

Consecuencias del tamaño colonial en la tasa metabólica de *Cauloramphus spiniferum* (Bryozoa)

Consequences of colony size on metabolic rate of
Cauloramphus spiniferum (Bryozoa)

MAURICIO R. MUÑOZ y JUAN M. CANCINO

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile
Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

Existe abundante información respecto a la relación entre tasa metabólica (TM) y tamaño corporal (W) en organismos unitarios, pero se sabe poco de esta relación en organismos coloniales, los cuales crecen por adición de unidades genéticamente idénticas y parcialmente autosuficientes. En el presente trabajo se evalúan las tasas de ingestión o filtración y de consumo de oxígeno del briozoo *Cauloramphus spiniferum* (Johnston) en un rango de 2 a 550 zoooides por colonia. La tasa de filtración (Y, en $\mu\text{L}/\text{Z} \cdot \text{h}$) por zooide activo disminuye al aumentar el tamaño colonial (X, en número de zoooides activos) de acuerdo a la función $Y = 724,9 X^{-0,41}$. El consumo de oxígeno por zooide ($10^{-3} \mu\text{LO}_2/\text{Z} \cdot \text{h}$) en colonias inactivas se mantiene independiente del tamaño colonial ($b = -2,8 \times 10^{-7} \pm 7 \times 10^{-7}$, $P = 0,71$), lo que difiere de lo conocido para organismos no coloniales, en los cuales TM es función alométrica de W. Sin embargo, el consumo de oxígeno (Y, en $\mu\text{LO}_2/\text{Z} \cdot \text{h}$) por zooide activo decrece al aumentar el tamaño de la colonia (X, en número de zooide) según la relación $Y = 0,138 X^{-0,525}$. Esto indica que el metabolismo activo de las colonias no es simplemente la suma de TM de cada uno de los zoooides constituyentes de la colonia y sugiere que existen propiedades emergentes de la organización colonial que a nivel fisiológico se traducen en una relación alométrica entre TM activa y tamaño colonial. Dado que por zooide activo TM disminuye más abruptamente que TF, colonias de mayor tamaño de *C. spiniferum* tendrían proporcionalmente un mayor potencial para producción que las colonias pequeñas. Esto podría ser interpretado como una ventaja de la organización colonial. Sin embargo, se requiere mayor cantidad de información a fin de poder generalizar sobre las posibles ventajas energéticas de dicha organización.

Palabras claves: Consumo de oxígeno, tasa de filtración, organismos coloniales, briozoos, tamaño corporal.

ABSTRACT

Although information on how metabolic rate (MR) scales body size (W) in unitary organisms is abundant, little is known about this relationship in colonial animals which grow iterating genetically identical and partially independent units. In the present study we measure both the filtration and the O_2 -consumption rates of the encrusting bryozoan *Cauloramphus spiniferum* (Johnston) in a colonial size ranging from 2 to 550 zooids. The zooid-specific filtration rate (Y, in $\mu\text{L}/\text{Z} \cdot \text{h}$) is related to colony size (X, in number of active zooids) following the equation $Y = 724.9 X^{-0.41}$. The zooid specific O_2 consumption rate in inactive colonies ($10^{-3} \mu\text{LO}_2/\text{Z} \cdot \text{h}$) is independent of colony size ($b = -2.8 \times 10^{-7} \pm 7 \times 10^{-7}$, $P = 0.71$). This result differs from what is known to apply to non-colonial animals in which basic MR is an allometric function of W. However, following the general trend known for unitary organisms, the zooid-specific active metabolic rate (Y, in $\mu\text{LO}_2/\text{Z} \cdot \text{h}$) of *C. spiniferum* is an allometric function of the number of zooids with expanded polypide (X), described by the equation $Y = 0.138 X^{-0.525}$. Therefore the colonial active MR cannot be expressed by the sum of the MR of the zooids that constitute the colony. In *C. spiniferum* as colony size increases the zooid-specific filtration rate decreases more slowly than the zooid-specific O_2 -consumption rate, consequently if the assimilation rate remains constant as a function of body size, larger colonies should have a higher scope for production than smaller ones. This could be interpreted as an advantage of the colonial organization; but more basic information is needed before firm conclusions on the energetic consequences of colonial organization can be established.

Key words: Oxygen consumption, filtration rate, colonial organisms, bryozoans, body size.

INTRODUCCION

El concepto de tasa metabólica se refiere a la cantidad de energía metabolizada por un organismo por unidad de tiempo. En la

literatura existe abundante información referente a tasas metabólicas de organismos no coloniales o unitarios (Peters 1983). En tales organismos la tasa metabólica es, normalmente, una función alométrica del

tamaño corporal y tal característica emerge como una propiedad de los organismos (Hemmingsen 1960). Empíricamente se ha determinado que es posible predecir la tasa metabólica elevando el peso corporal a un exponente que varía entre 0,67 y 0,82. Este exponente tiene una distribución de frecuencia con una tendencia central en 0,75, lo que implica que la tasa metabólica masa-específica tiene un exponente alométrico de $-0,25$, el cual ha sido descrito para una gran variedad de grupos taxonómicos no coloniales (Kleiber 1961, Hemmingsen 1966, Peters 1983).

Existe escasa información con respecto a la tasa metabólica en organismos coloniales. En briozoos las investigaciones relativas a consumo de oxígeno se han orientado a averiguar si las demandas de oxígeno de las colonias pueden ser satisfechas por difusión (Mangum & Schoff 1967, Massaro & Fatt 1967, Teal 1967, Ryland 1967, Moyano *et al.* 1974). Sólo el trabajo de Hughes & Hughes (1986) aborda el problema del consumo de oxígeno en función del tamaño colonial, concluyendo que existe una relación isométrica entre ambas variables.

Las investigaciones sobre tasa de ingestión o de filtración en briozoos se han centrado en averiguar los efectos del tamaño y la concentración de partículas en la tasa de filtración y en determinar cómo crecen las colonias en diferentes concentraciones de alimento (Bullivant 1968, Menon 1974, Jebram 1975, Winston 1977, Best & Thorpe 1983). Sólo el trabajo de Bishop & Bahr (1973) relaciona tasa de filtración y tamaño colonial. Al comparar el trabajo de Bishop & Bahr (1973) con el de Hughes & Hughes (1986) emerge una aparente contradicción, puesto que si la tasa de ingestión por zooide disminuye a medida que la colonia crece (Bishop & Bahr 1973) ¿cómo explicamos la mantención de una tasa de consumo de oxígeno por zooide independiente del tamaño colonial? (Hughes & Hughes 1986). Pensamos, por lo tanto, que la relación existente entre tamaño corporal y tasa metabólica en organismos coloniales está aún por ser determinada. Sobre la base de lo expuesto es pertinente preguntarse si la tasa metabólica de organismos coloniales es una

función alométrica del tamaño colonial, siguiendo la tendencia general de organismos no coloniales. Definir esta relación implica determinar qué consecuencias fisiológicas tiene el crecimiento en organismos coloniales.

En briozoos el crecimiento colonial se caracteriza por la adición de zooides de un tamaño relativamente fijo y genéticamente idénticos. Dado que el metabolismo colonial es resultado, en último término, de la actividad de cada zooide, *a priori* es posible proponer dos hipótesis alternativas referentes a la relación entre tasa metabólica y número de zooides en la colonia: (i) Si los zooides agregados a la colonia mediante gemación son unidades fisiológicamente independientes y comparables entre sí, es esperable que la tasa metabólica por zooide sea independiente del tamaño colonial. (ii) Pero si la colonialidad tiene repercusiones fisiológicas a nivel de las unidades funcionales que constituyen la colonia, entonces los zooides deberían cambiar su tasa metabólica en función del tamaño colonial. El objetivo del presente estudio es determinar el efecto del tamaño colonial en la tasa metabólica de un briozoo incrustante, poniendo a prueba las hipótesis mencionadas anteriormente.

MATERIALES Y METODOS

Se seleccionó como sujeto de estudio a colonias de la especie *Cauloramphus spiniferum* (Johnston 1832), (Cheilostomata, Anasca). Esta es una especie abundante sobre sustrato rocoso de la zona submareal de Chile central. Presenta crecimiento unilaminar y un borde de gemación muy estrecho, que no excede el equivalente a la longitud de un zooide. Las larvas son incubadas en ovicelas subinmersas. En la determinación de tasas metabólicas no fueron empleadas colonias que estuvieran incubando larvas.

Durante abril y mayo de 1987 y en octubre y noviembre de 1988 fueron recolectadas numerosas colonias de *C. spiniferum* que crecían sobre piedras en Las Cruces (33°30'S, 71°38'W) y se mantuvieron en tanques con circulación de agua

de mar en la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM-Las Cruces). Se estimuló la liberación de larvas siguiendo el método descrito por Ryland (1959). A estas larvas se les permitió asentarse sobre portaobjetos, previamente mantenidos en agua de mar. Portaobjetos con colonias de diferentes tamaños fueron llevados a acuarios en Santiago (Laboratorio P. Universidad Católica de Chile) y mantenidos en agua de mar filtrada a $0,45 \mu\text{m}$, a temperatura de $12 \pm 2^\circ\text{C}$ y alimentadas con *Isochrysis galbana* va. *tahiti* y *Dunaliella tertiolecta* durante una semana. Los zooides de estas colonias fueron caracterizados morfométricamente (Fig. 1).

La tasa de filtración se evaluó cuantificando las células de *Isochrysis galbana* que eran removidas por unidad de tiempo de un volumen de agua. Se empleó un contador de cultivo (Coulter Counter Model A) para los conteos, tomando una

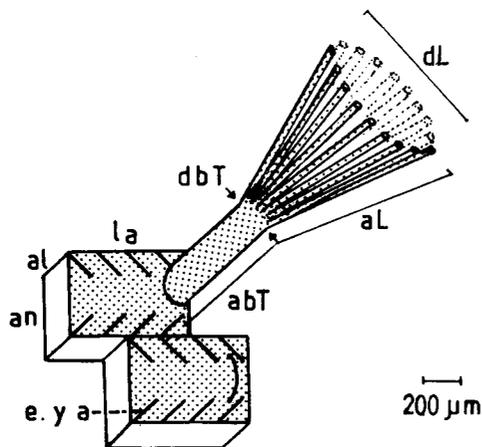


Fig. 1: Representación esquemática de 2 zooides de *Cauloramphus spiniferum*, con polípido eruido y retraído, respectivamente. Cístido: alto (al), ancho (an), espinas y avicularias (e y a), largo (la). Polípido: altura base de tentáculos (abT), altura del lofóforo (aL), diámetro base de tentáculos (dbT), diámetro del lofóforo (dL). Las áreas sombreadas representan las superficies en contacto directo con el agua de mar.

Diagram showing two zooids of *Cauloramphus spiniferum*, with expanded and retracted polypide respectively. The labels associated to the cystid correspond to height (al), length (al), and width (an), spines (e) and avicularia (a). The labels associated to the polypide are: height (aL) and diameter (dL) of the lophophore, height (abT) and diameter (dbT) of the tentacular base. The dotted areas correspond to the surface in direct contact with seawater.

alícuota de tres ml de cada vaso experimental y diluyendo a 10 ml. La tasa de filtración (m) fue obtenida de la relación dada por Coughlan (1969):

$$m = \frac{M}{n * t} \ln(\text{conc } t_0 / \text{conc } t_1)$$

donde 'M' es el volumen de suspensión; 'n' es el número de animales por vaso experimental; 't' es la duración del experimento; el segundo término expresa la caída logarítmica en la suspensión a través de la concentración inicial y final a tiempo 't'. Se realizaron dos series de experimentos para medir la tasa de filtración; en el primer grupo experimental (junio, 1987) las colonias fueron puestas en 6 ml de agua de mar filtrada y expuestas durante 1 h a una concentración inicial de 7.000 células por ml, utilizándose burbujeo de aire para evitar la sedimentación de *I. galbana*. La concentración de células y el tiempo empleado permitió que siempre quedara en los vasos experimentales por lo menos un 20% de las células iniciales. En el segundo grupo de experimentos (enero, 1989) las colonias fueron colocadas en 10 ml de agua de mar filtrada, durante 15 min. Se usaron 7.000 cél/ml iniciales y burbujeo de aire, resultando que la concentración final no bajó del 80% inicial.

El consumo de oxígeno de las colonias de *C. spiniferum* se midió en una cámara de lucita transparente, con una capacidad de 1,90 ml de agua, diseñada para alojar un electrodo polarográfico, y que permite agitación mecánica del agua y mantención de temperatura constante mediante conexión a un baño termorregulado (Fig. 2). Se empleó un electrodo Radiometer E 5046 y un oxigenómetro Strathkelvin Instruments conectado a un inscriptor potenciométrico. El agua de mar utilizada poseía una salinidad de 34 por mil, fue filtrada a $0,45 \mu\text{m}$ y saturada con oxígeno mediante burbujeo a temperatura constante. El contenido inicial de oxígeno en el volumen de agua de la cámara fue determinado utilizando las tablas de Green & Carrit (1967). Todas las mediciones fueron finalizadas antes de que el contenido de oxígeno disuelto en la cámara alcanzara el 70% del valor inicial.

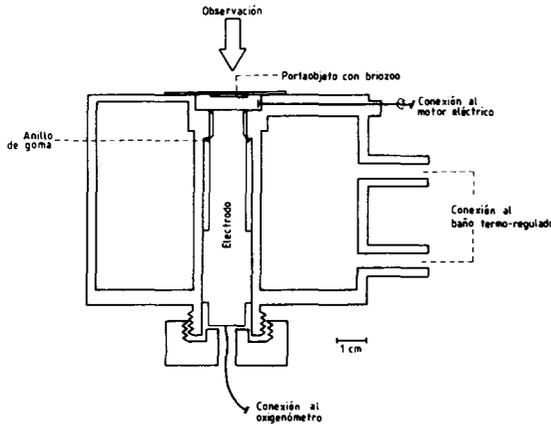


Fig. 2: Sección longitudinal de la cámara empleada para medir consumo de oxígeno. El volumen de la cámara con el briozoo es de 1,90 ml. Construcción en lucita transparente.

Diagram showing the chamber used to measure the oxygen consumption. The apparatus was built in perspex, holds a Radiometer E5046 Oxygen-electrod and allows mechanical stirring of the 1,90 ml of filtered seawater in which the downward-facing bryozoan colony is held. While the measurements were carried out the temperature was maintained constant ($12 \pm 0,02$ C) and the zooids with expanded polypide were counted through a binocular microscope (arrow).

Todas las determinaciones de tasas de filtración y de consumo de oxígeno fueron realizadas bajo una lupa binocular, lo que permitió registrar el número de zooides activos (polípido evertido) en la colonia mientras se realizaban las mediciones. Esto permitió determinar tanto el metabolismo estándar, o consumo de oxígeno mínimo de colonias con todos sus zooides inactivos, como el metabolismo en actividad, definido como el consumo de oxígeno de colonias con zooides activos (pólipo evertido) menos el metabolismo estándar de los zooides inactivos. Todas las determinaciones fueron realizadas a $12 \pm 0,02^{\circ}\text{C}$, por ser ésta la temperatura promedio del agua de mar en Las Cruces al momento de realizar los experimentos.

A fin de comparar nuestros resultados con valores dados en la literatura (Hughes & Hughes 1986) colonias de diferentes tamaños fueron calcinadas en una mufla a 475°C , obteniéndose la relación entre tamaño colonial y peso seco libre de cenizas ($\pm 0,01$ mg). La significancia estadística de los parámetros obtenidos fue determinada utilizando las tablas de Snedecor &

Cochran (1967). Las pendientes (b) fueron comparadas contra cero y en todos los casos el mejor ajuste (varianza explicada) se obtuvo con un modelo de potencia.

RESULTADOS

La caracterización morfológica de los zooides de *C. spiniferum* (Tabla 1) permite evidenciar el significativo aumento en superficie expuesta (áreas sombreadas en la Fig. 1) cuando el polípido es evertido. La superficie frontal del cístido es de $0,264$ mm^2 , mientras que la superficie con el polípido evertido, calculada considerando que los tentáculos y su base son cilindros, es de $2,618$ mm^2 . Esto implica un aumento de un orden de magnitud en la superficie expuesta al ser evertido el polípido.

Tasa de filtración

La tasa de filtración de células del medio experimental sigue una función creciente a medida que aumenta el tamaño colonial (Tabla 2). No se observan diferencias im-

TABLA 1

Medidas de longitud (μm) para el cístido y el polípido de una colonia de *Cauloramphus spiniferum*. Para interpretar el significado de estas medidas referirse a la Fig. 1.

Dimensions (μm) of the cystid (a) and the polypide (b) of *Cauloramphus spiniferum*. For the meaning of the labels within brackets refer to Fig. 1. The last two lines in this table correspond to the diameter of each tentacle and to the number of tentacles per lophophore, respectively.

a) Cístido	X \pm DE (n = 27)
Alto (al)	170 \pm 10
Ancho (an)	440 \pm 30
Espina y avicularias (e y a)	200 \pm 20
Largo (la)	600 \pm 30
b) Polípidos	X \pm DE (n = 25)
Altura base tentáculos (abT)	607,0 \pm 12,4
Altura lofóforo (aL)	879,8 \pm 0,29
Diámetro base tentáculos (dbT)	193,6 \pm 8,7
Diámetro lofóforo (dL)	797,9 \pm 26,9
Diámetro tentáculo	31,7 \pm 0,3
Nº tentáculos	17 - 18

TABLA 2

Tasa de filtración de colonias de diferente tamaño de *Cauloramphus spiniferum*. (a) corresponde al primer grupo experimental (7.000 cél/ml, 6 ml, 1 h), (b) al segundo grupo (7.000 cél/ml, 10 ml, 15 min).

Filtration rates of colonies of *Cauloramphus spiniferum* of different size. The first two columns correspond to total number of zooids and number of active zooids (with expanded lophophore) respectively. The last three columns correspond to filtration rates per colony (CO.), per zooid irrespective of their activity (ZT), and per active zooid (ZA). (a) correspond to the first experimental set (7,000 cel/ml, 6 ml, 1 h), (b) to the second set (7,000 cel/ml, 10 ml, 15 min).

Totales (ZT)	Número de zooides Activos (ZA) (X ± DE)	Tasa de filtración (μL/h)		
		Por colonia (CO)	Por ZT	Por ZA
12 (a)	2 ± 0,6	670,2	55,8	335,1
44 (a)	4 ± 1,2	1.180,2	26,8	295,1
51 (b)	12 ± 5,8	4.106,1	80,5	342,2
60 (a)	24 ± 1,7	6.850,2	114,2	285,4
68 (b)	26 ± 2,3	7.204,3	105,9	277,1
84 (a)	20 ± 1,6	5.190,2	61,9	259,5
86 (b)	20 ± 3,4	7.106,8	82,6	355,3
92 (b)	28 ± 8,9	7.005,4	76,1	250,2
102 (b)	31 ± 2,6	7.955,4	78,0	256,6
108 (a)	13 ± 6,1	3.550,2	32,9	273,1
135 (b)	51 ± 13,2	9.000,2	66,7	176,5
180 (a)	49 ± 16,2	7.120,2	39,6	145,3
186 (b)	35 ± 10,7	8.300,1	44,6	237,1
248 (a)	7 ± 4,8	1.699,8	6,8	242,8
297 (b)	68 ± 2,9	1.024,3	3,4	15,1
381 (a)	40 ± 4,2	7.219,8	18,9	180,5
388 (a)	87 ± 19,4	8.890,2	22,9	102,2
538 (a)	74 ± 2,9	9.409,8	17,5	127,2

portantes entre los resultados entregados por ambos grupos experimentales (remoción de hasta un 20% y un 80% de células iniciales), así que serán tratadas como un solo conjunto de datos. La similitud de los resultados de ambos grupos experimentales muestra que en el primer grupo (remoción de hasta un 20% de células iniciales) no se llegó a una concentración final tan baja como para que no hubiera filtración activa de los zooides. Si se relaciona la tasa de filtración por colonia (Y) con el número de zooides totales de la colonia (X) el coeficiente de correlación para el modelo $Y = aX^b$ no es significativo (Fig. 3a). Al relacionar la tasa de filtración por colonia y por zooide activo con el número de zooides activos (evertido) en

cada colonia los coeficientes de determinación aumentan (Figs. 3c y 3d). Se observó que la tasa de filtración total de la colonia incrementa al aumentar el número de zooides activos en la colonia, pero con pendiente menor que uno ($b = 0,59$, $P = 0,001$), por lo que la tasa de filtración por zooides activo disminuye ($b = -0,41$, $P = 0,013$) (Figs. 3c y 3d).

Consumo de oxígeno

El consumo de oxígeno para los controles (portaobjetos sin colonias) no presentó diferencias con el consumo del electrodo, por lo que no fue necesario hacer correcciones al calcular el consumo de las colonias.

Relacionar el consumo de oxígeno con el número total de zooides de la colonia implica desconocer la actividad de los zooides durante las mediciones experimentales. El consumo de oxígeno de las colonias que no presentaron ningún zooide activo (metabolismo estándar) tiene una relación directa con el número de zooides en la colonia. Esto hace que el metabolismo estándar por zooide se mantenga en *ca.* 1×10^{-3} ($\mu\text{LO}_2/\text{zooide} \times \text{h}$), no obstante los incrementos en tamaño de la colonia (Fig. 4).

El consumo de oxígeno de colonias de *C. spiniferum* como un todo incrementa a medida que aumenta el tamaño colonial (Tabla 3, Fig. 5a), pero la relación entre el consumo de oxígeno por zooide (Y) y el número de zooides totales en la colonia (X) presenta un porcentaje de variación explicado no significativo (Fig. 5b).

Si se corrige por el metabolismo estándar y se relaciona el metabolismo con el número de zooides activos en la colonia, se tiene que el consumo de oxígeno por colonia aumenta con el incremento de zooides activos con un exponente menor que uno (Fig. 5c), por lo que el consumo de oxígeno por zooide activo disminuye ($b = -0,52 \pm 0,10$, $P < 0,001$) a medida que se agregan más zooides activos en la colonia (Fig. 5d).

La relación entre el número de zooides (X) en colonias de *C. spiniferum* y su peso seco libre de cenizas (Y) se ajusta a la

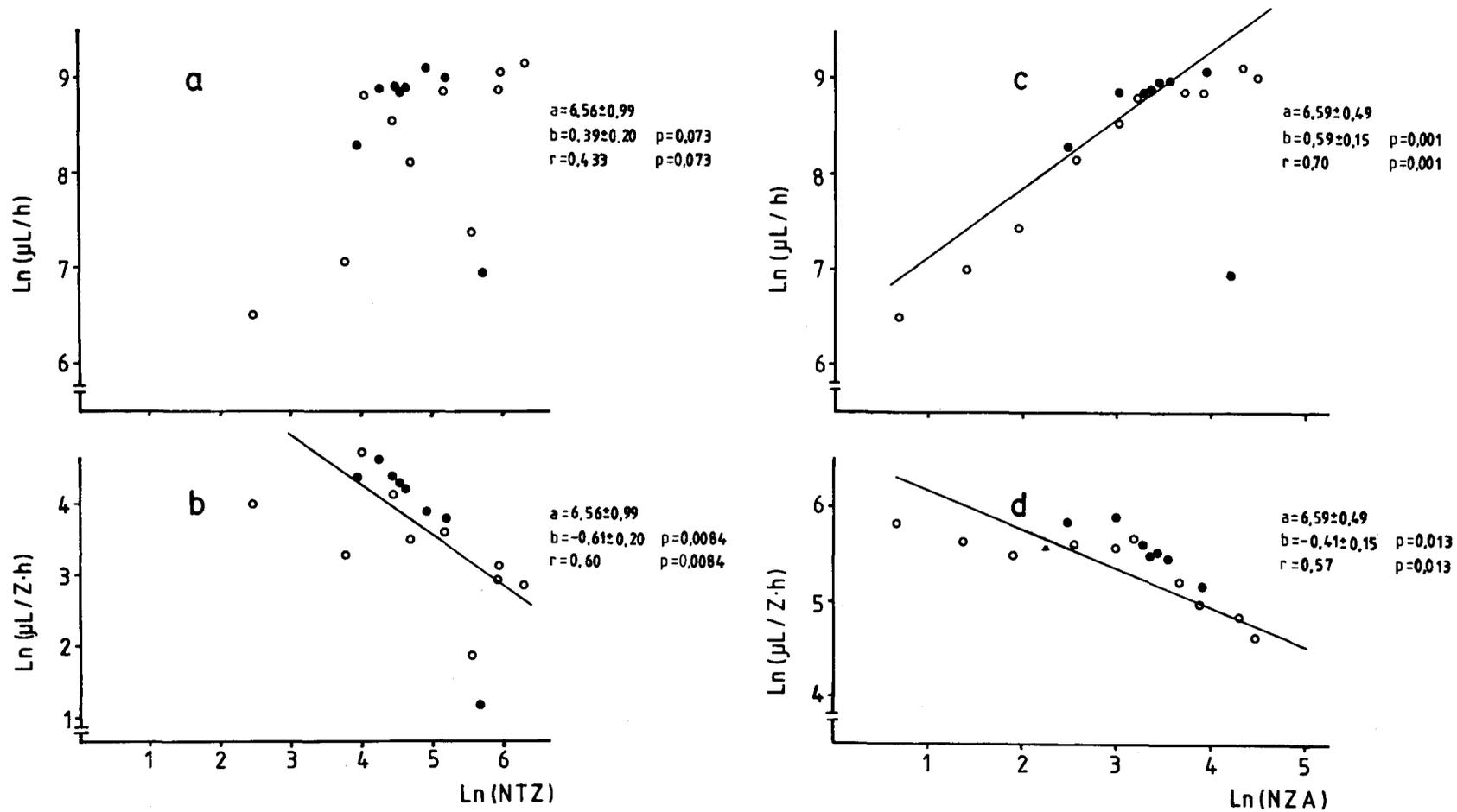


Fig. 3: Relación entre la tasa de filtración (TF) por colonia (a) y por zooide (b) de *Cauloramphus spiniferum* en función del tamaño colonial, y la TF por colonia (c) y por zooide activo (d) en función del número de zooides activos (con pólipo evertido). Los puntos abiertos corresponden al primer grupo experimental (7.000 cél/ml, 6 ml, 1 h) y los cerrados al segundo grupo (7.000 cél/ml, 10 ml, 15 min).

Filtration rates (TF) of *Cauloramphus spiniferum* per colony (a) and per zooid (b) as a function of total colony size, and TF per colony (c) and per active zooid (d) in function of the number of active zooids (with expanded polypide). The open dots correspond to the first experimental set (7,000 cel/ml, 6 ml, 1 h) and the closed dots to the second set (7,000 cel/ml, 10 ml, 15 min).

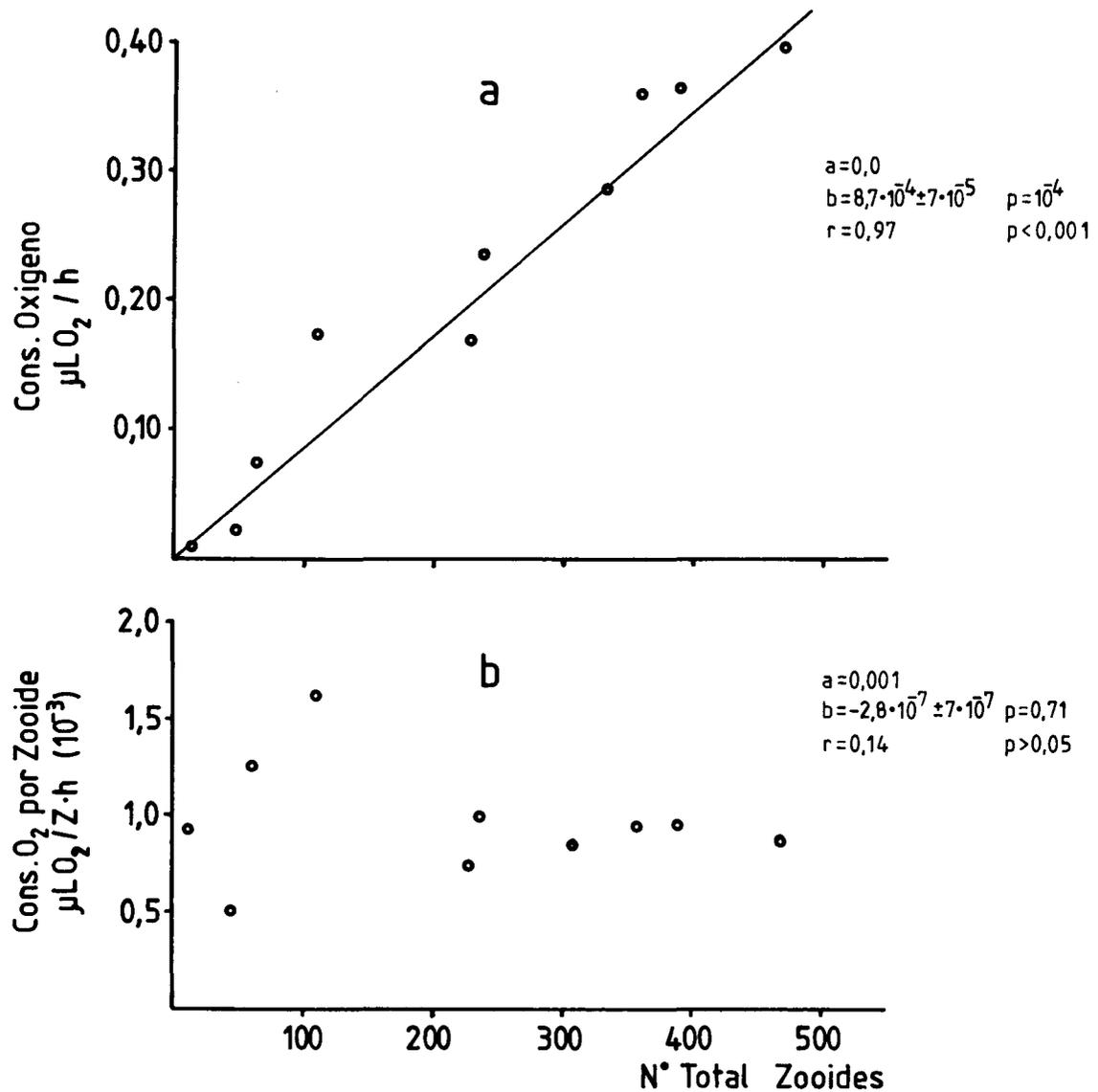


Fig. 4: Tasa de consumo de oxígeno en colonias inactivas (ningún polípido evertido) de *Cauloramphus spiniferum* en función del número total de zooides en la colonia. En (a) se representa el consumo total por colonia y en (b) el consumo de oxígeno por zooide. Los valores dados aquí corresponden al metabolismo estándar.

Rate of oxygen consumption of inactive colonies of *Cauloramphus spiniferum* in function of the total number of zooids in the colony. The values plotted in (a) represent the standard metabolic rate per colony, while those in (b) correspond to the standard zooid-specific metabolic rate.

ecuación lineal $Y = 0,0023 X$ ($r = 0,80$, $P < 0,01$ Y en mg), por lo que los exponentes de las tasas metabólicas no cambian si se expresan en función del peso seco libre de cenizas. El metabolismo estándar en función del peso seco libre de cenizas es del orden de $0,435 \mu\text{LO}_2/\text{mg} \times \text{h}$.

DISCUSION

La metodología empleada en este trabajo, en términos de contar el número de zooides activos para cada colonia durante los experimentos, permite identificar una importante fuente de variabilidad en los

TABLA 3

Consumo de oxígeno de colonias de *Cauloramphus spiniferum* de diferentes tamaños. Los valores de consumo de oxígeno con cero zooides activos corresponden al metabolismo estándar.

Oxygen consumption by colonies of *Cauloramphus spiniferum* of different size. The first two columns correspond to total number of zooids (ZT) and mean number of active zooids (ZA) (with expanded lophophore).

The last four columns correspond respectively to: oxygen consumption per colony (CO) per zooid (Z), per active colony (CO activa) and per active zooid (ZA). The oxygen consumed by colonies with zero active zooids represents standard metabolic rates.

Número de zooides		Consumo de oxígeno ($\mu\text{LO}_2/\text{h}$)			
Totales (ZT)	Activos (ZA)	Por colonia (CO)	Por zooides (Z)	Por CO activa	Por ZA
12	0	0,011	$9,2 \times 10^{-4}$	—	—
12	2 ± 0,4	0,248	$21,0 \times 10^{-3}$	0,2390	0,1196
44	0	0,022	$5,0 \times 10^{-4}$	—	—
60	0	0,075	$12,5 \times 10^{-4}$	—	—
60	5 ± 0,8	0,142	$2,4 \times 10^{-3}$	0,0940	0,0188
84	12 ± 0,7	0,675	$8,0 \times 10^{-4}$	0,6124	0,0510
84	74 ± 3,3	0,667	$7,9 \times 10^{-3}$	0,6583	0,0088
108	0	0,176	$16,3 \times 10^{-4}$	—	—
180	22 ± 7,1	0,517	$2,9 \times 10^{-3}$	0,3793	0,0173
226	0	0,168	$7,4 \times 10^{-4}$	—	—
236	0	0,234	$9,9 \times 10^{-4}$	—	—
248	53 ± 4,2	1,444	$5,8 \times 10^{-3}$	1,2746	0,0240
335	0	0,287	$8,6 \times 10^{-4}$	—	—
358	0	0,360	$9,3 \times 10^{-4}$	—	—
381	11 ± 0,7	0,985	$2,6 \times 10^{-3}$	0,6636	0,0603
381	18 ± 2,0	1,157	$3,0 \times 10^{-3}$	0,8418	0,0467
388	0	0,365	$9,4 \times 10^{-4}$	—	—
388	4 ± 1,3	0,703	$1,8 \times 10^{-3}$	0,3695	0,0924
388	15 ± 6,2	0,760	$2,0 \times 10^{-3}$	0,4360	0,0291
468	0	0,396	$8,5 \times 10^{-4}$	—	—
538	91 ± 13,6	1,764	$3,3 \times 10^{-3}$	1,3758	0,0151

datos y que ha sido ignorada en trabajos precedentes sobre tasas metabólicas de briozoos (Bishop & Bahr 1973, Hughes & Hughes 1986). La eversión de un polípido no sólo hace posible la filtración, sino que además hace aumentar en un orden de magnitud la superficie expuesta y potencialmente capaz de realizar intercambio de oxígeno.

La tasa de filtración es el resultado de los zooides activos (con pólipo evertido) en la colonia (Fig. 3d). Sin embargo, la tasa de filtración por zooides totales también mostró una relación significativa con el tamaño de ésta (Fig. 3b). Una relación similar se obtiene para los datos de Bishop & Bahr (1973). Esto se explica dado que al aumentar el número de zooides en la colonia aumenta proporcionalmente el número de zooides activos. Pero ya que

esta última relación no es lineal ni necesariamente directa el registro de los zooides activos en la colonia es indispensable.

Bishop & Bahr (1973) justifican la disminución en la tasa de filtración por zooides a medida que aumenta el tamaño colonial, en términos de una aún no demostrada interferencia entre los polípidos, la cual aumentaría con el número de pólipos evertidos. Pensamos que existe una hipótesis alternativa a la de interferencia, para explicar tal disminución. Cook & Chimonides (1980), en una revisión de los patrones de circulación de las corrientes de agua generadas por colonias de 5 géneros de Bryozoa, establecen la existencia de chimeneas (áreas regulares de flujo de agua excurrente). Estas chimeneas se logran por coordinación de los zooides, creando mayores flujos de agua de los que podría

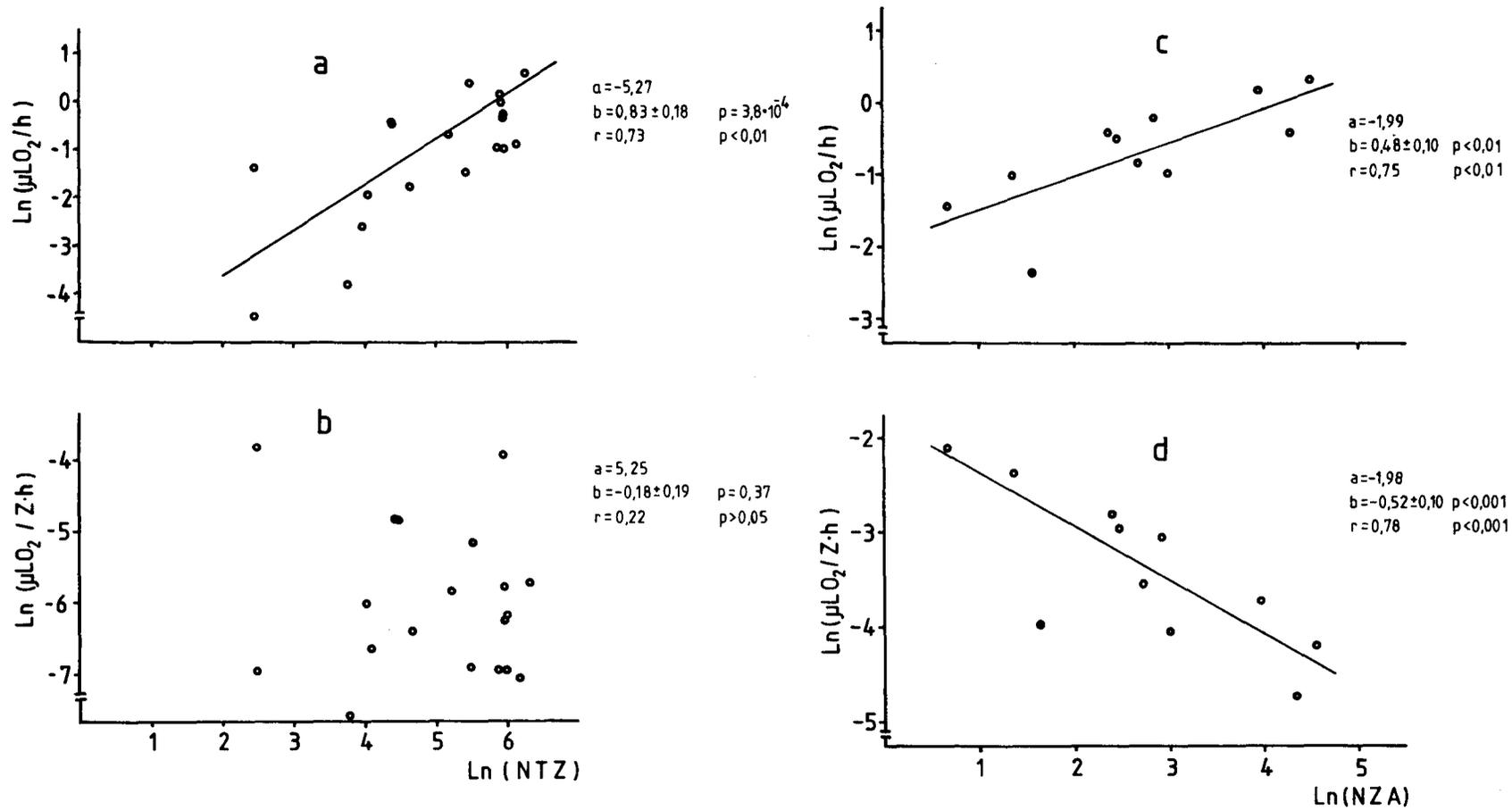


Fig. 5: Relación entre consumo de oxígeno (CO) por colonia (a) y por zooide (b) de *Cauloramphus spiniferum* en función del tamaño colonial, y CO por el total de zooides activos en la colonia (c) y por zooide activo (d) en función del número de zooides activos (con pólipo evertido).

Oxygen consumption (CO) of *Cauloramphus spiniferum* per colony (a) and per zooid (b) as a function of total colony size, and CO per total active zooids in the colony (c) and per active zooid (d) in function of the number of active zooid (with expanded polypide).

generar cada zooide aisladamente (Cook 1977, Cook & Chimonides 1980). Sobre estos antecedentes se puede pensar que la coordinación en la actividad de los zooides implica un menor costo metabólico para cada uno de ellos, disminuyendo los requerimientos de energía. De esta forma la baja en la tasa de filtración por zooide con el aumento de zooides activos en la colonia sería un reflejo de la disminución en los costos de filtración por zooide debido a la coordinación. Nuestros datos muestran que a medida que la colonia crece existe una disminución más abrupta en la tasa de consumo de oxígeno por zooide activo (Fig. 5d) que en la tasa de filtración (Fig. 3d), lo cual podría ser interpretado como consecuencia de la coordinación colonial.

Es importante destacar que adicionalmente a la coordinación zooidal, no es trivial el que colonias de pequeño tamaño (1-50 zooides) tengan mayores tasas metabólicas por zooide que las colonias de mayor tamaño. Dado que la gemación de nuevos zooides ocurre en el perímetro colonial, los zooides de colonias de pequeño tamaño debieran realizar un aporte proporcionalmente mayor a cada nuevo zooide formado. A medida que la colonia crece hay proporcionalmente más zooides activos que podrían aportar al crecimiento colonial, con lo cual el costo por zooide activo disminuiría, reflejándose en la disminución de la tasa metabólica por zooide en función del tamaño colonial. Esta explicación supone que hay transporte de metabolitos entre zooides y que el transporte es desde la zona de zooides activos hacia la periferia. Existe información de que esto es efectivamente así en otras especies de briozoos (Best & Thorpe 1985, Lutaud 1985).

Al separar el componente metabolismo estándar y metabolismo en actividad, se presentan dos situaciones interesantes: Primero, en términos del metabolismo estándar, cada zooide conserva un nivel de consumo de oxígeno independiente de la adición de nuevos zooides a la colonia (Fig. 4). Esto sugiere que referido a los requerimientos mínimos por zooide el crecimiento colonial (unión fisiológica entre los módulos) no involucra una baja en los

costos de mantención por zooide, sino que cada uno de ellos se mantiene como una "unidad aislada". Segundo, en términos del metabolismo en actividad, el consumo de oxígeno por zooide disminuye con el incremento de zooides activos (Fig. 5d). Esto indica que en esta situación los zooides se comportan como módulos relacionados, bajando los costos de actividad por zooides.

Con respecto a las dos hipótesis de trabajo inicialmente planteadas, nuestros resultados indican que ninguna de ellas puede ser descartada por completo. Primeramente, el aumento en número de zooides (y, por lo tanto, aumento en tamaño colonial) no modifica la tasa metabólica estándar por zooide, teniendo como consecuencia que el consumo de oxígeno en inactividad o metabolismo estándar sea independiente del tamaño colonial. Esto difiere de lo que sucede en organismos no coloniales, para los cuales es común que la tasa metabólica basal por unidad de peso (equivalente a metabolismo estándar) disminuya con un exponente de $-0,25$ al aumentar el tamaño corporal (Kleiber 1961).

En segundo lugar, el crecimiento colonial tiene consecuencias en la actividad de las unidades modulares, lo que se refleja en la disminución de la tasa metabólica activa por zooide en función del aumento del tamaño colonial. Por lo tanto, la tasa metabólica activa es una función alométrica del tamaño colonial, lo que está de acuerdo con lo conocido para organismos no coloniales (Peters 1983). Las pendientes obtenidas en *Cauloramphus spiniferum* para las tasas activas zooide-específicas de consumo de alimento y de consumo de oxígeno están dentro del rango de las tasas conocidas para organismos no coloniales (Thompson & Bayne 1974, Newell 1979, Peters 1983, Sibly & Calow 1986, Townsend & Calow 1981).

Como consecuencia de la disminución más abrupta en la tasa de consumo de oxígeno que en la tasa de filtración por zooide activo nuestros datos indican que a medida que las colonias de *C. spiniferum* aumentan de tamaño, disminuye el costo relativo de filtración. Esto sugiere que si la

tasa de asimilación del alimento permanece constante a medida que las colonias crecen, entonces las colonias de mayor tamaño debieran tener proporcionalmente un mayor potencial para producción que las colonias más pequeñas. Esto podría ser interpretado como una importante consecuencia de la organización colonial.

Finalmente, cabe destacar que los valores encontrados en el presente estudio para la tasa de filtración zooide-específica y para la tasa de consumo de oxígeno zooide-específica son en términos generales del orden de magnitud encontrado en la literatura para otras especies de briozoos marinos. La tasa de filtración de *C. spiniferum* es similar a la determinada por Menon (1974) para *Electra pilosa* y *Conopeum reticulum*. Sin embargo, los valores encontrados en el presente estudio y en el de Menon (1974) son un orden de magnitud menor que las tasas máximas de filtración calculadas teóricamente para otras especies de briozoos sobre la base de la velocidad del desplazamiento en partículas sobre los tentáculos (Winston 1977, Best & Thorpe 1983). Las discrepancias se deberían a las diferencias en los métodos utilizados para determinar la tasa de filtración, siendo recomendable un estudio comparativo al respecto.

En relación a tasas de consumo de oxígeno de briozoos, existen en la literatura sólo 3 trabajos en los cuales se ha mencionado el número de zooides presentes en las colonias estudiadas (Mangum & Schoff 1967, Moyano *et al.* 1974, Hughes & Hughes 1986). Las tasas promedio de consumo de oxígeno zooide-específica y peso-específica encontradas por Hughes & Hughes (1986) para *Electra pilosa* son similares a la tasa estándar encontrada por nosotros para *Cauloramphus spiniferum*, lo cual sugiere que la mayoría de las colonias de *E. pilosa* podrían haber estado inactivas. Nuestros valores de consumo de oxígeno por zooide concuerdan bien con los de Moyano *et al.* (1974) para *Membranipora hyadesi*, pero son levemente inferiores a los encontrados por Mangum & Schoff (1967) para *Bugula turrita* y por Moyano *et al.* (1974) para *Schizoporella bifrons*. Las colonias estudiadas de esta última especie estaban

incubando larvas, lo que explicaría el consumo más alto (Moyano *et al.* 1974). Es recomendable que en estudios futuros se ponga atención no sólo a la incubación, sino que también al número de zooides en proceso de degeneración o regeneración. Además, de acuerdo a los resultados del presente estudio, se debe poner especial atención al tamaño colonial y a la actividad de los zooides.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos a Mario Rosenmann, Francisco Bozinovic y tres revisores anónimos por sus comentarios al manuscrito. Agradecemos a María Cristina Orellana por su valiosa colaboración en el trabajo experimental y a Gonzalo Benavides por su participación en el diseño de la cámara metabólica. El financiamiento de FONDECYT (Proyecto 1052/1986), de DIUC (Proyecto 96/1987) y equipos donados por la International Foundation for Sciences (IFS A-758) permitieron llevar a cabo esta investigación. M.R. Muñoz es becario de Fundación Andes.

LITERATURA CITADA

- BEST MA & JP THORPE (1983) Effects of particle concentration on clearance rate and feeding current velocity in the marine bryozoan *Flustrellidra hispida*. *Marine Biology* 77: 85-92.
- BEST MA & JP THORPE (1985) Autoradiographic study of feeding and the colonial transport of metabolites in the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. *Marine Biology* 84: 295-300.
- BISHOP JW & LM BAHR (1973) Effects of colony size on feeding by *Lophodella carteri* (Hyatt). In: RS Boardman, AH Cheethman & R Oliver (eds). *Animal colonies: 433-437*. Dowden Hutchinson & Ross Inc., Pennsylvania.
- BULLIVANT JS (1968) The rate of feeding of the bryozoan *Zoobotryon verticillatum*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 2: 111-134.
- COOK PL (1977) Colony-wide water currents in living Bryozoa. *Cahiers de Biologie Marine*. Tome 18: 31-47.
- COOK PL & P CHIMONIDES (1980) Further observations on water current patterns in living Bryozoa. *Cahiers de Biologie Marine*. Tome 21: 393-402.
- COUGHLAN J (1969) The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Marine Biology* 2: 356-358.
- GREEN EJ & DE CARRIT (1967) New tables for oxygen saturation of seawater. *Journal of Marine Research* 25: 140-147.
- HEMMINGSSEN AM (1960) Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. Report of Steno Memorial Hospital Norderm Insulin Laboratory 9: 1-110.
- HUGHES DJ & RN HUGHES (1986) Metabolic implications of modularity: studies on the

- respiration and growth of *Electra pilosa*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 313: 23-29.
- JEBRAM D (1975) Effects of different foods on *Conopeum seurati* (Canu) (Bryozoa, Cheilostomata) and *Bowerbankia gracilis* Leidy (Bryozoa, Ctenostomata). Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté de Sciences de Lyon 3(1): 97-108.
- KLEIBER M (1961) The fire of life. John Wiley & Sons. New York.
- LUTAUD G (1985) Preliminary experiments on interzooidal metabolic transfer in anascan bryozoans. In: C Nielsen & GP Larwood (eds.) Bryozoa: Ordovician to Recent: 183-191. Olsen & Olsen Fredensborg.
- MANGUM CP & TJM SCHOFF (1967) Is an Ectoproct possible?. Nature 213(21): 264-266.
- MASSARO TA & I FATT (1967) Oxygen consumption of Ectoprocts. Nature 216: 59-60.
- MENON NR (1974) Clearance rates of food suspension and food passage rates as a function of temperature in two North-Sea bryozoans. Marine Biology 24: 65-67.
- MOYANO H, O MARIN & M SALAMANCA (1974) Estudio preliminar sobre el consumo de oxígeno de *Schizoporella bifrons* y *Membranipora hyadesi* (Bryozoa Cheilostomata). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, tomo 48: 123-126.
- NEWELL RC (1979) Biology of intertidal animals. Marine Ecological Surveys Ltd. Faversham.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press. Cambridge.
- RYLAND JS (1959) Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae. Journal of Experimental Biology 36: 613-631.
- RYLAND JS (1967) Respiration in Polyzoans (Ectoprocta). Nature 216(5119): 1040-1041.
- SIBLY RM & P CALOW (1986) Physiological ecology of animals. An evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SNEDECOR GW & WG COCHRAN (1976) Statistical methods. The Iowa State University Press Ames.
- TEAL JM (1967) Is an Ectoproct possible?. Nature 216: 1239-1240.
- THOMPSON RJ & BL BAYNE (1974) Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. Marine Biology 27: 317-326.
- TOWNSEND CR & P CALOW (1981) Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WINSTON JE (1977) Feeding in marine bryozoans. In: RM Woollacott & RL Zimer (eds). Biology of bryozoans: 233-271 Academy Press, New York.