

**BIOINVASIÓN DEL MITÍLIDO *XENOSTROBUS SECURIS* (LAMARCK,  
1819) EN LAS RÍAS GALLEGAS. ANÁLISIS FISIOLÓGICO Y  
BIOQUÍMICO BAJO CONDICIONES AMBIENTALES VARIABLES**

*María del Rocío Fragoso Pérez*  
*Tesis Doctoral*

*Santiago de Compostela, 2012*

**Esta tesis ha sido realizada bajo el proyecto “Bioinvasión del mitílido *Xenostrobus securis* en las rías gallegas. Análisis fisiológico y potencial reproductivo bajo variables condiciones ambientales”, financiado por la Xunta de Galicia (09MDS211402PR).**

*Universidad de Santiago de Compostela*

Programa de Doctorado en Biología Marina y Acuicultura

**BIOINVASIÓN DEL MITÍLIDO *XENOSTROBUS SECURIS* (LAMARCK,  
1819) EN LAS RÍAS GALLEGAS. ANÁLISIS FISIOLÓGICO Y  
BIOQUÍMICO BAJO CONDICIONES AMBIENTALES VARIABLES**

Tesis que para optar al grado de Doctora en Biología Marina y Acuicultura  
presenta

*María del Rocío Fragoso Pérez*

Santiago de Compostela, Febrero de 2012

## Consejo Superior de Investigaciones Científicas

### Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo

**María José Fernández Reiriz.** Doctora en Biología. Investigador científico del CSIC, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto de Investigaciones Marinas, Vigo, España.

**Uxío Labarta Fernández.** Doctor en Ciencias Biológicas. Profesor Investigador del CSIC, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto de Investigaciones Marinas, Vigo, España.

CERTIFICAN:

Que la presente tesis Doctoral titulada: **Bioinvasión del mitilido *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) en las Rías Gallegas. Análisis fisiológico y bioquímico bajo condiciones ambientales variables**, que presenta MARÍA DEL ROCÍO FRAGOSO PÉREZ, ha sido realizada bajo nuestra dirección en el Grupo de Fisiología, Nutrición y Cultivo de Moluscos Bivalvos del Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC), y una vez concluida, autorizamos su presentación ante el tribunal correspondiente, con el visto bueno del tutor , Óscar García Martín, profesor titular de Departamento de Bioquímica y Biología Molecular de la Universidad de Santiago de Compostela.

Vigo, Pontevedra. Febrero de 2012.

Fdo. Dra. María José Fernández Reiriz

Fdo. Dr. Uxío Labarta Fernández

Fdo. Dr. Óscar García Martín

## *Agradecimientos*

Quiero empezar agradeciendo a los Doctores María José Fernández Reiriz y Uxío Labarta Fernández, por apoyarme en el acceso al programa de doctorado, sobre todo, por permitirme la realización y culminación de esta tesis doctoral bajo su dirección y tutela. Por facilitarme en todo momento el material necesario para la realización de este trabajo, tanto en cuestiones de oficina como en cuestiones de campo.

A los que integran el grupo de Fisiología, Nutrición y Cultivo de Moluscos Bivalvos (IIM-CSIC), que han sido mi equipo y apoyo durante estos años de mis estudios. En especial para Bea y Lulú (Lourdes, que sabes que Lulú es de cariño) que me han brindado su máximo apoyo en toda la parte experimental, tanto dentro como fuera del instituto, todas esas horas dedicadas a las experimentales cuando salíamos de muestreos, aguantando sol, lluvia, granizadas y hasta fríos, me han ayudado en gran parte de mi aprendizaje en teoría y prácticas del laboratorio, por brindarme su apoyo en los momentos en que sentía no poder resistir, por apoyarme y animarme a alcanzar la meta y no regresarme con las manos vacías, por creer en mi y brindarme su confianza, por cuidarme y escucharme no solo en cuestiones de estudio y laborales, sino en todo momento personal y sobre todo por esa amistad que siempre mantendré a lo largo de mi vida, gracias chicas. Ana gracias por tu atención y apoyo cuando así lo requerí. Elsi por brindarme tu amistad y apoyo. Laura (Lau), que aunque solo tuve el gusto de compartir dos años colaborando bajo el mismo grupo, desde el primer día en que llegue ya te estaba molestando con cosas personales, mudanzas, cuestiones burocráticas en la universidad y aunado a ello siempre tuviste tiempo y dedicación para enseñarme y ayudarme en mi trabajo, y el tiempo restante aunque lejos siempre estuviste ahí para seguir apoyándome, gracias también por tu amistad Lau. Isabel (Isa, matemática), gracias porque ya casi en la recta final de mi estancia has sido de guía y apoyo en la realización de parte de los resultados, por tu compañerismo y amistad. Dr. José Babarro, gracias por tu ayuda en los momentos en que la necesité y por escucharme y animarme a llegar hasta alcanzar la meta. Y bueno a las últimas anexiones a este grupo de trabajo David, que aunque ya no estas la verdad es que esos momentos de risas y relax me ayudaron a quitar el estrés. Jade gracias por la gran ayuda que me brindaste durante el final de esta tesis y Vanesa que aunque también nos conocemos muy poco, al igual que Jade han sido buenas compañeras y estoy segura que en el fondo se alegraran al igual que todos el que haya logrado la culminación de esta tesis.

Alhambra (Gadeux), que puedo decirte, creo que sería poco lo que pueda decirte en tan solo unas líneas, pero como debo y quiero expresar una pequeña parte del porque de mi

agradecimiento hacia ti en esta tesis, como resumen quiero darte las gracias primero por tu colaboración en esas horas extensas durante los días de muestreo, aguantando las inclemencias del tiempo, y todo para sacar la parte experimental de mi trabajo que aunque no tuvo que ver nada con tu trabajo siempre lo hacías gustosa. Gracias porque has sido una gran confidente, amiga y compañera o como decimos en México has sido mi “carnala”. Aparte de pasar aquí en la oficina unas nueve horas al día, convivimos bajo el mismo techo por tres años, y aguantamos que ya es ganancia (es broma ehh), a pesar de nuestros caracteres tan diferentes y pasar por algunas rachas, pudimos superar todo y apoyarnos. Sé que no hemos congeniado en todo pero si en lo suficiente como para que este compañerismo se convirtiera en una gran amistad. Gracias por no dejarme sola en los momentos más difíciles de mi estancia en esta ciudad, por compartir conmigo no solo cuestiones de estudios sino las cosas más personales, ¡que fiestas y salidas hemos disfrutado! Ahora que regreso a casa ¿quien que me hará reír, enojar, llorar y me preocupará?. Y sobre todo Gadeux muchas gracias porque siempre ante todo y por encima de cualquier cosa, me has dado ánimos para llegar a la recta final y lograr el objetivo.

Otra de las personas que aunque no de este equipo se merece toda mi gratitud. Aldo, gracias porque no solo has sido un gran amigo, sino que has estado horas sentado a mi lado con toda la paciencia del mundo enseñándome hasta aclarar mis dudas, y además por escucharme y animarme a seguir adelante, gracias por ser uno más de los que confiaron en mi.

Gracias también a gente que colabora en este Instituto y que aunque no ha tenido nada que ver en mi formación profesional han sido parte de ella y me han apoyado. Marigel, no solo me has sacado de apuros en cuestiones de material sino que en algún momento dado me diste muchos ánimos y siempre me has regalado una sonrisa. Drs. Isabel Medina, Santiago Aubourg, Gallardo, desde que me conocieron me dieron ánimos y siempre me han ofrecido su apoyo, Miguel Gil, que me has apoyado desde que nos conocimos y ha sido un buen amigo, Migui, Gelo, Yago, Waldo, Berto, Belaña, por compartir conmigo momentos inolvidables y por animarme.

Al Dr. Oscar García Martín por la oportunidad de ingresar al programa de doctorado en Biología Marina y Acuicultura en la Universidad de Santiago de Compostela.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-México) por la beca doctoral concedida para la realización de mis estudios doctorales. Y a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT), México, por brindarme su apoyo y sobre todo confianza como egresada de la institución.

Y en lo que respecta a la parte personal pues a mi familia, mi mamá, Mario y mi hermana Magda, no importa lo lejos que estemos, con ustedes tres siempre ha sido como tener el apoyo de todo un mundo, esa confianza que han depositado en mi espero nunca defraudarla y seguir siendo su orgullo. Aquí entra por su puesto mi otra familia aunque no biológica pero que siempre he sido un miembro más de ellos, la familia Rivera López y López García, que en ellos he tenido tíos, primos, abuelita, hermanos y hasta otros padres. Me apoyaron desde el primer día en que salí de mi país, no solo económicamente sino también moralmente en todos los sentidos y siempre me han dicho lo orgullosos que están de tener una hija como yo. Gracias Vero eres especial en mi vida y porque sin ti no estaría con ustedes durante estos 10 años de mi vida.

Dra. Nancy Patricia Brito Manzano, fue la primera en animarme y apoyarme en continuar estudiando, gracias por confiar ciegamente en mi, y aunque sé que no correspondí en mi trabajo como lo esperaba, estoy segura de que aún sigue confiando en mi capacidad para enfrentarme a un futuro profesional. Gracias Dra., me has apoyado aun en la distancia y sobre todo me has dicho muchas veces que no me rinda y que esperas mucho de mi.

Antes del agradecimiento final quiero decir que si por algún motivo se me pasa alguien les aseguro que no fue mi intención, es solo que llegar a esta parte es muy difícil, ya que solo unas hojas no bastarían, pues en mi mente pasa mucha gente y no solo que he conocido aquí a lo largo de estos cuatro años, sino quienes me apoyaron desde mi salida. Espero me comprendan.

Bueno ahora si, por último quiero agradecer a la persona que más me ha apoyado en todo este largo camino, que nunca me ha dejado sola, que aunque a veces pasaba por mi mente el regresar porque no sabia que hacia aquí o simplemente porque sentía que no era mi lugar, que me ha ayudado a salir de muchos problemas y confusiones, que no se ha rendido y aunque tarde me ayudaba a conseguir mis objetivos, que ha llorado y sufrido a mi lado hasta alcanzar la meta y sobre todo porque me valora y confía en mi más que nadie en este mundo, sino no estuviera aquí. Gracias a mi misma "Rocío" que aunque el resto de la gente no lo vea así eres una triunfadora porque no te has rendido y has aprendido que este solo es el comienzo de tu nuevo futuro, que estoy segura que solo yo misma sé lo mucho que se ha transformado mi vida, lo que he aprendido y que todos esos errores que cometí fueron para aprender y que me servirán en un futuro para ser mejor. Sonará muy raro o egocéntrico, pero creo que es merecido darse las gracias a uno mismo, porque son 24 h de convivencia y sin reclamos, solo escuchar, aguantar y seguir, si caemos alguien nos apoya, pero dependerá de uno mismo el quererse levantar o no, así que esta tesis es dedicada con especial cariño y aprecio para mi.

<b>1. Introducción General</b>	<b>12</b>
<b>1.1. Bioinvasión</b>	<b>12</b>
<b>1.2. Características generales de <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i></b>	<b>14</b>
<b>1.3. Comportamiento alimentario de los moluscos bivalvos</b>	<b>16</b>
1.3.1. Nutrición	17
1.3.2. Filtración	19
1.3.2.1. Anatomía del aparato filtrador	19
1.3.3. Tasa de aclaramiento (CR)	21
1.3.4. Ingestión	21
1.3.5. Digestión y Absorción	23
1.3.5.1. Anatomía del aparato digestivo	23
1.3.6. Eficiencia de absorción (AE)	24
<b>1.4. Metabolismo energético</b>	<b>25</b>
1.4.1. Consumo de oxígeno ( $VO_2$ , $ml\ h^{-1}$ )	25
1.4.2. Tasa de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ )	26
1.4.3. Índice O:N	27
<b>1.5. Balance energético</b>	<b>28</b>
1.5.1. Scope for growth (SFG)	28
1.5.2. Eficiencia neta de crecimiento ( $K_2$ )	29
<b>1.6. Composición bioquímica de los bivalvos marinos</b>	<b>30</b>
<b>2. Objetivos Generales</b>	<b>36</b>
<b>3. Material y Métodos</b>	<b>37</b>
<b>3.1. Área de estudio</b>	<b>37</b>
<b>3.2. Diseño experimental</b>	<b>38</b>
3.2.1. Experimentación en condiciones naturales	38
3.2.2. Parámetros físico-químicos ambientales y caracterización del alimento.	39
3.2.3. Parámetros fisiológicos	40
3.2.3.1. Tasa de Aclaramiento (CR, $L\ h^{-1}$ )	40
3.2.3.2. Tasa de Ingestión Orgánica (OIR, $mg\ L^{-1}$ )	41
3.2.3.3. Eficiencia y Tasa de Absorción (AE, % y AR, $mg\ h^{-1}$ )	42
3.2.3.4. Tasa o Volumen de Consumo de Oxígeno ( $VO_2$ , $ml\ h^{-1}$ )	43
3.2.3.5. Tasa o volumen de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ , $\mu g\ h^{-1}$ ) e Índice O:N.	43



3.2.3.6. Crecimiento potencial (Scope For Growth, SFG, $J h^{-1}$ ) y Eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ )	44
3.2.4. Composición bioquímica	45
3.2.4.1. Proteínas totales	45
3.2.4.2. Carbohidratos totales y Glucógeno	46
3.2.4.3. Lípidos totales	46
3.2.5. Equivalentes energéticos de los componentes bioquímicos	47
<b>4. Análisis de los datos</b>	<b>49</b>
<b>I. Parámetros físico-químicos ambientales y caracterización del alimento</b>	<b>51</b>
<b>5. Resultados</b>	<b>52</b>
<b>5.1. Parámetros físico-químicos del ambiente acuático y caracterización del alimento</b>	<b>52</b>
5.1.1. Temperatura ( $^{\circ}C$ ) y Salinidad ( $\text{‰}$ )	52
5.1.2. Oxígeno disuelto ( $O_2$ , $ml L^{-1}$ ) y pH	52
5.1.3. Clorofila a (Chl-a, $\mu g L^{-1}$ )	55
5.1.4. Materia Particulada Total (MPT), Materia Particulada Orgánica (MPO) y Materia Particulada Inorgánica (MPI) ( $mg L^{-1}$ )	55
5.1.5. Volumen empaquetado ( $mm^3 L^{-1}$ )	57
5.1.6. Índices de calidad del alimento: contenido orgánico por unidad de peso ( $Q_1$ , MPO/MPT), contenido orgánico por unidad de volumen ( $Q_2$ , MPO/ $mm^3$ ) e indicador de la característica de la materia orgánica: relación Chl-a/MPO	58
<b>5.2. Relaciones entre los diferentes parámetros ambientales. Análisis de correlación de Pearson</b>	<b>61</b>
<b>6. Discusión</b>	<b>64</b>
<b>II. Comportamiento fisiológico y balance energético</b>	<b>67</b>
<b>7. Resultados</b>	<b>68</b>
<b>7.1. Fisiología y balance energético</b>	<b>68</b>
7.1.1. Tasa de aclaramiento (CR, $L h^{-1}$ ), tasa de ingestión orgánica (OIR, $mg h^{-1}$ )	68
7.1.2. Eficiencia de absorción (AE, %)	70
7.1.3. Tasa de absorción (AR, $mg h^{-1}$ )	71
7.1.4. Tasa de consumo de oxígeno o Volumen de oxígeno consumido ( $VO_2$ , $ml h^{-1}$ )	74
7.1.5. Tasa de excreción o volumen de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ , $\mu g h^{-1}$ )	74
7.1.6. Índice O:N	76
7.1.7. Scope For Growth (SFG, $J h^{-1}$ ) y Eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ )	77
<b>7.2. Relaciones entre variables ambientales y la respuesta fisiológica de <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i></b>	<b>80</b>
7.2.1. Efecto marginal de cada variable ambiental sobre el comportamiento fisiológico de <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i>	80

7.2.1.1. Tasa de aclaramiento (CR, L h <sup>-1</sup> )-----	80
7.2.1.2. Tasa de ingestión orgánica (OIR, mg h <sup>-1</sup> )-----	83
7.2.1.3. Eficiencia de Absorción (AE) -----	85
7.2.1.4. Tasa de absorción (AR, mg h <sup>-1</sup> ) -----	86
7.2.1.5. Tasa o volumen de consumo de oxígeno (VO <sub>2</sub> , ml h <sup>-1</sup> ) -----	87
7.2.1.6. Tasa o volumen de excreción de amonio (VNH <sub>4</sub> -N, µg h <sup>-1</sup> )-----	88
7.2.1.7. Scope for growth (SFG)-----	89
7.2.1.8. Eficiencia neta del crecimiento (K <sub>2</sub> )-----	90
7.2.2. Efecto conjunto de las características ambientales sobre el comportamiento fisiológico de <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i> -----	91
7.2.2.1. Análisis de correlación de Pearson-----	91
7.2.2.2. Análisis de regresión lineal múltiple por etapas (Stepwise regression) -----	95
7.2.2.2.1. Tasa de Aclaramiento (CR, L h <sup>-1</sup> ) y Tasa de Ingestión Orgánica (OIR, mg h <sup>-1</sup> ) -----	95
7.2.2.2.2. Eficiencia de Absorción (AE) -----	99
7.2.2.2.3. Tasa de Absorción (AR, mg h <sup>-1</sup> ) -----	100
7.2.2.2.4. Comportamiento metabólico -----	102
7.2.2.2.5. Volumen de excreción de amonio (VNNH <sub>4</sub> -N, µg h <sup>-1</sup> ) -----	103
7.2.2.2.6. Scope for Growth (SFG, J h <sup>-1</sup> ) y Eficiencia neta del Crecimiento (K <sub>2</sub> ) -----	104
<b>8. Discusión -----</b>	<b>108</b>
<b>III. Contenidos energéticos y composición bioquímica obtenidos en los mantos, glándula digestiva y branquias de los mitílidos <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i>-----</b>	<b>120</b>
<b>9. Resultados -----</b>	<b>121</b>
<b>9.1. Porcentajes relativos de las proteínas, carbohidratos, glucógeno y lípidos totales de los mantos, glándula digestiva y branquias de <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i> -----</b>	<b>121</b>
9.1.1. Mantos-----	121
9.1.2. Glándula digestiva -----	122
9.1.3. Branquias-----	124
<b>9.2. Diferencias en la composición bioquímica entre mantos, glándula digestiva y branquias de <i>Mytilus galloprovincialis</i> y <i>Xenostrobus securis</i>-----</b>	<b>125</b>
9.2.1. Mantos-----	125
9.2.2. Glándula digestiva -----	127
9.3.3. Branquias-----	129
<b>9.3. Equivalentes energéticos -----</b>	<b>131</b>
9.3.1. Mantos-----	131
9.3.2. Glándula digestiva -----	133
9.3.3. Branquias-----	136
<b>10. Discusión-----</b>	<b>145</b>

<i>IV. Conclusiones generales</i> -----	149
<i>11. Conclusiones generales</i> -----	150
<i>V. Referencias Bibliográficas</i> -----	153
<i>12. Bibliografía</i> -----	154

## 1. Introducción General

### 1.1. Bioinvasión

Los hábitats marinos costeros son uno de los sistemas en donde es más común detectar la presencia de especies alóctonas (Ricciardi, 1998, Ricciardi y Rasmussen, 1998), debido, en parte, al transporte de especies no nativas mediado por el hombre (Sakai *et al.*, 2001; Palau *et al.*, 2003), por el lastre de los barcos (Ruiz *et al.*, 2000), por introducciones intencionales para la mejora de la acuicultura y la pesca (Pranovi *et al.*, 2006) o bien de forma natural, mediante los mecanismos propios de dispersión de la especie (Palau *et al.*, 2003). Actualmente las invasiones biológicas son ampliamente reconocidas como uno de los componentes más significativos del cambio global, con un gran alcance y efectos, a menudo perjudiciales para la biodiversidad (Mack *et al.*, 2000; Darrigan, 2002; Stachowicz *et al.*, 2002; Holeck *et al.*, 2004; Galil, 2007).

Los organismos alóctonos no impactan exclusivamente en una única especie, sino también en una comunidad entera (Lambert *et al.*, 1992, Rius y McQuaid, 2006), pero solo una parte de las muchas especies introducidas en los nuevos hábitats llegan a ser invasivas, lo que sugiere la existencia de un conjunto de caracteres que permiten la capacidad de invasión (Bossdorf *et al.*, 2004), tales como transporte, liberación y establecimiento (Darrigan, 2002). En el primer paso (transporte) la especie puede morir o sobrevivir, durante la liberación se enfrenta a la interacción con el nuevo ambiente y son éstas interacciones junto con otros factores las que determinaran si la especie alóctona se establece. Williamson (2006), menciona que las invasiones biológicas crean interacciones entre las especies autóctonas y las alóctonas, por ejemplo, depredación, competencia o parasitismo, y que son estas interacciones las que determinan la variabilidad de ambos en una situación particular. Sin embargo, debido a dicha interacción pueden variar tanto en espacio como en tiempo, y pueden estar influyendo una gran variedad de factores sobre el predominio de una especie sobre otra (Rius y McQuaid, 2006). La interacción entre especies es una característica reconocida que juega un papel importante en la conformación de comunidades naturales y se cree que varían bajo diferentes condiciones (Rius y McQuaid, 2009).

El hecho de que una especie alóctona o invasora persista y se extienda en nuevos ambientes depende de muchos factores tales como: la presión de depredadores (Karatayev *et al.*, 2007; Sarà *et al.*, 2008), la resistencia a enfermedades y parásitos (Gottlieb y

Schweihhofer, 1996; Calvo *et al.*, 2000; Sarà *et al.*, 2008), la variabilidad genética (Mydlarz *et al.*, 2006) y la amplitud del nicho trófico (Decottignies *et al.*, 2007), aclimatación a las condiciones precarias o nuevas que presenta el nuevo hábitat así como a los cambios evolutivos (Mooney y Cleland, 2001; Sakai *et al.*, 2001). Además, otra cualidad de las especies alóctonas, es que son capaces de sustentarse de una amplia variedad de tipos de alimento, mostrando alta fecundidad y siendo capaces de tolerar amplias fluctuaciones en temperatura y salinidad (Lee, 2000), además de la plasticidad (capacidad de ajustar las características para cualquier tipo de condiciones) (Henkel *et al.*, 2009; Sarà *et al.*, 2008). De acuerdo a Khalanski (2001), los organismos invasores poseen un diseño biológico ideal para colonizar nuevos ambientes: corto periodo de vida, rápido crecimiento y maduración sexual, alta fecundidad, capacidad de colonizar una amplia gama de tipos de hábitat, amplia gama de tolerancias fisiológicas, variabilidad genética y plasticidad filogenética, comportamiento gregario, y alguna forma de asociación con las actividades del hombre. Además de predación directa sobre especies autóctonas, la producción de toxinas o la integración genética por hibridaciones (Palau *et al.*, 2003).

Las comunidades autóctonas pueden llegar a resistir la invasión de especies alóctonas en determinadas condiciones. Dado que, tanto las características biológicas como físicas de las comunidades autóctonas influyen el establecimiento de organismos alóctonos, estas mismas características también podrían afectar la velocidad y grado de dispersión geográfica de dichos organismos (Grosholz, 2002). Palau *et al.* (2003) menciona que las especies de cualquier tipo (fauna o flora), pueden causar efectos o impactos ecológicos y socioeconómicos. Los efectos ecológicos se refieren habitualmente a pérdidas en cuanto a la biodiversidad, en particular en lo que a especies endémicas o de hábitat muy selectivo se refiere, por razón de competencias.

Desde el momento que un ecosistema es colonizado por una especie exótica, a cualquier nivel trófico empieza a perder parte de su resistencia biótica frente a nuevos invasores, siguiendo una dinámica exponencial (Palau *et al.*, 2003).

Con el fin de determinar si ciertas especies poseen características que mejoran la capacidad de invasión o de si las poblaciones invasoras han involucrado características diferentes que las poblaciones de origen, es necesario llevar a cabo las investigaciones del invasor tanto en el lugar introducido como en su hábitat natural (Sarà *et al.*, 2008). De hecho, hay varias razones por las que se podría esperar que las invasiones biológicas jueguen un papel importante en los procesos evolutivos: en primer lugar, las especies invasoras o alóctonas son introducidas en ambientes que se caracterizan por la presión de

nueva selección (Mooney y Cleland, 2001; Bossdorf *et al.*, 2004). En segundo lugar, muy pocas de las especies introducidas en realidad se convierten en invasoras (Williamson, 2006), lo que sugiere que la selección se convierte en una característica clave. En tercer lugar, muchas de las especies que se llegan a convertir en invasoras llegan a serlo después de un tiempo (Mack *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001), posiblemente después de los ajustes a la evolución en los nuevos ambientes. Investigadores como Crooks (2002) y Bossdorf *et al.* (2004), sugieren que llegar a comprender dichos mecanismos evolutivos podría ser crucial para el manejo de las invasiones biológicas.

Bayne *et al.* (1976), definen la ecofisiología como el estudio de la adaptación de un animal en función de su hábitat natural, el cual debe de comenzar con el conocimiento de las condiciones naturales que normalmente son experimentadas por el organismo. Existe escasez de estudios en torno al comportamiento de los organismos alóctonos dentro de nuevos hábitats (Grosholz, 2002). Sin embargo, en los últimos años se han ido incrementando los estudios enfocados en la ecofisiología de organismos alóctonos (Sarà *et al.*, 2008). Por lo anterior la ecofisiología puede ser una herramienta indispensable para estudiar la capacidad invasora de las especies alóctonas frente a las autóctonas, ya que permite estudiar la capacidad de los organismos para rentabilizar la energía disponible en el ambiente.

## **1.2. Características generales de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis***

El cultivo del mejillón *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) en las rías gallegas constituye una actividad de enorme importancia socio-económica, además de una gran descendencia ecológica en las rías. Su papel cobra mayor importancia en el ecosistema de las rías, donde la industria mejillonera explota esta especie para su cultivo, produciendo en torno a 250,000 toneladas en el conjunto de las rías gallegas (Labarta, 2004).

El mejillón pertenece al phylum Mollusca, clase bivalvia, familia Mytilidae, siendo la especie más estudiadas y cultivadas, *Mytilus galloprovincialis* y *Mytilus edulis*. Koehn (1991) (en: Cáceres-Martínez y Figueras, 2007), menciona que este género se distribuye en aguas boreales y templadas en todos los océanos y grandes mares del mundo, tanto en la zona submareal como intermareal, ocupando una amplia diversidad de sustratos.

La potencialidad de esta especie para el cultivo radica, además en ser un organismo sésil, en su condición de filtrador, que permite la explotación de la materia orgánica

suspendida en la columna de agua del medio marino, evitando gastos relacionados con su alimentación (Filgueira, 2007). Es por ello que este molusco bivalvo se considera uno de los principales consumidores de material particulado en suspensión (seston) (Fernández-Reiriz *et al.*, 2004).

El mejillón *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) habita en aguas salobres de Nueva Zelanda y la zona intermareal de los estuarios en el Sur de Australia (Wilson, 1968, 1969; Moore y Suthers, 2005; Moore *et al.*, 2006), más específicamente, desde la Ría de Swan en Australia Occidental hasta Rockhampton en Queensland, así como en la Isla Chatham, Nueva Zelanda (Wilson, 1968, 1969; <http://www.ciesm.org/>).

La presencia de este molusco alóctono está considerada un problema biológico y se investiga el alcance de su expansión en aguas mediterráneas de las lagunas costeras italianas (Lazzari y Rinaldi, 1994; Sabelli y Speranza, 1994; De Min y Vio, 1997; Russo, 2001; Giusti *et al.*, 2008); francesas (Gofas, *et al.*, 2003), así como en territorios japoneses (Kimura *et al.*, 1999; Kohama *et al.*, 2001; Kimura y Sekiguchi, 2009). Para la comunidad científica española la localización de *Xenostrobus securis* es relativamente nueva, fue en el año 2002 cuando se encontraron restos de su concha en una playa de la ría gallega, pero no fue hasta el año 2006 cuando comenzó a investigarse tras ser localizado en la desembocadura del Río Verdugo, Arcade (Galicia, España) (Garcí *et al.*, 2007).

El reciente asentamiento en elevadas concentraciones de *X. securis* (de hasta 67.000 ejemplares en un solo metro cuadrado) (Garcí *et al.*, 2007) en la parte interior de la Ría de Vigo (Galicia, España), en un hábitat donde se asientan numerosas colonias de *M. galloprovincialis* (Santaclara *et al.*, 2007), hace necesario estudiar las posibles diferencias ecofisiológicas entre ambas especies para añadir un mayor conocimiento en las relaciones entre éstos organismos y las características de su medio.

El mitílido *X. securis* al igual que *M. galloprovincialis*, son filtradores, presentan un modo de vida epifaunal, viven fijados en sustratos duros por medio de un biso, muestran tendencia a agruparse y a ocupar hendiduras, cavidades y otros lugares protegidos, formando tupidas “colonias” (<http://www.ciesm.org/>; Darrigan, 2002; Darrigan y Mansur, 2006; Garcí *et al.*, 2007; Santaclara *et al.*, 2007; Kimura y Sekiguchi, 2009), además ambas poseen un ciclo de vida corto, elevadas tasas de crecimiento y una rápida dispersión mediada por estadios larvales planctónicos (Morton, 1973, Bownes y McQuaid, 2006; Zardi *et al.*, 2006 a) y su sistema de reproducción es por fecundidad externa (Garcí *et al.*, 2007). Por las cualidades antes mencionadas *X. securis* puede llegar a ser una plaga

potencial, con un impacto negativo en el ecosistema donde sea introducido (Darrigan, 2002; Garci *et al.*, 2007; Santaclara *et al.*, 2007).

El conocimiento sobre la biología e impacto de *X. securis* es aún insipiente y está muy a la saga de la información que hay disponible para *M. galloprovincialis*, que viene siendo estudiada intensamente desde hace varias décadas en parte de América, África, Asia y Europa (Navarro *et al.*, 1991; Fabiano *et al.*, 1994; Fernández-Reiriz *et al.*, 1996; Iglesias *et al.*, 1996; Labarta *et al.*, 1997; Geller, 1999; Babarro *et al.*, 2000a; 2000b; Pastore *et al.*, 2001; Freitas *et al.*, 2002a; 2002b; 2002c; Freitas *et al.*, 2003; Branch y Steffani, 2004; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004; Steffani y Branch, 2005; Bownes y McQuaid, 2006; Malagoli *et al.*, 2007; Rius y McQuaid 2006; Zardi *et al.*, 2006a; Zardi *et al.*, 2006b; Anestis *et al.*, 2007; Suárez Alonso *et al.*, 2007; Rius y McQuaid, 2009; Shinen y Morgan, 2009).

Aunque nos referimos a dos moluscos bivalvos, hay que tener cuidado al hacer extrapolaciones entre ambas especies, ya que también existen importantes diferencias entre ellas. Por ejemplo, *X. securis* es de menor tamaño (20-30 mm) ([www.ciesm.org](http://www.ciesm.org)), alcanzando una talla máxima de unos 47-50 mm (Wilson 1968; Russo, 2001, Garci *et al.*, 2007), mientras que *M. galloprovincialis* llega a alcanzar tallas de 65 mm (Babarro *et al.*, 1996) o mas (Bayne 1976).

*M. galloprovincialis* soporta sin problemas amplias variaciones de temperatura (15-20 °C), y salinidades de 20‰ a 36‰ (Navarro *et al.*, 1991). Y *X. securis* esta fisiológicamente bien adaptado en un ambiente de estuario caracterizado por condiciones de salinidad variables e inestables (1‰ y 31‰) (Wilson, 1968, 1969, Moore *et al.*, 2006, Kimura y Sekiguchi, 2009).

### **1.3. Comportamiento alimentario de los moluscos bivalvos**

Se han utilizado varios enfoques para cuantificar el comportamiento alimentario de los bivalvos a través de la medición directa de los rasgos fisiológicos, tanto en estudios de campo *in situ* como bajo condiciones de laboratorio (por ejemplo, las tasas de filtración, las tasas de aclaramiento, producción de pseudo heces, la eficiencia y tasa de absorción, las tasas de consumo de oxígeno) (Navarro *et al.*, 1991; Iglesias *et al.*, 1996; Labarta *et al.*, 1997; Babarro *et al.*, 2000a; 2000b; Pastore *et al.*, 2001; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004; Malagoli *et al.*, 2007; Anestis *et al.*, 2007), así como también el uso de imágenes fijas o de vídeo en el laboratorio y campo (Riisgård *et al.*, 2003; Saurel *et al.*, 2007). Siendo éste



último un instrumento adecuado en la medición in situ de la conducta alimentaria (Newell *et al.*, 1998; Riisgård *et al.*, 2003). Muchos estudios han informado en qué medida las condiciones ambientales locales pueden tener un impacto significativo sobre la fisiología de bivalvos (Babarro *et al.*, 2003), y se han centrado en la identificación de la importancia éstas condiciones ambientales en la regulación del comportamiento alimentario con el fin de predecir la ingestión y las respuestas de crecimiento comprendiendo una amplia variedad de hábitats. Algunos estudios buscan comprender los fundamentos de la actividad fisiológica y la conducta adaptativa, mientras que otros se centran en los mecanismos básicos de la alimentación (Jørgensen, 1990). Diversos estudios han constatado la influencia de las condiciones ambientales (temperatura, salinidad, cantidad y calidad del alimento, etc.) sobre la conducta alimentaria de los bivalvos (Bayne, 1985; Iglesias *et al.*, 1996; Babarro *et al.*, 2000a; Gudimov, 2006; Sarà *et al.*, 2008; MacDonald y Ward, 2009). La capacidad de los bivalvos para llevar a cabo modificaciones en su bioquímica, fisiología y morfología, ayuda a compensar cualquier cambio que reduzca la resolución de los sistemas que los bivalvos tienen para adquirir energía desde el medio (Thompson y Bayne, 1974; Winter, 1978; Iglesias *et al.* 1992; Fernández-Reiriz *et al.*, 2004).

Un enfoque adecuado en el comportamiento fisiológico de los moluscos bivalvos precisa de un análisis desde dos perspectivas interrelacionadas: por un lado el estudio de la dinámica (producción, pérdidas y redistribución) del alimento (microalgas y otras fuentes de alimenticias), y por otro el procesamiento y conversión del alimento en producción de bivalvos, por medio de la energética fisiológica de las especies cultivadas (Fernández-Reiriz y Labarta, 2004). Gran parte de los impactos de los bivalvos invasores sobre los ecosistemas que colonizan derivan de sus hábitos filtradores (Karatayev *et al.*, 1997; Sylvester *et al.*, 2005; Karatayev *et al.*, 2007).

### **1.3.1. Nutrición**

Como todos los filtradores, el mejillón vive esencialmente a expensas de las partículas en suspensión que están en el agua (Jørgensen, 1996). En estuarios de poca profundidad, el tipo de partícula que se pone en circulación en la columna de agua, está determinada por procesos biológicos e hidrodinámicos, favoreciendo la puesta en circulación de partículas de fondo. El valor nutricional de una dieta depende de su composición bioquímica (Fernández-Reiriz *et al.* 1998).

El material particulado en suspensión en la columna del agua puede presentar una gran variabilidad, tanto por la naturaleza de las partículas que lo constituyen como por la concentración de la misma por unidad de volumen. Es por ello que un estudio de este material particulado en suspensión que solamente tome en cuenta su concentración e ignore la naturaleza o composición de sus diferentes fracciones que lo constituyen, puede llevar a conclusiones erróneas, sobre todo si se utiliza éste parámetro como un indicador de la disponibilidad del alimento, para organismos con una estrategia de alimentación basada exclusivamente en la filtración de dicho material. En casos extremos, tales como la desembocadura de ríos al mar y en la zona intermareal, el material suspendido puede tener un alto porcentaje de materia inorgánica que al no aportar ingredientes nutritivos a los organismos filtradores, disminuyen de manera importante el valor nutritivo del alimento disponible. Por estas razones, en los estudios donde se emplea la materia particulada suspendida en la columna del agua como indicadora de la disponibilidad del alimento, se realiza una caracterización cuantitativa de sus componentes orgánicos e inorgánicos.

Aunque durante muchos años, se ha considerado la materia orgánica de origen fitoplanctónico como la principal fuente de alimento utilizable por los bivalvos marinos (Rodhouse *et al.*, 1984, Riisgård y Larsen, 2010), varios estudios llevados a cabo en zonas en las que los bivalvos se encuentran presentes en densidades elevadas han demostrado que la producción fitoplactónica no es suficiente para sostener las tasas de crecimiento observadas (Widdows *et al.*, 1979; Pérez y González, 1984). Estos estudios han contribuido a que se generara un cierto interés por determinar la importancia de otras fuentes de materia orgánica particulada en la alimentación de los bivalvos, como pueden ser los representados por detritus, microflora bentónica, bacterias, restos de plantas vasculares estuáricas (por ejemplo, *Spartina alterniflora* o *Juncus romerianus* (Lucas y Newell, 1984; Newell y Langdon, 1986).

La materia particulada en suspensión, denominada seston, fuente de alimento natural que emplean los bivalvos para los procesos que sustentan su crecimiento (Labarta *et al.*, 1997), tiene como características principales su alta variabilidad y heterogeneidad (Berg y Newell, 1986). Aunque en los mejillones, el consumo del seston puede variar con la concentración, flujo y la calidad del mismo (Berg y Newell, 1986; Newell *et al.*, 2005), lo que obliga a procesar grandes volúmenes de agua para obtener suficiente alimento (Jørjensen, 1990; Moore *et al.*, 2006).

En la materia orgánica del sedimento presente en los estuarios, se encuentran presentes en mayor o menor proporción todas las fuentes potenciales de alimento (Urrutia *et al.*,

1996). Así, cuando por efecto de las mareas o del oleaje se resuspende material sedimentario, pasan a formar parte de la columna de agua materiales de naturaleza diversa, como microflora bentónica, detritus (Berg y Newell, 1986; Grant *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 2002) y partículas inorgánicas, que pueden constituir parte de la dieta natural de los bivalvos presentes en la zona.

### 1.3.2. Filtración

#### 1.3.2.1. Anatomía del aparato filtrador

La filtración es la separación de partículas que están en suspensión en la columna de agua por el uso de medio porosos (Rubenstein y Koehl, 1977). Los moluscos bivalvos son filtradores eficaces capaces de remover fitoplancton de grandes volúmenes de agua.

El proceso de filtración puede ejercer un control top-down sobre el fitoplancton además de actuar como un amortiguador biológico para efectos del enriquecimiento de nutrientes, pero las tormentas pueden obstaculizar la capacidad de los filtradores para regular las floraciones del fitoplancton del estuario (Moore *et al.*, 2006).

Para este fin se ha desarrollado un mecanismo muco-ciliar con estructuras muy especializadas, adaptadas a bombear agua, retener partículas y transportarlas a los órganos de selección para su ingestión o desecho. La morfología funcional filtradora tanto de *M. galloprovincialis* como de *X. securis*, sigue el mismo patrón general de los bivalvos filtradores resumido por Rubenstein y Koehl (1977); Jørjensen (1990); Bayne *et al.* (1976).

El aparato filtrador está compuesto por dos branquias (Fig. 1A), cada una de las cuales está formada por dos demibranquias (interna y externa), que dividen la cavidad paleal en inhalante y exhalante. Cada demibranquia está formada a su vez por dos lamelas (ascendente y descendente), las cuales están constituidas por filamentos alargados que presentan zonas ciliadas a las que se les asigna diferente funcionalidad. Las bandas de cilios laterales generan un flujo de agua unidireccional desde la cavidad inhalante hacia la exhalante a través de los ostiolos (espacio entre los filamentos). Los cirros latero-frontales presentan un movimiento efectivo opuesto a los cilios laterales y están involucrados en la retención de partículas. La banda frontal se encarga del transporte de partículas hacia un surco ventral, que une las lamelas y que en último término transporta el material retenido hacia los palpos labiales y finalmente a la boca. Este es el mecanismo de captura y transporte de partículas denominado “cirral trapping” (Riisgård y Larsen, 2010) (Fig. 1B).

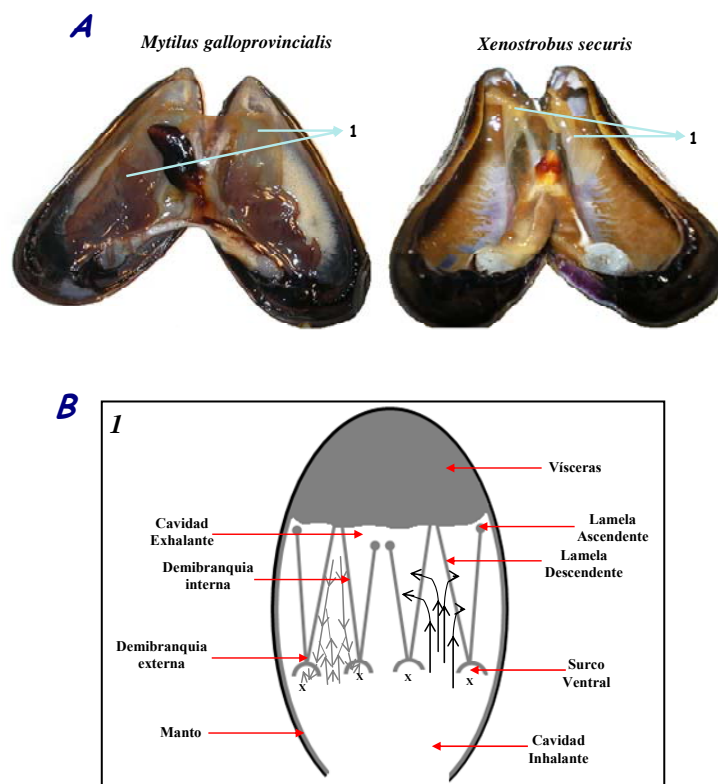


Imagen tomada y modificada de Filgueira, 2007.

**Figura 1.** Anatomía interna de ambas especies de estudio, señalando la ubicación de las branquias (A1) y estructura branquial (ejemplo en *Mytilus galloprovincialis*). Representando el movimiento de las partículas retenidas en una branquia (línea fina- branquia izquierda) y en la otra el movimiento del agua (línea gruesa- branquia derecha). Las “x” representan el movimiento de las partículas en los surcos ventrales con dirección hacia los palpos y boca (B1).

Los moluscos bivalvos presentan una capacidad para regular la cantidad de alimento que es ingerido, con el objetivo de optimizar los procesos digestivos y extraer el mayor beneficio posible frente a los recursos alimenticios disponibles (Langdon y Newell, 1990; Larretchea, 1995). Esta actividad filtradora se ha determinado tradicionalmente mediante la medida de la tasa de aclaramiento o volumen de agua completamente aclarada de partículas por unidad de tiempo (Bayne *et al.*, 1976), aunque también se puede usar el volumen de agua que pasa a través de la cavidad del manto (tasa de bombeo) (Moore *et al.*, 2006), que tan solo es equivalente a la CR cuando la eficiencia de retención de las partículas sea del 100% (Bayne *et al.* 1976).

Evidentemente el animal puede bombear el agua sin filtrarla. Salvo en el caso en el que todas las partículas sean retenidas, resulta claro que la velocidad de filtración es inferior a la velocidad de bombeo. Tanto la tasa de aclaramiento como la de bombeo se consideran iguales cuando se trata de partículas grandes ( $>4\mu\text{m}$ ), lo que supondría una eficiencia de retención de las partículas que pasan a través del manto del 100%. En el caso de que esta eficiencia de retención esté por debajo del 100%, la tasa de bombeo excederá el valor de la

tasa de aclaramiento, y esta última representará una medida más óptima de la cantidad de material removido desde una suspensión. A efectos prácticos, las medidas directas de la tasa de bombeo presentan dificultades en cuanto a las prácticas necesarias y su uso ha sido restringido cuando se necesitan realizar numerosas determinaciones, por lo que tradicionalmente se ha preferido la estimación de la tasa de aclaramiento (CR) (Babarro, 2000a). La tasa de aclaramiento (CR) y tasa de ingestión (IR) determinan la cantidad de alimento que entra al sistema digestivo de los moluscos bivalvos (Babarro *et al.* 2000b).

### **1.3.3. Tasa de aclaramiento (CR)**

La tasa de aclaramiento es dependiente del efecto que ejercen diferentes factores, tanto endógenos, como la talla (Møhlenberg y Riisgård, 1979, Bayne y Newell, 1983; Pérez-Camacho y González, 1984; Jones *et al.*, 1992) y ciclo reproductivo de los individuos (Newell y Thompson, 1984; Jørgensen *et al.*, 1988), como exógenos, dentro de los cuales destacan principalmente la temperatura del medio (Widdows, 1978; Stickle y Bayne, 1982; Bayne, 1985; Malagoli *et al.*, 2007; Anestis *et al.*, 2007; Petes *et al.*, 2008; Sarà *et al.*, 2008) y las características del seston disponible (Navarro y Winter, 1982; Kiørboe y Møhlenberg, 1981; Bayne y Newell, 1983; Bayne *et al.*, 1989; Bayne *et al.*, 1993, Hawkins *et al.*, 1999; Babarro *et al.*, 2000a; Velasco y Navarro, 2002; Fernández-Reiríz y Labarta, 2004; entre otros).

### **1.3.4. Ingestión**

Una vez retenidas las partículas, los filtradores pueden llevar a cabo un proceso de selección preingestiva mediante el cual optimizan la ingestión. La naturaleza de *Mytilus galloprovincialis* como especie “homorhabdic”, que se caracterizan por presentar un solo tipo de filamento (las especies “heterorhabdic” presentan dos tipos de filamentos diferenciados), no presenta selección de partículas en las branquias, por lo que la selección preingestiva se lleva a cabo únicamente en los palpos labiales (Ward *et al.*, citado por Filgueira, 2007). Los palpos labiales son órganos especializados encargados de controlar la cantidad de alimento a ingerir, en los cuales se lleva a cabo procesos de selección de partículas (Beninger *et al.*, 1999, Filgueira, 2007). Esta selección podría basarse en el diámetro de la partícula, composición química, densidad o carga electrostática. Sin embargo los procesos de selección no están todavía claros (Ward *et al.*, 1998; citado por Filgueira, 2007). El resultado del proceso selectivo es la expulsión de las partículas

rechazadas embebidas en una matriz de mucopolisacáridos que recibe el nombre de pseudoheces (Corral *et al.*, 2000).

La producción de pseudoheces aumenta con la turbidez hasta que ésta se acerca a 20 mg/l; si continúa aumentando se ralentiza la filtración y disminuye la producción de pseudoheces. La cantidad máxima de material que puede ser ingerido es equivalente a la cantidad máxima filtrada, antes de la aparición de pseudoheces (Corral *et al.*, 2000).

Tanto el proceso de selección y expulsión de pseudoheces desempeñan un papel clave en la fisiología energética ya que de ellos depende la cantidad de alimento ingerido por el organismo y por tanto la estimación de la entrada de energía en la ecuación del balance energético (Widdows, 1985). No obstante, en ecosistemas de baja carga de seton como son las Rías gallegas (materia particulada orgánica < 3mg l<sup>-1</sup>, Filgueira, 2007), donde la mayor parte del seston disponible es fitoplcton (Figueiras *et al.*, 2002, citado por Filgueira, 2007), los procesos selectivos pueden tener una menor importancia. Por lo tanto, en estos ecosistemas, la estimación de la entrada de energía en la ecuación del balance energético dependerá fundamentalmente de la tasa de aclaramiento (“Clarence rate”, CR) o volumen de agua completamente aclarado de partículas por unidad de tiempo, que será indicativo de la cantidad de seston retenido, y en ausencia de selección y producción de pseudoheces, del seston ingerido (Fernández-Reiriz y Labarta, 2004).

La tasa de ingestión orgánica (OIR) establece la cantidad de alimento ingerido por el organismo en unidad de tiempo, siendo una función de la CR y la cantidad orgánica de alimento disponible. Cuando la concentración de alimento disponible se mantiene en niveles bajos, todas las partículas retenidas son ingeridas, considerándose los conceptos de filtración e ingestión iguales (Winter, 1978). Sin embargo, en ocasiones, la concentración de partículas puede exceder un cierto umbral a partir del cual parte del material filtrado es rechazado como pseudoheces, mientras el resto constituye el material ingerido. En este último caso, la tasa de ingestión será derivada de la tasa de filtración sustrayendo la tasa de rechazo de partículas (Babarro, 1998). Sin embargo, en ciertas ocasiones, aunque la concentración del alimento este en valores inferiores a los que activan la producción de pseudoheces, no todas las partículas se retienen con una eficiencia del 100%, en especial las de diámetro entre 1-3 µm, por lo que la tasa de filtración, y por tanto la ingestión a partir de la tasa de aclaramiento, pueden estar ligeramente sobreestimadas (Larretchea, 1995). No obstante, como este autor sugiere, esta sobreestimación puede no ser tan importante, ya que aunque estas partículas (entre 1-3 µm) puedan representar un número importante en el total, su contribución al peso será mínima.

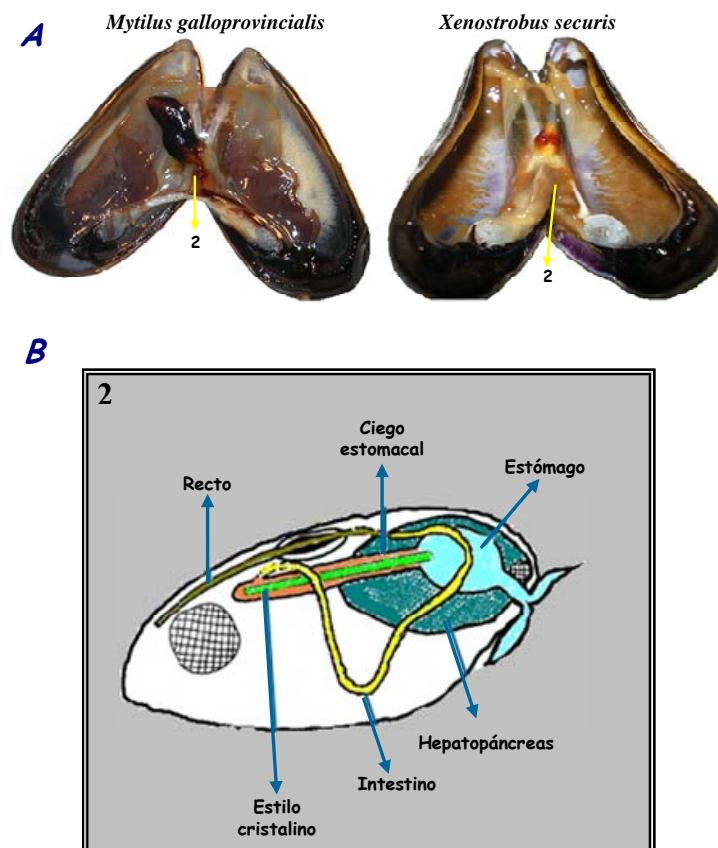
La variabilidad observada en estos parámetros fisiológicos se ha interpretado en términos de la capacidad de estos animales para adaptarse a las condiciones específicas ambientales y nutricionales de su hábitat (Navarro *et al.*, 1991; Okumuş y Stirling 1994; Iglesias *et al.*, 1996). La relación entre la IR y la concentración del alimento depende de la CR, que a su vez se ve afectada por factores ambientales (Babarro *et al.*, 2000b).

### **1.3.5. Digestión y Absorción**

#### **1.3.5.1. Anatomía del aparato digestivo**

El aparato digestivo está constituido por un tubo que posee un orificio bucal, situado en la región anterior (Fig. 2A), que se abre entre dos pares de palpos labiales, cuya misión es la de seleccionar y dirigir las partículas alimenticias hasta la boca, a la cual sigue un corto esófago que comunica con el estómago en el que converge la glándula digestiva donde se lleva a cabo la digestión de los alimentos. En el estómago se encuentra el estilo cristalino, al que se le reconoce un doble papel, como órgano de trituración de los alimentos y como disolvente en el medio menos ácido del estómago, liberando enzimas capaces de transformar el almidón en materiales más digeribles (Owen, 1974). Se continúa con el intestino, que se encorva y está compuesto por una rama ascendente, otra descendente y un recto que atraviesa el pericardio, es decir, presenta en la superficie interna un complicado y complejo sistema de pliegues, donde convergen un sin fin de divertículos ciegos, que constituyen un amplio órgano glandular, el hepatopáncreas. El recto, después de atravesar el corazón, desemboca en la parte posterior sobre el borde dorsal del músculo abductor, es decir, en la cámara exhalante (Fig. 2B).

Las partículas ingeridas pasan al estómago, siendo concentradas por el movimiento del estilo cristalino y penetrando en los canales de la glándula digestiva. En la digestión interviene un proceso extracelular que tiene lugar a nivel del estilo, en los canales de la glándula digestiva, donde son liberadas enzimas del tipo amilasa y lipasa, además de otro proceso, intracelular, que tiene lugar en las células absorbentes y en los túbulos glandulares entrando en estas células las partículas por pinocitosis para ser digeridas en el interior de las vacuolas por acción enzimática. Los restos de la digestión son expulsados como cuerpos residuales. Cuando el alimento se encuentra en altas concentraciones aumenta notablemente la cantidad de heces totales eliminadas.



**Figura 2.** Anatomía interna de ambas especies de estudio, señalando la ubicación de la glándula digestiva (A2) y esquema del aparato digestivo (B2).

### 1.3.6. Eficiencia de absorción (AE)

La eficiencia de absorción es definida como la fracción del alimento ingerido y digerido que es absorbida a través del epitelio intestinal, aunque en términos operativos se ha definido y medido respecto al alimento ingerido. Griffiths y Griffiths (1987) menciona que la cantidad de energía disponible por el organismo para el metabolismo y el crecimiento es una función de esta ración absorbida por encima en importancia de la ración ingerida. Esta medida de absorción ayuda, por tanto, a estimar la capacidad y el rendimiento que el sistema digestivo puede llevar a cabo.

La eficiencia de absorción hace referencia a la eficiencia de absorción bruta y neta (Hawkins y Bayne, 1985). La eficiencia bruta hace referencia a la absorción de la materia orgánica de origen exógeno (desde el alimento). Por otro lado, la eficiencia de absorción neta es una corrección después de la sustracción de las pérdidas endógenas fecales (PEF), estas reflejan la materia orgánica que ha sido añadida al lumen intestinal durante la digestión y que no es absorbida por el organismo (Morton, 1983). La eficiencia de



absorción depende de múltiples parámetros digestivos (actividad enzimática, capacidad digestiva, tiempo de tránsito intestinal, pérdidas endógenas fecales), sobre los que a su vez actúa de forma significativa la tasa de ingestión. Estas relaciones tienen su origen en las variaciones del alimento disponible, especialmente en lo que hace referencia a la concentración y composición (calidad) del mismo.

Los procesos digestivos, gobernados por la eficiencia de absorción, están afectados de forma importante por la disponibilidad del alimento y en especial por su calidad nutritiva (Bayne, 1998; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004). Ambientes caracterizados por variaciones bruscas de esta composición del seston pueden llegar a modificar de forma importante el comportamiento digestivo de los organismos (Rodhouse *et al.*, 1984; Okumuş y Stirling, 1994; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004).

#### **1.4. Metabolismo energético**

En los estudios de la energética fisiológica, el volumen de oxígeno consumido (tasa de consumo de oxígeno) y el volumen de amonio excretado (tasa de excreción de amonio) representan los costes y las pérdidas de energía asociadas con el metabolismo (Babarro *et al.*, 2000a; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004).

##### **1.4.1. Consumo de oxígeno ( $VO_2$ , $ml\ h^{-1}$ )**

El órgano encargado de capturar el alimento desde una suspensión y además realizar el intercambio gaseoso es la branquia. Aunque las branquias juegan un papel extremadamente importante en la alimentación del molusco, son ante todo órganos respiratorios. En efecto, es a este nivel donde se realiza la mayor parte de la oxigenación de la sangre (Bayne *et al.*, 1976). Sin embargo, el manto también participa en la respiración, gracias a un intercambio directo de los gases con el agua circundante (Bayne, 1976).

La disipación de energía o producción de calor se puede estimar directamente a partir de medidas calorimétricas, producción de  $CO_2$ , pero debido a que esta producción en poiquiloterms es pequeña y que en condiciones normales, el aceptor final de electrones de la cadena respiratoria es el oxígeno, generalmente se emplea la estimación indirecta del consumo de oxígeno (Bayne y Newell, 1983), lo cual supone asumir que aunque la liberación de calor se calcula desde la utilización del oxígeno por medio de un equivalente oxi-calorífico ( $20.5\ KJ/ml\ O_2$ ), y es conocido que la producción de energía varía según el sustrato que está siendo metabolizado, se ha considerado que estos cambios de sustrato

suponen errores pequeños y, se supone que el metabolismo es aeróbico por completo. No obstante, se ha demostrado ampliamente que los bivalvos pueden tener operativas las rutas del metabolismo anaeróbico incluso bajo condiciones altamente oxigenadas. Esto supone una estimación parcial del metabolismo que en ocasiones puede llevar a resultados erróneos de no tener en consideración estimaciones calorimétricas directas o bien anaeróbicas (Griffiths y Griffiths, 1987).

Los ciclos estacionales en la tasa de consumo de oxígeno son el resultado a partir de las interacciones complejas entre factores ambientales así como de factores endógenos que actúan sobre el metabolismo (Fernández-Reiriz y Labarta, 2004). Entre estos factores, la talla, la temperatura y las demandas energéticas de la biosíntesis, particularmente los relacionados con la gametogénesis, se considera que tienen una profunda influencia en la actividad respiratoria (Bayne y Newell, 1983). Lo que muestra la complejidad de estas interacciones y la importancia de los análisis multifactoriales que puedan explicar la variabilidad de la tasa de consumo de oxígeno sin asociarla con factores específicos importantes como la temperatura, la actividad gametogénica y las características del alimento (Iglesias y Navarro, 1991; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004, entre otros). Por ejemplo, Fernández-Reiriz y Labarta (2004) bajo este procedimiento, el análisis de regresión múltiple explican la variación del consumo de oxígeno en base a factores ambientales tales como la temperatura, concentración de seston y calidad del alimento.

#### **1.4.2. Tasa de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ )**

Los bivalvos eliminan productos de desecho como resultado de una digestión incompleta y del propio metabolismo. Entre estos productos, los compuestos de nitrógeno suelen ser los componentes principales de la excreción derivados del metabolismo de las proteínas y ácidos nucleicos. En muchas especies de moluscos, se asume que el amonio es el producto final dominante en el catabolismo de las proteínas (Bayne *et al.*, 1976; Bayne y Newell, 1983). Tradicionalmente, se ha destacado la importancia que sobre la variación de amonio tienen factores como la temperatura y el ciclo de reservas energéticas, factores que están íntimamente ligados y en relación directa con el ciclo reproductor (Fernández-Reiriz y Labarta, 2004). Además de éstos factores, también se ha encontrado la influencia de otros factores, por ejemplo, Bayne *et al.* (1976) mencionan que los valores de amonio para *M. edulis* varían considerablemente, dependiendo de la talla, la temperatura ambiental, calidad y disponibilidad del alimento así como también la salinidad. Babarro *et al.* (2000b) trabajo realizado con *M. galloprovincialis*, observaron la influencia de factores como peso

seco, el origen y variables ambientales como la clorofila a y la materia particulada total, explicando así el 72.6% de la variación total. Registrando los valores altos entre los meses de enero y marzo.

Las tasas de excreción de amonio son extremadamente variables, lo cual no es de sorprender en vista de los marcados cambios estacionales por el almacenamiento de nutrientes y utilización de las reservas (Bayne *et al.*, 1976). Fernández-Reiriz y Labarta (2004) evidenciaron que los valores de excreción de amonio aumentaron de manera sostenida entre los meses de enero y marzo, y que durante los meses de primavera y verano los valores disminuyeron, observando valores semejantes a los de invierno.

La excreción de amonio es un componente de la ecuación del balance energético a menudo poco considerado, debido a que representa un bajo porcentaje del gasto energético total. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que estas pérdidas pueden representar un componente importante cuando los individuos deben recurrir al catabolismo de las proteínas endógenas para la obtención de energía (Hawkins y Bayne, 1992; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004).

La relación ciclo reproductivo vs. excreción de amonio supone un aumento en el metabolismo de las proteínas, y por lo tanto, en la excreción cuando las gónadas alcanzan la madurez. Además, cuando las reservas de glucosa son escasas, puede ser necesaria una contribución adicional de energía derivada del catabolismo de proteínas, periodo en el que la energía producida por el metabolismo de la glucosa es insuficiente, ya que es absorbida principalmente por la gametogénesis.

### **1.4.3. Índice O:N**

La relación entre la tasa de consumo de oxígeno ( $VO_2$ ) y la tasa de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ ) calculado por sus equivalentes atómicos, proporciona el índice O:N, el cual indica la proporción de proteína en relación a los lípidos o carbohidratos que es catalizada para el metabolismo energético (Bayne *et al.*, 1985). Así una alta tasa proteica respecto al catabolismo de lípidos y carbohidratos resulta expresada en una baja relación O:N.

Kreeger (1993) asoció valores bajos de O:N a situaciones de baja disponibilidad de alimento, en cantidad y/o calidad.

Widdows (1985) señala que valores del índice de 50 son representativos de animales saludables, mientras que valores de 30 o inferiores son indicativos de animales que se

encuentran en el umbral de situación de estrés. Esto es debido a que mientras la tasa de consumo de oxígeno se ha descrito como dieta dependiente, reduciéndose bruscamente en situaciones de inanición (Bayne *et al.* 1989), la tasa de excreción se incrementa en situaciones de escasez de alimento como consecuencia del incremento del catabolismo proteico. Sin embargo, Bayne y Scullard (1977), sugieren que la interpretación del índice O:N, como indicador de estrés, únicamente puede ser útil si se tienen en cuenta los ciclos estacionales gametogénesis/reservas energéticas, puesto que, aunque las condiciones nutricionales sean óptimas, en la época de puesta los valores del índice O:N pueden descender (Widdows, 1985).

## **1.5. Balance energético**

### **1.5.1. Scope for growth (SFG)**

El balance energético de un organismo consiste en la estimación de los procesos que permiten la entrada de energía y las posteriores pérdidas derivadas de procesos que requieren un gasto metabólico.

Widdows (1985), cita a Winberg (1960), en donde describe la ecuación del balance energético como:

$$P = C - (F + R + U)$$

Donde P es producción, C es la energía ingerida por el organismo y F, R y U engloban las pérdidas energéticas que incluyen el material eliminado en forma de heces (F), la energía disipada en forma de calor o gasto respiratorio (R) y las pérdidas como excreción de los restos nitrogenados (U). En esta ecuación, la energía absorbida (Ab) está representada por los términos C-F, mientras que la energía fisiológicamente útil ó energía asimilada está representada por la ecuación C-(F+U) (Bayne y Newell, 1983).

La energía asimilada es empleada en primer término para cubrir los requerimientos metabólicos que incluyen el mantenimiento de los procesos vitales y la actividad del organismo. El resto estará destinado a la producción (P). Autores como Bayne y Newell (1983), Thompson y MacDonald (2006), mencionan que el término producción puede presentar valores ya sean negativos o positivos, dependiendo de si la energía asimilada por el organismo es mayor o menor que la requerida para los procesos de mantenimiento y actividad.

El término SFG proporciona un índice del balance energético del organismo, pero no distingue entre crecimiento somático y producción gametogénica, por lo que, el crecimiento es considerado como un cambio neto del contenido energético de un organismo. Sin embargo Widdows (1985) menciona que el término SFG también presenta ventajas respecto a la determinación de las tasas de crecimiento de forma directa como: a) sensibilidad, en cuanto a que la estimación directa de las tasas de crecimiento es incapaz de determinar de forma inmediata el efecto de un cambio ambiental y b) posibilidad de determinar el estado energético de un individuo, así como de los diferentes componentes del crecimiento bajo diferentes condiciones ambientales.

Fernández-Reiriz y Labarta (2004), en base a resultados obtenidos en sus trabajos confirman la validez del uso del crecimiento potencial (SFG) como estimador adecuado del crecimiento, con la salvedad de que, en las estimaciones de crecimiento en peso, podría observarse una falta de sincronía con el SFG, sobre todo en épocas en las que se produzcan procesos asociados con la puesta y/o gametogénesis.

### **1.5.2. Eficiencia neta de crecimiento ( $K_2$ )**

Una estimación del grado de aprovechamiento que el organismo es capaz de mostrar a partir de la energía absorbida desde el alimento ( $A_b$ ) puede ser determinado por la eficiencia neta de crecimiento ( $K_2$ ) (Ivlev, 1966):

$$K_2 = \text{SFG}/A_b$$

De esta forma,  $K_2$  puede considerarse como una medida de la eficiencia con la que el alimento es convertido en tejido corporal (Widdows, 1985).

En estudios concretos en mejillones, se han descrito valores altos de  $K_2$ , con un valor promedio de 62% (Griffiths y Griffiths, 1987), pero a menudo con valores por encima de 75%. En diferentes estudios sobre *Mytilus galloprovincialis* de la Ría de Arousa se han observado valores de  $K_2$  comprendidos entre -45.3 – 64.0% en medio natural (Navarro *et al.*, 1991) y 47.2 – 82.0% en experimentos bajo condiciones de laboratorio (Labarta *et al.*, 1997). En estudios con alimento natural las variaciones que se han observado para  $K_2$  pueden ser adscritas en gran medida a aquellos factores ambientales que muestran importancia también sobre el SFG (por ejemplo disponibilidad del alimento y temperatura).

## **1.6. Composición bioquímica de los bivalvos marinos**

La mayoría de las determinaciones de la composición bioquímica de bivalvos marinos han sido referidas a los cambios en los contenidos brutos de proteínas, lípidos y carbohidratos, así como a los cambios en distintas subcategorías tales como nitrógeno proteico y no proteico, lípidos neutros y fosfolípidos y, glucógeno y azúcares libres. La mayoría de los procedimientos envuelven dos etapas distintas: 1) un fraccionamiento inicial del material respecto a los diferentes componentes bioquímicos, y 2) la determinación de los componentes separados (Gabbott, 1976).

Los cambios estacionales en el peso corporal y la composición bioquímica de los moluscos bivalvos reflejan las fluctuaciones de la oferta y demanda de alimentos y plantean la cuestión de cómo estos organismos regulan la adquisición de alimentos de manera óptima en relación a las necesidades metabólicas (Smaal *et al.*, 1997).

Los cambios en la composición bioquímica generalmente se reportan como diferencias en el nivel de un componente dado (% peso seco) o como cambios en el contenido bioquímico (peso por animal) (Gabbott, 1976). La desventaja de expresar los resultados en porcentaje es que los cambios en los componentes bioquímicos son reflejados por cambios recíprocos en todos los otros componentes. Por otro lado, el contenido bioquímico depende de la talla y el crecimiento. Al considerar los cambios estacionales en la composición bioquímica, además del crecimiento, es útil expresar los resultados en términos de la composición de un animal estandarizado a una talla determinada.

Los cambios bioquímicos que ocurren en los diferentes órganos permiten inferir la movilización de la energía en función de las necesidades metabólicas que el organismo requiere en un momento dado. La energía adquirida del alimento puede ser almacenada en órganos y/o tejidos de reserva y según las necesidades del organismo esta energía podría ser utilizada de manera inmediata, simplemente almacenada o utilizada y almacenada (Acosta *et al.*, 2010).

En algunas poblaciones de mejillones se ha observado una continua caída de los niveles de proteínas y carbohidratos cuando la disponibilidad de alimento es muy baja. Como lo observado por Acosta *et al.* (2010) en *Perna perna* y *Perna viridis* relacionando este suceso (descensos de proteínas y carbohidratos) con los estadios de desarrollo y madurez. Sugiriendo que la demanda energética de la gametogénesis excedió a la captada en el ambiente, siendo la diferencia energética compensada por la utilización de dichas reservas. Freitas *et al.* (2003) concuerdan en que la disminución en la energía contenida en los

carbohidratos y lípidos se relaciona probablemente con la escasa disponibilidad del alimento fitoplanctónico.

El carácter estacional de las necesidades metabólicas del mejillón está dominada por su ciclo gametogénico, que en muchas áreas muestra un patrón estacional típico: un período de desove, en primavera y verano, un periodo de inactividad reproductiva y almacenamiento de glucógeno, seguido de un período de desarrollo gonadal a finales de otoño e invierno (Gabbott, 1983).

Muchos de los cambios observados en el peso corporal se deben principalmente a cambios observados en los contenidos de carbohidratos, o del glucógeno. La estacionalidad para el almacenamiento y utilización de las reservas de glucógeno reflejan la compleja interacción entre la disponibilidad del alimento y la temperatura, y entre el crecimiento y el ciclo anual de reproducción (Gabbott, 1976).

Freites *et al.* (2003) interpretan el incremento de los valores energéticos de las proteínas observado durante el periodo invernal como el desarrollo de un proceso de gametogénesis activa.

Los carbohidratos aparentemente cumplen un papel de vital importancia en los ciclos energéticos y reproductivos de los bivalvos, mientras que los lípidos solamente representarían un papel relevante como reservas energéticas para la reproducción. Esta impresión podría estar basada en el hecho que los contenidos de carbohidratos pueden alcanzar hasta un 50% del peso seco del bivalvo, durante el periodo de alta disponibilidad de alimento (verano), mientras que en el mismo periodo prácticamente no son observados cambios en los contenidos de lípidos, lo que ha llevado a una errónea interpretación del papel de este componente bioquímico. En el verano los mejillones están en un receso reproductivo (fase 0) y la demanda de energía metabólica es baja. Hay una alta disponibilidad de alimento en el plancton, y por lo tanto un marcado incremento en el contenido de glucógeno con la mayor acumulación en el manto. Las proteínas y las reservas de lípidos también se acumulan, pero principalmente en los tejidos diferentes al manto. Durante el otoño e invierno, la demanda metabólica es alta, debido a la gametogénesis, y las reservas de glucógeno disminuyen a un valor mínimo a mediados de invierno (enero-marzo). La pérdida de glucógeno, para las hembras, es sincrónico con la Fase II-ovogénesis y vitelogénesis del ciclo gametogénico. La acumulación de glucógeno en la primavera precede al desarrollo gonadal.

Los cambios estacionales en el contenido lipídico de *M. edulis* muestran una correlación inversa con los cambios en el contenido de glucógeno. Hay un aumento en el nivel de triglicéridos y fosfolípidos durante el invierno, alcanzando un máximo durante la tercera fase de la gametogénesis, el nivel de lípidos es generalmente más alta en las hembras que en los machos, probablemente debido a las reservas de grasa en los gametos (Gabbott, 1976). Freitas *et al.* (2003) mencionan que los cambios observados en la energía contenida en lípidos podrían estar relacionados con los procesos de anabolismo-catabolismo, ligados a la disponibilidad del alimento fitoplanctónico. Además que estos cambios ocurridos en los lípidos podrían también estar influenciados por la actividad reproductiva.

La variación estacional en el contenido de lípidos se debe principalmente a las fluctuaciones de los triglicéridos y no a los fosfolípidos (Trider y Castell, 1980; Pazos *et al.*, 1996, 1997). Esto se debe al hecho de que los fosfolípidos, principalmente para funciones de tipo estructural, se mantienen prácticamente constantes durante todo el año (Gadner y Riley, 1972; Pazos *et al.*, 1997). Por otra parte, los triglicéridos se acumulan en forma de energía de reserva.

Rodhouse *et al.* (1984) han observado que las diferencias cuantitativas y cualitativas de los alimentos disponibles en el litoral rocoso y las zonas submareales afectan diferencialmente las tasas de crecimiento y reproducción de mejillones. Por otra parte, una de las condiciones que tiene la mayor influencia en las reservas de energía de los mejillones son los períodos de exposición al aire, debido al hecho de que en esos momentos los organismos no se pueden alimentar. En consecuencia, estos períodos tendrían un efecto similar a la inanición (Hummel *et al.*, 1989).

Las altas temperaturas y la baja disponibilidad de alimento dan como resultado una disminución de la condición corporal (peso seco) en los mejillones adultos. Por ejemplo, en *M. edulis*, la temperatura sólo es importante como factor de estrés durante el período inicial de aclimatación de 14 días (Bayne, 1976), o cuando la temperatura supera los 20 °C. Sin embargo, esto no se aplica para otros bivalvos tales como *D. vittatus* que no se aclimatan, en cuyo caso el estrés por temperatura puede ser un aspecto importante del cambio ambiental. Acosta *et al.* (2010) encontró que la temperatura muestra una asociación negativa con los niveles de proteínas y carbohidratos en las gónadas, y relacionan este echo a que posiblemente existió una relación directa con los periodos de regresión gonádica durante su etapa experimental. Otro de los factores que tiene un fuerte efecto sobre las reservas energéticas en los organismo es la frecuente exposición al aire, Freitas *et al.* (2003), menciona este factor como una de las condiciones que ejercen mayor influencia,



debido a que esto implica periodos de ausencia de alimento, aunado a la falta de oxígeno contenido en el agua de mar, lo que los hace depender del metabolismo anaerobio.

La ración de mantenimiento se define como el nivel de racionamiento que se traduce en un valor cero para el índice de balance de energía. En el invierno, esto corresponde a un nivel de alimento equivalente a aproximadamente el 1,5% del peso corporal por mejillón por día y es equivalente, en términos de la ración asimilada, a una tasa metabólica de  $0,5 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}$  de peso seco. Cuando el nivel de alimento es inferior a la ración de mantenimiento los mejillones están fuera del balance de energía y deben utilizar sus reservas corporales para satisfacer la demanda de energía metabólica. La tasa metabólica es baja en verano y alta en el invierno, debido al incremento en la demanda energética por la gametogénesis. Esta diferencia cuenta en gran medida para la variación en la pérdida calórica diaria. En el verano, toda la pérdida de energía se explica por la degradación de los carbohidratos, pero en el otoño, durante la inanición más prolongada, existe un marcado incremento en la utilización de las reservas de lípidos. Entonces, en el invierno, hay cambio a la proteína como sustrato respiratorio principal. El curso temporal para la utilización de reservas corporales en el verano es de hidratos de carbono en primer lugar, los lípidos y las proteínas. En el invierno, sin embargo, es casi en su totalidad la proteína que se pierde durante la inanición. Esto se debe a que las reservas de glucógeno son, como mínimo, de temporada y los niveles elevados de lípidos en el invierno están ampliamente asociados con la acumulación de reservas. La idea de que los meses de invierno representan un período de estrés fisiológico para *M. edulis* es corroborada por las observaciones en el campo, así como el laboratorio. Los niveles de los alimentos son generalmente bajos comparados con las del verano y este es el momento en que el peso corporal y el índice de condición disminuyen y la proteína se pierde en tejido que no es el manto. El aumento de catabolismo proteico se indica con un alto nivel de excreción de amonio y una disminución de la relación O:N. Peck *et al.* (1987), estudiaron al braquiópodo *L. uva* y encontraron que las proteínas y las reservas de carbohidratos aumentaron durante el verano y que en invierno disminuyeron.

La reproducción y el engorde son aspectos clave en el cultivo de *Mytilus*, y ambos están relacionados con la capacidad de almacenar sustancias de reserva en el tejido del manto, principalmente en forma de glucógeno (80 % del peso seco) (Ruiz *et al.*, 2007). El tejido del manto de *Mytilus* tiene dos funciones fisiológicas: la acumulación de sustancias de reserva y el desarrollo de la gónada, por la que es invadido y que prolifera a sus expensas. Las células del tejido de reserva siguen una evolución inversa al desarrollo gametogénico

(Villalba, 1995; Danton *et al.*, 1996) que indica una íntima coordinación entre el ciclo gonadal y el del tejido de reserva. De entre los metabolitos acumulados en el tejido del manto de *Mytilus*, el glucógeno constituye el principal soporte energético de la gametogénesis (Gabbott, 1983; Suárez *et al.*, 2005). En la ría de Vigo (Galicia, noroeste de España), la acumulación tiene lugar durante primavera-verano, coincidiendo con los bloom fitoplanctónicos. En invierno, la escasez de nutrientes en el medio y el inicio de la gametogénesis imponen la utilización del glucógeno almacenado como principal fuente energética y de precursores biosintéticos (Suárez *et al.*, 2005). A principios de primavera, coincidiendo con un periodo de intensa y rápida gametogénesis que da lugar a las principales puestas, se observan sucesivos aumentos y caídas del contenido en glucógeno del tejido del manto que indican que *Mytilus* no utiliza directamente la glucosa ingerida, sino que depende del glucógeno almacenado para la maduración de los gametos (Suárez *et al.*, 2005). Esto entraña la activación simultánea de rutas opuestas como la glucogenogénesis y la glucogenolisis, que en vertebrados están sometidas a un riguroso y antagonico control hormonal, covalente y alostérico (Ruiz *et al.*, 2007).

En cuanto a los estudios realizados en el mejillón *Mytilus galloprovincialis* distribuido en la rías gallegas, Fraga (1956) (citado por Freites, 2002), mostró que el glucógeno y los carbohidratos contenidos en los tejidos frescos y deshidratados de mejillón presentaron una variación estacional bien marcada, con máximos y mínimos del glucógeno, durante los meses de octubre y marzo, respectivamente. Así mismo que las variaciones del glucógeno mantenían una estrecha relación con el peso seco del mismo. En el caso de las proteínas, estas presentaron pocas variaciones comparadas con los carbohidratos, aunque observó sus máximos en el mes de septiembre y octubre, y sus mínimos en el periodo de febrero a marzo. En cuanto a los carbohidratos, sus máximos fueron observados entre septiembre y octubre y mínimos en enero.

En *M. edulis* la distribución de alimentos asimilados a los tejidos corporales es controlada por la glándula digestiva.

En los mejillones adultos, la conversión del glucógeno pre-almacenado en lípidos de reserva en los gametos en desarrollo puede ser considerado como un ciclo de "almacenamiento", análogo al ciclo de la transformación del glucógeno a lípidos en los vertebrados.

Hay dos características importantes de este ciclo. En primer lugar, se puede distinguir de los ciclos "metabólicos" normales por el hecho de que las distintas medidas son

esencialmente separadas en el tiempo. En segundo lugar, está el costo metabólico de la conversión de carbohidratos en lípidos, de hecho, esto es muy pequeño. En los bivalvos adultos el nivel de glucógeno puede alcanzar porcentajes del peso seco comprendidos entre 40 y 50%, pero en los gametos y larvas hay claras ventajas que se derivan de almacenar la grasa. En primer lugar, es una forma de energía más concentrada y en segundo lugar hay un aumento de la flotabilidad debido a su menor densidad que los carbohidratos o las proteínas. La pérdida de energía utilizable en la conversión de glucógeno pre-almacenado a lípidos de reserva en los gametos es el precio para esta medida de la capacidad de adaptación. Los cambios que ocurren en las reservas de lípidos del mejillón están influenciados principalmente por la reproducción (Pieters *et al.*, 1980; Pollero *et al.*, 1979; Lubet *et al.*, 1986; Chu *et al.*, 1990) y/o por la nutrición (De Moreno *et al.*, 1976, 1980; Fernández-Reiriz *et al.*, 1998; Okumuş y Stirling, 1998).

## 2. Objetivos Generales

Los objetivos del estudio fueron evaluar el comportamiento ecofisiológico de dos especies de mitílidos, *Mytilus galloprovincialis* (especie autóctona) y *Xenostrobus securis* (especie alóctona), estimando el comportamiento alimentario y digestivo, gasto metabólico, así como el crecimiento potencial (SFG) y eficiencia de crecimiento neto ( $K_2$ ) a lo largo de un ciclo anual en un hábitat intermareal localizado en la parte interna de la Ría de Vigo (Galicia, NW España): Praia de Xoutoxuste (Ensenada de San Simón).

En este marco experimental las respuestas fisiológicas de ambas especies de mitílidos se estudiaron bajo un amplio rango de condiciones fisico-químicas ambientales, como temperatura, salinidad, oxígeno disuelto en el agua, pH, concentración de clorofila a, así como la concentración del material particulado suspendido dentro de la columna de agua, descrito como materia particulada total y su fracción orgánica e inorgánica (MPT, MPO y MPI  $\text{mg L}^{-1}$ , respectivamente). También se estudió la acumulación y/o movilización de reservas (proteínas, carbohidratos, glucógeno, lípidos totales) y su posible modulación en función del momento del ciclo anual y las características ecofisiológicas de los individuos, analizados en diferentes órganos (branquia, manto y glándula digestiva) de ambas especies.

## **3. Material y Métodos**

### **3.1. Área de estudio**

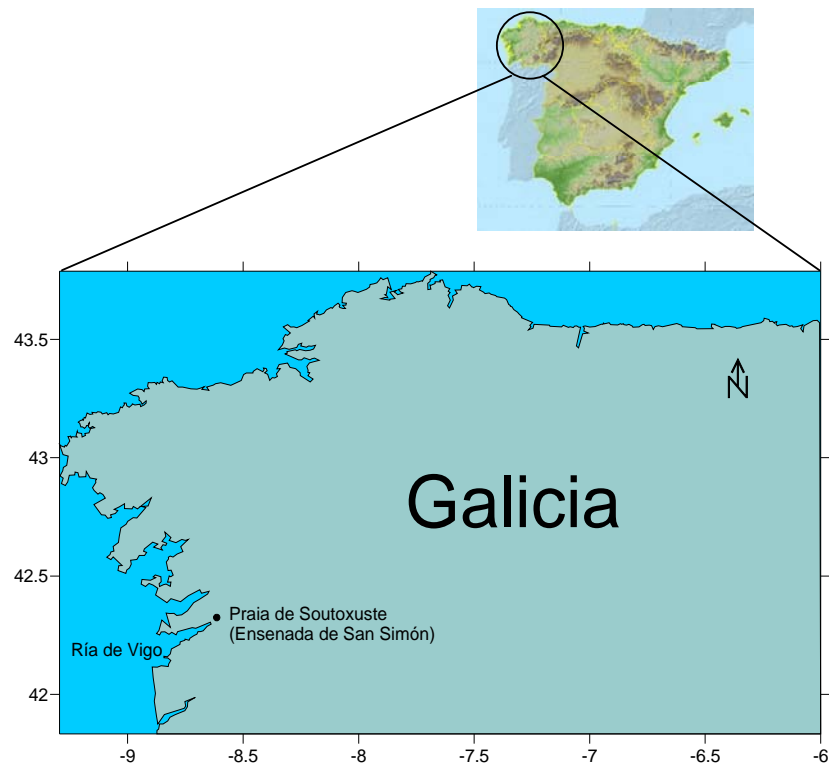
La praia de Soutoxuste forma parte de la ensenada de San Simón que se encuentra localizada en la parte interior de la ría de Vigo, situada a su vez en la parte Sur de la provincia de Pontevedra (Fig. 3). A esta zona llegan los aportes de los ríos Xunqueira, Ullo y Oitabén-Verdugo, colmatando así la cuenca que forma la ensenada de San Simón (Nombela y Villas, 1986-1987; Evans, 2003).

El clima es del tipo lluvioso y templado, con temperatura media en verano de unos 22 °C y en invierno de 10 °C. El régimen de lluvias es de tipo mediterráneo marítimo que supone precipitaciones abundantes a lo largo de todo el año con una estación algo más seca en verano.

Los vientos dominantes son de componente *W* a *SW* para las estaciones de verano y primavera y de componente *S* a *SW* para el invierno y otoño. Coinciden con la orientación de la ría produciendo un considerable régimen de olas para una zona protegida como es ésta, e incluso pueden llegar a tener un efecto de freno durante el reflujos y de acelerador para el flujo.

El área ocupa unos 4 km<sup>2</sup> y se localiza a 24 km de la boca de la ría de Vigo. Es una zona protegida por la angostura del estrecho de Rande, lo que le confiere características dinámicas de baja energía, a diferencia de la parte más externa de la ría en donde los procesos de olas y deriva litoral son más importantes (Vilas y Rolan, 1985).

El rango mareal es de 3 m, y las fluctuaciones de la marea dejan expuesta el área dos veces en cada ciclo. Al igual que el resto de la costa gallega, es una zona mesomareal siguiendo la terminología de Davies (1964), y el tipo de marea es semidiurna. (Rosón *et al.*, 2008).



**Figura 3.** Localización del área de estudio. “Praia de Soutoxuste” (Ensenada de San Simón), parte interior de la Ría de Vigo (Galicia, NW España).

### **3.2. Diseño experimental**

El mitílido autóctono *Mytilus galloprovincialis* y el alóctono *Xenostrobus securis* se recolectaron de una talla alrededor de 50 mm del hábitat intermareal. El estudio del comportamiento alimentario, así como el análisis de componentes bioquímicos de las dos especies de mitílidos, se realizó durante un ciclo anual bajo condiciones naturales.

#### **3.2.1. Experimentación en condiciones naturales**

Un día antes de realizar los estudios fisiológicos se seleccionaron individuos de ambas especies (28 para *M. galloprovincialis* y 56 para *X. securis*). Se limpiaron de epibiontes y del biso y se dejaron toda la noche en bolsas de red sintéticas en su hábitat natural, para permitir su reaclimatación después de la manipulación. Al día siguiente se realizaron los estudios de los diferentes parámetros fisiológicos in situ.

Una submuestra de los mejillones recolectados se utilizó para los análisis bioquímicos. Los individuos fueron diseccionados para separar manto, branquia y glándula digestiva y entonces, congelados y liofilizados (Total 15 organismos de cada especie).

### 3.2.2. Parámetros físico-químicos ambientales y caracterización del alimento.

Las medidas de temperatura (T, °C), salinidad (S, ‰), oxígeno disuelto (O<sub>2</sub>, ml L<sup>-1</sup>) y pH se tomaron dos o tres veces cada día de muestreo, (entre marea baja y alta) a intervalos de 1-3 h máx., obteniéndose de la columna de agua con una sonda multiparamétrica (YSI556MPS).

Por otro lado, se recogieron muestras de agua por triplicado para la determinación del contenido de clorofila *a* (Chl-*a*, µg L<sup>-1</sup>), materia particulada total (MPT, mg L<sup>-1</sup>), identificando la fracción orgánica (MPO, mg L<sup>-1</sup>) e inorgánica (MPI, mg L<sup>-1</sup>) de la misma, volumen empaquetado (mm<sup>3</sup> L<sup>-1</sup>), siguiendo a Filgueira *et al.* (2006).

El material particulado total (MPT), orgánico (MPO) e inorgánico (MPI) de la dieta se determinó gravimétricamente en filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C de 25 mm previamente calcinados (450 °C durante 4 h). Después de filtrar por triplicado 1 l de agua recolectada (dieta), se eliminaron las sales mediante un lavado con 100 ml de solución isotónica de formiato amónico 0.5M. A continuación, los filtros se secaron a 110 °C durante 24 h y se pesaron para determinar la MPT. La determinación de la MPO y MPI se realizó tras calentar los filtros durante 4 h a 450 °C y pesarlos de nuevo, por diferencia respecto al total.

La determinación de la Chl-*a* se llevó a cabo por espectrofotometría, método descrito por SCOR-UNESCO (1966). Se filtró por triplicado 1 l del agua muestreada en filtros Whatman GF/F de 25 mm. Los filtros fueron congelados a -20 °C para promover la rotura celular y mejorar la extracción de la clorofila. La extracción se realizó durante 12 h mediante la adición de 5 ml de acetona al 90%. Una vez transcurrido este tiempo, se centrifugó a 4500 rpm/10 °C durante 10 minutos para separar el extracto de clorofila de los restos del filtro. Para la cuantificación se utilizó la siguiente ecuación propuesta por Jeffrey y Humphrey (1975):

$$\text{Chl-}a = (11.85 (E_{664}-E_{750}) - 1.54(E_{647}-E_{750}) - 0.08(E_{630}-E_{750})) / V \quad (\text{eq. 1})$$

Donde E750, E664, E647 y E630 son las absorbancias a 750, 664, 647 y 630 nm, respectivamente,  $v$  el volumen de acetona empleada en la extracción (ml) y  $V$  el volumen de agua filtrado (ml).

El volumen empaquetado o volumen que representa el contenido de partículas en suspensión ( $\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ) fue determinado mediante un contador de partículas Coulter Multisizer II.

La calidad del seston es expresada de la siguiente manera:

$Q_1 = \text{MPO/MPT}$  o contenido de materia orgánica por unidad de peso

$Q_2 = \text{MPO}/\text{mm}^3$  o contenido de materia orgánica por unidad de volumen

Relación clorofila-a/MPO

### 3.2.3. Parámetros fisiológicos

Para el estudio de las variables tasa de aclaramiento, tasa de ingestión orgánica, eficiencia y tasa de absorción, se utilizaron 16 organismos de *M. galloprovincialis* y 32 de *X. securis*.

#### 3.2.3.1. Tasa de Aclaramiento ( $\text{CR}, \text{L h}^{-1}$ )

La CR en los organismos filtradores, se define como el volumen de agua del cual todas las partículas suspendidas son retenidas por unidad de tiempo. Ésta se evaluó a partir de la estimación de la reducción en la concentración de partículas entre el agua de mar de la entrada y la salida del circuito experimental. Estimada a partir de la ecuación propuesta por Hildreth y Crisp (1976):

$$\text{CR} = \frac{(C_1 - C_2)}{(C_1)} F \quad (\text{eq. 2})$$

En donde  $F$  es el flujo a través de las cámaras experimentales por unidad de tiempo ( $\text{L/h}$ ),  $C_1$  es la concentración de partículas en la entrada de la cámara experimental (testigo), mismo que registra el grado de sedimentación de las partículas y  $C_2$  es la concentración de las partículas en la salida de cada una de las cámaras del sistema experimental. Con el diseño experimental de este estudio, la concentración de partículas que rodea a los mejillones puede considerarse similar a la concentración de entrada.



Con base a la definición anterior, se realizó el siguiente procedimiento. Durante las tres horas que los mejillones están filtrando seston natural y produciendo heces, se toman muestras de agua en las salidas únicas de las tres cajas rectangulares en paralelo (una salida por caja; ver figura. 4). La salida de agua de la caja central o control representa el alimento tal como llega a los mejillones situados en las otras dos cajas rectangulares adyacentes. La concentración de partículas de cada una de las tres cajas rectangulares se estimó mediante un contador electrónico Coulter Multisizer II con un orificio de 100  $\mu\text{m}$ . Se tomaron un total de 12 réplicas en la salida de cada caja (control y con organismos). La sensibilidad del Coulter Multisizer II se ajustó a un tamaño de partículas en un rango entre 2.610 y 28.81  $\mu\text{m}$ .



**Figura 4.** Diseño experimental para la estimación de las tasas fisiológicas de los mitílicos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis* bajo condiciones naturales en la Praia de Xoutoxuste (Ensenada de San Simón).

Estos valores de concentración de partículas se obtienen en células/mililitro y en unidades de volumen empaquetado ( $\text{mm}^3/\text{L}$ ).

### 3.2.3.2. Tasa de Ingestión Orgánica (OIR, $\text{mg L}^{-1}$ )

La tasa de ingestión orgánica (OIR,  $\text{mg org h}^{-1}$ ) fue calculada como el producto de la CR y la concentración orgánica del alimento ( $\text{mg MPO l}^{-1}$ ).

$$\text{OIR} = \text{CR} * \text{MPO} \quad (\text{Eq. 3})$$

Donde CR es la tasa de aclaramiento ( $\text{L/h}$ ) y MPO es el contenido orgánico del alimento ( $\text{mg l}^{-1}$ ).

### 3.2.3.3. Eficiencia y Tasa de Absorción (AE, % y AR, mg h<sup>-1</sup>)

La AE se estima mediante el método empleado tradicionalmente de Conover (1966). Cuyo método supone básicamente que solo la materia particulada orgánica del alimento es afectada por los procesos de absorción.

La eficiencia de absorción (AE) se cuantifico de acuerdo a la ecuación:

$$AE = \frac{(F-E)}{(1-E)F} \times 100 \quad (\text{Eq. 4})$$

En donde F es la razón del peso orgánico y el peso seco del alimento y E es la razón del peso orgánico y peso seco de las heces.

Muestras del alimento fueron tomadas durante el periodo de cada experimental y las heces se colectaron al término de cada experimental (Fig. 5). Después de haber colocado a los organismos en las cámaras experimentales por un periodo máximo de 3.0 h, con una pipeta las heces fueron extraídas individualmente de cada mejillón para después ser filtradas. Por último se procesaron para la determinación de MPT y MPO según lo descrito para el alimento.

La Tasa de Absorción (AR) se calculó como el producto de la tasa de ingestión orgánica (OIR) y la eficiencia de absorción (AE).

$$AR = OIR * AE \quad (\text{Eq. 5})$$



**Figura 5.** Recolección de heces para la estimación de la tasa de aclaramiento por método de biodeposición y eficiencia de absorción de los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis* bajo condiciones naturales en la Praia de Xoutoxuste (Ensenada de San Simón).

#### 3.2.3.4. Tasa o Volumen de Consumo de Oxígeno ( $VO_2$ , $ml\ h^{-1}$ )

El volumen de consumo de oxígeno ( $VO_2$ ) se mide como la tasa de descenso de la concentración de oxígeno en cámaras selladas o respirómetros. Estos son recipientes de metacrilato sellados de  $\pm 780$  ml de capacidad y con dos orificios en la parte superior, uno más estrecho para rellenar de agua la cámara después de cada medida y otro más ancho para introducir el electrodo que registrará la concentración de oxígeno disuelto.

El agua empleada en los respirómetros se filtra por una malla de  $30\ \mu m$ , manteniendo las condiciones naturales en cuanto al seston y concentración de oxígeno disuelto. Los respirómetros en número de 13 (12 muestras + 1 control [6 respirómetros con un organismo para *M. galloprovincialis* y 6 respirómetros con dos organismos para *X. securis*]) son mantenidos en un baño de tal forma que la temperatura se mantenga semejante a la del medio natural. La concentración de oxígeno se registró a intervalos regulares con un medidor de oxígeno (YSI<sup>®</sup> 58) conectado a una sonda hasta que la concentración de oxígeno cayó por debajo del 30% del valor inicial (150 min). Un control sin mejillón se uso de forma rutinaria.

La tasa metabólica se calculó según la formula:

$$VO_2 = 60 [C_{t_0} - C_{t_1}] [V/(t_1 - t_0)] \quad (\text{Eq. 6})$$

En donde  $C(t_0)$  y  $C(t_1)$  es la concentración de oxígeno en el agua ( $mg\ O_2/l$ ) en el tiempo inicial y en el tiempo final ( $t$ ), respectivamente;  $V$  es el volumen del respirómetro;  $t_1$  y  $t_0$  representan el tiempo (minutos) entre el momento final e inicial del experimento respectivamente.

La transformación en  $ml\ O_2/h$  es como sigue:  $1\ ml\ O_2 = 1\ mg\ O_2/1.482$  (Widdows, 1985 b).

#### 3.2.3.5. Tasa o volumen de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ , $\mu g\ h^{-1}$ ) e Índice O:N.

La tasa de excreción de amonio se determinó introduciendo los mejillones en recipientes con 250 ml de agua filtrada por  $0.20\ \mu m$  [6 recipientes con un organismo para *M. galloprovincialis* y 6 recipientes con dos organismos para *X. securis*]. Un control sin mejillón se uso de forma rutinaria.

Después de un período de incubación de 150 minutos se tomaron muestras de agua desde cada cámara experimental y se estimó la excreción a partir del método fenol-hipoclorito (Solorzano, 1969) y la siguiente ecuación:

$$\mu\text{g NH}_4\text{-N h}^{-1} = [(\text{test } \mu\text{M} - \text{control } \mu\text{M}) \times (14 / (1000 / V)) \times (1 / t)] \quad (\text{Widdows, 1985 b}) \quad (\text{Eq. 7})$$

En donde  $V$  es el volumen del recipiente experimental (250 ml) y  $t$  es el tiempo de incubación (2.5 horas).

La tasa de oxígeno consumido respecto al nitrógeno excretado o índice O:N, se estima como equivalentes atómicos según Widdows (1985 b):

$$\text{O:N} = [(\text{ml O}_2 \times 1.428) / 16] / [(\text{mg NH}_4\text{-N h}^{-1}) / 14] \quad (\text{Eq. 8})$$

### ***Estandarización de las tasas fisiológicas***

Las diferentes tasas se estandarizaron en todos los casos a una talla de 60 mm o 1 g PS (mm/gr, longitud o peso), empleando la siguiente fórmula:

$$\text{TF}_{\text{est}} = \text{TF}_{\text{exp}} \times (\text{S}_{\text{est}} / \text{S}_{\text{exp}})^b \quad (\text{Eq. 9})$$

Donde  $\text{TF}_{\text{est}}$  es la tasa fisiológica estandarizada,  $\text{TF}_{\text{exp}}$  la tasa fisiológica medida en el experimento,  $\text{S}_{\text{est}}$  el tamaño de estandarización,  $\text{S}_{\text{exp}}$  el tamaño del individuo experimental y  $b$  el exponente que relaciona la tasa fisiológica con la talla.

En la CR se empleo como exponente de estandarización a la talla 1.85 (Filgueira, 2007). Este exponente alométrico difiere de otros reflejados en la bibliografía, y obtenidos con diferentes métodos de medida de la CR (2.14, Kiørboe y Møhlenberg 1981; 1.57, Pérez-Camacho y González 1984; 2.19, Jones *et al.*, 1992).

Para la tasa metabólica y tasa de excreción se utilizó el exponente  $b=0.75$  (Bayne y Newell 1983).

### **3.2.3.6. Crecimiento potencial (Scope For Growth, SFG, $\text{J h}^{-1}$ ) y Eficiencia neta del crecimiento ( $\text{K}_2$ )**

El SFG equivale a la energía que el organismo es capaz de destinar para el crecimiento y reproducción por unidad de tiempo. Esto una vez que han sido cubiertas todas las demandas metabólicas (Widdows, 1985 b). Se obtuvo al sustraer de la energía absorbida

las “perdidas” energéticas por concepto de respiración y excreción. Se estima siguiendo la ecuación del balance energético desarrollado por Winberg (1960) e Ivlev (1966):

$$\text{SFG} = I - F - M = A_b - M \quad (\text{Eq. 10})$$

En donde I es la energía ingerida por el organismo, F es la energía perdida debido a la producción de heces, M son los costes energéticos asociados a la respiración y excreción y  $A_b$  es la energía absorbida que se obtiene a partir del producto de la ingestión y la eficiencia de absorción.

La conversión en valores energéticos desde las tasas fisiológicas ha sido realizada a partir de Widdows (1985 b):

$$1 \text{ mg orgánico ingerido} = 23.50 \text{ J}$$

$$1 \text{ ml O}_2 \text{ consumido} = 20.33 \text{ J}$$

$$1 \text{ } \mu\text{g NH}_4\text{-N excretado} = 0.0249 \text{ J}$$

La eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ ) es la eficiencia con la que la energía disponible para el crecimiento es convertida en tejidos corporales. Se estimó al dividir la SFG por la energía absorbida.  $K_2$  representa el porcentaje de la energía absorbida que el organismo destina a crecimiento y reproducción. El cálculo se realiza a partir de los componentes de la ecuación del balance energético:

$$K_2 = A - (R + U) / A = \text{SFG} / A_b \quad (\text{Eq. 11})$$

### 3.2.4. Composición bioquímica

#### 3.2.4.1. Proteínas totales

La cuantificación de la concentración de las proteínas se basó en el método descrito por Lowry *et al.* (1951), el cual se basa en la conjunción de dos procesos: a) La reacción de la proteína con cobre ( $\text{Cu}^{+2}$ ) en medio alcalino con formación del complejo de biuret, de color azul-púrpura, y b) La reducción del reactivo de “Folin” por la proteína tratada con cobre. La hidrólisis alcalina de las muestras se realizaron con NaOH 0.5N durante 24 h a 30 °C. Transcurrido este tiempo se procedió a añadirle 5 ml de solución alcalina de cobre, previamente preparada con 50 ml de carbonato sódico: 1 ml de sulfato cúprico, y se dejó reposar durante 10 minutos a temperatura ambiente. Posteriormente se le agregó 0.5 ml de reactivo de Folin-1N agitando inmediatamente el conjunto y se dejó reposar por 3 horas a temperatura ambiente bajo oscuridad antes de las lecturas espectrofotométricas. La

absorbancia se midió en una longitud de onda de 750 nm. Para la recta patrón se empleó una solución stock de albúmina de suero bovino (SIGMA) en agua destilada (500 µg/ml), luego de ser sometido al mismo tratamiento (hidrólisis) que las muestras.

#### 3.2.4.2. Carbohidratos totales y Glucógeno

Los carbohidratos fueron cuantificados siguiendo el método propuesto por Strickland y Parsons (1968), que consiste en la valoración de los monosacáridos presentes en la muestra, más los obtenidos por hidrólisis ácida de los polisacáridos por la reacción del Fenol-sulfúrico.

A la muestra se le agregó 1 ml de reactivo de la solución acuosa de Fenol (5 g/100 ml agua destilada) + 5 ml de la solución de sulfato de hidrazina en sulfúrico (2.5 g/500 ml de ácido sulfúrico concentrado (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, comercial), agitando al instante. Una vez realizado este proceso se dejó reposar a temperatura ambiente bajo una campana extractora por una hora y por último, se midió la absorción a una longitud de onda de 490 nm en el espectrofotómetro. Para la recta patrón se empleó una solución stock de glucosa en agua destilada (180 µg/l).

El glucógeno se extrajo mediante precipitación previa. Para ello un volumen de la muestra fue tratada con dos volúmenes de etanol al 100 % y se dejó reposar por 10 minutos, posteriormente se sometió a centrifugación. Al salir la muestra se dejó reposar aproximadamente 30 minutos para dejar que evaporara por completo los restos de humedad, una vez realizado esto, sobre el sedimento se realizó la valoración mediante el método Fenol-sulfúrico, antes descrito.

#### 3.2.4.3. Lípidos totales

Los lípidos fueron extraídos siguiendo el método de Bligh y Dyer (1959), modificado por Fernández-Reiriz *et al.* (1989) (ver esquema).

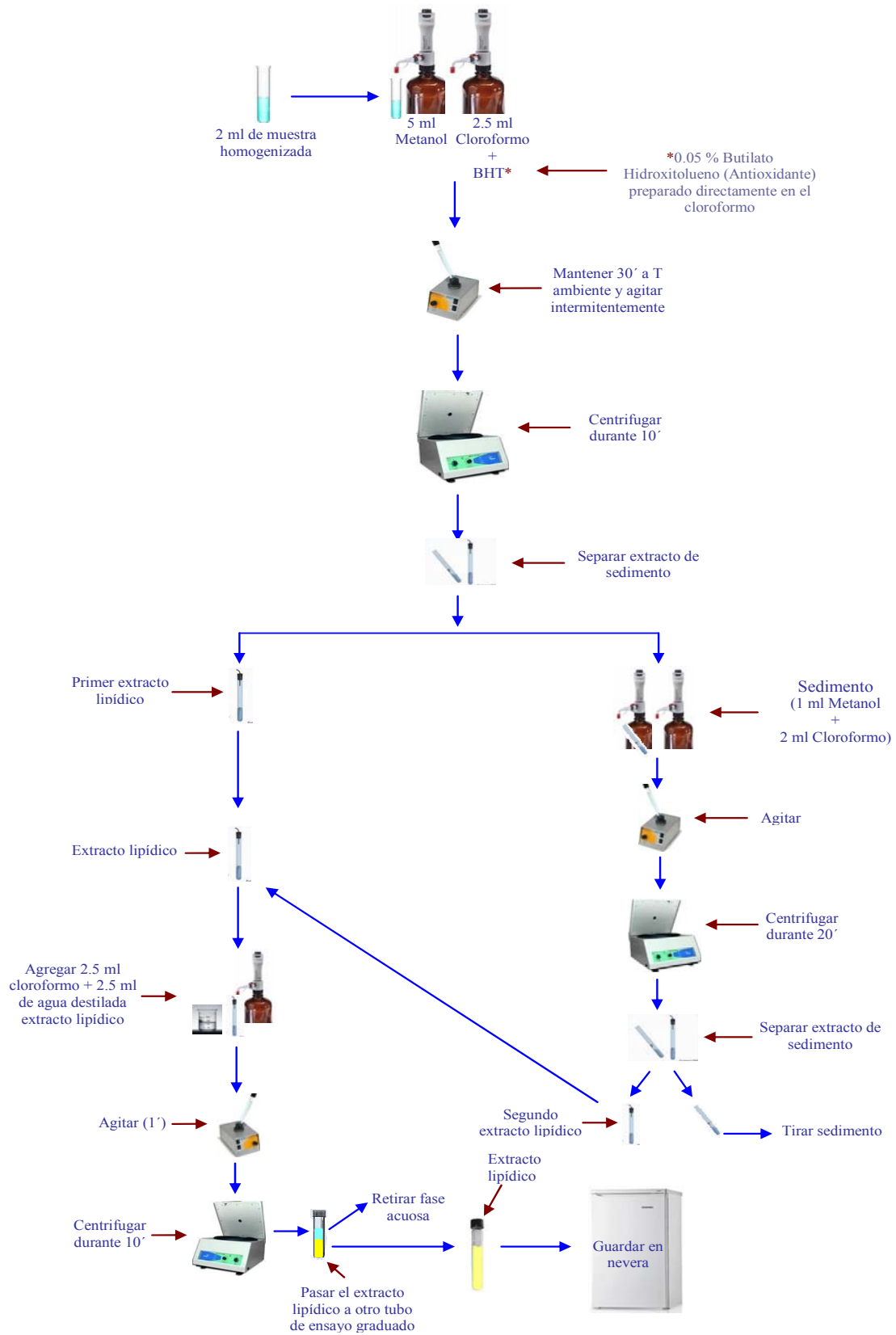
Una vez homogenizada la muestra en agua destilada, fueron primeramente extraídos con una solución de proporciones (2:1) de metanol-cloroformo, y se centrifugaron (3246 x G), y luego de separar el sobrenadante, el sedimento fue sometido a una nueva extracción con una solución con proporciones (1:2) de metanol cloroformo. Ambos sobrenadantes fueron lavados con una solución con proporciones (8:4:3) de cloroformo-metanol-agua según Folch *et al.* (1957). El solvente contenía 0.05 % de butirato hidroxitolueno (BHT).

El peso total de los lípidos fue determinado de manera gravimétrica, mediante la evaporación del solvente de 300  $\mu\text{l}$  del extracto purificado, previamente colocado en envases de aluminio de peso conocido, que a su vez fueron ubicados en una plancha a una temperatura entre 60 y 80 °C (Rouser *et al.*, 1967) o según Marsh and Weinstein (1966).

### **3.2.5. Equivalentes energéticos de los componentes bioquímicos**

Con el objetivo de conocer los cambios ocurridos desde el punto de vista de la energía contenida en ambas especies de mejillones, los valores de los diferentes componentes bioquímicos de proteínas, carbohidratos y lípidos fueron transformados a sus respectivos equivalentes energéticos (18, 17.16 y 35  $\text{kJ g}^{-1}$ ), de acuerdo a los factores de conversión propuestos previamente por Beukema y De Bruin (1979).

Esquema del proceso de extracción de los lípidos totales contenidos en las muestras de mejillón.





## 4. Análisis de los datos

Los resultados obtenidos tanto en las diferentes variables ambientales, respuestas fisiológicas, así como los diferentes componentes bioquímicos fueron analizados mediante el análisis de varianza (ANOVA, una y dos vías), con el objeto de detectar diferencias entre las respuestas de ambas especies de mitílidos a lo largo de todo el periodo experimental. El nivel de significación empleado para la aplicación del ANOVA fue del 95%. Los valores expresados como porcentajes fueron previamente transformados a la proporción. Los grupos homogéneos se identificaron con el test de Tukey.

La homogeneidad de las varianzas se confirmó mediante el test de Bartlett. En el caso de no obtener tal homogeneidad, los datos fueron previamente transformados a logaritmos, y en el caso de mantener la heterogeneidad aún después de las transformaciones, se empleó como test no paramétrico el ANOVA by Ranks (transformación de los datos heterogéneos a rangos) y como prueba post-hoc se utilizó el Test U de Mann-Withney. No se utilizó el Test de Kruskal-Wallis como análisis no paramétrico ya que éste no permite visualizar el efecto de más de dos variables y la interacción.

La estimación del efecto de las características ambientales sobre el comportamiento fisiológico y bioquímico de ambas especies de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) se abordó desde dos perspectivas:

I.- En primer lugar se selecciona el modelo que mejor ajusta el efecto marginal sobre cada variable fisiológica. Para ello, se ha comparado el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de una serie de los siguientes modelos unidimensionales:

- ⊕ Lineal:  $Y = a + bX$
- ⊕ Exponencial:  $Y = e^{a + bX}$  o  $\ln Y = a + bX$
- ⊕ Recíproco-X:  $Y = a + b/X$
- ⊕ Logarítmico-X:  $Y = a + b \log X$
- ⊕ Raíz cuadrada-Y:  $Y = (a + bX)^2$
- ⊕ Logístico:  $Y = \exp(a + bX)/(1 + \exp(a + bX))$
- ⊕ Multiplicativo:  $Y = aX^b$  o  $\ln Y = \ln a + b \ln X$
- ⊕ Recíproco-Y:  $1/Y = a + bX$
- ⊕ Doble Recíproco:  $Y = 1/(a + bX)$
- ⊕ Raíz cuadrada-X:  $Y = a + b\sqrt{X}$
- ⊕ S-curva:  $Y = \exp(a + b/X)$
- ⊕ Log Probit:  $Y = \text{normal}(a + b \log X)$

II.- A continuación se estudió el efecto global de las características ambientales sobre las variables fisiológicas. Para ello se realizó un análisis de regresión lineal múltiple por etapas (Forward Stepwise Regression) partiendo de aquellas variables ambientales que presentaron una correlación significativa con la variable fisiológica correspondiente.

Para el tratamiento de los resultados obtenidos se utilizó el paquete estadístico STATISTICA 6.0.

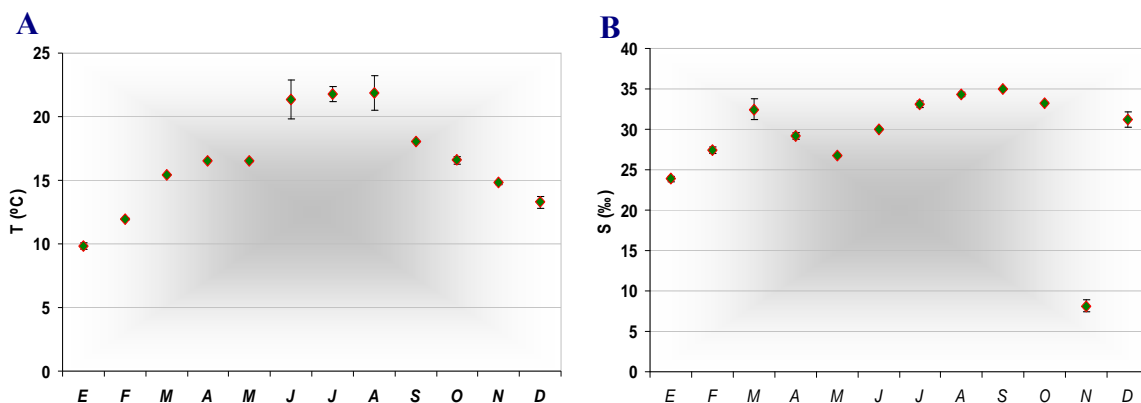
*I. Parámetros físico-químicos ambientales y caracterización del alimento*

## 5. Resultados

### 5.1. Parámetros físico-químicos del ambiente acuático y caracterización del alimento

#### 5.1.1. Temperatura (°C) y Salinidad (‰)

El valor medio más bajo de la temperatura se registro en enero (9.83 °C). A partir de este mes se observa un incremento hasta el mes de agosto, en donde se registró una temperatura media máxima de 21.86 °C (Tabla 1). De manera general la temperatura mostró variabilidad mensual estadísticamente significativa (ANOVA,  $F=72.02$ ;  $p<0.001$ ) a lo largo de todo el periodo de estudio (Fig. 6 A). El valor medio más alto en la salinidad se registró en septiembre 34.94‰ y el más bajo en noviembre (8.17‰) (Tabla 1). Los resultados del ANOVA muestran que existe variación mensual significativa a lo largo de todo el periodo de estudio (ANOVA,  $F=343.179$ ;  $p<0.001$ ). Es de hacer notar que a lo largo del año los valores medios de la salinidad presentan un comportamiento relativamente estable (Fig. 6 B), exceptuando el mes de noviembre en donde se observó un valor atípico (Outlier) (Fig. 8).



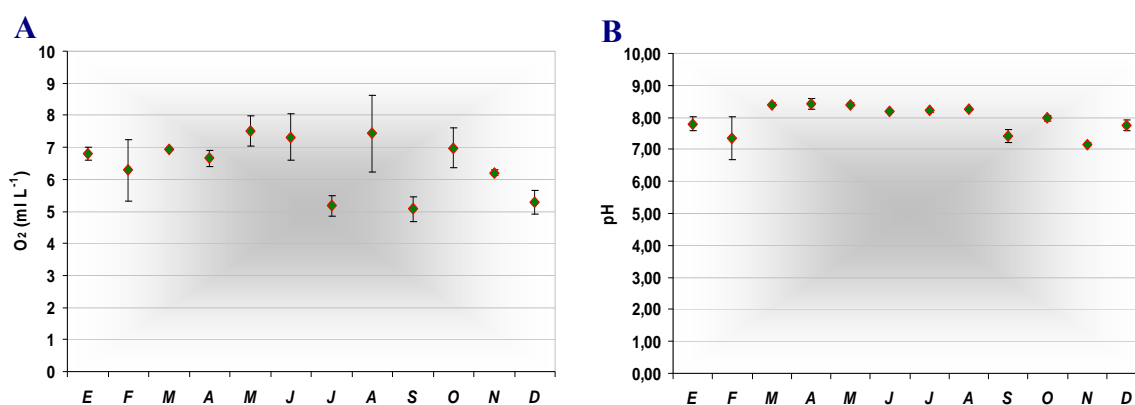
**Figura 6.** Variación mensual de la temperatura (A) y la salinidad (B) en el área de estudio, de enero a diciembre del 2009.

#### 5.1.2. Oxígeno disuelto ( $O_2$ , $ml L^{-1}$ ) y pH

A lo largo del periodo de estudio los rangos de  $O_2$  y pH estuvieron comprendidos entre 5.07-7.51  $ml L^{-1}$  y 7.16-8.43, respectivamente (Tabla 1). La variabilidad tanto del  $O_2$  como

del pH fue estadísticamente significativa (ANOVA,  $F=7.209$ ;  $p<0.001$  y  $F=7.84$ ;  $p<0.001$ , respectivamente).

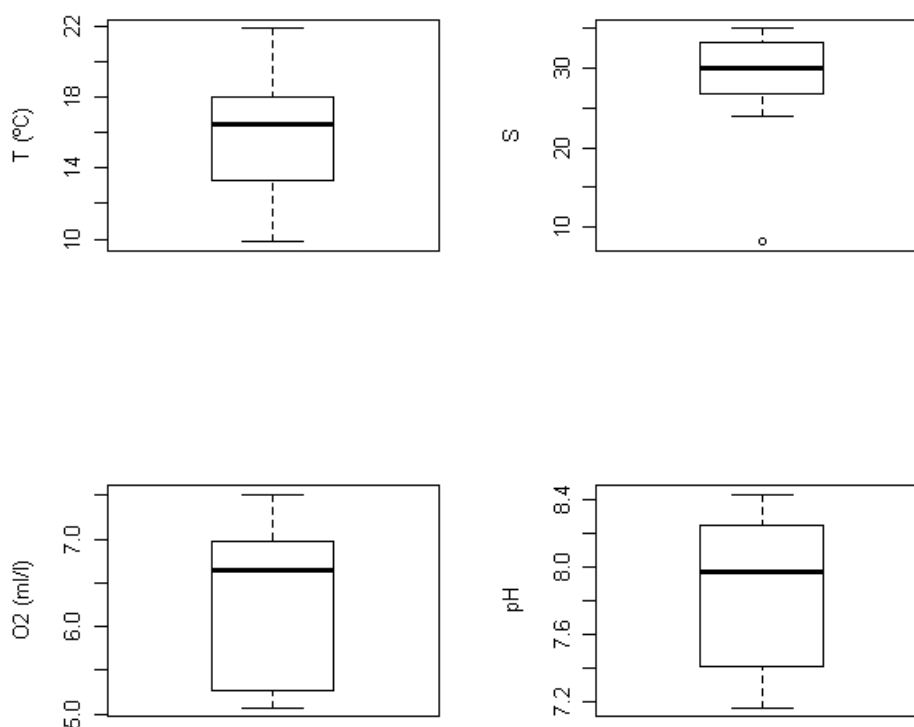
De enero a junio se observó un aumento de la concentración media de oxígeno que va de 6.80 a 7.32 ml L<sup>-1</sup>. A partir de este mes se observa una gran variabilidad en los datos obtenidos, registrándose los valores promedio más bajo en los meses de julio, Septiembre y diciembre (Fig. 7 A). En la figura 7 B se observa el comportamiento del pH, el cual muestra un patrón decreciente de sus valores medios que va de marzo a septiembre con ligeros incrementos en octubre y diciembre. Un comportamiento atípico del pH se observó en febrero, en donde los rangos de variabilidad fueron mayores. Por otro lado, los valores medios más altos se registraron de marzo a agosto, oscilando entre 8.18 y 8.43.



**Figura 7.** Variación mensual de saturación de oxígeno (**A**) y pH (**B**) en el área de estudio, de enero a diciembre del 2009.

**Tabla 1.** Medias y desviación estándar (SD) de las variables físico-químicas del agua de mar registrados a lo largo del periodo de estudio, en la Praia de Soutoxusto (Ensenada de San Simón): Temperatura (T), Salinidad, Oxígeno disuelto en el agua (O<sub>2</sub>) y pH.

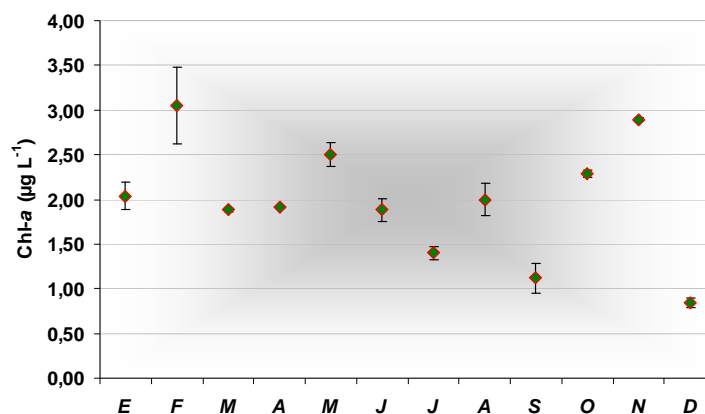
MES	T °C	Salinidad ‰	O <sub>2</sub> ml L <sup>-1</sup>	pH
Enero	9,83 ± 0,25	23,86 ± 0,30	6,80 ± 0,21	7,80 ± 0,21
Febrero	11,97 ± 0,10	27,46 ± 0,37	6,28 ± 0,96	7,35 ± 0,67
Marzo	15,42 ± 0,02	32,50 ± 1,32	6,92 ± 0,02	8,40 ± 0,04
Abril	16,54 ± 0,03	29,24 ± 0,39	6,65 ± 0,26	8,43 ± 0,16
Mayo	16,49 ± 0,02	26,75 ± 0,07	7,51 ± 0,46	8,39 ± 0,05
Junio	21,38 ± 1,53	29,99 ± 0,12	7,32 ± 0,73	8,18 ± 0,01
Julio	21,77 ± 0,57	33,10 ± 0,35	5,18 ± 0,32	8,21 ± 0,04
Agosto	21,86 ± 1,37	34,31 ± 0,24	7,43 ± 1,19	8,25 ± 0,02
Septiembre	18,03 ± 0,04	34,94 ± 0,11	5,07 ± 0,38	7,41 ± 0,20
Octubre	16,57 ± 0,27	33,31 ± 0,09	6,98 ± 0,63	7,97 ± 0,08
Noviembre	14,80 ± 0,11	8,17 ± 0,76	6,21 ± 0,07	7,16 ± 0,06
Diciembre	13,27 ± 0,44	31,20 ± 0,91	5,27 ± 0,37	7,75 ± 0,17
<b>Media ± SD</b>	<b>16,49 ± 0,52</b>	<b>28,74 ± 0,39</b>	<b>6,47 ± 0,35</b>	<b>7,94 ± 0,18</b>



**Figura 8.** Box plots de temperatura (T, °C), salinidad (S, ‰), oxígeno disuelto (O<sub>2</sub>, ml L<sup>-1</sup>) y pH. — Mediana, □ 25% - 75% (1er y 3er cuartil), |—| Min-Max

### 5.1.3. Clorofila a (Chl-a, $\mu\text{g L}^{-1}$ )

El rango de variación promedio de la Chl-a a lo largo de todo el periodo experimental oscilo entre 0.84 y 3.05  $\mu\text{g L}^{-1}$  (Tabla 2). Los valores medios mensuales observados durante el periodo de estudio, presentaron una variación significativa (ANOVA,  $F=33.05$ ;  $p<0.001$ ), siendo en los meses de febrero y noviembre en donde se obtuvieron los valores más altos (3.05 y 2.89  $\mu\text{g L}^{-1}$ , respectivamente). Por otro lado, las concentraciones más bajas se registraron en los meses de septiembre y diciembre (1.12 y 0.84, respectivamente) (Fig. 9).

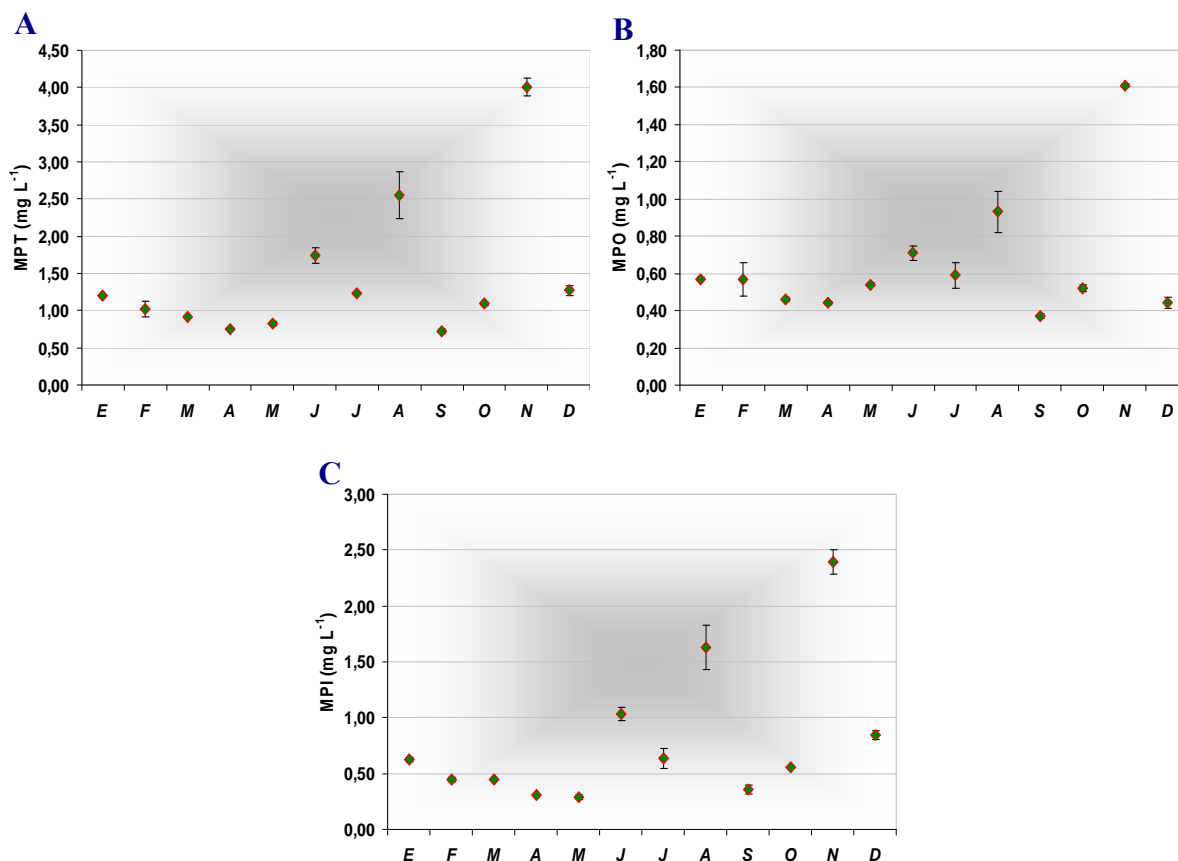


**Figura 9.** Variación mensual de la concentración de clorofila-a (*Chl-a*), en el área de estudio de enero a diciembre de 2009.

### 5.1.4. Materia Particulada Total (MPT), Materia Particulada Orgánica (MPO) y Materia Particulada Inorgánica (MPI) ( $\text{mg L}^{-1}$ )

Los rangos de variación de la MPT, MPO y MPI oscilaron de 0.72-4.00, 0.37-1.61 y 0.29-2.39  $\text{mg L}^{-1}$ , respectivamente (Tabla 2). Los análisis de la variabilidad para estas variables se presentan en la tabla 3. Para la MPT se observa que los valores promedios más altos se registraron en los meses de junio (1.74  $\text{mg L}^{-1}$ ), agosto (2.55  $\text{mg L}^{-1}$ ) y noviembre (4.00  $\text{mg L}^{-1}$ ), siendo este último el valor medio máximo registrado y durante los meses de abril y septiembre los valores más bajos (0.75 y 0.72  $\text{mg L}^{-1}$ , respectivamente). La MPT muestra un patrón de variación decreciente de enero a abril, mientras que en el resto del año se observa una mayor variabilidad (Fig. 9 A). Al igual que en la MPT, la MPO y MPI muestran una tendencia decreciente de enero a abril, exceptuando la MPI, en donde esta tendencia se observa hasta el mes de mayo, en el resto del año el patrón de variación es mayor. Los valores máximos registrados en la MPO y MPI coinciden en el mes de noviembre (1.61 y 2.39  $\text{mg L}^{-1}$ , respectivamente). Por otro lado, la MPO presenta su valor

mínimo en septiembre (0.37 mg L<sup>-1</sup>) mientras que la MPI en mayo (0.29 mg L<sup>-1</sup>) (Fig. 10 B y C). Cabe destacar los valores atípicos de MPT, MPO y MPI registrados en el mes de noviembre (Fig. 11).

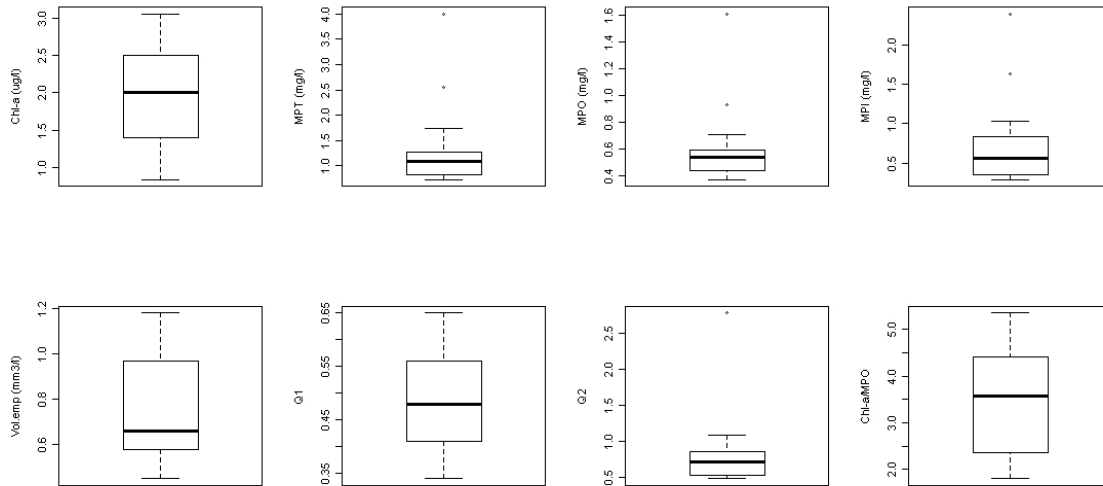


**Figura 10.** Variabilidad mensual de la materia particulada total (MPT) (A), materia particulada orgánica (MPO) (B) y materia particulada inorgánica (MPI) (C), obtenidas durante el periodo de estudio.

**Tabla 3.** ANOVA de una vía para las variables materia particulada total (MPT), materia particulada orgánica (MPO), materia particulada inorgánica (MPI) y volumen empaquetado (mm<sup>3</sup> L<sup>-1</sup>).

Variable	df	SS	MS	F	p
<b>MPT</b>	11	19,891	1,808	152,871	<0,001
<b>Error</b>	12	0,142	0,012		
<b>MPO</b>	11	2,495	0,227	94,919	<0,001
<b>Error</b>	12	0,029	0,002		
<b>MPI</b>	11	8,637	0,785	139,110	<0,001
<b>Error</b>	12	0,068	0,006		

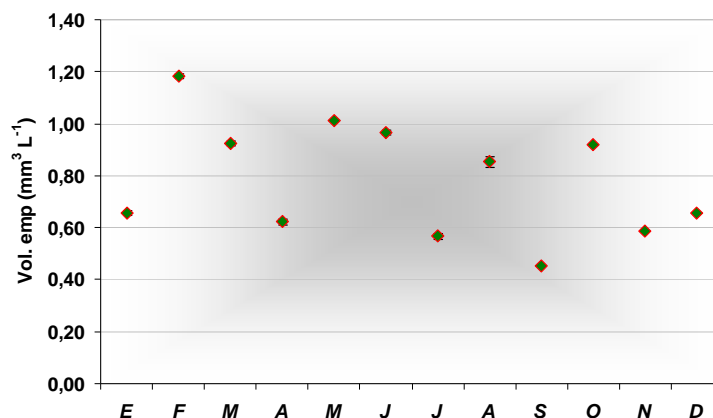




**Figura 11.** Box plots para clorofila-a (Chla-a,  $\mu\text{g L}^{-1}$ ), materia particulada total (MPT,  $\text{mg L}^{-1}$ ), materia particulada orgánica (MPO,  $\text{mg L}^{-1}$ ), materia particulada inorgánica (MPI), volumen empaquetado (Vol. emp,  $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ ), e índices de la calidad del alimento:  $Q_1$ ,  $Q_2$  y relación Chl-a/MPO.

### 5.1.5. Volumen empaquetado ( $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ )

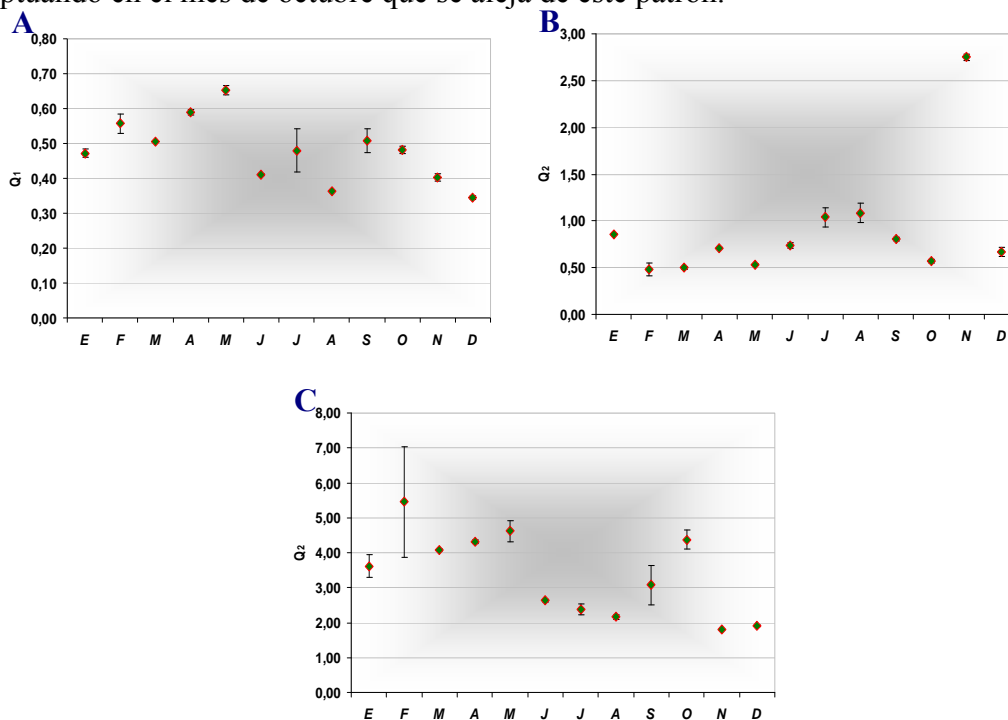
El volumen empaquetado varió de  $0.45$  a  $1.18 \text{ mm}^3 \text{L}^{-1}$  (Tabla 2). El análisis de la varianza entre las medias mensuales es estadísticamente significativo (ANOVA,  $F=923.2$ ;  $p<0.001$ ). En la figura 12 se observa que no hay un patrón definido del comportamiento del valor medio de esta variable, observándose el valor promedio más alto en el mes de febrero ( $1.18 \text{ mm}^3 \text{L}^{-1}$ ) y el más bajo en septiembre ( $0.45 \text{ mm}^3 \text{L}^{-1}$ ).



**Figura 12.** Variabilidad mensual de la materia particulada en suspensión o volumen empaquetado ( $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ ), obtenida durante el periodo de estudio.

### 5.1.6. Índices de calidad del alimento: contenido orgánico por unidad de peso ( $Q_1$ , MPO/MPT), contenido orgánico por unidad de volumen ( $Q_2$ , MPO/mm<sup>3</sup>) e indicador de la característica de la materia orgánica: relación Chl-a/MPO

Los índices  $Q_1$  y  $Q_2$  presentan un rango de variación de 0.34-0.65 y 0.48-2.75, respectivamente, mientras que la relación Chl-a/MPO presentó un mayor rango de variación (1.80-5.45  $\mu\text{g}/\text{mg}$ ) (Tabla 2). El análisis de la varianza de las medias de estas variables es estadísticamente significativo (Ver tabla 4). En la figura 13 A, se observa que la  $Q_1$  se incrementa de enero a mayo, siendo en este último mes el que presentó el valor medio más alto (0.65) observado durante el periodo de estudio. Entre mayo y septiembre estos valores son relativamente más bajos, y a partir de septiembre se nota un descenso de la  $Q_1$  hasta diciembre en el que se observa el valor más bajo (0.34). En la figura 13 B se observa el patrón de variación de la  $Q_2$  la cual se incrementa de febrero a agosto y posteriormente decae hasta diciembre, exceptuando el mes de noviembre en donde se observa un valor atípico de esta variable (Fig. 11). En lo que se refiere a la relación Chl-a/MPO la figura 13 C muestra que los valores más altos se observan en la primera mitad del año y en la segunda mitad del periodo de estudio los valores son más bajos, exceptuando en el mes de octubre que se aleja de este patrón.



**Figura 13.** Variabilidad de los índices de la calidad del alimento:  $Q_1$  (A),  $Q_2$  (B) y relación Chl-a/MPO (C), obtenida a lo largo del periodo de estudio.

**Tabla 4.** ANOVA de una vía para las variables  $Q_1$ ,  $Q_2$  y relación Chl-a/MPO, que representan los índices de la calidad del alimento.

<b>Fuente de variación</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b><math>Q_1</math></b>					
Mes	11	0,185	0,017	31,434	< 0,001
Error	12	0,006	0,001		
<b><math>Q_2</math></b>					
Mes	11	8,351	0,759	283,220	< 0,001
Error	12	0,032	0,003		
<b>Chl-a/MPO</b>					
Mes	11	32,018	2,911	11,222	< 0,001
Error	12	3,113	0,259		

**Tabla 2.** Medias y SD de las variables ambientales que caracterizan el alimento obtenidas a lo largo del periodo de estudio, en la Praia de Soutoxusto (Ensenada de San Simón). Considerando: Clorofila-*a* (Chl-*a*), Materia Particulada Total (MPT), Orgánica (MPO) e Inorgánica (MPI), Volumen empaquetado (Vol. Emp.), así como los indicadores de la calidad de la materia particulada, Q<sub>1</sub> (contenido de materia orgánica por unidad de peso (MPO/MPT), Q<sub>2</sub> (contenido de materia orgánica por unidad de volumen (MPO/mm<sup>3</sup>) y la relación clorofila-*a* por contenido de materia orgánica por unidad de peso (Chl-*a*/MPO).

MES	Chl- <i>a</i> (µg L <sup>-1</sup> )	MPT mg L <sup>-1</sup>	MPO mg L <sup>-1</sup>	MPI mg L <sup>-1</sup>	Vol. Emp. mm <sup>3</sup> L <sup>-1</sup>	Q <sub>1</sub> MPO/MPT	Q <sub>2</sub> MPO/mm <sup>3</sup>	Chl- <i>a</i> /MPO µg/mg
<b>Enero</b>	2,04 ± 0,15	1,20 ± 0,01	0,57 ± 0,01	0,63 ± 0,02	0,66 ± 0,01	0,47 ± 0,01	0,86 ± 0,01	3,62 ± 0,33
<b>Febrero</b>	3,05 ± 0,43	1,02 ± 0,11	0,57 ± 0,09	0,45 ± 0,02	1,18 ± 0,01	0,56 ± 0,03	0,48 ± 0,07	5,45 ± 1,58
<b>Marzo</b>	1,88 ± 0,02	0,91 ± 0,01	0,46 ± 0,01	0,45 ± 0,01	0,92 ± 0,01	0,51 ± 0,00	0,50 ± 0,02	4,08 ± 0,03
<b>Abril</b>	1,91 ± 0,01	0,75 ± 0,01	0,44 ± 0,01	0,31 ± 0,00	0,62 ± 0,01	0,59 ± 0,01	0,71 ± 0,01	4,31 ± 0,06
<b>Mayo</b>	2,50 ± 0,13	0,83 ± 0,03	0,54 ± 0,01	0,29 ± 0,02	1,01 ± 0,00	0,65 ± 0,01	0,54 ± 0,01	4,62 ± 0,29
<b>Junio</b>	1,88 ± 0,13	1,74 ± 0,10	0,71 ± 0,04	1,03 ± 0,06	0,97 ± 0,01	0,41 ± 0,00	0,74 ± 0,03	2,63 ± 0,04
<b>Julio</b>	1,40 ± 0,07	1,23 ± 0,02	0,59 ± 0,07	0,64 ± 0,09	0,57 ± 0,01	0,48 ± 0,06	1,04 ± 0,10	2,38 ± 0,16
<b>Agosto</b>	2,00 ± 0,18	2,55 ± 0,31	0,93 ± 0,11	1,63 ± 0,20	0,85 ± 0,02	0,36 ± 0,00	1,08 ± 0,10	2,16 ± 0,07
<b>Septiembre</b>	1,12 ± 0,17	0,72 ± 0,03	0,37 ± 0,01	0,36 ± 0,04	0,45 ± 0,00	0,51 ± 0,03	0,81 ± 0,02	3,08 ± 0,56
<b>Octubre</b>	2,29 ± 0,04	1,09 ± 0,02	0,52 ± 0,02	0,56 ± 0,00	0,92 ± 0,00	0,48 ± 0,01	0,57 ± 0,02	4,38 ± 0,28
<b>Noviembre</b>	2,89 ± 0,02	4,00 ± 0,12	1,61 ± 0,01	2,39 ± 0,11	0,58 ± 0,00	0,40 ± 0,01	2,75 ± 0,04	1,80 ± 0,00
<b>Diciembre</b>	0,84 ± 0,05	1,27 ± 0,07	0,44 ± 0,03	0,84 ± 0,04	0,65 ± 0,00	0,34 ± 0,01	0,67 ± 0,05	1,92 ± 0,03
<b>Media ± SD</b>	1,98 ± 0,12	1,44 ± 0,09	0,65 ± 0,04	0,80 ± 0,06	0,78 ± 0,01	0,48 ± 0,02	0,90 ± 0,04	3,37 ± 0,44

## **5.2. Relaciones entre los diferentes parámetros ambientales. Análisis de correlación de Pearson**

Con el fin de estimar las relaciones establecidas entre los diferentes parámetros ambientales estudiados durante el desarrollo del periodo experimental, se empleó el análisis de correlación de Pearson. Los resultados obtenidos a partir de la aplicación de este análisis se muestran en la tabla 5, en la cual se presentan los coeficientes de correlación ( $r$ ) y los niveles de significación estadística.

Este análisis muestra correlaciones significativas entre:

La Chl-*a* muestra correlación positiva con MPO ( $p < 0.05$ ), Chl-*a*/MPO ( $p < 0.05$ ), volumen empaquetado ( $p < 0.01$ ) y oxígeno disuelto ( $p < 0.01$ ) (ambos indicadores de producción primaria), sin embargo, con la salinidad muestra una correlación negativa ( $p < 0.01$ )

La temperatura presenta correlación positiva con la salinidad y el pH ( $p < 0.05$ ).

En cuanto a la salinidad se puede observar que también muestra correlación positiva con el pH ( $p < 0.05$ ), MPT ( $p < 0.01$ ), así como con la fracción orgánica e inorgánica ( $p < 0.01$  y  $p < 0.001$ , respectivamente), con  $Q_2$  presenta correlación negativa ( $p < 0.001$ ).

Los resultados del análisis de la correlación mostraron que el oxígeno disuelto además presenta una correlación positiva tanto con el pH ( $p < 0.05$ ) como con el volumen empaquetado ( $p < 0.001$ ).

El pH también presenta correlación negativa con la  $Q_2$  ( $p < 0.05$ ).

La MPT muestra correlación positiva con las variables MPI, MPO y  $Q_2$  ( $p < 0.001$ ), y correlación negativa con  $Q_1$  y Chl-*a*/MPO ( $p < 0.001$ ).

La MPO y la MPI también están correlacionadas de forma positiva entre sí ( $p < 0.001$ ). Además se observa que ambas variables presentan correlación positiva con la  $Q_2$ . Por otro lado presentan correlación negativa con las variables  $Q_1$  ( $p < 0.001$  y  $p < 0.05$ , respectivamente) y Chl-*a*/MPO ( $p < 0.001$  y  $p < 0.01$ , respectivamente).

El volumen empaquetada presenta correlación positiva con Chl-*a*/MPO ( $p < 0.05$ ), y correlación negativa con la  $Q_2$  ( $p < 0.05$ ).

La  $Q_1$  y  $Q_2$  están correlacionadas de forma negativa entre sí ( $p < 0.05$ ). Además se observa que ambas variables presentan correlación significativa con la Chl-*a*/MPO siendo positiva con  $Q_1$  y negativa con  $Q_2$  ( $p < 0.001$ , respectivamente).

**Tabla 5.** Coeficientes de correlación (r) obtenidos a partir del análisis de Correlación de Pearson entre los parámetros ambientales: Chl-*a* (Clorofila *a*,  $\mu\text{g L}^{-1}$ ); Temperatura (T,  $^{\circ}\text{C}$ ); Salinidad (%); O<sub>2</sub> (Oxígeno disuelto,  $\text{ml L}^{-1}$ ); pH; MPT (Materia particulada total,  $\text{mg L}^{-1}$ ); MPI (Materia particulada inorgánica,  $\text{mg L}^{-1}$ ); MPO (Materia particulada orgánica,  $\text{mg L}^{-1}$ ); Vol.emp. (Volumen empaquetado,  $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ ); Q<sub>1</sub> (contenido orgánico por unidad de peso, MPO/MPT); Q<sub>2</sub> (contenido orgánico por unidad de volumen, MPO/ $\text{mm}^3$ ) y Chl-*a*/MPO (indicador de la característica de la materia orgánica). (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ )

Variables	Chl- <i>a</i>	Temperatura	Salinidad	O <sub>2</sub>	pH	MPT	MPI	MPO	Vol. emp.	Q <sub>1</sub>	Q <sub>2</sub>
<b>Chl-<i>a</i></b>											
<b>Temperatura</b>	-0,2744										
<b>Salinidad</b>	-0,5801 **	0,4207 *									
<b>O<sub>2</sub></b>	0,5435 **	0,0964	-0,0580								
<b>pH</b>	-0,1522	0,4286 *	0,4887 *	0,5140 *							
<b>MPT</b>	0,3544	0,1304	-0,6902 ***	0,0944	-0,3725						
<b>MPI</b>	0,2696	0,1559	-0,6248 **	0,0751	-0,3541	0,9926 ***					
<b>MPO</b>	0,4978 *	0,0779	-0,7843 ***	0,1266	-0,3918	0,9741 ***	0,9393 ***				
<b>Vol emp.</b>	0,5733 **	-0,0814	0,1168	0,6016 **	0,1937	-0,1510	-0,1784	-0,0942			
<b>Q<sub>1</sub></b>	0,3230	-0,1766	0,0589	0,1493	0,2128	-0,5849 **	-0,6729 ***	-0,3984 *	0,2685		
<b>Q<sub>2</sub></b>	0,2829	0,0333	-0,7953 ***	-0,1491	-0,4726 *	0,9033 ***	0,8726 ***	0,9244 ***	-0,4421 *	-0,3903	
<b>Chl-<i>a</i>/MPO</b>	0,4946 *	-0,3700	0,1647	0,3764	0,2392	-0,6099 **	-0,6622 ***	-0,4886 *	0,5660 **	0,7445 **	-0,5817 **

## 6. Discusión

### Parámetros ambientales

Las condiciones ambientales del área de estudio, Praia de Soutoxuste (Ensenada de San Simón, zona interna de la Ría de Vigo), concuerdan con las características descritas para ambientes estuarinos (Wilson, 1968; Contreras, 1991; Prins *et al.*, 1998; Bayne *et al.*, 1993; Montero, 1999; Sará *et al.*, 2000; McLusky y Elliott, 2004; Galimany *et al.*, 2011). En la Ensenada de San Simón se produce una mezcla de agua dulce proveniente del río Oitabén-Verdugo y agua marina proveniente del Océano Atlántico, que da por resultado su estuarinidad, de tal modo que nuestra zona de estudio se restringe tan solo a la desembocadura de los cauces fluviales y se caracteriza por la existencia de llanuras intermareales fangosas que bordean la zona de entrada del río en el área (Vilas *et al.*, 2008).

La gran variabilidad observada a lo largo del periodo de estudio en los factores fisico-químicos, que además caracterizaron el ambiente de la zona de muestreo (rangos de T: 9.83-21.86 °C; S: 8.17-34.94 ‰; O<sub>2</sub>: 5.07-7.51 ml L<sup>-1</sup>; pH: 7.16-8.40), podría deberse a los efectos producto de la resuspensión de sedimentos, la poca profundidad observada (Sarà *et al.*, 2000; Galimany *et al.*, 2011), la amplitud de las mareas, la fuerza de las olas (McLusky y Elliott, 2004), entre otros.

Las bajas temperaturas registradas durante los meses de enero-marzo (invierno: 12.41 °C) y octubre-diciembre (otoño: 14.88 °C), coinciden con bajas salinidades (27.94‰ y 24.23‰) registradas en el mismo periodo, lo que podría ser debido a que en estas épocas del año el flujo del agua dulce puede incrementarse fuertemente por las lluvias. Por otro lado, en los meses que coinciden con la primavera (abril-junio), se observa que comienza un aumento de la temperatura superficial, y aunque existe un descenso de las lluvias, la influencia del río Oitabén-Verdugo regulado por el embalse de Eiras provoca que haya episodios de salinidades relativamente bajas (Rosón *et al.*, 2008, Vilas *et al.*, 2008). En el verano (julio-septiembre) se registraron valores promedios de temperaturas de 20.55 °C y salinidades de 34.12‰ que fueron relativamente más altas que en el resto del año, lo que podría estar relacionado a la baja presencia de lluvias en el área de estudio. Otros factores que podrían afectar en este periodo es el aumento de la radiación solar que produce una mayor evaporación (Tait, 1971), lo que a su vez causa el incremento de la salinidad (McLusky y Elliott, 2004). En esta época del año –verano- estación que registra los más



altos valores de T y salinidad coinciden con valores promedios más bajos de la concentración de oxígeno disuelto ( $5.89 \text{ ml L}^{-1}$ ). Este patrón de variación observado entre las variables temperatura, salinidad y  $\text{O}_2$ , se corresponde con el patrón de variación descrito por Araujo (2008), quien también registró valores más altos de temperatura y salinidad y valores más bajos de  $\text{O}_2$  durante el verano.

Por otro lado, los componentes que caracterizan el seston disponible como la materia particulada total así como sus fracciones orgánicas e inorgánicas (MPT, MPO y MPI) registrado en nuestra área de estudio son similares a las que registran en la Bahía de Alfacos (Galimany *et al.*, 2011). Ellos también registran bajos valores de MPT ( $1.69 \text{ mg L}^{-1}$ ), lo que indica que están dentro del límite o por debajo del umbral de producción de pseudo heces (cerca de  $5.0 \text{ mg L}^{-1}$ , de acuerdo a Widdows *et al.*, 1979). Así mismo, nuestros datos concuerdan con valores de MPT, MPO y MPI registrados en otras zonas de las costas gallegas, tal como la Ria de Arosa, como lo describen Navarro y Widdows (1997), Navarro *et al.* (1991) y Fernández-Reiriz *et al.* (1996). En nuestra área de estudio parece que los mayores aportes de materia orgánica son debidos al aporte de los ríos y a la influencia de las mareas.

El patrón de variación en la concentración de clorofila que presenta Sarà *et al.* (2000), coincide ampliamente con el patrón observado en nuestro estudio. Es decir, valores más altos durante los meses que se corresponden con los periodos de invierno y primavera (enero-junio) y valores más bajos durante los meses de verano (julio – septiembre). En nuestro estudio la concentración de la clorofila-a oscila entre  $0.84$  y  $3.05 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ . En las rías gallegas, se ha observado que la concentración de clorofila registrada superficialmente es baja (alrededor de  $1 \text{ mg/m}^3$ ) durante los procesos de hundimiento, mientras que cuando se produce el afloramiento, la clorofila aumenta hasta  $4 \text{ mg/m}^3$  (Fernández-Reiriz y Labarta, 2004). En promedio durante todo nuestro periodo de estudio la clorofila fue de  $1.98 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ , lo que permite ubicar nuestra área de estudio como un ambiente mesotrófico, el que difiere del ambiente ultra-oligotrófico como es la Bahía de Alfacos (Galimany *et al.* 2011).

Los índices de calidad del alimento, tanto la  $Q_1$  (MPO/MPT) como  $Q_2$  (MPO/volumen empaquetado) están en estrecha relación con la evolución de las condiciones ambientales. La gran variabilidad de partículas en el seston, producen grandes cambios en el valor alimenticio de éste. Los valores más bajos de  $Q_1$  se corresponden con los valores más altos de MPT y MPI, lo que indicaría que el contenido inorgánico era mayoritario, este comportamiento está relacionado con los eventos climatológicos que hemos mencionado

para los del material particulado, como resuspensión del alimento debido a las mareas, fuertes vientos, entre otros. En nuestro estudio la  $Q_1$  estuvo comprendida en un valor promedio a lo largo de todo el periodo de estudio de 0.48, coincidiendo con el valor promedio registrado en la Ría de Arosa (Babarro, 1998). Además ambos estudios coinciden en que esta variable se ha mostrado menor durante los meses de verano (valor entorno a 0.42 en el presente trabajo y 0.5 en la ría de Arosa), respecto al rango más amplio observado en los meses invernales.

## *II. Comportamiento fisiológico y balance energético*

## 7. Resultados

### 7.1. Fisiología y balance energético

A continuación se presenta el análisis descriptivo de la evolución del comportamiento fisiológico de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis* durante el periodo de estudio (Ver tabla 6 para valores promedios y desviación estándar).

#### 7.1.1. Tasa de aclaramiento (CR, L h<sup>-1</sup>), tasa de ingestión orgánica (OIR, mg h<sup>-1</sup>)

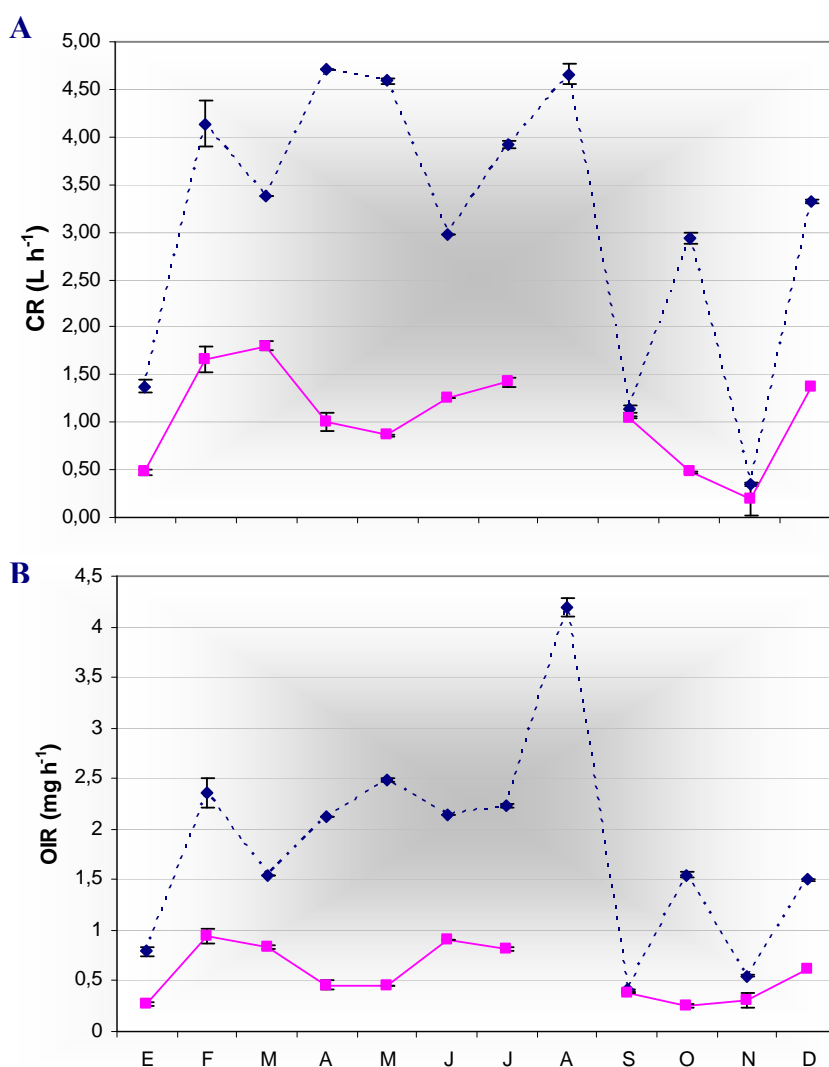
Los valores promedios de CR y OIR registrados por la especie autóctona (*Mytilus galloprovincialis*) a lo largo de todo el periodo de estudio, estuvieron comprendidos entre 0.34-4.71 L h<sup>-1</sup> y 0.41-4.19 mg h<sup>-1</sup>, respectivamente. En la especie alóctona (*Xenostrobus securis*) estos valores fueron entre 0.19-1.80 L h<sup>-1</sup> (CR) y 0.26-0.95 mg h<sup>-1</sup> (OIR) (Tabla 6).

En general se puede observar que en *X. securis* hay un comportamiento estacional más marcado en CR y OIR con valores más altos entre mediados y finales de invierno y verano, mientras que en *M. galloprovincialis* se observa mayor variabilidad mensual (Fig. 14 A y 14 B).

Los resultados del ANOVA by Ranks empleados para CR y OIR mostraron efecto significativo de la especie ( $p < 0.001$ ), mes ( $p < 0.001$ ) así como de la interacción entre ambos factores ( $p < 0.001$ ) (Tabla 7). Por otro lado, el Test U de Mann-Whitney reflejó diferencias significativas entre las respuestas de ambas especies para cada mes, siendo la especie autóctona quien presentó los valores más altos en ambas tasas fisiológicas ( $p < 0.001$ ).

**Tabla 7.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA by Ranks). Efecto de la especie, el mes y la interacción entre ambos sobre la tasa de aclaramiento (CR, L h<sup>-1</sup>) y tasa de ingestión orgánica (OIR, mg h<sup>-1</sup>), medidas en *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales.

Fuente de variación	df	SS	MS	F	p
<b>CR</b>					
Especie	1	127815,680	127815,680	5350,774	< 0,001
Mes	10	191487,289	19148,729	801,627	< 0,001
Especie*Mes	10	51325,156	5132,516	214,864	< 0,001
Error	142	3392,000	23,887		
<b>OIR</b>					
Especie	1	146232,320	146232,320	5793,803	< 0,001
Mes	10	173019,733	17301,973	685,513	< 0,001
Especie*Mes	10	40882,489	4088,249	161,979	< 0,001
Error	142	3584,000	25,239		



**Figura 14.** Variación de la tasa de aclaramiento (CR) (A) y tasa de ingestión orgánica (OIR) (B), de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y *Xenostrobus securis* (—■—) a lo largo del tiempo de experimental.

### 7.1.2. Eficiencia de absorción (AE, %)

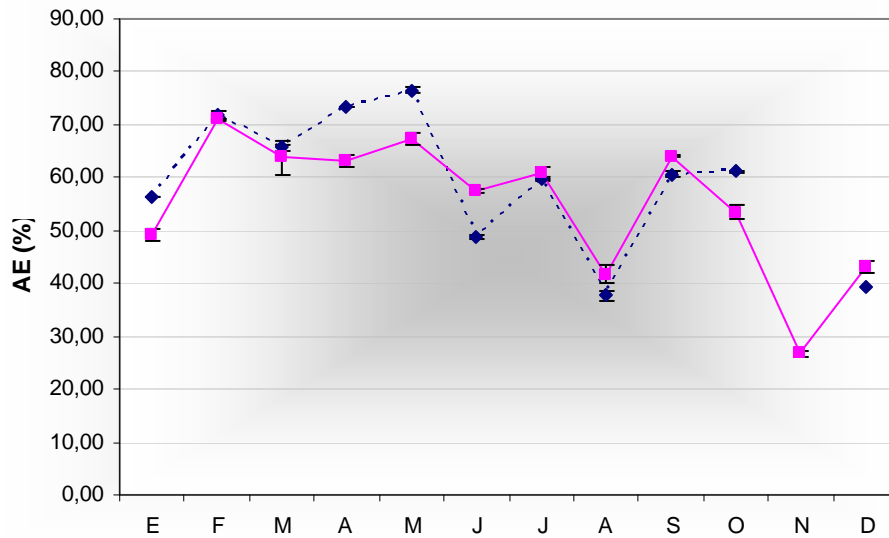
En promedio los porcentajes de la AE a lo largo del periodo de estudio estuvieron comprendidos entre 37.65 – 76.49% para *M. galloprovincialis* y entre 26.75 – 71.01% para *X. securis* (Tabla 6).

Los valores más altos de AE en la especie autóctona se registraron en febrero (71.94%), abril (73.41%) y en mayo (76.49%), en este mismo periodo se registraron los valores más altos para la especie alóctona, con la diferencia que en el mes de mayo el porcentaje de AE en la especie alóctona fue relativamente más bajo (67.30%) (Fig. 15).

El análisis de varianza por rangos para la AE de *M. galloprovincialis* y *X. securis* mostraron que tanto la especie como el mes ejercen un efecto significativo sobre la variable ( $p < 0.01$  y  $p < 0.001$ , respectivamente). Por otro lado, el factor interacción también ejerce un efecto significativo sobre la AE ( $p < 0.001$ ). (Tabla 8). A excepción del mes de marzo en donde no se observan diferencias significativas entre la AE de ambas especies (Test U de Mann-Whitney,  $p > 0.1$ ), *M. galloprovincialis* respecto a *X. securis* presentó valores significativamente más altos durante los primeros meses del estudio, mientras que a partir de junio presentó valores significativamente más bajos (Test U de Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ).

**Tabla 8.** Resultados de Análisis de varianza (ANOVA by Ranks). Efecto de la especie, el mes y la interacción entre ambos sobre la eficiencia de absorción (AE, %), medidas en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales.

Fuente de variación	df	SS	MS	F	p
<b>AE</b>					
Especie	1	76,379	76,379	10,502	< 0,01
Mes	10	21807,000	2180,700	299,846	< 0,001
Especie*Mes	10	1749,121	174,912	24,050	< 0,001
Error	44	320,000	7,273		



**Figura 15.** Comportamiento de la eficiencia de absorción (AE) de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del periodo de estudio.

### 7.1.3. Tasa de absorción (AR, mg h<sup>-1</sup>)

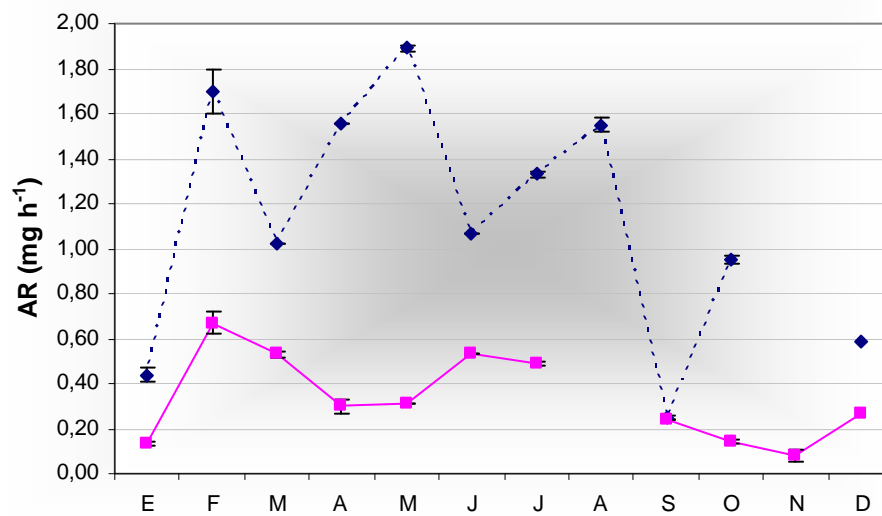
El promedio mensual de los valores de AR de cada especie de estudio estuvo comprendido entre 0.25-1.89 mg h<sup>-1</sup> (*M. galloprovincialis*) y entre 0.08-0.67 mg h<sup>-1</sup> (*X. securis*) (Tabla 6).

En la figura 16 se observa que la respuesta de *M. galloprovincialis* muestra mayor variabilidad, presentando el valor más alto en mayo (1.89 mg h<sup>-1</sup>) y el más bajo en septiembre (0.25 mg h<sup>-1</sup>). Por otro lado, el patrón de variación mensual de la tasa de absorción para *X. securis* muestra ligeras variaciones, presentando el valor más alto en febrero (0.67 mg h<sup>-1</sup>) y el más bajo en noviembre (0.08 mg h<sup>-1</sup>). Y de manera general los valores de AR más altos los presentó la especie autóctona con respecto a la especie alóctona.

Los resultados del ANOVA by Ranks muestran que tanto la especie, el mes, así como la interacción entre ambos ejercen efecto significativo sobre la AR ( $p < 0.001$ ) (Tabla 9). El Test U de Mann-Whitney mostró diferencias significativas entre la respuesta de ambas especies a lo largo de todo el periodo de estudio ( $p < 0.001$ ), exceptuando el mes de septiembre.

**Tabla 9.** Resultados de Análisis de varianza (ANOVA by Ranks). Efecto de la especie, el mes y la interacción entre ambos sobre la tasa de absorción (AR,  $\text{mg h}^{-1}$ ), medidas en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales.

Fuente de variación	df	SS	MS	F	p
<b>AR</b>					
Especie	1	109858,783	109858,783	4937,473	< 0,001
Mes	9	126754,765	14083,863	632,983	< 0,001
Especie*Mes	9	30997,333	3444,148	154,793	< 0,001
Error	128	2848,000	22,250		



**Figura 16.** Variación de la tasa de absorción (AR) de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del estudio.



**Tabla 6.** Medias y SD de los parámetros filológicos de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, registrados a lo largo del periodo de estudio. Tasa de aclaramiento (estandarizada a talla; CR), tasa de ingestión orgánica (OIR), eficiencia de absorción (AE), tasa de absorción (AR), volumen de consumo de oxígeno (VO<sub>2</sub>), volumen de excreción de amonio (VNH<sub>4</sub>-N) e índice O:N.<sup>98</sup>

ESPECIE	MES	CR L h <sup>-1</sup>	OIR mg h <sup>-1</sup>	AE %	AR mg h <sup>-1</sup>	VO <sub>2</sub> ml O <sub>2</sub> h <sup>-1</sup>	VNH <sub>4</sub> -N µg NH <sub>4</sub> -N h <sup>-1</sup>	O:N
<i>M. galloprovincialis</i>	ENERO	1,38 ± 0,07	0,79 ± 0,04	56,36 ± 0,13	0,44 ± 0,02	0,53 ± 0,04	6,42 ± 0,56	103,45
		<i>X. securis</i>	0,48 ± 0,03	0,27 ± 0,02	49,24 ± 1,24	0,13 ± 0,01	0,21 ± 0,01	8,48 ± 0,78
<i>M. galloprovincialis</i>	FEBRERO	4,14 ± 0,25	2,36 ± 0,14	71,94 ± 0,72	1,70 ± 0,10	0,68 ± 0,01	12,14 ± 0,42	70,44
		<i>X. securis</i>	1,66 ± 0,13	0,95 ± 0,07	71,01 ± 0,22	0,67 ± 0,05	0,12 ± 0,01	2,19 ± 0,22
<i>M. galloprovincialis</i>	MARZO	3,37 ± 0,00	1,55 ± 0,00	65,61 ± 0,75	1,02 ± 0,00	1,15 ± 0,02	4,85 ± 0,50	299,30
		<i>X. securis</i>	1,80 ± 0,05	0,83 ± 0,02	63,88 ± 3,22	0,53 ± 0,01	0,59 ± 0,01	5,78 ± 0,71
<i>M. galloprovincialis</i>	ABRIL	4,71 ± 0,00	2,12 ± 0,00	73,41 ± 0,06	1,56 ± 0,00	0,37 ± 0,00	7,96 ± 0,17	57,48
		<i>X. securis</i>	1,01 ± 0,10	0,46 ± 0,05	63,25 ± 1,17	0,30 ± 0,03	0,27 ± 0,02	2,57 ± 0,33
<i>M. galloprovincialis</i>	MAYO	4,59 ± 0,03	2,48 ± 0,02	76,49 ± 0,59	1,89 ± 0,01	0,47 ± 0,01	10,36 ± 1,25	56,96
		<i>X. securis</i>	0,86 ± 0,01	0,46 ± 0,00	67,30 ± 0,95	0,31 ± 0,00	0,52 ± 0,02	0,84 ± 0,07
<i>M. galloprovincialis</i>	JUNIO	2,97 ± 0,00	2,14 ± 0,00	48,79 ± 0,54	1,07 ± 0,00	0,73 ± 0,01	30,63 ± 0,50	29,68
		<i>X. securis</i>	1,25 ± 0,00	0,90 ± 0,00	57,41 ± 0,37	0,53 ± 0,00	0,55 ± 0,01	9,20 ± 0,88
<i>M. galloprovincialis</i>	JULIO	3,92 ± 0,04	2,23 ± 0,02	59,61 ± 0,27	1,33 ± 0,01	0,57 ± 0,00	26,22 ± 4,33	27,56
		<i>X. securis</i>	1,42 ± 0,04	0,81 ± 0,02	60,94 ± 0,90	0,49 ± 0,01	0,57 ± 0,01	19,42 ± 1,43
<i>M. galloprovincialis</i>	AGOSTO	4,66 ± 0,10	4,19 ± 0,09	37,65 ± 0,95	1,55 ± 0,03	0,38 ± 0,03	26,02 ± 2,78	18,40
		<i>X. securis</i>	-----	-----	41,71 ± 1,76	-----	0,41 ± 0,02	33,69 ± 3,76
<i>M. galloprovincialis</i>	SEPTIEMBRE	1,14 ± 0,03	0,41 ± 0,01	60,65 ± 0,54	0,25 ± 0,01	0,52 ± 0,01	22,96 ± 2,68	28,48
		<i>X. securis</i>	1,05 ± 0,02	0,38 ± 0,01	63,99 ± 0,25	0,24 ± 0,00	0,41 ± 0,00	14,44 ± 1,09
<i>M. galloprovincialis</i>	OCTUBRE	2,93 ± 0,06	1,55 ± 0,03	61,14 ± 0,17	0,95 ± 0,02	0,36 ± 0,00	15,69 ± 0,50	28,56
		<i>X. securis</i>	0,48 ± 0,01	0,26 ± 0,00	53,39 ± 1,28	0,14 ± 0,00	0,36 ± 0,01	10,18 ± 0,34
<i>M. galloprovincialis</i>	NOVIEMBRE	0,34 ± 0,01	0,55 ± 0,01	-----	-----	0,06 ± 0,01	3,81 ± 0,30	20,36
		<i>X. securis</i>	0,19 ± 0,01	0,31 ± 0,02	26,75 ± 0,59	0,08 ± 0,01	0,05 ± 0,00	1,04 ± 0,10
<i>M. galloprovincialis</i>	DICIEMBRE	3,32 ± 0,02	1,50 ± 0,01	39,38 ± 0,28	0,59 ± 0,00	0,41 ± 0,00	0,91 ± 0,05	555,30
		<i>X. securis</i>	1,37 ± 0,17	0,61 ± 0,08	43,18 ± 1,03	0,27 ± 0,03	0,43 ± 0,01	0,96 ± 0,07
<i>M. galloprovincialis</i>	media±SD	3,12 ± 1,46	1,82 ± 1,03	59,18 ± 12,18	1,12 ± 0,54	0,52 ± 0,26	14,00 ± 10,10	108,00
		<i>X. securis</i>	1,05 ± 0,51	0,57 ± 0,26	55,17 ± 12,88	0,34 ± 0,19	0,37 ± 0,18	9,06 ± 9,73

<sup>98</sup> En el mes de noviembre para *Mytilus galloprovincialis* no se recolectaron heces y por tanto no se ha podido calcular la AE así como las variables derivadas de ésta (AR). Por otra parte. En el mes de agosto no fue posible obtener medidas correctas del comportamiento alimentario de *Xenostrobus securis* debido a un problema técnico en el Coulter, por ello no se anotaron valores de CR y las variables derivadas de ella correspondientes a ese mes.

#### 7.1.4. Tasa de consumo de oxígeno o Volumen de oxígeno consumido ( $\text{VO}_2$ , $\text{ml h}^{-1}$ )

El  $\text{VO}_2$  en promedio para *M. galloprovincialis* y *X. securis* varió entre 0.06-1.15 y 0.05-0.59  $\text{ml h}^{-1}$ , respectivamente (Tabla 6). La tasa de consumo de oxígeno de *M. galloprovincialis* muestra una tendencia decreciente de marzo a noviembre, con valores relativamente altos en marzo (1.15  $\text{ml h}^{-1}$ ), junio (0.73  $\text{ml h}^{-1}$ ) y septiembre (0.52  $\text{ml h}^{-1}$ ). Para *X. securis* se observa que presenta valores estables de marzo a octubre exceptuando abril. Tanto al inicio como a finales del año se observan mayores variaciones. Por otro lado, presenta el pico más alto en marzo (0.59  $\text{ml h}^{-1}$ ) y el más bajo en noviembre (0.05  $\text{ml h}^{-1}$ ), los que coinciden con los picos altos y bajos observados en *M. galloprovincialis* (Fig. 17 A).

En la tabla 10, se presentan los resultados obtenidos del análisis estadístico (ANOVA by Ranks), en la que se observa que la especie, el mes así como la interacción entre ambos ejercen efecto significativo sobre la variable ( $p < 0.001$ ). Con el Test de U de Mann Whitney se encontró diferencias significativas entre grupos de meses, diferenciando los meses que van de enero a junio y de agosto a septiembre.

**Tabla 10.** Resultados de Análisis de varianza (ANOVA by Ranks). Efecto de los factores especie, mes e interacción entre ambos factores sobre el volumen de oxígeno consumido ( $\text{VO}_2$ ,  $\text{ml h}^{-1}$ ). Medidas en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales.

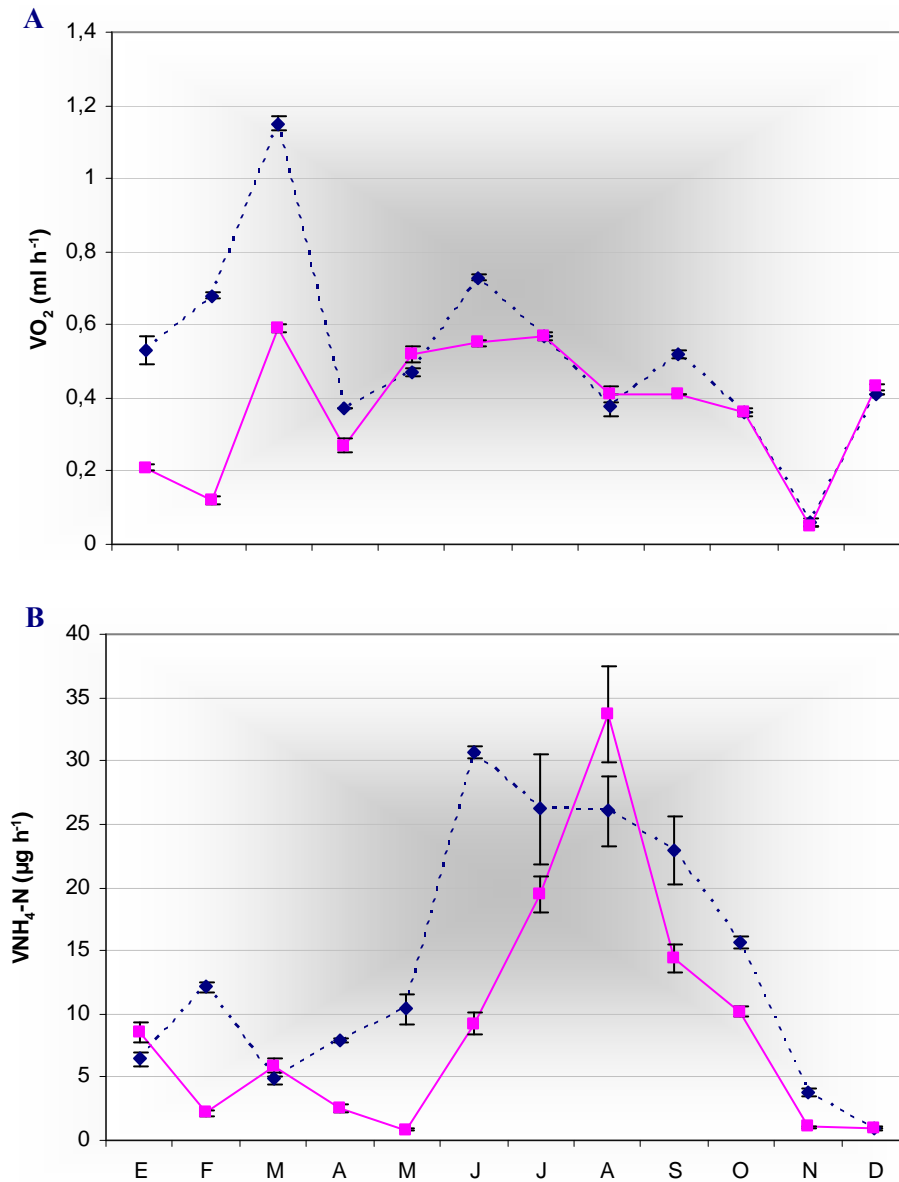
Fuente de variación	df	SS	MS	F	p
<b><math>\text{VO}_2</math></b>					
Especie	1	2090,89	2090,89	234,13	< 0,001
Mes	11	22469,33	2042,67	228,73	< 0,001
Especie*Mes	11	6109,11	555,37	62,19	< 0,001
Error	48	428,67	8,93		

#### 7.1.5. Tasa de excreción o volumen de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ , $\mu\text{g h}^{-1}$ )

El  $\text{VNH}_4\text{-N}$  de la especie autóctona osciló dentro de un rango que en promedio va de 0.91 y 30.63  $\mu\text{g h}^{-1}$ . En la especie alóctona el rango de  $\text{VNH}_4\text{-N}$  varió entre 0.84 y 33.69  $\mu\text{g h}^{-1}$  (Tabla 6). En la figura 17 B se observa un patrón bien definido en la tasa de excreción de ambas especies, con tasas de excreción relativamente bajas de enero a mayo, y notables incrementos en lo que va de junio a octubre y a finales de año un descenso a

valores similares a los registrados al inicio del año. Sin embargo, en la misma figura se observa que los picos más altos de la tasa de excreción para ambas especies difieren, siendo en junio para *M. galloprovincialis* ( $30.63 \mu\text{g h}^{-1}$ ) y para *X. securis* en agosto ( $33.69 \mu\text{g h}^{-1}$ )

En los resultados del ANOVA de dos vías se observa que la especie, el mes y la interacción entre ambos ejercen un efecto significativo sobre la tasa de excreción de amonio ( $p < 0.001$ ) (Tabla 11). Estas diferencias significativas son evidentes durante casi todo el periodo experimental exceptuando los meses de marzo y diciembre (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ).



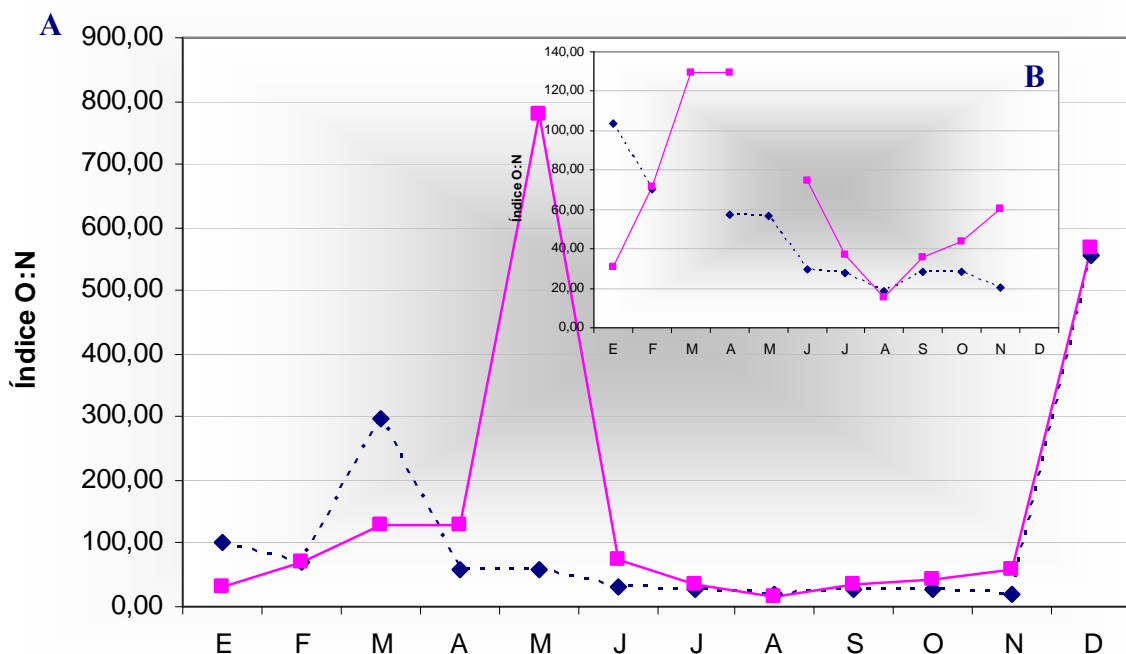
**Figura 17.** Variación en las respuestas del volumen de oxígeno consumido (VO<sub>2</sub>) (A) y volumen de excreción de amonio (VNH<sub>4</sub>-N) (B), de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del estudio.

### 7.1.6. Índice O:N

Los valores medios de O:N oscilaron entre 18.40 y 555.30 en *M. galloprovincialis*, y entre 15.20 y 778.28 en *X. securis* (Tabla 6).

Exceptuando los meses de marzo y diciembre en los que se observan valores promedios atípicos (299.30 y 555.30, respectivamente) durante el periodo de estudio (Fig. 18 A), el comportamiento de *M. galloprovincialis* presenta una tendencia en O:N que disminuye de enero a agosto. Sin embargo, los valores de O:N por debajo de 30 se observan a partir del mes de junio hasta noviembre (Fig. 18 B). Por otro lado, exceptuando los meses de mayo y diciembre en los que también se observan valores promedio atípicos en la respuesta de *X. securis* (778.28 y 565.78, respectivamente) (Fig. 18 A), el índice O:N incrementa los valores de O:N de enero a marzo, para luego experimentar un descenso de este índice hasta el valor más bajo observado en el mes de agosto (15.20). Durante los últimos tres meses (septiembre a noviembre) el índice O:N nuevamente presenta un incremento que va de 35.55 a 60.21 (Fig. 18 B),

Los resultados del análisis estadístico (ANOVA dos vías) indican que la especie y el mes, así como la interacción entre ambos (especie  $\times$  mes) ejercen efecto significativo sobre la variable ( $p < 0.001$ ) (Tabla 11). Para los meses de febrero y diciembre no se encontraron diferencias significativas entre la respuesta de ambas especies (Test de Tukey:  $p > 0.05$ ).



**Figura 18.** Variación en las respuestas del índice O:N registrada a lo largo de todo el periodo de estudio (A) y mostrando el comportamiento sin considerar los valores atípicos (B), de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y *Xenostrobus securis* (—■—).

**Tabla 11.** Resultados de Análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie, el mes y la interacción sobre el volumen de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ,  $\mu\text{g h}^{-1}$ ) e índice O:N, medidas en los mitilidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales.

Fuente de Variación	SS	df	MS	F	p
<b>Vol. de amonio excretado</b>					
Especie	8,605	1	8,605	1003,141	<0.001
Mes	73,240	11	6,658	776,143	<0.001
Especie × Mes	12,899	11	1,173	136,694	<0.001
Error	0,412	48	0,009		
<b>Índice O:N</b>					
Especie	2,167	1	2,167	300,954	<0.001
Mes	66,420	11	6,038	838,723	<0.001
Especie × Mes	15,834	11	1,439	199,941	<0.001
Error	0,346	48	0,007		

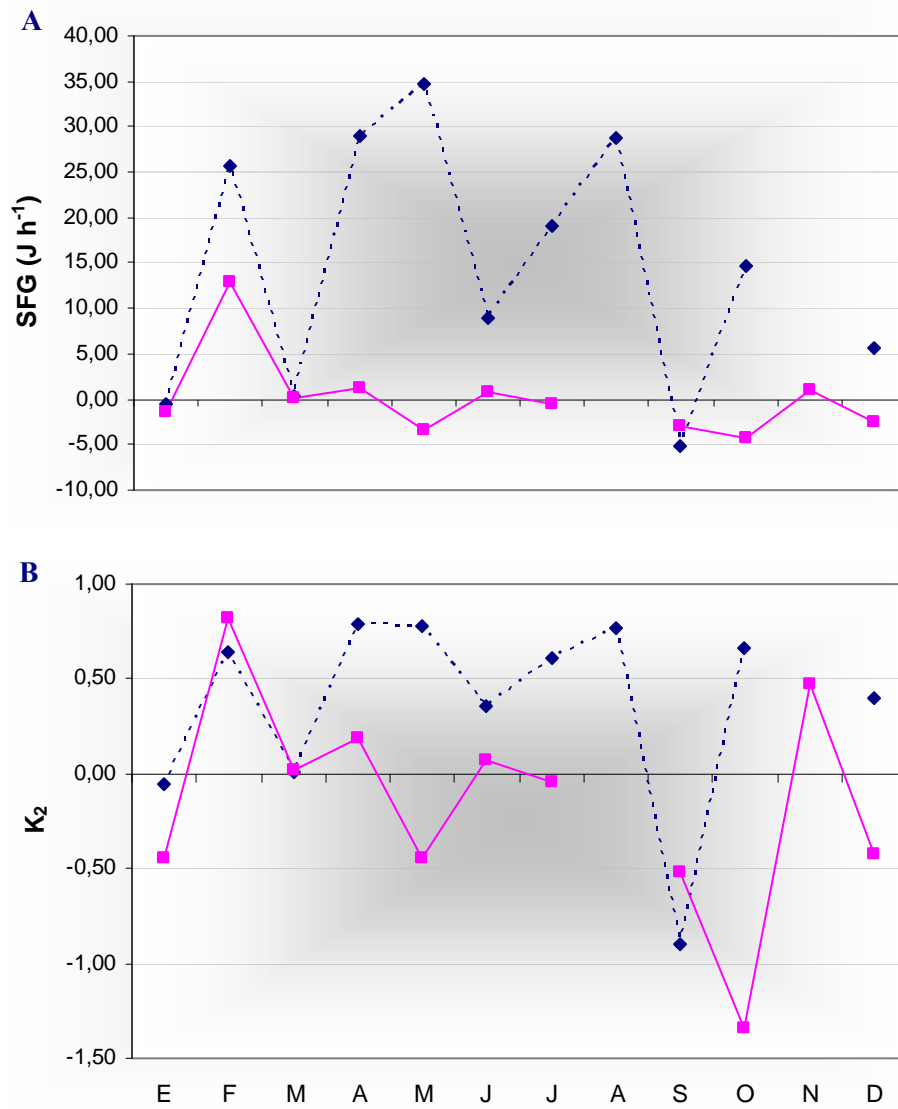
### 7.1.7. Scope For Growth (SFG, $\text{J h}^{-1}$ ) y Eficiencia neta del crecimiento ( $\text{K}_2$ )

A lo largo del periodo de estudio el SFG en *M. galloprovincialis* estuvo comprendido en un rango entre  $-5.26$  y  $34.71 \text{ J h}^{-1}$  y en *X. securis* entre  $-4.30$  y  $13.22 \text{ J h}^{-1}$  (Tabla 12).

Los resultados del análisis estadístico (ANOVA by Ranks) muestran que tanto la especie, el mes así como la interacción entre ambos ejercen un efecto significativo sobre la SFG ( $p < 0.001$ ) (Tabla 13). Por otro lado, exceptuando el mes de marzo, en donde no se encontraron diferencias significativas (Test de U de Mann-Whitney,  $p > 0.05$ ), la especie autóctona es la que presenta en su mayoría los valores significativamente más altos a lo largo del periodo de estudio ( $p < 0.001$ ) (Fig. 19 A).

Para la  $\text{K}_2$  en la especie autóctona a lo largo del periodo de estudio comprendió un rango entre  $-0.90$  a  $0.79$  y en la especie alóctona se observa un rango entre  $-1.34$  y  $0.84$  (Tabla 12).

El ANOVA by Ranks, mostró que tanto la especie, el mes así como la interacción entre ambos ejercen un efecto significativo sobre la  $\text{K}_2$  ( $p < 0.001$ ) (Tabla 13). Por otro lado, solo durante el mes de marzo no se observaron diferencias significativas entre la respuesta de ambas especies (Test U de Mann-Whitney,  $p > 0.05$ ). En el resto del periodo de estudio (excepto agosto, septiembre y noviembre) la especie autóctona registró valores significativamente más altos con respecto al de la especie alóctona (Test U de Mann-Whitney,  $p < 0.01$ ) (Fig. 19 B).



**Figura 19.** Variación de Scope for growth (SFG) (A) y eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ ) (B) de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del estudio.

**Tabla 12.** Balance energético (medias y SD). Estudio bajo condiciones naturales ambientales para *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*. I= Ración Ingerida (J/h), A= Ración Absorbida (J/h), R= Ración consumida como Respiración (J/h), E= Ración consumida como Excreción (J/h), SFG= Scope For Growth (J/h), K2= Eficiencia Neta del Crecimiento.

ESPECIE	MES	I J h <sup>-1</sup>	A J h <sup>-1</sup>	R J h <sup>-1</sup>	E J h <sup>-1</sup>	SFG J h <sup>-1</sup>	K <sub>2</sub>
	<b>ENERO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		18,49 ± 1,00	10,42 ± 0,56	10,81 ± 0,73	0,16 ± 0,01	-0,56	-0,05
<i>X. securis</i>		6,40 ± 0,47	3,15 ± 0,23	4,27 ± 0,20	0,21 ± 0,02	-1,37	-0,44
	<b>FEBRERO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		55,43 ± 3,40	39,87 ± 2,45	13,90 ± 0,27	0,30 ± 0,01	25,65	0,64
<i>X. securis</i>		22,29 ± 1,70	15,83 ± 1,21	2,53 ± 0,10	0,05 ± 0,01	13,22	0,84
	<b>MARZO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		36,48 ± 0,00	23,93 ± 0,00	23,45 ± 0,44	0,12 ± 0,01	0,33	0,01
<i>X. securis</i>		19,43 ± 0,54	12,41 ± 0,34	12,05 ± 0,22	0,14 ± 0,02	0,20	0,02
	<b>ABRIL</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		49,83 ± 0,00	36,58 ± 0,00	7,44 ± 0,08	0,20 ± 0,00	28,93	0,79
<i>X. securis</i>		10,70 ± 1,07	6,77 ± 0,68	5,39 ± 0,48	0,06 ± 0,01	1,31	0,19
	<b>MAYO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		58,19 ± 0,39	44,51 ± 0,30	9,53 ± 0,26	0,26 ± 0,03	34,71	0,78
<i>X. securis</i>		10,90 ± 0,08	7,34 ± 0,05	10,61 ± 0,42	0,02 ± 0,00	-3,31	-0,45
	<b>JUNIO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		50,25 ± 0,00	24,52 ± 0,00	14,79 ± 0,25	0,76 ± 0,01	8,94	0,36
<i>X. securis</i>		21,18 ± 0,08	12,16 ± 0,05	11,10 ± 0,17	0,23 ± 0,02	0,82	0,07
	<b>JULIO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		52,52 ± 0,58	31,31 ± 0,35	11,53 ± 0,07	0,65 ± 0,11	19,11	0,61
<i>X. securis</i>		18,96 ± 0,49	11,55 ± 0,30	11,56 ± 0,17	0,48 ± 0,04	-0,50	-0,04
	<b>AGOSTO</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		98,55 ± 2,01	37,11 ± 0,76	7,77 ± 0,54	0,65 ± 0,07	28,68	0,77
<i>X. securis</i>		-----	-----	8,29 ± 0,34	0,84 ± 0,09	-----	-----
	<b>SEPTIEMBRE</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		9,70 ± 0,24	5,88 ± 0,14	10,56 ± 0,23	0,57 ± 0,07	-5,26	-0,90
<i>X. securis</i>		8,96 ± 0,16	5,73 ± 0,10	8,32 ± 0,05	0,36 ± 0,03	-2,96	-0,52
	<b>OCTUBRE</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		36,48 ± 0,75	22,30 ± 0,46	7,29 ± 0,10	0,39 ± 0,01	14,61	0,66
<i>X. securis</i>		6,00 ± 0,11	3,21 ± 0,06	7,24 ± 0,15	0,25 ± 0,01	-4,30	-1,34
	<b>NOVIEMBRE</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		12,87 ± 0,27	-----	1,26 ± 0,11	0,09 ± 0,01	-----	-----
<i>X. securis</i>		7,30 ± 0,56	1,95 ± 0,15	1,01 ± 0,08	0,03 ± 0,00	0,92	0,47
	<b>DICIEMBRE</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		35,15 ± 0,21	13,84 ± 0,08	8,24 ± 0,09	0,02 ± 0,00	5,57	0,40
<i>X. securis</i>		14,44 ± 1,82	6,24 ± 0,78	8,81 ± 0,24	0,02 ± 0,00	-2,61	-0,44
	<b>media±SD</b>						
<i>M. galloprovincialis</i>		42,83	26,39	11,39	0,37	14,61	0,37
<i>X. securis</i>		13,32	7,85	7,54	0,17	0,13	-0,15

**Tabla 13.** Resultados de Análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie, el mes y la interacción sobre el Scope for growth (SFG, J h<sup>-1</sup>) y K<sub>2</sub>, medidas en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales.

Fuente de variación	df	SS	MS	F	p
<b>SFG</b>					
Especie	1	80808,348	80808,348	3482,649	< 0,001
Mes	9	141498,469	15722,052	677,583	< 0,001
Especie*Mes	9	85774,222	9530,469	410,741	< 0,001
Error	128	2970,000	23,203		
<b>K2</b>					
Especie	1	60193,391	60193,391	2081,803	< 0,001
Mes	9	158624,000	17624,889	609,561	< 0,001
Especie*Mes	9	84496,988	9388,554	324,705	< 0,001
Error	128	3701,000	28,914		

## 7.2. Relaciones entre variables ambientales y la respuesta fisiológica de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*

En la sección anterior se han observado diferencias significativas en el comportamiento fisiológico de ambas especies. Teniendo en cuenta esto, se va a comparar el efecto de las características ambientales sobre las respuestas fisiológicas de cada especie de estudio. El ajuste de estas relaciones se ha abordado desde dos perspectivas: Para cada especie (*M. galloprovincialis* y *X. securis*) en primer lugar se presentan las relaciones funcionales que describen el efecto marginal de cada variable ambiental sobre el comportamiento fisiológico. En segundo lugar, se describe el efecto conjunto de las características ambientales sobre cada variable fisiológica.

### 7.2.1. Efecto marginal de cada variable ambiental sobre el comportamiento fisiológico de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*

#### 7.2.1.1. Tasa de aclaramiento (CR, L h<sup>-1</sup>)

Para la tasa de aclaramiento se encontró una mejor relación con la salinidad y la MPO



**CR vs. S**

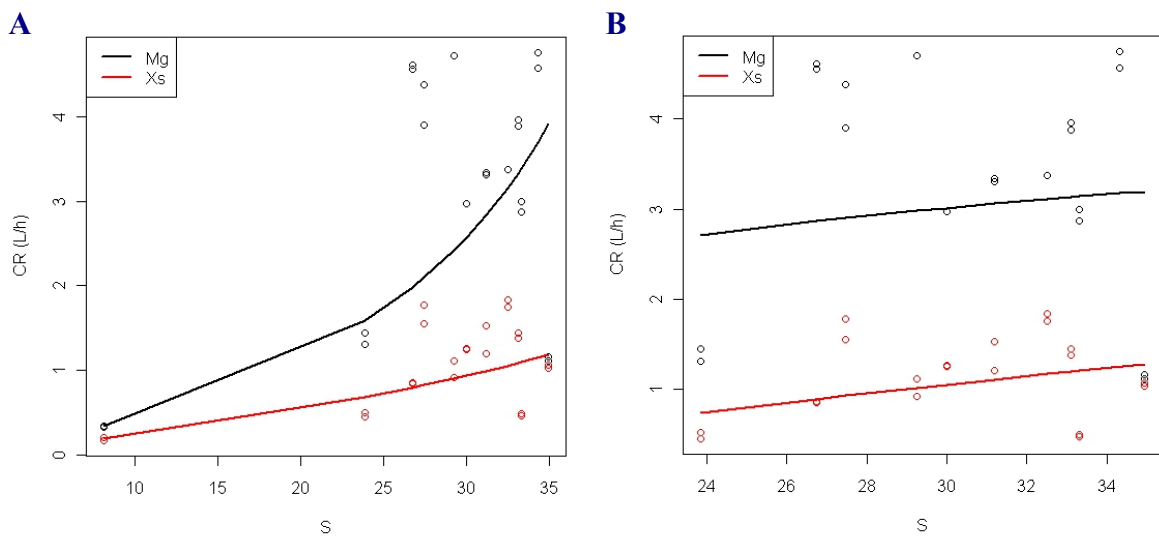
La relación CR vs. S se ajusta a un modelo *doble recíproco* con  $R^2$  de 91.01% y 85.23% para *M. galloprovincialis* y *X. securis*, respectivamente. Las ecuaciones de los modelos son:

$$CR_{Mg} = 1/(-0.55134 + 28.2087/S)$$

(n=84,  $R^2=0.9101$ ,  $p<0.001$ )

$$CR_{Xs} = 1/(-0.47464 + 46.0934/S)$$

(n=88,  $R^2=0.8523$ ,  $p<0.001$ )



**Figura 20.** Relación entre la salinidad (‰) y la tasa de aclaramiento (CR) de *Mytilus galloprovincialis* (Mg) y *Xenostrobus securis* (Xs). Considerando todos los datos (A) y sin considerar el valor atípico de la salinidad registrado durante el mes de noviembre (B), estudiados bajo ambiente natural.

En la figura 20 A se observa que estos ajustes están fuertemente influenciados por el valor atípico de la salinidad registrado en el mes de noviembre. De modo que no reflejan la relación real existente entre la CR y la salinidad. Sin embargo, cuando eliminamos el dato atípico no existe relación de dependencia entre CR y S en la especie autóctona, mientras que para la especie alóctona se obtiene una dependencia lineal muy débil ( $R^2=0.0115$ ,  $p>0.05$  y  $R^2=0.1280$ ,  $p<0.01$  para la especie autóctona y alóctona, respectivamente) (Fig. 20 B).

## CR vs. MPO

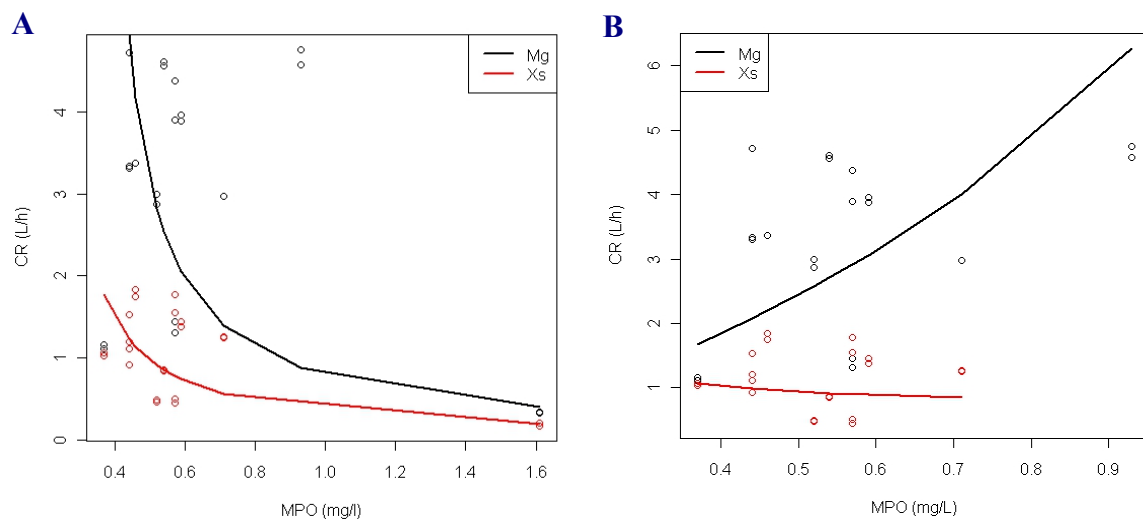
El modelo *recíproco de Y* muestra una dependencia relativamente fuerte entre la CR y MPO en ambas especies de estudio, con  $R^2$  de 67.90% y 78.27% para *M. galloprovincialis* (Mg) y *X. securis* (Xs), respectivamente, y se representa bajo las siguientes ecuaciones:

$$CR_{Mg} = 1/(-0.635205 + 1.90305 * MPO)$$

(n=84,  $R^2=0.6790$ ,  $p<0.001$ )

$$CR_{Xs} = 1/(-0.733001 + 3.50765 * MPO)$$

(n=88,  $R^2=0.7827$ ,  $p<0.001$ )



**Figura 21.** Relación entre la materia particulada orgánica (MPO) y la tasa de aclaramiento (CR) de *Mytilus galloprovincialis* (Mg) y *Xenostrobus securis* (Xs). Considerando todos los datos (A) y sin considerar el valor atípico de MPO observado durante el mes de noviembre (B), estudiados bajo ambiente natural.

En la figura 21 A se observa que la CR presenta un decrecimiento casi exponencial en función de la fracción orgánica del alimento, sin embargo se puede observar que esta dependencia está fuertemente influenciada por el valor atípico de la MPO observado durante el mes de noviembre (Tabla 2). De modo que esta relación no refleja la relación real existente entre ambas variables. Ahora bien como se aprecia en la figura 21 B, cuando eliminamos el dato atípico, esta relación entre las variables es muy débil para la especie autóctona y para la especie alóctona no muestra dependencia ( $R^2=0.2650$ ,  $p<0.001$  y  $R^2=0.0153$ ,  $p>0.1$ , para la especie autóctona y alóctona, respectivamente).

Como se ha observado en los resultados anteriores los datos atípicos de salinidad y MPO observados en el mes de noviembre introducen un fuerte sesgo en la estimación del

efecto de estas variables sobre el comportamiento fisiológico de las especies de estudio. Por lo tanto, para evitar este error en los ajustes se han descartado para el resto de los análisis los datos correspondientes al mes de noviembre.

### 7.2.1.2. Tasa de ingestión orgánica (OIR, mg h<sup>-1</sup>)

Para esta variable fisiológica de ambas especies de estudio se obtuvieron mejores modelos de ajuste en relación a la MPO y al volumen empaquetado.

#### OIR vs. MPO

Se muestran los resultados de los ajustes al modelo lineal para describir la relación entre OIR y MPO en ambas especies de estudio. Las ecuaciones de los modelos ajustados son:

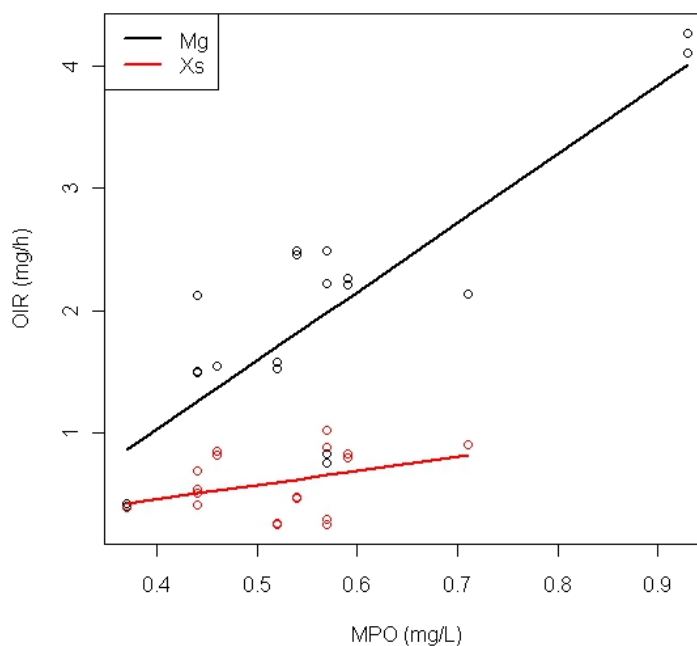
$$\text{OIR}_{\text{Mg}} = -1.23045 + 5.64091 * \text{MPO}$$

(n=76, R<sup>2</sup>=0.6973, p<0.001)

$$\text{OIR}_{\text{Xs}} = -0.0107293 + 1.15975 * \text{MPO}$$

(n=80, R<sup>2</sup>=0.1802, p<0.001)

Los estadísticos R<sup>2</sup> indican que los modelos explican un 69.73% y un 18.02% de la variabilidad en OIR, indicando una relación moderadamente fuerte entre las variables para *M. galloprovincialis* y relativamente débil en *X. securis*, respectivamente.



**Figura 22.** Relación entre la materia particulada orgánica (MPO) y la tasa de ingestión orgánica (OIR) de *Mytilus galloprovincialis* (Mg) y *Xenostrobus securis* (Xs), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

La tasa de ingestión orgánica se ve afectada positivamente al incrementar la MPO. Con una MPO de  $0.56 \text{ mg L}^{-1}$  (valor medio registrado a lo largo de todo el periodo de estudio, sin considerar el dato atípico) se obtendría para la especie autóctona una OIR predicha de  $1.93 \text{ mg h}^{-1}$ , y para la especie alóctona una OIR de  $0.64 \text{ mg h}^{-1}$ . Estos valores son próximos a los registrados en la tabla 6.

### OIR vs. Vol. empaquetado

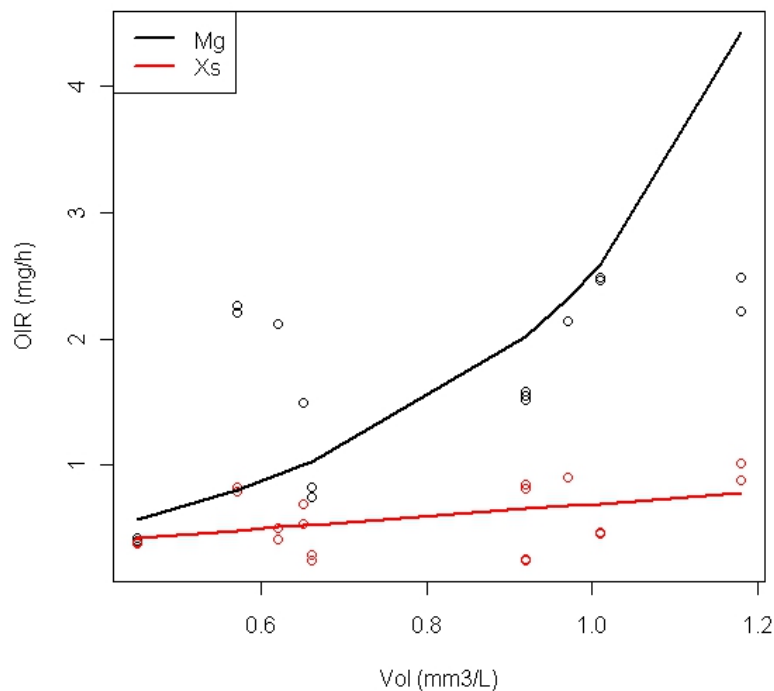
El modelo *doble recíproco* muestra una dependencia moderadamente fuerte entre la OIR y Vol. empaquetado en la especie autóctona, mientras que esta dependencia para la especie alóctona es relativamente débil, la cual sigue un modelo *lineal*. Esto se representa bajo las siguientes ecuaciones:

$$\text{OIR}_{\text{Mg}} = 1/(-0.819959 + 1.16352/\text{Vol. emp})$$

(n=76,  $R^2=0.5633$ ,  $p<0.001$ )

$$\text{OIR}_{\text{Xs}} = 0.211071 + 0.481043 \cdot \text{Vol. emp.}$$

(n=80,  $R^2=0.1803$ ,  $p<0.001$ )



**Figura 23.** Relación entre el volumen empaquetado (Vol) y la tasa de ingestión orgánica (OIR) de *Mytilus galloprovincialis* (Mg) y *Xenostrobus securis* (Xs), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

Como puede observarse en la figura 23 en la especie autóctona la OIR aumenta exponencialmente con el volumen empaquetado, mientras que en la respuesta de la especie alóctona se aprecia un ligero incremento lineal.

Al asumir un volumen empaquetado medio de  $0.78 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$  se obtendría una OIR para *M. galloprovincialis* de  $1.49 \text{ mg h}^{-1}$ , y para *X. securis* una OIR de  $0.59 \text{ mg L}^{-1}$ .

### 7.2.1.3. Eficiencia de Absorción (AE)

La AE muestra una relación significativa con la calidad del alimento ( $Q_1$ , MPT/MPO).

#### AE vs. $Q_1$

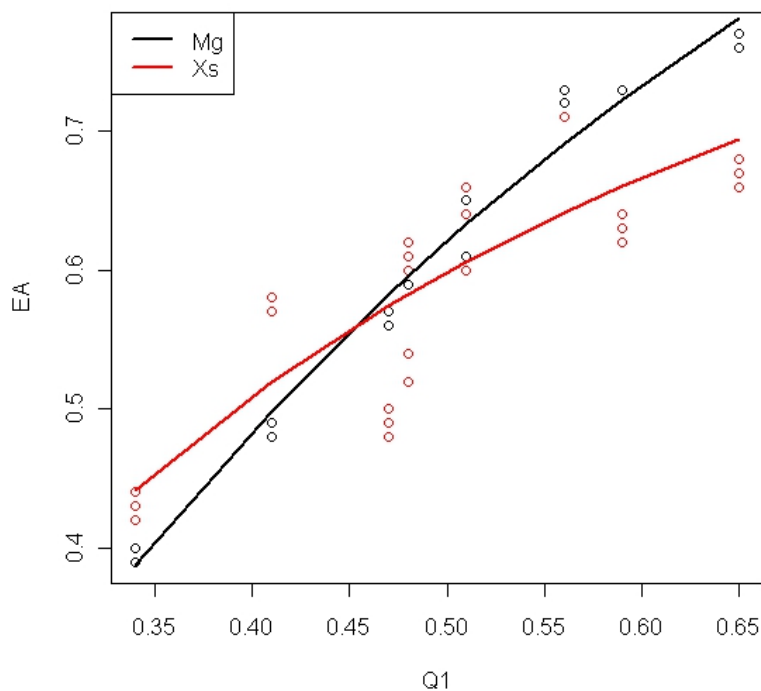
Se observa una relación relativamente fuerte entre la AE y  $Q_1$ . Dicha relación se ajusta mediante el modelo *curva-S* con  $R^2$  de 96.92% y 75.89% para *M. galloprovincialis* y *X. securis* respectivamente, siguiendo las ecuaciones:

$$AE_{Mg} = \exp(0.593324 - 0.537773/Q_1)$$

(n=33,  $R^2=0.9692$ ,  $p<0.001$ )

$$AE_{Xs} = \exp(0.198694 - 0.358636/Q_1)$$

(n=33,  $R^2=0.7589$ ,  $p<0.001$ )



**Figura 24.** Relación entre la calidad del alimento ( $Q_1$ ) y la eficiencia de absorción (AE) de *Mytilus galloprovincialis* (Mg) y *Xenostrobus securis* (Xs), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

En la gráfica 24 se observa un aumento exponencial de la AE con respecto a la  $Q_1$  en ambas especies, siendo más acusado en *M. galloprovincialis*. Si bien para el caso de *X. securis* se observa que para valores de  $Q_1$  mayores de 0.45 el aumento de AE es más lento.

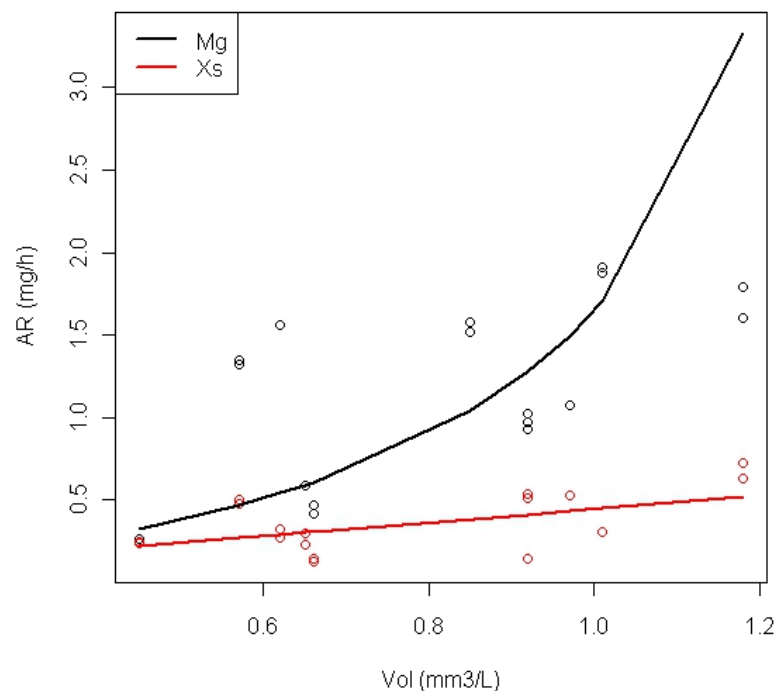
Asumiendo una  $Q_1$  de 0.48 (valor medio durante todo el periodo de estudio) obtendríamos una AE estimada del 59 y 56% respectivamente para *M. galloprovincialis* y *X. securis*. Estos valores son muy próximos a los observados (Tabla 6).

#### 7.2.1.4. Tasa de absorción (AR, mg h<sup>-1</sup>)

En *M. galloprovincialis* se encontró una relación relativamente fuerte entre la AR y el Vol. empaquetado, siguiendo un modelo *doble recíproco*, mientras que para *X. securis* la relación es relativamente débil y sigue un modelo *lineal*, siguiendo las ecuaciones:

$$AR_{Mg} = 1/(-1.40328 + 2.01068/Vol. emp) \\ (n=76, R^2=0.6025, p<0.001)$$

$$AR_{Xs} = 0.0413807 + 0.402037 * Vol. emp \\ (n=80, R^2=0.2632, p<0.001)$$



**Figura 25.** Relación entre el volumen empaquetado (Vol) y la tasa de absorción (AR) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

Como se observa en la figura 25 en la especie autóctona tasa de absorción incrementa exponencialmente con el volumen empaquetado, mientras que para la especie alóctona este incremento es lineal. La dependencia entre ambas variables es mucho más acusada en la especie autóctona.

Suponiendo el valor promedio del volumen empaquetado registrado durante todo el periodo experimental ( $0.78 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ), se obtiene una predicción de AR de 1.08 y 0.36  $\text{mg h}^{-1}$  para *M. galloprovincialis* y *X. securis*, respectivamente. Valores muy próximos a los observados (Tabla 6).

#### 7.2.1.5. Tasa o volumen de consumo de oxígeno ( $\text{VO}_2$ , $\text{ml h}^{-1}$ )

El  $\text{VO}_2$  mostró relación con la temperatura (T).

#### $\text{VO}_2$ vs T

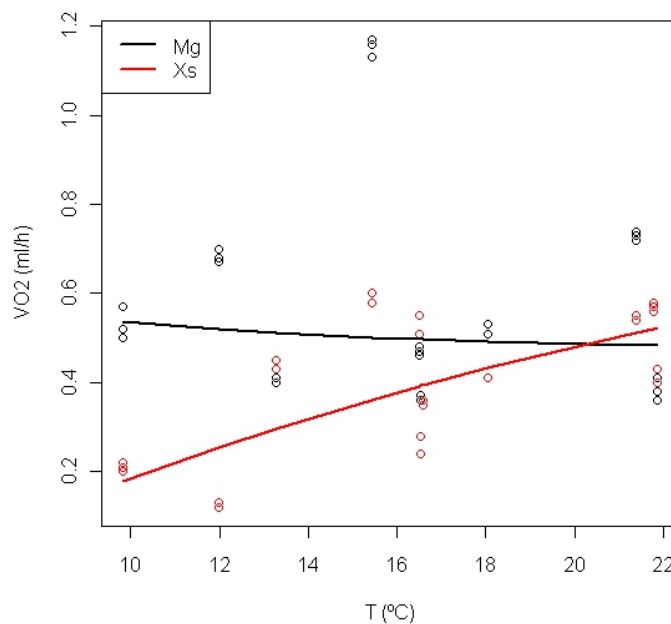
En la relación entre  $\text{VO}_2$  y la T aunque el mejor ajuste de dependencia es al modelo *curva-S* para ambas especies, en la especie autóctona la relación no es significativa. La expresión de los modelos sigue las siguientes ecuaciones:

$$\text{VO}_{2\text{Mg}} = \exp(-0,746638 + 1,64057/T)$$

(n= 33,  $R^2=0.0064$ ,  $p>0.1$ )

$$\text{VO}_{2\text{Xs}} = \exp(0,229598 - 19,241/T)$$

(n=33,  $R^2=0.4664$ ,  $p<0.001$ )



**Figura 26.** Relación entre la temperatura (T) y el volumen de oxígeno consumido ( $\text{VO}_2$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

En la gráfica 26 se observa que no existe dependencia del  $\text{VO}_2$  con respecto a la T en la especie autóctona, sin embargo para la especie alóctona existe una relación moderadamente fuerte entre las variables, aumentando exponencialmente el  $\text{VO}_2$ , con respecto al aumento de la T.

7.2.1.6. Tasa o volumen de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ,  $\mu\text{g h}^{-1}$ )

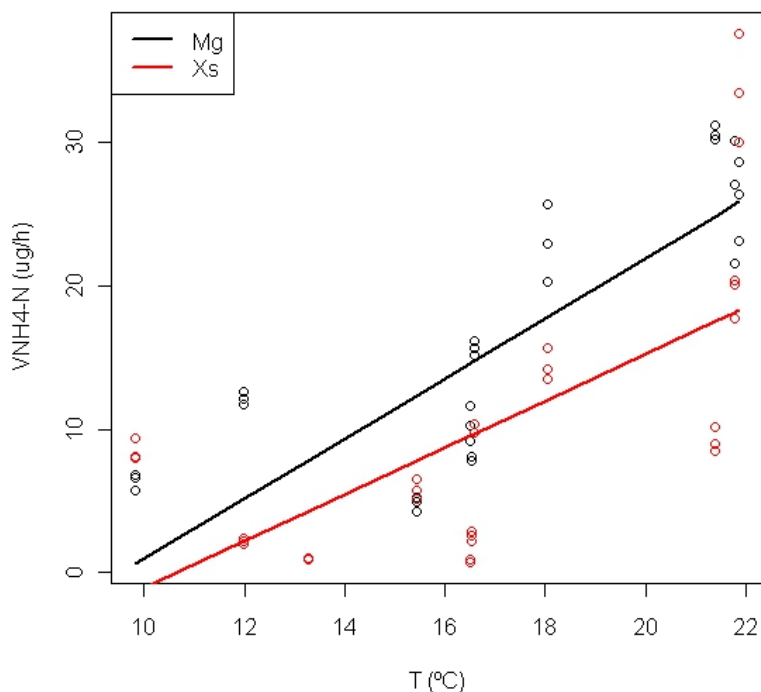
Para el volumen de excreción de amonio se encontró que la temperatura es la variable con la que presenta una relación moderadamente fuerte. Para la respuesta de ambas especies el modelo que mejor se ajusta a esta relación es el lineal, y se presenta bajo las siguientes ecuaciones:

$$\text{VNH}_4\text{-N}_{\text{Mg}} = -19.9658 + 2.09573 * T$$

$$(n=33, R^2=0.6752, p<0.001)$$

$$\text{VNH}_4\text{-N}_{\text{Xs}} = -17.3149 + 1.62837 * T$$

$$(n=33, R^2=0.4282, p<0.001)$$



**Figura 27.** Relación entre la temperatura (T) y el volumen de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

El incremento de la temperatura afecta positivamente al volumen de excreción de amonio en ambas especies (Fig. 27).

Al sustituir dentro de la ecuación un valor promedio de temperatura de 16.49 °C (valor medio registrado durante todo el periodo de estudio) el  $\text{VNH}_4\text{-N}$  estimado sería de 14.59 y 9.54  $\mu\text{g h}^{-1}$  para *M. galloprovincialis* y *X. securis*, respectivamente.



## 7.2.1.7. Scope for growth (SFG)

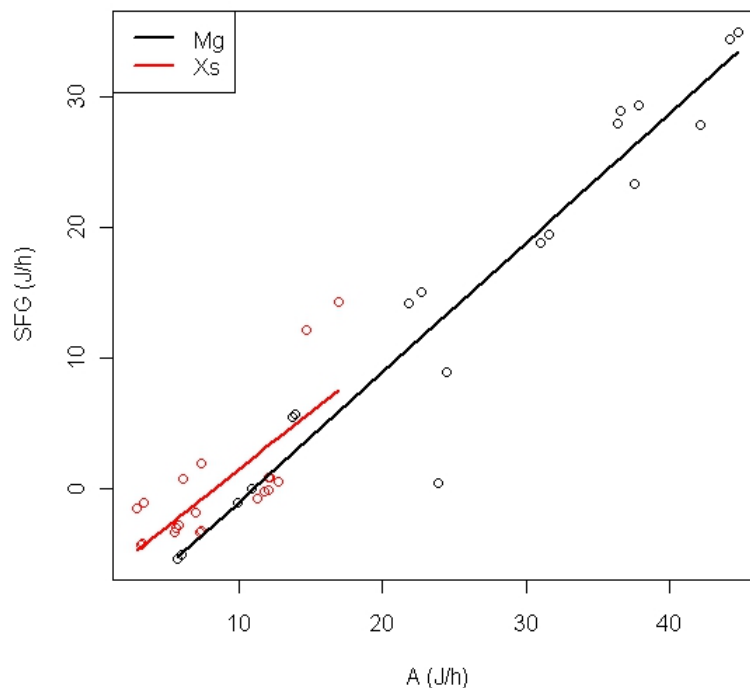
Se observó una relación lineal entre el SFG y la energía absorbida (A). Los  $R^2$  indican una relación relativamente fuerte para *M. galloprovincialis* y una relación moderadamente fuerte para *X. securis*. Esta relación se describe bajo la siguiente ecuación:

$$\text{SFG}_{\text{Mg}} = -11.0312 + 0.994496 \cdot A$$

$$(n=76, R^2=0.9205, p<0.001)$$

$$\text{SFG}_{\text{Xs}} = -7.35982 + 0.877919 \cdot A$$

$$(n=80, R^2=0.5706, p<0.001)$$



**Figura 28.** Relación entre la energía o ración absorbida ( $A$ ,  $\text{J h}^{-1}$ ) y el scope for growth (SFG,  $\text{J h}^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

En general se observa un aumento lineal de SFG en relación a la ración absorbida. Por otro lado en la gráfica también se observa que el rango de  $A$  para la especie alóctona es menor con respecto a la que presenta la especie autóctona, además que dentro de ese rango ( $1.95 - 15.83 \text{ J h}^{-1}$ ), la SFG de la especie alóctona es mayor.

### 7.2.1.8. Eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ )

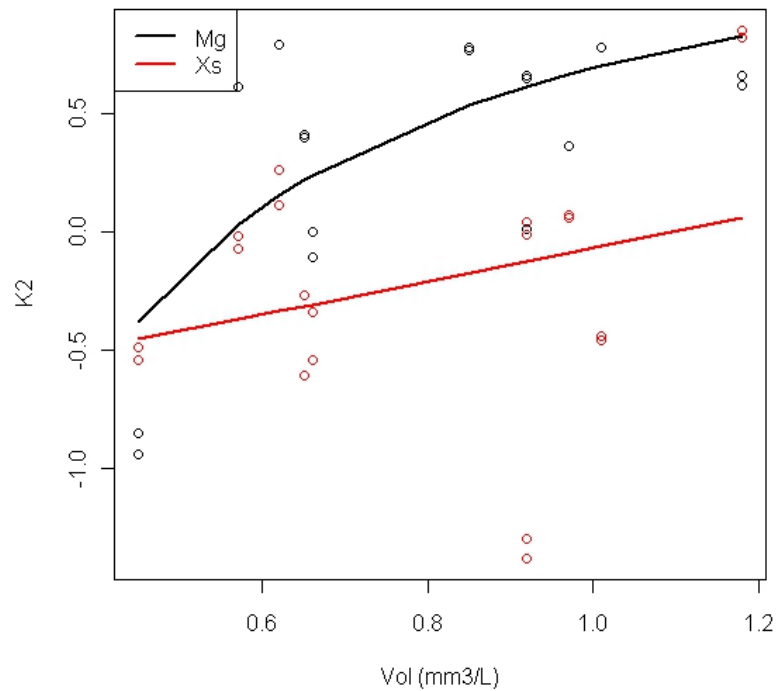
De las variables ambientales el volumen empaquetado mostró una mejor relación con la variable dependiente, siendo una relación moderadamente fuerte para la especie autóctona y relativamente débil para la alóctona. Los modelos *recíproco de X* y *lineal* procuran el mejor ajuste para la respuesta de *M. galloprovincialis* y *X. securis* respectivamente. Estos ajustes se expresan bajo las siguientes ecuaciones:

$$K_{2Mg} = 1.57067 - 0.879179/\text{Vol. emp.}$$

$$(n=76, R^2=0.4933, p<0.001)$$

$$K_{2Xs} = -0.772715 + 0.704044 * \text{Vol. emp.}$$

$$(n=80, R^2=0.0824, p<0.01)$$



**Figura 29.** Relación entre el volumen empaquetado (Vol) y la eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

En la figura 29 se observa que al incrementar el volumen empaquetado la  $K_2$  va en un aumento exponencial, mientras que en la especie alóctona este crecimiento es lineal.

### **7.2.2. Efecto conjunto de las características ambientales sobre el comportamiento fisiológico de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis***

El efecto global de las características ambientales sobre cada una de las variables fisiológicas se ha analizado mediante el ajuste de un modelo de regresión múltiple por etapas (Stepwise Regression). Para seleccionar las variables que nos intervienen en cada modelo es necesario realizar el análisis de correlación de Pearson. A continuación se presentan los resultados de los análisis.

#### **7.2.2.1. Análisis de correlación de Pearson**

Teniendo en cuenta los valores atípicos de S y MPO registrados en el mes de noviembre y el error que pueden causar en la estimación de las relaciones de dependencia vamos a comparar las correlaciones obtenidas con todos los datos (Tabla 14) y eliminando el mes de noviembre (Tabla 15).

**Tabla 14.** Coeficientes de correlación de Pearson (r) de las variables fisiológicas entre sí y con las variables ambientales. Las variables fisiológicas corresponden a un mejillón estandarizado a 60 mm y 1 g, siendo los valores de r subrayados los correspondientes a *Xenostrobus securis*. CR=Tasa de aclaramiento ( $L h^{-1}$ ), OIR=tasa de ingestión orgánica ( $mg L^{-1}$ ), AE=eficiencia de absorción, AR=tasa de absorción ( $AR, mg h^{-1}$ ),  $VO_2$ =volumen de consumo de oxígeno ( $ml h^{-1}$ ),  $VNH_4-N$ =volumen de excreción de amonio ( $\mu g h^{-1}$ ), SFG= scope for growth ( $J h^{-1}$ ) y  $K_2$ =eficiencia neta del crecimiento, Chl-*a*=Clorofila *a* ( $\mu g L^{-1}$ ), T=temperatura ( $^{\circ}C$ ), MPO=materia particulada orgánica ( $mg L^{-1}$ ), Vol.emp.=volumen empaquetado ( $mm^3 L^{-1}$ ) y  $Q_1$ =contenido orgánico por unidad de peso (MPO/MPT). \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

	CR	OIR	AE	AR	$VO_2$	$VNH_4-N$	SFG	$K_2$	Chl- <i>a</i>	T	S	MPO	Vol. emp.	$Q_1$
CR	1,0000	0,8624***	0,1534	0,9153***	0,2393	0,1793	0,9072***	0,8747***	0,0147	0,3440**	0,5423***	-0,3926***	0,5744***	0,2834**
	<u>1,0000</u>	<u>0,8852***</u>	<u>0,6629***</u>	<u>0,8839***</u>	<u>0,4793**</u>	<u>0,1075</u>	<u>0,4382***</u>	<u>0,3716***</u>	<u>-0,3070**</u>	<u>0,1890</u>	<u>0,5941***</u>	<u>-0,5322***</u>	<u>0,3277**</u>	<u>0,1101</u>
OIR		1,0000	-0,2252	0,7914***	0,0747	0,4239*	0,8134***	0,7516***	0,1341	0,5132***	0,4082***	-0,0301	0,5319***	-0,0142
		<u>1,0000</u>	<u>0,5135**</u>	<u>0,9608***</u>	<u>0,3647*</u>	<u>0,0768</u>	<u>0,5949***</u>	<u>0,5674***</u>	<u>-0,0427</u>	<u>0,2941**</u>	<u>0,3226**</u>	<u>-0,1981</u>	<u>0,4780***</u>	<u>-0,0155</u>
AE			1,0000	0,3854*	0,1920	-0,2749	0,2867	0,0667	0,5354**	-0,2763	-0,3686*	-0,5045**	0,2357	0,9771***
			<u>1,0000</u>	<u>0,6755***</u>	<u>0,3832*</u>	<u>-0,1237</u>	<u>0,3101</u>	<u>0,1009</u>	<u>-0,0291</u>	<u>0,0515</u>	<u>0,5556***</u>	<u>-0,7598***</u>	<u>0,3799*</u>	<u>0,7740***</u>
AR				1,0000	-0,0555	0,1117	0,9573***	0,8092***	0,6546**	0,2769*	-0,1662	0,4649***	0,6714***	0,4377***
				<u>1,0000</u>	<u>0,3298</u>	<u>0,0892</u>	<u>0,6589***</u>	<u>0,5464***</u>	<u>0,0584</u>	<u>0,2659*</u>	<u>0,4041***</u>	<u>0,3217***</u>	<u>0,5637***</u>	<u>0,2360*</u>
$VO_2$					1,0000	0,1102	-0,3981*	-0,3028	-0,1517	0,0142	0,4830**	-0,5295**	0,4146*	0,2261
					<u>1,0000</u>	<u>0,3015</u>	<u>-0,4468**</u>	<u>-0,3418</u>	<u>-0,5756***</u>	<u>0,5883***</u>	<u>0,6846***</u>	<u>-0,4910**</u>	<u>0,0836</u>	<u>0,0219</u>
$VNH_4-N$						1,0000	0,1114	-0,0252	-0,1768	0,8162***	0,4775**	-0,0519	0,0507	-0,1269
						<u>1,0000</u>	<u>-0,2573</u>	<u>-0,2860</u>	<u>-0,2652</u>	<u>0,6619***</u>	<u>0,4823**</u>	<u>0,0582</u>	<u>-0,1446</u>	<u>0,3785*</u>
SFG							1,0000	0,8574***	0,5869***	0,2886*	-0,1331	0,4848***	0,5725***	0,3641**
							<u>1,0000</u>	<u>0,8182***</u>	<u>0,5318***</u>	<u>-0,2713*</u>	<u>-0,1866</u>	<u>0,1256</u>	<u>0,4798***</u>	<u>0,1865</u>
$K_2$								1,0000	0,4817**	0,1676	-0,1613	0,4991***	0,5858***	0,0518
								<u>1,0000</u>	<u>0,3960**</u>	<u>-0,0863</u>	<u>-0,4352***</u>	<u>0,3980**</u>	<u>0,1594</u>	<u>0,0723</u>

**Tabla 15.** Coeficientes de correlación de Pearson (r) de las variables fisiológicas entre sí y con las variables ambientales eliminando del análisis el mes de noviembre. Las variables fisiológicas corresponden a un mejillón estandarizado a 60 mm y 1 g, siendo los valores de r subrayados los correspondientes a *Xenostrobus securis*. CR=Tasa de aclaramiento ( $L h^{-1}$ ), OIR=tasa de ingestión orgánica ( $mg L^{-1}$ ), AE=eficiencia de absorción, AR=tasa de absorción ( $AR, mg h^{-1}$ ),  $VO_2$ =volumen de consumo de oxígeno ( $ml h^{-1}$ ),  $VNH_4-N$ =volumen de excreción de amonio ( $\mu g h^{-1}$ ), SFG= scope for growth ( $J h^{-1}$ ) y  $K_2$ =eficiencia neta del crecimiento, Chl-a=Clorofila a ( $\mu g L^{-1}$ ), T=temperatura ( $^{\circ}C$ ), MPO=materia particulada orgánica ( $mg L^{-1}$ ), Vol.emp.=volumen empaquetado ( $mm^3 L^{-1}$ ) y  $Q_1$ =contenido orgánico por unidad de peso (MPO/MPT). \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

	CR	OIR	AE	AR	$VO_2$	$VNH_4-N$	SFG	$K_2$	Chl-a	T	S	MPO	Vol. emp.	$Q_1$
CR	1,0000	0,8536***	0,1494	0,9152***	-0,1226	-0,0075	0,9072***	0,8747***	0,3810**	0,3356**	0,0189	0,4557***	0,5246***	0,1531
	<u>1,0000</u>	<u>0,8957***</u>	<u>0,4753**</u>	<u>0,8583***</u>	<u>0,2483</u>	<u>-0,0693</u>	<u>0,5612***</u>	<u>0,7224***</u>	<u>-0,0888</u>	<u>0,1544</u>	<u>0,2741*</u>	<u>-0,0141</u>	<u>0,2171*</u>	<u>-0,0973</u>
OIR		1,0000	-0,2264	0,7969***	-0,1727	0,3461*	0,8137***	0,7561***	0,3641**	0,5066***	0,1461	0,8346***	0,4759***	-0,1373
		<u>1,0000</u>	<u>0,4411*</u>	<u>0,9624***</u>	<u>0,2294</u>	<u>-0,0221</u>	<u>0,6478***</u>	<u>0,7678***</u>	<u>0,1143</u>	<u>0,2748*</u>	<u>0,0846</u>	<u>0,4293***</u>	<u>0,4273***</u>	<u>-0,1394</u>
AE			1,0000	0,3840*	0,1923	-0,2710	0,2864	0,0667	0,5354**	-0,2763	-0,3686*	-0,5045**	0,2357	0,9771***
			<u>1,0000</u>	<u>0,6184***</u>	<u>-0,0181</u>	<u>-0,0186</u>	<u>0,5399**</u>	<u>0,6137***</u>	<u>0,4181*</u>	<u>-0,0624</u>	<u>-0,1801</u>	<u>-0,4355*</u>	<u>0,2680</u>	<u>0,8436***</u>
AR				1,0000	-0,0555	0,1109	0,9573***	0,8092***	0,6546***	0,2769*	-0,1661	0,4649**	0,6714***	0,4377***
				<u>1,0000</u>	<u>0,1176</u>	<u>-0,0412</u>	<u>0,7574***</u>	<u>0,8267***</u>	<u>0,3072**</u>	<u>0,2434*</u>	<u>0,0344</u>	<u>0,3990**</u>	<u>0,5114***</u>	<u>0,1042</u>
$VO_2$					1,0000	-0,0717	-0,3985*	-0,3028	0,1120	-0,0737	-0,0005	-0,1099	0,3252	0,0970
					<u>1,0000</u>	<u>0,3064</u>	<u>-0,5159**</u>	<u>-0,1902</u>	<u>-0,4427*</u>	<u>0,6263***</u>	<u>0,4701**</u>	<u>0,0659</u>	<u>-0,0975</u>	<u>-0,1690</u>
$VNH_4-N$						1,0000	0,1114	-0,0263	-0,0472	0,8217***	0,4561**	0,5582**	-0,0410	-0,2322
						<u>1,0000</u>	<u>-0,2562</u>	<u>-0,1998</u>	<u>-0,1757</u>	<u>0,6544***</u>	<u>0,5712**</u>	<u>0,6908***</u>	<u>-0,2340</u>	<u>-0,4825**</u>
SFG							1,0000	0,8516***	0,5869***	0,2886*	-0,1331	0,4848***	0,5725***	0,3641**
							<u>1,0000</u>	<u>0,8542***</u>	<u>0,5655***</u>	<u>-0,2672*</u>	<u>-0,3113**</u>	<u>0,2688*</u>	<u>0,5166***</u>	<u>0,2185</u>
$K_2$								1,0000	0,4817**	0,1676	-0,1613	0,4991***	0,5858***	0,0518
								<u>1,0000</u>	<u>0,2880*</u>	<u>-0,0510</u>	<u>-0,2902**</u>	<u>0,2360*</u>	<u>0,2866*</u>	<u>0,2176</u>

Si comparamos las correlaciones de S y MPO con las variables fisiológicas se observan diferencias significativas entre los dos conjuntos de datos. Confirmándose que existe un efecto de los datos atípicos, por tanto al igual que en la sección anterior se descarta el mes de noviembre.

La CR de ambas especies presenta correlación significativa con el Vol. empaquetado además con otras variables fisiológicas tales como OIR, AR, SFG y  $K_2$ . Por otro lado, la CR de la especie autóctona presenta correlación además con la Chl-*a*, T y la MPO. En la especie alóctona además se observó correlación significativa con la S así como con AE. Las correlaciones entre variables fisiológicas pueden ser autocorrelaciones directas o derivadas. Aunque en el caso de CR y AE de la especie alóctona puede tener un significado biológico relativo a la regulación de la CR.

La OIR presenta correlación significativa con la temperatura, MPO y Vol. emp., además con otras variables fisiológicas como AR, SFG y  $K_2$ , resultados para ambas especies. Sin embargo, la OIR de la especie autóctona presenta además correlación significativa con Chl-*a* y  $VNH_4-N$ , mientras que para la especie alóctona se observa también correlación con AE. Algunas de las correlaciones podrían estar originadas por correlaciones derivadas. La correlación que se observó entre OIR y AE (*X. securis*) sugiere una regulación de la OIR por mecanismos fisiológicos en base a la AE ( $p < 0.01$ ).

En la tabla 15 se observa una correlación significativa de la AE con AR de ambas especies, aunque esta puede considerarse como una autocorrelación. Con las variables ambientales se observó correlación con la Chl-*a*, MPO y  $Q_1$ , para ambas especies. La correlación entre la AE y MPO es negativa, resultado común para ambas especies.

Para el caso de la AR de ambas especies se encontró correlación significativa con la Chl-*a*, T, MPO y Vol. empaquetado, así como con otras variables fisiológicas como la SFG y  $K_2$ . Tales correlaciones observadas entre las variables fisiológicas se deben de interpretar como autocorrelaciones derivadas. Por otro lado también se observó correlación entre la AR de la especie autóctona y la  $Q_1$ .

El  $VO_2$  de ambas especies muestra correlación significativa y negativa con la SFG. Por otro lado, la respuesta de la especie autóctona no presentó correlación con ninguna de las variables ambientales, mientras que en la especie alóctona se observaron correlaciones con la Chl-*a*, T y S.

El  $\text{VNH}_4\text{-N}$  de ambas especies presenta correlación positiva con la T, S y MPO. Aunque en la respuesta de la especie alóctona también se observó correlación entre esta variable fisiológica y la  $Q_1$ .

Entre la SFG y  $K_2$  se observa correlación significativa, aunque debe de considerarse como una autocorrelación. En lo que respecta a las variables ambientales la SFG presento correlación con la Chl-*a*, T, MPO y Vol. emp. Para la especie autóctona se encontró también correlación con la  $Q_1$ . En el caso de la respuesta de la especie alóctona también se observó correlación significativa y negativa con la S.

Para la  $K_2$  de ambas especies se observó correlación con la Chl-*a*, MPO y Vol. emp. Por otro lado, para la respuesta de la especie alóctona también se observó correlación negativa con la S.

#### 7.2.2.2. Análisis de regresión lineal múltiple por etapas (Stepwise regression)

A continuación se presentan los ajustes de regresión múltiple que explican el efecto que ejercen las variables ambientales sobre las respuestas fisiológicas de ambos mitílidos (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*).

##### 7.2.2.2.1. Tasa de Aclaramiento (CR, $\text{L h}^{-1}$ ) y Tasa de Ingestión Orgánica (OIR, $\text{mg h}^{-1}$ )

Como se observa en la tabla 15, los modelos de regresión múltiple permiten explicar hasta un 46.32% y un 18.73% de la variabilidad de la CR en la especie autóctona (*M. galloprovincialis*) y en la especie alóctona (*X. securis*), respectivamente. Los modelos muestran la relación entre la CR de cada especie y dos variables independientes, siendo para la especie autóctona el Vol. empaquetado y la T, mientras que para la especie alóctona el Vol. empaquetado y la S. En ambas especies el volumen empaquetado explica el mayor porcentaje de la variabilidad 27.52% y 11.21%, para *M. galloprovincialis* y *X. securis*, respectivamente.

En lo que respecta a la OIR, los modelos de regresión múltiple explican un 79.69% y un 30.73% para *M. galloprovincialis* y *X. securis*, respectivamente (Tabla 16), incluyendo la MPO, volumen empaquetado y temperatura como variables explicativas. Excepto MPO para la especie alóctona.

**Tabla 16.** Regresión múltiple por etapas ( $R^2$ , stepwise) relacionando la tasa de aclaramiento (CR,  $L h^{-1}$ ) y tasa de ingestión orgánica (OIR,  $mg h^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, con las diferentes variables ambientales estudiadas. Niveles de significancia \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

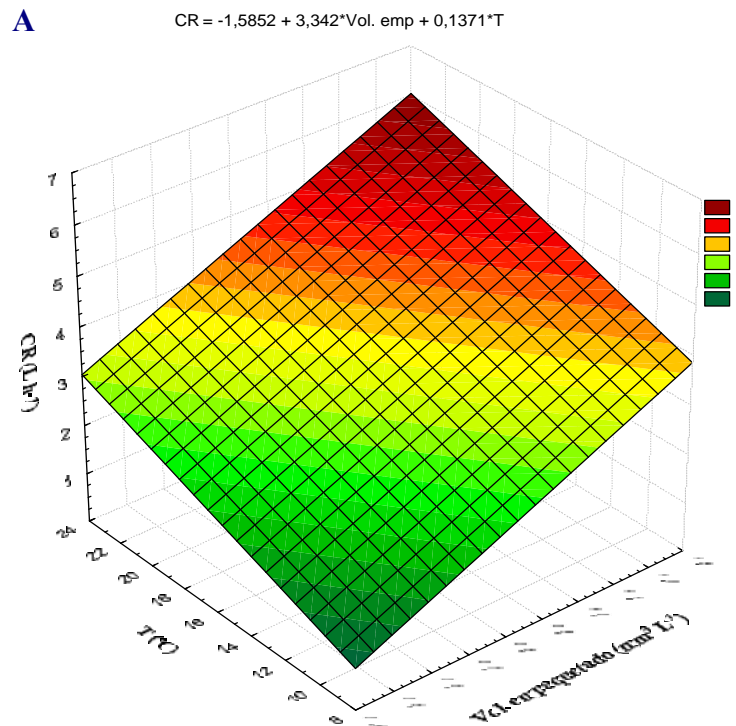
***Mytilus galloprovincialis***

Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b>CR</b>					
Intercepto	-1,5852				
Vol. empaquetado	3,3420	0,4840	6,9047	28,0991	0,2752***
T	0,1371	0,0271	5,0558	25,5615	0,4632***
$R^2=0.4632$ , n=76, $F_{(2,73)}=31,494$ ; $p<0.0000$					
<b>OIR</b>					
Intercepto	-2,7524				
MPO	3,9796	0,4590	8,6704	169,8681	0,6966***
Vol. empaquetado	1,5053	0,2832	5,3163	11,5012	0,7379**
T	0,0765	0,0167	4,5759	20,9385	0,7969***
$R^2=0.7969$ , n=76, $F_{(3,72)}=94,178$ ; $p<0.0000$					

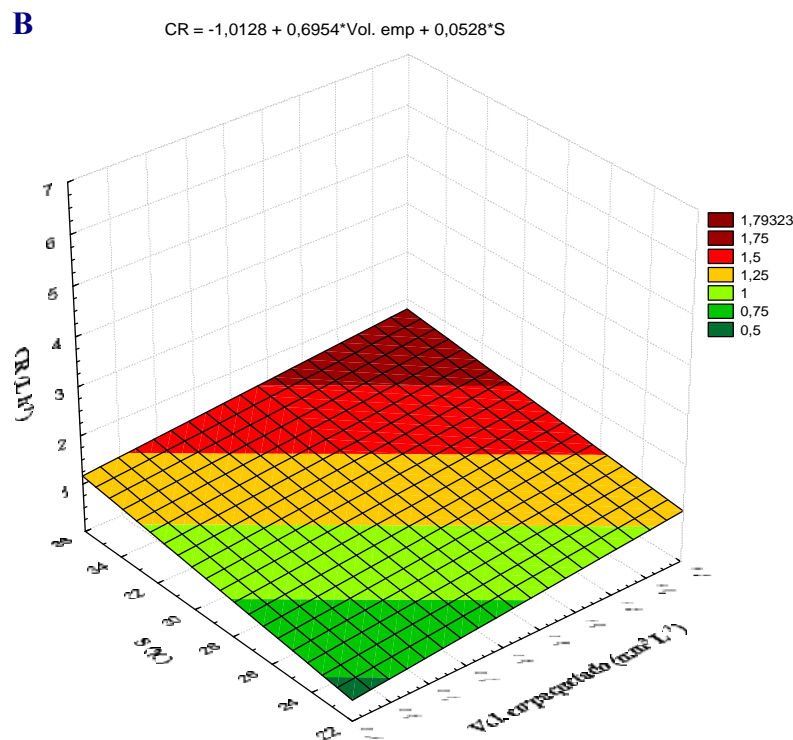
***Xenostrobus securis***

Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b>CR</b>					
Intercepto	-1,0128				
Vol. empaquetado	0,6954	0,2134	3,2591	10,6221	0,1121**
S	0,0528	0,0145	3,6440	6,3386	0,1873*
$R^2=0.1873$ , n=80, $F_{(2,77)}=8,8713$ ; $p<0.0003$					
<b>OIR</b>					
Intercepto	-0,2505				
Vol. empaquetado	0,5518	0,1087	5,0763	17,4233	0,1826***
T	0,0251	0,0067	3,7237	13,8660	0,3073***
$R^2=0.3073$ , n=80, $F_{(2,77)}=17,082$ ; $p<0.0000$					

Las ecuaciones de los modelos lineales múltiples que representan los resultados obtenidos para la explicación de la variabilidad de CR se ilustran en las figuras 30 A y B para la especie autóctona y alóctona, respectivamente. La tasa de aclaramiento de ambas especies incrementa linealmente al haber un incremento de las variables explicativas respectivas para cada especie. Dentro del rango de valores del volumen empaquetado registrado durante el periodo de estudio ( $0.45-1.18 \text{ mm}^3 L^{-1}$ ) se observa mayor dependencia en la especie autóctona con respecto a la especie alóctona.

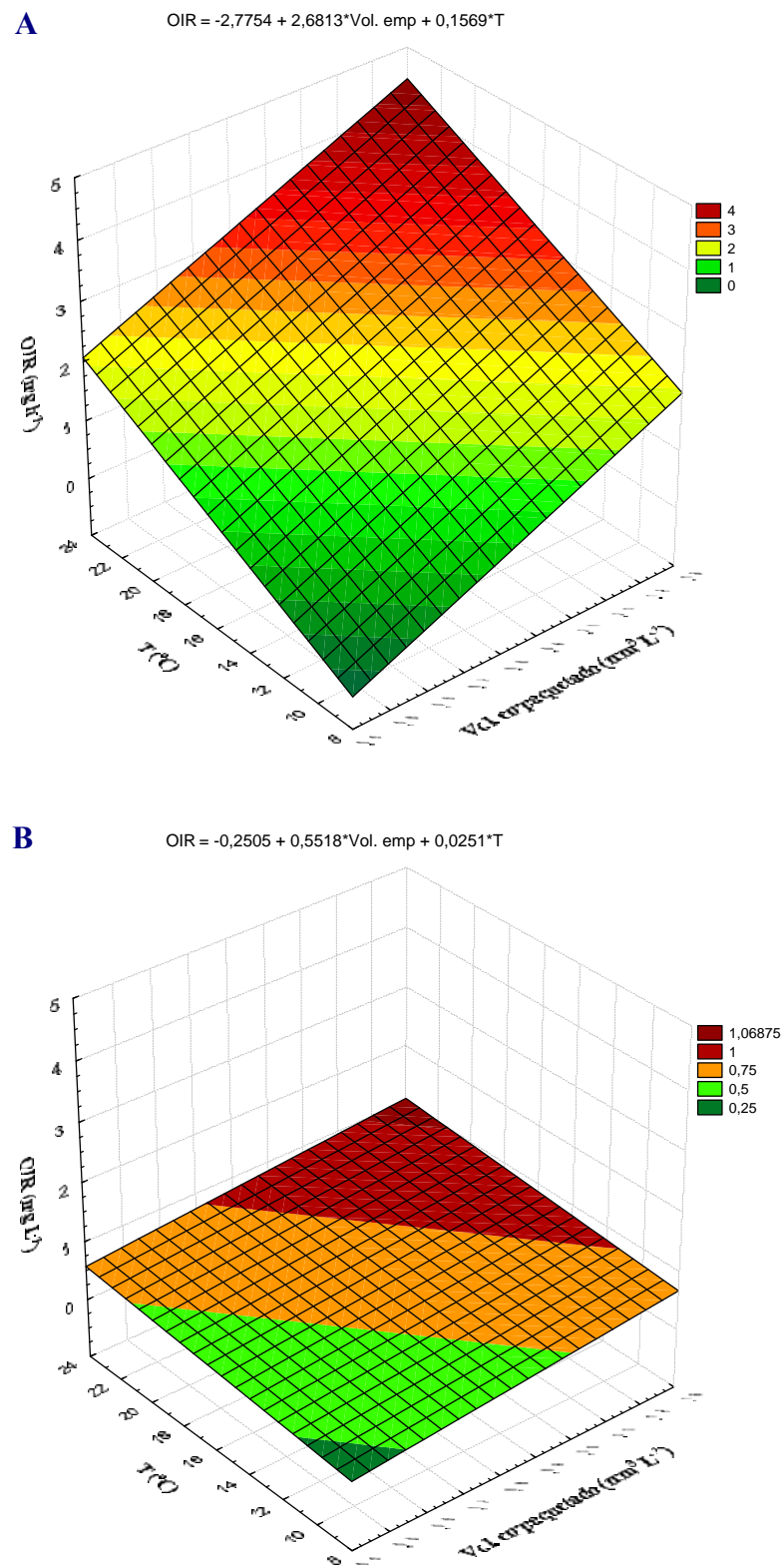






**Figura 30.** Efecto de la temperatura ( $T$ , °C) y el volumen empaquetado ( $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ ) sobre la tasa de aclaramiento ( $\text{CR} \text{L}^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* (A) y efecto de la salinidad ( $S$  ‰) y el volumen empaquetado ( $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ ) sobre la tasa de aclaramiento ( $\text{CR} \text{L}^{-1}$ ) de *Xenostrobus securis* (B), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

Para el caso de OIR en las figuras 31 A y B, se muestra la relación de OIR con el Vol. empaquetado y  $T$  en ambas especies de estudio. Siguiendo las ecuaciones de los modelos se observa un efecto positivo con el aumento de ambas variables explicativas. Al igual que en la CR, las pendientes del volumen empaquetado y la temperatura en el caso de *X. securis* son menores dado que la máxima tasa de ingestión orgánica no supera más de  $1 \text{ mg h}^{-1}$ , mientras que en el caso de *M. galloprovincialis* la OIR alcanza valores hasta de  $4 \text{ mg h}^{-1}$ .



**Figura 31.** Influencia de la temperatura ( $T$ ,  $^{\circ}C$ ) y el volumen empaquetado ( $mm^3 L^{-1}$ ) sobre la tasa de ingestión orgánica ( $OIR$   $mg h^{-1}$ ) de: *Mytilus galloprovincialis* (**A**) y *Xenostrobus securis* (**B**), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

## 7.2.2.2.2. Eficiencia de Absorción (AE)

Los modelos de regresión múltiple explican un 95.48 y 71.17% de la variabilidad de AE de *M. galloprovincialis* y de *X. securis*, respectivamente (Tabla 17). Estos resultados describen la relación entre la AE con la  $Q_1$ .

**Tabla 17.** Regresión múltiple por etapas ( $R^2$ , stepwise) relacionando la eficiencia de absorción (AE) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, con las diferentes variables ambientales estudiadas. Niveles de significancia \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

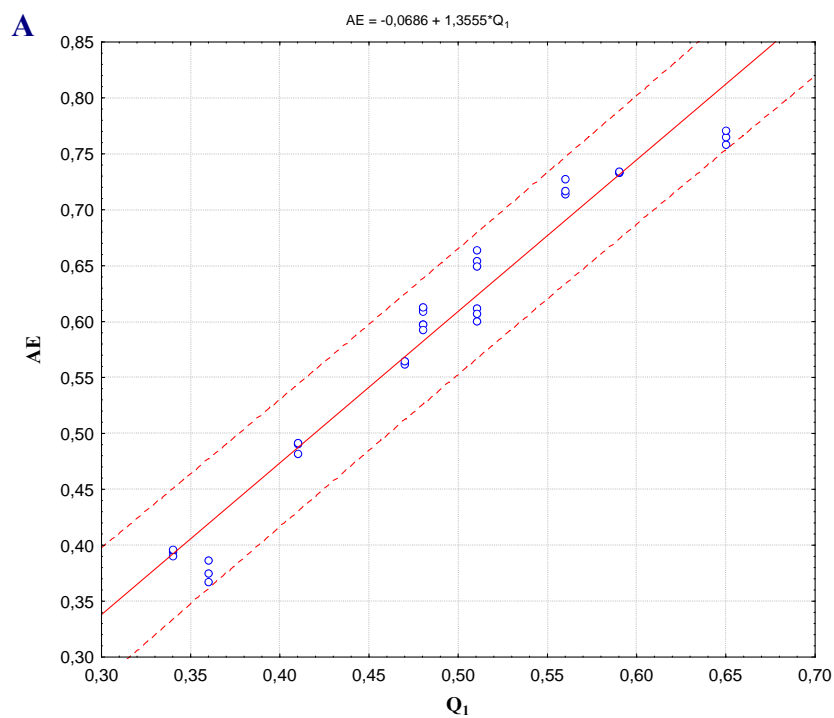
***Mytilus galloprovincialis***

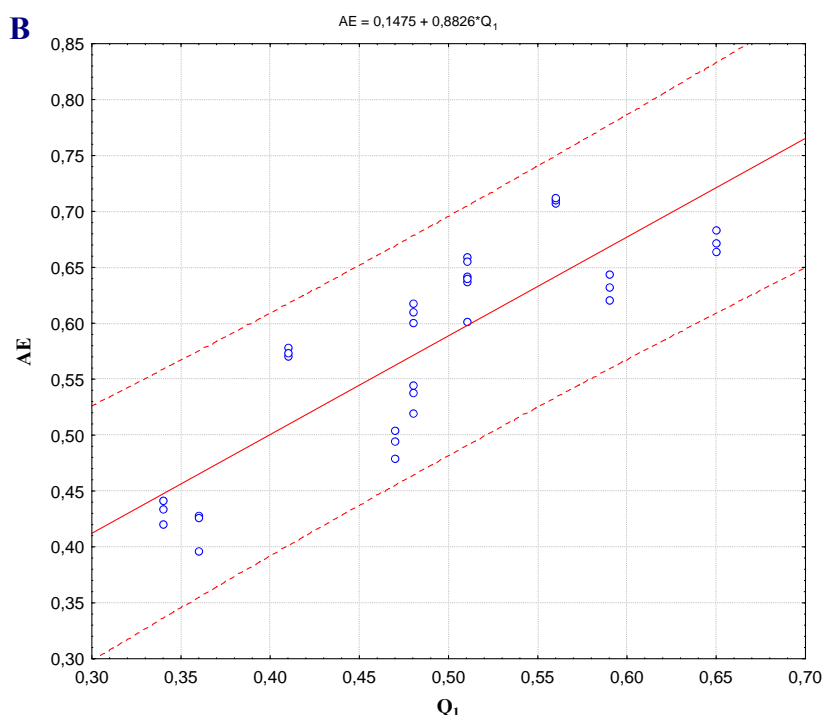
Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b>AE</b>					
Intercepto	-0,0686				
$Q_1$	1,3555	0,0530	25,5881	654,7514	0,9548***
$R^2=0.9548$ , n=33, $F_{(1,31)}=654,75$ ; $p < 0.0000$					

***Xenostrobus securis***

Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b>AE</b>					
Intercepto	0,1475				
$Q_1$	0,8826	0,1009	8,7486	76,5386	0,7117***
$R^2=0.7117$ , n=33, $F_{(1,31)}=76,539$ ; $p < 0.0000$					

Para el rango de valores de  $Q_1$  registrada a lo largo del periodo de estudio y bajo condiciones ambientales naturales (0.34-0.65), se observa un incremento lineal en la respuesta de ambas especies conforme el aumento de la variable explicativa (Fig. 32 A y B). Se puede observar una pendiente más ajustada en la especie autóctona, posiblemente debido a que la variabilidad de AE en esta especie es más reducida (Tabla 6).





**Figura 32.** Influencia de la calidad del alimento ( $Q_1$ ) sobre la eficiencia de absorción (AE) de: *Mytilus galloprovincialis* (A) y *Xenostrobus securis* (B), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

#### 7.2.2.2.3. Tasa de Absorción (AR, $\text{mg h}^{-1}$ )

Los modelos múltiples explican un 70.26% y 37.43% de la variabilidad en AR de la especie autóctona y la especie alóctona, respectivamente (Ver tabla 18 para niveles de significancia). Los resultados para *M. galloprovincialis* muestran la relación entre AR y tres variables independientes (volumen empaquetado, T y  $Q_1$ ) y para *X. securis* la relación entre AR y dos variables independientes (Vol. empaquetado y T). Para ambas especies se observa que el volumen empaquetado explica el mayor porcentaje de la variabilidad de la variable respuesta (AR).

**Tabla 18.** Regresión múltiple por etapas ( $R^2$ , stepwise) relacionando la tasa de absorción (AR,  $\text{mg h}^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, con las diferentes variables ambientales estudiadas. Niveles de significancia \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

#### *Mytilus galloprovincialis*

Parámetros	Coficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
AR					
Intercepto	-2,1159				
Vol. empaquetado	1,6059	0,1677	9,5769	60,7309	0,4507***
T	0,062	0,0091	6,8183	29,9843	0,6107***
$Q_1$	1,9125	0,4054	4,7168	22,2487	0,7026***

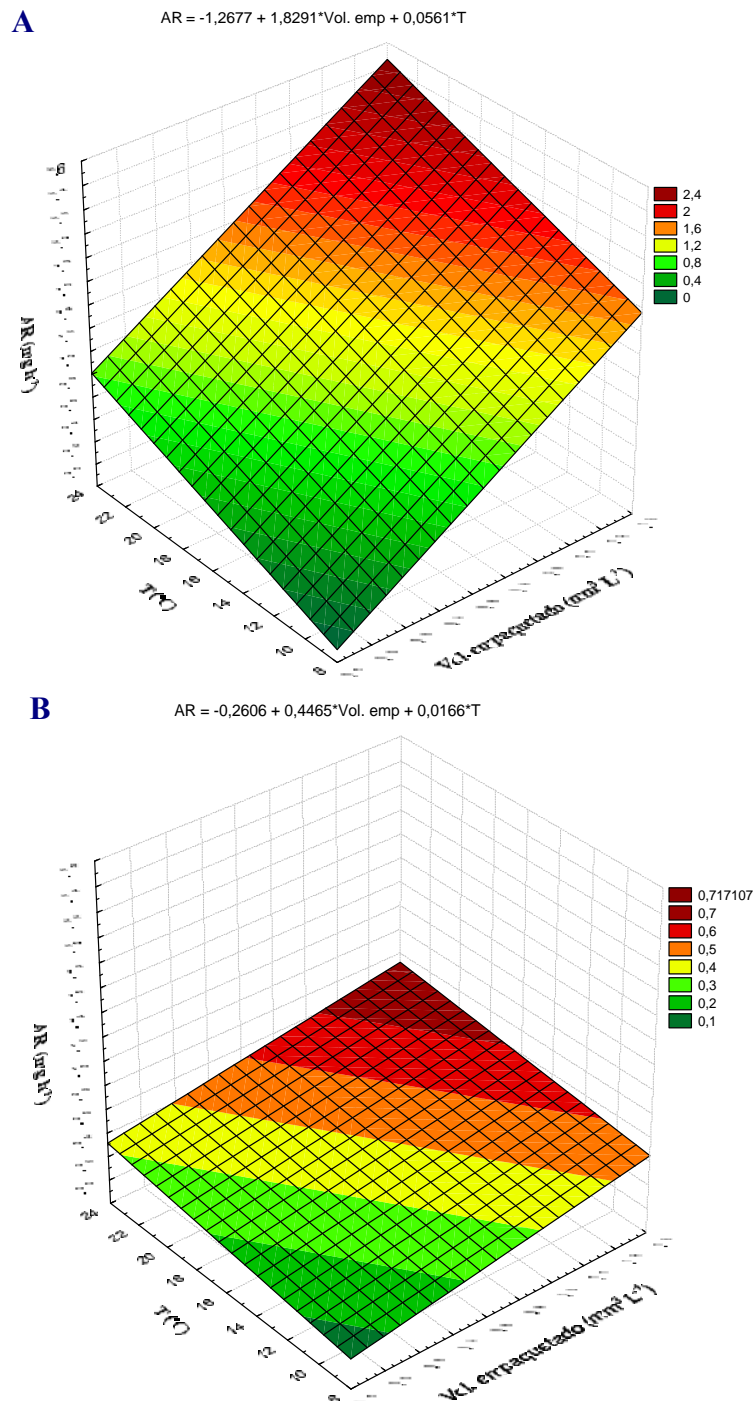
$R^2=0.7026$ ,  $n=76$ ,  $F_{(3,72)}=56,693$ ;  $p < 0.0000$

#### *Xenostrobus securis*

Parámetros	Coficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
AR					
Intercepto	-0,2606				
Vol. empaquetado	0,4465	0,0717	6,2277	27,6244	0,2615***
T	0,0166	0,0044	3,7262	13,8848	0,3743***

$R^2=0.3743$ ,  $n=80$ ,  $F_{(2,77)}=23,036$ ;  $p < 0.0000$

En las figuras 33 A y B se puede observar que un aumento tanto de la temperatura como del volumen empaquetado conllevan a un incremento de la AR. Las pendientes de las variables explicativas son mayores en la respuesta de la especie autóctona, dado que la respuesta de esta tasa fisiológica es mayor con respecto a la de la especie alóctona.



**Figura 33.** Influencia de la temperatura ( $T$  °C) y el volumen empaquetado ( $\text{Vol. emp. mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ) sobre la tasa de absorción ( $AR$ ,  $\text{mg h}^{-1}$ ) de las dos especies de estudio: *Mytilus galloprovincialis* (A) y *Xenostrobus securis* (B), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

## 7.2.2.2.4. Comportamiento metabólico

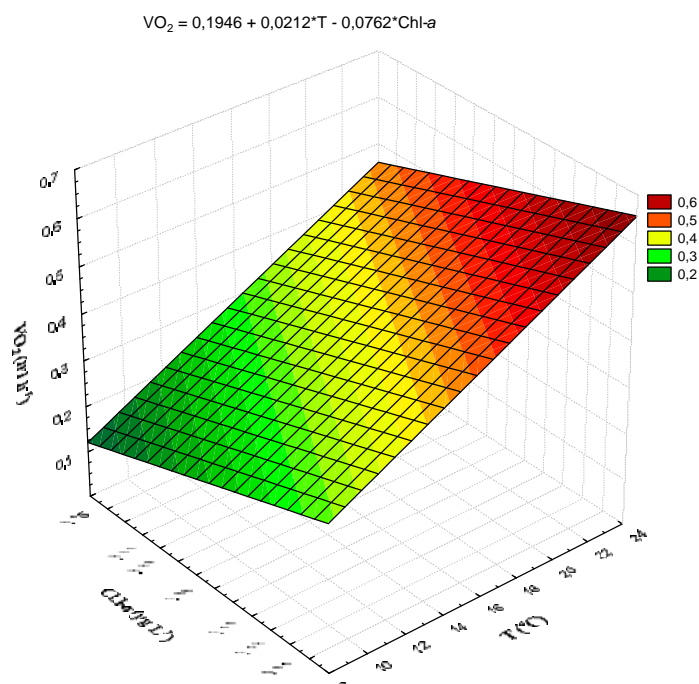
Volumen de consumo de oxígeno ( $VO_2$ ,  $ml\ h^{-1}$ )

Para *M. galloprovincialis* no se encontró ninguna correlación significativa con las diferentes variables explicativas (Tabla 15), por tanto dentro del modelo múltiple no entró ninguna variable. Para la especie alóctona (*X. securis*) los resultados del modelo describen la relación entre el  $VO_2$  vs. T y Chl-a, explicando un 48.11% de la variabilidad. La Chl-a presenta coeficiente negativo (Tabla 19).

**Tabla 19.** Regresión múltiple por etapas ( $R^2$ , stepwise) relacionando el volumen del consumo de oxígeno ( $VO_2$ ,  $ml\ h^{-1}$ ) de *Xenostrobus securis*, con las diferentes variables ambientales estudiadas. Niveles de significancia \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

<i>Xenostrobus securis</i>					
Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b><math>VO_2</math></b>					
Intercepto	0,1946				
T	0,0212	0,0052	4,0601	20,0027	0,3922***
Chl-a	-0,0762	0,0336	-2,2670	5,1394	0,4811*
<b><math>R^2=0.4811</math>, <math>n=33</math>, <math>F_{(2,30)}=13,906</math>; <math>p&lt;0.0000</math></b>					

El incremento de la Chl-a presenta un efecto negativo sobre la tasa de consumo de oxígeno de *X. securis*. Por otro lado, se observa un incremento lineal con aumento de la T (Fig. 34).



**Figura 34.** Influencia de la clorofila-a (Chl-a  $\mu g\ L^{-1}$ ) y la temperatura (T,  $^{\circ}C$ ) sobre el consumo de oxígeno ( $VO_2$ ,  $ml\ h^{-1}$ ) de *Xenostrobus securis*, estudiado en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

7.2.2.2.5. Volumen de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ ,  $\mu\text{g h}^{-1}$ )

El  $VNH_4-N$  de ambas especies de estudio muestra relación estadísticamente significativa con la T como variable explicativa. Aunque para especie alóctona también se observó relación del volumen de excreción con la MPO. Estos modelos permiten explicar hasta un 67.52% y un 61.17% de la variabilidad en  $VNH_4-N$  para la especie autóctona y alóctona, respectivamente (Tabla 20).

**Tabla 20.** Regresión múltiple por etapas ( $R^2$ , stepwise) relacionando el volumen de amonio excretado ( $VNH_4-N$ ,  $\mu\text{g h}^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, con las diferentes variables ambientales estudiadas. Niveles de significancia \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

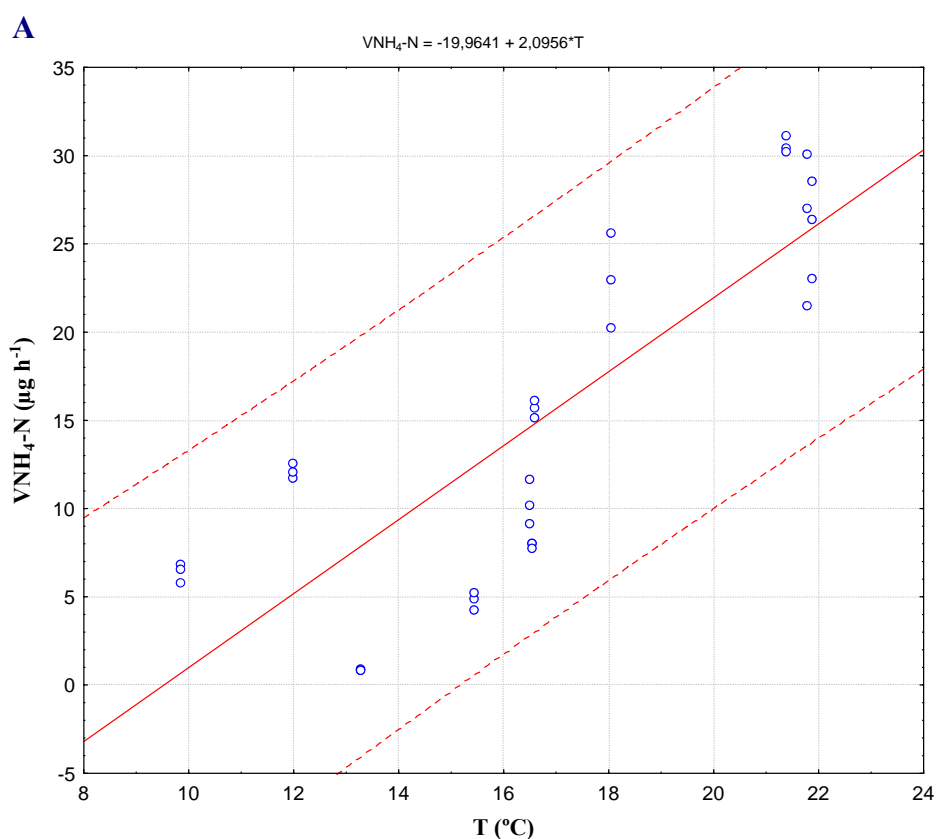
*Mytilus galloprovincialis*

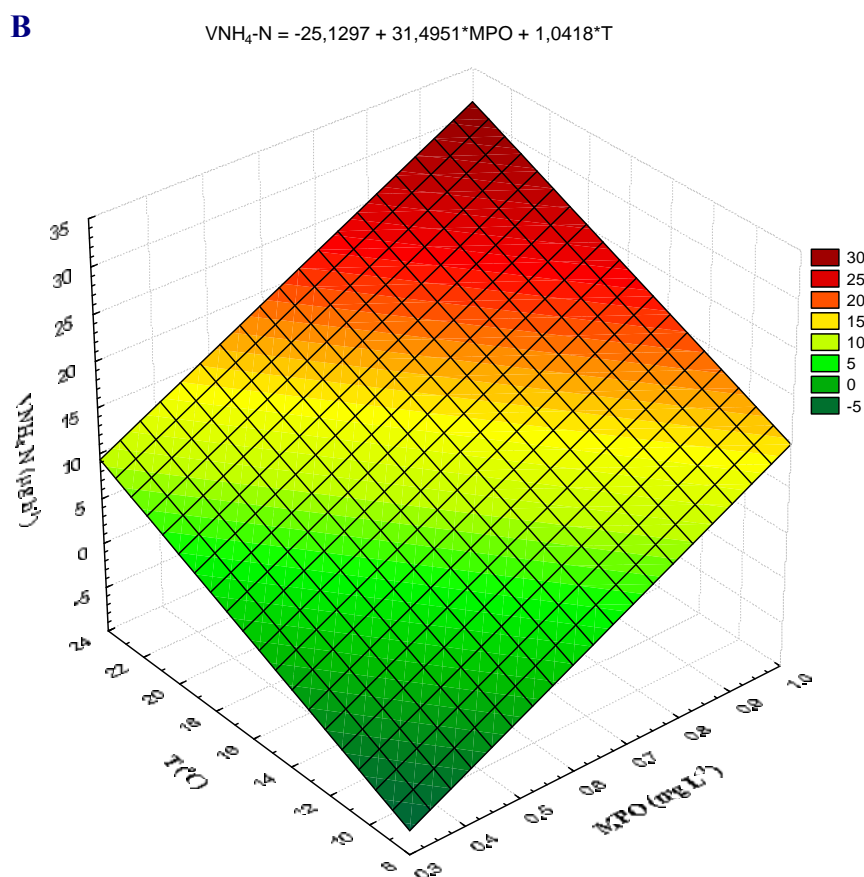
Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b><math>VNH_4-N</math></b>					
Intercepto	-19,9641				
T	2,0956	0,2610	8,0281	64,45015	0,6752***
$R^2=0.6752$ , $n=33$ , $F_{(1,31)}=64,450$ ; $p < 0.0000$					

*Xenostrobus securis*

Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	$R^2$
<b><math>VNH_4-N</math></b>					
Intercepto	-25,1297				
MPO	31,4951	8,3637	3,7657	28,2942	0,4772***
T	1,0418	0,3231	3,2242	10,3956	0,6117**
$R^2=0.6117$ , $n=33$ , $F_{(2,30)}=23,633$ ; $p < 0.0000$					

En la figura 35 A se observa que el  $VNH_4-N$  incrementa linealmente conforme aumenta la T. Mientras que en la figura 35 B se observa un efecto positivo de la MPO y la T sobre la excreción de amonio de la especie alóctona.





**Figura 35.** Influencia de la temperatura ( $T$  °C) sobre el volumen de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ,  $\mu\text{g h}^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* (A) y la influencia de la temperatura ( $T$ , °C) y la materia particulada orgánica (MPO,  $\text{mg h}^{-1}$ ) sobre el volumen de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ,  $\mu\text{g h}^{-1}$ ) de *Xenostrobilus securis* (B), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

### Balance energético

#### 7.2.2.2.6. Scope for Growth (SFG, $\text{J h}^{-1}$ ) y Eficiencia neta del Crecimiento ( $K_2$ )

Los resultados obtenidos del análisis de regresión múltiple y el nivel de significancia de las variables independientes que muestran explicación de la varianza sobre las variables fisiológicas se muestran en la Tabla 21. Los modelos de regresión múltiple explican un 54.90% y un 31.97% de la variabilidad en SFG de la especie autóctona y la especie alóctona, respectivamente. Los resultados muestran la relación entre SFG de la especie autóctona y dos variables independientes (Chl-*a* y  $T$ ) y la relación entre SFG de la especie alóctona con la Chl-*a*.

Por otro lado, en lo que respecta a  $K_2$  de *M. galloprovincialis* se observa que el modelo lineal múltiple incluye como variables independientes estadísticamente significativas a la MPO y la interacción Chl-*a* $\times$  $T$ , términos que permiten explicar solo un 36.69%. En lo que



respecta a *X. securis* el modelo incluye a la Chl-*a* bien como termino independiente o bien como interacción con la T (Chl-*ax*T), explicando solo un 14.33% de la variabilidad total.

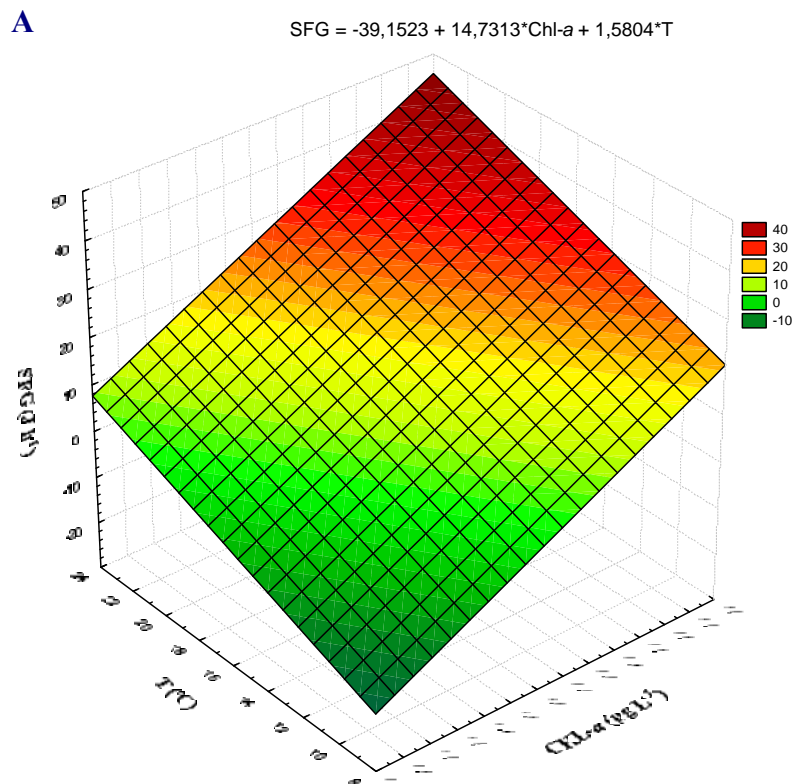
**Tabla 21.** Regresión múltiple por etapas ( $R^2$ , stepwise) relacionando el scope for growth (SFG,  $J h^{-1}$ ) y la eficiencia neta del crecimiento ( $K_2$ ) de *M. galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, con las diferentes variables ambientales estudiadas. Niveles de significancia \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

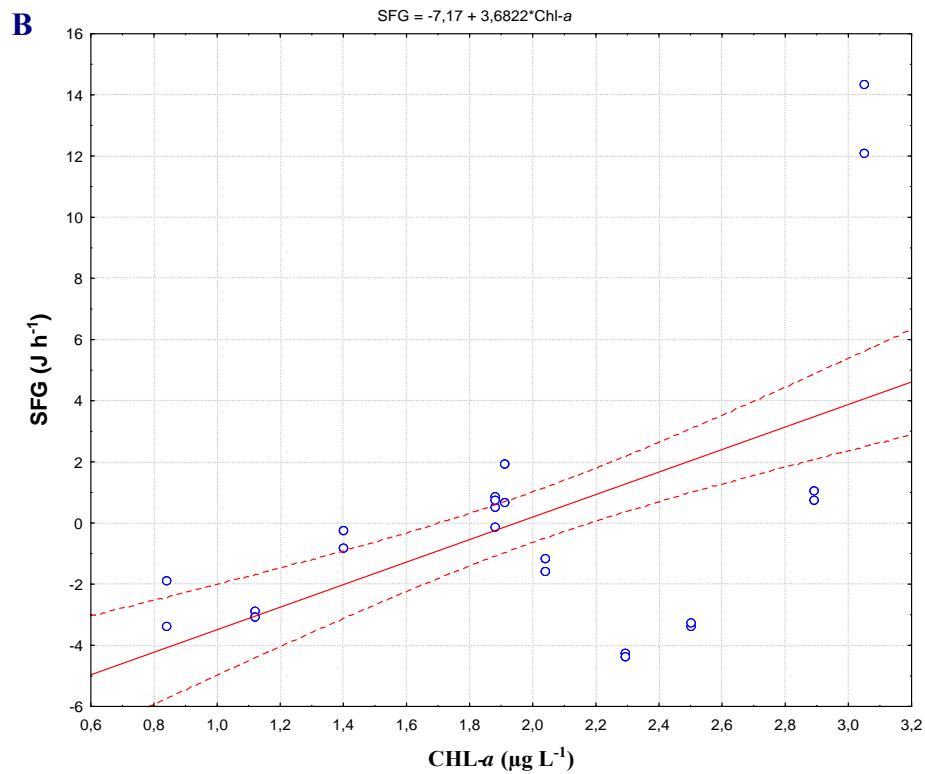
*Mytilus galloprovincialis*

Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	R <sup>2</sup>
<b>SFG</b>					
Intercepto	-39,1523				
Chl-a	14,7313	1,6967	8,6820	38,8827	0,3444***
T	1,5804	0,2747	5,7536	33,1042	0,5490***
<b>R<sup>2</sup>=0.5490, n=76, F(2,73)=44,428; p&lt;0.0000</b>					
<b>K<sub>2</sub></b>					
Intercepto	-0,9330				
Chl- <i>a</i> xS	0,0113	0,0031	3,6859	27,3039	0,2695***
MPO	1,1690	0,3489	3,3507	11,2272	0,3669**
<b>R<sup>2</sup>=0.3669, n=76, F(2,73)=21,152; p&lt;0.0000</b>					

*Xenostrobus securis*

Parámetros	Coefficiente	EE coef.	t	F	R <sup>2</sup>
<b>SFG</b>					
Intercepto	-8,1719				
Chl-a	4,3470	0,7179	6,0549	36,6618	0,3197***
<b>R<sup>2</sup>=0.3197, n=80, F(1,78)=36,662; p&lt;0.0000</b>					
<b>K<sub>2</sub></b>					
Intercepto	-0,4660				
Chl-a	0,8571	0,2751	3,1159	7,0533	0,0829**
Chl- <i>a</i> xS	-0,0244	0,0105	-2,3292	5,4253	0,1433*
<b>R<sup>2</sup>=0.1433, n=80, F(2,77)=6,4394; p&lt;0.0026</b>					

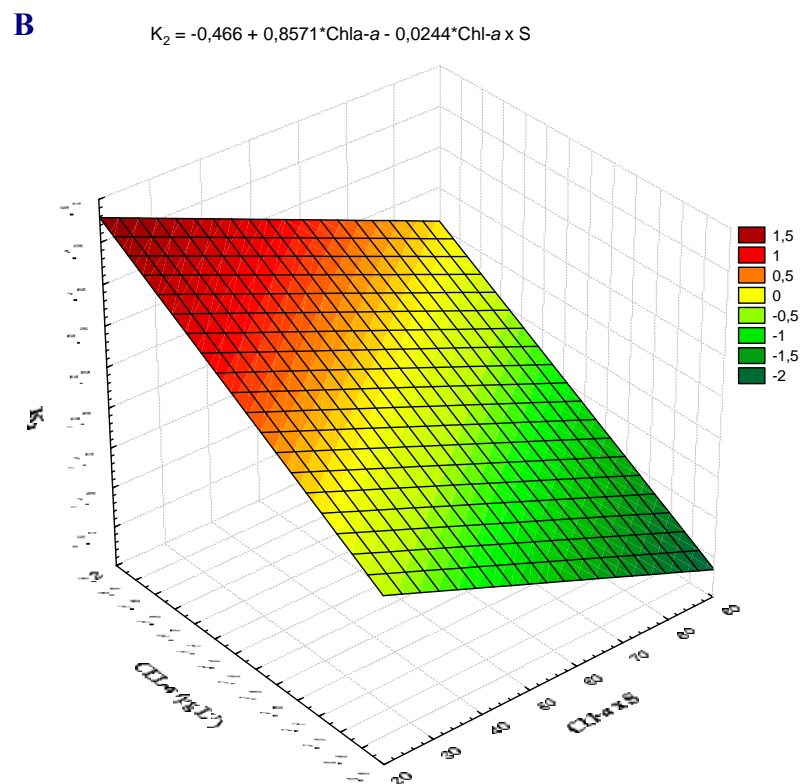
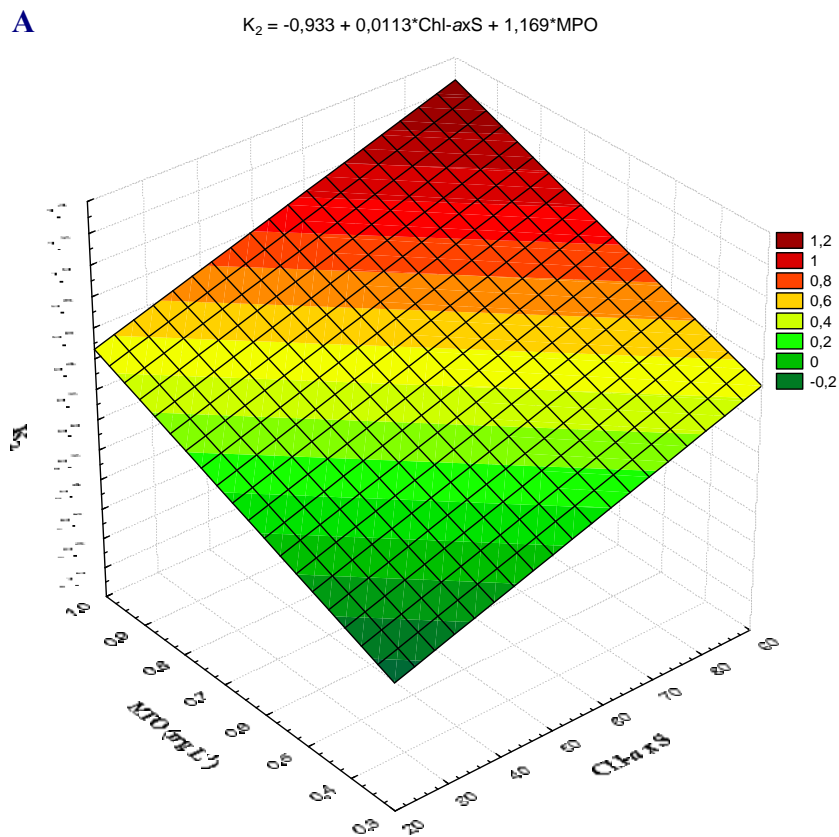




**Figura 36.** Influencia de la clorofila-a (Chl-a  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) y la temperatura ( $T$   $^{\circ}\text{C}$ ), sobre el scope for growth (SFG,  $\text{J h}^{-1}$ ) de *Mytilus galloprovincialis* (A), y la influencia de la clorofila-a (Chl-a  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) sobre la SFG de *Xenostrobus securis* (B), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

Si bien la Chl-a explica el mayor porcentaje de la variabilidad de SFG en ambas especies ejerciendo un efecto positivo, para *M. galloprovincialis* además el aumento de la  $T$  también ejerce un efecto positivo sobre la variable dependiente (Fig. 36 A).

De las variables que explican la variabilidad de  $K_2$  de ambas especies podemos resaltar la interacción Chl-a $\times$ T ya que en la especie autóctona ejerce un efecto positivo mientras que en la especie alóctona se observa un efecto negativo (Fig. 37 A y B).



**Figura 37.** Influencia de la materia particulada orgánica (MPO,  $\text{mg L}^{-1}$ ) y la interacción clorofila-*a*Xsalinidad (Chl-*a* x S), sobre la  $K_2$  de *Mytilus galloprovincialis* (**A**) y la influencia de la clorofila-*a* (Chl-*a*,  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) y la interacción clorofila-*a*Xsalinidad (Chl-*a* x S) sobre la  $K_2$  de *Xenostrobus securis* (**B**), estudiados en un ambiente submareal de la Ensenada de San Simón.

## 8. Discusión

### Tasa de aclaramiento (CR) y tasa de ingestión orgánica (OIR)

Para poder evaluar el impacto potencial de una especie invasora es necesario contar entre otros, con datos adecuados sobre su fisiología alimentaria. El estudio del balance energético de *Xenostrobus securis* a través de la medición de su comportamiento ecofisiológico, no ha sido estudiada hasta hoy, por lo que los resultados del presente trabajo son preliminares y representan el primer intento por describir esos atributos alimentarios de ésta especie alóctona, concretamente en la parte interna de la Ría de Vigo. La mayoría de los trabajos publicados que describen el comportamiento alimentario de los bivalvos se han basado en relación a variables ambientales (Babarro *et al.*, 2000a; Sará *et al.*, 2000; Wong y Cheung, 2001; Fernández-Reiriz *et al.*, 2005; Gudimov, 2006; Sará *et al.*, 2008; MacDonald y Ward, 2009; entre otros) y ponen de manifiesto su importancia, complejidad y relevancia ecológica (Hawkins y Bayne, 1992).

En el presente estudio se observaron diferencias significativas entre las tasas de aclaramiento e ingestión orgánica de *M. galloprovincialis* y *X. securis* estudiadas bajo las mismas condiciones ambientales. Estas respuestas fueron superiores en la especie autóctona (*M. galloprovincialis*). En particular los valores de CR y OIR obtenidos por la especie autóctona (0.34-4.66 L h<sup>-1</sup> y 0.41-4.19 mg h<sup>-1</sup>, respectivamente) concuerdan con estudios realizados para *M. galloprovincialis* (Babarro *et al.* 2000 a), Navarro *et al.* (1991), Iglesias *et al.* (1996), y Galimany *et al.* (2011). Los valores obtenidos para la CR y OIR de *X. securis* (0.19-1.80 L h<sup>-1</sup> y 0.26-0.95 mg h<sup>-1</sup>) son comparables con organismos estudiados en condiciones salobres, *M. edulis* (Okumuş y Stirling, 1994), *Brachidontes pharaonis*, (Sará *et al.*, 2000), *Perna viridis* (Wong y Cheung, 2001), *Limnoperna fortunei* (Sylvester *et al.*, 2005), *Placopecten magellanicus* (MacDonald y Ward, 2009). Dichos trabajos fueron realizados en localizaciones caracterizadas por una carga particulada total mayor a la que se reporta en el presente trabajo (Tabla 2).

A pesar de la gran variabilidad observada en la respuesta de las especies de estudio cabe indicar que se observa un comportamiento estacional para las dos especies de estudio. *Mytillus galloprovincialis* presentó valores mas altos durante los meses de primavera y verano, mientras que en *X. securis*, se observó una tendencia a presentar mayores valores desde el final de invierno hasta finales del verano, y en el periodo desde otoño a inicios de invierno. Estos resultados están de acuerdo con lo sugerido por Babarro *et al.* (2000 a),

quienes observaron que los valores más altos se registraron en la época primavera-verano y los más bajos en invierno. Este comportamiento estacional en la respuesta de la CR se ve afectado por las variaciones que presenta el ambiente en los diferentes periodos del año, supuesto que en nuestro caso fue muy visible, ya que a lo largo de todo el periodo experimental las variables ambientales estudiadas registraron una gran variabilidad. Estos datos que concuerdan con otros autores como Bayne (1976) y Okumuş y Stirling (1994). Bayne (1998) describe que las diferencias en la gran variabilidad en respuestas entre dos o mas organismos que habitan ya sea en mismo lugar o que presentan similares ambientes, son debidas a condiciones tanto inter como intra-especificas de cada organismo.

La tasa de aclaramiento (CR) es dependiente del efecto que ejercen diferentes factores, tanto endógenos, tales como el tamaño y el ciclo reproductivo de los individuos, como exógenos, dentro de los cuales destacan principalmente la temperatura del medio y las características del seston disponible (Filgueira, 2007). En este estudio la CR de ambas especies mostraron correlación significativa con el volumen empaquetado (Tabla 15). La tasa de ingestión de los bivalvos varía a lo largo del año dependiendo de la concentración y calidad de las partículas, existiendo una relación entre la tasa de filtración y la eficiencia de selección de partículas que determina la eficiencia de ingestión (Bayne, 2002). La respuesta funcional de los filtradores en relación con la cantidad y calidad de la materia particulada en suspensión ha sido discutida por muchos autores (Bayne *et al.*, 1989; Velasco y Navarro, 2002, 2003; Fernandez-Reiriz *et al.*, 2004). Jørgensen *et al.* (1988) describe que los organismos bivalvos que están expuestos a condiciones extremas o adversas, en este caso a una mala calidad del alimento, pueden presentar una respuesta extrema, específicamente en el cese de la filtración debido a una reducción de la apertura valvar y a la retracción de los bordes del manto. Cuando el alimento disponible presenta cambios tanto cualitativa como cuantitativamente los bivalvos tienen la capacidad de regulación fisiológica, que implica una gran flexibilidad en la respuesta de la tasa de aclaramiento que les ayuda a compensar así dichos cambios y obtener la máxima asimilación energética. Estudios como el de Fernández-Reiriz *et al.* (2007) muestran que la CR varía como una función de la concentración y calidad del seston. Aunque esta variable fisiológica no es el único proceso implicado en el máximo aprovechamiento de la absorción orgánica y ganancia neta de energía, puesto que los procesos de selección del alimento también juegan un papel importante (Bayne, 1993). En ambientes donde la carga de seston es baja, tal como en la Rías Gallegas, con materia particulada total  $<3 \text{ mg l}^{-1}$  y siendo la mayor parte de este seston disponible fitoplancton, los procesos de selección

juegan un papel de menor importancia que en aguas donde la turbidez es elevada, con contenidos de MPT altos (Fernández-Reiriz y Labarta, 2007). Esto se ha observado por la ausencia de pseudoheces en los experimentos de alimentación desarrollados bajo condiciones naturales de seston como en la Ria de Arosusa (Babarro *et al.* 2000 a; Fernández-Reiriz *et al.*, 2007; entre otros) y en el presente trabajo, Ensenada de San Simón.

Sarà *et al.* (2000) encontraron una dependencia negativa de la CR con la MPT pero en particular con la fracción orgánica (MPO), aunque también se encontró dependencia de la calidad del alimento. Esto concuerda con la mayoría de los autores que han trabajado sobre la respuesta o el comportamiento alimentario de los organismos bivalvos (por ejemplo, Navarro *et al.*, 2003). Sin embargo, en este trabajo encontramos que la CR tanto de la especie autóctona como de la alóctona muestra dependencia con variables alimenticias como la concentración del alimento (refiriéndonos en este caso al volumen empaquetado), además también encontramos que la temperatura y la salinidad juegan un papel muy importante en la respuesta de CR. Hewitt y Pilditch (2004) describen que la respuesta de CR del bivalvo *A. zelandica* incrementó con la concentración de seston, siendo mejor explicadas por la cantidad de seston. Por otro lado, la vieira *P. magellanicus* tiene mayor respuesta hacia las características del alimento y la temperatura (MacDonald y Ward, 2009), lo que podría ser como consecuencia de la variabilidad expuesta en el ambiente de su trabajo, puesto que ellos encontraron que las vieiras responden más a pequeños cambios en las condiciones ambientales respecto a los mejillones (*M. edulis*). Mientras que algunas especies de bivalvos pueden tener mayor respuesta por las condiciones ambientales que otras, el fundamento de tal variación intraespecífica no es clara, pero puede ser debido en parte por las diferencias entre las especies. *X. securis* en el presente trabajo parece responder según la variación del ambiente al que se encuentre expuesto, lo que podría estar de acuerdo con Sarà *et al.* (2000), que describen que la complejidad del comportamiento alimentario de *B. pharaonis* esta correlacionado por las condiciones variantes y complejas de su ambiente.

El efecto de la salinidad y la temperatura sobre la tasa de aclaramiento en los organismos bivalvos se han investigado por numerosos autores (Navarro, 1988; Sarà *et al.*, 2000, 2008). Aunque hay algunos autores que explican la CR como variable termo-independiente (Gabbott y Bayne 1973, Bayne *et al.* 1976, Widdows 1978, Jørgensen, 1990, Gutiérrez-Villaseñor y Chi-Barragan, 1997; Sicard-González, 1999; Babarro *et al.*, 2000 a; Dong *et al.*, 2000; Sarà *et al.*, 2000; Sylvester *et al.*, 2005; entre otros), en nuestros

resultados solo se observó que la CR de *M. galloprovincialis* es termodependiente, siempre y cuando la salinidad no sea una variable que influya por encima de esta. Sarà *et al.* (2000) concluyen que la CR de *B. pharaonis* no está fundamentalmente regulada por procesos físicos como la temperatura sino más bien por las fluctuaciones más marcadas en la calidad y cantidad de alimento disponible.

Es conocido que los biorritmos endógenos de diversos procesos fisiológicos pueden ser alterados por los cambios en la salinidad. Sin embargo, existen pocos estudios sobre la salinidad en los procesos fisiológicos (Widdows, 1985; Navarro y González, 1998). Los resultados de nuestro estudio establecieron que la salinidad es una variable que juega un papel importante en la respuesta de CR, aunque solo se pudo observar esta tendencia en un solo mes del muestreo. Por ejemplo, cuando observamos todos los resultados obtenidos a lo largo del periodo de estudio (Fig. 20 A), un cambio brusco de la salinidad (como puede suceder en nuestro ambiente de estudio) conlleva a un decrecimiento extremo de la respuesta de CR, esto debido probablemente por la capacidad de regulación fisiológica de estos organismos bivalvos. Mientras que en salinidades comprendidas entre 23.86-34.94‰, la CR de ambas especies parece ser menos variable, en especial la de *X. securis*. No existe ninguna relación de la salinidad con la CR en *M. galloprovincialis*, y en *X. securis* esta relación es muy débil (Fig. 20 B). Estos resultados concuerdan con lo descrito por Navarro (1988) quien observó que *C. chorus* mantiene su tasa de filtración constante en salinidades de entre 24 y 30 ‰, mostrando una capacidad de cerrar las valvas cuando esta salinidad disminuye. Sarà *et al.* (2008) sostiene que el efecto de la salinidad sobre la CR de *B. pharaonis* sigue una curva similar a la que presenta el efecto de la temperatura bajo condiciones de hipersalinidad. Bajo algunas condiciones la salinidad puede jugar un papel como regulador en la CR para algunos moluscos bivalvos, ya sea provocando disminuciones en la CR o en algunos casos hasta cierta dependencia (Sarà *et al.*, 2008). Widdows (1985) ha descrito la reducción de la actividad de alimentación, las posibilidades de crecimiento y tasas de crecimiento real en *Mytilus edulis* cuando la salinidad era menor a 20‰. Lo cual muestra la capacidad de *M. edulis* para compensar los cambios en la salinidad dentro de un período de aclimatación. Estas diferencias pueden explicarse por el hecho de que *M. edulis* normalmente habita en ambientes con grandes fluctuaciones en la salinidad (estuarios y zonas costeras). Los invertebrados marinos que habitan en estuarios y las zonas costeras están expuestos a corto plazo (régimen de marea) y/o largo plazo (períodos prolongados de la escorrentía de agua dulce) a variaciones en la salinidad. Lo

cual podría explicar la gran variabilidad observada en nuestros resultados de ambas especies.

El papel combinado de los factores exógenos en la modulación de las respuestas individuales puede depender de la naturaleza, amplitud y frecuencia de los cambios ambientales. Los modelos del comportamiento alimentario de los organismos bivalvos han aumentado en los últimos años (Bayne, 1998), tales modelos procuran explicar el comportamiento alimentario como respuesta a una amplia variación de condiciones ambientales (en función del seston), es decir, que el comportamiento de los bivalvos es una sinergia entre el complejo de rasgos conductuales, fisiológicos y morfológicos que son sensibles a las variaciones del alimento disponible, contrario a lo que Jørgensen (1996) sugiere, es decir, que este comportamiento alimentario dependen del ambiente físico y no de una regulación fisiológica. Estos numerosos análisis multifactoriales realizados en los mejillones, ponen de manifiesto la importancia, complejidad y relevancia ecológica de las interacciones asociadas entre las variables ambientales (Hawkins y Bayne, 1992) y el comportamiento alimentario. Fernández-Reiriz *et al.* (2007) concluyen que la CR no está impulsada generalmente por la disponibilidad de alimento sino por las retroalimentaciones fisiológicas. La CR podrá cambiar incluso bajo concentraciones de seston bajas contradiciendo la asunción de una CR constante. Para este trabajo, los resultados de los análisis múltiples muestran que aunque ambas especies conviven bajo un mismo hábitat su comportamiento alimentario se ve afectado por diferentes factores ambientales. Por ejemplo, la CR de la especie autóctona se ve afectada de manera positiva, principalmente por el volumen empaquetado y la temperatura, mientras que para la especie alóctona, esta afectada de manera positiva principalmente por el volumen empaquetado y la salinidad. Estos resultados están de acuerdo con MacDonald y Ward (2009) quienes concluyen que el comportamiento alimentario de las especies esta mediado de manera diferente bajo las mismas condiciones ambientales. Okumuş y Stirling (1994), encontraron que las CR significativamente más bajas de ambos grupos de mejillones (*M. edulis*) estudiados en dos sitios diferentes estaban relacionados con la calidad y cantidad del alimento disponible, sin embargo el rango de la concentración del seston fue muy pequeño como para revelar una correlación negativa significativa entre estas variables. Galamany *et al.* (2011) mencionan que es la respuesta de las tasas de alimentación lo que permite la comparación de los resultados entre poblaciones. Por lo tanto que las diferencias inter-específicas pueden ser la consecuencia de grandes diferencias en la concentración de seston, aunado ala variabilidad de los diferentes parámetros del ambiente.



## Eficiencia de absorción (AE) y tasa de absorción (AR)

Tanto la eficiencia de ingestión como la de absorción determinan el consumo energético total que el bivalvo tiene en un momento dado, ello en conjunto con el costo que tengan estos procesos determinarán la eficiencia de crecimiento del organismo (Navarro *et al.*, 2003). Los rangos del porcentaje de AE a lo largo del presente estudio estuvieron comprendidos de 37.65 – 76.49% para *M. galloprovincialis* y 26.75 – 71.01% para *X. securis*. Estos resultados que son mayores con respecto a lo sugerido por Contreras-Garcés (2005) para *M. chilensis*, quien reportó valores entre 21.23 % y 66.17%.

Además de análisis comparativos entre las diferencias de AE se han estudiado las relaciones o funciones que existen entre esta variable y otras variables independientes. Por ejemplo, en estudios realizados con *Mytilus sp.* (Thompson y Bayne, 1974; Navarro y Winter, 1982) mostraron una relación inversa entre AE y TI. 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, resultado que concuerda con nuestro estudio, encontrándose relaciones relativamente bajas. Contrariamente, Pérez Camacho *et al.* (1997) describen variaciones positivas asintóticas entre AE y TI semejantes a las reportadas por Delgado *et al.* (2002) para *Mytilus edulis* de la ría de Arousa. Fernández-Reiriz *et al.* (2005) mencionan que la respuesta de AE de *A. purpuratus* a una baja salinidad (24‰) y dieta de bajo contenido orgánico reduce el AE a valores cercano a cero. Sarà *et al.* (2000) reporta valores en un rango de 79%, dependiendo positivamente de la OIR, alcanzando valores mayores cuando la OIR excedía de 6-10 mg h<sup>-1</sup> y permaneciendo constante por encima de ese valor.

Wong y Cheung (2001) obtuvieron valores de AE en *P. veridis* en un rango de 0.16 a 0.58%, y encontraron que la AE estuvo correlacionada significativamente con la disponibilidad del alimento. La AE varió como una función polinomial de la calidad del alimento. Los resultados de los análisis de regresión simple y lineal múltiple realizados para la AE registrada por cada especie de estudio muestran que el factor de mayor incidencia es la calidad del alimento (Q<sub>1</sub>), y se ajustan bien a una función exponencial como lo expresa el modelo múltiple (Fig. 31).

Para la AR, Contreras-Garcés (2005), reporta valores de 0.53 mg h<sup>-1</sup> y 1.97 mg h<sup>-1</sup>, para *M. chilensis*, mientras que en el presente trabajo oscilaron entre 0.25-1.89 mg h<sup>-1</sup> (*M. galloprovincialis*) y entre 0.08-0.67 mg h<sup>-1</sup> (*X. securis*). Wong y Cheung (2001) en *P. veridis* reportan valores de 0.16 a 2.21.

### Tasa de consumo de oxígeno ( $VO_2$ )

La especie y las condiciones experimentales son factores que podrían influir sobre el consumo de oxígeno (Navarro y Torrijos, 1995). En nuestros resultados observamos diferencias significativas entre  $VO_2$  de ambas especies, alcanzando valores relativamente mayores la especie autóctona, además también se observó estacionalidad.

Otros factores como la temperatura y la salinidad afectan la variabilidad del consumo de oxígeno (Stickle y Bayne, 1982; Navarro, 1988; Navarro y Torrijos, 1995; Babarro *et al.*, 2000 b; Sará *et al.*, 2008). En el presente estudio no se observó efecto significativo de las variables ambientales sobre el volumen de consumo de oxígeno de *Mytilus galloprovincialis*, lo que podría deberse a que esta especie presenta mayor adaptación frente a las condiciones ambientales que se presentan en el ambiente intermareal de estudio, mientras que para *X. securis* en particular se observó efecto significativo de la Chl-a, T y S, siendo la Chl-a y la T las variables que explican un porcentaje mayor de la variabilidad de  $VO_2$ . La salinidad en nuestro estudio mostró un efecto significativo solo cuando se consideraba el mes en donde se registró el valor atípico (una caída brusca hasta 8.17‰), coincidiendo con estudios en *Thais lapillus* (Stickle y Bayne, 1982) y *Choromytilus chorus* (Navarro, 1988) quienes han encontrado que el consumo de oxígeno disminuye a salinidades por debajo de 20‰. En lo que respecta a la temperatura observamos que al incrementarse el consumo de oxígeno de la especie alóctona presenta un incremento exponencial. Esto coincide con Sará *et al.* (2008), quienes mencionan que la reducción en el consumo de oxígeno en *Brachidontes pharaonis* en las temperaturas invernales más bajas permite a esta especie ahorrar energía y sobrevivir a esas temperaturas, pero que debido al alto costo metabólico se ve limitada su capacidad de crecimiento. Sin embargo, Navarro y Torrijos (1995) encontraron que a pesar de haber cierta relación entre el  $VO_2$  y la T, el consumo de oxígeno en *Concholepas concholepas* parece estar más relacionado con el estado reproductivo, ya que a pesar de que las temperaturas de primavera fueron menores en relación a las de verano, el  $VO_2$  fue mayor, por lo que concluyen que la T por sí sola no puede ser considerada como un factor universal en el efecto sobre las tasas metabólicas.

Entre la clorofila *a* y el consumo de oxígeno de *X. securis* encontramos una correlación negativa. Mientras que Babarro *et al.* (2000 b), encontraron que los altos valores encontrados de  $VO_2$  podrían estar relacionados con un incremento en la concentración del alimento. (Cuanto mayor es la concentración de alimento, el organismo requiere más gasto de  $O_2$  para obtener energía y procesarla). Es decir, bajos valores en  $VO_2$  podrían deberse a

la baja concentración del alimento. Esto lleva a una disminución de los costos metabólicos, ya sea como una caída en la actividad digestiva y el crecimiento (cuando la calidad de alimento es bajo), o debido a respuestas mecánicas del cierre valvar cuando hay una alta concentración de partículas en la columna de agua.

Los organismos que habitan en ambientes intermareales como el caso de nuestras especies de estudio, presentan un rasgo característico de compensación relacionado con la conservación de energía. Considerando que el ambiente de estos organismos se caracteriza por la desecación, estrés osmótico y los cambios que ocurren en las características del ambiente, todo ello podría afectar al  $VO_2$ , lo que llevaría a un mayor gasto metabólico.

#### Volumen de excreción de amonio ( $VNH_4-N$ )

En nuestros resultados observamos diferencias significativas entre el volumen de excreción de amonio de ambas especies de estudio así como un efecto significativo del tiempo. *M. galloprovincialis* presentó los mayores valores de junio a septiembre, mientras que, *X. securis* fue julio a septiembre (meses que para nuestro estudio coinciden con el final de primavera y el verano) y los más bajos durante los meses de octubre a diciembre (otoño). Mientras que en un estudio con *Concholepas concholepas* (molusco gasterópodo), Navarro y Torrijos (1995) registraron que los valores más altos se observaron durante los meses de primavera, y los valores más bajos los registraron durante el otoño.

En el presente trabajo para *M. galloprovincialis* la excreción de amonio en relación a la energía absorbida representó alrededor del 1.31% y para *X. securis* el 2.80%, coincidiendo con trabajos realizados con *Choromytilus chorus* (Navarro, 1988), *Mytilus chilensis* y *Concholepas concholepas* (Navarro y Torrijos, 1995), *Mytilus galloprovincialis* (Fernández-Reiriz y Labarta, 2004), donde se ha encontrado que la excreción de amonio representa un bajo porcentaje del gasto energético total.

Se han destacado la importancia que tienen la temperatura y el ciclo de reservas energéticas sobre la variación de  $VNH_4-N$  (Stickle y Bayne, 1982; Navarro y Torrijos, 1995, Babarro *et al.*, 2000 b; Fernández-Reiriz y Labarta, 2004), ya que están estrechamente vinculadas y tienen una relación directa con el ciclo reproductivo. En nuestro estudio la excreción de amonio de ambas especies mostró una dependencia lineal con la temperatura. Estos resultados sugieren que la excreción de amonio en *M. galloprovincialis* no depende solo de la temperatura, sino que también de los ciclos de reservas energéticas, ya que durante los meses invernales y primaverales tienen escasas reservas energéticas, debido a su estado reproductivo. En este periodo el organismo

utilizaría las proteínas, que tienen sus mayores porcentajes durante el invierno y la primavera, y sus menores durante el verano. *X. securis* no presentó este comportamiento, lo que lleva a sugerir que la excreción de amonio para esta especie podría ser más termo-dependiente. Nuestros resultados concuerdan con Navarro y Torrijos (1995), quienes encontraron relación de los bajos valores de esta tasa fisiológica asociados a las bajas temperaturas y además de una dependencia a factores como el estado reproductivo y los ciclos de reservas energéticas. La salinidad es otro de los factores que mostró correlación significativa sobre la respuesta de  $\text{VNH}_4\text{-N}$  de nuestras especies de estudio (Tabla 15). En estudios realizados con *Thais lapillus* (Stickle y Bayne, 1982) y *Choromytilus chorus* (Navarro, 1988) también encontraron relación entre la excreción de amonio y la salinidad.

#### Índice O:N

El índice O:N, el cual resulta de la respiración ( $\text{VO}_2$ ) y excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ), constituye una medida adecuada del catabolismo de las proteínas en relación con los carbohidratos y lípidos, que actúa como un índice para evaluar el estado nutricional en los organismos (Navarro *et al.*, 1991). En el presente trabajo éste índice fue mayor en *X. securis* durante casi todo el periodo de estudio, excepto durante los meses de enero, marzo y agosto. Además como se observó en la figura 18, durante los primeros meses del estudio en *X. securis* se observa un patrón de incremento, es decir, invierte menos gasto de la energía en los procesos de respiración y excreción (Figs. 16 y 17), mientras que en *M. galloprovincialis* observamos una disminución desde comienzos del periodo de estudio. Ambas especies muestran los valores más bajos durante los meses que coinciden con los meses de verano. Okumuş y Striling (1994) sugieren que los bajos valores de O:N registrados en *M. edulis* durante el verano indican menos energía favorable para el metabolismo debido a una tasa relativamente alta de la utilización de las proteínas provenientes de las reservas corporales y del alimento disponible. Estos valores también pueden ser producto de condiciones de estrés, tal como sugiere Widdows (1985), quien ha mencionado que valores en este índice por debajo de 30 indican que se encuentran en el umbral de situación de estrés. Algunos autores han empleado el índice O:N como un indicador del estado nutricional. Esto se explica porque el  $\text{VO}_2$  cae considerablemente en situaciones de inanición al ser una variable dependiente de la dieta, mientras que el  $\text{VNH}_4\text{-N}$  aumenta cuando el alimento escasea como resultado del catabolismo proteico (Babarro *et al.*, 2000 b).

Por tanto las variaciones en el índice O:N se relacionan con la disponibilidad de alimento (Bayne *et al.*, 1989; Babarro *et al.*, 2000 a), o con otros factores ambientales como la temperatura y la salinidad (Stickle y Bayne, 1982). La llegada de un periodo con mayor disponibilidad de alimento (Fig. 10), reduciría las diferencias en el metabolismo, especialmente una vez que las reservas de carbohidratos han sido destinadas a los procesos reproductivos. Presumiblemente, este podría ser el caso para *M. galloprovincialis*.

#### Scope for growth (SFG) y energía neta de crecimiento ( $K_2$ )

Estos índices fisiológicos son indicadores del estado de condición de los organismos y sus valores pueden variar entre positivos y/o negativos, dependiendo de si dispone o no de energía para el crecimiento y/o producción de gametos (Navarro y Torrijos, 1995). En nuestro estudio la SFG varió significativamente entre especies y el tiempo. *M. galloprovincialis* presentó los valores de SFG y  $K_2$  más elevados. Esta especie registró valores positivos durante la mayoría de los meses, obteniendo los valores más altos durante los meses de febrero ( $25.65 \text{ J h}^{-1}$ ), abril ( $28.93 \text{ J h}^{-1}$ ), mayo ( $34.71 \text{ J h}^{-1}$ ) y agosto ( $28.68 \text{ J h}^{-1}$ ). *X. securis* presentó valores positivos en los meses de febrero-abril, junio y noviembre, obteniendo el valor más alto en el mes de febrero ( $13.22 \text{ J h}^{-1}$ ). Estos resultados podrían compararse con resultados obtenidos por Navarro y Torrijos (1995), quienes reportan para *Concholepas concholepas* (Gasterópodo:Muricidae) que el SFG fue mayor durante la primavera y el verano, disminuyendo en el otoño e invierno. Dichos autores han sugerido que durante el otoño la energía ingerida llega a ser menor que durante la primavera o el verano (Tabla 12) lo cual no alcanza a ser compensado con un aumento de la eficiencia de absorción, ni con la escasa reducción que experimentan los gastos metabólicos. Sin embargo Wong y Cheung (2001) para *Perna viridis*, reportaron que ésta especie alcanzó el valor promedio más alto en el mes de octubre ( $6.64 \text{ J h}^{-1}$ ) y el mas bajo en el mes de febrero ( $0.20 \text{ J h}^{-1}$ ), disminuyendo desde finales del invierno hasta la primavera.

Se han descrito que el SFG y  $K_2$  se ven afectados por múltiples factores que se relacionan a la estacionalidad, entre ellos la temperatura, salinidad, alimentación y actividad reproductiva (Navarro, 1988; Navarro y Torrijos, 1995, Labarta *et al.*, 1997; Wong y Cheung, 2001, Sarà *et al.*, 2008). En el presente trabajo encontramos relaciones significativas moderadamente débiles entre el SFG y variables como la Chl-a, T, MPO y Vol. empaquetado. La temperatura y la salinidad parecen tener cierta influencia sobre la respuesta de SFG, aunque en nuestro caso la salinidad solo reflejó una correlación directa entre el SFG de *X. securis*. Los resultados sugieren que *M. galloprovincialis* no se ve

afectada por un rango de salinidad de 23.86 a 34.94‰, lo que podría ser debido a que esta especie mantiene mayor capacidad de adaptación a los cambios que ocurren en la salinidad de su hábitat. Nuestros resultados coinciden con los descritos por Navarro (1988), quien observó que el SFG en *Choromytilus chorus* era similar entre un rango de salinidad de 24 a 30‰ y se mantenía positivo, sin embargo observó que el SFG era negativo debido a una baja actividad alimentaria y altas tasas metabólicas en salinidades por debajo de 20‰. Otro resultado similar es el de Sarà *et al.* (2008) en donde ponen de manifiesto que los valores negativos de SFG para *Brachidontes pharaonis* se registraron solo bajo condiciones de baja salinidad y bajas temperaturas. Wong y Cheung (2001) también coinciden con estos resultados.

Otro de los factores por el cual el SFG se ve afectado es la disponibilidad de alimento. En nuestros resultados observamos que el SFG incrementa linealmente en función de la Chl-a. Wong y Cheung (2001) describen para *Perna viridis* una relación lineal entre el SFG y la calidad del alimento. Por su parte, Sarà *et al.* (2008), han observado que en el medio natural el crecimiento y supervivencia de *B. pharaonis* están influenciados por la disponibilidad del alimento. En el presente estudio la relación más fuerte que se encontró fue entre el SFG y la energía absorbida, observamos que el SFG mantiene un incremento lineal en función de la ración absorbida, aunque en *X. securis* la relación de dependencia tiene menos fortaleza, tal como se observó en la figura 28. En el caso concreto de *M. galloprovincialis* el SFG fue mayor durante los meses de abril a agosto coincidiendo con los mayores valores de la energía absorbida. Estos resultados concuerdan con lo observado para la especie gasterópoda *Concholepas concholepas* por Navarro y Torrijos (1995), en donde mencionan que en el ambiente natural, el SFG y  $K_2$  parece depender en forma más directa con la adquisición de energía. Sin embargo, este comportamiento no fue observado en *X. securis*, lo que podría ser debido a que ésta especie utiliza casi de manera inmediata ésta energía para los procesos de respiración principalmente. Según los resultados obtenidos para *X. securis*, desde el punto de vista biológico podemos observar que la energía que dispone, es suficiente para cubrir sus necesidades de reproducción y poder sobrevivir dentro de este ambiente estuarino que caracteriza nuestra zona de estudio.

De manera general tenemos que la ración absorbida registrada en promedio por la especie *M. galloprovincialis* a lo largo de todo el periodo experimental fue de  $26.39 \text{ J h}^{-1}$  frente a  $7.85 \text{ J h}^{-1}$  de *X. securis*. Por otra parte, desde esta energía absorbida, la especie autóctona utiliza un gasto relacionado con los procesos del metabolismo de  $11.76 \text{ J h}^{-1}$  (44.56%) quedándole en promedio una energía disponible de  $14.61 \text{ J h}^{-1}$  (55.44%);

mientras que *X. securis* utiliza  $7.71 \text{ J h}^{-1}$  (98.22%) del total de la energía absorbida para cubrir los gastos metabólicos, por lo que presenta tan solo  $0.13 \text{ J h}^{-1}$  (1.78%) de la energía disponible. En resumen, nuestros resultados sugieren que las diferencias observadas entre el SFG de ambas especies son consecuencia de menores tasas de absorción y mayores tasas metabólicas que registró *X. securis* frente a *M. galloprovincialis*.

*III. Contenidos energéticos y composición bioquímica  
obtenidos en los mantos, glándula digestiva y branquias de los  
mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis**



## 9. Resultados

### 9.1. Porcentajes relativos de las proteínas, carbohidratos, glucógeno y lípidos totales de los mantos, glándula digestiva y branquias de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*

#### 9.1.1. Mantos

Los porcentajes relativos (%MO) de los componentes bioquímicos estudiados en los mantos de *M. galloprovincialis*, fluctuaron dentro del rango comprendido entre un 38.54 - 54.27% (proteínas totales); 31.57 - 50.71% (carbohidratos); 15.42 - 45.74% (glucógeno) y 8.93 - 17.60% (lípidos totales). Y en los mantos de *X. securis* fluctuaron dentro del rango entre 39.62 - 56.84% MO (proteínas totales); 26.17 - 50.50% MO (carbohidratos); 15.75 - 46.19% MO (glucógeno); 7.04 - 16.99% MO (lípidos totales) (Tabla 22).

Para la especie autóctona se observa que durante los primeros meses y a finales del periodo experimental las proteínas contribuyeron de manera mayoritaria en la composición bioquímica de los mantos, seguida de los carbohidratos. Sin embargo, durante los meses que coinciden con el final de la primera y el verano, el componente mayoritario son los carbohidratos. Por lo que respecta al manto de la especie alóctona, se observa que a inicio del periodo de estudio y durante los meses que coinciden con las estaciones de verano y otoño (mayo-septiembre), las proteínas son el componente bioquímico que contribuye de manera mayoritaria, los carbohidratos figuraron como el segundo en importancia en cuanto a su participación porcentual en los componentes bioquímicos mayores.

En general se observa que los porcentajes relativos en el contenido de proteínas totales es mayor en *X. securis* mientras que los valores de carbohidratos y lípidos totales son mayores en *M. galloprovincialis*; los porcentajes de glucógeno son similares en ambas especies

**Tabla 22.** Medias y desviaciones estándar de los porcentajes relativos (% materia orgánica) de las proteínas, carbohidratos, glucógeno y lípidos totales obtenidos de los mantos de cada especies de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) durante el periodo experimental.

Mes	Especie	Proteínas % mat. orgánica	Carbohidratos % mat. orgánica	Glucógeno % mat. orgánica	Lípidos % mat. orgánica
Enero	<i>M. galloprovincialis</i>	48,51 ± 0,94	33,89 ± 1,98	17,20 ± 0,35	17,60 ± 1,05
	<i>X. securis</i>	55,40 ± 2,31	30,96 ± 1,88	18,86 ± 2,76	13,65 ± 0,43
Febrero	<i>M. galloprovincialis</i>	51,67 ± 1,36	34,54 ± 1,44	15,42 ± 1,56	13,79 ± 0,08
	<i>X. securis</i>	48,84 ± 0,87	41,68 ± 0,65	37,09 ± 3,31	9,48 ± 0,21
Marzo	<i>M. galloprovincialis</i>	44,51 ± 0,45	44,58 ± 0,31	34,44 ± 2,19	10,90 ± 0,14
	<i>X. securis</i>	43,02 ± 1,86	49,95 ± 1,06	46,19 ± 3,77	7,04 ± 0,80
Abril	<i>M. galloprovincialis</i>	44,43 ± 1,07	42,90 ± 0,49	28,28 ± 0,31	12,67 ± 0,58
	<i>X. securis</i>	42,63 ± 0,06	48,04 ± 2,14	40,95 ± 2,21	9,34 ± 2,20
Mayo	<i>M. galloprovincialis</i>	43,88 ± 2,89	47,20 ± 4,13	42,01 ± 4,16	8,93 ± 1,24
	<i>X. securis</i>	44,76 ± 0,11	43,16 ± 0,29	30,68 ± 1,06	12,08 ± 0,18
Junio	<i>M. galloprovincialis</i>	43,65 ± 3,02	46,15 ± 2,81	40,38 ± 4,76	10,20 ± 0,22
	<i>X. securis</i>	45,45 ± 0,40	44,25 ± 1,90	38,12 ± 0,38	10,30 ± 2,30
Julio	<i>M. galloprovincialis</i>	42,35 ± 1,48	47,23 ± 2,36	34,51 ± 1,30	10,41 ± 0,88
	<i>X. securis</i>	50,56 ± 0,73	36,16 ± 2,68	26,85 ± 0,91	13,28 ± 1,95
Agosto	<i>M. galloprovincialis</i>	40,30 ± 2,89	48,98 ± 1,13	35,99 ± 2,41	10,72 ± 1,77
	<i>X. securis</i>	45,80 ± 3,18	44,22 ± 5,36	35,73 ± 4,11	9,98 ± 2,18
Septiembre	<i>M. galloprovincialis</i>	38,54 ± 0,06	50,71 ± 0,83	45,74 ± 0,77	10,76 ± 0,78
	<i>X. securis</i>	56,84 ± 0,12	26,17 ± 1,06	15,75 ± 1,70	16,99 ± 1,17
Octubre	<i>M. galloprovincialis</i>	45,47 ± 0,32	43,18 ± 0,23	36,62 ± 0,72	11,35 ± 0,09
	<i>X. securis</i>	48,20 ± 4,70	41,37 ± 5,14	34,78 ± 5,93	10,43 ± 0,44
Noviembre	<i>M. galloprovincialis</i>	51,65 ± 4,33	36,99 ± 5,49	27,56 ± 1,24	11,36 ± 1,16
	<i>X. securis</i>	52,55 ± 0,21	35,39 ± 1,03	20,12 ± 1,86	12,07 ± 0,81
Diciembre	<i>M. galloprovincialis</i>	54,27 ± 1,60	31,57 ± 1,21	21,97 ± 1,63	14,16 ± 0,39
	<i>X. securis</i>	39,62 ± 5,71	50,50 ± 5,81	40,07 ± 5,42	9,88 ± 0,10

### 9.1.2. Glándula digestiva

Los valores medios de los componentes bioquímicos estudiados en la glándula digestiva de *M. galloprovincialis*, fluctuaron dentro del rango comprendido entre un 44.71 – 60.72% MO (proteínas totales); 24.57 – 35.15% MO (carbohidratos); 4.93 – 14.30% MO (glucógeno); 12.43 – 24.69% MO (lípidos totales). Y en la glándula de *X. securis* fluctuaron entre un rango de 51.05 – 61.20% MO (proteínas totales); 23.64 – 34.74% MO (carbohidratos); 4.60 – 23.60% MO (glucógeno); 11.98 – 15.96% MO (lípidos totales). A diferencia de lo encontrado en los mantos, en *M. galloprovincialis* los lípidos totales y los carbohidratos tuvieron mayor porcentaje mientras que los otros componentes fueron más altos en *X. securis* (Tabla 23).

Durante todo el periodo de estudio las proteínas son el componente bioquímico que contribuye de forma mayoritaria en la glándula digestiva de ambas especies de estudio, seguido de los carbohidratos. Sin embargo, el glucógeno y los lípidos difieren en el tejido de cada especie, siendo los lípidos el tercer componente mayoritario seguido por el glucógeno en la especie autóctona y viceversa en la especie alóctona.

**Tabla 23.** Medias y desviaciones estándar de los porcentajes relativos (% materia orgánica) de las proteínas, carbohidratos, glucógeno y lípidos totales obtenidos en la glándula digestiva de cada especies de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) durante el periodo experimental.

Mes	Especie	Proteína % mat. orgánica	Carbohidratos % mat. orgánica	Glucógeno % mat. orgánica	Lípidos % mat. orgánica
Enero	<i>M. galloprovincialis</i>	51,48 ± 3,44	31,33 ± 2,75	5,22 ± 0,50	17,19 ± 0,69
	<i>X. securis</i>	58,59 ± 2,58	27,75 ± 2,43	17,18 ± 2,08	13,66 ± 0,15
Febrero	<i>M. galloprovincialis</i>	60,72 ± 1,79	25,84 ± 2,12	6,50 ± 0,47	13,44 ± 0,33
	<i>X. securis</i>	55,25 ± 0,84	32,57 ± 1,30	23,60 ± 2,62	12,18 ± 0,46
Marzo	<i>M. galloprovincialis</i>	44,71 ± 0,16	30,61 ± 1,10	9,56 ± 0,33	24,69 ± 0,94
	<i>X. securis</i>	51,05 ± 3,80	34,74 ± 2,88	21,57 ± 2,02	14,20 ± 0,93
Abril	<i>M. galloprovincialis</i>	55,68 ± 0,37	29,58 ± 0,01	7,62 ± 0,15	14,74 ± 0,36
	<i>X. securis</i>	51,98 ± 2,96	34,23 ± 2,73	21,13 ± 2,36	13,79 ± 0,22
Mayo	<i>M. galloprovincialis</i>	53,68 ± 0,83	33,89 ± 1,58	14,30 ± 0,67	12,43 ± 0,75
	<i>X. securis</i>	53,42 ± 0,91	32,10 ± 2,15	17,89 ± 0,01	14,47 ± 1,24
Junio	<i>M. galloprovincialis</i>	56,28 ± 1,01	25,73 ± 0,34	6,82 ± 0,22	17,99 ± 1,34
	<i>X. securis</i>	56,72 ± 2,34	31,09 ± 0,82	15,63 ± 2,37	12,19 ± 1,52
Julio	<i>M. galloprovincialis</i>	50,95 ± 0,06	35,15 ± 0,66	10,99 ± 0,72	13,90 ± 0,73
	<i>X. securis</i>	60,03 ± 1,65	26,26 ± 0,48	13,90 ± 1,98	13,70 ± 1,16
Agosto	<i>M. galloprovincialis</i>	53,55 ± 1,30	31,82 ± 0,47	8,59 ± 0,15	14,64 ± 0,84
	<i>X. securis</i>	61,20 ± 1,11	23,88 ± 2,02	11,85 ± 1,83	14,92 ± 0,91
Septiembre	<i>M. galloprovincialis</i>	53,44 ± 1,85	31,50 ± 2,57	7,03 ± 0,01	15,06 ± 0,71
	<i>X. securis</i>	60,40 ± 0,23	23,64 ± 0,10	12,20 ± 0,71	15,96 ± 0,12
Octubre	<i>M. galloprovincialis</i>	51,92 ± 1,26	29,28 ± 2,70	9,53 ± 0,10	18,80 ± 1,44
	<i>X. securis</i>	55,50 ± 1,23	31,94 ± 1,99	18,77 ± 1,29	12,56 ± 0,77
Noviembre	<i>M. galloprovincialis</i>	57,73 ± 0,98	24,57 ± 1,38	4,93 ± 0,14	17,69 ± 0,40
	<i>X. securis</i>	58,56 ± 0,97	26,73 ± 0,79	4,60 ± 0,43	14,71 ± 0,18
Diciembre	<i>M. galloprovincialis</i>	54,67 ± 1,60	26,93 ± 0,86	8,24 ± 1,51	18,40 ± 0,74
	<i>X. securis</i>	54,05 ± 3,06	33,97 ± 3,31	16,50 ± 1,45	11,98 ± 0,25

### 9.1.3. Branquias

Las fluctuaciones de los componentes bioquímicos variaron de un 72.12 – 76.65% MO (proteínas); 10.74 - 16.25% MO (carbohidratos); 3.95 – 9.79% MO (glucógeno); 11.07 – 13.54% MO (lípidos) en *M. galloprovincialis*. Y 67.34 – 74.44% MO (proteínas); 13.94 – 21.45% MO (carbohidratos); 7.24 – 13.99% MO (glucógeno); 11.21 – 13.58% MO (lípidos) en *X. securis* (Tabla 24).

Durante todo el periodo de estudio se observa que el componente bioquímico que contribuye de forma mayoritaria en las branquias de ambas especies de estudio son las proteínas, este componente bioquímico va seguido por los carbohidratos, y en general después por los lípidos y por último el glucógeno.

**Tabla 24.** Medias y desviaciones estándar de los porcentajes relativos (% materia orgánica) de las proteínas, carbohidratos, glucógeno y lípidos totales obtenidos en las branquias de cada especie de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) durante el periodo experimental.

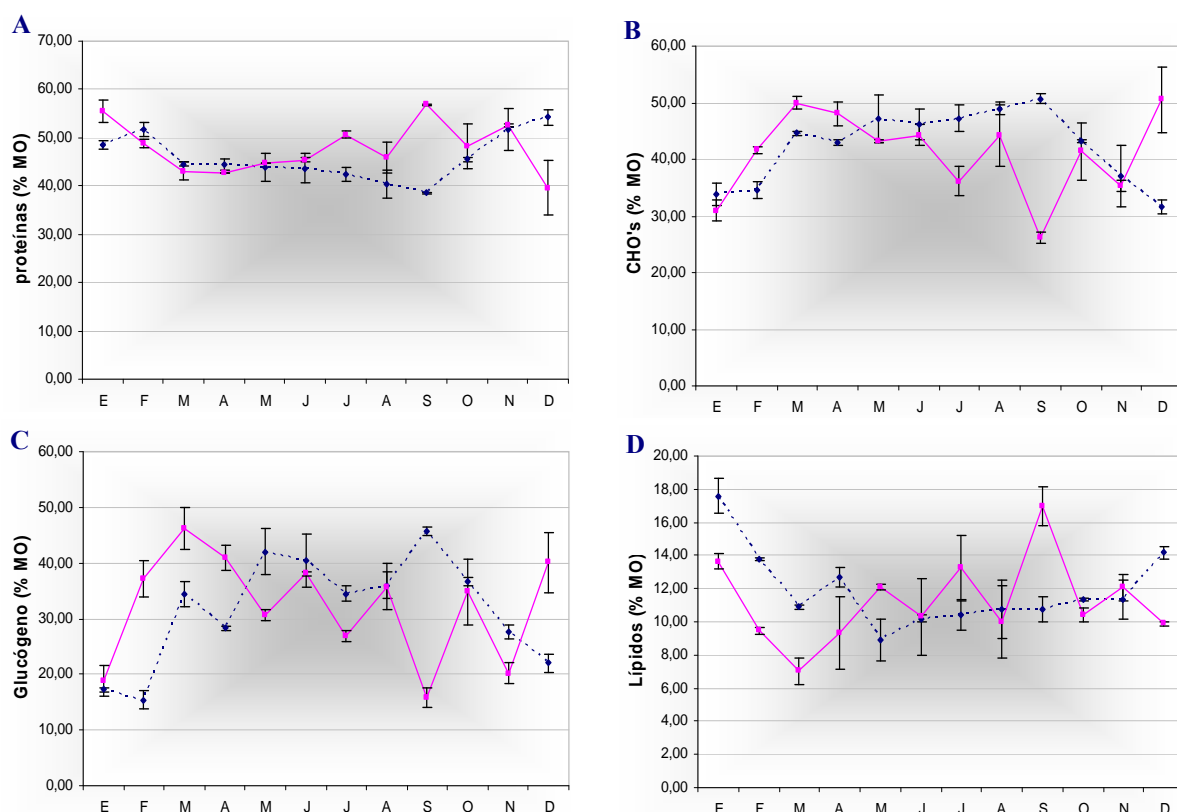
Mes	Especie	Proteínas %Org (total)	Carbohidratos %Org (total)	Glucógeno %Org (total)	Lípidos %Org (total)
Enero	<i>M. galloprovincialis</i>	74,50 ± 1,17	12,07 ± 1,90	4,19 ± 1,24	13,43 ± 0,73
	<i>X. securis</i>	71,38 ± 1,86	15,04 ± 2,53	8,68 ± 0,77	13,58 ± 0,67
Febrero	<i>M. galloprovincialis</i>	72,51 ± 0,25	14,17 ± 0,00	5,38 ± 0,14	13,32 ± 0,25
	<i>X. securis</i>	69,73 ± 2,35	18,52 ± 3,65	10,66 ± 2,66	11,75 ± 1,30
Marzo	<i>M. galloprovincialis</i>	72,68 ± 0,45	16,25 ± 0,33	5,76 ± 1,71	11,07 ± 0,12
	<i>X. securis</i>	67,34 ± 0,78	21,45 ± 0,31	13,99 ± 0,65	11,21 ± 0,47
Abril	<i>M. galloprovincialis</i>	72,41 ± 1,42	15,55 ± 1,58	9,79 ± 0,67	12,04 ± 0,17
	<i>X. securis</i>	68,66 ± 0,73	18,96 ± 0,77	8,73 ± 0,55	12,38 ± 0,04
Mayo	<i>M. galloprovincialis</i>	75,91 ± 1,24	11,61 ± 0,54	6,36 ± 0,45	12,48 ± 0,70
	<i>X. securis</i>	70,66 ± 2,37	17,61 ± 2,26	11,98 ± 2,43	11,73 ± 0,11
Junio	<i>M. galloprovincialis</i>	75,63 ± 1,22	13,07 ± 1,11	6,25 ± 0,18	11,30 ± 0,10
	<i>X. securis</i>	73,28 ± 0,24	15,40 ± 0,03	8,22 ± 0,12	11,31 ± 0,20
Julio	<i>M. galloprovincialis</i>	72,12 ± 0,83	14,53 ± 0,45	7,50 ± 0,71	13,35 ± 1,27
	<i>X. securis</i>	72,30 ± 1,65	16,28 ± 1,42	9,24 ± 0,25	11,42 ± 0,22
Agosto	<i>M. galloprovincialis</i>	74,02 ± 0,82	12,44 ± 0,08	3,95 ± 0,40	13,54 ± 0,73
	<i>X. securis</i>	72,08 ± 0,98	16,67 ± 0,73	9,31 ± 0,76	11,26 ± 0,25
Septiembre	<i>M. galloprovincialis</i>	76,39 ± 0,31	12,44 ± 0,19	5,74 ± 0,50	11,17 ± 0,51
	<i>X. securis</i>	74,26 ± 1,14	13,94 ± 0,20	7,67 ± 0,55	11,79 ± 0,94
Octubre	<i>M. galloprovincialis</i>	75,47 ± 1,50	12,38 ± 1,37	5,99 ± 0,75	12,15 ± 0,12
	<i>X. securis</i>	74,44 ± 0,88	14,02 ± 0,64	8,80 ± 0,22	11,54 ± 0,24
Noviembre	<i>M. galloprovincialis</i>	76,65 ± 0,65	10,74 ± 0,33	5,82 ± 0,02	12,60 ± 0,32
	<i>X. securis</i>	73,72 ± 0,08	14,45 ± 0,14	7,92 ± 0,68	11,84 ± 0,06
Diciembre	<i>M. galloprovincialis</i>	76,58 ± 0,88	10,85 ± 0,47	4,43 ± 0,05	12,57 ± 0,41
	<i>X. securis</i>	73,03 ± 0,86	14,76 ± 0,82	7,24 ± 0,13	12,21 ± 0,04

## **9.2. Diferencias en la composición bioquímica entre mantos, glándula digestiva y branquias de *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis***

### **9.2.1. Mantos**

En los porcentajes relativos de los componentes bioquímicos se observa que tanto en las proteínas como en los lípidos, la especie y el mes ejercen efecto significativo sobre la variable (ANOVA,  $p < 0.01$  y  $p < 0.001$ , respectivamente), sin embargo estos resultados han de interpretarse con cautela ya que la interacción entre ambos factores también es significativa ( $p < 0.001$ ). Para las proteínas y los lípidos el mes explica el 34.52% y 43.59% del total de la varianza, respectivamente, mientras que la especie solo explica el 3.80% y 2.21% del total de la varianza, respectivamente. Por otro lado, en los carbohidratos y el glucógeno se observa que el mes así como la interacción entre ambos factores ejercen efecto significativo (ANOVA,  $p < 0.001$ ). Para estas variables el mes explica el 39.62% y 44.64% del total de la varianza, respectivamente (Tabla 25).

En lo que respecta al porcentaje de contenido proteico y de carbohidratos el Test de Tukey muestra que las diferencias significativas se observan durante los meses de septiembre y diciembre ( $p < 0.001$ ). En el contenido de glucógeno (%MO) estas diferencias significativas se observan durante los meses de febrero ( $p < 0.001$ ), marzo ( $p < 0.05$ ), abril ( $p < 0.05$ ), septiembre y diciembre ( $p < 0.001$ , respectivamente) y en el contenido de lípidos totales solo se observa diferencias significativas durante el mes de septiembre ( $p < 0.01$ ) (Fig. 38).



**Figura 38.** Porcentajes relativos (materia orgánica, MO) de proteínas (A), carbohidratos (CHO's) (B), glucógeno (C) y lípidos totales (D), analizados en el manto de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y de *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del estudio.

**Tabla 25.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie y el mes sobre los diferentes componentes bioquímicos de los mantos, medidos en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio. ns: no significativo, \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

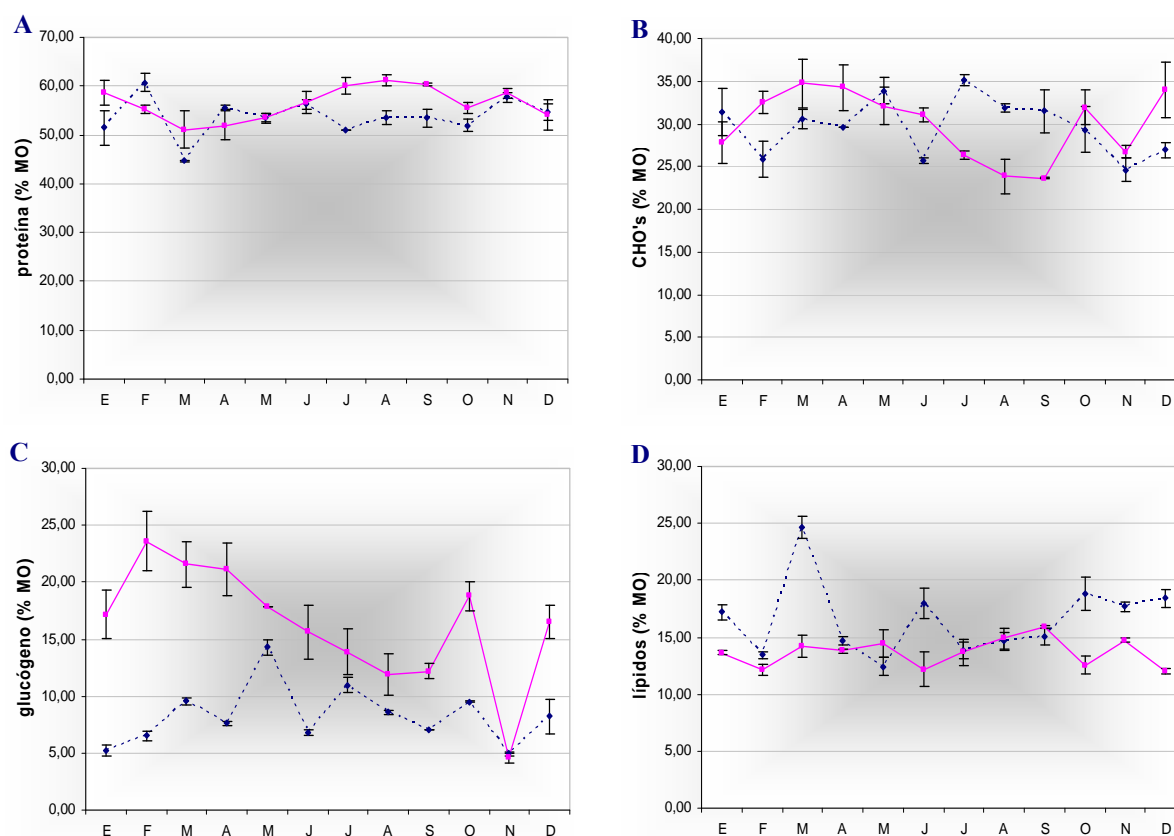
Fuente de variación	df	SS	MS	F
<b>Proteínas</b>				
Especie	1	49,705	49,705	9,269 **
Mes	11	451,012	41,001	7,646 ***
Especie*Mes	11	670,856	60,987	11,372 ***
Error	24	128,705	5,363	
<b>Carbohidratos</b>				
Especie	1	21,523	21,523	2,836 ns
Mes	11	937,214	85,201	11,226 ***
Especie*Mes	11	1224,710	111,337	14,670 ***
Error	24	182,145	7,589	
<b>Glucógeno</b>				
Especie	1	2,120	2,120	0,271 ns
Mes	11	1899,291	172,663	22,059 ***
Especie*Mes	11	2246,195	204,199	26,089 ***
Error	24	187,851	7,827	
<b>Lípidos</b>				
Especie	1	5,812	5,812	4,523 *
Mes	11	135,837	12,349	9,611 ***
Especie*Mes	11	131,677	11,971	9,317 ***
Error	24	30,837	1,285	

### 9.2.2. Glándula digestiva

El ANOVA de dos vías (Tabla 26) muestra que tanto la especie como el mes ejercen efecto significativo sobre los porcentajes relativos de las proteínas, glucógeno y lípidos totales ( $p < 0.001$ ). Sin embargo también se observa efecto de la interacción entre ambos factores ( $p < 0.001$ ). Para el porcentaje relativo de los carbohidratos el mes y la interacción ejercen efecto significativo sobre la variable ( $p < 0.001$ ).

Sobre el porcentaje total de la varianza sobre las proteínas, glucógeno y lípidos, la especie explica el 11.10%, 48.06% y 26.10, respectivamente, y el mes 45.29%, 31.93% y 30.64%, respectivamente. En los carbohidratos el mes explica el 31.13% del total de la varianza.

Con la corroboración de estos resultados por medio del test de Tukey, se observa que las diferencias significativas en el contenido de proteínas se da durante los meses de julio y agosto ( $p < 0.01$  y  $p < 0.05$ , respectivamente). En los carbohidratos se observan esas diferencias significativas de julio a septiembre ( $p < 0.01$ ,  $p < 0.05$  y  $p < 0.05$ , respectivamente). Las diferencias significativas del glucógeno entre el tejido de ambas especies se observan durante los meses de enero-abril, junio, octubre y diciembre ( $p < 0.001$ ). Por lo que respecta a los resultados del contenido de lípidos, estas diferencias se observan durante los meses de enero ( $p < 0.05$ ), marzo, junio, octubre y diciembre ( $p < 0.001$ , respectivamente). En los meses en donde se observaron diferencias significativas se observa que en la glándula digestiva de *X. securis* el porcentaje relativo de las proteínas y el glucógeno es significativamente mayor, mientras que el porcentaje relativo de carbohidratos y lípidos es significativamente mayor en la glándula digestiva de *M. galloprovincialis* (Fig. 39).



**Figura 39.** Porcentajes relativos (materia orgánica, MO) de proteínas (A), carbohidratos (CHO's) (B), glucógeno (C) y lípidos totales (D), analizados en la glándula digestiva de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y de *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del estudio.

**Tabla 26.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie y el mes sobre los diferentes componentes bioquímicos de la glándula digestiva, medidos en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio. ns: no significativo, \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

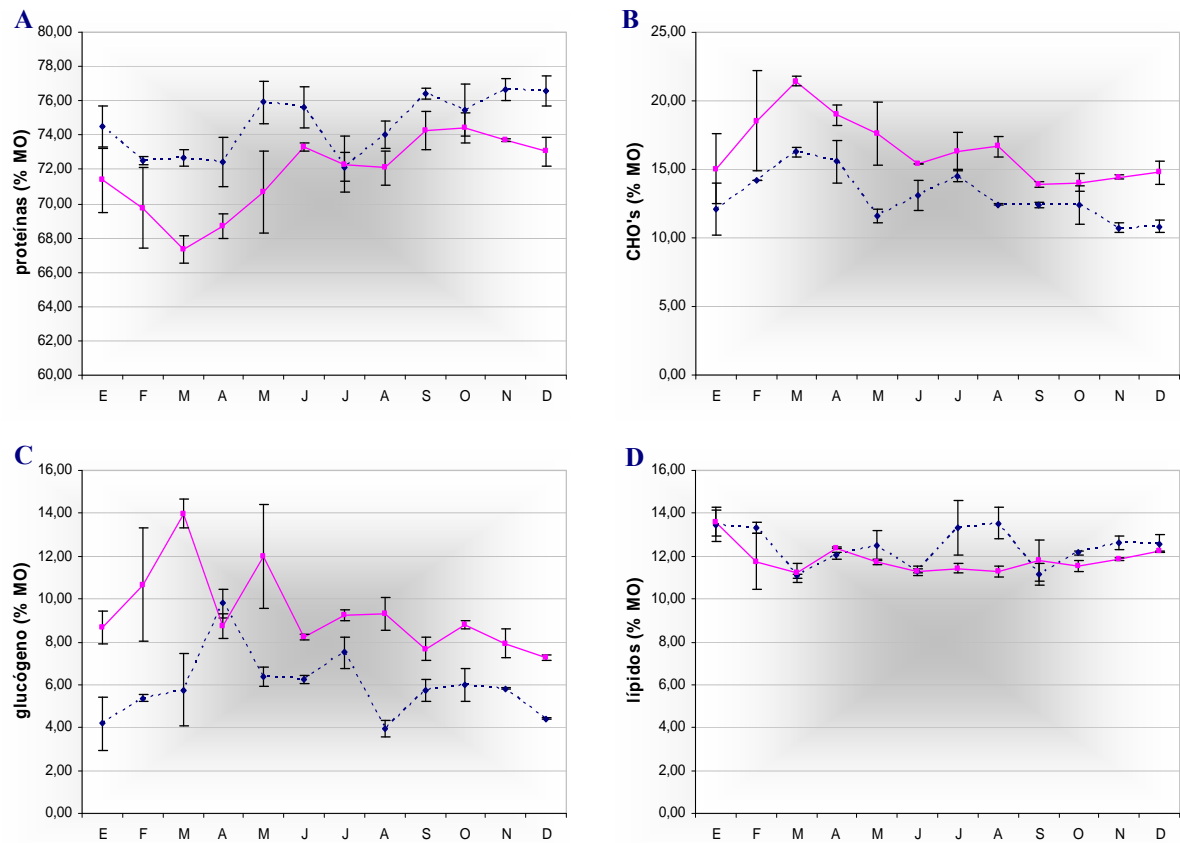
Fuente de variación	df	SS	MS	F
<b>Proteínas</b>				
Especie	1	85,143	85,143	25,597 ***
Mes	11	347,267	31,570	9,491 ***
Especie*Mes	11	252,905	22,991	6,912 ***
Error	24	79,830	3,326	
<b>Carbohidratos</b>				
Especie	1	0,596	0,596	0,175 ns
Mes	11	212,811	19,346	5,691 ***
Especie*Mes	11	393,041	35,731	10,510 ***
Error	24	81,591	3,400	
<b>Glucógeno</b>				
Especie	1	759,803	759,803	433,577 ***
Mes	11	444,191	40,381	23,043 ***
Especie*Mes	11	292,121	26,556	15,154 ***
Error	24	42,058	1,752	
<b>Lípidos</b>				
Especie	1	99,988	99,988	146,699 ***
Mes	11	124,626	11,330	16,623 ***
Especie*Mes	11	152,735	13,885	20,372 ***
Error	24	16,358	0,682	



### 9.3.3. Branquias

En los porcentajes relativos (% materia orgánica) de los diferentes componentes bioquímicos registrados en las branquias de cada especie de estudio, *M. galloprovincialis* y *X. securis*, se puede observar que en las proteínas y carbohidratos tanto la especie como el mes ejercen efecto significativo (ANOVA,  $p < 0.001$ ). En las proteínas y carbohidratos el factor especie explica el 31.12% y 39.27%, y el mes explica el 49.23% y 44.35%, respectivamente. Por otro lado, sobre el glucógeno y los lípidos la variabilidad se ve afectada por la especie y el mes ( $p < 0.001$ ), aunque se debe de interpretar con cautela ya que también se observa efecto de la interacción entre ambos factores sobre las variables ( $p < 0.001$  y  $p < 0.05$ , respectivamente). Para el glucógeno los factores especie y mes explican el 49.62% y 23.13%, respectivamente, y para los lípidos estos factores explican el 10.11% y 46.07%, respectivamente (Tabla 27).

Las diferencias significativas entre el contenido de proteínas registrados en las branquias de ambas especies se observa durante los meses de marzo y mayo ( $p < 0.05$ ), siendo mayor en la especie autóctona. Por otro lado, por el contenido de los carbohidratos, las diferencias significativas se observan en el mes de mayo ( $p < 0.05$ ) y para el glucógeno durante los meses de enero ( $p < 0.05$ ), febrero ( $p < 0.01$ ), marzo ( $p < 0.001$ ), mayo y agosto ( $p < 0.01$ ), siendo los resultados significativamente mayores en la especie alóctona. En cuanto al contenido de lípidos totales la prueba post-hoc solo muestra diferencias significativas en el mes de agosto ( $p < 0.05$ ) (Fig. 40).



**Figura 40.** Porcentajes relativos (materia orgánica, MO) de proteínas (A), carbohidratos (CHO's) (B), glucógeno (C) y lípidos totales (D), analizados en las branquias de *Mytilus galloprovincialis* (-♦---) y de *Xenostrobus securis* (—■—), registrada a lo largo del estudio.

**Tabla 27.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie y el mes sobre los diferentes componentes bioquímicos de las branquias, medidos en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio. ns: no significativo, \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

Fuente de variación	df	SS	MS	F
<b>Proteínas</b>				
Especie	1	96,330	96,330	68,298 ***
Mes	11	153,331	13,939	9,883 ***
Especie*Mes	11	27,376	2,489	1,765 ns
Error	24	33,850	1,410	
<b>Carbohidratos</b>				
Especie	1	140,026	140,026	85,136 ***
Mes	11	164,232	14,930	9,078 ***
Especie*Mes	11	22,624	2,057	1,251 ns
Error	24	39,474	1,645	
<b>Glucógeno</b>				
Especie	1	142,066	142,066	152,050 ***
Mes	11	72,136	6,558	7,019 ***
Especie*Mes	11	65,978	5,998	6,420 ***
Error	24	22,424	0,934	
<b>Lípidos</b>				
Especie	1	4,074	4,074	13,362 **
Mes	11	17,767	1,615	5,297 ***
Especie*Mes	11	9,498	0,863	2,832 *
Error	24	7,318	0,305	

### 9.3. Equivalentes energéticos

#### 9.3.1. Mantos

Los equivalentes energéticos de las proteínas, carbohidratos y lípidos totales registrados en el manto de *M. galloprovincialis* estuvieron comprendidos en un rango entre: 0.83 – 1.26 KJ mg<sup>-1</sup>, 0.68 – 1.11 KJ mg<sup>-1</sup> y 0.33 – 0.73 KJ mg<sup>-1</sup>, respectivamente para cada componente bioquímico. Y para *X. securis* entre: 0.35 – 1.09 KJ mg<sup>-1</sup>, 0.29 – 0.95 KJ mg<sup>-1</sup> y 0.13 – 0.64 KJ mg<sup>-1</sup> (Tabla 28). En general se puede observar que es en el manto de la especie autóctona en donde se registran los valores más altos en los tres componentes bioquímicos. Además en ambas especies podemos notar que la energía contenida es más alta en las proteínas, seguido de los carbohidratos.

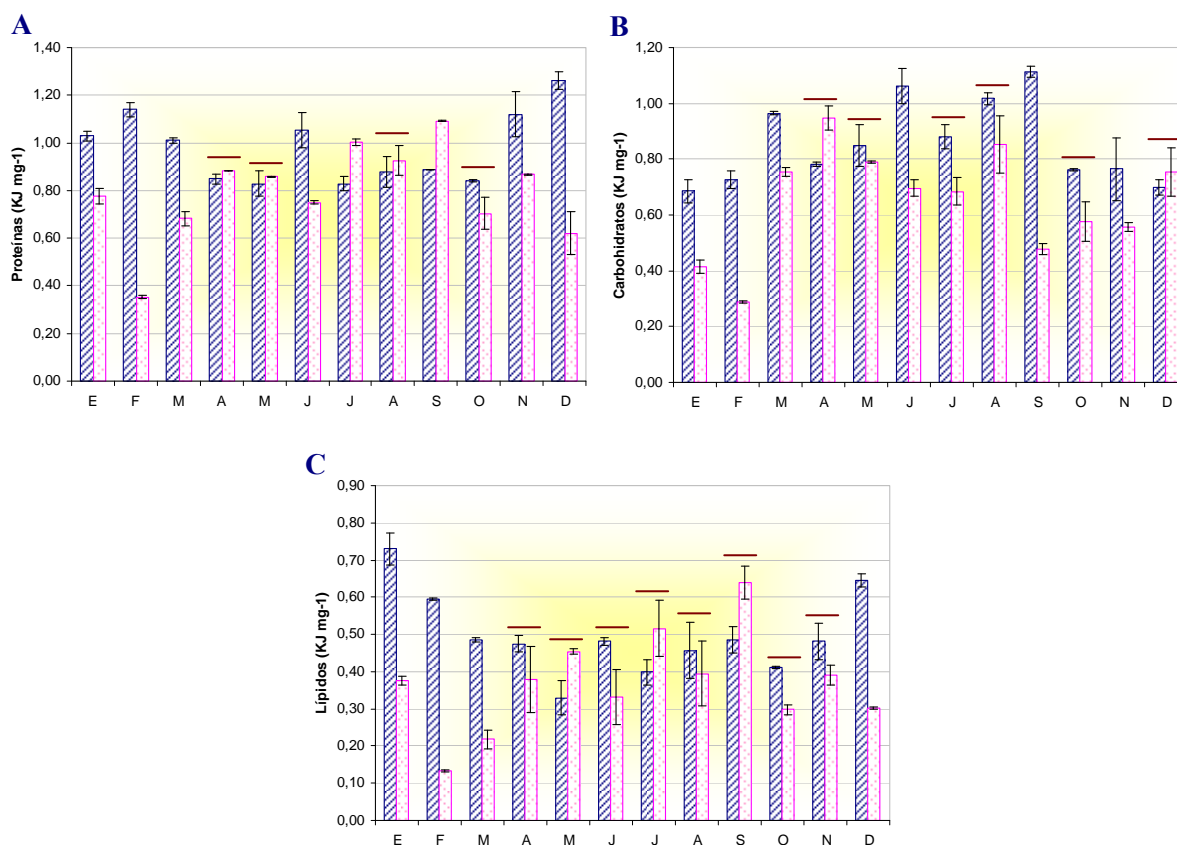
**Tabla 28.** Medias y desviaciones estándar de los equivalentes energéticos (KJ mg<sup>-1</sup>) de las proteínas, carbohidratos y lípidos totales registrados en los mantos de cada especie de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) durante el periodo experimental.

Mes	Especie	Proteínas KJ mg <sup>-1</sup>	Carbohidratos KJ mg <sup>-1</sup>	Lípidos KJ mg <sup>-1</sup>
Enero	<i>M. galloprovincialis</i>	1,03 ± 0,02	0,68 ± 0,04	0,73 ± 0,04
	<i>X. securis</i>	0,78 ± 0,03	0,41 ± 0,03	0,38 ± 0,01
Febrero	<i>M. galloprovincialis</i>	1,14 ± 0,03	0,73 ± 0,03	0,60 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,35 ± 0,01	0,29 ± 0,00	0,13 ± 0,00
Marzo	<i>M. galloprovincialis</i>	1,01 ± 0,01	0,96 ± 0,01	0,48 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,68 ± 0,03	0,76 ± 0,02	0,22 ± 0,02
Abril	<i>M. galloprovincialis</i>	0,85 ± 0,02	0,78 ± 0,01	0,47 ± 0,02
	<i>X. securis</i>	0,88 ± 0,00	0,95 ± 0,04	0,38 ± 0,09
Mayo	<i>M. galloprovincialis</i>	0,83 ± 0,05	0,85 ± 0,07	0,33 ± 0,05
	<i>X. securis</i>	0,86 ± 0,00	0,79 ± 0,01	0,45 ± 0,01
Junio	<i>M. galloprovincialis</i>	1,05 ± 0,07	1,06 ± 0,06	0,48 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,75 ± 0,01	0,70 ± 0,03	0,33 ± 0,07
Julio	<i>M. galloprovincialis</i>	0,83 ± 0,03	0,88 ± 0,04	0,40 ± 0,03
	<i>X. securis</i>	1,00 ± 0,01	0,68 ± 0,05	0,52 ± 0,08
Agosto	<i>M. galloprovincialis</i>	0,88 ± 0,06	1,02 ± 0,02	0,46 ± 0,08
	<i>X. securis</i>	0,93 ± 0,06	0,85 ± 0,10	0,40 ± 0,09
Septiembre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,89 ± 0,00	1,11 ± 0,02	0,49 ± 0,04
	<i>X. securis</i>	1,09 ± 0,00	0,48 ± 0,02	0,64 ± 0,04
Octubre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,84 ± 0,01	0,76 ± 0,00	0,41 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,70 ± 0,07	0,58 ± 0,07	0,30 ± 0,01
Noviembre	<i>M. galloprovincialis</i>	1,12 ± 0,09	0,76 ± 0,11	0,48 ± 0,05
	<i>X. securis</i>	0,87 ± 0,00	0,56 ± 0,02	0,39 ± 0,03
Diciembre	<i>M. galloprovincialis</i>	1,26 ± 0,04	0,70 ± 0,03	0,64 ± 0,02
	<i>X. securis</i>	0,62 ± 0,09	0,75 ± 0,09	0,30 ± 0,00

El análisis de varianza de dos vías realizado para ver el efecto de la especie y el mes (tiempo) así como la interacción entre ambos factores que ejercen sobre la energía contenida en las proteínas, carbohidratos y lípidos (KJ mg<sup>-1</sup>) registrado en los mantos, mostró que ambos factores así como la interacción ejercen un efecto significativo sobre la variable. (Tabla 29). Para las proteínas observamos diferencias significativas entre ambas especies a lo largo de casi todo el periodo de estudio, excepto en los meses de abril, mayo, agosto y octubre (Test de Tukey,  $p > 0.1$ ) (Fig. 41 A). Sobre la energía contenida en carbohidratos observamos diferencias significativas durante los primeros tres meses del estudio (enero-marzo) (Test de Tukey,  $p < 0.01$ ) y en meses intermedios del muestreo tales como junio, septiembre y noviembre (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ) (Fig. 41 B). Por otro lado, en los lípidos, los resultados nos permiten observar solo diferencias significativas dentro de los primeros tres meses y último mes de todo el periodo de estudio (enero-marzo y diciembre) (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ) (Fig. 41 C).

**Tabla 29.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie y el mes sobre la energía contenida en los diferentes componentes bioquímicos de los mantos, medidos en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio. ns: no significativo, \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

Fuente de variación	df	SS	MS	F
<b>Proteínas</b>				
Especie	1	0,407	0,407	220,696 ***
Mes	11	0,251	0,023	12,378 ***
Especie*Mes	11	1,046	0,095	51,545 ***
Error	24	0,044	0,002	
<b>Carbohidratos</b>				
Especie	1	0,527	0,527	214,363 ***
Mes	11	0,793	0,072	29,335 ***
Especie*Mes	11	0,497	0,045	18,412 ***
Error	24	0,059	0,002	
<b>Lípidos</b>				
Especie	1	0,198	0,198	104,307 ***
Mes	11	0,212	0,019	10,147 ***
Especie*Mes	11	0,438	0,040	20,935 ***
Error	24	0,046	0,002	



**Figura 41.** Energía contenida en proteínas (A), carbohidratos (B) y lípidos totales (C), analizados en el manto de *Mytilus galloprovincialis* (▨) y de *Xenostrobus securis* (◻), registrada a lo largo del estudio.

### 9.3.2. Glándula digestiva

Los equivalentes energéticos de las proteínas, carbohidratos y lípidos totales registrados en la glándula digestiva de *M. galloprovincialis* estuvieron comprendidos en un rango entre: 0.69 – 1.00 KJ mg<sup>-1</sup>, 0.31 – 0.58 KJ mg<sup>-1</sup> y 0.37 – 0.81 KJ mg<sup>-1</sup>, respectivamente para cada componente bioquímico. Y para *X. securis* entre: 0.58 – 1.23 KJ mg<sup>-1</sup>, 0.33 – 0.77 KJ mg<sup>-1</sup> y 0.25 – 0.65 KJ mg<sup>-1</sup> (Tabla 30). En general se puede observar que es en la glándula digestiva de la especie alóctona en donde se registran los valores más altos en los tres componentes bioquímicos. Además también podemos observar que los equivalentes energéticos son más altos en las proteínas, seguido de los lípidos para *M. galloprovincialis*; y sin embargo los valores son más altos en las proteínas seguidos de los carbohidratos para *X. securis*.

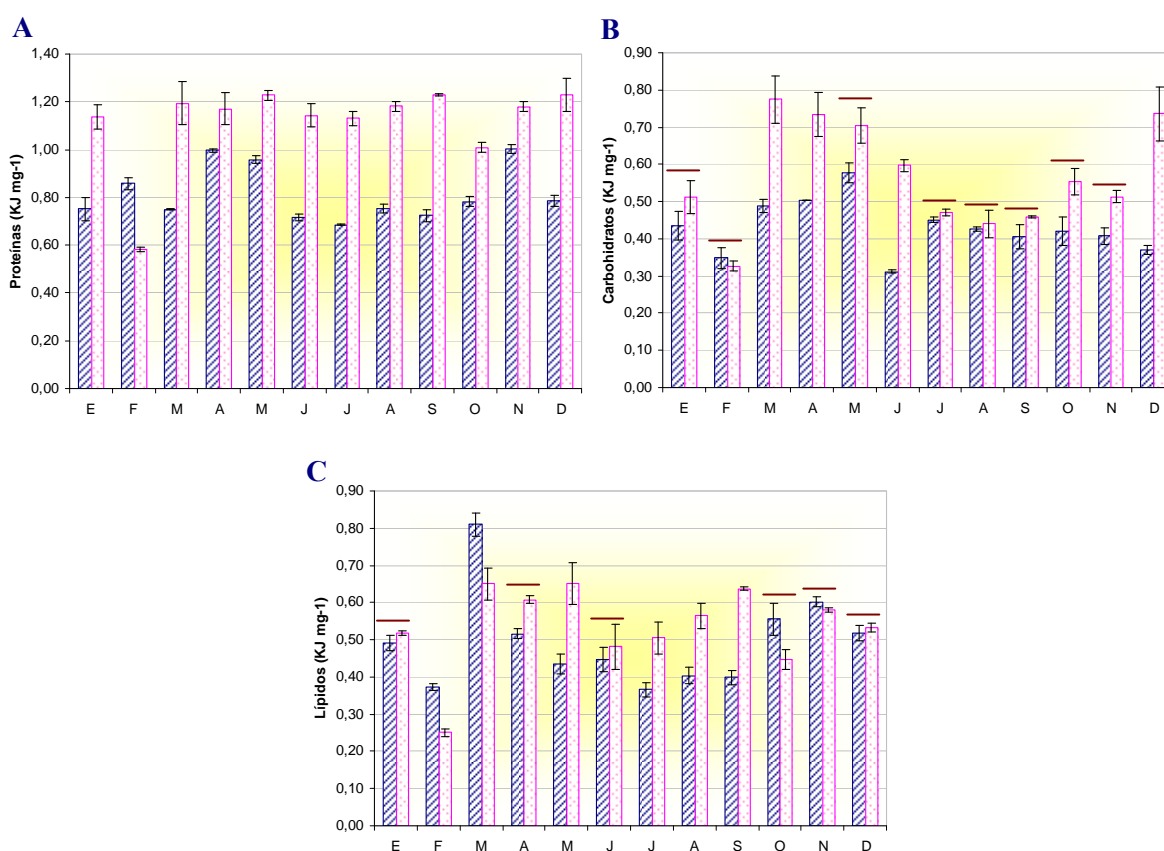
**Tabla 30.** Medias y desviaciones estándar de los equivalentes energéticos ( $\text{KJ mg}^{-1}$ ) de las proteínas, carbohidratos y lípidos totales registrados en la glándula digestiva de cada especie de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) durante el periodo experimental.

Mes	Especie	Proteínas $\text{KJ mg}^{-1}$	Carbohidratos $\text{KJ mg}^{-1}$	Lípidos $\text{KJ mg}^{-1}$
Enero	<i>M. galloprovincialis</i>	0,75 $\pm$ 0,05	0,44 $\pm$ 0,04	0,49 $\pm$ 0,02
	<i>X. securis</i>	1,14 $\pm$ 0,05	0,51 $\pm$ 0,04	0,52 $\pm$ 0,01
Febrero	<i>M. galloprovincialis</i>	0,86 $\pm$ 0,03	0,35 $\pm$ 0,03	0,37 $\pm$ 0,01
	<i>X. securis</i>	0,58 $\pm$ 0,01	0,33 $\pm$ 0,01	0,25 $\pm$ 0,01
Marzo	<i>M. galloprovincialis</i>	0,75 $\pm$ 0,00	0,49 $\pm$ 0,02	0,81 $\pm$ 0,03
	<i>X. securis</i>	1,19 $\pm$ 0,09	0,77 $\pm$ 0,06	0,65 $\pm$ 0,04
Abril	<i>M. galloprovincialis</i>	1,00 $\pm$ 0,01	0,50 $\pm$ 0,00	0,52 $\pm$ 0,01
	<i>X. securis</i>	1,17 $\pm$ 0,07	0,73 $\pm$ 0,06	0,61 $\pm$ 0,01
Mayo	<i>M. galloprovincialis</i>	0,96 $\pm$ 0,01	0,58 $\pm$ 0,03	0,43 $\pm$ 0,03
	<i>X. securis</i>	1,23 $\pm$ 0,02	0,70 $\pm$ 0,05	0,65 $\pm$ 0,06
Junio	<i>M. galloprovincialis</i>	0,72 $\pm$ 0,01	0,31 $\pm$ 0,00	0,45 $\pm$ 0,03
	<i>X. securis</i>	1,14 $\pm$ 0,05	0,60 $\pm$ 0,02	0,48 $\pm$ 0,06
Julio	<i>M. galloprovincialis</i>	0,69 $\pm$ 0,00	0,45 $\pm$ 0,01	0,37 $\pm$ 0,02
	<i>X. securis</i>	1,13 $\pm$ 0,03	0,47 $\pm$ 0,01	0,50 $\pm$ 0,04
Agosto	<i>M. galloprovincialis</i>	0,75 $\pm$ 0,02	0,43 $\pm$ 0,01	0,40 $\pm$ 0,02
	<i>X. securis</i>	1,18 $\pm$ 0,02	0,44 $\pm$ 0,04	0,56 $\pm$ 0,03
Septiembre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,72 $\pm$ 0,03	0,41 $\pm$ 0,03	0,40 $\pm$ 0,02
	<i>X. securis</i>	1,23 $\pm$ 0,00	0,46 $\pm$ 0,00	0,64 $\pm$ 0,00
Octubre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,78 $\pm$ 0,02	0,42 $\pm$ 0,04	0,56 $\pm$ 0,04
	<i>X. securis</i>	1,01 $\pm$ 0,02	0,55 $\pm$ 0,03	0,45 $\pm$ 0,03
Noviembre	<i>M. galloprovincialis</i>	1,00 $\pm$ 0,02	0,41 $\pm$ 0,02	0,60 $\pm$ 0,01
	<i>X. securis</i>	1,18 $\pm$ 0,02	0,51 $\pm$ 0,02	0,58 $\pm$ 0,01
Diciembre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,79 $\pm$ 0,02	0,37 $\pm$ 0,01	0,52 $\pm$ 0,02
	<i>X. securis</i>	1,23 $\pm$ 0,07	0,74 $\pm$ 0,07	0,53 $\pm$ 0,01

Los resultados del ANOVA de dos vías realizado para ver el efecto de la especie y el mes (tiempo) así como la interacción entre ambos factores que ejercen sobre la energía contenida en las proteínas, carbohidratos y lípidos ( $\text{KJ mg}^{-1}$ ) registrado en la glándula digestiva, mostró que ambos factores así como la interacción ejercen un efecto significativo sobre las variables. (Tabla 31). En la energía contenida en proteínas observamos diferencias significativas entre ambas especies a lo largo de todo el periodo de estudio (Test de Tukey,  $p < 0.01$ ) (Fig. 42 A). Sobre la energía contenida en carbohidratos observamos diferencias significativas durante los meses de marzo, abril, junio y diciembre (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ) (Fig. 42 B). Por otro lado, en los lípidos, los resultados nos permiten observar diferencias significativas en meses intermedios: febrero-marzo, mayo y julio-septiembre (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ) (Fig. 42 C).

**Tabla 31.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie y el mes sobre la energía contenida en los diferentes componentes bioquímicos de la glándula digestiva, medidos en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio. ns: no significativo, \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

Fuente de variación	df	SS	MS	F
<b>Proteínas</b>				
Especie	1	1,108	1,108	872,306 ***
Mes	11	0,473	0,043	33,856 ***
Especie*Mes	11	0,516	0,047	36,927 ***
Error	24	0,030	0,001	
<b>Carbohidratos</b>				
Especie	1	0,233	0,233	207,828 ***
Mes	11	0,382	0,035	30,919 ***
Especie*Mes	11	0,172	0,016	13,883 ***
Error	24	0,027	0,001	
<b>Lípidos</b>				
Especie	1	0,022	0,022	26,210 ***
Mes	11	0,428	0,039	47,151 ***
Especie*Mes	11	0,190	0,017	20,934 ***
Error	24	0,020	0,001	



**Figura 42.** Energía contenida en proteínas (A), carbohidratos (B) y lípidos totales (C), analizados en la glándula digestiva de *Mytilus galloprovincialis* (▨) y de *Xenostrobus securis* (▨), registrada a lo largo del estudio.

### 9.3.3. Branquias

Los equivalentes energéticos de las proteínas, carbohidratos y lípidos totales registrados en las branquias de *M. galloprovincialis* estuvieron comprendidos en un rango entre: 0.49 – 0.68 KJ mg<sup>-1</sup>, 0.07 – 0.13 KJ mg<sup>-1</sup> y 0.17 – 0.24 KJ mg<sup>-1</sup>, respectivamente para cada componente bioquímico. Y para *X. securis* entre: 0.59 – 0.99 KJ mg<sup>-1</sup>, 0.13 – 0.25 KJ mg<sup>-1</sup> y 0.19 – 0.37 KJ mg<sup>-1</sup> (Tabla 32). En general se puede observar que es en las branquias de la especie alóctona en donde se registran los valores más altos en los tres componentes bioquímicos. Además también podemos notar que la energía contenida en las proteínas es más alta, seguido de la energía contenida en los lípidos, resultados para ambas especies de estudio.

**Tabla 32.** Medias y desviaciones estándar de los equivalentes energéticos (KJ mg<sup>-1</sup>) de las proteínas, carbohidratos y lípidos totales registrados en las branquias de cada especie de estudio (*Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*) durante el periodo experimental.

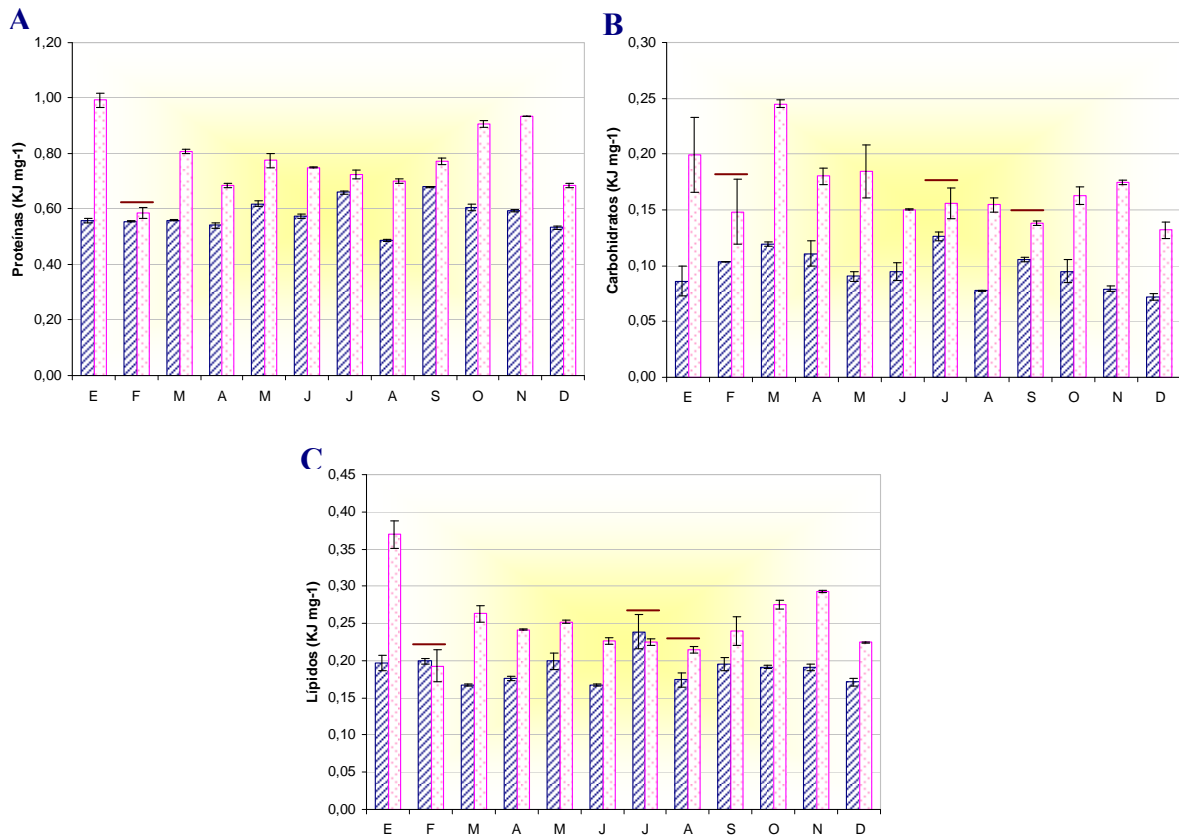
Mes	Especie	Proteínas KJ mg <sup>-1</sup>	Carbohidratos KJ mg <sup>-1</sup>	Lípidos KJ mg <sup>-1</sup>
Enero	<i>M. galloprovincialis</i>	0,56 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,20 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,99 ± 0,03	0,20 ± 0,03	0,37 ± 0,02
Febrero	<i>M. galloprovincialis</i>	0,56 ± 0,00	0,10 ± 0,00	0,20 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,59 ± 0,02	0,15 ± 0,03	0,19 ± 0,02
Marzo	<i>M. galloprovincialis</i>	0,56 ± 0,00	0,12 ± 0,00	0,17 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,81 ± 0,01	0,25 ± 0,00	0,26 ± 0,01
Abril	<i>M. galloprovincialis</i>	0,54 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,18 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,69 ± 0,01	0,18 ± 0,01	0,24 ± 0,00
Mayo	<i>M. galloprovincialis</i>	0,62 ± 0,01	0,09 ± 0,00	0,20 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,77 ± 0,03	0,18 ± 0,02	0,25 ± 0,00
Junio	<i>M. galloprovincialis</i>	0,57 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,17 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,75 ± 0,00	0,15 ± 0,00	0,23 ± 0,00
Julio	<i>M. galloprovincialis</i>	0,66 ± 0,01	0,13 ± 0,00	0,24 ± 0,02
	<i>X. securis</i>	0,73 ± 0,02	0,16 ± 0,01	0,22 ± 0,00
Agosto	<i>M. galloprovincialis</i>	0,49 ± 0,01	0,08 ± 0,00	0,17 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,70 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,21 ± 0,00
Septiembre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,68 ± 0,00	0,11 ± 0,00	0,19 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,77 ± 0,01	0,14 ± 0,00	0,24 ± 0,02
Octubre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,61 ± 0,01	0,10 ± 0,01	0,19 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,91 ± 0,01	0,16 ± 0,01	0,28 ± 0,01
Noviembre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,59 ± 0,00	0,08 ± 0,00	0,19 ± 0,00
	<i>X. securis</i>	0,93 ± 0,00	0,17 ± 0,00	0,29 ± 0,00
Diciembre	<i>M. galloprovincialis</i>	0,53 ± 0,01	0,07 ± 0,00	0,17 ± 0,01
	<i>X. securis</i>	0,69 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,22 ± 0,00



Los resultados del ANOVA de dos vías realizado para ver el efecto de la especie y el mes (tiempo) así como la interacción entre ambos factores que ejercen sobre la energía contenida en las proteínas, carbohidratos y lípidos ( $\text{KJ mg}^{-1}$ ) registrado en la glándula digestiva, mostró que ambos factores así como la interacción ejercen un efecto significativo sobre las variables. (Tabla 33). En la energía contenida en proteínas observamos diferencias significativas entre ambas especies a lo largo de todo el periodo de estudio (Test de Tukey,  $p < 0.01$ ) (Fig. 43 A). Sobre la energía contenida en carbohidratos observamos diferencias significativas durante los meses de marzo, abril, junio y diciembre (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ) (Fig. 43 B). Por otro lado, en los lípidos, los resultados nos permiten observar diferencias significativas en meses intermedios: febrero-marzo, mayo y julio-septiembre (Test de Tukey,  $p < 0.001$ ) (Fig. 43 C).

**Tabla 33.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA de dos vías). Efecto de la especie y el mes sobre la energía contenida en los diferentes componentes bioquímicos de las branquias, medidos en los mitílidos *Mytilus galloprovincialis* y *Xenostrobus securis*, bajo condiciones naturales ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio. ns: no significativo, \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$  y \*\*\* $p < 0.001$

Fuente de variación	df	SS	MS	F
<b>Proteínas</b>				
Especie	1	0,460	0,460	3386,532 ***
Mes	11	0,215	0,020	144,066 ***
Especie*Mes	11	0,153	0,014	102,615 ***
Error	24	0,003	0,000	
<b>Carbohidratos</b>				
Especie	1	0,062	0,062	426,654 ***
Mes	11	0,017	0,002	10,887 ***
Especie*Mes	11	0,010	0,001	6,362 ***
Error	24	0,003	0,000	
<b>Lípidos</b>				
Especie	1	0,047	0,047	469,966 ***
Mes	11	0,029	0,003	26,512 ***
Especie*Mes	11	0,027	0,002	24,716 ***
Error	24	0,002	0,000	



**Figura 43.** Energía contenida en proteínas (A), carbohidratos (B) y lípidos totales (C), analizados en las branquias de *Mytilus galloprovincialis* (▨) y de *Xenostrobus securis* (▩), registrada a lo largo del estudio.

Los contenidos energéticos de las proteínas, carbohidratos y lípidos, registrados en cada órgano de estudio nos permitieron establecer las ecuaciones que representan los cambios ocurridos en de ambas especies de estudio a lo largo del periodo de estudio. A continuación se describen estos cambios por cada órgano de estudio.

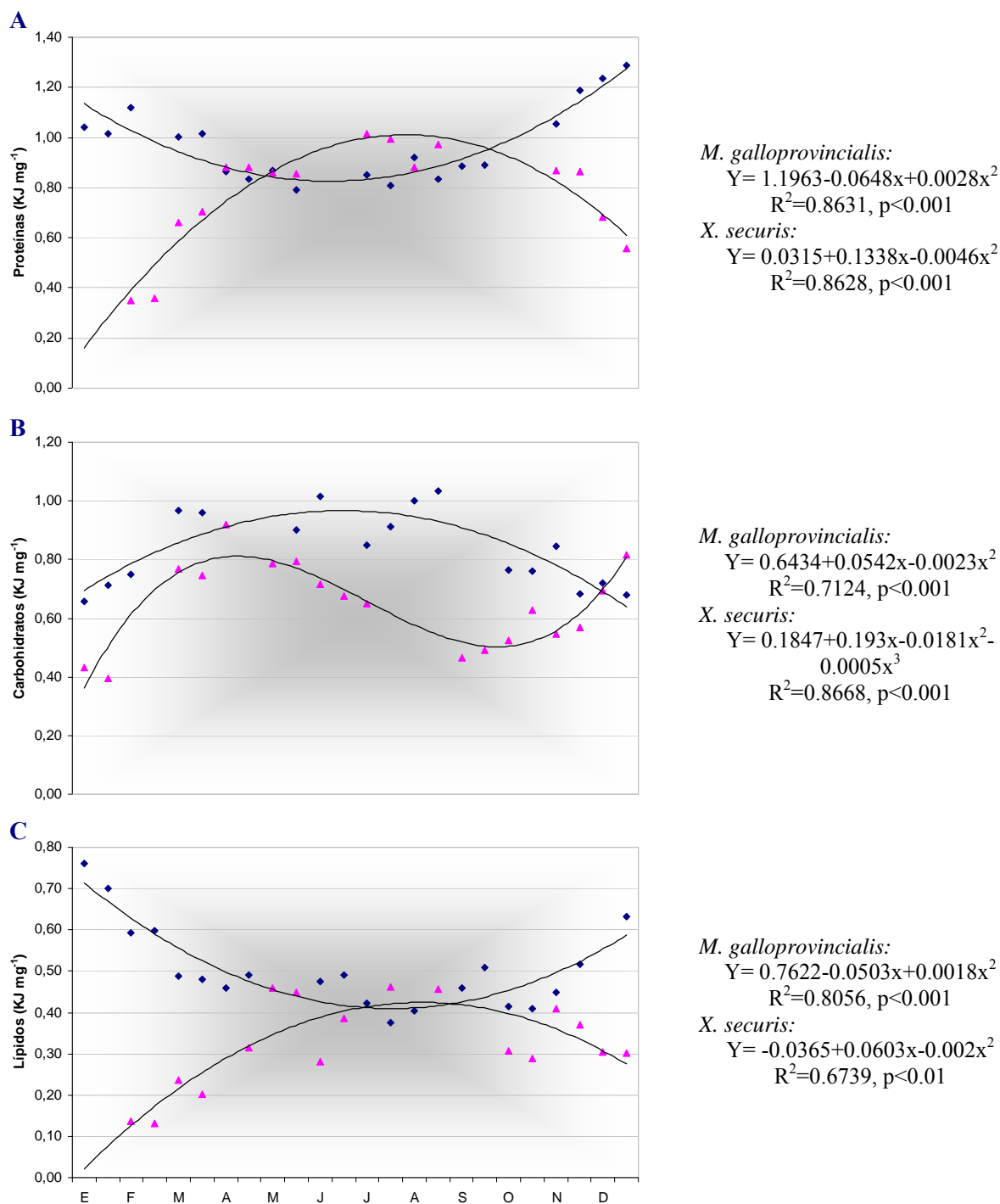
### Mantos

En la energía contenida en proteínas de ambas especies se obtuvo el mejor ajuste con ecuaciones cuadráticas polinomiales de segundo grado (Fig. 44 A). Para el caso de la especie autóctona (*M. galloprovincialis*), podemos observar una disminución de la energía contenida en las proteínas desde inicios del periodo de estudio (enero) hasta el mes de mayo del orden de  $-0.25 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-24.04%), y a partir de entonces un incremento hasta finales del periodo de estudio (diciembre) del orden de  $0.44 \text{ KJ mg}^{-1}$  (51.76%). En la especie alóctona (*X. securis*), observamos un comportamiento inverso con respecto al de la especie autóctona. Aquí observamos un incremento a partir de febrero hasta el mes de julio

del orden de  $0.66 \text{ KJ mg}^{-1}$  (188.57%), y a partir de entonces comienza una disminución hasta el mes de diciembre del orden de  $-0.32 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-36.36%).

La energía contenida en los carbohidratos se obtuvieron ajustes con una ecuación cuadrática polinomial de segundo grado en la especie autóctona y una de tercer grado en la especie alóctona (Fig. 44 B). En cuanto a la especie autóctona podemos diferenciar dos periodos definidos el primero que muestra un incremento desde inicios del periodo de estudio hasta el mes de junio del orden de  $0.36 \text{ KJ mg}^{-1}$  (54.54%) y el segundo que muestra una disminución que va desde el mes de julio hasta el mes de diciembre del orden de  $-0.20 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-23.53%). En la especie alóctona esta energía muestra un incremento desde inicios del estudio hasta el mes de abril del orden de  $0.49 \text{ KJ mg}^{-1}$  (113.95%), seguida de una disminución hasta el mes de septiembre del orden de  $-0.32 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-40.51%) para culminar con incremento a partir este hasta finales del estudio (otoño) del orden de  $0.29 \text{ KJ mg}^{-1}$  (54.72%).

En la energía contenida en los lípidos de los mantos de ambas especies se obtuvo el mejor ajuste con ecuaciones cuadráticas polinomiales de segundo grado (Fig. 44 C). Para el caso de *M. galloprovincialis*, podemos observar una disminución de la energía contenida en las proteínas desde inicios del periodo de estudio (enero) hasta el mes de julio del orden de  $-0.38 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-50.00%), y a partir de entonces un incremento hasta finales del periodo de estudio (diciembre) del orden de  $0.23 \text{ KJ mg}^{-1}$  (57.50%). En la especie alóctona (*X. securis*), observamos un comportamiento similar al observado en las proteínas. Aquí observamos un incremento a partir de febrero hasta el mes de julio del orden de  $0.32 \text{ KJ mg}^{-1}$  (228.57%), y a partir de entonces comienza una disminución hasta el mes de diciembre del orden de  $-0.16 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-34.78%).



**Figura 44.** Curvas de los equivalentes energéticos de las proteínas (A), carbohidratos (B) y lípidos totales (C), analizados en los mantos de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y de *Xenostrobus securis* (—▲—), registrada a lo largo del periodo de estudio.

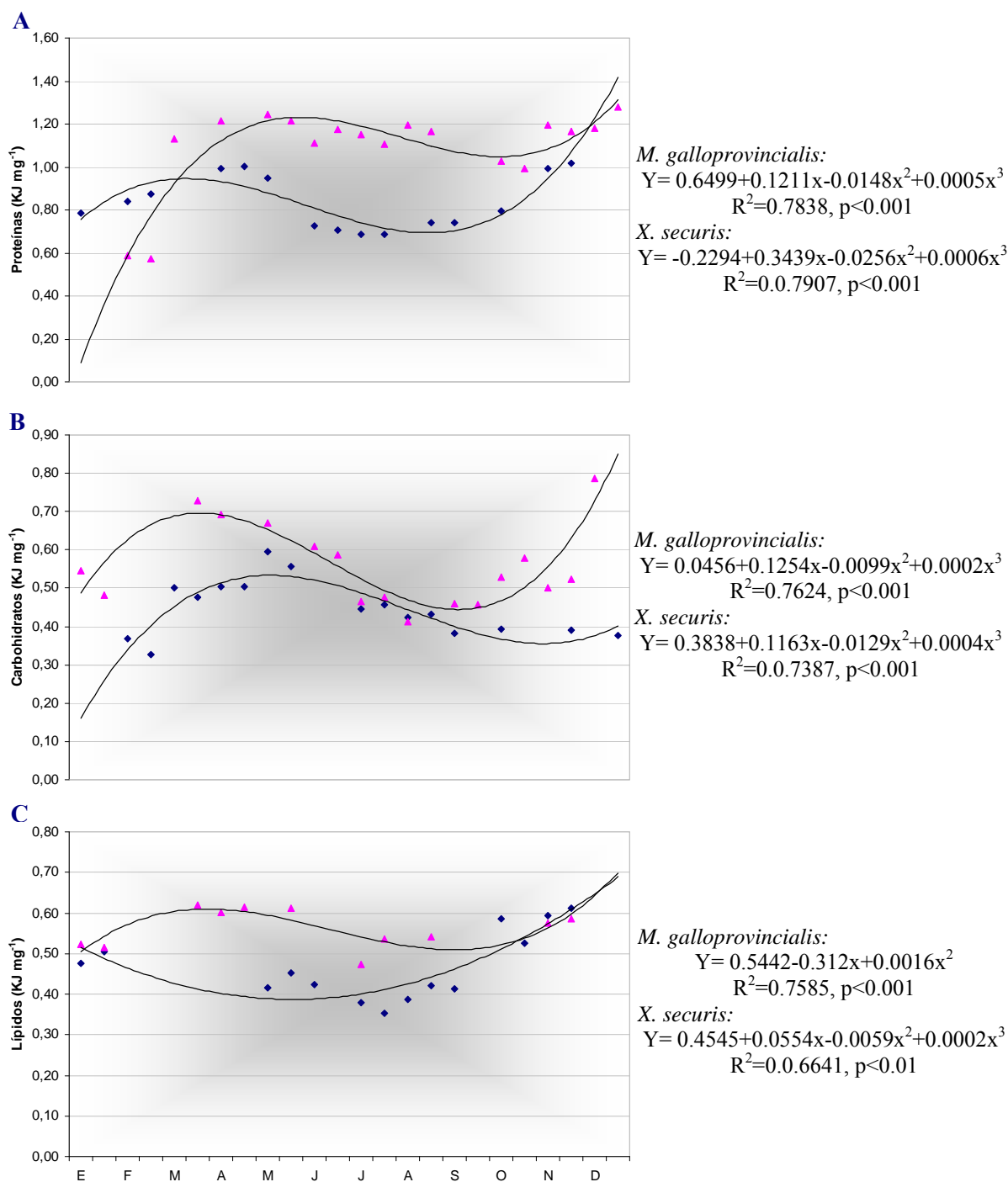
#### Glándula digestiva

En la energía contenida en proteínas de ambas especies se obtuvo el mejor ajuste con ecuaciones polinomiales de tercer grado (Fig. 45 A). Para el caso de la especie autóctona, podemos observar un incremento de la energía contenida en las proteínas desde inicios del periodo de estudio (enero) hasta el mes de abril del orden de  $0.21 \text{ KJ mg}^{-1}$  (26.58%), y a

partir de entonces una disminución hasta el mes de julio del orden de  $-0.26 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-27.37%). Durante los meses de agosto hasta el final del estudio se observó nuevamente un incremento del orden de  $0.28 \text{ KJ mg}^{-1}$  (37.84%). En la especie alóctona, un incremento a partir de febrero hasta el mes de mayo del orden de  $0.65 \text{ KJ mg}^{-1}$  (110.17%), y a partir de entonces comienza una disminución hasta el mes de julio del orden de  $-0.10 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-8.26%) y hacia finales del periodo de estudio se observa nuevamente un pequeño incremento del orden de  $0.10 \text{ KJ mg}^{-1}$  (8.47%).

En lo que respecta a la energía contenida en los carbohidratos en ambas especies, se obtuvieron ajustes con ecuaciones polinomiales de tercer grado (Fig. 45 B). En cuanto a la especie autóctona podemos diferenciar dos periodos el primero que muestra un incremento desde inicios del periodo de estudio hasta el mes de mayo del orden de  $0.23 \text{ KJ mg}^{-1}$  (62.16%) y a partir de ahí se observa el segundo periodo que muestra una disminución hasta finales del estudio del orden de  $-0.18 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-32.14%). En la especie alóctona esta energía muestra un primer incremento durante los primeros tres meses del estudio del orden de  $0.22 \text{ KJ mg}^{-1}$  (43.14%), seguida de una disminución hasta el mes de agosto del orden de  $-0.28 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-40.58%) para culminar con un nuevo incremento hasta finales del estudio del orden de  $0.33 \text{ KJ mg}^{-1}$  (71.74%).

En la energía contenida en los lípidos de los mantos se obtuvo el mejor ajuste con ecuaciones cuadráticas polinomiales de segundo grado en la especie autóctona y de tercer grado para la especie alóctona (Fig. 45 C). Para el caso de *M. galloprovincialis*, podemos observar durante la primera mitad del muestreo (enero-julio) una disminución de la energía contenida en los lípidos del orden de  $-0.13 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-27.08%), y a partir de entonces un incremento hasta finales del periodo de estudio (diciembre) del orden de  $0.22 \text{ KJ mg}^{-1}$  (56.41%). En la especie alóctona (*X. securis*), observamos un primer incremento a partir de enero hasta el mes de mayo del orden de  $0.09 \text{ KJ mg}^{-1}$  (17.31%), y a partir de entonces comienza una disminución hasta el mes de julio del orden de  $-0.14 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-22.95%), para después culminar hasta finales del estudio con otro incremento del orden de  $0.12 \text{ KJ mg}^{-1}$  (25.53%).



**Figura 45.** Curvas de los equivalentes energéticos de las proteínas (A), carbohidratos (B) y lípidos totales (C), analizados en la glándula digestiva de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y de *Xenostrobus securis* (—▲—), registrada a lo largo del periodo de estudio.

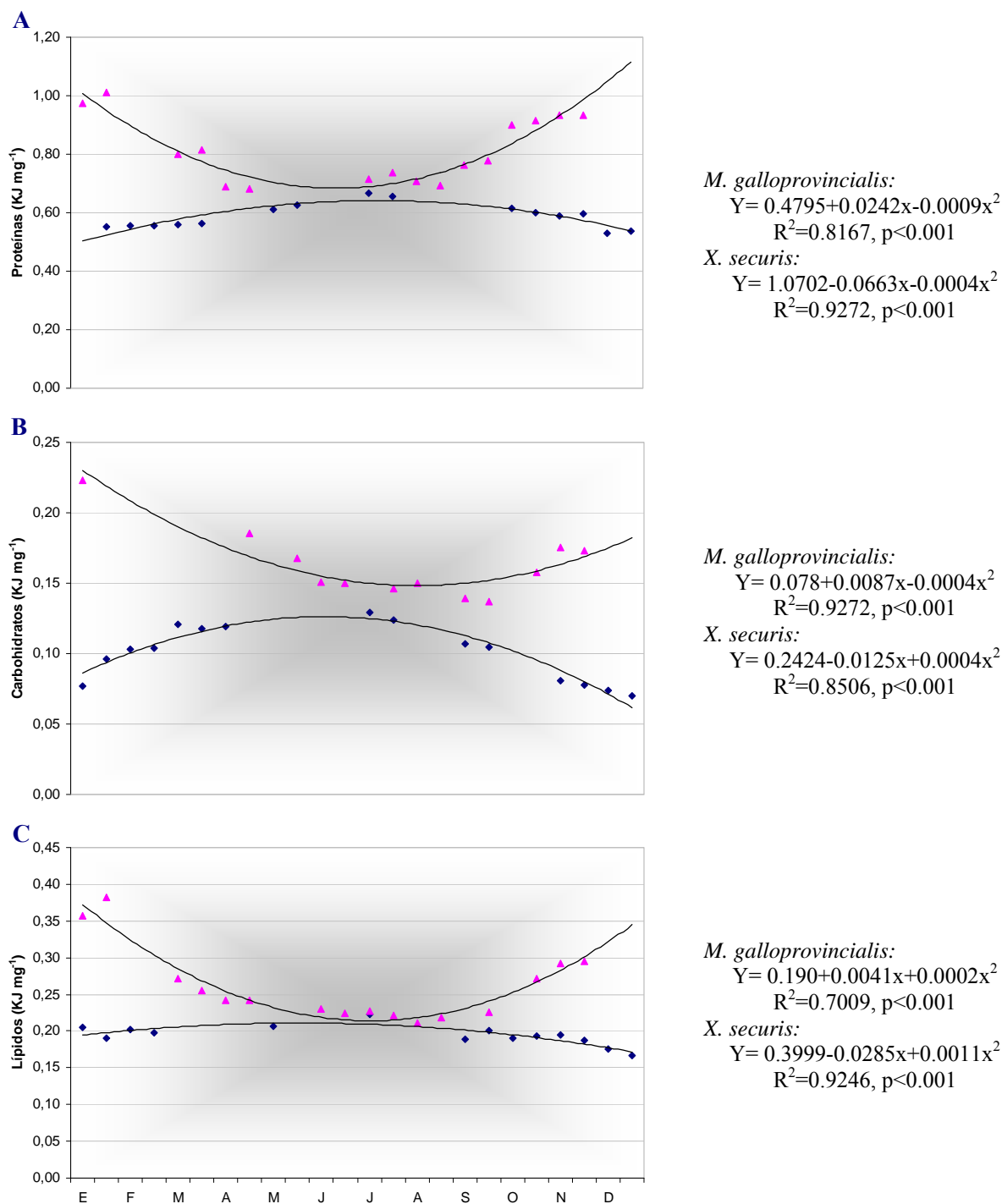
### Branquias

En la energía contenida en proteínas registradas en las branquias de ambas especies se obtuvo el mejor ajuste con ecuaciones polinomiales de segundo grado (Fig. 46 A). Para el caso de *M. galloprovincialis*, observamos un incremento de la energía contenida en las proteínas de enero hasta el mes de julio del orden de 0.11 KJ mg<sup>-1</sup> (20.00%), y a partir de

entonces una disminución hasta el mes de diciembre del orden de  $-0.11 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-16.92%). Para *X. securis*, observamos un comportamiento inverso al de la especie autóctona, es decir, primero observamos una disminución de inicios del estudio hasta el mes de abril del orden de  $-0.29 \text{ KJ mg}^{-1}$  (29.90%), y a partir de entonces comienza un incremento hasta el mes de noviembre del orden de  $0.25 \text{ KJ mg}^{-1}$  (36.76%).

En lo que respecta a la energía contenida en los carbohidratos en este órgano, para ambas especies se obtuvieron ajustes con ecuaciones polinomiales de segundo grado (Fig. 46 B). En cuanto a la especie autóctona podemos diferenciar dos periodos el primero que muestra un incremento desde inicios del periodo de estudio hasta el mes de julio del orden de  $0.05 \text{ KJ mg}^{-1}$  (62.50%) y a partir de ahí se observa el segundo periodo que muestra una disminución hasta finales del estudio del orden de  $-0.05 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-41.67%). En la especie alóctona también observamos dos periodos, sin embargo el comportamiento es inverso al de la especie autóctona, es decir, primero muestra una disminución desde inicios del periodo de estudio hasta el mes de septiembre del orden de  $-0.08 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-36.36%) y a partir de ahí y hasta finales del periodo de estudio observamos el segundo periodo con un incremento del orden de  $0.03 \text{ KJ mg}^{-1}$  (21.43%).

Al igual que en las proteínas y carbohidratos, para la energía contenida en los lípidos de las branquias se obtuvo el mejor ajuste con ecuaciones cuadráticas polinomiales de segundo grado para ambas especies (Fig. 46 C). Para el caso de *M. galloprovincialis*, podemos observar un incremento de la energía contenida en los lípidos del orden de  $0.02 \text{ KJ mg}^{-1}$  (10.00%), y a partir de entonces una disminución hasta finales del periodo de estudio (diciembre) del orden de  $-0.05 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-22.73%). En la especie alóctona (*X. securis*), observamos al contrario de la especie autóctona, primero una disminución a partir de enero hasta el mes de septiembre del orden de  $-0.08 \text{ KJ mg}^{-1}$  (-36.36%), y a partir de entonces comienza un incremento hacia finales del estudio del orden de  $0.03 \text{ KJ mg}^{-1}$  (21.43%).



**Figura 46.** Curvas de los equivalentes energéticos de las proteínas (A), carbohidratos (B) y lípidos totales (C), analizados en las branquias de *Mytilus galloprovincialis* (---◆---) y de *Xenostrobus securis* (—▲—), registrada a lo largo del periodo de estudio.



## 10. Discusión

La composición bioquímica y el contenido energético de los moluscos bivalvos ha sido ampliamente estudiada (Gabbott, 1976; Zandee *et al.*, 1980; Barber y Blake, 1981; Bressan y Marin, 1985; Lubet *et al.*, 1986; Gimeno *et al.*, 1991; Ojea *et al.*, 2002; Pérez-Camacho *et al.*, 2003; Freites *et al.* 2003; Ruiz *et al.*, 2007; Narvaez, 2009; Acosta *et al.*, 2010; entre otros). Las fluctuaciones anuales de los diferentes componentes bioquímicos estudiados en los organismos han sido relacionadas con parámetros ambientales, como calidad del alimento disponible (Bresan y Marin, 1985, Fernández-Reiriz *et al.*, 1996), temperatura (Bressan y Marin, 1985), y en especial al ciclo reproductivo (Gabbott, 1976, Barber y Blake, 1981, Bressan y Marin, 1985, Ojea *et al.*, 2002). La reproducción en bivalvos está estrechamente ligada a ciclos complejos de almacenamiento de reservas energéticas (Ojea *et al.*, 2002).

Además, los cambios bioquímicos son específicos dependiendo del sustrato energético en cuestión. Las mayores fluctuaciones ocurren a nivel de carbohidratos y proteínas (Zandee, 1980) y los menores a nivel de lípidos (Pieters *et al.*, 1979). De manera general los resultados obtenidos a lo largo del periodo experimental mostraron que el componente mayoritario en todos los órganos de ambas especies fueron las proteínas totales, seguido de los carbohidratos.

En el presente trabajo no se realizaron estudios del ciclo reproductivo de las dos especies, sin embargo, basándonos en algunos estudios previos del ciclo reproductivo tanto de *M. galloprovincialis* (Bressan y Marin, 1985; Gimeno *et al.*, 1991; Cáceres-Martínez, 2007; Ruiz *et al.*, 2007) como de otras especies de bivalvos, *Perna perna* y *Perna viridis* (Acosta *et al.*, 2010), *Ruditapes decussatus* (Ojea *et al.*, 2002, Pérez-Camacho *et al.*, 2003), podríamos hacer algunas interpretaciones. Particularmente se han estudiado diferentes órganos que están relacionados con el almacenamiento de nutrientes (proteínas, carbohidratos, glucógeno, lípidos), como la glándula digestiva (Acosta *et al.*, 2010, Ojea *et al.*, 2002, Barber y Blake, 1981), el manto (Ruiz *et al.*, 2007, Ojea *et al.*, 2002, Gimeno *et al.*, 1991, Lubet *et al.*, 1986), y las branquias (Ojea *et al.*, 2002).

El tejido del manto tiene como función principal la acumulación y movilización de sustancias de reserva y es el lugar en donde se desarrolla la gónada (Gabbott, 1976). *M. galloprovincialis* tiene en el manto células vesiculares (VC) que sintetizan, almacenan y movilizan glucógeno, así como células adipogranulares (ADG) que almacenan y movilizan

proteínas y lípidos (lípidos neutros, principalmente). En un estudio paralelo a esta tesis, que realiza nuestro grupo (datos no publicados), se ha demostrado que también *X. securis* tiene en el manto células vesiculares y células adipogranulares, que son muy similares en sus características citológicas a sus correspondientes en *M. galloprovincialis*. En el presente trabajo de manera general se observó que *X. securis* mostró la mayor acumulación de carbohidratos, en el manto, durante el otoño e invierno, mientras que la mayor acumulación de las proteínas y lípidos fueron durante la primavera y el verano. Mientras que en *M. galloprovincialis* se observó un patrón estacional opuesto al descrito en *X. securis*, es decir, mayor acumulación de carbohidratos durante la primavera y el verano y mayor acumulación de proteínas y lípidos durante el otoño y el invierno.

En Galicia y más concretamente, en la Ría de Vigo, *M. galloprovincialis* tiene dos picos principales de puesta. El primer desove se ha descrito entre marzo-abril y el segundo en septiembre-octubre (Aguirre, 1979). Estudios previos en *M. galloprovincialis* (Bressan y Marin, 1985) registraron un patrón muy irregular para las proteínas, dos máximos anuales para los lípidos (principios de primavera y verano) y un máximo de carbohidratos en el periodo estival. Dicho patrón concuerda con Ruiz *et al.* (2007), quien menciona que el glucógeno constituye el principal soporte energético de la gametogénesis. En nuestro estudio se ha observado que la máxima acumulación de carbohidratos tiene lugar durante la primavera-verano, coincidiendo con los blooms fitoplanctónicos. Ruiz *et al.* (2007), han sugerido que durante la primavera se producen sucesivos aumentos y caídas del contenido de glucógeno en el manto de *M. galloprovincialis*, indicando que esta especie no utiliza directamente la glucosa ingerida sino que depende del glucógeno almacenado para la maduración de los gametos. Además esto coincide con un periodo rápido de gametogénesis en el que tienen lugar las principales puestas.

En invierno, la escasez de alimento en el medio y el inicio de la gametogénesis imponen la utilización del glucógeno almacenado como principal fuente de energía (Ruiz *et al.*, 2007). Podría haber una conversión de los carbohidratos (glucógeno) para obtener una síntesis *de novo* de lípidos y poder soportar la gametogénesis, sobre todo en las últimas fases de la misma (invierno). Los niveles máximos de lípidos se han observado justamente en este periodo (otoño-invierno). Un estudio llevado a cabo por Kluytmans *et al.* (1985) en *M. edulis* sugiere que en la síntesis *de novo* estarían implicadas dos enzimas, la acetil CoA carboxilasa y la ácido graso sintasa. Esta probable síntesis *de novo* se observó también en el caso de *X. securis*, observándose una relación inversa entre la acumulación de glucógeno y lípidos. Además, los resultados de este estudio sugieren que las fluctuaciones

estacionales del glucógeno conducen a un cambio en los niveles de carbohidratos totales, lo que probablemente se deba a que es el tipo de carbohidrato más importante para esta especie de mejillón. *Xenostrobus securis* tiene un periodo de desove que comprende desde diciembre hasta febrero, lo que coincide con el Invierno del hemisferio Norte y el verano del hemisferio Sur (Wilson, 1968). En nuestro estudio durante ese periodo se ha observado que *X. securis* muestra un incremento en las reservas de los carbohidratos durante el otoño y la primavera, y una disminución en las proteínas y los lípidos, lo que podría explicarse por las necesidades energéticas requeridas para el desove. En *X. securis* los niveles de lípidos aumentaron desde finales de primavera hasta el verano (mayo-septiembre), lo que coincidiría con los resultados de Lubet *et al.* (1986). Las altas cantidades de reservas energéticas en forma de proteínas y lípidos observados en *X. securis* durante los meses de verano podrían deberse a un aumento en la disponibilidad de alimento de origen fitoplanctónico, y un proceso paralelo de acumulación de reservas lipídicas que no se usarían hasta el comienzo de la gametogénesis. Bressan y Marin (2007) han sugerido que durante el verano (julio-agosto) la mayoría de los mejillones permanecen en una etapa de reposo sexual, lo que hace que la demanda de energía metabólica sea menor. Esta situación junto con la presencia de un aumento del alimento disponible, permite la acumulación de lípidos y reservas de carbohidratos. Sin embargo, los bajos valores obtenidos para los tres principales sustratos energéticos en el manto de *X. securis* comparado con *M. galloprovincialis*, podrían ser explicados por las bajas tasas de absorción registradas por esta especie (*X. securis*) y por tanto poca disponibilidad para el almacenamiento de reservas energéticas. Esta condición sumada con la presión causada por el esfuerzo reproductivo sería causante de un estrés fisiológico para esta especie durante los meses de otoño e invierno. Acosta *et al.* (2010) también observaron una disminución notable de las proteínas tanto en *P. perna* como en *P. viridis*, que podría ser explicada por sus largos periodos de desove, aunque también por la utilización de proteínas en los lóbulos gonadales, en donde es alojado la mayor parte del manto. Zandee *et al.* (1980) y Freitas *et al.* (2003) mencionan que las proteínas del manto son los principales sustratos energéticos utilizados para la gametogénesis en mejillones.

El acumulo de reservas en la glándula digestiva está influenciado por factores ambientales que limitan la disponibilidad de alimento. La glándula digestiva es un órgano importante como tejido de reserva (Gabbott, 1976), particularmente de carbohidratos, para permitir el desarrollo gonadal. En *M. edulis* los lípidos son sintetizados y almacenados en la glándula digestiva a mediados de verano cuando el contenido de los carbohidratos es

bajo (Gabbot, 1976). La utilización de los lípidos en la glándula digestiva podría estar asociada con el inicio de las fases de crecimiento de los ovocitos, como mencionan Barber y Blake (1981). La glándula digestiva mostró un patrón irregular en cuanto a la acumulación de los componentes bioquímicos citados. En *X. securis* la mayor acumulación de proteínas y lípidos se observó en primavera y la mayor acumulación de carbohidratos se observó a finales del otoño. En *M. galloprovincialis* la mayor acumulación de proteínas fue en primavera y otoño, los carbohidratos mostraron su pico estacional en primavera y los lípidos fueron en su mayoría almacenados en otoño e invierno.

Las branquias tienen bajas tasas de conversión metabólica y son un órgano que presentan altos contenidos de lípidos (Cabanellas-Reboredo *et al.*, 2009). En nuestro estudio observamos que en las branquias de *X. securis* la mayor acumulación de los sustratos energéticos tiene lugar durante el otoño e inicios del invierno. Mientras que para *M. galloprovincialis* se observa un comportamiento opuesto, es decir, la mayor acumulación de los sustratos energéticos se observa durante la primavera y el verano.

Para ambas especies, los componentes bioquímicos estructurales (proteínas) son los más abundantes, seguidos de carbohidratos, que pueden actuar como componentes estructurales o de reserva, y por último los relacionados más directamente con el almacén de energía, los lípidos. En el caso de *M. galloprovincialis*, parece existir un almacenamiento efectivo en el manto (órgano con mayor concentración de carbohidratos y lípidos), mientras que en *X. securis*, la mayor concentración de componentes, tanto estructurales como de reserva, es en la glándula digestiva y las branquias, lo que parece sugerir una menor efectividad en la utilización y almacenamiento de la energía adquirida mediante la alimentación.

La baja capacidad de almacenamiento de reservas en la especie alóctona, aunque parece no condicionar su supervivencia (altas tasas de supervivencia), podría limitar su capacidad reproductiva y por tanto su capacidad expansiva.

#### *IV. Conclusiones generales*

## 11. Conclusiones generales

A partir de los resultados del estudio “Bioinvasión del mitílido *Xenostrobus securis* en la Rías Gallegas. Análisis fisiológico y bioquímico bajo condiciones ambientales variables” se han obtenido las siguientes conclusiones:

*Xenostrobus securis* presenta las tasas fisiológicas (tasa de aclaramiento, tasa de ingestión orgánica, eficiencia de absorción, tasa de absorción, respiración, excreción de amonio, SFG y  $K_2$ ) significativamente más bajas con respecto a las de *M. galloprovincialis* sometidas ambas especies a condiciones ambientales similares.

La tasa de aclaramiento (CR) de *X. securis* se ve afectada de manera positiva, principalmente por el volumen empaquetado y la salinidad, mientras que en *M. galloprovincialis* se observa que la CR está afectada principalmente por el volumen empaquetado y la temperatura.

La tasa de ingestión orgánica (OIR) de *X. securis* está afectada de manera negativa principalmente por el volumen empaquetado y la temperatura. Mientras que en *M. galloprovincialis* se ve influenciada de manera positiva, principalmente por la MPO y de manera negativa por el volumen empaquetado y la temperatura.

La relación que existe entre la OIR y la MPO se ajusta a modelos lineales para ambas especies. Asumiendo el valor medio de la MPO registrado a lo largo del periodo experimental,  $0.56 \text{ mg L}^{-1}$ , la OIR de *X. securis* alcanza una OIR de  $0.64 \text{ mg h}^{-1}$ , mientras que en *M. galloprovincialis* la OIR alcanza valor de  $1.93 \text{ mg h}^{-1}$ . La relación que se observa entre la OIR y el volumen empaquetado se ajusta a un modelo lineal para *X. securis* y un modelo doble recíproco para *M. galloprovincialis*. En particular para un volumen empaquetado medio ( $0.78 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ) la OIR de *X. securis* ( $0.59 \text{ mg h}^{-1}$ ) es menor que la de *M. galloprovincialis* ( $1.49 \text{ mg h}^{-1}$ ).

La eficiencia de absorción (AE) de *X. securis* al igual que *M. galloprovincialis*, se ve influenciada positivamente principalmente por la calidad ( $Q_1$ ). La relación que existe entre la AE y la  $Q_1$  se ajusta mediante el modelo curva-S para ambas especies. Con el valor medio de  $Q_1$  observado, 0.48, ambas especies registran valores similares de AE (56% y 59%, para *X. securis* y *M. galloprovincialis*, respectivamente).

La tasa de absorción (AR) de *X. securis* se ve afectada positivamente esencialmente por el volumen empaquetado y la temperatura, mientras que la AR de *M. galloprovincialis* se ve afectada positivamente por volumen empaquetado, temperatura y  $Q_1$ .

La relación entre la AR y el volumen empaquetado en *X. securis* se ajusta mediante un modelo lineal, mientras que para *M. galloprovincialis* el mejor ajuste es un modelo doble recíproco. El volumen empaquetado de  $0.78 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$  (valor medio observado), permite predecir una AR de  $0.36 \text{ mg h}^{-1}$  para *X. securis* y de  $1.08 \text{ mg h}^{-1}$  en *M. galloprovincialis*.

El volumen de consumo de oxígeno ( $\text{VO}_2$ ) en *X. securis* se ve afectado de manera positiva por la temperatura y de manera negativa por la clorofila-a. Para *M. galloprovincialis* no se encontró influencia de las variables ambientales sobre el  $\text{VO}_2$ .

La tasa de excreción de amonio ( $\text{VNH}_4\text{-N}$ ) en *X. securis* se vio afectada positivamente por la MPO y la temperatura, mientras que para *M. galloprovincialis* el  $\text{VNH}_4\text{-N}$  se ve afectado por la temperatura.

El comportamiento del  $\text{VNH}_4\text{-N}$  en relación a la temperatura se explica mejor mediante un modelo lineal en ambas especies. Esto nos permite predecir valores de  $\text{VNH}_4\text{-N}$  de  $9.54 \mu\text{g h}^{-1}$  para *X. securis* y de  $14.59 \mu\text{g h}^{-1}$  para *M. galloprovincialis* si se asume un valor constante de la temperatura de  $16.49 \text{ }^\circ\text{C}$ .

Para el scope for growth (SFG) de *X. securis*, se ha encontrado un efecto causado por la clorofila-a, mientras que en *M. galloprovincialis* el SFG se ve afectado principalmente por la clorofila y la temperatura. Sin embargo, el comportamiento de esta variable fisiológica (SFG) puede ser mejor interpretado en relación a la energía absorbida y el gasto metabólico. *X. securis* presentó menores tasas de absorción y mayores gastos metabólicos con respecto a *M. galloprovincialis*. La relación de dependencia entre la ración absorbida y la SFG, tiene menos fortaleza en *X. securis* y se ajusta mejor bajo un modelo lineal. Esto podría ser debido a dos causas: primero, que en *X. securis* ocurra un catabolismo inmediato de los sustratos metabólicos para sustentar el proceso de la respiración principalmente, y/o, que *X. securis* presenta menor adaptabilidad a las características medioambientales propias de la zona de estudio.

En cuanto al efecto de la salinidad, *X. securis* manifiesta menor tolerancia a cambios en el rango de salinidades registrados en este estudio ( $8.17\text{‰}$ - $34.94\text{‰}$ ). Mientras que *M. galloprovincialis* presenta una mayor tolerancia a cambios en el rango de salinidades de  $23.86\text{‰}$  a  $34.94\text{‰}$ , manteniendo las tasas fisiológicas constantes. Las alteraciones de las tasas fisiológicas de *M. galloprovincialis* únicamente se han producido ante valores

extremadamente bajos como los detectados en noviembre de 2009 (8.17‰), lo que podría ser debido a que esta especie mantiene mayor capacidad de adaptación a los cambios estacionales que ocurren en la salinidad de su hábitat.

Para ambas especies, los componentes bioquímicos estructurales (proteínas) son los más abundantes, seguidos de carbohidratos, que pueden actuar como componentes estructurales o de reserva, y por último los relacionados más directamente con el almacén de energía, los lípidos, que se catabolizan más activamente en las épocas previas al desove. Además, dentro de los carbohidratos, las variaciones del glucógeno parecen conducir a un cambio en los niveles de carbohidratos totales, lo que parece sugerir que sea un carbohidrato esencial para ambos bivalvos.

En el caso de *M. galloprovincialis*, parece existir un almacenamiento efectivo en el manto (órgano con mayor concentración de carbohidratos y lípidos), mientras que en *X. securis*, la mayor concentración de componentes, tanto estructurales como de reserva, es en la glándula digestiva y las branquias. Esto parece indicar una estrategia de almacenamiento energético diferente, que se traduce en una menor efectividad en la utilización y almacenamiento de energía en *X. securis* dentro de las aguas gallegas.

La baja capacidad de almacenamiento de reservas en *X. securis*, aunque parece no condicionar su supervivencia (altas tasas de supervivencia), podría limitar su capacidad reproductiva y por tanto su capacidad expansiva.

El bajo rendimiento de *X. securis* en comparación con *M. galloprovincialis* sugiere que esta especie no supone un peligro potencial directo que pueda desencadenar el desplazamiento de *M. galloprovincialis* (mejillón autóctono). Sin embargo, la introducción de una nueva especie filtradora a un nicho ocupado de forma tradicional por *M. galloprovincialis* puede tener consecuencias indirectas imprevistas a nivel ecológico.

La ecofisiología es una herramienta indispensable para estudiar la capacidad invasora de las especies alóctonas frente a las autóctonas, ya que permite estudiar la capacidad de los organismos para rentabilizar la energía disponible en el ambiente. Este estudio constituye un primer paso para entender la capacidad de expansión e invasión de *X. securis* en las Rías gallegas. A pesar de que resta mucho aún por estudiar antes de que podamos tener una idea definitiva de los efectos de la invasión por parte de este bivalvo, y por ende, de ninguna manera pueden tomarse estos resultados como una valoración a escala global del impacto de esta especie.



## *V. Referencias Bibliográficas*

## 12. Bibliografía

- Acosta, V., Natera, Y., Lodeiros, C., Freites, L. y Vázquez, A., 2010. Componentes bioquímicos de los tejidos de *perna perna* y *Perna viridis* (Lineo, 1758) (Bivalvia:Mytilidae), en relación al crecimiento en condiciones de cultivo suspendido. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 38(1):37-46.
- Aguirre, M.P., 1979. Biología del mejillón (*M. edulis*) de cultivo de la Ría de Vigo. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5(3):107-160.
- Anestis, A., Lazon, A., Pörtner, H.O. y Michaelidis, B., 2007. Behavioral, metabolic, and molecular stress responses of marine bivalve *Mytilus galloprovincialis* during long-term acclimation at increasing ambient temperature. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 293: R911-R921.
- Araújo, A.A.M., 2008. Management of aquaculture of the clam, *R. decussatus* (Linnaeus, 1758) in the Ria Formosa lagoon (South of Portugal): Effects on the ecosystem and species physiology. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela, España. Pp. 168.
- Babarro, J.M.F., 1998. Bases fisiológicas del crecimiento diferencial de la semilla del mejillón (*Mytilus galloprovincialis*, Lamarck, 1819) de colector e intermareal, cultivada en batea. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Facultad de Biología. España. 251 pp.
- Babarro, J.M.F., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2000 a. Feeding behaviour of seed mussel *Mytilus galloprovincialis*: Environmental parameters and seed origin. *J. Shellfish Res.*, 19(1): 195-201.
- Babarro, J.M.F., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2000 b. Metabolism of the mussel *Mytilus galloprovincialis* from two origins in the Ría Arousa (north-west Spain). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 80:565-872.
- Babarro, J.M.F., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2003. In situ absorption efficiency processes for the cultured mussel *Mytilus galloprovincialis* in Ría de Arousa (north-west Spain). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 83: 1059-1064.
- Barber, B.J. y Blake, N.J., 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 52: 121-134.
- Bayne, B.L., 1976. The biology of mussel larvae. In: Marine mussels: their ecology and physiology. Bayne B L. (ed). Cambridge University Press. Cambridge: 81:120.
- Bayne, B.L., Thompson, R.J. y Widdows, J., 1976. Physiology: I. In: Marine mussels: their ecology and physiology. Bayne B.L. (ed). Cambridge University Press. Cambridge: 121:206.
- Bayne, B.L., Widdows, J. y Thompson, R.J., 1976. Physiology: I. In: Marine mussels: their ecology and physiology. Bayne B.L. (ed). Cambridge University Press. Cambridge: 261:291.

- Bayne, B.L. y Scullard, C., 1977. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia: Mollusca). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57:355-369.
- Bayne, B.L. y Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: The Mollusca, Vol. 4, Physiology, Part 1. Saleuddin, A.S.M. y Wilbur, K.W. (eds.) Academic Press. New York. Pp. 407-515.
- Bayne, B.L., Brown, D.A., Burns, K., Dixon, D.R., Ivanovici, A., Livingstone, D.R., Lowe, D.M., Moore, M.N., Stebbing, A.R.D. y Widdows, J., 1985. The effects of stress and pollution on marine animals. PRAEGER Special Studies, Lybrary of Congress Cataloging. 385 pp.
- Bayne, B.L., 1985. Responses to environmental stress: Tolerance, Resistance and Adaptation. 18<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium. Mar. Biol. of Polar Regions and Effects of Stress on Marine organisms. Pp. 331-347.
- Bayne, B.L., Hawkins, A.J.S., Navarro, E. e Iglesias, I.P., 1989. Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55: 47-54.
- Bayne, B.L., 1993. Feeding physiology of bivalves: time-dependence and compensation for changes in food availability. En: Dame R.F. (Ed.), Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 1-24.
- Bayne, B.L., Iglesias, J.I.P., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Heral, M. y Deslous-Paoli, J.M., 1993. Feeding behaviour of the mussel *Mytilus edulis*: Responses to variations in quantity and organic content of seston. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 73: 813-829.
- Bayne, B.L., 1998. The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: an introduction to the Plymouth "TROPHEE" workshop. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 219: 1-19.
- Bayne, B.L., 2002. A physiological comparison between Pacific oysters *Crassostrea gigas* and Sydney rock oysters *Saccostrea glomerata*: food, feeding and growth in shared estuarine habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 232:163-178.
- Beninger, P.G., Veniot, A. y Poussart, Y., 1999. Particles of pseudofeces rejection on the bivalve mantle: integration in particle processing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 178: 259-269.
- Berg, J.A. y Newell, R.J., 1986. Temporal and spatial variations in the composition of seston available to the suspension feeder *Crassostrea virginica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 23: 375-386.
- Beukema, J.J. y De Bruin, W., 1979. Calorific values of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) as determined by two methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37: 19-30.
- Bossdorf, O., Prati, D., Auge, H. y Schmid, B., 2004. Reduced competitive ability and invasive plant. *Ecology Letters*, 7: 346-353.
- Bligh, E.G. y Dyer, W.J., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry*, 37: 911-915.

- Bownes, S.J. y McQuaid, C.D., 2006. Will the invasive mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck replace the indigenous *Perna perna* L. on the south coast of South Africa?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 338: 140-151.
- Branch, G.M. y Steffani, C.N., 2004. Can we predict the effects of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 300: 189-215.
- Bresan, M. y Marin, M.G., 1985. Seasonal variations in Biochemical composition and condition index of mussels (*Mytilus galloprovincialis*, Lmk.) in the lagoon of Venice (North Adriatic). *Aquaculture*, 48: 13-21.
- Cabanellas-Reboredo, M., Deudero, S. y Blanco, A., 2009. Stable-isotope signatures ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of different tissues of *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758 (Bivalvia): isotopic variations among tissues and between seasons. *J. Mollus. Stud.*, 75:343-349.
- Cáceres-Martínez, J. y Figueras, A., 2007. Estudios sobre el ciclo gonadal. En: Biología y cultivo del mejillón (*Mytilus galloprovincialis*) en Galicia. Figueras A. (ed). Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España. Pp. 47-60.
- Calvo, G.W., Luckenbach, M.W., Allen Jr., J.R. y Burreson, E.M., 2000. A comparative field study of *Crassostrea ariakensis* and *Crassostrea virginica* in relation to salinity in Virginia. *Especial Report in Applied Marine Science and Ocean Engineering*, 360: 7-23.
- Conover, R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 338– 345.
- Contreras, E.F., 1991. Hidrología y nutrientes en lagunas costeras. En: Físicoquímica y biología de las lagunas costeras mexicanas. Figueroa, T.M.G., Alvarez, S.C., Esquivel H.A. y Ponce, M.M.E. (eds.). UAM-I. 16-24.
- Corral, M., Grizel, H., Montes, J. y Polanco, E., 2000. La acuicultura. Biología, regulación, fomento, nuevas tendencias, y estrategia comercial, Tomo 1. Fundación Alonso Martín Escudero. Grupo Mundiprensa. Madrid, España. 246 pp.
- Danton, E., Kiyomoto, M., Komaru, A., Wada, K.T., Awaji, M. y Mathieu, M., 1996. Comparative analysis of storage tissue and insulin-like neurosecretion in diploid and triploid mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in relation to their gametogenesis cycle. *Invertebr. Reprod. Dev.*, 29: 37-46.
- Darrigan, G., 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biol. Invasions*, 4:145-156
- Darrigan, G. y Mansur, M.C.D., 2006. Distribución, abundancia y dispersión. En: Bioinvasión del mejillón dorado en el continente americano. Darrigan, G. y Damboborenea, C. (eds.). pp. 93-110.
- Davies, J.H., 1964. A morphogenetic approach to world shorelines. *Z. Geomorphol.* 8:127-131.
- Decottignies, P., Beninger, P.G., Rincé, Y., Robins, R.J. y Riera, P., 2007. Exploitation of natural food sources by two sympatric, invasive suspension-feeders: *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34:179-192.

- Delgado, M., Pérez Camacho, A. y Albentosa, M., 2002. Balance energético en la almeja *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 18 (1-4): 301-306.
- De Min, R. y Vio, E., 1997. Molluschi conchiferi del litoral esloveno. *Annals for Istran and Mediterranean Studies Koper, Anneles*, 11. Serie Historia Naturalis, 4:241-258.
- De Moreno, J.E.A., Moreno, V.J. y Brenner, R.R., 1976. Lipid metabolism of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*: I. Composition of the lipids. *Lipids.*, 11: 334-340.
- De Moreno, J.E.A., Pollero, R.J., Moreno, V.J. y Brenner, R.R., 1980. Lipids and fatty acids of the mussel (*Mytilus platensis*, d'Orbigny) from South Atlantic waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48: 263-276.
- Dong B., Xue, Q. y Li, J., 2000. The effect of temperature on the filtration rate, clearance rate and absorption efficiency of manila clam, *Ruditapes philippinarum*. *Mar. Fish. Res.* /Haiyang Shuichan Yanjiu. Qingdao. 21 (1): 37-42 pp.
- Ellis, J., Cummings, V., Hewitt, J. Thrush, S. y Norkko, A., 2002. Determining effects of suspended sediment on condition of a suspension feeding bivalve (*Atrina zelandica*): Results of a survey, a laboratory experiment and a field transplant experiment. *J. Exp. Mar. Biol.Ecol.*, 267: 147-174.
- Evans, G., Howarth, R.J. y Nombella, M.A., 2003. Metals in the sediments of Ensenada de San Simón (inner Ría de Vigo), Galicia, NW Spain. *Applied Geochemistry*, 18: 973-996.
- Fabiano, M., Danovaro, R., Olivari, E. y Misic, C., 1994. Decomposition of faecal matter and somatic tissue of *Mytilus galloprovincialis*: changes in organic matter composition and microbial succession. *Marine Biology*, 119: 375-384.
- Fernández, J.M.B., 1998. Bases Fisiológicas del crecimiento diferencial de la semilla de mejillón (*Mytilus galloprovincialis*, Lamarck, 1819) de colector e intermareal, cultivada en batea. Tesis Doctoral, Universidad de Santiago de Compostela, España. 251 p.
- Fernández-Reiriz, M.J., Pérez-Camacho, A., Ferreiro, M.J., Blanco, J., Planas, M., Campos, M.J. y Labarta, U., 1989. Biomass production and variation in the biochemical profile (total protein, carbohydrates, RNA, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae. *Aquaculture*, 83: 17-37.
- Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U. y F. Babarro, J.M., 1996. Comparative allometries in growth and chemical composition of mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) cultured in two zones in the Ria Sada (Galicia, NW Spain). *J. Shellfish Res.*, 15(2):349-353.
- Fernández-Reiriz, M. J., Labarta, U., Albentosa, M. y Pérez-Camacho, A., 1998. Effect of microalgal diets and commercial wheatgerm flours on the lipid profile of *Ruditapes decussatus* spat. *Comp. Biochem. Physiol.*, 119A(19): 369-377.
- Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2004. Procesos fisiológicos y disponibilidad de alimento del mejillón en las rías gallegas. En: Bateiros mar mejillón. Una perspectiva bioeconómica. Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J., Pérez-Camacho, A. y Pérez-Corbacho, E. (eds.). Centro de Investigación Económica y Financiera (CIEF), Fundación Caixa Galicia. Edit. Galaxia, S. A. España. Pp. 49-77.

- Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U. y Navarro, J.M., 2004. Feeding and digestive response of *Argopecten purpuratus* to short-term variation in food quality and quantity. *Aquaculture*, 237: 347-364.
- Fernández-Reiriz, M.J., Navarro, J.M. y Labarta, U., 2005. Enzymatic and feeding behaviour of *Argopecten purpuratus* under variation in salinity and food supply. *Comparative Biochemistry and Physiology, part A*, 141: 153-163.
- Fernández-Reiriz, M.J., Duarte, P. y Labarta, U., 2007. En: Biología y cultivo del mejillón (*Mytilus galloprovincialis*) en Galicia. Figueras A. (ed). Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España. Pp. 197-223.
- Filgueira, R., Labarta, U. y Fernández-Reiriz, M.J., 2006. Flow-Through chamber Method for clearance rate measurements in bivalves. Design and validation of individual chambers and mesocosm. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 4:284-292.
- Filgueira, C R., 2007. Comportamiento alimentario del mejillón *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) en las condiciones tróficas de las Rías Gallegas. Tesis Doctoral. Universidad de Vigo, Departamento de Ecología e Biología animal. España. Pp. 151.
- Folch, J., Lees, L. y Sloane Stanley, G.G., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue. *J. Biol. Chem.*, 226-497.
- Freites, L., Labarta, U. y Fernández-Reiriz, M.J., 2002. Evolution of acid profiles of subtidal and rocky shore mussel seed (*Mytilus galloprovincialis*, Lmk.). Influence of environmental parameters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 268: 185-204.
- Freites, L., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2002. Fatty acid profiles of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) mussel of subtidal and rocky shore origin. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 132: 453-461.
- Freites, L., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2002. Lipid classes of mussel seeds *Mytilus galloprovincialis* of subtidal and rocky shore origin. *Aquaculture*, 207: 97-111.
- Freites, L., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2003. Composición bioquímica y contenido energético del mejillón *Mytilus galloprovincialis* de origen submareal e intermareal: Influencia de las variables ambientales y de su origen. *Ciencias Marinas*, 29(4B): 603-619.
- Gabbott, P.A. y Bayne, B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 53: 269-286.
- Gabbott, P.A. 1976. Energy metabolism. In: Marine mussels: their ecology and physiology. Bayne B. L. (ed). Cambridge University Press. Cambridge: 261:291.
- Gabbott, P.A., 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In: Hochachka, P.W. and Wilbur, K.M. (eds.), The Mollusca. Vol. 2, Environmental Biochemistry and Physiology. Academic Press, New York. pp. 165-172.
- Galil, B.S., 2007. Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 314-322.
- Galimany, E., Ramón, M. e Ibarrola, I., 2011. Feeding behavior of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (L.) in a Mediterranean estuary: A field study. *Aquaculture*, 1-8.

- Garci, M.E., Trigo, J.E., Pascual, S., González, A.F., Rocha, F. y Guerra, A., 2007. *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) (Mollusca:Bivalvia): First report o an introduced species in Galician waters. *Aquacult. Int.*, 15:19-24.
- Gardner, D. y Riley, J.P., 1972. The component fatty acids of the lipids of some species of marine and freshwater molluscs. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 52: 827-832.
- Geller, J.B., 1999. Decline of a native mussel masked by sibling species invasion. *Conservation Biology*, 13(3): 661-664.
- Gimeno, S., Sarasquete, M.L. y González-Canales, M.L., 1991. El glucógeno de las células de almacenamiento del mejillón, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819: Demostración histoquímica. *SCI. Mar.*, 55(2): 453-457.
- Giusti, F., Dell'Angelo, B., Sosso, M. y Schiaparelli, S., 2008. First record of the invasive species *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Mytilidae) from Central Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Boll. Malacol.*, 44(1-4): 11-14.
- Gofaz, S. y Zenetos, A., 2003. Exotic molluscs in the Mediterranean Basin: current status and perspectives. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 41:237-277.
- Gottlieb, S.J. y Schweighofer, M.E., 1996. Oysters and the Chesapeake Bay ecosystem: a case of exotic species introduction to improve environmental quality? *Estuaries*, 19: 639-650.
- Grant, J., Bathmann, U.V. y Mils, E.L., 1986. The interaction between benthic diatom films and sediment transport. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, 23: 225-238.
- Griffiths, C.L. y Griffiths, R.J., 1987. Bivalvia. En: Animal energetics. Vol. 2. Bivalvia through Reptilia, (Pandian, T.J. y Vernberg, F.J. (eds.). Academic Press, New York. Pp. 1-87.
- Grosholz, E., 2002. *Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. TRENDS in Ecology and Evolution*, 1(1): 22-27.
- Gudimov, A.V., 2006. Behaviour of blue Mussels (*Mytilus edulis* L.) under the fluctuating environmental conditions. *Doklady Biological Sciences*, 409:314-316.
- Gutiérrez-Villaseñor, C.E. y Chi-Barragán, G., 1997. Effect of the temperature and feeding ratio on the conditioning of *Lyropecten subnodosus* Sowerby, 1835. 11<sup>th</sup> International Pectinid Workshop, 11 – 15 April, La Paz, B.C.S., México, 73 –75 pp.
- Hawkins, A. J. S. y Bayne, B. L., 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis* budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 181-188.
- Hawkins, A.J.S. y Bayne, B.L., 1992. Physiological interrelations and the regulation of production. In: The mussel *Mytilus edulis*: Ecology, physiology genetics and culture. Gosling, E.G. (ed.). Elsevier, Amsterdam, N. L. Pp. 172-212.
- Hawkins, A.J.S., James, M.R., Hickman, R.W., Hatton, S. y Weatherhead, M., 1999. Modelling of suspension-feeding and growth in the green-lipped mussel *Perna canaliculus* exposed to natural and experimental variations of seston available in the Marlborough Sounds, New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 191: 217-232.

- Henkel, S.K., Kawai, H. y Hofmann, G.E., 2009. Interspecific and interhabitat variation in *hsp70* gene expression in native and invasive kelp populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 386: 1-13.
- Hewitt, J.E. y Pilditch, C.A., 2004. Environmental history and physiological state influence feeding responses of *Atrina zelandica* to suspended sediment concentrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 306: 95-112.
- Higgins, P.J., 1980. Effects of food availability on the valve movements and feeding behavior of *Crassostrea virginica* (Gmelin). I. Valve movements and periodic activity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 45:229-244.
- Hildreth, D.I. y Crisp, D.J., 1976. A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 56:111-120.
- Holeck, K.T., Mills, E.L., MacIsaac, H.J., Dochoda, M.R., Colautti, R.I. y Ricciardi, A., 2004. Bridging troubled Waters: Biological invasions, transoceanic Shopping, and the Laurentian Great Lakes. *BioScience*, 54(10): 919-929.
- Hummel, H., De Wolf, L., Zurburg, W., Apon, L., Bogaards, R.H. y Van Rutenburg, M., 1989. The glycogen content in stressed marine bivalves: The initial absence of a decrease. *Comp. Biochem. Physiol.*, 4: 729-733.
- Iglesias, J.I.P. y Navarro, E., 1991. Energetics of growth and reproduction in cockles (*Cerastoderma edule*): seasonal and age-dependent variations. *Mar. Biol.*, 111: 359-368.
- Iglesias, J.P., Navarro, E., Jorna, P. y Armentia, I., 1992. Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* exposed to variable conditions of food concentrations and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 162: 177-198.
- Iglesias, J.I.P., Pérez-Camacho, A., Navarro, E., Labarta, U., Beiras, R., Hawkins, A.J.S. y Widdows, J., 1996. Microgeographic variability in feeding, absorption and condition of mussels (*Mytilus galloprovincialis*): a transplant experiment. *J. Shellfish Res.*, 15:673-680.
- Ivlev, V.S., 1966. The biological productivity of waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23(11): 1727-1759.
- Jeffrey, S.W. y Humphrey, G.F., 1975. New spectrophotometric equation for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub>. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 167:194-204.
- Jones, H.D., Richards, O.G. y Southern, T.A., 1992. Gill dimensions, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 155: 213-237.
- Jørgensen, C.B., 1990. Bivalve Filter feeding: Hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen, Denmark. 137 pp.
- Jørgensen, C.B., 1996. Bivalve filter feeding revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 142: 287-302.
- Jørgensen, C.B., Larsen, P. S., Møhlenberg, F. y Riisgård, H.U., 1988. The bivalve pump: properties and modelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45:205-216.
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E. y Padilla, D.K., 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *J. Shellfish Res.*, 16:187-203.



- Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Padilla, D.K. y Burlakova, L.E., 2007. *J. Shellfish Res.*, 26(1): 205-213.
- Khalansky, M., 2001. Introduction d'espèces invasives dans les hydrosystèmes : pestes et bio-salissures. Actas del Colloque d'Hydroécologie d' EDF. Chinon (France). 24 pp.
- Kimura, T., Tabe, M. y Shikano, Y., 1999. *Limnoperna fortunei kikuchii* Habe, 1981 (Bivalvia: Mytilidae) in a synonym of *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819): Introduction into Japan from Australia and/or New Zealand. *VENUS (Jap. Jour. Malac)*, 58(3): 101-117.
- Kimura, T. y Sekiguchi, H., 2009. Spatial and temporal patterns of abundance of the exotic mytilid *Xenostrobus securis* and the native mytilid *Musculista senhousia* in the Lake Hamana, Japan. *Marine Biodiversity Records. J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 2(e89): 1-7.
- Kiorbøe, T., y Møhlenberg, F., 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5:291-296.
- Kluytmans, J.H, Boot, J.H, Oudejans, R.C.H.M. y Zandee, D.I., 1985. Fatty acids synthesis in relation to gametogenesis in the mussel *Mytilus edulis* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 81:959- 963.
- Koftayan, T., Milano, J., D'Armas, H. y Salazar, G., 2011. Perfil de lípidos y ácidos grasos de *perna viridis*, mejillón verde (Mollusca: Bivalvia) en el oriente venezolano y la costa de oeste de Trinidad. *Rev. Biol. Trop.*, 59(1): 171-182.
- Kohama, T., Mantani, S., Kajiwara, Y. y Yamada, M., 2001. Populations Dynamics of sessile bivalves *Mytilus galloprovincialis* and *Xenostrobus securis* in hyper eutrophicated Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 67(4): 664-671.
- Kreeger, D.A., 1993. Seasonal patterns in utilization of dietary protein by the mussel *Mytilus trossulus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 95: 215-232.
- Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J. y Babarro, J.M.F., 1997. Differences in physiological energetics between intertidal and raft cultured mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152:167-173.
- Labarta, U., 2004. El mejillón, un paradigma bioeconómico. En: Bateiros mar mejillón. Una perspectiva bioeconómica. Labarta *et al.* (eds.). CIEF, Fundación Caixa Gaicia. España, 262 pp.
- Lambert, W.J., Levin, P.S. y Berman, J., 1992. Changes in the structure of a New England (USA) kelp bed: the effects of an introduced species? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 88:303-307.
- Langdon, C.J. y Newell, R.I.E., 1990. Utilization of detritus and bacteria as a food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 299-310.
- Larretchea, I.X., 1995. Estudios de crecimiento en *Cerastoderma edule* L. (Bivalvia: Cardiidae): bases fisiológicas de la producción individual. Tesis doctoral. Universidad del País Vasco. 185 pp.

- Lazzari, G. y Rinaldi, E., 1994. Alcune considerazioni sulla presenza di specie extra mediterranee nelle lagune Salmastre Di Ravenna. *Boll. Malacologico*, 30 (5-9): 195-202.
- Lee, C.E., 2000. Global Phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations". *Evolution*, 54(6):2014-2027.
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L. y Randell, R.J., 1951. Protein measurement with the pholin-phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193, 265– 275.
- Lubet, P., Brichon, G. y Zwingelstein, J.Y., 1986. Sexual differences in the composition and metabolism of lipids in the mantle of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Mollusca: Bivalvia). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 84(B): 279-285.
- Lucas, M.I. y Newell, C.R., 1984. Utilisation of saltmarsh grass detritus by two estuarine bivalves: carbohydrase activity of crystalline style enzymes of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) and the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 215-224.
- MacDonald, B.A. y Ward, J.E., 2009. Feeding activity of scallops and mussels measured simultaneously in the field: Repeated measures sampling and implications for modelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 371:42-50.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, M., Evans, H., Clout, M. y Bazzaz, F., 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Issues in Ecology*, 5: 2-20.
- Malagoli, D., Casarini, L., Sacchi, S. y Ottaviani, E., 2007. Stress and immune response in the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Fish and Shellfish Immunology*, 23:171-177.
- McLusky, D.S. y Elliot, M., 2004. The estuarine ecosystem. Ecology, threats and Management. 3<sup>rd</sup>. ed. U.K. Oxford University. Pp. 1-19.
- Milano, J., D'Armas, H. y Maza, A., 2005. A lipid, protein, and glycogen study of *Crassostrea rhyzophorae* from the Caroni Swamp and the lagoons of Chacopata and La Restinga. *Saber, Universidad de Oriente, Venezuela.*, 17(2): 110-117.
- Møhlenberg, F. y Riisgård, H.U., 1979. Filtration rate, using a new indirect technique in thirteen species of suspension-feeding bivalves. *Marine Biology*, 54:143-147.
- Montero, V.P., 1999. Estudio de la Hidrodinámica de la Ría de Vigo mediante un modelo de volúmenes finitos. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- Mooney, H.A. y Cleland, E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species. *PNAS*, 98(10): 5446-5451.
- Moore, S.K. y Suthers, I.M., 2005. Can the nitrogen and carbon stable isotopes of the pygmy mussel, *Xenostrobus securis*, indicate Catchment disturbance for estuaries in northern New Wales, Australia?. *Estuaries*, 28(5): 714-725.
- Moore, S.K., Baird, M.E. y Suthers, I.M., 2006. Relative effects of physical and biological processes on nutrient and phytoplankton dynamics in a shallow estuary after a storm event. *Estuaries and Coasts*, 29(1): 81-95.

- Morton, B.S., 1973. Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Bivalvia: Mytilacea). *Malacología*, 12(2): 265-281.
- Morton, B., 1983. Feeding and digestion in Bivalvia. En: The mollusca, Vol. 5, Physiology, Part 2, A.S.M (ed.), S. y W., Academic Press, New York. Pp. 65-147.
- Morton, B., 1996. The aquatic nuisance species: a global perspective and review. In: D'itri F (ed) Zebra mussels and other aquatic species. *Ann. Arbor. Press*, 1-54.
- Mydlarz, L.D., Jones, L.E. y Harvell, C.D., 2006. Innate Immunity, Environmental drivers, and disease ecology of marine and freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37: 251-288.
- Narvaez, M., Freies, L., Mendoza, J. y Guevara, M., 2009. Influence of spat origin and environmental parameters on biochemical composition and biometry of the brown mussel *Perna perna* (Linné, 1758), under culture conditions. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(2): 343-355.
- Navarro, J.M. y Winter, J.E., 1982. Ingestion rate, Assimilation Efficiency and Energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentration. *Marine Biology*, 67: 255-266.
- Navarro, J.M., 1988. The effects of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina. 1782) (Bivalvia: Mytilidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 122:19-33.
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P., Perez-Camacho, A., Labarta, U. y Beiras, R., 1991. The physiological energetics of mussels (*Mytilus galloprovincialis*) from different cultivation raft in the Ria de Arosa (Galicia, N.W. Spain). *Aquaculture*, 94:197-212.
- Navarro, J.M. y Torrijos, R.A., 1995. Fisiología energética de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) (Gasteropoda: Muricidae) en la bahía de Yaldad, sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68: 61-77.
- Navarro, J.M. y Widdows, J., 1997. Feeding physiology of *Cerastoderma edule* in response to a wide range of seston concentrations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152: 175–186.
- Navarro, J.M. y González, C.M., 1998. Physiological responses of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* to decreasing salinities. *Aquaculture*, 167:315-327.
- Navarro, J.M., y Winter, J.E., 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency, and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. *Marine Biology*, 67:255-266.
- Navarro, J.M., Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J. y Velasco, A., 2003. Feeding behavior and differential absorption of biochemical components by the infaunal bivalve *Mulinia edulis* and the epibenthic *Mytilus chilensis* in response to changes in food regimes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 287: 13–35.
- Newell, R.I.E. y Thompson, R.J., 1984. Reduced clearance rates associated with spawning in the mussel, *Mytilus edulis* (L.) (Bivalvia, Mytilidae). *Mar. Biol., Lett.*, 5: 21-33.

- Newell, R.I.E. y Langdon, C.J., 1986. Digestion and absorption of refractory carbon from *Spartina alterniflora* (Loisel.) by the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 105-115.
- Newell, C.R., Campbell, D.E. y Gallagher, S.M., 1998. Development of the mussel aquaculture lease site model MUSMOD<sup>®</sup>: A field program to calibrate model formulations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 321: 109-124.
- Nombela, M.A. y Vilas, F., 1986-1987. Medios y submedios en el sector intermareal de la ensenada de San Simón. Ría de Vigo (Pontevedra): secuencias sedimentarias características. *Acta Geológica Hispánica*, t. 21-22, Pp. 223-231.
- Newell, C.R., Pilskaln, C.H., Robinson, S.M. y MacDonald, B.A., 2005. The contribution of marine snow to the particle food supply of the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 321: 109-124.
- Ojea, J., Martínez, D., Novoa, S., Pazos, A.J. y Abad, M., 2002. Contenido y distribución de glucógeno en relación con el ciclo gametogénico de *Ruditapes decussatus* (L., 1758) en una población natural de las lagunas de Baldaio (Galicia, noroeste de España). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 18(1-4): 307-313.
- Okumuş, İ. y Stirling, H.P., 1994. Physiological energetics of cultivated mussel (*Mytilus edulis*) populations in two Scottish west coast sea lochs. *Marine Biology*, 119:125-131.
- Okumuş, İ. y Stirling, H.P., 1998. Seasonal variations in the meat weight, condition index and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis*, L.) in suspended culture in two Scottish sea lochs. *Aquaculture*, 159: 249-261.
- Owen, G., 1974. Feeding and digestion in the bivalvia. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.*, 5: 1-35.
- Palau, A., Cía, I., Fargas, D., Bardina, M. y Massuti, S., 2003. Resultados preliminares sobre ecología básica y distribución del mejillón cebrado en el embalse de Riba-Roja (Río Ebro). *ENDESA*. Pp. 43.
- Pascual, S., Villalba, A., Abollo, E., Garci, M., González, A.F., Nombela, M., Posada, D. y Guerra, A., 2010. The mussel *Xenostrobus securis*: a well-established alien invader in the Ría de Vigo (Spain, NE Atlantic). *Biol. Invasions*, 12: 2091-2103.
- Pastore, M., De Lisi, A., Biandolino, F. y Marzulli, D., 2001. Enzymatic activity in *Mytilus galloprovincialis* (Mollusca: Bivalvia) digestive gland. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 81: 701-702.
- Pazos, A.J., Ruiz, C., García-Martín, O., Abad, M. y Sánchez-López, J.L., 1996. Seasonal variations of the lipids content and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* cultured in El Grove, Galicia, NW. Spain. *Comp. Biochem. Physiol.*, 114B(2): 171-179.
- Pazos, A.J., Román, G., Acosta, C.P., Sánchez, J.L. y Abad, M., 1997. Lipid classes and fatty acid composition in the female gonad of *Pecten maximus* in relation to reproductive cycle and environmental variables. *Comp. Biochem. Physiol.*, 117B(3): 393-402.

- Peck, L.S., Clarke, A. y Holmes, L.J., 1987. Summer metabolism and seasonal changes in biochemical composition of the Antarctic brachiopod *Liothyrella uva* (Broderip, 1833). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 114: 85-97.
- Pérez, A. y González, R., 1984. La filtración del mejillón (*Mytilus edulis*) en laboratorio. En: Actas do Primeiro Seminario de Ciencias do Mar, As Rias Galegas. Cuaderno da Área de Ciências Marinas, Seminário de Estudos Galegos, 1: 427-437.
- Perez-Camacho, A. y Gonzalez, R., 1984. La filtración del mejillón (*Mytilus edulis*) en laboratorio. Cuadernos del Área de Ciencias Marinas. Seminario de Estudos Galegos, 1: 427-437.
- Pérez-Camacho, A., Delgado, M., Fernández-Reiriz, M.J. y Labarta, U., 2003. Energy balance, gonad development and biochemical composition in the clam *Ruditapes decussatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 258: 133-145.
- Petes, L.E., Menge, B.A. y Harris, A.L., 2008. Intertidal mussels exhibit energetic trade-offs between reproduction and stress resistance. *Ecological Monographs*, 78(3): 387-402.
- Pieters, H., Kluytmans, J.H., Zandee, D.I. y Cadée, G.C., 1980. Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. *Netherlands Journal of Sea Research.*, 14 (3/4):349-361.
- Pollero, R.J., Ré, M.E. y Brenner, R.R., 1979. Seasonal changes of the lipids of the mollusc *Chlamys tehuelcha*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 64A: 257-263.
- Pranovi, F., Franceschini, G., Casale, M., Zucchetta, M., Torricelli, P. y Giovanardi, O., 2006. An ecological imbalance induced by a non-native species: the Manila clam in the Venice Lagoon. *Biol. Invasions*, 8: 595-609.
- Prins, T.C., Smaal, A.C. y Dame, R.F., 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology*, 31: 349-359.
- Rosón, G., Cabanas, J.M. y Pérez, F.F., 2008. Hidrografía y dinámica de la Ría de Vigo. Un sistema de afloramiento. En: La Ría de Vigo. Una aproximación integral al ecosistema marino de la Ría de Vigo. González.Garcés, S. A., Vilas, M. F. y Álvarez-Salgado, X. A. (eds.). Instituto de Estudios Vigueses. Vigo. Pp. 51-84.
- Ricciardi, A., 1998. Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling*, 13(2): 97-106.
- Ricciardi, A. y Rasmussen, J.B., 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1759-1765.
- Riisgård, H.U., Kittner, C. y Seerup, D.F., 2003. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 284: 105-127.
- Riisgård, H.U. y Larsen, P. S., 2010. Particles capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 418: 255-293.

- Rodhouse, P.G., Roden, C.M., Hensey, M.P. y Ryan, T.H., 1984. Resource allocation in *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture. *Mar. Biol.*, 84: 27-34.
- Rodríguez-Astudillo, S., Villalejo-Fuerte, M., García-Domínguez, F., Guerrero-Caballero, R. y Ramírez-Sevilla, R., 2007. Composición bioquímica del ostión *Hyotisse hyotis* (Linnaeus, 1758) durante La Niña 1998-1999 y El Niño 1997-1998 en el Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42(3): 393-402.
- Rouser, G., Kritchevsky, G. y Yamamoto, A., 1967. Column chromatographic and associated procedures for separation and determination of phosphatides and glycolipids. En: *Lipids chromatographic analysis*, Marinetti, G. (ed.). Marcel Dekker, New York, NY., Pp. 99-136.
- Rius, M. y McQuaid, C.D., 2006. Wave action and competitive interaction between the invasive mussel *Mytilus galloprovincialis* and the indigenous *Perna perna* in South Africa. *Mar. Biol.*, 150: 69-78.
- Rius, M. y McQuaid, C.D., 2009. Facilitation and competition between invasive and indigenous mussels over a gradient of physical stress. *GfÖ. Basic and Applied Ecology*, 10: 607-613.
- Rubenstein, D.I. y Koehl, M.A.R., 1977. The mechanisms of filter feeding: Some theoretical considerations. *The American Naturalist*, 111(981): 981-994.
- Ruiz, G.M., Fofonoff, P.W., Carlton, J.T., Wonham, M.J. y Hines, A.H., 2000. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31: 481-531.
- Ruiz, M.Y., Suárez, A.P. y San Juan, S.F., 2007. Glucógeno sintasa del tejido del manto de *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 23(1-4): 11-20.
- Russo, P., 2001. Grande concentrazione di *Xenostrobus securis* in varie zone del Delta del Po. *La Conchiglia*, 33: 49-50.
- Sabelli, B. y Speranza, S., 1994. Rinvenimento di *Xenostrobus* sp. (Bivalvia: Mytilidae) nella Laguna di Venezia. *Boll. Malacologico*, 29(9-12): 311-318.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. y Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32: 305-332.
- Santaclara, F.J., Espiñeira, M. y Vieites, J.M., 2007. Molecular detection of *Xenostrobus securis* and *Mytilus galloprovincialis* larvae in Galician Coast (Spain). *Marine Biotechnology*, 9:722-732.
- Sarà, G., Romano, C., Caruso, M. y Mazzola, A., 2000. The new lessepsian entry *Brachidontes pharaonis* (Fischer P., 1870) (Bivalvia: Mytilidae) in the western Mediterranean: A physiological analysis under varying natural conditions. *J. Shellfish Res.*, 19(2): 967-977.
- Sarà, G., Romano, C., Widdows, J. y Staff, F.J., 2008. Effect of salinity and temperature on feeding physiology and scope for growth of an invasive species (*Brachidontes pharaonis* –

- MOLLUSCA: BIVALVIA) within the Mediterranean Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 363:130-136.
- Saurel, C., Gascoigne, J.C., Palmer, M.R. y Kaiser, M.J., 2007. In situ mussel feeding behavior in relation to multiple environmental factors: Regulation through food concentration and tidal conditions. *Limnol. Oceanogr.*, 52(5): 1919-1929.
- SCOR-UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments in seawater. *Monogr. Oceanogr. Method.* UNESCO, Paris. 1: 11-18.
- Shinen, J.S. y Morgan, S.G., 2009. Mechanisms of invasion resistance: competition among intertidal mussels promotes establishment of invasive species and displacement of native species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 383: 187-197.
- Sicard-González, M.T., 1999. Temperatura letal superior y temperatura óptima de una población de almeja catarina (*Argopecten ventricosus*, Sowerby II, 1842). Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. México. 95 pp.
- Smaal, A.C., Vonk, A.P.M.A. y Bakker, M., 1997. Seasonal variation in physiological energetic of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 77:817-838.
- Solorzano, L., 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, 14: 799-801.
- Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B. y Osman, R.W., 2002. Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates non-indigenous species invasions. *PNAS*, 99(24): 15497-15500.
- Steffanim C.N. y Branch, G.M., 2005. Mechanisms and consequences of competition between an alien mussel, *Mytilus galloprovincialis*, and an indigenous limpet, *Scutellastra argenvillei*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 317: 127-142.
- Stickle, W.B. y Bayne, B.L., 1982. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and nitrogen excretion in *Thais (Necella) lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 58:1-17.
- Strickland, J.D.H. y Parsons, T.R., 1968. A practical handbook of seawater analysis. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 167. 310 pp.
- Suárez, M.P., Álvarez, C., Molist, P. y San Juan, F., 2005. Particular aspects of gonadal cycle and seasonal distribution of gametogenic stages of *Mytilus galloprovincialis*, cultured in the Estuary of Vigo. *J. Shellfish Res.*, 24 (2): 531-540.
- Suárez Alonso, P., Álvarez González, C., Molist García, P. y San Juan Serrano, F., 2007. Atrésia gonadal durante el ciclo gametogénico de *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 cultivado en la Ría de Vigo (noroeste de la península Ibérica). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 23(1-4): 3-10.
- Sylvester, F., Dorado, J., Boltovskoy, D., Juárez, A. y Cataldo, D., 2005. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia*, 534: 71-80.

- Tait, R. V. 1971. Elementos de ecología marina. Ed. Acubia.
- Thompson, R.J. y Bayne, B.L., 1974. Some relationships between growth metabolism, and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 27:217-326.
- Thompson, R.J. y MacDonald, B.A., 2006. Physiological integrations and energy partitioning. En: *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Shumway, S.E. y Parsons, G.J. (eds.). Elsevier, B. V. Pp. 493-520.
- Trider, D.K. y Castell, J.D., 1980. Influence of neutral lipid on seasonal variation of total lipid in oysters, *Crassostrea virginica*. *Proc. Nat. Shellfisheries Assoc.*, 70: 112-118.
- Urrutia, M. B., Iglesias, J. I. P., Navarro, E. y Prou, J., 1996. Feeding and absorption in *Cerastoderma edule* under environmental conditions in the Bay of Marennes-Oleron (W. France). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 76: 431-450.
- Velasco, A. y Navarro, J.M., 2002. Feeding physiology of infaunal (*Mulinia edulis*) and epifaunal (*Mytilus chilensis*) bivalves under a wide range of concentrations and qualities of seston. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 240: 143-155.
- Vilas, F. y Rolan, E., 1985. Caracterización de las lagunas costeras de Galicia, NW Península Ibérica. España. Actas I Reunión do Cuaternario Ibérico. Septiembre 1985. Lisboa, 2: 253-268.
- Vilas, M.F., Rey, G.D., Rubio, A.B., Bernabeu, T.A., Méndez, M.G., Duran, G.R. y Mohamed, F.K., 2008. Los fondos de la Ría de Vigo. Composición, distribución y origen del sedimento. En: *La Ría de Vigo. Una aproximación integral al ecosistema marino de la Ría de Vigo*. González-Garcés, S. A., Vilas, M. F. y Álvarez, S. X. A. (eds.). Instituto de Estudios Vigueses. Vigo, España. Pp. 17-50.
- Villalba, A., 1995. Gametogenic cycle of culture mussel, *Mytilus galloprovincialis*, in the bays of Galicia (NW, Spain). *Aquaculture*, 130:269-277.
- Widdows, J., 1978. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*, *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 58: 125-142.
- Widdows, J., 1985 a. The effects of fluctuating and abrupt changes in salinity on the performance of *Mytilus edulis*. 18<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium. *Mar. Biol. of Polar Regions and Effects of Stress on Marine organisms*. Pp. 555-566.
- Widdows, J., 1985 b. Physiological procedures. En: Bayne BL, Livingstone DR, Lowe DM, Moore MN, Stebbing ARD, Widdows J (eds) *The Effects of stress and pollution on marine animals*. Praeger, New York. Pp. 161-178.
- Widdows, J., Fieth, P. y Worrall, C.M., 1979. Relationships between seston, available food and activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 50:195-207.
- Williamson, M., 2006. Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biol. Invasions*, 8: 1561-1568.
- Winter, J.E., 1978. A review on the knowledge of suspension-feeding in lamelli-branchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13: 1-33.



- Wilson, B.R., 1968. Survival and reproduction of mussel *Xenostrobus securis* (Lam) (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in a Western Australian estuary. I. Salinity tolerance. *J. Nat. Hist.*, 2: 307-328.
- Wilson, B.R., 1969. Survival and reproduction of mussel *Xenostrobus securis* (Lamarck) (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in a Western Australian estuary. II. Reproduction, growth and longevity. *J. Nat. Hist.*, 3: 93-120.
- Winberg, G.G., 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, 194:1-253.
- Wong, W.H. y Cheung, S.G., 2001. Feeding rates and scope for growth of green mussels, *Perna viridis* (L.) and their relationship with food availability in Kat O, Hong Kong. *Aquaculture*, 193: 123-137.
- Zandee, D.I., Kluytmans, J.H. y Zurburg, W., 1980. Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis. *Netherlands Journal of Sea Research*, 14(1): 1-29.
- Zardi, G.I., Nicastro, K.R., McQuaid, C.D., Rius, M. y Porri, F., 2006. Hydrodynamic stress and habitat partitioning between indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels: constraints of an evolutionary strategy. *Mar. Biol.*, 150:079-88.
- Zardi, G.I., Nicastro, K.R., Porri, F. y McQuaid, C.D., 2006. Sand stress as a non-determinant of habitat segregation of indigenous (*Perna perna*) and invasive *Mytilus galloprovincialis* mussels in South Africa. *Mar. Biol.*, 148: 1031-1038.
- CIESM: Atlas of Exotic Mollusc-list [en línea]. <<http://www.ciesm.org/atlas/xenostrobussecuris.php>>. [Consulta: 18 febrero 2008].