

EFEITO DA CONCENTRAÇÃO E DA QUALIDADE DO ALIMENTO NAS TAXAS FISIOLÓGICAS DO MEXILHÃO *Perna perna* (LINNAEUS, 1758)

RESGALLA JR., C & BRASIL, ES

CTTMar/UNIVALI, C.P. 360, CEP 88.302-202, Itajaí, SC, Brasil

Correspondência para: Charrid Resgalla Jr., CTTMar/UNIVALI, C.P. 360, CEP 88.302-202, Itajaí, SC, Brasil, e-mail: cresgalla@univali.br

RESUMO

As taxas fisiológicas de clareamento, absorção, respiração e excreção do mexilhão *Perna perna* foram investigadas em função da variação da matéria orgânica (fitoplâncton) e a quantidade de séston (fitoplâncton mais silte) oferecido como alimento em condições controladas de laboratório. Observou-se que as taxas de respiração e excreção não sofrem alterações com a quantidade e qualidade do alimento. As taxas de clareamento apresentam um aumento e posterior inibição com o incremento de matéria orgânica, e uma relação direta com o aumento do séston oferecido. A eficiência de absorção apresentou uma relação inversa com a quantidade de matéria orgânica e direta com a qualidade do alimento oferecido. A partir da taxa de filtração e da eficiência de absorção estimou-se que a concentração incipiente para a formação de pseudo-fezes (ou rejeição) estaria compreendida entre 4 a 8 mg.L⁻¹ de séston. A porcentagem de matéria orgânica mínima do séston para ocasionar perdas metabólicas fecais e conseqüentemente uma eficiência de absorção negativa é menor que 20%. Os resultados obtidos neste trabalho demonstram que *Perna perna* apresenta uma fisiologia alimentar similar a outros bivalves suspensívoros investigados no mundo.

PALAVRAS CHAVE: *Perna perna*, Fisiologia alimentar, Taxas Fisiológicas, Concentração do alimento, Qualidade do alimento.

ABSTRACT

Effect of food quality and concentration on physiological rates of the mussel *Perna perna* (Linnaeus, 1758)

Physiological rates of clearance, absorption, respiration and excretion were studied in the mussel *Perna perna*, as function of the changes in organic substrate (phytoplankton) and in the concentration of the seston (phytoplankton and silt), in experimental laboratory conditions. The respiratory and excretion rates did not change with both concentration and quality of food. Clearance rate showed an initial increase followed by an inhibition, as the organic matter concentration increased. However, as the seston increased this rate increased but without inhibition. Absorption efficiency rate was directly proportional to the food quality but showed an inverse relationship with the organic matter content. Considering both filtration and absorption efficiency rates, the incipient concentration to produce pseudofaeces (or rejection) was estimated as 4-8 mg.L⁻¹. Minimal organic matter content in the seston that resulted in fecal metabolic losses and, consequently, in negative absorption efficiency rate, was less than 20%. These data clearly show that the feeding physiology of *Perna perna* is similar to the others suspension-feed bivalves so far studied.

KEY WORDS: *Perna perna*; Physiological rates; Food concentration; Food quality.

INTRODUÇÃO

A influência da quantidade e qualidade do alimento sobre as taxas fisiológicas de bivalves é, sem dúvida, o fator ambiental mais importante e o mais exaustivamente investigado por diferentes grupos de pesquisa no mundo (Griffiths & Griffiths 1987). A quantidade de alimento disponível no ambiente e o seu conteúdo calórico (orgânico) são os forçantes primários para as adaptações fisiológicas dos organismos na conquista de diferentes ambientes, assim como na determinação de suas taxas de crescimento (Bayne & Newell 1983).

Por outro lado, as respostas das taxas fisiológicas frente às variações do alimento apresentam igualmente uma ampla variabilidade de resultados, devido, principalmente, às condições de execução dos testes em laboratório. A partir da década de 70, e até os dias de hoje, as variações na metodologia de estudo das taxas fisiológicas de bivalves envolveram desde o comportamento destes organismos alimentados com culturas monoespecíficas de microalgas, passando por misturas com silte e sedimentos, chegando aos estudos com o séston natural realizados no próprio ambiente. O objetivo desta evolução seria a procura do comportamento fisiológico e de balanço energético o mais próximo da realidade (Iglesias *et al.* 1998).

A partir de 1996, com os trabalhos de Hawkins *et al.* (1996) e Iglesias *et al.* (1996), entre outros, utilizando técnicas de biodepósitos (produção de fezes e pseudo-fezes), as estimativas das taxas de clareamento e da eficiência de absorção ficaram mais realistas e permitiram maior detalhamento de subunidades nos processos de alimentação e de obtenção de energia para os organismos. Entretanto, para o compartimento de gastos (taxas de respiração e excreção) no balanço energético, as técnicas utilizadas ainda são as mesmas determinadas na década de 70. Além disto, a técnica de biodepósitos pouco pode contribuir para o uso das taxas fisiológicas em programas de monitoramento ambiental e estudos de áreas sob impacto antropogênico.

Este trabalho apresenta o comportamento das taxas fisiológicas de *Perna perna* frente às variações de

alimento (quantidade e qualidade) e as influências destas variáveis sobre o equilíbrio energético para a obtenção de energia destinadas ao crescimento, sob condições controladas de laboratório.

MATERIAL E MÉTODOS

Exemplares de mexilhões *Perna perna* foram obtidos na estação experimental de maricultura do CTTMar (enseada da Armação do Itapocoroí, município de Penha, Santa Catarina, Brasil) onde foram previamente limpos e selecionados quanto ao tamanho (tamanho médio de 4,4 cm e peso médio de 0,38 g) e em número para cada seqüência experimental. A manutenção padrão dos mexilhões em laboratório constou na aclimação dos organismos à salinidade de 30 ‰ e temperatura de $20 \pm 2^\circ\text{C}$ por um período de 15 a 20 dias. Grupos de 20 organismos foram mantidos em frascos de 4 L com aeração e fotoperíodo constante (12 horas claro e 12 horas escuro). Diariamente, foram renovados 2 L da água de manutenção, assim como a inoculação de alimento (fitoplâncton *Chaetocerus gracilis*) na concentração de $500 \text{ células} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ (Resgalla Jr. 2004 e Resgalla Jr. *et al.* 2006), para estabelecer um metabolismo padrão nos organismos-teste, eliminando assim possíveis variabilidades sazonais em sua fisiologia.

Todos os grupos de mexilhões foram mantidos em água do mar filtrada ($0,5 \mu\text{m}$) por 24 horas antes dos testes fisiológicos para limpeza do trato digestivo e estimular suas taxas metabólicas. As taxas de respiração (TR), clareamento (TC), excreção (TE) e eficiência de absorção (EA) foram estimadas nas seguintes condições:

1. Teste com variação da concentração de matéria orgânica oferecida como alimento. Foram estimadas as TR, TC, TE e EA dos mexilhões em um gradiente de alimento constituído por fitoplâncton da espécie *Chaetocerus gracilis* nas concentrações de 30, 140, 250 e $550 \text{ células} \cdot \mu\text{L}^{-1}$, o que representou uma biomassa de 0,9; 4,2; 7,5 e $16,5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ de material em suspensão (Resgalla Jr. 2004 e Resgalla Jr. *et al.* 2006), cujo conteúdo orgânico médio foi de 70%. Ou seja, neste experimento houve um incremento na quantidade de matéria orgânica em suspensão oferecida como alimento de 0,6 a $11,5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$.

2. Teste com variação da concentração do séston total e com concentração de matéria orgânica constante. Foram estimadas as TR, TC, TE e EA dos mexilhões em uma concentração constante de fitoplâncton da espécie *Chaetocerus gracilis* a $3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ em mistura com silte fino (7 a $15 \mu\text{m}$) calcinado (sem matéria orgânica), obtido de sedimentos de fundo da plataforma do litoral norte de Santa Catarina em concentrações de 5 e $10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$. Assim, as concentrações de alimento oferecido foram de 3, 8 e $13 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, com percentuais de matéria orgânica de 70, 26 e 16%, respectivamente. Nestas condições, a biomassa de matéria orgânica oferecida como alimento se manteve constante em $2,1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$.

Taxa de Clareamento (TC) = Taxa de Bombeamento

O método constou na estimativa da taxa de remoção de células de fitoplâncton (*Chaetocerus gracilis*) e de mistura de fitoplâncton com silte fino, nas diferentes concentrações apresentadas anteriormente, pelos mexilhões em frascos-testes de 1000 mL com 10 réplicas, mais dois frascos controle, sob condições estáticas (Smaal & Widdows 1994). No início e fim do teste, com um intervalo de 30 a 60 minutos de duração, alíquotas de 50 mL da água de incubação foram retiradas de cada frasco-teste para a determinação de sua turbidez por absorvância em 750 ou 230 nm, através da leitura em espectrofotômetro utilizando uma cubeta de trajeto óptico de 10 cm (Greenberg *et al.* 1992). A taxa de clareamento foi estimada mediante a aplicação da equação:

$$TC = \frac{V}{N} \left\{ \left[\frac{(\ln C_{t0} - \ln C_{t1})}{\Delta T} \right] - f \right\}$$

sendo:

TC = Taxa de clareamento ($L \cdot h^{-1}$)

C_{t0} = Turbidez inicial (em absorbância a 750 nm ou 230 nm)

C_{t1} = Turbidez final (em absorbância a 750 nm ou 230 nm)

V = Volume do frasco teste (L)

N = Número de organismos por frasco-teste

ΔT = Intervalo de tempo do teste (h)

f = Fator de correção da taxa de decantação do material em suspensão, calculado pela mesma fórmula para os frascos controle.

Taxa de Respiração (TR)

Os testes foram conduzidos nas mesmas condições dos experimentos anteriores, com dois frascos controle e dez frascos-teste com mexilhões, incubados em água do mar, e usando as diferentes concentrações de fitoplâncton e misturas de fitoplâncton com silte fino. A redução nos valores de oxigênio dissolvido existente nos frascos foi medida usando-se um oxímetro digital (YSI mod. 58) no início e fim do teste e com um intervalo de 3 horas de duração. A taxa de respiração foi estimada pela equação proposta por Widdows & Johnson (1988):

$$TR = \left[(C_{t0} - C_{t1}) \times \frac{V}{\Delta T} \right] - f$$

sendo:

TR = Taxa de Respiração ($mL O_2 \cdot h^{-1}$).

$C_{(t0)}$ = Concentração de oxigênio no tempo zero ($mL O_2 \cdot L^{-1}$).

$C_{(t1)}$ = Concentração de oxigênio no tempo final ($mL O_2 \cdot L^{-1}$).

V = Volume do frasco-teste (L).

ΔT = Intervalo de tempo de incubação (h).

f = Fator de correção nos frascos controle, obtido pela mesma equação.

Eficiência de Absorção (EA)

Os testes foram realizados nas mesmas condições dos testes para a taxa de clareamento, mas com uma duração de 4 horas. A estimativa proposta por Conover (1966) constou em comparar o conteúdo de matéria orgânica presente no séston oferecido com a matéria orgânica eliminada nas fezes coletadas no fundo do frasco-teste, sem considerar alterações no conteúdo inorgânico. As estimativas foram realizadas segundo a equação:

$$EA = \left[\frac{(I - F)}{1 - F} \times I \right] \times 100\%$$

sendo:

EA = Eficiência de Absorção (%)

I = Porcentagem de matéria orgânica no alimento oferecido.

F = Porcentagem de matéria orgânica nas fezes.

Tanto o fitoplâncton, séston, como as fezes produzidas foram filtrados em filtros de fibra de vidro (GF/F Whatman – 25 mm), previamente calcinados e tarados. Após a sua lavagem com água destilada para a remoção dos sais, foi determinado o peso seco por secagem em estufa a 60°C, por 24 horas. Os conteúdos de matéria orgânica foram obtidos por combustão, dos filtros, em forno mufla a 450°C, por duas horas (Strickland & Parsons 1972).

Para as estimativas do percentual de matéria orgânica das fezes produzidas pelos mexilhões, cada filtro GF/F concentrou fezes coletadas de dois organismos do mesmo tratamento para uma maior precisão na pesagem.

Foram realizadas estimativas adicionais das eficiências de absorção a partir da produção de fezes de exemplares de *P. perna* recém chegados ao laboratório provenientes da enseada da Armação do Itapocoroí, obtidos em diferentes períodos entre 2002 e 2003. Os organismos foram mantidos em água do mar filtrada por 2 horas para promover a liberação de fezes oriundas da alimentação no ambiente (Berry & Schleyer 1983). As comparações do conteúdo orgânico das fezes foram realizadas com o conteúdo orgânico do séston para o mesmo dia de coleta dos organismos. O conteúdo de matéria orgânica do séston natural foi realizada segundo o mesmo procedimento apresentado para as análises do fitoplâncton, séston e fezes nos experimentos laboratoriais mas realizado no material retido em filtros GF/F após a filtragem de 1 L de água do ambiente.

Taxa de Excreção (TE)

Os testes foram executados nas mesmas condições dos experimentos das taxas de respiração. No tempo inicial e final, e com um intervalo de 3 horas, amostras de 15 mL da água de incubação foram coletadas nos frascos-teste, filtradas em filtro GF/F, para determinação da totalidade do nitrogênio amoniacal, segundo o método colorimétrico de Strickland & Parsons (1972) modificado por Baptista *et al.* (1987). A taxa de excreção foi estimada segundo a equação:

$$TE = \left[(C_{t1} - C_{t0}) \times \frac{V}{\Delta T} \right] - f$$

sendo:

TE = Taxa de Excreção ($\mu\text{g N-NH}_4^+ \cdot \text{h}^{-1}$).

$C_{(t0)}$ = Concentração de nitrogênio amoniacal no tempo zero.

$C_{(t1)}$ = Concentração de nitrogênio amoniacal no tempo final.

V = Volume do frasco teste (L).

ΔT = Intervalo de tempo de incubação (h).

f = fator de correção nos frascos controle calculado pela mesma fórmula.

Após os testes, dados de biomassa foram obtidos pela dissecção dos organismos de suas conchas e secagem do tecido em estufa a 60°C por um período de 48 horas. As taxas peso específicas de respiração, clareamento e excreção foram corrigidas para o peso padrão de 1 grama, segundo os coeficientes da correlação alométrica entre o peso e a taxa (Bayne *et al.* 1985), cujos valores de *b* foram respectivamente de 0,66; 0,48 e 0,91 (Resgalla Jr. 2004 e Resgalla Jr. *et al.* 2006).

Os resultados dos testes das taxas fisiológicas em função da quantidade e qualidade do alimento, foram comparados por análise de variância (ANOVA) seguida do teste de Tukey *a posteriori*, após normalização e transformação dos dados em Log_{10} (Zar 1996).

As estimativas para a energia assimilada e energia consumida foram realizadas convertendo os valores médios das taxas fisiológicas obtidas nos diferentes testes de variação do alimento em equivalentes calóricos (Bayne *et al.* 1985). Os equivalentes calóricos utilizados foram:

Peso de matéria orgânica do alimento = $23,5 \text{ J} \cdot \text{mg}^{-1}$

Energia assimilada (A) = Taxa de clareamento (TC) x Eficiência de absorção (EA) x Concentração da matéria orgânica do alimento ($\text{J} \cdot \text{L}^{-1}$)

Taxa de respiração (TR) = $20,33 \text{ J} \cdot \text{mL}^{-1} \text{ O}_2$ respirado

Taxa de excreção (TE) = $0,0249 \text{ J} \cdot \mu\text{g}^{-1} \text{ N-NH}_4$ excretado

Energia consumida = TR + TE

RESULTADOS

Efeito da variação da concentração de matéria orgânica oferecida como alimento.

As taxas envolvidas no ganho energético, como a taxa de clareamento e a eficiência de absorção, apresentaram alterações significativas com o incremento da matéria orgânica oferecida como alimento. A taxa de clareamento apresentou um incremento em concentrações até 5,2 mg.L⁻¹ e significativa redução em 11,6 mg.L⁻¹ (ANOVA, F = 25,336) (Fig. 1A). A eficiência de absorção apresentou dois grupos distintos em relação à quantidade de alimento oferecido aos organismos (Fig. 1B). Para os baixos valores de matéria orgânica (0,63 e 2,94 mg.L⁻¹), a eficiência foi em média de 67% e para os altos valores (5,25 e 11,55 mg.L⁻¹), a eficiência foi em média de 43%, sendo estes dois grupos significativamente diferentes (ANOVA, F = 15,087).

Para as taxas relacionadas com perda energética (taxas de respiração e excreção), o comportamento foi aproximadamente similar, ou seja, ocorreram limitadas alterações com a variação da matéria orgânica. A taxa de respiração não mostrou diferenças significativas entre o intervalo de 0,63 a 5,25 mg.L⁻¹ de matéria orgânica, apresentando, entretanto, uma inibição na concentração de 11,55 mg.L⁻¹ (ANOVA, F = 14,249) (Fig. 1C). A taxa de excreção manteve-se constante entre 2,94 a 11,55 mg.L⁻¹ de matéria orgânica, tendo um pequeno, mas significativo (ANOVA, F = 4,174), incremento em 0,63 mg.L⁻¹ (Fig. 1D).

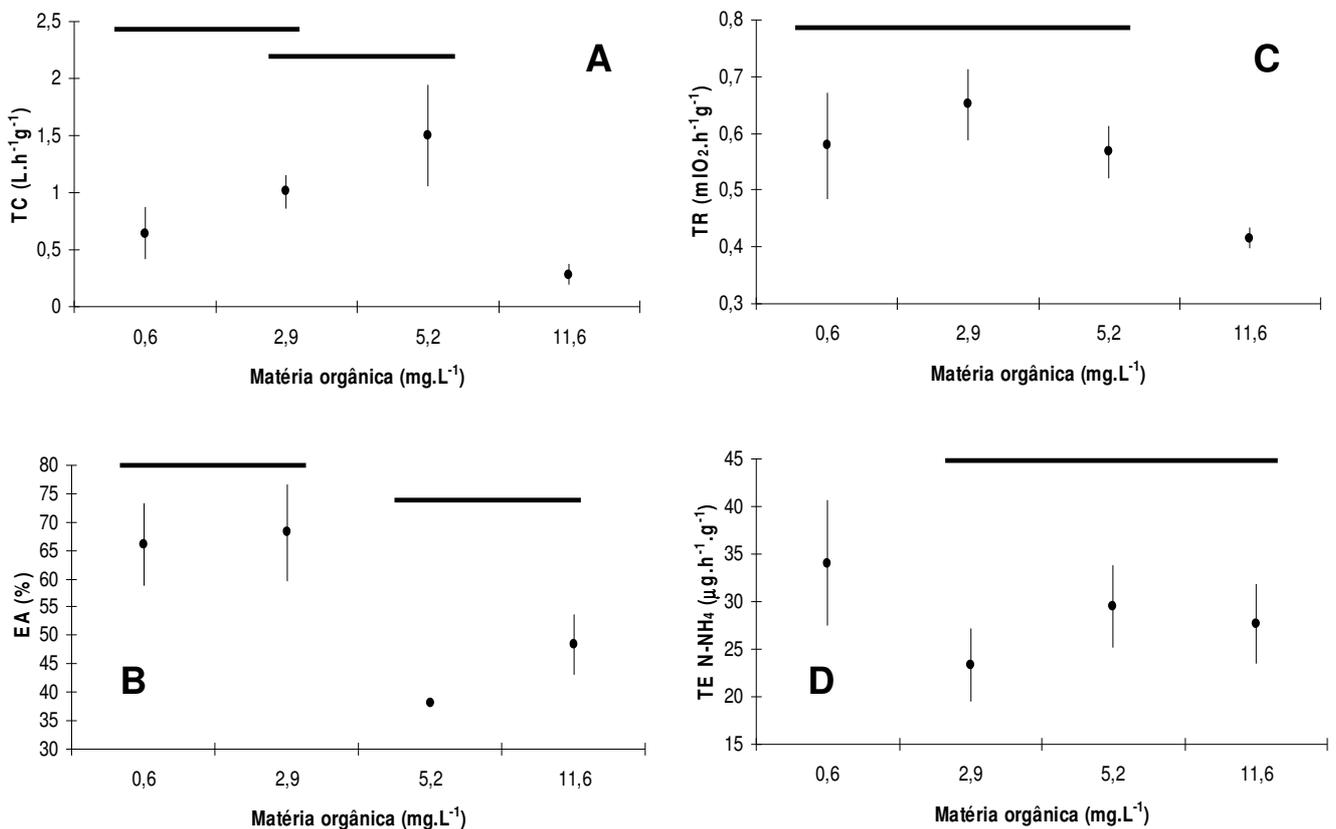


FIGURA 1 – (A) Taxas específicas de clareamento (TC – L.h⁻¹.g⁻¹), (B) eficiência de absorção (EA – %), (C) respiração (TR – ml O₂.h⁻¹.g⁻¹) e (D) excreção (TE – µg N-NH₄.h⁻¹.g⁻¹) em diferentes concentrações de matéria orgânica oferecido como alimento para os mexilhões *Perna perna*. Valores médios e intervalo de confiança de 95%. As barras indicam as taxas significativamente semelhantes segundo o teste de Tukey (p>0,05).

Efeito da variação da concentração do séston total e concentração de matéria orgânica constante.

Similares aos testes fisiológicos anteriores, as taxas relacionadas ao ganho energético foram influenciadas pelas variações do séston oferecido aos organismos. A taxa de clareamento apresentou um incremento com o

aumento da concentração do séston, atingindo valores significativamente maiores em 13 mg.L⁻¹ (ANOVA, F = 6,255) (Fig. 2A). A eficiência de absorção apresentou um comportamento inverso ao observado para a taxa de clareamento, ou seja, à medida que o percentual de matéria orgânica do séston diminuiu, a eficiência de absorção também diminuiu, atingindo um valor negativo na concentração de séston com 16% de matéria orgânica (Fig. 2B). Todos os valores obtidos neste experimento foram significativamente diferentes entre si (ANOVA, F = 45,079).

A taxa de respiração manteve-se constante, independentemente da concentração do séston utilizada nos testes (ANOVA, F = 1,847) (Fig. 2C). As taxas de excreção apresentaram um comportamento errático, sem um padrão definido. Apesar de todos os tratamentos apresentarem diferenças (ANOVA, F = 55,934), o intervalo de variação desta taxa foi pequeno (de 10,64 a 38,55 µg N-NH₄.h⁻¹.g⁻¹) (Fig. 2D).

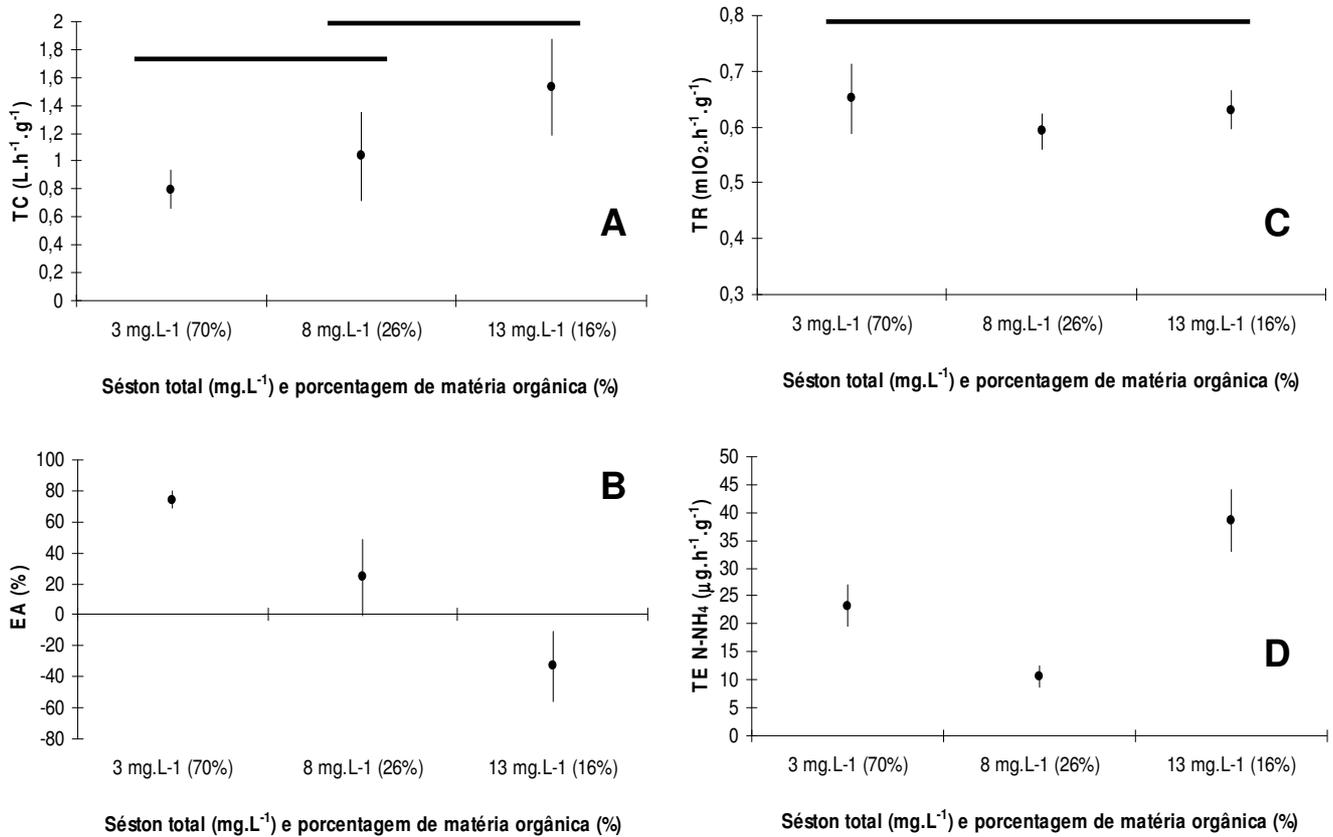


FIGURA 2 – (A) Taxas específicas de clareamento (TC – L.h⁻¹.g⁻¹), (B) eficiência de absorção (EA – %), (C) respiração (TR – ml O₂.h⁻¹.g⁻¹) e (D) excreção (TE – µg N-NH₄.h⁻¹.g⁻¹) em diferentes concentrações de séston e diferentes percentuais de matéria orgânica oferecido como alimento para os mexilhões *Perna perna*. Valores médios e intervalo de confiança de 95%. As barras indicam as taxas significativamente semelhantes, segundo o teste de Tukey (p>0,05).

Eficiência de absorção de organismos obtidos em campo

A tendência de relação direta entre a eficiência de absorção e o conteúdo de matéria orgânica do séston foi confirmada nas estimativas obtidas em organismos com alimentação natural (Fig. 3). Segundo a projeção do modelo não linear entre as variáveis, uma eficiência de absorção zero é atingida em séston com 12% de matéria orgânica.

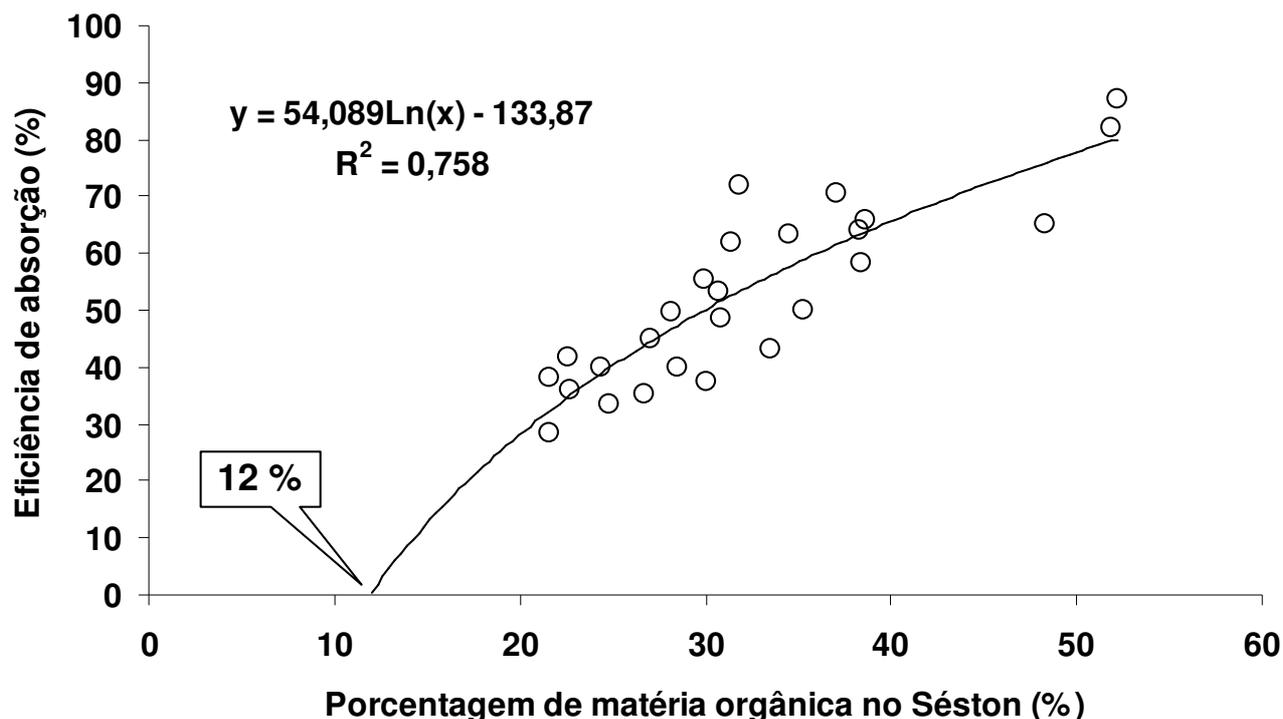


FIGURA 3 – Relação entre a porcentagem de matéria orgânica do séston e a eficiência de absorção do mexilhão *Perna perna*, a partir da produção de fezes de organismos recém chegados do ambiente. O valor estimado de 12% refere-se ao conteúdo mínimo de matéria orgânica do séston para uma eficiência de absorção positiva.

Equilíbrio energético

A relação entre a energia adquirida e a energia consumida nas atividades metabólicas nada mais é que o comportamento integrado das taxas individuais. Desta forma, tanto nos experimentos com incremento da oferta de matéria orgânica como alimento, como nos experimentos com o aumento da oferta de séston total, a energia consumida manteve-se constante dentro do gradiente experimental (Fig. 4A e 4B). Os resultados apontam para o fato de que, quanto maior a oferta de matéria orgânica como alimento ou o seu conteúdo orgânico, maior é a energia assimilada e positivo é o balanço energético (Energia assimilada – Energia consumida). No caso particular do experimento com variação da oferta de matéria orgânica, observou-se que existe um ganho máximo de energia, a partir do qual não ocorre seu incremento, mesmo com o aumento da oferta de alimento, devido, sobretudo, à redução na eficiência de absorção. Para o séston total, o ganho energético é influenciado pelo conteúdo em cinzas, o que também influencia a eficiência de absorção. Assim, nos experimentos com aumento do séston, menor é o saldo energético do organismo.

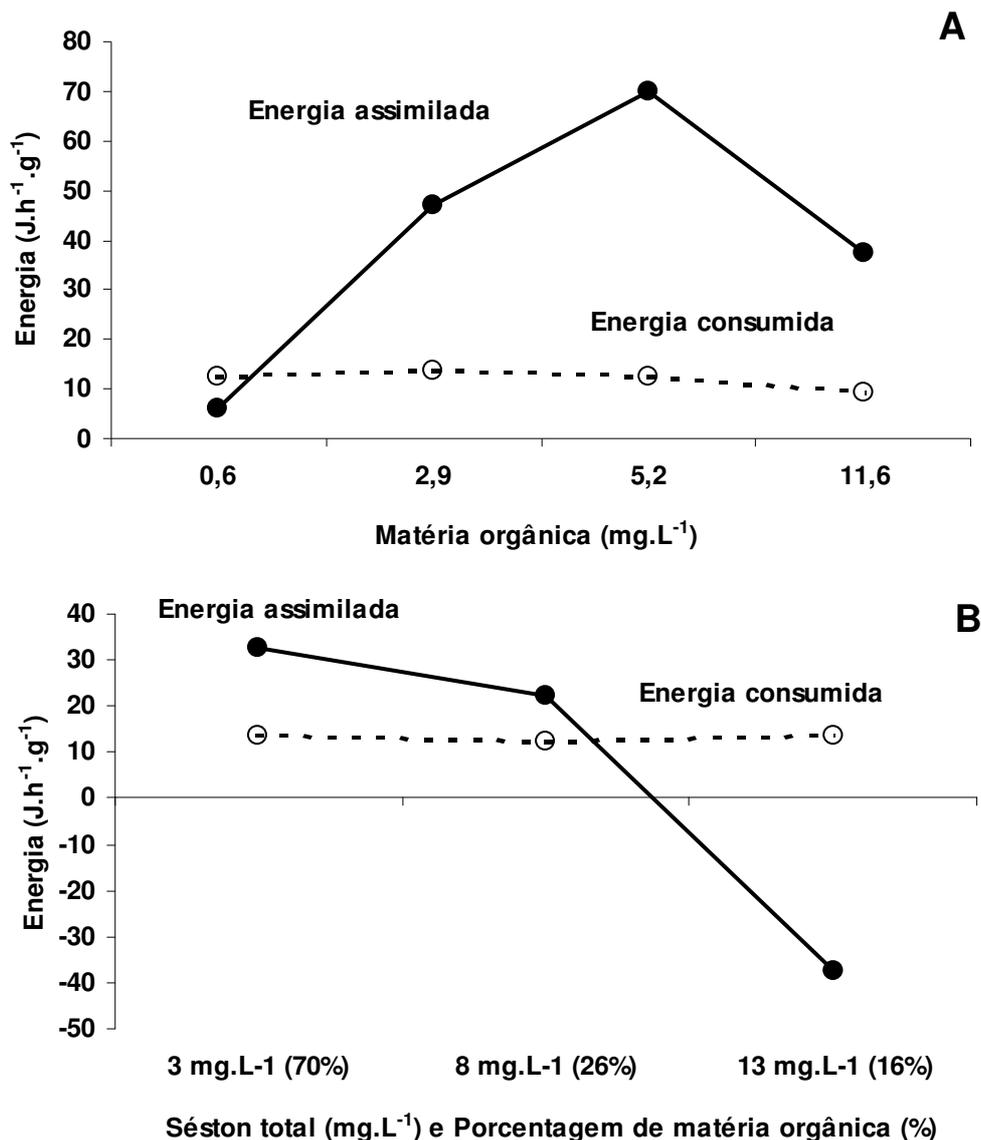


FIGURA 4 – Variação da energia assimilada e consumida (J.h⁻¹.g⁻¹) para o mexilhão *Perna perna* em diferentes concentrações de matéria orgânica (A) e em diferentes concentrações do séston total com diferentes percentuais de matéria orgânica (B).

DISCUSSÃO

Segundo Griffiths & Griffiths (1987), o comportamento padrão das taxas de clareamento frente à concentração de fitoplâncton é de aumento nesta taxa com o aumento da concentração de alimento, até um valor máximo, quando, então, decresce. Este mesmo padrão foi observado no presente trabalho. Um estudo realizado por van Erkom Schurink & Griffiths (1992) com *P. perna* mostrou que a taxa de clareamento aumenta com a oferta de alimento para um intervalo de 1 a 7 mg.L⁻¹.

O comportamento da taxa de clareamento dos bivalves filtradores quando submetido a uma dieta combinada de fitoplâncton com silte, ou ainda com o uso de séston natural, onde a fração inorgânica é alta, resulta em um aumento da taxa com o aumento do conteúdo inorgânico do séston (Foster-Smith 1975a, Winter 1975, Kiørboe *et al.* 1981, Bayne 1993, Navarro *et al.* 1996, Hawkins *et al.* 1996, 1998a, 1998b, Wong & Cheung 1999). O consenso para este aumento na taxa é explicado devido ao estado de “diluição” que a matéria orgânica se encontra no séston natural, ou seja, para o bivalve adquirir a mesma quantidade de energia (biomassa em

matéria orgânica) seria necessário bombear mais água que em séston de alto conteúdo orgânico.

A eficiência de absorção é o segundo parâmetro na aquisição de energia dos bivalves. Para esta taxa, o comportamento é o mesmo tanto para dieta composta por fitoplâncton como por combinação de material inerte, silte ou séston natural, ou seja, a eficiência diminui com o aumento da quantidade de alimento e também com a diminuição de seu conteúdo orgânico (Widdows & Bayne 1971, Thompson & Bayne 1972, 1974, Foster-Smith 1975b, Widdows 1978, Berry & Schleyer 1983, van Erkom Schurink & Griffiths 1992, Beiras *et al.* 1993, 1994, Aldentosa *et al.* 1996). No primeiro caso, ocorre uma saturação do sistema digestivo, principalmente da glândula digestiva, onde o material alimentar, quando em abundância, é digerido no intestino com menor eficiência (Widdows & Bayne 1971, Widdows *et al.* 1979). No segundo caso, existe uma relação direta entre a eficiência de absorção e o conteúdo orgânico da dieta oferecida.

O trabalho de Bayne *et al.* (1987) destaca que, para *Mytilus edulis*, se esta fração inorgânica for muito alta, perdas metabólicas fecais constituídas por material desconhecido, provavelmente muco exocitado de células digestivas e compostos nitrogenados, podem enriquecer as fezes, fazendo com que a eficiência de absorção seja negativa. Segundo estes autores, a eficiência negativa pode ser observada em séston de conteúdo orgânico menor que 20 a 5% para *Mytilus edulis* ou de 10 a 5% para *Crassostrea gigas* (Barillé *et al.* 1997), e pode comprometer a eficiência de crescimento do organismo. Neste trabalho, *P. perna* pode apresentar uma eficiência de absorção negativa em séston com matéria orgânica menor que 16%, confirmado tanto em experimentos com séston natural como em misturas de fitoplâncton e silte. Por outro lado, Bayne (1993) e Bayne *et al.* (1988, 1989) destacam a capacidade de compensação do mexilhão em aumentar a eficiência de absorção para séston de baixo conteúdo orgânico, não só por seleção ou por tempo de residência do alimento no intestino, mas por aumento da atividade de enzimas digestivas e volume do alimento no trato digestivo.

A partir da taxa de clareamento e do séston oferecido como alimento é possível estimar a taxa de filtração (massa removida de suspensão – $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}$) pelo bivalve. Para uma dieta constituída por fitoplâncton, *P. perna* apresentou um incremento da taxa de filtração até um limite máximo, quando sofre uma redução. Neste máximo, ocorre uma redução na eficiência de absorção (Fig. 5A). Quando alimentado com fitoplâncton e silte, *P. perna* manteve um incremento da taxa de filtração e uma relação inversa com a eficiência de absorção (Fig. 5B).

Um parâmetro que não foi considerado neste estudo, mas de importância na fisiologia alimentar de bivalves, é a taxa de rejeição ou a taxa de formação de pseudo-fezes. A taxa de ingestão pode ser considerada igual à taxa de filtração em baixas concentrações de alimento, até que ocorra rejeição, mantendo a taxa de ingestão constante, apesar do aumento da taxa de filtração com o alimento oferecido (Foster-Smith 1975a). Segundo os estudos atuais de biodepósitos, a rejeição de alimento por muco é uma estratégia utilizada pelos bivalves suspensívoros para eliminar o excesso de alimento, assim como a fração inorgânica do alimento, após um processo seletivo realizado pelas brânquias e pelos palpos labiais. Neste último caso, a ingestão de séston natural seria otimizada pela seleção orgânica, aumentando a eficiência de absorção (Bayne *et al.* 1993, Hawkins *et al.* 1996, 1998a). Estudos de biodepósitos de *P. perna* em campo realizados por Mello (1999) e Schmitt (2002), indicaram que a produção de pseudo-fezes é de 4 a 5 vezes maior que a produção de fezes em altas concentrações de séston, como resultado do processo seletivo de matéria orgânica.

Devido às dificuldades em separar e coletar toda a massa de pseudo-fezes produzidas nos experimentos estáticos executados neste trabalho (Iglesias *et al.* 1998), não foi possível estimar as taxas de rejeição. Entretanto, Widdows *et al.* (1979) destacam que a produção de pseudo-fezes é realizada a partir da taxa de filtração máxima e com uma concomitante redução da eficiência de absorção. Assim, no presente estudo, a taxa de rejeição seria formada entre 4 a 8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de séston nos experimentos com fitoplâncton, enquanto que nos experimentos de fitoplâncton combinados com silte, a concentração incipiente para a produção de pseudo-fezes, seria impossível de ser estimado, devido a variação do percentual orgânico do alimento oferecido (Figs. 5A e 5B). Bayne *et al.* (1989) destacam que esta concentração incipiente para a produção de pseudo-fezes em *M. edulis* estaria entre 3,2 a 7,4 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de alimento constituído por séston natural ou por fitoplâncton. Na Figura 5C, estão representadas as taxas de filtração, rejeição e eficiência de absorção de *Perna perna* frente à variação do

séston natural obtidas a partir de simulações das equações não lineares apresentadas por Suplicy *et al.* (2003), as quais foram criadas para a modelagem da capacidade de suporte de ambientes costeiros. Estes modelos sugerem que a taxa de rejeição, inicialmente, ocorre em concentração de séston de 6 mg.L⁻¹, e que esta taxa aumenta com a taxa de filtração, mantendo a taxa de ingestão constante, apesar da variação do séston.

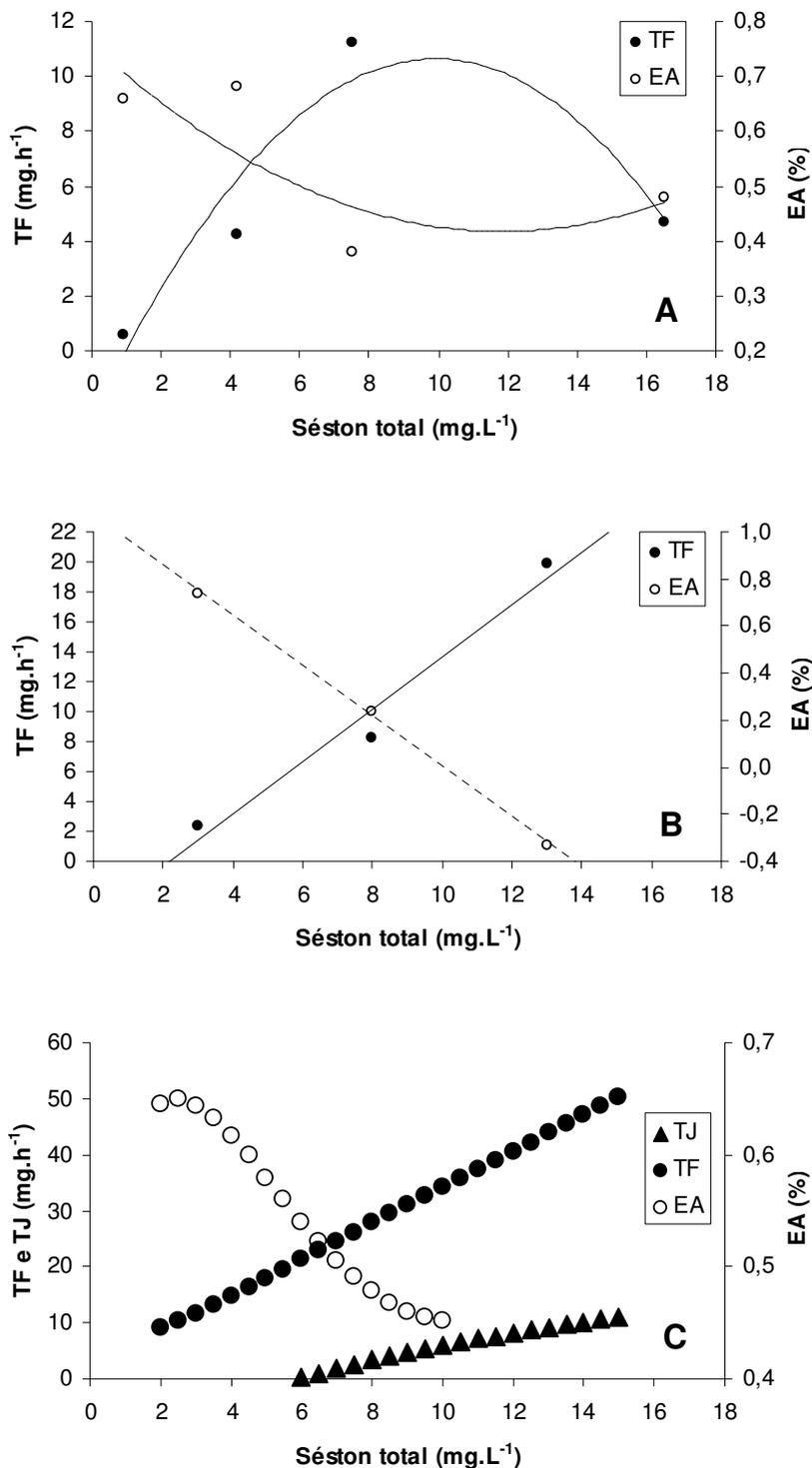


Figura 5 – Variação das taxas de filtração (TF – mg.h⁻¹), eficiência de absorção (EA – %) e taxa de rejeição (TJ – mg.h⁻¹) para *Perna perna* com a variação do séston constituído por fitoplâncton (A), fitoplâncton e silte (B) e séston natural segundo Suplicy *et al.* (2003) (C).

Seria lógico esperar que as taxas relacionadas com os gastos energéticos, ou seja, as taxas de respiração e excreção, apresentassem um incremento com a oferta de alimento, seja constituída por fitoplâncton, mistura de fitoplâncton com silte ou por séston natural. Este comportamento seria uma resposta natural ao incremento no gasto energético proporcionado pelo aumento da taxa de clareamento e pela digestão que resultaria também na excreção de produtos metabolizados. Entretanto, este comportamento só foi observado por Thompon & Bayne (1972) em experimentos com o mexilhão *M. edulis* submetido a um período prolongado de inanição e alimentado durante os experimentos. No entanto, diversos autores têm constatado que as taxas de respiração e excreção não se alteram com o aumento da concentração da dieta e nem pela variação de sua qualidade para *Mytilus edulis* (Kjørboe *et al.* 1981, Widdows, 1978, Widdows *et al.* 1979), *Placopecten magellanicus* (MacDonald *et al.* 1998) e *Ostrea edulis* (Beiras *et al.* 1994). De maneira geral, observa-se que as taxas de respiração e excreção estão mais relacionadas com variações sazonais impostas pelo ciclo reprodutivo dos mexilhões (Widdows 1978), ou então por variações de temperatura e salinidades extremas (Resgalla Jr. 2004). As variações observadas no presente estudo, para as taxas de excreção, não podem ser consideradas como alterações verdadeiras, já que as amplitudes obtidas são muito inferiores quando comparadas com os valores em extremos de temperatura (30°C) registradas por Resgalla Jr. (2004). Estas variações podem ser explicadas pelo excesso de manipulação das amostras de água para análise do N-NH₄, bem como pelo processo de filtração (filtro GF/F) utilizado para a remoção de fitoplâncton e silte das amostras de água.

O conhecimento do balanço energético de um organismo, que integra diferentes parâmetros fisiológicos, pode ser útil na interpretação de variações das condições ambientais. Segundo Bayne *et al.* (1973), a concentração de alimento vai determinar se ocorre energia disponível para o crescimento ou gasto de substâncias de reservas no balanço fisiológico, mas é a eficiência de absorção o principal parâmetro no balanço energético (Bayne *et al.* 1989). Segundo Thompson & Bayne (1974), o ganho energético e a energia destinada para o crescimento aumentam com a concentração do alimento até um máximo, quando então declina devido à diminuição da eficiência de absorção para experimentos com cultura de fitoplâncton. Este mesmo padrão foi observado no presente estudo, onde a concentração de 0,5 mg.L⁻¹ de matéria orgânica não foi suficiente para manter um balanço energético positivo. Para a mistura de fitoplâncton com silte, os resultados obtidos foram discordantes com trabalhos que utilizam séston natural, ou seja, a fração detrítica seria importante e estimularia a aquisição energética para os bivalves suspensívoros (Bayne *et al.* 1993, Hawkins *et al.* 1996). Entretanto, no presente estudo foi utilizado silte calcinado, ou seja, com a remoção de sua matéria orgânica. Segundo Prins & Smaal (1989), a fração detrítica do material em suspensão é a segunda fonte de nitrogênio para os bivalves e é o elemento fundamental na eficiência de crescimento destes organismos (Hawkins & Bayne 1985).

De qualquer forma, ficou evidente a importância da fração inorgânica do alimento, e de sua influência sobre as taxas fisiológicas, devido a capacidade em “diluir” a matéria orgânica. Este fato levaria a um balanço energético negativo, caso não houvesse processos adaptativos compensatórios nos bivalves, tais como o aumento em tamanho dos palpos labiais (Kjørboe & Møhlenberg 1981), atividade enzimática, tempo de residência do alimento e volume ocupado no trato digestivo (Bayne, 1993, Bayne *et al.* 1984, 1993).

LITERATURA CITADA

- ALDENTOSA, M, A PÉREZ-CAMACHO & R BEIRAS. 1996. The effect of food concentration on the scope for growth and growth performance of *Ruditapes decussatus* (L.) seed reared in an open-flow system. *Aquaculture Nutrition.*, 2:213-220.
- BAPTISTA, JMR., MGZ BAUMGARTEN & LFH NIENCHESKI. 1987. Caderno de análises em oceanografia química. Documento N. 8. Editora da FURG. 64p.
- BARILLÉ L, J PROU, M HÉRAL & D RAZET. 1997. Effects of high natural séston concentrations on the feeding, selection and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Tunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 212:149-172.
- BAYNE BL. 1993. Feeding physiology of bivalves: time dependence and compensation for changes in food availability. In: Dame, R.F. (ed.) *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*. Springer-Verlag, Berlin. 1-23.
- BAYNE BL, DA BROWN, K BURNS, DR DIXON, A IVANOVICI, DR LIVINGSTONE, DM LOWE, MN MOORE, ARD STEBBING & J WIDDOWS. 1985. The effects of stress and pollution on marine animals. Praegez Publishers, New York. 384pp.

- 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. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 111:1-22.
- BAYNE BL, AJS HAWKINS & E NAVARRO. 1988. Feeding and digestion in suspension-feeding bivalve molluscs: the relevance of physiological compensations. *Amer. Zool.* 28:147-159.
- BAYNE BL, AJS HAWKINS, E NAVARRO & IP IGLESIAS. 1989. Effects of seston concentration of feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55:47-54.
- BAYNE BL, JIP IGLESIAS, AJS HAWKINS, E NAVARRO, M HERAL & JM DESLOUS-PAOLI. 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quality and organic content of the seston. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 73:813-829.
- BAYNE BL, DW KLUMPP & KR CLARKE. 1984. Aspects of feeding, including estimates of gut residence time, in three mytilid (Bivalvia, Mollusca) at two contrasting sites in the Cape Peninsula, South Africa. *Oecologia* (Berlin), 64:26-33.
- BAYNE BL & RC NEWELL. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Salevddin, A.S.M. & K.M. Wilbur (eds.) The mollusca. V4 Physiology Parte 1. Academic Press. New York. 407-515.
- BAYNE BL, RJ THOMPSON & J WIDDOWS. 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. In: WIESER, W (ed.) Effects of temperature on ectothermic organisms. Springer-Verlag, Berlin. 181-193.
- BEIRAS R, A PÉREZ-CAMACHO & M ALBENTOSA. 1993. Influence of food concentration on energy balance and growth performance of *Venerupis pellastra* seed reared in na open-flow system. *Aquaculture*, 116:353-365.
- BEIRAS R, A PÉREZ-CAMACHO & M ALBENTOSA. 1994. Comparison of the scope for growth with the growth performance of *Ostrea edulis* seed reared at different food concentration in na open-flow system. *Mar. Biol.* 119:227-233.
- BERRY PF & MH SCHLEYER. 1983. The brown mussel *Perna perna* on the Natal coast, South Africa. Utilization of available food and energy budget. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 13:201-210.
- CONOVER RJ. 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11:338-345.
- FOSTER-SMITH RL. 1975a. The effect of concentration of suspension in the filtration rates and pseudo-faecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 17:1-22.
- FOSTER-SMITH RL. 1975b. The effect of concentration of suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 55:411-418.
- GREENBERG AE, LS CLESCERI & AD EATON. 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18th edition, APHA, Washington.
- GRIFFITHS CL & RJ GRIFFITHS. 1987. Bivalvia. In: PANDIAN, TJ & FJ VERNBERG (eds.) Animal energetics. Vol. 2 Bivalvia through Reptilia. Academic Press. New York. pp 1-88.
- HAWKINS AJS & BL BAYNE. 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budget, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25:181-188.
- HAWKINS AJS, RFM SMITH, BL BAYNE & M HERAL. 1996. Novel observations underlying the fast growth of suspension-feeding shellfish in turbid environments: *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Progr. Series* 131:179-190.
- HAWKINS AJS, BL BAYNE, S BOUGRIER, M HERAL, JIP IGLESIAS, E NAVARRO, RFM SMITH & MB URRUTIA. 1998a. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve mollusks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219:87-103.
- HAWKINS AJS, RFM SMITH, SH TAN & ZB YASIN. 1998b. Suspension-feeding behaviour in tropical bivalve molluscs: *Perna viridis*, *Crassostrea belcheri*, *Crassostrea iradelei*, *Saccostrea cucullata* and *Pinctada margarifera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166:173-185.
- IGLESIAS JIP, MB URRUTIA, E NAVARRO & I IBARROLA. 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219:71-86.
- IGLESIAS JIP, MB URRUTIA, E NAVARRO, P ALVAREZ-JORNA, X LARRETXEIA, S BOUGRIER & M HERAL. 1996. Variability of feeding processes in the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in response to changes in seston concentration and composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 197:121-143.
- KIØRBOE T & F MØHLENBERG. 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5:291-296.
- KIØRBOE T, F MØHLENBERG & O NØHR. 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 61:283-288.
- MACDONALD BA, GS BACON & JE WARD. 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles. II. Absorption efficiency and scope for growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219:127-141.
- MELLO LGM. 1999. Taxas de biodeposição e clareamento do mexilhão *Perna perna* em ambiente de cultivo. Tese de Mestrado. UFSC. 33pp.
- NAVARRO E, JIP IGLESIAS, A PÉREZ CAMACHO & U LABARTA. 1996. The effect of the diets of phytoplankton and suspended bottom material on feeding and absorption of raft mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 198:175-189.
- PRINS TC & AC SMAAL. 1989. Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. and the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. In: ROS JD (ed.) Topics in Marine Biology Scient. Mar. 53(2-3):477-482.
- RESGALLA Jr. C. 2004. Taxas fisiológicas e potencial de crescimento do mexilhão de cultivo *Perna perna* (L.). Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, USP. 146 pp.
- RESGALLA Jr. C, ES BRASIL & LC SALOMÃO. 2006. Physiological rates in different classes of sizes of *Perna perna* (Linnaeus, 1758) submitted to experimental laboratory conditions. *Braz. J. Biol.* 66(1b):325-336.
- SCHMITT JF. 2002. Efeito de diferentes condições ambientais em áreas de cultivo sobre alimentação e biodeposição do mexilhão *Perna*

- perna*. Tese de Mestrado . UFSC. 84pp.
- SMAAL AC & J WIDDOWS. 1994. The scope for growth of bivalves as an integrated response parameter in biological monitoring. In: KRAMER KJM (ed.) Biomonitoring of coastal waters and estuaries. Chapter II: 247-267. CRC Boca Raton.
- STRICKLAND JDH & TR PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis, *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*. 167pp.
- SUPLICY FM, JF SCHMITT, NA MOLTSCHANIWSKYJ & JF FERREIRA. 2003. Modeling of filter-feeding behavior in the Brown mussel, *Perna perna* (L.) exposed to natural variations of séston availability in Santa Catarina, Brazil. *J. Shellfish Res.* 22(1):125-134.
- THOMPSON RJ & BL BAYNE. 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9:111-124.
- THOMPSON RJ & BL BAYNE. 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 27:317-326.
- van ERKOM SCHURINK C & CL GRIFFITHS. 1992. Physiological energetics of four south African mussel species in relation to body size, ration and temperature. *Comp. Biochem. Physiol.* 101A(4):779-789.
- WIDDOWS J. 1978. Combined effects of body size, food concentration and season of the physiology of *Mutilus edulis*. *J. Mar. Ass. U.K.* 58:109-124.
- WIDDOWS J & BL BAYNE. 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 51:827-843.
- WIDDOWS J & D JOHNSON. 1988. Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for growth. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 46:113-121.
- WIDDOWS J, P FIETH & CM WORRALL. 1979. Relationships between séston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50:195-207.
- WINTER JE. 1975. Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. II. The influence of suspended silt in addition to algal suspensions on growth. In: PERSOONE G & E JASPERS (eds.) 10th Europaean Symposium on Marie Biology, Ostend, Belgium. Universa Press, Wetteren. 1:583-600
- WONG WH & SG CHEUNG. 1999. Feeding behaviour of the green mussel, *Perna viridis* (L.): responses to variation in séston quantity and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 236:191-207.
- ZAR JH. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey. 662pp.

