

## **TASA DE PRODUCCIÓN DE FECAS Y COPROFAGÍA EN *EUCALANUS SUBTENUIS* (COPEPODA, CALANOIDEA), BAJO CONDICIONES CONTROLADAS DE LABORATORIO**

*John Gabriel Ramírez, Andrés Franco-Herrera, Daniel Rincón y Leonardo Castro*

### **RESUMEN**

Con el fin de determinar la morfometría, el volumen, la tasa de producción de fecas y el índice de coprofagia, así como detectar algunas estrategias alimenticias del copépodo herbívoro *Eucalanus subtenius*, se realizaron 12 experimentos en laboratorio evaluando su egestión en periodos cortos de tiempo. Se aplicaron dos tratamientos de alimentación a los copépodos con dos clases de talla de fitoplancton a diferentes concentraciones, medidas como niveles de clorofila *a*: 0-25  $\mu\text{m}$  (pico y nanofitoplancton) y 25-85  $\mu\text{m}$  (microfitoplancton). La fuente de alimento fue obtenido de las capas superficiales del agua durante los meses de febrero a mayo de 2001 en la región costera del Caribe central de Colombia. Para copépodos de longitud promedio de 1855.45  $\pm$  20.50  $\mu\text{m}$ , se encontró que la longitud de las fecas fluctuaron entre 66.66 y 315  $\mu\text{m}$ , siendo más largas en copépodos alimentados con tallas menores de fitoplancton. El diámetro promedio varió entre 12.5 y 58.3  $\mu\text{m}$  y el volumen entre  $1.3 \times 10^4$  y  $6.3 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ . El número de fecas egestadas por copépodo fluctuó entre 0 y 1.52 fecas  $\text{cop}^{-1}$  y entre 0 y 2.10 fecas  $\text{cop}^{-1}$ , para los tratamientos con tallas de 0-25  $\mu\text{m}$  y 25-85  $\mu\text{m}$ , respectivamente, sin depender de la concentración fitoplanctónica con que se estaban alimentando. La tasa de producción de fecas fue de 1.65 fecas  $\text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  para tratamientos con fitoplancton de tallas menores y de 2.04 fecas  $\text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  con fitoplancton de tallas mayores, sin presentarse diferencias significativas entre tratamientos, es decir que esta tasa de producción no depende de la concentración ni de la talla del alimento. Los copépodos alimentados con menores tallas presentaron un índice promedio de coprofagia tolerado de 20.02%, mientras que para alimentados con tallas superiores, el valor fue en promedio de 36.41%, en respuesta a una búsqueda del alimento más activa que incrementa la probabilidad de encuentro de las fecas en la botella de egestión. Globalmente, *E. subtenius* es una especie herbívora y de acuerdo con los resultados obtenidos en esta investigación, al parecer presenta hábitos detritívoros producto de la coprofagia, además de una adecuada adaptabilidad para la selección y aprovechamiento del alimento.

**PALABRAS CLAVE:** Fecas, Copépodos, Fitoplancton, Surgencia, Caribe colombiano.

## ABSTRACT

**Faeces production rate and coprophagy in *Eucalanus subtennis* (Copepoda: Calanoidea), under laboratory controlled conditions.** Twelve laboratory experiments to evaluate the egestion in short time periods at the herbivorous copepod *Eucalanus subtennis*, were carried out with the aim to obtain data about the morphometry, volume, faeces production rate and coprophagy index, as well as to detect some feeding strategy. Two feeding treatments with different phytoplankton size classes (measured as chlorophyll *a* concentration) were applied to the copepod: 0-25  $\mu\text{m}$  (pico and nanophytoplankton) and 25-85  $\mu\text{m}$  (microphytoplankton). The food source was obtained from the surface water in the Caribbean central coast region, between February and May 2001. At copepods with mean total size of 1855.45  $\pm$  20.50  $\mu\text{m}$ , faeces length fluctuated between 66.66 and 315  $\mu\text{m}$ , being longer when copepods fed with smaller phytoplankton size. The faeces diameter ranged from 12.5 to 58.3  $\mu\text{m}$  and the volume from  $1.3 \times 10^4$  and  $6.3 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ . The egested faeces fluctuated between 0 and 1.52 faeces  $\text{cop}^{-1}$  and 0 and 2.10 faeces  $\text{cop}^{-1}$ , for the two size feeding treatments (0-25  $\mu\text{m}$  and 25-85  $\mu\text{m}$ ), respectively, without dependence of the phytoplankton concentration. At treatments with smaller size phytoplankton, the faeces production rate was 1.65 faeces  $\text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  and 2.04 faeces  $\text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  for longer size phytoplankton, without significant differences between treatments, that is, the faeces rate production doesn't depend on food concentration and size. Copepods fed with smaller size phytoplankton had a mean tolerated coprophagy index of 20.02%, while those fed with longer phytoplankton was of 36.41%, responding to a more food active search that increase the finding probability in the egestion bottle. Globally, *E. subtennis* is a herbivorous species, but considering the results, could be a detritivorous copepod product of the coprophagy and a great adaptability to select and use the food.

**KEY WORDS:** Faeces, Copepod, Phytoplankton, Upwelling, Colombian Caribbean.

## INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas pelágicos costeros, el fitoplancton es considerado como el principal productor primario de materia y energía a través de los procesos fotosintéticos. El flujo de este alimento hacia niveles tróficos superiores es canalizado especialmente a través del zooplancton herbívoro. Sin embargo, parte de este flujo energético es utilizado por esta comunidad para su crecimiento, reproducción así como para la generación de metabolitos. Según Banse (1995), las fecas que generan estos organismos revisten de gran importancia dentro de la red trófica, pues de acuerdo a la cantidad y características, pueden ser objeto de coprofagia, remineralización dentro de la columna de agua (Cowie y Hedges, 1996) o sedimentación en el fondo marino (Landry *et al.*, 1995). Así por ejemplo, en muchos casos una feca puede presentar materia orgánica parcialmente digerida, la cual potencialmente es transformada por acción bacteriana (i.e. loop microbial) quedando nuevamente

disponible para los diferentes tipos de consumidores que de ellas pueden adquirir energía (Cowie y Hedges, 1996; Barnes y Hughes, 1998).

En el mar Caribe colombiano, se desconoce la capacidad de producción de fecas por las comunidades zooplanctónicas. Estudios preliminares para el área, han mostrado al copépodo herbívoro *Eucalanus subtenuis* como una de las especies más representativa en la columna de agua para la época de surgencia (Bernal, 2000), cuya ingestión al parecer está determinada por el tamaño o longitud máxima de la célula y la calidad del alimento, además de tener un impacto de pastoreo relativamente alto que fluctúa entre 0.1 y 0.8% (Franco-Herrera y Castro, en rev), comparable al de otras especies de pequeños copépodos presentes en diferentes sistemas tropicales y subtropicales, inclusive en áreas de fuertes surgencias como Perú y la región centro-sur de Chile (Boyd *et al.*, 1980; Castro *et al.*, 1991). De esta forma, es probable que esta especie tenga la capacidad de generar un importante flujo energético a través de sus fecas y favorecer eventualmente los procesos de remineralización y/o sedimentación de la materia orgánica particulada y/o disuelta allí presente. Basados en esta hipótesis, el objetivo de esta investigación fue cuantificar a nivel experimental la tasa producción de fecas de *Eucalanus subtenuis* bajo condiciones controladas de temperatura y salinidad y teniendo en cuenta la concentración y tamaño del alimento (i.e. fitoplancton). Aunque este estudio pretendió en un principio determinar la cantidad de fecas producidas, los resultados evidenciaron coprofagia, lo cual condujo a más información sobre los procesos tróficos que *E. subtenuis* podría emplear como parte de su estrategia alimenticia.

## METODOLOGÍA

### Trabajo en campo

Se realizaron 12 capturas en campo de mesozooplankton superficial entre los meses de febrero y mayo de 2001, específicamente en el sector noroeste de la Bahía de El Rodadero, Caribe central colombiano (Figura 1), para lo cual se utilizó una red simple con un diámetro de boca de 29 cm, longitud de 58 cm y abertura de poro de 250  $\mu\text{m}$ . Se realizaron arrastres horizontales circulares por 5 min. El contenido del colector fue depositado inmediatamente izada la red en un recipiente de vidrio con capacidad nominal de 5 l, provisto previamente con agua del área de arrastre. Se mantuvo una agitación manual moderada y constante para evitar decantación de los individuos hasta su traslado al laboratorio, donde se realizaron varias fases en cada experimento.

### **Fase de inanición**

La muestra de zooplancton viva fue observada en su totalidad en un estereoscopio ZEISS Stemi DV4, seleccionando para cada experimento un total de 150 individuos adultos de la especie *E. subtenuis*. Estos fueron inmersos en un recipiente de vidrio con 5 l de agua de mar, previamente filtrada a través de filtros GF/C de 1.2  $\mu\text{m}$  (Dam, 1986; Morales *et al.*, 1990), durante 3 h. Dicho recipiente se encontraba dividido con una red con abertura de poro de 350  $\mu\text{m}$  para permitir que las fecas se decantaran, evitando así que los copépodos pudieran eventualmente ingerirlas.

### **Fase de alimentación**

Los copépodos fueron trasladados a un nuevo recipiente de 5 l con agua de mar traída de la zona de los arrastres de zooplancton, es decir, se alimentaron a partir de las concentraciones fitoplanctónicas que se encontraban en las capas superficiales en el medio natural, por lo cual cada experimento tuvo diferente concentración de fitoplancton. La abundancia fitoplanctónica, medida como concentración de clorofila *a* en el agua (i.e. oferta de alimento) fue estimada a partir del método fluorométrico (Parsons *et al.*, 1984), utilizando un equipo Shimadzu RD-50 con una precisión de +/- 0.001 unidades lumínicas de fluorescencia. Se efectuaron dos tratamientos, uno utilizando fitoplancton de tallas (i.e. longitud máxima lineal de la célula) entre 0 - 25  $\mu\text{m}$ , para el cual se adelantaron seis experimentos y otro con tallas entre 25 - 85  $\mu\text{m}$ , donde se hicieron el mismo número de experimentos. Para todos los casos, se mantuvo la temperatura del agua entre 22 y 24°C y en oscuridad, lo cual asegura una mayor ingestión por parte de los copépodos (Arinardi *et al.*, 1990). Para todos los experimentos el tiempo de alimentación fue de 2 h, pretendiendo obtener llenado intestinal y a su vez evitar procesos de defecación (Dam, 1986; Morales *et al.*, 1990).

### **Fase de tasa de producción de fecas**

Una vez finalizada la etapa de alimentación, se procedió a depositar grupos de siete copépodos en 13 botellas de egestión, para evaluar la producción de fecas cada 5 min durante 1 h, según lo propuesto por el método horario de Dagg y Walser (1987). Cada botella de excreción presentaba un volumen de 2 l, con forma acusada, totalmente oscurecida y dispuesta con una malla de 350  $\mu\text{m}$  en la mitad para permitir la decantación de las fecas e imposibilitar que los copépodos descendieran y realizaran coprofagia. Los copépodos fueron narcotizados con agua carbonatada (soda: agua de mar 5:1) cada 5 min para evitar cambios bruscos en el medio que pudieran alterar el

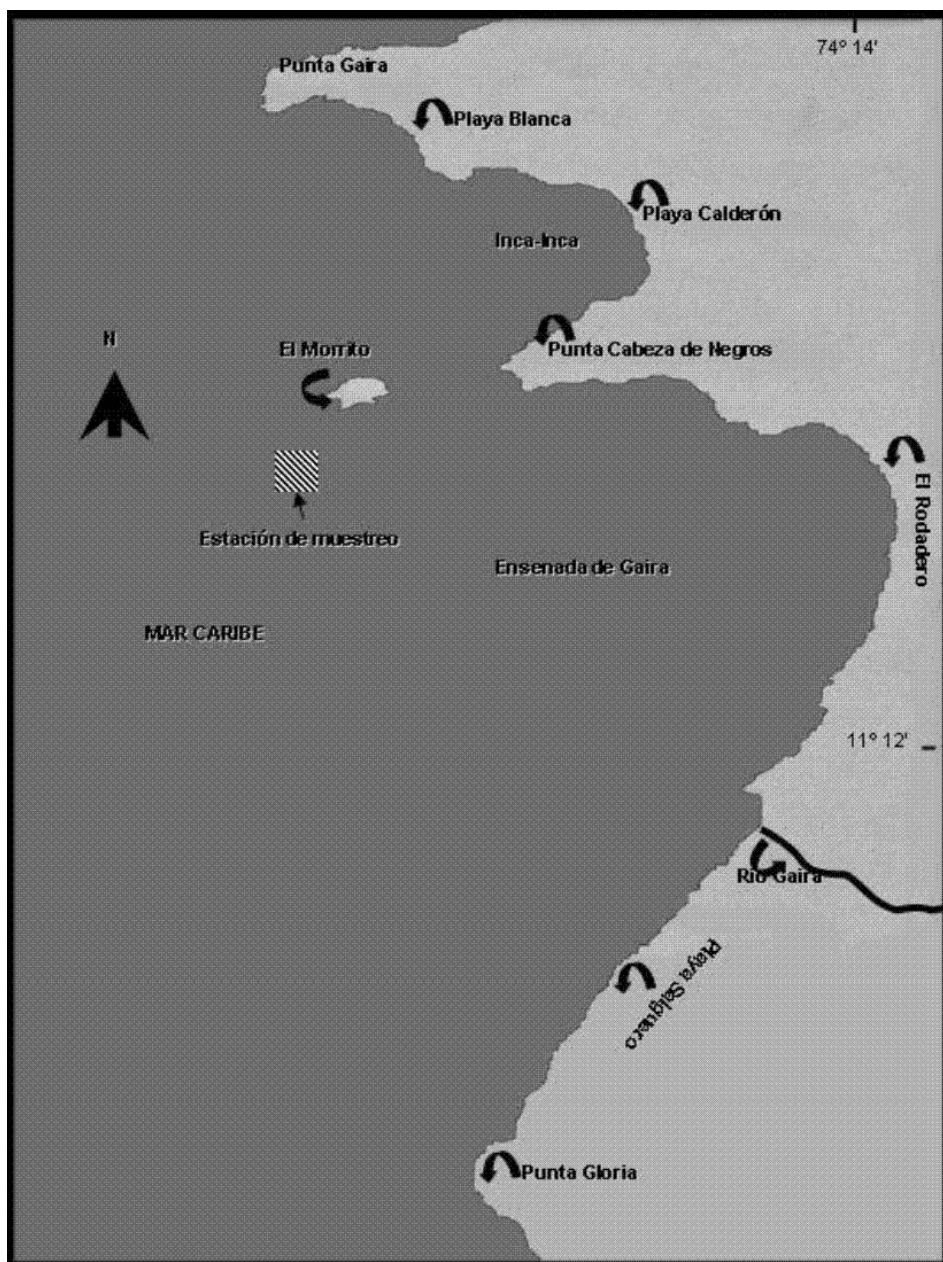


Figura 1. Ubicación geográfica del lugar de recolección del fitoplancton y zooplancton para la realización de los experimentos en laboratorio. La flecha señala el punto específico para la obtención de las muestras en campo (Tomado y modificado de Franco-Herrera, 2005).

contenido intestinal (Morales *et al.*, 1990; Bautista y Harris, 1992). Una vez aplicado dicho procedimiento a la totalidad de las botellas, se desalojó el agua para cada botella sobre un filtro Whatman AH-934 con abertura de poro de 1.5  $\mu\text{m}$ , donde se recolectaron las fecas producidas por los copépodos de cada una de las botellas.

Las fecas fueron cuantificadas en número y volumen asumiendo una forma cilíndrica (Dagg y Walser, 1987), además de diferenciarse entre completas y fraccionadas. La morfometría de las fecas (i.e. longitud, diámetro y volumen) se analizó con base en los valores mínimos, máximos y promedio para cada variable. Paralelamente, para estimar la tasa de producción de fecas en número (completas) y en volumen (completas + fraccionadas) para cada experimento, se construyeron curvas de producción de fecas -vs- tiempo a partir del programa Tables-Curves®. Se aplicó una prueba *t*-student pareada, para detectar diferencias significativas entre experimentos. Para detectar algún tipo de relación entre las diferentes concentraciones del alimento ofrecido y el número y volumen de fecas egestadas se aplicó un análisis de correlación de Pearson (Ludwig y Reynolds, 1988), para cada uno de los tratamientos.

Durante los experimentos se detectaron disminuciones tanto en el número como en volumen de fecas en los tiempos finales. Esto supuso, que los copépodos presentaron procesos de coprofagia a partir de los planteamientos de Penry y Frost (1991), quienes atribuyen el encuentro de fracciones o pérdida de fecas a eventos de coprofagia por parte de los copépodos. Con base en lo anterior, propusieron una estimación del Índice de coprofagia (I.C.s.) a partir del número de fracciones de fecas (fr) y fecas completas (f) encontradas a partir de la ecuación:

$$\text{I.C.s.} = \frac{\text{fr}}{\text{fr} + \text{f}} \times 100$$

Sin embargo, este método puede subestimar o sobreestimar la coprofagia, ya que no se sabe si las fracciones son producto de diferentes o de una misma feca, por lo tanto la decisión de cuantas fracciones hay se convierte en un evento subjetivo. Con el fin de realizar una aproximación más detallada a estos eventos, se propuso entonces para esta investigación el Índice de coprofagia tolerado (I.C.t.) el cual evalúa las fracciones de fecas a partir del volumen y no del número, usando la ecuación:

$$\text{I.C.t.} = \frac{((\text{Tev} / \text{fv}) - \text{Ten}) \times 100}{\text{Tev-fv}}$$

donde,  $T_{ev}$  es la tasa de evacuación en volumen,  $T_{en}$  la tasa de evacuación en número  $f_v$  el volumen promedio por feca.

Al evaluar sólo fecas completas en número y fecas completas más fracciones en volumen, permite mostrar una diferencia lógica a favor de la determinación en volumen. Si se asume que las fracciones encontradas son producto de la coprofagia y no por deficiencias de recolección, entonces la diferencia entre el número y volumen de fecas está mostrando la proporción de estas que fue objeto de alimentación y por ende calcular el porcentaje de esta actividad alimenticia que *E. subtenuis* empleó. Para detectar diferencias significativas entre tratamientos en el índice de coprofagia tolerado, se adelantó una prueba *t*-student de comparación de medias.

## RESULTADOS

### Oferta de alimento en los experimentos

La concentración de alimento utilizado (i.e. fitoplancton) varió en cada uno de los tratamientos y experimentos, fluctuando entre 3.23 y 14.09  $\mu\text{g l}^{-1}$  para los tratamientos realizados con tallas de fitoplancton entre 0-25  $\mu\text{m}$  y entre 0.42 y 3.86  $\mu\text{g l}^{-1}$  para la tallas de 25-85  $\mu\text{m}$  (Tabla 1). La concentración fitoplanctónica de tallas menores fue significativamente mayor (*t*-student,  $n=6$ ;  $P<0.05$ ) a la presentada por las tallas mayores.

Tabla 1. Concentración de fitoplancton expresadas en clorofila *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) en cada uno de los experimentos realizados para estimar la tasa de producción de fecas *E. subtenuis*, considerando las dos clases de tallas usadas para su alimentación.

Experimento	Tallas de fitoplancton	
	0 - 25 $\mu\text{m}$ ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	25 - 85 $\mu\text{m}$ ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )
1	14.09	1.03
2	6.91	3.09
3	3.23	3.86
4	5.80	1.29
5	6.34	0.42
6	10.59	0.69

### Morfometría de las fecas

La longitud de las fecas para el tratamiento con alimento entre 0-25  $\mu\text{m}$  presentó un promedio de 161.04  $\pm$  5.04  $\mu\text{m}$  ( $n=198$ ), con valores máximos promedio de 315  $\pm$  30.09  $\mu\text{m}$  ( $n=6$ ) y mínimos promedio de 66.66  $\pm$  4.49 ( $n=6$ ). Para la fracción de alimento entre 25-85  $\mu\text{m}$  el promedio de longitud fue de 151.09  $\pm$  3.07  $\mu\text{m}$  ( $n=217$ ), con un máximo y mínimo

promedio de  $271.66 \pm 25.22 \mu\text{m}$  ( $n=6$ ) y  $73.33 \pm 7.60 \mu\text{m}$  ( $n=6$ ), respectivamente (Figura 2a). Se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para las longitudes de las fecas ( $t$ -student,  $n_1=198$ ,  $n_2=217$ ,  $P<0.05$ ), siendo mayores cuando los copépodos se alimentaron con fitoplancton de talla 0-25  $\mu\text{m}$ .

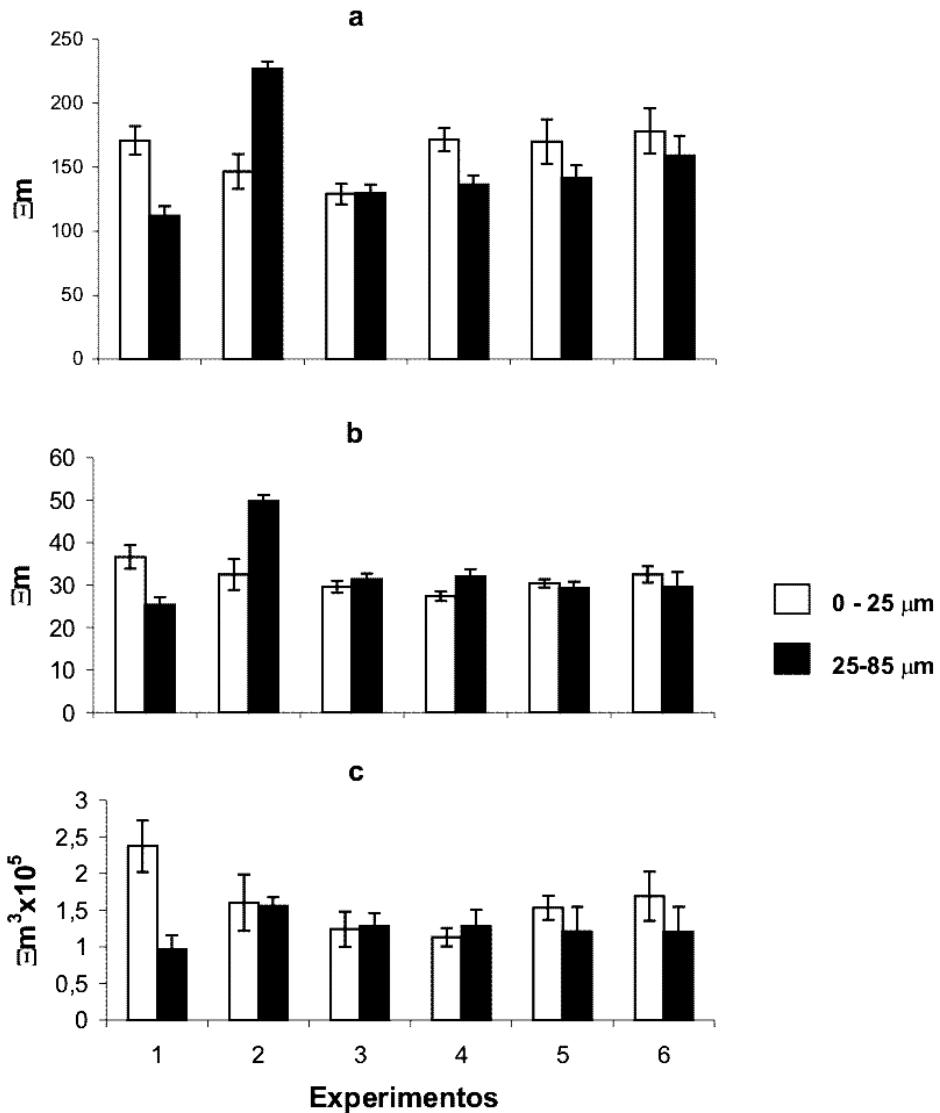


Figura 2. Longitud (a), diámetro (b) y volumen (c) promedio de la fecas egestadas por *Eucalanus subtenuis* durante los experimentos realizados, aplicando dos tratamientos alimenticios: fitoplancton de 0-25  $\mu\text{m}$  y de 25-85 $\mu\text{m}$ . ( $\square$ ): error estándar.



Con respecto al diámetro de las fecas, se encontraron valores promedio de  $31.86 \pm 0.65 \mu\text{m}$  ( $n=198$ ) para el tratamiento de alimento entre  $0-25 \mu\text{m}$  y máximos promedio de  $51.66 \pm 3.07 \mu\text{m}$  ( $n=6$ ) y mínimos promedio de  $12.50 \pm 1.11$  ( $n=6$ ). Para la alimentación con fracción fitoplanctónica de  $25-85 \mu\text{m}$ , el diámetro promedio fue de  $32.91 \pm 0.67 \mu\text{m}$  ( $n=217$ ), con un máximo y mínimo promedio de  $58.33 \pm 1.66 \mu\text{m}$  ( $n=6$ ) y  $15.00 \pm 1.29 \mu\text{m}$  ( $n=6$ ), respectivamente (Figura 2b). En este caso, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para los diámetros de las fecas (*t*-student  $n_1=198$ ,  $n_2=217$ ,  $P>0.05$ ), siendo entonces similares, sin importar el tamaño del fitoplancton con que se alimentaron.

Para el caso del volumen por feca, se obtuvo un promedio de  $159166.37 \pm 94.92 \mu\text{m}^3$  ( $n=198$ ) al alimentarlos con fitoplancton de  $0-25 \mu\text{m}$ . Los máximos y mínimos promedios fluctuaron entre  $569284.10 \pm 78711.20 \mu\text{m}^3$  ( $n=6$ ) y  $13090.00 \pm 2207.32 \mu\text{m}^3$  ( $n=6$ ). Para los experimentos con fitoplancton de  $25-85 \mu\text{m}$  el promedio fue de  $124866.88 \pm 8655.43 \mu\text{m}^3$  ( $n=217$ ) con un máximo promedio de  $638137.5 \pm 114877.60 \mu\text{m}^3$  ( $n=6$ ) y un mínimo promedio de  $20453.12 \pm 4482.75 \mu\text{m}^3$  ( $n=6$ ; Figura 2c). Como era de esperarse se presentaron claras diferencias significativas entre experimentos de diferentes clases de talla del fitoplancton, fecas (*t*-student  $n_1=198$ ,  $n_2=217$ ,  $P<0.05$ ), siendo mayores los volúmenes cuando se alimentaban los copépodos con fitoplancton entre  $0-25 \mu\text{m}$ . Esto es debido a que si el diámetro de la feca fue similar entre tratamientos, el volumen del cilindro resulta ser una función de la longitud, la cual sí fue significativamente diferente.

### Fecas

Para los experimentos con talla de alimento fitoplanctónico de  $0-25 \mu\text{m}$ , el número y volumen de fecas egestadas fluctuó entre 0 y  $1.52 \text{ fecas cop}^{-1}$  y entre 0 y  $3 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{ cop}^{-1}$ , respectivamente. Fueron evidentes marcadas fluctuaciones durante el transcurso de cada uno de los experimentos sin describirse un patrón teórico típico, el cual consiste en un incremento en el número y volumen de fecas al pasar el tiempo (Figuras 3a y 3b). Se presentaron valores bajos de egestión de fecas hacia los tiempos iniciales y finales de los experimentos (e.g.  $< 1 \text{ feca cop}^{-1}$  ó  $< 1 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{ cop}^{-1}$ ). Los mayores números de fecas se encontraron principalmente entre los 20 y 40 min, con valores cercanos a  $1.5 \text{ fecas cop}^{-1}$  ó  $3 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{ cop}^{-1}$ .

Para los experimentos con talla de alimento fitoplanctónico de  $25-85 \mu\text{m}$ , la egestión de fecas fluctuó entre 0 y  $2.10 \text{ fecas cop}^{-1}$  y entre 0 y  $3.2 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{ cop}^{-1}$ , respectivamente. Al igual que en los experimentos anteriores, no se observó ningún patrón definido en el número y volumen de

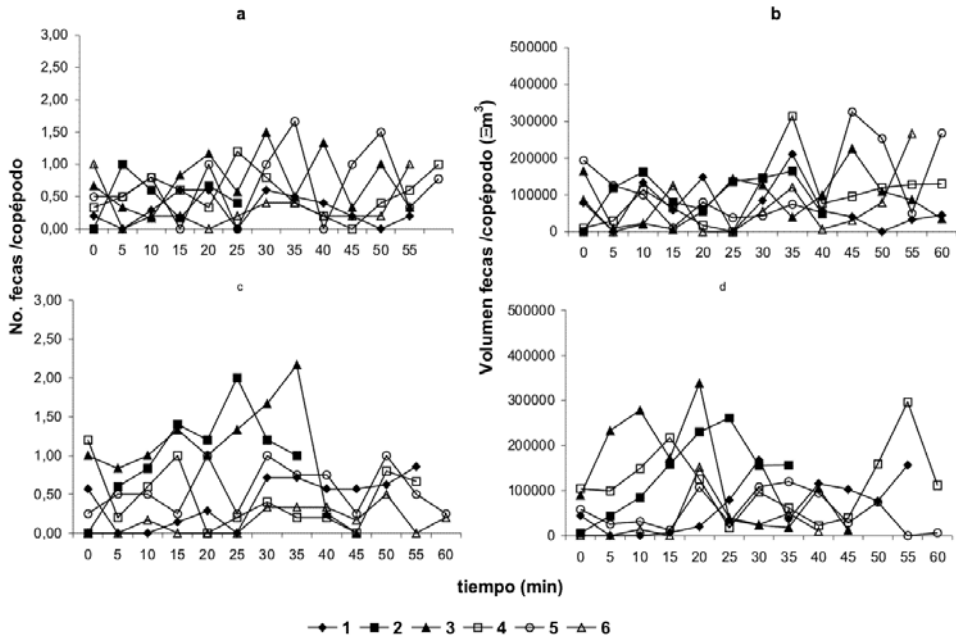


Figura 3. Número y volumen de fecas promedio egestadas por *Eucalanus subtenuis*, a lo largo de los seis experimentos realizados por el método horario, usando dos tratamientos de alimentación: fitoplancton de 0-25  $\mu\text{m}$  (a, b) y de 25-85  $\mu\text{m}$  (c, d). (□): error estándar.

excretas con respecto al tiempo (Figuras 3c y 3d). Los valores más bajos de producción de fecas se encontraron hacia los tiempos finales ( $< 1$  feca  $\text{cop}^{-1}$ ) si se considera esta producción en número, sin embargo, al ver la producción en volumen, los valores más bajos se obtuvieron entre los 30 y 50 min ( $< 1 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{cop}^{-1}$ ). Las mayores concentraciones se encontraron para número entre 25 y 35 min ( $> 1.5$  fecas  $\text{cop}^{-1}$ ) y para volumen a los 20 y 55 min con valores superiores a los  $3 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{cop}^{-1}$ .

Los análisis de correlación de Pearson mostraron que no existió asociación alguna entre la concentración del alimento y la egestión de fecas en número ( $r^2 = -0.612$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0.272$ , para alimentación con tallas de 0-25  $\mu\text{m}$ ;  $r^2 = 0.212$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0.686$ , para alimentación con tallas de 25-85  $\mu\text{m}$ ) ni en volumen ( $r^2 = -0.136$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0.827$ , para alimentación con tallas de 0-25  $\mu\text{m}$ ;  $r^2 = -0.580$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0.226$ , para alimentación con tallas de 25-85  $\mu\text{m}$ ).

### Tasas de producción de fecas

Con el fin de determinar esta tasa de producción para *Eucalanus subtenuis* se procedió a eliminar el ruido generado por procesos de alimentación dentro de las botellas de egestión y para el caso se tomaron los datos que para

cada experimento mostraron un comportamiento ascendente con el tiempo hasta el momento en que se vio alterada la producción de fecas por los comportamientos de coprofagia antes mencionados. Tanto para la identificación de la tasa de producción de fecas en número como en volumen se encontró un comportamiento exponencial definido por la siguiente ecuación:

$$y = a + e_n x^{0.5} \ln x$$

donde,  $y$  es el número o volumen de fecas por copépodo,  $e_n$  es la tasa a la cual se producen las fecas,  $a$  es el corte de la curva en el eje  $y$ , y  $x$  es el tiempo en minutos. Este modelo fue aplicado a todos los experimentos a excepción del número dos tratado con alimento de tallas entre 0-25  $\mu\text{m}$ , ya que no se ajustó. La tasa promedio de producción de fecas fue de 1.65 +/- 0.24  $\text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  ( $r^2=0.998$ ) para aquellos alimentados con tallas entre 0-25  $\mu\text{m}$  y de 2.04 +/- 0.41 fecas  $\text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  ( $r^2=0.998$ ), para los copépodos dispuestos con alimento de tamaño entre 25 y 85  $\mu\text{m}$  (Figura 4a y 4c). La tasa de producción de fecas evaluada en volumen fue de  $2.43 \times 10^5$  +/-  $1.40 \times 10^4$   $\mu\text{m}^3 \text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  ( $r^2=0.997$ ) y  $2.86 \times 10^5$  +/-  $7.40 \times 10^4$   $\mu\text{m}^3 \text{cop}^{-1} \text{h}^{-1}$  (Figuras 4b y 4d) para los copépodos alimentados con tallas de fitoplancton pequeñas y grandes, respectivamente. Las tasas de producción de fecas en número como en volumen, considerando las dos clases de talla fitoplanctónica utilizadas, no se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ( $t$ -student,  $n=6$ ,  $P<0.05$ ), lo que supone que esta producción no varía con respecto al tamaño del alimento.

### Índice de coprofagia tolerado

La actividad coprofágica fue evidente en todos los experimentos, sin importar la clase de talla fitoplanctónica que se les ofreciera como fuente de alimento. Para tratamiento con fitoplancton de 0-25  $\mu\text{m}$  se encontró un I.C.t promedio 20.02 +/- 11.34% ( $n=6$ ), y de 36.41 +/- 26.06 ( $n=6$ ) para tallas entre 25-85  $\mu\text{m}$ . Se encontraron claras diferencias significativas en los índices de coprofagia tolerada entre tratamientos ( $t$ -student,  $n=6$ ,  $P<0.05$ ), siendo mayor este evento alimentario en *E. subtenuis*, cuando se alimentaban de fitoplancton de tallas mayores.

## DISCUSIÓN

### Oferta de alimento

Las concentraciones de fitoplancton utilizadas para cada uno de los dos tratamientos -expresadas en concentración de clorofila  $a$ -, fueron diferentes en cada uno de los experimentos, lo cual refleja la alta variabilidad

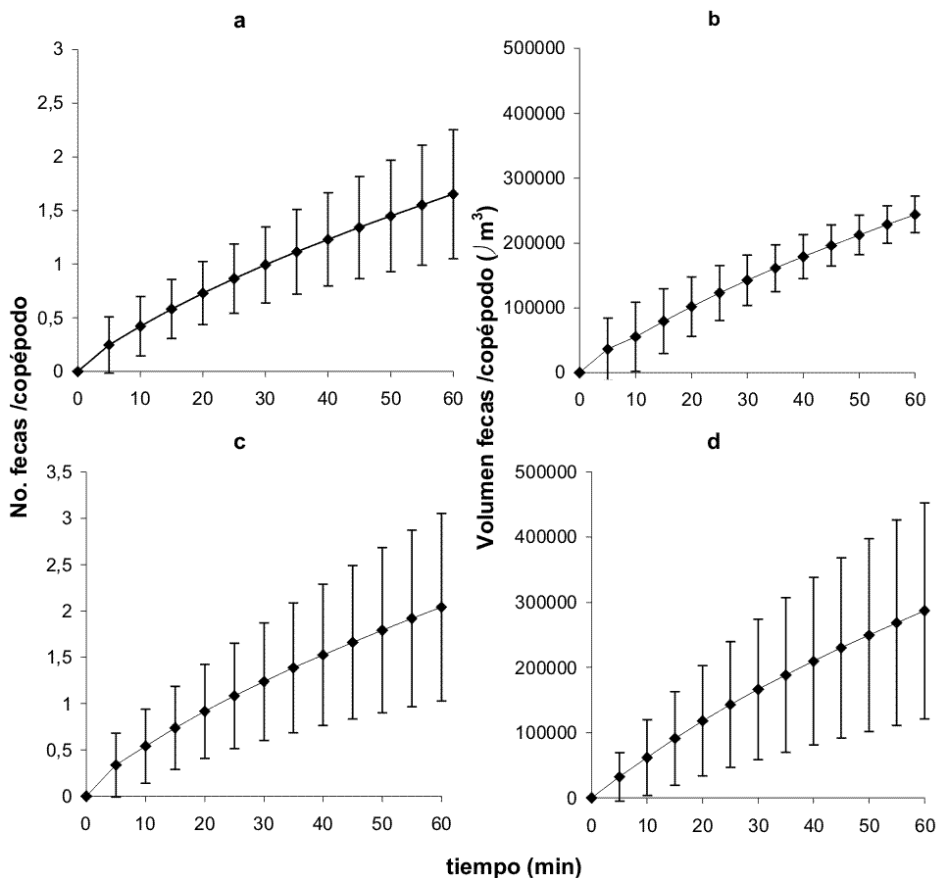


Figura 4. Modelos de crecimiento exponencial en número y volumen de fecas producidas, para estimar la tasa de producción de fecas promedio por *Eucalanus subtenuis*, siguiendo el modelo exponencial:  $y = a + e^{rx} \cdot 0.5/nx$ . Se muestran los dos tratamientos de alimentación aplicado: fitoplancton de 0-25  $\mu\text{m}$  (a,b) y de 25-85  $\mu\text{m}$  (c,d). (□): error estándar.

natural de las comunidades fitoplanctónicas en la región centro del Caribe dentro de una misma estación climática (Tigreros, 2001; Franco-Herrera, 2005). Así mismo, los valores de clorofila *a* fueron bastante altos ( $> 4 \mu\text{g l}^{-1}$ ) en comparación con otras zonas tropicales de la cuenca del Caribe o costas de Colombia cuyos valores no superan los  $2 \mu\text{g l}^{-1}$  (Rodríguez y Varela 1987; Duarte, 1996; Webber y Roff, 1996). Así mismo, hubo una tendencia hacia las tallas más pequeñas (i.e. 0-25  $\mu\text{m}$ ), que incluyeron nano y picofitoplancton, más que el microfitoplancton. Esta tendencia de tallas, como la concentración de clorofila *a*, reflejan la fertilización que genera la surgencia estacional sobre las aguas superficiales presente durante los meses de muestreo (Blanco *et al.*, 1994), la cual favorece cortos picos fitoplanctónicos, con una predominancia

hacia las tallas menores, especialmente durante las primeras fases del afloramiento (Moloney y Field, 1991).

### Fecas

La cantidad de fecas (número y/o volumen) encontradas, así como sus variaciones a lo largo del tiempo en cada experimento no se pudo atribuir a la cantidad y/o talla del alimento, puesto que el número o volumen de estas no dependió de la concentración de fitoplancton que se les suministró en la etapa de alimentación ni tampoco del tamaño de las células fitoplanctónicas disponibles para alimentarse. Esto genera dos hipótesis: 1) una alimentación dentro de las botellas de egestión, posiblemente de fitoplancton de tamaños inferiores a 1.2  $\mu\text{m}$  y 2) a ingestión de fecas egestadas por los mismos individuos. Durante el montaje de las botellas de egestión, el agua de mar usada, fue filtrada previamente a través de filtros con poro efectivo de 1.2  $\mu\text{m}$ , por lo cual es posible que células fitoplanctónicas de inferior tamaño hayan pasado los filtros y estuvieren dentro de las botellas de egestión. Los copépodos utilizados durante toda la investigación, fluctuaron en tamaño desde 900 a 3800  $\mu\text{m}$ , con un promedio de 1855.45  $\pm$  20.50  $\mu\text{m}$  de longitud total. Ramírez *et al.* (2001) establecieron que para individuos de *E. subtenuis* con tallas promedio de 1870  $\mu\text{m}$  se puede presentar un espacio intersetular promedio de 2.54  $\pm$  0.02  $\mu\text{m}$ , el cual define la talla mínima de captura de los copépodos por procesos de filtración (Price y Paffenhöfer, 1986). Por lo cual, se podría plantear que los copépodos utilizados durante los experimentos, los cuales presentaron una mayor longitud total, no tienen la capacidad potencial de capturar fitoplancton menor a 1.2  $\mu\text{m}$ , a no ser que las células pico y nanofitoplanctónicas se encuentren en forma colonial y aumentan su talla total. Por lo cual las marcadas fluctuaciones en la producción de fecas a lo largo del tiempo en cada experimento se centran más en la hipótesis de coprofagia, la cual ya se ha evidenciado en otros copépodos como *Calanus pacificus* (Penry y Frost, 1981) y que toma mayor importancia, una vez que se encontraron fecas fraccionadas durante todos los experimentos.

Una feca está constituida básicamente por dos partes, la primera es el empaquetamiento denominado membrana peritrófica (Penry y Frost, 1981). El segundo es el contenido interno que en copépodos herbívoros en su mayoría se compone de células fitoplanctónicas parcialmente digeridas. La membrana peritrófica es generada por los copépodos aún sin presencia de alimento dentro del intestino, lo que permite una egestión de fecas que van desde muy compactas hasta vacías (Ramírez *et al.*, 2001). Esto confiere características particulares a los procesos alimenticios, ya que la producción de más fecas no

significa necesariamente que han consumido más alimento. Dentro de este estudio no se hizo diferencia entre el llenado de las fecas y por lo tanto el contenido del material egestado dentro de la membrana peritrofica no se consideró en este estudio. Sin embargo, la evaluación de la longitud de las fecas producidas por los copépodos alimentados con fitoplancton de tallas pequeñas fue significativamente mayor. Como consecuencia de esto, el volumen presentó el mismo comportamiento al comparar los tratamientos. Estos resultados sugieren que la alimentación sobre tamaños de fitoplancton pequeño puede afectar el tamaño de las fecas, así no interfiera con la tasa de producción de las mismas. *Eucalanus subtenuis* consumió de forma menos activa sus fecas al ser alimentado por fitoplancton de 0-25  $\mu\text{m}$ , ya que las tallas pequeñas le impiden hacer una selección física del mismo, lo cual genera en los copépodos un menor desplazamiento (Price y Paffenhöfer, 1986), a pesar de tener una mayor concentración de fitoplancton y fecas más largas en las botellas de egestión. Por el contrario, al estar el copépodo en concentraciones bajas de fitoplancton, pero de mayor talla (i.e. 25-85  $\mu\text{m}$ ) se estimula una alimentación activa (Ramírez *et al.*, 2001), con un desplazamiento importante que a su vez propicia una mayor probabilidad en el encuentro con fecas. De todas formas, en cualquiera de los dos casos, la evidencia de alimentación con fecas en *E. subtenuis* es importante como complemento de una dieta que permite aprovechar el alimento parcialmente digerido que se encuentra ya agregado (Valiela, 1995; Cowie y Hedges, 1996), presentando ventajas para el individuo, dentro de las cuales se cuenta la implementación del oportunismo (Banse, 1995), la digestión más rápida (Johanes y Satomi, 1996; Morales, 1987) ó probablemente una mejor selección bioquímica del alimento (Koehl y Strickler, 1981; Price, 1988).

*E. subtenuis* es una especie que comúnmente es reportada como herbívora (Bernal, 2000), pero por las evidencias encontradas en este estudio, puede llegar a presentar hábitos de detritívoros producto de la coprofagia, lo cual permite concluir que es un organismo con una alta adaptabilidad para la selección y el aprovechamiento del alimento (Price & Paffenhöfer, 1986; Ramírez *et al.*, 2001). En futuros estudios, es necesario evaluar la densidad y composición bioquímica de las fecas, lo cual daría mayor claridad de la selección y/o necesidad de consumo de fecas.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Facultad de Biología Marina, Sede Santa Marta y al Centro de Investigaciones Científicas, Bogotá, de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano por el apoyo financiero, técnico y logístico para la

ejecución de la presente investigación. Así mismo al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Santa Marta. El segundo autor (AF) fue apoyado por el DAAD, Alemania y parcialmente por la Escuela de Graduados de la Universidad de Concepción, Chile.

## BIBLIOGRAFÍA

- Arinardi, O.H., M.A. Baars y S.S. Oosterhuis. 1990. Grazing in tropical copepods, measured by gut fluorescence, in relation to seasonal upwelling in the Banda Sea (Indonesia). *Neth. J. Sea. Res.* 25(4): 545-560.
- Banase, K. 1995. Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES J. Mar. Sci.* 52(3): 265-277.
- Barnes, R.S.K. y R.N. Hughes. 1998. An introduction to marine ecology. 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Science. London. 351 p.
- Bautista, B. y R.P. Harris. 1992. Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82: 41-50.
- Bernal, A.R. 2000. Die Struktur der Zooplanktongemeinschaft im neritischen Bereich des kolumbianischen karibischen Meeres. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des (Doktorgrades der Naturwissenschaftlichen) Fakultät der Justus-Liebig-Universität Gießen. Gießen. 142 p.
- Blanco, J.A., J.M. Díaz, G. Ramírez y L. Cortés. 1994. El Banco de las Animas: una amplia formación arrecifal desarrollada sobre un antiguo delta del río Magdalena. *Ecotrópica* (27): 10-18.
- Boyd, C.M., L. Smith y T.J. Cowles. 1980. Grazing patterns of copepods in the upwelling system off Perú. *Limnol. Oceanogr.* 25(4): 583-596.
- Castro, L.R., P.A. Bernal y H.E. González. 1991. Vertical distribution of copepods and the utilization of the chlorophyll a- rich layer within Concepcion Bay, Chile. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 32: 243-256.
- Cowie, G.L. y J.I. Hedges. 1996. Digestion and alteration of the biochemical constituents of a diatom *Thalassiosira weissflogii* ingested by an herbivorous zooplankton (*Calanus pacificus*). *Limnol. Oceanogr.* 41 (4): 581-594.
- Dagg, M.J. y W.E. Walser. 1987. Ingestion, gut passage and egestion by the copepod *Neocalanus plumchrus* in the laboratory and in the subarctic Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 32 (1): 178-188.
- Dam, H.G. 1986. Short-term feeding of *Temora longicornis* Müller in the laboratory and the field. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 99: 149-161.
- Duarte, G. 1996. Estructura del fitoplancton al noroeste de la Guajira, durante el crucero Caribe 1-93. Trabajo de grado (Biólogo Marino). Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Biología Marina. Bogotá.

- Franco-Herrera, A. 2005. Oceanografía de la Ensenada de Gaira. El Rodadero, más que un centro turístico en el Caribe colombiano. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Servigraphics Ltda. Bogotá. 58 p.
- Franco-Herrera, A. y L. Castro. (en rev.). Seasonal variations in grazing of the copepod *Eucalanus subtenuis* in the south central Caribbean sea. Submitted to: Revista de la Academia Chilena de Ciencias.
- Koehl, M.A. y J.R. Strickler. 1981. Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnol. Oceanogr.* 26 (6): 1062-1073.
- Johanes, R.E. y M. Satomi. 1996. Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. *Limnol. Oceanogr.* 41 (2): 191-197.
- Landry, M.R., W.K. Peterson y C.J. Lorenzen. 1995. Zooplankton grazing, phytoplankton growth, and export flux: inferences from chlorophyll tracer methods. *ICES J. Mar. Sci.* 52 (3): 337-345.
- Ludwig, J.A. y J.F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. A primer on methods and computing. Wiley - Interscience publication, New York. 337 p.
- Moloney, C.L. y J.G. Field. 1991. Size based dynamics of plankton food webs. I. *J. Plankton Res.* 13(5): 1209-1220.
- Morales, C.E. 1987. Carbon and nitrogen content of copepod faecal pellets: effects of food concentration and feeding behavior. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: 107-114.
- Morales, C.E., B. Bautista y R.P. Harris. 1990. Estimates of ingestion in copepods assemblages: gut fluorescence in relation to body size classes. *Trophic Relationships in the Marine Environment. Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp.:* 565-577.
- Parsons, T.R., Y. Maita y C.M. Lalli. 1984. A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press, Oxford, 172 p.
- Penry, D.L. y B.W. Frost. 1991. Chlorophyll a. degradation by *Calanus pacificus*: dependence on ingestion rate and digestive acclimation to food resources. *Limnol. Oceanogr.* 36 (1): 147-159.
- Price, H.J. 1988. Feeding mechanistic in marine and freshwater zooplankton. *Bull. Mar. Sci.* 43 (3): 327-343.
- Price, H.J. y G.A. Paffenhöfer. 1986. Capture of small cells by the copepod *Eucalanus elongatus*. *Limnol. Oceanogr.* 31 (1): 189-194.
- Ramírez, J., D. Rincón y A. Franco. 2001. Estrategia de captura y formación de pellets fecales en *Eucalanus* spp (Copepoda; Eucalanidae). Memorias IX COLACMAR. San Andrés Isla, Colombia. Archivo electrónico.
- Rodríguez, C. y R. Varela. 1987. Pigmentos clorofilicos e hidrografía en la región noroccidental de Venezuela con énfasis en el Golfo de Venezuela. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín.* (17): 3-14.
- Tigreros, P.C. 2001. Biodiversidad y valoración bioquímica del fitoplancton marino en ambientes costeros mesotróficos y oligotróficos tropicales, Caribe colombiano. Trabajo de grado (Biólogo Marino). Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Biología Marina. Santa Marta. 171 p.



Valiela, I. 1995. Marine ecological processes. 2<sup>nd</sup> edition. Springer-Verlag New York. 686 p.

Webber, D.F. y J.C. Roff. 1996. Influence of Kingston Harbor on the phytoplankton community of the nearshore coast, southeast Jamaica. Bull. Mar. Sc. 59(2): 245-258.

FECHA DE RECEPCIÓN:29/07/04

FECHA DE ACEPTACIÓN:20/09/05

*DIRECCION DE LOS AUTORES*

*Facultad de Biología Marina, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Carrera 2 No. 11-68. Edificio Mundo Marino. Rodadero. Santa Marta. Colombia. P.B.X.: +(57)(5)4229334. Email: andres.franco@utadeo.edu.co(AFH)*

