



**UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA**

PROFESOR PATROCINANTE
Dr. JORGE NAVARRO A.
INSTITUTO DE BIOLOGÍA MARINA
FACULTAD DE CIENCIAS

PROFESOR CO-PATROCINANTE
DR. OSCAR CHAPARRO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA MARINA
FACULTAD DE CIENCIAS

**“CAPACIDAD DE ALIMENTACIÓN Y ANÁLISIS ENDOSCÓPICO EN
BIVALVOS FILTRADORES DE LA INFAUNA Y EPIFAUNA DE LA
BAHÍA DE YALDAD, CHILOÉ, CHILE”**

Tesis de grado presentada como parte de los
requisitos para optar al grado de LICENCIADO
EN BIOLOGÍA MARINA

LORETO PAMELA GONZALEZ OVANDO

VALDIVIA – CHILE

2003

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer de manera muy especial a quienes de una u otra forma ayudaron en la realización de esta tesis.

A mi profe Dr Jorge Navarro por acogerme y darme la oportunidad de trabajar como tesista, le agradezco su comprensión, paciencia y por supuesto su buena disposición para ayudarme y atender a todas mis dudas, además por esas tardes después del trabajo cuando compartíamos un rico Ruchen y un café, muchas gracias por todo.

A todas las personas del instituto: Geysi por tu dedicación y sobretodo por tu paciencia al enseñarme, mil gracias. Verito por todo el tiempo que compartimos trabajando, copuchando y goloseando también, me divertí mucho contigo e hiciste más ameno el trabajo. A Orianita siempre estas para resolver cualquier problema que pudiéramos tener gracias por tu ayuda, consejos pero sobre todo por la alegría que siempre demuestras.

A mis amigas por todo el tiempo compartido, en horas de estudios y por supuesto tantos carretes Any por todos los años que vivimos juntas, ¡ay! que nos tuviste paciencia, lo pasamos bien cierto?, Taty gracias por acompañarme en todo momento, Lisette por todos los carretes y horas de conversaciones, Ma Inés tu ternura y comprensión te hacen una persona muy especial. También a mi querido amigo Mario por todos estos años de amistad sincera sé que puedo contar contigo. Espero que nuestra amistad continúe por mucho tiempo más, los quiero mucho.

A tía Gladys y tío Juan Carlos por recibirme en su casa y tratarme como una integrante más de la familia, el tiempo que viví con ustedes lo recordaré por siempre, gracias de todo corazón.

A mis papitos les estaré eternamente agradecida por todo el esfuerzo que han hecho para lograr que yo sea una profesional. Por toda esa dedicación y paciencia muchísimas gracias, tengan la seguridad que sabré recompensarlos por todo lo que les debo.

A mis hermanos, aunque, están muy lejos siempre recibí de ustedes una palabra de aliento para poder continuar los quiero mucho.

A ti Rene gracias por estar cada vez que siento que no puedo continuar, por subirme el animo y haceme ver que las cosas no son tan terribles como creo, por tu alegría y ayuda en todo sentido mil gracias. A mi pequeña, a ti Josefa me has iluminado la vida, gracias por haber venido, me diste la fuerza necesaria para terminar y luchar por ti. Los amo a los dos.

Por último agradezco el financiamiento del Proyecto Fondecyt - 1000427.

INDICE

	Pág.
AGRADECIMIENTOS	
INDICE DE FIGURAS	
INDICE TABLA	
1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	4
4. MATERIAL Y MÉTODOS	7
4.1. Área de estudio	7
4.2. Colecta, acondicionamiento y aclimatación	8
4.3. Colecta y análisis de seston y sedimento	8
4.4. Determinaciones fisiológicas, anatómicas y observaciones endoscópicas	9
4.4.1. Tasa de aclaramiento (L/h)	9
4.4.2. Tasa de ingestión (mg/h)	10
4.4.3. Estimación de área branquial y peso palpos labiales	10
4.4.4. Endoscopia	10
4.4.5. Microscopía electrónica de barrido (MEB)	11
5. RESULTADOS	13
5.1. Análisis de seston	13
5.2. Análisis de sedimento	13
5.3. Análisis fisiológicos, anatómicos y de endoscopia	14
5.3.1. Tasa de aclaramiento (L/h)	14
5.3.2. Tasa de ingestión (mg/L)	15
5.3.3. Área branquial	15
5.3.4. Peso seco palpos labiales	15
5.3.5. Endoscopia	16
5.3.6. Microscopía electrónica de barrido (MEB)	16
6. DISCUSIÓN	17
7. CONCLUSIONES	24
8. BIBLIOGRAFÍA	25
ANEXOS FIGURAS	29
ANEXOS TABLA	42

INDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1	30
Área de estudio, bahía de Yaldad, Sur de Chile. A. Zona de las balsas de cultivo de <i>Mytilus chilensis</i> . B. Planicie mareal.	
Figura 2	31
Sistema experimental para las mediciones de tasa de aclaramiento.	
Figura 3	32
Especies estudiadas y sus correspondientes láminas branquiales. A. <i>Mytilus chilensis</i> de balsas; B. <i>Mytilus chilensis</i> de intermareal; C. <i>Venus antiqua</i> ; D. <i>Mulinia edulis</i> y E. <i>Tagelus dombeii</i> .	
Figura 4	33
Sistema endoscópico para las observaciones de transporte de partículas a nivel branquial.	
Figura 5	34
Análisis de sedimento de cada sector de muestreo, intermareal bajo habitado por <i>Mulinia edulis</i> , intermareal medio grava por <i>Venus antiqua</i> y <i>Tagelus dombeii</i> e intermareal medio arena por <i>Mytilus chilensis</i> . A, análisis de las fracciones de sedimento. Valores corresponden a promedios \pm d.e.; B, análisis del contenido de materia orgánica y inorgánica del sedimento.	
Figura 6	35
Tasa de aclaramiento de dos tamaños estándar (0,1 g y 1 g) para las especies <i>Mytilus chilensis</i> balsas, <i>Mytilus chilensis</i> intermareal, <i>Venus antiqua</i> , <i>Mulinia edulis</i> y <i>Tagelus dombeii</i> . A, Mayo 2001, B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e. Signos iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos.	
Figura 7	36
Tasa de ingestión para un tamaño estándar de 1 g peso seco <i>Mytilus chilensis</i> balsas, <i>Mytilus chilensis</i> intermareal, <i>Venus antiqua</i> , <i>Mulinia edulis</i> y <i>Tagelus dombeii</i> . A, Mayo 2001; B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e.	
Figura 8	37
Area branquial para dos tamaños estándar de 0,1 g y 1 g de peso seco de <i>Mytilus chilensis</i> balsas, <i>Mytilus chilensis</i> intermareal, <i>Venus antiqua</i> , <i>Mulinia edulis</i> y <i>Tagelus dombeii</i> . A, Mayo 2001; B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e. signos iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos.	
Figura 9	38
Peso palpos (g) para dos tamaños estándar de 0,1 g y 1 g de peso seco de <i>Mytilus chilensis</i> balsas, <i>Mytilus chilensis</i> intermareal, <i>Venus antiqua</i> , <i>Mulinia edulis</i> y <i>Tagelus dombeii</i> . A, Mayo 2001; B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e. signos iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos.	
Figura 10	39
Velocidad de transporte en el canal ventral de las especies <i>Mytilus chilensis</i> de balsas, <i>Mytilus chilensis</i> intermareal, <i>Venus antiqua</i> , <i>Mulinia edulis</i> y <i>Tagelus dombeii</i> .	
Figura 11	40
Observaciones endoscópicas. A. <i>Mytilus chilensis</i> de balsas; B. <i>Mytilus chilensis</i> de intermareal; C. <i>Venus antiqua</i> ; D. <i>Mulinia edulis</i> y E. <i>Tagelus dombeii</i> .	
Figura 12	41
Microscopía electrónica de barrido. Canal ventral de las especies en estudio. A. <i>Mytilus chilensis</i> de balsas; B. <i>Mytilus chilensis</i> de intermareal; C. <i>Venus antiqua</i> ; D. <i>Mulinia edulis</i> y E. <i>Tagelus dombeii</i> .	

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Análisis de seston en los sectores de muestreo correspondiente a los meses de mayo y noviembre. Valores representan promedios \pm d.e.	Pág. 43
-----------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------

1. RESUMEN

Mytilus chilensis, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii* son moluscos bivalvos filtradores que habitan diferentes niveles de la planicie mareal de la bahía de Yaldad, Sur de Chile. El primero es un organismo de la epifauna mientras que las demás especies pertenecen a la infauna. Estas especies adoptan diferentes estrategias, como ser el desarrollo de sistemas de filtración y estructuras de selección de partículas, las que son usadas para aprovechar al máximo el alimento disponible en el medio. Con el fin de conocer y comparar la capacidad de alimentación en especies filtradoras de la infauna y epifauna se hicieron determinaciones fisiológicas (tasa de aclaramiento y tasa de ingestión), mediciones morfológicas de sus sistemas de filtración (branquias y palpos) y observaciones endoscópicas (velocidad de transporte de partículas).

La tasa de aclaramiento para ejemplares de 1 g peso seco carne presentó sus máximos valores en la especie *Mytilus chilensis* ($2,39 \pm 0,4$ L/h), por su parte *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii* no presentaron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre sí. La tasa de ingestión siguió un patrón similar a la tasa de aclaramiento.

La comparación de la morfología e identificación del tipo branquial de cada especie se realizó a través de las mediciones del área de dichos órganos y microscopía electrónica de barrido. *Mytilus chilensis* especie lamelibranquia homorábdica, registró los mayores valores de área branquial, respecto de las almejas *Venus antiqua* y *Mulinia edulis*, especies con branquias de tipo eulamelibranquia y homorábdica; y *Tagelus dombeii* especie eulamelibranquia heterorábdica.

En cuanto a velocidad de transporte de alimento a través de los canales de alimentación, específicamente del canal ventral, *M. chilensis* es la especie que registra los valores más altos; *M. Edulis*, *T. dombeii* y *V. antiqua* registran velocidades más reducidas siendo esta última especie la que presenta los valores más bajos.

Se puede concluir que existe una estrecha relación entre la capacidad de alimentación, la morfología de los sistemas de filtración y la velocidad de transporte de partículas, siendo la especie de la epifauna (*Mytilus chilensis*) la que registra los mayores valores en comparación con las especies de la infauna.

2. ABSTRACT

Mytilus chilensis, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii* are filter-feeding bivalves that live at different levels of the tidal flat of Yaldad Bay, southern Chile. *Mytilus chilensis* is an organism of the epifauna, whereas the other species belong to the infauna. These species adopt different strategies, as being the development of the filtration systems and structures for particle selection which are used to take advantage of the available food in the environment. In order to know the feeding capacity and to compare filter-feeding species of the infauna and the epifauna, physiological determination (clearance and ingestion rate), morphological measurements (gills and palps) and endoscopic observations (velocity of transport of particles) were done.

Mytilus chilensis showed significant higher values of clearance rate, but no significant differences were found between *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*.

The comparison of the morphology and identification of the gill type of the species studied was carried out by measurements of the area of these organs and by electronic microscopy. *Mytilus chilensis*, lamellibranch homorhabdic species, showed the highest values of gill area in comparison with the clams *Venus antiqua* and *Mulinia edulis*, which have eulamellibranch homorhabdic gills, and with *Tagelus dombeii* which shows eulamellibranch heterorhabdic gills.

M. chilensis is the species that register the highest values of particle transport. *M. edulis*, *T. dombeii* and *V. antiqua* present reduced velocity of transport, being *Venus antiqua* the one that presents the lowest values.

It is concluded that a close relationship exists between the feeding capacity, the morphology of the filtration system and the velocity of transport of particles, being the species of the epifauna *M. chilensis*, the one that registers the highest values in comparison with the infaunal species.

3. INTRODUCCIÓN

El grupo de los bivalvos filtradores cumple un rol ecológico importante entre los organismos de la infauna y epifauna, influenciando el medioambiente circundante mediante el consumo de material particulado en suspensión (seston), como también mediante el efecto producido por la actividad de biodeposición sobre el bentos y el ciclo de nutrientes (Jørgensen, 1990).

Por este motivo es que la biología de los alimentadores por suspensión haya sido objeto de una gran diversidad de investigaciones, aún cuando los mecanismos por los cuales los bivalvos filtradores se alimentan, permanecen en discusión (Riisgard, 2001; Widdows, 2001).

La mayoría de los bivalvos además de usar las branquias para respirar las utilizan para alimentarse, este método es llamado suspensión o alimentación por filtración ya que las branquias con su ciliatura especializada remueven desde el medio las partículas suspendidas y transportan el material colectado hasta la boca (Ward *et al.*, 1993). En los moluscos bivalvos la tasa de aclaramiento (L/h) incrementa con el tamaño de los individuos y por ende con el tamaño branquial (Meyhöfer, 1985). La capacidad de alimentación de cualquier bivalvo está en función del tamaño de las branquias o más específicamente del área de la branquia (Hughes, 1969). Algunos estudios han relacionado la tasa de aclaramiento y el tamaño corporal estableciendo una relación descrita por la ecuación alométrica $Y = aX^b$ (Bayne, 1983). Donde: Y = Tasa de Aclaramiento (L/h), X = Peso seco de la carne (g), a y b = son constantes que dependen de las condiciones experimentales.

Durante la última década se han desarrollado nuevas técnicas de estudio, las que han venido a complementar ampliamente el conocimiento sobre la fisiología de la alimentación en bivalvos filtradores. La video endoscopia es una de ellas y permite la observación de organismos en vivo bajo condiciones de laboratorio, sin alterar significativamente su comportamiento. Este método permite observar la anatomía del organismo, localizar sus estructuras y conocer el

recorrido del alimento por las estructuras de alimentación en bivalvos filtradores (Ward *et al.*, 1991). Estos estudios han permitido un mejor entendimiento de los mecanismos de alimentación los que han sido representados mediante modelos teóricos sobre la captura de las partículas y reglas generales de los procesos de alimentación por suspensión (Ward *et al.*, 1991).

El examen endoscópico de bivalvos *in vivo*, ha corroborado los mecanismos hipotéticos de captura de partículas de bivalvos alimentadores por suspensión, los que se refieren al transporte de partículas en la zona ventral de las branquias por cordones mucosos y en la zona dorsal a través de las corrientes mucosas. Estos mecanismos son usados en forma individual o en forma conjunta según la especie, pudiendo ser uno de estos mecanismos más eficiente que el otro o en algunas especies sólo siendo funcional el canal ventral (Ward *et al.*, 1993).

En Chile existe un gran número de especies de bivalvos filtradores habitando estuarios y planicies mareales en la zona sur-austral. En estos lugares es común observar grandes fluctuaciones en la concentración y calidad del material particulado en suspensión (seston), ocasionadas por los periodos de producción primaria y por los procesos de resuspensión de los sedimentos del fondo, causados por la acción conjunta de las mareas y el oleaje (Rojas, 1984; Winter *et al.*, 1984; Navarro *et al.*, 1993; Velasco & Navarro, 2002).

Entre las especies que habitan estos ambientes están las almejas *Mulinia edulis* (King & Broderip, 1832) y *Venus antiqua* (King & Broderip, 1835), el mitílido *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) y la navajuela *Tagelus dombeii* (Lamarck, 1818) todas especies objetivo de este estudio. *Mulinia edulis*, *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii* son bivalvos de la infauna, el primero habita sectores caracterizados por contener substratos blandos con altos porcentajes de fango, mientras que *Venus* y *Tagelus* se encuentran en zonas con sedimentos compuestos por arena y grava gruesa. *Mytilus chilensis*, en cambio, especie epibentónica habita el intermareal medio alto, caracterizado por poseer arena, grava gruesa y un bajo porcentaje de

fango. Por su parte los cultivos de *Mytilus chilensis* se encuentran en sistemas de balsas y cuyos ejemplares están permanentemente sumergidos en la porción superior de la columna de agua y sujetos a un régimen de baja resuspensión del material particulado.

El presente estudio pretende determinar y comparar la capacidad de alimentación de 4 especies de bivalvos filtradores que habitan diferentes niveles de las zonas intermareal y submareal (balsas), determinando su relación con las características morfológicas de sus sistemas de filtración y con la velocidad de transporte de partículas en el canal de alimentación ventral de las branquias.

De acuerdo con lo mencionado anteriormente se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

- 1) La capacidad de alimentación de un bivalvo está determinada por el área de sus branquias y por la velocidad de transporte de las partículas a través de estas.
- 2) La capacidad de alimentación será mayor en especies epibentónicas que en infaunales, a causa de su mayor área branquial y su relación con el ambiente dónde está expuesto.

4. MATERIAL Y METODO

4.1. Area de estudio

Los especímenes experimentales fueron colectados desde la bahía de Yaldad, sur de Chile (43°08'S, 73°44'W) (Figura 1), la que se caracteriza por poseer una planicie mareal con un área aproximada de 1 km² en marea baja y una amplitud de marea superior a 5 m, con un régimen semidiurno durante todo el año (Clasing *et al.*, 1994). Las aguas de este sector presentan variaciones de salinidad entre 24 y 31‰ (promedio 30‰) y temperaturas entre 9 y 16°C (promedio 12°C) (Navarro *et al.*, 1993).

Mulinia edulis, bivalvo infaunal que se encuentra enterrado a unos 10 cm de profundidad, presenta sus mayores densidades en el intermareal bajo, coincidiendo con los sectores donde se registran altos porcentajes de fango. *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii* organismos de la infauna se encuentran habitando la zona intermareal media, enterrados a una profundidad de 2-5 cm aproximadamente, este sector se caracteriza por la presencia de sedimentos heterogéneos: arena y grava esta última compuesta principalmente (50%) de conchas de bivalvos rotas (Clasing *et al.*, 1993). Por su parte *Mytilus chilensis*, especie epibentónica habita el intermareal medio alto, sector expuesto a menores fluctuaciones del seston debido a que el sedimento es significativamente más grueso y por lo tanto de menor posibilidad de resuspensión (Winter *et al.*, 1982; Clasing *et al.*, 1998; Velasco, 2000). *Mytilus chilensis* también está presente en los cultivos suspendidos de balsas de la bahía de Yaldad donde están permanentemente sumergidos y sujetos a un régimen de baja resuspensión del material particulado (Figura 1).

4.2. Colecta, acondicionamiento y aclimatación

Se colectaron animales de un amplio rango de tamaño para cada especie incluyendo juveniles y adultos, los que fueron transportados en húmedo hasta el laboratorio, en muestreos realizados en mayo y noviembre del 2001. Se separaron por especies en diferentes acuarios y se aclimataron a una salinidad experimental de 30‰ y temperatura de 12°C. La alimentación fue en base de cultivos puros de la especie *Isochrysis galbana*, la que fue suministrada en forma continua y a una concentración similar a la experimental a través de una bomba peristáltica. El período de aclimatación de los animales fue una semana.

4.3. Colecta y análisis de seston y sedimento

En cada sector de colecta, se tomaron muestras de agua para el análisis del seston. Para ello se filtraron volúmenes conocidos por medio de una bomba de vacío y filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C de 47 mm de diámetro, previamente lavados, quemados y pesados. El material filtrado fue lavado con solución de formiato de amonio isotónica con el agua de mar, se secaron a 70°C por 2 días. Una vez pesados fueron quemados a 450°C por 3 horas para determinar el material orgánico e inorgánico del seston. Junto a las muestras de agua se tomaron muestras de sedimento de cada lugar habitado por las especies en estudio, las que fueron transportadas al laboratorio para caracterizar sus componentes texturales. Mediante tamizado en húmedo con mallas de 63,5µm y 2 mm, se separaron las fracciones grava, arena y fango. Los carbonatos se calcularon por diferencia de peso luego de ser diluidos con HCl al 10%. El fango se dejó decantar en baldes con 9 L de agua agregando 30 mL de HCl al 10% para acelerar el proceso de decantación, durante 24 hrs. Una vez sedimentado el fango se elimina toda el agua posible y se lleva a secar junto con las demás fracciones. La materia orgánica se calculó por diferencia de peso después de la combustión de cada fracción del sedimento.

4.4. Determinaciones fisiológicas, anatómicas y observaciones endoscópicas

4.4.1. Tasa de aclaramiento (L/h)

La actividad de alimentación es usualmente medida en términos de tasa de aclaramiento, la cual es definida como el volumen de agua liberado de partículas por unidad de tiempo (Widdows, 1985). Este parámetro se midió en 12 individuos de cada especie, incluyendo un amplio rango de tamaño (20-60 mm aproximados de longitud). Se usó un sistema estático utilizando la metodología de Bayne *et al.*(1983), para lo cual se emplearon 12 acuarios experimentales más un acuario control sin animales, con volúmenes de agua de 600 y 2000 mL dependiendo del tamaño del individuo. La homogeneización del medio experimental fue realizado a través de difusores de aire (Figura 2). En cada acuario se colocó un individuo de cada especie, dejándolo en reposo por cuatro horas antes de iniciar las mediciones con el fin de permitir que abrieran sus valvas y adoptaran su conducta normal. A cada acuario se le agregó una dieta de la microalga *Isochrysis galbana* (5-6 μm) a una concentración de 20×10^6 cel./L. La concentración de cada muestra se midió utilizando un contador de partículas ELZONE 180 XY equipado con un tubo de recuento de 120 μm de abertura. El intervalo de tiempo transcurrido entre mediciones, se determinó en función de la actividad alimentaria de cada especie, manteniendo en cada acuario una concentración de alimento constante, mediante la reposición del alimento consumido. Por esta razón en *Mytilus chilensis* el muestreo se efectuó tomando una alícuota de 30 ml de agua cada media hora, para las demás especies el tiempo requerido fue de una hora. Cada experimento tuvo una duración de 4 a 5 horas.

La tasa de aclaramiento fue calculada mediante la fórmula $TA(L/h) = V(\log_e C_1 - \log_e C_2)/t$. Donde, TA: tasa de aclaramiento; V: volumen del acuario y C_1 y C_2 : concentración al comienzo y al final del intervalo de tiempo t.

4.4.2.Tasa de ingestión (mg/h)

Fue calculada como el producto entre la tasa de aclaramiento y la concentración (mg/L) de la dieta experimental, representada por el monocultivo de *Isochrysis galbana*. Bajo el umbral de concentración a la cual se producen pseudoheces (4,5 mg/L en *Mulinia edulis* y 2,7 mg/L en *Mytilus chilensis*) (Velasco & Navarro, 2002)), la tasa de filtración iguala a la ingestión. Para los objetivos del presente estudio, la capacidad de alimentación está representada por las tasas de aclaramiento y de ingestión estimada para cada especie.

4.4.3.Estimación de área branquial y peso de palpos labiales

Se escogieron 20 individuos de cada especie, abarcando un amplio rango de tamaño. Se hicieron disecciones para separar las láminas branquiales y palpos labiales del resto de los tejidos blandos. Las láminas branquiales se depositaron en portaobjetos, se fotografiaron por medio de una cámara Pixera, el área fue medida a través del programa computacional Scion Image, que permite dibujar el contorno de la branquia y calcular su área en mm² (Figura 3). Posteriormente las branquias, los palpos labiales y el resto de los tejidos blandos fueron separados en cápsulas de aluminio y pesadas en seco luego de 48 hrs a 70° C.

4.4.4.Endoscopía

Se realizaron observaciones directas con un equipo endoscópico OLYMPUS OTV-S4, el cual tiene un tubo óptico de diámetro de 2.7 mm y cuenta con una fuente de luz de xenon. Este sistema se encuentra conectado a una cámara, un monitor y un video grabador para registrar el movimiento y transporte de las partículas de alimento. La cámara esta ajustada a un micromanipulador que permite un movimiento tridireccional (Figura 4). Los individuos experimentales se ubicaron en un acuario de 10 L de agua de mar a 30‰ y a 14°C de temperatura, se fijaron a paneles plásticos mediante un trozo de “velcro” para mantenerlos en una posición adecuada, que permita la introducción del endoscopio en un ángulo de 45° aproximadamente. Se usaron cinco animales adultos de cada especie en los que se observó el

recorrido de las partículas por el canal ventral de la branquia pudiéndose medir la velocidad de transporte de tales partículas. Para las observaciones endoscópicas se ofreció dos tipos de dietas, microalgas de un cultivo puro de *Isochrysis galbana* (5-6µm) a una concentración conocida de 20×10^6 cél/ml y otro de microalgas mezcladas con partículas plásticas (2-10 µm), las que gracias a su capacidad de contraste facilitan el seguimiento y la medición del transporte de partículas a través de los sistemas de filtración. Para introducir el endoscopio en la cavidad paleal de *Mulinia edulis*, *Venus antiqua* y *Mytilus chilensis* las valvas fueron perforadas en un borde con un taladro de pedestal. Posterior a la perforación los animales fueron aclimatados por 3 a 4 días para su recuperación. En el caso de *Tagelus dombeii* no fue necesario perforar las valvas ya que estas no se cierran completamente, dejando el espacio suficiente para recorrer toda la cavidad paleal.

El endoscopio se introduce en el animal y se mantiene un tiempo de aclimatación en condiciones experimentales, se adiciona el alimento y se comprueba que el individuo muestre comportamiento normal de alimentación, esto es cuando los bivalvos tienen su manto o los sifones extendidos y se observan partículas al interior. La velocidad de transporte se calculó identificando y siguiendo el recorrido de una partícula de alimento a través del canal ventral de la branquia, contando los filamentos que la partícula debió cruzar en un determinado tiempo. Los filamentos fueron medidos en el microscopio con un ocular graduado, el ancho promedio de un filamento y de los espacios interfilamentales fue multiplicado por la cantidad de filamentos recorridos por la partícula y dividido por el tiempo empleado, obteniéndose la distancia que recorre la partícula en un segundo, el tiempo es registrado por el contador del video grabador, este método es similar al empleado por Ward *et al.* (1991).

4.4.5. Microscopía electrónica de barrido (MEB)

Para identificar el tipo de branquias de cada especie se hicieron disecciones, específicamente secciones provenientes del canal ventral, las muestras fueron lavadas con agua de mar,

colocadas en tubos eppendorf y fijadas con una solución de glutaraldehído al 2%, en buffer fosfato 0,1 M por 2 horas a 4°C, el fijador fue extraído mediante 3 lavados de 30 min. cada uno con buffer fosfato 0,1 M, luego las muestras se deshidratan en un gradiente de etanol a concentración de 70%, 90%, 95% y 2 lavados de 15 y 30 min. en etanol al 100% deshidratadas y posteriormente se llevaron al Instituto de Histología, para ser secadas al punto crítico del CO₂, luego se ionizan con una película de 150°A de oro y finalmente se hicieron observaciones en el microscopio electrónico de barrido (MEB LEO 420), donde se obtuvieron fotografías digitalizadas.

ESTANDARIZACIÓN

Para comparar las tasa fisiológicas, así como el área branquial y el peso de los palpos labiales de las diferentes especies, los resultados fueron convertidos a un animal estándar de 0.1 y 1.0 g de peso seco de tejido, utilizando la fórmula de Bayne *et al.* (1987). $Y = (\text{Peso}_E / \text{Peso}_{\text{real}})^b * Y_{\text{real}}$.

Donde: Y : valor estandarizado; Peso_E : peso estándar; $\text{Peso}_{\text{real}}$: peso real; b: exponente de la regresión entre la medida fisiológica o anatómica y el peso del ejemplar experimental; Y_{real} : valor obtenido en los experimentos.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se comparó estadísticamente las concentraciones de sedimento y de seston de cada lugar como también las tasas fisiológicas y las mediciones anatómicas de cada especie mediante una ANOVA de una vía, seguido por un test de Tukey. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con un nivel de significancia de 5% ($P \leq 0.05$). Se utilizó el programa STATISTICA para Windows v. 4.2.

5. RESULTADOS

5.1. Análisis de seston

El análisis estadístico para mayo-2001 indica que al comparar el material particulado en suspensión (seston total), existen diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los sectores de muestreos. Tanto la fracción orgánica como inorgánica presentan diferencias estadísticamente significativas al comparar el sector de *Mytilus* balsas con el sector de *Venus* y *Tagelus*; entre *Mytilus* del intermareal alto y *Venus* y *Tagelus* correspondientes al intermareal medio y por último existe diferencia significativa ($P < 0.05$) entre el sector de *Mytilus* intermareal y el de *Mulinia* (Tabla 1).

En tanto el análisis estadístico correspondiente al muestreo realizado en noviembre del 2001 revela que existen diferencias significativas ($P < 0.05$) entre la especie *Mytilus chilensis* correspondientes al sector de las balsas y el seston total registrado en el sector de *Venus* y *Tagelus*, también se registra una diferencia significativa entre *Mytilus* del intermareal con el sector del banco de *Mulinia edulis*. Al analizar las fracciones orgánica e inorgánica del seston se observa que la zona de las balsas de cultivo muestra una diferencia significativa ($P < 0.05$) con respecto a los otros sectores, ocurriendo un gran aumento del material orgánico en este sector, ya que se registraron porcentajes más altos de seston orgánico producto de la época del año donde la producción primaria aumenta. También se encuentra diferencias significativas ($P < 0.05$) al comparar el seston del sector de *Venus* y *Tagelus* con el sector de *Mulinia* (Tabla 1).

5.2. Análisis de sedimento

Al separar en fracciones el sedimento de cada lugar de muestreo, se observan diferencias significativas ($P < 0.05$) entre ellos. El sector del intermareal bajo de la bahía de Yaldad, habitado por *Mulinia edulis*, se caracteriza por registrar valores superiores a 50% de fango; el

resto del sedimento corresponde a arena fina sin presencia de grava (Figura 5). En el caso de *Mytilus chilensis* que habita el intermareal alto y *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii* que habitan el intermareal medio, el sedimento de estos sectores se caracteriza por registrar un alto porcentaje de arena llegando a valores cercanos al 70 % mientras que la grava alcanza el 20 % y el fango sólo a valores menores que 10 %. Al realizar el análisis estadístico de las fracciones de sedimento, se compara el lugar de muestreo en relación a la cantidad de materia orgánica e inorgánica de cada sector, los resultados indican que no existen diferencias significativas ($P>0.05$), en cuanto a materia inorgánica entre los tres sectores muestreados existe sin embargo, diferencia significativa ($P<0.05$) en los valores de materia orgánica, la que es mayor en el sector de *Mulinia edulis* con respecto a los otros dos sectores (Figura 5).

5.3. Análisis fisiológicos, anatómicos y de endoscopía

5.3.1. Tasa de aclaramiento

No se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$) al comparar la tasa de aclaramiento de *Mytilus chilensis* entre los muestreos de mayo y noviembre del 2001, como tampoco entre los individuos provenientes del cultivo suspendido (submareal) y del banco natural (intermareal) (Figura 6). Tampoco se observaron diferencias significativas ($P>0.05$) entre las especies de la infauna *Mulinia edulis*, *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii*. Sin embargo existen marcadas diferencias ($P<0.05$) entre la especie epifaunal y aquellas de la infauna. *Mytilus chilensis* (banco natural) mostró la mayor tasa de aclaramiento durante los experimentos de mayo, alcanzando valores de 0.76 ± 0.14 (L/h) para 0.1 g y 1.87 ± 0.34 (L/h) para 1 g de peso seco de carne. La menor tasa de aclaramiento se registra en *Tagelus dombeii*, llegando a valores de 0.14 ± 0.04 (L/h) y 0.67 ± 0.18 (L/h) para 0.1 y 1 g de peso seco, respectivamente. En los experimentos durante el mes de noviembre el valor más alto también lo registra *Mytilus chilensis* (de cultivo) alcanzando valores de 0.66 ± 0.11 (L/h) y 2.39 ± 0.4 (L/h) para 0.1 g y 1 g de peso seco, respectivamente, mientras que el valor más bajo fue nuevamente en *Tagelus*

dombeii 0.08 ± 0.03 (L/h) y 0.79 ± 0.3 (L/h) para 0.1 y 1 g de peso seco, respectivamente (Figura 6).

5.3.2. Tasa de ingestión

La tasa de ingestión (mg/L) siguió un patrón similar a la tasa de aclaramiento donde *Mytilus chilensis* es la especie que muestra los valores más altos, mientras que las especies *Mulinia edulis*, *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii* no presenta diferencias significativas entre si ($P > 0.05$). Este resultado era esperado considerando que esta variable fisiológica es producto de la tasa de aclaramiento y la concentración del alimento (Figura 7).

5.3.3. Área branquial

El área branquial de los ejemplares de *Mytilus chilensis* provenientes tanto de cultivo como de banco natural fue significativamente mayor ($P < 0.05$) que la medida de las tres especies de la infauna (Figura 8). *Mulinia edulis*, *Venus antiqua* no muestran diferencias significativas ($P > 0.05$) en sus áreas branquiales. Por su parte *Tagelus dombeii* es la especie que presenta los valores más bajos, aunque el análisis estadísticos no muestra diferencia significativa al compararlos con *Mulinia edulis* y *Venus antiqua* (Figura 8).

5.3.4 Peso seco palpos labiales

La obtención del área de los palpos no se logró ya que en algunas especies como *Tagelus dombeii* y *Venus antiqua* los palpos se mantienen enrollados haciendo difícil el montaje de estos en el portaobjetos para ser fotografiados por lo tanto se usó el peso seco de los tejidos, aunque este procedimiento no es completamente correcto, ya que podría implicar estructuras gruesas o delgadas más que áreas grandes o chicas.

Mulinia edulis se caracteriza por presentar los palpos labiales de mayor tamaño, lo que se reflejó en el peso seco de los mismos, este fue significativamente mayor al de las otras tres especies en estudios. En *Mytilus chilensis* por su parte no se presentan diferencias significativas ($P > 0.05$), entre el grupo de cultivo y el del banco natural, sin embargo si existen

diferencias con las otras tres especies. Entre *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii* no existen diferencias significativas en el peso seco de sus palpos. ($P>0.05$) (Figura 9).

5.3.5.Endoscopía

Los ejemplares de *Mytilus chilensis* provenientes tanto del submareal como del banco natural registraron velocidades de transporte de partículas significativamente mayores ($P<0.05$) que las demás especies, le siguen en velocidad de transporte *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*, por último *Venus antiqua* es la especie que registra el menor valor (Figura 10 y 11).

5.3.6.Microscopía electrónica de barrido (MEB)

Se identifico el tipo de branquia para cada especie, en el caso de *Mytilus chilensis* presenta una branquia del tipo lamelibranquia homorábdica, *Mulinia edulis* y *Venus antiqua* presentan una branquia del tipo eulamelibranquia homorábdica y por último *Tagelus dombeii* presenta una branquia del tipo eulamelibranquia heterorábdica (Figura 12).

6. DISCUSIÓN

Los organismos de la infauna y la epifauna, específicamente los bivalvos filtradores, juegan un rol ecológico significativo en los ambientes de las planicies mareales, ya que estos pueden estar controlando la disponibilidad y modificando la calidad de la oferta de alimento disponible para otros animales filtradores. Estos organismos se encuentran habitando un sistema con una baja calidad de alimento, donde existe una alta resuspensión de material particulado inorgánico, por lo que han tenido que adoptar estrategias de alimentación que les permitan optimizar el uso de los recursos alimentarios.

Las diferentes especies de bivalvos que habitan la Bahía de Yaldad presentan un crecimiento positivo durante la mayor parte del año, inclusive durante el invierno, a pesar que la productividad primaria en la columna de agua es muy reducida (Winter *et al.*, 1982; Jaramillo *et al.*, 1998; Navarro *et al.*, 1993). Esto podría tener relación con una posible capacidad de compensación fisiológica por parte de estas especies, en el sentido que les permitiría aprovechar la fracción orgánica del sedimento fino resuspendido desde el fondo como una fuente suplementaria de energía constituida, en parte, por detritus orgánico y microalgas bentónicas (Velasco & Navarro, 2002).

La concentración de seston total de la planicie mareal de la bahía de Yaldad en la estación de otoño, donde predomina el efecto de fuertes vientos, alcanzó valores altos (30–95 mg/L) similares a los registrados en la misma zona por Velasco, (2000). Mientras tanto el análisis del seston mayo-2001 mostró un elevado porcentaje de material inorgánico en todos los sectores, lo que tuvo relación con una alta resuspensión de material particulado de baja calidad (bajo contenido orgánico) a causa del efecto físico del oleaje. En tanto en noviembre-2001, en ausencia de vientos, los valores de seston total fueron bajos (5–9 mg/L), similares a los descritos por Navarro *et al.* (1993). Sin embargo el análisis del seston inorgánico y orgánico muestra que en el sector de balsas de cultivo se invierten los porcentajes de materia orgánica e

inorgánica, lo que se debe a que en esa época del año existe un aumento de la producción primaria y una mínima resuspensión de material inorgánico, lo que conlleva un aumento del material orgánico disponible.

El sector en que se encuentra ubicado el banco de *Mulinia edulis* se caracteriza por presentar un alto porcentaje de fango, llegando a valores superiores al 50%, lo que implica que esta especie debe poseer estructuras especializadas para lograr adaptarse a estas condiciones. Las demás especies se encuentran en sectores que se caracterizan por poseer un alto porcentaje de arena y grava.

Varios autores concluyen que la capacidad de alimentación esta íntimamente ligada al tamaño del sistema branquial (Jones *et al.*, 1992) y otros han descrito que las especies sifonadas de la infauna poseen palpos más grandes que las pertenecientes a la epifauna, haciéndolas más eficientes en la selección de partículas (Kjørboe & Møhlberg, 1981). Bacon *et. al.* (1998) al comparar *Placopecten magellanicus* una especie no sifonada perteneciente a la epifauna con *Mya arenaria* especie sifonada representante de la infauna concluyeron que *P. magellanicus* presenta tasas de aclaramiento superiores a *M. arenaria* a concentraciones de 1 y 7 mg/L, estos resultados pueden variar ya que las especies regulan su capacidad de alimentación dependiendo de la concentración de alimento usada en cada experimento y de muchos otros factores que incidirían en los resultados obtenidos (Ward *et al.*, 1993). Sin embargo en este caso coincide con los resultados obtenidos en este estudio, se demuestra que *Mytilus chilensis* especie no sifonada perteneciente a la epifauna, presenta mayor superficie branquial, registra los valores más altos de tasa de aclaramiento y en consecuencia mayor tasa de ingestión.

Por el contrario, las demás especies sifonadas (*Mulinia edulis*, *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii*) que pertenecen a la infauna se caracterizan por poseer branquias de menor tamaño lo que tendría relación con la menor capacidad de alimentación, medida en este caso, como tasa

de aclaramiento y de ingestión. Estos resultados nos dan a entender la estrecha relación que existe entre la conducta de alimentación, la morfología y tamaño de las branquias y las condiciones ambientales.

Las diferencias en el peso de los palpos labiales parece estar más relacionado con el hábitat de cada especie (tanto el nivel mareal como el grado de enterramiento) que con la selección de partículas, ya que no se ha encontrado una correlación positiva entre la eficiencia de selección y el tamaño de los palpos labiales a nivel interespecífico (Kiørboe & Møhlenberg, 1981). *Mulinia edulis* es la especie que presenta palpos labiales de mayor tamaño, estructuras que le serían útiles en su actividad de alimentación debido a que el lugar dónde habita es un sistema caracterizado por contener sedimento con un alto porcentaje de fango y por lo tanto con una alta resuspensión de material particulado fino. Bajo estas condiciones, los palpos de gran tamaño cumplen la función de procesar la gran cantidad de material particulado en suspensión, limpiando las branquias y eliminando el exceso de partículas en forma de pseudoheces. Además, los palpos labiales han sido descritos como órganos responsables de la función de selección de partículas a nivel pre-ingestivo, ingiriendo partículas más nutritivas y eliminando en forma de pseudoheces aquellas con mayor contenido inorgánico (Navarro & Iglesias 1993; Kiørboe & Møhlenberg, 1981; Velasco & Navarro, 2002). Las otras especies presentan palpos más pequeños, lo que estaría relacionado con el hecho que *Venus* y *Tagelus* se encuentran en un sector que se caracteriza por poseer grava y arena gruesa y no existe gran resuspensión de material orgánico. En el caso de *Mytilus chilensis* de balsas, estos se encuentran en un sistema suspendido permanentemente sumergido, donde no hay efecto de la resuspensión del sedimento del fondo, recibiendo alimento compuesto principalmente por microalgas, rico en materia orgánica que debería ser ingerido en su totalidad por el animal, ya que normalmente no sobrepasa el umbral de producción de pseudoheces (Navarro & Jaramillo, 1994). Varios autores han indicado que las especies que están mejor adaptadas a medios con

alta turbidez (infaunales y sifonadas) regulan la ingestión primariamente por la producción de pseudoheces y las que no lo están (epifaunales y no sifonadas) lo hacen por la reducción de la tasa de aclaramiento (Foster-Smith, 1975; Bricelj & Malouf, 1984; Bacon *et al.*, 1998; Velasco, 2000)

La técnica de video imagen utilizada en el presente estudio permitió complementar lo registrado en los experimentos fisiológicos y análisis morfológicos. Mediante observaciones en vivo se analizaron las estructuras de filtración y el recorrido del alimento en las branquias y canales de alimentación de las especies estudiadas, obteniéndose información más exacta de los procesos de alimentación. Según Jørgensen, (1990) el mucus no es usado normalmente en los procesos de alimentación y es secretado solamente para limpiar la materia particulada desde los filamentos cuando la capacidad de ingestión o digestión es excedida. Esto no coincide en su totalidad con las observaciones realizadas mediante la video endoscopia, ya que el mucus aparece jugando un rol importante en el transporte de partículas en el sistema de filtración. Esto ocurre tanto en la zona ventral que se caracteriza por presentar cordones mucosos bien definidos que envuelven las partículas y las transportan a través de estos canales hasta la boca, como en el tracto dorsal, donde en algunas especies se ha identificado una corriente (mucus más diluido) que transporta el alimento hacia la boca (Ward *et al.*, 1993). En este estudio se observó transporte en el canal ventral de las branquias, identificándose cordones conteniendo partículas de alimento embebidas en mucus. Sin embargo no se observó corrientes o flujos en la zona dorsal de las branquias, sugiriendo la ausencia de transporte partículas en esta zona, a lo menos bajo la concentración de alimento utilizada. Ward *et al.* (1993) observaron un pequeño transporte en el canal dorsal en la especie *Mytilus edulis* y en otros bivalvos como *Placopecten magellanicus* y *Crassostrea virginica*. Anteriormente Beninger *et al.* (1992) describieron la presencia de cordones mucosos compactos en el tracto dorsal de tejidos aislados del ostión *Placopecten magellanicus*,

mostrando que esos cordones eran artefactos de técnica causados por la destrucción de los ctenidios durante la disección. Este problema se elimina usando la video endoscopia, técnica que con reducida perturbación permite la visualización de las estructuras de alimentación en animales vivos, y en el caso de los bivalvos filtradores, permite observar el transporte de partículas en el canal ventral y el flujo o corriente en la zona dorsal de la branquia. Según Ward *et al.* (1993) la interpretación de los resultados obtenidos por el método endoscópico debe ser considerado cuidadosamente ya que pueden haber efectos causados por la manipulación de los animales. El análisis del transporte de partículas a través del canal ventral de las branquias reveló que las especies infaunales registran velocidades más bajas que *Mytilus chilensis*. A pesar que *Venus antiqua* registra igual tasa de aclaramiento y morfología similar a las otras especies de la infauna, es la que registró las menores velocidades de transporte. Esto se podría atribuir a que las branquias se encuentran plegadas (sin ser heterorábdicas) por lo que habría mayor retención de partículas. Los mayores valores de transporte en los individuos de la epifauna, representados en este caso por *Mytilus chilensis*, coincide con lo descrito por Ward *et al.* (1991), en experiencias con especies de bivalvos provenientes de la infauna como *Mya arenaria* y especies de la epifauna, como *Mytilus edulis*.

Los resultados obtenidos indican que la mayor actividad de filtración ocurre en *Mytilus chilensis*, tanto en ejemplares proveniente de las balsas de cultivo como del intermareal, lo que se explica por el mayor desarrollo de sus sistemas branquiales en comparación con las demás especies estudiadas. La branquia de *Mytilus chilensis* posee una gran superficie aunque sus palpos labiales proporcionalmente son de pequeño tamaño. Por otro lado las almejas *Venus antiqua* y *Mulinia edulis* no presentan diferencias estadísticamente significativas entre sus tasas de alimentación ni en el área de sus branquias, presentando sistemas branquiales muy similares entre sí, tanto en morfología como en área. Sin embargo se detectaron

diferencias en el peso de sus palpos bucales, siendo significativamente ($P < 0.05$) mayores los de *Mulinia edulis*. *Tagelus dombeii* presenta branquias de menor tamaño que las especies antes mencionadas, lo que explicaría los bajos valores de tasa de aclaramiento.

Lo anterior coincide con otros estudios, en el sentido que el mayor tamaño de las branquias de una especie epibentónica (e.g. *Mytilus chilensis* de balsas y de intermareal) está asociado a una mayor capacidad de filtración necesaria de llevar a cabo en el ambiente ocupado por esta especie, donde existe una menor carga de seston (a causa de una menor resuspensión de sedimento). Esto último también estaría relacionado con la presencia de palpos labiales de menor tamaño en esta especie epibentónica, ya que no se ve enfrentada a grandes cargas de seston que deba procesar (selección de partículas, formación de pseudoheces) antes de la ingestión.

Por otra parte, el mayor tamaño de los palpos labiales de la especie infaunal *Mulinia edulis* estaría relacionado con el ambiente que habita, como son las planicies mareales, donde ocurren frecuentes eventos de resuspensión del sedimento fino del fondo generando grandes concentraciones de material particulado en suspensión. Bajo estas condiciones los palpos labiales son los órganos responsables de los procesos de selección de alimento a nivel pre-ingestivo y de eliminación del exceso de material particulado en forma de pseudoheces.

Lo anterior permite aceptar las hipótesis planteadas, donde la capacidad de alimentación en las especies de bivalvos filtradores está determinada por el tamaño de las branquias y por la velocidad de transporte de las partículas, explicando en parte la presencia de cada una de las especie en un determinado nivel y sustrato.

7. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos indican que la mayor actividad de alimentación ocurre en la especie epibentónica, *Mytilus chilensis*, tanto en ejemplares provenientes de las balsas como de banco natural. Mientras que las especies restantes presentan tasas de alimentación más reducidas y no se observan diferencias significativas entre ellas; sin embargo se observan diferencias significativas con las demás especies pertenecientes a la infauna.

El área branquial de las especies de la infauna es menor que el área branquial de los animales de la epifauna.

Se observa diferencia en la velocidad de transporte de partículas entre las especies, siendo *Mytilus chilensis* la que registra los mayores valores, mientras que las demás especies presentan velocidades menores, sobre todo *Venus antiqua*.

Finalmente se aprueban las hipótesis planteadas, donde la capacidad de alimentación es mayor en la especie epibentónicas que en las infaunales, a causa de su mayor área branquial y de la relación con el ambiente donde está expuesto (nivel o sustrato de la planicie mareal) a una dieta que lo obliga a ser suspensivoro.

8. LITERATURA CITADA

- BACON, G. S., B. A. MacDonald & J. E. Ward. 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles I. Feeding activity and selection. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219: 105-125.
- BAYNE, B. L. & Newell, R. C. 1983. Physiological energetics of marine mollusc. In: K.M. Wilbur and A.S. Saleuddin (eds), The Mollusca. Vol, 4, Academic Press, New York 9: 407-515.
- BENINGER, P., J. E. Ward, B. MacDonald & R. Thompson. 1992. Gill function and particle transport in *Placopecten magellanicus* (Mollusca : Bivalvia) as revealed using video endoscopy. Mar. Biol. 114: 281-288.
- BRICELJ, V. M. & R. E. Malouf. 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Mercenaria mercenaria* Mar. Biol. 84: 155-165.
- CLASING, E., T. Brey, R. Stead, J. Navarro, G. Asencio. 1994. Population dynamics of *Venus antiqua* (Bivalvia Veneracea) in the Bahía de Yaldad, Isla de Chiloé, Southern Chile. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 177:171-186.
- CLASING, E., J. M. Navarro, M. A. Lardies & R. A Stead. 1998. Alimentación suspensivora-detritivora en bivalvo de la infauna, una estrategia dual para el aprovechamiento de la oferta alimentaria. Informe final proyecto Fondecyt 19511202, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

- FOSTER-SMITH, R. L. 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) *Venerupis pullastra* (Montagu). J. Exp. Mar. Ecol. 17: 1-22.
- HUGHES, R. N. 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 49: 805-823.
- JARAMILLO, E., Clasing, E., Avellanal, M., Quijón, P., Contreras, H., Rubilar, P y Jeréz, G. 1998. Estudio biológico pesquero de los recursos almeja, navajuela y huepo en la VIII Y X Regiones. Informe final proyecto FIP N° 96-46.
- JONES, H. D., O .G. Richards & T . A .Southern. 1992. Gill dimensions, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L. J Exp. Mar. Ecol. 155: 213-237.
- JØRGENSEN, C. B. 1990. Bivalve filter feeding: hidrodinamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen & Olsen. Fredensborg, Denmark, 139p.
- KIØRBOE, T., F. Møhlenberg & O. Nohr. 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 61: 283-288.
- MEYHÖFER, E. 1985. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves. Mar. Biol. 85: 137-142.
- NAVARRO J. M., E. Clasing, G. Urrutia, G. Asencio, R. Stead and C. Herrera. 1993. Biochemical composition of the suspended particulate matter in a tidal flat of Southern Chile. An evaluation of its nutritive value. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 37: 59-73.
- NAVARRO, J. M. & E. Jaramillo. 1994. Evaluación de la oferta alimentaria natural disponible a organismos filtradores de la bahía de Yaldad, Sur de Chile. Rev. Biol.. Mar. Valparaíso, 29: 57-75.

- NAVARRO, E. & J. P. Iglesia. 1993. Infaunal filter-feeding bivalves and the physiological response to short-term fluctuations in food availability and composition. Departamento de Biología Animal y Genética, Universidad del País Vasco, Bilbao, España, 33: 25-56.
- RIISGARD, H. U. 2001. Physiological Regulation *Versus* Autonomus Filtration in Filter-Feeding Bivalves: Starting Points for Progress. *Ophelia* ; 54:193-209.
- ROJAS, C. F. 1984. Dinámica anual del seston en el estuario del río Queule, IX Región. *Rev. Biol. Mar.*, Valparaíso, 20: 139-157.
- VELASCO, A. 2000. Efecto de la concentración y calidad del seston sobre la fisiología energética de un bivalvo infaunal (*Mulinia edulis*, King & Broderip, 1832) y uno epibentónico (*Mytilus chilensis*, Hupe, 1854). Tesis doctoral.
- VELASCO, L. A. & Navarro, J. M. 2002. Feeding physiology of infaunal (*Mulinia edulis*) and epifaunal (*Mytilus chilensis*) bivalves under a wide range of concentrations and qualities of seston. *Marine Ecology Progress series*, 240:143-155
- WARD, J. E., P. G. Beninger, B. A. MacDonald, and R. J. Thompson. 1991. Direct observations of feeding structures and mechanisms in bivalve molluscs using endoscopic examination and video image analysis. *Mar. Biol.* 111: 287-291.
- WARD, J. E., B. A. MacDonald, R. J. Thompson & P. G. Beninger. 1993. Mechanisms of suspension feeding in bivalves: Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnology Oceanogr.* 38: 265-272.
- WIDDOWS, J. 1985. Physiological measurements. *In*: B. L. Bayne, D. A. Brown, K. Burns, D.R. Dixon, A. Ivañović, D. R. Livingstone, D. M. Lowe, A. R. D. Stebbing & J. Widdows (eds). *The effects of stress and pollution on marine animals*. Praeger Scientific publications, New York, 3-40p.

- WIDDOWS, J. 2001 Bivalve clearance rates: inaccurate measurements or inaccurate reviews and misrepresentation?. *Marine Ecology*, 221:303-305.
- WINTER, J. E., J. Navarro, C. Roman and O. Chaparro. 1982 . Programa de explotación de Mitílidos, investigación científica básica 2ª parte. Gerencia de Desarrollo CORFO. AP81-39, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- WINTER, J., J. E. Toro, J. M. Navarro, G. S. Valenzuela and O. Chaparro. 1984. Recent development status, and prospect of molluscan aquaculture on the Pacific Coast of South America. *Aquaculture*, 39: 95-134.

ANEXOS FIGURAS

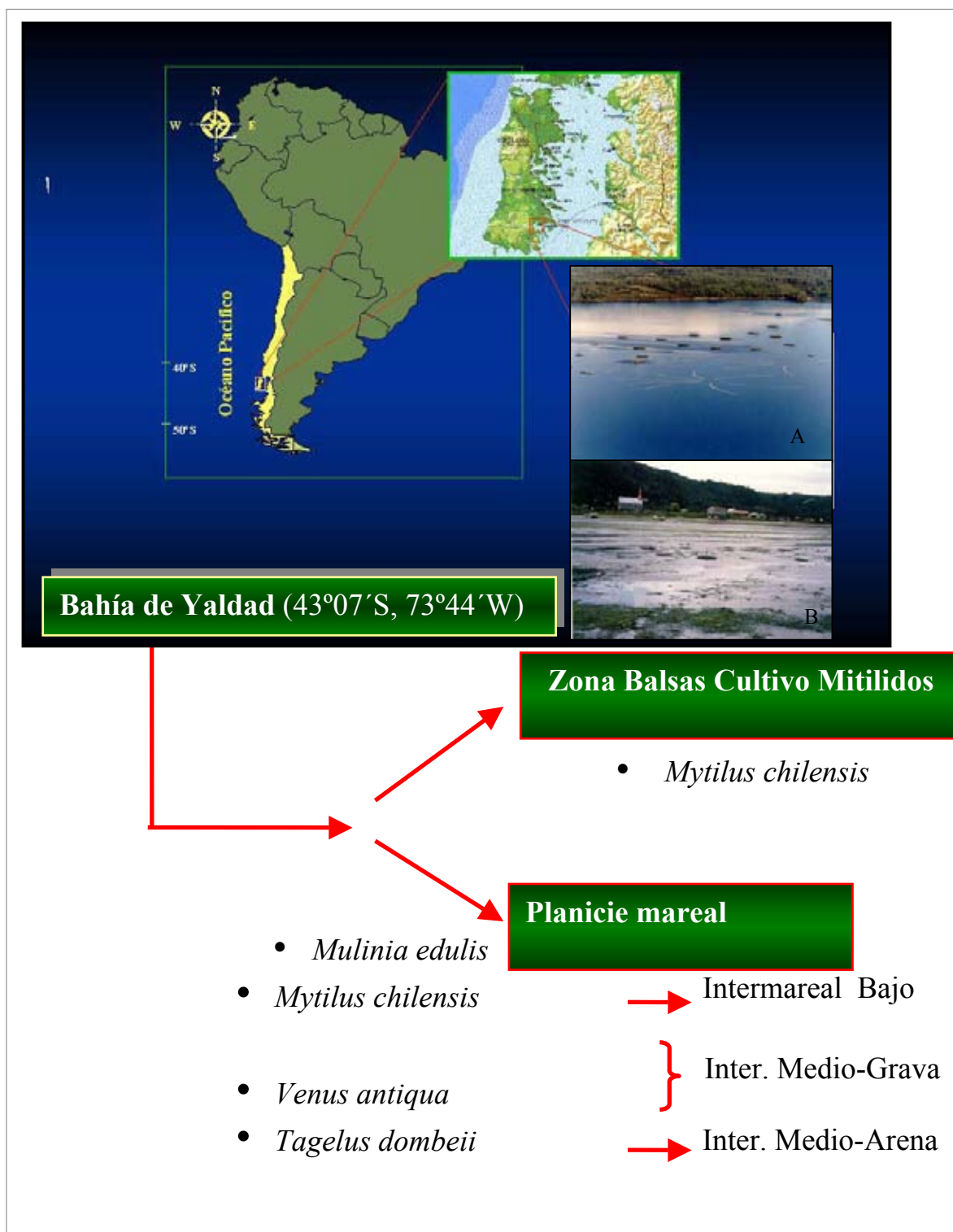


Figura 1: Área de estudio, bahía de Yaldad, Sur de Chile. A. Zona de las balsas de cultivo de *Mytilus chilensis*. B. Planicie mareal.



Figura 2: Sistema experimental para las mediciones de tasa de aclaramiento.



Figura 3: Especies estudiadas y sus correspondientes láminas branquiales. A. *Mytilus chilensis* de balsas; B. *Mytilus chilensis* de intermareal; C. *Venus antiqua*; D. *Mulinia edulis* y E. *Tagelus dombeii*.

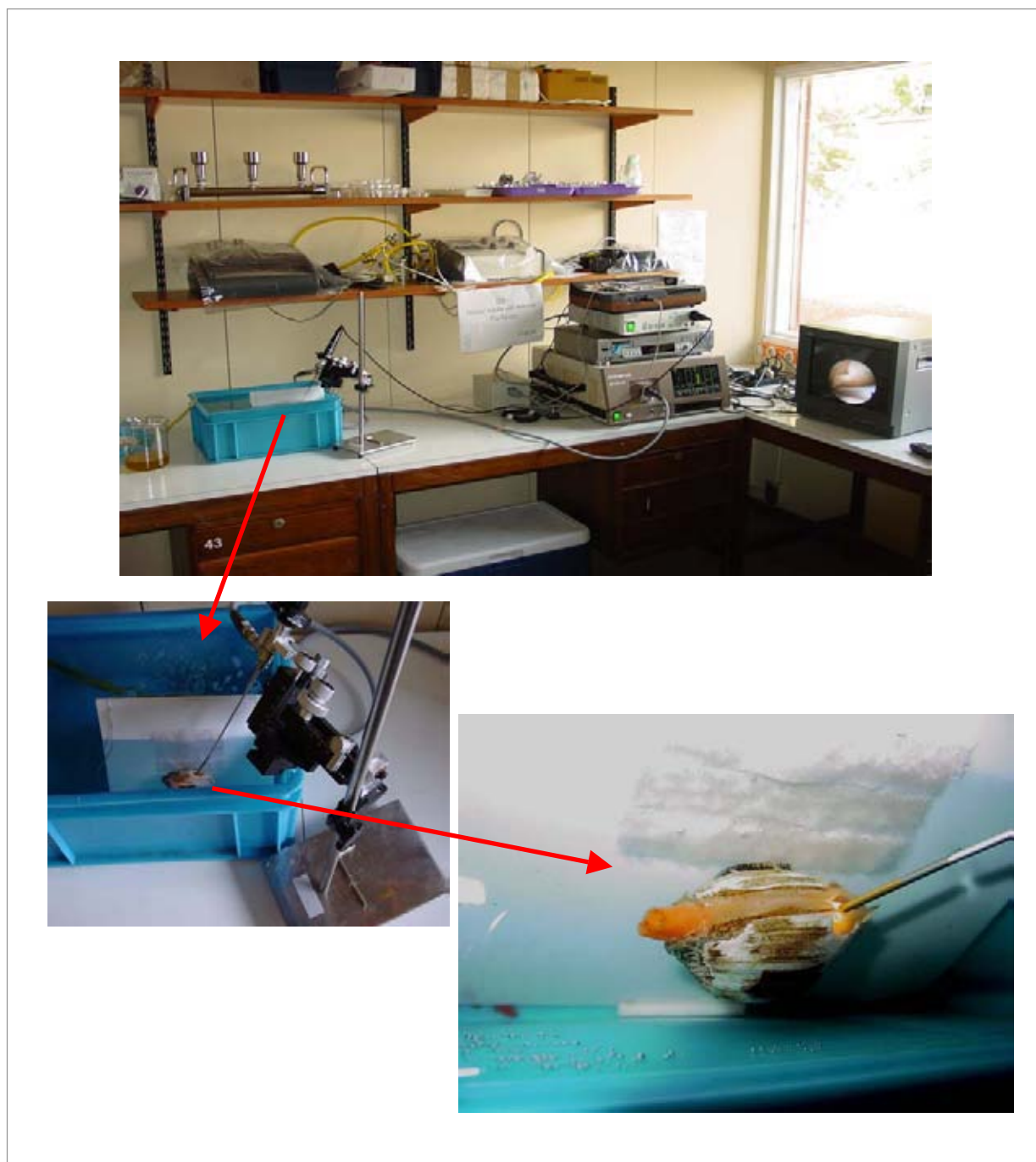


Figura 4: Sistema endoscópico para las observaciones de transporte de partículas a nivel branquial.

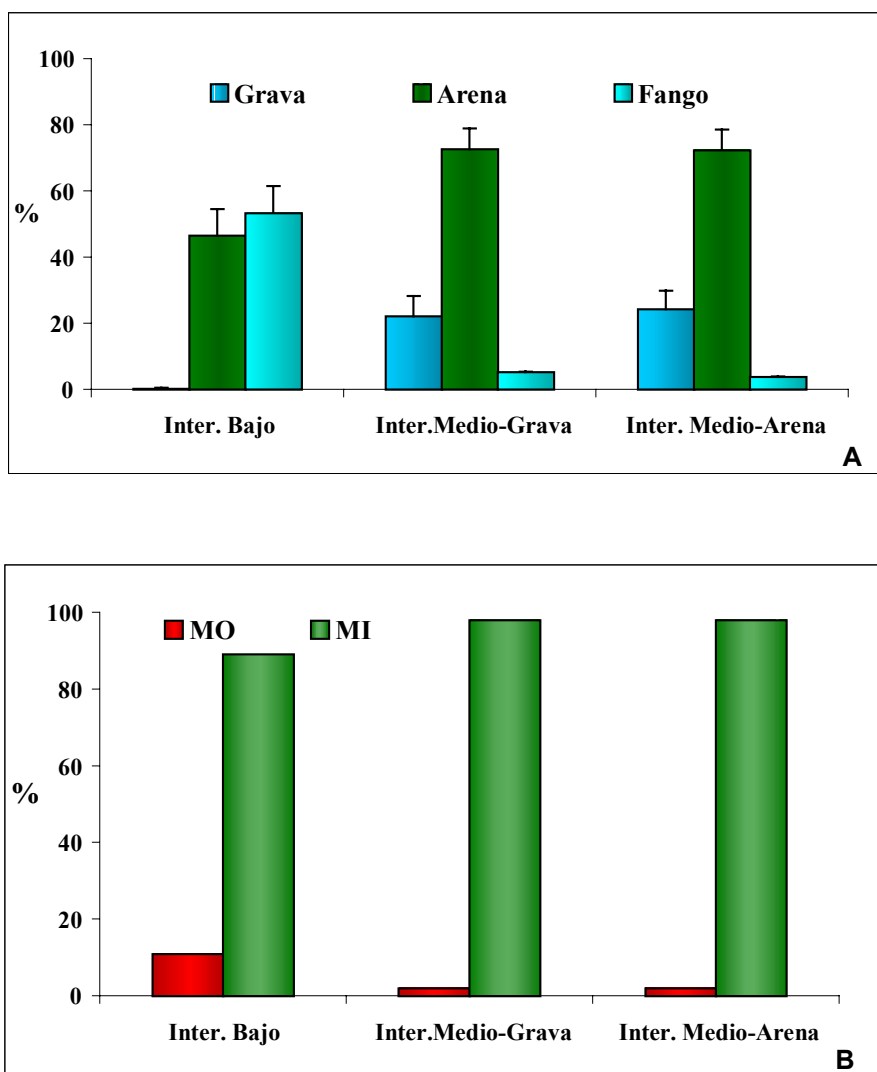


Figura 5: Análisis de sedimento de cada sector de muestreo, Intermareal bajo corresponde al sector de *Mulinia edulis*, Intermareal medio grava corresponde al sector de *Venus antiqua* y *Tagelus dombeii* e Intermareal medio arena al sector de *Mytilus chilensis*. A, análisis de las fracciones sedimentarias; B, análisis del contenido de materia inorgánica y orgánica del sedimento.

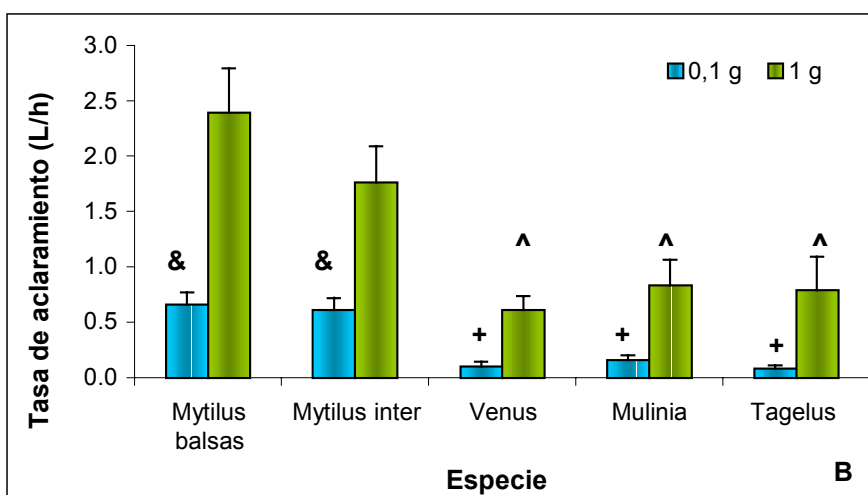
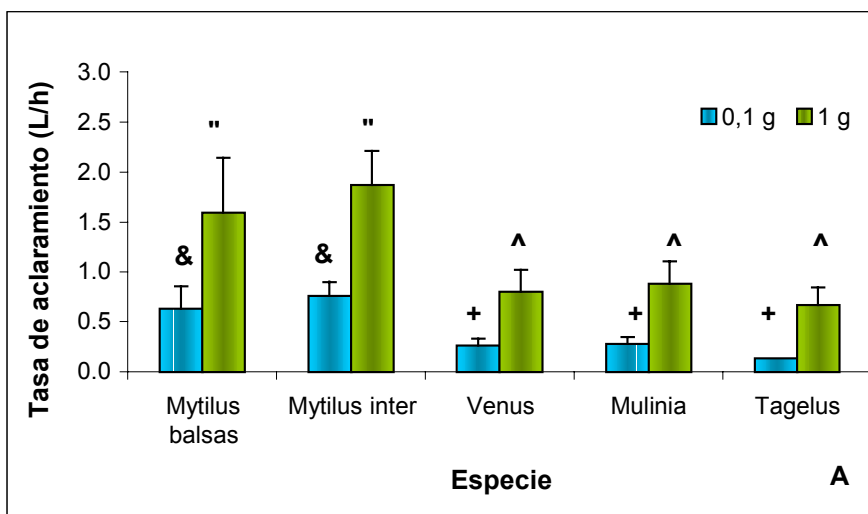


Figura 6: Tasa de aclaramiento de dos tamaños estándar (0,1 g y 1 g) para las especies *Mytilus chilensis* balsas, *Mytilus chilensis* intermareal, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*. A, Mayo 2001, B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e. Signos iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos

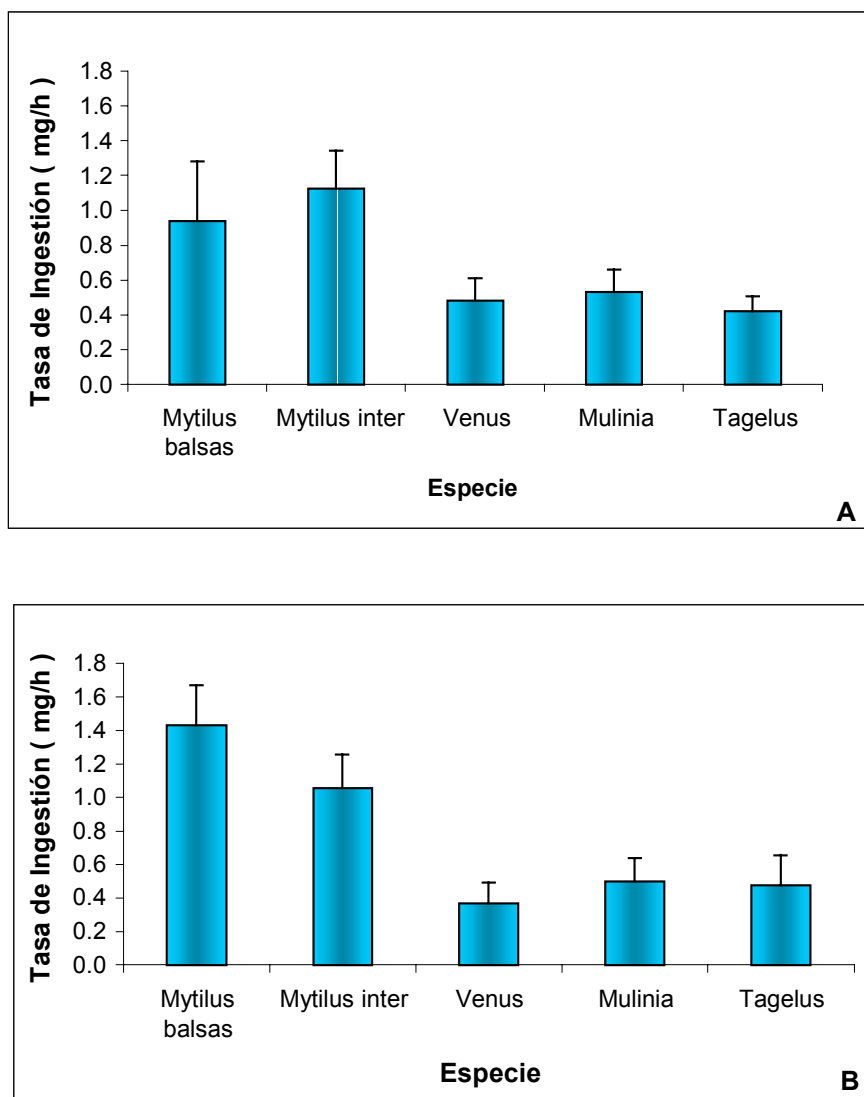


Figura 7: Tasa de ingestión para un tamaño estándar de 1 g peso seco *Mytilus chilensis* balsas, *Mytilus chilensis* intermareal, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*. A, Mayo 2001; B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e.

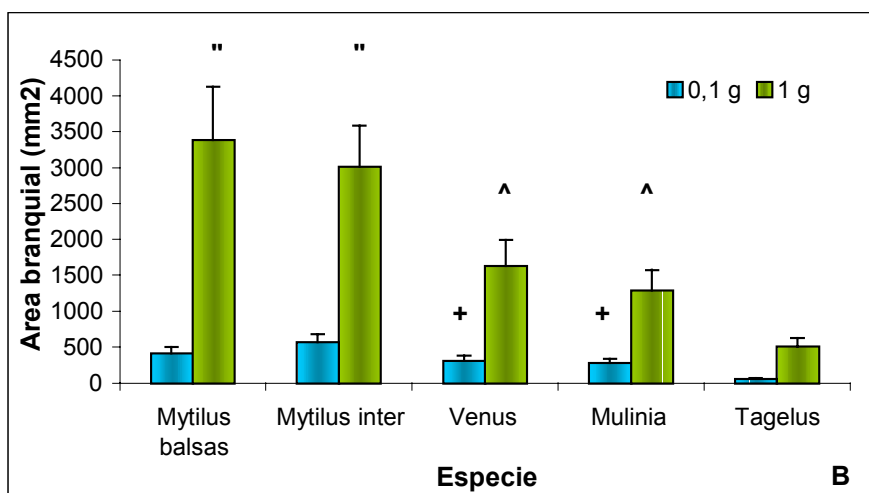
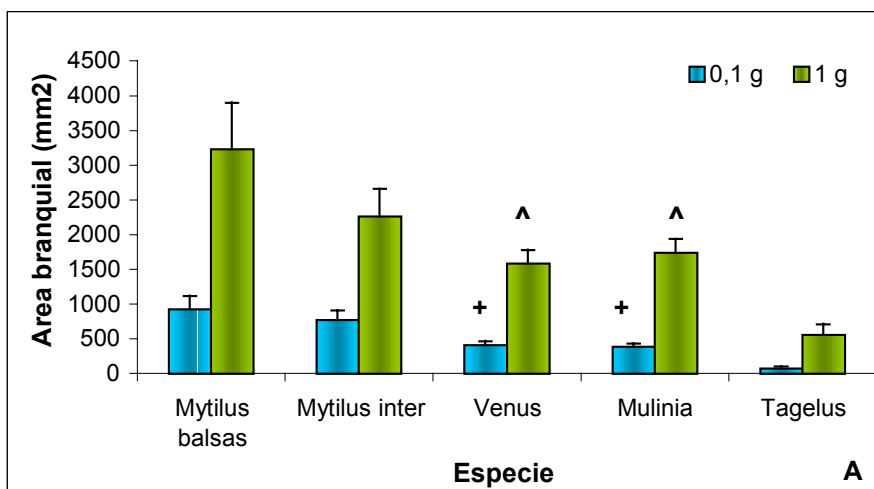


Figura 8: Área branquial de dos tamaños estándar (0,1 g y 1 g) para las especies *Mytilus chilensis* balsas, *Mytilus chilensis* intermareal, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*. A, Mayo 2001, B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e. Signos iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos.

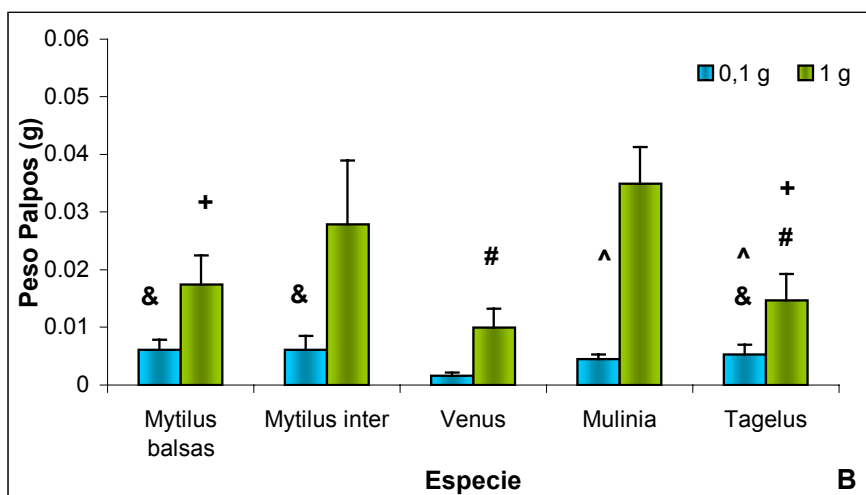
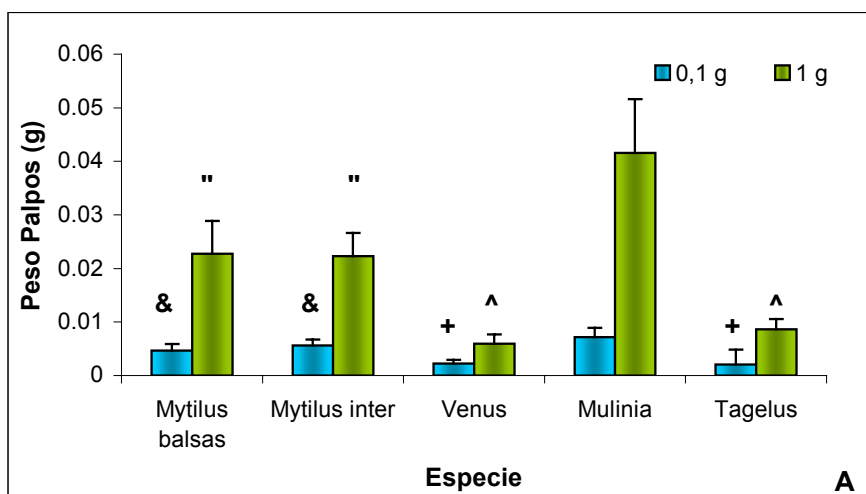


Figura 9: Peso palpos (g) de dos tamaños estándar (0,1 g y 1 g) para las especies *Mytilus chilensis balsas*, *Mytilus chilensis intermareal*, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*. A, Mayo 2001, B, Noviembre 2001. Valores corresponden a promedios \pm d.e. Signos iguales indican que no existen diferencias significativas entre grupos.

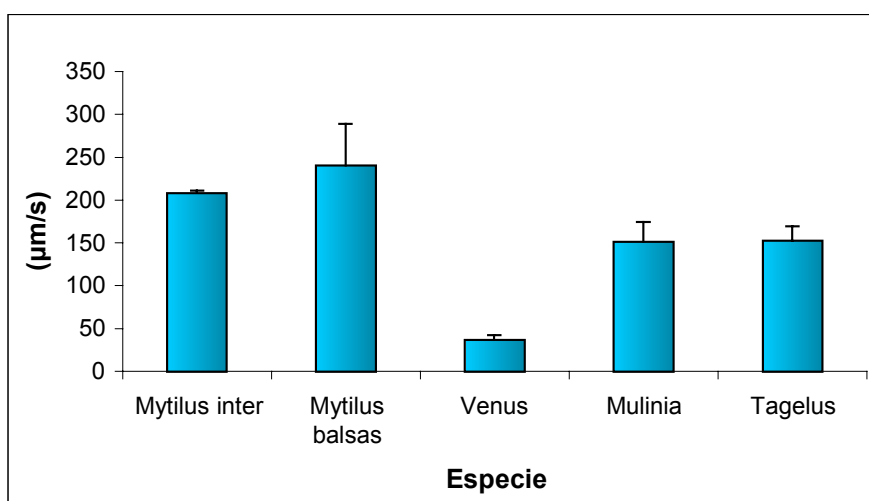


Figura 10: Velocidad de transporte en el canal ventral de las especies *Mytilus chilensis* del intermareal, *Mytilus chilensis* de balsas, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Tagelus dombeii*.



Figura 11: Observaciones endoscópicas: **A.** *Mytilus chilensis* de balsas; **B.** *Mytilus chilensis* de intermareal; **C.** *Venus antiqua*; **D.** *Mulinia edulis* y **E.** *Tagelus dombeii*

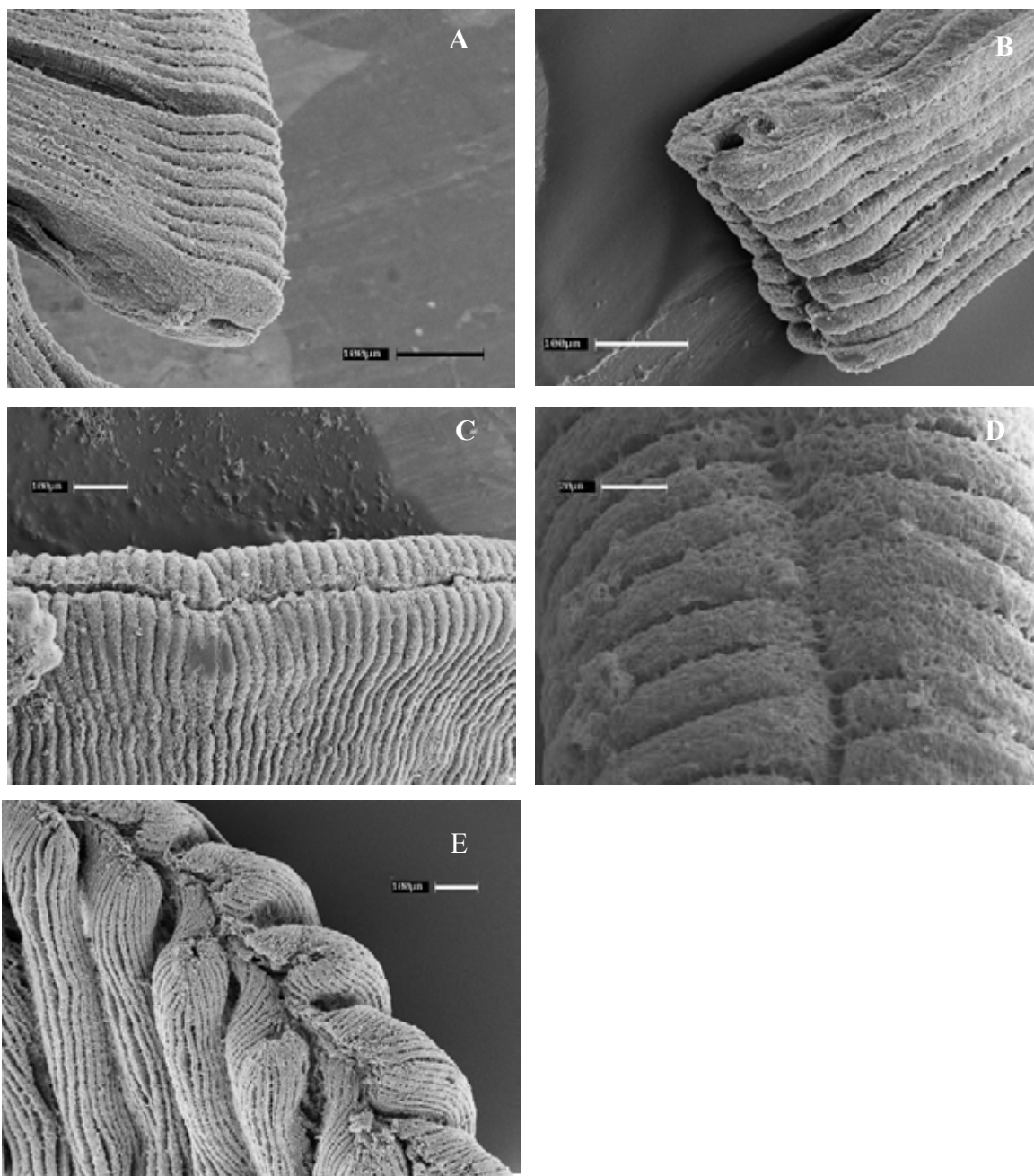


Figura 12: Microscopia electrónica de barrido. Secciones del canal ventral de las especies en estudio. A. *Mytilus Chilensis* de balsas; B. *Mytilus chilensis* de intermareal; C. *Venus antiqua*; D. *Mulinia edulis* y E.. *Tagelus dombeii*.

ANEXOS

TABLA

Tabla 1.- Análisis de seston en los sectores de muestreo correspondiente a los meses de mayo y noviembre. Valores representan promedios \pm d.e.

MAYO - 2001

		Seston orgánico		Seston inorgánico	
	S. Total (mg/L)	(mg/L)	%	(mg/L)	%
Myt. Balsas	1,78 \pm 1.02	0,50 \pm 0.21	29,62	1,28 \pm 0.81	70,38
Myt. Intermareal	30,64 \pm 3.58	9,38 \pm 0.50	30,84	21,26 \pm 3.19	69,16
Venus y Tagelus	95,69 \pm 20.85	22,14 \pm 4.70	23,17	73,55 \pm 16.17	76,83
Mulinia	67,79 \pm 6.67	17,34 \pm 1.17	25,66	50,45 \pm 5.56	74,34

NOVIEMBRE - 2001

		Seston orgánico		Seston inorgánico	
	S. Total (mg/L)	(mg/L)	%	(mg/L)	%
Myt. Balsas	2,76 \pm 0.32	1,89 \pm 0.24	68,7	0,86 \pm 0.19	31,3
Myt. Intermareal	5,13 \pm 0.69	1,78 \pm 0.15	34,88	3,35 \pm 0.56	65,12
Venus y Tagelus	8,75 \pm 2.21	3,62 \pm 0.60	42,05	5,13 \pm 1.67	57,95
Mulinia	8,88 \pm 3.29	2,59 \pm 0.63	31,11	6,29 \pm 2.67	68,89