

Fisiología energética de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) (Gastropoda: Muricidae) en la bahía de Yaldad, sur de Chile

Physiological energetics of *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) (Gastropoda
Muricidae) in Yaldad Bay, South of Chile

JORGE M. NAVARRO¹ y RICARDO A. TORRIJOS^{1,2}

¹Instituto de Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, CHILE.

²Dirección actual: Servicio Nacional de Pesca, Villarrica, CHILE.

RESUMEN

Se determinaron estacionalmente los principales procesos fisiológicos relacionados con la adquisición (ingestión y absorción) y utilización de la energía (respiración, excreción y producción de mucus) en cinco tamaños corporales del gastrópodo *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789), alimentados con una dieta "ad libitum" del bivalvo *Mytilus chilensis*. La tasa de ingestión fue altamente dependiente del tamaño corporal, los valores más altos ocurrieron durante primavera y verano, al parecer en relación con la condición reproductiva de *Concholepas concholepas* y la mayor temperatura ambiental. La eficiencia de absorción se presentó independiente del tamaño corporal, con valores más altos durante otoño e invierno, cuando *C. concholepas* presentó las menores tasas de ingestión. El proceso de excreción mostró una significativa correlación con el tamaño corporal y representó un bajo porcentaje del total de la energía absorbida (2-7 %). Los mayores valores ocurrieron durante primavera, indicando que este proceso fisiológico no depende sólo de la temperatura, sino que también de otros factores tales como el estado reproductivo y ciclos de reservas energéticas del animal. El consumo de oxígeno no mostró diferencias significativas entre el día y la noche, lo cual sería causa de la dieta "ad libitum" entregada a *C. concholepas* inmediatamente antes de la realización de las mediciones diurnas y nocturnas, provocando una disminución de la alta actividad de búsqueda de alimento descrita para esta especie en la oscuridad. Los valores de consumo de oxígeno más altos ocurrieron durante primavera en las tallas mayores, indicando que las fluctuaciones estacionales de este proceso fisiológico están más relacionadas con el estado reproductivo de *C. concholepas* que con la temperatura. La producción de mucus estuvo relacionada principalmente con la actividad de locomoción de *C. concholepas*. La energía gastada en mucus representó un porcentaje significativo del total de la energía absorbida, por lo que es conveniente incluir esta medición en los estudios ecofisiológicos de moluscos gastrópodos. El potencial de crecimiento y la eficiencia de crecimiento neto fueron mayores durante verano y primavera, disminuyendo en invierno para presentar valores negativos durante otoño. Este patrón de fluctuación estacional estuvo determinado principalmente por la cantidad de energía adquirida (ingestión y absorción) y secundariamente por el gasto de energía medido como consumo de oxígeno. Los resultados obtenidos indican que *C. concholepas* es capaz de presentar balances energéticos positivos durante gran parte del año cuando es alimentado con una dieta "ad libitum" del bivalvo *Mytilus chilensis*. El potencial de crecimiento calculado bajo condiciones de laboratorio (este estudio) concuerda con el patrón estacional de crecimiento observado en poblaciones naturales de *C. concholepas* en el sur de Chile.

Palabras clave: Gastrópodo, ecofisiología, alimentación, respiración, energética.

ABSTRACT

The main physiological processes representing the energy gain (ingestion and absorption) and the energy lost (oxygen uptake, excretion and mucus production) were quantified seasonally in five size classes of the gastropod *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) fed with an "ad libitum" diet of the mussel *Mytilus chilensis*. Ingestion rate was highly dependent of body size, with higher values during spring and summer, suggesting a relationship with the reproductive condition of *Concholepas concholepas* and also with the increasing temperature. Absorption efficiency was independent of body size, showing the higher values during autumn and winter, when *C. concholepas* showed the lower ingestion rates. Ammonia excretion showed a significant correlation with body size and accounted for a low percentage of the total absorbed energy (2-7 %). The higher values occurred during spring, showing that this physiological process is not only temperature depending, but other factors such as the reproductive state and the energy storage cycles can play an important role. Oxygen uptake did not show significant differences between day and night, probably due to the "ad libitum" diet supplied to *C. concholepas* immediately before the measurements, which could reduce the high foraging activity described for this species in the dark. Oxygen uptake was higher in spring in the larger individuals, suggesting that the seasonal fluctuations of this physiological process is more dependant on the reproductive condition of *C. concholepas* than on water temperature. Mucus production was mainly related with the activity of locomotion of *C. concholepas*. The energy lost in mucus represented a significant percentage of the total absorbed energy, being convenient to include this measurement in the physiological studies on gastropods. The scope for growth and net growth efficiency were higher during summer and spring, decreasing in winter to show negative values during autumn. This seasonal pattern was mainly caused by the amount of energy gained (ingestion, absorption) and secondly by energy expenditure in respiration. It is possible to conclude that *C. concholepas* is able to present positive energy balances during large part of the year when fed "ad libitum" on the bivalve *Mytilus chilensis*. The estimated scope for growth under laboratory conditions is in agreement with the seasonal growth pattern observed on natural populations of *C. concholepas* of south of Chile.

Keywords: Gastropod, Physiology, feeding, respiration, energetics.

INTRODUCCION

Los procesos fisiológicos que componen el balance energético de un organismo (ingestión, absorción, respiración, excreción, crecimiento y producción de gametos) se encuentran funcionalmente unidos, y cualquier cambio que experimente uno de ellos afectará a uno o a todos los demás (Bayne, 1985). Al convertir estas tasas fisiológicas a equivalentes energéticos ($J \cdot h^{-1}$), ellas pueden ser utilizadas en la ecuación de balance energético para calcular el potencial de crecimiento "scope for growth" y la eficiencia de crecimiento neto (K2). Sin embargo este tipo de conocimiento es prácticamente inexistente para las especies de moluscos gastrópodos en Chile. Sólo se puede hacer referencia al trabajo de González et al. (1990) y al de Mendez & Cancino (1992), donde se estudió algunos aspectos fisiológicos en ejemplares juveniles de *Concholepas concholepas*.

Aunque *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789), gastrópodo carnívoro conocido como "Loco", ha sido ampliamente estudiado bajo aspectos de su distribución (Stuardo, 1979), reproducción (Ramorino, 1979; Gallardo, 1979; Castilla, 1979), crecimiento (Acuña & Stuardo, 1979; Bustos et al., 1986) y asentamiento larval (Reyes, 1990), no existen estudios que relacionen las diferentes condiciones ambientales que ocurren a través del año con la respuesta fisiológica de este gastrópodo. Según Castilla et al. (1979), la dieta preferencial de individuos juveniles y adultos de *C. concholepas* está constituida por balánidos, ascidias y bivalvos. Estudios de laboratorio demuestran que las actividades de alimentación, copulación, desove y locomoción ocurren preferentemente en la oscuridad e independiente de la hora solar (Castilla & Guisado, 1979).

Concholepas concholepas es una especie de gastrópodo carnívoro endémica de Chile y Perú, representando un recurso de alto valor comercial y de gran potencialidad para la acuicultura. Así, desde esta perspectiva, es importante conocer la respuesta fisiológica de este gastrópodo a los cambios ambientales que ocurren en su hábitat (Sur de Chile). También parece

importante conocer cuáles son los requerimientos nutritivos y condiciones ambientales óptimas para el manejo y/o cultivo de esta especie. En resumen, el objetivo principal del presente estudio es conocer el efecto estacional de las condiciones ambientales sobre la respuesta fisiológica (adquisición y utilización de energía) del gastrópodo *Concholepas concholepas*, para determinar el potencial de crecimiento y la eficiencia de crecimiento neto.

MATERIALES Y METODOS

Animales experimentales

Los animales experimentales fueron agrupados en 5 tamaños corporales (tabla 1), alimentados "ad libitum" y mantenidos individualmente en bandejas plásticas perforadas de 45 x 45 x 10 cm, las cuales se suspendieron a 3 metros de profundidad desde una balsa experimental. El propósito de este diseño fue exponer a los animales a las condiciones naturales de temperatura, salinidad, oxígeno y luz de la Bahía de

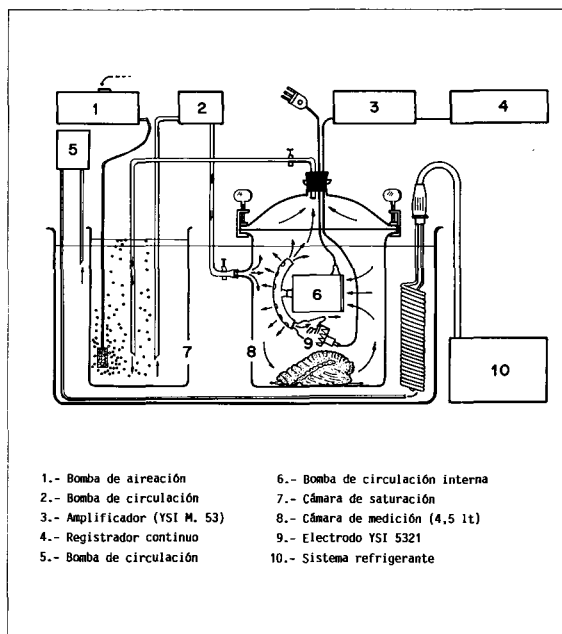


Fig. 1.- Representación esquemática del equipo utilizado para medir consumo de oxígeno.

(Schematic representation of the apparatus used to measure oxygen uptake).

Yaldad (43°08'S, 73°44'W). Previo a los experimentos los animales fueron limpiados de los epibiontes y alimentados con una dieta de choritos "ad libitum" (*Mytilus chilensis*) de 3 a 8 cm de longitud. Otra bandeja con las mismas características y sólo con choritos sirvió como control para evaluar la posible mortalidad de las presas durante el período experimental. Una vez que se comprobó mediante observaciones directas que *C. concholepas* había iniciado su actividad de alimentación, se procedió con la medición de las variables fisiológicas en forma estacional durante los meses de noviembre de 1989 (primavera), febrero (verano), mayo (otoño) y julio - agosto (invierno) de 1990. Para hacer comparaciones entre experimentos y para calcular el potencial de crecimiento en ejemplares de diferentes tamaños, las tasas fisiológicas fueron estandarizadas a 1, 15, 30 y 60 g de peso seco de tejido, utilizando la ecuación entregada por Bayne et al. (1987):

$$Y_s = (W_s / W_e)^b \times Y_e$$

donde: Y_s = tasa fisiológica para un animal de peso estándar; W_s = peso estandarizado del animal; W_e = Peso observado del animal; Y_e = tasa fisiológica observada y b = exponente de peso de la función de la tasa fisiológica observada.

Tasa de ingestión

Cada 5 días se cuantificó la cantidad de alimento ingerido por diferentes tamaños de *C. concholepas* que se mantenían aislados (1 por bandeja) hasta completar 4 o 5 experimentos por cada estación del año. Ellos consistieron en extraer las valvas vacías de choritos que fueron ingeridos. Se midió la longitud y se extrajeron los tejidos blandos sobrante de los bivalvos, la cual fue secada hasta peso constante para poder estimar el consumo por cada "loco". Para calcular la cantidad de chorito ingerida en cada estación del año, se realizaron regresiones de longitud (L = mm) versus peso seco de los tejidos blandos (P = g) de cien choritos, obteniéndose una relación longitud vs peso según la ecuación alométrica

$P = aL^b$. Para las transformaciones a unidades de energía de la tasa de ingestión se utilizó el factor de conversión 1 g peso seco de tejido blando de chorito = 21.200 Joules (Navarro & Winter, 1982).

Eficiencia de absorción

Para este propósito se utilizó el método de Conover (1966), el cual mide la eficiencia de absorción "aparente", debido a que no hace correcciones por pérdidas endógenas. Las fecas de *Concholepas concholepas* fueron colectadas desde los acuarios experimentales y retenidas en filtros de fibra de vidrio (0,45 μ m) previamente quemados (450°C) y pesados. Los filtros con fecas fueron lavados con formiato de amonio en solución isotónica con el agua de mar y secados a 90°C hasta peso constante. La fracción orgánica se cuantificó por la diferencia entre el peso seco y el peso después de la combustión a 450°C por tres horas. El mismo análisis se hizo sobre el alimento suministrado.

Tasa de excreción

La tasa de excreción se determinó por el método de Solorzano (1969), colocando los animales en forma individual en recipientes de vidrio con agua de mar filtrada durante tres horas a la temperatura ambiental de cada estación del año. Se mantuvo como control un recipiente con agua de mar filtrada y sin animales. Considerando que existen numerosos organismos incrustantes (e.g. poliquetos, forónidos) sobre la concha de *C. concholepas*, también se midió la excreción de estos con el fin de conocer la tasa de excreción real de *C. concholepas*. Al final de cada ciclo experimental se extrajeron los tejidos blandos del "loco" y las conchas con epibiontes fueron tratadas de la misma manera como los ejemplares completos. Los valores de excreción fueron expresados en μ g $\text{NH}_4\text{-N/h}$ y transformados a unidades de energía (Joules) utilizando el factor de conversión 1 μ g $\text{NH}_4\text{-N} = 0.025$ J (Elliot y Davinson, 1975).

Consumo de oxígeno

El consumo de oxígeno fue determinado mediante un analizador polarográfico (Yellow Spring International) que detecta las fluctuaciones de la tensión de oxígeno a través de un electrodo modelo YSI 5351 (Fig. 1). El volumen de la cámara de respiración varió entre 2 y 4,5 litros según el tamaño del animal experimental. Las mediciones de consumo de O₂ se realizaron en las cuatro estaciones del año inmediatamente después de los experimentos de alimentación, con el fin de obtener valores que representen el metabolismo rutinario. Se realizaron dos mediciones por individuo durante el día y una durante la noche con salinidades y temperaturas correspondientes a los valores de la Bahía de Yaldad (Tabla 1). El consumo de oxígeno se expresó en mlO₂/h y se hicieron las transformaciones a energía utilizando la equivalencia de 1 mlO₂ = 20,3 Joules (Widdows, 1985).

Producción de mucus

Para cuantificar la producción de mucus en *C. concholepas* se mantuvieron ejemplares de diferentes tallas (3 réplicas por cada talla) en recipientes de vidrio con agua de mar filtrada (por 15 horas). El mucus fue recolectado raspando las paredes de los recipientes, filtrado, lavado con formiato de amonio y secado a 90°C. La energía perdida en la producción de mucus fue calculada por la equivalencia de 1 g peso seco de mucus = 6.904 Joules (González et al., 1990). Esta variable fue medida solamente durante primavera. Sin embargo, estos valores fueron utilizados durante las otras estaciones del año, con el fin de evitar sobre estimaciones del potencial de crecimiento.

TABLA I

Concholepas concholepas. Longitud peristomal máxima (mm) de los animales experimentales durante las diferentes estaciones del año.

Concholepas concholepas. Maximal peristomal length (mm) of the experimental animals during the different seasons of the year.

Estación del año	Talla 1 (mm)	Talla 2 (mm)	Talla 3 (mm)	Talla 4 (mm)	Talla 5 (mm)
Primavera (12 ± 1°C)	45,1	65,9	80,0	109,6	136,0
	45,5	63,8	88,5	111,3	132,0
	44,8	65,5	83,0	112,2	129,0
	43,9	68,0	87,0	110,5	125,0
Verano (15,5±1°C)	41,5	62,0	82,0	109,3	129,0
	44,0	61,0	83,0	110,0	122,0
	48,5	66,0	86,0	110,3	125,0
	52,3	64,0	80,0	109,2	130,0
Otoño (10,5±1°C)	49,0	65,0	88,0	101,0	132,0
	49,0	65,0	90,0	104,0	126,0
	51,0	65,0	88,0	104,0	130,0
	48,0	64,0	87,0	106,0	131,0
Invierno (9 ± 1°C)	49,0	60,0	85,0	109,0	136,0
	48,0	61,0	82,0	108,0	137,0
	49,0	63,0	82,0	110,0	135,0
	47,0	61,0	82,0	105,0	128,0

Contenido energético de Concholepas concholepas

El valor energético de las partes blandas de las diferentes tallas de *C. concholepas* se determinó estacionalmente mediante una bomba calorimétrica Parr. El valor promedio anual de todas las tallas fue de 21.500 Joules/g de peso seco y 28.900 Joules/g peso seco libre de cenizas. Mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis se comparó las medias de los contenidos energéticos de las cinco tallas experimentales, no existiendo diferencias significativas entre ellas.

Potencial de crecimiento y eficiencia de crecimiento neto (K_2)

El potencial de crecimiento (PC) fue calculado mediante la ecuación de Widdows (1985), donde R=respiración, E=excreción y A=la energía absorbida:

$$PC = A - (R + E)$$

La eficiencia de crecimiento neto es un índice fisiológico que representa la eficiencia con que el alimento es convertido en tejido corporal (somático y gonadal) y fue calculado como sigue:

$$K_2 = PC/A$$

Análisis estadístico

Los procesos fisiológicos fueron relacionados con el tamaño corporal (peso seco de tejidos blandos) mediante análisis de regresión utilizando la ecuación alométrica $Y = aX^b$, donde Y representa la variable dependiente (tasa fisiológica), X es la variable independiente (tamaño corporal), a y b representan el punto de intercepción y la pendiente de la regresión del logaritmo de Y versus el logaritmo de X, respectivamente. Las ecuaciones de regresión obtenidas para las tasas fisiológicas durante las diferentes estaciones del año fueron comparadas por análisis de covarianza (ANCOVA). Las medias de eficiencia de absorción de las diferentes estaciones del año fueron comparadas mediante un test de Duncan.

El paquete estadístico SYSTAT versión 5.0 (SYSTAT INC. 1991) fue utilizado para estos análisis estadísticos.

RESULTADOS

Tasa de ingestión

Según observaciones directas *C. concholepas* mostró dos estrategias de alimentación. La primera consistió en ubicar la presa, proyectar parte de su probosis a través de la hendidura por donde el chorito saca el pie e introducir una sustancia mucosa, probablemente proveniente de las glándulas salivales. Esto hace que el chorito se debilita y se abra, dando oportunidad al "loco" para cubrir de mucus toda su presa e ingerirla mediante la acción radular. En la segunda estrategia de alimentación el

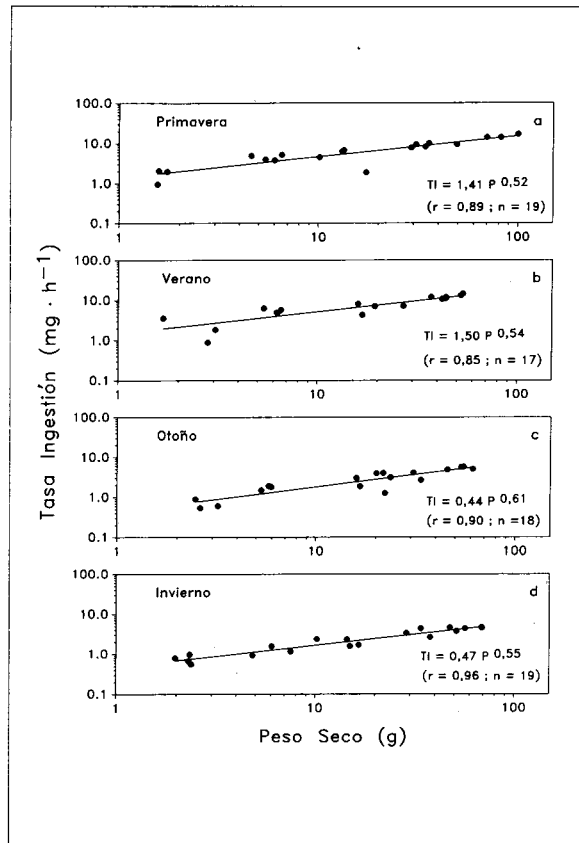


Fig. 2.- *Concholepas concholepas*. Tasa de ingestión en relación al tamaño corporal en diferentes estaciones del año.

(*Concholepas concholepas*. Ingestion rate in relation to body size at different seasons).

“loco” se posa sobre el chorito y con el pie presiona contra el substrato hasta quebrar las valvas, continuando con el proceso de ingestión descrito anteriormente.

Los animales de la talla 1 (4 - 5 cm de longitud peristomal)) necesitaron entre 7 y 10 días para consumir un chorito de 5 cm durante primavera y verano, en cambio en otoño e invierno ese tiempo alcanzó hasta 18 días. Las tallas mayores (≈ 12 cm de longitud peristomal) consumen un chorito de 5 cm en 2 a 5 días durante primavera y verano, pudiéndose prolongar este proceso a 6 y 8 días durante otoño e invierno, respectivamente.

Las ecuaciones de regresión entre la tasa de ingestión y el peso seco de los tejidos blandos de *C. concholepas* (Fig. 2) son altamente significativas ($P < 0,01$). El análisis de covarianza (ANCOVA) para las cuatro estaciones del año (Tabla 3) indica que no existen diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones de

ingestión versus peso seco, pero si entre las elevaciones de las regresiones primavera-otoño, primavera-invierno, verano-otoño y verano-invierno ($P < 0,01$). Esto tiene relación con la mayor tasa de ingestión observada durante primavera y verano. El ANCOVA para las combinaciones primavera-verano y otoño-invierno, no muestra pendientes ni elevaciones significativamente diferentes (Tabla 3).

Eficiencia de Absorción

La eficiencia de absorción es independiente del tamaño corporal en *C. concholepas* (Fig. 3). Los coeficientes de regresión no son significativamente diferentes de cero ($P > 0,05$) y los valores de r no son superiores a 0,4 para las diferentes estaciones del año. Al comparar las medias de la eficiencia de absorción entre las diferentes estaciones del año mediante el test de Duncan (Tabla

TABLA 2

Concholepas concholepas. Consumo de oxígeno durante el día y la noche para las cuatro estaciones del año. P corresponde a la significancia de la diferencia entre el exponente b y cero.

Concholepas concholepas. Oxygen uptake during the day and the night for the four seasons of the year. P correspond to the significance of the difference between b and zero

Estación	n	a	b	r	P
Primavera (12° C ± 1)					
día	31	0,54	0,62	0,96	<0,01
noche	17	0,51	0,64	0,94	<0,01
día+noche	48	0,53	0,63	0,95	<0,01
Verano (15,5° C ± 1)					
día	36	0,55	0,59	0,91	<0,01
noche	18	0,63	0,57	0,94	<0,01
día+noche	54	0,58	0,59	0,92	<0,01
Otoño (10,5° C ± 1)					
día	37	0,44	0,61	0,98	<0,01
noche	18	0,47	0,59	0,97	<0,01
día+noche	55	0,45	0,60	0,97	<0,01
Invierno (9,0° C ± 1)					
día	35	0,21	0,73	0,96	<0,01
noche	19	0,24	0,66	0,93	<0,01
día+noche	54	0,22	0,71	0,95	<0,01

4), se aprecian diferencias significativas entre algunas combinaciones, excepto entre primavera-verano y entre otoño-invierno, donde el valor $F = 5,64$ es muy cercano a indicar diferencias no significativas entre las dos estaciones más frías.

Tasa de excreción

Regresiones altamente significativas fueron observadas entre la tasa de excreción y el peso seco de los tejidos blandos de *C. concholepas* (Fig. 4). El mayor valor de la pendiente b obtenido durante el verano tiene relación con la menor tasa de excreción presentada por los animales más pequeños. Los valores del intercepto a fueron altamente variables, con mayores valores en primavera (70,9), para disminuir en invierno (25,3), verano (16,1) y otoño (13,2).

El ANCOVA para las regresiones de la tasa de excreción de las cuatro estaciones del año indica que existen diferencias sig-

nificativas entre pendientes ($P < 0,05$), lo cual está dado por las diferencias entre las regresiones de verano y otoño y de verano e invierno (Tabla 3). Para el resto de las combinaciones no existen diferencias significativas entre sus pendientes, pero sí entre sus elevaciones.

La tasa de excreción estandarizada (1, 15, 30 y 60 g) para las cuatro estaciones del año presentó los valores mayores durante primavera y los menores en otoño (Tabla 5). Estas diferencias son más pronunciadas en los ejemplares de mayor tamaño, especialmente entre el verano y otoño, cuando la diferencia de temperatura del agua alcanza a 5°C aproximadamente.

La tasa de excreción en *C. concholepas* representa una pérdida de energía porcentualmente muy baja, ya que en relación a la energía absorbida, la excreción representa sólo alrededor del 7% en primavera, entre 2 y 4% en verano y otoño y 5 a 7% en invierno (Tabla 7).

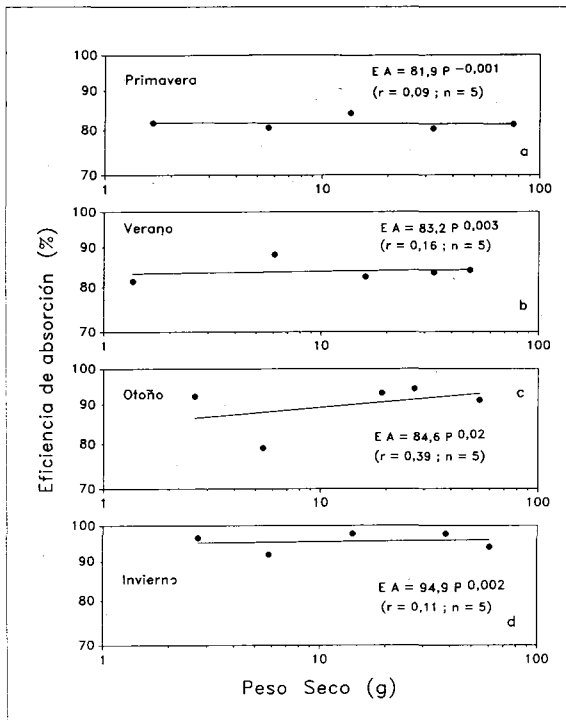


Fig. 3.- *Concholepas concholepas*. Eficiencia de absorción en relación al tamaño corporal en diferentes estaciones del año.

(*Concholepas concholepas*. Absorption efficiency in relation to body size at different seasons).

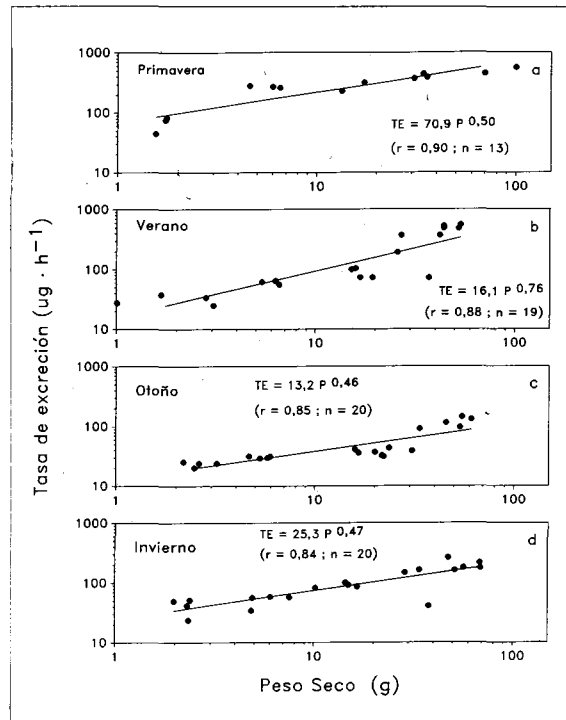


Fig. 4.- *Concholepas concholepas*. Tasa de excreción en relación al tamaño corporal en diferentes estaciones del año.

(*Concholepas concholepas*. Excretion rate in relation to body size at different seasons).

Tasa de consumo de oxígeno

Concholepas concholepas presentó regresiones altamente significativas entre consumo de oxígeno y peso seco de los tejidos blandos, tanto para los experimentos diurnos como nocturnos durante todas las estaciones del año (Tabla 2). Al comparar las pendientes y elevaciones de las regresiones diurnas y nocturnas mediante ANCOVA, se encontró que no existen diferencias significativas durante ninguna de las cuatro estaciones del año, en base a lo cual los valores fueron agrupados en ecuaciones de regresión individuales para cada estación (Fig. 5). El ANCOVA indica diferencias significativas entre las pen-

dientes de las regresiones agrupadas (Tabla 3), lo que se debe a las diferencias entre verano e invierno y entre otoño e invierno ($P < 0,05$ y $P < 0,01$, respectivamente). Para el resto de las combinaciones no se encuentran diferencias significativas. Por su parte, al comparar las elevaciones de las ecuaciones de regresión no se observan diferencias significativas entre primavera y verano, en cambio si son significativamente diferentes ($P < 0,01$) entre primavera - otoño, primavera - invierno y verano - otoño.

El consumo de oxígeno para pesos estandarizados de *C. concholepas* (1, 15, 30 y 60 g) fluctuó estacionalmente, siendo más alto durante primavera y verano y disminuyendo en otoño e invierno (Tabla 6). Sin embargo, el consumo de oxígeno del verano representó sólo un $\approx 50\%$ de la energía absorbida, lo que aumentó en primavera e invierno, para alcanzar valores de hasta 100% de la energía absorbida en otoño.

TABLA 3

Concholepas concholepas. Comparación entre las regresiones de las diferentes estaciones del año para la tasa de ingestión, excreción y consumo de oxígeno. (NS, no significativo a $P > 0,05$).

Concholepas concholepas. Comparison between the regressions of the different seasons of the year for ingestion, excretion and oxygen uptake (NS, not significant at $P > 0,05$).

Proceso fisiológico	Combinación estaciones	P (pendiente)	P (elevación)
Tasa de ingestión	Todas	NS	<0,01
	Prim./Ver.	NS	NS
	Prim./Oto.	NS	<0,01
	Prim./Inv.	NS	<0,01
	Ver./Oto.	NS	<0,01
	Ver./Inv.	NS	<0,01
	Oto./Inv.	NS	NS
Tasa de excreción	Todas	<0,05	—
	Prim./Ver.	NS	<0,01
	Prim./Oto.	NS	<0,01
	Prim./Inv.	NS	<0,01
	Ver./Oto.	<0,05	—
	Ver./Inv.	<0,05	—
	Oto./Inv.	NS	<0,01
oxígeno	Prim./Ver.	NS	NS
	Prim./Oto.	NS	<0,01
	Prim./Inv.	NS	<0,01
	Ver./Oto.	NS	<0,01
	Ver./Inv.	<0,05	—
	Oto./Inv.	<0,01	—

Tasa de producción de mucus

La producción de mucus en *C. concholepas* se relacionó principalmente con el proceso de movilización, observándose además una estela de mucus en suspensión, al parecer proveniente de la cavidad del manto. La

TABLA 4

Concholepas concholepas. Test de Duncan, comparación de las medias de la eficiencia de absorción medida en las cuatro estaciones del año. (NS, no significativo a $P > 0,05$).

Concholepas concholepas. Duncan Test, comparison of the means of absorption efficiency measured during the four seasons of the year. (NS, not significant at $P > 0,05$)

Combinación	F	P
Todas	14,39	<0,01
Prim./Ver.	0,99	NS
Prim./Oto.	12,85	<0,05
Prim./Inv.	35,50	<0,01
Ver./Oto.	6,72	<0,05
Ver./Inv.	24,65	<0,01
Oto./Inv.	5,64	<0,05

figura 6 muestra regresiones significativas ($P < 0.01$) y una alta correlación entre la producción de mucus y el peso seco de los animales. La tasa de producción de mucus se determinó sólo en primavera. Sin embargo para calcular el potencial de crecimiento y la eficiencia de crecimiento neto para las restantes estaciones del año se asumieron los valores de producción de mucus de primavera (Tabla 7), esto con el fin de evitar sobre estimaciones de estos índices fisiológicos.

Potencial de crecimiento y eficiencia de crecimiento neto (K_2)

La energía disponible para crecimiento y reproducción, medida como potencial de crecimiento y eficiencia de crecimiento neto, es mayor durante verano y primavera, disminuye en invierno con valores negativos en los ejemplares mas grandes de (Fig.

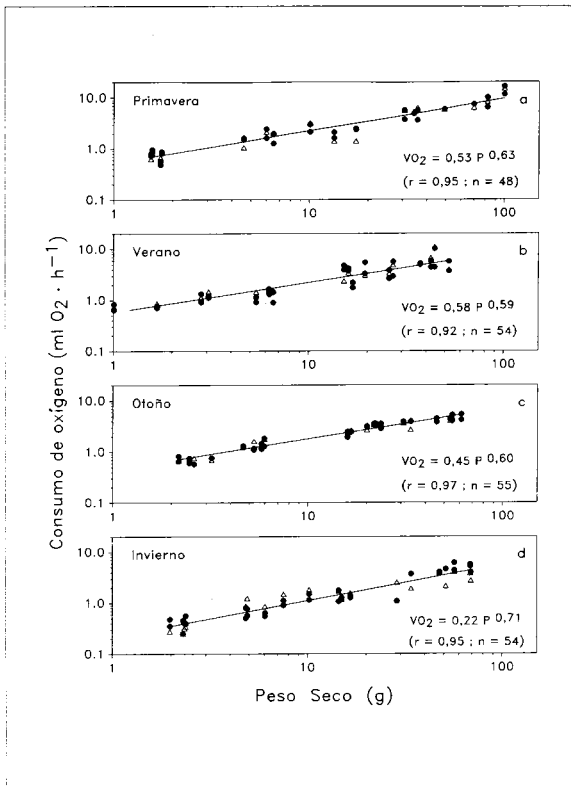


Fig. 5.- *Concholepas concholepas*. Consumo de oxígeno en relación al tamaño corporal en diferentes estaciones del año.

(*Concholepas concholepas*. Oxygen uptake in relation to body size at different seasons).

7). Durante otoño estos índices se presentan negativos en todos los tamaños corporales (Tabla 7, Fig. 7). Estas diferencias se deben principalmente a que durante el otoño la energía ingerida llega a ser 4 veces menor que durante primavera o verano, lo cual no alcanza a ser compensado con el aumento de la eficiencia de absorción, ni con la escasa reducción que experimentan los gastos metabólicos, dando como resultado un balance energético negativo en todos los tamaños corporales. En invierno disminuyen considerablemente los gastos metabólicos, lo cual produce potenciales de crecimiento positivos en los ejemplares de menor tamaño (1 y 5 g). La eficiencia de crecimiento neto presentó un patrón similar, con la mejor eficiencia durante el verano ($K_2=0,40-0,50$), disminuyendo levemente en primavera ($K_2=0,19-0,43$) y en forma más pronunciada durante invierno cuando mostró valores negativos en los ejemplares de mayor tamaño (Tabla 7). Otoño se caracterizó por presentar un K_2 negativo en todos los tamaños corporales de *C. concholepas*.

La figura 8 representa un diagrama de flujo de la energía ingerida en diferentes tamaños de *C. concholepas* a través del año. En ella se incluye la eficiencia de absorción y como esta energía absorbida es utilizada en respiración, excreción y producción de mucus, además del porcentaje que es asignado a potencial de crecimiento. Los mayores porcentajes de gasto de la energía absorbida estuvieron relacionados con los procesos de respiración, fluctuando de $\pm 42\%$ durante verano y primavera a valores levemente superiores al total de la energía absorbida durante otoño. El potencial de crecimiento representó un porcentaje significativo (20-50%) de la energía absorbida por *C. concholepas* durante verano y primavera (Fig. 8), sin embargo, este índice fue reducido en invierno a valores de 6,3-25,6% en ejemplares pequeños y a valores negativos en los de mayor tamaño. La energía absorbida durante otoño fue utilizada principalmente en respiración y secundariamente en excreción y producción de mucus, no existiendo energía para crecimiento y/o reproducción y dando un potencial de crecimiento negativo en todas las tallas experimentales.

DISCUSION

El proceso de ingestión en moluscos carnívoros incluye un período de búsqueda de la presa y otro de persecución, donde ésta es atacada, capturada e ingerida (MacArthur, 1972). De esta manera, la abundancia de la presa estaría determinando el tiempo de búsqueda y con ello el gasto energético durante este proceso. Menge (1974) encontró que bajo condiciones de laboratorio y con una dieta "ad libitum", el proceso de búsqueda en ejemplares del género *Acanthina* representó 1-2% del tiempo total utilizado en alimentación, mientras que el proceso de perforación y consumo representó un 98%. Diferente es lo que ocurrió en el ambiente natural, donde se utilizó mayor tiempo en el proceso de búsqueda (9-16 %). El tiempo destinado por *C. concholepas* a la búsqueda de la presa debería ser muy corto bajo las condiciones del presente estudio, ya que se entrega una alimentación "ad libitum" y el tiempo mayor debería ser gastado en la etapa de abrir e ingerir los choritos utilizados como dieta.

Según Bayne y Newell (1983) la tasa de ingestión en diferentes grupos de moluscos carnívoros es afectada por factores exógenos (i.e. temperatura, salinidad, tamaño y abundancia de la presa) y endógenos (i.e. tamaño corporal, condición reproductiva, ritmo de alimentación). López y Varela (1988) encuentran que la tasa de ingestión en ejemplares juveniles y adultos de *C. concholepas* mantenidos en cautiverio, varió entre 0,18 y 0,69 choritos consumidos por día, que son valores mas altos que los obtenidos en el presente estudio. Estas diferencias podrían tener relación con las mayores temperaturas experimentadas en el estudio de López y Varela (10,2-17,4 °C), lo que podría estar estimulando la tasa de ingestión en este gastrópodo. El efecto de la temperatura también se observa en el presente estudio, donde la mayor tasa de ingestión ocurre en las estaciones más cálidas, lo que concuerda con Edwards & Huebner (1977), que describieron una estrecha relación entre la tasa de ingestión y la temperatura en el gastrópodo carnívoro *Polinices duplicatus*. Resultados similares fueron encontrados por Mendez & Cancino (1992) para juveniles de *C. concholepas*. Ansell (1981) estudió el

TABLA 5

Concholepas concholepas. Tasa de excreción estandar ($\mu\text{gNH}_4\text{-N}\cdot\text{h}^{-1}$) para 1, 15, 30 y 60 g, durante las cuatro estaciones del año. E.E., error estandar.
Concholepas concholepas. Standard excretion rate ($\mu\text{gNH}_4\text{-N}\cdot\text{h}^{-1}$) for 1, 15, 30 and 60 g, during the four seasons of the year. S.E., standard error.

Tasa de excreción (g)	1 (g)	15 (g)	30 (g)	60
Primavera				
$\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$	74,04	286,76	405,50	573,52
\pm E.E.	7,40	28,66	40,53	57,31
Verano				
$\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$	16,09	143,85	252,02	441,55
\pm E.E.	1,62	14,47	25,35	44,41
Otoño				
$\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$	13,78	47,89	65,88	90,62
\pm E.E.	0,97	3,39	4,66	6,41
Invierno				
$\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$	26,30	93,91	130,06	180,10
\pm E.E.	1,78	6,35	8,80	12,17

efecto combinado de la temperatura y la actividad reproductiva sobre la tasa de ingestión de *Polinices alderi* y encontró que el consumo de presas depende del aumento de la temperatura y de la producción de huevos. Según observaciones personales y lo descrito por Burgos (1991), *C. concholepas* presentó gónadas maduras desde fines de invierno y durante primavera en condiciones de cautiverio. Esto sugiere que la alta tasa de ingestión de *C. concholepas* durante primavera está en relación con una necesidad energética producto de un aumento de la temperatura (de 9°C en invierno a 12°C en primavera) y del esfuerzo reproductivo. En cambio, la alta tasa de ingestión de verano estaría asociada con la recuperación gonadal y con una elevada temperatura (15,5°C), lo que aumenta el metabolismo y estimula el consumo de una mayor cantidad de alimento.

La eficiencia de absorción en *C. concholepas* es independiente del tamaño corporal, lo que coincide con lo encontrado por Huebner y Edwards (1981) para *Polinices duplicatus*. La independencia de la eficiencia de absorción en relación al tamaño corporal también ha sido descrita para moluscos filtradores, tales como *Mytilus edulis* (Vahl, 1973), *Aulacomya ater* (Griffiths & King, 1979), *Mytilus chilensis* (Navarro & Winter, 1982) y *Choromytilus chorus* (Navarro, 1988). Los

altos valores de eficiencia de absorción obtenidos para *Concholepas concholepas* (81,6 - 95,4 %) coinciden con los descritos en la revisión de Bayne & Newell (1983) para los carnívoros *Dendronotus frondosus* (86%), *Clione limacina* (82 - 98%) y *Thais haemastoma* (81 - 97%). Huebner & Edwards (1981) encuentran que el carnívoro *Polinices duplicatus* tiene mayor eficiencia de absorción a temperaturas menores, similar al presente estudio, donde las mayores eficiencias de absorción ocurren en otoño e invierno. Sin embargo, estos resultados pueden tener varias explicaciones, ya que además de la temperatura, los tiempos de residencia gástrica y tasas de ingestión también pueden tener un efecto sobre la eficiencia de absorción.

La tasa de excreción de *C. concholepas* presenta una relación alométrica con el tamaño corporal, al igual que lo encontrado para *Thais lapillus* por Stickle y Bayne (1982). Bayne y Widdows (1978) describen una reducida tasa de excreción para *M. edulis* durante otoño, un aumento durante invierno y primavera para disminuir nuevamente en verano. Estos autores relacionan estas fluctuaciones con el ciclo reproductivo, de tal manera que cuando *Mytilus edulis* posee gónadas maduras y escasas reservas de glicógeno, se produce un mayor catabolismo de las proteínas para la obtención de la energía, hecho que podría ser similar a la condición de escasez de alimento. Lo anterior explicaría en parte la mayor tasa de excreción de *C. concholepas* durante primavera en comparación con el verano. Una situación similar ocurre al comparar los bajos valores de excreción de otoño con los mayores valores de invierno, cuando la temperatura es más baja. La tasa de excreción de amonio-nitrógeno para *Nucella lapillus* representa entre el 9 y 16 % de su presupuesto energético (Hughes, 1986), a diferencia de los valores registrados en *C. concholepas*, que varían entre 7,2 % durante primavera y 4,9 % durante invierno (Tabla 7). Los bajos valores de excreción de verano se deberían a que las mediciones se hicieron en febrero y parte de marzo, que es cuando los animales ya tienen considerables reservas energéticas. En este caso *C. concholepas* podría recu-

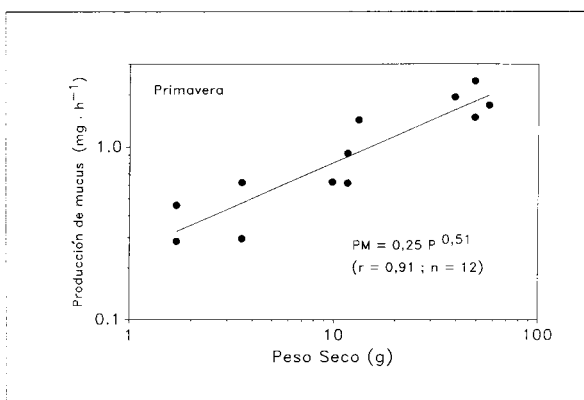


Fig. 6.- *Concholepas concholepas*. Producción de mucus en relación al tamaño corporal durante primavera.

(*Concholepas concholepas*. Mucus production in relation to body size during spring).

rir a las reservas de hidratos de carbono. En cambio, durante primavera e invierno, los animales tendrían escasas reservas debido a su estado reproductivo y el organismo utilizaría las proteínas. Estos resultados sugieren que el ciclo estacional de la tasa de excreción en *C. concholepas* no depende sólo de la temperatura, sino que también de factores tales como el estado reproductivo y ciclos de reservas energéticas, lo cual ha sido descrito para especies de bivalvos (Bayne y Newell, 1983).

Se han descrito grandes diferencias en el consumo de oxígeno dependiendo de la especie y las condiciones experimentales. Crisp (1979) encuentra que *Nassarius reticulatus* de 1 g de peso seco consume sólo 0,2 mlO₂/h durante el reposo e inanición, mientras Bayne y Scullard (1978) encuentran que un ejemplar de igual peso del gastrópodo carnívoro *Thais lapillus* puede consumir hasta 4,89 mlO₂/h durante el verano y en plena actividad. *Concholepas*

concholepas presenta valores que fluctúan entre 0,24 y 0,53 mlO₂/h/g de peso seco, los que son bajos comparados con los descritos para otros gastrópodos depredadores (Bayne y Newell, 1983). Sin embargo, se debe considerar que en el presente estudio los "locos" se encuentran en cámaras con reducido espacio para movilizarse y sin alimentación durante la medición. Según Newell & Pye (1971), una de las formas para conservar energía es mediante la reducción de la actividad. De esa manera, cuando el animal está en reposo consume 300 % menos energía que cuando rept. Estos antecedentes explican la falta de diferencias significativas entre el consumo de oxígeno diurno y nocturno en los "locos" del presente estudio, ya que la alimentación "ad libitum" redujo la actividad de búsqueda de alimento, la que comúnmente es mayor en condiciones de oscuridad (Castilla & Guisado, 1979). En un trabajo reciente, González et al. (1990) encontra-

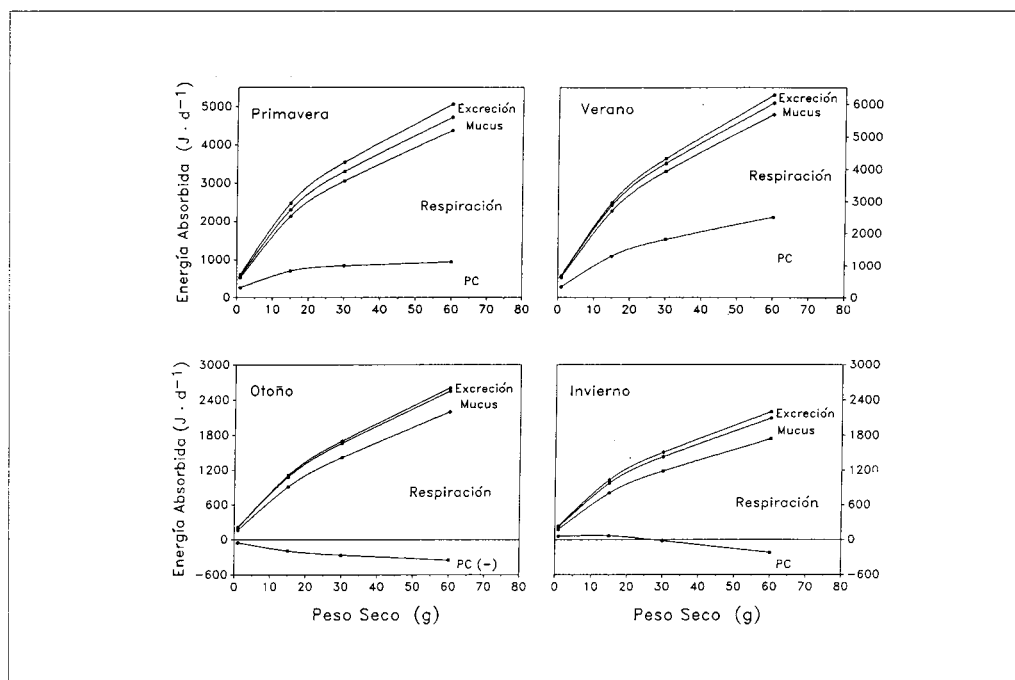


Fig. 7.- *Concholepas concholepas*. Potencial de crecimiento en tamaños corporales estandarizados (1g, 15g, 30g y 60g de peso seco de los tejidos blandos) en diferentes estaciones del año. El área entre las curvas representa la fracción de la energía absorbida que es destinada a cada proceso fisiológico. PC=Potencial de Crecimiento.

(*Concholepas concholepas*. Scope for growth for standardized body sizes (1g, 15g, 30g and 60g dry tissue weight) at different seasons. The area between curves represents the part of the absorbed energy which is allocated to each physiological process. PC=Scope for Growth.

ron que la temperatura tenía una influencia significativa sobre el consumo de oxígeno en juveniles de *C. concholepas* mantenidos en condiciones de laboratorio. Las diferencias significativas de consumo de oxígeno observadas en *C. concholepas* a través del año en el presente estudio parecen estar más relacionadas con el estado reproductivo de los animales que con la temperatura ambiental, ya que a pesar de que las temperaturas de primavera son menores que en verano (Tabla 2), el consumo de oxígeno es mayor. La explicación

de esto último residiría en que las tallas mayores poseen madurez gonadal durante fines de invierno y primavera. Sin embargo las tallas menores no se encuentran aún en condiciones de madurez sexual, viéndose afectadas principalmente por la temperatura, lo que coincide con los resultados de González et al. (1990), pero no con lo descrito por Mendez & Cancino (1992), autores que trabajando con ejemplares de *Concholepas concholepas* recién metamorfoseados no encontraron diferencias significativas entre el consumo de oxígeno

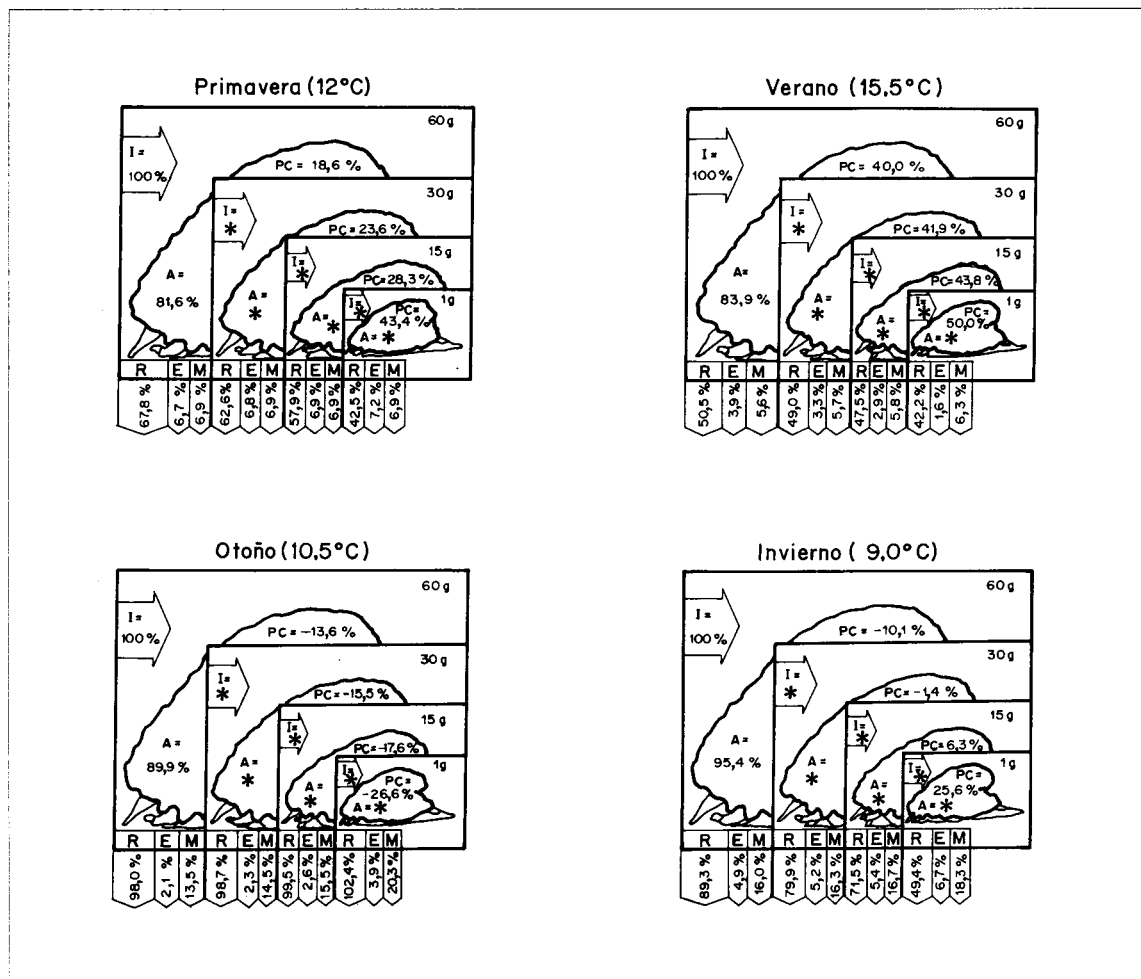


Fig. 8.- *Concholepas concholepas*. Diagrama de flujo de energía mostrando el balance energético en diferentes estaciones del año para cuatro tamaños corporales (1g, 15g, 30g y 60g de peso seco de los tejidos blandos). I=Ingestión; A=Eficiencia de Absorción; R=Consumo de oxígeno; E=Excreción; M=Producción de Mucus; PC=Potencial de Crecimiento; *=Valores idénticos.

Concholepas concholepas. Energy-flow diagram showing the energy balance at different seasons for four body size classes (1g, 15g, 30g and 60g dry tissue weight). I=Ingestion; A=Absorption efficiency; R=Oxygen uptake; E=Excretion; M=Mucus Production; PC=Scope for Growth; *=equal values

medido a 10° y 20° C. El efecto del estado reproductivo sobre el consumo de oxígeno también ha sido descrito por Bayne & Widdows (1978), los que encontraron altos valores de respiración en *Mytilus edulis* a bajas temperaturas, debido a las demandas metabólicas de la gametogénesis. Así la temperatura por si sola no puede ser considerada como un factor universal en el efecto sobre las tasas metabólicas.

En el proceso de secreción de mucus en gastrópodos, la locomoción es la actividad que representa el mayor gasto de energía (Hughes, 1986). Branch (1981) midió la secreción de mucus de varios gastrópodos, la que varió entre 0,5 y 11,5 mg peso húmedo/cm². Este autor encuentra que para *Patella longicosta* la producción de mucus representa el 8 - 9% del presupuesto energético, lo que coincide con nuestro estudio. Según lo anterior se esperaría encontrar una mayor secreción de mucus en *C. concholepas* durante primavera y verano, debido a su mayor actividad locomotriz y de alimentación. Como en el presente estudio se utilizaron los valores de producción de mucus de primavera para calcular el presupuesto energético en las demás estaciones del año, se podría estar sobresti-

mando el gasto energético debido a este proceso.

El potencial de crecimiento y la eficiencia de crecimiento neto representan la integración de las respuestas del organismo a los estímulos ambientales, incluyendo factores naturales y antropogénicos de estrés. Estos índices fisiológicos son indicadores del estado de condición del animal y sus valores pueden variar de positivos a negativos dependiendo de si dispone o no de energía para crecimiento y/o producción de gametos. Una disminución en la tasa de crecimiento puede ser considerada como una consecuencia de reducción en la energía incorporada y/o un incremento de la energía gastada (Widdows, 1985). El potencial de crecimiento se ve afectado por múltiples factores que se relacionan con la estacionalidad, entre ellos la temperatura, alimentación y actividad reproductiva. En el ambiente natural, el potencial de crecimiento y la eficiencia de crecimiento neto parecen depender en forma más directa de la tasa de absorción, lo que explica mejor lo encontrado en *C. concholepas* durante las diferentes estaciones del año. Estos dos índices fisiológicos fueron mayores durante primavera y verano, coincidiendo con

TABLA 6

Concholepas concholepas. Tasa de consumo de oxígeno (mlO₂·h⁻¹) para pesos estandarizados de 1, 15, 30 y 60 g, durante las cuatro estaciones del año. E.E., error estándar.

Concholepas concholepas. Oxygen uptake (mlO₂·h⁻¹) for standard weights of 1, 15, 30 and 60 g, during the four seasons of the year. S.E., Standard error.

Tasa de consumo de oxígeno	1 (g)	15 (g)	30 (g)	60 (g)
Primavera mlO ₂ ·h ⁻¹	0,55	3,01	4,65	7,19
± E.E.	0,02	0,11	0,18	0,27
Verano mlO ₂ ·h ⁻¹	0,60	2,95	4,42	6,64
± E.E.	0,03	0,12	0,19	0,28
Otoño mlO ₂ ·h ⁻¹	0,45	2,31	3,51	5,33
± E.E.	0,01	0,05	0,07	0,11
Invierno mlO ₂ ·h ⁻¹	0,24	1,54	2,51	4,10
± E.E.	0,02	0,06	0,10	0,16

TABLA 7

Concholepas concholepas. Potencial de crecimiento y eficacia de crecimiento neto calculado para tamaños corporales estándares de 1, 15, 30 y 60 g de peso seco de la carne.

Concholepas concholepas. Scope for growth and net growth efficiency calculated for standardized body sizes of 1, 15, 30 and 60 g dry tissue weight.

Estación	Tamaño corporal			Energía ingerida		Efcia. Absor.	Energía Absorida	Energía perdida en fecas	Energía Utilizada						Potencial de crecimiento	K ₂
	Peso Seco (g)	Long. Maxima Perist. (mm)	Energía (K Joules)	Libre de cenizas					Respiración		Excreción		Mucus			
				(mg.d ⁻¹)	(J.d ⁻¹)	(%)	(J.d ⁻¹)	(J.d ⁻¹)	(%)	(J.d ⁻¹)	(%)	(J.d ⁻¹)	(%)	(J.d ⁻¹)		
Primavera	1	57,1	21,5	32,3	753,5	81,6	615,2	138,3	261,2	42,5	44,1	7,2	42,7	6,9	267,2	0,43
	15	74,2	323,0	130,4	3.039,1	81,6	2.481,1	557,9	1.436,1	57,9	170,7	6,9	171,8	6,9	702,5	0,28
	30	92,5	645,9	186,4	4.342,6	81,6	3.545,3	797,3	2.220,8	62,6	241,4	6,8	245,4	6,9	837,7	0,24
	50	129,1	1.291,9	266,3	6.205,3	81,6	5.066,1	1.139,2	3.434,4	67,8	341,4	6,7	350,4	6,9	939,9	0,19
Verano	1	50,5	21,5	34,8	812,0	83,9	681,6	130,5	287,5	42,2	10,9	1,6	42,7	6,3	340,5	0,50
	15	74,7	323,0	151,2	3.524,5	83,9	2.958,2	566,3	1.406,5	47,2	85,1	2,9	171,8	5,8	1.294,8	0,44
	30	100,7	645,9	220,3	5.132,3	83,9	4.307,7	824,6	2.111,5	49,0	144,0	3,3	245,4	5,7	1.806,8	0,42
	60	152,6	1.291,9	320,7	7.471,7	83,9	6.271,2	1.200,5	3.169,4	50,5	243,9	3,9	350,4	5,6	2.507,5	0,40
Otoño	1	54,7	21,5	10,0	234,0	89,9	210,4	23,6	215,4	102,4	8,2	3,9	42,7	20,3	-55,9	-0,27
	15	76,7	323,0	52,9	1.233,3	89,9	1.108,9	124,4	1.103,3	99,5	28,5	2,6	171,8	15,5	-194,7	-0,18
	30	100,3	645,9	81,0	1.887,6	89,9	1.697,4	190,5	1.675,4	98,7	39,3	2,3	245,4	14,5	-262,9	-0,15
	60	147,4	1.291,9	124,0	2.889,5	89,9	2.597,5	291,5	2.544,7	98,0	53,9	2,1	350,4	13,5	-351,5	-0,14
Invierno	1	53,9	21,5	10,5	245,2	95,4	233,9	11,3	115,6	49,4	15,7	6,7	42,7	18,3	59,9	0,26
	15	73,9	323,0	46,2	1.078,1	95,4	1.028,4	49,8	735,5	71,5	55,9	5,4	171,8	16,7	65,2	0,06
	30	95,3	645,9	67,6	1.575,2	95,4	1.502,5	72,7	1.200,7	79,9	77,4	5,2	245,4	16,3	-21,0	-0,01
	60	138,1	1.291,9	98,7	2.301	95,4	2.195,1	106,2	1.959,6	89,3	107,2	4,9	350,4	16,0	-222,1	-0,10

FISIOLOGIA ENERGETICA DE CONCHOLEPAS CONCHOLEPAS

los mayores valores de energía absorbida por día. Las diferencias observadas entre estas dos estaciones están relacionadas con la adquisición de energía, ya que no se observan diferencias significativas en los procesos relacionados con pérdidas de energía. En otoño, a pesar de que la tasa de absorción es más alta, se obtiene un potencial de crecimiento negativo, lo cual se debe a una tasa de ingestión 2-3 veces menor y a un alto consumo de oxígeno.

En base al potencial de crecimiento medido en los ejemplares de menor tamaño, *C. concholepas* llegaría a pesar 30 g de peso seco a los 5-6 años sin considerar la estación de otoño. Considerando esta estación, alcanzaría este peso a los 8-9 años. Estos resultados coinciden con lo descrito por Bustos *et al.* (1986) para una población natural de Chiloé, considerando que 30 g de peso seco corresponde a una longitud peristomal de 10 cm aproximadamente. Los valores de potencial de crecimiento para las tallas más grandes se pueden considerar como aceptables, ya que a esos tamaños el crecimiento se detiene casi totalmente. Tanto para las tallas pequeñas como para las más grandes se puede decir que la dieta basada en *M. chilensis* (chorito) permite balances energéticos positivos en el "loco", como para lograr crecimientos similares a los encontrados en la naturaleza.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal de la Estación Experimental de Yaldad por el valioso apoyo prestado durante los experimentos de terreno. En forma especial se agradecen las sugerencias realizadas por el Dr. Carlos Gallardo durante la elaboración del presente manuscrito. El Proyecto PNUD CHI/88/024 de las Naciones Unidas ayudó a financiar la presente investigación.

LITERATURA CITADA

- ACUÑA E & J STUARDO (1979) Una estimación de clases anuales y crecimiento relativo en muestras de dos poblaciones de *Concholepas concholepas* (Brugière, 1789). *Biología Pesquera* 12: 131-142.
- ANSELL AD (1981) Experimental studies of a benthic predator-prey relationship. Feeding, growth and egg-collar production in long-term cultures of the gastropod drill *Polinices alderi* (Forbes) feeding on the bivalve *Tellina tenuis* (da Costa). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 56: 1-21.
- BAYNE BL (1985) Responses to environmental stress: tolerance, resistance, and adaptation. En: Gray JS y ME Christiansen (eds). *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*: 331-349. John Wiley and Sons, Chichester.
- BAYNE BL & C SCULLARD (1978) Rates of feeding by *Thais (Nucella) lapillus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 32: 113-129.
- BAYNE BL & J WIDDOWS (1978) The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia* 37: 137-162.
- BAYNE BL & C NEWELL (1983) The Mollusca. Physiological Energetics of Marine Molluscs. En: Wilbur KM (ed) *The Mollusca*, Vol. 4 Physiology Part 1: 407-499. Academic Press, New York.
- BAYNE BL, AJS HAWKINS & E NAVARRO (1987) Feeding and digestion by mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia:Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 111: 1-22.
- BRANCH GM (1981) The biology of limpets: Physical factors, energy flow, and ecological interactions. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 19: 235-380.
- BURGOS C (1991) Ciclo gonadal de *Concholepas concholepas* en cautiverio. Estudio de la población artificial de Bahía Yaldad. Tesis de grado, Lic. Biología Marina, Universidad Austral de Chile: 1-39.
- BUSTOS E, RE ROBOTHAN, E LARA & E PACHECO (1986) Edad y crecimiento de *Concholepas concholepas* y consideraciones a la aplicación de la ecuación de von Bertalanffy (Gastropoda Muricidae). *Investigación Pesquera (Chile)* 33: 33-45.
- CASTILLA JC (1979) *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae): Posturas de cápsulas en el laboratorio y la naturaleza. *Biología Pesquera Chile* 12: 91-97.
- CASTILLA JC & CH GUIBADO (1979) Conducta de alimentación nocturna de *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae). *Biología Pesquera* 12: 125-130.
- CASTILLA JC, CH GUIBADO & J CANCINO (1979) Aspectos ecológicos y conductuales relacionados con la alimentación de *Concholepas concholepas* (Mollusca : Gastropoda : Muricidae). *Biología Pesquera* 12: 99-144.
- CONOVER RJ (1966) Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnology and Oceanography* 11: 338-354.
- CRISP M (1979) The effect of activity on the oxygen uptake of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Malacologia* 18: 445-447.

- EDWARDS DC & JD HUEBNER (1977) Feeding and growth rates of *Polinices duplicatus* preying on *Mya arenaria* at Barnstable Harbor, Massachusetts. *Ecology* 58: 1218-1236.
- ELLIOT JM & W DAVISON (1975) Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19: 195-201.
- GALLARDO C (1979) El ciclo vital del Muricidae *Concholepas concholepas* y consideraciones sobre sus primeras fases de vida en el bentos. *Biología Pesquera* 12: 79-89.
- GONZALEZ ML, MC PEREZ, DA LOPEZ & MS BUITANO (1990) Efecto de la temperatura en la disponibilidad de energía para crecimiento de *Concholepas concholepas* (Brugière). *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 25: 71-81.
- GRIFFITHS CL & JA KING (1979) Some relationships between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. *Marine Biology* 51: 141-149.
- HUEBNER JD & DC EDWARDS (1981) Energy budget of the predatory marine gastropod *Polinices duplicatus*. *Marine Biology* 61: 221-226.
- HUGHES R N (1986) A functional biology of marine gastropods. Croom Helm Ltd. Great Britain.
- LOPEZ DA & CE VARELA (1988) Manejo de reproductores y posturas de cápsulas en *Concholepas concholepas* (Brugière, 1789) (Gastropoda, Muricidae): Una revisión de problemas y requerimientos de investigación. *Biología Pesquera* 17: 21-30.
- MACARTHUR RH (1972) Geographical ecology. Harper and Row, New York.
- MENDEZ & CANCINO (1992) Crecimiento de ejemplares postmetamórficos de *Concholepas concholepas* (Brugière) en condiciones de laboratorio. Efecto de densidad, dieta y temperatura. *Biología Pesquera* 21:21-30.
- MENGE JL (1974) Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. *Oecologia* 17: 293-316.
- NAVARRO JM (1988) The effects of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 122: 19-33.
- NAVARRO JM & JE WINTER (1982) Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. *Marine Biology* 67: 255-266.
- NEWELL RC & VI PYE (1971) Quantitative aspects of the relationship between metabolism and temperature in the winkle *Littorina littorea* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology B* 38: 635-650.
- RAMORINO L (1979) Conocimiento científico actual sobre reproducción y desarrollo de *Concholepas concholepas* (Mollusca:Gastropoda:Muricidae). *Biología Pesquera* 12: 59-70.
- REYES AE (1990) Asentamiento y dinámica de post-asentamiento de *Concholepas concholepas* (Brugière, 1789), en el intermareal rocoso de Mehuín (X Región). Tesis Magister, Universidad Austral de Chile: 1-78.
- SOLORZANO L (1969) Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypochloride method. *Limnology and oceanography* 14: 799-801.
- STICKLE WB & BL BAYNE (1982) Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and nitrogen excretion in *Thais (Nucella) lapillus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 58: 1-17.
- STUARDO J (1979) Sobre la clasificación, distribución y variación de *Concholepas concholepas* (Brugière, 1789): Un estudio de taxonomía beta. *Biología Pesquera* 12: 5-38.
- VAHL O (1973) Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. *Ophelia* 12: 45-52.
- WIDDOWS J (1985) Physiological measurements. En: Bayne BL (ed) *The effects of stress and pollution on marine animals* 3-45. Praeger Publishers, New York.