

G643p  
c.1

PRESUPUESTO ENERGETICO Y APOORTE DE MATERIA ORGANICA EN

*Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782)

(CIRRIPEDIA: BALANIDAE)

Tesis

entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

por

María Luisa González Sepúlveda

Octubre de 1989



Patrocinante: Profesor Dr. Juan M. Cancino

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

I N F O R M E   D E   A P R O B A C I O N  
T E S I S   D E   M A G I S T E R

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por la candidata

MARIA LUISA GONZALEZ SEPULVEDA

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias Biológicas.

Patrocinante de Tesis  
Dr. Juan Cancino

  
\_\_\_\_\_

Comisión Informante de Tesis

Dr. Sergio Cabrera

  
\_\_\_\_\_

Dr. Mario Rosenmann

  
\_\_\_\_\_

Dr. Eduardo Tarifeño

\_\_\_\_\_



## DEDICATORIA

A esta maravillosa familia que ha sabido comprender tan diversas etapas de mi vida.

A Daniel, el compañero ejemplar.

A Marcela, por su madurez en el rol de hija mayor.

A Andrea, por la responsabilidad con que ha seguido el camino de las Ciencias Biológicas.

A Paulina, por enfrentar la Universidad con optimismo.

A Carolina y Daniel Cristóbal, que con sus inquietudes de niños, me han hecho volver a la juventud.



## AGRADECIMIENTOS

A la Dirección de Investigación del Instituto Profesional de Osorno, quien financió este trabajo; al Dr. Juan M. Cancino por su inestimable ayuda durante todo el desarrollo del trabajo; al Dr. Mario Rosenmann por sus valiosos aportes en la revisión crítica del manuscrito; a Daniel A. López por su constante apoyo y cooperación en el análisis y discusión de los datos; a María Victoria Vial por la participación en el montaje de los métodos químicos; a mis alumnos y colaboradores directos y a todas aquellas personas que contribuyeron a la realización de este estudio.

## INDICE DE MATERIAS

	Pág.
LISTA DE TABLAS .....	vii
LISTA DE FIGURAS .....	xi
LISTA DE SIMBOLOS, ABREVIATURAS O NOMENCLATURAS ..	xiv
RESUMEN .....	xv
ABSTRACT .....	xviii
INTRODUCCION .....	1
OBJETIVOS .....	5
METODOLOGIA Y MATERIALES .....	7
1.- Presupuesto Energético .....	10
1.1.- Consumo de oxígeno en condiciones estándar .....	10
1.2.- Consumo de oxígeno en condiciones de rutina y actividad .....	12
1.3.- Excreción de amonio .....	12
1.4.- Tasa de ingestión .....	13
1.5.- Evacuación de fecas .....	14
1.6.- Asimilación .....	15
1.7.- Formación de mudas .....	16

1.8.- Disponibilidad de energía para crecimiento ("Scope for growth") .....	17
2.- Aporte de materia orgánica .....	19
2.1.- Defecación .....	19
2.2.- Formación de mudas y aporte de materia orgánica .....	19
2.3.- Aporte de materia orgánica por liberación de productos reproductivos ..	20
2.4.- Aporte indirecto de materia orgánica por mortalidad de las larvas usadas como alimento para <u>A. psittacus</u> .....	22
3.- Curva longitud-peso .....	23
4.- Procedimientos estadísticos .....	24
RESULTADOS .....	25
1.- Determinación del período de aclimatación ....	25
2.- Determinación del período requerido para evaluar la excreción de amonio .....	27
3.- Relación talla vs peso seco de las partes blandas .....	28
4.- Presupuesto energético .....	30
4.1.- Ingestión .....	30
4.2.- Consumo de oxígeno .....	33
4.3.- Eficiencia de ingestión .....	40
4.4.- Excreción de amonio .....	40
4.5.- Evacuación de fecas .....	44
4.6.- Formación de mudas .....	47

4.7.- Eficiencia de asimilación .....	49
4.8.- Tasa de asimilación .....	49
4.9.- Disponibilidad de energía .....	50
5.- Aporte de materia orgánica .....	54
5.1.- Cantidad de materia orgánica aportada por fecas .....	54
5.2.- Aporte de materia orgánica por mudas ...	54
5.3.- Aporte de materia orgánica por libera - ción de productos reproductivos .....	54
5.4.- Aporte de materia orgánica por alimento no ingerido .....	57
DISCUSION .....	66
CONCLUSIONES .....	88
LISTA DE REFERENCIAS .....	92

## LISTA DE TABLAS.

Pág.

## TABLA 1

Condiciones de aclimatación y condiciones experimentales para las determinación de procesos funcionales ..... 9

## TABLA 2

Energía ingerida (C) por ejemplares de A. psittacus sometidos a distintas condiciones experimentales. El largo carino-rostral promedio fue de  $1,83 \pm 0,31$  cm. Para estandarizar los valores a peso seco, se utilizó el valor predicho por la ecuación entregada en la Fig. 3. El peso húmedo promedio de las partes blandas fue de 2,20 g. El valor obtenido de números de larvas promedio ingeridas diariamente fue aproximado al valor entero más próximo ..... 32

## TABLA 3

Consumo de oxígeno peso-específico en ejemplares de A. psittacus mantenidos a distintas condiciones experimentales ..... 37

## TABLA 4

Valores de "t" y significación estadística de comparaciones de las "pérdidas" energéticas por consumo de oxígeno peso-específico entre ejemplares mantenidos a diferentes condiciones experimentales. Se entregan asimismo las diferencias estadísticas de las tallas ..... 38

## TABLA 5

"Pérdidas" energéticas por respiración para cada condición experimental. Valores promedios  $\pm$  D.S., en cal/h x gps. .... 39

## TABLA 6

Valores de "t" y sus probabilidades para comparaciones de metabolismo estándar, de rutina y activo (mg O<sub>2</sub>/h x gms) a 10°C ± 1°C. .... 39

## TABLA 7

Eficiencia de ingestión (cal/ml O<sub>2</sub>) para cada condición experimental. Se utilizaron los promedios de la tasa de ingestión (Tabla 2) y de consumo de oxígeno peso-específico (Tabla 3) ..... 41

## TABLA 8

Valores de "t" y su significancia estadística, para la comparación de las tasas de excreción de amonio y tallas de los ejemplares utilizados en las mediciones a diferentes condiciones de temperatura y alimentación (cálculos con valores indicados en Fig. 8) ..... 43

## TABLA 9

"Pérdidas" energéticas promedio, debidas a la excreción de amonio ..... 43

## TABLA 10

Peso promedio de fecas evacuadas diariamente por ejemplares de *A. psittacus* (largo carino-rostral promedio = 1,75 cm ± 0,5 cm) ..... 45

## TABLA 11

Valores de "t" y su significancia estadística en las comparaciones del aporte de fecas de ejemplares mantenidos bajo distintas condiciones experimentales ..... 45

## TABLA 12

"Pérdidas" calóricas por fecas para cada condición experimental. Los valores fueron calculados a partir de las tasas de evacuación de fecas de la tabla 10 y de los valores calóricos de las fecas .. 46

## TABLA 13

Tasa de asimilación promedio en ejemplares de A. psittacus. Para el cálculo se usaron los valores de tasas de ingestión (Tabla 2) y de eficiencia de asimilación (Fig. 11) ..... 52

## TABLA 14

Disponibilidad de energía para crecimiento (P) y balance energético para cada condición experimental. (Se utilizan sólo los valores promedio para cada proceso componente del presupuesto energético; entre paréntesis se indican los porcentajes de "pérdidas" energéticas). Todos los valores se expresan en cal/h x gps. .... 53

## TABLA 15

Cantidad de materia orgánica (mg peso seco/mes x ejemplar) aportada por fecas, bajo diferentes condiciones experimentales ..... 58

## TABLA 16

Aporte de materia orgánica por mudas (se usan para los cálculos, los valores indicados en el punto 1.5) ..... 59

## TABLA 17

Cantidad de materia orgánica (mg/10<sup>6</sup> individuos, presentes en etapas del desarrollo ontogenético de A. psittacus ..... 59

## TABLA 18

Aporte de materia orgánica por liberación de huevos o nauplio I, para cada condición experimental. Se utilizaron los datos de cantidad de materia orgánica para cada etapa del desarrollo (Tabla 16) ..... 60

## TABLA 19

Tamaños más frecuentes de principales grupos de zooplancteres tanto holo como meroplancteres. Se utilizó como fuente la revisión general de Boltovskoy (1981) y trabajos específicos para cada grupo como: Alhstrom, 1958; Fagetti, 1962; Alvariño, 1965; Boltovskoy, 1965; Arcos, 1976; Carrasco, 1976; Palma, 1976; Mujica, 1979; Uribe et al., 1979; López y Toledo, 1980. Se entrega también el rango de tamaño de las nauplios recién eclosionadas de Artemia (Léger et al, 1986) .....

61

## TABLA 20

Valores promedios  $\frac{\text{N}^\circ \text{ de larvas muertas}}{\text{N}^\circ \text{ de larvas ofrecidas}} \times 100$   
 del índice I  
 y su desviación estándar, par cada condición experimental .....

62

## TABLA 21

Frecuencia de batidos cirrales en ejemplares de A. psittacus mantenidos en acuarios de 40 l. ....

62

## TABLA 22

Cantidad de materia orgánica aportada por alimento no ingerido (larvas de Artemia) por ejemplares adultos de A. psittacus .....

64

## TABLA 23

Cantidad de materia orgánica promedio (mg/ejemplar x mes), por condición experimental). Entre paréntesis se entrega el aporte relativo porcentual de cada fuente de aporte de materia orgánica. Los valores aportados por alimento no ingerido se entregan por separado .....

65

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
FIGURA 1	
Curva de aclimatación a 10°C (▲) y 20°C (●). Se indican los valores promedios $\pm$ la desviación estándar .....	26
FIGURA 2	
Tasa de producción de amonio en acuarios de 1,0 l; temperatura de aclimatación igual temperatura experimental = 19°C; talla media de los ejemplares = 1,98 cm $\pm$ 0,3 cm .....	27
FIGURA 3	
Relación talla largo carino-rostral vs peso seco de las partes blandas en <u>A. psittacus</u> .....	29
FIGURA 4	
Distribución de frecuencia del número de ejemplares de <u>A. psittacus</u> por rango de porcentaje de ingestión (número de larvas de <u>Artemia</u> ingeridas respecto al número de larvas ofrecidas, expresado como porcentaje) para cada tratamiento .....	31
FIGURA 5	
Consumo de oxígeno peso-específico $\pm$ desviación estándar de ejemplares sometidos a distintas condiciones experimentales. En la parte inferior se grafican los valores promedios $\pm$ desviación estándar de la talla (largo carino-rostral) de los ejemplares utilizados para las determinaciones de la tasa respiratoria .....	34

## FIGURA 6

Relación talla (largo carino-rostral) vs consumo de oxígeno peso-específico en ejemplares mantenidos a  $10^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  (temperatura de aclimatación= temperatura experimental) en condiciones estándar..

35

## FIGURA 7

Valores promedio  $\pm$  desviación estándar del metabolismo estándar (ME), metabolismo de rutina (MR) y metabolismo activo (MA), en ejemplares de A. psittacus a  $10 \pm 1^{\circ}\text{C}$  (temperatura de aclimatación= temperatura experimental).

\*\* =  $p < 0,01$  ; \*\*\* =  $p < 0,001$  .....

36

## FIGURA 8

Tasas promedio de excreción de amonio peso-específico, en ejemplares de A. psittacus mantenidos a  $10^{\circ}\text{C}$  y  $20^{\circ}\text{C}$  (temperatura de aclimatación= temperatura experimental, en condiciones de inanición y con alimentación (100%). Se indican también los promedios y desviaciones estándar de las tallas de los ejemplares analizados. Las significancias estadísticas de las diferencias se entregan en la tabla 8 .....

42

## FIGURA 9

Cantidad relativa de materia orgánica (%) de las fecas de ejemplares mantenidos en distintas condiciones experimentales de temperatura y alimentación .....

47

## FIGURA 10

Frecuencia de muda en ejemplares de A. psittacus mantenidos a  $20^{\circ}\text{C}$  con alimentación de 1700 larvas de Artemia / gps x día (c/a) y sin alimentación (s/a) por un período de 40 días. Las flechas señalan el día que ocurrió la muda .....

48

## FIGURA 11

Eficiencia de asimilación (%) de ejemplares mantenidos en distintas condiciones experimentales.

51

FIGURA 12

Cantidad de materia orgánica en huevos, embriones y larvas (nauplio I) de A. psittacus. Se indican además los contenidos relativos de proteínas (P), lípidos (L) y carbohidratos (C), para cada etapa del desarrollo .....

## LISTA DE SIMBOLOS, ABREVIATURAS Y NOMENCLATURAS.

cal	= calorías
cm	= centímetros
r	= coeficiente de correlación
c/a	= con alimentación
D.S.	= desviación estándar
Fig.	= figura
°C	= grado centígrados
g	= gramo
gph	= gramo de peso húmedo
gps	= gramo de peso seco
h	= hora
	+
NH	= ión amonio
	4
L.C.R.	= largo carino-rostral
log.	= logaritmo base 10
m	= metros
um	= micrometros
ug	= microgramos
ml	= microlitros
mg	= miligramos
mm	= milímetros
n	= número de individuos
n.s.	= no significativo
n/min	= número por minuto
O	= oxígeno
	2
p.s.	= peso seco
p	= probabilidad
prot/mgps	= proteína por miligramo de peso seco
s/a	= sin alimentación
ton	= toneladas

## RESUMEN

Tanto la temperatura como la disponibilidad de alimento, modificaron el balance energético de ejemplares adultos del cirripedio balanomorfo, Austromegabalanus psittacus (Molina, 1782), en experimentos realizados en el laboratorio.

Para la evaluación de la cantidad de energía disponible para crecimiento y/o reproducción así como para la estimación de los costos energéticos se midió: tasa de ingestión, consumo de oxígeno, en condiciones estándar, de rutina y actividad; excreción de amonio, evacuación de fecas, formación de mudas, eficiencia de ingestión, tasa y eficiencia de asimilación. Se utilizaron dos condiciones de aclimatación:  $10^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  y  $20^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ . Las condiciones experimentales de temperatura fueron también de  $10^{\circ}\text{C}$  y  $20^{\circ}\text{C}$  y de alimentación de 1700 larvas nauplios de Artemia por gramo de peso húmedo por día (100%) y de 850 larvas por gramo de peso húmedo por día (50%), en un diseño factorial.

La tasa de ingestión de A. psittacus mostró una amplia variación en todos los tratamientos, verificándose un incremento en la energía ingerida al subir la temperatura y aumentar la disponibilidad de alimento. El consumo de oxígeno fue mayor a  $10^{\circ}\text{C}$  que a  $20^{\circ}\text{C}$ , para cualquier

condición de alimentación. Una mayor alimentación significó un aumento de las "pérdidas" energéticas por respiración. No obstante, el metabolismo de rutina no fue estadísticamente distinto del metabolismo estándar, pero el metabolismo activo fue significativamente mayor. El período de aclimatación, establecido por la compensación de la tasa respiratoria, no evidenció diferencias en su extensión (aproximadamente 15 días) a distintas temperaturas, pero tanto en la fase de respuesta aguda, como en la fase de compensación fue mayor el consumo de oxígeno a 10°C que a 20°C.

La eficiencia de ingestión, fue más dependiente de las variaciones de temperatura que de alimento (calculada sobre los valores promedio de la tasa de ingestión y del consumo de oxígeno peso-específico, para cada condición experimental). Las "pérdidas" energéticas por excreción de amonio fueron muy inferiores a las producidas por respiración, siendo máximas a 10°C e inanición. A pesar de que los tratamientos modificaron la tasa de defecación no se observó tendencias claras. Las "pérdidas" energéticas por mudas fueron despreciables. La eficiencia de asimilación disminuyó con la temperatura. Lo inverso ocurrió con la tasa de asimilación debido al efecto de la temperatura y el alimento, en la tasa de ingestión.

Como consecuencia de los resultados anteriores A. psittacus mostró una máxima disponibilidad de energía

para crecimiento y/o reproducción a 20°C y 100% de alimentación. A 10°C y 50% de alimentación, el balance energético fue negativo; pero en todas las otras condiciones experimentales el balance energético fue positivo. Las "pérdidas" energéticas se debieron principalmente a la respiración, cuyo costo fluctuó entre el 52,66% y el 78,24% de la energía ingerida.

Se evaluó también el efecto de la temperatura y la alimentación en el aporte de materia orgánica al ambiente por agregados de A. psittacus. Cuando la alimentación fue de 100%, el mayor aporte de materia orgánica se debió a defecación. A menor disponibilidad de alimento, el factor más importante fue la liberación de productos reproductivos. A 10°C fue importante la cantidad de materia orgánica aportada por alimento no ingerido (larvas muertas o mutiladas), pero ello no dependió de la frecuencia de los batidos cirrales.

La formación de mudas, tuvo una importancia menor. La cantidad de materia orgánica total entregada por cada ejemplar adulto, fluctuó entre 53,79 mgps/mes a 113,85 mgps/mes.

Los resultados son discutidos, en función de la información ecofisiológica disponible en la literatura para otros organismos sésiles intermareales o de la zona submareal somera y presentados en 23 tablas y 12 figuras.

## ABSTRACT

In experiments carried out in the laboratory, the energy budget of adult individuals of the cirriped barnacle, Austromegabalanus psittacus (Molina, 1782), was modified by the temperature as well as by food availability.

In order to determine the amount of energy available for growth and/or reproduction diverse metabolic cost were measured. Energy inputs determined include ingestion rate, ingestion efficiency and absorption efficiency. The energy outputs measured include those due to oxygen consumption (in routine, active and standard conditions) ammonia excretion, defecation and molting.

The determinations were carried out using barnacles acclimated to two temperature and two feeding regimes. The temperature used were  $10 \pm 1$  and  $20 \pm 1$  degrees centigrades while the feeding regimes include offering daily 1700 newly hatched nauplii larvae of Artemia per gramme of barnacle flesh wet weight (100%) and 850 larvae per gramme of barnacle (50%); starved barnacles were used to determine the standard metabolic rates.

Austromegabalanus psittacus showed a highly variable ingestion rate and an increasing energy ingestion as temperature and food availability increases. The oxygen consumption was higher at  $10^{\circ}\text{C}$  than at  $20^{\circ}\text{C}$ , for any food

condition. Higher food availability increased the energetic losses through respiration. The routine metabolism was not statistically different from the standard metabolism, but the active metabolism was significantly higher. Acclimation to the experimental conditions, measured through compensation of metabolism, took 15 days at both temperatures. The oxygen consumption was higher at 10 than at 20°C both in the phase of acute response and in the compensatory one.

The ingestion efficiency, calculated using the average values of ingestion rate and the average weight specific oxygen consumption for each experimental treatment was more dependent on the temperature than on food availability. The energetic losses through ammonia excretion were lower than those due to respiration. Ammonia excretion was higher at 10°C and in absence of food. Although feces production was modified by treatments, no clear tendencies were observed with regards to temperature and food regime. The energetic losses through molting were insignificant. The assimilation efficiency did not varied with temperature, but the assimilation rate increased both with temperature and food levels.

As a consequence of the above results A. psittacus showed a higher scope for growth/or reproduction at 20°C and with the higher food ration offered. At 10°C and 50% food ration the energy balance was negative, but on all the other

experimental conditions the energy balance was positive. The energetic losses were mainly due to respiration and ranged from 55,66% to 78,24% of the total energy ingested.

The effects of temperature and food availability on the organic matter apported to the environment by A. psittacus were also evaluated. At 100% food-ration, the main contribution of organic matter was due to feces. At a lower food availability, the most important factor was the release of reproductive products. At 10°C the amount of organic matter produced by uneaten food (dead or damaged larvae) was important, but this does not depend on cirral beating frequency.

Molting was less important as a source of organic matter than the other processes mentioned above. The total organic matter apported to the environment by every adult individual, ranged from 53,74 to 113,85 mg of dry matter per month.

The results reported for A. psittacus are discussed and compared with the ecophysiological information found in the literature for other sessile intertidal or shallow subtidal species and shown in 23 tables and 12 figures.

## INTRODUCCION

El cirripedio Austromegabalanus psittacus, (Molina, 1782), constituye una especie común en la zona intermareal inferior y submareal somera del sur de Chile (Nillson-Cantell, 1957). Alcanza grandes dimensiones y suele formar extensos bancos. Posee importancia comercial, extrayéndose, en los últimos años, un promedio de alrededor de 1000 ton anuales (Estadísticas de SERNAP, 1970-1986), las cuales son comercializadas principalmente en fresco. A. psittacus tiene expectativas como especie potencialmente cultivable por cuanto presenta una tasa de crecimiento alta, facilidad para la obtención de juveniles y cultivo de larvas, alta productividad y tecnologías para su mantención sencillas y baratas (López, et al, 1988b). Por otro lado, es un competidor importante en el cultivo de mitílicos y ostréidos, siendo un incrustante conspicuo en la mayor parte de las superficies sumergidas.

No obstante la importancia de esta especie, la información biológica disponible es escasa, lo que es una situación general para las especies endémicas de la costa chilena. Tiene particular relevancia el estudiar el

presupuesto energético para el eventual establecimiento de cultivos o para el diseño de prácticas de repoblación (Programa Nacional de repoblación y cultivo para el desarrollo del Subsector Pesquero Artesanal, 1988).

El éxito de una especie en un hábitat de particulares condiciones ambientales, depende de sus capacidades funcionales; ello es relevante a su vez para la interpretación de patrones ecológicos como la producción de una población, en términos de flujo energético (Navarro y Winter, 1982).

Por otro lado, muchos invertebrados sésiles o pocos móviles forman bancos, en que altas densidades de individuos y/o biomasa cubren grandes extensiones. Ello puede determinar que por diversos procesos se aporten altas cantidades de materia orgánica, que son liberadas por el organismo al medio, lo que podría tener efectos en la columna de agua, sobre las restantes especies bentónicas o en los sedimentos (Mann, 1982; Kautsky, 1981; Kautsky y Evans, 1987). La cantidad de materia orgánica liberada, así como la importancia relativa de sus fuentes (fecas, mudas o productos reproductivos) pueden variar de acuerdo a las condiciones ambientales.

Los estudios de presupuestos energéticos y de aporte de materia orgánica junto con ser importantes para entender el funcionamiento de los sistemas naturales, pueden ser realizados en forma paralela.

Parte de la información necesaria para determinar el balance energético puede ser también utilizada para estimar fuentes y volúmenes de aporte de materia orgánica.

Este trabajo determina las variaciones que se producen en el presupuesto energético de *A. psittacus* debido a la temperatura y disponibilidad de alimento. Igualmente establece el aporte relativo de cada proceso biológico que entrega materia orgánica al medio y las variaciones que se producen en función de los parámetros mencionados: la temperatura y de la disponibilidad de alimento.

El conocimiento de las capacidades funcionales de invertebrados marinos permite entender sus respuestas a la variabilidad ambiental y puestas en un contexto ecológico, asegura mejores interpretaciones de las relaciones que se establecen con el ambiente físico y con otras especies. Particularmente la integración de los procesos fisiológicos en un presupuesto energético, esto es la distribución de la energía incorporada con los alimentos en energía de producción (crecimiento y reproducción) y "pérdidas" energéticas (respiración y excreción entre otras), permite establecer el efecto de diversos factores ambientales en la energía relativa destinada a cada proceso. Dependiendo de las condiciones ambientales pueden suceder las siguientes situaciones:

- a) Que el balance energético sea positivo, negativo o cero. Será positivo cuando exista una ganancia neta de energía del ambiente, negativo si la utilización energética supera a la entrada de energía y cero si la "ganancia" neta de energía es igual a la "pérdida".
- b) Que los valores de cada uno de los componentes de la fórmula de balance energético cambien y así la importancia relativa de cada uno de los procesos involucrados en ella.

Para organismos filtradores, intermareales o submareales someros, los principales factores ambientales que modifican el presupuesto energético son: la temperatura (Griffith, 1981; Newell *et al.*, 1977) y la cantidad y tipo de alimento (Navarro y Winter, 1982; Griffith y King, 1979).

Se plantea la hipótesis que la temperatura y la cantidad de alimento, modifican el signo del balance energético y la importancia relativa de los componentes de la fórmula del presupuesto energético.

## OBJETIVOS

### OBJETIVOS GENERALES

- a) Verificar el efecto de factores ambientales sobre el presupuesto energético de A. psittacus.
- b) Determinar las concentraciones y fuentes de origen de la materia orgánica liberada al medio por agregados de A. psittacus.

### OBJETIVOS ESPECIFICOS

- a) Determinar el efecto de la temperatura sobre el consumo de oxígeno, excreción de amonio, tasa de ingestión y tasa de asimilación.
- b) Determinar el efecto de la concentración de alimento sobre la tasa de ingestión y tasa de asimilación.

- c) Establecer la disponibilidad de energía para actividad, a diferentes condiciones de aclimatación y experimentales.
  
- d) Establecer la disponibilidad de energía para crecimiento y/o reproducción.
  
- e) Estimar el aporte de materia orgánica por defecación por mudas y por productos reproductivos.
  
- f) Verificar el período de aclimatación a distintas temperaturas.
  
- g) Determinar el período requerido para efectuar las mediciones de excreción de amonio, por evaluación de la respuesta de la excreción de amonio, a la concentración de amonio en el agua.
  
- h) Establecer la curva de talla en relación a peso seco de las partes blandas, para la estandarización de las mediciones realizadas.

## METODOLOGIA Y MATERIALES

Los ejemplares de *A. psittacus* utilizados en los experimentos fueron recolectados en la zona submareal somera (1,5 m a 9 m de profundidad) de Punta Metri (41°36'S; 72°42'W), mediante buceo semiautónomo. Para ello se utilizaron ganchos para desprender los agregados, cuidando de provocar el menor daño; además se emplearon ejemplares adheridos a sistemas flotantes ubicados en este mismo sitio.

Los ejemplares fueron transportados al laboratorio en cámaras térmicamente aisladas y en una atmósfera saturada de vapor de agua. Se ubicaron luego en acuarios de 60 l, con recambio diario de agua en las condiciones de aclimatación correspondientes. Previamente las placas murales fueron raspadas con una escobilla fina a fin de eliminar epibiontes y sedimentos. Tanto para la determinación del presupuesto energético como para el estudio del aporte de materia orgánica, se consideraron dos condiciones diferentes de temperatura y dos de alimentación (Tabla 1).

Las mediciones se efectuaron en condiciones tales que la temperatura experimental fuese igual a la temperatura de aclimatación; ello fue necesario para medir tasas fisiológicas máximas. Para ello se efectuaron

determinaciones de la tasa de excreción de amonio y de consumo de oxígeno, en animales en inanición a temperaturas de aclimatación de 10°C y 20°C y a varias temperaturas experimentales.

Las temperaturas elegidas corresponden aproximadamente al rango térmico promedio de las condiciones de verano e invierno, del agua superficial, existente en el lugar de la recolección de los ejemplares. Los promedios mensuales fluctuaron entre 10,23°C en agosto y 17,36°C en enero (Vergara, 1988). Se utilizaron larvas recién eclosionadas de Artemia como alimento porque éstas han sido usadas satisfactoriamente en otros cirripedios (Ritz y Crisp, 1970). Dado que no existen antecedentes previos de alimentación para A. psittacus se proporcionaron 1700 larvas de Artemia por gramo de peso húmedo de las partes blandas por día, que es aproximadamente la tasa de ingestión media determinada en otras especies de cirripedios (Ritz y Crisp, 1970). El 50% de esta cantidad fue considerada como una alimentación subóptima.

En todos los experimentos se efectuaron al menos tres replicaciones, considerándose para ello ejemplares de talla y madurez sexual semejante. La talla, se determinó a través del largo carino-rostral, medida máxima del diámetro opercular, que es independiente de las restricciones de sustrato (López, D, com. pers).

TABLA 1

Condiciones de aclimatación y condiciones experimentales para las determinaciones de procesos funcionales.

CONDICIONES DE ACLIMATACION	CONDICIONES	EXPERIMENTALES
	TEMPERATURA	(1) ALIMENTACION
10°C ± 1°C	a) 10°C ± 1°C	1700 larvas de <u>Artemia</u> recién eclosionadas/g de peso húmedo de partes blandas x día.
	b) 10°C ± 1°C	50% de a).
20°C ± 1°C	a') 20°C ± 1°C	1700 larvas de <u>Artemia</u> recién eclosionadas/g de peso húmedo de partes blandas x día.
	b') 20°C ± 1°C	50% de a').

(1) Las condiciones experimentales de alimentación serán referidas como 100% y 50% de alimentación respectivamente.

## 1.- PRESUPUESTO ENERGETICO

El presupuesto energético corresponde al balance de la energía incorporada con el alimento en relación a las "pérdidas" energéticas y a la energía destinada a crecimiento y reproducción. Los principales procesos de "pérdidas" de energía son:

- a) metabolismo energético, posible de medir como tasa respiratoria.
- b) excreción de amonio.
- c) defecación.
- d) eliminación de mudas.

Para la determinación de la energía destinada a crecimiento y reproducción debe calcularse la asimilación.

### 1.1.- CONSUMO DE OXIGENO EN CONDICIONES ESTANDAR

Las determinaciones de consumo de oxígeno se efectuaron individualmente en cubetas de vidrio de 145 ml y 270 ml, en agua de mar filtrada a 0,45  $\mu$ m, utilizando un oxigenómetro WTW-530, con ajuste automático para salinidad y temperatura y con una precisión de 0,01 mg/l.

Los ejemplares fueron mantenidos sin

alimentación previo al análisis. Las cubetas se colocaron en un baño termorregulado Lauda de 0,1°C de precisión, a la temperatura experimental correspondiente. El período de aclimatación a 10°C y 20°C se calculó efectuando una determinación inicial y luego determinaciones diarias de la respuesta aguda en ejemplares de entre 1,82 cm y 2,25 cm de largo carino-rostral, hasta que se registró compensación de la tasa metabólica. Este período fue utilizado en todas las determinaciones realizadas, como período de aclimatación.

El período de medición no excedió el tiempo requerido para alcanzar presiones parciales de oxígeno inferiores a 60%. Los valores obtenidos fueron corregidos por el eventual consumo de oxígeno de la carga bacteriana de las placas murales de los ejemplares. Para ello, a conchas aisladas vacías de ejemplares de igual tamaño y mantenidas en idénticas condiciones que los animales experimentales, les fue medido también el consumo de oxígeno. Además se descontó el consumo de oxígeno del instrumento, haciendo blancos con agua de mar filtrada. La información obtenida fue expresada, en cada caso, como consumo de oxígeno peso específico por hora. Para el cálculo del presupuesto energético los valores fueron expresados en términos calóricos, usando el índice oxicalórico de Thompson y Bayne (1974) de:

$$1 \text{ ml O}_2 = 4,75 \text{ cal.}$$

## 1.2.- CONSUMO DE OXIGENO EN CONDICIONES DE RUTINA Y ACTIVIDAD

Se consideraron como condiciones de rutina, las exhibidas por los ejemplares en presencia de alimento (Thompson y Bayne, 1972; Bayne *et al.*, 1973). Estos fueron mantenidos por tres días con un régimen de 1700 larvas de Artemia por gramo de peso húmedo de las partes blandas por día. Los procedimientos fueron iguales a los descritos en el punto 1.1. La diferencia entre consumo de oxígeno en condiciones de rutina y la estándar, fue expresada como disponibilidad de energía para actividad y mide el efecto "puro" de la actividad, independiente del alimento. El rango de talla de los ejemplares utilizados para medir respiración fue de 1,30 cm a 2,24 cm de largo carino-rostral. También se midió el metabolismo de ejemplares mantenidos en inanición y a los cuales se les suministró alimento en el momento de la medición (metabolismo activo).

## 1.3.- EXCRECION DE AMONIO.

La excreción de amonio fue medida a 10°C y 20°C, en ejemplares mantenidos en ayuno y alimentados por 48 h con 1700 larvas nauplios de Artemia recién eclosionadas

por gramo de peso húmedo por día. Se usó el método de Solorzano (1969) que se basa en la acción del indofenol hipoclorito a pH alto con el amonio eliminando con citrato la interferencia del magnesio y calcio. Los ejemplares se ubicaron individualmente en agua de mar filtrada por filtros Millipore de 0,45 um en cubetas de 250 ml o 400 ml, según su talla. Se determinó una curva de producción de amonio, efectuándose mediciones cada 10 minutos, para establecer el período óptimo para la obtención de las muestras. Esto fué necesario ya que la producción de amonio baja al aumentar la concentración de este compuesto en el medio, porque produce efectos tóxicos que modifican las respuestas metabólicas (Colt y Amstrong, 1981); por este motivo todas las determinaciones se efectuaron dentro de este período. Las tasas de excreción de amonio, para cada condición experimental, fueron valoradas energéticamente por el coeficiente entregado por Elliot y Davison (1975) de:

$$1 \text{ mgNH} \begin{matrix} + \\ 4 \end{matrix} = 5,94 \text{ cal.}$$

#### 1.4.- TASA DE INGESTION

Las cuantificaciones de alimentación fueron realizadas en ejemplares de entre 1,70 cm y 2,20 cm, ubicados en acuarios de 1 l, con recambio de agua y aireación constante. Se efectuaron controles diarios, por

un período de 4 días. Se evaluó, en cada ocasión, el número de larvas de Artemia ingeridas y las que permanecieron en el acuario, ya sea vivas, muertas o mutiladas. Por la alta variabilidad existente, se efectuó la distribución de frecuencia de la ingestión, expresada como porcentaje del número de larvas ofrecidas. Se comparó también, para los diversos tratamientos, el número relativo de individuos, respecto a todos los animales experimentales usados para cada tratamiento, que hubiesen consumido más del 90% de las larvas ofrecidas. El valor promedio de larvas ingeridas por ejemplar fue calculado en términos calóricos, utilizando el coeficiente de 1 mg de peso seco de larva = 4,17 cal. Este fue determinado en una bomba calorimétrica adiabática Parr modelo 1242,- con 2 replicaciones.

La eficiencia de ingestión fue definida, de acuerdo a Newell (1979) como:

$$\text{Eficiencia de ingestión} = \frac{\text{tasa de ingestión}}{\text{consumo de oxígeno-peso específico/ h}}$$

#### 1.5.- EVACUACION DE FECAS

Ejemplares de semejante talla se ubicaron en acuarios individuales de 1 l con recambio diario de agua de mar filtrada y aireación constante, para cada una de las

condiciones experimentales.

Cada 12 horas las fecas fueron recolectadas con una jeringa provista de un portafiltro de policarbonato y un filtro de fibra de vidrio de 25 mm de diámetro. Los filtros fueron colocados en una estufa de secado a 75°C hasta obtener peso constante, el que se determinó en una balanza analítica de 0,0001 g de precisión. Luego se transfirieron a una mufla a 475°C por 4 horas y la cantidad de materia orgánica de las fecas se determinó por el método de ignición (Conover, 1966). Los valores obtenidos fueron expresados como cantidad de materia orgánica por gramo de fecca. En cada situación se efectuaron los controles por un mínimo de 4 días.

#### 1.6.- ASIMILACION.

La eficiencia de asimilación se estimó por el método de Conover (1966):

$$\text{Eficiencia de asimilación} = \frac{F - E}{(1-E)F} \times 100$$

donde:

F = peso seco de nauplios de Artemia menos el contenido de cenizas de las larvas.

E = peso seco de fecas menos contenido de cenizas de fecas.

Para ello se determinó el contenido de cenizas y materia orgánica de las larvas de Artemia. Una cantidad

conocida de éstas, fue pesada, luego se secó en una estufa a 75°C hasta obtener peso constante y se sometió a ignición en una mufla a 475°C por 4 horas.

El cálculo de la eficiencia de asimilación por este método presenta la ventaja de que puede efectuarse con cantidades pequeñas de fecas y no se requiere que la recolecta de ellas sea cuantitativa. Sin embargo, supone que sólo la materia orgánica es afectada por los procesos digestivos (Widdows y Bayne, 1971).

La tasa de asimilación será igual a:

Tasa de eficiencia            tasa de  
asimilación = de asimilación x ingestión (Griffith, 1981).

La tasa de asimilación fue convertida en valores energéticos, de acuerdo a los valores calóricos obtenidos de determinaciones calorimétricas de larvas de Artemia recién eclosionadas.

#### 1.7.- FORMACION DE MUDAS.

Ejemplares de A. psittacus, previamente aclimatados, se mantuvieron por alrededor de 40 días, en acuarios individuales de 1,0 l, bajo las condiciones experimentales indicadas en la tabla 1. Además se evaluó la formación de mudas en ejemplares en inanición. Se efectuaron controles y recambios de agua, diariamente. Se consideró

iniciado el proceso de evaluación de la frecuencia de muda, para cada tratamiento, al formarse la primera muda. Con una pinza se recolectaron las mudas formadas por cada ejemplar, colocándose sobre un filtro de fibra de vidrio de 25 mm de diámetro. Luego se secaron a 75°C, previo lavado en agua destilada, determinándose el contenido de materia orgánica y de cenizas por el método de ignición (Conover, 1966). El valor calórico fue determinado para grupos de mudas producto de un mismo tratamiento experimental, en una bomba calorimétrica Parr.

#### 1.8.- DISPONIBILIDAD DE ENERGIA PARA CRECIMIENTO ("scope for growth").

Este concepto consideró, en su formulación original, sólo las "pérdidas" por respiración (Warren y Davis, 1967), siendo la diferencia entre la energía neta producto de la asimilación y las "pérdidas" energéticas por respiración:

disponibilidad de energía para crecimiento = energía total asimilada - energía perdida por respiración

Pg = A - R

(Newell, 1979; Griffith y King, 1979)

donde:

$$A = C - (F + U + R) = P_g + P_r$$

Energía neta asimilada = Energía consumida en los alimentos - "Pérdidas" energéticas por fecas (F), amonio (U) y respiración (R) = Energía disponible para crecimiento (P<sub>g</sub>) y reproducción (P<sub>r</sub>)  
(Newell, 1979)

Los datos obtenidos se entregaron según la fórmula de balance energético (Ricker, 1968), expresados en términos calóricos:

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

donde:

P = balance energético; energía disponible para crecimiento y/o reproducción; C = energía del alimento consumido; F = energía "perdida" por las fecas; R = energía metabólica cuantificada como consumo de oxígeno; M = energía "perdida" por mudas; U = energía "perdida" por excreción de amonio. Cabe hacer notar que comparando ambas situaciones, P = A.

Los valores determinados para los distintos componentes del presupuesto energético son válidos para las condiciones experimentales de aclimatación indicadas en la tabla 1.

## 2.- APORTE DE MATERIA ORGANICA.

Los agregados de *A. psittacus* aportan materia orgánica al medio, a través de los siguientes mecanismos:

- a) defecación.
- b) liberación de mudas.
- c) liberación de productos reproductivos.
- d) aporte indirecto de materia orgánica por mortalidad del alimento no ingerido.

### 2.1.- DEFECACION.

El aporte de materia orgánica por fecas fue calculada a partir de los experimentos señalados en el punto 1.5.

### 2.2.- FORMACION DE MUDAS Y APORTE DE MATERIA ORGANICA POR MUDAS.

Se utilizaron los mismos procedimientos señalados en el punto 1.7. Estos fueron expresados como número de mudas por mes, determinándose además la periodicidad media y su desviación. Los valores de materia orgánica se expresaron en mg por ejemplar. Con ello se verificó el aporte de materia orgánica por mes, proveniente de mudas (M.O.):

M.O = cantidad promedio de materia orgánica por muda x número de mudas por mes.

### 2.3.- APORTE DE MATERIA ORGANICA POR LIBERACION DE PRODUCTOS REPRODUCTIVOS.

En los cirripedios balanomorfos las larvas son liberadas normalmente como nauplio I. Bajo condiciones ambientales desfavorables, pueden existir liberaciones de huevos o embriones. En este estudio, para la determinación del aporte de materia orgánica por productos reproductivos se consideraron ambas situaciones. Se efectuó una estimación de la fecundidad de acuerdo a la talla, contándose el número de huevos, embriones o nauplios presentes en lamelas ovíferas de ejemplares maduros. Las lamelas ovíferas se obtuvieron por cirugía. El contaje de huevos se efectuó con una pipeta Stempel, previa eliminación del tejido conjuntivo con proteasas y/o agitación mecánica.

El aporte de materia orgánica por reproducción (M.O.R) se calculó del siguiente modo:

$$\text{M.O.R.} = \left( \begin{array}{l} \text{Fecundidad media} \\ \text{(en millones de} \\ \text{larvas o huevos)} \end{array} \right) \times \left( \begin{array}{l} \text{N}^\circ \text{ de liberaciones} \\ \text{de larvas (o} \\ \text{huevos)/ejemplar} \\ \text{x año} \end{array} \right) \times \left( \begin{array}{l} \text{Contenido} \\ \text{total de} \\ \text{proteínas} \\ \text{lípidos y carbohidratos} \\ \text{por millón de huevos o} \\ \text{larvas.} \end{array} \right)$$

Para el análisis químico, las lamelas ovíferas se mantuvieron a  $-15^{\circ}\text{C}$  hasta el momento de su utilización. Se tomó una fracción que se lavó con agua de mar filtrada y

luego con agua destilada sobre un tamiz de 37  $\mu$ m. Con ella se realizó una suspensión. De ésta se tomó un volumen conocido, se homogenizó en un homogenizador manual de vidrio. La extracción de la fracción lipídica se efectuó por el método de Holland y Gabbott (1971) que se basa en la propiedad de los lípidos de disolverse en una mezcla 1:2 de cloroformo : metanol y se analizó por el método de Marsh y Weinstein (1966) que se basa en la dificultad ofrecida al paso de luz por la carbonización de la materia orgánica con ácido sulfúrico. La determinación de proteínas se efectuó directamente del extracto por el método de Lowry *et al.*, (1951) usando albúmina de bovino como estándar, que se basa en la reacción del reactivo de Biuret con los enlaces peptídicos y con la acción del reactivo fosfomolibdico - fosfotungsténico con los aminoácidos tirosina y triptofano. Los carbohidratos fueron extraídos por el método de Holland y Gabbott (1971) que se basa en la precipitación de las proteínas con ácido tricloroacético dejando los carbohidratos en el sobrenadante los que fueron analizados por el método de Folin y Malmros (1979) que se basa en la propiedad reductora de los monosacáridos en medio alcalino. Las determinaciones se efectuaron en tres estados de desarrollo: a) óvulos sin fertilizar, con protoplasma finamente granular y glóbulos de grasas; b) embriones con segmentación clara y c) larva nauplio I, liberada de la cápsula del huevo pero aún dentro de la cavidad corporal del progenitor.

2.4.- APOORTE INDIRECTO DE MATERIA ORGANICA POR MORTALIDAD DE LAS LARVAS USADAS COMO ALIMENTO PARA A. psittacus.

En los experimentos de determinación de ingestión, se evaluó el efecto de A. psittacus sobre las larvas de Artemia usadas como alimento, ya que una fracción de las larvas no ingerida murieron y con ello contribuyeron al aporte de materia orgánica al medio. Junto a los acuarios individuales indicados en el punto 1.4 se colocaron acuarios controles con larvas Artemia pero sin ejemplares de A. psittacus. Se determinó un índice (I) que midió porcentualmente el estado de las larvas de Artemia no ingeridas:

$$I = \frac{\text{N}^\circ \text{ de larvas de } \underline{\text{Artemia}} \text{ muertas o mutiladas en todo el período.}}{\text{N}^\circ \text{ de larvas ofrecidas.}} \times 100$$

Los valores obtenidos se transformaron a cantidad de materia orgánica, usando la concentración media de materia orgánica de las larvas, (suma de proteínas, carbohidratos y lípidos), usándose para la determinación de estos compuestos, los métodos ya descritos, en el punto anterior.

Paralelamente, en acuarios de 60 l, a temperatura constante y sin recambio de agua se midió con un cronómetro el número de batidos cirrales por minuto a  $8^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$  y  $15^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ , a fin de determinar la relación entre la frecuencia de batidos cirrales y la temperatura. Con ello se



rostral) vs peso seco de las partes blandas. Para ello se midió el largo carino-rostral en 45 ejemplares de entre 4,3 mm y 47 mm, con una precisión de 0,01 mm; posteriormente se extrajo por cirugía, todas las partes blandas las que se introdujeron en una estufa Orsa a  $73^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ , hasta que su peso se hizo constante. Luego se verificó el peso con una balanza Sartorius de 0,0001 g de precisión. Los valores fueron ajustados por la ecuación:

$$\text{PS} = a + \text{LCR}^b$$

donde:

P.S.= peso seco de partes blandas en miligramos.

LCR = largo carino-rostral en mm.

b = pendiente.

a = intercepto.

Se calculó también el coeficiente de correlación (Sokal y Rolph, 1969).

#### 4.- PROCEDIMIENTOS ESTADÍSTICOS

Para la comparación de los tratamientos se utilizaron los valores promedios y sus desviaciones, determinándose las diferencias a través de la prueba de "t" para medias (Sokal y Rolph, 1969). Previo a la comparación de las tasas, se aseguró, por el mismo método, que no existieran diferencias estadísticas significativas entre las tallas (largo carino-rostral), de los ejemplares en los cuales se habían efectuado las determinaciones.

## RESULTADOS

### 1.- DETERMINACION DEL PERIODO DE ACLIMATACION

Tanto a 10°C como a 20°C, el período de aclimatación fue de aproximadamente 15 días (Fig 1). Durante este lapso de tiempo la tasa metabólica peso-específico declinó exponencialmente, verificándose compensación a partir del día quince, desde el momento en que los ejemplares fueron ubicados en los acuarios. Por ello, previo a cada tratamiento, todos los ejemplares utilizados en los experimentos se mantuvieron a condiciones constantes por quince días. Si bien la temperatura no provocó diferencias en la extensión del período de aclimatación, la tasa respiratoria, tanto durante la fase de respuesta aguda como en la fase de compensación fue mayor a 10°C que a 20°C (Fig. 1).

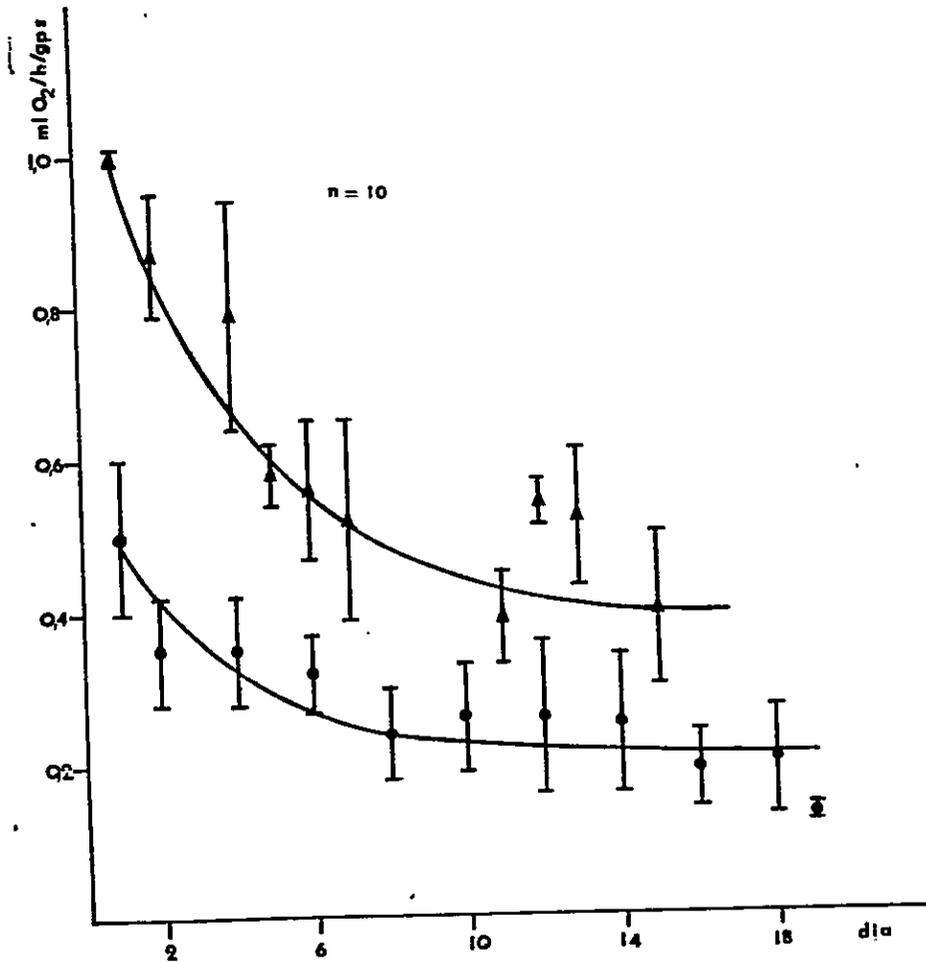


Fig. 1. Curva de aclimatación a 10°C (▲) y 20°C (●).  
Se indican los valores promedio ± la desviación estándar

$$10^{\circ}\text{C}: \log \text{ consumo de oxígeno peso-específico (ul O /h x gps)} = 3,02 - 0,324 \log \text{ tiempo (días)}$$

$$r = -0,919 \quad 2$$

$$20^{\circ}\text{C}: \log \text{ consumo de oxígeno peso-específico (ul O /h x gps)} = 2,688 - 0,296 \log \text{ tiempo (días)}$$

$$r = -0,951 \quad 2$$

## 2.- DETERMINACION DEL PERIODO REQUERIDO PARA EVALUAR LA EXCRECION DE AMONIO

Para determinar el periodo necesario para medir la excreción de amonio, se evaluó el lapso en que la producción de amonio no decae por efecto de la concentración de amonio acumulada en el agua. Al estandarizar la cantidad de amonio excretado por unidad de tiempo, las mayores tasas se obtuvieron aproximadamente a los 30 minutos (Fig. 2).

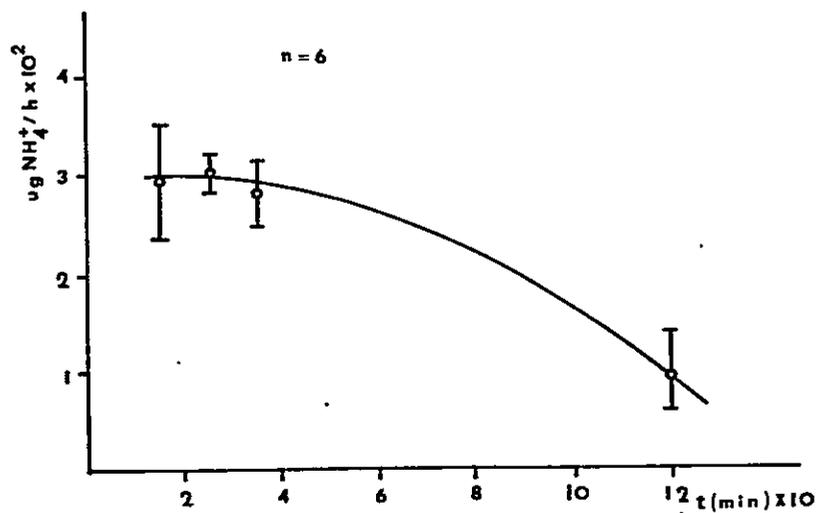


Fig. 2. Tasa de producción de amonio en acuarios de 1,0 l; temperatura de aclimatación = temperatura experimental =  $19^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ ; talla media de los ejemplares =  $1,98 \text{ cm} \pm 0,3 \text{ cm}$ .

3.- RELACION TALLA vs PESO SECO DE LAS PARTES BLANDAS

La relación entre el largo carino-rostral y el peso seco de las partes blandas fue ajustada por la ecuación:

$$P.S. = 0,037 \times LCR^{3,24}$$

P.S. = peso seco de las partes blandas en mg.

LCR = largo carino-rostral en mm.

El coeficiente de correlación fue de  $r = 0,90$  ( $p < 0,05$ ) (Fig. 3).

Todos los valores de las tasas peso-especifica fueron calculados con esta ecuación, a partir de las medidas del largo carino-rostral de los ejemplares.

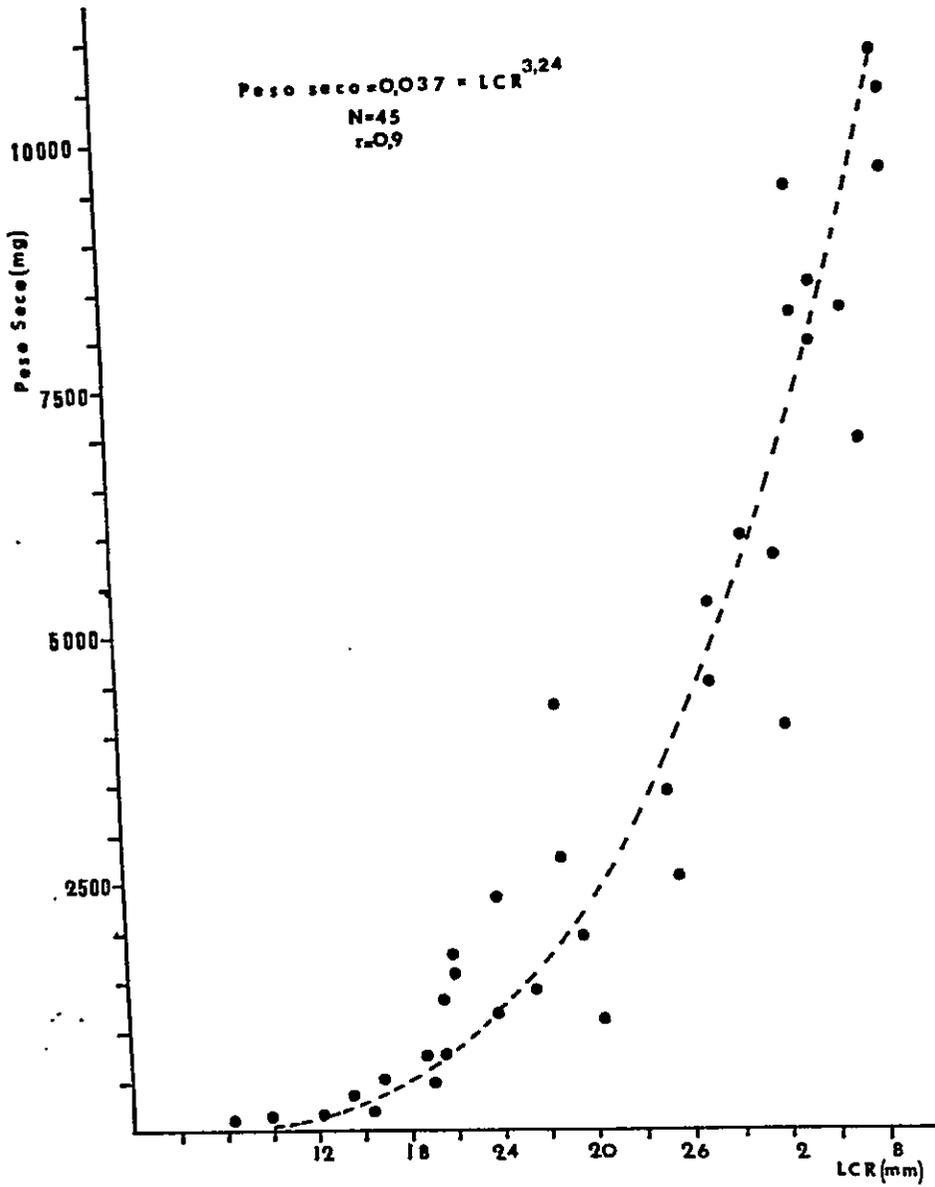


Fig. 3. Relación talla largo carino-rostral vs peso seco de las partes blandas en *A. psittacus*.

#### 4.- PRESUPUESTO ENERGETICO

##### 4.1.- INGESTION

La tasa de ingestión mostró una amplia variación en todos los tratamientos (Fig. 4). La temperatura influenció el consumo, pues a 10°C, cuando la alimentación fue del 50% ningún ejemplar consumió sobre el 90% de las larvas de Artemia ofrecidas. A 100% de alimentación, lo hizo el 15,38%. Sin embargo, a 20°C, con 50% de alimentación el 79,92% de los ejemplares consumieron sobre el 90% de las larvas ofrecidas y con 100% de alimentación, lo hizo el 69,23% de los individuos (Fig. 4).

La ingestión promedio para el cálculo de la energía ingerida en cada condición experimental, fue determinada a partir del porcentaje de larvas nauplios recién eclosionadas consumidas respecto a las larvas ofrecidas (Tabla 2). Las larvas recién eclosionadas tuvieron un valor calórico de 4170 calorías por gramo de peso seco, teniendo un peso individual promedio de  $1,13 \times 10^{-5}$  g. De este modo una larva recién eclosionada de Artemia aportó  $4,71 \times 10^{-2}$  cal.

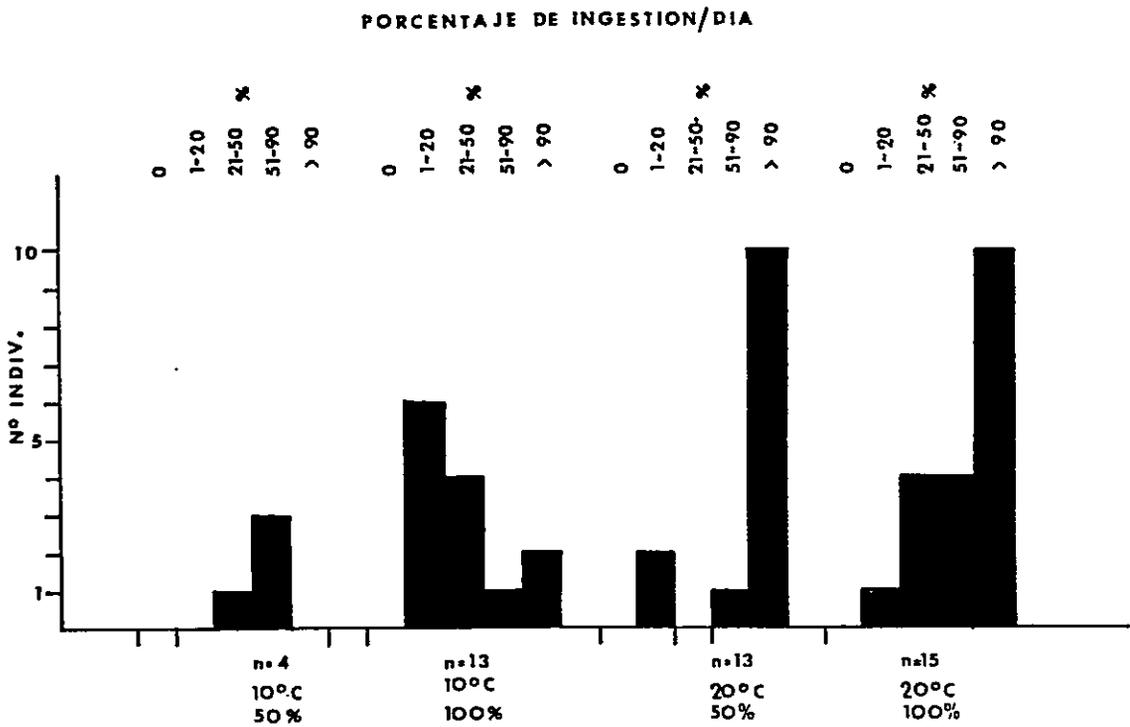


Fig. 4. Distribución de frecuencia del número de ejemplares de *A. psittacus* por rango de porcentaje de ingestión (número de larvas de *Artemia* ingeridas respecto al número de larvas ofrecidas, expresado como porcentaje) para cada tratamiento.

TABLA 2

Energía ingerida (C) por ejemplares de A. psittacus sometidos a distintas condiciones experimentales. El largo carino-rostral promedio fue de  $1,83 \pm 0,31$  cm. Para estandarizar los valores a peso seco, se utilizó el valor predicho por la ecuación entregada en la Fig. 3. El peso húmedo promedio de las partes blandas fue de 2,20 g. El valor obtenido de números de larvas promedio ingeridas diariamente fue aproximado al valor entero más próximo.

CONDICION EXPERIMENTAL	larvas consumidas -----x100 larvas ofrecidas	N° larvas ingeridas/ <u>Artemia</u> ejemplar x día.	Energía Ingerida cal/día x gps	cal/ h x gps
10°C- 50% alimentación	44,25%	827	85,66	3,56
10°C-100% alimentación	35,38%	1323	136,96	5,70
20°C- 50% alimentación	80,00%	1496	154,91	6,45
20°C-100% alimentación	84,00%	3154	326,49	13,60

#### 4.2.- CONSUMO DE OXIGENO

El consumo de oxígeno peso-específico mostró variaciones frente a cambio de la temperatura y de la cantidad de alimento disponible, (Fig. 5; Tabla 3). El consumo de oxígeno fue mayor a 10°C que a 20°C, para cualquier condición de alimentación (Tabla 4; Fig. 5). Una mayor disponibilidad de alimento significó un aumento de las "pérdidas" energéticas por respiración (Tabla 3). Sólo no existieron diferencias estadísticas en el consumo de oxígeno de individuos mantenidos a la misma temperatura, pero con diferencias en la cantidad de alimento de 50% y 100%. En todas las otras comparaciones una mayor alimentación significó un mayor consumo de oxígeno.

Las "pérdidas" energéticas para cada condición experimental se entregan en la tabla 5.

El consumo de oxígeno estándar peso-específico, decreció exponencialmente con la talla (Fig. 6).

El metabolismo de rutina no fue estadísticamente distinto del metabolismo estándar. Sin embargo, el metabolismo activo fue significativamente mayor (Fig.7; Tabla 6).

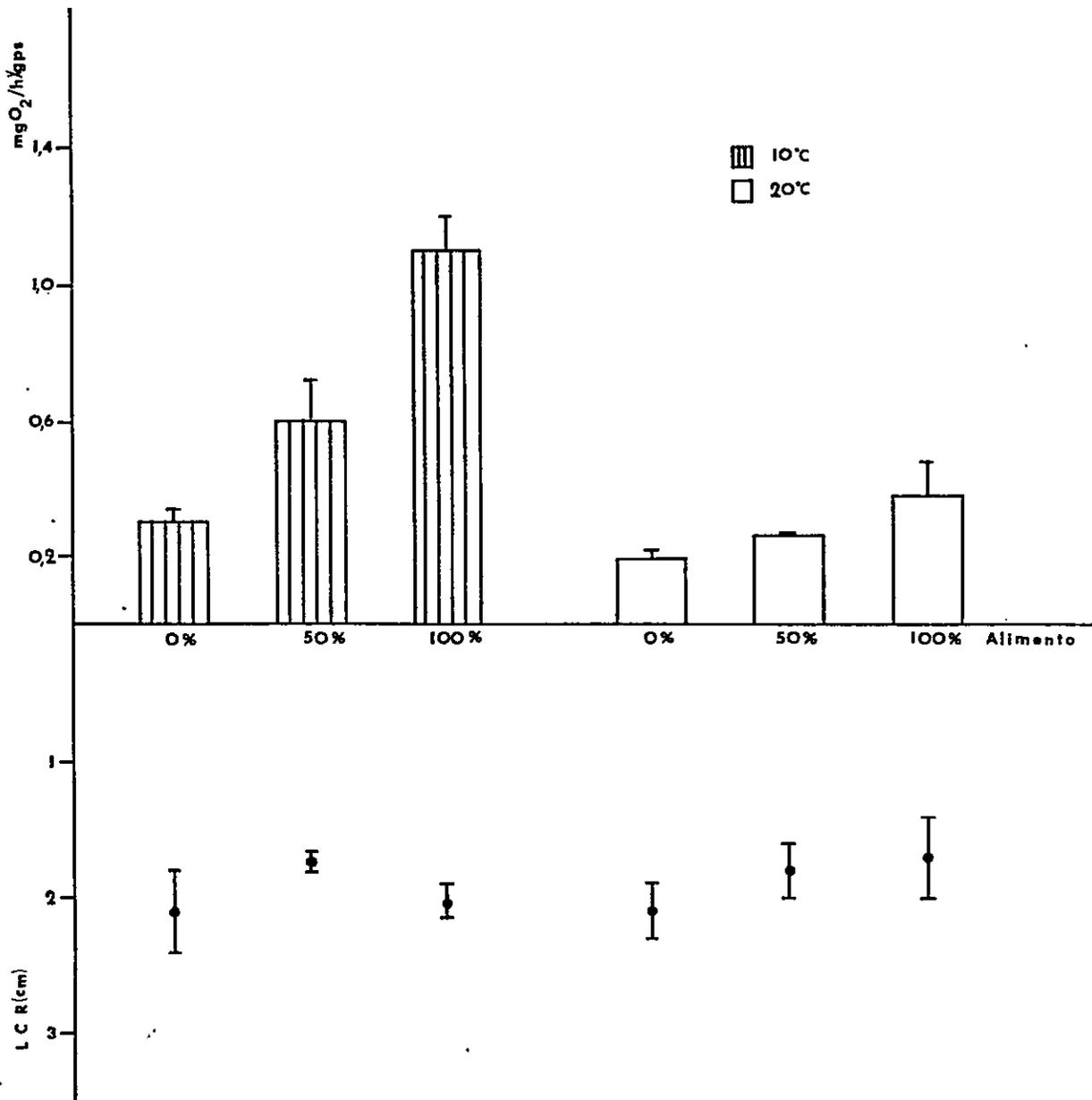


Fig. 5. Consumo de oxígeno peso-específico promedio  $\pm$  desviación estándar de ejemplares sometidos a distintas condiciones experimentales de alimentación y temperatura. En la parte inferior se grafican los valores promedio  $\pm$  desviación estándar de la talla (largo carino-rostral), de los ejemplares utilizados para las determinaciones de la tasa respiratoria.

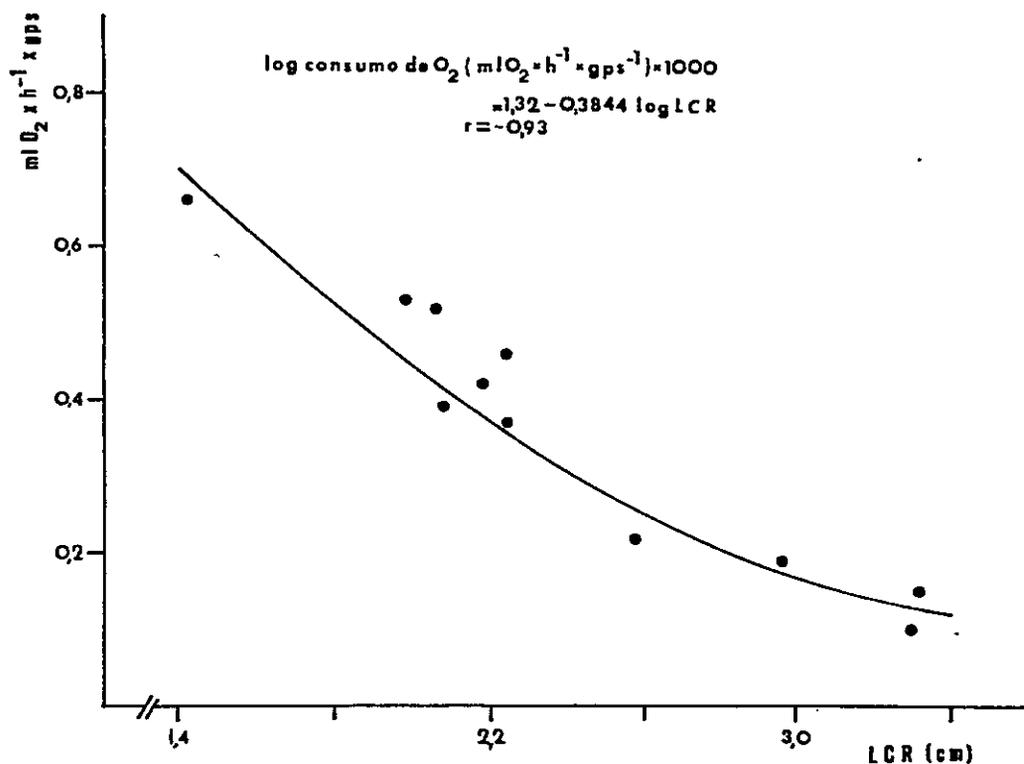


Fig. 6. Relación talla (largo carino-rostral) vs consumo de oxígeno peso-específico, en ejemplares mantenidos a 10°C ± 1°C (temperatura de aclimatación = temperatura experimental) en condiciones estándar.

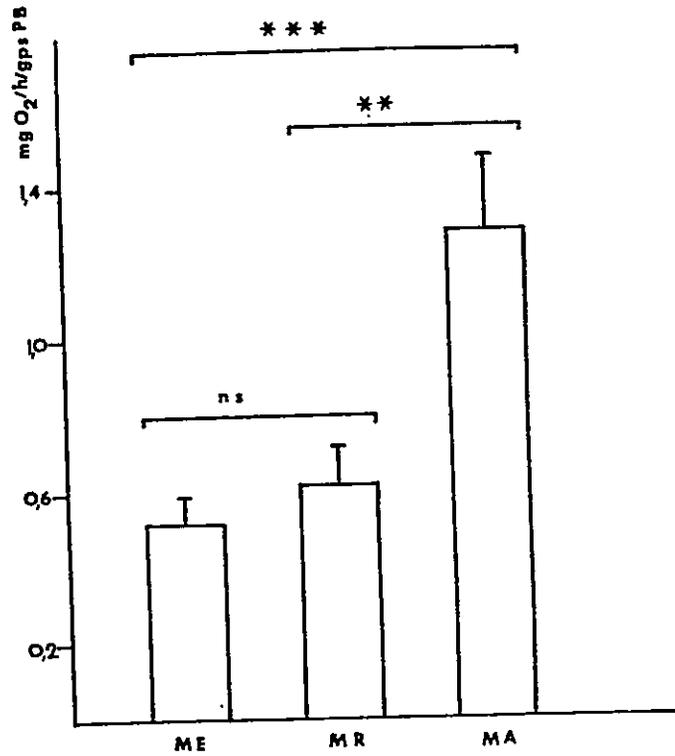


Fig. 7. Valores promedio  $\pm$  desviación estándar del metabolismo estándar (ME), metabolismo de rutina (MR) y metabolismo activo (MA), en ejemplares de *A. psittacus* a  $10 \pm 1^\circ\text{C}$  (temperatura de aclimatación = temperatura experimental).

\*\* =  $p < 0,01$  ; \*\*\* =  $p < 0,001$

TABLA 3

Consumo de oxígeno peso-específico en ejemplares de *A. psittacus* mantenidos a distintas condiciones experimentales.

CONDICION EXPERIMENTAL	Largo carino-rostral promedio $\pm$ desviación estándar ( cm )	n	Consumo de oxígeno promedio $\pm$ desviación estándar (ml O <sub>2</sub> /h x gms)
10°C - sin alimentación	1,714 $\pm$ 0,0304	15	0,428 $\pm$ 0,109
10°C- 50% de alimentación	1,78 $\pm$ 0,096	16	0,728 $\pm$ 0,223
10°C-100% de alimentación	1,885 $\pm$ 0,150	14	0,865 $\pm$ 0,222
20°C - sin alimentación	2,13 $\pm$ 0,098	17	0,157 $\pm$ 0,043
20°C- 50% de alimentación	1,695 $\pm$ 0,035	12	0,309 $\pm$ 0,053
20°C-100% de alimentación	1,905 $\pm$ 0,270	16	0,343 $\pm$ 0,164

TABLA 4

Valores de "t" y significación estadística de comparaciones de las "pérdidas" energéticas por consumo de oxígeno peso-específico entre ejemplares mantenidos a diferentes condiciones experimentales. Se entregan asimismo las diferencias estadísticas de las tallas.

CONSUMO DE OXIGENO T A L L A				
COMPARACION	"t"	Significación estadística	"t"	Significación estadística
10°C y sin alimentación vs 10°C y 50% de alimentación	2,906	p<0,05	0,64	n.s.
10°C y sin alimentación vs 10°C y 100% de alimentación	3,608	p<0,01	0,84	n.s.
10°C y 50% de alimentación vs 10°C y 100% de alimentación	0,958	n.s.	0,75	n.s.
20°C y sin alimentación vs 20°C y 50% de alimentación	3,53	p<0,01	2,61	n.s.
20°C y sin alimentación vs 20°C y 100% de alimentación	2,70	p<0,05	2,04	n.s.
20°C y 50% de alimentación vs 20°C y 100% de alimentación	0,43	n.s.	0,18	n.s.
10°C y sin alimentación vs 20°C y sin alimentación	5,274	p<0,001	0,16	n.s.
10°C y 50% de alimentación vs 20°C y 50% de alimentación	4,31	p<0,01	0,15	n.s.
10°C y 100% de alimentación vs 20°C y 100% de alimentación	4,07	p<0,01	0,82	n.s.

TABLA 5

"Pérdidas" energéticas por respiración para cada condición experimental.

Valores promedio  $\pm$  D.S., en cal/h x gps

TEMPERATURA	DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO		
	INANICION	50%	100%
10°C	2,03 $\pm$ 0,517	3,45 $\pm$ 1,059	4,10 $\pm$ 1,05
20°C	0,745 $\pm$ 0,204	1,467 $\pm$ 0,270	1,629 $\pm$ 0,779

TABLA 6

Valores de "t" y sus probabilidades para comparaciones de metabolismo, estándar, de rutina y activo (mg O<sub>2</sub> /h x gps) a 10°C  $\pm$  1°C.

2

COMPARACION	"t"	p	gl
metabolismo estándar vs metabolismo de rutina	1,282	n.s.	6
metabolismo de rutina vs metabolismo activo	4,917	<0,01	8
metabolismo activo vs metabolismo estándar	6,106	<0,001	7

#### 4.3.- EFICIENCIA DE INGESTION

La eficiencia de ingestión, calculada sobre los valores promedio de la tasa de ingestión y del consumo de oxígeno peso-específico, para cada condición experimental, reveló que la temperatura fue más importante que la alimentación (Tabla 7).

Las diferencias al incrementarse la alimentación a una misma temperatura, fue de 34,74% a 10°C y de 89,95% a 20°C. En cambio el aumento de la temperatura de 10°C a 20°C, a una misma condición de alimentación incrementó la eficiencia de ingestión en 326,85% a 50% de alimentación y en 501,76% a 100% de alimentación (Tabla 7).

#### 4.4.- EXCRECION DE AMONIO

La tasa de excreción de amonio fue significativamente mayor, en ejemplares a 10°C que en aquellos mantenidos a 20°C (Fig. 8; Tabla 8; Tabla 9). También fue modificada por la alimentación. A 10°C, la excreción de amonio, no fue distinta entre ejemplares alimentados y mantenidos en inanición, pero fue significativamente mayor en ejemplares no alimentados, cuando las mediciones se realizaron a 20°C (Tabla 8).

TABLA 7

Eficiencia de ingestión (cal/ml O<sub>2</sub>) para cada condición experimental . Se utilizaron los promedios de la tasa de ingestión (Tabla 2) y de consumo de oxígeno peso-específico (Tabla 3 ).

CONDICION EXPERIMENTAL	tasa de ingestión promedio (cal/h x gps)	Consumo de oxígeno peso específico (ml O <sub>2</sub> /h x gps)	Eficiencia de ingestión (cal/ml O <sub>2</sub> )
10°C - 50% de alimentación	3,56	0,728	4,890
10°C -100% de alimentación	5,70	0,865	6,589
20°C - 50% de alimentación	6,45	0,309	20,873
20°C-100% de alimentación	13,60	0,343	39,650

De este modo las mayores pérdidas energéticas ocurrieron a 10°C e inanición y las menores a 20°C y alimentados (100%) (Tabla 9).

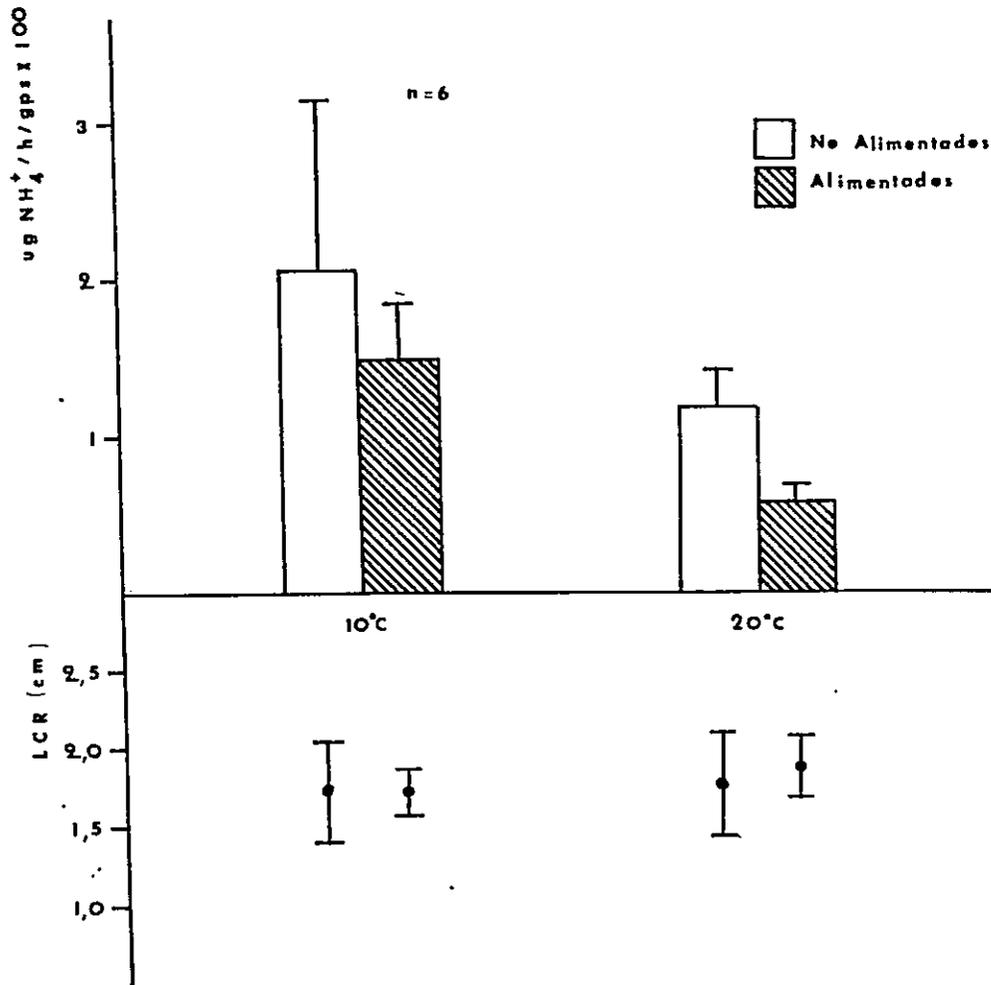


Fig. 8. Tasas promedio de excreción de amonio peso-específico, en ejemplares de *A. psittacus* mantenidos a 10°C y 20°C (temperatura de aclimatación igual a la experimental), en condiciones de inanición y con alimentación (100%). Se indican también los promedios y desviaciones estándar de las tallas de los ejemplares analizados. Las significancias estadísticas de las diferencias se entregan en la tabla 8.

TABLA 8

Valores de "t" y su significancia estadística, para la comparación de las tasas de excreción de amonio y tallas de los ejemplares utilizados en las mediciones a diferentes condiciones de temperatura y alimentación (cálculos con valores indicados en Fig. 8).

COMPARACION	Excreción de amonio		Talla	
	"t"	P	"t"	P
10°C sin alimentación vs 10°C con alimentación	1,2	n.s	0,51	n.s.
20°C sin alimentación vs 20°C con alimentación	6,8	p<0,0001	0,13	n.s.
10°C sin alimentación vs 20°C sin alimentación	1,93	n.s.	0,14	n.s.
10°C con alimentación vs 20°C con alimentación	5,47	p<0,001	1,3	n.s.

TABLA 9

"Pérdidas" energéticas promedio, debidas a la excreción de amonio.

CONDICION EXPERIMENTAL	cal/h x gps
10°C inanición	1,277
10°C con alimentación	0,879
20°C inanición	0,689
20°C con alimentación	0,344

#### 4.5- EVACUACION DE FECAS.

Se evidenciaron diferencias significativas, en los aportes de fecas en ejemplares mantenidos a diferentes condiciones experimentales (Tabla 10; Tabla 11), pero sin que se observaran tendencias claras debido a aumentos de la temperatura o alimentación (Tabla 11).

Estos resultados son concordantes con las tasas de ingestión y las tasas de asimilación. A 20°C existe menor ingestión a 50% de alimentación que cuando se ofrece más alimento; a 20°C y 100% de alimentación, en cambio junto con haber mayor ingestión (Tabla 2), hay menor asimilación (Fig. 11). A 10°C, la cantidad absoluta de larvas ingeridas aumentó al aumentar la oferta de alimento (Tabla 2), pero decreció la asimilación.

Las fecas mostraron un valor calórico promedio de 2,39 cal/gps a 10°C y 50%, 1,91 cal/gps a 10°C y 100% de alimentación, 1,85 cal/gps a 20°C y 50% de alimentación y de 2,98 cal/gps a 20°C y 100% de alimentación.

El porcentaje de materia orgánica de las fecas, también varió según la condición experimental, incrementándose significativamente cuando los ejemplares se mantuvieron a 20°C y 100% de alimentación (Fig. 9).

TABLA 10

Peso promedio de fecas evacuadas diaramente por ejemplares de A. psittacus (largo carino-rostral promedio=1,75 cm  $\pm$  0,5 cm).

CONDICION EXPERIMENTAL	mg/día x ejemplar	mg/h x gps	n
10°C - 50% de alimentación	2,60 $\pm$ 0,9	-1 2,74x10 $\pm$ 9,4-10	-2 3
10°C -100% de alimentación	1,30 $\pm$ 0,26	-1 1,37x10 $\pm$ 2,74x10	-2 8
20°C - 50% de alimentación	0,9 $\pm$ 0,21	-2 19,50x10 $\pm$ 2,22x10	-2 12
20°C -100% de alimentación	3,56 $\pm$ 0,74	-1 13,76x10 $\pm$ 7,82x10	2 11

TABLA 11

Valores de "t" y su significancia estadística en las comparaciones del aporte de fecas de ejemplares mantenidos bajo distintas condiciones experimentales.

COMPARACIONES	"t"	significancia
10°C - 50% de alimentación vs 10°C -100% de alimentación	2,49	p<0,005
10°C -100% de alimentación vs 20°C - 50% de alimentación	3,63	p<0,001
10°C - 50% de alimentación vs 20°C - 50% de alimentación	3,28	p<0,01
20°C - 50% de alimentación vs 20°C -100% de alimentación	9,37	p<0,001
10°C -100% de alimentación vs 20°C -100% de alimentación	11,51	p<0,001

TABLA 12

"Pérdidas" calóricas por fecas para cada condición experimental. Los valores fueron calculados a partir de las tasas de evacuación de fecas de la tabla 10 y de los valores calóricos de las fecas.

CONDICION EXPERIMENTAL	Valor calórico(cal/h x gps)
10°C - 50% de alimentación	$6,54 \times 10^{-1} \pm 2,24 \times 10^{-1}$
10°C -100% de alimentación	$2,61 \times 10^{-1} \pm 5,23 \times 10^{-1}$
20°C - 50% de alimentación	$1,75 \times 10^{-1} \pm 4,1 \times 10^{-1}$
20°C -100% de alimentación	$11,20 \times 10^{-1} \pm 2,33 \times 10^{-1}$

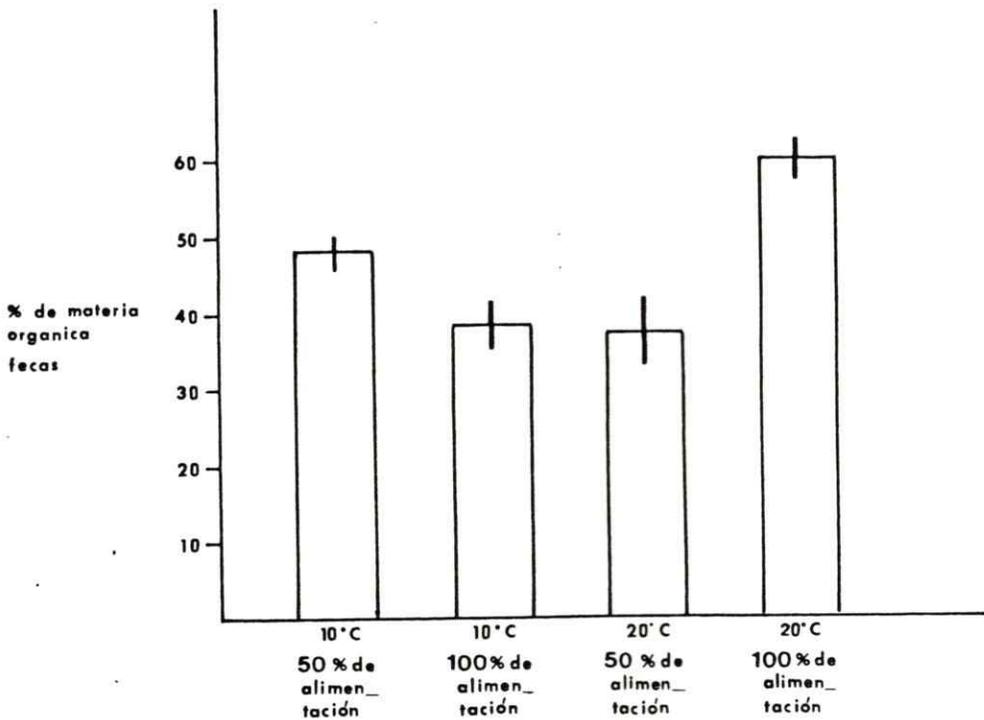


Fig. 9. Cantidad relativa de materia orgánica (%) de las fecas de ejemplares mantenidos en distintas condiciones experimentales de temperatura y alimentación.

#### 4.6.- FORMACION DE MUDAS.

A cada temperatura, la alimentación no afectó la frecuencia de mudas. A 20°C fue de 2,8 mudas/mes y a 10°C de 1,5 mudas/mes. Sin embargo, existieron diferencias individuales moderadas (Fig. 10).

El valor calórico de las mudas fue de 11,07 cal/gps x mes a 20°C y 9,96 cal/gps x mes a 10°C; siendo estos valores muy bajos no fueron considerados como "pérdidas" energéticas. La materia orgánica de las mudas fue de 6,9 mg/muda.

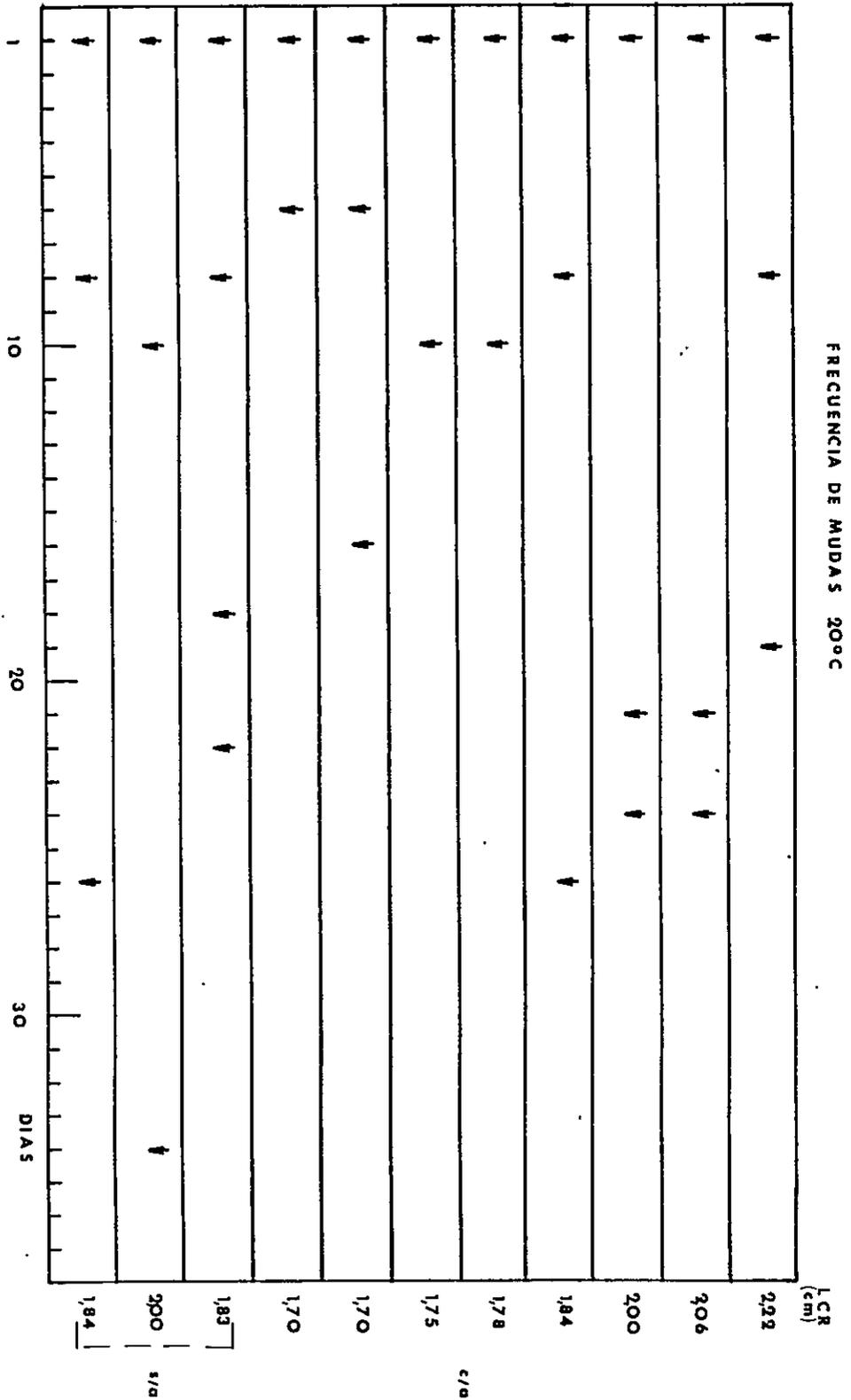


Fig. 10. Frecuencia de muda en ejemplares de *A. psittacus* mantenidos a 20°C con alimentación de 1700 larvas de *Artemia* g/s / día (c/a) y sin alimentación (s/a) por un período de 40 días. Las flechas señalan el día en que ocurrió la muda.

#### 4.7.- EFICIENCIA DE ASIMILACION

La eficiencia de asimilación disminuyó con la temperatura. Existieron diferencias estadísticas significativas ( $p < 0,001$ ) cuando los ejemplares fueron mantenidos con iguales condiciones de alimentación a  $10^{\circ}\text{C}$  y  $20^{\circ}\text{C}$  (Fig. 11). Para una misma temperatura ( $20^{\circ}\text{C}$ ), la disminución en la alimentación no modificó la eficiencia de asimilación, incluso hubo tendencia a ser mayor, al disponer los ejemplares de menos alimento, pero no se verificaron diferencias estadísticas por la alta variación de los datos obtenidos a  $20^{\circ}\text{C}$  y 50% de alimentación. Existieron diferencias ( $p < 0,05$ ) entre ejemplares mantenidos a  $20^{\circ}\text{C}$  y 50% de alimentación y aquellos que permanecieron a  $10^{\circ}\text{C}$  y 100% de alimentación (Fig. 11).

#### 4.8.- TASA DE ASIMILACION.

La tasa de asimilación se incrementó significativamente con la temperatura y la alimentación (Tabla 13). El aumento debido a la temperatura fue de 1:3,71 y el ocasionado por una mayor disponibilidad de alimento fue de 1:2,75. Ello se debió a que en la eficiencia de asimilación y en la tasa de ingestión, los efectos de estos factores ambientales fue semejante.

#### 4.9.- DISPONIBILIDAD DE ENERGIA.

La disponibilidad energética para el crecimiento fue claramente modificada por las condiciones ambientales (Tabla 14). A 20°C y 100% de alimentación, la cantidad de energía disponible fue máxima y a 10°C y 100% de alimentación fue mínima. A 10°C y 50% de alimentación el balance energético fue negativo. Ello se debió a los altos costos por respiración que subieron significativamente. A 10°C con 100% de alimentación el balance fue positivo pese a las altas "pérdidas" energéticas por respiración, por la disminución de las "pérdidas" energéticas por fecas (Tabla 14). En términos porcentuales, las "pérdidas" energéticas por respiración fueron máximas a 10°C y 100% de alimentación (78,24%) y mínimas a 20°C y 100% de alimentación (52,66%). Las "pérdidas" energéticas por fecas fluctuaron entre 4,98% a 10°C y 100% de alimentación y 36,21% a 20°C y 100% de alimentación (Tabla 14).

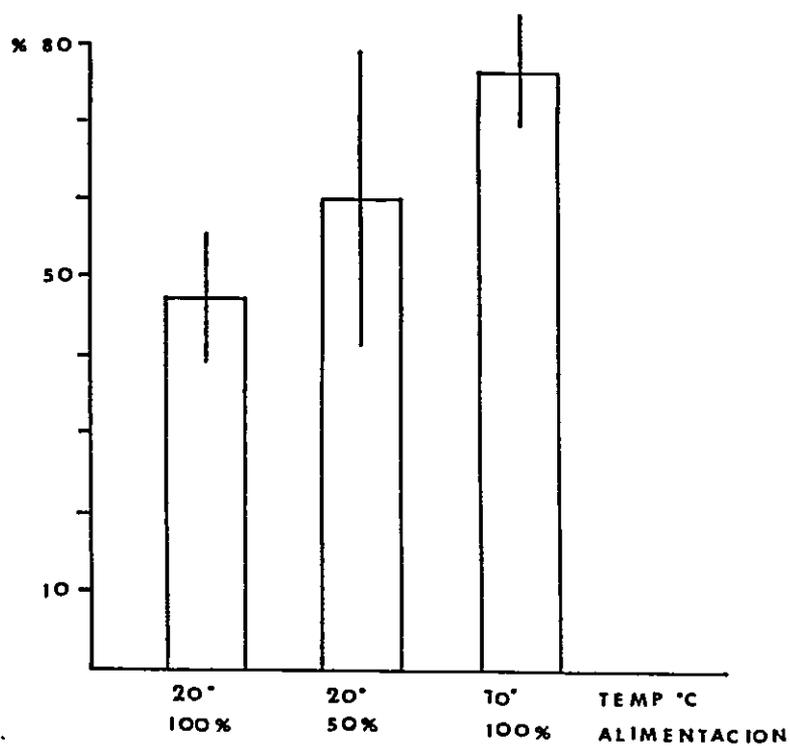


Fig. 11. Eficiencia de asimilación (%) de ejemplares mantenidos en distintas condiciones experimentales

TABLA 13

Tasa de asimilación promedio en ejemplares de A. psittacus. Para el cálculo se usaron los valores de tasa de ingestión (Tabla 2) y de eficiencia de asimilación (Fig. 11).

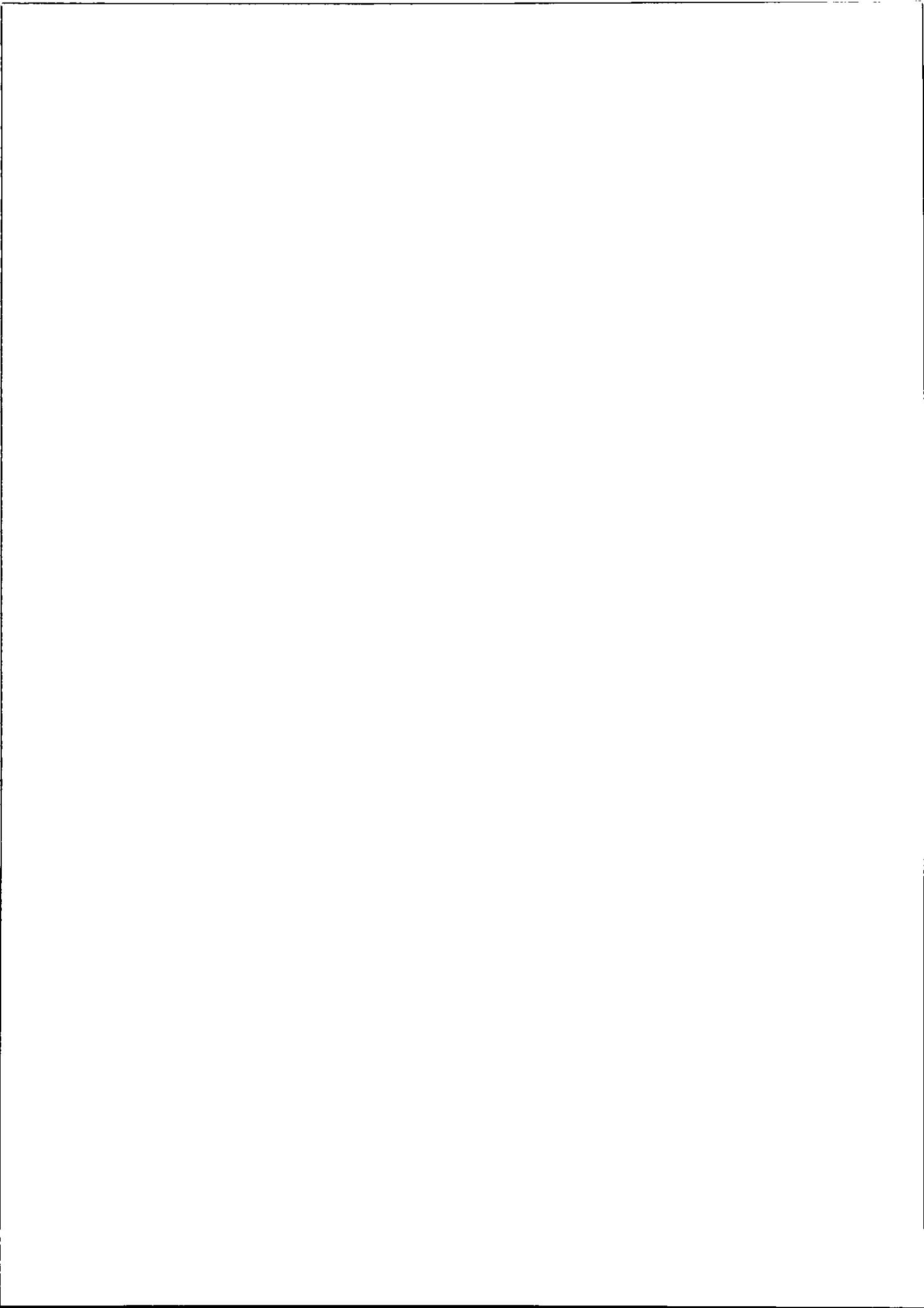
CONDICION	Tasa de asimilación		
	(N°de larvas/ ejemplar x día)	(cal/ejemplar/ x día)	(cal/ejemplar x h)
10°C y 50% de alimenta ción	405,23	18,60	0,775
10°C y 100% de alimenta ción	653,04	30,75	1,281
20°C y 50% de alimenta ción	882,64	41,57	1,732
20°C y 100°C de alimenta ción	2.428,58	114,38	4,765

TABLA 14

Disponibilidad de energía para crecimiento (P) y balance energético para cada condición experimental. (Se utilizan sólo los valores promedio para cada proceso componente del presupuesto energético ; entre paréntesis se indican los porcentajes de "pérdidas" energéticas). Todos los valores se expresan en cal/h x gps.

CONDICION EXPERIMENTAL	C	F	(1) U	R	"PER DIDAS" ENERGE TICAS	P
10°C y 50% de alimentación	3,56	0,654 (13,12)	0,879 (17,63)	3,45 (69,27)	4,983	-1,420
10°C y 100% de alimentación	5,70	0,261 (4,98)	0,879 (16,77)	4,10 (78,24)	5,240	+0,46
20°C y 50% de alimentación	6,45	0,175 (8,81)	0,344 (17,32)	1,467 (73,86)	1,986	+4,476
20°C y 100% de alimentación	13,60	1,12 (36,21)	0,344 (11,12)	1,629 (52,66)	3,093	+10,507

(1)  
No fue medida a 50% de alimentación; se asumió igual a 100% de alimentación.



## 5.- APORTE DE MATERIA ORGANICA

### 5.1.- CANTIDAD DE MATERIA ORGANICA APORTADA POR FECAS.

No existió una tendencia clara en el aporte de materia orgánica por fecas, por efecto del incremento de la temperatura y alimento (Tabla 15). El mayor aporte de materia orgánica por esta vía ocurrió a 20°C y 100°C de alimentación.

### 5.2.- APORTE DE MATERIA ORGANICA POR MUDAS.

Las diferencias debidas a condiciones experimentales, en el aporte de materia orgánica por mudas, se debieron sólo a las variaciones en la frecuencia de mudas producidas por la temperatura (Tabla 16)

### 5.3.- APORTE DE MATERIA ORGANICA POR LIBERACION DE PRODUCTOS REPRODUCTIVOS

La fecundidad medida en ejemplares de entre 1,5 cm y 2,5 cm de largo carino-rostral fue variable, fluctuando entre  $5 \times 10^5$  y  $1,54 \times 10^6$  huevos por ejemplar. En esta

especie, el desarrollo embrionario ocurre dentro de la cavidad corporal, hasta la etapa del nauplio I, la cual es liberada al medio; todas estas fases son lecitotróficas. Las restantes cinco etapas naupliares son pelágicas planctotróficas. En condiciones extremas, pueden producir la liberación de estados de huevos o embriones. Estos poseen una cantidad de materia orgánica mayor que la nauplio I. (Tabla 17; fig.12).

La mayor parte de los ejemplares de A. psittacus pueden madurar sexualmente dos veces por año, dependiendo de la temperatura y alimentación (Tabla 18). Utilizando los datos anteriores, se calcularon los rangos de aporte de materia orgánica, desde la liberación de todos los huevos (situación excepcional), a la liberación de nauplio I (situación normal).

El máximo aporte de materia orgánica se produjo a 20°C y con alimentación, si es que se liberan huevos, lo cual podría ocurrir por situaciones físicas aperiódicas extremas. Por ello, para un cálculo real del aporte anual de materia orgánica debe utilizarse el obtenido a partir de nauplio I, con dos liberaciones anuales.

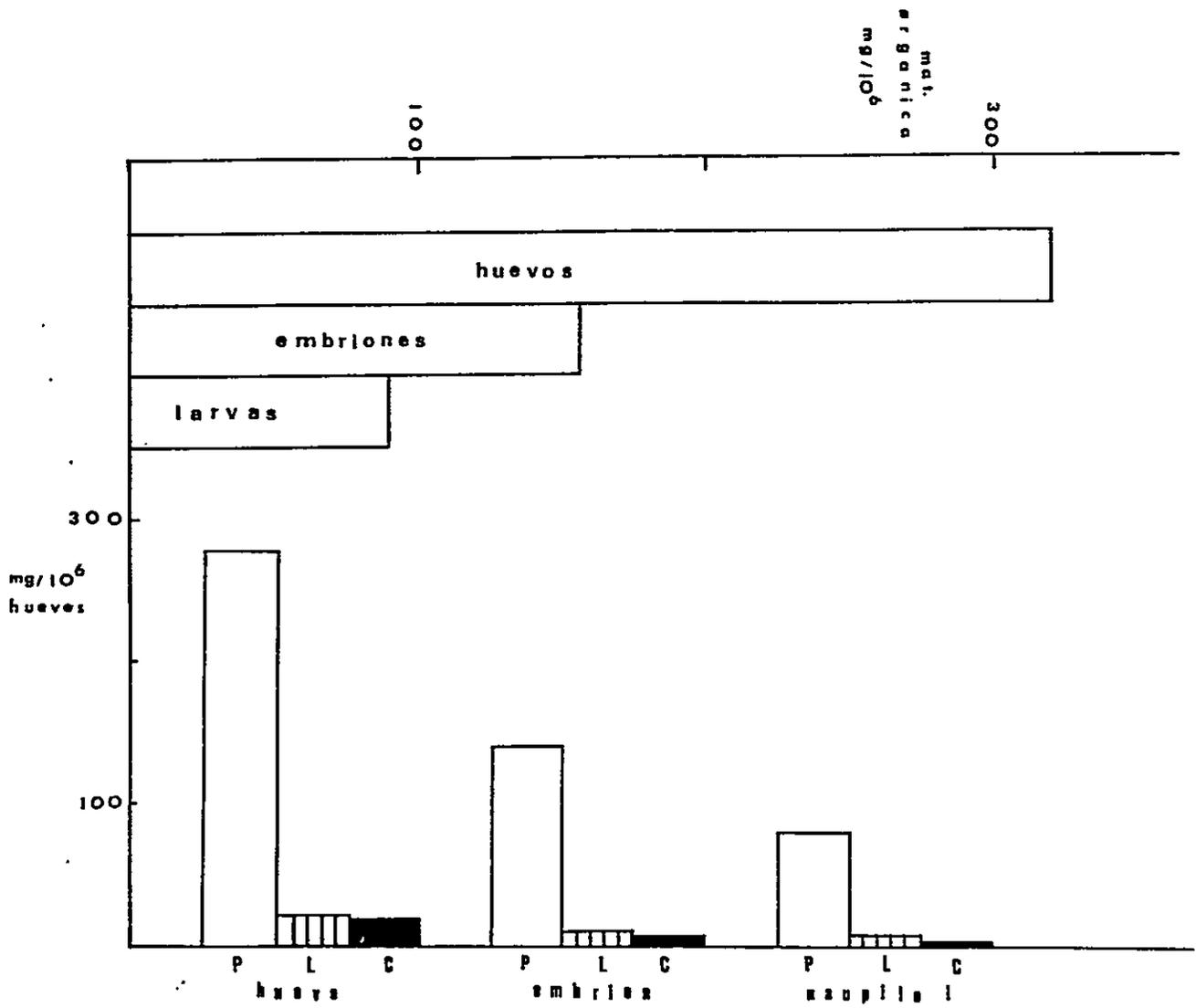


Fig. 12. Cantidad de materia orgánica en huevos, embriones y larvas (nauplio I) de *A. psittacus*. Se indican además los contenidos relativos de proteínas (P), lípidos (L) y carbohidratos (C), para cada etapa del desarrollo.

#### 5.4.- APORTE DE MATERIA ORGANICA POR ALIMENTO NO INGERIDO.

El batido de los cirros puede provocar la mortalidad de organismos que no son ingeridos, pero que por esta vía pueden integrarse a la cantidad de materia orgánica que aportan los agregados de A. psittacus. La evaluación realizada con larvas de Artemia podría ser representativa de la situación natural, por cuanto estas presentan tallas semejantes a la de zooplancteres comunes en el mar chileno (Tabla 19).

El índice I, que expresa porcentualmente la cantidad de larvas muertas o mutiladas, respecto a la cantidad de larvas ofrecidas, no mostró una relación clara con la temperatura o con la cantidad de larvas ofrecidas (Tabla 20).

No existió relación entre el número de larvas no ingeridas y el número de larvas muertas en 22 ensayos ( $r = 0,0024$ ). Igualmente no hubo relación con la frecuencia de batidos cirrales, que se incrementaron con el alza de temperatura (Tabla 21).

TABLA 15

Cantidad de materia orgánica (mg peso seco/ mes x ejemplar) aportada por fecas, bajo diferentes condiciones experimentales.

(Los valores de la primera columna corresponden a las entregadas previamente en la primera columna de la tabla N°10).

CONDICION EXPERIMENTAL	APORTE DIARIO DE FECAS POR EJEMPLAR (mg/día x ejemplar)	% DE MATERIA ORGANICA	APORTE MENSUAL (mg/mes x ejemplar)
10°C-50 % de alimentación	2,6 ± 0,9	37,5	30,18±10,15
10°C-100% de alimentación	1,30 ± 0,26	38,7	15,10±3,02
20°C-50% de alimentación	0,90 ± 0,21	37,5	10,9±2,36
20°C-100% de alimentación	3,50 ± 0,74	60,4	64,50±13,41

TABLA 16

Aporte de materia orgánica por mudas (se usan para los cálculos, los valores indicados en 1.5)

CONDICION EXPERIMENTAL	Cantidad de materia orgánica por muda (mg muda/mes)	Frecuencia de muda (Nº de mudas/mes)	Aporte de materia orgánica (mg mes/ejemplar)
10°C-100% de alimentación	6,9	1,5	10,35
20°C- 50% de alimentación	6,9	2,8	19,32
20°C-100% de alimentación	6,9	2,8	19,32

TABLA 17

Cantidad de materia orgánica (mg/10<sup>6</sup> individuos), presentes en etapas del desarrollo ontogenético de A. psittacus.

Etapas del desarrollo ontogenético	Cantidad de materia orgánica (mg/10 <sup>6</sup> huevos, embriones o larvas).
Ovulos sin fertilizar	320
Formación y desarrollo de segmentos, apéndices y labro	157
Nauplio I, aún dentro de la cavidad del cuerpo progenitor	89

TABLA 18

Aporte de materia orgánica por liberación de huevos o nauplio I, para cada condición experimental. Se utilizaron los datos de cantidad de materia orgánica para cada etapa del desarrollo (Tabla 16).

Condición experimental	Rango de fecundidad anual (huevos/ ejemplar)	Etapa del desarrollo liberado	Cantidad de materia orgánica aportada (mg/ -6 10 individuos x mes)
10°C y sin alimentación	----	----	----
10°C y con alimentación	<sup>5</sup> 5x10 <sup>-1,54x</sup>	huevos	15,0 - 48,76
	<sup>6</sup> 10	nauplio I	3,70 - 11,42
20°C y con alimentación	<sup>6</sup> 10 -3,08x	huevos	31,66 - 92,40
	<sup>6</sup> 10	nauplio I	7,41 - 22,84

TABLA 19

Tamaños más frecuentes de principales grupos de zooplancteres tanto holo como meroplancteres. Se utilizó como fuente la revisión general de Boltovskoy (1981) y trabajos específicos para cada grupo como: Alhstrom, 1958; Fagetti, 1962; Alvariño, 1965; Boltovskoy, 1965; Arcos, 1976; Carrasco, 1976; Palma, 1976; Mujica, 1979; Uribe et al., 1979; López y Toledo, 1980. Se entrega también el rango de tamaño de las nauplios recién eclosionadas de Artemia. (Léger et al., 1986).

G R U P O	TAMAÑO (mm)
larvas de decápodos (protozoeas)	0,6 - 2,8
huevos de peces	0,6 - 1,2 (huevos pequeños)
larvas de peces	1,5 - 3,0 (larvas pequeñas)
larvas de copépodos	0,1 - 2,0
larvas de poliquetos	0,1 - 0,5
larvas de bivalvos	0,2 - 0,4
larvas de cirripedios	0,4 - 0,9
foraminíferos	<0,5 - 1,5
copépodos	0,5 - 10,0
ostrácodos	0,4 - 6,0
quetognatos	8,0 - 16,0 (longitudes máxi- mas frecuentes)
nauplios recién eclosionadas de <u>Artemia</u> .	0,428 - 0,517

TABLA 20

Valores promedios del índice  $I = \frac{\text{N}^\circ \text{ de larvas muertas}}{\text{N}^\circ \text{ de larvas ofrecidas}} \times 100$   
 y su desviación estándar, para cada condición experimental.

CONDICION EXPERIMENTAL	I (%)
10°C - 100% de alimentación	32,65 ± 7,10
20°C - 50% de alimentación	2,18 ± 1,17
20°C - 100% de alimentación	10,65 ± 4,80

TABLA 21

Frecuencia de batidos cirrales en ejemplares de *A. psittacus* mantenidos en acuarios de 40 l.

Condición experimental	Frecuencia media (± desviación estándar) de batidos cirrales (n/min).	Nº	TALLA (LCR en cm)
8°C	10,06 ± 1,83	5	1,9 ± 0,1
15°C	19,66 ± 2,32	6	2,0 ± 0,2

El contenido promedio de materia orgánica de las larvas de Artemia recién eclosionadas, fue de 422,71 mg de peso seco, con un coeficiente de variación de 25,74%. La mayor variabilidad de los componentes orgánicos se verificó en el contenido de carbohidratos y la menor en el de lípidos. El peso seco de una larva recién eclosionada fue de 1,426 mg. Con estos datos se calculó la cantidad de materia orgánica aportada por el alimento no ingerido, usando los valores del coeficiente I, para cada condición experimental. (Tabla 22).

Los datos obtenidos cuando no se consideró el aporte de materia orgánica por alimento no ingerido, indicaron que la única fuente de aporte de materia orgánica provino de las mudas.

A 10°C y 100% de alimentación el mayor aporte provino de las fecas. Ello fue aún más claro en ejemplares mantenidos con la misma alimentación pero a 20°C. (Tabla 23). Al disminuir la alimentación decreció también el aporte relativo de las fecas ya que la temperatura incrementó sustantivamente la liberación de productos reproductivos. Esta fuente de materia orgánica se hizo porcentualmente más importante, cuando los ejemplares tuvieron alimentaciones más bajas. (Tabla 23).

El aporte de materia orgánica por alimento no ingerido fue muy importante a 10°C. (Tabla 23).

TABLA 22

Cantidad de materia orgánica aportada por alimento no ingerido (larvas de Artemia) por ejemplares adultos de A. psittacus.

Condición experimental	I (%)	Img de materia orgánica/gph x día	Img de materia orgánica/ejemplar x mes
10°C y alimentación con 1700 larvas de <u>Artemia</u> por gr de peso húmedo por día	32,99	338,18	22,31
20°C y alimentación con 850 larvas de <u>Artemia</u> por gr de peso húmedo por día.	2,18	11,17	0,737
20°C y alimentación con 1700 larvas de <u>Artemia</u> por gr de peso húmedo por día	10,65	109,17	7,19

TABLA 23

Aporte de materia orgánica promedio (mg/ejemplar x mes), por condición experimental. Entre paréntesis se entrega el aporte relativo porcentual de cada fuente de aporte de materia orgánica. Los valores aportados por alimento no ingerido se entregan por separado.

CONDICION EXPERIMENTAL	Excreción de fecas	Mudas	Productos Reproductivos	Total	Alimento no ingerido	Total
10°C y sin alimentación	(1)	10,35	-----	10,35	-----	10,35
10°C y 100% de alimentación	15,10 (40,95)	10,35 (28,07)	11,42 (30,07)	36,87	22,31 (37,70)	59,18
20°C y 50% de alimentación	10,90 (20,54)	19,32 (36,41)	22,84 (43,04)	53,06	0,737 (1,370)	53,79
20°C y 100% de alimentación	64,50 (60,47)	19,32 (18,11)	22,84 (21,41)	106,66	7,190 (6,310)	113,85

(1) No fue obtenido, pero se asumió que no existe dado que los ejemplares no son alimentados por un período prolongado.

(2) No se midió, se asumió que era igual a lo obtenido a la misma temperatura con 100% de alimentación.

## DISCUSION

En cirripedios balanomorfos, sólo existen escasos trabajos respecto a su energética (Perkins, 1975; Wu y Levings, 1978; Wu, 1980). Ello resulta sorprendente si se considera que muchas de sus especies se presentan en comunidades litorales, con altas densidades y productividades (Connell, 1961; Glynn, 1965, Grant, 1977). Procesos como crecimiento y relaciones con el sustrato han sido en cambio, mucho más estudiados (Barnes y Powell, 1953; Crisp, 1960; Petersen, 1966; Wethey, 1983), dado que especies de cirripedios han sido repetidamente utilizadas como modelos en estudios ecológicos (Connell, 1961; 1970; Menge, 1976; Gaines y Roughgarden, 1985).

El presupuesto energético puede cambiar en función de variables ambientales, por cuanto sus principales componentes como la energía ingerida y las "pérdidas" energéticas por respiración, excreción de amonio y fecas, se modifican con la temperatura, salinidad, cantidad y tipo de alimento, disponibilidad de oxígeno y otros factores (Griffith y King, 1979; Newell, 1979; Riisgard y Randlov, 1981; Navarro y Winter, 1982). En

invertebrados marinos sésiles la temperatura y la disponibilidad de alimento, son los factores de mayor importancia (Griffith y King, 1979; Griffith, 1981; Newell et al, 1977; Navarro y Winter, 1982). Ambos varían estacionalmente en la costa del sur de Chile; en los meses más cálidos se encuentra también la mayor cantidad de fitoplancton (López, D., datos no publicados), aunque no hay una buena correspondencia con el seston total o con el seston orgánico (Navarro, 1983).

Considerando que la temperatura del agua tiene amplias fluctuaciones temporales, lo mismo que la cantidad de alimento disponible, es posible esperar que en especies como A. psittacus, varíen estacionalmente los componentes del presupuesto energético y eventualmente el signo del balance energético. De hecho la temperatura en Bahía Metri, alcanza un promedio mensual mínimo en agosto (10,23°C), incrementándose durante primavera (12,89°C en octubre; 15,27°C en noviembre) hasta alcanzar un máximo en enero con 17,36°C. Durante el invierno, se alcanzan valores mínimos diarios de 6,5°C y en verano máximos de 21,3°C (Vergara, 1988). Respecto al fitoplancton se producen máximos de abundancia en primavera (octubre-noviembre), particularmente de especies de los géneros Thalassiosira, Navicula y Coscinodiscus, siendo muy bajos sus recuentos en invierno (López, D., datos no publicados). Sin embargo, el seston total, sólo sobrepasa el valor promedio anual durante el

otoño y en diciembre; en enero y febrero tanto el material orgánico como el inorgánico descienden, para subir en julio (Navarro, 1983).

Los resultados obtenidos indican que las condiciones de temperatura y disponibilidad de alimento modifican drásticamente tanto el presupuesto energético como el balance energético de ejemplares adultos de A. psittacus. A 10°C, condición común en invierno, el balance energético se hizo negativo cuando los ejemplares fueron alimentados con 850 larvas de Artemia/gph x día. Ello se debió a una baja ingestión y a los altos costos por respiración. Al duplicar el alimento, el balance fue positivo, pero la cantidad de energía disponible para crecimiento y/o reproducción fue escasa. Lo anterior podría explicar el hecho de que esta especie, prácticamente no crezca durante los meses de invierno, presentando en cambio altas tasas de crecimiento y producción en primavera-verano (Mancilla, 1989). Igualmente la frecuencia de ejemplares que se reproducen en invierno es muy baja (Mancilla, 1989). Los valores de las tasas instantáneas de crecimiento, indicaron que el crecimiento diario en verano, es superior al registrado en otoño-invierno entre un 66,7% y 82,7% (Mancilla, 1989). La mayor cantidad de larvas en el plancton ocurre a inicios de primavera, detectándose también entre octubre y noviembre, más del 74% del total anual de post larvas recién asentadas. Al aumentar experimentalmente la alimentación el balance se

hizo positivo, no obstante que se incrementaron los costos por respiración, ya que ello fue sobrecompensado por un incremento en la tasa de ingestión. A 20°C los costos respiratorios se minimizaron, existiendo paralelamente un alza significativa en el aporte de energía al incrementarse la cantidad de alimento ingerido a esta temperatura. Los incrementos en otros costos energéticos fueron pequeños, a excepción de las "pérdidas" energéticas por fecas, pero éstas, nunca sobrepasaron el 37% de los costos energéticos totales. De este modo, la mayor disponibilidad energética para crecimiento y/o reproducción se obtuvo a 20°C (temperatura media mensual máxima anual) y con 100% de alimentación, condiciones, que probablemente ocurren en verano.

Los valores absolutos de energía disponible, determinados en condiciones de laboratorio no pueden ser enteramente extrapolados a la situación natural, por cuanto los organismos están sometidos a regímenes fluctuantes de temperatura y de disponibilidad de alimento; también otros factores pueden ser influyentes. Los datos disponibles permiten sugerir que habría diferencias importantes entre la calidad del alimento ofrecido en los experimentos y lo disponible en el ambiente, evaluado por la concentración de proteínas. La cantidad de larvas de Artemia por litro, ofrecida a los animales experimentales osciló entre 1868 (10°C-50% de alimentación) y 4239 (20°C-100% de alimentación). Como el contenido proteico de las larvas

recién eclosionadas es de  $186,46 \pm 61,11$  ug prot/mgps (Uribe, 1989), las concentraciones de proteína en los acuarios fluctuaron entre 3,93 mg/l a 8,93 mg/l. Estos valores son mayores que las concentraciones de proteínas valoradas en el fitoplancton de bahía Metri, durante primavera-verano, que alcanzan máximos de 0,015 mg/l (López, D., datos no publicados).

Varios factores determinan las tasas de alimentación de invertebrados marinos sésiles. Se han mencionado como los principales, la influencia del nivel mareal (Morton et al, 1957; Southward, 1964; Ritz y Crisp, 1970; Newell et al, 1971), el efecto de la disponibilidad de alimento (Winter, 1970; Thompson y Bayne, 1974; Schulte, 1975; Riisgard y Randlov, 1981; Winter et al, 1984) temperatura (Southward, 1957; Ritz y Foster, 1968; Ritz y Crisp, 1970; Widdows, 1978) y tamaño corporal (revisiones en Vahl, 1973; Winter, 1978; Newell, 1979). En este trabajo, se han considerado sólo la disponibilidad del alimento y la temperatura, utilizándose en los experimentos, ejemplares de un rango reducido de talla, a fin de mantener este factor como una constante. La influencia del nivel de marea es clara para organismos intermareales, pero en A. psittacus, podría ser poco importante porque es una especie que habita en la zona submareal, a profundidades someras (Guiler, 1959). Si bien es posible encontrar ejemplares en la zona intermareal baja de bahía Metri, su abundancia es escasa.

Las tasas de ingestión peso-específico son afectadas por el peso corporal, (revisiones en Vahl, 1963; Winter 1968; Newell, 1979). En A. psittacus las tasas de ingestión peso-específico de larvas de Artemia obtenidas, fueron menores que las registradas en la especie intermareal Balanus balanoides por Ritz y Crisp (1970). Estos autores evidenciaron a 10°C, consumos de entre 1320 y 2190 larvas/gph x día. En A. psittacus, a esta misma temperatura, el valor máximo fue de alrededor de 600 larvas/gph x día. Esto podría ser explicado por la diferencia en tamaño de los ejemplares de cada especie. A. psittacus tiene tamaños muy superiores a los de B. balanoides. Se sabe que la tasa de ingestión peso-específico tiene una relación inversa con el tamaño (Newell, 1979). Una explicación alternativa podría ser la diferente posición que ocupan estas especies en la zona litoral. La eventual compensación de la tasa de alimentación, que se ha verificado en invertebrados marinos, con respecto a su ubicación según la altura de mareas, no ha sido claramente ratificada en cirripedios. Southward (1964), mostró que no hubo dependencia a las mareas en la actividad cirral de especímenes provenientes de distintos niveles mareales. Ritz y Crisp (1970), evidenciaron compensación en la tasa de alimentación después de una inmersión inicial; sin embargo, tras un período de inmersión prolongada, la tasa de alimentación de los organismos del nivel superior de

la costa cayó a un valor semejante al de individuos provenientes de niveles más bajos.

El efecto producido por la temperatura, en las tasas metabólicas está asociado a la disponibilidad de alimento. En los periodos en que el consumo de alimento es bajo, la temperatura tiene poco efecto sobre la ingestión; pero cuando existe un consumo activo, alzas de temperatura significan incrementos en la tasa de alimentación y evacuación de fecas, especialmente en ejemplares de la zona media y alta del intermareal (Ritz y Foster, 1968; Ritz y Crisp, 1970). Se ha demostrado que la actividad cirral también es afectada por la temperatura y que el efecto está mediado por la disponibilidad de alimento Southward (1955a; b; 1957; 1962; 1964). Se ha encontrado evidencia de ajuste compensatorio en la actividad cirral respecto a localizaciones latitudinales y de esto con las condiciones de temperatura de cada lugar (Ritz y Foster; 1968). Sin embargo no es claro que la frecuencia de batidos cirrales se asocie a la alimentación (Ritz y Crisp, 1970). Más aún, no existe evidencia consistente de que la actividad cirral esté asociada a ritmos mareales circadianos (Southward y Crisp, 1965). En otros invertebrados sésiles filtradores, se ha comprobado incremento de la ingestión con la temperatura; al incrementarse la temperatura sobre valores umbrales, la tasa de filtración llega a un valor asintótico y con ello desciende bruscamente la eficiencia de asimilación (Winter, 1969; 1970). Esta situación fue muy

evidente en A. psittacus, al incrementarse la temperatura de 10°C a 20°C.

Existen numerosas evidencias en la literatura respecto de como la concentración de alimento afecta la ingestión. En varias especies de organismos filtradores sésiles la ingesta aumenta con la mayor disponibilidad de alimento (Winter, 1969; Newell, 1979). Pero una vez que se alcanza una máxima tasa de ingestión, una parte del material filtrado es rechazado como pseudofecas (Foster - Smith, 1975a; b; Winter, 1970); ello es evidenciable porque la tasa de "clearance" excede a la tasa de ingestión. A. psittacus incrementó la tasa de ingestión al existir mayor cantidad de alimento disponible, independientemente de la temperatura; las cantidades ofrecidas podrían no ser consideradas como altas, si se toma en cuenta que a 20°C, más del 80% de las larvas entregadas, fueron consumidas. El porcentaje de larvas muertas o mutiladas, no puede ser asociado con estos procesos, por cuanto no mostró tendencias con las alzas de temperaturas ni con el alimento disponible.

Respecto a las "pérdidas" calóricas por fecas, en A. psittacus no se observó un patrón claro relacionado a las variables experimentales. Al incrementar el alimento disponible, se observó una disminución de las "pérdidas" calóricas debido a un descenso en la tasa de evacuación de fecas a 10°C; en cambio a 20°C las pérdidas fueron mayores por efecto del incremento tanto en la tasa de defecación

como en el valor calórico de las fecas. En varias especies de invertebrados marinos sésiles los efectos de la temperatura y del alimento en la formación de fecas no son lineales, sino que existe una fase ascendente, un valor máximo y luego una fase descendente en la curva (Winter 1969). Ello sugiere que a 10°C, el incremento en la cantidad de alimento muestra la fase descendente de la curva y lo contrario pasa a 20°C y ello sería producto de la interacción existente en los efectos de la temperatura y del alimento en la ingestión y asimilación (Bayne, 1976a; b; Winter, 1978).

Probablemente uno de los factores más importantes en la determinación de la tasa metabólica, es el nivel de actividad (Newell, 1973). Para organismos sésiles las diferencias entre la tasa metabólica estándar y la tasa de rutina y activa, se deben principalmente a los costos energéticos de ventilación y alimentación (Thompson y Bayne, 1972; Bayne *et al*, 1976a) y en menor grado a los costos energéticos asociados a reproducción (Bayne *et al*, 1976b). A una misma temperatura, el metabolismo activo en A. psittacus fue significativamente mayor que el metabolismo de rutina y el metabolismo estándar. Estos datos son semejantes a los obtenidos por Bayne *et al*, (1973) en Mytilus edulis a la misma temperatura. El costo de actividad, es decir la diferencia entre la tasa activa y la tasa estándar fue de 76,92% respecto a la tasa activa (máxima) en A.

psittacus y de 48,57% en M. edulis. En el crustáceo Palaemonetes vulgaris, se han encontrado valores superiores al 70% (Mc Farland y Pickens, 1965). La reducción del gasto energético por la no existencia de filtración (estado estándar en filtradores) obtenido en A. psittacus fue de 2,6 veces, lo que está dentro del rango de lo conocido en otras especies de filtradores (Newell, 1979). No existen tendencias claras, en la disponibilidad de energía para actividad, cuando aumenta la temperatura. Se sabe sí, que al aumentar la temperatura, los costos por ventilación o alimentación, suben exponencialmente (Widdows, 1973; Bayne et al, 1976b). Los mayores costos, se asocian a una mayor actividad ciliar que pueden significar el 24% de la energía disponible de los alimentos (Bayne y Scullard, 1977). Los costos "fisiológicos", es decir aquellos, que se deben a la digestión y asimilación son muy inferiores.

Se discutirá a continuación, el efecto de las variables experimentales en cada uno de los procesos, asociados a las "pérdidas" energéticas.

A. psittacus, bajó su tasa metabólica al aumentar la temperatura, pero con igual temperatura, la incrementó al existir más alimento disponible. Las respuestas a la temperatura no asociadas a la actividad, se verificaron con ejemplares mantenidos en inanición. Sin embargo, estos no mostraron diferencias

en el tipo de respuesta a la temperatura, con animales alimentados. Este particular comportamiento metabólico (consumo de oxígeno menor a 20°C que a 10°C), ha sido descrito como un patrón de aclimatación tipo 2 A (Prosser, 1973) y corresponde al patrón de compensación adaptativo supra-óptimo de Precht et al, (1973). Debe señalarse, que las tasas estándar tienen en algunas especies, comportamientos muy distintos que las tasas de rutina o de actividad, en relación a la temperatura (Newell, 1979). Existen en la literatura registros que al subir la temperatura aumenta la tasa metabólica, pero pasada una cierta temperatura, la hace decrecer (Mc Mahon y Russell-Hunter, 1977; Branch y Newell, 1978). Menores actividades metabólicas han sido asociadas en varios casos a incrementos de la temperatura. El metabolismo basal de Passer domesticus ha evidenciado ser menor en ejemplares aclimatados a altas temperaturas. En Microtus ochrogaster la tasa metabólica basal es 24% mayor en invierno que en verano (Bartholomew, 1977). En diversas enzimas se observa mayor actividad al disminuir la temperatura. La succinato deshidrogenasa del músculo, cerebro e hígado del pez sol verde fue sustancialmente más activa a 5°C que a 25°C. Lo mismo ocurre con la aldolasa del hígado, citocromo oxidasa, piruvato quinasa de cerebro y lactato deshidrogenasa del cerebro de esta misma especie (Prosser, 1986). La concentración de citocromo c de este pez fue significativamente mayor a 5°C que a 15°C y a 15°C que a 25°C.

Los mecanismos moleculares de situaciones de compensación, aclimatación inversa o sobrecompensación, son pobremente conocidos (Prosser, 1986).

Menores consumos de oxígeno a temperaturas altas pueden ser también asociados a la utilización a nivel celular del oxígeno disponible por síntesis de lípidos a partir de hidratos de carbono. Como lo ha señalado Bartholomew (1977), factores endocrinos, particularmente en casos en que se encuentran involucrados hormonas tróficas, pueden generar respuestas no lineales del metabolismo a factores físicos. Todo lo anterior tiene directas consecuencias en la cantidad de energía disponible para crecimiento y/o reproducción, por cuanto si la temperatura afecta de un modo distinto los demás componentes del presupuesto energético, las máximas disponibilidades energéticas no necesariamente ocurrirán donde los costos respiratorios sean mínimos o donde las tasas de ingestión sean máximas. En A. psittacus los máximos ingresos de energía ocurren a la misma temperatura que los mínimos costos por respiración. Como del total de las "pérdidas" energéticas, los costos por respiración constituyen la fracción más importante, los otros procesos tienen poco peso relativo.

Si bien en este trabajo, por ser la especie estudiada de mayor ocurrencia en la zona submareal sólo se consideraron condiciones de sumersión permanente, los

cirripedios pueden también tener consumo de oxígeno aéreo. Al quedar al aire, expelen el agua que queda en la cavidad corporal, la que está cubierta por membranas, que permanecen húmedas y a través de ellas consumen oxígeno aéreo generando con las placas operculares una micropila (Barnes y Barnes, 1957). Una vez reinmersos, se recupera la actividad cirral, se expelen burbujas de aire y se reinicia el consumo de oxígeno disuelto (Barnes et al, 1963a). A. psittacus en atmósferas con altos porcentajes de humedad (>80%) puede sobrevivir durante largos períodos. Previamente se había descrito que ésta era una característica observable sólo en especies intermareales (Barnes et al, 1963a). Desde este punto de vista, la baja abundancia de A. psittacus en el intermareal bajo, probablemente no se asocie a limitantes fisiológicas. Los cirripedios presentan también respiración anaerobia, acumulando ácido láctico; las tasas metabólicas bajo anaerobiosis son menores a las presentes en sumersión (Barnes et al, 1963a; Wu y Levings, 1978).

La temperatura influyó en la excreción de amonio, verificándose igual que en el consumo de oxígeno, una caída en el metabolismo al aumentar la temperatura experimental de 10°C a 20°C. Las diferencias significativas evidenciadas en la tasa de excreción de amonio entre animales alimentados y no alimentados, sugiere que la tasa de excreción de amonio fue modificada por la alimentación. A 10°C, la excreción de amonio no fue distinta entre ejemplares

alimentados y en inanición, pero fue significativamente mayor en ejemplares en inanición en registros realizados a 20°C. En crustáceos se ha evidenciado mayor excreción de amonio en ejemplares alimentados (Nelson *et al*, 1979; Zuñiga *et al*, 1984). Sin embargo, en el molusco Thais lapillus, la excreción subió en ejemplares mantenidos en ayuno prolongado (Stickle y Bayne, 1982).

Los cambios estacionales en la excreción en invertebrados marinos, han sido atribuidos, en algunos casos, a variaciones en la cantidad y calidad del alimento disponible (Bayne y Scullard, 1977). Sin embargo, en el cirripedio Balanus balanoides, el alza de primavera y el máximo alcanzado en otoño, serían independientes del alimento y podrían deberse más bien a diferencias en el régimen térmico (White y Walker, 1981). En A. psittacus, el efecto de la temperatura fue claramente diferenciable de la disponibilidad de alimento, por cuanto hubo mayor excreción a 10°C que 20°C, tanto en ejemplares alimentados como en los mantenidos en inanición.

El incremento en los niveles de amonio excretado en condiciones de ayuno, con respecto a animales alimentados sugiere que las reservas catabolizadas durante el ayuno presentan mayores valores de compuestos nitrogenados que las larvas de Artemia utilizadas como alimento. Sin embargo, las concentraciones de proteínas en estas larvas son altas, indicándose en la literatura porcentajes de entre 37,4% y

71,4% del peso seco total (Léger et al, 1986). Análisis efectuados en las larvas utilizadas en este trabajo revelaron valores de 15,15% y 26,9% (M.L. González y J.M. Uribe, datos no publicados). La condición de ayuno también podría determinar mayores tasas de catabolización proteica (Cowey y Corner, 1963). Es posible que exista un mecanismo adaptativo en las condiciones de inanición, que active el metabolismo proteico deprimido normalmente cuando hay alimentos disponibles y por lo tanto adecuada provisión de sustratos energéticos como carbohidratos y lípidos.

Para las mediciones de excreción de amonio, fue necesario considerar su toxicidad y sus efectos sobre el consumo de oxígeno, cuando las determinaciones se efectuaron en sistemas cerrados. Más aún, altas concentraciones de amonio pueden afectar incluso las propias tasas de excreción de amonio. La concentración letal media a 96 h, fluctúa, en crustáceos, entre 0,40 y 2,31 mg de amonio/l (Colt y Armstrong, 1981). En la determinación de la cinética de excreción de amonio en A. psittacus, en 2 h, se alcanzaron concentraciones de 0,75 mg/l. Ello explicaría el bajísimo nivel de las tasas metabólicas alcanzadas en este período.

A pesar de que se detectó, por el método de ignición, materia orgánica en las mudas, el valor calórico fue despreciable. Incluso cuando las mudas se mezclaron con ácido benzoico, las combustiones fueron muy pequeñas. Una situación igual ha sido descrita en mudas de Balanus

glandula por Wu y Levings (1978). Por esta razón no se consideró la formación de mudas dentro de la ecuación de presupuesto energético. En otras especies de cirripedios se ha verificado que la muda no se asocia a las tasas respiratorias (Costlow y Bookhout, 1958), por lo que las variaciones en la frecuencia de mudas, no se consideraron causales de las diferencias en las pérdidas energéticas por respiración.

Los resultados obtenidos para A. psittacus concuerdan con los obtenidos por Wu y Leving (1981), para la especie submareal Balanus glandula ya que en ambas especies los mayores costos energéticos son debidos a respiración. En B. glandula los gastos respiratorios constituyen el 67,4% lo que está dentro del rango de los valores encontrados en A. psittacus. Igualmente, el aporte de las mudas resulta muy pequeño (2,3%). Sin embargo, altas frecuencias de muda y formación de fecas, sólo son asociadas a la cantidad de alimento disponible. Más aún, en los periodos de baja cantidad de fitoplancton, el crecimiento cesa. Ello ocurre en A. psittacus, pero la temperatura es un factor cuantitativamente más importante para explicar estos procesos. Más aún, la frecuencia de muda y la cantidad de fecas no se asociaron siempre, en forma positiva, con la cantidad de alimento. Los valores de eficiencia de asimilación fueron claramente mayores en B. glandula (92,5%), lo cual es también coincidente con lo encontrado

por Kutnesova (1973) en B. improvisus (94%). Del mismo modo los resultados no difieren sustantivamente de los efectos producidos en la disponibilidad de energía para crecimiento y/o reproducción, que se han obtenido en varias especies de invertebrados sésiles intermareales (revisión en Newell, 1979). En Mytilus californianus, por ejemplo, en un rango de temperatura de entre 13°C y 26°C, el balance energético fue invariablemente negativo cuando el alimento disponible fue de entre 0% a 2% del peso corporal de los animales experimentales. En cambio, cuando la disponibilidad de alimento subió de 4% a 6% del peso corporal, el balance energético fue siempre positivo. En todas las situaciones las pérdidas respiratorias subieron con la temperatura y cuando hubo una mayor disponibilidad de alimento, no así las tasas de ingestión que tuvieron máximos a temperaturas intermedias, aún cuando se incrementaron al existir mayor disponibilidad de alimento (Bayne et al, 1976a).

Restricciones funcionales determinan en consecuencia las variaciones temporales en reproducción y crecimiento en A. psittacus. Considerando que esta especie es un componente cuantitativamente importante de las comunidades litorales incrustantes, estos resultados adquieren importancia en un contexto ecológico. La intensidad de interacciones competitivas tanto intraespecíficas como interespecíficas, así como la vulnerabilidad a depredadores, están determinadas por las tasas de crecimiento, en el

período posterior al asentamiento larval (López, D., datos no publicados).

La temperatura y la cantidad de alimento disponibles también determinaron los niveles de aporte de materia orgánica al medio, por agregados de A. psittacus, así como la importancia relativa cuantitativa de las diversas fuentes. Existen evidencias previas de que las tasas de biodeposición varían con la temperatura, la concentración de alimento e iluminación en algunas especies de invertebrados filtradores (Tsuchiya, 1980; Navarro y Winter, 1982; Kautsky y Evans, 1987). No obstante, la biodeposición de fecas y pseudofecas, no es la única fuente de liberación de materia orgánica por especies filtradoras sésiles que viven en altas densidades en la zona litoral. Otras fuentes la constituyen las mudas y la liberación de productos reproductivos. No se encontraron registros en la literatura, de estudios cuantitativos de la importancia relativa de estos procesos y de su variabilidad temporal.

En A. psittacus, el incremento en la temperatura de 10°C a 20°C, significó un alza importante en la cantidad total de materia orgánica liberada al medio. A 10°C sin alimentación, la evacuación de fecas fue despreciable y no hubo evidencia de reproducción, no obstante, hubo formación de mudas. Como se ha señalado antes, a 10°C y con baja alimentación, el balance energético se hizo negativo, por lo cual, el aporte de materia orgánica fue mínimo. Al ser

alimentados, la fuente más importante de liberación de materia orgánica peso-específico fueron las fecas (40,95%), si no se considera el aporte de materia orgánica por larvas muertas (pero no ingeridas), la que a su vez, en estas condiciones alcanza su máximo valor y llega a constituir sobre el 40% del total de materia orgánica aportada. Los niveles de aporte de materia orgánica por fecas son menores que los registrados en la literatura para otras especies de animales filtradores sésiles. Las máximas tasas de biodepositación de componentes orgánicos de Mytilus chilensis señaladas por Navarro (1983), más que cuadruplican los valores máximos de materia orgánica provenientes de fecas y alimento no ingerido en A. psittacus. Si bien las temperaturas son comparables (12°C en M. chilensis y 10°C en A. psittacus), existen otros factores como tamaño corporal, cantidad y calidad del alimento que hacen variar fuertemente los niveles de biodepositación (Tenore y Dunstan, 1973; Navarro y Winter, 1982; Navarro, 1983). Son también mayores los valores señalados por Ito e Imai (1955) y Haven y Morales-Alamo, (1966), en ostras. Ello parece asociarse a menores volúmenes de ingestión peso-específica de A. psittacus, respecto a lo consumido por bivalvos.

En A. psittacus, el aporte de materia orgánica por producción de larvas abortivas, constituyen el componente más importante a 20°C y 50% de alimento ofrecido. En Mytilus

chilensis se ha evidenciado que, cantidades que fluctúan entre 0,3 y 1,65 gph/individuo pueden ser producidas en un periodo de desove. Ello representa entre el 24% y 35% del peso corporal total (Navarro y Winter, 1982). El aporte de las fecas a 20°C y 100% de alimento ofrecido se incrementó notablemente y constituyó el 60,47% del aporte de materia orgánica. A esta condición se alcanzó los valores máximos.

Dado que A. psittacus forma agregados conspicuos, que pueden reunir varios cientos de ejemplares por metro cuadrado y que es un colonizador activo de superficies sumergidas, los aportes de materia orgánica por esta especie podrían, al sumarse a la de otras especies filtradoras, tener consecuencias ecológicas de interés. Particularmente, en sitios de cultivo de organismos filtradores, que corresponden normalmente a bahías protegidas con limitada renovación de agua, la liberación de materia orgánica por filtradores podría producir modificaciones importantes en el flujo de energía, C y N (López et al, 1988 a).

Las consecuencias ecológicas del aporte de materia orgánica al medio son variadas. Una gran cantidad de cambios pueden provocarse en los sedimentos de fondo, como variaciones en la composición granulométrica, cantidad de carbono orgánico, desarrollo de bacterias o diatomeas, mayores tasas de desnitrificación o de mineralización de nitrógeno, mayor consumo de oxígeno béntico y otras (Kaspar et al, 1985;

Dahlback y Gunnarson, 1981; resumen en López et al, 1988a). Estos cambios a su vez producen modificaciones en las comunidades de fondo (López et al, 1988b). Kautsky (1981), ha planteado también, efectos a nivel de detritívoros y en la regeneración de nutrientes. La importancia de "pellets" fecales para organismos marinos, ha sido señalada desde hace muchos años (Harvey et al, 1935). Pueden ser alimento para organismos bentónicos (Newell, 1965), ser vehículos de transporte de materiales orgánicos (Tanoue y Handa, 1980) e incluso de contaminantes (Elder y Fowler, 1977). Por ello se ha dado mucha importancia a la composición química de las fecas, a sus tasas de hundimiento y al rol de las bacterias sobre estos sustratos. En el Mar Báltico, donde Mytilus edulis es la especie dominante, la biomasa producida en un año por las fecas y pseudofecas equivalen al 10% de la producción pelágica primaria o un tercio de las tasas de sedimentación natural (Kautsky, 1981).

Por otro lado, la liberación de productos reproductivos puede tener una gran significación. M. edulis aporta, a través de sus productos reproductivos, la mitad de la producción zooplanctónica (Kautsky, 1981). Los períodos de mayor cantidad de larvas de arenque coinciden con las de larvas de M. edulis, habiéndose evidenciado previamente que estas últimas son el principal alimento de este pez (Schanck, 1972).

Respecto a las mudas, su producción en crustáceos

depende de factores ambientales, pero está controlada por factores endocrinos (Prosser y Brown, 1968). Están compuestas principalmente por carbohidratos con compuestos nitrogenados (Barnes et al, 1963a), pero aparentemente al tener un menor contenido calórico no tendrían importancia directa en las cadenas tróficas.

Considerando tanto los niveles de consumo de energía, a través de la ingestión, como el aporte de materia orgánica por sus distintas fuentes, A. psittacus debe jugar un rol importante en el flujo de energía de los sistemas costeros. No obstante, las altas "pérdidas" energéticas por respiración determinan que la fracción de energía disponible para los niveles tróficos superiores, respecto a la energía ingerida, sea baja. Esta situación, de acuerdo a lo discutido, parece ser común en animales filtradores y particularmente en cirripedios.

## CONCLUSIONES

- 1.- La temperatura y la disponibilidad de alimento, modificaron el signo y la magnitud del balance energético de ejemplares adultos de A. psittacus, mantenidos en condiciones de laboratorio. La importancia relativa de los procesos que produjeron "pérdidas energéticas" fueron distintos para cada tratamiento.
- 2.- La temperatura y disponibilidad de alimento, modificaron también la cantidad de materia orgánica aportada al medio por unidad de tiempo, por individuos de esta especie. La importancia relativa de cada uno de los procesos que aportan materia orgánica, cambió significativamente entre tratamientos.
- 3.- Los resultados anteriores sugieren que tanto el presupuesto energético como el aporte de materia orgánica, varían temporalmente, como respuesta a cambios en la temperatura y el alimento disponible.
- 4.- La tasa de ingestión de larvas nauplios recién eclosionadas de Artemia evidenció una alta variación en todos los tratamientos. Sin embargo, fue consistentemente mayor a 20°C que a 10°C. Una mayor

disponibilidad de alimento también incrementó la ingestión pero en un menor grado de lo que lo hizo el aumento de temperatura.

5.- Los procesos de "pérdidas energéticas" fueron modificados en forma diferente por las condiciones experimentales. El consumo de oxígeno "peso-específico" fue mayor a 10°C que a 20°C para cualquier condición de alimentación. El metabolismo de rutina no fue distinto del metabolismo estándar. Sin embargo el metabolismo activo fue significativamente mayor. La excreción de amonio fue también mayor a 10°C que a 20°C, aumentando para cualquier valor de temperatura, al incrementarse la alimentación. La evacuación de fecas, en cambio, si bien varió significativamente en ejemplares mantenidos a diferentes condiciones experimentales, no evidenció tendencias claras debido a aumentos de la temperatura o alimentación. La temperatura modificó la frecuencia de mudas; con diferentes regímenes de alimentación no hubo diferencias en la cantidad de mudas.

6.- La eficiencia de asimilación disminuyó con la temperatura pero no con abundancia de alimento.

7.- El balance energético fue negativo a 10°C y 50% de alimentación y positivo en todas las demás condiciones experimentales. La máxima disponibilidad energética

para crecimiento y/o reproducción se obtuvo a 20°C y 100% de alimentación.

- 8.- Estos resultados explican el hecho de que esta especie prácticamente no crece ni se reproduce en invierno, presentando en cambio, altas tasas de crecimiento y reproducción en primavera y verano.
- 9.- El máximo aporte de materia orgánica se alcanzó en ejemplares mantenidos a 20°C y 100% de alimentación y la mínima, en aquellos ubicados a 10°C y en inanición.
- 10.- En términos relativos, la evacuación de fecas constituyó entre el 20,54% y el 60,47% del total de la materia orgánica liberada al medio siendo la fuente de aporte más importante. Otros procesos como formación de mudas, productos reproductivos y alimento no ingerido variaron en importancia, de acuerdo a las condiciones ambientales.
- 11.- Considerando que A. psittacus forma agregados conspicuos que pueden reunir varios cientos de ejemplares por metro cuadrado, los aportes de materia orgánica de esta especie, al sumarse a la de otras especies filtradoras, podrían tener efectos ecológicos en sedimentos y comunidades de fondo, en bahías con baja circulación comunes en el sur de Chile.

12.- Dados los niveles de consumo de energía así como los de aporte de materia orgánica, A. psittacus juega un rol importante en el flujo de energía de los sistemas costeros. No obstante las altas "pérdidas" por respiración - particularmente en condiciones invernales - determinan que la fracción de energía disponible para los niveles tróficos superiores respecto a la energía ingerida, sea baja.

## LISTA DE REFERENCIAS

- AHLSTROM, E.H., 1958. "Sardine eggs and larvae and other fish larvae, Pacific coast". Spec. Sci. Rep. U.S. Fisch. Wildl. Serv., Fisch., 251: 1-84.
- ALVARIÑO, A., 1965. "Chaetognaths". Oceanogr. Mar. Biol. Annual Rev., H. BARNES, ed. 3 Allen & Unwin, Londres: 115-194.
- ARCOS, R.D.F., 1976. "Los copépodos calanoideos de la región magallánica". Expedición Hero 72-4, Rev. Com. Perm. Pacífico Sur, 5: 85-100.
- BARNES, H. y M. BARNES, 1957. "Resistance to desiccation in intertidal barnacles". Science, 126:358
- BARNES, H. y H.T. POWELL, 1953. "The growth of Balanus balanoides (L) and B. crenatus under varying conditions of submersion". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 32:107-128.
- BARNES, H.; M. BARNES y D.M. FINLAYSON, 1963. "The metabolism during starvation of Balanus balanoides". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 43: 213-222.
- BARNES, H.; D.M. FINLAYSON y J. PIATIGORSKY, 1963. "The effect of desiccation and anaerobic condition on the behaviour, survival and general metabolism of three common cirripedes". J. Anim. Ecol., 32:233-252.
- BARTHOLOMEW, G.A. 1977. "Energy metabolism". In Gordon, M.S. Animal physiology: Principles and adaptations: 57-110. Mac-Millan Publishing Co. Inc. New York.

- BAYNE, B.L. y C. SCULLARD, 1977. "Rates of nitrogen excretion by especies of Mytilus (Bivalvia: Mollusca)". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 57: 355-369.
  
- BAYNE, B.L.; R.J. THOMPSON y J. WIDDOWS, 1973. "Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by Mytilus edulis L.". In. Effects of temperature on ectothermic organisms. W. Wieser ed. :181-193. Springer-Verlag. Berlin.
  
- BAYNE, B. L.; B.C. BAYNE; J.C. CAREFOOT y R.J. THOMPSON, 1976a. "The physiological ecology of Mytilus californianus. Conrad. 1. Metabolism and energy balance". Oecología (Berl.), 22:211-228.
  
- BAYNE, B.L.; T.C. CAREFOOT y R.J. THOMPSON, 1976b. "The physiological ecology of Mytilus californianus. CONRAD. 2. Adaptation to low oxygen tension and air exposure". Oecología (Berl.), 22:229-250.
  
- BOLTOVSKOY, D., 1981. "Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental". Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 933 pp.
  
- BRANCH, G.N. y R.C. NEWELL, 1978. " A comparative study of metabolic energy expenditure in the limpets Patella cochlear, P. oculus and P. granatina". Mar. Biol. , 49: 351-361.
  
- CARRASCO, F., 1976. "Larvas de la Familia Spionidae (Polychaete) en el plancton de la bahía de Concepción, Chile". Gayana Zoología, 38: 1-63.
  
- COLT, J. y D.A., ARMSTRONG, 1981. "Nitrogen toxicity to crustacean, fish and molluscs." In Bio- Engineering Symposium for Fish. Culture. (FCS publ.) 1: 34-47

- CONNELL, J.H., 1961. "The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chthamalus stellatus". Ecology, 42:710-713.
  
- CONNELL, J.H., 1970. "A predator-prey system in the marine intertidal region. I. Balanus glandula and several predatory species of Ihais". Ecol. Monogr., 40: 49-78.
  
- CONOVER, R.J., 1966."Assimilation of organic matter by zooplankton". Limnol. Oceanogr., 11: 338-54.
  
- COSTLOW, J.D. y C.G. BOOKHOUT, 1958. "Molting and respiration in Balanus amphitrite var. denticulata Broch". Physiol. Zool., 31: 271-280.
  
- COWEY, C.B. y E.D. CORNER, 1963. "Amino acids and some other nitrogenous compounds in Calanus finmarchicus". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 43: 485-493.
  
- CRISP, D.J., 1960. "Factors influencing growth rate in Balanus balanoides". J. Anim.Ecol., 29: 95-116.
  
- DAHLBACK, B. y L.A. GUNNARSSON, 1981. "Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture". Mar. Biol., 63: 269-275.
  
- ELDER, D.L. y S. W. FOWLER, 1977."Polychlorinated biphenyls: penetration into the deep ocean by zooplankton fecal pellet transport". Science, 197: 459-461.
  
- ELLIOT, J.M. y W. DAVISON, 1975. "Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics". Oecologia (Berl.), 19: 195-201.

- FAGETTI, E., 1972. "Bathymetric distribution of chaetognaths in the south-eastern Pacific Ocean". *Mar Biol.*, 17(1): 7-29.
  
- FOLIN, O. y H. MALMROS, 1979. "An improved form of Folin micro method for blood sugar determination". *J. Biol. Chem.*, 83: 115-120.
  
- FOSTER-SMITH, R.L., 1975a. "The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for Mytilus edulis L. Cerastoderma edule (L.) and Venerupis pullastra (Montagu)". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 17: 1-72.
  
- FOSTER-SMITH, R.L., 1975b. "The effect of concentration suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves". *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55: 411-418.
  
- GAINES, S. y J. ROUGHGARDEN, 1985. "Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 82: 3707-3711.
  
- GLYNN, P. W., 1965. "Community composition, structure, inter-relationships in the marine intertidal Endocladia muricata-Balanus glandula association in Monterey Bay, California". *Beaufortia*, 12: 1-198.
  
- GRANT, W.S., 1977. "High intertidal community organization on a rocky headland in Maine". *U.S.A., Mar. Biol.*, 44: 15-25.
  
- GRIFFITH, R., 1981. "Aerial exposure and energy balance in littoral and sublittoral Choromytilus meridionalis (L.) (Bivalvia)". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 52: 231-241.

- GRIFFITH, R.L. y J.A. KING, 1979. "Some relationships between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel Aulacomya ater". Marine Biology, 51: 141-149.
  
- GUILER, E., 1959. "The intertidal ecology of Montemar area, Chile". Pap. Proc. of the Roy. Soc. Tasmania, 93: 165-183.
  
- HARVEY, H.W.; L.H. COOPER; M.V. LEBOUR y F.S. RUSSELL, 1935. "Plankton production and its control". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 20: 407-441.
  
- HAVEN, D.S. y R. MORALES-ALAMO, 1966. "Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrates filter-feeders". Limnol. Oceanogr., 11: 487-498.
  
- HOLLAND, D. y P. GABBOTT, 1971. "A micro-analytical scheme for the determination of protein, carbohydrate, lipid and RNA levels in marine invertebrates larvae". J.Mar. Biol. Ass. U.K., 51: 659-688.
  
- ITO, S. e I. IMAI, 1955. "Ecology of oyster bed. I. On the decline of productivity due to repeated culture". Tohoku Jour. Agr. Research., 5: 251:268.
  
- KASPAR, H.F; P.A. GILLESPIE; I.C. BOYER y A.L. MACKENZIE, 1985. "Effect of mussel Aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand". Mar. Biol., 85: 127-136.
  
- KAUTSKY, N., 1981. "On the trophic role of the blue mussel (Mytilus edulis L.) in a Baltic coastal ecosystem and the fate of the organic matter produced by the mussels". Kieler Meeresforsch, Sonderh, 5: 454-461.

- KAUTSKY, N. y S. EVANS, 1987. "Role of biodeposition by Mytilus edulis in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem". Mar. Ecol. Prog. Ser, 38:201-212.
  
- KUZNETSOVA, I.A., 1973. "Utilization of several kinds of feed by cirriped crustaceans". Hydrobiol. J., 9:33-40.
  
- LEGER, P.; D.A. BENGTSON; K. L. SIMPSON, P. SORGELOOS, 1986. "The use and nutritional value of Artemia as a food source". Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 24: 521-623.
  
- LOPEZ, D. y G. TOLEDO, 1980. "Estudio descriptivo comparado de los estados larvarios tempranos y cypris de balanomorfos chilenos". Acta Zoológica Lilloana, 35: 547-551.
  
- LOPEZ, D.A.; A.H. BUSCHMANN y M.L. GONZALEZ, 1988 a "Efecto del uso de las zonas costeras por prácticas de Acuicultura", Medio Ambiente, 9(1): 42-54.
  
- LOPEZ, D.A.; M.V. VIAL; R. LAZCANO; M.L. GONZALEZ Y O.E. MANCILLA, 1988 b "Uso potencial de embriones y larvas de Austromegabalanus psittacus (Mol.), en alimentación animal". BIOTA, Osorno, Chile, 4:63-71.
  
- LOPEZ, D.A.; O.E. MANCILLA y M.L. GONZALEZ, 1989. "El cirripedio Austromegabalanus psittacus (Mol.) como especie incrustante en sistemas de cultivo suspendido de Mytilus chilensis (Hupé)". En prensa.
  
- LOWRY, O.; N.J. ROSENBROUGH, A.L.FARR; R.J.RANDALL, 1951. "Protein measurement with the Folin Phenol reagent". Journal of Biological Chemistry, 193: 265-75.

- MANN, K. H., 1982. "The role of microorganisms in coastal waters". IN. Ecology of Coastal water, K.H. Mann. ed. cap. 5: 125-159.
  
- MANCILLA, O.E., 1989. "Evaluación de las posibilidades de Austroromegabalanus psittacus (Molina, 1782) (Cirripedia: Balanidae) como un nuevo recurso para la Acuicultura". Tesis. Instituto Profesional de Osorno: 1-165.
  
- MARSH, J.B. y D.B. WEISNTEIN, 1966. "Simple charring method for determination of lipids". J. Lipid. Res., 7: 574-576.
  
- Mc FARLAND, W.N. y P.E. PICKENS, 1965. "The effects of season, temperature and salinity on standard and active oxygen consumption of the grass shrimp, Palaemonetes vulgaris (Say)". Can. J. Zool., 43: 571-585.
  
- Mc MAHON, R.F. y W.D. RUSSELL-HUNTER, 1977. "Temperature relations of aerial and aquatic respiration in six littoral snails in relation to their vertical distribution". Biol. Bull., 152: 182-198.
  
- MENGE, B.A., 1976. "Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity". Ecol. Monogr., 46: 355-393.
  
- MORTON, J.E.; A.D. BONEY y E.D.S. CORNER, 1957. "The adptation of Lasaea rubra (Montagu); small intertidal lamellibranch". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 36:383-405.
  
- NAVARRO, J.M., 1983. "Oferta alimenticia natural y su efecto sobre los procesos fisiológicos del bivalvo Mytilus chilensis en la bahía de Yaldad, Chiloé. (Sur de Chile)". Mems. Asoc. Latinoam. Acuicult., 5(2):175-187.

- NAVARRO, J.M. y J. WINTER, 1982. "Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in Mytilus chilensis, in relation to body size and different algal concentrations". Mar. Biol., 67: 255-266.
  
- NELSON, S.G.; M.A. SIMMONS y A.W. KNIGHT, 1979. "Ammonia excretion by the benthic estuarine shrimp Craxon franciscorum (Crustacea: Craxonidae). in relation to diet". Mar. Biol., 54: 25-31.
  
- NEWELL, R., 1965. "The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma baltica". Proc. Zool. Soc. London, 144: 25-45.
  
- NEWELL, R.C., 1973. "Factors affecting the respiration intertidal invertebrates". Am. Zool., 13: 513-528.
  
- NEWELL, R.C., 1979. "Biology of intertidal animals". Marine Ecological Survey Ltd. Fawerham, Kent: 1-757.
  
- NEWELL, R.C.; L.G. JOHNSON y L.H. KOFOED, 1977. "Adjustement of the components of energy balance in response to temperature change in Ostrea edulis". Oecologia , 30: 97-110.
  
- NEWELL, R.C.; V.I. PYE y M. AHSANULLAH, 1971. "Factor affecting the feeding rate of the winkle Littorina littorea". Mar. Biol., 9(2): 138- 144.
  
- NILLSON-CANTELL, C.A., 1957. "Thoracic Cirripeds from Chile". Report of the Lund University Exp. 1948-49, Lund Univ. Arsskr 2, 53 (9:1-25).

- PALMA, S., 1986. "Sifonóforos fisonectes colectados frente a Punta Curaumilla, Valparaíso". *Investigaciones Marinas*, 14: 69-78.
  
- PERKINS, R.J., 1975. "Energy flow through a marine intertidal association". *Int. J. Ecol. Envir. Sci.*, 1: 71-87.
  
- PETERSEN, G.H., 1966. "Balanus balanoides (L). (Cirripedia) life cycle and growth in Greenland". *Medd. Groenl.*, 159(12): 1-114.
  
- PRECHT, H.; J. CHRISTOPHERSEN; H. HENSEL y W. LARCHELR, 1963. "Temperature and Life". Springer-Verlag, Berlin, 799 pp.
  
- PROSSER, C.L. y F.A. BROWN, 1968. "Fisiología Comparada". Ed. Interamericana. 728 pp.
  
- PROSSER, C.L. 1973. "Comparative Animal Physiology". 3rd Ed. Saunders Co., London, 966 pp.
  
- PROSSER, C.L. 1986. "Adaptational biology: molecules to organisms. John Wiley and sons. New York. 396 pp.
  
- RITZ, D.A. y D.J. CRISP, 1970. "Seasonal changes in feeding rate in Balanus balanoides". *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50: 223- 240.
  
- RITZ, D.A. y B.A. FOSTER, 1968. "Comparison of the temperature responses of barnacles from Britain, South Afric and New Zealand, with special reference to temperature acclimation in Elminius modestus". *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48: 545-599.
  
- RICKER, W.E., 1968, "Methods for assesment of fish production in fresh water". Blackwell I.B.P. Handbook 313 pp.
  
- RIISCARD, H.U. y A. RANDLOV, 1981. "Energy budgets, growth and filtration rates in Mytilus edulis at different algal concentrations". *Mar. Biol.*, 61:227-234.

- SCHANCK, D., 1972. "Nahrungsökologische untersucungen an herigs larven". Ber. dt. Wiss. Kommn. Meeresforsch., 22: 273-343.
  
- SCHULTE, E.H., 1975. "Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of Mytilus edulis". Mar. Biol., 30: 331-340.
  
- SERNAP, 1970 - 1987. "Anuario Estadístico de Pesca".
  
- SOKAL, P. y J. ROHLF, 1969. "Biometry". W.H. Freeman ed., San Francisco, 775 pp.
  
- SOLORZANO, L., 1969. "Determination of ammonia in waters by the phenolhypochlorite method". Limnol. Oceanogr., 14:799-801.
  
- SOUTHWARD, A.J., 1955a. "Feeding of barnacles". Nature (Lond.), 175: 1124
  
- SOUTHWARD, A.J., 1955b. "On the behaviour of barnacles. I. The relation of cirral and other activities to temperature". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 34: 403-422.
  
- SOUTHWARD, A.J., 1957. "On the behaviour of barnacles III. Further observations on the influence of temperature and age on cirral activity". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 36: 323-334.
  
- SOUTHWARD, A.J., 1964. "The relationship between temperature and rhythmic cirral activity in some Cirripedia considered in connection with their geographical distribution". Helgol. wiss. Meersunters., 10: 391-403.
  
- SOUTHWARD, A.J. y D.J. CRISP, 1975. "Activity rithms of barnacles in relation to temperature and feeding". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 45: 161-185.

- STICKLE, W.B. y B.L. BAYNE, 1982. "Effects to temperature and salinity on consumption and nitrogen excretion in Thais lapillus (L)". J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 58: 1-17.
- TANQUE, E. y N. HANDA, 1980. "Vertical transport of organic materials in the northern North Pacific as determined by sediment trap experiment. Part I. Fatty acid composition". J. Oceanogr. Soc. Japan, 36: 231-245.
- TENORE, K.R. y W.M. DUNSTAN, 1973. "Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels". Mar. Biol., 21: 190-195.
- THOMPSON, R.J. y B.L. BAYNE, 1972. "Active metabolism associated with feeding in the mussel, Mytilus edulis (L)". J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 9: 111-24.
- THOMPSON, R.J. y B.L. BAYNE, 1974. "Some relationships between growth metabolism and food in the mussel Mytilus edulis". Mar. Biol., 27: 317-326.
- TSUCHIYA, M., 1980. "Biodeposit production by the mussel Mytilus edulis L. on the rocky shores". J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 47: 203-22.
- URIBE, J.M., 1989. "Efecto de la alimentación sobre el valor dietético de larvas nauplio de Artemia salina". Tesis: 1-63. Instituto Profesional de Osorno.
- VAHL, O., 1973. "Pumping and oxygen consumption rates of Mytilus edulis L. of different sizes". Ophelia 12: 21-25.
- VERGARA, F., 1988. "Metodos estadísticos en registros meteorológicos aplicados al estudio de recursos acuáticos". Tesis para optar al grado de Magister en Bioestadística Universidad de Chile : 1-81.

- WARREN, C.E. y G.E. DAVIS, 1967. "Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth of fish". In: The Biological basis of fresh-water fish production S.D. Gerking Ed. Blackwell Pub.: 175-214.
  
- WETHEY, D.S., 1983. "Intrapopulation variation in growth of sessile organism: natural populations of the intertidal barnacle Balanus balanoides". Oikos, 40: 14-23.
  
- WHITE, K.N. y G.WALKER, 1981. "Rate of nitrogen excretion by the shore barnacle Balanus balanoides (L.)". Comp. Biochem. Physiol., 69A: 389-394.
  
- WIDDOWS, J., 1973. "The effects of temperature on the metabolism and activity of Mytilus edulis L.". Netherlands Journal of Sea 7: 387-98.
  
- WIDDOWS, J., 1978. "Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of Mytilus edulis". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 58: 109-124.
  
- WIDDOWS, J. y B.L. BAYNE, 1971. "Temperature acclimation of Mytilus edulis, with reference to its energy budget". J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51: 827-843.
  
- WINTER, J.E., 1969. "Über den einfluss der nahrungskonzentration und anderer faktoren auf filterleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln Arctica islandica and Modiolus modiolus". Mar. Biol., 4: 87-135.
  
- WINTER, J.E., 1970. "Filter feeding en food utilization in Arctica islandica L. and Modiolus modiolus L. at different food concentration" In: Marine Food Chains. J. H. Steele. ed.: 196-206. Oliver and Boyd, Edimburgh.