

Cerastoderma edule (L.) (Bivalvia: Cardiidae): Hazkuntza eta ugalkuntzaren energi oinarriak

Egilea:	JUAN IGNACIO PEREZ IGLESIAS
Urtea:	1986
Zuzendaria:	ENRIQUE NAVARRO ADORNO
Unibertsitatea:	UPV/EHU
ISBN:	978-84-8438-578-3

Laburpena

Tesi honen helburua Cerastoderma edule bibalbioak zenbait landare espezieetatik (makroalgak eta landare baskularrak) eratorritako detritu partikulak xurgatzeko duen gaitasuna aztertzea izan da.

Ikerketa honen lehenengo atalean partikulen ezaugarri fisiko-kimikoak aztertu dira: granulometria, oinarritzko osaera biokimikoa eta detrituen aurreko entzimen erantzun hidrolitikoa.

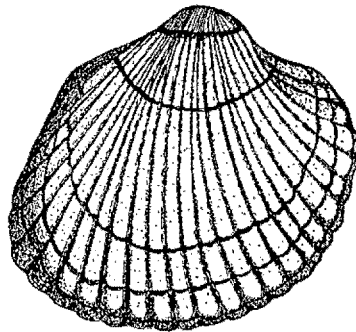
Bigarren atalean, bibalbioak detritu desberdinez elikatu dira eta asimilazio-balantzearen parametro fisiologikoak (aklaramendu-, ingestio- eta xurgapen-tasak, digestio-edukiera, in vitro entzimen jarduera eta igarotze-denbora) aztertu dira. Detrituak erabiltzeko C. eduleren gaitasunean partikulen kontzentrazioak, janariarekiko aklimatazio-denborak eta urte sasoiaren aldaketak izan ditzaketen eraginak aztertzeko asmoz diseinatu ziren esperimentuak.

Emaitzetan ikusienez, detrituetatik eratorritako partikulak digeritzeko gaitasun handia du C. edulek. Dena den, material detritiko desberdinak euren karbohidrato osaeraren arabera aldatzen den etekinarekin xurgatzen dira, osaera horrek karbohidratoak hidrolizatzeko digestio entzimen ahalmena baldintzatzen baitu. Detrituak xurgatzeko C. edulek duen ahalmenean eragiteko gai izango liratekeen digestio-doiketeei buruz eztabaidatzen da.

Cerastoderma edule (L.)

(Bivalvia: Cardiidae):

**Hazkuntza eta ugalkuntzaren
energi oinarriak**



Juan Ignacio Pérez Iglesias

EUSKAL HERRIKO UNIBERTSITATEA

ZIENTZI FAKULTATEA

BIOLOGI DEPARTAMENTUA

Cerastoderma edule (L.) (BIVALVIA: CARDIIDAE);
HAZKUNTZA ETA UGALKUNTZAREN ENERGI OINARRIAK.

Juan Ignacio Pérez Iglesiasek

Doktoradutza-gradua erdiesteko
aurkeztu duen

MEMORIA

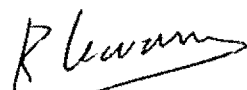
Leioa, 1986.eko Urria.

Euskal Herriko Unibertsitateko Zientzi
Fakultatean Animali Fisiologiazko irakaslea den
ENRIQUE NAVARRO ADORNO jaunak,

ZERTIFIKATU EGITEN DU:

Ezen, JUAN IGNACIO PEREZ IGLESIAsek
aurkezturiko *Cerastoderma edule* (L.)
(BIVALVIA: CARDIIDAE): HAZKUNTZA ETA UGALKUNTZAREN
ENERGI OINARRIAK titulua duen Doktoradutza-
-Tesiaren ikerlana, unibertsitate honen Biologi
Departamentuan (Zientzi Fakultatea) bere
zuzendaritzapean burutu dela.

Leioa, 1986.eko
Urriaren 15.a



E. Navarrok izenpetua.

Lan honen garapenean zehar lankide eta adi§kide askorengandik jaso dudan laguntza, baliogarri samar gertatu zait. Mila esker guztiei.

Enrique Navarrok eta Ane Larrañagak, alpamen berezia merezi dute; ikerlan honetan biek emandako denbora, ahalegin eta ideiak eskertu ahal izateko, labur suertatzen dira ohizko adierazpenak. Dena den, eskerrik asko.

Aintzaneek eta Jesussek garrantzizko lana burutu dute memoria honen itxuraketa definitiboan. Hori ere, ezin geldi daiteke eskertu gabe.

Departamentutik kanpoko laguntzak ere, eskertu behar dira. Batetik, Jose Manuel Martínezek, balio handiko laguntza eskeini digu Unibertsitatearen Kalkulu-Zentruko zerbitzu informatikoaren erbileran eta, bestetik, Derioko "Servicio de Investigación y Mejora Agraria" delako Zentruko Zuzendaria eta Histologi Laborategiko lagunei esker, lan honen garrantzi handiko ikuspegia landu ahal izan dugu.

Azkenik (last but not least), memoria honen euskarazko erredakzioa posible egin duen J.C.Odrizola, ezin ahazt dezaket eskerrak emateko orduan, zeren textuaren zuzenketa burutzeaz gain, memoria hau euskaraz idatzi ahal izateko behar nuen guztia, berarengandik jaso baitut.

Hezkuntza Sailaren "Ikertzaileak Gaitzeko Programa" delakoaren beka bati esker burutu ahal izan da lan honen parte bat.

Gurazoei,
nire ardura honetan
eta beste zenbaitetan
jarri dutenagatik.

Baina ceren materia haur baita hain handia, eta lucea, periloja, eta limburcorra; ditçagun lhenic egité ditué calteac, eta emaiten dituen equitecoac confidera, eta conta: eta quero halaber eman behar çaitçan purçac, eta erremedioak bilha, eman eta ordena.

P.De Axular, 1643. GERO, XXXI kapitulu: 329 orr.

AURKIBIDEA

1.- <u>SARRERA</u>	15
1.1.- <u>AURKEZPENA</u>	17
1.2.- <u>MOLUSKU BIBALBIO ITSASTARREN HAZKUNTZA</u>	18
1.2.1.- <u>Ingurune-faktoreak</u>	19
1.2.1.1.- <u>Tenperatura</u>	19
1.2.1.2.- <u>Elikagai-gertutasuna</u>	20
1.2.1.3.- <u>Gazitasuna</u>	21
1.2.2.- <u>Faktore endogenoak</u>	21
1.2.2.1.- <u>Tamainua eta adina</u>	21
1.2.2.2.- <u>Jatorri genetikoa duten faktoreak</u>	22
1.3.- <u>MOLUSKU BIBALBIOEN UGALZIKLOAK</u>	22
1.3.1.- <u>Ugalzikloan eragina duten faktoreak</u>	23
1.3.1.1.- <u>Tenperatura</u>	23
1.3.1.2.- <u>Gazitasuna</u>	26
1.3.1.3.- <u>Elikagai-gertutasuna</u>	26
1.3.2.- <u>Ugalzikloaren erregulazioa</u>	29
1.4.- <u>ERRESERBA-MAILA ETA KONPOSIZIO BIOKIMIKOA</u>	29
1.5.- <u>MOLUSKU BIBALBIOEN ARNAS METABOLISMOA</u>	34
1.5.1.- <u>Tamainua eta iharduera metabolikoa</u>	35
1.5.2.- <u>Aktibitate-maila eta janeurria</u>	35
1.5.3.- <u>Aireango esposizioa</u>	36
1.5.4.- <u>Tenperatura</u>	37
1.5.5.- <u>Garapen gonadala</u>	38
1.5.6.- <u>Iharduera matabolikoaren sasoi-aldaketa</u>	38
1.6.- <u>ENERGI BALANTZEA:HAZKUNTZA ETA UGALKUNTZARAKO</u> <u>ESKUMENDEA</u>	39
1.6.1.- <u>Tenperaturaren eragina</u>	41
1.6.2.- <u>Gazitasunaren eragina</u>	42

1.6.3.- <u>Baldintza nutrizionalen eragina</u>	42
1.6.4.- <u>Aireango esposizioaren eragina</u>	44
1.6.5.- <u>Tamainuaren eragina</u>	45
1.6.6.- <u>Jatorri genetikodun faktoreak</u>	45
1.7.- <u>UGALAHALEGINA ETA UGALKOSTUA</u>	46
1.7.1.- <u>Ugalahalegin eta Ugalkostu direlako kontzeptuen oinarri teorikoak</u>	47
1.7.2.- <u>Ugalahaleginaren bertsio metodologikoak: Ugalkostu kontzeptua</u>	48
1.7.3.- <u>Ugalahaleginaren aldagarritasuna</u>	50
2.- <u><i>Cerastoderma edule</i> (L.) ESPEZIEA</u>	55
2.1.- <u>KOKAPEN TAXONOMIKOA</u>	57
2.2.- <u>MORFOLOGIA OROKORRA</u>	57
2.3.- <u>HABITATA</u>	58
2.4.- <u>BIOLOGIA OROKORRA</u>	59
2.5.- <u>UGALKETA ETA GARAIPEN LABARATORIA</u>	61
2.6.- <u>BANAPEN GEOGRAFIKOA</u>	62
3.- <u>MATERIAL ETA METODOAK</u>	63
3.1.- <u>AURKEZPENA</u>	65
3.2.- <u>ANIMALIAK BILDU DIRENEKO ZONAREN DESKRIBAPENA</u>	66
3.3.- <u>ANIMALIEN BILKETA, LEKUZALDAKETA ETA LABORATEGI-BALDINTZEKIKO EGOKIPENA</u>	67
3.4.- <u>MARKORAREN HAZKUNTZA</u>	69
3.4.1.- <u>Hazkuntz lerroak eta adin-klaseak</u>	69
3.4.2.- <u>Hazkuntza lineala</u>	70
3.4.3.- <u>Sasoi-hazkuntza</u>	71

3.4.4.- <u>Edukin organikoa</u>	73
3.5.- OINAREN ETA GORPUTZ OSOAREN PISU LEHORRA.....	74
3.6.- GAMETOEN FRAKZIO BOLUMETRIKOA, GAMETOEN PISUA ETA PISU SOMATIKOA.....	74
3.6.1.- <u>Gametoen frakzio bolumetrikoa (GFB)</u>	74
3.6.2.- <u>Gametoen eta ehun somatikoaren pisua</u>	76
3.7.- OSAGAI BIODINAMIKOEN ERAUZKETA ETA KUANTIFIKAZIOA.....	77
3.7.1.- <u>Ehunaren tratamendua eta erabilpena</u>	77
3.7.2.- <u>Osagai bakoitzaren erauzketa eta baloraketa</u>	78
3.7.3.- <u>Datuen tratamendua</u>	78
3.8.- BIOMASAREN HAZKUNTZA ETA UGALAHALEGINA.....	79
3.8.1.- <u>Hazkuntza</u>	79
3.8.2.- <u>Ugalahalegina</u>	81
3.9.- ARNAS KONTSUMOA.....	81
3.9.1.- <u>Aarnas neurketak</u>	81
3.9.2.- <u>Datuen tratamendua</u>	82
3.10.- HAZKUNTZ ETEKIN GARBIAREN (K_2) ETA UGALKOSTUAREN (UK) KALKULUA.....	84
3.10.1.- <u>Hazkuntz etekin garbia</u>	84
3.10.2.- <u>Ugalkostua</u>	84
4.- <u>EMAITZAK</u>	85
4.1.- TENPERATURAREN SASOI-FLUKTUAZIOA.....	87
4.2.- MARKORAREN HAZKUNTZA.....	87
4.2.1.- <u>Hazkuntz markak</u>	87
4.2.2.- <u>Hazkuntz kurbak</u>	90
4.2.3.- <u>Sasoi-hazkuntza</u>	92

4.2.4.- <u>Maskorraren edukin organikoa</u>	96
4.3.- <u>BIONASAREN SASOI-ALDAKETAK</u>	96
4.3.1.- <u>Erlazio alometrikoak</u>	96
4.3.2.- <u>Pisu lehor osoaren eta pisu somatikoaren sasoi-aldaketa</u>	100
4.4.- <u>UGALZIKLOA ETA HAZKUNTZA GONADALA</u>	103
4.4.1.- <u>Gametoen Frakzio Bolumetriko eta Indize gonadalararen sasoi-aldaketa</u>	103
4.4.2.- <u>Hazkuntza gonadala</u>	105
4.5.- <u>KONPOSAKETA BIOKIMIKOA</u>	107
4.5.1.- <u>Hautsak (Materia inorganikoa)</u>	107
4.5.2.- <u>Proteinak</u>	112
4.5.3.- <u>Ninhidrinarekiko substantzia positiboak (NSP)</u>	112
4.5.4.- <u>Lipidoak</u>	116
4.5.5.- <u>Karbohidratoak</u>	116
4.6.- <u>HAZKUNTZA ETA UGALAHALEGINA</u>	125
4.7.- <u>AKTIBITATE METABOLIKOA</u>	130
4.7.1.- <u>Aireanga eta uretango arnasketa</u>	130
4.7.2.- <u>Arnas kontsumoaren sasoi-aldaketa</u>	130
4.7.3.- <u>Pisu, Indize gonadal, Sexu eta Temperaturak Metabolismoan duten eragina</u>	134
4.8.- <u>ASIMILAZIOA ETA HAZKUNTZA ETEKIN GARBIA</u>	138
4.9.- <u>UGALKOSTUA</u>	141
4.10.- <u>HAZKUNTZA NORMALIZATUAREN EREDUA</u>	143
5.- <u>EZTABAIDA</u>	149
5.1.- <u>HAZKUNTZA</u>	151
5.1.1.- <u>Hazkuntza markak eta maskorraren hazkuntza</u>	151

5.1.2.- <u>Saxoi-hazkuntza</u>	155
5.2.- UGALKUNTZA.....	157
5.3.- KONPOSAKETA BIODKIMIKOA.....	162
5.4.- IHARDUERA METABOLIKOA.....	166
5.5.- HAZKUNTZ ETEKIN GARBIA.....	169
5.6.- UGALAHALEGIN ETA UGALKOSTUA.....	173
5.6.1.- <u>Ugalahalegina</u>	175
5.6.2.- <u>Ugalkostua</u>	178
5.7.- LABURBILPENA.....	179
6.- <u>ONDORIOAK</u>	183
7.- <u>BIBLIOGRAFIA</u>	189

1.- SARRERA

1.1.- AURKEZPENA

Espezieen arrakasta, ingurune-energiatik biomasa propio-rako bihurtetaren menpe dago, horrela, populazioen epe luzerako superbizipena zihurtaturik. Kontextu horretan, zenbait ezaugarri anatomiko eta fisiologiko duen diseinutzat jo behar dugu organismo bakoitza, ezaugarri-multzo hori hurrengo puntuak betetzeko modukoa izango bide delarik: a) Aktibitate eta mantenuak sorteraztan dituen energi eskarien beteketa gain, egitura berrien sintesirako behar den aborokin energetikoa gertu izatea, eta b) egitura somatiko eta ugalegituren arteko aborokin horren banaketa egoki gertatzea, proiektorearen diseinu bera duten organismo berrien agerpena posible egiten delarik.

Mugapenik gabekoak diren medioetan eta proiektorearen ugaldinera heltzeko probabilitatea handia denean, baliabide energetikoen aldetik emaitza abantailotsuen ekarriko lukeen joera, ernalerroari primantza ematea izango litzateke, horrela, ekoizturiko energia gehiena belaunaldi berrien agerpenean erabiliko litzatekeelarik. Dena den, intentsitate desberdinetako muga energetikoen menpean egoten dira organismoak, eta kokatzen direneko medioen ingurune-baldintzak, hilkortasun-faktore gerta daitezke askotan. Arrazoi hauek direla eta, joera desberdinak ager daitezke espezie desberdinetan edo espezie beraren populazio desberdinetan eta joera bakoitza, medio-mota bakoitzerako moldapen berezia datekeela suposatuta behar da.

Lan honen helburua, hain zuzen ere, *Cerastoderma edule* (L.) marearteko bibalbioaren populazio baten aleetan gertatzen den hazkuntza/ugalkuntza aukeraren aurreko energia asimilatuak jasotzen duen erabileraren eta aukera horren oinarri energetikoen azterketa da. Beraz, Hazkuntzaren etekin garbi, Ugalahalegin eta Ugalkostu direlako parametro fisiologikoen neurketa burutu da aukeraren oinarri energetikoak ebaluatu ahal izateko. Bestalde, aztertutako populazioa kokatzen deneko medioak, bi motatako aldaketa periodikoak jasan behar izaten ditu:

- a) Planetaren alde epeletako itsasertzetan jazotzen diren ziklo luzeko fluktuazioak (asai-aldaketak), eta
- b) Zenbait sistema litoraleetan azaltzen diren ziklo laburrekoak (mareen fluxuari dagozkionak); horrela, bi aldaketa-mota hauei buruzko kontsiderazioak sartu dira analisian, beraien eragin handia dela kausa.

1.2.- MOLUSKU BIBALBIO ITSASTAAREN HAZKUNTZA

Ornogabe itsastarren arteko espezie askoren garrantzi ekonomikoa dela eta, molusku bibalbioen taldea izan da aztertuenetarikoa. Izan ere, azterturiko ikuspegiaren artean, hazkuntza dugu landuenetarikoa, zeren modu erregularrean edo noizbehinkako hustiraketarik jasaten duten populazioen produktibitatea hazkuntzaren menpekoa baita. Jeneralean, bibalbioen hazkuntza aztertu direneko lan gehienetan, maskorraren dimentsio linealak hartu dira erreferentziazat, maskorra, neurketa eta maneiturako erreztasun handiak erakustez gain, moluskuaren ezaugarri anatomikorik garrantzitsuena baita.

Espezieen arteko aldagarritasun logikotik at, hazkuntzaren karakterizazioa diren parametroek (hala nola bizitzaren iraupena, lor daitekeen tamainu maximoa eta hazkuntz tasa), espezie beraren populazio desberdinen arteko diferentzia nabariak erakutsi ohi dituzte, diferentzia horiek populazio bakoitza kokatzen deneko zonaren ingurune-baldintzei datxekiekeelarik. Zenbait espezieetan, garrantzi handikoak izan daitezke aipaturiko diferentziak: Adibidez, *Nacoma bathyca*-ren zenbait populazioen aleek, beste populazioetan gertatzen diren tailu maximoen balio bikoitza azaldu dute (GILBERT, 1973), eta *Mytilus edulis* muskuiluan, are handiagoak dira behaturiko diferentziak, zenbait kasutan ikusirik tamainu maximoak, beste populazioetakoena baino sei aldiz handiagoak izan direlarik (SEED, 1976).

Bestalde, tailu maximo handieneko populazioen aleek, hazkuntz tasa altuago eta bizitza laburragoak erakutsi ohi dituzte (GILBERT, 1973). Gertaera hau espezieen arteko mailan ere, frogatu da; ondorioz, populazioen emankortasuna eta eleen biziraupenaren arteko koerlazio negatiboa behatu da molusku askotan (ROBERTSON, 1979; ZAIKA, 1980).

Itsaso epelatako bibalbioen hazkuntzaren beste ezaugarri nabari bat, sasotasuna dugu. Izan ere, Pectinidae (BUESTEL & LAUREC, 1976; ANTOINE, 1980), Mytilidae (SEED, 1976), Veneridae (RAMOS & CENDRERO, 1965), Cardiidae (BEUKEMA, 1982) familien espezieek eta bestelako batzuk ere (RODHOUSE, 1978; BACHELET, 1981), hazkuntz fase desberdinak dituzte urtean zehar. Izatez, molusku bibalbioen hazkuntzaren sasotasuna batetik eta lehen aipatu diren populazioen arteko desberdintasunak bestetik, sasoiaren, latitudearen eta populazioek sistema litoralean erakusten duten kokapen bertikalaren arauera aldagarriak diren

zenbait Ingurune-faktoretan (tenperatura, elikagai-gertutasuna, etab.) oinarrituta daudela suposatu da (DEHNEL, 1956; GILBERT, 1973; SPENCER *et al.*, 1973; BACHELET, 1980; BROOM, 1982).

Garrantzi handiko faktore hauetatik aparte, nolabaiteko eragina izanik ingurune-faktore ez direnak ere, kontutan hartu behar dira: Antzeko ingurune-egoeren menpean dauden populazioen edo populazio beraren eleek, hazkuntz tasa desberdinak erakus ditzakete; kasu hauetan gertatzen diren ezberdintasunak, faktore endogenoei datxekieke, adina, tamaina eta faktore genetikoak, kasu.

1.2.1.- Ingurune-faktoreak.

1.2.1.1.- Tenperatura.

Temperaturak, lehen mailako eragina sorteraizten du bizidun ektotermoen funtzio fisiologikoen gain. Hori dela eta, hazkuntza prozesu metabolikoen multzo konplexuaren ondorioa denez, organismoaren inguru termikoaren aldaketan menpekota datekeela suposatu behar da.

Mytilus edulis eta *M. californianus* direlakoan hazkuntzarako tarte optimoak, 10°C - 20°C eta 15°C - 19°C-takoak dira hurrenez hurren eta, bai tarte hauen gainetik, bai azpitik ere, hazkuntz tasak murriztu egiten direla seinatu du SEED-ek (1976), muskuiluen ekologiar buruzko berrikustapen zabalean. Bestalde, BOETIUS-ek (1962), aipaturiko *M. edulis* muskuiluaren hazkuntz tasaren eta tenperaturaren erlazio hestua azaldu du, animalien maskorren luzeera jaiotzetik iraganiko egun-graduaren funtzio modura adieraziz.

Beste alde batetik, *Macoma balthica* tellinidoaren luzeera maximoa, txikiagoa da iparraldeko populazioetan eta gertaera hori, tenperatur gradiente latitudinalean oinarrituta dago GILBERT-en (1973) ustez, nahiz eta espezie honen hazkuntzan tenperatura altuegiek eragin negatiboak izan (McGREER, 1983).

Beste zenbait espezieei buruzko informazioak, hala nola *Cerastoderma edule* berberetxoarena, ez du ondorio argirik eskeini: COLE-k (1956) tenperatura eta hazkuntzaren arteko erlazioaren bat aurkitu izan arren, EVANS-en (1977) emaitzetatik ezin atera daitezke ondorio berdinak.

Azkenik, ondokoa aipatu behar da: Gai honi buruzko edozein informazio-mota kontu handiz aztertu behar dela, zeren

metodo analitikoaren bidez temperaturaren eragina aldaratu ahal izan denean, temperatura igotzen deneko sasoiak gertatu ohi baitira hazkuntza tasa altuenak eta horrek, temperaturarekin batera aldatzen diren beste faktoreek izan dezaketen eragina kontutan hartu behar dela adierazi du (SEED, 1976).

1.2.1.2.- Elikagai-gertutasuna.

Bizidunak gertu duen elikagaien kantitatea hazkuntzarako garrantzizko determinantea dena guztiz ebidentea denez, ikuspegi hori, oso gutxitan aipatu da bibliografian. Hala ere, ingurune-egoera murriztaile zein egokietan gertaturiko bibalbioen hazkuntzaz aritu diren ikerketak, ez dira horren urriak, zorionez. Horrela, banapen bertikal zabaleko bibalbio ezekijale litoralek, mugapen nutrizional intentsuak jasan behar izaten dituzte kostaldeko goi-zonetan kokaturik daudeneko kasuetan, zeren uretan soilik elika baitaitezke. Populazio horietan, behe-mailetakoko populazioetan baino hazkuntza tasa baxuagoak agitzen dira. Gertaera hori, espezie-kopuru handian behatu da: *Mytilus californianus* (DEHNEL, 1956), *Choromytilus meridionalis* (GRIFFITHS, 1981 a), *Crassostrea gigas* (SPENCER *et al.*, 1973) eta *Cerastoderma edule* (COLE, 1956; HANCOCK, 1965; FARRON, 1971); BROOM-ek (1982) *Anadara granosa* delakoaz buruturiko ikerlana, bestetik, eredu gisa har daiteke: mareen 0 mailari dagokion kostaldeango goieraren eta aleen tailu maximoaren arteko erlazio exponentzial negatiboa aurkitu da espezie honetarako.

Aurrekoaren antzera, baliteke sakonera desberdinetan kokaturiko *Chlamys islandica*-ren populazioen hazkuntza tasen arteko diferentziak elikagai gertuaren eta sakoneraren arteko erlazio negatiboan oinarrituta egotea (WALLACE & REINSHNESS, 1985). Bestalde, *Cerastoderma edule* (KREGER, 1940; FARRON, 1971), *Anadara granosa* (BROOM, 1982) eta *Mercenaria mercenaria* (ELDRIDGE *et al.*, 1979) espezieen zenbait populaziotan behaturiko dentsitate eta hazkuntzaren arteko erlazio negatiboa, elikagaiak lortzeko konkurrentzia intraspezifikoak sortarazitako murrizpen nutrizionalei datxekie nonbait. Elikagai-kantitateak hazkuntzan duen eragina, RILSGAARD & POULSEN-ek (1981), agerian jarri dute: Zona eutrofikoetara lekuzaldaturiko aleen hazkuntza tasak, medio normaiean hazitako muskuiluenak baino askoz ere emankorrago gertatu dira.

Azkenik, *Chlamys opercularis* pektinidoaren hazkuntzaren sasoi-aldaketak, urtean zehar izaten diren

elikagai-gertutasunaren fluktuazioen ondorioak bide dira neurri handiz (BROOM & MASON, 1978), eta WALLACE-ren (1980) eta BEUKEMA *et al.*-en (1985) ustez, fenomeno berean oinarritzen da *Mytilus edulis* eta *Macoma balthica*-ren hazkuntzaren sasotasuna hurrenez hurren.

1.2.1.3.- Gazitasuna.

Espezie desberdinen populazio estuarinoren aleek, hazkuntz tasa altuak erakutsi ohi dituzte. Baina, dirudienez, fenomeno hau ez dagokie gazitasun-balio baxuei, medio-mota honen elikagai-baldintza optimoei baizik (SEED, 1976). Izan ere, Baltiko Itsasoko (7%) muskuiluen hazkuntz tasak, gazitasun altuagoetako itsasoetako populazioena baino baxuagoak izaten dira (KAUTSKY, 1982). 19% -tako balioz beheranzko gazitasunpean jarritako *Mytilus edulis*-en hazkuntza, murriztu egiten da baldintza experimentaletan, nahiz eta medio hauekiko aklimatazioaren bidez, nolabaiteko konpentsazio partziala jazotzeko posibilitatea izan (ALMADA-VILLELA, 1984).

1.2.2.- Faktore endogenoak.

1.2.2.1.- Tamainua eta adina.

Kasu gehienetan, zail gertatzen da tamainu eta adin direlako aldagaiek hazkuntzan izan dezaketen eragina desberdintzea, zeren koerlazonaturik baitaude molusku bibalbioen kasuan.

Salbuespen gutxi dagoela, hazkuntz tasaren beherapena gertatzen da animalia hazten deneko neurrian. Fenomeno honen lehenengo interpretazioa, senilitatearen efektuaren kontsiderazioan datza, horren arauera, energiaren konbertsio-efizientzia animalia helduagoetan beheratu egiten baita (SEED, 1976). Hala eta guztiz ere, hazkuntza desagertu deneko animalia helduetan, berrager daiteke ingurune-baldintza habeetako medioetara experimentalki lekuzaldatzen badira, animalia gazteagoak bailiren (KAUTSKY, 1982). Behaketa horien arauera, animalia helduetan gertatzen den hazkuntz tasen beherapen hori toki bakoitzeko baldintzen eta tamainuaren arteko elkarrekintzaren ondorioa litzateke.

Arazo horren inguruan maiz behatu den fenomeno, hauxe da: Oso baldintza desberdinen azpian dauden animalien hazkuntzak konparatzen direnean, egoera txarragoetan bizi diren animalien hazkuntz tasa ez da beste animaliena bezainbeste beheratzen adina gora doaneko heinean (GILBERT, 1973). Adibidez, mareen maila ertainetik gorantz bizi den eta, ondorioz, mugapen nutrizional hertsia jasaten dituen *Crastastera edule*-ren populazio bateko aleen hazkuntza ia lineala da, hots, ez da beheratzen animalien tamaina gehitzen denean (JONES, 1979). Senilitatearen eragina baztergarri ez izan arren, ingurune-baldintzen eta tamainuaren arteko elkarrekintza ere, badago iehenago aipaturiko fenomeno horren oinarrian.

1.2.2.2.- Jatorri genetikoak duten faktoreak.

Antzeko ingurune-baldintzen menpean dauden populazio desberdinen edo populazio beraren aleen hazkuntz tasak konparatzen direnean, adin bereko animalietan agertzen diren tailu desberdinen bidez nabari diren hazkuntz tasa desberdinak agertu ohi dira. SEED-en (1976) ustez, genetikoak da diferentzia hauen oinarria. Azken urteotan, hazkuntz tasan eta heterozigosi-graduaren arteko erlazioa finkatu da *Nytilus edulis* muskuiluan (KOHEN & GAFFNEY, 1985; DIEHL & KOHEN, 1985), eta *Nacoma bathyca* tellinidoan ere, aurretik finkatuta zegoen fenomeno bera (GREEN *et al.*, 1983).

1.3.- MOLUSKU BIBALBIOEN UGALZIKLOAK

Jeneralean, molusku bibalbioen aleen ugalezikloa, hurrengo gertaerez osatzen da: 1) Hasiara edo zikloaren aktibazioa, 2) gametogenesia eta gametoen hazkuntza (bitelogenesia, emeen kasuan), 3) heltzea edo madurazioa eta 4) gametoen askapena edo errutaldia. Une horretatik aurrera, geldialdi sexuala izeneko egoera erdiesten dute animaliek, nahiz eta zenbait espezie edo populaziotan egoera hori oso laburra izan edo ez existitu (GIESE, 1959; BAYNE, 1975; SASTRY, 1979).

Populazio baten zikloak dituen faseen jarraipen denborala, sinkronikoa (hots, ale guztietan batera gertatzea) zein asinkronikoa izan daiteke; kasu gehienetan, baina, sinkronia eta asinkronia hutzen arteko egoerak gertatzen dira (SASTRY, 1979).

Ugalkuntzaren faseak ziklikoki gauzatzen direnean, zikloak betetzen direnako periodoen iraupena eta urtebetean gertatzen den ziklo-kopurua, espeziearen eta, batzutan, populazioaren ezaugarriak dira. *Mytilus edulis*-en kasuan, adibidez, gametoen askapen bakarra gerta daiteke urtero (CHIPPERFIELD, 1953), bi askapen-periodoak (AGUIRRE, 1979), edo zenbait askapen jarraitu (SEED, 1976), *M. galloprovincialis*-en gertatzen deneko modu berean (LUBET *et al.*, 1981). Batzutan, heltze- eta askapen-periodoen iraupen eta kopuruaren, eta populazioen kokapen latitudinalaren arteko erlazioa behatu da. Horrela, *Mya arenaria*-ren iparraldeko populazioetan, iraupen laburreko periodo bakarra dago; hegoalderantz, periodo luzeago dago, toki meridionalenetan bi periodo banatu gertatzen direlarik (ROPES & STICKNEY, 1965). Hala ere, urteen arteko desberdintasunak ager daitezke populazio berean: *Palaeomya ater* mitilidoaren gametoen heltzea eta askapena hiru biderrez gertatzen dira urtero, baina prozesu hauek azaltzen direnako sasoiak, aldatu egiten dira urtez urte (GRIFFITHS & KING, 1979).

SASTRY-ren (1979) ustez, behaturiko joera desberdinak, toki bakoitzaren ingurune-baldintzen aurrean espezie batek duen genotipoaren adierazpen fenotipikoei dagozkien kasu batzutan, eta espezie beraren barneko arraza fisiologiko desberdinen karakterizazio diren diferentzia genotipikoei, bestetan.

Ugalzikloaren fase desberdinen sekuentziazioaren eta intentsitatearen erregulazioan inplikaturik dauden mekanismoak oso ongi ez ezagutu arren, erregulazio hori zenbait ingurune-faktoreen arteko elkarrekintzak baldintzatua duela onartu ohi da (BAYNE, 1975; SEED, 1976; SASTRY, 1979; LUBET, 1980-81 a).

1.3.1.- Ugalzikloan eragina duten faktoreak.

1.3.1.1.- Temperatura.

Ernalaktibitatean eraginik sorteraz dezaketen faktoreen artean, ingurune-temperatura izan da, zalantzarik gabe, historian zehar interesik handiena jaso duena. ORTON-en (1920) eritziz, ernalaktibitatea gerta daitekeeneko temperatur tartea, espeziearen ezaugarria da, temperaturaren balio mugatzaile baten azpitik, ernalkuntza ezina izanik. Hipotesi honen arauera, ornogabe itsastarren banapen geografikoa, eta zehazki, bibalbioena, ugalprozesuaren temperatur tarte espezifikoek mugatua da. GIESE-k

(1959) ere, garrantzi handia leporatu dio temperaturari, eta batez ere, urtean zehar agitzen diren temperatur fluktuazioei; ikerle horrek uste duenaren arauera, bibalbioen ugalzikloen ezaugarriak, urtean zeharreko aldaketa termikoen menpean daude. Izan ere, latitude desberdinetako populazioen artean behaturiko diferentziak, eta ugalprozesuaren karakter ziklikoa bera, ingurune-tenperatura eta beraren aldaketekin erlazionatu da kasu askotan (SEED, 1976; LUBET, 1980-81 a).

Edozein kasutan ere, gertu dugun informazio ugaria sistematizatzea korapilotsu samar gertatzen dela aitortu behar da: Batetik, faktore termikoari buruzko erreferentzia gehienak, landa-ikerlanetan oinarritu direlarik, temperaturarekin batera aldatzen diren eta ugalprozesuan eragina izan dezaketen bestelako faktoreak, alpatzeke utzi izan dira; bestalde, temperaturak ugalzikloaren fase bakoitzean izan dezakeen eragina, aparte kontsideratu behar da.

Faktore termikoak gametogenesiaren hasieran izan dezakeen eraginari dagokionez, ez dirudi eredu bakarra kontsideratzerik dagoenik. Horrela, Algeriako kostaldeetako *Donax trunculus* donazidoan, temperaturak ez bide du inolako eraginik (MOUEZA & FRENKIEL-RENAULT, 1973); Galiziako *Ostrea edulis* ostraren gametogenesia, temperatur minimoetako garaian hazten da (ROMAN, 1963) eta Baltiko itsasoko *Mytilus edulis* muskuiluan, aldiz, udazkenean, ingurune-tenperatura beheratuz doanean (KAUTSKY, 1982). LUBET-ek (1980-81 a) ez du aurkitu Frantziako kostaldeetako *Mytilus edulis* eta bere generokidea den *M. galloprovincialis* espezieen ugalzikloen hasieraren temperaturarekiko erlazioarik eta antzeko emaitzak erdietsi dira Manche Kanaleko *Crassostrea gigas* eta *Ostrea edulis* ostretan (LUBET, 1980-81 a), eta Senako Badiako *Cerastoderma edule* berberetxoan (GIMAZANE & LUBET, 1972 a).

Gai horri buruz buruturiko lan experimental urriek, aurreko pasarteetan azaldutakoaren emaitz diferenteak eskaini dituzte. Horrela, geldialdi sexualean dauden *C. edule*-ren aleetan, gametogenesia gerta daiteke temperatur gorakada baten aurrean (GIMAZANE, 1972) eta *Argopecten irradians* (SASTRY, 1963) eta beste zenbait bibalbiotan ere (SASTRY, 1979), antzeko gertaerak behatu dira.

Gametogenesi-prozesua hasiz geroztiko garapen gonadalean temperaturak duen eraginari buruz gertu dagoen informazioa, oso eztabaidatua izan da. Horrela, *Mytilus edulis*-en gametogenesiaren intentsitatea temperaturaren gehiketa-tasaren menpekoa dela seinaltatu du CHIPPERFIELD-ek (1953), eta SASTRY-k

(1963), berriz, *Argopecten irradians*-en aktibitate gametogenikoa tenperaturaren gorakadaren aurrean gehi daitekeela bahatu du.

Beste zenbait ikerleren ustez, gametogenesiaren hasieratik, gametoen helketa burutu arte iragan behar den denbora tenperaturaren funtzio negatiboa litekeela proposatu dute: Ezate baterako, BAYNE-ren (1975) eritziz, *Mytilus edulis*-ek urte desberdinetan jasotzen dituen gametogenesiaren iraupenak, egun-graduak dagokienez, konparagarri gertatzen dira baina ez, ordea, egun naturalak erreferentziazat hartuz eta, bestalde ere, *Crassostrea virginica*-ren madurazio gonadalerako behar den denboraren eta ingurune-tenperaturaren arteko erlazio exponentzial negatiboa aurkitu dute LOOSANOFF & DAVIS-ek (1952).

Arazo hau sistematizatzeko burutu den saiakera bakarrean bi eredu desberdinak proposatu ditu LUBET-ek (1980-81 a): 1) **Bradiktikoak** izeneko espezieena, zeintzuk urtean zehar aktibitate gametogeniko luzea eta gametoen askapen jarraituen seriea erakusten dituztelarik; espezie horietan, tenperaturak ez luke gametogenesiaren intentsitatearen gaineko eraginik izanen, baina ugalperiodoaren luzeera eta ondorioz, gametoen askapen kopurua, ingurune-tenperaturaren funtzio positiboa izanen litzateke. Talde horren barruan, *Glycymeris*, *Pecten*, *Chlamys* eta *Mytilus* generoetako espezieak daude (lehenago aipaturiko BAYNE-ren, 1975, eritziazen kontra). 2) **Takiktikoak** izeneko Ostreidae, Cardiidae, Veneridae eta bestelako familien espezieak, zeintzuen aktibitate gametogenikoa periodo laburretara murrizturik bailegoke eta gametogenesiaren intentsitatea tenperaturaren menpekoa izanen bailitzateke.

Azalduriko eskema, aipatu diren bahaketekiko kontraesanean egoteaz gain, hain zuzen ere *Cerastoderma* generoari buruzko datuen kontra dago. *Cerastoderma edule* berberetxo arruntaren garapen gonadala, bestalde, tenperaturak faboratzen duela frogatu du GIMAZANE-k (1972); ugalperiodoaren iraupenari dagokionez, banapen latitudinal zabala erakusten duen *C. glaucum*-ek, joera takiktikoa erakusten du Ipar Atlantikoko populazioetan (BOYDEN, 1971), Tunisiako kostaldeetan, ordea, joera bradiktikoa duelarik (ZAOUALI, 1974). Datu horiei begira, espezieen zaletasun termikoan oinarrituriko eskema alternatiboa proposatu du LUBET-ek (1980-81 a). Horrela ba, tenperaturak ez luke *Mytilus edulis* bezalako espezie hotzaleen aktibitate gametogenikoan inolako eraginik izanen, *Cerastoderma edule*-ren moduko epelzaleen kasuan, alderantziz, gametogenesiaren intentsitatea tenperaturaren menpekoa litzatekeelarik. Jatorri

tropikaleko *Perna perna* (BERRY, 1978), *Amusium japonicum* (DREDGE, 1981), *Saccostrea cucullata* eta *Crassostrea echinata* (BRALEY, 1984) espezie berozaleek joera termoindependente erakutsiko lukete, espezie hotzaleen antzera.

Aztertu behar den azken ikuspegia, tenperatura eta errutaldiaren artean egon daitekeen erlazioarena da. Gai honi buruzko badago datu garrantzitsurik: ikerlan askotan, kinada termikoak erabili dira gonada helduen gametoen askapena sortertzeko. Horrela izanik ere, ezezaguna da eraginaren oinarri fisiologikoa, zeren medioaren beste motetako faktore kimiko, fisiko edo biotikoen eraginak, errutaldia sorteraz baitezake (SEED, 1976). Bestalde, populazio naturaletan buruturiko ikerlanek, ez dute eman datu argirik: Hala bada, *Cerastoderma edule* (KINGSTON, 1974), *Perna perna* (BERRY, 1978), *Saccostrea cucullata* eta *Crassostrea echinata* (BRALEY, 1984) espezieetan, ez da ingurune-tenperatura eta errutaldiaren arteko erlazioirik aurkitu, baina beste batzutan, hala nola *Choromytilus meridionalis*, *Aulacomya ater* (GRIFFITHS, 1977) eta *Mytilus edulis* (KAUTSKY, 1982), gametoen askapena, tenperaturaren sasoi-gehiketen ondoren gertatzen da; bestaldek, *Mytilus galloprovincialis* muskuiluan, ez da errutaldirik gertatzen neguko urtaroan (COSTA & MACHADO, 1982) eta *Modiolus modiolus*-en gameto-askapenaren periodoaren iraupena, tenperaturaren funtzio negatiboa bide da, gonadak helduak izan arren klima hotzetan errutaldia, urte gehienez zehar inhibituta dagoelarik (BROWN, 1984).

1.3.1.2.- Gazitasuna.

Molusku bibalbioen ugaltzikloen fase desberdinen iraupen eta sekuentziazioaren eta gazitasunaren arteko erlazioari buruz dagoen informazio eskasa, SASTRY-k (1979) berrikusi du. Tenperaturaren eraginaren kasuan bezala, ez dago behaturiko kasu guztietarako eredu bakarra; dena dela, espezie baten ikuspegitik normalak diren gazitasun-balioak baina baxuagoetan, garapen gonadala inhibituta edo, behintzat, murriztu samarra gera daitekeela baieztatu daiteke.

1.3.1.3.- Elikagai-gertutasuna.

Ugalkuntza, energia behar duen prozesu garestia da;

energi beharrak, bestalde, bi motatakoak dira: batetik, ugalmaterial modura dagoen energia eta bestetik, gametogenesiaren bilakaerak sorterazen duen aktibitate metabolikoari dagokiona. Horrela izanik ere, espezie bakoitzak gametogenesian erabiltzen dituen errekurtsoen jatorria, ez da oso ezaguna; lehenik, garapen gonadala gertatzen deneko sasoiaren ingurunean dauden elikagaietatik asimila daitezkeen energiak baliu daitezke animaliak, edo bigarrenik, aurretik metaturiko erreserbez, gametogenesia sasoi pobreetan gertatzen denean SASTRY (1979). Ugalzikloa eta erreserba-mailaren arteko erlazioa geroko atal batetan aztertuko denez, orain elikagaien eraginaz arituko gara soilik.

Itsaso-ornogabeen ugalkuntzan tenperaturak izan ezik, bestelako faktoreek inolako eraginik ez dutela proposatu zuen ORTON-ek (1920). Bestelako faktore horien artean, medioaren elikagai-gertutasuna ere, sartuta dago. Hala ere, azken 25 urteotan buruturiko behaketa eta ikerlanek, ezeztatu egin dute ikuspegi hori.

Ugalzikloaren eta elikagai-gertutasunaren arteko erlazioak, ezaugarri diferentek erakusten ditu espezien edo populazio desberdinetan. *Tellina tenuis* (TREVALLION, 1971), *Abrax alba* (ANSELL, 1974 a) eta *Chlamys septemradiata* (ANSELL, 1974 b) delakoan ugalzikloa, elikagai-baldintza onenetako garaian gertatzen da; beste kasu batzutan, *Venus striatula*-n adibidez, geldialdi laburraren ondoren hasten da gametogenesia, nahiz eta elikagai-egoera desfavoragarria izan; gametoen anizkuntza, baina, ez da gertatzen ur-masan esekita dagoen fitoplanktonaren kantitatea igo arte (ANSELL, 1961). Baltiko Itsasoko *Mytilus edulis* muskuiluan, udazkenean hasten da gametogenesia baina neguan, gelditu egiten da garapen gonadala, udaberriko elikagai-baldintzen hobekuntza gertatu arte; kasu horretan, ugalktibilitatearen geldipena, ez da neguko tenperatur beherakadaren ondorioa, garai horretan izaten den elikagai-murrizpenarena baizik (KAUTSKY, 1982). Antzeko joera behatu da *Arctica islandica* delakoan (LOOSANOFF, 1953). *Aulacomya ater* eta *Choromytilus meridionalis* muskuiluen gametogenesia, azken errutaldiaren atzetik hasten da baina garapen gonadal maximoa, baldintza nutrizionalak optimo direneko garaian agitzen da (GRIFFITHS, 1977).

Zenbait kasutan elikagai-gertutasunaren sasoi-aldaketaren eta ugalzikloaren arteko erlazioa, desberdina izaten da espezie beraren populazio desberdinetan: Horrela, Iparramerikako Ekialdeko kostaldean, *Mercenaria mercenaria*-ren gametogenesia, errutaldiaren ondoren hasten da, baina negu eta udaberrian zehar,

helketaren aurreko egoeran mantentzen dira gametoak, garapen gonadalararen birbizketa udaren hasiera arte gertatzen ez delarik (LOOSANOFF, 1937); hala izanik ere, espezie beraren populazio britanikoetan, udaberrian hasten da gametogenesia, medioaren elikagai-kantitatea maila egokira heltzen denean (ANSELL & LOOSMORE, 1963).

Azken urteotan argitaraturiko zenbait lanetan, elikagai-gertutasunaren sasoi-aldaketek ugalezikloan duten eraginaren garrantzia azpimarratu da. Bibalbio abisalak adibidez, inolako aldaketa fisikorik gabeko medioetan bizi dira baina zenbait garaitan, azaleratik iristen dira elikagaiak, espezie hauen ugalkuntza, sasoi horietan jazotzen delarik (LIGHTFOOT *et al.*, 1979). Kokapen geografiko desberdinetako *Mytilus edulis*-en ugalezikloen gertaeren sekuentziazioak, ez du leku bakoitzeko tenperatur arauarekiko inolako harremanik, baina bai, ordea, dagozkien baldintza nutrizionalekin (NEWELL *et al.*, 1982; BROUSSEAU, 1983).

Beste arlo bati dagokionez, PIPE-k (1985) *Mytilus edulis*-i buruzko behaketa interesgarriak burutu ditu: Espezie horren errutaldia ez da suertatzen peltutasun nutrizionaleko baldintzen azpian, nahiz eta gametoak guztiz heldu egon; egoera horietan, erreserba-maila egokia bada, ez da gelditzen gonadaren garapena. Joera hori, balio handiko moldapena da, zeren gametoen askapena eta ondorioz, ernerazketa eta garapen larbarioa, larbek bizirik mantentzeko dituzten posibilitateak handiak direnean soilik ematen baitira. Bestalde, *Modiolus modiolus*-en errutaldian tenperatura baxuek duten eragin inhibidorea ere (BROWN, 1984), balio handiko moldapena izanen litzateke, zeren alde epelean, neguko tenperatura baxuak, baldintza nutrizional pobreekin batera etortzen baitira.

Gai honi buruzko behaketa nahiko egon arren, baieztapen experimental gutxi lortu da gaur egunera arte eta, beraz, balio orokorreko ondorioz ateratzea, zail samar gertatuko zaigu. Dena dela, barauak edo elikagai-gertutasun baxuek garapen gonadalean eragin negatiboa dutela edo ezabapena sortera dezaketela ondoriozta daiteke *Argopecten irradians* (SASTRY, 1966; 1975; SASTRY & BLAKE, 1971), *Cerastoderma edule* (GIMAZANE, 1972; GIMAZANE & LUBET, 1972 a) eta *Mytilus edulis* (BAYNE & THOMPSON, 1970; GABBOTT & BAYNE, 1973) espezieez buruturiko ikerlanetatik; kasu horietan, animaliak normala dena baino tenperatura altuagoetan mantentzen badira, intentsitate handiagoz nabaritzen dira eragin negatibo horiek. Aldiz, elikagai-kantitatea nahikoa bada, garapen gonadalararen gradua, tenperaturaren funtzio positiboa

izaten da, zeren elikagaiak lortzeko eta asimilatzeko prozesu mekaniko eta fisiologikoetan eragin zuzena baitu tenperaturak (SASTRY, 1979).

1.3.2.- Ugalzikloaren erregulazioa.

GIESE-ren (1959) ustez, gametogenesiaren hasiera eta bilakaera, eta gametoen askapena kinada hormonalek koordinatzen dituzte. Izan ere, bibalbioen zenbait espezieren zelula neurosekretoreen aktibitateak ugalzikloari dagokion aldaketa erakusten duela behatu da geroko ikerlan batzutan (SASTRY, 1979). Errai- eta zerebru-ganglioek ekoizturiko substantzia neuroendokrinoen jaulkipenean oinarrituriko ereduak proposatu du SASTRY-k (1975), *Argopecten irradians*-en ugalkuntzaren erregulaziorako; jaulkipen hori, ingurune-eragingarriek baldintzatuko lukete, erlazio horretan inplikaturik egon daitezkeen mekanismo zehatzen berririk izan ez arren.

LUBET-ek (1980-81 b), bere aldetik, substantzia neuroendokrinoen ekintzan oinarrituriko eskema proposatu du *Mytilus edulis*-en ugalktibilitatearen erregulaziorako. Errai-ganglioek ekoizturiko faktoreen askapenak, iharduera gametogenikoaren hasiera sortetaziko luke eta, horrekin batera, lehen metaturiko karbohidratozko errezerben katabolismoa, horrela, gametogenesiaren eskari metabolikoak bete litezkeelarik.

1.4.- ERRESERBA-MAILA ETA KONPOSIZIO BIOKIMIKOA.

Aurreko kapituluetan seinalatu denez, ingurune-energiaren lorpena eta geroko erabilera, bai ehun somatikoaren sintesian, bai ehun gonadalarenean ere, ingurune-faktoreen menpekoa den prozesuari dagozkio. Izaera ziklikoa duten baldintza biotiko eta abiotikoen urte-fluktuaziopean dagoenez, alde epelean bizi diren animalien hazkuntza somatikoa eta gametoen erakuntza, sasoi-aldaketa horiek baldintzatzen dituzte erabat. Kontextu horretan, energia metatzeko modua batetik, eta bestetik, medioan gertu dauden elikagaiak baliatuz bete ezin daitezkeen eskari metabolikoen aurreko errezerba horien erabilera, animalien gorputzen osagai biokimiko nagusien (lipido, proteina eta karbohidratoak) sasoi-aldaketaren azterketaren bidez ezagut

daiteke.

Lorturiko energia osoa mantenurako eta egitura berrien sintesirako erabiltzen ez deneko kasuetan, posible gertatzen da erreserben metaketa. Joera honek, ez luke moldatze-baliorik izanen hurrengo bi betekizunak gertatuko ez balira: a) animalien etorkizuneko ingurune-baldintzen narriaduraren probabilitatea txikia izanen balitz, eta b) baldintza horien azpian gazteek bizirik irauteko duten probabilitatea ale helduena baino handiagoa izanen balitz; kasu horietan, energi aborokina gametoen ekoizpenerako erabiltzeak, moldatze-balio altuago izanen luke. Hala ere, ale helduen superbizipena zihurtatzeko beharra dagoenean, energi erreserben metatzeko ahalmena urteko zenbait sasotik gertatzen diren murrizpen nutrizionalen egoerak konpentsatzeko mekanismo efikaza gertatzen da (CALLOW, 1977).

Zentzu zabalean, osagai biokimiko bakoitzak (proteinak, lipidoak eta karbohidratoak) funtzio espezifikoa betetzen du: proteinak, material estruktural modura jotzen dira; lipidoak, edukin energetiko altuko erreserbak dira, nahiz eta linber esangarria (animaliaren pisu lehorraren 5%-a, kasu batzutan) funtzio estrukturalak bete, proteinekin bezala; karbohidratoak, erraz erabil daitezkeen erreserba-osagaiak izanik, lipidoak baino fluktuagarriagoak eta entitate txikiagokoak dira. Eskema hau baliogarria da ornogabe itsastar gehienetan baina zenbait puntutan, bibalbioak salbuespen dira:

1) Batetik, talde honen erreserba-osagai nagusiak, karbohidratoak dira, beharbada, karbono hidratoez joria den dietaren konposizioari esker.

2) Proteinak, nahiz eta material estrukturaltzat kontsideratuak izan, substratu katabolizagarri gerta daitezke bestelako erreserbak agortu ez direneko zenbait kasutan.

Molusku bibalbioen ehunen konposizio biokimikoaren sasoi-alaketak direla eta, zenbait eredu proposatu dira. Beraietan, elikagai-gertutasunaren sasoi-alaketak eta garapen gonadaleko periodoa edo periodoen kokapen denborala, faktore baldintzagarritzat jo dira.

Mytilus striatula (ANSELL, 1961), *Mercenaria mercenaria* (ANSELL & LOOSMORE, 1963), *Donax vittatus* (ANSELL, 1972) eta *Abra alba* (ANSELL, 1974 g) espezieetarako deskribaturiko eredu bakunaren arabera, erreserben metaketa (karbohidratoak batez ere), baldintza nutrizional onenetako sasotik, hots, udaberrian gertatzen da, gametogenesiaren bilakaerarekin batera. Metaturiko erreserbak, neguan erabiltzen dira animalien mantenurako beharrak medioan dauden elikagaiak

baliatuz bete ezin daitezkeenean. Zenbaitetan, ugalperiodoa iragan eta gero, elikagai-gertutasuna altu mantentzeko; kasu horietan, gametoen askapenaren ondoren, erreserben mailak gehituz joaten dira uda eta udazkenean zehar, neguan beheratzen direlarik. Joera hori, *Cerastoderma edule* (NEWELL & BAYNE, 1980) eta *Tellina tenuis* (ANSELL & TREVALLION, 1967) espezieetan behatu da.

Bigarren eredu bat, *Chlamys opercularis* (TAYLOR & VENN, 1979) eta *Mytilus edulis*-en (FRAGA, 1956; 1958; DeZWAAN & ZANDEE, 1972; PIETERS *et al.*, 1979; ZANDEE *et al.*, 1980) zenbait populaziotan behatu da. Eredu horren arabera, ugalzirklo eta erreserben metaketaren artean, nolabaiteko desfasea dago. Elikagai-baldintza faboragarrietako periodoetan gertatzen da erreserben metaketa, eta neguan suertztzen den erabilerak gametogenesiaren eta mantenuaren eskariak betetzen ditu batera. Lehenago aipaturiko ereduaren kontra, kasu horretan, ugalprozesuaren parte garrantzitsua, zuzen asimilaturiko elikagaiak probetxatuz izan beharrean, aurretik metaturiko erreserbez baliatuz burutzen da.

Deskribaturiko bi ereduetan, ez dira sartu espezie desberdinetan edo espezie beraren populazio desberdinetan buruturiko behaketa guztiak. Horrela, *Mytilus edulis*-en joera naharoena, gonadaren garapen maximoa eta erreserba-maila baxuenak batera gertatzea da, baina Kanadako populazio batetan, gametogenesia eta erreserben metaketa, aldiberean jazotzen dira (THOMPSON, 1984 a). *Macoma balthica* tellinidoaren kasurako ere, bi eredu deskribatu dira: Baltiko Itsasoaren populazioek, Europako kostaldeetako *M. edulis*-en joera bera izaten dute (PEKKARINEN, 1983), baina Holandako kostaldean, ANSELL eta kolaboratzaileek aztertutako kasuen antzeko eredua ikusi da (BEUKEMA & DeBRUIN, 1979). Pektinidoen kasuan, konposizio biokimikoaren aldaketak, konplexuagoak izaten dira, talde horren garapen gonadalaren periodoak beste espezieenak baino luzeagoak baitira. Horrela, *Chlamys septemradiata* (ANSELL, 1974 b) eta *C. islandica*-n (SUNDET & LEE, 1984) udazkenean hasten da gametogenesia, gametoen askapena hurrengo urteko udan gertatzen delarik; bi kasuetan, erreserben metaketaren periodo nagusian udaberri eta udako hilabeteak dagozkio, *C. islandica*-n udazkenera arte luza daitezkeelarik. Brest Badiako (Frantzia) *C. varia*-k bi ugalperiodo desberdin erakusten ditu urtero eta erreserben maila maximoak, udaberrian eta udan agertzen dira, lehenengo madurazio gonadalarekin batera; udazkenean gauzatzen den maduraziorako, aurretik metaturik egon diren erreserbak erabili behar dira (SHAFEE, 1981). Arosako Itsasadarreko (Galizia) *Ostrea edulis*

ostran, bi errezerba-maximoak aurkitu dira (lehenengoa neguan, udan bigarrena) eta biekin batera, populazioak erakusten dituen bi ugaltzikloen hasierak gertatzen dira (ROMAN, 1983). Espezie honen Europako populazio gehienetan, alderantzizkoa behatu da zeren errezerben metaketa eta gametogenesisia aldiberean ematen baitira (GABBOTT, 1976).

Molusku bibalbio guztiei zein espezie bakarrari begira aurkitu diren joerak horren aniztasun zabalekoak direnez, kasu bakoitza azaldu ahal izateko, hurrengoa hartu behar da kontutan: Toki bakoitzeko ingurune-egoerei espezie edo populazioek ematen duten erantzuna, ingurune aldakorreango energi lorpen eta erabilpenaren prozesuek ale helduen superbizipena eta lerro germinalararen arrakasta zihurtatzeko moldapentzat hartu behar da. Izan ere, itsaso epeletako ezaugarriak direla eta, garapen gonadala udaberriko "bloom" fitoplanktonikoarekin batera izaten bada, fekundazioa, larben bilakaera eta gazteen ezarkuntza, udan eta udazkenean zehar gertatzen dira eta horrela, baldintza nutrizional faboragarrietako hurrengo garaia heldu baino lehen, hazkuntzarako kondizio desfaboragarrietakoa den sasoi, hotz, negua iragan behar da; gametogenesisia neguan zehar agitzen bada aldiz, larben eta gazteen hazkuntzarako egokia den periodo luzea gertatzen da eta ondorioz, lehenengo neguan zehar bizirik irauteko posibilitateak, altuagoak dira.

Orain arte, ez dugu egin osagai bakoitzak betetzen duen funtzioari eta jasaten dituen aldaketari buruzko kontsideraziorik; hala ere, proteina, lipido eta karbohidratoen aldaketek, ez dute aldaketa-mota bera erakusten. Lehenengoz, eta proteinekin funtzio estrukturalak betetzen dituztenez, hazkuntza somatikoa (positibo zein negatiboa) edo gonadalararen prozesuak nabari dirateke osagai honen aldaketetan. Beraz, ugaltzikloaren gertaera garrantzitsuenak diren madurazio gonadalak eta errutaldiak eragin handia dute proteinen mailetan, zeren hauek, lipidoekin batera, gametoen osagai nagusiak baitira (GIESE, 1969).

Nahiz eta molusku bibalbioen osagai minoritarioa izan, lipidoak garrantzi handikoak dira, zeren baldintza nutrizional hertzi eta luzeen aurrean, erabil daitezkeen energi edukin altuko errezerbak baitira (ANSELL, 1974 a; COMELY, 1974; BENINGER & LUCAS, 1984). Are gehiago esan daiteke osagai horri buruz; larben errezerba-elementu nagusiak direnez, gameto femeninoen edukina, altua izaten da (GIESE, 1969) eta, hori dela kausa, ugaltzikloak, eragin handia du untaro bakoitzeko osagai honen mailaren gain (GABBOTT, 1975; 1976; PIETERS *et al.*, 1979). Hala ere, lipidoen maila eta garapen gonadalararen arteko erlazio hori, buruturiko

zenbait ikerlanetan aurkitu ez dela seinatu behar da (ANSELL & TREUALLION, 1967; ANSELL, 1974 a; IVELL, 1979) aurrean aipaturiko nozioa zalantzetan jarri ez arren. Izan ere, animalia talde baten konposizio biokimikoaren analisi globalean, aipaturiko erlazioa, hiru zirkunstantzien azpian ezkutaturik gera daiteke: 1) Garapen gonadala eta errezerben metaketa batera gertatzen badira, ehun somatikoaren lipido-edukin portzentuala, murriz daiteke gonadaren edukina gehitzen deneko neurri berean. 2) Gonada gorputz osoaren frakzio txikia denean, organo horren edukin lipidikoaren gehiketak ez du inolako aldaketarik sorterazi behar gorputz osoaren edukinean. 3) Ale emeen eta arren konposizio biokimikoaren azterketa globalean, zail gertatzen da lipido-edukin eta gametogenesiaren arteko erlazioak aurkitzea, zeren erlazio hori ale arretan ematen ez dela onartzen baita.

Lehenago seinatu denez, molusku bibalbioen gorputzaren energi errezerba inportanteena, karbohidratoak dira kuantitatiboki; ondorioz, errezerben metaketa posiblea deneko sasoiak edo, alderantziz, edozein motatako eskariak ingurunean gertu dagoen energiaren baliatuz bete ezin daitezkeenekoak, karakteriza daitezke osagai horren sasoi-aldaketen azterketaren bidez, beste edozeinaren bidez baino hobeto. Beraz, karbohidratoen mailen gehipenak baldintza nutrizional egokietako garaletan burutu ohi dira (udaberria eta udazkena, batez ere) eta beherapenak, neguko sasoiaren edo garapen gonadalean zehar.

Karbohidratoen mailen neguko beherapena, maiz behaturiko gertaera dugu eta errekupeazioa, udaberrian zehar ematen da gehien batez (ANSELL, 1972; BEUKEMA & DeBRUIN, 1977; SHAFEE, 1981; THOMPSON, 1984 a). Bestalde, garapen gametogenikoarekin batera, gluzidoen erabilera intentsoa eta edukin lipidikoaren gehipen nabaria gertatzen direla behatu da *Mytilus edulis*-en zenbait populaziotan eta GABBOTT-ek (1975) fenomeno hauek azaltzeko hurrengo hipotesia proposatu du: gametogenesiari dagozkion energi eskariak betetzeaz gain, karbohidratoak, osagai lipidiko bihurtu daitezke obozitoen bitelogenesirako.

Karbohidratoen maila eta garapen gonadalen arteko menpekatasun-erlazioa *Crassostrea* generoaren zenbait espezieetan agerian jarri da: *C. virginica*-ren gametogenesiaren iraupena ingurune-tenperaturaren menpekotasun dela aurkitu dute LOOSANOF & DAVIS-ek (1952) baina, ikertzaile hauen ustez, ekoiz daitezkeen material gonadala, gametogenesiaren hasieran mantuan dagoen gluzidoen kantitatearen menpe dago. Bestalde, jatorri geografiko desberdinetako espezieen errezerba-mailen bilakaera konparatzerakoan, PERDUE & ERICKSON-ek (1984), haxe behatu dute:

EEBB-tako Mendebaldeko kostaldeko iparraldean *C. gigas*-ek erakusten duen garapen gonadalarakin batera karbohidratoen erabilera jazotzen dela, baina jatorri tropikalekoa den *C. risoularis*-en kasuan, aleak lekuzalduak izan zireneko zona berriaren temperatura baxuek intentsitate baxuagoetako garapen gonadala baldintzatu zuten, glukidoen erabilera minimoa izanik.

Lehenago azaldu denez, molusku bibalbioen taldean, ehunen material estrukturala gertatzeaz gain, substratu metaboliko gisa erabil daitezke proteinak. Ikuspegi horri buruzko datu batzu eman daiteke: *Donax vittatus*-ek aurretik metaturik egon diren errezerbak mobilizatzen ditu barautean dagoenean eta horrekin batera, proteinen katabolisi intentsoa gertatzen da (ANSELL & SIVADAS, 1973). BAYNE & THOMPSON (1970), BAYNE (1973 a, b) eta GABBOTT & BAYNE-k (1973) antzeko fenomenoak behatu dituzte estres termiko edo nutrizionalaren menpe dauden *Mytilus edulis*-en aleen gametogenesiaren azken faseetan. Geroago, datu zehatzagoak ezagutu izan dira teknika histokimikoen erabileraren bidez: mantuaren zelula adipogranulareetan dagoen glukogenoa, gametogenesia zehar erabiltzen da baina madurazioaren aurreko faseetan, autofagosomen barnean, gordetu egiten da entzima hidrolitikoek ekintzatik alborik gelditzen delarik; zirkunstantzia hauen azpian, proteinak, gero eta garrantzi handiagoa dute substratu kataboliko modura (BAYNE *et al.*, 1982). *Argopecten irradians* pektinidoan ere behatu da gametoen madurazioan zeharreko proteinen erabilpena (BARBER & BLAKE, 1981; 1985).

1.5.- MOLUSKU BIBALBIOEN ARNAS METABOLISMOA.

Edozein bizidun aerobioren arnas aktibitatearen azterketa, bi ikuspuntutatik planteia daiteke: Batetik, ale baten oxigeno-kontsumoaren neurketa, aktibitate metaboliko globalaren maila ezagutzeko metodorik egokiena da; bestetik, substratu metabolikoen oxidazio aerobikoaren elektroio-hartzaile finala oxigenoa denez, oxigenoaren erabilerak, edozein aktibitate-motarekin asoziatuak dagoen energi gastua adierazten du eta ondorioz, animaliak asimilaturiko energiatik biomasa modura geratzen ez denaren frakzioa ere. Bigarren kontzeptu hau azaltzeko, gastu metaboliko delako berba erabili ohi da.

Gaur egun, informazio handia dago molusku bibalbioen arnas metabolismoaz eta honetan zenbait aldagai endogenak (tamainua, aktibitate-maila eta garapen gonadala) eta ingurune-faktorek (tenperatura, oxigeno-tentsioa, elikagai-gertutasuna, etab.) duten eraginaz (BAYNE *et al.*, 1976 b; NEWELL, 1979; BAYNE & NEWELL, 1983).

1.5.1.- Tamainua eta iharduera metabolikoa.

Arnas metabolismoa bizidunen tamainuarekin erlazionaturik dago $y = a x^b$ motatako funtzio exponentzialaren bidez, non y delakoa, oxigeno-kontsumoa baita, x delakoa, tamainua (pisu edo antzeko unitateetan adierazita) eta a eta b direlakoak, izaki bakoitzari eta arnas neurraketa burutu deneko baldintza experimentalei baitagozkie (ZEUTHEN, 1953; Von BERTALANFFY, 1957; HEMMINGSEN, 1960). Hala ere, metazoo ektotermiko guztiak kontsideratuz, pisuaren exponenteak (b) 0.75-tako balioa hartzen du (ZEUTHEN, 1953; HEMMINGSEN, 1960), tasa metabolikoa tamainuaren funtzio negatiboa dela adierazirik.

Erlazio alometriko hori azaltzeko orain arte formulatu diren hipotesi desberdinak ez dira behar den bezain trinko gertatu (NEWELL, 1979). Jarrera taxonomiko eta kategoria trofiko desberdinetako 50 molusku itsasatarren b balioetatik, 0.7 ± 0.13 balio ertaina kalkulatu dute BAYNE & NEWELL-ek (1983).

Tamainu desberdinetako animalien metabolismoan eragin diferentziala duen edozein faktorek b balioaren aldaketak sorterazi behar dituena, begi bistan dago, baina arazo hau aztertu deneko kasu gehienetan, b balioen arteko derberdintasunak ez dira esangarri suertatu; hori dela eta, beste motetako aldagaiek pisuaren eraginean duten influentzia ezin finka daiteke modu egokian (NEWELL, 1979; NEWELL & BAYNE, 1983).

1.5.2.- Aktibitate-maila eta janeanria.

Animaliak gerturik duen elikagai-kantitatea murrizten denean asimilaturiko energia mantenurako eskari metabolikoak betetzeko nahiko ez denean, organismoaren aktibitate-mailak, beherapen handia jasan dezake. Horrela, aktibitate horren mantenurako behar den energia, beheratu egiten da. Animalia geldikorrak direnez, aipaturiko beherapen hori, iragazte-

-aktibitatearen depresioa nabaritu ohi da molusku bibalbioetan (THOMPSON & BAYNE, 1972; BAYNE *et al.*, 1973) eta ondorioz, elikaduraren liseriketa eta asimilazioaren prozesuen murrizpena agitzen da (BAYNE *et al.*, 1976 *b*; BAYNE & SCULLARD, 1977). Baldintzapen hauen menpean, arnas kontsumoa ere, behera daiteke, ohizko baldintzei dagokien kontsumoaren 1/3 edo 1/2-ra heldu ahal izanik.

Itsaso epeletako bizidunek gertu dituzten elikagaien kantitate eta kalitateak sasoi-aldaketa nabariak erakusten dituztenez, behaturiko arnas metabolismoaren sasoi-aldaketak, lehen aipaturiko elikagaiak lortzeko eta prozesatzeko ihardueraren eta oxigeno-kontsumoaren arteko erlazioari datxekizkioke; horixe litzateke, adibidez, *Nyctilus edulis* (GABBOTT & BAYNE, 1973), *Chlamys islandica* (VAHL, 1978) eta *Cerastoderma edule*-ren (NEWELL & BAYNE, 1980) kasua.

1.5.3.- Aireango esposizioa.

Molusku bibalbioen populazioak, marea beheratzen denean, airean gelditzen diren zonetan kokatzen dira sarritan. Animaliak airean egoten direneko denbora; populazioak marearteko sisteman kokatzen direneko jarrera bertikalaren menpean dago. Oso egoera arrunta ez bada ere, airean egoten direneko denbora uretan egondakoa baino luzeago gerta daiteke batzutan. Kostaldeko goi-mailetan kokatzen diren animaliek, oxigeno atmosferikoa erabiltzeko ahalmena erakusten dute jeneralean (BOYDEN, 1972 *a*, *b*; BAYNE *et al.*, 1976 *a*, *b*; WIDDOWS *et al.*, 1979 *a*; WIDDOWS & SHICK, 1985) eta, berez, espezie bakoitzak oxigenoa erabiltzeko duen gaitasuna, bere jarrera bertikalari dagokion esposizio-denboraren funtzioa da (BAYNE & NEWELL, 1983). Horrela, mareazpian kokatu ohi den *Cerastoderma glaucum* berberetxoaren aireango arnas kontsumoa, uretangoaren 8%-a da (BOYDEN, 1972 *a*), mareartekoa den *Modiolus demissus* muskuiluaren portzentaia hori, 56%-a izanik (WIDDOWS *et al.*, 1979 *a*). Aipaturiko diferentzia horiek, esposizioan zehar espezie bakoitzak erakusten duen arnas portaeran oinarritzen dira; izan ere, behe-mailetakoa espezieek, itxita mantentzen dituzte kuskuk airean egoten direnean; goi-zonetakoek, aldiz, nolabaiteko aldizkatasunez irikitzen dituzte kuskuk; horrela, aire-burbuilak harrapatzen dituzte, geroago beraletan dagoen oxigenoa erabil dezaketelarik (BOYDEN, 1972 *a*; WIDDOWS *et al.*, 1979 *a*). Horren ondorioz, deskribaturiko arnas moldapena erakusten duten espezieek, hala

nola *Cerastoderma edule* edo *Nadialus demissus*, ez dute exposizioan zehar ATP lortzeko bide anaerobioen beharrik; horrelako moldapenik erakusten ez duten espezieetan, ordea, metabolismo anaerobioa garrantzi handikoa izan daiteke emertsioan zehar (WIDDOWS *et al.*, 1979 a; WIDDOWS & SHICK, 1985).

Edozein kasutan ere, eta aerobioa ala anaerobioa ote den kontutan hartu gabe, aireango exposizioan zehar, molusku bibalbioek izaten duten gastu metabolikoa, uretangoa baino murriztuagoa da, iragazte-ihardueraren murrizpenak ekartzen duen eskari metabolikoaren beherapen esangarriaren ondorioz (BAYNE & NEWELL, 1983).

1.5.4.- Temperatura.

Bizidun ektotermoak direnez, edozein exposizio-temperaturaren aldaketak, aktibitate metabolikoaren zentzu bereko aldaketa sorteraztera jotzen du molusku bibalbioetan. Hori dela eta, temperatur fluktuazioekin erlazionatuta dauden arnas metabolismoaren urte-zikloak aurkitu dira askotan (SHAFEE, 1982; SHUMWAY & KOEHN, 1982; SHUMWAY, 1983; HUMMEL, 1985 g).

Horrela izanik ere, zenbait espeziek, epe luzerako temperatur aldaketen eragina konpentsatzeko gaitasuna erakusten dute, horrela metabolismoak, faktore termikoaren sasoi-aldaketekiko ezmenpekotasun erlatiboa mantentzeko. *Mytilus edulis*-ez buruturiko ikerlan batzu, adibidez, aipagarri ditugu kontextu horretan: Espezie honen arnas kontsumoa, frekuentzia kardiakoa eta iragazte-aktibitatea, animaliak banatzen direneko zona geografikoari dagokion temperatur tartearako konpentsazio termikoa erakusten duten funtzioak dira (WIDDOWS, 1973 a, b).

Zenbait espezieetan, epe luzerako temperatur aldaketekiko metabolismoaren ezmenpekotasunaz gain, berehalako konpentsazioa izeneko fenomenoak ere, azal daitezke; kasu horietan, epe laburrerako ingurune-temperaturaren aldaketek, ez dute arnas metabolismoaren gaineko eraginik edo izatekotan, intentsitate baxuko eragina dute. Joera hori, marearteko organismoek erakutsi ohi dute eta marearteko zonan eta batez ere, aireango exposizioan zehar agitzen diren temperatur fluktuazio intentsioekiko balio handiko moldapena da nonbait (BAYNE & NEWELL, 1983); hori dela eta, aireango metabolismo uretangoa baino termoindependenteagoa da marearteko bizidun horietan. Konpentsazio-erantzun horien moldapen-balioa, ukaezina da; beraien bidez, metabolismo ez da

temperaturaren menpeko funtzio hertsia izaten, ingurune-ko temperatur tartearen barnean maila optimoak manten daitezkeelarik. Horrela, sasoi-jarraieran zehar temperatura igotzen denean, mantenuari dagozkion energi galerak, maila egokietara muga daitezke eta halaber, neguan zehar azaltzen diren temperatura baxuek ez dute ezertan ere aktibitate-mailaren beherapenik ekarri behar, ezegoki gerta daitezkeen kiestzentzi egoerei ekidin dakiekeelarik.

1.5.5.- Garapen gonadala.

Aurreko atal batetan azaldu denez (1.3.), bibalbioen ernalkuntza, urtean zehar fase desberdinetatik iragaten den fenomeno ziklikoa da. Bestalde, arnas metabolismoan eragina duten faktoreen analiziaz aritzerakoan, ezin har daiteke aitagai independentetzat, zeren eragin propioa duten bestelako faktoreak, hala nola temperatura eta elikagai-kantitatea, ugalaktibitate bera baldintzatzen baitute.

Edonola ere, gametogenesiari modu espezifikokan dagozkion eskari metabolikoen existentzia frogatu da *Mytilus edulis* muskuiluan (GABBOTT & BAYNE, 1973; BAYNE *et al.*, 1983; THOMPSON, 1984 *a*) eta beste bibalbio batzutan, hala nola *Chlamys islandica* (VAHL, 1978), *C. varia* (SHAFEE, 1982) eta *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (NEWELL & BAYNE, 1980), aktibitate metabolikoaren gorapen nabariak behatu dira garapen gonadaleko sasoietan.

1.5.6.- Iharduera metabolikoaren sasoi-aldaketa.

Aireango esposizioa izan ezik, metabolismoan eragina duten bestelako faktoreek, urtean zeharreko aldaketa nabariak jasaten dituzte. Horrela, organismoaren pizuak, hazkuntza, madurazio gonadal eta gametoen askapenarekin erlazionaturiko garrantzi handiko aldaketak pairatu ohi ditu. Modu berean, itsaso epeletan, elikagai-maila, temperatura eta ugalaktibitateak fluktuazio zikliko nabariak erakusten dituzte, eta fluktuazio horiek sinkroniko zein asinkronikoak izan daitezkeenez, anizkoitza eta konplexua dateke metabolismoan duten eragina.

Cerastoderma edule-ren arnas kontsumoaren zikloa, sestonean dagoen materia organikoaren proportzioaren funtzioa den iragazte-aktibitatearen zikloarekin erlazionatuta dago. Edozein

modutan, ingurune-tenperaturak eta elikagai-gertutasunak nolabaiteko koerlazioa erakustea eta aktibitate gonadala sestoneango materia organikoaren edukin erlatibo maximoekin batera gertatzeak, zailtasun handiak sorteraizten ditu arnas kontsumoaren zikloan faktore bakoitzak duen eragina baloratu ahal izateko (NEWELL & BAYNE, 1980). DeVOOYS-ek (1976) antzeko egoera deskribatu du Europako kostaldeko *Mytilus edulis*-en populazio baten aleetan.

Kostalde britanikoetako populazioen *M. edulis*-en arnas kontsumoaren zikloa, lehenago azaldutakoaren kontrakoa dela aurkitu dute BAYNE (1973), GABBOTT & BAYNE (1973), BAYNE *et al.* (1977) eta WIDDOWS-ek (1978 g). Populazio horietan, arnas kontsumoaren balio maximoak, garapen gonadalaren gradu altuenak suertatzen direneko garaian azaltzen dira, nahiz eta sasoi horretako tenperatura eta elikagai-kantitatea urteko baxuenak izan; kasu horretan, aurreko udan pilaturiko energi errezerbez baliatzen da aktibitate gametogenikoa, zeren, garai horretako energi baldintza egokiei esker eta baita espezie horren tenperatura altuen eragina konpentsatzeko ahalmenaren bidez ere, glukogenozko errezerbak meta baitaitezke.

Azkenik, arnas metabolismoan zenbait faktorek duen eragina bakoitzeko salakera bakarra aipatu behar dugu; SHAFEE-k (1982), erregresio anizkoitzeko eredu baten bidez, *Chlamys nutalli*-ren oxigeno-kontsumoaren eta hiru aldagaien arteko erlazioa kuantifikatu du : ingurune-tenperatura, indize gonadala eta egoera nutrizionala. Hala ere, aldagaien arteko elkarrekintz terminoak kontutan hartu ez direnez eta erabilitako indize gonadalaren balioak bakoiztuta ez daudenez, ereduak interpretatzeko duen ahalmena, mugatuta dago.

1.6.- ENERGI BALANTZEA: HAZKUNTZA ETA UGALKUNTZARAKO ESKUMENDEA.

Kapitulu honen lehenengo ataletan, sasoi-fluktuazioak erakutsi ohi dituzten zenbait faktoreek hazkuntza eta ugalkuntzan duten eragina aztertu dugu. Eragin horien oinarria modu egokian ulertu ahal izateko, hazkuntza osoa (hots, biomasa somatiko eta gonadalaren gehiketak), energi irabazpen eta galpenak inplikatzan dituzten zenbait prozesu fisiologikoen emaitza da, hazkuntza prozesu horien balantzearen menpekoa izanik. Bizidun animalaren energi balantzearen azalpena den ekuazioa, hurrengoa da:

$$P = C - F - U - R,$$

non P delakoa, Hazkuntza edo Ekoizpena baita (P_g = somatikoa eta P_r = gonadala); C, animaliak injerituriko energia edo kontsumoa; F, hondakinetan galdurikoa; U, hondar nitrogenodunei dagokien energi galera, eta R, animalia baten edozein motatako aktibitatea garatzeko behar den energia metabolikoa, zeina bero moduan galtzen baita. Normalean, neurketa errazetako terminoen bestelako adierazpenak erabili ohi dira jatorrizko ekuazioaren ordez. Horrela, eta injerituriko energiatik hondakinetan galtzen ez dena xurgaturiko energia denez ($= A'$), hurrengo adierazpena erabili daiteke:

$$P = A' - U - R.$$

Beste formulazio alternatiboan, organismoak asimilaturiko energia (A) kontsidera daiteke, zeren xurgaturiko energiatik hondar nitrogenodun modura galtzen ez dena A baita, eta ondorioz,

$$P = A - R,$$

eta, beraz, asimilaturiko energiatik organismoaren mantenu eta aktibitaterako erabiltzen ez dena, hazkuntza somatiko edo eta gonadala da, hots, animaliak gordetzen duen energia (CRISP, 1971; GRADZINSKI *et al.*, 1975; LUCAS, 1982; BAYNE & NEWELL, 1983).

Suposatzekoa denez, fisiologi energetikaren ekuazioaren terminoak, oso magnitude desberdinetakoak dira espezie desberdinetan. Hori dela eta, espezie edo ingurune-egoera desberdinei dagozkien datuen konparazioa burutu ahal izateko, konbertsio-indize energetikoak erabiltzen dira, beraien artean dauden adierazgarrienak Xurgapen-etekina eta Hazkuntzaren etekin gordin eta garbia direlarik. Xurgapen-etekina ($= AE$), xurgaturiko eta injerituriko energien arteko erlazioa da:

$$AE = A' / C = (C - F) / C$$

Hazkuntzaren etekin gordin ($= K_1$), ekoizpen edo hazkuntzaren eta injerituriko energiaren arteko erlazioaren azalpena da:

$$K_1 = P / C = (C - F - U - R) / C$$

eta Hazkuntzaren efizientzia (edo etekin) garbia ($= K_2 = N.G.E.$),

ekoizpen eta asimilazioaren arteko erlazioa:

$K_2 = P / A = P / (P + R)$ (LUCAS, 1982; LUCAS & BENINGER, 1985).

Azkenik, hauxe aipatu behar da: Ekoizpena (P), deskribaturiko ekuazioen terminoen neurketa experimentalaren bidez kalkulatzen denean, Hazkuntzarako energi eskumendea (SFG = **Scope for growth**) edo Ekoizpen instantaneo direlako izenak ematen zaizkiola, horrela ekoizpenaren kalkulu-mota hau eta neurketa zuzena desberdintzeko posibilitatea dagoelarik.

Bibalbioen zenbait espezieetan sasoi desberdinetan lorturiko SFG balioak eta hazkuntzaren neurketa zuzenetatik erdietsi direnak, antzeko samar gertatu dira (DAME, 1972; BAYNE *et al.*, 1979; BAYNE & MORRALL, 1980). Hori dela eta, hazkuntzan zenbait faktorek duten eragina aztertzeko, faktore horiek energi balantzearen ekuazioaren parametroetan duten eragin banatuen bidez buru daiteke analisia (BAYNE & NEWELL, 1983).

1.6.1.- Temperaturaren eragina.

Ornogabe itsastarren energi balantzearen mantenduran temperaturak duen eraginari buruzko informazioa berrikusi dute NEWELL (1979; 1980) eta NEWELL & BRANCH-ek (1980). Balantzea temperatur aldaketekiko ezmenpeko mantentzen deneko kasuetan, gastu metabolikoaren doikuntzaren bidez, energi lorpenarenaz edo bien doikuntzaz gerta daiteke konpentsazioa.

Horrela ba, adibidez, kostalde britanikoetako *Mytilus edulis*-en energi balantzeak temperatur aldaketen aurrean erakusten duen joera, WIDDOWS & BAYNE (1971) eta WIDDOWS-ek (1978 *b*) aztertu dute, eta SFG delakoa 5°C - 20°C-tako tartearen barruan konstante mantentzen dela aurkitu dute, temperatur tarte horretan espezie honen gastu metabolikoa konpentsatzeko ahalmenari esker (WIDDOWS, 1973 *a*, *b*). Iparatlantikoko kostalde amerikarreko espezie beraren populazioetan, ordea, SFG-a positibo azaltzen da 15°C - 20°C-tako temperatur tartean, baina ez da gastu metabolikoaren inolako konpentsaziorik jazotzen, doikuntza arnas kontsumoan behaturiko aldaketa konpentsatzen duen iragazte-tasaren aldaketaren bidez burutzen delarik (THOMPSON & NEWELL, 1985). Antzeko joera deskribatu da *Ostrea edulis* ostran, zeinean, 15°C - 20°C-tako tartean, injestio-tasaren gehiketa diferentzialak,

tasa metabolikoaren gorakada konpentsatzen baitu (NEWELL *et al.*, 1977).

Energi balantzea termoindependente mantentzen deneko tenperatur tartea, populazio edo espezie desberdinetarako aldatzen da (BAYNE & NEWELL, 1983), eta batzutan, konpentsatzeko gaitasuna, txikia edo nulua da. Adibidez, *Chlamys varia*-k K₂ balio negatiboak erakusten ditu udako hilabeteetan, eta SHAFEE & LUCAS-en (1982) ustez, horixe da tenperaturak SFG-ean duen eragin zuzenaren ondorioa. Bestalde, ingurune-tenperatura altuko hilabeteetan suertatzen den *Nacoma bathydon*-ren ekoizpen negatiboa (BEUKEMA & DeBRUIN, 1977), gastu metabolikoaren gehiketa termodependenteari dagokio (HUMMEL, 1985 *c*), zeren espezie honetan, injestio-tasaren doikuntzarik izaten ez baita (HUMMEL, 1985 *a*, *b*); izan ere, negatiboak dira udako hilabeteetako SFG eta K₂-ren balioak.

Agerian geratuenez, oso egoera desberdinak jazotzen dira eta ondorioz, ezin kontsidera daiteke SFG-aren tenperatur aldaketekiko erantzun-mota soil denik. Horrexetan datza, azken finean, 1.2. eta 1.3. ataletan azalduriko molusku bibalbioen hazkuntza eta ekoizpen gonadalaren tenperaturarekiko erlazioen konplexutasuna.

1.6.2.- Gazitasunaren eragina.

Molusku itsastarren energi balantzean gazitasunak duen eraginari buruzko informazio eskasa dago. *Mytilus edulis*-i dagozkion datuek, baldintza estuarinoen karakteristikoa den 15%-30% -tako gazitasunen tarteko arau fluktuagarriko aklimatazioa ager daitekeela azaldu dute; aklimatazioaren ondorioz, 20%- 30% -tako gazitasunen artean, positibo mantentzen daiteke energi balantzea, baina 20 % -tik behera, asimilazio-efizientziaren beherapen handiari dagokion SFG-aren murrizpena gertatzen da (BAYNE & NEWELL, 1983).

1.6.3.- Baldintza nutrizionalen eragina.

Aurreko atal batetan adierazienez (1.2.1.2.), hazkuntz tasaren sasoi-aldaketak, elikagai-gertutasunaren aldaketek atxeki zaizkie askotan. Hazkuntz tasetan behaturiko joerak balezatatu dituen SFG-aren eta elikagaien arteko erlazioa deskribatu da

Nytilus edulis (BAYNE & WIDDOWS, 1978), *Chlamys islandica* (VAHL, 1980; 1981 b) eta *C. varia* (SHAFEE & LUCAS, 1982) espezieetarako. *Nytilus edulis* (BAYNE & WIDDOWS, 1978) eta *Macoma balthica*-n (HUMMEL, 1985 c) aipaturiko fenomenoak argi azal dezaketen Hazkuntz efizientzia garbia (K_2) eta janeurriaren arteko erlazio exponenetzialak aurkitu dira. Bestalde, bi espezie hauen injestio-tasa, murriztu egiten da neguko hilabeteetan (HAWKINS *et al.*, 1985; HUMMEL, 1985 b); ikerle horien eritziz, elikapen-aktibitateak ekartzen duen energi gastua minimizatzeke mekanismoa da murrizpen hori, eta erritmo endogeno baten ondorioa bide denez, ez da aldatzen baldintza nutrizionalak epe laburrera aldatzen direnean.

Elikadura gertuaz aritzen garenean, elikagai-kantitatea ezezik, elikagaien kalitate edo aberastasun organikoaren aldaketan menpeko diren eta noizbehin behatu diren sasoi-aldaketak ere, kontutan hartu behar dira. Baldintza naturalen azpian, ur-masan esekita dagoen sestona, urtean zehar aldagarri diren frakzio organiko eta ezorganikoak osotua da, neguan materia partikulatu ezorganikoa nagusia izanik. Izan ere, materia partikulatu organikoa esekita dagoen materia ezorganikoak "diluitua" dela kontsidera daiteke (VAHL, 1980). Molusku bibalbioen liseri-sistemaren kapazitatea faktore mugagarria denez, medioko partikulen kontzentrazioa espeziearen eta organismoaren tamainuaren ezaugarria den mugaren gainetik goratzen denean, barrunbe palealera heltzen den eta iragazten den material guztia ezin injeri daiteke. Hori bezalako egoeraren aurrean, bi joera desberdinak aurkitu dira: a) iragazte-tasa mantentzea ala goratzea eta iragazitako materialaren parte baten sasigorotz modurako esklusioa, eta b) iragazte-tasa beheratu (FOSTER-SMITH, 1975 a, b). Edozein kasutan, benetako elikagai-gertutasuna, murriztu egiten da. Izan ere, *Nytilus edulis* delakoak xurgaturiko energia, sestonean dagoen materia organikoaren proportzioaren funtzio lineala da.

Hala ere, gertu dagoen dietaren kalitatearen murrizpenak konpentsatzeko mekanismoak deskribatu dira azken urteotan. Zenbait espezieetan, sasigorotzak eratzerakoan, material organikoaren nolabaiteko aukera ematen da, horrela, liseri-sistemara heltzen den dietaren aberaskuntza gertatzen delarik (KJORBOE & MOHLENBERG, 1981; NEWELL & JORDAN, 1983). Bestalde, sasigorotzak eratzen direneko kontzentrazioen azpitik, dietaren kalitatearen beherapen luzeekiko konpentsazio-fenomenoak jazo daitezke, konpentsazio hauek, injerituriko material organikoa liseri-sisteman xurgatzen

deneko efizientziaren gorapenean oinarritzen direlarik (BAYNE *et al.*, 1986).

1.6.4.- Aireango esposizioaren eraginga.

Marearteko zonan kokatzen direnean, energi lorpenaren murrizpen handiak jasan ditzakete bizidun esekijaleek, elikatzeko gertu duten denbora, urpean egoten direnekoa baino ez baita. Izan ere, zenbat eta sistema litoraleango kokapen bertikal altuago, hainbat eta murrizpen handiagoak, jasan dituzkete. Uler daitekeenez, zirkunstantzia honek eragin handia duke SFG-ak hartzen dituen balioetan.

Hala ere, marearteko zenbait bibalbio esekijalaren SFG balio optimoak, laborategian bere kostaldeango kokapenei dagozkien aireango esposizioa araupetan mantentzen direnean azaltzen dira (GILLMOR, 1982). Kasu hauetan, aireango esposizioak ekartzen duen energi lorpenaren murrizpena, bi moduz konpentsa daiteke: a) iragazte-tasaren gorapena urpeango periodoetan, eta b) emertsioaldian zeharreko gastu metabolikoaren beherapenak.

Aurrean aipatu diren emaitzen kontrara, eta kokapen bertikal desberdineko *Charomytilus meridionalis*-en populazioen aleen energi balantzearen analisi zehatza burutu ondoren, GRIFFITHS (1981 *a*) eta GRIFFITHS & BUFFENSTEIN-ek (1981) hurrengoa aurkitu dute: aireango esposizioan zeharreko gastu metabolikoa zonazio-maila desberdinei dagokien emertsio-denboraren funtzio inbertsoa izan arren, inmertsioaldiko iragazte-tasa eta xurgapen-etekina, zonazio-maila desberdinetako animalietan oso antzekoa dela. Horren ondorioz, SFG balioak, animaliak urpean egoten direneko denboraren proportzionalak dira, berori aztertutako populazioetan zuzen neurtu diren hazkuntz tasen arteko desberdintasunek baieztatua delarik (GRIFFITHS, 1981 *b*). *Nytilus adulis* eta *Carastoderma edule* marearteko espezieen energi balantzeek etengabeko emertsioan eta aldizkako aireango esposizioan erakusten dituzten joera desberdinak konparatzerakoan, antzeko emaitzak erdietsi dituzte WIDDOWS & SHICK-ek (1985), eta BAYNE *et al.*-ek (1986), bibalbioen elikapen-portaera aztertu deneko eredu teoriko bat erabiliz, SFG balio optimoak emango lituzkeen estrategia, iragazte-tasaren eta xurgapen-etekinaren doikuntzaren eza izanen litzatekeela proposatu dute, zeren doiketa horiek ekarriko lituzketen energi gastuaren gehiketak, teoriak lortu behar liratekeen abantailak ezabatuko bailituzke.

1.6.5.- Tamainuaren eragina.

Molusku bibalbioen espezie askok, tamainuaren funtzio inbertsoa diren hazkuntz tasak erakusten dituzte (1.2.2.1. atala). Halaber, organismoen tamainua handitzen denean, Hazkuntz efizientzia garbia (K_2), beheratu egiten da, *Ostrea edulis* (RODHOUSE, 1978), *Chlamys islandica* (VAHL, 1981 a) eta zenbait mitilidotan (JORGENSEN, 1976; NAVARRO & WINTER, 1982) frogatu deneko moduan. Fenomeno-mota horien oinarri fisiologikoa, ez da oso ezaguna, eta gainera, joera hori ez dagokie espezie animal guztiei.

Von BERTALANFFY-k (1938) egin du, arazo horretarako lehenengo hurbilketa teorikoa, hazkuntza, anabolismo eta katabolismoaren arteko balantze modura planteatu zuelarik. Anabolismoa superfiziaren eta katabolismoa pisuaren (bolumenaren) funtzio modura kontsideratu zuenez, animaliaaren tamainua handitzen denean, katabolismoa anabolismoa baino azkarrago gehituko dateke eta, ondorioz, hazkuntz tasa, murriztu. Geroago, anabolismoa pisuaren edo pisu eta azaleraren bitarteko funtzioa izan zitekeela kontsideratu zenean, aldatu egin zen planteiamendu hau (Von BERTALANFFY, 1951; 1957; 1964). Hala ere, teoria horren oinarri bioenegetikoak, guztiz baztertu dira gaur egun, zeren, ikerle horren ustez, arnas kontsumoa anabolismoaren neurria baita eta katabolismoari, pisuarekiko menpekotasun lineala iratxeki baitio.

Von Bertalanffy-ren antzeko planteiamendutik abiatuz, baina mitilidoen zenbait espezieren arnas metabolismo eta injestio-tasaren (asimilazioa, azken finean) pisu-exponenteen balio errealistak kontsideratuz, JORGENSEN-ek (1976) hurrengoa ondorioztatu du: arnas kontsumoaren pisu-exponentea injestio-tasarena baino altuagoa izan arren, diferentziak ezin azal dezake tamainuaren handipenarekin batera gertatzen den K_2 balioen beheraketaren magnitudea. VAHL-ek (1973), lehendik, antzeko emaitzak lortuak zituen *Cerastoderma edule* espezierako eta horretaz, aukerako azalpena eskeini du: gametoen sintesi eta azkapenak sorteraizten dituzten energi galera periodiko eta gradualei datxezkieke hazkuntza tasetan beharuriko beherapenak. BAYNE & NEWELL-ek (1983) ere, eritzi bera sostengatu dute.

1.6.6.- Jatorri genetikadun faktoreak.

Molusku bibalbioen populazio beraren eta adina bera duten

aleen hazkuntz tazen arteko diferentziak, heterozigosi-gradu orokorrarekin erlazioa daitezkeela behatu da azken urteotan (1.2.2.2. atala).

Fenomeno horren oinarri energetikoak ezezagunak badira ere, zenbait datu interesgarri aipa daiteke: *Crassostrea virginica* (SHUMWAY & KOEHN, 1982) eta *Mytilus edulis* (DIEHL *et al.*, 1985) espezieetan, metabolismo basalak eta heterozigosi-graduaren arteko erlazio negatiboa aurkitu da; horren arauera, ale heterozigotikoagoek, energia gehiago gastatzen dute mantenurako eta, ondorioz, SFG handiagoa izan behar dutela suposa daiteke. Izan ere, *Mytilus lateralis*-en kasuan baieztatu da hipotesi hori (GARTON *et al.*, 1985). Bestalde, *Mytilus edulis*-en heterozigosi graduaren eta proteinen turnover delakoaren arteko erlazio negatiboaren aurkikuntzak, ale heterozigotikoagoek sistema metaboliko efikazagoak erakusten dituztela pentsatzera eramán gaitu. Izan ere, proteinen turnover delakoari dagokio metabolismo basalaren parterik inportanteena, ondorioz, sistema metaboliko efikazagoak dituzten aleek mantenurako kostu baxuagoak erakusten dituztelarik (HAWKINS *et al.*, 1986).

1.7.- UGALAHALEGIA ETA UGALKOSTUA.

Aurreko atalean, hazkuntza eta ugalkuntzarako eskumendea definitu dituzten parametroak eta populazio bakoitza kokatzen deneko tokiaren ingurune-ezaugarriek berorietan duten eragina aztertu dira. Bestalde, aldagai fisiko eta baldintza nutrizionalak horren aldagarri gertatzen direneko sistema litoralean energi balantze positiboa mantentzeko organismoek erakusten dituzten moldapenak ere, deskribatu dira. Hala ere, mantenurako beharrak bete ondoren gelditu behar den aborakin energetikoa positibo izateaz gain, aborakin horretatik ugaldinera hel daitezkeen ale berriak sortu behar dira populazioaren arrakastarako, horrela, bizi-zikloa itx daitekeelarik.

1.7.1.- Ugalahalegin eta Ugalkostu direlako kontzeptuen oinarri teorikoak.

Gaur egun Ugalahalegina deritzon kontzeptua, FISHER-ek (1930) aipatu zuen lehendabiziz: "It would be instructive to know not only by what physiological mechanisms a just apportionment is made between nutrient devoted to the gonads and that devoted to the rest of the parental organism, but also what circumstances in the life-history and environment would render profitable the diversion of a greater or lesser share of the available resources towards reproduction".

Hala ere, espezie-arrakastaren delako kontextoan Ugalahaleginak duen garrantzia nabari deneko teoria orokorraren lehenengo formulazioa, WILLIAMS-i (1966) dagokio. Teoria hori, hurrengo hiru ideei nagusietan oinarritu da:

1) Populazioaren aleek energi baliabideen kantidad mugatua dutenean, ugalkuntzari dagozkion energiaren frakzioaren gorapenak (= ugalahaleginaren gorapena), mantenurako edo eta lerro somatikoaren hazkuntzarako baliabideen ekidinezinezko murrizpena sorteraizten du (kostu somatikoak).

2) Ugalkuntzak lerro somatikoaren mantenurako beharrezkoak diren baliabideak erabiltzen ditutenean, aleak bizirik irauteko duen probabilitatea beheratu egiten da (superbizipen-kostuak) edo eta etorkizuneko ugalkortasuna murriztu.

3) Ugalkuntzak aipaturiko kostuak ekartzen ditutenean, oraingo eta etorkizuneko ugalegituren ekoizpenen arteko menpekotasun negatiboa azaltzen da.

Lehenengo planteiamendu orokor horretatik abiatuz, populazioaren adin-taldeei legozkiekeen ugalkuntz estrategiei buruzko aurrezkanak eman ditzaketen eredu teoriko franko garatu da (SCHAFFER, 1974; PIANKA & PARKER, 1975; BELL, 1980). Hala ere, erabilitako eredu teorikoen oinarri matematikoak (CASWELL, 1980; RICKLEFFS, 1981) batetik, eta teorien inplizitu dagoen arrakasta ebolutiboaren erizpidea bestetik (TUOMI *et al.*, 1983), eztabaidatuak izan dira, eta STEARNS-ek (1980) teoriaren balio orokorra, zalantzetan jarri du, zeren, ugalkuntz taktiken eboluzioa ikuspegi demografikotik soilik aztertu duenarik, organismoek taktiken eboluzioan izan dezaketen ekintza minimizatu baitu. Berez, ugalkuntzak superbizipen- edo kostu somatikoak ekar ditzakeelako ideia ere, TUOMI *et al.*-ek (1983) zalantzagarritzat jo dute, zeren, ikerle hauen eritziz, organismoek kostu horiek ekiditeko moldapenak erakus baititzaizkete.

Teoria demografikoari atxeki zaizkion akatsak alde batera utzirik, superbizipen-kostuak edo baita somatikoak ere, moldapen fisiologikoen bidez ekidin daitezkeelako ideiarri, sostengaitz deritzogu. CALLOW & SIBLY-ren (1983) ustez, kostu-mota horiek existituko ez balira, organismo guztien ugalkuntza, explosiboa izanen litzateke, edo beste modu batez adierazita, bi ugalsasaien artean organismoak asimilaturiko energia osoa, ugalkuntz egituren sintesiarako erabiliko litzateke; kasu askotan, baina, kontrakoa behatu da. Bestalde, TUOMI *et al.*-ek (1983) aipaturiko moldapenek ugalkostuak ekidin gabe, kostu horien eragina minimiza ditzaketela proposatu du REZNICK-ek (1985). Izan ere, ugalkuntza baldintza nutrizional optimoetako sasoiari gertatzea (1.3. atala) edo gametogenesiaren energi eskariak lehendik metaturiko erreserbez betetzea (1.4. atala), ikerle horiek aipaturiko moldapen-motetakoak izanen lirateke, eta beharbada, arazo horri buruz burutu diren ikerlanetan ugalahalegin eta hilkortasunaren arteko koerlazio positiborik batzutan aurkitu ez izatea, moldapen-mota horiei datxekieke (REZNICK, 1985).

Aipaturiko ikerleek nonbait ahaztu duten ikuspegi inportantea ondokoa da: nahiz eta bizirik irauteko probabilitatea ezertan ere ez aldatu, ugalkuntzak derrigorrezko kostu somatikoak sartarazten dituela. Berez, oraingo ugalahalegina goratzen bada, hazkuntz tasa, beheratu egiten da eta, ondorioz, etorkizuneko ugalaletan animaliak izango duen tamainua, ugaltu izan ez balitz izan lukeena baino txikiagoa dateke; normalean, organismoak erakusten duen biomasa gonadalaren proportzioa konstante mantentzen denez, ugalkortasuna tamainuaren funtzio lineala izaten da (CALLOW, 1978), eta horren ondorioz, hilkortasun-tasaren gorapenaren bidez izan beharrean, ale helduen ugalkortasun ertainaren beherapen bidez murriz dateke populazioaren etorkizunerako ugaltasuna (CALLOW, 1979; CALLOW & SIBLY, 1983).

1.7.2.- Ugalahaleginaren bertsio metodologikoak: Ugalkostu kontzeptua.

Bizi-zikloen teoria demografikoaren formulaziotik aurrera, Ugalahaleginari buruzko kontsiderazio teoriko franko agertu dira baina, harrigarria bada ere, oso kasu gutxitan aztertutako modu experimentalean. Dirudenez, peltutasun horren arrazoiak, hurrengoan datza: ugalkostua modu egokian azaltzen duen ugalahaleginaren indizearen neurketa experimentalak burutu ahal izatea, estzeptizismo handiz kontsideratu da Ekologia

demografikoaren arlotik (WILLIAMS, 1966; SCHAFFER, 1974; HIRSHFIELD & TINKLE, 1975).

Ugalmaterialaren eta projenitorearen edukin energetikoen arteko erlazioa izan da gehien erabili direnetariko indizea. Erlazio honek, epe ezagunean ekoizturiko energiari dagokion ugalkuntzan erabilitako energiaren proportzioa adierazi ez arren (HIRSHFIELD & TINKLE, 1975), taxoi bereko espezieen edo espezie beraren populazioen arteko konparazioak burutzeko indize egokia dela proposatu da azken urteotan (PARRY, 1982; PERRON, 1982; FLETCHER, 1984).

HIRSHFIELD & TINKLE-k (1975), periodo ezagunari dagozkion ekoizpen gonadala eta ekoizpen totalen arteko erlazioa jo dute ugalahaleginaren indizek egokientzat eta beraz, erabiliena izan da (BROWNE & RUSSELL-HUNTER, 1978; VAHL, 1981 a; BAYNE *et al.*, 1983; THOMPSON, 1984 b). Ekoizturiko energiatik ugalkuntzari dagozkionaren portzentaia adierazi arren, indize horrek ezin eman dezake organismoek jasaten dituzten ugalkostu edo kostu somatikoaren berririk (PERRON, 1982).

Ikerle batzuren ustez, Ugalahaleginaren azterketa fisiologikoa, egoki gerta liteke (STEARNS, 1980; TUOMI *et al.*, 1983; REZNICK, 1985) eta horren arauera, HIRSHFIELD & TINKLE-k (1975), hurrengoa azaldu dute: "It is precisely our lack of understanding of what constitutes an adequate measure of reproductive effort that has made testing predictions of how selection should affect effort exceedingly difficult. We do not feel that empirical measurement is impossible. Physiologists, in particular, could contribute greatly to our understanding of reproductive effort through detailed study of energy budgets..." "...we feel that it is possible to estimate the energy allocated to reproduction, growth and maintenance. Such estimates would provide the information essential to calculate reproductive effort".

CALLOW-ri (1977; 1979; 1981) dagokio Ugalahaleginaren azterketari buruzko fisiologi ekarpen teorikorik garrantzitsuena. Ikerle horren ustez, organismo bakoitzaren makineria fisiologikoaren ezaugarri diferentzialek, moldapen-balioa dute, ondorioz, kokatzen deneko medioan bizirik irauteko eta betikortzeko ahalmena zihurtatzen dutelarik. Planteiamendu orokor horretatik abiatuz, haxe proposatu du: organismo bakoitza, errekurtsioekiko konkurrentzia mantentzen duten bi azpizistema desberdinek (hots, azpizistema somatikoa eta ernalkuntz azpizistema) osotua dela. Ingurune-baldintza ezagunen menpean, lerro somatikoaren mantenurako beharrezko liratekeen errekurtsioak

ugalkuntzarako erabiltzen direneko gradua, "erabaki" metabolikoaren ondorioa dateke, ondorioz, "erabaki" horrek moldapen-balioa behar dukeelarik.

Planteiamendu horren ikuspegirik berriena, honako honetan datza: aipaturiko azpisistemak izaki metaboliko diferenziatutzat kontsideratzean. Azpisistema bakoitzak edukin energetiko zehatza izateaz gain, organismoaren metabolismo osoaren frakzio bat dagokio. Horrela, azpisistema somatikoaren mantenuari datzekion aktibitate metabolikoa sostengatzeko beharrezkoak izan ziratekeen errekurtsuak ugalkuntzan erabiltzen badira, kostu somatikoak gertatzen dira. Hala ere, bi ugalperiodoen artean, organismoak jazo den defizit somatikoa ordaintzeko beste errekurtsuak lor baditzake, kostu somatikoak ez dute superbizipen-kosturik zertan sorterazi behar. Bestalde, defizit somatikoa ordain daitekeeneko kasu batzutan, mantenuko aktibitate metabolikoak jasan duen mugapenak maila zelularreango berriztatze-prozesuen defizientziak ekarri baditu, organismoaren zahartzapena azelera dezaketen kalteak azal daitezke, horrela, biziraupenaren labunketa eta ondorioz, etorkizunerako ugalbalioaren murrizpena sorteraiz daitezkeelarik.

Ikuspegi horretatik abiatuz, ugalahaleginaren edozein indizek ugalkuntzarako erabilitako energia batetik eta lerro somatikoaren mantenuko iharduera metabolikoari dagokiona bestetik, erlazionatu egin behar lituzkeela proposatu du CALLOW-ek (1979; 1981). Planteiamendu horren arauera, ugalaldian dagoen animaliak asimilaturiko energiatik lerro somatikorako erabiltzen duen energiaren eta ugalaldian ez dagoenak lerro somatikoaren mantenuko erabilitakoaren arteko erlazioaren balio erreziprokoa proposatu dute BAYNE *et al.*-ek (1983) ugalkostuaren indize egoki modura. Indize horrek unitatea baino gehiago balio duenean, ugalaktibitatea lerro somatikorako beharrezkoak liratekeen errekurtsuez baliatuz gertatzen da.

1.7.3.- Ugalahaleginaren aldagarritasuna.

Kategoria taxonomiko bereko espezieen edo espezie beraren populazioen artean, ugalahaleginak aldagarritasun handia erakus dezakeela esan da askotan (PARRY, 1982; PERRON, 1982; BAYNE *et al.*, 1983; FLETCHER, 1984).

Lehenengoz, talde bereko espezieak iteroparoak (bizitzan zehar ugalsasoi bat baino gehiago erakusten dutenak) edo semelparoak (ugalsasoi bakarra bizitzan) izan daitezkeela azaldu

behar da; normalean, espezie iteroparoen ugalahaleginaren balioa semelparoena baino baxuagoa izaten da (CALLOW, 1977; 1979; BROWNE & RUSSELL-HUNTER, 1978). CALLOW & WOOLLHEAD-en (1977) eritziz, fenomeno hori kausa-ondorio erlazio batetan oinarrituta dago: lkerle horien ustez, ugalahaleginak mugatzen du iteroparitate-gradua.

Bestalde, eta organismo iteroparoen multzo osoa kontsideratuz, ekoizturiko energia osotik ugalkuntzarako erabiltzen denaren proportzioa adinarekin batera gehitzen dela behatu da (BROWNE & RUSSELL-HUNTER, 1978; THOMPSON, 1979; CLUTTON-BROCK, 1984), nahiz eta ugalmaterialaren eta projenitorearen gorputzaren edukin energetikoen arteko erlazioa konstante mantendu (PERRON, 1982). Adinaren menpekora den ugalahaleginaren gehiketa horren kausa, ezezaguna da baina zenbait hipotesi formulatu da horretaz: 1) ugalkuntzak sartarazten dituen kostuak adinarekin batera beheratzen direla, eta 2) ernalprozesuen efizientzia, goratu egiten da, ondorioz ugalahalegina ere goratu egiten delarik (HIRSHFIELD & TINKLE, 1975); hala ere, bata zein bestea, baieztapen experimentalik gabeko hipotesiak dira. THOMPSON-en (1979) eritziz, oso fenomeno aldagarria da eta ugalahalegin eta adinaren arteko erlazioaren forma, organismo bakoitzaren etorkizuneko baldintza nutrizionalen aurreangarritasun-graduaren menpekora litekeela proposatu du. Horren arauera, bizitza osoan zeharreko energi ekarpena zihurtaturik duten espezieetan, lehenengo ugalsasoa hazkuntza somatiko intentsoaren ondoren helduriko tamainu definitiboa lortzen denean gertatzen da*; une horretatik aurrera ekoizturiko energia osoa, ugalkuntzan erabiliko litzateke. Beste puntan, etorkizuneko baldintza nutrizionalak aurreangaitzak direneko espezieak ditugu, adibidez, organismo iragazleak; espezie hauen kasuan, animaliaaren ugalkuntz potentziala bizitza osoan zehar banatzea egokilago azaltzen da, eta ondorioz, tamainua handitzen den neurrian, hazkuntz tasak altuak mantentzearen interesa, beheratu egiten da eta lorturiko errekurtsioetatik gero eta parte handiagoa erabiltzen da ugalkuntzan.

*= Animalia txikiekin konparatuz, handiak, errekurtsioekiko konkurrentziarako hobeto moldatuta daude, hobeto jasaten dute estres fisikoa eta erraztasun handiagoz ekiditen diote harrapakuntzari.

Azkenik, ingurune-faktoreek ugalahaleginean duten eragina aztertu behar da. r - k etengabearen teoriaren arauera, konkurrentzia intentsoaren ondorioz, errekurtsioak mugatuta daudeneko eta populazioen dentsitatea orekatik hurbil dagoeneko medio orekatuetan kokatzen direnako organismoek, heldutasun sexual atzeratua, ugalahalegin murriztua eta biziraupen luzea erakutsi behar lukete; orekatik hurrun dauden populazioak kokatzen direnako eta heriotza akzidental masiboa gertatzeko arriskua dagoeneko medioetan, aldiz, heldutasun sexual aurreratua, ugalahalegin altua eta iraupen laburreko bizitza diratekeela pentsatu behar da (PIANKA, 1972; 1978).

Hala ere, planteiamendu hori eztabaidatu samarra izan da, zeren hiltze-faktore extrinseko edo elikagai-peitutasunarekiko adin desberdinetako animalien sustzeptibilitate diferentziala kontutan hartu ez baitu (STEARNS, 1976; GOODMAN, 1979). GOODMAN (1979) eta CALLOW-en (1981) ustez, ale gazteek bizirik irauteko dituzten posibilitateak ale nagusiena baino baxuagoak direnako egoeretan, ugalahaleginaren balio murriztuak eta iteroparitate-gradu altuak jazotzen dira eta hori, bi motatako baldintzen azpian ager daiteke: batetik, animalia helduak errekurtsioekiko konkurrentziarako hobeto moldatuta daudeneko kasuetan (k estrategiak gertatuko diratekeeneko medioetan) eta, bestetik, estres fisikoa pairatzeko ahalmen handiagoa dutenekoetan (r estrategiak suerta daitezkeeneko medioetan). Ugalahaleginaren balio altuak eta ondorioz, iteroparitate-gradu baxua edo semelparitatea, deskribaturikoen kontrako egoerei dagozkie.

Bibalbioei buruz dauden datuen multzo eskasak, aurreko planteiamendua baieztatu bide du: *Mytilus edulis*-en populazio desberdinak konparatzerakoan (ale gazteak peitutasun nutrizionalarekiko sentzibleagoak dira eta harrapakarien prezio gogorragoa jasan behar izaten dute), populazioaren ugalahalegin eta ingurune-estresaren graduaren arteko erlazio negatiboa aurkitu dute BAYNE *et al.*-ek (1983).

Edozein modutan ere, lehen deskribatu den eta moldapen-prozesu luzeen ondorioa den populazioen arteko aldagarritasuna, batetik, eta bestetik ingurune-baldintza aldakorrei populazio berak emandako erantzunen artekoa, gauza desberdinak direla azaldu behar da. Azken kasu honetan, estres-gradu altuek (batez ere elikagai-peitutasunak zorterazitakoak badira) ez bide dute aldaerazten ugalkuntz potentziala, nahiz eta hazkuntza somatikoan beherapen handia agitu (CALLOW & WOOLLHEAD, 1977; HIRSHFIELD, 1980; THOMPSON, 1983). THOMPSON-en (1984 b) aburuz, egoera kaltegarriaren luzapena

aurreikustezina denean, baliteke portaera horrek moldapen-balioa izatea, zeren, geroko ingurune-baldintzen hobekuntzak galdutako energiaren berreskurapena ekarriko bailuke, belaunaldi oso baten galera sortera zi gabe.

2.- Ceratoderna edule (L.) ESPEZIER

2.1.- KOKAPEN TAXONOMIKOA.

Gaur egun *Cerastoderma edule* (L.) izenaz ezaguna den berberetxo arrunta, eztabaidatu samar gertatu da historian zehar, zeren barietate-kopuru handia iratxeki baitzaio, horien arteko zenbait maila espezifikoa ere txertatu direlarik.

Bere lana argitaratu zeneko untera arte gai honi buruzko gertu zegoen informazio osoaren berrikustapen kritikoa burutu zuen lehenengo naturalista, MARS (1951) izan zen eta deskribaturiko forma guztiak, bi espezie generokideetan tajutu zituen: *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* L. eta *C. glaucum* (Bruguiere). Maskorraren ezaugarri morfologikoetan oinarrituriko desberdintzapen hori, teknika elektroforetikoen bidez baieztatu du BROCK-ek (1978) azken urteotan, baina bi espezieen arteko diferentzia ekologiko eta fisiologikoak deskribatuak ziren lehendik (BOYDEN, 1972 a; BOYDEN & RUSSELL, 1972; BARNES, 1973; RUSSELL & HOPNER-PETERSEN, 1973).

Ondorioz, 1951. urtearen aurreko *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*-ri buruzko datuak bereziki (baina baita 1950-1970 bi hamarkadetakoak), arreta handiz aztertu behar dira, zeren *C. glaucum* generokidearen kategoria espezifikoa, azken dekadetan onartu baita.

Hona hemen, bestela, *C. edule*-ren kokapen taxonomikoa (BOWDEN & HEPPELL, 1968, RYGG-ek, 1970, aipatua):

Filum:	MOLLUSCA
Klase:	BIVALVIA
Orden:	EULAMELLIBRANCHIATA
Azpiorden:	HETERODONTA
Familia:	CARDIIDAE
Azpi familia:	LAEVICARDIINAE
Genero:	<i>Cerastoderma</i> , POLI, 1795
Espezie:	<i>Cerastoderma edule</i> (LINNÉ, 1767)

2.2.- MORFOLOGIA OROKORRA.

Cerastoderma edule-k duen maskor bibalbioa altua baino luzeagoa da eta oso aldakorrak dituzte dimentsioak, zeintzuak hazkuntz tasaren menpekoak baitira. Kanpotik, kuskuek saihets lautuak eta erradiatuak eta bitarteko espazioak aurkezten dituzte,

20-25 inguru hain zuzen; bestalde, lerro kontzentriko ugari eta superfizie osoan oso nabariak ez diren korapiloak erakusten dituzte. Atzeko muturra, jeneralean, borobila izaten da. Maskorraren kolorea ere, oso aldakorra: normelean horiska edo marroiska, nahiz eta batzutan (materia organikoaren edukin altudun hondo anoxikoetan aurkitzen denean) oso iluna izan; beltza ere, azaltzen da zenbaitetan (FIGUERAS, 1956).

Kuskuen barnealdea, nakaratua da eta muskulu aduktore biei dagozkien inpresiaak, ia berdinak dira (egoera isomiarria), azken horien artean inpresio paleal regular konbexoa (integropalealak) aurkitzen delarik.

Unboaren alde bietan agertzen da txarnela. Beraren hortzak, desberdinak dira kisku bakoitzean serietan paraturik ez daudelarik. Kanpotik dagoen lokarria, laburra eta sendoa da, txarnelaren kanpo-ertzean txertatuta izanik.

Mantuaren ertzak, elkartu samar daude, aurrekaldean irekidura duela; bertan ere, oinaren irteera dago; atzekaldean, bi zifoi motz, ondo garatuak eta garro finez horniturik erakusten ditu mantuak. Zakatz-laminak, tolestatuak dira. Oina, luzea eta sendoa da eta bere oinarrian, ehun gonadala dago; ehun hori garatzerakoan, liseri-guruinaren aldamenean dagoen zona, inbaditu egiten da (FIGUERAS, 1956; MONTERO AGUERA, 1971; JELNES *et al.*, 1971 eta RUSSELL-en, 1972, lanetatik harturiko deskribapena).

2.3.- HABITATA.

Cerastoderma edule, itsasertzeko molusku itsastarra da, zona estuarinoetan kokatu ohi delarik. Sistema litoraleango banapena, oso zabala da, etengabeko emertsioaldiko zonetan ere ager daitekeelarik (HAWCOCK, 1973; KINGSTON, 1974; BROWN *et al.*, 1976; IVELL, 1981), baina, normalean, 14 m.-tako sakontasunetik beherantz aurkitzen ez denez, ur ez-sakonetako espeziea dela kontsidera daiteke (VERWEY, 1952).

Zona batetango bibalbio litoral baten banapena baldintzatzen duten faktore abiotikoek (gazitasuna, aireango esposizioa eta substratuaren ezaugarriak) *Cerastoderma edule*-ren bizirik irauteko gaitasunean duten eragina, ikerle askok aztertu du. Gazitasunari dagokionez, hasiera batez, bere banapena espezie honen ustezko estenohalinitate erlatiboak baldintzatua zela suposatu zen (MUUS, 1967) baina lekuzaldaketa-experimentuek, ukatu egin dute teoria hori (RUSSELL &

HOPNER-PETERSEN, 1973) zeren 11 eta 45%-tako tarteko gazitasunak erraz jasutzen baititu (RYGG, 1970); izan ere, 2%-tako balioak paira ditzake denbora-periodo laburretan zehar (FIGUERAS, 1966). *C. edule*-ri esleituriko estenohalinitatea, 15% (RYGG, 1970) edo 16% -tako (EISMA, 1965) gazitasundun itsasoetan aurkitu ez zelakotik ondorioztatu zen. Hala ere, horrelako itsasoetan (Baltikoko zenbait zonatan) agertzen ez bada ere, ez bide da gazitasunak eragindutako mugapenagatik, 0.2 m. baino zabalera laburragoko mareak dituzten zonetan (nonbait, marearik gabekoetan) bizitzeko ezintasunagatik baizik (BOYDEN & RUSSELL, 1972; RUSSELL & HOPNER-PETERSEN, 1973).

Espezie honen populazioak kokatzen direneko substratu-mota, oso anizkoitza da, bai egiturari, bai materia organikoaren edukinari dagokionez ere, baina limo-proportzio aldagarria duten alde areatsuak nahiago ohi ditu (KREGER, 1940; FIGUERAS, 1956; 1967).

Lehenago aipatu denez, oso banapen intermareal zabala erakutsi ohi du *Cerastoderma edule*-k eta horregatik, emertsioaldia inmersioaldia baino luzeagoa deneko zonetan ager daiteke. Hala ere, eta beste esekijaleak bezala, sistema litoralaren behe-mailetan kokatzen da (FIGUERAS, 1967).

2.4.- BIOLOGIA OROKORRA.

Ekandu sedentarioak izanik 5 cm.-tako sakonera maximoaz substratupean bizi den espezia izan arren, mugitzeko gaitasun handia erakusten du *C. edule*-k, horregatik, egonkorrak diren substratuetan bizi daitekeelarik (BROCK, 1979). Norabide bertikalean higitzeko egin behar dituen mugimendu muskularrak, beste bibalbio infaunalen antzekoak dira (BRAFIELD, 1978).

Bere elikadura, ur-masan esekita dauden materia organikoazko partikulek osatua da (FIGUERAS, 1966; McLUSKY & ELLIOT, 1981), dietaren konposaketan fitoplankton zein material detritikoa sartuta daudelarik. Liseri-edukina aztertzerakoan, fitoplankton, diatomeo bentikoak, are-garauak, bibalbioen larbak eta baita 300 µm.-tako foraminiferoak aurkitu zituen IVELL-ek (1981). Sifoi garrodunak dituenek, tamaina handiko partikulak eragotzi egiten direla eta ondorioz, barrunbe palealera heltzen ez direla pentsa daiteke, iragazte-mekanismoen butxaketari ekiditeko

oso mekanismo egokia izanik. Materia organiko esekiaren kontzentrazio altuen aurrean *C. edule*-k azaltzen duen portaera, FOSTER-SMITH-ek (1975 a, b) ikertu du. Beraren datuen arabera, medioango partikulen kontzentrazioa goratzen denean, iragazitako uraren bolumena, erregulatu egiten da animalaren sifoien oklusio partzialaren bidez, zeren organo palealek materiala aukeratzeko duten ahalmena oso murriztua baita eta sasigorotzak osatzeko gaitasuna ere mugatu samarra baita. Gainera, burutzen duen partikulen hautapen eskasak, ez du materia ezorganikoa baztertzen: berori ere, liseri-hodira heltzen da, liseri-guruinaren azinoetan prozesatua izan ez arren.

C. edule, marearteko bizitzaz moldatuenetariko molusku bibalbioa dugu eta horrek, baldintzatu egiten ditu bere biologiaren zenbait ikuspegi inportante. MORTON-ek (1970) deskribaturiko elikapen- eta liseri-prozesuen aldizkatasun marealeko erritmoa, hurrengo eskemaren arabera azal daiteke:

- Elikapena, mareabeherearen periodo osoan zehar gertatzen da.

- Urdailleango liseriketa extrazelularra, inertsioaren hasieratik bi orduetara hasten da, mareagoraren beste orduetan eta hurrengo mareabeherean zehar mantendu egiten delarik.

- Mareagora berriarekin batera, estrukturatu berriak diren liseri-azinoetango liseriketa intrazelularra eta xurgapena gertatzen dira, hondarrak jaurtiki egiten direlarik.

- Emertsioa gertatzen denean, gelditu egiten dira prozesu horiek, 1-2 orduetako aireango esposizioaren ondoren liseri-dibertikuluen desantolaketa azalduz.

- Urdailan agitzen den elikagaien liseriketa extrazelularrean, estilo kristalinoak, garrantzizko funtzioa betetzen du baina emertsioan, desagertu egiten da egitura entzimatik hori. Izan ere, aireango esposizioan zehar urdail eta barrunbe palealean suertatzen den pH balioen beherapena dela eta, ezin mantentzen daiteke egitura hori. Horregatik, fenomeno horrek eta animaliak elika daitezkeeneko periodoak (inertsioaldia), erabateko eragina dute aurrean deskribaturiko prozesuen periodozitatea.

Beste molusku infaunaletan eta, zehazki, bere generokidea den *C. glaucus*-en ez bezala, *C. edule*-k oso arnas portaera berezia erakusten du airean dagoenean. Portaera horren arabera, aire-burbuilak harrapatzen ditu emertsioaldian zehar, burbuilen oxigenoa agortzen denean, berriztatu egiten dituelarik; horrela, mareabeherean zehar gertu duen oxigeno atmosferikoa, zuzen erabil dezake. Berez, estrategia horren bidez, periodo luzeetan zehar

egon daiteke airean, batzutan 8 ordutakoak ere izan daitezkeelarik (JONES, 1979). Hori dela kausa, *C. edule*-k erakusten duen aireango arnas kontsumoa *C. glaucus* eta beste bibalbio gehienek aurkezturikoa baino askoz ere garrantzitsuago suertatzen da (BOYDEN, 1972 a) eta emertsioaldian ez du bide anaerobioetara jo behar eskari metabolikoak bete ahal izateko (BRINKHOFF *et al.*, 1983; WIDDOWS & SHICK, 1985).

2.5.- UGALKETA ETA GARAPEN LARBARIOA.

Cerastoderma edule, sexu banatueta espesiea dugu. Arren eta emeen arteko erlazioa, 1-etik hurbil dago, baina aldagarria izan daiteke (BOYDEN, 1971; KINGSTON, 1974; MEJUTO, 1984). Gonada, konduktu kolektor txikien multzoa amaitzen deneko konduktu terminal ziliatutik irikitzen da kanpora. Konduktu kolektoreak, adarkatu egiten dira sarritan, gonada-albeoloetara heldu arte. Albeoloena izan ezik, beste konduktu guztien hormek, kordoi ziliatu hestua dute, ziliorik gabeko zona epitelio germinala izanik. Gametoen askapenaren ondoren, soilik konduktu terminalak eta kolektore luzeenak nabari daitezke; iharduera gametogenikorik ez dagoeneko ugaltaldian zehar; egoera horretan mantentzen da gonada. Gametogenesia hasten denean, konduktu kolektore luzeek duten ziliorik gabeko zonan, zelula sexual primario batzu garatzen dira, baina animalien sexua identifikaezina da. Zelula primario horietatik, gametoak bilakatzen dira, konduktu lateralak eta albeoloak zelula germinalen alboetan agertzen hasten direlarik. Hortik aurrera izaten den gametoen hazkuntza eta anizkuntza, prozesu azkarra da: gametogenesiaren azken fasea; berori bukatu delarik, gametoak heldu eta kanporatzeko prest daude (CREEK, 1960). Errutaldiaren iraupena, aldagarria da eta zenbaitetan, osoturiko gameto guztiak ez dira askatzen, beraietariko esko berxurgatu egiten direlarik (GIMAZANE, 1972).

Ernalketa, kanpoan suertatzen da; larba garatzen ari deneko bitartean uretan ematen duen denbora, bizpairu astetakoa izaten da (CREEK, 1960; HANCOCK, 1973), lau, bost astetainokoa (LEBOUR, 1938). Lakainketa hain gauzatzen da arin, gastrulazioa 24 ordutan bete baitaiteke; 48 ordutara, kapsula lingirdatsuen baitan, trokoforoak ikus daitezke. Hurrengo bi egunetan beloaren zelulak desberdindu egiten dira, errai-mazaren tamainua handituz joaten da eta maskorra, eratzen hasten da. Laugarren egunerako,

agertuak dira jadanik, muskulu aduktoreak; horrela, zirikatuko balina, kuskuen barnean sartzeko ahalmena leukakete. Beliger delako egoerak, hiru edo lau astez irauten du. Metamorfosiaren ondoren, masgoiek bi zuntz ztenidial edo gehiago erakusten dituzte, beloa galdu eta bizitza pelagikoa uzteko prest jartzen direlarik. Une horretatik aurrera, *C. edula*-ren gazteak, substratura erantz daitezke, komunitate bentikoan txertaturik. Hala ere, bizimodu pelagikoa, luzeagoa izaten da, 1000 µm.-tako tamainua lortu arte, bai eta medioko baldintza hidrodinamikoek gazteen ezarkuntza posibilitatu arte (BAGGERMAN, 1953).

2.6.- BANAPEN GEOGRAFIKOA.

Mareen fluxupean dauden Europako kostaldeko zona guztietatik banatzen da *Cerastoderma edula*. Marearik gabeko itsasertzetan bizitzeko ahalmenik ez duenez, ez da Mediterraneoan eta Baltikoko zona zentral eta orientalean aurkitzen (RUSSELL, 1971). Banapen latitudinalari dagokionez, espeziearen iparraldeko eta hegoaldeko mugak, ez daude ondo finkatuta. Horrela, BOYDEN-en (1969) eritziz, iparraldeko muga Danimarka eta Suedian dago (Kattegat eta Skagerrak itsasoetara irikita dauden fiordoak), hegoaldekoa, Iberiar Penintsularen kostalde atlantikoan egonik. JELNES *et al.*-ek (1971) Norvegiako iparralde eta Marokkoraino zabaltzen dute banapena. MARS (1951) eta RYGG-ek (1970), beraien aldetik, iparralde Muturrean eta Barent itsasoaren alde okzidentalean jarri dute iparraldeko muga eta Senegalean hegoaldekoa.

3. - MATERIAL ETA METODOAK

3.1.- AURKEZPENA.

Lan honetan izan diren iker-prozedurak eta metodo estatistikoak zehaztu aurretik, erabilitako metodologiaren eta baita kasu bakoitzean betetzeko izan den helburuaren deskribapen orokorra eskeintzeari, egoki deritzogu. Lanaren helburu nagusiak aurreko kapituluaren erakutsi direnez, ez dugu atal honetan berriz ere aipatu beharrik.

Hazkuntza somatiko eta gonadala kalkulatu ahal izateko, urtebetean zehar gertatzen den adin-klase bakoitzeko animalien maskorren hazkuntza normalizatua (hots, dimentsio linealen aldaketa) finkatu behar da. Horrela, adin-talde desberdinei dagozkien hazkuntz kurbak konbinatuz, animalia estandarren bizitza osorako kurba orokorra lor daiteke, berori hazkuntzaren sasoi-aldaketen azalpen ere izango delarik. Bestalde, maskorren hazkuntzari dagozkion energi ekoizpena finkatu ahal izateko, beharrezkoa da kuskuen edukin organiko eta izariaren arteko erlazioa ezagutzea.

Gorputzaren biomasari begiratuz, independenteki kontsideratu ditugu frakzio somatikoa eta frakzio gonadala. Maskorren hazkuntz kurbetatik, batetik eta bestetik, gorputzaren pisu lehorraren eta maskorren altueraren arteko hilabeteroko erlazioetatik abiatuz, adin-klase bakoitzari dagozkion haragiaren urte-aldaketak azagutu ditugu. Gonadaren ekoizpenaren kalkuluetarako, ugal-sasoian zehar gertatzen diren gametoen biomasa-aldaketak, kuantifikatu beharra dago. *Cerastoderma edule* delakoaren gonada oinean kokaturik dagoenez, bere pisua ezin neur daiteke zuzen; izan ere, gametoei dagokien oinaren Frakzio Bolumetrikoa (GFB = Gametoen Frakzio Bolumetrikoa) eta oinaren pisua biderkatu behar dira, horrela gametoen pisuaren estimazioa lor daitekeelarik. Pisu osoa eta gametoen pisuaren arteko kendura, ehun somatikoaren pisua da. Bestalde, pisu osorako burutu deneko modu berean, pisu somatiko eta maskorren altueraren arteko erlazioaz baliatuz, pisu somatikoaren aldaketak ezagut daitezke, eta horren gainean, denbora-epe zehatzei dagokien ekoizpena kalkulatu. Gonada-ekoizpena, antzeko modua erabiliz finkatu da, biomasa gonadala pisu osoa eta pisu somatikoaren arteko kendura baita.

Animalia baten ekoizpen osoa, hurrengo hiru terminoek osotua da: Maskorren materia organikoaren produkzioa, Hazkuntza somatiko eta Hazkuntza gonadala edo gameto-ekoizpena.

Bestetik ere, Mundakako Itsasadarreko *Cerastoderma*

edule espeziearen populazioaren garapen gonadalaren zikloa finkatu da Frakzio bolumetrikoaren eta Indize gonadalaren balio ertainen sasoi-aldaketan bidez.

Ehunen konposaketa biokimikoa, energia lortzeko eta metatzeko prozesuen informazioa emateaz gain, datu grabimetrikoak beraien ekibalente kalorikoetan bihurtzeko ere, gertatu da, horrela, hazkuntza energi unitateen bidez azal baitaiteke.

Adin-klase bakoitzeko animaliek asimilaturiko energia kalkulatzetik izateko, hazkuntzaren neurketatik at, mantenuari dagokion gastu metabolikoa ere, ezagutu beharra dago. Lan honetan, arnas metodoen bidez finkatu da. Gainera, iharduera metabolikoaren sasoi-aldaketak eta arnas kontsumoan zenbait ingurune- eta barne-faktorek duen eragina aztertu izan dira.

Datu-multzo horretaz baliatuz, Asimilazio (Hazkuntza + Gastu metabolikoa) batetik, eta bestetik, energi parametroak diren Hazkuntz etekin garbi ($K_2 = \text{Hazkuntza} / \text{Asimilazioa}$), Ugalahalegin eta Ugalkostu delakoak kalkulatu ditugu adin-klase guztien animalietan eta denbora-epe mugatueta-arako.

3.2.- ANIMALIAK BILDU DIRENEKO ZONAREN DESKRIBAPENA.

Lan honetan erabili diren *Cerastoderma edule* berberetxoaren aleak, Mundakako Itsasadarreko eskubialdeko bazterrean den eta denboraren 40%-50%-az airean dagoen marearteko padurakoak dira. Bilketa-aldea, itsasadarreko kanale nagusiaren ibaihoan den mareen 0 mailatik 2 km-tarakoa da. Zona honen substratua, aldagarri samarra da, alde batzu areatsuak eta besteak istil-edukin altukoak direlarik (S.I.O., 1985).

Berberetxoan lagintokia, landarerik gabeko zonaren eta itsasadarraren barrurantz hedaturik dagoen *Spartina* delakoaz osaturiko belartegiaren arteko mugan kokaturik dago.

Ikerketa hau burutu zeneko bitarteko lagintokiaren ezaugarri hidrolagikoei buruzko daturik egon ez arren, Zientzi Fakultateko (EHU) Ekologi taldea 1981. eta 1982. urteetan zehar garaturiko ikerkuntz proiektuaren emaitzek, ondoko hau azaldu dute: animaliak hartu zireneko aldearen plankton- eta hidrografi baldintzak eta inguruetako kostaldearenak oso antzekoak direla. Izan ere, padura dagoeneko aldearen ur-masa marea-ziklo bakoitzean berriztatzen denez, itsaso-eragin handiko zona dela ondoriozta daiteke. Beraz, gazitasunaren balioek, altuak izateaz gain,

aldaketa txikiak jasotzen dituzte adibidez, eta zoo eta fitoplanktonaren konposaketa eta ugaritasuna, kostaldeko uren antzekoak dira, joera hau, klorofila eta karbono organiko partikulatuen datuek ere baieztatu dutelarik (ORIVE *et al.*, 1984 a, b).

3.3.- ANIMALIEN BILKETA, LEKUZALDAKETA ETA LABOARTEGI-BALDINTZEKIKO EGOKIPENA.

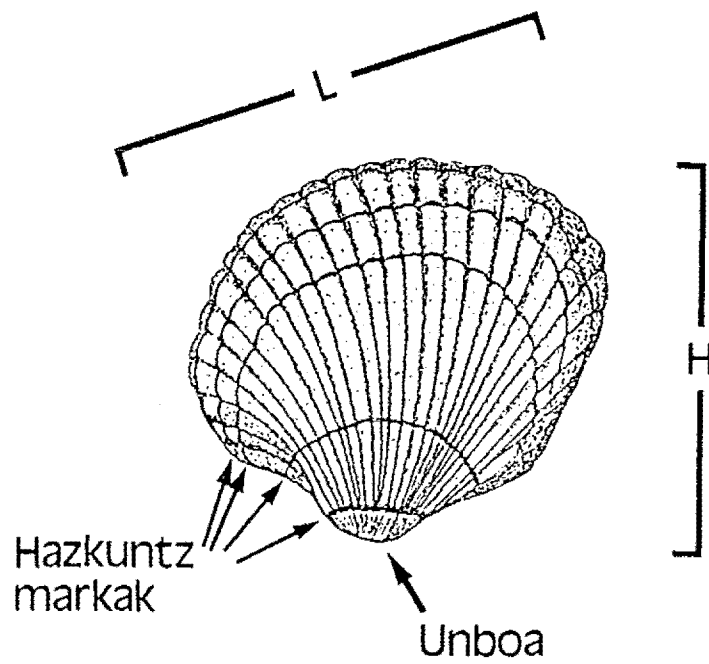
Laginketak, 1983.eko Abendutik 1985.eko Uztailera burutu ziren hilabeteroko aldizkatasuna eramanik. Aldi bakoitzean, 50 ale inguru bildu zen, beraien tamainuen artean, ahalik eta diferentzia handien aurkitzen saiatuz. Lagintokiaren uraren tenperatura, egun berean neurtzen zen mareagoran zehar.

Bilketaren hasieran, eskuz harrapatzen ziren animaliak, geroago eta tamainu txikiko animaliak lortu ahal izateko, zetatzu bidez bahatzen zen substratua; erabilitako zetatzuaren mailaren tamainua 5mm. x 5mm.-takoa zenez, 5mm.-tako baino tamainu txikiagoko animaliarik, oso gutxitan bildu zen.

Nahiz eta 1983.eko Urri eta Azaroan animalia talde txikiak gertatu, gonadaren azterketa histologikorako soilik erabili ziren.

Laborategira eraman ondoren, antzeko tamainu-banapena zuten bi taldetan banatu ziren. Harturiko animaliak eta geroago, itsasadarreko uraren tenperaturaren zeuden akuarioetan ipini, aireztapen konstantea mantendurik.

Animalia guztien maskorren luzeera (L), altuera (H) eta zabalera (A) neurtu ziren (ikus 1. irudia) 0.5mm.-tako daitasunez. Hala ere, maskorra, haragi eta ehun somatikoaren pisuen erreferentzia modura, altuera (H) erabili zen soilik, zeren KRISTENSEN (1957) eta NEWELL-en (1977) ustez, espezie honen hazkuntz ardatz nagusia baita dimentsio hau. Izan ere, gazteen maskorrak ardatz dortsobentralarekiko simetrikoak izan arren, simetria hau galduz joaten da animaliak hazten direneko neurrian, zeren maskorraren atzeko aldearen haziera intentsoagoa denez, aurre/atze ardatza (aurrekoarekiko perpendikularra) luzatzenago baita. Beraz, hazkuntz eredu alometriko horrek, luzeeran altueran baino eragin handiagoa du eta ondorioz, altuerak (EISMA, 1965; BOYDEN, 1972 g; BARNES, 1973; SEED & BROWN, 1975 eta NEWELL-ek, 1977, erabilitakoa), luzeerak (ORTON, 1926; FIGUERAS, 1967; KRISTENSEN, 1957 eta HANCOCK-ek, 1965, erabilitakoa) baino modu egokiagoaz azaldu du animaliaaren hazkuntza. Bestalde, hazkuntz



1. irudia

Altuera (H) eta Luzera (L) dimentsioak, hazkuntz markak eta unboa seinalatzen direneko Cerastoderma edule (L.)-ren maskorraren margazkia.

tasa, urteroko haziera-lerroen bidez finkatu behar bada, errazago gertatzen da ardatz dortsobentralaren arauera, zeren lerroak ez baitira horren definituak izaten atze- eta aurre-aldeetan.

Hala ere, hiru dimentsioen (L, H eta A) arteko erlazio linealak finkatu direnez, lan honetatik lorturiko datuak eta luzeera erabili duten ikertzaileenak konpara daitezke, altueraren balioak $L(mm.) = a + bH(mm.)$ motako ekuazioaren bidez luzeeraren balio bihurtuz.

Experimentuak hasi aurretik, 18 ordutan zehar egon ziren animaliak akuarioetan, horrela, bilketak eta lekuzaldaketak sorteraizitako eragin traumatikoei ekidin eta laborategiko baldintzeekiko egokipen homogeneoa lor. daitezkeelarik (HOULIHAN & NEWTON, 1978).

Bi taldeei, hurrengo erabilerak eman zitzaizkien: lehenengoa (30 inguru animaliak), ehunaren konposaketa biokimikoa aztertzeko; besteak (18 inguru), maskorraren altueraren eta pisu osoaren arteko erlazioak eta baita maskorraren altuera eta pisu somatikoaren artekoa ezagutzeko, arnas kontsumoa neurtzeko eta analisi histologikoaren bidez ugalzikloa finkatzeko erabili ziren. Maskorraren hazkuntza lineala, pisua eta edukin organikoa, ale guztiak erabiliz neurtu zen, aurreko banaketa kontutan hartu gabe.

3.4.- MASKORRAREN HAZKUNTZA.

3.4.1.- Hazkuntz lerroak eta adin-klaseak.

Molusku bibalbioen espezie askoren maskorretan, hazkuntzaren geldialdiei dagozkien markak agertu ohi dira; klima epeletako itsasoetan, neguko hilabateetan gertatzen dira geldialdi hauek. Beraz, animalien adina ezagutzeko metodo egoki gerta daiteke, ondorioz lamelibrankioen ale edo populazioen hazkuntz tasak finka daitezkeelarik. Maskorretako markak, hala ere, negueroko hazkuntz lerroei adjudikatu ahal izateko, lerroen agerpenaren periodozitatea egiaztatu beharra dago. Izan ere, ingurune-aldaketa bortitzek, eragina dute animalien hazkuntzan, ondorioz, maskorrean negueroko ez diren markak ager daitezkeelarik; bestalde, hazkuntz tasak altuak dituzten populazioetan, hazkuntzaren geldialdi erlatiboak ez zaizkio neguko azoari egokitu behar derrigorrez, eta horretaz gain, ez dute aldizkatasun zehatzekoak izan behar; ondorioz, mota horretako markak ez lirateke egoki gertatuko ez adina ez eta hazkuntz tasak

finkatzeko.

Ceratoderma edule espeziearen kasuan, nahiz eta metodo honen aldeko (NEWELL, 1977) eta kontrako (FIGUERAS, 1967) argudioak izan, ez dira elkarrekiko bateraezin gertatzen, zeren ingurune-egoera eta hazkuntz tasa oso desberdinetako populazioei baitagozkie. Izan ere, kasu bakoitzean maskorretako lerroen agerpenaren aldizkatasuna finkatu behar dela ondoriozta daiteke.

Gai honi buruzko beste ikuspegi aipagarria, NEWELL-ek (1977) eztabaidatu du: Batzutan, lehenengo neguan ez da lerrorik agertzen eta bi izan daitezke ez-agertze honen zergatiak; batetik, animalia gazteek oso hazkuntz tasa altuak erakusten dituztenez, lehen aipaturiko geldialdia ez da gertatzen, ondorioz markarik agertzen ez delarik; bestetik, baliteke lerroa erasioaren eraginez desagertzea, animalia zaharragoetan batez ere; beraz, posibilitate hau kontutan hartzen ez bada, hazkuntz tasen gainestimazioa gerta daiteke.

Lan honetan, lerroen agerpena aldizkatasunen bati ote zegokion egiaztatzeko eta lehenengo markaren benetako kokapen aproximatua ezagutzeko, hurrengo prozedurari lotu gatzazkio: Lerro bakoitzaren eta maskorraren unboaren arteko distantzia neurtu zen hazkuntzaren norabidean (H), eta lorturiko balioak (mm.) histograma batetan azaldu ziren (ikus 2. irudia); histogramak erakutsi duenez, lerro bakoitzari dagozkion balioak altuera ertain baten inguruan kokatuta daude modu homogeneo eta definituaz; beraz, marken eraketa aldizkako fenomenoak dela ondorioztatu zen. Bestalde, lerro bakoitzaren balio ertainak eta kohorte desberdinek neguko hilabetetan erakusten dituzten altuerak antzekoak direnez, marken agerpenaren aldizkatasuna neguerokoa dela egiaztatu zen.

Bestalde, lehenengo lerroa animalia batzutan agertzen ez zela frogatu zenez, zalantzezko kasuetan, animalia, zein adin-klaserik edjudikatu behar zitzaien erizpide pertsonalaren arauera erabaki zen.

3.4.2.- Hazkuntza lineala.

Neurturiko lerro guztien altuerak ($H = \text{mm.}$) 2. irudian errepresentatu dira histograma modura. Belaunaldi desberdinen animaliei dagozkien lerroen altueren arteko diferentzia esangarririk gertatzen ote den egiaztatzeko, ertainen arteko bereizketa-froga aplikatu zitzaizen datuei Student-Neuman-Keuls

testa erabiliz eta $\alpha = 0.05$ izanik (SOKAL & ROHLF, 1969). Esangarritasun estatistikorik gabeko diferentziak zirenez (4.2.1. atala), adin bakoitzaren lerroen balio ertainak kalkulatu ziren. Ondoren, funtzio matematiko desberdinak sailatuz, zenbait hazkuntz kurbei doitu zitzazkien datuak animalia bizen osoaren hazkuntzaren adierazpenik egokiena lortu ahal izateko. Modelo hauetan, jaloera-momentu hipotetikotik iraganiko denboraren (hilabeteak) funtzio modura adierazita dago animalia estandar batek negu bakoitzean lortzen duen altuera.

Gametoen askapenaren datu aproxiatuak (4.4.1. atala) eta bizitza iarbarioari buruzko informazioa (2.5. atala) kontutan hartuz, Abuztuaren 15a kontsideratu da $t = 0$ puntutzat, eta lerroen agerpenaren datak, urte bakoitzaren Urtarrilaren 15a hartu dugu probabiletzat. Denbora-unitate, hilabetea izan da.

Lerroen balio ertainen doikuntzarako sailatu izan diren eredu matematikoeak, hurrengoak dira: Von BERTALANFFY-ren (1938) hazkuntz kurba, RICKLEFS (1967) eta RAFAEL-en (1973) metodoak erabiliz; erregresio anizkoitzaren prozedura erabiliz karratu minimoen metodoaren bidez doituriko bigarren graduako polinomioa (SNEDECOR & COCHRAN, 1967); eta, aldagai independentearen aldaketa logaritmikoa burutu ondoren, karratu minimoen metodoaren bidez doituriko eredu semilogaritmikoa (SOKAL & ROHLF, 1969).

3.4.3.- Sasoi-hazkuntza.

Moluskuaren jaloeratik heriotza arteko hazkuntza azaltzen duten ekuazioak, negu bakoitzean maskorrak lortzen duen altuera aurrerako gertatzen dira egokiak, baina ez dute hazkuntzaren sasoi-aldaketei buruzko informaziorik ematen.

Hazkuntzaren sasoi-tasuna azaltzeko, metodo desberdinak erabili dituzte zenbait ikertzailek. Hazkuntz tasa eta tenperaturaren arteko erlazio hestua dagoelako hipotesian oinarrituta dago metodorik erabiliena; horren arauera, denbora aldagaiaren unitateak egunak, hilabeteak edo urteak izan gabe, gradu-egunak (0°) dira, periodoaren gradu-egunen kopurua kalkulatzeko periodo horren tenperatura ertaina ($^{\circ}\text{C}$) eta egun naturalen kopurua biderkatu behar direlarik. Metodo hau *Cerastoderma edule* (NEWELL, 1977) eta *Nytilus edulis* (BAYNE & WORRALL, 1980) bibalbioen hazkuntza azaltzeko erabili da, baina hazkuntz tasa maximoak tenperatura altuko hilabeteetan gertatzen ez direneko kasuetan, ez da egoki gertatzen. BUESTEL & LAUREC-ek

(1976) metodo desberdina erabili dute *Pecten maximus* pektinidoaren sasoi-hazkuntza adierazteko. Berak erabilitako funtzioaren termino independente, denbora da (unitate naturalez adierazitakoa), baina tenperaturaren menpekoa den modulazio-terminoa ere, azaldu da, berorrek maskorraren dimentsioen aldaketa sinusoidala sorterazen baitu. Aurreko metodoaren kasuan bezala, hazkuntzaren intentsitate erlatiboa, ingurune-tenperaturaren aldaketeei dagokie, baina horrek ez du esan nahi hazkuntza eta tenperaturaren arteko erlazioak zuzen behar duenik; hori dela eta, prozedura hau aurrekoa baino zaluago gertatzen da eta edozein kasutan, baliogarria. Hala ere, konplexutasun matematiko handiko funtzioa denez, kurba teorikoaren daiketak zailtasun gogorrak ekartzen dituela aipatu behar da.

Azkenik, hirugarren posibilitatea aztertuko dugu. Kohorte desberdinei dagozkien datuak isolatu ondoren, adin-klase bakoitzari hazkuntz kurba bana dai dakioke urtebeteko periodorako. Horrela lorturiko kurbak gehitzen badira, sasoi-aldaketen adierazpena den hazkuntz kurba orokorra lor daiteke. LOOCKWOOD-ek (1974) Von Bertalanffy-ren kurbaren erabilera proposatu du arrainen hazkuntzaren ikerketetarako, eta GARCIA *et al.*-ek (1982) horrelaxe erabili du. IGLESIAS *et al.*-ek (1985) Gompertz motatako kurba sigmoideoak (WINSOR, 1932) sailatu dituzte *Cerastoderma edule*-ren maskorraren hazkuntza azaltzeko. Jeneralean, egoki gertatzen dira kurba hauek, zeren hazkuntzaren azelerazio- eta geldialdi-periodoak ondo deskribatzen baitituzte, baina biak, bai Von Bertalanffy eta bai Gompertz kurbek, garrantzi handiko mugapena erakusten dute: kurba asintotikoak direnez, ez dira inoiz heltzen tamainu maximo edo infinitora eta bestetik, kurbaren infinitoa hazkuntz periodo berriaren hasiera denez, adin-klase baten kurba eta hurrengoarena deslotuta geratzen dira.

Lan honetan, aurreko bien antzekoa den prozedura erabili da, baina hautaturiko kurba-mota, semilogaritmikoa izan da, maskorraren hazkuntza osoa adierazteko erabili den kurbaren antzekoa izanik (3.4.2. atala). Buruturiko metodoa, hauxe izan da: Bildutako animalia guztien maskorren altuera neurtu zen eta, behin adin-klaseetan banandu ondoren, kohorte bakoitzaren altuera ertaina kalkulatu. Balia ertain bakoitzaren eta eraturiko azken markaren arteko distantzia azken negutik hazitakoaren adierazpena denez, eta ondoko marken arteko distantzia urte osoan hazi behar denaren azalpena denez, bi distantzia hauen arteko erlazioa, negutik hilabete bakoitzara arte neurturiko hazkuntzaren urte osoan haziko denarekiko portzentaia da. Horrela adierazirik,

kohorte guztiei dagozkien datuak konpara daitezke, nahiz eta hazkuntzaren balio absolutuak desberdinak izan. Ondoren, adin-klase guztien datuak batu ziren eta laginketa-data bakoitzerako balio ertain bana kalkulatu zen. Gero, aldagai independentea denbora zeneko kurba semilogaritmikoa doitu zitzairen datuei, $t = 0$ eguna Urtarrilaren 15a izanik. Kurba horren bidez, hazkuntzaren 0% delakoari dagokion t -ren balioa kalkulatu zen zeren, ez baitzuen derrigorrez Urtarrilaren 15a behar eta behin t balio hau ezagutu ondoren, denborari (aldagai independentea) balio errealistagoak eman zitzaizkion. Doiketa definitiboan, ez zen aldagai independentearen balio ertainik erabili, adin bakoitzari zegozkionak mantendu zirelarik. Horretaz gainera, adina bera ere, aldagai independentetzat kontsideratu zen. Beraz, erregresio anizkoitzeko ereduak erdietsi zen, hazkuntza (bi marken arteko distantziaren portzentaia = %), denboraren ($t = 0$ -tik iraganiko egun-kopurua), adinaren (lerro-kopurua) eta bi aldagai horien arteko elkarrekintz terminoaren menpeko funtzio modura adierazirik baitzegoen. Koefizienteen esangarritasun estatistikoa, b_i / S_{b_i} (b_i = koefizientearen balioa, S_{b_i} = bere errore estandarra) koefizientearen balioak Student t banapenaren balio kritikoekin konparatuz finkatu zen, askatasun-graduak $n-2$ (n = kasuen kopurua) eta $\alpha = 0.05$ izanik (SNEDECOR & COCHRAN, 1967).

Hazkuntza somatikoa eta gonadala kalkulatzeko, ekuazio sinpleagoa erabili zen. Modu berean doitu arren, ez zen adina kontutan hartu, ondoren, urte-sasoi bakoitzean adin desberdinetako animaliek hazkuntz portzentaia bera erakutsi zutelarik.

3.4.4.- Edukin organikoa.

Maskorrenaren edukin organikoa kalkulatzeko, maskorrak 450°C-tako tenperaturan ipini ziren 24 ordutan zehar. Kaltzinazioz galduriko pisua, materia organikoari dagokio. Kaltzinazio-tenperatura altuagoetan, denbora laburragoa behar da materia organikoa erretzeko, baina 500°C-tatik gora, maskorretako karbonatoak CO_2 bihurtu daitezke eta ondorioz, galdutako pisuaren parte bat ez legokioke materia organikoari, CO_2 -ari baizik. Izan ere, kaltzinazio-tenperatura goratuz, materia organikoaren kantitatearen gaineestimazioa, inportante gertatuko litzateke (CRISP, 1971).

Maskorrenaren edukin organikoa, pisu osoaren portzentaia

modura adierazi zen eta $5.65 \text{ cal.mg.}^{-1}$ -tako balioa erabili zen unitate kalorikoetara pasatzeko (SHAFEE & LUCAS, 1982).

Maskorraren pisu osoa (mg.) altueraren (mm.) funtzio exponentzial modura adierazita zegoenez, maskor bakoitzari edukin kaloriko zehatza eman zekioken bere altuera ezaguna bazen.

3.5.- DINAREN ETA GORPUTZ OSOAREN PISU LEHORRA.

Arras kontsumoa neurtzeko erabili ziren aleel (17 inguru hilabete bakoitzean)(ikus 3.9.1. atala), maskorra kendu zitzaien eta ondoren, oina ebaki, beharrezkoa zenean liseri-guruinari erantsita gelditzen zitzaien material gonadala berreskuraturik. Behin pisu freskoa neurtuz gero (iragazte-paperan 5 minutu iragan ondoren gertatzen den pisua), materiale hau, gonadaren behaketa histologikorako erabili zen (ikus 3.6.1. atala). Beste ehunen multzoa, pisu fresko eta pisu lehorra neurtzeko erabili zen, pisu freskoa lehenago azaldutako moduan, eta pisu lehorra 72 ordutan zehar 60°C -tan ehunak egon ondoren. Horrela, ehunen edukin hidrikoa ezagutu zen.

Oina gonadaren behaketa histologikorako erabiltzen zenez, ezin neur zitekeen zuzen bere pisu lehorra; hori zela eta, beste ehunen ur-edukin bera zuela suposatuz, pisu freskotik abiatuz kalkulatu zen.

Neurketa grabimetriko guztiak alez ale burutu zirenez, animalien pisua (mg.), maskorraren altueraren (mm.) funtzio exponentzial modura adierazi zen. Berrira ere, datuen aldaketa logaritmikoari esker, ekuazio linealak doitu ziren karratu minimoen metodoaren bidez.

3.6.- GAMETOEN FRAKZIO BOLUMETRIKOA, GAMETOEN PISUA ETA PISU SOMATIKOA.

3.6.1.- Gametoen Frakzio Bolumetrikoa (G.F.B.).

Cerastoderma edule (BOYDEN, 1971; KINGSTON, 1974; SEED & BROWN, 1975) eta beste bibalbioen (GRIFFITHS, 1977; DREDGE, 1981; BRADLEY, 1984) ugaltzikloa finkatzeko, garapen gonadalaren egoera desberdinak modu kualitatiboaz karakterizatu dira CHIPPERFIELD-ek (1953) proposaturiko eskemaren arauera. Hala ere,

metodo hau subjektibo samarra da eta ondoren, ikertzaile desberdinek lorturiko datuen arteko konparaketa zail suertatzen da. Hori dela eta, zenbait kasutan metodo kuantitatiboak erabili dira, hauen artean obozitoen diametro ertainen neurketa hedatuena izan delarik (SASTRY, 1979). Zer esanik ez, metodo honek ere, desabantail handiak ditu, arren ugalzikloa modu berean finkaezintasuna handiena izanik.

Beste metodo bat, gametoek gonadan betetzen duten bolumen erlatiboaren edo gametoen frakzio bolumetrikokoaren (G.F.B.) neurketan datza, teknika estereologikoak erabiliz. Prozedura hori gonada ar eta emeei aplika dakioke eta, aurrekoekin konparatuz, beste abantaila bat du: gonadaren pisua ezaguna bada, gametoen pisua ere, ezagut daiteke. G.F.B. delakoaren balioen azai-aldaketaren bidez, *Cerastoderma edule* (NEWELL & BAYNE, 1980) eta beste bibalbioen zenbait espezieren (NEWELL *et al.*, 1982; BROUSSEAU, 1983) ugalzikloak finkatu dira. Bestalde, beste metodoekin konparatzerakoan, *Ostrea edulis* ostrea ezagunaren ugalzikloa hobekien deskribatu duen prozedura dela proposatu dute WILSON & SIMONS-ek (1985).

BRIARTY-ren (1975) definizioaren arabera, estereologia, bi dimentsiotako espaziotik hiru dimentsiotakorako extrapolazioa da. Aztertutako ehunetan azarean hautatutako zatietan osagai zelular bat edo batzuren proportzioa kuantifikatzea da metodo estereologikoaren helburua. Lan honetan, Weibel gratikula gainjarri zitzaizen aztertu behar ziren ebaketetako eremuei, gametoekiko kontaktuan zeuden gratikularen puntuak kontatu ziren, eta hauek, gratikulan diren puntu guztien proportzio modura adierazi.

Erabiliriko metodologia, hauxe izan zen : Ebaketa eta pisu freskoaren determinazioaren ondoren, oinak Bouin likido fixatzailean sartu ziren, non 24 orduz mantendu baitziren. Gero, goranzko kontzentrazioan alkoholen seriea lekuzaldatau ziren deshidratatzeko, metilobenzoatoz argitu eta azkenik, 45 minututako 2 bentzena-bainuetatik iragan ondoren, parafinango kutsapena eta inklusioa burutu zen. 7 μ m.-etako lodieretako ebaketak, oinaren ardatz nagusiaren norabidean egin ziren (hots, liseri-guruinaren ondoko aldetik puntatarako norabidea), hematoxilina-eosinaz tintatu zirelarik.

Zeiss mikroskopia fotonikoan behatu ziren ebaketak 10 x 40-tako handipenetan, okularrean 42 puntutako Weibel gratikula (Graticule Ltd.) kokatu zelarik. Analisi estereologikorako, oin bakoitzaren 5 ebaketa erabili zen, eta ebaketa bakoitzean, azarean

hartutako 10 eremu aztertu. Eremu bakoitzean, gametoen gainean ziren gratikularen puntuak kontatu ziren eta ehunaren gainean ziren puntu guztien proportzio modura adierazi (oin osoaren ehun guztiak kontutan hartuz). Ebaketa bakoitzerako, G.F.B.-aren balio portzental bat erdietsi zen, eta ondoren, gonada bakoitzari zegozkion 5 ebaketen balio ertaina kalkulatu, hau, gonada osoaren G.F.B.-a zelarik. Untaro desberdinetan hartutako tamainu desberdinetako animalien gonadak erabili ziren alde zurreko analisia. Beronnetan, gonada beraren 5 zein 10 ebaketa aztertuz lortzen ziren G.F.B. balio ertainak konparatu ziren eta kasu guztietan, bi estimazioen arteko diferentzia ez zen 5%-a baino handiago suertatu; beraz, balio adierazgarria lortzeko 5 ebaketa baino gehiago behar ez zela ondorioztatu zen.

Gonadak, sexuaren arauera banatu ziren eta hilabete bakoitzean, sexu bakoitzari zegozkion G.F.B.-aren balio ertaina kalkulatu zen; balio hauen sasoi-alaketak, ar eta emeen ugaltzeko erabili ziren.

Edukin lipidiko handia duten ehunak fixatzeko Bouin likidoa ez da egoki gertatzen G.F.B.-a kalkulatu behar bada (LOWE; ohar pertsonala). Izan ere, moluskuaren gonada emeak edukin lipidiko handia ohi duenez konbertsio-faktorea erabili behar izan zen, zeren Bouin delako fixatzaileak ehunetatik lipidoak erauzten eta ondorioz, obozitoen bolumena murrizterazten baitu. Hori dela eta, 1985.eko Uztailean bilduriko animalien gonadak, Bouin delakoaz eta gonadaren analisia estereologikarako egokia den Baker-en formol-kaltzioz (LOWE *et al.*, 1982) fixatu ziren alternatiboki. Ondoren, gonada emeen ebaketetan bi fixazio-metodoen bidez lorturiko G.F.B. balioak konparatu ziren (Baker-*ez* fixaturiko 9 gonada $\times$ 5 eremu / gonada = 45 eremu eta Bouin-*ez* fixaturiko 11 gonada $\times$ 5 eremu / gonada = 55 eremu) ertainen arteko banaketa-testaren bidez. Lorturiko ertainen arteko diferentzia (Baker : G.F.B. = 18.3556 ± 3.8937 ; Bouin : G.F.B. = 16.000 ± 3.7523), esangarria gertatu zen estatistikoki, $p < 0.001$ izanik (SOKAL & ROHLF, 1969). Beraz, gonada emeen G.F.B. balio guztiak, zuzendu egin behar ziren, $1.15 (= 18.36 / 16.00)$ faktorez biderkatuz.

3.6.2.- Gametoen eta ehun somatikoaren pisua.

Aurreko atalean aipatu denez, gonadaren pisua ezaguna bada, bere baitan dauden gametoen pisua kalkulatu daiteke G.F.B.-tik abiatuz (HAWKINS *et al.*, 1985). Estimaturiko oinaren pisu

lehorra, bere G.F.B. baliotik biderkatuz burutu zen kalkulu hau. Animaliaaren pisu osoaren eta gametoen pisuaren arteko kendura, ehun somatikoari dagokio.

Horrela lorturiko pisu somatikoaren (mg.) balioak, maskorraren tamainuaren ($H = \text{mm.}$) funtzio exponentzial modura adierazi ziren. Datu hauen aldaketa logaritmikoari esker, $\text{Log } P_{\text{som}} = a + b \text{ Log } H$ motatako ekuazio linealen doiketa, posible gertatu zen. Pisu osoaren logaritmoak eta pisu somatikoarenak maskorraren altuerarekin azaltzen duten hilabeteroko bi erlazioetarako erdietsi ziren erregresio-zuzenei, paralelismo-testa (ANCOVA) aplikatu zitzaien, hilabete desberdinei zegozkien b maldaren balioen arteko diferentzien esangarritasun estatistikoa kontrastatzeko (SOKAL & ROHLF, 1969).

3.7.- OSAGAI BIOKIMIKOEN ERAUZKETA ETA KUANTIFIKAZIOA.

3.7.1.- Ehunaren tratamendua eta erabilpena.

Beraien ehun-osagai biokimiko nagusiak (proteinak, lipidoak, karbohidratoak, nihidrinarekiko substantzia positiboak) ezagutzeko ziren animaliei, maskorra kendu zitzaien, eta berehala, oxigenorik gabeko aire likidoan murgilduz, izoztu egin ziren. Geroago, izozkailuan sartu, eta -20°C -tan gorde ziren, osagai biokimikoen erauzketa eta balaraketaren unea heldu arte.

Osagai biokimiko bakoitza, animalien pisu lehorraren proportzio modura adierazteko, ehunak liofilizatu egin ziren (-30°C -tan eta hutsean lehortu), 15 orduz liofilizadore industrialean sartuz. Denbora hau iragan ondoren, berogailuan sartu ziren 50°C -tan 3 ordutan zehar, ehunaren berhidratazioa ahal zeneko neurrian agertu ez zedin.

Horren ostean, animaliak taldeka bildu ziren, pisu liofilizatuaren arauera; sei talde osotzen genituen, talde bakoitzaren pisu ertainek sakabanaketa maximoa aurkez zezaten.

Geroago, talde bakoitzeko animaliak, birrindu egin genituen, hautsa saoi-hodietan sartu, eta erabili arte, izozkailuan gorde genituelarik. Erabide horretan jarraitutako metodologia, GIESE-tik (1969) hartuta dago.

3.7.2.- Osagai bakoitzaren erauzketa eta baloraketa.

200 mg. inguruko ehun-masa kiskaliz (labean 400°C-tan 12 orduz) ikertu zen errautsen edukina. Horrela, materia organikoa desagertu eta gero geldituriko material ezorganikoa pisatuz, bere edukina finkatu zen, azken hori, pisu lehorrarekiko portzentaia modura adierazi zelarik.

Proteinak, LOWRY *et al.*-en (1951) metodologiaren arauera erautzi eta baloratu ziren, 10 mg. inguruko ehun-masa erabiliz. Patroien kurba, albumina bobinoaren 100 eta 500 $\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$ -tako kontzentrazio-tarterako eraiki zen.

Ninhidrinarekiko substantzia positiboak (N.S.P.) MOORE & STEIN-en (1954) metodorako SHUMWAY *et al.*-ek (1977) diseinaturiko aldaketaren arauera neurtu ziren. Proteinen kasuan bezala, 10 mg. inguruko ehun-masa erabili zen erauzketarako, eta kalibrazio-kurba, 80%-eko etanolez disolbaturiko Leuzina-patroiez osatu zen 5-40 $\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$ -tako kontzentrazio-tartean.

Lipidoen kuantifikaziorako, erauzketa kloroformikoan oinarrituta dagoen BLIGH & DYER-en (1959) metodoa hautatu zen ehunaren ur destilatu 0.8 ml.-z behidratatu ondoren 100 mg. erabiliz. Erauzkin kloroformikoan zeuden lipidoen kantitatea, grabimetrikoki finkatu zen, kloroformoa 50°C-tako labean lehortu ondoren.

Azkenik, 5%-eko azido trikloroazetikoaren disoluzioz erautzi ziren karbohidratoak, ehunaren 10 mg. erabilirik (NEWELL & BAYNE, 1980). Baloraketa, DUBOIS *et al.*-en (1956) metodoaren arauera burutu zen, 10-50 $\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$ -tako glukogeno-kontzentrazioen tarteko kalibrazio-kurba erabiliz.

3.7.3.- Datuen tratamendua.

Konposaketa biokimikoaren jatorrizko datuak, erauzketan erabilitako ehun-kantitatearekiko osagai bakoitzaren portzentaia modura adierazi ziren. Aurreko lan batek frogatu zuenez, proteinen eta lipidoen proportzioek, ez zuten tamainuarekiko menpekotasunik erakusten; hori dela eta, hilabete bakoitzerako portzentaia ertaina kalkulatu da osagai bietarako.

Beste osagaietan osteraz, edukin erlatiboetan ikusi izan ziren desberdintasun indibidualak, animalien tamainuaren arauera. Horregatik, osagai biokimiko hauen kantitate absolutu kuantifikatuak, pisu osoaren funtzio modura adierazi ziren

erregresio linealaz. Kasu batzutako erlazioa exponentziala zenez, datuak logaritmikoki adierazi ziren. Horrela izanik, gorputzaren pisu lehorra (mg.) aldagai independentetzat hartzen da, pisu lehorrean dagoen osagai bakoitzaren pisuaren logaritmoa, aldagai dependentetzat hartzen delarik.

Proteina eta lipidoetarako lorturiko portzentai erlazioetatik eta hautsak, HSP eta karbohidratoen pisuaren funtzio exponentzialetatik abiatuz, adin desberdinen animalien konposaketa biokimikoa ezagut daiteke edozein hilabetetan, animaliaaren pisu lehorra ezaguna bada.

3.8.- BIOMASAREN HAZKUNTZA ETA UGALAHALEGINA.

3.8.1.- Hazkuntza.

Adin-klase bakoitzaren hazkuntza osoaren balioen kalkulua, urtebeteko iraupenaren bi periodo alternatiboak kontsideratuz burutu da. Batetik, 1984. urteari (83/XII/22-84/XII/22) dagokion biomasa-ekoizpena kalkulatu da, eta 84/VII/2-85/VII/2 periodoari dagokiona bestetik. Hartutako periodo bakoitzean, garapen gonadalaren fase oso bat gertatu da eta hazkuntza somatikoari dagozkion bien arteko diferentziak direla eta, oso ezaugarri diferenteak azaldu dira.

Kalkulaturiko hazkuntz eta ekoizpen-balio guztiak, unitate energetikoz adierazi dira, datu grabimetrikoak kalorietara pasatuz. Bihurketa hau burutzeko, animalien konposaketa biokimikoa hartu da kontutan eta osagai bakoitzaren hurrengo bero-ekibalenteak erabili dira:

Proteinak :	5.65 cal.mg. ⁻¹	(BRODY, 1945)
NSP :	5.65 cal.mg. ⁻¹	(BRODY, 1945)
Karbohidratoak :	4.10 cal.mg. ⁻¹	(BRODY, 1945)
Lipidoak :	8.62 cal.mg. ⁻¹	(BEUKEMA & DeBRUIN, 1979)
Maskorraren materia organikoa :	5.65 cal.mg. ⁻¹	(SHAFEE & LUCAS, 1982)

Animalia baten hazkuntza, edo denbora-epe finkatuan ekoizturiko biomasa, hurrengo hiru parametroez osaturik dago: hazkuntza somatikoa, maskorraren hazkuntzari dagokion materia organikoaren ekoizpena eta periodo horretan animaliak askaturiko gametoak. Aipaturiko ekoizpen-balio hauek kuantifikatu ahal izateko, maskorraren materia organikoaren, pisu somatikoaren eta

gonadaren pisuaren sasoi-aldaketak finkatu behar dira. Horretarako, maskorraren hazkuntza linealaren ekuazioetatik hilabete eta adin-klase bakoitzari dagokien altueraren balioak kalkulatu dira eta ondoren, $LP_{mask.}$ $\approx$ LH , LPt $\approx$ LH eta LP_{som} $\approx$ LH erlazioetatik abiatuz, H balioei dagozkien pisu-balioak erdietsi. Maskorraren materia organikoaren kasuan, maskorren portzentaia organikoa ere, kontutan hartu behar izan da.

Garapen gonadalik ez duten animaliak (0 eta 1 klasekoak) ez dira kontutan hartu lan honetan, klase horietan oso ale gutxi aurkitu baita ikerkuntz periodoan.

Adin-klase bakoitzaren hazkuntza somatikoak, lehen aipaturiko urtebeteko periodoetan gertatu den pisu somatikoaren emendia da, maskorraren materia organikoari dagokion hazkuntza modu berean finkatu delarik.

Hazkuntza gonadala kalkulatzeko, hurrengo suposaketa onartu genuen: garapen gonadal maximoa agitzen deneko momentuan animaliak duen gametoen biomasa osoa askatua izaten dela eta, ondorioz, askatu ez den materialaren berxurgapenik ez dela ematen. Prozedura horrek ekoizpen gonadalaren nolabaiteko gainestimaziaren ekarri arren, kalkulatzeko metodoa, oso bakuna da eta, horretaz gain, hilabete bakoitzean den biomasa gametikoak ezagutzeko erabili den metodo estatistikoa modu ekidinezinean ekarri duen azpiestimazioa konpentsatzera jotzen du. Izatez, gametoen heltze-eta askapen-prezesuak, ez dira batera gertatzen populazioaren animalia guztietan eta, laginketa bakoitzean erabili diren animaliek gonadaren garapen-gradu desberdinak erakutsi dituztenez, ez da gonadaren benetako pisu maximoa ezagutzerik egon, gameto askatuen pisuaren azpiestimazioa gertatu delarik.

Hurrengo kapituluan ikusiko denez, 1984. eko udaberrian eta udan, arren eta emeen garapen gonadalak, hilabete inguruko desfasea erakutsi dute; hori dela eta, Maiatzari zegokion arren biomasa gonadala eta Ekainari zegokion emeena gehitu behar izan ziren (sexu bakoitzaren G.F.B. maximoak jasotzen zireneko hilabeteak) gameto-ekoizpenaren kalkulu globala burutu ahal izateko.

Bestalde, 1985. urteko ekoizpen gonadala kalkulatzeko, gonadaren garapen maximoa Uztailean izan zela onartu dugu zeren, nahiz eta Uztailez geroztiko daturik ez jaso, aztertutako ale batzuk gametoak askaturik zituztena nabaria baitzen.

3.8.2.- Ugalahalegina.

Ugalahaleginaren (UA) bi formulazio kontsideratu dugu, gonadaren garapen maximoa jazotzen deneko unean gertatzen den biomasa gonadal eta biomasa osoaren arteko erlazioa (hots, $UA_1 = B_{gon} / B_{som} + B_{gon}$, maskorraren materia organikoa kenduta), lehenengoa izanik, eta denbora-epe definituan azaltzen diren ekoizpen gonadal eta ekoizpen osoaren arteko erlazioa (hots, $UA_2 = G_{gon} / G_{gon} + G_{som} + G_{mask}$), bigarrena.

Lan honetan, UA_2 balioak, aurreko atalean alpaturiko urtebeteko bi periodoetarako kalkulatu dira eta horietaz gain eré, gonadaren hazkuntzari dagozkion bi periodoetarakoak. Ikuspegi metodologikoari begira geroago eztabaidatuko denez, bi metodo hauei, ugalahaleginaren interpretazio desberdina dagokie.

3.9.- ARNAS KONTSUMOA.

3.9.1.- Arnas neurketak.

"Log Pisu osoa *vs.* Log Maskorraren altuera" eta "Log Pisu somatikoa *vs.* Log Maskorraren altuera" direlako erlazioak finkatzeko erabili ziren animaliei, arnas kontsumoa neurtu zitzaien oinaren disezioak burutu aurretik.

Uretango arnas neurketa, sistema itxian egin ziren, kontrolari zegozkion oxigeno-kontzentrazioaren beharakadak determinatuz. Errespirometroen uretango oxigeno disolbatuaren kontzentrazioa, 50 ml.-tako laginetan neurtu zen mikro-Winkler izeneko metodoaren bidez (HOAR & HICKMAN-en, 1975, lanean deskribatuta). Metodo honen eztabaida sakonak ALLE & DESTING (1934), CARPENTER (1965) eta CARRIT & CARPENTER-ek (1966) azaldu dituzte.

Aireango arnas kontsumoa 1985.-eko Maiatz, Ekain eta Uztailean soilik neurtu zen, uretango kontsumoa ezagutzeko erabiliak ziren animalia berberak erabiliz. Metodo manometrikoaren bidez burutu ziren arnas neurketak, 75 ml.-tako ganbaratako Scholander-en errespirometroak erabiliz (SCHOLANDER *et al.*, 1956).

Bai uretango kontsumoa eta bai aireangoa, lagin-egunaren mareagoran jasotako uraren tenperaturatan burutu ziren.

3.9.2.- Datuen tratamendua.

Arnas kontsumoaren datuei, bi motatako tratamendu estatistikoa aplikatu zitzaien, bakoitzak animalien aktibitate metabolikoaren ikuspegi desberdinak aztertzeko balio izan zuelarik.

Lehenengoz, arnas kontsumoaren datu indibidualak ($\mu\text{l.O}_2\text{h}^{-1}$), animalaren pisu lehorraren (mg.) funtzio exponentzial modura adierazi ziren. Aldagaien aldaketa logaritmikoari esker, $Y = a + b X$ motatako erregresio-ekuazioak daitu ahal izan ziren, Y , arnas kontsumoaren logaritmoa, X , pisu lehorraren logaritmoa, a , jatorriango ordenatua eta b , erregresio-zuzenaren malda izanik. Ondoren, uretango metabolismoari zegozkion zuzenei paralelismo-testa (ANCOVA; SOKAL & ROHLF, 1969) aplikatu zitzaien, lorturiko b balioen arteko desberdintasunen esangarritasun estatistikoa finkatzeko. Modu berean, 1985.eko Maiatz, Ekain eta Uztaillean lorturiko zuzen guztiek, uretango metabolismoari zein aireangoari zegozkienek, tratamendu estatistiko bera jasan zuten, metabolismo eta pisuaren arteko erlazioan arnas kondizioak (aireangoa edo uretangoa) eraginik ote duen finkatu ahal izateko.

Azkenik, uretango metabolismoan zenbait faktore, endogenoak (Pisua, Garapen gonadala eta Sexua) nahiz ingurune-faktoreak (Tenperatura) duten eragina finkatzeko eta kuantifikatzeko, erregresio anizkoitzeko eredua eraiki zen; ereduari, aipaturiko faktoreen eta esangura biologikoa duten haien arteko elkarrekintza funtzio modura adierazi zen oxigeno-kontsumoa (ALDERDICE, 1972). Aldagaiak, kuantitatiboak zireneko kasuetan, bere benetako balioa (Tenperatura = $^{\circ}\text{C}$ eta Indize gonadala) edo bere logaritmoa (Pisua = mg. eta Oxigeno-kontsumoa = $\mu\text{l.O}_2\text{h}^{-1}$) eman zitzaien. Sexua suertatu zen ereduari kontsideraturiko aldagai kualitatibo bakarra eta bere tratamendurako, S_1 eta S_2 izeneko bi aldagaiak diseinatu behar izan ziren. Beste aldagai guztiak (Pisua, IG, etab.) ale arrari zegozkioneko kasuetan S_1 -ak, 1 balio zuen, eta beste kasu guztietan, 0; modu berean, datuak ale emeari zegozkionean, S_2 -ak, 1 balio zuen eta beste kasuetan, 0. Tratamendu horren arauera, sexua ezin finka zitekeeneko kasuetan, bi aldagai hauek, 0 balioa hartu zuten.

"Urratsez urratsezko erregresioa" (= **Stepwise regression**) izeneko prozeduraren arauera eraiki zen erregresio anizkoitzeko eredua, BMDP pakete estatistikoaren IBM-PC (BMDP-PC) konputagailurako itzulpena erabiliz.

Urratsez urratseko erregresioaren arauera, aldagai dependentean eragin esangarria duten aldagai independenteak soilik azaltzen dira ereduari. $\alpha = 0.05$ baliorako F banaketaren balio kritikoak aldagai bakoitzari zegozkion balioekin konparatuz finkatu zen aldagaien esangarritasun estatistikoa. Hurrengo bi erizpideak ezarririz ereduak ez du onartzen aldagai berririk: Sartu gabe dauden aldagaiak, eskaturiko esangarritasun-maila azaltzen ez duteneko edo eta aldagai berriaren beste aldagaiekiko koerlazio partzial anizkoitzaren koefizienteak 0.999 (tolerantzia = 0.001) baino balio handiagoa erakusten dueneko. Bigarren erizpideari esker, informazio erredundantea sortereziz beste aldagai esangarrien eraginaren bihurtura ekar dezakeen aldagairik, ez da onartzen ereduari. Bestalde, aldagai berria sartzen den bakoitzean, modeloan onartuta dauden aldagaien esangarritasun estatistikoa, beheratu egiten da, aldagai dependentearen aldaketa gero eta aldagai independente gehiagok azaltzen baitu; jadanik sarturiko aldagairen baten esangarritasuna, eskaturiko balioz beheratzen denean, automatikoki ateratzen da modelotik, prozesuak bukatu arte segitzen delarik.

Lehenago aipatu denez, lan honetan kontsideraturiko aldagai independenteak, hurrengoak dira:

- LP : Animalien pisu lehorraren (mg.) logaritmoa
- IG : Indize gonadala = oinaren pisua x G.F.B./pisu osoa
- T : Temperatura (°C)
- S₁ eta S₂ : Sexua

eta esangura biologikoa izan dezaketen elkarrekintzak:

- LP x IG
- LP x T
- IG x T
- IG x S₁
- IG x S₂

3.10.- HAZKUNTZ ETEKIN GARBIAREN (K_2) ETA UGALKOSTUAREN (UK) KALKULUA.

3.10.1.- Hazkuntz etekin garbia.

K_2 edo NGE (Net Growth Efficiency) izenekoa, denbora-epe definituan ale batek ekoizturiko eta asimilaturiko energien arteko erlazioa da. Beraz, $K_2 = G / R = G / G + R$, non G delakoak hazkuntza azaltzen baitu eta R delakoak, gastu metabolikoa. indize hau finkatu ahal izateko, bai G, bai R, unitate berberetan (kaloria edo julioak) azaldu behar dira.

Kalkulaturiko balioei dagozkien denbora-epeak, hazkuntzaren kalkulurako erabili diren berberak izan dira; hori dela eta, lehenago erdietsiriko G balioak erabili dira. Periodo eta adin-klase bakoitzari dagozkion R delakoaren balioak, pisua, indize gonadala, sexua eta ingurune-tenperatura arnas kontsumoarekin erlazionatzen dituen erregresio anizkoitzaren eredu estatistikoz baliatuz kalkulatu dira, kasu bakoitzean aldagaien benetako balioak ekuazioan ordezkatzuz. Aztertutako populazioaren arren eta emeen arteko erlazioa 1:1-ekoa izan ez denez (ikus EMAITZAK), erlazio horren benetako balioa hartu da kontutan kalkulua egiterakoan. 1983.eko Abendu, 1984.eko Otsail eta 1984.eko Martxorako IG-ren baliorik ez zegoela kausa, $IG = -0.7951 + 0.3704 \text{ GFB}$ ($n = 15$, $r^2 = 0.9233$) ekuazioan hilabete bakoitzaren balio ertainak ordezkatzuz lortutako balio teorikoak erabili dira R-aren kalkulua burutzeko. Bestalde, animaliak paduran airean egoten direneko balio ertaina eta VO_2 aire / VO_2 ur delako erlazioa, kontutan hartu ditugu arnas kontsumo osoaren neurketa errealistaz baliatu ahal izateko.

Arnas kontsumoaren datu bolumetrikokoak ($\mu l.$) unitate energetikoetan azaltzeko, CRISP-ek (1971) proposaturiko $1 \text{ ml. } O_2 = 4.8 \text{ cal.}$ erlazioa erabili zen.

3.10.2.- Ugalkostua.

Ugalkostua BRYNE *et al.*-en (1983) formulazioaren arauera kalkulatu zen. Ugalkostuaren adierazpena hauxe da:

$$UK = 1 - [(R - (Gr + R - R^*)) / R^*],$$

non A , asimilaturiko energia, Gr , gametoen ekoizpena, R , metabolismoa eta R^* , ugaltzen ez dagoen animalia helduari legokiakkeen metabolismoa baitira. A , Gr eta R terminoak kalkulatzeko metodoa, lehenago deskribatu da, eta aurreko atalean deskribaturiko ereduaren IG , S_1 eta S_2 aldagaien eta aldagai hauetariko bat agertzen zireneko elkarrekintzen arteko eragina ezabatuz, R^* delakoaren balioa erdietsi zen. Hazkuntza, asimilazio eta K_2 direlakoetarako erabili diren denbora-epe berberetan kalkulatu dira UK-ren balioak.

4.- EMAITZAK

4.1.- TEMPERATURAREN SASOI-FLUKTUAZIOA.

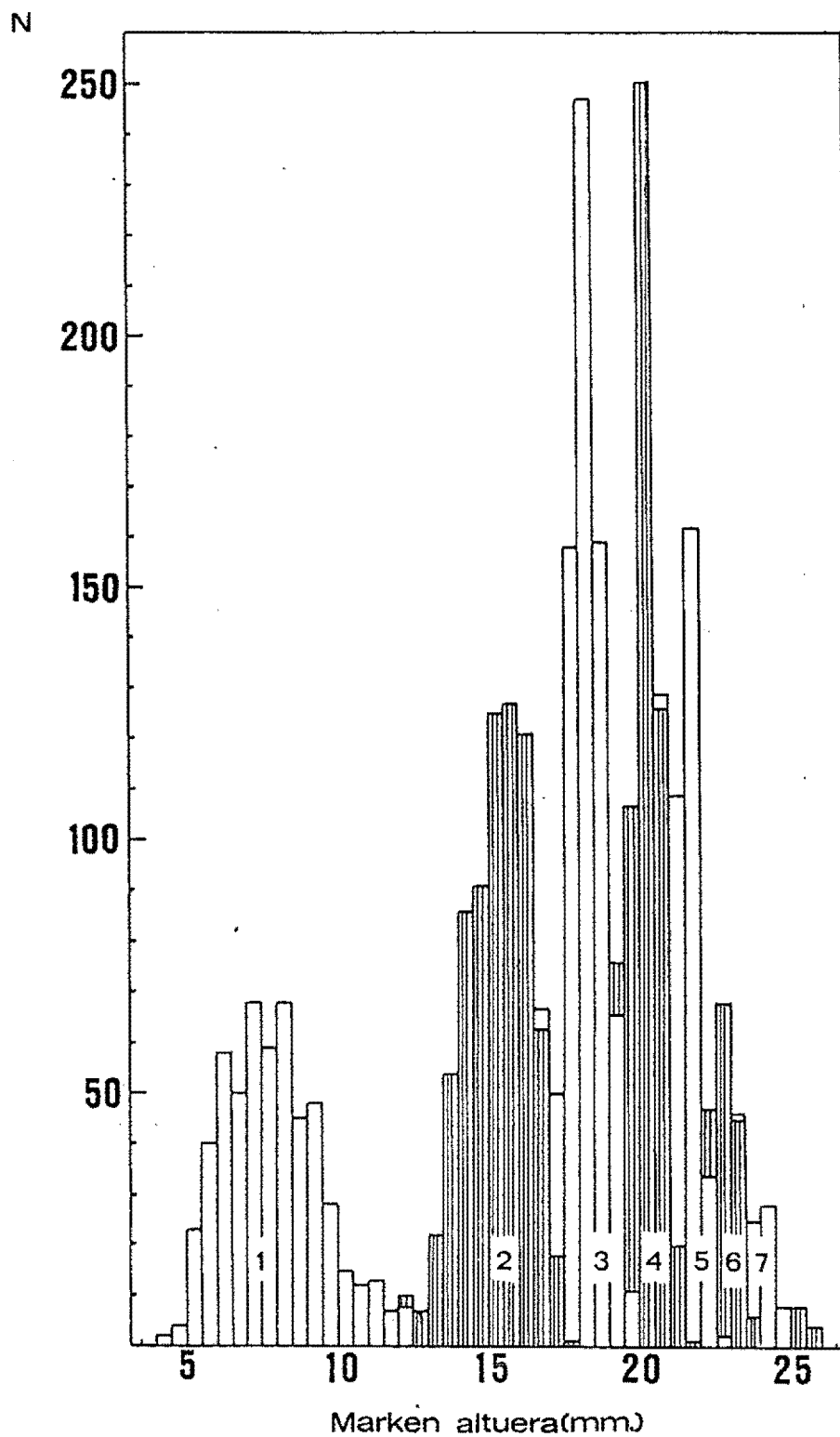
Lagintokian mareagoran jasotako uraren temperatur balioak, 14. irudian azaldu dira. Balio maximoak Uztail eta Irailaren arteko periodoan eta minimoak Abendu eta Martxoaren artekoan erakutsi dituen eredu ziklikoari dagokio behaturiko aldaketa. 1985.eko sasoi hotzaren temperaturak, bestalde, aurreko urtekoenak baino baxuagoak izan direla aipatu behar da.

4.2.- MASKORAREN HAZKUNTZA.

4.2.1.- Hazkuntz markak.

Marken altueren balioak, histograma modura adierazi dira 2. irudian. Histograman, banapen polimodal klasikoa agertu da, marka bakoitzari dagokion zabalera, ezkerretik eskubira gradualki hestutzen delarik; berori, beste bibalbio askotan ere, behatu da eta "hazkuntzaren konpentsazioa" izeneko fenomeno karakteristikoaren azalpena da. Fenomeno horren arauera, lehenengo markan izan den balioen arteko aldagarritasuna, desagertu egiten da animaliak hazten direneko neurrian. Desberdindu ohal izan zireneko marken kopurua 9 izan arren, oso animalia gutxitan agertu dira 8. eta 9. markak eta, horretaz gainera, zail samar gertatu da azken bi marka horien kokapena zehaztu. Hori dela eta, 7 hazkuntz marka baino gehiagotako maskorrak, ez dira kontutan hartu lan honetan.

MATERIAL ETA METODOAK kapituluaz azaldu zenez, marka desberdinen altuera ertainen kalkulua, belaunaldi bakoitzeko animalietan burutu zen modu independentean (1 taula). Hazkuntz marka berarako kalkulatu ziren belaunaldi desberdinei zegozkien balio ertainen arteko antzekotasuna, **Student-Neuman-Keuls** testa aplikatuz frogatu zen (SOKAL & ROHLF, 1969). Bestalde, $\alpha = 0.05$ erako desberdintasun esagarriarik aurkitu ez zenez, hazkuntz marka bakoitzerako, balio ertain bakarra kalkulatu genuen. Horrela, ez dirudi urte desberdinetan jaioetako animaliek neguetan lortzen dituzten maskorren altuerak desberdinak direnik; beraz, hazkuntz eredua, homogeneo samarra da, urteen arteko garrantzizko desberdintasunik agertu ez baita. Bestalde, urte desberdinen artean gerta daitezkeen larben ezarkuntz periodoen desfaseek ez



2. irudia

1 mm-tako tamainu-klaseetan taldekaturiko hazkuntz marken goi-
ren banapen numerikoari dagokion histograma. Identifikatu diren
marka bakoitzari (banapenean sarturiko zenbakiak) balio ertaina
ren inguruko klase-multzo bat dagokio.

I TAULA.- Belaunaldi desberdinen animaliei dagozkien marken balio ertaina eta Student-Newman-Keuls-en testa. n = neurturiko marken kopurua. $\bar{x}$ = balio ertaina (mm.). σ_n = desbiderapen estandarra. L.S.R._{0.05} = 95%-eko probabilitaterako tarte esangarri minimoa. B.D.M. = behaturiko diferentzia maximoa.

Jaiotze-urtea	1. gn marka		2. gn marka		3. gn marka		4. gn marka		5. gn marka		6. gn marka		7. gn marka	
	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$	n	$\bar{x} \pm \sigma_n$
1977 edo lehen	16	7.419 ± 1.334	16	15.181 ± 1.308	21	18.338 ± 0.544	17	20.265 ± 0.393	17	21.682 ± 0.309	21	22.967 ± 0.346	23	24.013 ± 0.235
1978	40	7.975 ± 1.295	55	15.282 ± 1.030	56	18.246 ± 0.529	56	20.257 ± 0.335	61	21.623 ± 0.380	66	22.892 ± 0.382	14	23.993 ± 0.112
1979	104	7.814 ± 1.664	130	15.343 ± 1.051	148	18.325 ± 0.539	151	20.269 ± 0.401	147	21.582 ± 0.284	37	22.881 ± 0.187		
1980	158	7.813 ± 1.524	190	15.241 ± 0.985	210	18.275 ± 0.550	194	20.230 ± 0.405	60	21.603 ± 0.249				
1981	162	7.640 ± 1.751	192	15.267 ± 0.960	192	18.185 ± 0.539	73	20.214 ± 0.361						
1982	57	8.047 ± 1.402	73	15.201 ± 1.035	45	18.069 ± 0.469								
1983	53	8.892 ± 1.737	49	15.120 ± 0.847										
1984	9	9.355 ± 1.696												

L.S.R. _{0.05} =	2.025	0.848	0.405	0.151	0.199	0.211	0.137
B.D.M. =	1.937	0.224	0.269	0.055	0.101	0.086	0.020
$\bar{x} \pm \sigma_n$ =	7.918 $\pm$ 1.645	15.260 $\pm$ 1.000	18.248 $\pm$ 0.544	20.240 $\pm$ 0.392	21.602 $\pm$ 0.308	22.902 $\pm$ 0.330	24.005 $\pm$ 0.200
n =	599	705	672	491	285	124	37

dute bizitzaren lehenengo urtean animaliek lortu dituzten tamainuaren arteko diferentzia nabaririk sorterazi, testa aplikatu zaieneko belaunaldien multzoa kontsideratuz behintzat.

4.2.2.- Hazkuntz kurbak.

Marken altuera larben ezarkuntzatik iraganiko denboraren funtzio modura adierazteko, zenbait ekuazio doitu zen; ekuazioetan, H (mm.) delakoaz t delakoaren (Abuztuko 15.etik iraganiko hilabeteak, Abuztuko 15-a $t = 0$ izanik) funtzioa den marka bakoitzaren altueraren adierazpena da. Lorturiko funtzioak, hurrengoak dira:

-Von Bertalanffy-ren kurba (RICKLEFS-en, 1967, metodoa):

$$H = 24.0352 (1 - e^{-0.073 t}),$$

non, 24.0352, Ford-Walford-en metodoaren (FORD, 1933; WALFORD, 1946) bidez lorturiko altuera infinitoa (H delakoaren balio asintotikoa) baita, 0.073, hazkuntz konstantea (K) izanik. Funtzio horretan t_0 delakoaren balioa 0 da, zeren doikuntz metodo honek, 0 ez diren H baliorik onartzen ez baitu $t = 0$ denean.

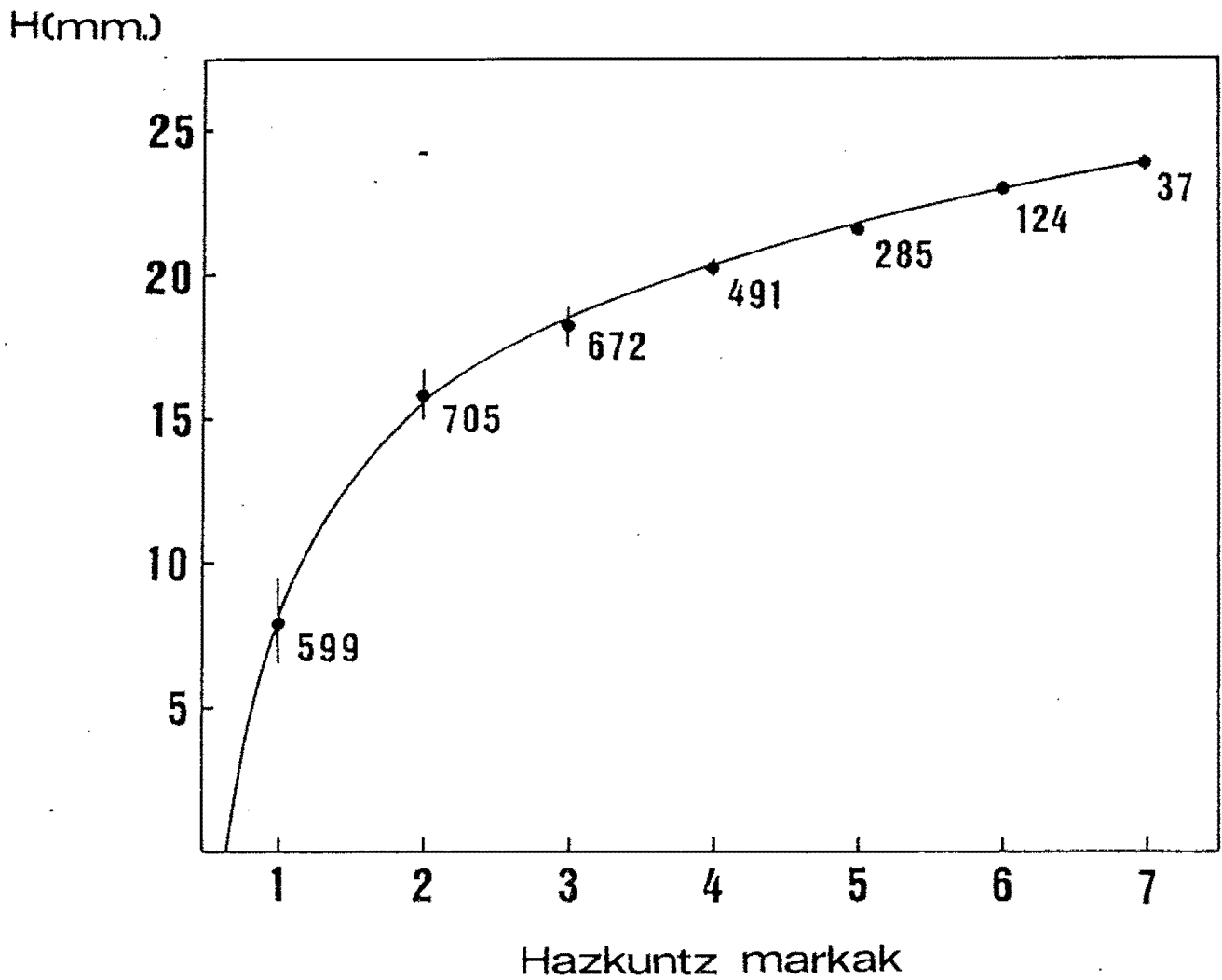
-Von Bertalanffy-ren kurba (RAFAIL-en, 1973, metodoa). Metodo iteratiboa denez, bertan kontsideratu zen H_{∞} -ren hasierako datua, aurreko kasuarena izan zen ($= 24.0352$), K delakoaren lehenengo kalkuluaren bidez, aurrekoaren (0.073) antzekoa den balioa ($= 0.0694$) erdietsi zelarik. Hala ere, lehenengo errepikapenaren ondoren, hasierakoa baino handiagoa den H_{∞} -ren zifra ($= 57.6386$) erdietsi zen, K konstanteak 0.0111 balioa hartu zuelarik. Bigarren errepikapenaren bidez, 249.437 balioa izan zuen H_{∞} delakoak eta hortik aurrera ez zen bestelako iteraziorik burutu, metodo hau baztertu zelarik.

-Polinomio kuadratikoa:

$$H = 6.699 + 0.476 t - 3.382 \cdot 10^{-3} t^2, \quad r^2 = 0.9726$$

-Funtzio exponentziala:

$$H = 4.5016 t^{0.3980}, \quad r^2 = 0.9740$$



3. irudia

2. Irudian ageri den histogramaren arauera definitu diren zazpi hazkuntz marken goieren balio ertainei doituriko hazkuntz kurba semiexponentziala.

-Funtzio semilogaritmikoa:

$$H = -1.3948 + 13.4203 \text{ Log } t, \quad r^2 = 0.9997$$

Ekuazio horien parametroak kalkulatu ondoren, funtzio desberdinetatik lorturiko H-ren balio teorikoen jatorrizko datuekiko desbiderazio kuadratikoen sumatorioetan oinarrituriko ekuazioen doikuntz egokitasunezko testa burutu zen. Sumatorio horren $\Sigma y^2 = 0.546$ balio minimoa funtzio semilogaritmikoari dagokio, beste balio guztiak polinomio kuadratikoa dagokion $\Sigma y^2 = 5.0500$ delakotik RICKLEFS-en (1967) metodoaren bidez lorturiko Von Bertalanffy-ren kurbari dagokion $\Sigma y^2 = 23.2878$ delakorainokoak izan direlarik. Beraz, Kanalako populazioaren *Cerastoderma edule*-ren aleen maskorren hazkuntza egokien azaldu duen funtzioa, semilogaritmikoa dela ondoriozta daiteke. Balio asintotikorantz jotzen ez duen funtzia denez, animalia hauek ez dute "altuera maximoa" deritzon punturik iresten (etengabeki hazten baitira) eta horrexetan datza RAFAIL-en (1973) metodoaren bidez doituriko Von Bertalanffy-ren kurban balio hori aurkitzeko ezintasuna. Hala ere, H balioen gehiketa absolutua, denborarekin beheratuz joaten da bi funtzioetan, nahiz eta kasu bakoitzeko hazkuntzaren dezelerazio-tasak mota desberdinetakoak izan (3. irudia).

4.2.3.- Sasoi-hazkuntza.

I taulan, ikerketaldian zehar bilduriko adin bakoitzeko animalien maskorren goieren balioak azaldu dira. Balio horiek, maskorraren sasoi-hazkuntzaren kurba lortzeko erabili ziren. Urtarrileko 15.aren eta hurrengo laginketa-daten artean gertaturiko goieraren gehipen-portzentaia ertainak, hurrengo funtzio semilogaritmikoaren bidez doitu ziren:

$$\% \Delta H = 68.1579 \text{ Log } t - 81.5852, \quad n = 18, \quad r^2 = 0.9419,$$

non t delakoa, Urtarrileko 15.etik iraganiko egunen adierazpena baita eta $\% \Delta H$ delakoa, berriz, maskorraren altueraren gehipena, urte osoan izango den gehiketari dagokion portzentaia gisa adierazirik (urte osoan izango den hazkuntza, aurreko atalean deskribaturiko funtziotik kalkulaturiko marka jarraituen arteko distantzia da). Ekuazio horren arauera, $\Delta H = 0\%$ denean, $t = 16$ egun ($\text{Log } t = 1.2$). Beraz, doiketa definitiboa burutzerakoan,

II TAULA.- 1983eko Abenduak 22 eta 1985eko Uztailak 2-aren arteko periodoan adin-klase bakoitzaren maskorren altueraren balio er-tainak. n = neurturiko maskorren kopurua, $\bar{x}$ = altuera ertaina, σ_n = desbiderapen ertaina. Hazkuntz marka berrien agerpena nabari de-neko momentua lerro bertikalak seinalatzen du.

Adin- -klasea	1983- XII-22	1984- II- 5	1984- III-18	1984- IV-17	1984- V-17	1984- VI-13
	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$
1	---	---	1 10.90 *	---	---	3 13.17 $\pm$ 0.30
2	12 18.29 $\pm$ 0.78	8 18.20 $\pm$ 0.42	---	4 16.48 $\pm$ 0.95	2 17.75 $\pm$ 0.59	3 17.50 $\pm$ 0.57
3	16 20.19 $\pm$ 0.59	13 20.18 $\pm$ 0.53	---	11 19.11 $\pm$ 0.66	18 19.44 $\pm$ 0.67	15 19.93 $\pm$ 0.77
4	12 21.65 $\pm$ 0.30	8 21.63 $\pm$ 0.54	9 20.68 $\pm$ 0.36	8 20.91 $\pm$ 0.43	13 21.51 $\pm$ 0.42	15 21.26 $\pm$ 0.44
5	---	2 22.60 $\pm$ 0.40	5 22.24 $\pm$ 0.48	4 22.38 $\pm$ 0.18	13 22.56 $\pm$ 0.48	9 22.30 $\pm$ 0.27
6	---	---	6 23.38 $\pm$ 0.25	1 23.20	2 23.30 $\pm$ 0.60	---

Adin- -klasea	1984- VII-11	1984-VIII-27	1984- IX-27	1984- X-25	1984- XI-26	1984- XII-26
	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$
1	4 14.35 $\pm$ 1.14	1 14.30	3 14.57 $\pm$ 2.05	---	---	---
2	7 17.64 $\pm$ 1.11	---	3 18.20 $\pm$ 0.36	---	2 18.65 $\pm$ 0.15	6 18.43 $\pm$ 0.48
3	8 19.98 $\pm$ 0.54	12 19.73 $\pm$ 9.64	8 19.64 $\pm$ 0.22	9 19.98 $\pm$ 0.56	---	20 20.19 $\pm$ 0.32
4	10 21.51 $\pm$ 0.49	13 21.22 $\pm$ 0.34	15 21.44 $\pm$ 0.41	16 21.38 $\pm$ 0.38	16 21.57 $\pm$ 0.25	15 21.54 $\pm$ 0.30
5	2 22.70 $\pm$ 0.20	12 22.53 $\pm$ 0.27	4 22.73 $\pm$ 0.39	17 22.62 $\pm$ 0.30	15 22.77 $\pm$ 0.31	17 22.78 $\pm$ 0.24
6	7 23.46 $\pm$ 0.29	7 23.61 $\pm$ 0.46	6 23.88 $\pm$ 0.30	9 23.61 $\pm$ 0.31	7 23.84 $\pm$ 0.29	3 24.07 $\pm$ 0.09

Adin- -klasea	1985- I-26	1985- II-21	1985- III-22	1985- V- 6	1985- VI-17	1985- VII- 2
	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$	n $\bar{x}$ $\pm \sigma_n$
1	---	2 10.40 $\pm$ 3.10	---	4 13.73 $\pm$ 0.59	---	4 14.03 $\pm$ 1.10
2	8 18.20 $\pm$ 0.47	3 16.37 $\pm$ 0.78	3 16.97 $\pm$ 0.12	8 17.05 $\pm$ 0.84	9 17.44 $\pm$ 0.90	30 17.73 $\pm$ 0.52
3	20 20.23 $\pm$ 0.40	5 18.76 $\pm$ 0.59	8 19.00 $\pm$ 0.34	11 19.53 $\pm$ 0.66	5 19.62 $\pm$ 0.21	8 19.65 $\pm$ 0.44
4	16 21.63 $\pm$ 0.33	18 20.57 $\pm$ 0.30	13 20.87 $\pm$ 0.39	9 21.07 $\pm$ 0.31	9 21.31 $\pm$ 0.26	5 21.30 $\pm$ 0.36
5	14 22.89 $\pm$ 0.24	9 21.99 $\pm$ 0.20	10 22.21 $\pm$ 0.22	14 22.39 $\pm$ 0.29	8 22.43 $\pm$ 0.33	3 22.53 $\pm$ 0.05
6	3 24.00 $\pm$ 0.08	10 23.16 $\pm$ 0.17	3 23.16 $\pm$ 0.09	7 23.33 $\pm$ 0.21	5 23.44 $\pm$ 0.10	1 23.60

Urtarrileko 31.a hartu zen hazkuntza hasten deneko data aproxiatu modura.

Lorturiko kurbaren parametroak, hurrengoak izan ziren:

$$a = -88.8456$$

$$b_1 = 79.9420 \pm 5.1750 \quad (p \leq 0.001)$$

$$b_2 = -1.7170 \pm 1.5207 \quad (p \leq 0.05)$$

$$n = 89, \quad r^2 = 0.9469$$

non b_1 delakoa, denboraren logaritmoaren koefizienteak (denbora = Urtarrileko 15.etik iraganiko egunak), eta b_2 delakoa, denboraren logaritmoaren eta animalien adinaren (maskorren marken kopurua) arteko elkarrekintza baita. Koefiziente bakoitzari dagokion 95%-tako konfidantza mugak ere, azalduak dira. Adina delako aldagaia, baztertu egin zen, zeren bere koefizienteak $\alpha = 0.05$ -erako esangarritasun estatistikoa erakutsi ez baitzuen (SNEDECOR & COCHRAN, 1967). Elkarrekintza terminoari dagokion zeinu negatiboa, denboraren eragina animalia hazten deneko neurrian gutxituz joaten delako adierazpena da eta, ondorioz, animalia gazteen hazkuntzaren sasotasuna zaharrena baino nabariagoa delakoa. b_2 delakoaren esangarritasun estatistiko baxua ($0.001 < p < 0.05$) eta geroko kalkuluetan berak sorteraiziko lukeen konplexutasuna direla eta, ez zen adinaren eragina kontutan hartu eta, ondorioz, sasoi-hazkuntzaren eredu bera atxeki zitzaien adin-klase guztiei.

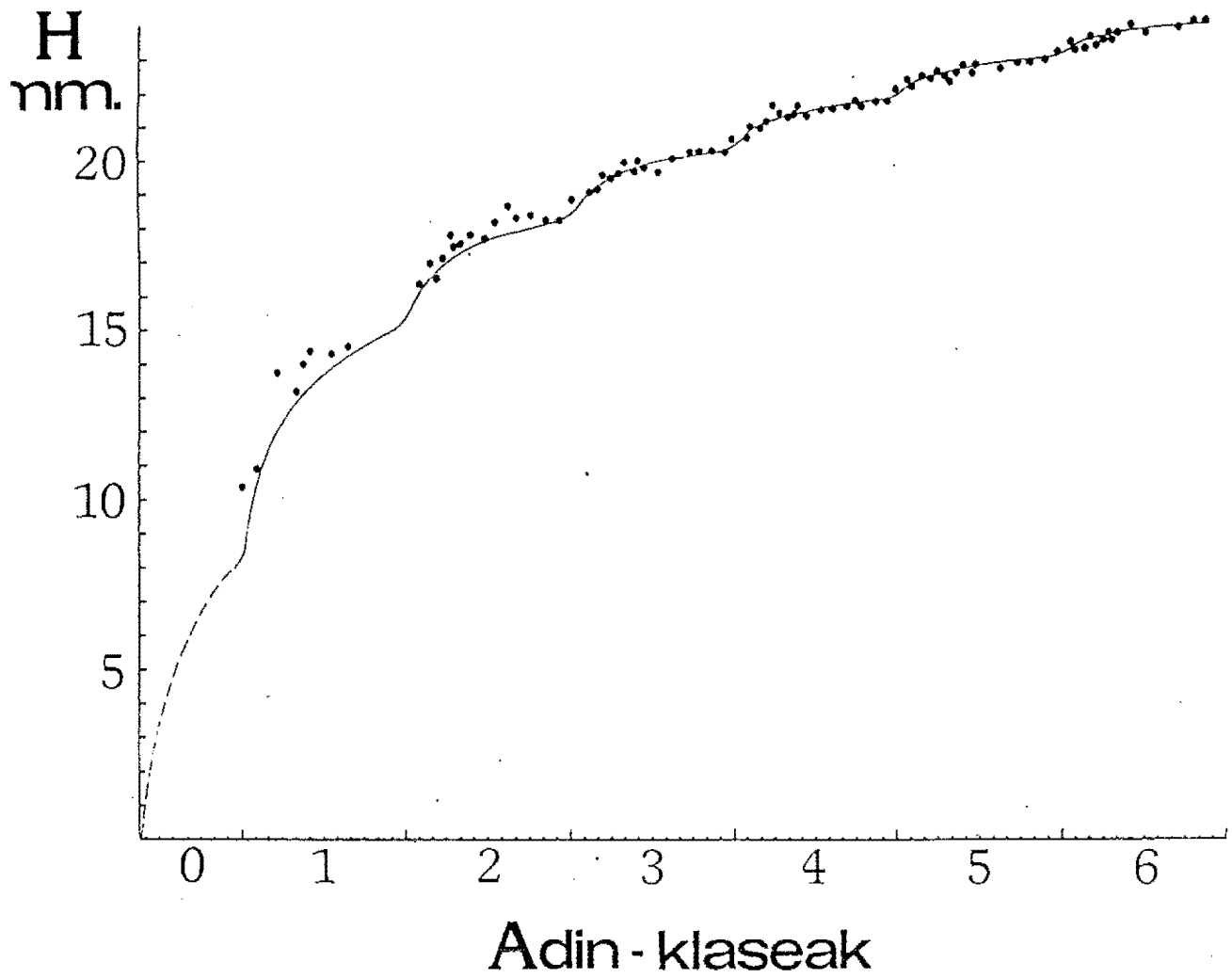
Elkarrekintza terminoa baztertu ondoren geratu den ekuazioa, hurrengoa da:

$$\% \Delta H = -87.6434 + 72.9450 \cdot 5.2010 \log t \quad (n = 89, r^2 = 0.9025)$$

$t = 0$ egun, urte bakoitzaren Urtarrileko 31.ari dagokiola kontsideratuz.

4. irudian, animalien bizitza osoari eta sasoi-hazkuntzari dagozkien kurbak gonbinatu dira. 3. irudian azaldu den funtzioan, sasoi-hazkuntzaren kurbatik lorturiko datuak tartekatu dira, altueraren gehipen-portzentaiaren balioak, datu errealek bihurturik.

Hazkuntza intentsoena, urte bakoitzeko neguaren bukaeran eta udaberrian agitzen da, udan zehar murriztu eta udazken eta neguaren hasieran minimo suertatzen delarik. Sasoi-hazkuntza



4. Irudia

Marken kokapena finkatzeko erabili den funtzioa (3. Irudia) eta maskorraren sasoi-hazkuntzarena konbinatuz gertatzen den hazkuntz kurba orokorra.

delako fenomenoa da, hain zuzen ere, hazkuntz marken agerpena sorteraizten duena.

4.2.4.- Maskorraren edukin organikoa.

Lan honetan aztertutako animalien maskorraren materia organikoaren edukin ertaina, pisu osoaren 3.87%-takoa ($\sigma_n = 0.51$, $n = 237$) izan da eta pisu osoaren eta altueraren arteko erlazio alometrikoa, hurrengoa:

$$\text{Log Pmask} = 2.8249 \text{ Log H} - 0.4463 \quad (n = 230, r^2 = 0.8819)$$

non Log Pmask delakoa, maskorraren pisu osoaren logaritmo dezimala (mg.) baita eta Log H, altueraren logaritmoa izanik. Edozein maskorraren altuera ezagutuz, bere materia organikoaren pisua kalkula daiteke aurreko datuen bidez eta, ondorioz, periodo ezagunerako maskorraren hazkuntza lineala kalkulatu eta gero, periodo horretan gertatu den materia organikoaren gehikuntza ere, ezagut daiteke.

4.3.- BIOMASAREN SASOI-ALDAKETAK.

4.3.1.- Erlazio alometrikoak.

Animalien pisu lehor osoa (mg.) eta maskorraren altuera (mm.) elkarrekin erlazionatzen dituzten erregresio-ekuazioen parametroak eta pisu somatiko eta altueraren artekoenak III eta IV tauletan erakutsi dira hurrenez hurren. Zuzen-multzo osoari aplikaturiko kobariantz analisiaren emaitzen arauera b balioen arteko diferentziak $\alpha = 0.05$ -erako esangarriak dira (baina ez $\alpha = 0.001$ -erako). Hala ere, urteko sasoi diferentziatuei dagozkien bi zuzen-kopuruei aplikaturiko analisiak, bi talde horien zuzenen b balioen arteko desberdintasunak esangarriak ez direla adierazi digu. Beraz, A (udaren bukaera, udazken eta neguaren hasieraren hilabeteetara dagokiena) eta B taldeei (neguaren amaiera, udaberri eta udaren hasieraren hilabeteetara) $\bar{b}$ balio bana dagokie.

Lortutako bi b balioen arauera ($\bar{b}_A = 3.3366$ eta $\bar{b}_B = 2.7605$), maskorraren tamainu desberdinetako animalien pisu-diferentziak, udazken eta neguko hilabeteetan handiagoak izan

III TAULA.- LPt vs. LH erregresio-ekuazio linealen parametro estatistikoak. LPt = Gorputzaren pisu lehor totalaren logaritmo dezimala (mg.) eta LH = Maskorraren altueraren logaritmo dezimala (mm.). a = jatorriango ordenatua, b = zuzenaren malda, r^2 = determinazio-koefizientea eta n = datuen bikoteen kopurua.

<u>Data</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>r^2</u>	<u>n</u>
1983- XII-22	-2.4942	3.4120	0.7599	30
1984- II- 5	-3.0116	3.7825	0.9139	15
1984- III-18	-1.8603	2.9429	0.9180	16
1984- IV-17	-1.5039	2.6714	0.8248	17
1984- V-17	-1.9887	3.0717	0.8259	17
1984- VI-13	-2.1678	3.1870	0.9608	18
1984- VII-11	-1.5937	2.7405	0.8272	18
1984-VIII-27	-2.9200	3.7254	0.9057	18
1984- IX-27	-1.3490	2.4740	0.8562	16
1984- X-25	-2.8727	3.5923	0.8010	17
1984- XI-26	-2.4445	3.2837	0.8010	17
1984- XII-26	-2.4292	3.2112	0.7543	18
1985- I-26	-2.3101	3.1222	0.8086	17
1985- II-21	-1.6995	2.6613	0.8957	18
1985- III-22	-1.5714	2.6202	0.5759	17
1985- V- 6	-1.7479	2.7860	0.9272	18
1985- VI-17	-1.3021	2.4849	0.8343	17
1985- VII- 2	-1.3805	2.6030	0.9016	41

IV TAULA.- LPsom vs. LH erregresio-zuzenen parametro estatistikoa. LPsom = ehun somatikoaren pisu lehorraren logaritmo dezimala (mg.) eta LH = maskorraren altueraren logaritmo dezimala (mg.) a, b, r^2 eta n, idem III TAULA.

<u>Data</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>r^2</u>	<u>n</u>
1984- IV-17	-2.0231	3.0348	0.9185	15
1984- V-17	-1.5139	2.6770	0.8495	14
1984- VI-13	-2.1134	3.1160	0.9530	18
1984- VII-11	-1.4567	2.6249	0.7974	18
1984-VIII-27	-2.9274	3.7264	0.9099	18
1984- IX-27	-1.3191	2.4508	0.8551	16
1984- X-25	-2.8727	3.5923	0.8010	17
1984- XI-26	-2.4445	3.2837	0.8010	17
1984- XII-26	-2.4292	3.2112	0.7543	18
1985- I-26	-2.3101	3.1222	0.8086	17
1985- II-21	-1.6995	2.6613	0.8957	18
1985- III-22	-1.3646	2.4511	0.7770	16
1985- V- 6	-1.7647	2.7910	0.9176	17
1985- VI-17	-1.3268	2.4840	0.8328	17
1985- VII- 2	-1.3832	2.5656	0.9157	19

V TAULA.- LPt vs. LH eta LPsom vs. LH zuzenen talde osoari aplikaturiko Kobariantz Analisiaren (ANCOVA) emaitzak eta erdietsiriko malda ponderatuen balioak. A taldea, 1983.eko Abendu, 1984.eko Otsail, Abuztu, Irail, Urri, Azaro eta Abendu, eta 1985.eko Urtarrilari dagokie. B taldea, 1984.eko Martxo, Apiril, Maiatz, Ekain eta Uztail, eta 1985.eko Otsail, Martxo, Maiatz, Ekain eta Uztailari dagokie. E.G. = Esangarritasun gabeko diferentziak.

<u>Terminoak</u>	<u>Fs</u>	<u>a.g.</u>	<u>Esangarritasun estatistikoa</u>
Osoa	1.85	28,200	0.001 < p < 0.05 Malda ponderatua $\bar{\sigma} = 2.8951$
A taldea	1.42	9,162	p > 0.05 (E.G.) Malda ponderatua $\bar{\sigma}_A = 3.3366$
B taldea	0.89	17,308	p > 0.05 (E.G.) Malda ponderatua $\bar{\sigma}_B = 2.7605$

dira udaberri eta udakoetan baino. Geroago ikusiko denez, A taldeko zuzenei dagozkieneko hilabeteetan, biomasa-galerak pairatu dituzte animaliek; B taldekoei dagozkienekoetan, ordea, alderantzizkoa gertatu da. Beraz, $\bar{x}$ balioen joera diferentziatu horrek, honakoa adierazi digu: animalia txikien biomasa-irabazpen eta galerak handietan baino intentsitate handiagoz suertatu direla, ondorioz, pisuaren fluktuazio erlatiboak handiagoak izan direlarik.

4.3.2.- Pisu lehor osoaren eta pisu somatikoaren sasoi-aldaketa.

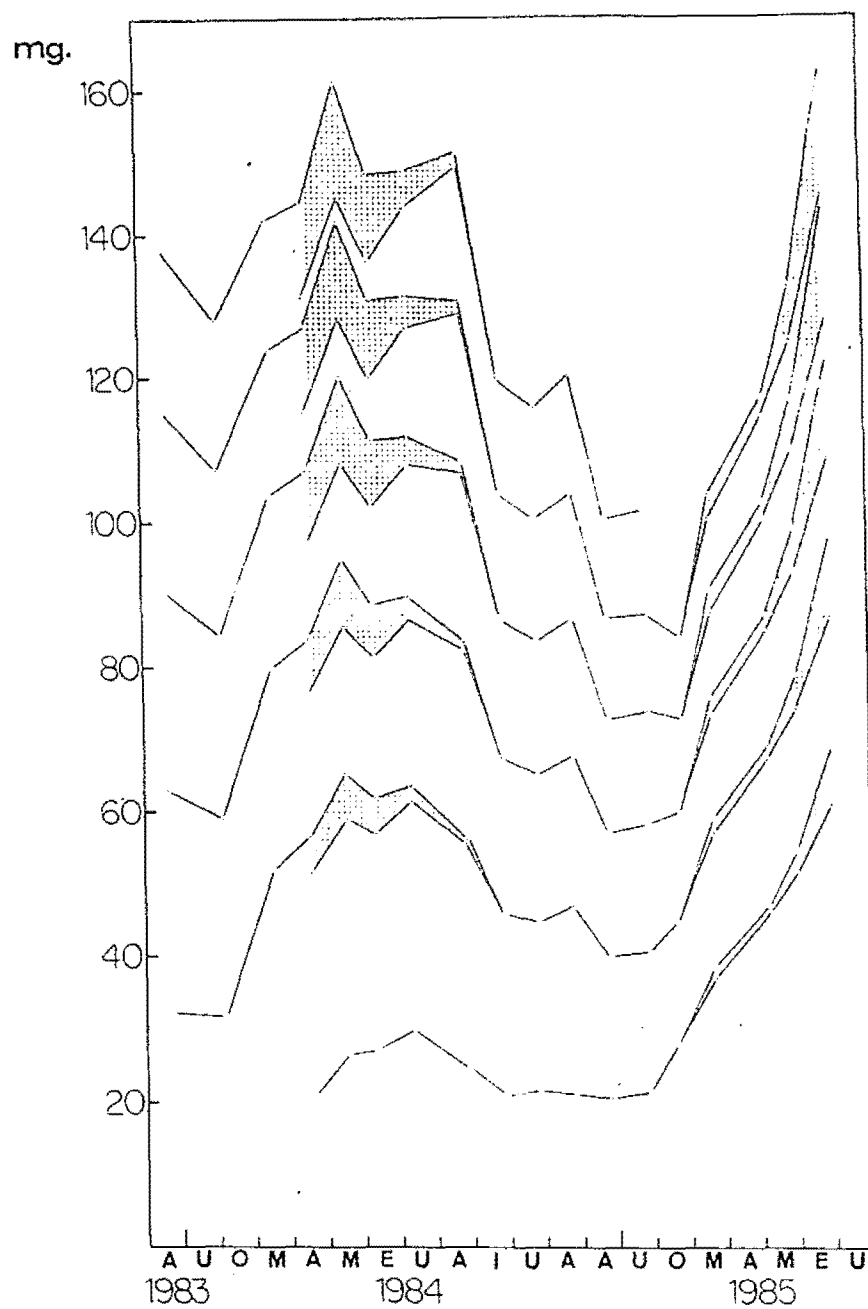
Kobariantz analisia ($\alpha = 0.05$) burutu ondoren ber kalkulatu diren $\bar{a}$ balioak, VI taulan azaldu dira. Data bakoitzean adin bakoitzari dagozkien H balioen eta ber kalkulaturiko $\bar{x}$ eta $\bar{a}$ balioek definitu dituzten erregresio-zuzenen bidez, 1983.eko Abendu eta 1985.eko Uztailaren artean izan den pisu osoaren aldaketaren kurbak eta 1984.eko Apiril eta 1985.eko Uztailaren artean izan den pisu somatikoarenak finkatu izan dira.

Lehenengo sei adin-klaseetarako pisu osoaren eta pisu somatikoaren aldaketak adierazi dira 5. irudian. Alde ilunak, bi pisuen arteko diferentzia, hots, pisu gonadala, azaldu du. Abuztu eta Otsailaren arteko periodoan ehun gonadalik ez dagoenez, bi pisuren adierazle den kurba bakarra dago eta geroko atal batetan ugaltzikloarekin batera aztertuko denez, pisu somatikoaren aldaketetaz arituko gara kapitulu honetan.

Pisu somatikoaren balio maximoak, 1984.eko Maiatz eta Abuztuaren arteko periodoari eta 1985.eko Uztailari dagozkie, bi urteak konparatzen direnean antzeko balio absolutuak izanik. 1984.eko Maiatzean balio maximoak lortu direnez, bi hilabeteetako desfasea dago, 1985. urtean pisu maximoak lortzen direneko garalarai dagokionez. Izan ere, lehenengo adin-klaseetan argiago suertatu da fenomeno hori, zeren LPsom *vs.* LH erlazioaren maldaren gehipenena nabaritu den Abuztuko maximoaren desagertpena jazo balta (ikus VI taula). Beste alde batetik, 1984.eko Otsail eta Abuztuan eta 1985.eko Urtarril eta Otsaillean agerturiko balio minimoek dagokienez, bi neguen artean agitu den magnitude-desberdintasuna izan da gertaerarik garrantzitsuena, bigarren neguko pisuak askoz ere baxuagoak izanik. Bestalde, fenomeno hori nabariagoa izan da animalia handietan, 1984.eko

VI TAULA.- III. eta IV. Tauletan agerturiko Lpt vs. LH eta Lpsom vs. LH erregresio-zuzenei aplikaturiko kobariantz analisiaren (ANCOVA) ondoren lortu diren malda ponderatuak (b) erabiliz birkalkulaturiko $\bar{a}$ balioak.

Data	$p \geq 0.05$				$p \geq 0.001$			
	$\bar{b}$	Lpt vs. LH	Lpsom vs. LH		$\bar{b}$	Lpt vs. LH	Lpsom vs. LH	
1983- XII-22	3.3365	-2.3955	-----		2.8951	-1.8177	-----	
1984- II- 5	3.3365	-2.4313	-----	A	2.8951	-1.8568	-----	
1984- III-18	2.7605	-1.6200	-----		2.8951	-1.7974	-----	
1984- IV-17	2.7605	-1.6205	-1.6623		2.8951	-1.7968	-1.8394	
1984- V-17	2.7605	-1.5782	-1.6237	B	2.8951	-1.7557	-1.8006	
1984- VI-13	2.7605	-1.6179	-1.6551		2.8951	-1.7914	-1.8286	
1984- VII-11	2.7605	-1.6201	-1.6357		2.8951	-1.7977	-1.8133	
1984-VIII-27	3.3365	-2.4087	-2.4148		2.8951	-1.8282	-1.8343	
1984- IX-27	3.3365	-2.5198	-2.5109		2.8951	-1.9156	-1.9169	
1984- X-25	3.3365	-2.5287	-2.5287		2.8951	-1.9348	-1.9348	
1984- XI-26	3.3365	-2.5151	-2.5151	A	2.8951	-1.9252	-1.9252	
1984- XII-26	3.3365	-2.5960	-2.5960		2.8951	-2.0088	-2.0088	
1985- I-26	3.3365	-2.5921	-2.5921		2.8951	-2.0114	-2.0114	
1985- II-21	2.7605	-1.8296	-1.8296		2.8951	-2.0062	-2.0062	
1985- III-22	2.7605	-1.7567	-1.7721		2.8951	-1.9344	-1.9494	
1985- V- 6	2.7605	-1.7150	-1.7254	B	2.8951	-1.8889	-1.8986	
1985- VI-17	2.7605	-1.6658	-1.6917		2.8951	-1.8434	-1.8692	
1985- VII- 2	2.7605	-1.5792	-1.6307		2.8951	-1.7489	-1.8016	



5. Irudia

Biomasa somatiko eta biomasa gonadalaren (zona iluna) sasoi-aldaketak. 1, 2, 3, 4, 5 eta 6 adin-klaseen animalia estandarretarako datuak. Epea : 1983/XII--1985/VII.

udaberriko animalia txikien hazkuntza intentsagoa izan baita.

Azkenik, Kanalak populazioen berberetxoen hazkuntza somatikoa udaberrian, beste sasietan baino intentsago agitu dela azpimarratu behar da; gainera, 1985.eko udaberrian aurreko urtearenean baino gehikuntza somatiko handiagoa izan da eta horregatik, 1984.ean lorturiko balio maximoak, berlortu ahal izan dira 1985.ean, nahiz eta aurreko neguetako balioak oso ezberdinak izan.

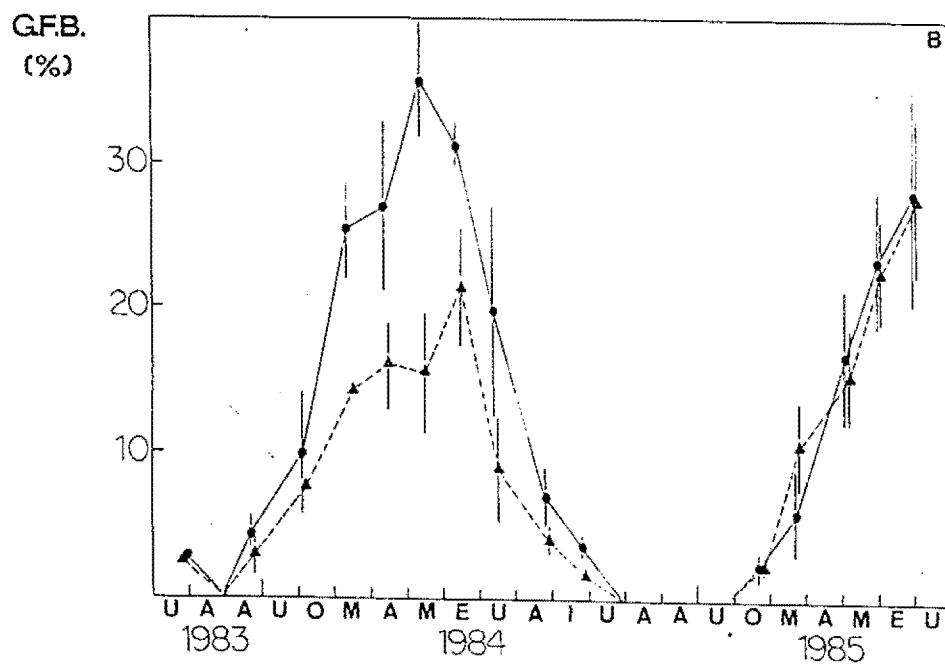
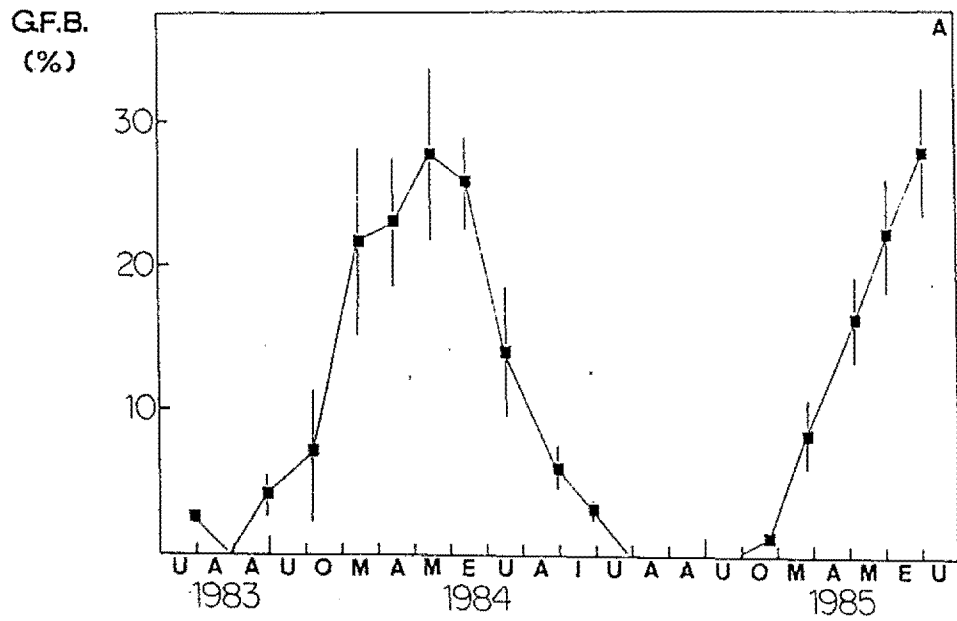
4.4.- UGALZIKLOA ETA HAZKUNTZA GONADALA.

Gonadak aztertu izan zireneko 270 animalietatik, 81. sexu identifikagaitz, 105 ale ar eta 84 emeak izan ziren, ♂:♀ erlazioa 1.25-ekoa izanik.

4.4.1.- Gametaen Frakzio Bolumetriko eta Indize gonadalararen sasoi-aldaketa.

Oinaren GFB-aren 1983.eko Urriaren eta 1985.eko Uztailaren arteko periodoan zeharreko aldaketa, 6. irudian azaldu dugu, madurazio gonadaleko bi periodoak erakutsi direlarik. Lehenengoaren GFB-aren hasierako gehiketa (6A. irudia) 1983.eko Azaro/Abenduan agitu da; bigarrenarena, ordea, ez da 1985.eko Otsail/Martxora arte suertatu, beraz, gonada-garapenaren hasierari dagokion 2-3 hilabetetako desfasea izan delarik.

Bestalde, aztertutako lehenengo periodoan, ale arren eta emeen gametogenesiaren bilakaera, desberdin samarra izan da, arrek GFB-aren balio altuagoak erakutsirik eta emeen errutaldia, arrena baino hilabetez geroago suertatu delarik. Maiatzetik (arrek) eta Ekainetik (emeak) aurrera GFB-a, beheratu egin da errutaldiaren eta askatu ez diren gametoen berxurgaketaren ondorioz. Horrela, Irailean agitu dira GFB-aren balio minimoak eta 1985.eko Otsailean gauzatu den gametogenesi berria hasi arte, geldialdi sexualaren egoera mantendu da. Bigarren garapen gonadal horretan zehar arrek eta emeek erakutsi dituzten bilakaera-graduak, elkarren antzekoa izan dira, gametoen heldutasuna Uztaillean lortu delarik. Nahiz eta 1985.eko Uztailetik geroztiko daturik ez izan, bi sexuetaiko animalien gonadak hutsik aurketzea, errutaldiaren erakusletzat jo dugu eta horregatik, 1985.eko garapen gonadal maximoko hilabetea Uztaila dela kontsideratu dugu.



6. Irudia

Gametoen Frakzio Bolumetrikokoaren (G.F.B.) aldaketak (2 x:Ertai
nen errore estandarrek). Epea : 1983/X--1985/VII.

A.- Aztertuturiko ale guztien balio ertainak.

B.- Ale arren (●—●) eta ale emeen (▲---▲)

G.F.B.-aren balioak.

GFB-aren balio ertainen desbiderazio estandarren magnitudeak, data berean eta sexu bereko animalietan izan diren garapen gonadalaren gradu desberdinen adierazpen dira. Beraz, gonadaren helketa eta batez ere, errutaldia, aleen arteko aldagarritasun handia erakutsi duten prozesuak dira, azterturiko populazioan modu sinkronikoan agitu ez direla adierazirik.

1984.eko Apiril/1985.eko Uztailera periodoan zehar Indize gonadalak ($IG = \text{Oinaren pisua} \times GFB / \text{Pisu osoa}$) erakutsi dituen balioak, VI taulan azaldu dira. GIESE-ren (1959) eritziz, horixe da ornogabe itsastarren ugazkiloa finkatzeko indizerik egokiena. IG eta GFB-aren sasoi-aldaketek, antzeko joera erakutsi dute balna heldutasun gonadalak gertatu direneko uneei dagozkien diferentziak ere, azaldu dituzte. Berez, GFB-aren balio globalak kontutan hartuz, 1984.eko balio maximoa, Maiatzean suertatu da; IG-ari dagokiona, ordea, Ekainean. Diferentzia horiek ulertu ahal izateko, bi parametroak indizeak, eta ondorioz, magnitude erlatiboak direla hartu behar da kontutan, zeren hazkuntza gonadalaren sasoiaren zehar ehun somatikoak erakutsi dituen aldaketek kasu bakoitzean eragin desberdinak izan baitituzte.

Kasu honetan, eta gonadaren behaketa histologikoaren arauera, ugazkiloaren gertaeren sekuentziazioa (gametogenesiaren hasiera, gametoen madurazioa, errutaldia eta askatu ez den material gonadalaren berxurgapena), GFB-ak adierazi du modu zehatzagoan. Beraz, GFB-aren balioetan oinarrituriko ugazkiloaren deskribapena deritzogu egokien, nahiz eta Indize gonadalaren balioek animalien biomasa osotik ehun gonadalen portzentaia adierazi. Lehen azalduko madurazio eta garapen gonadalaren prozesuek ezaugarri desberdinak erakutsi arren, indize horrek, antzeko balio maximoak erakutsi ditu azterturiko bi periodoetan.

4.4.2.- Hazkuntza gonadala.

VI taulan azaldu diren erregresio-zuzenetatik lorturiko hazkuntza gonadalaren datuak, 5. irudian errepresentatu dira azterturiko bi ugazkiloetarako.

Irudi horrek azaldu duenaren arauera eta aurreko atalean deskribaturiko datuak kontutan hartuz, *C. edulis*-ren populazio honen aleen hazkuntza somatikoak, maskorren hazkuntza eta hazkuntza gonadala batera gertatzen direla baieztatu daiteke.

Energi unitateetan adierazitako hazkuntza gonadalaren balioak, hazkuntza totala osaturik maskorren hazkuntzari eta hazkuntza somatikoari dagozkien bestelako terminoekin batera

VII TAULA.- 1984.ko Apiril eta 1985.eko Uztailaren arteko periodoan Indize gonadalak hartu dituen balio ertainak. I.G. =
= Oinaren pisua x G.F.B. / Gorputzaren pisu osoa.

<u>Data</u>	<u>$\bar{x}$</u>	<u>G n</u>	<u>n</u>
1984- IV-17	5.82	3.58	15
1984- V-17	7.60	3.95	14
1984- VI-13	8.56	3.39	17
1984- VII-11	3.53	2.62	18
1984-VIII-27	1.37	1.15	18
1984- IX-27	0.42	0.24	16
1984- X-25	0.01	----	--
1984- XI-26	0.01	----	--
1984- XII-26	0.01	----	--
1985- I-26	0.01	----	--
1985- II-21	0.09	0.13	13
1985- III-22	1.46	1.28	16
1985- V- 6	2.72	1.83	17
1985- VI-17	5.74	2.91	17
1985- VII- 2	8.21	3.44	19

aztertuko ditugu geroko atal batetan (4.6.)

4.5.- KONPOSAKETA BIOKIMIKOA.

Ehunen konposaketa biokimikoa, proteinen (IX taula) eta lipidoen (XI taula) edukin portzentualetatik eta LHauts *vs.* LP (VIII taula), LHSP *vs.* LP (X taula) eta LKh *vs.* LP (XII taula) erregresio-zuzenetatik abiatuz finkatu da. Adin-klase desberdinetan eta 1983.eko Abendu/1985.eko Uztailera periodoan zehar osagai biokimiko bakoitzak erakutsi dituen kantitate absolutuak, bestalde, XIII, XIV, XV, XVI eta XVII tauletan azaldu dira. Erauzketan erabilitako pisu lehor osoaren 83% ingurukoa den berlortze-portzentaia kalkulatu zen kasu guztietan.

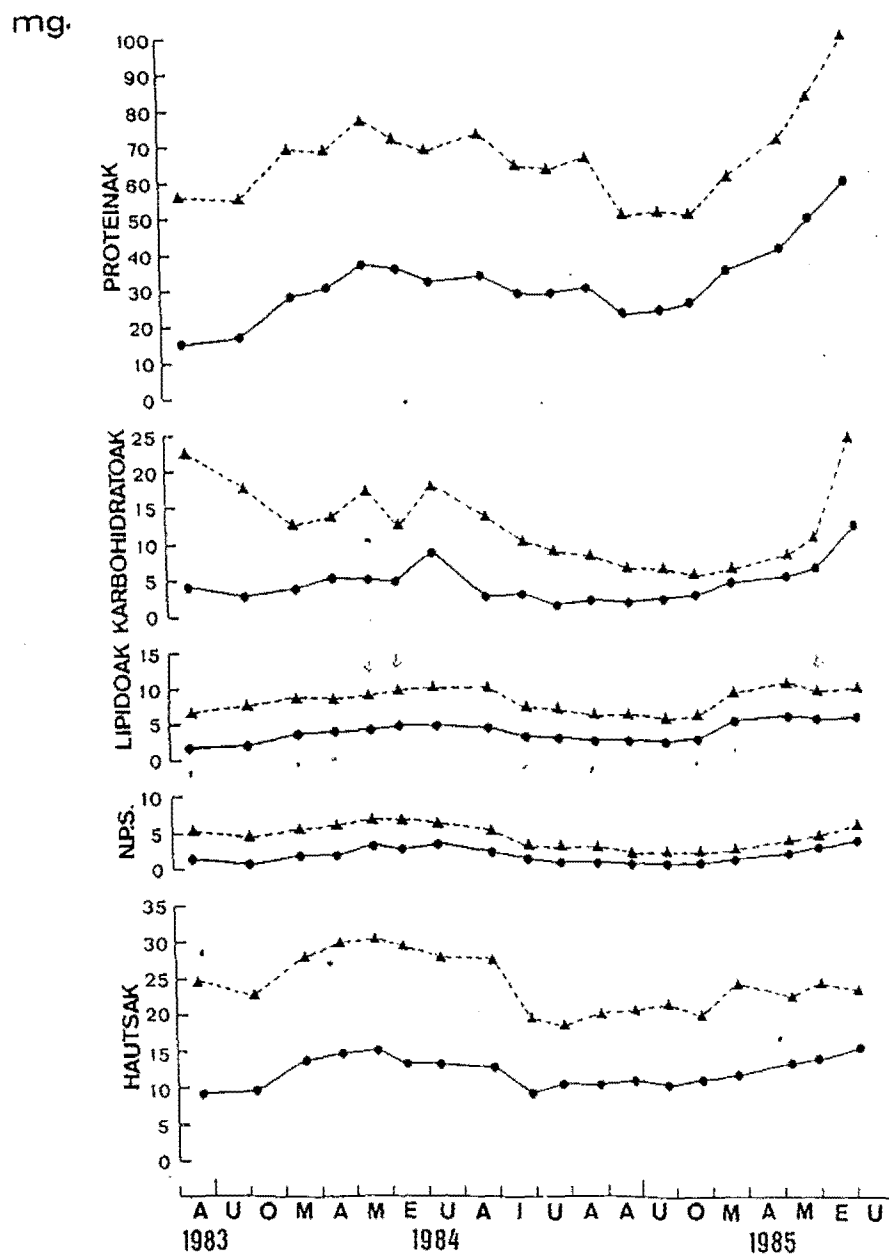
Berlortu ez zen pisuaren portzentaia bat, nolabaiteko hidratazio-graduari datxekioke, nahiz eta hidratazioaren kontrako neurriak hartuak izan (BEUKEMA & DeBRUIN, 1979). Bestalde, LOWRY *et al.*-en (1951) proteinak erausteko metodoak, osagai horren azpiestimazioa ekar dezake. Hala ere, GIESE-ren (1967) eritziz, bera da proteinak erauzteko metodarik egokiena, zeren nitrogeno totala proteina bihurtzeko behar den konbertsio-faktorearen erabilera arbitrario samar suertatzen baita. Izan ere, bigarren metodo horren bidez, 100%-tako berlortze-portzentaia ezerrealistak erdietsi dira zenbaitetan, eta edozein kasutan, oso emaitza aldagarriak izan dira.

Karbohidrato total, lipido eta ninhidrinarekiko substantzia positiboen erauzketetarako teknikak, ez dute horrelako arazorik eramaten eta 95%-takoa baino altuagoko berlortze-portzentaia lortu ohi dira (NEWELL, 1977; SHUMWAY *et al.*; 1977; BEUKEMA & DeBRUIN, 1979).

Adierazpen grafikoak gauzatu eta ehunaren edukin kalorikoa kalkulatzekoan, osagai bakoitzaren kantitateak, 100%-tako berlortze-portzentaia teorikorako zuzendu izan ziren.

4.5.1.- Hautsak (Material inorganikoa).

LHauts *vs.* LP erregresio-ekuazioen bidez (VIII taula), adin-klase desberdinetako animalia estandarren ehun frakzio inorganikoaren edukina erdietsi zen (XIII--XVIII taulak). VIII taulan ikus daitekeenez, hauts eta pisu lehorraren arteko erlazioak, alometria negatiboa ($b < 1$) erakutsi du hilabete



7. Irudia

Osagai biokimikoen balio absolutuen sasoi-aldaketak. Bigarren (●—●) eta bostgarren (▲---▲) adin-klaseen ale estandarre tarako datuak. Epea : 1983/XII--1985/VII

VIII TAULA.- LHauts vs. LP ekuazio linealen erregresioaren parametroak. LHauts = Animalia baten hautsen edukinaren logaritmoa (mg.) eta LP = Animalia beraren pisu lehor osoaren logaritmoa (mg.). a = jatorriango ordenatua, b = erregresio-koefizientea, KM = 95%eko probabilitaterako, b delakoaren konfidantz mugak. EE = esangarritasun estatistikoa (xxx:p < 0.001, xx:p < 0.01, x:p < 0.05, E.G.:p > 0.05), r^2 = determinazio-koefizientea, eta n = datu-bikoteen kopurua.

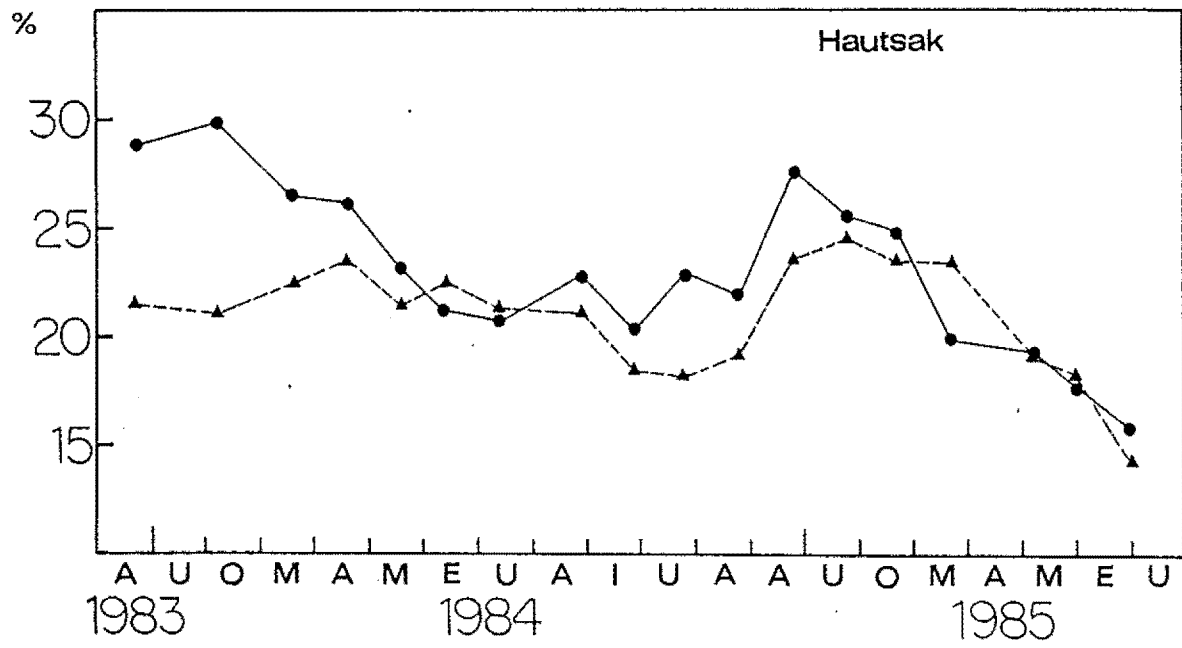
<u>Data</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>± KM (95%)</u>	<u>E.E.</u>	<u>r²</u>	<u>n</u>
1983- XII-22	-0.2740	0.7610	0.0826	xxx	0.9966	5
1984- II- 5	-0.1878	0.7118	0.1775	xx	0.9819	5
1984- III-18	-0.3052	0.7926	0.1305	xx	0.9930	4
1984- IV-17	-0.4213	0.8678	0.1051	xxx	0.9924	6
1984- V-17	-0.6212	0.9521	0.2337	xxx	0.9696	6
1984- VI-13	-1.0494	1.1576	0.2464	xxx	0.9769	6
1984- VII-11	-0.7856	1.0232	0.1968	xxx	0.9811	6
1984-VIII-27	-0.7124	0.9825	0.1275	xxx	0.9912	6
1984- IX-27	-0.6180	0.9228	0.4318	xx	0.8979	6
1984- X-25	-0.2756	0.7384	0.3493	xx	0.8959	6
1984- XI-26	-0.5156	0.8555	0.3486	xx	0.9206	6
1984- XII-26	-0.2924	0.7749	0.3516	xx	0.9035	6
1985- I-26	-0.6227	0.9637	0.3478	xx	0.9366	6
1985- II-21	-0.5265	0.8899	0.6556	x	0.7802	6
1985- III-22	-1.4174	1.3358	0.6882	xx	0.9270	5
1985- V- 6	-0.7189	0.9599	0.3635	xx	0.9592	5
1985- VI-17	-0.9219	1.0698	0.1233	xxx	0.9932	6
1985- VII- 2	-0.4335	0.8135	0.2365	xxx	0.9580	6

ANCOVA

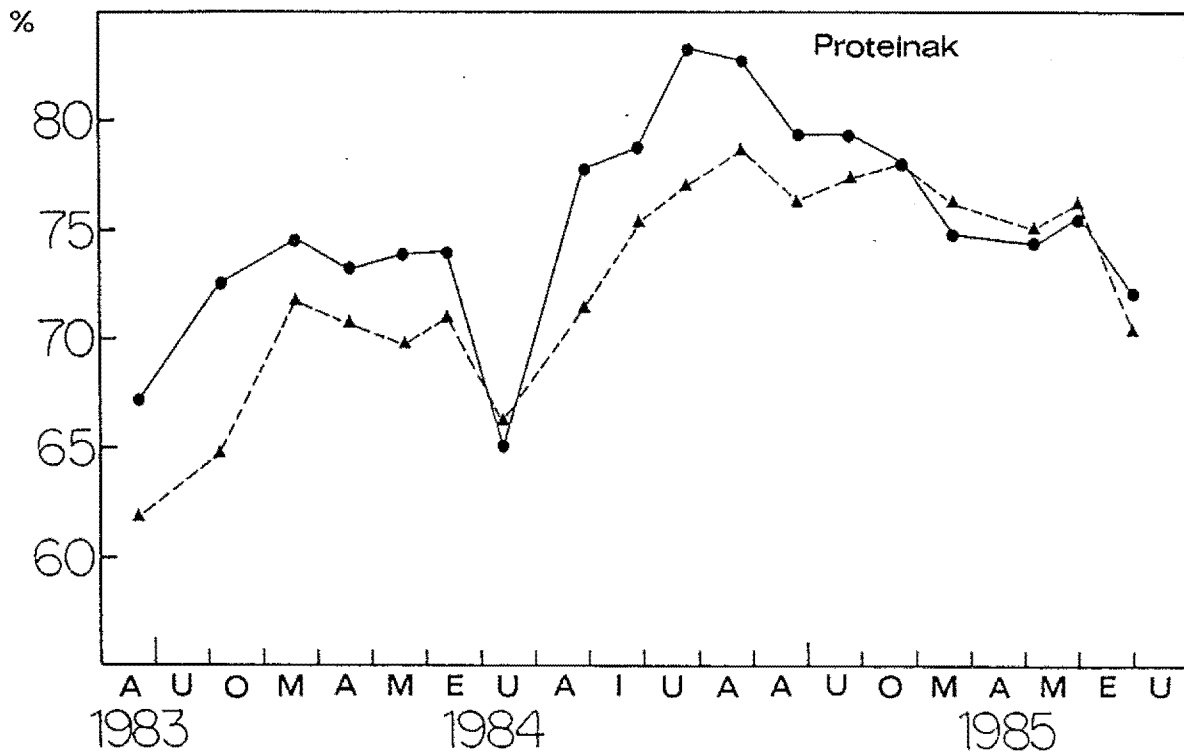
<u>Terminoak</u>	<u>Fs</u>	<u>a.g.</u>	<u>E.E.</u>
Osoa	2.09	17,66	p < 0.05

IX TAULA.- Ehunaren proteinen edukin ertainak, pisu lehor oso
aren portzentai gisa adierazita. $\bar{x}$ = Balio portzental ertaina,
DE = Desbiderapen estandarra, n = laginen kopurua.

<u>Data</u>	<u>$\bar{x}$ = %</u>	<u>DE</u>	<u>n</u>
1983- XII-22	38.44	2.642	4
1984- II- 5	40.77	1.716	5
1984- III-18	44.86	4.894	4
1984- IV-17	45.76	4.306	6
1984- V-17	47.98	3.520	6
1984- VI-13	46.69	3.363	6
1984- VII-11	44.67	2.403	6
1984-VIII-27	47.12	3.660	6
1984- IX-27	55.26	7.285	6
1984- X-25	54.39	4.799	6
1984- XI-26	51.14	2.930	6
1984- XII-26	45.78	4.260	6
1985- I-26	47.86	2.888	6
1985- II-21	45.92	1.892	6
1985- III-22	44.95	1.661	5
1985- V- 6	49.48	3.230	6
1985- VI-17	56.52	2.572	6
1985- VII- 2	59.53	1.059	6



8. Irudia



9. Irudia

gehienetan; horrek, animalia txikien material inorganikoaren portzentaia animalia handiena baino altuagoa dela adierazi du, fenomeno hori neguko hilabeteetan nabariagoa izanik (8. irudia).

4.5.2.- Proteinak.

MATERIAL ETA METODOAK kapituluak aipatu denez, ez zen proteinen eta pisuaren arteko erlazio alometrikorik aurkitu; horregatik, portzentai edukin bakarra kalkulatu zen hilabete bakoitzean (IX taula). Hala ere, metaria organiko osoa (hautsik gabeko pisu lehorra) erreferentziazat hartuz, animalia txikien proteinen edukinak, altuago suertatu dira kasu gehienetan (9. irudia). Gertaera horren azalpenarako, hurrengoa hartu behar da kontutan: a) materia inorganiko eta pisu lehorraren arteko erlazioaren ezaugarri alometrikoa (aurreko atalean aztertu dena) eta b) karbohidratoen edukina tamainuarekin batera gehitzen dela (erlazio alometriko positiboa: $b > 1$).

Proteinak ehunen osagai nagusiak dira; beraz, beraien balio absolutuen aldaketak eta pisu osoarenak, antzeko samarrak dira (7. irudia), 1984.eko Maiatz eta 1985.eko Abendu/Otsaileko minimoek definituriko joera ziklikoa erakutsi dutelarik.

Proteinen edukin portzentalak, aurkako joera aurkestu du, zifra absolutuen beherapenak eta balio erlatiboen gehiketak batera gertaturik (9. irudia). Beste osagai biokimikoek intentsitate erlatibo altuagoko aldaketak pairatu dituztela adierazi du joera horrek eta urtean zeharreko proteinen mailak, bestetik, egonkor samar mantendu dira.

4.5.3.- Ninhidrinarekiko substantzia positiboak (NSP).

NSP delakoak (aminoazidoak, batez ere), ehunen osagai minoritarioak dira, baina horrek ez du esan nahi baztertu behar direnik, zeren osagai hauen garrantzi kuantitatiboa lipidoen parekoa eta batzutan karbohidratoena baino handiagoa baita.

LNSP *vs.* LP erregresio-ekuazioen parametroak, X taulan azaldu dira. Zuzenen multzo osoari aplikaturiko paralelismo-testaren arauera, malden arteko diferentziak esangarri gertatu ziren $\alpha = 0.05$ -erako; beraz, malda ponderatu bakarra ezin kalkula zitekeenez, b delakoaren jatorrizko balioak erabili ziren.

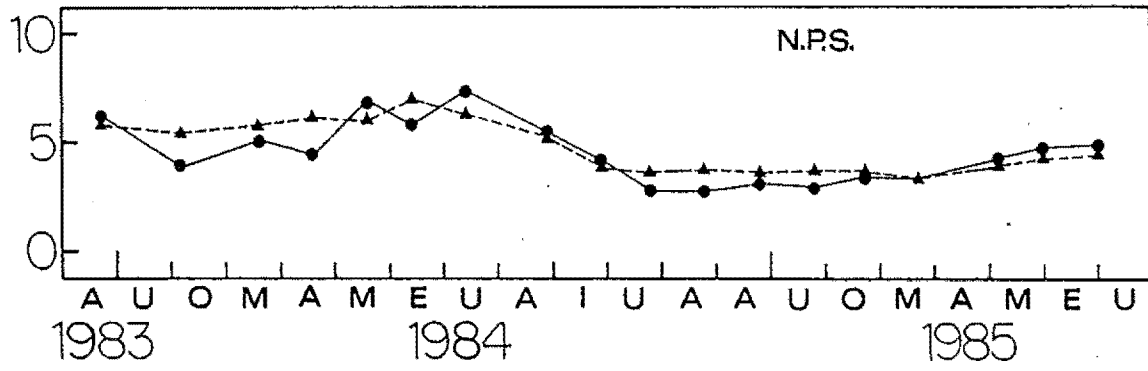
X TAULA.- LNSP vs. LP erlazorako, idem VIII TAULA. LNSP =
= Ninhidrinarekiko substantzia positiboen edukinaren logarit
mo dezimala (mg.). LP = Pisu lehor osoaren logaritmo dezima
la (mg.).

<u>Data</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>± KM (95%)</u>	<u>E.E.</u>	<u>r²</u>	<u>n</u>
1983- XII-22	-1.4730	1.0177	0.5668	xx	0.9158	5
1984- II- 5	-2.2100	1.3664	0.3469	xx	0.9813	5
1984- III-18	-1.8375	1.1911	1.3340	E.G.	0.8806	4
1984- IV-17	-2.3168	1.4366	0.2696	xxx	0.9821	6
1984- V-17	-1.1510	0.8943	0.2610	xxx	0.9577	6
1984- VI-13	-1.9699	1.3004	0.6379	xx	0.8891	6
1984- VII-11	-0.8501	0.7558	0.2848	xx	0.9314	6
1984-VIII-27	-1.5436	1.0433	0.2979	xxx	0.9594	6
1984- IX-27	-1.4575	0.9599	0.6326	x	0.8160	6
1984- X-25	-2.4434	1.4302	0.3025	xxx	0.9773	6
1984- XI-26	-2.5255	1.4586	0.4718	xx	0.9485	6
1984- XII-26	-2.0352	1.1949	0.3068	xxx	0.9669	6
1985- I-26	-2.2037	1.2955	0.3622	xxx	0.9610	6
1985- II-21	-1.8756	1.1139	0.3724	xx	0.9452	6
1985- III-22	-1.6235	0.9689	0.7341	x	0.8547	5
1985- V- 6	-1.2937	0.8727	0.4970	xx	0.9124	5
1985- VI-17	-1.0538	0.7999	0.7577	x	0.6823	6
1985- VII- 2	-1.0494	0.8353	0.4147	xx	0.8866	6

ANCOVA

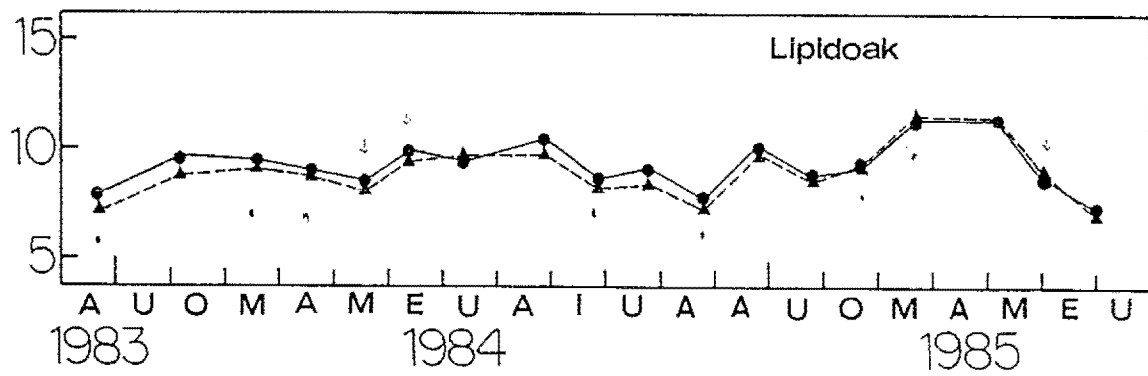
<u>Terminoak</u>	<u>Fs</u>	<u>a.g.</u>	<u>E.E.</u>
Osoa	1.94	17,60	p<0.05

%



10. Irudia

%



11. Irudia

XI TAULA.- Ehunaren lipidoen edukin ertainak, pisu lehor oso
aren portzentaia gisa adierazita. $\bar{x}$ = Balio portzental er-
taina. DE = Desbiderapen estandarra. n = laginen kopurua.

<u>Data</u>	<u>$\bar{x}$ = %</u>	<u>DE</u>	<u>n</u>
1983- XII-22	4.56	0.303	4
1984- II- 5	5.54	0.253	4
1984- III-18	5.70	0.185	4
1984- IV-17	5.65	0.457	4
1984- V-17	5.60	0.320	4
1984- VI-13	6.28	0.198	4
1984- VII-11	6.54	0.410	4
1984-VIII-27	6.40	0.218	4
1984- IX-27	6.13	0.194	4
1984- X-25	6.60	0.449	4
1984- XI-26	4.81	0.761	4
1984- XII-26	5.92	0.160	4
1985- I-26	5.37	0.081	4
1985- II-21	5.47	0.447	4
1985- III-22	6.91	0.406	5
1985- V- 6	7.60	0.407	6
1985- VI-17	6.62	0.239	6
1985- VII- 2	6.07	0.207	5

Erlazio horien b balioak, unitatearen inguruan daude, udaberrian eta udan altuago ($b > 1$) eta udazkenean eta neguan baxuago ($b < 1$) suertatu zirelarik; beraz, tamaina txikiagoko animalien NSP-en edukina altuago gauzatu da azken periodo honetan, urteko beste hilabeteetan baxuagoa izanik (10. irudia).

Osagai horien maila absolutuen urtean zeharreko fluktuazioak eta proteina eta pisu lehorrerako lehenago deskribaturikoak, antzeko joera erakutsi dute (7. irudia). Edukin erlatiboak kontsideratzerakoan, bi periodo banan daitezke (10. irudia): 1984.eko Irailera arteko balioak altu mantendu dira, hortik aurrera askoz ere baxuagoak izanik; beraz, 1985.eko Uztaillean ez da heldu 1984.eko Uztailleko balioetara eta antzeko desberdintasuna agitu da balio minimoei dagokienez.

Azkenik, hauxe azpimarratu behar da: udaberrian eta udan zehar izan diren gehiketak, intentsoago suertatu dira animalia txikiagoetan, negutik udaberrira iragaterakoan agitu den b balioen aldaketan nabari denez.

4.5.4.- Lipidoak.

Proteinen kasuan bezala, tamainuarekiko erlazio alometrikorik aurkitu ez denez, pisuaren menpekora ez den balio bakarraren bidez azaldu da lipidoen edukina (XI taula).

Aurreko kasuetan gertatu deneko modura, osagai honen maila absolutuen sasoi-aldaketa, eredu ziklikoari dagokio, balio altuak udaberrian eta udan eta baxuak udazkenean eta neguan suertatu direlarik. Bestalde, 1983.eko Abendu eta 1984.eko Martxoaren, eta 1985.eko Urtarril eta 1985.eko Apirilaren artean izan diren gehiketak, biomasarenak baino intentsoagoak izan dira, neguan zehar galdu den pisu osoaren berlorketa agitu deneko periodoetan, lipidoen metaketari lehenatasuna eman zaiola ulertu behar izanik (11. irudia). Garai hori iragan ondoren izan diren gehiketak, garrantzi kuantitatibo baxukoak izan dira; hori dela eta, beste osagaien balioek gorapen handia jaso dutenez, lipidoen maila erlatiboak, beheratu egin dira zenbait kasutan.

4.5.5.- Karbohidratoak.

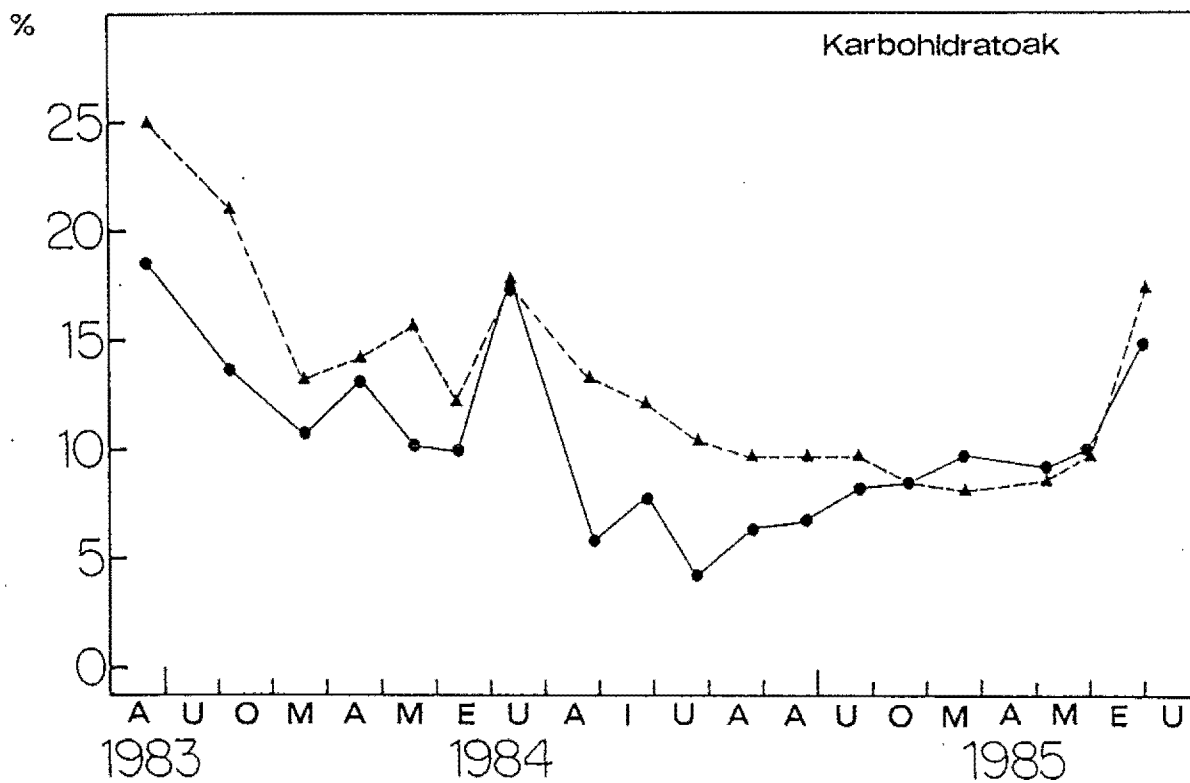
Animalien karbohidrato-edukin eta pisuaren arteko erlazioak adierazi dituzten erregresio-ekuazioak, XII taulan azaldu dira. Erregresio-koefizientearen balioak (b) 1-ekoak ez

XII TAULA.- LKH vs. LP erlazierako idem VIII TAULA. LKH =Kar
bohidratoen edukinaren logaritmo dezimala (mg.). LP = Pisu
lehor osoaren logaritmo dezimala (mg.).

<u>Data</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>± KM (95%)</u>	<u>E.E.</u>	<u>r²</u>	<u>n</u>
1983- XII-22	-1.4212	1.2937	0.1167	xxx	0.9976	5
1984- II- 5	-1.7786	1.4439	0.1728	xxx	0.9594	5
1984- III-18	-1.6905	1.2910	0.2725	xx	0.9293	4
1984- IV-17	-1.3151	1.1337	0.2043	xxx	0.9835	6
1984- V-17	-2.3058	1.6241	0.1519	xxx	0.9954	6
1984- VI-13	-1.7981	1.3340	0.6976	xx	0.8757	6
1984- VII-11	-0.8186	0.9503	0.1520	xxx	0.9868	6
1984-VIII-27	-3.3585	2.0897	1.0496	xx	0.8842	6
1984- IX-27	-2.2094	1.5763	1.0166	x	0.8225	6
1984- X-25	-3.5567	2.2151	0.3512	xxx	0.9065	6
1984- XI-26	-2.4184	1.6065	1.0433	x	0.8205	6
1984- XII-26	-2.2184	1.5106	0.4521	xxx	0.9555	6
1985- I-26	-1.6862	1.2423	0.6795	xx	0.8656	6
1985- II-21	-1.3042	1.0075	0.3392	xx	0.9444	6
1985- III-22	-0.6158	0.6566	0.8724	E.G.	0.6644	5
1985- V- 6	-0.9835	0.8809	0.3496	xx	0.9245	6
1985- VI-17	-1.0059	0.9420	0.7212	x	0.7666	6
1985- VII- 2	-1.5776	1.3386	0.5431	xx	0.9212	6

ANCOVA

<u>Terminoak</u>	<u>Fs</u>	<u>a.g.</u>	<u>E.E.</u>
Osoa	2.26	17,60	p<0.05



12. Irudia

8. Irudia

Bigarren (●—●) eta bostgarren (▲----▲) adin-klaseen animalia estandarretan gertatu den pisu lehorrari dagokion hautsen portzentaiaren sasoi-aldaketak.
Epea : 1983/XII--1985/VII.

9., 10., 11. eta 12. Irudiak

Bigarren (●—●) eta bostgarren (▲----▲) adin-klaseen animalia estandarretan gertatu den proteinen, NPS-en, lipidoen eta karbohidratoen edukin erlatiboaren (materia organikoari dagokion portzentaia) sasoi-aldaketa. Epea : 1983/XII--1985/VII.

XIII TAULA.- Materia lehorren eta osagai biokimiko bakoitzaren masaren balio birlortuak (mg.) eta materia lehorren portzentaia birlortua, l'ngo adin-klaseko animalietarako.

Data	Materia lehorra	Proteinak	NSP	Lipidoak	Karbohidratoak	Mat. organiko osoa	Mat. ezorganikoa	Birlorturiko masa	%
1983- XII-22	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
1984- II- 5	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
1984- III-18	15.36	6.89	0.38	0.88	0.69	8.84	4.32	13.16	85.7
1984- IV-17	20.45	9.36	0.37	1.16	1.48	12.37	5.20	17.57	85.9
1984- V-17	26.64	12.78	1.33	1.49	1.02	16.62	5.45	22.07	82.9
1984- VI-13	27.39	12.79	0.79	1.72	1.32	16.62	4.12	20.74	75.7
1984- VII-11	29.86	13.34	1.84	1.95	3.83	20.96	5.29	26.25	87.9
1984-VIII-27	24.80	11.69	0.82	1.59	0.36	14.46	4.55	19.01	76.7
1984- IX-27	21.16	11.69	0.65	1.30	0.76	14.40	4.03	18.43	87.1
1984- X-25	21.48	11.68	0.29	1.29	1.25	13.51	5.10	18.61	86.6
1984- XI-26	21.09	10.79	0.25	1.02	0.51	12.57	4.14	16.71	79.2
1984- XII-26	20.49	9.38	0.34	1.21	0.58	11.51	5.30	16.81	82.0
1985- I-26	21.62	10.35	0.34	1.16	0.92	12.77	4.61	17.38	80.4
1985- II-21	28.19	12.94	0.55	1.54	1.43	16.46	5.81	22.27	79.0
1985- III-22	38.53	17.32	0.82	2.66	2.66	23.42	5.02	28.44	73.9
1985- V- 6	47.11	23.31	1.47	3.58	3.09	31.45	7.71	39.16	83.1
1985- VI-17	54.78	30.96	2.17	3.63	4.28	41.04	8.67	49.71	90.7
1985- VII- 2	69.37	41.30	3.08	4.21	7.71	56.30	11.60	67.90	97.9

XIV TAULA.- Idem XIII TAULA 2^{gn} adin-klaseko animalia batetarako.

Data	Materia lehorra	Proteinak ⁴	NSP	Lipidoak	Karbohidratoak	Mat. organiko osoa	Mat. ezorganikoa	Birlorturiko masa	g
1983- XII-22	32.36	12.44	1.16	1.47	3.45	18.52	7.50	26.02	80.4
1984- II- 5	31.80	12.96	0.70	1.73	2.46	17.85	7.61	25.46	80.1
1984- III-18	51.99	23.32	1.61	2.97	3.35	31.25	11.35	42.60	81.9
1984- IV-17	56.48	25.85	1.58	3.19	4.69	35.31	12.57	47.88	84.8
1984- V-17	65.62	31.48	2.98	3.68	4.42	42.56	12.85	55.41	84.4
1984- VI-13	62.15	29.01	2.30	3.90	3.93	39.14	10.63	49.77	80.1
1984- VII-11	63.74	28.47	3.26	4.17	7.87	43.77	11.50	55.27	86.7
1984- VIII-27	56.37	26.56	1.92	3.61	2.00	34.09	10.19	44.28	78.6
1984- IX-27	45.86	25.34	1.37	2.81	2.57	32.09	8.23	40.32	87.9
1984- X-25	44.82	24.38	0.83	2.69	1.26	29.16	8.79	37.95	84.7
1984- XI-26	47.20	24.14	0.82	2.27	1.87	29.10	8.25	37.35	79.1
1984- XII-26	39.91	18.27	0.75	2.36	1.59	22.97	8.88	31.85	79.8
1985- I-26	40.86	19.56	0.77	2.20	2.07	24.60	8.51	33.11	81.0
1985- II-21	44.89	20.61	0.92	2.46	2.29	26.28	8.79	35.07	78.1
1985- III-22	58.99	26.52	1.24	4.07	3.52	35.35	8.87	44.22	75.0
1985- V- 6	68.88	34.08	2.04	5.24	4.32	45.68	11.10	56.78	82.4
1985- VI-17	78.81	44.54	2.91	5.22	6.04	58.71	12.80	71.51	90.7
1985- VII- 2	98.25	58.49	4.12	5.97	12.28	80.86	15.39	96.25	98.0

XV TAULA.- Idem XIII TAULA 3^{gn} adin-klaseko animalia batetarako.

Data	Materia lehorra	Proteinak	NSP	Lipidoak	Karbohidratoak	Mat. organiko osoa	Mat. ezorganikoa	Birlorturiko masa	%
1983- XII-22	63.18	24.26	2.29	2.88	8.21	37.64	12.47	50.11	79.4
1984- II- 5	59.50	24.26	1.64	3.30	6.08	35.28	11.89	47.17	79.3
1984- III-18	80.12	35.94	2.69	4.57	5.85	49.05	15.98	65.03	81.2
1984- IV-17	83.95	38.42	2.80	4.74	7.34	53.30	17.72	71.02	84.6
1984- V-17	95.31	45.73	4.16	5.34	8.10	63.33	18.33	81.66	85.7
1984- VI-13	88.86	41.48	3.66	5.58	6.33	57.05	16.08	73.13	82.3
1984- VII-11	89.94	40.18	4.23	5.89	10.92	61.22	16.36	77.58	86.3
1984-VIII-27	83.79	39.48	2.90	5.37	4.57	52.32	15.04	67.36	80.4
1984- IX-27	67.36	37.22	1.98	4.13	4.71	48.04	11.73	59.77	88.7
1984- X-25	65.28	35.51	1.42	3.92	2.91	43.76	11.60	55.36	84.8
1984- XI-26	68.16	34.86	1.41	3.28	3.37	42.92	11.30	54.22	79.6
1984- XII-26	57.16	26.17	1.16	3.39	2.73	33.45	11.73	45.18	79.0
1985- I-26	58.22	27.86	1.21	3.13	3.21	35.41	11.98	47.39	81.4
1985- II-21	59.93	27.52	1.27	3.28	3.07	35.14	11.36	46.50	77.6
1985- III-22	76.12	34.22	1.58	5.26	4.16	45.22	12.47	57.69	75.8
1985- V- 6	87.22	43.16	2.51	6.63	5.32	57.62	13.93	71.55	82.0
1985- VI-17	89.11	56.02	3.49	6.56	7.49	73.56	16.35	89.91	90.7
1985- VII- 2	122.77	73.08	4.96	7.46	16.56	102.06	18.45	120.51	98.2

XVI TAULA.- Idem XIII TAULA 4^{gn} adin-klaseko animalia batetarako.

Data	Materia lehorra	Proteinak	NSP	Lipidoak	Karbohidratoak	Mat. organiko osoa	Mat. ezorganikoa	Birlorturiko masa	%
1983- XII-22	90.57	34.82	3.30	4.13	13.11	55.36	16.42	71.78	79.3
1984- II- 5	84.56	34.48	2.65	4.68	10.09	51.90	15.27	67.17	79.4
1984- III-18	103.72	46.53	3.66	5.92	8.17	64.10	19.61	83.71	80.7
1984- IV-17	106.94	48.94	3.97	6.04	9.66	68.61	21.87	90.48	84.6
1984- V-17	120.27	57.71	5.12	6.74	11.82	81.39	22.87	104.26	86.7
1984- VI-13	111.90	52.00	4.92	6.99	8.56	72.47	20.89	93.36	83.8
1984- VII-11	112.13	50.09	5.00	7.34	13.47	75.90	20.50	96.40	86.0
1984- VIII-27	108.43	51.09	3.80	6.94	7.84	69.67	19.37	89.04	82.1
1984- IX-27	86.77	47.94	2.53	5.32	7.02	62.81	14.82	77.63	89.5
1984- X-25	83.77	45.56	2.03	5.03	5.05	57.67	13.94	71.61	85.5
1984- XI-26	87.15	44.57	2.02	4.19	5.00	55.78	13.94	69.72	80.0
1984- XII-26	72.87	33.36	1.55	4.32	3.94	43.17	14.15	57.32	78.7
1985- I-26	73.98	35.41	1.65	3.97	4.32	45.35	15.09	60.44	81.7
1985- II-21	72.96	33.50	1.58	3.99	3.74	42.81	13.53	56.34	77.2
1985- III-22	90.93	40.87	1.88	6.28	4.68	53.71	15.81	69.52	76.5
1985- V- 6	103.12	51.02	2.91	7.84	6.17	67.94	16.36	84.30	81.8
1985- VI-17	116.73	65.98	3.98	7.73	8.74	86.43	19.48	105.91	90.7
1985- VII- 2	144.04	85.75	5.67	8.75	20.50	120.67	21.01	141.68	98.4

XVII TAULA.- Idem XIII TAULA 5^{gn} adin-klaseko animalia batetarako.

Data	Materia lehorra	Proteinak	NSP	Lipidoak	Karbohidratoak	Mat. organiko osoa	Mat. ezorganikoa	Birlorturiko masa	%
1983- XII-22	115.49	44.39	4.23	5.26	17.97	71.75	19.75	91.60	79.3
1984- II- 5	107.37	43.77	3.67	5.95	14.25	67.64	18.10	85.74	79.9
1984- III-18	124.08	55.66	4.53	7.08	10.29	77.56	22.61	100.17	80.7
1984- IV-17	126.88	58.07	5.07	7.17	11.73	82.04	25.38	107.42	84.7
1984- V-17	141.94	68.10	5.94	7.96	15.47	97.47	26.78	124.25	87.5
1984- VI-13	130.96	61.14	6.07	8.22	10.62	86.05	25.20	111.25	85.0
1984- VII-11	131.94	58.71	5.67	8.60	15.66	88.61	24.11	112.72	85.8
1984-VIII-27	130.76	61.61	4.62	8.37	11.60	86.20	23.28	109.48	83.7
1984- IX-27	104.36	57.67	3.02	6.40	9.38	76.47	17.57	94.04	90.1
1984- X-25	100.55	54.69	2.63	6.03	7.56	70.91	15.96	86.87	86.4
1984- XI-26	104.37	53.37	2.62	5.02	6.67	67.68	16.27	83.95	80.4
1984- XII-26	87.10	39.87	1.92	5.16	5.15	52.10	16.25	68.35	78.5
1985- I-26	87.52	41.89	2.05	4.70	5.33	53.97	17.74	71.71	81.9
1985- II-21	84.34	38.75	1.86	4.62	4.33	49.56	15.40	64.96	77.0
1985- III-22	104.07	46.78	2.14	7.19	5.11	61.22	18.93	80.15	77.0
1985- V- 6	117.30	58.04	3.25	8.92	6.88	77.09	18.51	95.60	81.5
1985- VI-17	132.52	74.90	4.40	8.78	9.85	97.93	22.31	120.24	90.7
1985- VII- 2	163.17	97.14	6.29	9.91	24.22	137.56	23.25	160.81	98.6

XVIII TAULA.- Idem XIII TAULA 6^{gn} adin-klaseko animalia batetarako.

Data	Materia lehorra	Proteinak	NSP	Lipidoak	Karbohidratoak	Mat. organiko osoa	Mat. ezorganikoa	Birlorturiko masa	%
1983- XII-22	138.10	53.09	5.07	6.29	22.66	87.11	22.63	109.74	79.5
1984- II- 5	128.07	52.21	4.67	7.10	18.38	82.36	20.60	102.96	80.4
1984- III-18	142.13	63.76	5.33	8.11	12.26	89.46	25.18	114.64	80.7
1984- IV-17	144.65	66.20	6.12	8.17	13.61	94.10	28.42	122.52	84.7
1984- V-17	161.34	77.41	6.66	9.04	19.05	112.16	30.25	142.41	88.3
1984- VI-13	148.53	69.34	7.15	9.32	12.56	98.37	29.15	127.52	85.7
1984- VII-11	148.82	66.48	6.19	9.74	17.62	100.03	27.38	127.41	85.6
1984-VIII-27	151.50	71.39	5.39	9.70	15.77	102.25	26.91	129.16	85.3
1984- IX-27	120.74	66.72	3.47	7.41	11.81	89.41	20.10	109.51	90.7
1984- X-25	116.19	63.20	3.24	6.97	10.42	83.83	17.76	101.59	87.4
1984- XI-26	120.48	61.61	3.23	5.80	8.41	79.05	18.39	97.44	80.9
1984- XII-26	100.42	45.97	2.27	5.95	6.39	60.58	18.15	78.73	78.4
1985- I-26	101.72	48.68	2.49	5.47	6.42	63.06	20.50	83.56	82.2

direnez, karbohidratoen edukin erlatiboa, tamainuaren menpekoea da eta, hilabete gehienetan erlazio alometrikoa positiboa denez, animalia handiagoek, txikiagoek baino edukin altuagoa erakutsi dute urte gehienez zehar (12. irudia).

Kobariantz analisia burutu ondoren, malden balioen arteko diferentziak $\alpha = 0.05$ -erako esangarriak direla ondoriozta daiteke; horregatik, kalkulu definitiboak burutzerakoan, jatorrizko b balioak erabili ziren. Erregresio-koefizienteen aldaketen magnitudea dela eta, osagai horren balio absolutu eta erlatiboaren sasoi-fluktuazioek, oso intentsitate eta joera desberdinak erakutsi dituzte tamainu desberdinetako animalietan (7. eta 12. irudiak). Animalia txikien zifra absolutu maximoak, 1984. eta 1985.eko Uztailari dagozkie, minimoak udazkeneko hilabeteetan agitu direlarik. Animalia handien kasuan, metaketa/erabilpena direlako bi zikloak, bereiztu egin behar dira. Lehenengo zikloaren balio maximoak, 1983.eko Abenduan eta 1984.eko udaberri eta udan agitu dira (azken periodo horretan, magnitude handiko gehiketa eta beherapenak txandakatu direlarik), minimoak udazken eta neguan izanik. 1985.eko urteari dagokion bigarren zikloaren aldaketa-eredua, ordea, animalia txikietarako deskribaturikoaren antzekoa izan da, erreserben maximoak udako hilabeteetan azaldu direlarik.

Tamainu desberdinetako animalietarako errepresentatu diren maila erlatiboaren (materia organiko osoari dagokion portzentaia) aldaketak (12. irudia), animalia handien balio absolutuen fluktuazioaren antzekoak dira. 1983/84.eko neguan izan den karbohidratoen maila erlatiboaren beherapena, beste osagaien gorapenari dagokio animalia txikien kasuan; animalia handietan, ordea, beste osagaien maila goratzeaz gain, gluzidoen balio absolutuak ere, beheratu egin dira.

Bestalde, 1984.eko Uztailetik aurrera gauzatu den karbohidratoen beherapena, intentsuago suertatu da animalia txikietan; berorietan, baina, errekupeazio aurreratutagoa egon da, ale handien minimoak agertu baino lehenagokoak izanik.

4.6.- HAZKUNTZA ETA UGALAHALEGINA.

Lan honetan kontutan hartu diren bost adin-klaseei dagozkien hazkuntzaren balioak, XIX eta XX tauletan azaldu dira. XIX taulan agerturiko datuak, urtebeteko honako bi periodoei

XIX TAULA.-Gsom (Hazkuntza somatikoa), Gmask (Maskorraren materia organikoaren ekoizpena), Ggon (Hazkuntza gonadala), G_T ($=G_{som} + G_{mask} + G_{gon}$) eta UA_2 (Ugalahalegina= $100 \times G_{gon}/G_T$) balioak urtebeteko iraupeneko bi periodotan eta 2, 3, 4, 5 eta 6 adin-klaseetarako. Hazkuntzaren datuak, energi unitatez adierazi dira (cal.).

Epea : 1983/XII/22--1984/XII/22

<u>Klasea</u>	<u>Gsom</u>	<u>Gmask</u>	<u>Ggon</u>	<u>G_T</u>	<u>UA_2</u>
2	46.20	117.52	33.03	196.75	16.75
3	-5.77	97.14	47.62	138.99	34.26
4	-56.46	84.23	59.85	87.62	68.31
5	-101.05	73.07	70.46	42.48	165.82
6	-135.29	67.59	79.99	12.29	650.85

Epea : 1984/VII/2--1985/VII/2

<u>Klasea</u>	<u>Gsom</u>	<u>Gmask</u>	<u>Ggon</u>	<u>G_T</u>	<u>UA_2</u>
2	156.76	132.20	36.37	325.33	11.18
3	142.69	103.15	52.02	297.86	17.46
4	137.61	87.96	65.29	290.86	22.45
5	136.44	76.82	76.82	290.11	26.48
6	138.44	69.38	87.24	295.06	29.57

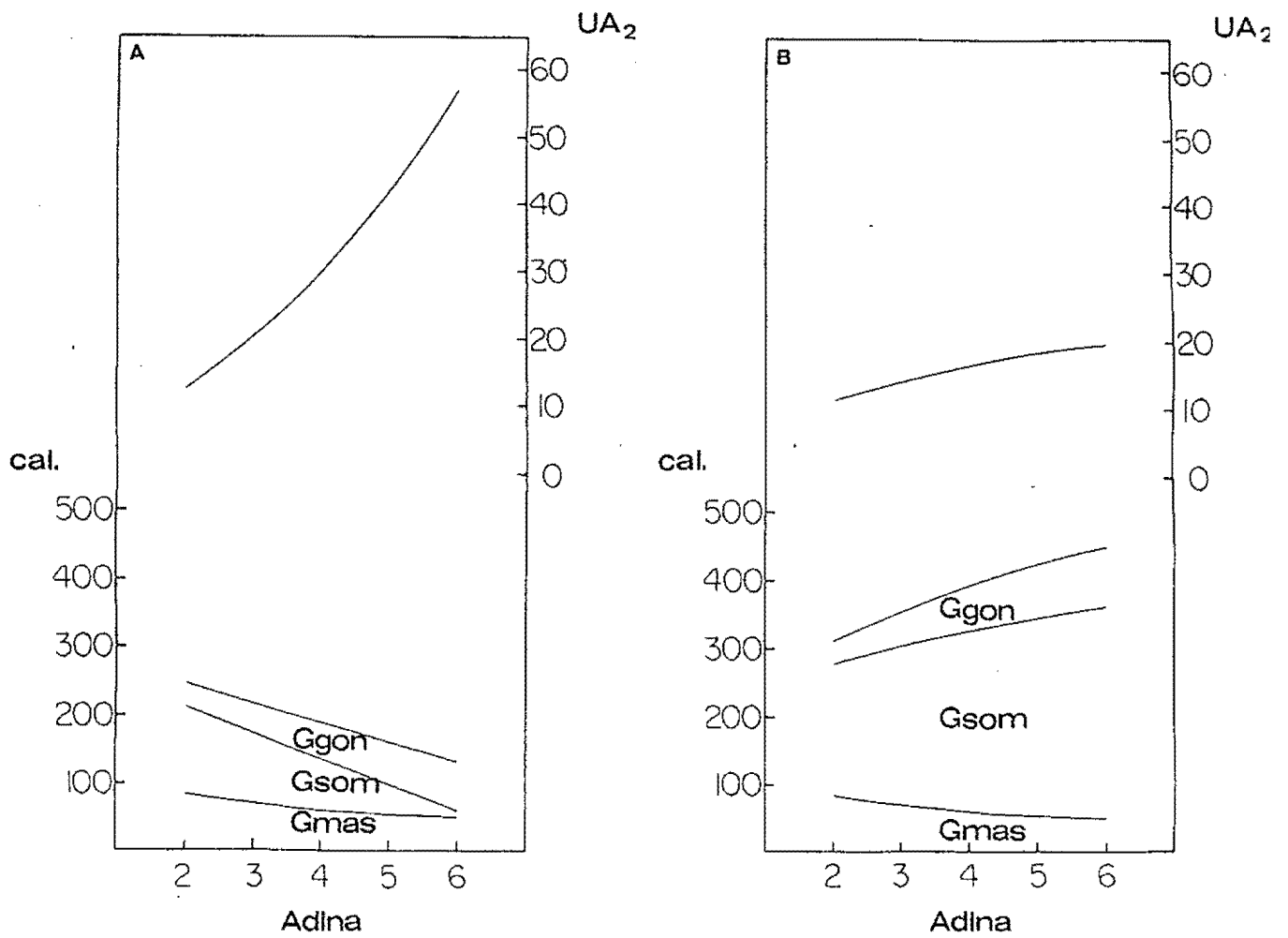
XX TAULA.- Idem XIX TAULA bi ernalperiodoetarako (173 egune-
tako iraupena).

Epea : 1983/XII/22--1984/VI/13

<u>Klasea</u>	<u>Gsom</u>	<u>Gmask</u>	<u>Ggon</u>	<u>G_T</u>	<u>UA₂</u>
2	131.78	81.57	32.14	245.49	13.09
3	106.21	68.37	45.81	220.39	20.79
4	74.80	59.67	57.20	191.67	29.84
5	40.99	52.63	67.04	160.66	41.73
6	9.59	48.07	75.86	133.52	56.82

Epea : 1985/I/26--1985/VII/2

<u>Klasea</u>	<u>Gsom</u>	<u>Gmask</u>	<u>Ggon</u>	<u>G_T</u>	<u>UA₂</u>
2	197.00	80.03	36.37	313.40	11.60
3	237.47	68.25	52.02	357.74	14.54
4	267.36	59.90	65.29	392.55	16.63
5	290.58	52.91	76.82	420.31	18.28
6	314.04	48.51	87.24	449.79	19.40



13. Irudia

Maskorraren materia organikoaren hazkuntza (Gmask), Hazkuntza somatiko (Gsom), Hazkuntza gonadala (Ggon)(cal.) eta Ugal-ahalegina ($UA_2 = Ggon / Gsoa$), adinaren funtzio modura.

A.- 1983.eko Abenduaren 22 eta 1984.eko Ekainaren 13aren arteko ugal-periodoa.

B.- 1985.eko Urtarrilaren 26 eta 1985.eko Uztailaren 2aren arteko ugal-periodoa

dagozkie: 83/XII/22--84/XII/22 eta 84/VII/2--85/VII/2-etakoak. Daturik garrantzitsuena, bien hazkuntza osoaren balioen arteko diferentzietakoa da bigarren periodoarenak askoz ere altuagoak baitira. 1984. urtean izan den animalia handien hazkuntzaren ezabapena dela kausa, adinarekin batera goratu dira diferentzia horiek. Azterturiko bi periodoetan hazkuntza somatikoak erakutsi duen joera desberdinduan dago fenomeno horren ainarria (5. irudia). Lehenengo adin-klasea salbuespena izanik, 1984.eko hazkuntza somatikoaren balioak negatibo suertatu dira, fenomeno hori animaliak handiagoak direneko neurrian areagatu egin delarik. 84/VII--85/VII-tako periodoan zehar, aldiz, hazkuntza somatikoak, positibo agitu da eta animalia txikiena intentsoagoa izan arren, adin desberdinetako animalien arteko diferentziak, garrantzi txikikoak izan dira.

Bestelako terminoek, hots, maskorraren hazkuntza organikoa eta hazkuntza gonadala, balio handiagoak erakutsi dituzte 84/VII--85/VII-tako periodoan, nahiz eta garrantzi handirik gabeko diferentziak izan.

Lehen aipaturiko bi periodoen arteko hazkuntza somatikoari dagozkion diferentziak direla kausa, Ugalahaleginak (UA_2)* (Hazkuntza gonadala / Hazkuntza totala), balio altuagoak erakutsi ditu 83/XII--84/XII-tako periodoan, hazkuntza gonadalak antzekoak izan arren (XIX taula). Hala ere, konparaturiko bi kasuetan, animaliak zahartzen direneko neurrian, igo egiten da UA_2 indizea eta horrek, ugalfuntzioak animalia helduetan inportantzia erlatibo handiagoa duela adierazi du.

Aurreko pasarteetan kontsideraturiko parametroak, baina ugalaldian dagozkion periodoetara soilik mugatuta, XX taulan azaldu dira. Azterturiko bi ugalperiodoek, 173 egun inguruko iraupena erakutsi dute eta, lehenago azaldu dugunez, maskorraren hazkuntza eta hazkuntza somatikoarekin batera gertatu da. Kasu horretan, 1985. urteari dagozkion hazkuntza osoaren balioak, 1984. urtean izan direnak baino altuago gauzatu dira, adinarekiko erlazio oposatuak erakutsi dituztelarik: 1984.eko periodoan zeharreko ale gazteen hazkuntza osoaren balioak, ale nagusien balioak baino altuagoak izan dira, 1985.ekoan alderantzizkoa azaldurik.

* Ugalahaleginaren lehenengo formulazioa biomasa gonadal eta biomasa osoaren arteko erlazioari dagokio (maskorraren edukin organikoa kontutan hartu gabe). Erlazio hori, aurreko atal batetan aztertu izan da, Indize gonadala delako berba esleitu zaiolarik.

1984.eko hazkuntza gonadala apur batez baxuago eta maskorren hazkuntzak antzeko samar agitu direnez, diferentziazirik inportanteenak, hazkuntza somatikoari dagozkio, termino horrek hazkuntza osoaren joera erabat mugatu duelarik.

Urteen arteko UA_2 delakoaren diferentziek eta ugaltaldiei dagozkien periodoen artekoek, antzeko joera izan dute. Bestalde, gauza bera esan daiteke UA_2 -ren eta adinaren arteko erlazio-motari dagokionez. Izan ere, 1985.eko ugaltaldian zehar mantendu da joera hori, nahiz eta animalia helduagoen hazkuntza somatiko ale gazteena baino intentsuagoa izan; berori, hazkuntza gonadalaren adinarekiko gorapen diferentzialaren ondorioa da. Edonola, UA_2 -ren adinarekiko menpekotasun-gradua, ezberdin samarra izan da bi periodoetan (13. irudia), zeren animalia txikien UA_2 inmdizearen balioak oso antzekoak izan arren, 5 urteetako animalien kasuan, 1984.eko balioak 1985.ekoak baino hiru aldiz altuagoak izan baitira.

4.7.- AKTIBITATE METABOLIKOA.

4.7.1.- Aireango eta uretango arnasketa.

Uretango eta aireango metabolismoen arteko erlazioa finkatzeko itxuratu dugun prozedura, XXI taulan azaldu da. 1985.eko Maiatz, Ekain eta Uztailako aireango eta uretango metabolismoari dagozkion LM *vs.* LP ekuazioen erregresio-parametroak, bestetik, A atalean zehaztu dira. Zuzen horiei aplikaturiko kobariantz analisiaren (B atala) emaitzen arauera, erregresio-koefizienteen arteko desberdintasunak ez dira 95%-eko probabilitaterako esangarri suertatu, ondorioz, maldaren balio ponderatua ($\bar{b} = 0.6419$) kalkulatu delarik. Beraz, metabolismoan pisuak duen eragina ez da kondizioaren (ur edo aire delako kondizioak) menpekoa eta beraz, $VO_{2\text{aire}}/VO_{2\text{ur}}$ erlazio bakarra kontsidera daiteke tamainu guztietako animalietarako.

Maldaren balio ponderatu horretatik abiatuz, jatorriango ordenatuaren balioak berkalkulatu ziren erregresio-zuzen bakoitzerako (C atala) eta, ondoren, 100 mg.-tako pisu lehorreko (LP = 2) animaliaari dagokion arnas kontsumoa kalkulatu zen kondizio experimental bakoitzerako. Geroago, lorturiko sei $VO_{2\text{aire}}/VO_{2\text{ur}}$ erlazioen balio ertaina (0.6608) kalkulatu zen.

XXI TAULA.- Aireango arnasketa / Uretango arnasketa erlazioaren kalkulua.

A) 1985.eko Maiatz, Ekain eta Uztailaren zuzenei dagokien "Lm vs. Lp" erregresioen parametroak. Lm = Arnas kontsumoaren logaritmo dezimala ($\mu\text{LO}_2\text{hr}^{-1}$). Lp = Pisuaren logaritmo dezimala (mg.).

Data	a	b	r^2	n	
1985- V- 6	0.5758	0.6714	0.6224	19	
1985- VI-17	0.7999	0.5205	0.3173	15	AIREAN
1985- VII- 2	0.5115	0.7246	0.6947	16	
1985- V- 6	0.7984	0.6172	0.8385	18	
1985- VI-17	0.7680	0.7091	0.9086	17	URETAN
1985- VII- 2	0.9065	0.5779	0.8684	18	

B) A atalean agerturiko erregresio-zuzenei aplikaturiko koba-riantz analisia.

Terminoak	Fs	a.g.	Esangarritasuna	b
Aireango arnasa + Uretango arnasa	0.42	5,91	$p > 0.05 \Rightarrow$ E.E.	0.6419

C) $b = 0.6419$ baliotik abiatuz birkalkulaturiko jatorriango ordenatuen balioak, eta 100 mg.-tako animalari dagokion arnas kontsumoa ($\dot{V}\text{O}_2 = \mu\text{LO}_2\text{h}^{-1}$).

Data	AIREAN		URETAN		Aire/Ur erlazioa
	a	$\dot{V}\text{O}_2$	a	$\dot{V}\text{O}_2$	
1985- V- 6	0.6308	82.16	0.7527	108.78	0.7553
1985- VI-17	0.5620	70.12	0.9006	152.92	0.4585
1985-VII- 2	0.6699	89.91	0.7842	116.97	0.7686

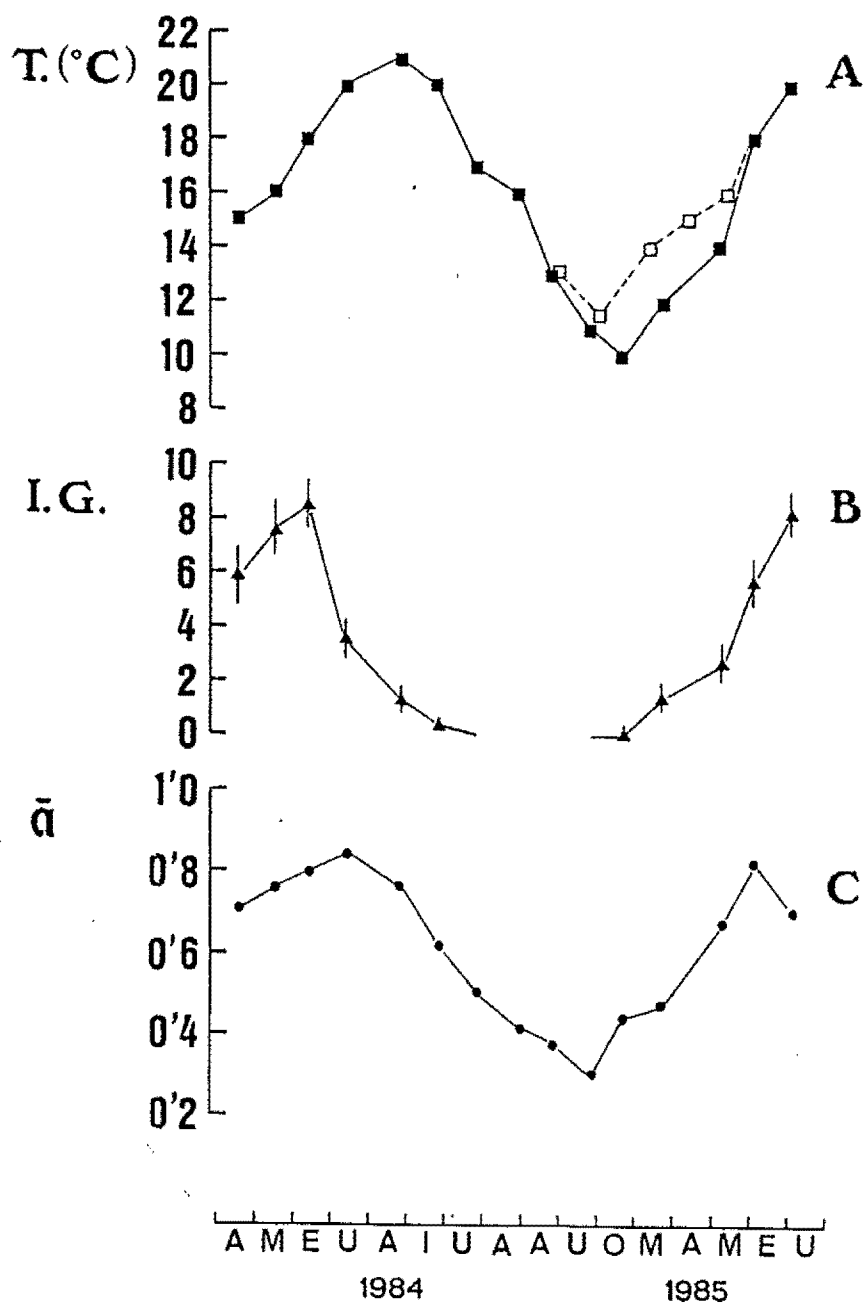
Aire/Ur erlazioaren balio ertaina = 0.6608

XXII TAULA.- LM vs. LP erregresioen parametroak, non LM ure-tango arnas kontsumoaren logaritmoa ($\mu\text{O}_2\text{hr}^{-1}$) baita eta LP, animaliaaren pisu lehor osoaren logaritmoa (mg.) (a, b, r^2 eta n, III TAULAn bezala). Baita ere, kobariantz analisia (ANCOVA) eta lorturiko malda ponderatuaren ($\bar{b}$) bidez birkalkulaturiko $\bar{a}$ balioak azaldu dira.

Data	a	b	r^2	n	$\bar{a}$
1984- IV-17	0.5233	0.7724	0.7242	17	0.7073
1984- V-17	0.4765	0.8176	0.9292	17	0.7603
1984- VI-13	0.8073	0.6748	0.9038	17	0.7968
1984- VII-11	0.7254	0.7392	0.7861	17	0.8464
1984-VIII-27	1.2540	0.4323	0.8201	17	0.7644
1984- IX-27	0.0981	0.9411	0.7031	16	0.6147
1984- X-25	0.2961	0.7861	0.8681	17	0.5042
1984- XI-26	0.4967	0.6394	0.5636	17	0.4176
1984- XII-26	0.1244	0.8213	0.6314	15	0.3850
1985- I-26	0.1067	0.7884	0.7526	17	0.3012
1985- II-21	0.4037	0.7056	0.7405	17	0.4489
1985- III-22	0.5784	0.6262	0.6558	17	0.4766
1985- V- 6	0.7984	0.6172	0.8385	18	0.6820
1985- VI-17	0.7680	0.7091	0.9086	17	0.8252
1985- VII- 2	0.9065	0.5779	0.8684	18	0.7114

ANCOVA

Terminoak	Fs	a.g.	Esangarritasuna	$\bar{b}$
Osoa	1.58	14,224	$p > 0.05 \Rightarrow \text{E.E.}$	0.6801



14. Irudia

1984/Apiril eta 1985/Uztailaren arteko periodoan gertatu diren hurrengo hiru parametroen aldaketa:

A.- Ingurune-tenperatura (karratu hutsen bidez, 1983/Abendu-1984/Apirileko periodoaren datuak azaldu dira)

B.- Indize gonadala (I.G. = $100 \times \text{Biomasa gonadala} / \text{Biomasa somatikoa} + \text{Biomasa gonadala}$)

C.- LM vs. LP erregresio-zuzenen $\bar{a}$ balioak.

Horrela:

$$\dot{V}O_{2\text{aire}} = 0.6608 \dot{V}O_{2\text{ur}}$$

4.7.2.- Arnas kontsumoaren sasoi-aldaketa.

1984/III--1985/III periodorako lortu diren LM *vs.* LP ekuazio linealen parametroak (LM = uretango arnas kontsumoaren logaritmo dezimala, unitateak $\mu\text{l.h}^{-1}$ izanik eta LP = animalien pisu lehorraren logaritmo dezimala, unitateak mg. izanik), XXII taulan azaldu dira. Zuzenen kopuru osoari aplikaturiko kobariantz analisia burutu ondoren lorturiko b balioen arteko diferentziak, esangarritasun estatistikorik gabeko suertatu ziren ($p > 0.05$), ondorioz, erregresio-koefizientearen balio ponderatua ($b = 0.6801$) kalkulatu zelarik.

Arnas kontsumoan pisuak duen eraginak urtean zehar erakutsi duen aldagarritasuna esangarritasun estatistikorik gabekoa denez, $\bar{a}$ balioen sasoi-aldaketa, iharduera metabolikoaren zikloaren adierazle egoki izan dugu. Balio maximoak, udaren lehenengo erdiko hilabeteetan azaldu dira (1984.eko Uztaila eta 1985.eko Ekaina), minimoak neguaren hasieran izan direlarik.

1984/III--1985/III-tako periodorako ingurune-tenperatura, indize gonadal eta $\bar{a}$ balioen sasoi-aldaketak 14. irudian jarri dira. Hiru parametroen aldaketa ziklikoa izan arren, zikloen balio maximoak eta minimoak, ez dira batera azaldu eta ondorioz, ezin pentsa daiteke arnas metabolismoan ingurune-tenperaturak edo garapen gonadalak izan dezaketen eragina esklusiboa denik. Pisu lehor osoaren eta $\bar{a}$ balioen zikloak paraleloak direnez, oxigeno-kontsumoaren benetako balio maximo eta minimoak, $\bar{a}$ delakoaren zikloak definitu ditu.

4.7.3.- Pisu, Indize gonadal, Sexu eta Tenperaturak Metabolismoan duten eragina.

Arnas metabolismoan nolabaiteko eragina duten zenbait faktore aipatu da aurreko pasarteetan. Eragin horiek, bai bakunak direnak, bai aldagaien arteko elkarrekintzei dagozkien konbinatuak ere, bakoiztu ahal izateko, oxigeno-kontsumoa (LM = arnas kontsumoaren logaritmo dezimala = $\text{Log } \mu\text{l.O}_2\text{h}^{-1}$) batetik, eta bestetik, pisua (LP = pisu lehorraren logaritmo dezimala = Log

mg.), sexua ($\sigma \Rightarrow S_1 = 1$ eta $S_2 = 0$; $\varphi \Rightarrow S_1 = 0$ eta $S_2 = 1$; sexu indiferentziatua $\Rightarrow S_1 = 0$ eta $S_2 = 0$), indize gonadala (IG = oinaren pisua x GFB / pisu osoa) eta ingurune-tenperatura ($T = ^\circ\text{C}$) erlazionatu dituen erregresio anizkoitzeko eredua gauzatu genuen. Eredua honen buruketarako prozedurak (ikus MATERIAL ETA METODOAK), metabolismoan 95%-eko probabilitaterako ($\alpha = 0.05$) esangarritasun estatistikodun eragina duten aldagai eta aldagaien arteko elkarrekintzak hautatu ditu.

Ondoren, jatorriango ordenatuaren (a) eta hutaturiko aldagaiei dagozkien koefizienteen ($b \pm \text{E.E.}$) balioak azalduko dira:

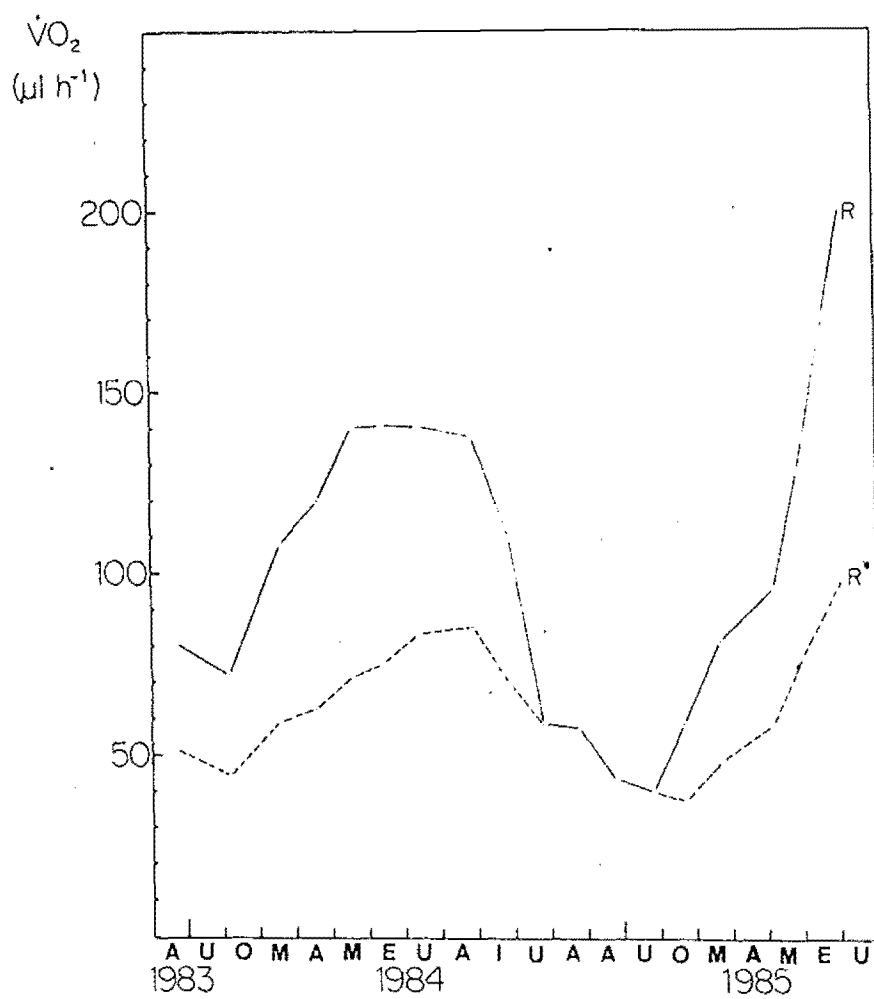
$$\begin{aligned} a &= 0.1028 \\ b_{LP} &= 0.6860 \pm 0.0339 \\ b_T &= 2.116 \cdot 10^{-2} \pm 2.1 \cdot 10^{-3} \\ b_{S_1} &= 0.1805 \pm 0.0197 \\ b_{S_2} &= 0.2103 \pm 0.0207 \\ b_{LP \cdot IG} &= 6.04 \cdot 10^{-3} \pm 1.2 \cdot 10^{-3} \\ b_{IG \cdot S_2} &= -6.39 \cdot 10^{-3} \pm 4.1 \cdot 10^{-3} \end{aligned}$$

IG aldagai bakuna eta LPT, IGS_1 eta IGT elkarrekintzak baztertu egin direlarik. Horrela, hurrengo funtzio anizkoitzaren bidez azal daiteke arnas metabolismoa:

$$LM = 0.1028 + 0.686 LP + 0.02116 T + 0.1805 S_1 + 0.2103 S_2 + 0.00604 LP \cdot IG - 0.00639 IG \cdot S_2 \quad (n = 246, r^2 = 0.8650)$$

Ekuazio horretan, LP aldagaia dagokion koefizienteak erkutsi duen balioa, "LM vs. LP" erregresio-zuzenei aplikaturiko kobariantz analisiaren ondoren lorturiko malda ponderatuaren ($b = 0.6801$) antzeko samar gertatu da eta ondorioz, bestelako aldagaiek duten eragina soilik aktibitate metabolikoaren mailari dagokiola baieztatu daiteke, pisuak metabolismoan duen eragina ezertan ere aldatu gabe (salbuespen bakarra $LP \cdot IG$ elkarrekintzari dagokio, baina oso garrantzi kuantitatibo txikikoa izan da). Izan ere, kobariantz analisisa eta erregresio anizkoitzak, antzeko emaitzak ekarri dituzte, bien arteko kontraesanik agitu ez delarik.

Tenperaturak eragin nabaria du iharduera metabolikoan eta pisuaren kasuan bezala, aztertutako beste faktoreekiko ezmenpeko suertatu da zeren LPT eta IGT aldagaiak esangarritasun



15. Irudia

Erregresio anizkoitzaren eredua erabiliz lorturiko arnas kontsumoaren sasoi-aldaketa :

R = laugarren klaseko animalia estandarraren kontsumoa (—)

R* = adin eta tamainu bereko eta ernalaktibitaterik gabeko animalia legokiokeen kontsumoa (----).

Bi lerroen arteko espazioa, ugalkuntzari dagokion iharduera metabolikoaren frakzioa da.

estatistikorik gabekoak baitira.

Eredu horretan buruturika ugaiaktibitateari lotuta dagoen metabolismoaren frakzioaren analisia, konplexua izan da zeren bi mota desberdinetako aldagaien bidez adierazi baita (kuantitatiboak eta kualitatiboak). Sexuaren eragina finkatzeko aztertutako bi aldagaiak (S_1 eta S_2) ereduaren onartu direnez, lehen germinalerako erabilitako aktibitate metabolikoaren parte bat ehun gametogeniko berak azaldu duela adierazi digu; garapen gonadalaren graduak duen eragina bestelakoa izanik. Horretaz gain, S_1 eta S_2 direlakoan eraginak ezaugarri desberdinak erakutsi dituztela gogoratu behar da: Batetik, S_1 aldagaiaren koefizientearen balioa, S_2 aldagaia baino altuago suertatu da eta, bestetik, S_2 delakoaren eragina, IG aldagaiak baldintzatua izan da. Koefiziente horien balioa eta zeinua kontutan hartuz, garapen gonadalaren hasierako ale emeen arnas kontsumoa arrena baino gehiago dela eta desberdintasun hori gonada garatzen deneko neurrian lehenago ezabatu eta gero alderantzikatu egin dela ondorioztatu daiteke. Izatez, $IG < 4.67$ denean, emeen arnas kontsumoa altuago gertatu da, $IG > 4.67$ denean, altuena arrena izanik.

Beste bi aldagaiak baldintzatu dutelarik, IG aldagaia, ez da modu independentean agertu ereduaren: Batetik, aurreko pasartean aztertutako IGS_2 elkarrekintza eta, bestetik, $LPIG$ delakoa, zeinak $6.39 \cdot 10^{-3}$ -tako balio positiboa erakutsi baitu. Bigarren elkarrekintza termino horren esanahia aztertutako ahal izateko, indize gonadala garapen gonadalaren indize erlatiboa delako kontzeptua hartu behar da kontutan. Berez, LP eta IG aldagaien biderkaketa, biomasa gonadalaren adierazpen ez-zuzena da eta ondorioz, animalien tamainuaren menpekota. Horretaz, IG aldagaia ordezko $IGLP$ elkarrekintzaren ereduango agerpenak, gametoen anizkuntza graduak gabe gonadan dauden gameto-biomasak arnas kontsumoa baldintzatzen duela adierazi du.

Periodo eta adin-klase desberdinetarako kalkulaturiko R_T eta R^* balioak (ikus MATERIAL ETA METODOAK), XXIII eta XXIV tauletan azaldu dira. Kontutan hartutako periodo bakoitzari dagozkion R^*/R_T erlazioak, antzeko balioa erakutsi dute adin-klase guztietan.

4.8.- ASIMILAZIOA ETA HAZKUNTZ ETEKIN GARBIA.

Aurreko pasarteetan erreferentziatzat harturiko bi urte-periodoei dagozkien Asimilazioaren balioak, XXIII taulan azaldu dira. Bi periodoetan, animalien tamainuaren funtzioa da asimilaturiko energia, nahiz eta kasu batetan hazkuntz tasen joera alderantzizkoa izan.

Urte-periodo bakoitzari dagozkion balioak konparatzerakoan, 1984. urterako kalkulatu direnak 1984/VI--1985/VI-tako periodorako lorturikoak baino arean altuagoak direla ikus daiteke. Horregatik, bigarren periodorako erdietsi diren hazkuntzaren balio altuagoak, gastu metabolikoaren murrizpenari datxekizkio, murrizpen horren bidez biomasa propio modura organismoek manten dezaketen energia gehi daitekeelarik.

Fenomeno hori agerian jarri da bi periodoei dagozkien K_2 (Hazkuntz efizientzia garbia) balioak konparatu ditugunean (XXIII taula). Bigarren kasuko K_2 indizeak, balio altuagoak erakutsi dituelarik, biomasarako energia asimilatuaren bihurtetaren efizientzia handiagoa adierazi digu.

Indize horrek adin-klase desberdinetan hartu dituen balioak konparatzen badira, animalia handien hazkuntz etekinak altuago suertatu direla beha daiteke eta horrek, ale handiek asimilaturiko energiatik mantenurako erabilitakoaren portzentaia altuagoa izan dela adierazi du; horrela ba, hazkuntz prozesuetatik galduriko energia hori, adinaren funtzio positiboa da.

Azkenik, tarte mugatuagoak diren ugalaidei dagozkien Asimilazio eta K_2 balioak aztertzerakoan, urte-periodoei dagozkienetatik lorturikoen antzeko ondorioak atera daitezke, garrantzizko diferentzia kuantitatiboak egon arren. Izan ere, ugalfaseak hazkuntza maximoko periodoak direnez, XXIV taulan azalduko K_2 balioak, urte-periodoetarako kalkulatu direnak baino askoz ere altuago suertatu dira.

4.9.- UGALKOSTUA.

Ugalahaleginaren indizea izan arren, ugalkuntzari dagokion metabolismoaren frakzioa Ugalkostuaren formulazioan kontsideratu denez, aparteko azterketa burutu behar da. Egin diren

XXIII TAULA.- Hazkuntza totala (G_T), Hazkuntza gonadala (G_{gon}), Gastu metabolikoa (R_T), Ugali-harduerarik gabeko animalari dagokion gastu metabolikoa (R^*), Asimilazioa (A), Hazkuntzaren etekin garbia (K_2) eta Ugalkostua (UK) balioak 2, 3, 4,5 eta 6 adin-klaseko animalietarako eta urtebeteko iraupeneko bi periodoetan. G_T , G_{gon} , R_T , R^* eta A , energi unitateez adierazi dira (cal.).

Epea	Klasea	G_T	G_{gon}	R_T	R^*	A	K_2	UK
1983/XII/22-	2	196.75	33.03	2390.32	1908.34	2587.07	7.61	-0.086
-1984/XII/22	3	138.99	47.62	3166.09	2508.13	3305.08	4.21	-0.036
	4	87.62	59.85	3792.64	2985.08	3880.26	2.26	-0.009
	5	42.48	70.46	4008.87	3070.41	4051.35	1.05	0.009
	6	12.29	79.99	4421.58	3383.51	4433.87	0.28	0.020

-139-

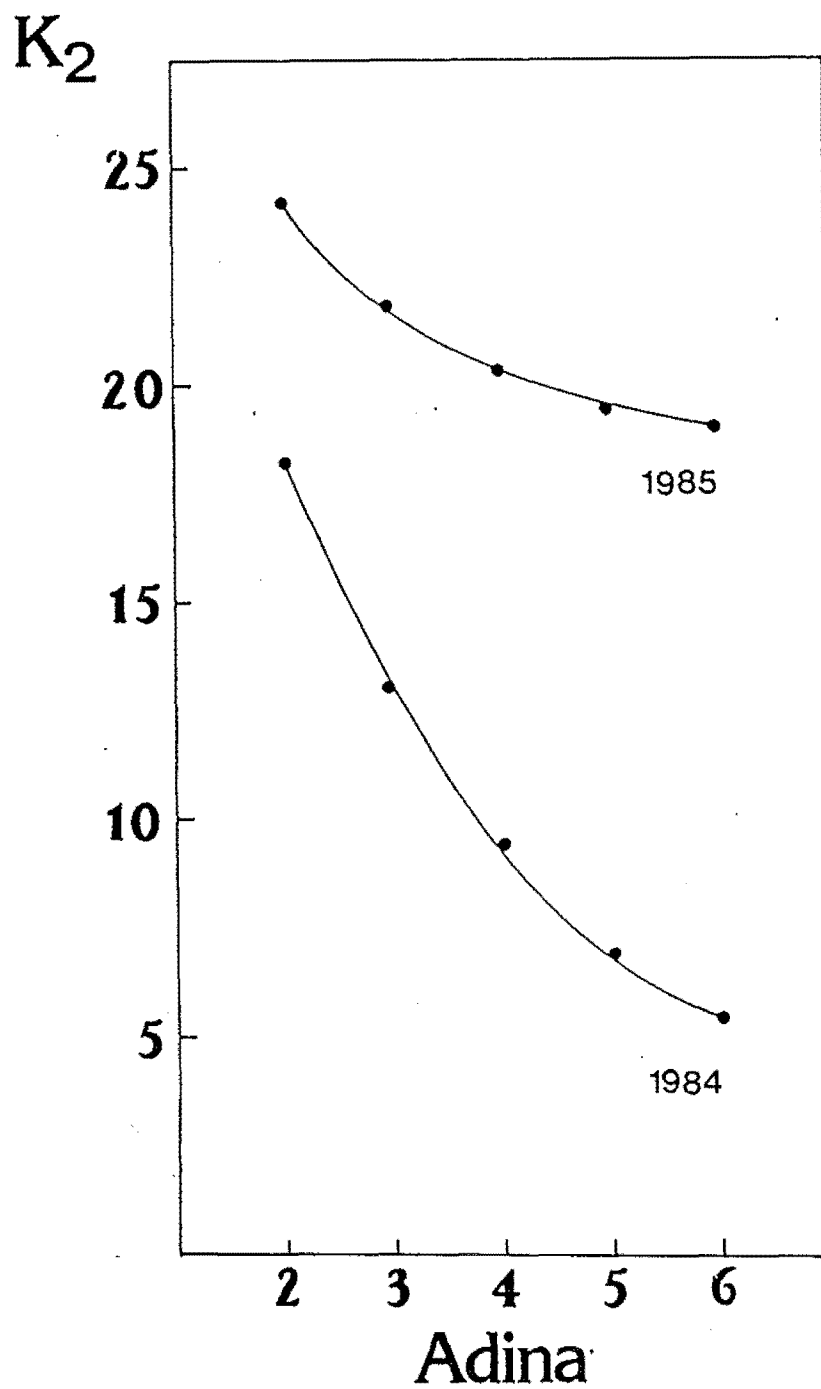
Epea	Klasea	G_T	G_{gon}	R_T	R^*	A	K_2	UK
1984/VII/2-	2	325.33	36.37	1728.52	1332.56	2053.85	15.84	-0.217
-1985/VII/2	3	297.86	52.02	2512.01	1982.22	2809.87	10.60	-0.124
	4	290.86	65.29	3110.49	2477.17	3401.35	8.55	-0.091
	5	290.11	76.82	3597.84	2876.10	3887.95	7.46	-0.074
	6	295.06	87.24	3696.79	2904.67	3991.85	7.39	-0.072

XXIV TAULA.- Idem XXIII TAULA bi ugalperiodoetarako.

Epea	Klasea	G _T	Ggon	R _T	R*	A	K ₂	UK
1983/XII/22-	2	245.49	32.14	1088.89	606.90	1334.38	18.40	-0.350
-1984/VI/13	3	220.39	45.81	1489.59	831.03	1709.98	12.89	-0.210
	4	191.67	57.20	1810.33	1002.77	2002.00	9.57	-0.134
	5	160.66	67.04	2081.30	1142.84	2241.96	7.17	-0.082
	6	133.52	75.86	2300.04	1261.97	2433.56	5.49	-0.046

-140-

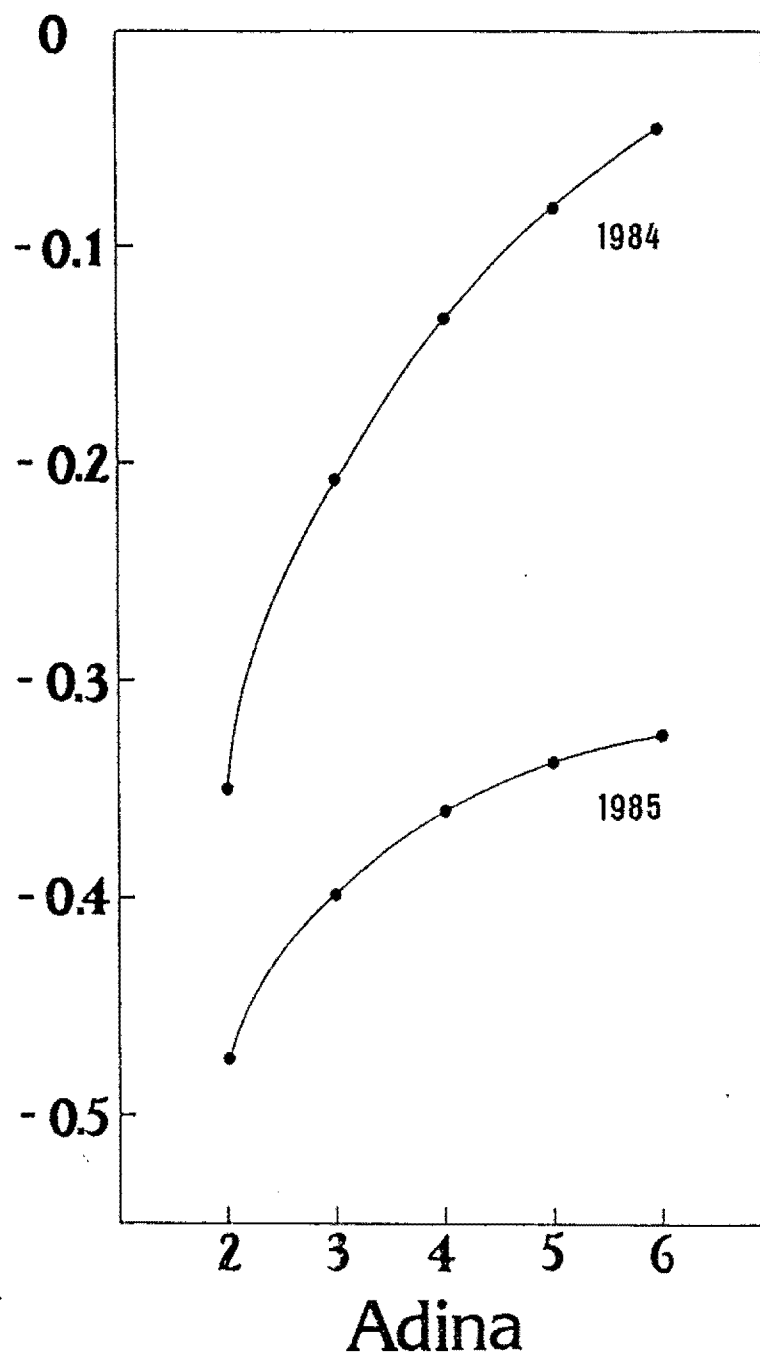
Epea	Klasea	G _T	Ggon	R _T	R*	A	K ₂	UK
1985/I/26-	2	313.40	36.37	980.61	584.65	1294.01	24.22	-0.474
-1985/VII/2	3	357.74	52.02	1297.85	768.06	1655.59	21.61	-0.398
	4	392.55	65.29	1539.04	905.72	1931.59	20.32	-0.361
	5	420.31	76.82	1741.77	1020.03	2162.08	19.44	-0.337
	6	449.79	87.24	1910.73	1118.61	2360.52	19.05	-0.324



16. Irudia

"Hazkuntzaren etekin garbia (K_2) vs. Adina " azterturiko bi ugal-periodoetarako (1983/XII/22--1984/VI/13 eta 1985/I/26--1985/VII/2).

UK



17. Irudia

"Ugalkostua (UK) vs. Adina", azterturiko bi ugalperiodoetarako
(1983/XII/22--1984/VI/13 eta 1985/I/26--1985/VII/2)

Ugalkostuaren neurketa guztiei begiratzuz (XXIII eta XXIV taulak), indize hau adinarekin batera gehitu egiten dela nabari daiteke. Beraz, lerro germinataren eskari metabolikoak betetzeko erabili den energi kantitatea, gero eta handiago gertatu da animaliak hazi direneko neurrian.

Bestalde, ugalperiodoetarako kalkulaturiko balioak, urte-periodoetarako kalkulatu direnak baino altuago suertatu dira. Fenomeno horren arrazoiak, ondokoak dira: Bi ugalfaseen artekoa den geldialdi sexualaren periodoan, hazkuntza negatiboa azaltzea, eta hazkuntza somatiko eta garapen gonadala batera gertatzea. Horrela, 1984. urtean UK indizeak, balio negatiboak erakutsi ditu bostgarren eta zehigarren adin-klaseetan eta , ondorioz, urte-periodo osoari begiratzuz, ugalkuntzak, eragin negatiboa du lerro somatikoan, urte beraren garapen gonadalaren periodo mugatuagoan horrelako fenomenorik agitu ez delarik.

Bi ugalperiodoei dagozkien UK balioak konparatzerakoan, 1984. urtekoarenak baxuago agitu dira, nahiz eta garapen gonadala ere, murriztuago suertatu (17. irudia). Bi periodo horiei dagozkien UA_2 balioak aztertutik direnean, fenomeno bera hatzeman dugu eta azalpena hurrengoa da: hazkuntzarako baldintzak periodo batetik bestera aldatzen direnean, garapen gonadalaren gradu konstante mantentzeko joera dago, aldaketak jasotzen duena hazkuntza somatiko izanik.

4.10.- HAZKUNTZA NORMALIZATUAREN EREDUA.

Aurreko ataletan azalduko hazkuntza somatiko, hazkuntza gonadal, ugalahalegin, hazkuntza etekin garbi eta ugalkostu direlako parametroen balio normalizatuak lortu ahal izateko, jatorrizko datuen birruntolaketak burutu zen. Horrela, urteen artean jasotako diferentziak ezabatu dituen eredu bakuna erdietsi zen, hazkuntza somatiko eta gonadala ale bakoitzaren jaiotzetik iraganiko denboraren funtzio modura azaldu dituelarik.

Eredu horrek duen aurretateko balioa, mugatua da zeren soilik bere itxuraketarako ehun somatiko eta ehun gonadala banatu zireneko hilabeteen datuak erabili ahal izan baitziren. Ondoren, erabili den PARRY-ren (1982) prozedura azalduko da.

Ez zen inola ere maskorren hazkuntza linealari dagozkion datuak aldatu beharrik, zeren sasoi-hazkuntza eta marken goieraren balioen doiketarako erabili ziren funtzioen aldagai

independentea denbora izan baitzen eta ondorioz, jaiotzetik edozein momentutan animalia baten maskorrak erakusten duen goiera funtzio horien bidez kalkula baitaiteke. Modu berean, maskorraren ekoizpen organikoaren balioak lor daitezke materia organikoaren pisuaren eta altueraren logaritmoak erlazioa ditzakeen erregresio-ekuazioaren bidez (4.2. atala).

Hazkuntzarik izanen ez baltitz, urtean zeharreko animaliak duen biomasaren fluktuazioa, zikliko gertatuko litzateke, LPsom *vs.* LH erregresio-ekuazioen jatorriango ordenatuen (a) sasoi-aldaketa ziklo horren adierazpen egokia izanik. Erlazio horien b balioen arteko diferentziak, esangarri suertatu dira $\alpha = 0.05$ -erako; $\alpha = 0.001$ -erako, aldiz, ez da horrela izan. Horregatik, eta eredu bakuna eraikitzeko asmoa zela eta, b maldaren balio ponderatu bakarra ($b = 2.8951$) kontsideratu genuen (U taula) "LPt *vs.* LH" eta "LPsom *vs.* LH" erregresio-zuzen guztietarako. Ondoren, lorturiko erregresio-zuzen guztietan b horri dagozkion jatorriango ordenatuaren (a) balioak kalkulatu ziren (UI taula). Horrela lorturiko a balioek joera ziklikoa erakutsi zuten, funtzio sinusoidal bati daitu zitzazkion karratu minimoen metodoaren bidez; daituriko funtzioaren aldagai independentea, denbora ($D =$ egunak) izan zen, $D = 0$, Untarrilaren 15-a izanik. Erdietsiriko funtzioa, hurrengoa da:

$$\bar{a}_{\text{som}} = -1.9068 + 0.0942 \sin [(D + 275) 360/365], n = 15, r^2=0.8205$$

Ehun somatikoaren pisua, hurrengo adierazpenaren bidez kalkula daiteke:

$$\text{LPsom} = -1.9068 + 0.0942 \sin [(D + 275) 360/365] + 2.8951 \text{ LH}$$

Aurrekoaren antzera, hazkuntza gonadala denboraren funtzio modura adierazi ahal izateko, data berari dagozkion "LPt *vs.* LH" eta "LPsom *vs.* LH" erlazioen a balioen arteko diferentziak kalkulatu ziren (UI taula) zeren diferentzia horiek, organismoan dagoen ehun gonadalaren kantitatearen extrapolazioaren adierazpena baitira. Aztertutako bi periodoen garapen gonadalek, oso ezaugarri desberdinak erakutsi dituzte eta horregatik, $\bar{a}_t - \bar{a}_{\text{som}}$ diferentziaren balioek, ez dute oso joera finkaturik erakutsi ugalprozesuan zehar. Ondorioz, denboraren funtzio lineal bakuna hautatu genuen, berriaz ere $D = 0$ Untarrilaren 15-a izanik. Erdietsiriko funtzioa honakoa da:

$$Dif = \bar{a}_t - \bar{a}_{som} = -3.8609 \cdot 10^{-3} + 2.8068 \cdot 10^{-4} D, n = 18, r^2 = 0.5212$$

funtzio horrek, soilik $D = 19$ egun eta $D = 19 + 173 = 192$ egunetako terterako balio du zeren bi ugai-periodoen iraupena 173 egunetakoa baita. Horrela, geldialdi sexualaren periodorako, $P_t = P_{som}$ eta garapen gonadalaren periodoan zehar ($19 > D > 192$ egun), pisu osoa, hurrengo adierazpenaren bidez kalkula daiteke:

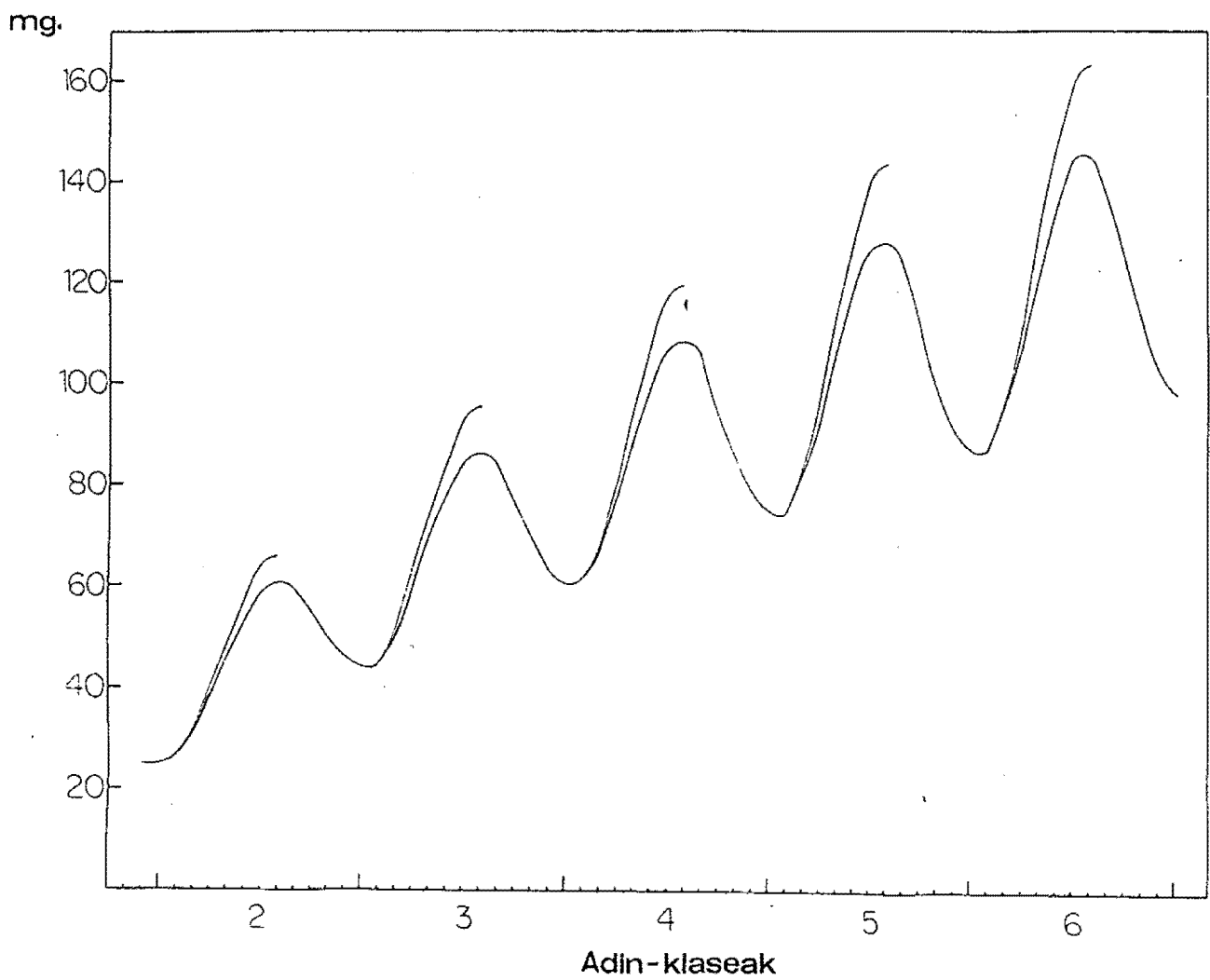
$$LP_t = -1.9107 + 0.0942 \sin [(D + 275) 360/365] + 2.8068 \cdot 10^{-4} D + 2.8951 LH$$

Atal honetan deskribaturiko adierazpenak eta maskorraren hazkuntzaren funtzioak elkarrekin konbinatuz, animalia estandarraren pisu somatiko eta pisu gonadalaren aldaketak azaldu dira 18. irudian. Ereduaren emaitzen arauera, hazkuntza somatikoaren periodoa, Urtarril eta Abuztuaren artekoa da, hazkuntza gonadalarakin batera gertaturik. Izan ere, 1984/VII--1985/VII-tako periodoari dagokion joera azaldu du ereduak, zeren 1984.eko Apirilaren aurreko balioak ereduaren erabiltzerik egon ez baitzen.

Balio grabimetrikoak (mg.) energi unitate (cal.) bihurtzeko, 1984/IV--1985/VII periodoaren hilabeteroko konposizio biokimikoaren datuetatik erdietsi ziren konbertsio-faktore ertainak erabili ziren adin-klase bakoitzerako.

Aurreko eredutik abiatuz lorturiko Hazkuntza somatiko, Hazkuntza gonadal, Hazkuntza osoa eta UR_2 direlako parametroen urteko balioak, XXU taulan azaldu dira bost adin-klaseetarako. Jatorrizko datuak adierazi zirenean aipatu genuenez, hazkuntza somatiko adinarekin batera beheratzen da eta hazkuntza gonadalak erakusten duen gehiketak beherapen hori konpentsatzen ez duenez, hazkuntza osoa ere, beheratu egiten da, ondorioz UR_2 indizea adinaren funtzio positiboa delarik.

Adin-klase bakoitzaren Hazkuntz etekin garbi eta Ugalkostu izeneko parametroen balioak kalkulatzeko beharrezkoak diren R_T eta R^* direlakoan kuantifikazioa, arnas metabolismorako erdietsiriko erregresio anizkoitzaren ereduaren bidez burutu zen. Ereduaren erabiliriko LP eta IG balioak, maskorraren hazkuntzaren funtzio eta lehenago deskribaturiko funtzio sinusoidaleen bidez kalkulatu ziren; besteak beste, populazioan behaturiko δ_1^q erlazioaren 1.25:1-tako balioa, kontutan hartu zen. Biomasaren datuen kasuan burutu zeneko modu berean, hilabete bakoitzari



18. Irudia

Animalia estandarraren jaiotze eta bizitzaren 6. urtearen artean gertatzen den biomasa somatiko (azpiko lerroa) eta biomasa osoaren (goiko lerroa) hazkuntza normalizatuari dagokion kurba. Goiko lerroaren desagertzea, gametoen askapenaren adierazpena da.

XXV TAULA.- 2, 3, 4, 5 eta 6 klaseko animalia estandarretara ko diseinatu den hazkuntz eredu orokorretik abiatuz erdietsi riko Hazkuntza somatiko (G_{som}), Hazkuntza gonadal (G_{gon}), Hazkuntz total (G_{T}), Ugalahalegin (UA_2), Gastu metaboliko (R_{T}), Ugaliharduerarik gabeko animaliei dagokien gastu metaboliko (R^*), Asimilazio (A), Hazkuntzaren etekin garbi (K_2) eta Ugal kosturen (UK) urtebeteko balioak. Hazkuntza, Gastu metaboliko eta Asimilazioaren datuak energi unitateez adierazi dira (cal.).

Adin-klasea	G_{som}	G_{gon}	G_{T}	UA_2
2	214.26	27.18	241.44	11.26
3	178.33	39.54	217.87	18.15
4	153.94	50.12	204.06	24.56
5	135.93	59.37	195.30	30.40
6	123.93	67.86	191.67	35.34

Adin-klasea	R_{T}	R^*	$R_{\text{T}} - R^*$
2	1850.63	1446.02	404.61
3	2441.04	1892.60	548.44
4	2902.54	2237.83	664.71
5	3283.34	2504.06	779.28
6	3609.91	2764.84	845.07

Adin-klasea	A	K_2	UK
2	2092.07	11.54	-0.1482
3	2658.91	8.19	-0.0942
4	3106.60	6.57	-0.0688
5	3478.64	5.61	-0.0543
6	3801.58	5.04	-0.0448

zegozkion temperaturaren datuak ere, funtzio sinusoidal baten bidez normalizatu ziren:

$$T(^{\circ}\text{C}) = 15.8867 + 4.5794 \sin [(D + 253) 360/365], n = 18, r^2 = 0.9169$$

non T delakoa, temperatura eta D (egunak), Urtarrilaren 15-etik iraganiko denbora baitira. Funtzio horrek, karratu minimoen metodoaren bidez, ikerketa-periodo osoan zehar jasotako temperatur datuei doitzear gain, urteko minimoa ($T = 11.3^{\circ}\text{C}$) Otsailaren 5.ean eta maximoa ($T = 20.5^{\circ}\text{C}$) Abuztuaren 7.ean suertatzen direla aurrezan du, 15.9°C temperatura ertaina izanik. Azkenik, berberetxoan populazioa kokatzen deneko padurari dagokion aireango esposizioaren periodo eta $\dot{V}\text{O}_2\text{aire}/\dot{V}\text{O}_2\text{ur}$ erlazioaren balioa, kontutan hartu ziren (4.7.1. atala). Horrela lorturiko R_T eta R^* balioak, adin-klase bakoitzari dagozkion Asimilazio, Hazkuntz etekin garbi eta Ugalkostu energi parametroak kalkulatzeko erabili ziren (XXV taula). Ereduaren bilakapenaren ondoren parametro hauek erakutsi dituzten balioak ez dira datu zuzenen bidez buruturiko analisiak finkatu dituen joerak aldaeraziak izan. K_2 balioak, adinarekin batera murriztu egin dira, 11.54 bigarren klaseko animalietan eta 5aren inguruan seigarrenean izanik. Ugalkostua, -0.1482-tik -0.0448-ra, goratu egiten da 0 baliora heldu gabe.

5.- EZTABALDA

5.1.- HAZKUNTZA.

5.1.1.- Hazkuntz markak eta maskorraren hazkuntza.

Gametoen askapen eta ernerazkuntzak, eta ale gazteen ezarkuntza jasotzen direnako sasoiak, erabat mugatzen dute populazioan txertatu berriak diren aleek lehenengo neguan lortzeko duten tailua eta FIGUERAS (1967) eta SHAFEE & LUCAS-en (1980) eritziz, hurrengo neguetan lortzen dutena ere, modu berean mugatuko dateke. Aurreko kapituluan azaldu denez, lan honetan aztertutako bi ugaltzaileek, desfase nabaria erakutsi dute eta edozein bi urte jarraitutan, hau bezalako desfasea eman daitekeelako posibilitatea ezin bazter daiteke. Ondorioz, belaunaldi bakotzari hazkuntz kurba desberdina egokitzea, posiblea izanen litzateke, kasu horretan lehenago jaio diren belaunaldiei, hazkuntz marka luzeagoak legozkiekeelarik. Gure kasuan, baina, ez dira esangarriak belaunaldi desberdinetako animalien hazkuntz marken arteko diferentziak (1 taula); beraz, gazteen ezarkuntzaren daten arteko desfaseak, funts eskasekoak dira, hazkuntzan izan dezakeen eraginari dagokionez, behintzat.

Marken altuera ertainen bidez itxuraturiko kurba (3. irudia), 19. (A eta B) irudian errepresentatu da berrir, Mundakako Itsasadarreko *Cerastoderma edule*-ren hazkuntza eta Europako kostaldeetako beste zenbait tokitan azaltzen denarekin konparatzeko asmoz. Irudian errepresentaturiko kasuen multzoan, Mundakako populazioari dagokionak, hazkuntz tasa baxuen, tailu maximo laburren eta biziraupen luzeenetarikoa erakutsi ditu. Hau bezalako konparazio desfaboragarria azaldu ahal izateko hipotesirik daituena, hazkuntza murriztuaren eta aztertutako zonaren ingurune-baldintza gogorren arteko erlazioarena da zeren ez bait dago hemen ageri diren hazkuntz tasen arteko diferentziak oinarri genetikoei atxekitzetik.

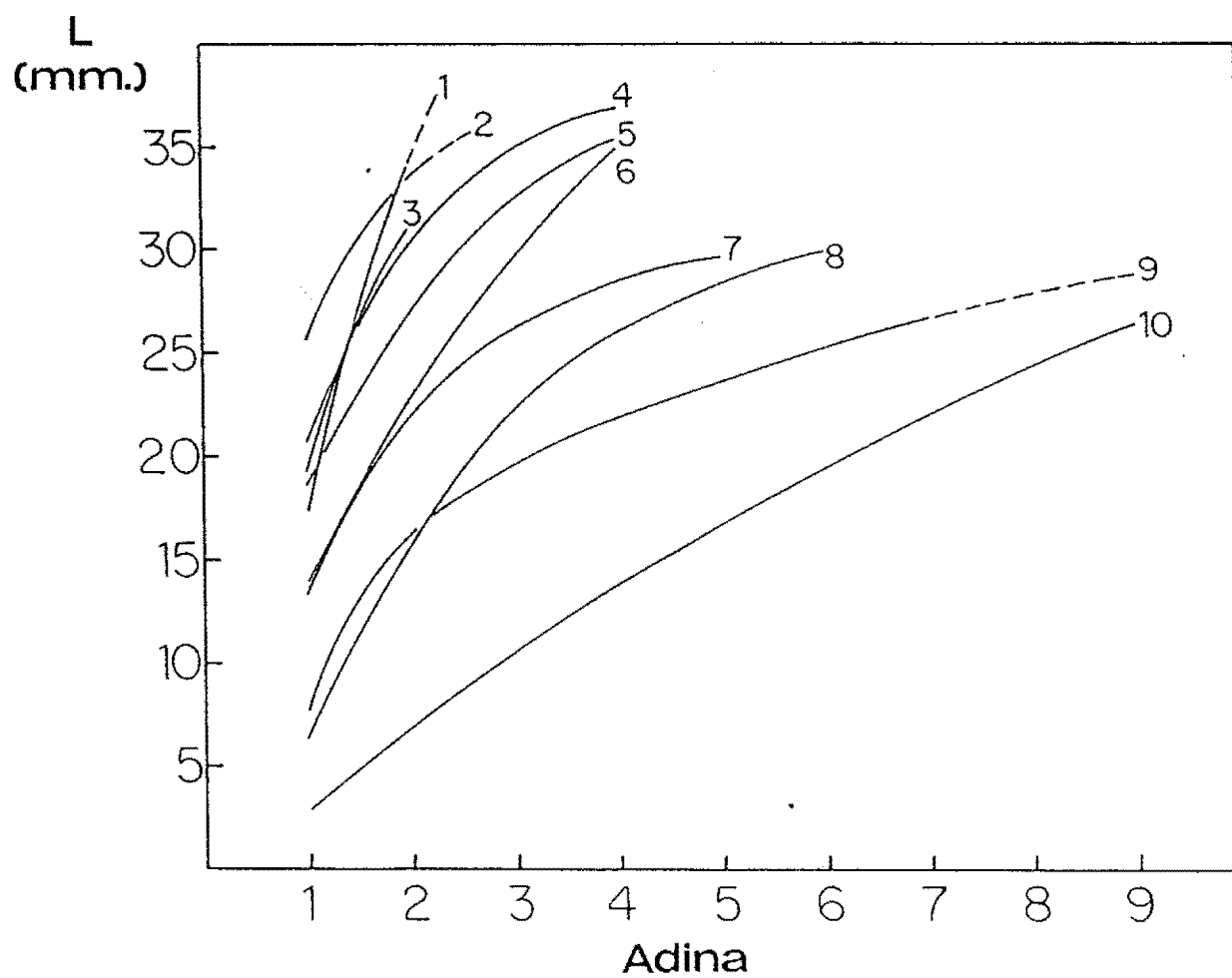
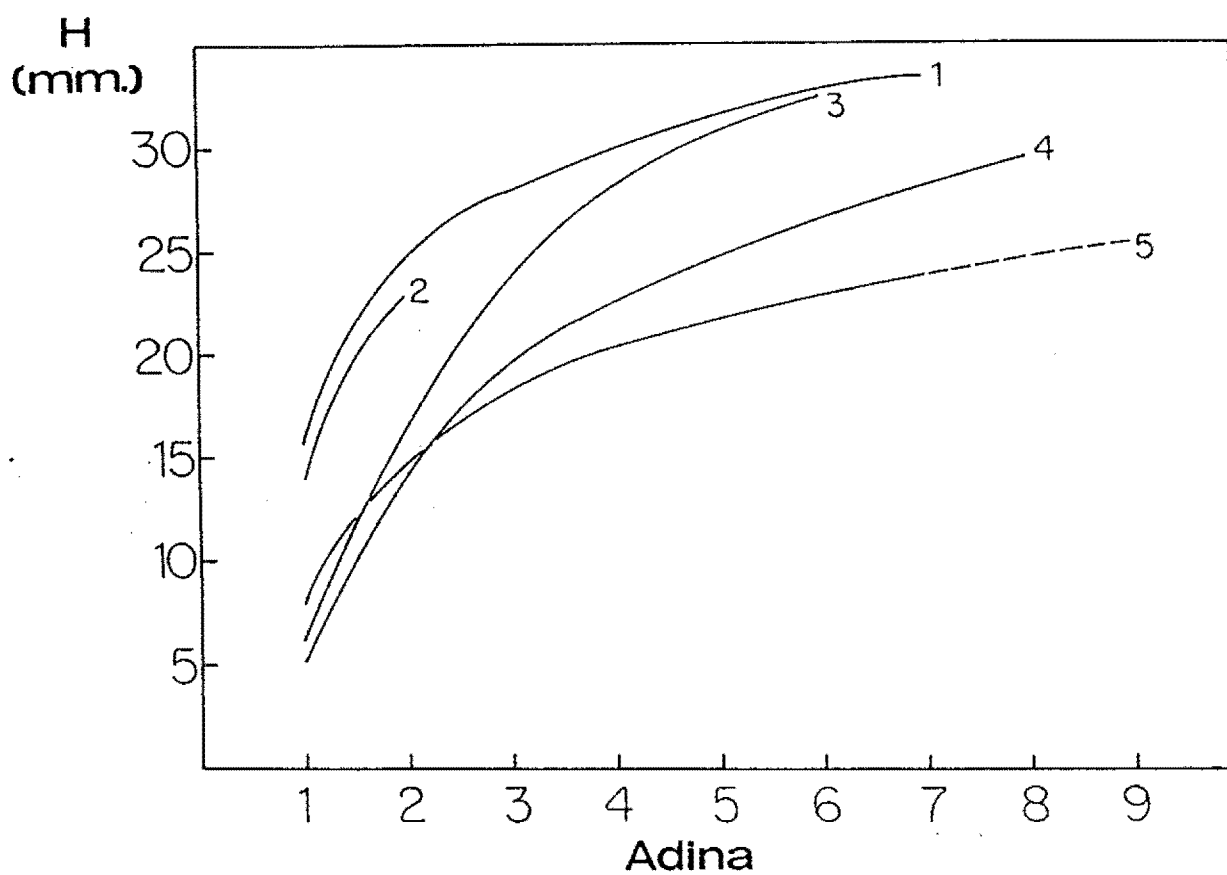
SARRERA kapituluan erakutsi denez, bibalbioen hazkuntzaren gain eraginik handien duten faktoreak, tenperatura eta elikagai-gertutasuna ditugu. Tenperaturari dagokionez, faktore horrek hazkuntzan eragin positiboa duela ideia, hedatu samar dago, oinarri hertsirik gabekoa izan arren. 19. irudian bilduriko kasuen artean, Bizkaiko kostaldeak jasaten duen tenperatur araua baino altuagorik, Guadianako ibaiakoko populazioaren kasuan gertatu da (SAAVEDRA, 1983). Beraz, hazkuntza ingurune-tenperaturaren funtzio positiboa izanen balitz, bai Guadianako populazioari eta bai Mundakakoari, hazkuntz tasa maximoak legozkieke, eta

19. irudia

Europako kostaldeetako Cerastoderma edule (L.) delakoaren populazio desberdinetan gertatu den maskorraren hazkuntzaren kurbak. A) Hazkuntzaren ardatz dortsobentralaren (H). B) Aurre atzeko ardatzaren arauera (L) lorturikoak.

A : 1) Crouch estuarioa (Essex, Ingalaterra)(BOYDEN, 1972c)
2) Guadianaren ibaihoa (Huelva)(SAAVEDRA, 1983)
3) Tamar estuarioa (Kornualles, B.H.)(NEWELL, 1977)
4) Stanford Lough (Iparraldeko Irlanda)(SEED & BROWN, 1978)
5) Ikerketa honen datuak. Marra etenak lan honetan kontutan hartu ez diren 8. eta 9. marken altueretan oinarritutako extrapolazioa azaltzen du.

B : 1) Noiako Itsasadarra (Galizia)(MEJUTO, 1983)
2) Arosako Itsasadarra (Galizia)(GONZALEZ & PEREZ CAMACHO, 1984b)
3) Vigoko Itsasadarra (Galizia)(FIGUERAS, 1967)
4) Yealm ibaia (Ingalaterra)(ORTON, 1926)
5) New Brighton-eko itsas-lakua (Ingalaterra)(McCLOY et al, 1937)
6) Aggesborg (Danimarka)(BROCK, 1980)
7) Llanrhidian Sands (Gales)(HANCOCK, 1965)
8) Dovey estuarioaren marearteko zonaren beheko aldea (Gales)(JONES, 1979)
9) Ikerketa honen datuak. L balioak, hurrengo funtzioaren bidez erdietsi dira: $L = 0.1886 + 1.0693 H$ ($n = 145, r^2 = 0.9694$)
10) Dovey estuarioaren marearteko zonaren goiko aldea (Gales)(JONES, 1979)



nabari denez, nahiz eta Guadianako populazioaren aleen hazkuntz tasa baxua ez izan, ez dago maximoen artean. Geroko kapitulu batetan zehaztasun handiagoz aztertua izan arren, hemen ere, aipa daiteke tenperaturak gastu metabolikoan izan dezakeen eragina. Izan ere, eragin hori existitzekotan, SFG-aren (eta ondorioz, hazkuntza) eta tenperaturaren arteko erlazio negatiboa gertatuko dateke, ingurune-energiaren lorpena emendatzeko mekanismorik ez dagoeneko kasuetan, edo elikagai-gertutasuna mugatuta dagoenekoetan. BEUKEMA & MEEHAN-en (1985) ustez ere, eragin-mota horrek, mugatu egiten du *Macoma balthica* tellinidoaren banapen geografikoa, Europako kostaldeetan, 45º paralelotik hegoalderantz aurkitzen ez delarik.

Tenperaturak izan dezakeen eragin negatiboa baztertu gabe, oinarritzko aldagaia, elikagai-gertutasuna dugu. Beste tokietako elikagai-mailekiko konparazio zuzenak egin ahal izateko datu nahikorik ez badago ere, badugu Kanalako padura zona pobretzat kalifika dezakeen erakuskarririk, zeren, bertako baldintza hidrologiko eta nutrizionalak benetako estuariotakoak izan barik, alboetako itsasertzekoan antzekoak baitira (3.2. atala) eta, jakina denez, baldintza estuarinoak, izaki iragazleen hazkuntzarako baldintza optimoak dira. 19. irudian errepresentaturiko kurba gehienak, estuarioetako populazioei dagozkien, hurrengo biak salbuespena izanik: HANCOK-ek (1965) aztertutikoa (ez baitu inolako zehaztasunik azaldu) eta SEED & BROWN-ek (1978) ikertutikoa, zeina badia batetan kokaturik baitago eta bestalde, beraren aleen hazkuntz tasak, baxuak baitira konparatiboki; gainera, hazkuntz tasarik altuenak erakutsi dituztenak, Galiziako Itsasadarretakoak dira (FIGUERAS, 1967; MEJUTO, 1983; GONZALEZ & PEREZ CAMACHO, 1984 b) eta elikagai-baldintzen aldetik, bibalbioen hazkuntzarako oso zona egokiak direla kontutan hartu behar da (MASON, 1976). Kontsideratu behar den beste faktore bat, animaliak sistema litoralean kokatzen direneko altuera da. Ikuspegi horri dagokionez, *Cerastoderma edule* mareen maila ertainetik gorantz banatzen ez dela adierazi du COLE-k (1956), eta KREGER (1940), HANCOK (1967), FARRON (1971) eta BARNES-en (1973) eritziz, mareen 0 mailari dagokion espezie horrek duen kokapenaren altueraren eta hazkuntzaren arteko erlazio inbertsoa dago; KRISTENSEN (1957) eta NEWELL-en (1977) ustez, baina, emertsio periodikoak sorteraiztako energiaren lorpenaren gaineko mugak ekar ditzakeen hazkuntzarako efektu negatiboak, aireango esposizio-denbora 50%-eko baliorantz hurbiltzerakoan hasten dira. Izan ere, ezagunak diren kasuen artean, Dovey estuarioko (Gales) populazioari dagozkio hazkuntz tasa baxuenak

eta populazio hori mareen maila ertainetik gorantz 50 cm.-tara egonik, 8 edo 9 ordutako aireango esposizioa jasaten duela aipatu behar da (JONES, 1979). Ziklo marealaren 40% eta 50%-tako emertsio-periodoak eramaten dituen marearteko araupean egotea (3.2. atala), batetik eta aipatu diren zonako ezaugarri hidrologikoak bestetik, populazio honen aleen hazkuntz tasa baxuen oinarria izan daitezke.

5.1.2.- Sasoi-hazkuntza.

Berberetxoen populazio honetan aurkituriko maskorren (4. irudia) eta gorputzen (5. irudia) hazkuntzaren sasoiatasuna, itsaso epeletako bibalbio askoren ezaugarri amankomuna da (1.2. atala). Europako *Cerastoderma edule*-ren populazioetan gertaturiko antzeko fenomenoak, KRISTENSEN (1957), EVANS (1977), GARCIA *et al.* (1982) eta GONZALEZ & PEREZ CAMACHO-k (1984 b) deskribatu dituzte beste zenbait ikertzaileen artean.

Kanalako populazioan, neguaren bukaeran eta udaberriaren hasieran neurtu dira maskorren hazkuntz tasa maximoak, udan, udazkenean eta neguan zehar beheratuz joan direlarik (4. irudia). Ehunen pisuak bilakaera paraleloa erakutsi du; horrela, udaberriko hazkuntza intentsoaren fasearen ondorioz, udaren hasieran suertatzen dira biomasaren balio maximoak, une horretatik aurrera, hotz, udaren bukanan eta udazkenean zehar, pisu-galera graduala agitzen delarik (5. eta 18. irudiak).

Sasoi-hazkuntzan eraginik duten faktoreei buruz dauden ikerlan urriek, agerian utzi dute elikagai-gertutasunaren eta ingurune-tenperaturaren garrantzia. SARREARAN azaldu denez, hazkuntza eta ugalkuntzarako energi eskumendea (SFG), elikagaien menpeko agertzen da ikerlanetan; hori dela kausa, esekita dagoen materia organikoaren beherakuntzetan (SALZWEDEL, 1980; SHAFEE & LUCAS, 1982; BEUKEMA *et al.*, 1985) edo sestoneango frakzio organikoaren beherapenak sorteraziriko dietaren kalitatearen pobretzeetan (BAYNE & WIDDOWS, 1980; VAHL, 1981 a, b) oinarrituriko murrizpen nutrizionalak jazotzen direnako urtarotetan, pisu-galera inplikatzan duten SFG balio negatiboak gertatu ohi dira. Itsaso epeletako zonetan, neguari dagozkio urtaro horiek, latitudearen arauera udazken edo udaberriantantzabal daitezkeelarik. Mundakako itsasadarrari dagokionez, udaberri eta udako hilabetetan lortzen dira A klorofila esekiaren balio maximoak (ORRIVE *et al.*, 1984 a), itsasadar horretako izaki esekijaleen hazkuntzarako periodo laboragarriena horixe behar

lukeelarik. Dena den, udaberrian hazkuntz intentsoa izan arren, uda heltzen denean, desagertu egiten da, gorputzaren biomasa konstante mantendurik (5. irudia). Udatango hazkuntzaren desagertzea hau, bibalbio askotan behatu da (SALZWEDEL, 1980: *Tellina fabula*; SHAFEE & LUCAS, 1982: *Chlamys varia* eta BEUKEMA *et al.*, 1985: *Macoma balthica*), eta kasu guztietan, injestio-tasaren gorapenaren bidez ezin konpentsa daitekeen ingurune-tenperaturaren gorapenak sorteraizitako gastu metabolikoaren emendioari iratxeki zaio hazkuntzaren desagertzea; *Carastoderma edule*-ri dagokionez, geroago aztertuko da hipotesi hau, metabolismoan, eta azken finean, hazkuntzan, eraginik duten faktoreak aztertzen direnean.

Biomazaren galera- eta irabazpen-periodoak adin-klase desberdinetan batera gertatu arren, prozesu hauek gauzatzen direneko intentsitate erlatiboari, garrantzizko diferentziak dagozkio, maskorraren sasoi-hazkuntzan eta biomazaren aldaketetan fenomeno antzekoak behatu direlarik. Maskorraren hazkuntzari dagokionez, lorturiko erregresio anizkoitzeko ereduaren bidez, azal daiteke adin eta denboraren arteko elkarrekintza negatiboa, zeina, nahiz eta epe laburragoan suertatu, animalia gazteen hazkuntza intentsitate erlatibo altuagoaren azalpena baita. Bestalde, gorputzaren biomazaren aldaketei dagokionez, pisu *vs.* maskorraren altuera delako erlazioen exponentearen balioak pisu-irabazpeneko sasoiari ($b < 3$) pisu-galera ematen deneko sasoiari baino altuagoak izateak ($b > 3$), ondokoa adierazi du: bai biomazaren galerak, bai irabazpenak ere, animalia gazteagoetan intentsitate altuagoz jazotzen direla. Hau bezalako fenomeno horren argi nabaritzen deneko lehenengo lana hauxe den arren, tamainu desberdinetako *Nytilus edulis* muskuiluen iharduera metaboliko eta erreserben katabolismoari dagozkion datuetan oinarrituz, BAYNE *et al.*-ek (1983), aurrean egin zuten ezaugarri bereko joera. Aipaturiko *Nytilus edulis* kasuan bezala, *Carastoderma edule*-ren ale txikien biomasa-fluktuazio intentsitaterik, hazkuntzaren etekin garbiaren eta mantenurako energi eskarien tamainuarekiko erlazio bereziak kontutan hartuz azal daitezke. Horrela, tamainu txikiagoetako animaliek hazkuntzaren etekin altuagoak erakusten dituztenez, intentsitate altuagoz hazten dira baldintza nutrizional faboragarrien aurrean; bestaldek, animalia txikien mantenurako energi eskariak ere altuagoak direnez, barautean edo murrizpen nutrizional gogorren aurrean, biomazaren galerak handiago suertatzen dira konparatiboki.

5.2.- UGALKUNTZA.

6. eta 14. irudietan azalduriko Gametoen Frakzio Bolometrikoaren (GFB) eta Indize Gonadalaren (IG) balioen sasoi-aldaketek, joera ziklikoa erakutsi dute. Lan honetan erabilitako metodologia, madurazio-egoera desberdinak ondorioztatu daitezkeeneko ugalkuntz faseak karakterizatzeko balio ez arren, gametogenesiaren hasiera eta gametoen madurazioaren ondorengo askapenaren momentua definitzeko egoki samar gertatu da.

Aztertutako bi ugjalperiodoen iraupenak, elkarren antzekoak izan dira eta bien aktibitate gametogeniko maximoetako fasea, udaberrietan gertatu da. Hala ere, sexu desberdinetako aleen joera desberdinei eta hazkuntza gonadalaren hasiera eta bukaeraren garaiei dagozkien diferentzia nabariak agertu dira bien artean.

1984. urteko udaberrian jazo den garapen gonadalaren ezaugarri markatuenak, hauexek dira: arren eta emeen bilakaera gonadalen graduen arteko diferentziak batez, eta sexu bakoitzeko animaliei dagozkien GFB balio maximoen arteko hilabeteko desfasea, bestetik.

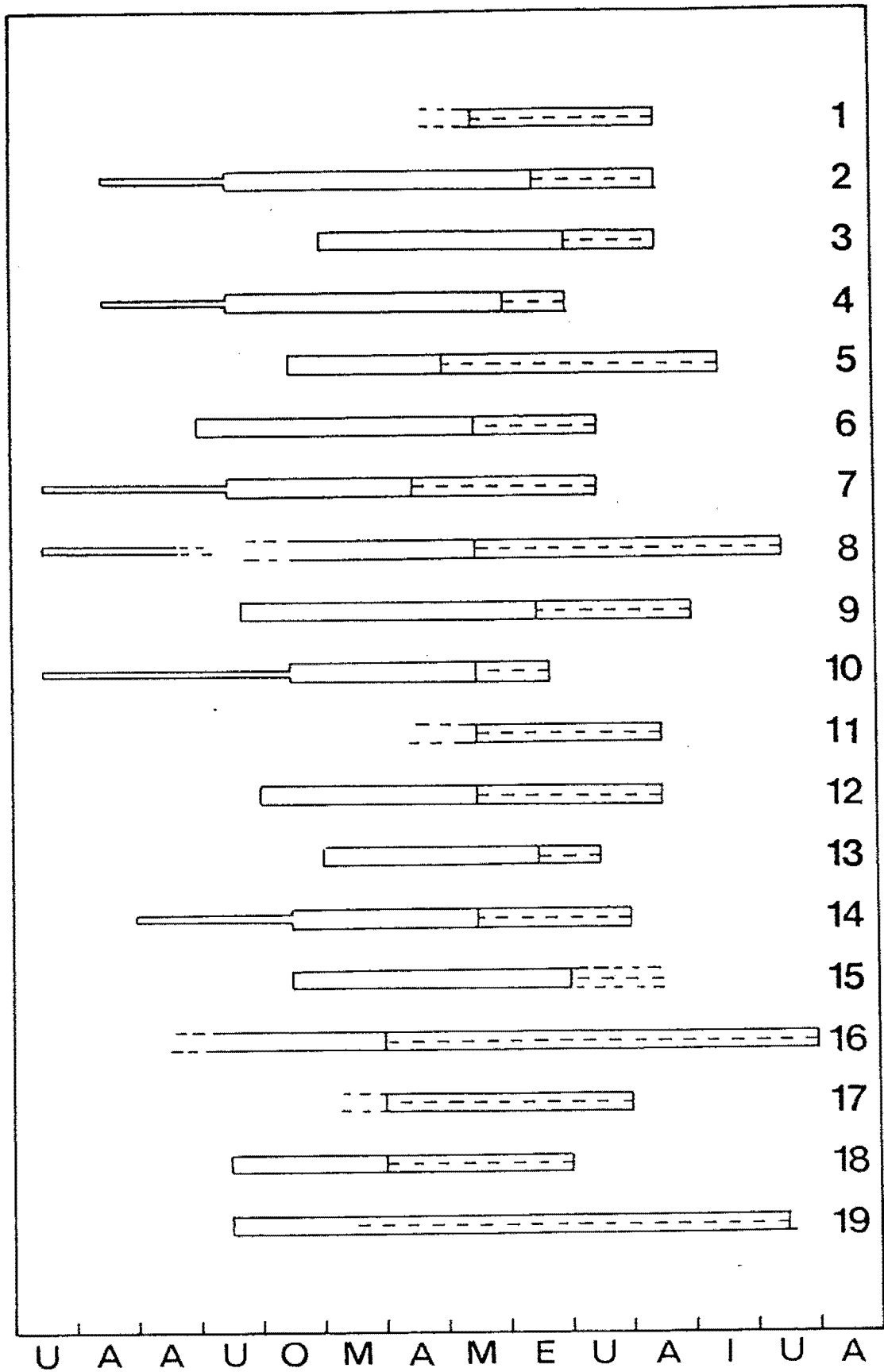
MATERIAL ETA METODOAK kapituluari adierazi denez, informazio ugaria da molusku bibalbioen ugazkiloen buruz, baina ale arren eta emeen garapen gonadalen, oso gutxitan aztertutako elkarrekin aparta eta modu kuantitatiboan. *Cerastoderma edule*-ri dagokionez, ikuspuntu horretaz dagoen informazio bakarra, Tamar-estuarioko (Kornualles) populazio bati dagokio (NEWELL & BAYNE, 1980). Aipaturiko kasu horretako emeen garapena, arreena baino arean murriztuagoa da eta, gure kasuan bezala, sexu bakoitzari dagozkien GFB-en balio maximoen arteko hilabeteko desfasea agertu da.

Azalduriko sexuen arteko diferentzia horiek, 1985.eko ugjalperiodoan berriz ez agertzeak, fenomeno hauek periodo bakoitzean gertatu diren ingurune-baldintzen arteko diferentziekin erlazionatuta daudela iradoki digu. Bi periodoen artean behaturiko pisu-gehipenen arteko diferentziak direla eta, 1985.eko udaberriko hazkuntzarako energi baldintzak 1984.ekoak baino favoragarriagoak izan direla dirudi. Beraz, baldin eta arren eta emeen gametogenesiei kostu metaboliko desberdinak badagozkie, eta, horrela izanik, baldin eta emeena garestiagoa bada, emeen garapen gonadalean nabariago dirateke elikagai-murrizpenetako baldintza desfaboragarriak. Hipotesi horren arauera, bestalde, *Cerastoderma edule*-ren zenbait populaziotan behaturiko gertaera batzu azal

20. irudia

Europako zenbait tokitan behatu diren Cerastoderma edule (L.) berberetxoaren ugalezikloak. Banda hestua = garapen gonadal gela; banda zabala = garapen gonadal intentsoa; marra etena = gailu metoen madurazio eta askapenaren periodoa.

- 1) Tamtra Irla (Norvegia)(RYGG, 1970)
- 2) Limfjord (Danimarka)(IVELL, 1981)
- 3) Strangford Lough (Iparraldeko Irlanda)(SEED & BROWN, 1975)
- 4) Dovey estuarioa (Gales)(CREEK, 1960)
- 5) Dovey estuarioa (Gales)(JONES, 1979).
- 6) Burry Inlet (Gales)(1958-59)(HANCOCK & FRANKLIN, 1972)
- 7) Burry Inlet (Gales)(1981)(YANKSON, 1986)
- 8) Burry Inlet (Gales)(1982)(YANKSON, 1986)
- 9) Crouch estuarioa (Essex, Ingalaterra)(BOYDEN, 1971)
- 10) Kent-eko kostaldeak (Ingalaterra)(KINGSTON, 1974)
- 11) Tamar estuarioa (Kornualles)(LEBOUR, 1938)
- 12) Tamar estuarioa (Kornualles)(NEWELL, 1977)
- 13) Senaren badia (Frantzia)(GIMAZANE & LUBET, 1972a)
- 14) Mundakako Itsasadarra (1984). Lan honen datuak
- 15) Mundakako Itsasadarra (1985). Lan honen datuak
- 16) Pasaxeko Itsasadarra (Galizia)(MEJUTO, 1984)
- 17) Noiako Itsasadarra (Galizia)(MEJUTO, 1983)
- 18) Arosako Itsasadarra (Galizia)(GONZALEZ & PEREZ CAMACHO 1984a)
- 19) Vigoko Itsasadarra (Galizia)(FIGUERAS, 1957)



daitezke. Adibidez, heltze sexuala, tailu txikiagoan lortzen dute arrek; emeek baino (FIGUERAS, 1957), edo Pasaxe-ko Itsasadarrean MEJUTO-k (1984) behaturiko arren eta emeen aktibitate sexualaren iraupenen arteko diferentziak: ale arren espermatozitoak, urte osoan zehar mantentzen dira aktibo, emeek ordea, neguko hilabetetan obozito heldurik ez dutelarik. *Cerastoderma edule*-ren arras metabolismoan sexuak duen eragina aztertzen dugunean, hipotesi bera kontrastatzeko posibilitatea izango dugu.

Azterturiko bi ugalperiodoen kokapen denboralari buruzko bigarren ikuspegi interesgarria, gametogenesiaren hasiera eta bukaeren eta errutaldiaren momentuaren arteko desfaseari dagokio. *C. edule*-ren beste populazioekin konparatzerakoan, hemen behaturiko desfaseen antzekoak aurkitu dira. Adibidez, gametogenesiaren hasiera udazkenean kokatu dute CREEK (1960), KINGSTON (1974) eta IVELL-ek (1981) eta beste ikerle guztiek Untarril edo Otsailean; JONES (1979) ere, horietarikoa izan da, CREEK-ek (1960) azterturiko populazioa kokatzen deneko estuario bereko populazio batez aritu izan delarik. Kanalak populazioari dagokionez, lehenengo ugalaldiaren aktibitate gametogenikoa Azaro eta Abenduan (1983) hasi da. Garapen gonadala, astiro gertatu da Otsailera arte (1984) eta modu intentsuagoan Maiatz (♂) edo Ekain (♀) arte, errutaldia Ekain, Uztail eta agian, Abuztuko hilabeteetan suertatu delarik. 1985. urtean zehar, ordea, Otsail arte ez da hasi gametogenesia, aurreko urteari dagokion bi hilabeteetako atzerapena gertatu delarik; madurazioa eta errutaldiaren lehenengo arrastoak, Uztailan agertu dira. Bestalde, bigarren periodo honetan, gametoen anizketa-tasa, konstante mantendu da gametogenesiaren bukaera arte, garapen-erritmo desberdinik behatu ez delarik.

SARRERAREN kapituluari esan zenez, ugalzikloaren fase desberdinen sekuentziazio eta intentsitatea, mota desberdinetako faktoreek baldintzatzen dituzte, horien artean, temperatura eta elikagai-gertutasuna garrantzitsuenak izanik. Hori dela eta, Kanalak berberetxoan ugalzikloetan behaturiko urteen arteko desberdintasunak aztertuko ditugu, 1984. eta 1985. urteen arteko arau termiko edo nutrizionalen aldaketa esangarrien eragin posibleak kontutan hartuz.

Temperaturren urte-zikloak, urte bien arteko garrantzizko diferentziak erakutsi ditu (14A. irudia), baina ez dirudi zirkunstantzia horrek ugalzikloen arteko desfaseak azal ditzakeenik, zeren, ziklo hauek eta aldaketa termikoarenak ez baitira inola ere gainjarri. Adibidez, 1983/84.eko negu epelean, ugalaldi aurreratua azaldu da, baina bi fenomenoen arteko erlazio

kausalik finkatzea, ez litzateke egoki gertatuko, zeren garapen gonadalak hasi direneko momentuen uraren tenperaturak desberdin samarrak izan baitira azterturiko bi zikloetan (13°C 1984.ko ziklorako eta 10°C 1985.koarako). Garapen gonadal maximoak ere, oso ingurune-tenperatura desberdinetan gertatu dira modu berean.

Bibliografian agertu diren *C. edule*-ren zikloen berrikustapenak, azterturiko populazioetarako antzekoa den kronologia azaldu digu, beraien jarrera geografikoa (eta ondorioz, arau termikoak) oso desberdinak izan arren. Ugalzikloen eredu horretako gametogenesiaren fase kuantitatiborik inportanteena, udaberrian izaten da eta gametoak, udako lehenengo hilabeteetan askatzen dira (20. irudia). Azalduko arauaren salbuespen nabariena, Galiziako populazioei dagokie, ugalperiodo askoz luzeagoak erakutsi dituztelarik (FIGUERAS, 1957; GONZALEZ & PEREZ CAMACHO, 1984 a); Pasaxeko Itsasadarreko populazioan, itsaso tropikaletan karakteristikoa den ugalzikloa behatu da, aktibitate gametogenikoa urte osoan zehar luzatu delarik (MEJUTO, 1984).

Deskribaturiko behaketen aurrean, *C. edule*-ren ugalzikloaren faseen sekuentziazioaren eta faktore termikoaren arteko erlazioak ez dagoela zihurra daiteke, *Mytilus edulis*-i buruz NEWELL *et al.* (1982) eta BROUSSEAU-k (1983) lorturiko ondorio bera baieztatu delarik. Baieztapen horrek, baina, ezin ezeztatu ditzake GIMAZANE (1972) eta GIMAZANE & LUBET-ek (1972 b) *C. edule*-ren garapen gonadalaren intentsitate eta tenperaturaren arteko erlazioei buruz lorturiko emaitzak. Zer esanik ez, gametogenesiaren hasiera eta "hazkuntza gonadalaren tasa" lertitzokeena, fenomeno desberdinak dira eta ondorioz, tenperaturaren eragin-motak ere desberdinak dirateke.

Energi errekurtsoen gertutasuna, aztertuko ditugun garrantzi handietariko bigarren faktorea da; lehenengoz, ugalkuntza hazkuntza mota bat dela eta ondorioz, energia behar duen prozesua dela pentsatu behar da. *Cerastoderma edule*-ren gametogenesiaren intentsitatean tenperaturarekin batera elikagai-kantitateak eragin handia duela frogatu du GIMAZANE-k (1972); NEWELL *et al.*-en (1982) aburuz, *Mytilus edulis*-en aktibitate gonadalaren hasiera eta intentsitatea mugatzen dituen faktore bakarra, elikagai-gertutasuna da.

Cerastoderma edule-ren populazioen ugalzikloetara berririo itzuliz, ugalperiodorik luzeenak hazkuntzarako optimoak diren medioetan kokatuta dauden populazioei dagozkiena, begi bistan dago; beraz, baldintza nutrizionalen eta ugalperiodoaren luzapenaren arteko erlazio positiboa dagoela ondorioztatu daiteke.

Kanalako populazioaren gametogenesiaren parte inportanteena, udaberrian gertatu da, A klorofilaren balio maximoak azaldu direneko sasoiari; kasu horretan, beraz, aktibitate gametogenikoa baldintza nutrizional egokiekin batera gertatu dela dirudi. Hala ere, aztertutako lehenengo ugaltaldia (1983/84) udazkenaren bukaeran hasi da, udaberria baino elikagai-gertutasun baxuagoetako garaian. Beraz, iharduera gametogeniko hori energi errekurtsu endogenoez baliatuz mantendu delako hipotesia hartu behar da kontutan. Posibilitate hori, hurrengo atalean aztertuko dugu, konposizio biokimikoaren sasoi-aldaketez aritzen garenean.

5.3.- KONPOSAKETA BIOKIMIKOA.

Aزتتuturiko periodo osoan zeharreko gorputz-biomazaren aldaketen esangura, aztertuta dago jadanik, baina biomasa horren osagaiak, ez dute joera bera erakutsi zeren, hazkuntz eta ugalkuntz prozesuei dagokienez, bakoitzak funtzio espezifikoa betetzen baitu.

Proteinak.

Osagai biokimiko guztien aldaketen artean pisu osoarenetatik hurbilen gertatu direnak, proteinenak izan dira. SARREARRAn azaldu dugunez, osagai nagusia izateaz gain betetzen duen funtziorik garrantzitsuena estrukturala denez, beste osagaienak baino garrantzi erlatibo baxuagokoak dira bere aldaketak. Europako beste populazioen antzera, *Cerastoderma edule* (IVELL, 1981; PEREIRA *et al.*, 1984) eta *C. glaucum*-en (IVELL, 1979) proteinen balioak, hazkuntza somatiko eta gonadalaren sasoietan (udaberria), gehitu egin dira eta, biomasa osoaren joera bera erakutsirik, udazkenean zehar beheratu (7. irudia). Hori dela eta, proteinek eta pisu osoak joera paraleloa erakutsi ez duteneko kasu bakarra, aipatzekoa da: 1984.eko Maiatzetik Uztailera arte, proteinen beheraketa jazo da; biomasa gonadalak, 1984.eko Maiatzetik Ekainera arte jasan du beheraketa, ondoren gehitu egin delarik. Azaldua denez, Maiatzetik aurrera suertatu da gameto arren askapena, eta, egitura gametikoak osotzen dituzten proteinen garrantzi kuantitatibo handia delarik, askapenak bai pisu osoaren eta bai proteinen mailaren beherakadak sortera zi ditu. Ekainetik aurrera, baina, errezerba-mailen gorapen handia agitu da, errutaldiari dagokion pisu-galera gaindituta, proteinen

beheraketarekin batera biomasa osoaren gehiketa eman delarik.

Osagai horren maila erlatiboen sasoi-azterketak (9. irudia), balio absolutuez esan denaren alderantzizko joera azaldu digu. Udazkenean azaldu den proteinen portzentaiaren gorapena, beste osagaien balio absolutuen beherakuntza erlatibo handiagoaren ondorioa da. Beraz, elikagai-peitutasuneko garaietan, beste osagaiak katabolizatzen dira, proteinak, posiblea den neurrian, kontserbatu egiten direlarik.

N.S.P.

Osagai minoritarioa izan arren, ninhidrinarekiko substantzia positiboak (NSP; aminoazidoak, batez ere) espezie honen pisuaren 7%-a izatera hel daitezke. Osagai horri buruzko informazioa, eskasa da; horregatik, lan honetan behaturiko aldatketetan eraginik sortertzeko posibilitatea izan duten faktoreak aipatzea, ausartegi liteke. Proteinen oinarritzko osagaiak izateaz gain, aminoazidoek funtzio garrantzitsua hartzen dute metabolismo zentralaren bideetan eta gainera ere, medioaren gazitasun-aldaketekiko eragile osmatikoen inportantzia frogatu da (LANGE, 1963; LYNCH & WOOD, 1966; IVANOVICI *et al.*, 1981). NSP balio erlatibo eta absolutuen maximoak (7. eta 10. irudiak) eta Mundakako Itsasadarreko gazitasun altuenak (ORIVE *et al.*, 1984 *b*) batera gertatzeak, eragile osmatikoen funtzioa betetzen dutelako hipotesia baieztatu bide du. Izan ere, ZURBURG *et al.*-en (1979) ustez, *Mytilus edulis*-en aminoazidoen edukinaren sasoi-aldaketak, ez du proteinen sintesi edo endakapenarekiko zerikusirik eta baliteke Taurina eta Alaninaren udako gehiketa, sasoi honetan gertatzen den gazitasun-gorakuntzari emandako erantzuna izatea.

Aztertutako populazioa mareartekoa dela gogoan izanez, bigarren hipotesi bat kontsidera daiteke. Beste marearteko ornogabeen kasuan suertatzen deneko modu berean (NAVARRO & ORTEGA, 1984), ehunetan dauden aminoazidoek, edukin hidrikoa mantentzeko aireango esposizioan zehar, lehorpenaren aurkako mekanismo efikaza izanik. Beraz, lehorpenaren eragina gogorren azaltzen deneko sasoietan, marearteko animalien aminoazido-edukin altua izan daiteke bai eta urpean daudenean ere, horrela marea beheztatzen denean aminoazido horiek, berehalako eragina izan dezaketelarik. Bestalde, Azalera / Bolumena delako erlazio altuagoa duten animaliek, ur-galera ere altuago pairatu ohi dutenez, adierazgarri samar deritzogu hilabete beroetan animalia txikiagoek NSP-en edukin erlatibo altuagoa aurkezteari (LNSP *vs.*

LP erlazioetan, $b < 1$; X taula).

Lipidoak.

Edukin lipidiko eta ugalzikloaren artean zenbait kasutan behatu den erlazioa, ez da lan honetan aurkitu. SARRERA, erlazio hori ez aurkitzearen zenbait azalpen posible eskeini dugu, lan honetarako egokiak direla dirudi: Batetik, hazkuntza somatiko, gametogenesis eta erreserben metaketa, batera gertatu dira neurri handiz; bestalde, gonada ez da gorputzaren pisuaren 10%-a baino gehiago izaten normalean, ondorioz, sexu bien animalien konposaketa biokimiko globala aztertzerakoan, gonada emearen edukin lipidikoaren gorapena nabaritzea zail samarra delarik. Horretaz gainera, emeen errutaldia, lipido-mailen gehikuntza ekartzen duen erreserben metaketarekin batera gertatzen da; zirkunstantzia horien azpian, gameto emeetan dagoen material lipidikoaren galera, maskaratuta geratu da.

Lipidoak, elikagai-peitutasun luzeko baldintzetan erabil daitekeen erreserba-material inportanteak dira (COMELY, 1974; ANSELL, 1974 g). Horixe bide da Kanalak aleetan osagai horrek betetzen duen funtzioa, 1984.eko Abuztu eta 1985.eko Urtarrilaren artean jazo den beherapena kontutan hartuz (7. irudia). *Cerastoderma edule*-ren beste populazio batetan IVELL-ek (1981) aurkitu dueneko modu berean, Urtarriletik aurrera, errekupeazio inportanteagoa behatu da lipidoen mailetan beste osagaienetan baino.

Karbohidratoak.

Bibalbioen erreserba-osagai nagusia izateaz gain, gluzidoek oso aldaketa bortitzak pairatu ohi dituzte denbora-epe laburretan, beraien mobilizazio-ahalmen handiari esker. Osagai honen sasoi-aldaketei dagokien ikuspegirik garrantzitsuena, ugalzikloarekin erlazionatuta dagoen metaketa- eta erabilera-prozesuen sekuentzia da. LOPEZ BENITO (1967), NEWELL & BAYNE (1980), IVELL (1981) eta PEREIRA *et al.*-ek (1983) deskribaturiko karbohidrato osoen sasoi-joerak, oso antzekoak dira *C. edule*-ren populazio desberdinetan. Ikerle horien emaitzen arauera, osagai horren balio maximoak, udaren bukaeran edo udazkenean agertzen dira, neguan eta udaberrian zehar beherapen luzatua gertaturik. Nahiz eta oso kronologia antzekoak erakutsi, ziklo horiek garapen gonadalararekin dituzten erlazioak, oso desberdinak dira: Tamar-eko (Kornualles) populazioan, Urtarrilean

hasten da gametogenesia, karbohidratoen balioak minimoak direnean hain zuzen, beraz garapen goandala energi emari endogenoez baliatu behar delarik (BAYNE & NEWELL, 1980); Limfjord-eko (Danimarka) populazioan, aldiz, gluzidoen udazkeneko beherapena eta gametogenesiaren hasiera, batera agertzen dira (IVELL, 1981), eta ondorioz, osagai hori iharduera gametogenikoaren eskari metabolikoak betetzeko erabiltzen dela suposa dezakegu, GABBOTT-ek (1975) proposaturiko eskemaren arabera.

Aurrean deskribaturiko bi joerak, nabari daitezke aztertutako bi ugalperiodoetan: 1983.eko Azaro/Abendutik 1984.eko Maiatz/Ekainerako garapen gonadala, karbohidratoen erabilera intentsoarekin batera agitu da, geroago, udaberian zehar, metaketa- eta galera-fase txandakatuak agerturik. Errutaldiaren ondoren, igo egin dira gluzidoen mailak, baina uda eta udazkenean zehar suertatu den murriztapenaren ondorioz, neguaren hasieran, balio minimoak agertu dira; garapen gonadala hasi deneko Otsailera arte, ez dira errekuiperatu gluzidoen mailak. Izan ere, bigarren ugalaldi horretan, gametogenesia eta erreserben metaketa batera jazo dira, zihuraski neguaren azkenean izan diren baldintza nutrizional egokiei esker.

Aurreko pasartean azalduko behaketetik atera daitekeen ondorioz inportanteena, hau da: ugalkuntza garrantzizko eskari metabolikoak dituen prozesua denez, karbohidratoen erreserbak udazkeneko hilabeteetan zehar agortzen badira, ingurunean dauden elikagaietatik lortu behar dira beharrezko diren energi emariak eta baldintza hauen azpian, udazkenean hasi beharrean, kondizio nutrizional egokiak izan arte ez da hasten gametogenesia. Beraz, energi gertutasuna, endogenoa zein exogenoa, ugaltibitatearen hasierarako baldintza *sine qua non* bide da.

Osagai honi dagokion bigarren ikuspegi garrantzitsua, tamainuarekiko erlazioa da. *Carastoderma edule*-z buruturiko aurreko ikerlanetan (NEWELL & BAYNE, 1980) behatu denaren antzera, lan honetan lorturiko LKh *vs.* LP erlazioen *b* koefizienteek, 1 baino gehiago balio ohi dute eta beraz, hilabete gehienetan animalia txikien karbohidrato-edukin erlatiboak, ale handienak baino altuagoak suertatu dira (12. irudia). SUNDET & VAHL (1981) eta ORTEGA-k (1985) fenomeno bera behatu dute marearteko beste ornogabeetan, eta bien ustez, tamainu desberdinetako animalien estrategia diferentziatuen adierazpena da: Animalia gazteek lehentasuna emango liokete hazkuntza somatikoari, eta ondorioz, proteinen sintesiari; ale helduek, ordea, ugaltibitatearako beharrezkoak izango diren erreserbak metatzera joko lukete eta, horregatik, animalia horien karbohidratoen mailak, altuagoak

izaten dira. Lan honen emaitzek, baina, zalantzetan jarri dute aurreko hipotesia, zeren b koefizienteak 1 baino gutxiago balio dueneko kasu gutxi (tamainu handiagoetako animalien edukin erlatibo baxuagoak), balio absolutuen gorapenetako garaiei dagokie (12. irudia), ondorioz, metaketa preferentziala existitzekotan animalia txikietan ematen delarik. BAYNE *et al.*-ek (1983) azalpen egokia eskeini dute fenomeno horretaz: Animalia txikiek mantenurako energi eskari altuagoak erakusten dituztenez, arinago katabolizatu dituzkete erreserbak eta, ondorioz, hilabete gehienetan, edukin erlatibo baxuagoak izanen bide dituzte. Horregatik, hazkuntza negatibo gertatzen deneko hilabeteetan agertu dira hain zuzen, b koefizientearen balio maximoak.

Hautsak.

Jeneralean, azagai ezorganikoaren joera, karbohidratoetarako deskribatu denaren kontrakoa dela dirudi eta hori, bai maila erlatiboan sasoi-aldaketel, eta bai tamainuarekiko erlazioari dagokiolarik. Datu hauek, eta IUELL-ek (1981) espezie bererako lorturikoak, dirudienez, ados daude: Ikerle horren eritziz, hautsen maila altuak, baldintza nutrizional pobreen azpian dauden animaliei dagozkie. Izan ere, populazio honetan aztertutako aleen maila erlatiboak (pisu lehorrari dagokion portzentaia), 14 eta 30%-tako balioen artean daude (8. irudia) eta IUELL-ek (1981), 10 eta 17%-tako arteko balioak erdietsi ditu baina berak aztertutako populazioaren aleen hazkuntz tasaak, Kanalak indibiduenak baino askoz ere altuagoak direla aipatu behar da. Beste espezie batzutan ere, aurkitu da fenomeno bera, eta horregatik, LUCAS & BENINGER-en (1985) ustez, Hautsak/Pisu lehor osoa indizea, akuikulturan erabili beharko litzateke, molusku bibalbioen populazioen produktibitatearen neurri egoki modura.

5.4.- I HARQUERA METABOLIKOA.

Marearteko bibalbioen aireango iharduera metabolikoa, uretangoa baino maila baxuagokoa izan ohi da. Emertsioaldian agitzen den murrizketa metabolikoa, animaliak elika ezin daitezkeeneko periodoetan gastu metabolikoa mugatzeko mekanismo modura interpretatu da (NEWELL, 1979). Lan honetan lortu den aireango eta uretango arnas kontsumoen arteko erlazioaren balioa

(0.66), BOYDEN-ek (1972 a) ere, erdietsi zuen eta espezie honetarako WIDDOWS & SHICK-ek (1985) proposaturiko 0.50--0.75 tartearen erdian dago. Aireango oxigeno-kontsumoaren beheraketa hau, animalien iragazte-aktibitatearen desagerpenean oinarrituriko aktibitate globalaren beherapenaren ondorioa da. Nahiz eta hipoxi baldintza experimentalen azpian *Cerastoderma edule* bide metaboliko anaerobioak erabiltzeko gai izan (GADE, 1975), prozesu-mota hauek, ez dira suertatzen aireango esposizioan zehar (NEWELL, 1977; BRINKHOFF *et al.*, 1983; WIDDOWS & SHICK, 1985); hori dela eta, lan honen baldintza experimentalen azpian egindako arnas neurketek, modu egokian azaldu dute *C. edule*-ren aktibitate metabolikoa.

LM *vs.* LP erlazioen *a* balioen aldaketaren bidez finkaturiko arnas kontsumoaren sasoi-zikloak, arnas metabolismo eta ingurune-tenperaturaren arteko erlazio hertsiazen eza, agerian jarri du. *C. edule*-ren aktibitate metabolikoan eragina duten faktoreak eta beraien garrantzi kuantitatiboa ezagutzeko posibilitatea, erregresio anizkoitzeko ereduaren erabilerari esker gertatu da. Arnas kontsumoan nolabaiteko influentzia duten faktore guztiak kontutan hartu direnik ezin zihurta daiteke, baina ereduaren interpretazio-ahalmena, ukazina da zeren kontsideraturiko aldagaiek, metabolismo osoaren aldaketaren 93%-a ($r^2 = 0.8650$) azaldu baitute.

LP aldagaiari dagokion koefizientearen balioa ($b = 0.6860$) eta bestetik, kobariantz analisiaren bidez erdietsirikoa ($b = 0.6801$) antzeko samarrak dira; beraz, metabolismoan pisuak duen eraginak, beste motetako faktoreekiko ezmenpekatasun handia erakusten duela ondoriozta daiteke. Bestalde, balio hori, BAYNE & NEWELL-ek (1983) moluskuen espezieen kopuru zabalerako lorturiko zifra ertainaren ($b = 0.7 \pm 0.13$, $n = 50$) antzekoa izateaz gain, 0.66 ($= 2/3$) baliotik hurbil samar dago; horrela, oxigeno-eskuraketa organismoen azaleraren funtzio hertsia dela suposa daiteke.

Tenperatura aldagaiak eraikitako ereduan esangarritasun estatistikoa erakutsi duelakoa, interes handiko datua da lan hau planteiatu deneko ikuspegitik; izan ere, faktore termikoak beste faktoreekiko ezmenpekoa den eragin espezifikoa du metabolismoan. Eraitza horrek, gaiaz azpaldidanik eztabaidatu ezin gertatu den arazoa argitzeko garrantzizko ekarpen experimentalak eskaini ditu. Horrela, *C. edule*-ren metabolismoan tenperaturaren epe laburrerako aldaketek duten eragina aztertu duten ikerlanak, elkarren kontraesanak izan dira: BOYDEN (1972 b) eta McMAHON &

WILSON-en (1981) ustez, arnas kontsumoak faktore termikoarekiko menpekotasun handia erakusten du, NEWELL-ek (1977), ordea, menpekotasun hori oso epe laburrean nabaritzen dela argudiatu du, zeren arnas kontsumoa berehela konpentsa baitaiteke iragazte-tasaren aldaketen bidez. Hala ere, NEWELL-ek (1977) deskribaturiko fenomenoak ezin jo daiteke benetako konpentsazio-mekanizmatzat, erantzun etologiko/fisiologikotzat baizik; izan ere, joera horrek, ez du abantail handiegirik eramaten zeren, iragazte-tasaren aldaketak beheranzkoak badira, injestio-tasa ere, beheratu egiten baita.

Arnas kontsumo eta epe luzerako tenperatur aldaketen arteko erlazioari buruz dagoen informazioa ere, konplexua dugu. BOYDEN (1972 b) eta McMAHON & WILSON-en (1981) lanetatik, sasoi-eperako konpentsaziorik agitzen ez dela ondoriozta daiteke eta NEWELL-ek (1977), ez du tenperatur aklimatizaziorik aurkitu laborategiko experimentuetan. Harrigarria bada ere, NEWELL & BAYNE-k (1980), tenperaturarekiko konpentsazioari iratzeki dizkiote *C. edulis*-ren metabolismoaren sasoi-aldaketa eta ingurune-tenperaturaren arteko erlazioa eza.

Lan honetan lorturiko emaitzek, BOYDEN (1972 b) eta McMAHON & WILSON-en (1981) behaketak baieztatu dituzte, zeren berberetxoan metabolismoak, modu partzialean bada ere, tenperaturaren menpekoa baita; beste motatako aldagaiek menpekotasun hori maskara dezaketela ez da ahaztu behar. Beraz, udan suertatu den hazkuntza eza interpretatzekoan, kontutan hartu behar den faktorea da zeren, garai horretan gertatu diren gastu metabolikoaren gehiketa termoindependenteak, hazkuntzarako energi eskumendea (SFG) ezaba baitezake.

Bibalbio askotan, iharduera metaboliko eta garapen gonadalararen arteko koerlazio hestua aurkitu da (GABBOTT & BAYNE, 1973; THOMPSON, 1984 a). Gametoen osaketak ekartzen duen aktibitate biosintetikoari eta baita ehun bizidun berrien agerpenari dagozkien ugaltza-prozesuaren eskari metaboliko espezifikoetan oinarritzen da fenomeno hori (NEWELL & BAYNE, 1980).

Oxigeno kontsumoan errealaktibitateak duen eragina, bi aldagai bakun eta bi elkarrekintz terminoen bidez adierazi da erregresio anizkoitzeko ereduari. LPIG elkarrekintz terminoak, arnas metabolismoaren garapen gonadalararen graduaren menpekota dela eta menpekotasun hori animalia-aren tamainuaren funtzioa dela adierazi du. S_1 eta S_2 aldagaiak ere, onartu dira ereduari; beraz, sexu

bakoitzeko animaliek joera metaboliko desberdinak erakustez gain, garapen gonadalaren graduaren menpekoak ez diren gametogenesiaren eskari metabolikoak daudela frogatzeko posibilitatea izan dugu. Ugalaktibitate eta oxigeno-kontsumoaren arteko erlazioa kuantifikatu duen aldagaien multzoak, NEWELL & BAYNE-k (1980) espezie beraren arnas kontsumo eta gametoen frakzio bolumetrikokoaren arteko erlazioarako buruturiko behaketak baieztatu ditu.

Lehen aipaturiko arren eta emeen joera metaboliko desberdinak, S_1 eta S_2 koefizienteen arteko diferentzian eta zeinu negatiboko IGS_2 elkarrekintz terminoan nabaritu dira. Datu-multzo horrek, garapen gonadalaren hasieran ($IG < 4.66$), obogenesiaren eskari metabolikoak espermatogenesiarenak baino handiagoak direla adierazi du; hala guztiz ere, diferentzia hori gutxitu egiten da, gonada garatzen deneko neurrian, erlazioaren alderantzaketa gertatu arte. Hau bezalako fenomenoak agerian jarri deneko lehenengo kasua izan arren, bazegoen emeen gametogenesia arrena baino garestiagoa delakoaren zeharkako erakuskarririk. Adibidez, Pazifikoko *Ostrea g/gas* ostraren gametogenesia agitzen den karbohidratoen murrizpena, lehenago eta modu intentsiboagoan jazotzen da emeeetan (NORI *et al.*, 1965). Bestalde, baliteke *C. edule*-ren hazkuntza gonadalaren intentsitateari eta gonada-garapen maximoko kokapen denboralari dagozkien arren eta emeen arteko diferentziak fenomeno horretan oinarriturik egotea (NEWELL & BAYNE, 1980, eta baita lan honen 5.2. atala ikus daitezke). Gametogenesiaren azken faseetan ($IG > 4.66$) aipaturiko erlazioa, alderantzikatu egin da, agian obozitoetango erreserba-material inertearen metaketa dela kausa.

5.5.- HAZKUNTZ ETEKIN GARBIA.

Populazioaren aleen hazkuntzan eragina duten faktoreak ebaluatzerakoan, asimilaturiko energia eta energia horren hazkuntzarako bihurtzea (K_2 = hazkuntz etekin garbia) ezagutzea, interesgarri gertatzen da. Kalkuluetarako, urtebeteko iraupeneko bi periodo kontsideratu dira. Datu horietatik lor daitezkeen lehenengo ondorioa, hau da: hazkuntz tasei dagozkien urteen arteko diferentziak direla kausa, molusku bibalbioen beste populazioekiko konparazioak burutu ahal izateko, ez urte bateko emaitzak, ez beste urtekoak ere ezin jo daitezke adierazgarritzat.

Hori dela eta, alpaturiko parametroen balio estandarrak erdietsi ahal izateko, hazkuntz eredu orokorra burutu genuen (XXV taula).

Normalean, Hazkuntz etekin garbia, prozesu produktiboen energi konbertsioaren efizientzia ebaluatzeko indizek egokientzat hartu da eta, bestalde, populazioak kokatzen direneko tokien ingurune-ezaugarriek aleen hazkuntzan duten eragin-motari buruzko balio handiko informazioa eskain dezake indize horrek (LUCAS & BENINGER, 1985).

Mundakako Itsasadarreko *Cerastoderma edule*-ren aleetarako lortu diren K_2 balioak, baxuenetarikoak izan dira molusku bibalbioen multzorako bibliografian agertu direnekin konparatuz (*Serobicularia plana* : HUGHES, 1970; *Patinopecten yessoensis* : FUJI & HASHIZUME, 1974; *Mercenaria mercenaria* : HIBBERT, 1977; *Ostrea edulis* : RODHOUSE, 1978; *Ferna viridis* : SHAFEE, 1979; *Chlamys islandica* : VAHL, 1981 a). Edozein modutan, konparazio horrek ez du *C. edule*-ren prozesu produktiboak beste bibalbioenak baino efizientzia baxuagoetakoak direnik esan nahi, espezie honen aleek Kanalako tokian jasan behar dituzten ingurune-baldintzak hertsiki samar gertatzen direla balizik.

Hazkuntza eta ugalkuntzaren gaitz bezala, elikagal-gertutasunak eta tenperaturak K_2 indizean duten eraginaz arituko gara hemendik aurrera. SARRERA kapituluak alpatu denez, parametro hori janeanri xurgatuaren menpekoa da (BAYNE & WIDDOWS, 1978; BAYNE & HEWELL, 1983; HUMMEL, 1985 c), xurgaturiko energiak eta mantenurako behar denak balio bera erakusten dutenean, Hazkuntz efizientzia garbiak 0 balio duenarik. Lehenago azaldu denez, marearteko bizimoduak ekartzen duen elikatzeko denboraren mugapena dela eta, injerituriko janeanria eta ondorioz, xurgaturiko energia, murriztu egiten da marearteko animalietan. JORGENSEN-en (1975) eritziz, *Mytilus edulis*-en mareazpiko aleekin konparatzerakoan, marearteko animaliek erakutsi dituzten K_2 balio baxuak, alpaturiko gertaerari dagozkio. Arazo horri buruz WIDDOWS & SHICK-ek (1985) lorturiko emaitza berriek, ondorio nabariak eskaini dituzte, *Cerastoderma edule* berberetxoak etengabeko inmertsioan eta bestetik, marea-ziklo bakoitzeko 5 ordutako aireango esposizio-periodoetako baldintzapean erakutsi dituen Asimilazio, SFG eta K_2 direlako hiru parametroen balioak konparatuz: mareazpiko aleek xurgaturiko energia, marearteko aleenaren bikoitza da, SFG delakoa 5 bider handiagoa da mareazpikoetan (beraz, hazkuntza 5 aldiz handiagoa) eta, ondorioz, K_2 indizea 2.5-etako faktorez biderkatzen da mareartekoekin

konparatuz. Horrela, beste motetako faktoreek izan dezaketen eragina baztertu gabe, Kanalako populazioaren *C. edule*-ren aleek pairatzen duten aireango esposizioa (5-6 ordu marea-ziklo bakoitzean, hain zuzen ere), behaturiko K_2 indizearen balio baxuen oinarria dela baieztatu daiteke; arrazoi bera dela eta, populazio horren aleen hazkuntza tasak ere, murriztu samar azaltzen dira. Beste estuarioetakoekin konparatuz, bestalde, Mundakako itsasadarreko elikagai-baldintzak pobreak badira (ikus 3.2. atala), bi motetako murrizpen nutrizionalak jasan behar dituzte animaliek, ondorioz, K_2 eta hazkuntzari dagozkien oso eragin negatiboak izaten direlarik.

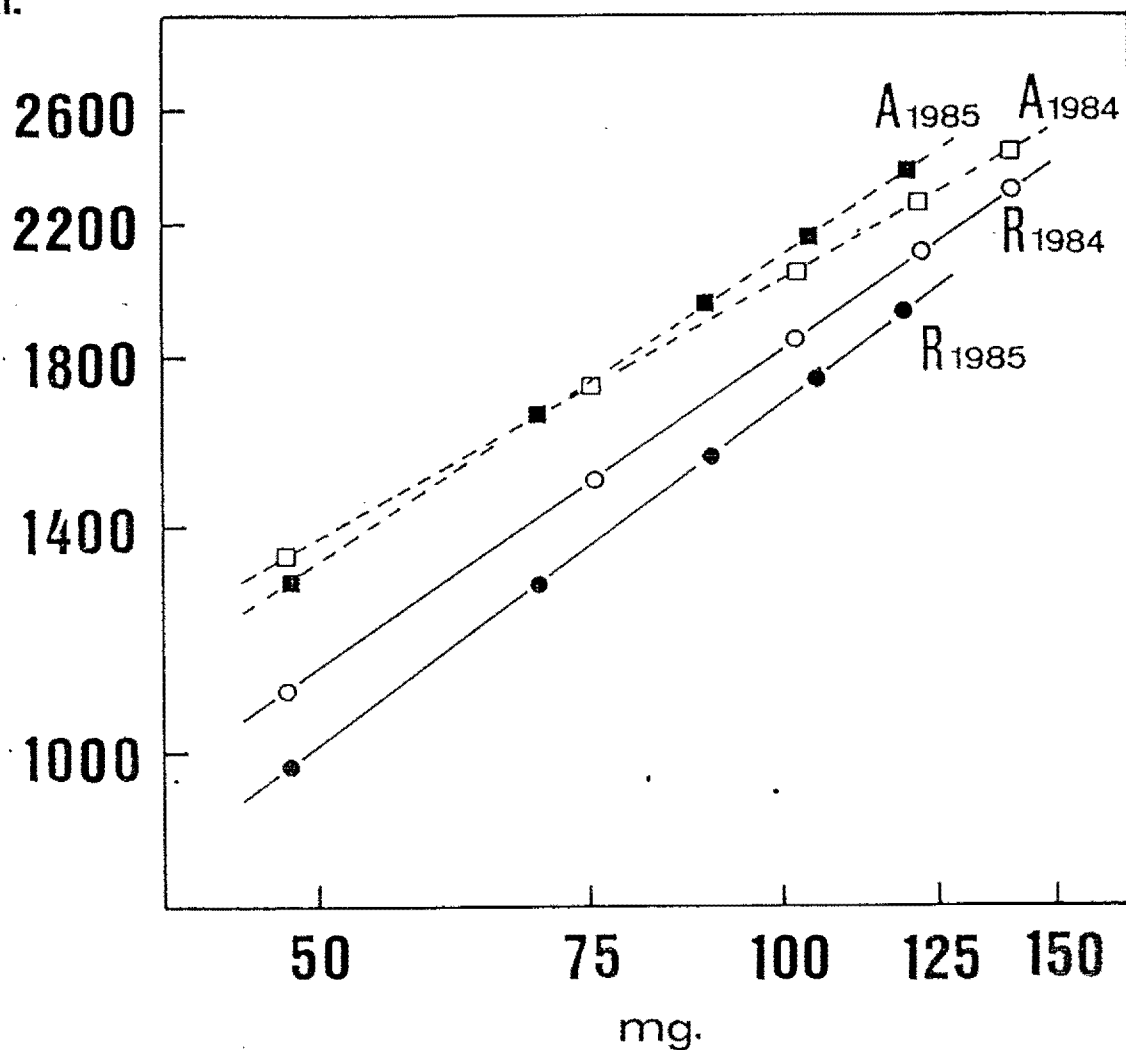
Drain arte energi lorpenari dagozkion arazoez soilik aritu bagara ere, energi galerei dagozkienak ez dira baztertu behar. Aurreko atalean azaldu denez, tenperaturak metabolismoango eragin nabaria du; beraz, faktore horrek K_2 indizean izan dezakeen influentzia negatiboa, kontutan hartu behar da. Izan ere, tenperatura goratzen denean, mantenurako behar den janeurria (hots, $R = R$ eta $SFG = 0$ gertatzen deneko janeurria), gehitu egiten da, ondorioz, K_2 delakoa eta hazkuntza potentziala beheratu egiten direlarik (JORGENSEN, 1976; SHAFEE & LUCAS, 1982). *C. edule*-ren banapen-arearen barruan, Mundakako itsasadarreko arau termikoa altuenetarikoa dela kontutan hartzen badugu, populazio horretan lehenago aipaturiko murrizpen nutrizionalak eragin negatiboagoa dukete, tenperatura baxuagoetako beste zonetan kokaturik dauden populazioetan baino.

Behaketa horietatik, hurrengo ondorioak atera daitezke: Kanalako populazioak sistema litoralean duen kokapenak ekartzen dituen murrizpen nutrizionalak direla kausa, asimilaturiko energiaren balioak baxu samarrak dira. Hori dela eta, asimilazioa, mantenurako eskari metabolikoak betetzeko erabili da gehien batez; ondorioz, K_2 indizearen balioak oso baxu gertatu dira.

Hazkuntza, asimilazio, gastu metaboliko eta K_2 direlako parametroek urte bakoitzeko ugialperidoetan erakusten dituzten balioak elkarrekin konparatuz, lehenago planteaturiko hipotesiak balioztatu ahal izan ditugu (XXIV taula). Adin-klase bakoitzak bi peridoetan pisu ertain desberdinak erakusten dituenaz, periodo horiei dagozkien asimilazio eta gastu metabolikoaren balioak, pisu ertain horien aurrean errepresentatu dira eskala logaritmikoa, horrela, aldaketa-iturri hori bazter dezakegularik (21. irudia).

Asimilazioaren balioak, antzeko samar suertatu dira bi kasuetan, baina 1985.eko udaberriko egoera nutrizionala, aurreko

cal.



21. irudia

A = Asimilazioaren (karratuak) eta R = Gastu metabolikoaren (zirkuluak), adin-klase bakoitzaren pisu ertainaren aurreko adierazpena, aztertutako bi ernalperioetarako:

1983/XII/22--1984/VI/13 (sinbolo hutsak)

1985/I/26--1985/VII/2 (sinbolo beteak)

A - R kendura periodo bakoitzean gertatu den hazkuntzaren azalpena da.

udaberrikoa baino hobeagoa izan bide da, zeren 1985.ean animalia handiek asimilaturiko energi kantitatea aurreko urtean baino arean altuagoa izan baita. Edonola, bi periodoen arteko diferentziarik handienak, gastu metabolikoan agitu dira: 1984.eko udaberriko arnas kontsumoa (R) 1985.ekoa baino altuagoa izan da tamainu guztietako animalietan. Arnas metabolismoan eragina duten faktoreen artean, tenperatura da bi periodoen artean diferentzia handienak erakutsi dituen (14. irudia), indize gonadalak antzeko balioak hartu ditu bietan eta lehen esan dugunez, pisuaren eragina, baztertu egin dugu errepresentazio-modu horren bidez. Beraz, bi udaberrien arau termikoen arteko diferentziari datxekieke gastu metabolikoan behaturiko ezberdintasuna. Horrela, 1984.eko udaberriko hazkuntzarako energi eskumendea, 1985.ekoa baino murriztuago gertatu da. Beraz, K_2 indizeak hartu dituen balioek, arnas kontsumoen arteko diferentziak azaldu dituzte, asimilazioak antzeko balioak erakutsi baititu.

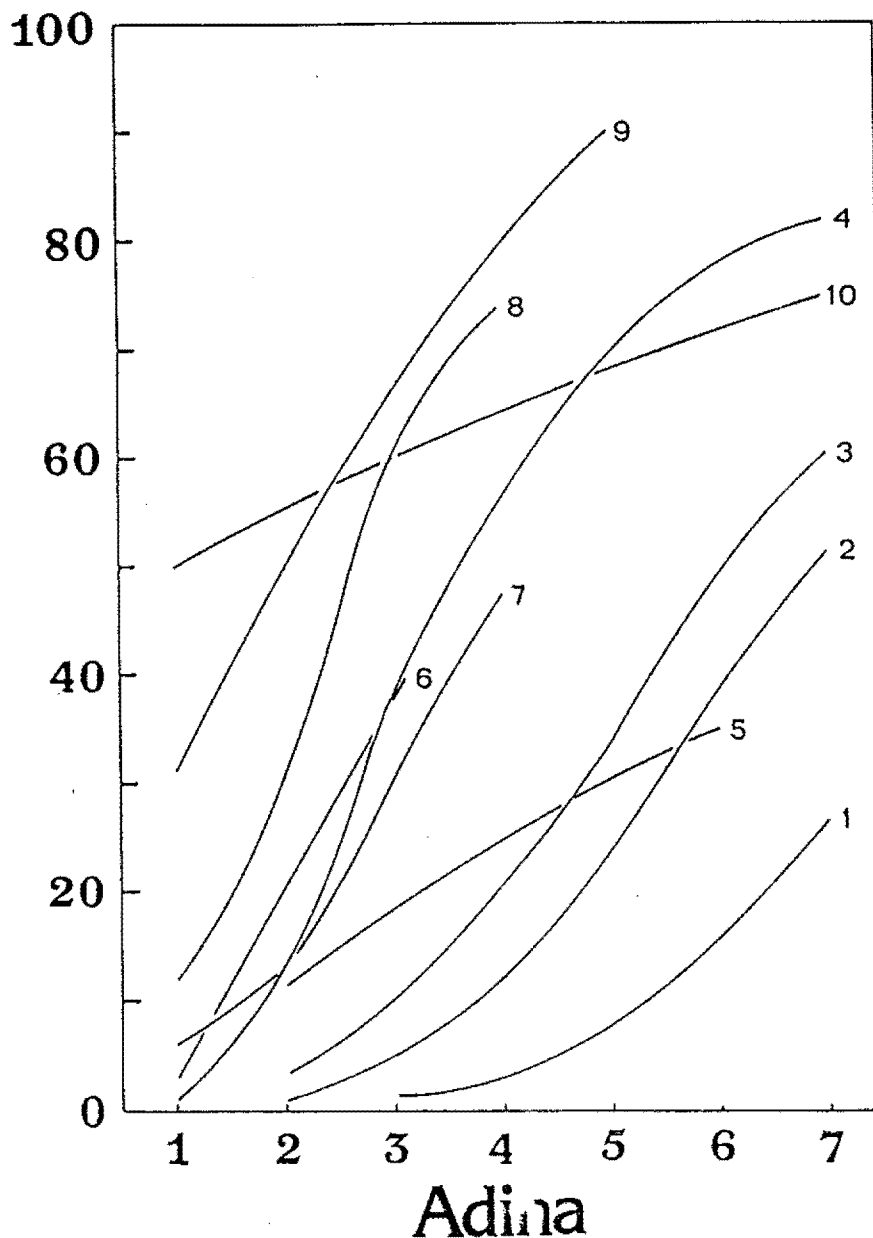
Beste bibalbio askotan gertatu ohi denaren antzera (JORGENSEN, 1976; RODHOUSE, 1978; VAHL, 1981 a), Hazkuntz etekin garbia, adinarekin, beheratu egin da lan honetan aztertutik *C. edulis*-ren aleetan; horrek, animaliak hazten direneko neurrian energia asimilatutik mantentzeko erabiltzen denaren portzentaia goratu egin dela adierazi du. Bestalde, K_2 eta adinaren arteko menpekotasun negatibo hori, intentsioko suertatu da egoera desfaboragarrietan.

5.6.- UGALAHALEGIN ETA UGALKOSTUA.

Populazioaren aleen ugaltzuntz estrategia Ugalahaleginak (UA_2) hartzen dituen balioen bidez ebaluatzerakoan kalkulua burutu deneko denbora-tartea zehaztea, beharrezko gertatzen da. Alde epeletako bibalbioen hazkuntz eta ugalkuntz ikerketan, urtebeteko periodoak hartu ohi dira erreferentziatzat, zeren zenbait ingurune-parametro eta funtzio organikoak, urtebeteko iraupeneko zikloen arauera fluktuatzen baitira.

Lan honetan urtebeteko bi periodoetarako kalkulatu diren Ugalahalegin (UA_2) eta Ugalkostuaren (UK) balioak (XXIII taula), ezberdin samar azaldu dira; hori dela eta, ez bata eta ez bestea, ezin har daitezke populazioaren errepresentagarritzat. Horregatik, 4.10. atalean deskribaturiko hazkuntz eredu orokorretik

UA₂



22. Irudia

"Ugalahalegina vs. Adina" zenbait bibalbiotan:

- 1) Mytilus edulis (Cattewater, Britania H.)(BAYNE et al, 1983)
- 2) Mytilus edulis (Mothecombe, Britania H.)(BAYNE et al, 1983)
- 3) Mytilus edulis (Lynehr, Britania H.)(BAYNE et al, 1983)
- 4) Mytilus edulis (Bellevue, Kanada)(THOMPSON, 1984)
- 5) Cerastoderma edule (Mundakako Itsasadarra)(Lan honen datuak)
- 6) Patinopecten yessoensis (Mutsu Bay, Japonia)(Fuji & Hashizume, 1984)
- 7) Chlamys varia (Brest-eko Badia, Frantzia, 1977)(SHAFEE & LUCAS, 1982)
- 8) Chlamys varia (Brest-eko Badia, Frantzia, 1978)(SHAFEE & LUCAS, 1982)
- 9) Crassostrea virginica (Georgetown, hegoaldeko Karolina, EEBB) (DAME, 1972; 1976)
- 10) Choromytilus meridionalis (False Bay, Hegoafrika)(GRIFFITHS, 1981b)

kalkulaturiko UR_2 urte-balioez arituko gara (18. irudia; XXV taula).

5.6.1.- Ugalahalegina.

Bibalbio itsastarren populazio desberdinetan kalkulatu diren UR_2 balioak konparatzerakoan behaturiko diferentziak, nonbait populazio bakoitzak pairatzen dituen ingurune-baldintzetan oinarrituta daudeia suposa daiteke. Bibalbioen espezie eta populazio desberdinetarako erdietsiriko " UR_2 vs. Adina" kurbek (22. irudia), aldagarritasun handia erakutsi dute, berori maila intraespezifikoan ere mantentzen delarik. Kurben multzo horri dagokion daturik interesgarriena, ugalahaleginaren magnitudearen eta ugalaktibitatea hasten deneko adinaren arteko erlazioa da. GOODMAN-en (1979) aurrezaren arauera, ingurune-estres hertsia ren menpean dauden populazioetan eta ale gazteen superbizipen-probabilitatea ale helduena baino baxuagoa deneko kasuetan, ugalahaleginak balio baxuak hartzen ditu eta heldutasun sexuala, atzeratu egiten da (1.7.3. atala). BAYNE *et al.*-ek (1983) eta THOMPSON-ek (1984 *b*) *Mytilus edulis*-en zenbait populaziotarako lorturiko kurbek (22. irudiaren 1, 2, 3 eta 4a), baieztatu egin dute aurrezaren hori, zeren narraiadura nutrizionalaren gorapenarekin, lehenengo ugalzuntza atzeratu eta ugalahalegina beheratu egiten baitira.

Halaber, aurreko behaketa teoriko eta praktikoak, Kanalak populazioan baieztatu bide dira: gure datuei dagokien kurbak (22. irudiaren 5.-a), ugalahalegin baxuak eta ugalaktibitatearen hasiera atzeratua (2. urtea) azaldu ditu eta, lehen aipatu denez, hazkuntza eta K_2 indizearen balio baxuek adierazi dutenaren arauera, energi mugapen gogorren menpean dago Mundakako populazioa. Bestalde, animalia gazteen erreserba-mailak baxuagoak direnez (5.3. atala), murizpen nutrizionalek eragin kaltegarriagoa dukete ale gazteetan, zeren, proteinak kasu gehiagotan eta modu intentsoagoan katabolizatu behar izaten dituztenez, organismoaren egitur narraiaduraren arriskua altuagoa baita. Horretaz gain, hilkortasun-faktoreek ere, animalia gazteetango eragin handiagoa dute. Adibidez, tamainu txikiagoetako berberetxoek, harrapakarien ekintza intentsoagoa jasan ohi dute (SEED & BROWN, 1978) eta, bestalde Azalera/Bolumena erlazio altuagoa dela kausa, leharpenaren ekintza bortitzago jasan behar

izaten dute mareabeherean zehar (marearteko animalien lurrunketa-tasan tamainuak duen eraginari buruz, DAVIES, 1969 eta FOSTER-ren, 1971, lanak kontsulta daitezke).

Lehenago azalduko behaketetatik, hurrengo ondoriozta daiteke: Mundakako itsasadarreko *C. edulis*-ren aleek, hazkuntz tasa baxuak erakusten dituzte eta populazioaren ugalkuntz estrategiak, lerro somatikoaren arrakasta zihurtatzera jotzen du. Horretarako, madurazio sexuala bizitzaren bigarren urtera arte atzeratzen da eta ugalkuntzarako erabiltzen den energi proportzioa, baxu mantentzen da gerako urteetan zehar. Horrela, ugalkuntzak ez du superbizipenarekiko arrisku handirik ekartzen, ondorioz biziraupena luzatzen delarik. Hori dela eta, bai *C. edulis*, bai beste bibalbioetan (GILBERT, 1973) behaturiko hazkuntz tasaren eta biziraupenaren arteko erlazio negatiboa, lehen aipaturiko kausa/eragina delako erlazioen serieari datxekiok.

Orain arte eztabaidaturiko UR_2 balioek (hots, urtebeteko periodorako kalkulatu direnek), populazioaren moldapen-prozesu luzearen ondorioz aukeraturiko ugalkuntz estrategiari buruz balio handia duen informazioa eskaini digute. Dena den, azpisistema somatiko eta germinalaren (*sensu* CALLOW, 1979) energiaren banapena eta ingurune-egoeren epe ertainerako aldaketak banapen horretan duten eragina aztertu behar direnean, ugalkuntza suertatzen deneko periodoa kontsideratu behar da kalkuluetarako, zeren bi azpisistemen arteko energi baliabideekiko konkurrentzia ugalperiodoan azaltzen baita.

Bi ugalperiodoei dagozkien hazkuntza somatiko, maskorraren hazkuntza, ekoizpen gonadal eta UR_2 direlako balioak, XX taulan azaldu dira eta modu grafikoan, 13. irudian errepresentatu. Ikus daitekeenez, hazkuntza gonadala konstante samar mantendu da, bi periodoen arteko diferentzia handienak hazkuntza smatikoan agitu direlarik; horrela, baldintza egokiagoak erakutsi dituen 1985.eko periodoaren UR_2 balioak, 1984.eko udaberrikoenak baino baxuago suertatu dira. Lehen azaldu denez, populazioen arteko konparazioak burutzerakoan, ingurune-estres eta ugalahaleginaren arteko koerlazio negatiboa dagoela konstatatu da, berorrek aurrean erakutsi diren emaitzekiko nolabaiteko kontraesana inplikatu duelarik. THOMPSON-en (1984 b) ustez, baina, populazioen artean izaten diren UR_2 balioei dagozkien joera desberdinak eta populazio beraren barnean epe laburreko ingurune-aldaketa inagankorren aurrean gertatzen direnak, maila desberdinetan kontsideratu behar dira. Horrela, ikerle horren

eritziz, inguruneko narriadura nutrizional itzulgarria gertatzen denean, hazkuntza somatikoaren murrizpenean oinarrituriko ekoizpen gonadalaren mantendurak, moldapen-balioa izanen luke zeren, populazioaren superbizipena arrisku handian geratu gabe, ugalkortasun konstante manten baitaiteke (horixe litzateke 1984.eko udaberriko kasua). Trikladido (CALLOW & WOOLLHEAD, 1977), ekinodermo (THOMPSON, 1983) eta arrainez (HARSHFIELD, 1980) buruturiko ikerlanetatik, antzeko ondorioak eskuratu dira.

THOMPSON-en (1984 b) hipotesia baztertu barik, lan honen beste zenbait daturen analisiak, azalpen alternatiboak eskain ditzake. Adibidez, errutaldiaren unean izan diren biomasa gonadalaren balioak, arean altuago suertatu dira 1985.ean (XX taula) eta biomasa somatikoak, antzekotasun handia erakutsi du bi errutaldietan (5. irudia), nahiz eta hazkuntza tasak bi periodoetan oso ezberdinak izan (hori dela eta, Indize gonadalaren balioak, antzeko samar gertatu dira errutaldien momentuetan; VII taula). Behaketa-multzo horretatik eta, batez ere, biomasa somatikoaren balioen antzekotasunetik abiatuz, hurrengo hipotesia planteia daiteke: hazkuntzarako egokia den sasoiaren ondoren etortzen den baldintza nutrizional pobreetako untaroan zehar bizirik mantendu ahal izateko, energi edukin mugagarria behar du lerro somatikoak; edukin mugagarri hori bete ondoren gertatzen den energi aborokina, lerro germinalerako erabiltzen da. Planteiamendu horren arauera, edozein ugalkuntza estrategiaren oinarritzko faktore baldintzagarria, lerro somatikoak behar duen energi kantitate minimoa da. Izan ere, gluzidoen erreserbak ez dira inoiz guztiz erabili gametogenesisian; beraz, badago nonbait hurrengo neguan zehar lerro somatikoaren mantendura zihurtatzeko mekanismoik, hazkuntza gonadala nolabaiteko kontrolpean dagoelarik. Lerro germinalerako energi aborokina magnitude altukoa denean, ugalketa-periodo zabala eta gametoen zenbait heltze- eta askapen-fase jarraitu izanen direla espero daiteke, *C. edulis*-ren populazio batzutan deskribatu deneko moduan (FIGUERAS, 1956; MEJUTO, 1984; YANKSON, 1986).

Espezie edo populazioen ingurune-baldintzen eta zirkunstantzia ebolutiboek ekintza ebaluatu ahal izateko, orain arte gertu egon dena baino informazio experimental handiagoa behar da; horregatik, lehenago azalduriko hipotesi guztietatik, ez dago, oraingoz behintzat, ontzat har daitekeenik.

5.6.2.- Ugalkostua.

Gametoen madurazio eta egitura berrien biosintesia sorteraizitako energi eskariak, ugalkuntzari lotuta joaten den aktibitate metabolikoan nabaritzen dira (15. irudia). Beraz, energi edukin definitua izateaz gain, iharduera metaboliko espezifikoa dagokio azpisistema germinalari (CALLOW, 1979). Horrela, ugalkuntzaren eskari metaboliko horiek ere, hartu behar dira kontutan lerro germinalak lerro somatikotik ateratzen duen energia baloratzeko.

Hazkuntz eredu orokorretik abiatuz untebeteko periodorako kalkulaturiko Ugalkostuaren (UK) balioak, adinaren funtzio positiboak dira, *Mytilus edulis*-en populazio desberdinetan gertatzen deneko modu berean (BAYNE *et al.*, 1983; THOMPSON, 1984 b), Ugalahaleginaren joera aztertzerakoan lorturiko ondorioak baieztatu direlarik.

Kasu honetan eta beste bibalbioen espezia askotan, hazkuntz tasa, beheratu egiten da animaliak hazten direneko neurrian. Harri buruz VAHL-ek (1973) proposaturiko hipotesia egokia dela dirudi: Ugalkuntzak lerro somatikotik kentzen duen energia adinarekin batera gertatzen den gorapena bera liteke hazkuntz tasen beherapenaren arrazoiak. Horretaz, oraingo ugalkuntzak, eragin negatiboa du ale bakoitzaren etorkizunerako ugaltalioan eta, ondorioz, populazioarenean, nahiz eta eragin hori oraingo ugaltalio eta hilkortasunaren arteko erlazio zuzenaren ondorioa ez izan.

BAYNE *et al.* (1983) eta THOMPSON-ek (1984) *Mytilus edulis*-erako lorturiko emaitzen alderantziz, *C. edulis*-ren populazio honen aleen ugalkostua, ez da 0 baliora heldu, kontutan hartu den adin-tartean behintzat. Bestalde, behaturiko joeraren arauera, 9 edo 10 urte izan arte ez dirudi 0 baliora hel daitekeenik, eta horietatik dira Kanalako populazioan harrapaturiko alerik zaharrenen adina. Horrela, ugalkuntzak, hazkuntz tasaren murrizpena sorteraizten duten kostu somatikoak ekarri arren, ez du inolako superbizipen-kosturik eramaten zeren, lan honetan kontsideraturiko adin-tartean, lerro somatikoak beraren mantenurako behar dituen energi baliabideak nahiko gertatzen baitira.

CALLOW-en (1979) terminologiaren arauera, Kanalako populazioen *C. edulis*-ren aleek, "ugalkuntz moderazio" (=reproductive restraint) izeneko joera erakusten dute bizitza osoan zehar, "ugalkuntz ausartzia" (=reproductive recklessness) delakoaren erakuslerik ale zaharretan ere agertzen

ez delarik.

5.7.- LABURBILPENA.

Kanalako (Mundakako Itsasadarra) populazioaren *Cerastoderma edula*-ren aleen hazkuntza, baxuenetarikoa gertatu da Europako kostaldeetako beste populazioen aleenarekin konparatzerakoan. Sistema litoralean populazioak erakusten duen kokapen bertikala dela kausa, marea-ziklo bakoitzean 5-6 ordutako aireango esposizioa jasan behar izaten dute animaliek, eta hain hazkuntz tasa baxuen oinarrian, horrek ekartzen dituen energi murrizpen denboralak bide daude. Aipaturiko elikagai-murrizpen horren influentzia negatiboa, handitu egiten da Mundakako Itsasadarrean, toki horretan izaten diren tenperatura altuen eraginez. Izan ere, beste populazioen arau termikoarekin konparatuz, Mundakakoa, altuenetarikoa izan da eta, faktore termikoak gastu metabolikoan eragin positiboa duenez, antzeko baldintza nutrizionalen menpean egonik tenperatura baxuagoak pairatzen dituen beste edozein populazioen aleen hazkuntza, altuagoa dateke populazio horren aleena baino. Ikerketa honetan erdietsiriko K_2 indizearen balioak aztertzerakoan, Kanalan kokaturiko *Cerastoderma edula*-ren aleek, beste bibalbioen populazio gehienek baino energi murrizpen handiagoak pairatzen dituztela ondoriozta daiteke. Bestalde, murrizpen horiek eragin kaltegarriagoa dute ale txikietan, zeren horiek izaten duten erreserba-maila, animalia handiena baino baxuagoa izan ohi baita.

Deskribaturiko egoeraren aurrean, Kanalako populazioan aukeratu den ugalkuntz estrategiak, hurrengo ezaugarriak erakutsi ditu:

1.- Bizitzaren bigarren negua iragan arte, ez da heltzen ugalktibitatea. Lehenengo fase horretan zehar, hazkuntza somatiko intentsoa suertatzen da, lerro germinalerako energi baliabiderik erabiltzen ez baita. Horrela, ugalktibitate aurreratuak ekarriko lituzkeen arriskuetatik salborki geratzen dira animalia gazteak.

2.- Ugalahaleginaren balioak baxuak izateaz gain, adinarekiko gehiketa txikia pairatzen dute. Horrela, ugalkuntzak ez du superbizipen-kosturik sorteraizten, biziraupen luzea eta iteroparitate-gradu altuak suertatzen direlarik.

Hazkuntza/Ugalkuntza aukeraren aurrean, lerro somatikoari ematen zaio primantza, horrela, ugalkperiodoen kopuru altua gerta

daitekeelarik. Deskribaturiko estrategiaren kontrakoa aukeratu izan balitz, ale helduen bizitza arriskutan jarri zukeen ugalaktibitate aurreratu eta intentsoa azaldu zatekeen, baina ezarri berriak ziratekeen aleek bizirik mantentzeko zuketuen probabilitatea baxua zatekeeneko medioetan, ugal zitezkeen animalien hilkortasunaren gehipena sortera zi zukeen edozein faktorek ondorio katastrofikoak ekarri zituzkeen populaziorako, beraz, joera hori suizida izan zatekeelarik.

Ingurune-parametroek fluktuazio intentso eta regularrak jasaten dituzteneko medioetan, hazkuntza eta ugalkuntza, periodo mugatueta gauzatzen da, funtzio horien sasoitasun nabaria gertatzen delarik. Horrela, hazkuntza somatikoak, maskorraren hazkuntza eta gametogenesisia, batera gertatzen dira urtaro mugatu batetan. Urtaro horretan, orduan, ekoizpenerako egoki deritzegun hurrengo ingurune-baldintzak agitzen dira: a) baldintza nutrizional optimoak eta b) tenperaturaren balio murriztuak; horrela gastu metabolikoa maila onargarrian mantentzen daiteke, energi balantzea deskonpentsatzen ez delarik. Hala ere, gametogenesisiaren kokapen denboralak, urteen arteko aldaketak jasan ditzake, zeren beste ekoizpen-prozesuen kontrara, ugalkuntzak ez baitu horren ingurune-energiarekiko menpekotasun hertsirik erakusten. Izan ere, lan honen datuek azaldu dutenez, zenabait kasutan, ingurune-energiak baliatuz gertatzen da gametogenesisia (1985.eko kasua); besteetan, ordea, neguan agitzen denez, erabilitako substratu metabolikoak, aurretik metaturiko errezerbetatik etorri dira (1984.ekoa). Azken finean, ugalperiodorren kokapen denborala, udazkeneko errezerba-mailak baldintzatzen du eta, suposa daitekeenez, aurreko udan SFG delakoak hartu dituen balioen menpean dago animalien errezerba-maila. Horrela, udako tenperatura altuegi agertzen badira, energi eskumendeak hartzen duen balioak ez du uzten errezerba-maila altuak mantentzerik, ondorioz, hurrengo udaberriko gametogenesisia elikagai-baldintza egokietako urtarora arte atzeratzen delarik. Beraz, gastu metabolikoaren tenperatur konpentsaziorik gauzatzen ez deneko espezie edo populazioetan, urte bateko udaren arau termikoaren eta hurrengo urteko gametogenesisi eta errutaldiaren kokapen denboralaren arteko erlazioa dagoelako hipotesia planteia daiteke.

Gametogenesisian erabiliko diren errezerbak metatzeko ahalmena, moldapen-balio altuko joeratzat kontsidera daiteke: Garapen gonadal aurreratu posible denez, gametoen askapena eta larben ezarkuntza, hazkuntzarako egokia den sasoiari agitzen dira, horrela, ale gazteek neguko estres nutrizionala gainditzeko eta hurrengo urtaro faboragarria heltzeko probabilitate handiagoak

dituztelarik. Horretaz gainera, erreserben modura metaturiko energi aborakina, egitura funtzional berrien sintesirako erabiliko balitz, etorkizunean ugalkuntzak superbizipen-kostuak sorteraztearen posibilitatea, goratu egingo litzateke, zeren lerro somatikoaren mentenurako beharrezko energia, altuagoa izanen bailitzateke.

Lehenago aipatu denez, gametoen askapenaren ondoren erreserbak metatzeko posibilitatea, udan zeharreko gastu metabolikoaren balioak baldintzatua da, soilik baldintza nutrizional optima eta tenperatura moderatuen menpean posiblea izanik. Udazken eta neguko tenperatur beherakuntzak gastu metabolikoaren murrizpena sorterazi arren, urtaro horietan izaten den elikagai-peitutasuna dela kausa, SFG delakoa ezin manten daiteke positibo eta, horrela, zirkunstantzia berezirik jazotzen ez bada, erreserben metaketa, ezina dateke. Ondorioz, soilik neguaren azkenean eta udaberrian manten daiteke SFG positibo. Egitur material somatikoaren hazkuntza, erreserben metaketa eta gametoen ekoizpen-elementuetan energi eskumendearen banaketaren menpe dagoke oraingo ugalkuntz arrakasta eta baita; hurrengo ugalperiodoetara bizirik heltzeko posibilitatea.

Lan honen datuen arauera, ugalprozesuak nolabaiteko lerro somatikoaren beharrekiko menpekotasuna erakusten du. Izatez, bi ugalperiodoen artean gauzatzen direneko egoera desfaboragarriak arrakastaz iragateko, badago nonbait animalien biomasa somatiko beharrezkoa den maila minimora heltzeko mekanismoak.

6. - ONDORLOAK

1.- Kanalako (Mundakako Itsasadarra) *Cerastoderma edule*-ren (L.) populazioaren aleen hazkuntza, Europako kostaldeetako beste populazioen aleena baino baxuagoa dela frogatu dugu. Gure eritziz, populazioaren aleek jasaten dituzten elikagai-murriztapen denboralen ondorioa da gertaera hori, zeren animalia elika daitezkeeneko denbora, marea-ziklo bakoitzeko 50%-a baita.

2.- Zona horren berberetxoan hazkuntzarako egoerarik faboragarrienak, Otsail eta Uztail hilabeteen arteko periodoan suertatzen dira. Periodo horren ezaugarri energetiko faboragarriak, hurrengo biak bide dira: 1) Asimilazio-balio optimoak ekartzen dituzten elikagai-baldintza faboragarriak, eta 2) gastu metaboliko murriztua, ingurune-tenperatura moderatuei esker.

3.- Bai maskorren hazkuntza, bai gorputz biomasarena ere, animalia txikietan gertatu da intentsoen, zeren animalia horiek asimilaturiko energiari mantenurako erabiltzen dutenaren portzentaia baxua baita. Alderantziz, barauteko eta elikapean-murrizpen hertsietako garaietan, ale txikien biomasa-galerak ere, handiago izaten dira, zeren pisu-unitate bakoitzeko tasa metaboliko altuagoak eta, ondorioz, mantenu-eskari handiagoak erakusten baitituzte.

4.- Europako *Cerastoderma edule*-ren populazio gehienetan bezala, udaberrian gauzatu da gametogenezia-aren fasearik intentsuena. Hala ere, neguko gluzidoen erreserba-mailak altu mantentzen badira, denbora-aurrerapen nabaria jasan dezake ugalkortasunak, nahiz eta ingurunean elikagai-baldintzak egokienak ez izan.

5.- 1984.eko udaberrian zehar, ale arren garapen gonadala emeena baino intentsuago suertatu da eta errutaldia, ale emeena baino hilabetez lehenago izan da. Fenomeno hori azaltzeko, hurrengo hipotesia planteatu dugu: ale emeen gametogenezia-aren energi kostu altuagoak erakusten ditu eta horregatik, energi-baldintzak optimoak direneko garaietan, ez da horrelakorik agitu.

6.- Ehunen konposaketa biokimikoa, ingurune-baldintza nutrizional eta hazkuntza somatiko eta gonadalarekin erlazionatuta dago.

Proteinen mailen garapena, hazkuntza somatiko eta gametogenesiaren garaietan gauzatu da, beherapena, errutaldiarekin batera gertaturik; proteinen katabolismorik behatu deneko periodo bakarra, udazken eta negukoa izan da, zeren sasoi horietan beste osagaien mailak eta inguruneko elikagai-kantitatea minimoak baitira.

NSP delakoek, eragile osmotikoen funtzioa bete bide dute zeren osagai horien kontzentrazioarik altuena, gazitasun altueneko eta aireango esposizioan zeharreko estres hidriko hertsien baldintzeko garaietan agertu baita.

Lipidoak, udazken eta neguan zehar erabili dira elikagai-peitutasun luzatuen baldintzen menpean; osagai honen metaketa-periodo nagusia, neguaren bukaeran suertatu da, gorputz-biomasaren errekupeazioarekin batera.

Gluzidoek aldaketa handiak erakutsi dituzte, hurrengo bi faktoreek eraginduak: 1) inguruneko elikagai-gertutasunaren epe laburrerako aldaketak eta 2) neguan zeharreko ugalktibilitatea sostengatzeko substratu metaboliko modurako erabilera.

7.- Karbohidratoen edukin erlatiboaren eta tamainuaren arteko menpekotasun-erlazioak, erreserba horren metaketa eta erabilera animalia txikietan intentsitate handiagoz agitu direla azaldu digu. Fenomeno horiek, hurrengo erlazioen alometrian oinarritzen dira:

- 1) Hazkuntz etekina *vs.* tamainua.
- 2) Mantenurako eskari metabolikoa *vs.* tamainua

8.- *C. edule*-ren aktibitate metabolikoa, ingurune-faktoreek baldintzatua da. Aireango esposizioaren eta neguan zehar agitu diren arnas metabolismoaren murrizpenak, animalien aktibitate globalaren beheraketaren ondorioak dira zeren elikagaien maila baxu edo nulua denean, iragazte- eta liseri-prozesuak murriztu edo desagertu egiten baitira. Tenperaturak, bestalde, eragin esangarria du gastu metabolikoan, eta beraz, SFG delakoaren magnitudea eta ondorioz, hazkuntzarena, faktore hauen funtzio inbertsoa da.

9.- Zenbait aldagai endogenok ere, badu metabolismoango eraginik. Arnas kontsumoa, tamainuaren menpekoa da organismoen azaleraren funtzio hertsiaaren arauera.

Garapen gonadalaren graduak, eragin positiboa du arnas ihardueraren gain, gametogenesiaren eskari metaboliko espezifikoaren ondorioz. Bestalde, sexu bakoitzeko animaliek, arnas joera

diferentziatua erakutsi dute, gametogenesiaren hasieran emeen gastu metabolikoa handiagoa izanik (emeen obogenesiak, energi eskari altuagoak erakutsi ditu); bitelogenesia zehar ordea, ale arren arnas kontsumoa altuago gertatu da, zihuraski obozitoetan metaturiko errezerba-material inertearen aktibitate metabolikoaren ezaren ondorioz.

10.- K_2 indizearen urte-balioak (Hazkuntz etekin garbia), beste bibalbioetarako kalkulaturikoen azpian azaldu dira. Gertaera hori, bi faktore desberdinen emaitza bide da: 1) Kanalako paduran bizi diren animaliek jasaten dituzten elikagai-murriztapenek ekarritako asimilazioaren balio baxuak. 2) konpentsatzeko ahalmen txikia edo nulua duen espeziearen arnas metabolismoan eragin positiboa duten ingurune-tenperatura altuak.

11.- Aztertutako bi ugaltzerakoak konparatzerakoan behaturiko K_2 eta hazkuntzari dagozkien diferentziak, faktore termikoaren ondorioak dira. 1984.eko negu eta udaberrian izan diren tenperatura altuagoak, gastu metabolikoaren maila handiagoa ekarri dute, ondorioz, lehen aipaturiko parametroen balioak baxuagoak izan direlarik.

12.- Populazioen arteko konparazioak burutzerakoan, ingurune-kalitatearen adierazle egokia suertatu da erabilitako ugaltzailearen indizea ($UR_2 = \text{Hazkuntza gonadala} / \text{Hazkuntza osoa}$). Hala ere, populazio batek urte desberdinetan erakusten dituen ugalkuntz joerak interpretatzeko, biomasen arteko erlazioari ($UR_1 = \text{Indize gonadala}$) deritzogu egokiago. Kasu horretan, Indize gonadala eta biomasa somatikoaren balioak, konstante mantendu dira bi ugaltzerakoetan; gure eritziz, nolabaiteko mekanismo kontrolatzailea dago fenomeno horren oinarrian, beraren bidez animaliaaren biomasa somatikoaren maila, geldialdi sexualaren periodoan zehar agitzen diren elikagai-peitutasunezko baldintzak jasateko beste izanik.

13.- Azkenik, ondokoa ondoriozta daiteke: Hazkuntza eta ugalkuntzarako energi eskumendea murrizturik dagoeneko kasuetan eta ale gazteek bizirik irauteko duten probabilitatea baxua denean populazio honen *C. edule*-ren aleek erakutsi duten estrategia, larro somatikoari lehentasuna ematea datza, horrela, biziraupen luzea eta iteroparitate-gradu altuak suertatzen direlarik.

Aztertuniko adin-klaseetan ugalkostua (UK) 0 baliora heltzen ez denez, ugalkuntzak inolako superbizipen-kosturik ekartzen ez duelako gertaerari, lehenago azalduko hipotesiaren baldintzapen deritzógu.

7.- BIBLIOGRAFIA

AGUIRRE, M.P., 1979. Biología del mejillón (*Mytilus edulis*) de cultivo de la Ría de Vigo. *Rev. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5: 109-159.

ALDERDICE, D.F., 1972. Factor combinations. Responses of marine poikilotherms to environmental factors acting in concert. In "Marine Ecology, 1: Environmental Factors" (O.KINNE, Ed.). Wiley Interscience, Londres. pp.: 1159-1272.

ALLE, W.C. & R.OESTING, 1934. A critical examination of Winkler's method for determining dissolved oxygen in respiration studies with aquatic animals. *Physiol. Zool.*, 27: 509-541.

ALMADA-VILLELA, P.C., 1984. The effects of reduced salinity on the shell growth of small *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64: 171-182.

ANSELL, A.D., 1961. Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* (da Costa) in Kames Bay, Millport. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41: 191-215.

ANSELL, A.D., 1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) from Kames Bay, Millport. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 10: 137-150.

ANSELL, A.D., 1974 a. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Abra alba* from the Clyde Sea area. *Mar. Biol.*, 25: 13-20.

ANSELL, A.D., 1974 b. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. *Mar. Biol.*, 25: 85-99.

ANSELL, A.D. & F.A. LOOSMORE, 1963. Preliminary observations on the relationships between growth, spawning and conditions in experimental colonies of *Venus mercenaria* L. *J. Cons.*, 28: 285-290.

ANSELL, A.D. & P.SIVARDAS, 1973. Some effects of temperature and starvation on the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) in experimental laboratory populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 13: 229-262

ANSELL, A.D. & A.TREVALLION, 1967. Studies on *Tellina tenuis* (da

Costa). 1. Seasonal growth and biochemical cycle. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1: 220-235.

ANTOINE, L., 1980. La croissance périodique chez les bivalves. État actuel des connaissances. *Bull. Soc. Zool. France*, 105: 293-299.

BACHELET, G., 1980. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde Estuary (S.W. France). *Mar. Biol.*, 59: 105-117.

BACHELET, G., 1981. Application de l'équation de Von Bertalanffy à la croissance du bivalve *Scrobicularia plana*. *Cah. Biol. Mar.*, 22: 291-311.

BAGGERMAN, B., 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Arch. Néerl. Zool.*, 10: 315-342.

BARBER, B.J. & N.J. BLAKE, 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 52: 121-134.

BARBER, B.J. & N.J. BLAKE, 1985. Substrate catabolism related to reproduction in the bay scallop *Argopecten irradians concentricus* as determined by O/N and RQ physiological indexes. *Mar. Biol.*, 87: 13-18.

BARNES, R.S.K., 1973. The intertidal lamellibranchs of Southampton water, with particular reference to *Cerastoderma edule* and *Cerastoderma glaucum*. *Proc. malac. Soc. London*, 40: 413-433.

BAYNE, B.L., 1973. Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation. *Neth. J. Sea Res.*, 7: 399-410.

BAYNE, B.L., 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. In "Physiological Ecology of Estuarine Organisms" (J.F. Vernberg, Ed.). University of South Carolina Press, Columbia. pp. 259-277.

BAYNE, B.L., C.J. BAYNE, T.C. CAREFOOT & R.J. THOMPSON, 1976 a The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. 2. Adaptations to low oxygen tension and air exposure. *Oecologia*

(Berl.), 22: 229-250.

BAYNE, B.L., A.BUBEL, P.A.GABBOTT, D.R.LIVINGSTONE, D.M.LOWE & M.N.MOORE, 1982. Glycogen utilisation and gametogenesis in *Mytilus edulis* L. *Mar.Biol.Lett.* 3: 89-105.

BAYNE, B.L., A.J.S.HAWKINS & E.NAVARRO, 1986. Feeding and digestion in suspension-feeding bivalve molluscs: The relevance of physiological compensations. *Amer.Zool.* (In Press).

BAYNE, B.L., M.N.MOORE, J.WIDDOWS, D.R.LIVINGSTONE & P.N.SALKELD, 1979. Measurements of the responses of individuals to environmental stress and pollution: Studies with bivalve molluscs. *Phil.Trans.R.Soc. (B)*, 286: 563-581.

BAYNE, B.L. & A.C. NEWELL, 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In "The Mollusca Vol.4, Physiology, Part 1" (K.M.Wilbur Ed.). Academic Press, New York. pp.: 407-515.

BAYNE, B.L., P.N.SALKELD & C.M.WORRALL, 1983. Reproductive effort and reproductive value in different populations of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia; Mollusca). *Oecologia (Berl.)*, 59: 18-26.

BAYNE, B.L. & C.SCULLARD, 1977. An apparent specific dynamic action in *Mytilus edulis* L. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 57: 371-378.

BAYNE, B.L. & A.J. THOMPSON, 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. *Helgolander Wiss.Meeresunters.*, 20: 526-552.

BAYNE, B.L., A.J.THOMPSON & J.WIDDOWS, 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. In "Effects of Temperature on Ectothermic Organisms". (W.Wieser, Ed.). Springer-Verlag, Berlin. pp.: 181-193.

BAYNE, B.L., A.J.THOMPSON & J.WIDDOWS, 1976 b. Physiology: I. In "Marine Mussels: Their Ecology and Physiology". (B.L.Bayne, Ed.) (I.B.P.nº 10) Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 121-206.

BAYNE, B.L. & J.WIDDOWS, 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia (Berl.)*, 37: 137-162.

BAYNE, B.L., J.WIDDOWS & A.I.E.NEWELL, 1977. Physiological

measurements on estuarine bivalve molluscs in the field. In "Biology of Benthic Organisms". (B.F. Keegan, P.D'Ceidigh & P.J.S. Boaden, Eds.). Pergamon Press, Oxford. pp.: 57-68.

BAYNE B.L. & C.M. WOODALL, 1980. Growth and production of mussels, *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3: 317-328.

BELL, G., 1980. The costs of reproduction and their consequences. *Am. Nat.*, 116: 45-76.

BENINGER, P.G. & A. LUCAS, 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adult clams reared in a common habitat: *Tapes decussatus* (Jeffreys) and *T. philippinarum* (Adams & Reeve). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 79: 19-37.

BERRY, P.F., 1978. Reproduction, growth and production in the mussel *Perna perna* (Linnaeus), on the east coast of South Africa. "Oceanographic Research Institute. Investigational Report, n° 48".

BEUKEMA, J.J., 1982. Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: II. The edible cockle, *Cardium edule*. *Neth. J. Sea Res.*, 15: 391-405.

BEUKEMA, J.J. & W. DeBRUIN, 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 11: 42-55.

BEUKEMA, J.J. & W. DeBRUIN, 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.

BEUKEMA, J.J. & B.W. MEHRM, 1985. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica*. *Mar. Biol.*, 90: 27-33.

BEUKEMA, J.J., E. KNOL & G.C. CROEÉ, 1985. Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) living on tidal flats in the Dutch Wadden

Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 90: 129-144.

BLIGH, E.G. & W.J.DYER, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37: 911-917.

BOETIUS, I., 1962. Temperature and growth in a population of *Mytilus edulis* (L.) from the Northern Harbour of Copenhagen (the Sound). *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og Havundersøgelse*, 3: 339-346.

BOYDEN, C.R., 1969. Ecology of the cockle *Cardium glaucum* (Bruguere). *Essex Nat.*, 32: 223-226.

BOYDEN, C.R., 1971. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *Cerastoderma glaucum*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51: 605-622.

BOYDEN, C.R., 1972 a. The behaviour, survival and respiration of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* in air. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52: 661-680.

BOYDEN, C.R., 1972 b. Aerial respiration of the cockle *Cerastoderma edule* in relation to temperature. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 43: 697-712.

BOYDEN, C.R., 1972 c. Relationship of size to age in the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* from the River Crouch estuary, Essex. *J. Conch. Lond.*, 27: 475-489.

BOYDEN, C.R. & P.J.C.RUSSELL, 1972. The distribution and habitat range of the brackish water cockle (*Cardium* (*Cerastoderma*) *glaucum*) in the British Isles. *J. Anim. Ecol.*, 41: 719-734.

BOWDEN, J. & D. HEPPELL, 1968. Revised list of British Mollusca. 2. Unionacea - Cardiacea. *J. Conch.*, 26: 237-272.

BRAFIELD, A.E., 1978. "Life in Sandy Shores". Edward Arnold, London.

- BRALEY, R.D., 1984. Mariculture potential of introduced oysters *Saccostrea cucullata tuberculata* and *Crassostrea echinata*, and histological study of reproduction of *C. echinata*. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 35: 129-141.
- BRIARTY, L.G., 1975. Stereology: Methods for quantitative light and electron microscopy. *Sci. Prog. Oxford*, 62: 1-32.
- BRINKHOFF, W., K. STOCKMANN & M. GRIESHABER, 1983. Natural occurrence of anaerobiosis in molluscs from intertidal habitats. *Oecologia (Berl.)*, 57: 151-155.
- BROCK, U., 1978. Morphological and biochemical criteria for the separation of *Cardium glaucum* (Brugiere) from *Cardium edule* (L.). *Ophelia*, 17: 207-214.
- BROCK, U., 1979. Habitat selection of two congeneric bivalves, *Cardium edule* and *C. glaucum* in sympatric and allopatric populations. *Mar. Biol.*, 54: 149-156.
- BROCK, U., 1980. Evidence for niche differences in sympatric populations of *Cerastoderma edule* and *C. lamarckii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2: 75-80.
- BROOM, M.J., 1982. Analysis of the growth of *Anadara granosa* (Bivalvia: Arcidae) in natural, artificially seeded and experimental populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 69-79.
- BROOM, M.J. & J. MASON, 1978. Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Mar. Biol.*, 47: 277-285.
- BROUSSEAU, D.J., 1983. Aspects of reproduction of the blue mussel, *Mytilus edulis* (Pelecypoda: Mytilidae) in Long Island Sound. *Fish. Bull.*, 81: 733-739.
- BROWN, R.A., 1984. Geographical variations in the reproduction of the horse mussel, *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64: 751-770.
- BROWN, R.A., R. SEED & R. J. O'CONNOR, 1976. A comparison of relative growth in *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*, *Modiolus modiolus* and *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia). *J. Zool. London*, 179:

297-315.

BROWNE, R.A. & W.D. RUSSELL-HUNTER, 1978. Reproductive effort in molluscs. *Oecologia (Berl.)*, 37: 23-27.

BUESTEL, D. & A. LAUREC, 1976. Croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) en rade de Brest en baie de Saint-Brieuc. *Halictis*, 5: 173-177.

CALLOW, P., 1977. Ecology, evolution and energetics: A study in metabolic adaptation. *Adv. Ecol. Res.*, 10: 1-62.

CALLOW, P., 1979. The cost of reproduction - A physiological approach. *Biol. Rev.*, 54: 23-40.

CALLOW, P., 1981. Resource utilization and reproduction. In "Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use". (C.A. Townsend & P. Callow, Eds.). Blackwell, Oxford. pp.: 245-270.

CALLOW, P. & A.M. SIBLY, 1983. Physiological trade-offs and the evolution of life cycles. *Sci. Prog., Oxf.*, 68: 177-188.

CALLOW, P. & A.S. WOOLLHERD, 1977. The relationship between ration, reproductive effort and age-specific mortality in the evolution of life-history strategies - Some observations on freshwater triclads. *J. Anim. Ecol.*, 46: 765-781.

CARPENTER, J.H., 1965. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 135-140.

CARRIT, D.E. & J.H. CARPENTER, 1966. Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in sea water; NASCO report. *J. mar. Res.*, 24: 286-318.

CASWELL, H., 1980. On the equivalence of maximizing reproductive value and maximizing fitness. *Ecology*, 61: 19-24.

CHIPPERFIELD, P.H.J., 1953. Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in British waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32: 449-476.

CLUTTON-BROCK, T.H., 1984. Reproductive effort and terminal

investment in iteroparous animals. *Am.Nat.*, 123: 212-229.

COLE, H.A., 1956. A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. *J.Cons.*, 22: 77-90.

COMELY, C.A., 1974. Seasonal variations in the fresh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* L.in the Clyde Sea area. *J.Cons.*, 35: 281-295.

COSTA, A.M. & M.M.MACHADO, 1982. Estudo do ciclo sexual de *Mytilus galloprovincialis* Lmk. do estuário do Tejo. III Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. Pontevedra, Octubre, 1982.

CREEK, G.A., 1960. The development of the lamellibranch *Cardium edule* L. *Proc.zool.Soc.London*, 135: 243-260.

CRISP, D.J., 1971. Energy flow measurements. In "Methods for the Study of Marine Benthos". (N.A.Holme & R.D.McIntyre, Eds.).(I.B.P. nº 16) Blackwell, Oxford. pp.: 197-323.

DAME, R.F., 1972. The ecological energetics of growth, respiration and assimilation in the intertidal american oyster *Crassostrea virginica*. *Mar.Biol.*, 17: 243-250.

DAME, R.F., 1976. Energy flow in an intertidal oyster population. *Est.Coast.Mar.Sci.*, 4: 243-253.

DAVIES, P.S., 1969. Physiological ecology of *Patella*. III. Desiccation effects. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 49: 291-304.

DEHNEL, P.A., 1956. Growth rates in latitudinally and vertically separated populations of *Mytilus californianus*. *Biol.Bull.*, 110: 43-53.

DeVOOYS, C.G.N., 1976. The influence of temperature and time of the year on the oxygen uptake of the sea mussel *Mytilus edulis*. *Mar.Biol.*, 36: 25-30.

DeZWAAN, A. & D.I.ZANDEE, 1972. Body distribution and seasonal changes in the glycogen content of the common sea mussel *Mytilus edulis*. *Comp.Biochem.Physiol.*, 43 A: 53-58.

DIEHL, W.J., P.M.GAFFNEY, J.H.McDONALD & R.K.KOEHN, 1985. Relationships between weight-standardized oxygen consumption and multiple-locus heterozygosity in the mussel *Mytilus edulis*. In "Proc. 19th Europ.Mar.Biol.Symp." (P.E.Gibbs, Ed.). Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 529-534.

DIEHL, W.J. & R.K.KOEHN, 1985. Multiple-locus heterozygosity, mortality, and growth in a cohort of *Mytilus edulis* L. *Mar.Biol.*, 88: 265-271.

DIXON, W.J. & R.JENNRICH, 1983. Stepwise regression. In "BMDP Statistical Software". (W.J.Dixon, Ed.). University of California Press, Los Angeles. pp.: 251-263.

DREDGE, M.C.L., 1981. Reproductive biology of the saucer scallop *Amusium japonicum ballati* (Bernardi) in Central Queensland waters. *Aust.J.Mar.Freshw.Res.*, 32: 775-787.

DUBOIS, M., K.A.GILLES, J.K.HAMILTON, P.A.REBERS & P.SMITH, 1956. Colorimetric method for the determination of sugars and related substances. *Analyt.Chem.*, 28: 350-356.

EISMA, O., 1965. Shell characteristics of *Cardium edule* L. as indicators of salinity. *Neth.J.Sea Res.*, 2: 493-540.

ELDRIDGE, P.J., A.G.EVERSOLE & J.M.WHETSTONE, 1979. Comparative survival and growth rates of hard clam *Mercenaria mercenaria*, planted in trays subtidally and intertidally at varying densities in a South Carolina estuary. *Proc.Natl.Shellfish.Assoc.*, 69: 30-39.

EVANS, S., 1977. Growth, production and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia). *Zoon*, 5: 133-141.

FARROW, G.E., 1971. Periodicity structures in the bivalve shell: experiments to establish growth controls in *Cerastoderma edule* from the Thames estuary. *Palaeontology*, 14: 571-588.

FIGUERAS, R., 1956. Moluscos de las playas de la ría de Vigo. I. Ecología y distribución. *Inv.Pesq.*, 5: 51-88.

FIGUERAS, A., 1957. Moluscos de las playas de la ría de Vigo. II. Crecimiento y reproducción. *Inv. Pesq.*, 7: 49-97.

FIGUERAS, A., 1966. Ecología y crecimiento de *Cardium edule* L. en el estuario del río Miño (N.W. de España). *Inv. Pesq.*, 30: 577-588.

FIGUERAS, A., 1967. Edad y crecimiento de *Cardium edule* de la ría de Vigo. *Inv. Pesq.*, 31: 361-382.

FISHER, A.A., 1930. "The Genetical Theory of Natural Selection". Oxford University Press, Oxford.

FLETCHER, W.J., 1984. Variability in the reproductive effort of the limpet, *Cellana tramoserica*. *Oecologia (Berl.)*, 61: 259-264.

FORD, E., 1933. An account of the herring investigation conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 19: 305-384.

FOSTER, B.A., 1971. Dessication as a factor in the intertidal zonation of barnacles. *Mar. Biol.*, 8: 12-29.

FOSTER-SMITH, R.L., 1975 a. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaeces production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 17: 1-22.

FOSTER-SMITH, R.L., 1975 b. The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter-feeding bivalves. *Proc. malac. Soc. London*, 41: 571-588.

FRAGA, F., 1956. Variación estacional de la composición química del mejillón (*Mytilus edulis*). I. *Inv. Pesq.*, 4: 109-125.

FRAGA, F., 1958. Variación estacional de la composición química del mejillón (*Mytilus edulis*). II. Hidratos de carbono. *Inv. Pesq.*, 11: 33-37.

FUJI, A. & M. HASHIZUME, 1974. Energy budget for a japanese common scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay), in Mutsu Bay. *Bull.*

Fac. Fish. Hokkaido Univ., 25: 7-19.

GABBOTT, P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs; an hypothesis concerning the relation between glycogen and gametogenesis. In "Proc. 9th. Europ. Mar. Biol. Symp.". (H. Barnes, Ed.). Aberdeen University Press, Aberdeen. pp.: 191-211.

GABBOTT, P.A., 1976. Energy metabolism. In "Marine Mussels: Their Ecology and Physiology". (B.L. Bayne, Ed.) (I.B.P. n° 10). Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 293-355.

GABBOTT, P.A. & B.L.BAYNE, 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 53: 269-286.

GADE, G., 1975. Anaerobic metabolism of the common cockle, *Cardium edule*. I. The utilisation of glycogen and accumulation of multiple end products. *Archs.Int.Physiol.Biochem.*, 83: 879-886.

GARCIA, A., J.OTERO & A. de COO, 1982. Contribución al estudio del berberecho (*Cerastoderma edule* L.) en la ría de Arosa. III Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. Pontevedra, Octubre, 1982.

GARTON, D.W., R.K.KOEHN & T.M.SCOTT, 1985. The physiological energetics of growth in the clam, *Mulinia lateralis* : an explanation for the relationship between growth rate and individual heterozygosity. In "Proc. 19th. Europ. Mar. Biol. Symp." (P.E.Gibbs, Ed.). Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 455-465.

GIESE, A., 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Ann.Rev.Physiol.*, 21: 547-576.

GIESE, A., 1967. Some methods for study of the biochemical constitution of marine invertebrates. *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.*, 5: 159-186.

GIESE, A., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.*, 7: 175-229.

GILBERT, H.H., 1973. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica* (L.). *Biol.Bull.*, 145: 119-126.

GILLMORE, R.B., 1982. Assessment of intertidal growth and capacity adaptations in suspension feeding bivalve molluscs. *Mar.Biol.*, 68: 277-286.

GIMAZANE, J.P., 1972. Etude experimentale de l'action de quelques facteurs externes sur la reprise de l'activité genitale de la coque *Cerastoderma edule* L., Mollusque Bivalve. *C.r.Séanc. Soc.Biol.Caen*, 166: 587-589.

GIMAZANE, J.P. & P.LUBET, 1972 a. Etude du cycle sexuel de la Coque (*Cerastoderma edule* L. = *Cardium edule* L.), Mollusque Bivalve. *C.r.Séanc.Soc.Biol.Caen*, 166: 590-592.

GIMAZANE, J.P. & P.LUBET, 1972 b. Etude experimentale de l'action de la nutrition, de la temperature et de la lumiere sur le cycle sexuel de *Cardium edule* L. (Mollusque Bivalve). *Bull.Soc.Linn. Normandie*, 103: 137-146.

GONZALEZ, A. & A.PEREZ CAMACHO, 1984 a. El berberecho, *Cerastoderma edule* (L.) de Carril (Ría de Arosa). I. Reproducción y estado de condición. Actas del IV Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. Vol.II. Lisboa. pp.: 209-222.

GONZALEZ, A. & A.PEREZ CAMACHO, 1984 b. El berberecho, *Cerastoderma edule* (L.) de Carril (Ría de Arosa). II. Reclutamiento, crecimiento, mortalidad natural y producción. Actas del IV Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. Vol.II. Lisboa. pp.: 223-244.

GOODMAN, D., 1979. Regulating reproductive effort in a changing environment. *Am.Nat.*, 113: 735-748.

GREEN, A.H., S.M.SINGH, B.HICKS & J.McCRAIG, 1983. An arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Mollusca, Pelecypoda): genotypic and phenotypic components of population structure. *Can. J.Fish.Aquat.Sci.*, 40: 1360-1371.

GRIFFITHS, C.L. & J.A.KING, 1979. Energy expended on growth and gonad output in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. *Mar.Biol.*, 53: 217-222.

GRIFFITHS, R.J., 1977. Reproductive cycles in littoral populations of *Choromytilus meridionalis* (Kr.) and *Aulacomya ater* (Molina) with quantitative assessment of gamete production in the former. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 30: 53-71.

GRIFFITHS, R.J., 1981 a. Aerial exposure and energy balance in littoral and sublittoral *Choromytilus meridionalis* (Kr.) (Bivalvia). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 52: 231-241.

GRIFFITHS, R.J., 1981 b. Population dynamics and growth of the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) at different tidal levels. *Est.Coast.Shelf Sci.*, 12: 101-118.

GRIFFITHS, R.J., 1981 c. Production and energy flow in relation to age and shore level in the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.). *Est.Coast.Shelf Sci.*, 13: 477-493.

GRIFFITHS, R.J. & R.BUFFENSTEIN, 1981. Aerial exposure and energy input in the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 52: 219-229.

GRODZINSKI, W., R.Z.KLEKOWSKI & A.DUNCAN, 1975. "Methods for Ecological Bioenergetics" (I.B.P. n° 24). Blackwell, Oxford.

HANCOCK, D.A., 1965. Graphical estimation of growth parameters. *J.Cons.*, 29: 340-351.

HANCOCK, D.A., 1967. Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). *J.Appl.Ecol.*, 4: 137-157.

HANCOCK, D.A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp.P.-v.Reun.Cons.Int.Explor.Mer*, 164: 113-131.

HANCOCK, D.A. & A.FRANKLIN, 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cardium edule* L.).

J. Appl. Ecol., 9: 567-579.

HAWKINS, A.J.S., B.L.BAYNE & A.J.DAY, 1986. Protein turnover, physiological energetics and heterozygosity in the blue mussel, *Mytilus edulis* : the basis of variable age-specific growth. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, (In Press).

HAWKINS, A.J.S., P.N.SALKELD, B.L.BAYNE, E.GNAIGER & D.M.LOWE, 1985. Feeding and resource allocation in the mussel *Mytilus edulis* : evidence for time-averaged optimization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 20: 273-287.

HEMMINGSSEN, A.M., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution. *Rep. Steen. Mem. Hosp. Copenh.*, 9: 7-110.

HIBBERT, C.J., 1977. Energy relations of the bivalve *Mercenaria mercenaria* on an intertidal mudflat. *Mar. Biol.*, 44: 77-84.

HIRSHFIELD, M.F., 1980. An experimental analysis of reproductive effort and cost in the japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Ecology*, 61: 282-292.

HIRSHFIELD, M.F. & D.W.TINKLE, 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 72: 2227-2231.

HOAR, W.S. & C.P.HICKMAN, 1975. "A Laboratory Companion for General and Comparative Physiology". Prentice-Hall, N.Jersey. OMEGA-ren gaztelerazko argitalpena (1978).

HOULIHAN, D.F. & J.R.L.NEWTON, 1978. Respiration of *Patella vulgata* on the shore. In "Physiology and Behaviour of Marine Organisms" (D.S. McLusky & A.S. Berry, Eds.). Pergamon Press, Oxford. pp.: 39-46.

HUGHES, R.H., 1970. An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa). *J. Anim. Ecol.*, 39: 357-381.

HUMMEL, H., 1985 a. Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 19: 52-76.

HUMMEL, H., 1985 b. Food intake and growth in *Macoma balthica* (Mollusca) in the laboratory. *Neth. J. Sea Res.*, 19: 77-83.

HUMMEL, H., 1985 c. An energy budget for a *Macoma balthica* (Mollusca) population living on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 19: 84-92.

IGLESIAS, J.I.P., A.LARRAÑAGA & E.NAVARRO, 1985. Crecimiento y rendimiento neto del crecimiento en una población del berberecho (*Cerastoderma edule*) de la Ría de Mundaca (Vizcaya). I Congreso Nacional de Acuicultura. O Grove, Pontevedra. Septiembre, 1985.

IVANOVICI, A.M., S.F.BRINER & V.A.WADLEY, 1981. Free aminoacids in three species of molluscs: responses to factors associated with reduced salinity. *Comp.Biochem.Physiol.*, 70 A: 17-22.

IUELL, R., 1979. The biology and ecology of a brackish lagoon bivalve *Cerastoderma glaucum* Bruguiere, in an English lagoon, The Widewater, Sussex. *J.Moll.Stud.*, 45: 383-400.

IUELL, R., 1981. A quantitative study of a *Cerastoderma-Nephtys* community in the Limfjord, Denmark, with special reference to production of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). *J.Moll.Stud.*, 47: 147-170.

JELNES, J.E., G.HOPNER-PETERSEN & P.J.C.RUSSELL, 1971. Isoenzyme taxonomy applied on four species of *Cardium* from Danish and British waters with a short description of the distribution of the species (Bivalvia). *Ophelia*, 9: 15-19.

JONES, A.M., 1979. Structure and growth of a high-level population of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). *J.mar.biol. Ass.U.K.*, 59: 277-287.

JORGENSEN, C.B., 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, specially *Mytilus*

edulis L.: A review and interpretation. *Ophelia*, 15: 175-192.

KAUTSKY, N., 1982. Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Mar. Biol.*, 68: 117-133.

KINGSTON, P., 1974. Studies on the reproductive cycles of *Cerastoderma edule* and *Cerastoderma glaucum*. *Mar. Biol.*, 28: 317-323.

KJORBOE, T., F. MOHLENBERG & O. NOHR, 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia*, 19: 193-205.

KOHEN, R.K. & P.M. GAFFNEY, 1984. Genetic heterozygosity and growth rate in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 82: 1-7.

KREEGER, D., 1940. On the ecology of *Cardium edule* L. *Arch. Néerl. Zool.*, 4: 157-200.

KRISTENSEN, I., 1957. Differences in density and growth in cockle populations in the Dutch Wadden Sea. *Arch. Néerl. Zool.*, 12: 351-454.

LANGE, R., 1963. The osmotic function of aminoacids and taurine in the mussel, *Mytilus edulis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 10: 173-179.

LEBOUR, M.V., 1938. Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 23: 119-145.

LIGHTFOOT, R.H., P.A. TYLER & J.D. GAGE, 1979. Seasonal reproduction in deep-sea bivalves and brittlestars. *Deep-Sea Res.*, 26 A: 967-973.

LOOCKWOOD, S.J., 1974. The use of the Von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish. *J. Cons.*, 35: 175-179.

LOOSANOFF, U.L., 1937. Seasonal gonadal changes of adult clams *Venus mercenaria* L. *Biol.Bull.*, 72: 406-416.

LOOSANOFF, U.L., 1953. Reproductive cycle in *Cyprina islandica*. *Biol.Bull.*, 104: 146-155.

LOOSANOFF, U.L. & H.C.DAVIS, 1952. Temperature requirements for maturation of gonads of northern oysters. *Biol.Bull.*, 103: 80-86.

LOPEZ BENITO, M., 1967. Variación estacional de la composición química del berberecho (*Cardium edule*) en relación con el sustrato y el agua de mar. *Inv.Pesq.*, 31: 91-111.

LOWE, D.M., M.N.MOORE & B.L.BAYNE, 1982. Aspects of gametogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis* L. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 62: 133-145.

LOWRY, O.H., N.J.ROSEBROUGH, A.L.FARR & R.J.RANDALL, 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J.biol.Chem.*, 193: 265-275.

LUBET, P., 1980-81 a. Influence des facteurs externes sur la reproduction des Lamellibranches. *Oceanis*, 6: 469-489.

LUBET, P., 1980-81 b. Action des facteurs internes sur la reproduction des mollusques Lamellibranches. *Oceanis*, 6: 491-510.

LUBET, P., J.P.GIMAZANE & G.PRUNUS, 1981. Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) (Mollusque Lamellibranche) a la limite meridionale de son aire de repartition. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire. *Haliotis*, 11: 157-170.

LUCAS, A., 1982. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis*, 12: 47-60.

LUCAS, A. & P.BENINGER, 1985. The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquacultura*, 44: 187-200.

LYNCH, M.P. & L.WOOD, 1966. Effects of environmental salinity on free amino acids of *Crassostrea virginica* Gmelin. *Comp.Biochem.Physiol.*, 19: 783-790.

MARS, P., 1951. Essai d'interpretation des formes generalement groupees sous le nom de *Cardium edule* Linné. *Biol.Mus.Hist. Nat.Marseille*, 11: 1-32.

MASON, J., 1976. Cultivation. In "Marine Mussels: Their Ecology and Physiology" (B.L.Bayne, Ed.) (I.B.P. nº 10) Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 385-410.

McCLOY, J., J.M.DODD, H.C.BAVIES, F.B.J.EDMONS & J.H.ORTON, 1937. Rate of growth of totally submerged *Cardium edule*. *Natura*, 144: 799-800.

McGREER, E.A., 1983. Growth and reproduction of *Macoma balthica* (L.) in the Fraser River estuary, British Columbia. *Can.J.Zool.*, 61: 887-894.

McLUSKY, D.S. & M.ELLIOT, 1981. The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. In "Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms" (N.U.Jones & W.J.Wolff, Eds.) Plenum Press, New York. pp.: 109-121.

McMAHON, R.F. & J.G.WILSON, 1981. Seasonal respiratory responses to temperature and hypoxia in relation to burrowing depth in three intertidal bivalves. *J.therm.Biol.*, 6: 267-277.

MEJUTO, J., 1983. Contribución al estudio de la población del berberecho *Cerastoderma edule* (L.) en la Ría de Noia (Galicia). Primeiro seminario de ciencias do mar As Rías Galegas. Vigo, Pontevedra.

MEJUTO, J., 1984. Primeros datos sobre la dinámica de la población de *Cerastoderma edule* (L.) de la ría de Pasaxe (N.W. de Galicia), estrategias de explotación. Actas del IV Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. pp.: 83-102. Lisboa.

MONTERO AGUERA, I., 1971. "Moluscos bivalvos españoles". Publicaciones de la Universidad de Sevilla. Anales de la Universidad Hispalense: Veterinaria, nº 5.

MOORE, S. & W.STEIN, 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *J. biol.Chem.*, 211: 906-913.

MORI, K., H.TAMATE, T.IMAI & O.ITIKAWA, 1965. Changes in the metabolism of lipids and glycogen of the oyster during the stages of sexual maturation and spawning. *Bull.Tohoku Reg.Fish.Res. Lab.*, 25: 65-88.

MORTON, B., 1970. The tidal rhythm and rhythm of feeding and digestion in *Cardium edule*. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 50: 499-512.

MOUEZA, M. & L.FRENKIEL-RENAULT, 1973. Contribution a l'etude de la biologia de *Donax trunculus* L. (Mollusques Lamellibranches) dans L'Algerois: La reproduction. *Cah.Biol.Mar.*, 14: 261-283.

MUUS, K., 1967. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund. *Ophelia*, 12: 79-116.

NAVARRO, E. & M.M.ORTEGA, 1984. Amino acid accumulation from glucose during air exposure and anoxia in the sea anemone *Actinia equina* (L.). *Comp.Biochem.Physiol.*, 78 B: 199-202.

NAVARRO, J.M. & J.E.WINTER, 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. *Mar.Biol.*, 67: 255-266.

NEWELL, R.C., 1979. "Biology of Intertidal Animals". Marine Ecological Surveys. Faversham, Kent.

NEWELL, R.C., 1980. The maintenance of energy balance in marine invertebrates exposed to changes in environmental temperature. In "Animals and Environmental Fitness" (R.Gilles, Ed.) Pergamon Press, Oxford. pp.: 561-582.

NEWELL, R.C. & G.M.BRANCH, 1980. The effects of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates. *Adv.Mar.Biol.*, 17: 329-396.

NEWELL, R.C., L.G.JOHNSON & L.H.KOFOED, 1977. Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis*. *Oecologia (Berl.)*, 30: 97-110.

NEWELL, R.I.E., 1977. The eco-physiology of *Cardium edule*, Linné. Tesis Doctoral. Universidad de Londres.

NEWELL, R.I.E. & B.L.BAYNE, 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia: Cardiidae). *Mar. Biol.*, 56: 11-19.

NEWELL, R.I.E., T.J.HILBISH, A.K.KOEHN & C.J.NEWELL, 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the East Coast of the United States. *Biol. Bull.*, 162: 299-310.

NEWELL, R.I.E. & S.J.JORDAN, 1983. Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 47-53.

ORIVE, E., J.SANTIAGO & F.VILLATE, 1984 a. Variabilidad de algunos parámetros físicos y biológicos en la ría de Mundaka. *Cuadernos da Area de Ciencias Mariñas, Seminario de Estudos Galegos*, 1: 129-138.

ORIVE, E., I.ARTEAGA, J.SANTIAGO & F.VILLATE, 1984 b. Limnología. In "Estudio Ecológico del Valle y Estuario de la Ría de Guernica-Mundaca" Departamento de Medio Ambiente, Gobierno Vasco, pp.: 79-90.

ORTEGA, M.M., 1985. Dinámica estacional del metabolismo respiratorio y la composición bioquímica en *Actinia equina* L. (Anthozoa). Efecto de la aclimatación térmica experimental. Tesis Doctoral. Universidad del País Vasco.

ORTON, J.H., 1920. Sea-temperature, breeding and distribution in marine animals. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 12: 339-366.

ORTON, J.H., 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 14: 239-279.

PARRY, G.D., 1982. Reproductive effort in four species of intertidal limpets. *Mar. Biol.*, 67: 267-282.

PEKKARINEN, M., 1983. Seasonal changes in condition and biochemical constituents in the soft part of *Macoma balthica* (Lamellibranchiata) in the Tvarmine brackish water area (Baltic Sea). *Ann.Zool.Fennici*, 20: 311-322.

PERDUE, J.A. & G.ERICKSON, 1984. A comparison of the gametogenic cycle between the pacific oyster *Crassostrea gigas* and the suminoe oyster *Crassostrea rivularis* in Washington State. *Aquaculture*, 37: 231-237.

PEREIRA, J.R., R.ARAIIZ, F.LINARES & U.GONZALEZ, 1984. Variación estacional del índice de condición, composición bioquímica y contenido energético de la población de *Carastoderma adule* L., situada en el banco natural de "El Lombo del Ulla" (Ría de Arousa-Galicia-España). Actas del IV Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. Lisboa. pp.: 245-256.

PERRON, F.E., 1982. Inter- and intraspecific patterns of reproductive effort in four species of cone shells (*Conus* spp.). *Mar. Biol.*, 68: 161-167.

PIANKA, E.R., 1972. r and k selection or b and d selection?. *Am. Nat.*, 106: 581-588.

PIANKA, E.R., 1978. "Evolutionary Ecology" Harper & Row Publishers, New York. Edición en castellano en Ediciones Omega S.A. (1982).

PIANKA, E.R. & W.S.PARKER, 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.*, 109: 453-464.

PIETERS, H., J.H.KLUYTNAMS, W.ZURBURG & D.I.ZANDEE, 1979. The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* L. I. Growth rate and biochemical composition in relation to environmental parameters and spawning. In "Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals". (E. Naylor & R.G. Hartnoll, Eds.). Pergamon Press, Oxford. pp.: 285-292.

PIPE, R.K., 1985. Seasonal cycles in and effects of starvation on egg development in *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24: 121-128.

RAFAIL, S.Z., 1973. A simple and precise method for fitting a Von Bertalanffy growth curve. *Mar. Biol.*, 19: 354-358.

RAMOS, F. & O.CENDRERO, 1965. Seasonal growth of *Tapes decussatus*. *Int. Co. Explor. Sea*, nº 103.

REZNICK, D., 1985. Costs of reproduction : an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44: 257-267.

RICKLEFS, R.E., 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48: 978-983.

RICKLEFS, R.E., 1981. Fitness, reproductive value, age structure and the optimization of life-history patterns. *Am.Nat.*, 117: 819-825.

RISGAARD, H.U. & E.POULSEN, 1981. Growth of *Nytilus edulis* in net bags transferred to different localities in a eutrophicated Danish Fjord. *Mar.Pollut.Bull.*, 12: 272-276.

ROBERTSON, A.I., 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia (Berl.)*, 38: 193-202.

ROOHOUSE, P.G., 1978. Energy transformations by the oysters *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 34: 1-22.

ROMAN, G., 1983. Estudio sobre la reproducción de la ostra (*Ostrea edulis* L.) cultivada en bateas en la Ría de Arosa. Primeiro seminario de ciencias do mar As Rías Galegas. Vigo, Pontevedra.

ROPES, J.W. & A.P.STICKNEY, 1965. Reproductive cycle of *Nyca arenaria* in New England. *Biol.Bull.*, 128: 315-327.

RUSSELL, P.J.C., 1972. A significance in the number of ribs on the shells of two closely related *Cardium* species. *J.Conch.*, 27: 401-409.

RUSSELL, P.J.C. & G.H.HOPNER-PETERSEN, 1973. The use of ecological data in elucidation of some shallow water european *Cardium* species. *Malacologia*, 14: 223-232.

RYGG, B., 1970. Studies on *Cerastoderma edule* (L.) and *C. glaucum* (Poiret). *Sarsia*, 43: 65-80.

SAAVEDRA, M., 1983. Dinámica de la población natural de berberechos (*Cerastoderma edule* L.) en el río Guadiana (S.W. España). Primeiro seminario de ciencias do mar As Rías Galegas. Vigo, Pontevedra.

SALZWEDEL, H., 1980. Energy budgets for two populations of the bivalve *Tellina fabula* in the German Bight. *Varoff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 18: 257-287.

SASTRY, A.N., 1966. Temperature effects in reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* Lamarck. *Biol. Bull.*, 130: 118-134.

SASTRY, A.N., 1975. Physiological ecology of reproduction in marine invertebrates. In "Physiological Ecology of Estuarine Organisms". (F.J.Vernberg, Ed.) (The Belle W. Baruch Library in Marine Science, nº 3). University of South Carolina Press, Columbia. pp.: 279-299.

SASTRY, A.N., 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). In "Reproduction of marine invertebrates. Molluscs: Pelecypods and Lesser Classes" (A.C. Giese & J.S. Pearse, Eds.) Academic Press, New York. pp.: 113-292.

SASTRY, A.N. & H.J.BLAKE, 1971. Regulation of gonad development in the bay scallop *Argopecten irradians* Lamarck. *Biol. Bull.*, 140: 274-283.

SCHAFFER, W.M., 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am. Nat.*, 108: 783-790.

SCHOLANDER, P.F., C.LLOYD CLAFF, J.R.ANDREWS & D.F.WALLACH, 1952. Microvolumetric respirometry. Methods for measuring O₂ consumption and CO₂ production by cells and enzymic reactions. *J. Gen. Physiol.*, 35: 375-395.

SEED, R., 1976. Ecology. In "Marine Mussels: Their Ecology and Physiology". (B.L.Bayne, Ed.) (I.B.P. nº 10). Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 13-66.

SEED, R. & R.A.BROWN, 1975. The influence of reproductive cycle, growth and mortality on population structure in *Modiolus*

modiolus (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* (L.) (Mollusca: Bivalvia). In "Proc. 9th. Europ. Mar. Biol. Symp.". (H. Barnes, Ed.). Aberdeen University Press, Aberdeen. pp.: 257-274.

SEED, R. & R.A.BROWN, 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *J.Anim.Ecol.*, 47: 283-292.

SHAFEE, M.S., 1979. Ecological energy requirements of the green mussel, *Perna viridis* Linnaeus from Ennore estuary, Madras. *Oceanol.Acta*, 2: 69-74.

SHAFEE, M.S., 1981. Seasonal changes in the biochemical composition and calorific content of the black scallop *Chlamys varia* L. from Lanvéoc, Bay of Brest. *Oceanol.Acta*, 4: 331-341.

SHAFEE, M.S., 1982. Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le petoncel noir *Chlamys varia* L. de Lanvéoc (Rade de Brest). *Oceanol.Acta*, 5: 189-197.

SHAFEE, M.S. & A.LUCAS, 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lanvéoc Area (Bay of Brest). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 42: 171-186.

SHAFEE, M.S. & A.LUCAS, 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez des individus d'une population de *Chlamys varia* L. : Bivalvia, Pectinidae. *Oceanol.Acta*, 5: 331-338.

SHUMWAY, S.E., 1983. Factors affecting oxygen consumption in the coot clam *Mulinia lateralis* (Say). *Ophelia*, 22: 142-171.

SHUMWAY, S.E. & R.K.KOEHN, 1982. Oxygen consumption in the american oyster *Crassostrea virginica*. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*, 9: 59-68.

SHUMWAY, S.E., P.A.GABBOTT & A.YOUNGSON, 1977. The effect of fluctuating salinity on the concentration of free amino acids and ninhydrin-positive substances in the adductor muscles of eight species of bivalve molluscs. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 29: 131-150.

S.I.O., 1985. Estudio Oceanográfico de la Ría de Mundaka. Servicio

de Investigación Oceanográfica. Departamento de Agricultura y Pesca. Gobierno Vasco.

SNEDECOR, G.W. & W.G.COCHRAN, 1967. "Statistical Methods". The Iowa State University Press, Ames. C.E.C.S.A.-ren gaztelerazko argitarapena (1971).

SOKAL, R.F. & F.J.RHOLF, 1969. "Biometry". Freeman & Co., San Francisco. Blume-ren gaztelerazko argitarapena (1979).

SPENCER, B.E., D.KEY, P.MILLICAN & M.J.THOMAS, 1973. The effect of tidal exposure on the growth and survival of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thurnberg). Int.Counc.Explor.Sea/Shellfish & Benthos Comm./Ref.Fish.Improv.Comm.

STEARNS, S.C., 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos*, 35: 266-281.

SUNDET, J.H. & J.B.LEE, 1984. Seasonal variations in gamete development in the iceland scallop *Chlamys islandica*. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 64: 411-416.

SUNDET, J.H. & O.VAHL, 1981. Seasonal changes in dry weight and biochemical composition of the tissues of sexually mature and immature iceland scallops, *Chlamys islandica*. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 61: 1001-1006.

TAYLOR, A.C. & T.J.VENN, 1979. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of the queen scallop *Chlamys opercularis* from the Clyde Sea area. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 59: 605-621.

THOMPSON, R.J., 1979. Fecundity and reproductive effort in the blue mussel (*Mytilus edulis*), the sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and the snow crab (*Chionoectes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland. *J.Fish.Res.Bd.Can.*, 36: 955-964.

THOMPSON, R.J., 1983. The relationship between food ration and reproductive effort in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Oecologia (Berl.)*, 56: 50-57.

THOMPSON, R.J., 1984 a. The reproductive cycle and physiological

ecology of the mussel *Mytilus edulis* in a subarctic, non-estuarine environment. *Mar. Biol.*, 79: 277-288.

THOMPSON, R.J., 1984 b. Production, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 249-257.

THOMPSON, R.J. & B.L.BAYNE, 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8: 191-212.

THOMPSON, R.J. & R.I.E.NEWEILL, 1985. Physiological responses to temperature in two latitudinally separated populations of the mussel, *Mytilus edulis*. In "Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp." (P.E. Gibbs, Ed.) Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 481-497.

TREVALLION, A., 1971. Studies on *Tellina tenuis* da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 7: 95-122.

TUOMI, J., T.HAKALA & E.HAUKIOJA, 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *Amer. Zool.*, 23: 25-34.

VAHL, O., 1973. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L.) (Bivalvia). *Ophelia*, 10: 109-118.

VAHL, O., 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the iceland scallop *Chlamys islandica* (O.F.Muller) from 70°N. *Ophelia*, 17: 143-154.

VAHL, O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F.Muller) from Balsfjord, 70°N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48: 195-204.

VAHL, O., 1981 a. Energy transformations by the iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F.Muller) from 70°N. I. The age-specific energy budget and net growth efficiency. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 52: 281-296.

VAHL, O., 1981 b. Energy transformations by the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F.Muller) from 70°N. II. The population energy budget. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 53: 297-303.

VAHL, O., 1981 c. Age-specific residual reproductive value and reproductive effort in the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F.Muller). *Oecologia (Berl.)*, 51: 53-56.

VERWEY, J., 1952. On the ecology and distribution of the cockle and mussel in the Dutch Waddensea. Their role in sedimentation and the source of their food supply. *Arch.Neêrl.Zool.*, 10: 171-239.

VON BERTALANFFY, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquired on growth laws. II). *Human Biology*, 10: 181-213.

VON BERTALANFFY, L., 1951. Metabolic types and growth types. *Am.Nat.*, 85: 111-117.

VON BERTALANFFY, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart.Rev.Biol.*, 32: 217-231.

VON BERTALANFFY, L., 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism. *Helgolander wiss.Meeresunters.*, 9: 5-34.

WALFORD, L.A., 1946. A new graphic method for describing the growth of animals. *Biol.Bull.*, 90: 141-147.

WALLACE, J.C., 1980. Growth rates of different populations of the edible mussel, *Mytilus edulis* in North Norway. *Aquaculture*, 19: 303-311.

WALLACE, J.C. & T.G.REINSNESS, 1985. Growth variation with age and water depth in the Iceland scallop (*Chlamys islandica*, Pectinidae). *Aquaculture*, 41: 141-146.

WIDDOWS, J., 1973 a. The effect of temperature on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 20: 269-276.

WIDDOWS, J., 1973 b. The effect of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. *Neth.J.Sea Res.*, 7: 387-398.

WIDDOWS, J., 1978 a. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 58: 109-124.

WIDDOWS, J., 1978 b. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 58: 125-142.

WIDDOWS, J. & B.L.BAYNE, 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 51: 827-843.

WIDDOWS, J., B.L.BAYNE, D.R.LIVINGSTONE, R.I.E.NEWELL & P.DONKIN, 1979 a. Physiological and biochemical responses of bivalve molluscs to exposure to air. *Comp.Biochem.Physiol.*, 62 A: 301-308.

WIDDOWS, J., P.FIETH & C.M.WORRALL, 1979 b. Relationship between season, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar.Biol.*, 50: 195-207.

WIDDOWS, J. & J.M.SHICK, 1985. Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar.Biol.*, 85: 217-232.

WILLIAMS, G.C., 1966. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am.Nat.*, 100 : 687-690.

WINSOR, C.P., 1932. The Gompertz curve as a growth curve. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 18: 1-7.

WILSON, J.H. & J.SIMONS, 1985. Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland. *Aquaculture*, 46: 307-321.

YANKSON, K., 1986. Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere) and *C.edule* (L.) with special reference to the effects of 1981-82 severe winter. *J.Moll.Stud.*, 52: 6-14.

ZAIRA, U.E., 1970. Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie. *Cah.Biol.Mar.*, 11: 99-108.

ZANDER, D.L., J.H.KLUYTMANS & W.B.ZURBURG, 1980. Seasonal variation in biochemical composition of *Mytilus edulis* with

reference to energy metabolism and gametogenesis. *Neth. J. Sea Res.*, 14: 1-29.

ZAOUALI, J., 1980. Étude du cycle sexuel de *Cerastoderma glaucum* (Poirer, 1789) (Bivalvia, Eulamellibranchiata, Cardiidae) dans le Lac de Tunisie et de la mer de Bou Grara (Tunisie). *Arch. Inst. Pasteur, Tunis*, 57: 281-285.

ZEUTHEN, E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.*, 28: 1-21.

ZURBURG, W., J.H.KLUYTMANS, H.PIETERS & D.I.ZANDEE, 1979. The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* (L.). II. Organ specificity. In "Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals". (E.Naylor & R.G.Hartnoll, Eds.). Pergamon Press, Oxford. pp.: 293-300.

