeja fina *R. decussatus* con ejemplares de diferentes tamaños y con distintas concentraciones de alimento.

MATERIAL Y MÉTODOS

Condiciones experimentales

Los ensayos para determinar las tasas de ingestión y las eficiencias de absorción se realizaron en cámaras de metacrilato de 175 ml de capacidad, conectadas a bombas peristálticas de tipo multicanal de flujo variable, a través de las que se hacía circular agua a 18 °C, filtrada a 1 µm y enriquecida con fitoplancton. Se utilizó la microalga *Isochrysis galbana* Parke clone T-ISO como alimento en todos los experimentos.

Para estudiar el efecto de la ingestión de alimento se emplearon almejas de 20,5 mm de longi-

tud media y 1,58 g de peso vivo medio. En este caso se ensayaron tres concentraciones de *I. galbana*: 25, 50 y 100 células µl⁻¹, que equivalen, respectivamente, a 0,5 mg/l, 1,0 mg/l y 2,0 mg/l de materia orgánica (MO). Para cada condición experimental se emplearon cinco cámaras con sendas almejas y, una más, sin almejas, como control de la concentración de alimento. En todas las cámaras el flujo fue de 700 ml/h. El experimento se repitió en dos ocasiones.

El efecto del tamaño sobre la eficiencia de absorción se determinó sobre 50 ejemplares de entre 20 y 45 mm de longitud y de 1,5 a 30 g de peso vivo, que se alimentaron con una concentración de 25 células µl⁻¹ de *I. galbana*.

Propiedades fisiológicas

La tasa de ingestión (TI) se determinó utilizando el método de la biodeposición (Iglesias *et al.*, 1998), que consiste en la determinación de la cantidad de materia inorgánica contenida en las heces totales producidas durante un tiempo determinado considerando la concentración de materia inorgánica de entrada en las cámaras experimentales. La duración de cada experimento fue de unas 24 horas, durante las que se recogieron heces a intervalos de 8 horas aproximadamente con pipeta automática, se depositaron sobre filtros Whatman-GF/C, previamente calcinados y tarados, y se lavaron con formiato amónico 0,5 M. Para determinar el peso seco de los filtros, se secaron a 90 °C durante 12 horas y se calcinaron a 450 °C durante 12 horas más para determinar su contenido inorgánico. El mismo procedimiento se siguió para determinar el contenido orgánico del alimento. Según este método, la tasa de ingestión se puede calcular siguiendo la ecuación

$$TI = MI_H TB_{PS}/MI_A$$

en la que TI es la cantidad total (en peso seco) de alimento ingerido por unidad de tiempo, TB_{PS} es la tasa de biodeposición expresada en peso seco de las heces producidas por unidad de tiempo, MI_H es el porcentaje de materia inorgánica en las heces expresada en tanto por uno y MI_A es el porcentaje de materia inorgánica del alimento.

La eficiencia de absorción (EA) se calculó mediante la ecuación de Conover (1966)

$$EA = (f - e)/f (1 - e)$$

en la que f es el porcentaje de materia orgánica del alimento (en tanto por uno) y e es el porcentaje de materia orgánica de las heces.

La tasa de respiración (TR) se determinó a partir de la disminución de la concentración de O_2 en el agua durante un periodo de tiempo. La concentración de O_2 se midió con electrodos YSI5730® conectados a un oxímetro YSI58®. Las almejas se colocaron en el interior de respirómetros (vasos de metacrilato de unos 700 ml de capacidad) con agua de mar saturada en O_2 a la misma temperatura que la del circuito experimental y que se mantuvieron cerrados durante el periodo de determinación de TR. Se añadió un respirómetro sin animales que se utilizó como control. La tasa de respiración se calculó a partir de la expresión

$$TR = V/t (C_0 - C_t)$$

donde V es el volumen del respirómetro, t es el tiempo y C_t y C_0 son las concentraciones de O_2 en el respirómetro con y sin animales respectivamente. Las mediciones se realizaron en almejas de tamaños comprendidos entre 20 mm y 35 mm de longitud y con 1,5 a 12 mg de peso vivo.

La energía disponible para el crecimiento (SFG –scope for growth–) se calculó a partir de la ecuación del balance energético y de acuerdo con la expresión

$$SFG = TI EA - TR$$

Para establecer el balance energético se emplearon las siguientes equivalencias

$$\begin{aligned} 1 \text{ mg MO de fitoplancton} &\approx 23 \text{ J} \\ 1 \text{ ml de } O_2 &\approx 20,33 \text{ J} \end{aligned}$$

(Widdows y Johnson, 1988). No se tuvo en cuenta la pérdida energética correspondiente a la excreción de restos nitrogenados, pues representa sólo el 5-10 % del gasto energético total (Albentosa, Beiras y Pérez Camacho, 1994).

Métodos estadísticos

Para el tratamiento estadístico se emplearon los valores medios de cada espécimen, que se analizaron mediante regresiones lineales y múltiples, y el análisis de la varianza (Anova) con nivel de significación $P < 0,05$. Los datos expresados en porcentajes se transformaron previamente calculando el arcoseno de sus raíces cuadradas positivas con el fin

de asegurar su homogeneidad. La normalidad se verificó con la prueba de Kolmogorov y la homogeneidad de las varianzas se comprobó utilizando el test de Bartlett. En el caso de comparaciones múltiples, las diferencias entre cada par de dietas fueron analizadas usando el test de rango múltiple LSD. En el caso de varianzas no homogéneas incluso ya transformadas, el análisis se realizó con el test de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS

Efecto de la concentración de alimento

En la figura 1 se representa la variación de EA de *R. decussatus* en función de TI. Como puede observarse, para almejas del mismo tamaño ambas variables se relacionan siguiendo el modelo no lineal

$$EA = 0,836 + e^{-0,064/TI} \quad (P < 0,01; n = 26; r^2 = 0,3211)$$

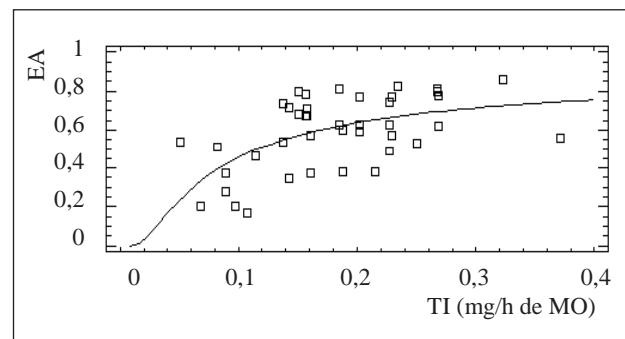


Figura 1. Eficiencia de absorción (EA) en función de la tasa de ingestión (TI) ($\text{mg indiv}^{-1} \text{h}^{-1}$ de MO) en *Ruditapes decussatus*.

(Pérez Camacho, Labarta y Beiras, 1995) que sólo explica el 32,11 % de la variabilidad de EA. Igualmente, la tasa de absorción (TA) o cantidad total de MO absorbida por unidad de tiempo, aumenta en relación directa con TI, como se pone de manifiesto en la figura 2, aunque, en este caso, la dependencia entre ambas variables es mucho más acentuada ($P < 0,001; n = 26; r^2 = 0,9636$).

En la figura 3 están representadas las EA de almejas con PV entre 1,5 y 30 g. Como puede observarse, no existe relación entre ambas variables ($P > 0,05; n = 42; r^2 = 0,004$), y el modelo que las relaciona sólo llega a explicar 0,4 % de la varianza de EA.

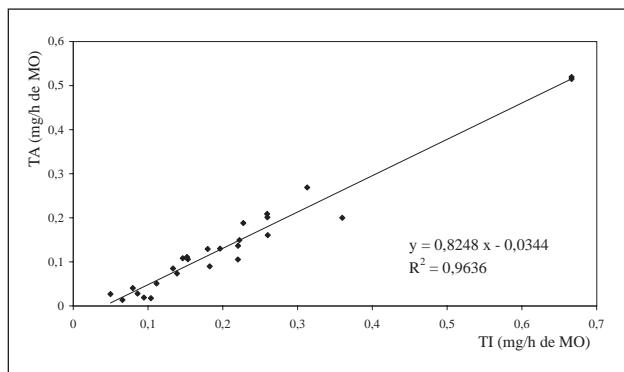


Figura 2. Relación entre la tasa de absorción (TA) (mg indiv⁻¹ h⁻¹ de MO) y la tasa de ingestión (TI) (mg indiv⁻¹ h⁻¹ de MO) en *Ruditapes decussatus*.

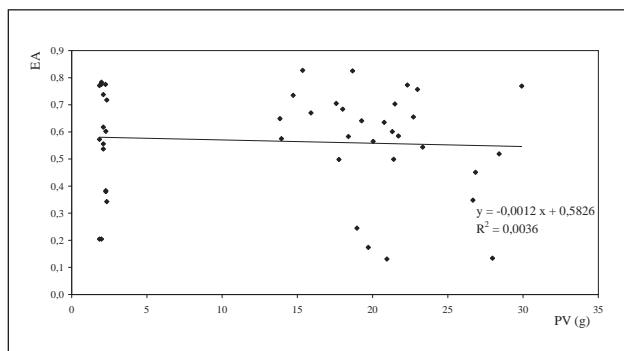


Figura 3. Tasa de ingestión (TI) (mg indiv⁻¹ h⁻¹ de MO) en relación al peso vivo (PV) (g) de *Ruditapes decussatus*.

Consumo de oxígeno

La figura 4 muestra cómo la tasa de consumo de oxígeno (TR) ($l\text{ indiv}^{-1}\text{ h}^{-1}$ de O_2) tiende a aumentar conforme se incrementa la cantidad de alimento ingerido (TI). Las diferencias entre las TR de las almejas mantenidas con diferentes concentraciones de alimento resultan significativas (Anova; $n = 15$; $P < 0,001$), y el test de rango múltiple evidencia diferencias significativas ($P < 0,05$) entre la densidad de 25 células/ μl y las de 50 y 100 células/ μl , con diferencias de TR no significativas entre estos dos últimos grupos.

La relación entre TR y TI se puede expresar mediante la ecuación potencial

$$TR (\mu l/h) = 194,661 TI (\text{mg}/\text{h de MO})^{0,4485}$$

donde la relación entre las variables es estadísticamente significativa al nivel de confianza del 99,9 %. El modelo explica más del 80 % de la variabilidad de TR (figura 4).

En relación con el tamaño, TR aumenta conforme se incrementa la cantidad de tejidos blandos de

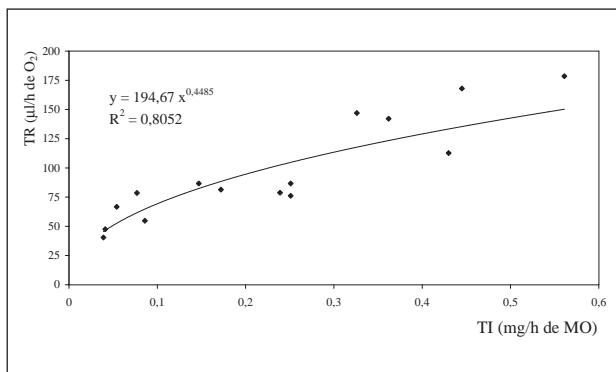


Figura 4. Relación entre el consumo de oxígeno (TR) ($\mu l\text{ indiv}^{-1}\text{ h}^{-1}$) y la tasa de ingestión de alimento (TI) (mg indiv⁻¹ h⁻¹ de MO) en *Ruditapes decussatus*.

las almejas, y la relación entre ambos es alométrica (figura 5)

$$TR = 3,1423 PS^{0,6768} \quad (P < 0,0001; n = 13; r^2 = 0,8967)$$

en la que TR se mide en $\mu l/\text{h}$ de O_2 y PS en mg de peso seco de los tejidos blandos. Teniendo en cuenta esta relación, si el análisis se realiza entre los consumos de oxígeno por mg de peso seco de almeja (TR_e), las diferencias resultan significativas entre todos los grupos experimentales ($p < 0,05$).

La relación entre TR ($\mu l/\text{h}$), TI (mg/h de MO) y el peso seco de la carne de las almejas (mg) se puede expresar mediante la ecuación lineal múltiple

$$TR = 10,151 + 214,243 TI + 0,487 PS \quad (P < 0,001; n = 13; r^2 = 0,8631)$$

Balance energético

Los datos expuestos permiten calcular el balance energético de *R. decussatus*. Así, el crecimiento po-

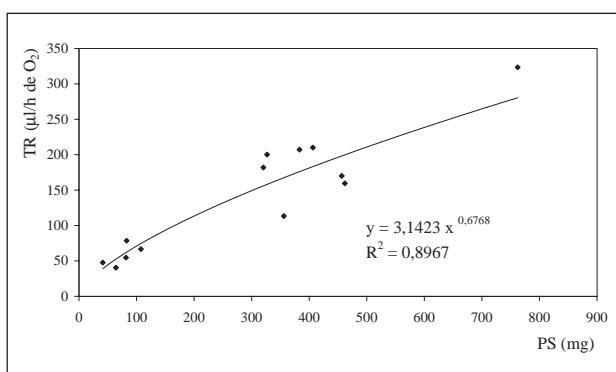


Figura 5. Relación entre el consumo de oxígeno (TR) ($\mu l\text{ indiv}^{-1}\text{ h}^{-1}$) y el peso seco de la carne (PS) (mg) de *Ruditapes decussatus*.

tencial (SFG) (J) de una almeja de 2 g de PV (89 mg de PS) se relaciona con TA (J) según la ecuación lineal

$$\text{SFG} = -1,288 + 0,843 \text{ TA} \quad (r^2 = 0,990; n = 13)$$

La elevación ($-1,288 \text{ J/h}$) se corresponde con la perdida energética de una almeja sometida a ayuno. Cuando SFG es cero, la tasa de absorción es $1,528 \text{ J/h}$, que equivale a $0,066 \text{ mg/h}$ de MO de fitoplancton; en esta situación, que se corresponde con la ración de mantenimiento, hay un equilibrio entre ingreso y gasto energéticos del organismo y su peso orgánico se mantiene constante.

DISCUSIÓN

En nuestros experimentos, EA aumenta con TI siguiendo una curva que tiende a hacerse asintótica en el valor de 0,836 (figura 1). Los estudios realizados con *Mytilus* sp. (Thompson y Bayne, 1972; Navarro y Winter, 1982) muestran una relación inversa entre AE y TI, si bien Bayne y Newell (1983) precisan que este comportamiento se corresponde con experiencias realizadas con fitoplancton puro, y no con suspensiones heterogéneas típicas del medio natural. En contraposición, Pérez Camacho *et al.* (1997) describen variaciones positivas asintóticas entre EA y TI semejantes a las de nuestro estudio para *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 de la ría de Arousa.

Álvarez (1995), trabajando con una especie más próxima a *R. decussatus*, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850), muestra una relación inversa entre EA y TI, si bien las TI que describe son muy superiores a las observadas en nuestra especie. Álvarez (1995), frente al modelo lineal empleado en nuestro estudio, utiliza un modelo parabólico y otro exponencial para relacionar TA y TI. No obstante, los valores de TI de nuestras experiencias coinciden con la porción de crecimiento exponencial (recta) de las ecuaciones de Álvarez (1995), y para estas TI, los valores de EA son semejantes en ambos estudios (TA de 0,33 y 0,38 mg/h de MO para TI de 0,5 mg/h de MO).

Albentosa, Pérez Camacho y Beiras (1996) encuentran también una relación inversa entre EA y TI en semilla de *R. decussatus* de 1,3 mm. Las TI, expresadas en este caso en gramos de peso seco de carne, son también muy superiores a las de los ejemplares adultos de nuestro estudio.

El aumento de EA cuando se incrementa TI puede tener su explicación en las pérdidas metabólicas fecales, constituidas por el material endógeno que pierde el intestino como consecuencia de la secreción y/o la abrasión, y que pasa a formar parte de las heces (Hawkins, Navarro e Iglesias, 1990; Pérez Camacho, Labarta y Beiras, 1995). Las pérdidas metabólicas fecales disminuirían EA al aumentar el contenido orgánico de las heces, como sucede con el mejillón (Pérez Camacho, Labarta y Beiras, 1995). Dada la baja TI de *R. decussatus* en nuestros experimentos, y en concordancia con Pérez Camacho, Labarta y Beiras (1995), este efecto sería especialmente intenso en las ingestiones más bajas y menos apreciable en las ingestiones más elevadas, en las que, no obstante, no se llegaría a los valores en que, según Álvarez (1995), EA disminuye con TI.

En consecuencia, podría mantenerse la hipótesis de que, aún persistiendo el modelo general de relación inversa entre EA y TI, cuando TI es reducida, como en el caso de los ejemplares adultos de *R. decussatus*, esta relación se invierte como consecuencia de las pérdidas metabólicas fecales.

Los incrementos del consumo de oxígeno asociados a los aumentos de la cantidad de alimento disponible y a la ingestión, como los de este estudio, han sido descritos por diferentes autores (Thompson y Bayne, 1972; MacDonald y Thompson, 1986; Bayne *et al.*, 1989).

La relación alométrica del tipo $Y = a X^b$ existente entre el consumo de oxígeno y el peso es empleada comúnmente para relacionar estas variables en los moluscos bivalvos (Bayne *et al.*, 1976; Bayne y Newell, 1983; Pérez Camacho, Labarta y Navarro, 2000). Las consideraciones teóricas que asumen que el intercambio gaseoso está relacionado con la superficie corporal, mientras que el consumo de oxígeno es función de la masa total de tejidos blandos, otorgan a la pendiente b un valor de 0,67 (Álvarez, 1995; Pérez Camacho, Labarta y Navarro, 2000), valor que coincide con el de 0,678 obtenido en nuestros experimentos.

Según nuestros resultados, la ración de mantenimiento para almejas de 2 g de PV es $0,066 \text{ mg/h}$ de MO, que equivalen a una ración diaria de $0,792 \text{ mg}$ de MO de alimento por g de PV (el 0,08 % del PV). Con raciones inferiores a la de mantenimiento el balance energético sería negativo y las almejas perderían materia orgánica, mientras que con raciones superiores, el balance energético sería positivo y quedaría energía disponible para el crecimiento y el desarrollo gonadal.

AGRADECIMIENTOS

A C. Fernández Pena, Pilar Espiñeira y Gemma Rico por la asistencia técnica prestada en los cultivos microalgales y en los cultivos experimentales. Este estudio se ha llevado a cabo dentro de los proyectos “determinación das condicións óptimas para a maduración sexual da ameixa fina (*Ruditapes decussatus*)” (PGIDT 99MAR60401), financiado por la Xunta de Galicia, y “Procesos de asimilación de la dieta y de utilización de reservas en dos especies de almejas *Ruditapes decussatus* y *Venerupis pullastra*: estudio comparativo” (CICYT MAR99-0240-CO2-01), financiado por CICYT-IEO-CSIC.

BIBLIOGRAFÍA

- Albertosa, M., R. Beiras y A. Pérez Camacho. 1994. Determination of optimal thermal conditions for growth of clam (*Venerupis pullastra*) seed. *Aquaculture* 126: 315-328.
- Albertosa, M., A. Pérez Camacho y R. Beiras. 1996. The effect of food concentration on the scope for growth and growth performance of *Ruditapes decussatus* seed reared in a open-flow system. *Aquaculture Nutrition* 2: 213-222.
- Álvarez, P. 1995. *Crecimiento, reproducción y energética fisiológica de la almeja Tapes philippinarum*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad del País Vasco: 290 pp.
- Bayne, J. B., C. J. Bayne, T. C. Carefoot y R. J. Thompson. 1976. The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. *Oecologia* 22: 211-228.
- Bayne, B. L., A. J. S. Hawkins, E. Navarro y J. I. P. Iglesias. 1989. Effects of seston concentration of feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 47-54.
- Bayne, B. L. y R. C. Newell. 1983. Physiological energetics of marine mollusc. En: *The Mollusca*. A. S. M. Salenius y K. M. Wilbur (eds.) 4 (1): 407-515. Academic Press. Nueva York.
- Conover, R. J. 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11: 338-345.
- Griffiths, R. J. 1980. Filtration, respiration and assimilation in the black mussel *Choromytilus meridionalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3: 63-70.
- Hawkins, A. J. S., E. Navarro y J. I. P. Iglesias. 1990. Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Mar. Biol.* 105: 197-204.
- Iglesias, J. I. P., E. Navarro, J. P. Álvarez e I. Armentia. 1992. Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 162: 177-198.
- Iglesias, J. I. P., M. B. Urrutia, E. Navarro e I. Ibarrola. 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219: 71-86.
- MacDonald, B. A. y R. J. Thompson. 1986. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magallanicus*. I. growth rates of shell and somatic tissue. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 274-294.
- Navarro, J. M. y J. E. Winter. 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. *Mar. Biol.* 67: 255-266.
- Pérez Camacho, A., U. Labarta y R. Beiras. 1995. Growth of mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis*) on cultivation rafts: influence of seed source, cultivation site and phytoplankton availability. *Aquaculture* 138: 349-362.
- Pérez Camacho, A., U. Labarta y J. Navarro. 2000. Energy balance of mussels *Mytilus galloprovincialis*: the effect of length and age. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199: 149-158.
- Pérez Camacho, A., A. Villalba, R. Beiras y U. Labarta. 1997. Absorption efficiency and condition of cultured mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis* Linnaeus) of Galicia (NW Spain) infected by parasites *Marteilia refringens* Grizel et al. and *Mytilicola intestinalis* Steuer. *Journal of Shellfish Research* 16 (1): 77-82.
- Schurink, C. y C. L. Griffiths. 1992. Physiological energetics of four south african mussel species in relation to body size, ration and temperature. *Comp. Biochem. Physiol.* 101 A: 779-789.
- Thompson, R. J. y B. L. Bayne. 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9: 111-124.
- Thompson, R. J. y B. L. Bayne. 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 27: 317-326.
- Widdows, J. 1978. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Ass. (UK)* 58: 125-142.
- Widdows, J. y D. Johnson. 1988. Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 113-121.