

UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA

Profesora Patrocinante:
Dra. Elena Clasing.
Instituto de Biología Marina
Facultad de Ciencias

Profesor Informante:
Dr. Orlando Garrido.
Instituto de Embriología
Facultad de Ciencias

Profesor Informante:
M.Cs. Juan Zamorano.
Instituto de Ecología y Evolución
Facultad de Ciencias

Reclutamiento de *Mulinia edulis* (King & Boderip 1832) (Bivalvia: Mactridae)
en el intermareal de Bahía Yaldad, Quellón, Chiloé

Tesis de Grado presentada como parte
de los requisitos para optar al Grado de
Licenciado en Biología Marina.

CHRISTIAN K. REIMERS FEHRMANN

Valdivia – Chile

2003

*Dedicada a mi madre que tanto se esforzó
por mí, a mi abuela que siempre me apoyó en
todo lo que hice, a mi abuelo que siempre me
aconsejó en los momentos buenos y malos y a
Claudia que me ha dado todo su amor*

INDICE

1. RESUMEN	
2. SUMMARY	
3. INTRODUCCIÓN	1
4. MATERIAL Y METODO	4
4.1 Área de estudio	4
4.2 Temperatura y salinidad	4
4.3 Análisis del ciclo gonadal	5
4.4 Asentados / reclutas	10
4.4.1 Especímenes menores de 1,5 mm	10
4.4.2 Especímenes entre 1,5 – 20 mm	10
4.4.3 Preparación de las muestras para Microscopio Electrónico de Barrido e identificación de <i>Mulinia edulis</i>	10
4.5 Análisis Estadístico	11
5. RESULTADOS	12
5.1 Temperatura y Salinidad	12
5.2 Ciclo Gonadal	12
5.2.1 Frotis de macerado de gónada	12
5.2.2 Índice Gonadosomático	12
5.3 Asentados / Reclutas	13
5.3.1 Especímenes menores de 1,5 mm	13
5.4 Abundancia Asentados / reclutas	14
5.4.1 Especímenes menores de 1,5 mm	14
5.4.2 Especímenes entre 1,5 – 20 mm	14
5.5 Crecimiento reclutas menores de 1,5 mm	15
5.6 Microscopía electrónica e identificación de <i>Mulinia edulis</i>	15
5.7 Análisis estadístico de las abundancias	23
5.7.1 Reclutas menores de 1,5 mm	23
5.7.2 Reclutas 1,5 – 20 mm	24
6. DISCUSIÓN	29
7. CONCLUSIONES	33

8. BIBLIOGRAFÍA	34
9. ANEXOS	39
10.AGRADECIMIENTOS	42

INDICE DE FIGURAS

- Fig.1. Localización del lugar de estudio, con indicación del lugar de muestreo.
- Fig.2. Estructuras de tallas de la población de *Mulinia edulis* (> 20 mm) en los tres niveles intermareales trabajados : sector A = bajo; sector B = medio –bajo y sector C = medio - medio.
- Fig.3. Vista general del área de trabajo. Se observa la superficie de la planicie cubierta por el alga *Gracillaria chilensis*.
- Fig.4. Esquema de la distribución espacial de los tres niveles intermareales donde mensualmente (noviembre 2001 – abril 2002) en cada uno de ellos se tomó 4 muestras (réplicas) de sedimento para describir el reclutamiento de *Mulinia edulis*.
- Fig.5. Variación de la temperatura y la salinidad medidas durante marea alta en la planicie intermareal de Yaldad.
- Fig.6. Variabilidad mensual (%) de los diferentes estados del ciclo gametogénico de *Mulinia edulis*. A) Machos; B) Hembras C) Ambos sexos.
- Fig.7. Variación del índice gonadosomático de hembras y machos de *Mulinia edulis* durante los meses de estudio.
- Fig.8. Frecuencia de tallas de reclutas de *Mulinia edulis* menores que $1300\ \mu\text{m}$, presentes en Bahía Yaldad desde diciembre 2001 - abril 2002.
- Fig.9. Variabilidad temporal y espacial de la frecuencia de reclutas recién asentados ($276,39\ \mu\text{m}$, $s \pm 55,93\mu\text{m}$) de enero y febrero, en relación a los tres niveles mareales trabajados.
- Fig.10. Variabilidad temporal de la abundancia de reclutas hasta $1300\ \mu\text{m}$, en relación a los tres niveles del intermareal trabajados (sector A, B y C).
- Fig.11. Variabilidad temporal de la abundancia de reclutas entre $1,5 - 20$ mm, en relación a los tres niveles del intermareal trabajados (Sector A, B y C).
- Fig. 12. Crecimiento medido y ajuste teórico a través de la curva de Gompertz, para los primeros estadios bentónicos de *Mulinia edulis*. El tamaño de asentamiento es $276,39\ \mu\text{m}$ ($s \pm 55,93\mu\text{m}$).
- Fig.13. Vista general de recién asentado de *Mulinia edulis* de longitud valvar de $200\mu\text{m}$.
—► : Línea prodisoconcha II.

- Fig.14. Vista general de un recluta de *Mulinia edulis* de longitud valvar de 500 μm
 : Línea prodisoconcha II.
- Fig.15. Valva izquierda. Detalle del ligamento con diente lateral posterior de *Mulinia edulis*.
- Fig. 16. Valva derecha. Detalle del condróforo de *Mulinia edulis*.

INDICE DE TABLAS

- Tabla 1. Tasa de crecimiento de reclutas de *Mulinia edulis* estimadas durante los tres primeros meses de vida bentónica.
- Tabla 2. Resultados de la anova a dos vías entre abundancia de reclutas con respecto a los meses de muestreo y los sectores intermareales muestreados.
- Tabla 3. Resumen del análisis de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas de *Mulinia edulis* en los distintos sectores muestreados.
- Tabla 4. Resultados de la anova a dos vías entre abundancia de reclutas con respecto a los meses de muestreo y los sectores intermareales muestreados.
- Tabla 5. Resumen del análisis a posteriori de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas ($< 1500 \mu\text{m}$) de *Mulinia edulis* para los distintos meses trabajados.
- Tabla 6. Resumen del análisis a posteriori de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas (1,5 – 20 mm) de *Mulinia edulis* para los distintos sectores trabajados.
- Tabla 7. Resumen del análisis a posteriori de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas (1,5 – 20 mm) de *Mulinia edulis* para los distintos meses trabajados.

1. RESUMEN

Desde agosto 2001 a julio 2002 mensualmente se muestreó de sedimentos de un banco de *Mulinia edulis* ubicado en Bahía Yaldad, con el fin de estudiar: a) ciclo reproductivo de la especie, b) periodo de asentamiento, c) talla y densidad de los recién asentados y buscar, d) patrones en la distribución de la población de recién asentados en el intermareal.

Se distinguieron tres niveles mareales: bajo, medio – bajo y medio – medio; en cada uno de estos niveles se tomaron 4 muestras de sedimento de 88,24 cm². En el laboratorio las muestras fueron tamizadas por mallas de 1000, 302, 201 y 125 µm. Los especímenes encontrados fueron fijados con glicerofosfato a pH 9. La distribución, identificación y conteo de los bivalvos fue hecha bajo una lupa estereoscópica (con un magnificación entre x10 – 120), las fotografías de los recién asentados fue llevada a cabo con un Microscopio Electrónico de Barrido.

La población de *M. edulis* estuvo principalmente madura desde noviembre 2001 hasta febrero 2002. Los recién asentados fueron detectados en las muestras de enero y febrero del 2002, con tallas que variaron entre 200 – 360 µm, con una talla promedio de 276.39 µm. La distribución espacial de los estados bentónicos más pequeños de *M. edulis* sugiere que el asentamiento inicial ocurre principalmente en la parte media (MTL) del intermareal.

El crecimiento de los recién asentados durante los tres primeros meses en el sedimento se ajustó a una función de Gompertz:

$$Y = (2,643 \times 10^{14}) * (1,034610^{-12})^{0,988866^x}$$

Las fotografías de asentados y reclutas de *M. edulis* obtenidas con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), permitieron una identificación inequívoca de la especie.

2. SUMMARY

The *Mulinia edulis* population from the intertidal zone at Yaldad bay was studied at monthly intervals from August 2001 to July 2002, in order to assess the species: a) reproductive cycle, b) settlement period, c) size and density of the initial settlers, in addition to the d) elucidation of their sediment – associated patterns of distribution within the intertidal zone.

We distinguished three intertidal levels: low, medium–low and medium–medium, from where four replicate 88.24 cm² sediment samples were respectively taken. Samples were processed in the laboratory using a series of sieves of 1000, 302, 210 and 125 µm mesh sizes. All obtained specimens were fixed with glycerophosphate (pH 9). Sorting, identification and counting of bivalves was carried out under a dissecting microscope (10–120 x), whereas photographs of settled individuals was made with a Scanning Electronic Microscope.

The *M. edulis* population mainly showed ripe gonads from November 2001 to February 2002. Initial settlers were detected in the samples of January and February 2002. These presented a size range between 200 – 360 µm and a medium size of 276.39 µm. The spatial distribution of the smallest benthic stages of *M. edulis* suggested that initial settlement occurred mainly in the middle section (MTL) of the flat (station 3). Growth of the initial settlers during the first three months in the sediment was described according to the following Gompertz function:

$$Y = (2,643 \times 10^{14}) * (1,034610^{-12})^{0,988866^x}$$

The identification of the settlers and recruits of *M. edulis* using Scanning Electronic Microscopy, suggest a correct identification of the species.

3. INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas básicos en la ecología de bentos es el entendimiento de la variabilidad de los patrones espaciales y temporales existentes en comunidades de sedimentos arenosos (Butman 1987). Una explicación causal dada para esta variabilidad es la selección que realizarían los asentados del medio ambiente que le es adecuado (Snelgrove *et al.* 1999). Los estudios de terreno nos muestran que las corrientes pueden establecer patrones en el asentamiento en los diferentes ambientes, a lo que habría que agregar las interacciones que ocurren con la macro y meiofauna residente (Snelgrove *et al.* 1999). Así, los filtradores adultos podrían filtrar larvas y postlarvas en conjunto con partículas de alimento desde la columna de agua (Kristensen 1957; André *et al.* 1993, en Bouma *et al.* 2001), y especies bioturbadoras, podrían estar removiendo el sedimento (e.g. Ankar 1980; André & Rosenberg 1991; Flach 1992; Bondsdorff *et al.* 1995, en Bouma *et al.* 2001) lo que podría tener un efecto negativo sobre el sedimento y consecuentemente sobre el reclutamiento (Bouma *et al.* 2001). Por otro lado, también se ha postulado que la presencia de macroalgas rojas filamentosas podría estar afectando negativamente el proceso de asentamiento de algunos bivalvos; así por ejemplo Ólafsson (1988) trabajando en terreno con *Mya arenaria* (L.) y *Macoma balthica* (L.) obtuvo mayor cantidad de asentados en ambientes sin las algas *Polysiphonia spp.* y *Ceramium spp.*.

Muchas definiciones de asentamiento y reclutamiento pueden encontrarse en la literatura, pero para este estudio ocuparemos las definiciones de Keough & Downes (1982) y Connel (1985): para quienes el reclutamiento corresponde a un fenómeno que depende de la capacidad del investigador para obtener individuos de tallas pequeñas, en cambio, el asentamiento es un proceso biológico que corresponde al momento en que una larva pelágica de un organismo bentónico metamorfosea y se posa en el fondo. En ambos trabajos definen como recluta al organismo que después de asentado logra sobrevivir en el ambiente hasta que es detectado como un nuevo miembro de la población.

Al sureste de la planicie de Yaldad (Quellón) existe un banco de *M. edulis*, que en el sector bajo del intermareal presenta una alta densidad de especímenes de tallas grandes, tallas que disminuyen a medida que nos desplazamos hacia el nivel intermareal medio-alto. Además, durante la mayor parte de año existe sobre el banco de *M. edulis* un manto de *Gracillaria chilensis* (Bird *et al.* 1986) que cubre densamente la planicie en el nivel intermareal bajo y medio-bajo, tornándose

ralo en el nivel medio de la misma. Coincidiendo con la magnitud del manto de algas, el sedimento de los niveles bajo y medio – bajo es altamente anóxico.

El conocimiento biológico de *M. edulis* en su ambiente natural es limitado. Estudios de crecimiento se hicieron en el intermareal de Bahía de Yaldad mediante experimentos de marcaje y recaptura entre los años 1997-1998; esos resultados indicaron que, a diferencia de lo descrito para otras especies de bivalvos de la infauna (Clasing *et al.* 1994; Clasing *et al.* 1998; Urban & Campos 1994; Urban 1996), *M. edulis* es una especie con crecimiento estacional rápido con un coeficiente de crecimiento K cercano a 0.7 y que puede alcanzar los 5 cm de longitud valvar a 18 - 20 meses de edad (Jaramillo *et al.* 1998); en este mismo estudio también se indican altos valores de K para *M. edulis* en el submareal de la VIII Región. Tan altos coeficientes de crecimiento son únicos entre los bivalvos de la infauna hasta el presente estudiados en la costa de Chile (Clasing *et al.* 1998; Urban & Campos 1994; Urban 1996) lo que hace a *M. edulis* interesante de estudiar ya que podría constituir una unidad biológica dentro de un policultivo.

Avellanal *et al.* (2002) utilizando cortes histológicos (sin seguimiento del Índice Gonadosomático) describen a *M. edulis* como una especie que puede desovar en forma continua por largos periodos de tiempo. Sin embargo, en el trabajo antes citado no se hizo una estimación cuantitativa de la masa gonadal, por lo que se pudo haber sobrestimado la presencia de gametos maduros durante el invierno de ese estudio. Al respecto cabe citar a Stead *et al.* (2002) quienes trabajando cortes histológicos de *Semele solida* (Gray 1828) (Coihuín, Puerto Montt) describen a esta especie desovando todo el año, pero al hacer el mismo análisis en forma conjunta con el índice Gonadosomático se concluye que sólo existió un periodo principal de desove al año (primavera – verano).

En lo que respecta al asentamiento y reclutamiento en el ambiente natural de *M. edulis*, no existen antecedentes; sin embargo, Fuentes (1988) logró asentados de $313 \pm 30 \mu\text{m}$ de longitud valvar bajo condiciones de laboratorio, a una temperatura entre 15 – 18 °C en época de primavera – verano, tamaño similar a los obtenidos en otras especies de bivalvos de la infauna en ambiente controlado, como por ejemplo, *Venus Antiqua* (King & Broderip 1835), para la que Olavarria *et al.* (1992) ha producido asentados de en laboratorio de un tamaño promedio de 312 μm . En cambio Stead (1992) y Oyarzún (1998), trabajando en el ambiente natural, describen para *Venus antiqua* y

Gari solida (Gray 1828) asentados de un tamaño de tan solo 260 μm para la primera y de 260 – 280 μm para la segunda especie, respectivamente.

Teniendo en cuenta la situación descrita, se hipotetiza que el reclutamiento de *M. edulis* se presentará como un fenómeno estacional que ocurrirá de preferencia en el sector medio del intermareal. Para poner a prueba estas hipótesis se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Conocer el periodo en el que la población se encuentre principalmente en madurez máxima y/o desove, y así poder predecir cuándo esperar el asentamiento y/o reclutamiento de las larvas.
- Determinar la época, abundancia, talla y niveles mareales donde ocurre el asentamiento de *M. edulis*.
- Identificación de los asentados y reclutas de *M. edulis* mediante Microscopía Electrónica de Barrido (MEB).

4. MATERIAL Y MÉTODO

4.1 *Área de estudio*

El estudio se realizó en una población de *M. edulis* presente en la planicie intermareal ubicada en el extremo noreste de Bahía Yaldad (43°07'S; 73°44'W, 9 kilómetros al oeste de Quellón, Isla Grande de Chiloé) (Fig.1). Esta planicie posee una superficie de aproximadamente 1 Km² en marea baja, con una pendiente de 0,5% (Clasing *et al.* 1994). Las poblaciones de *M. edulis* se presentan en aquellos sectores del intermareal donde desembocan esteros de agua dulce a la bahía, formándose áreas en abanico que poseen sedimentos clasificados como “arenas fangorudíticas” de acuerdo al diagrama triangular de Lewis (Folk 1980); estos sedimentos se caracterizan por su color gris oscuro y fuerte olor a hidrógeno sulfurado. La amplitud mareal en la Bahía Yaldad en época de máximas sicigias (Septiembre) es de aproximadamente 5m (mediciones hechas en terreno). El banco de *M. edulis* que se trabajó se ubica al lado poniente de la iglesia del pueblo de Yaldad y se extiende desde el submareal somero, donde predominan tallas grandes (4 – 5 cm), hasta el sector medio del intermareal (aprox. 2.4 m sobre nivel mareal cero), donde predominan tallas menores (2 – 4 cm) (Fig. 2); la abundancia promedio de los adultos de *M. edulis* en la planicie es de 11,7 ind/m². Durante la mayor parte del año existe un gran banco de *G. chilensis* que se extiende sobre el banco de *M. edulis* (Fig. 3).

Los niveles muestreados fueron:

Nivel bajo del intermareal (sector A). (0 – 1 m sobre nivel cero de altura mareal = snc)

Nivel medio-bajo del intermareal (sector B). (~ 1 – 2 m snc)

Nivel medio-medio del intermareal (sector C) (~ 2,4 m snc) (Fig. 4).

4.2 *Temperatura y Salinidad*

Se tomaron muestras superficiales de agua en el muelle de Yaldad durante el periodo de estoa de marea alta. En el lugar se hicieron las mediciones de temperatura y salinidad con un salinómetro WTW LF 320.

4.3 *Análisis del ciclo gonadal*

Mensualmente, entre septiembre de 2001 y julio 2002, se extrajeron 25 especímenes adultos de *M. edulis* para realizar el seguimiento del ciclo gonadal. Éste se llevó a cabo por medio de frotis de macerado gonadal de cada uno de los 25 especímenes, determinando en forma rápida, a través de la observación de las células germinativas de machos y hembras, el estado funcional de la gónada. Teniendo presente las categorías de desarrollo gonadal descritas en base a los trabajos de histología gonádica con microscopía óptica (Peredo *et al.* 1987; Brousseau 1995; Avellanal *et al.* 2002), para el presente trabajo se establecieron las siguientes categorías de desarrollo gonadal:

1. Madurez Inicial: En machos, hay presencia de espermatogonias, espermatidas y espermatocitos, no existe movimiento de las células sexuales. En hembras, hay ovogonias; con ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos con el citoplasma extendido.
2. Madurez Total: Se presenta un bajo número de células en estados tempranos de desarrollo. En machos, los espermios maduros forman densas masas con gran motilidad. En hembras, las gónadas están llenas de ovocitos maduros, de color rojizo.
3. Parcialmente emitidos: En ambos sexos la gónada aún contiene gametos, pero éstos son menos numerosos que en el estado de madurez total. Es posible ver aún gametos en estados tempranos (espermátidas y ovocitos vitelogénicos).
4. Emitidos: En ambos sexos, la gónada está sin gametos maduros, pudiendo observarse algunos restos de espermatozoides u ovocitos maduros.
5. Regresión: Estado Post-Emisión, disminuyen todas las células. Aparición de macrófagos multinucleados.

Además, se estimó la madurez sexual mediante la evaluación mensual del índice gonadosomático (I.G.S), relacionando el peso de la gónada con el peso total de los tejidos blandos (tejido somático, glándula digestiva y gónada):

$$\text{I.G.S.} = \frac{\text{Peso seco gonadal (g)}}{\text{Peso seco total de los tejidos blandos (g)}} \times 100$$

En la determinación de este índice, y para evitar posteriores estandarizaciones se eligió siempre ejemplares de *M. edulis* de talla entre 55 – 60 mm longitud máxima valvar.

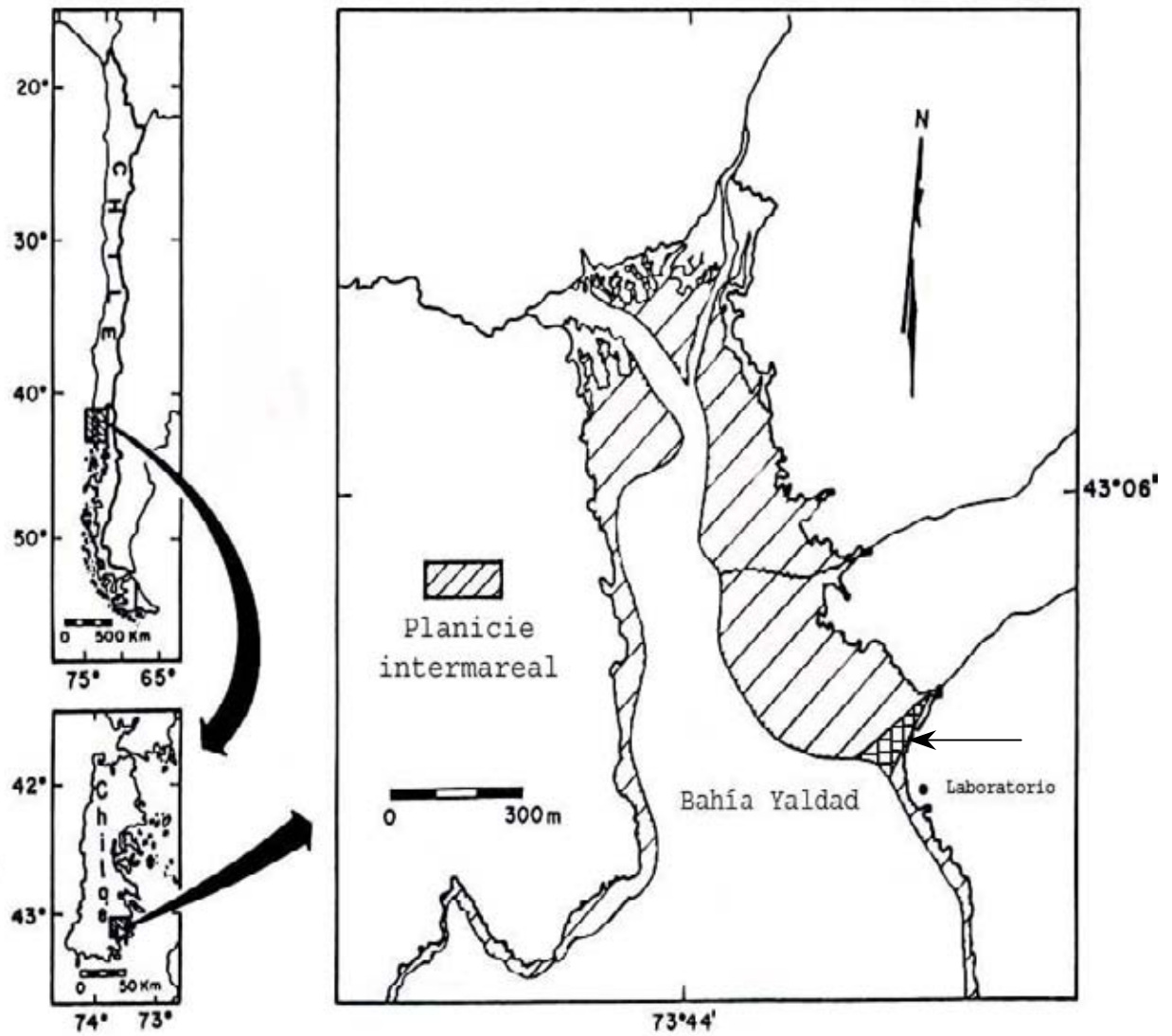


Fig. 1. Localización del lugar de estudio, con indicación del lugar de muestreo (←).

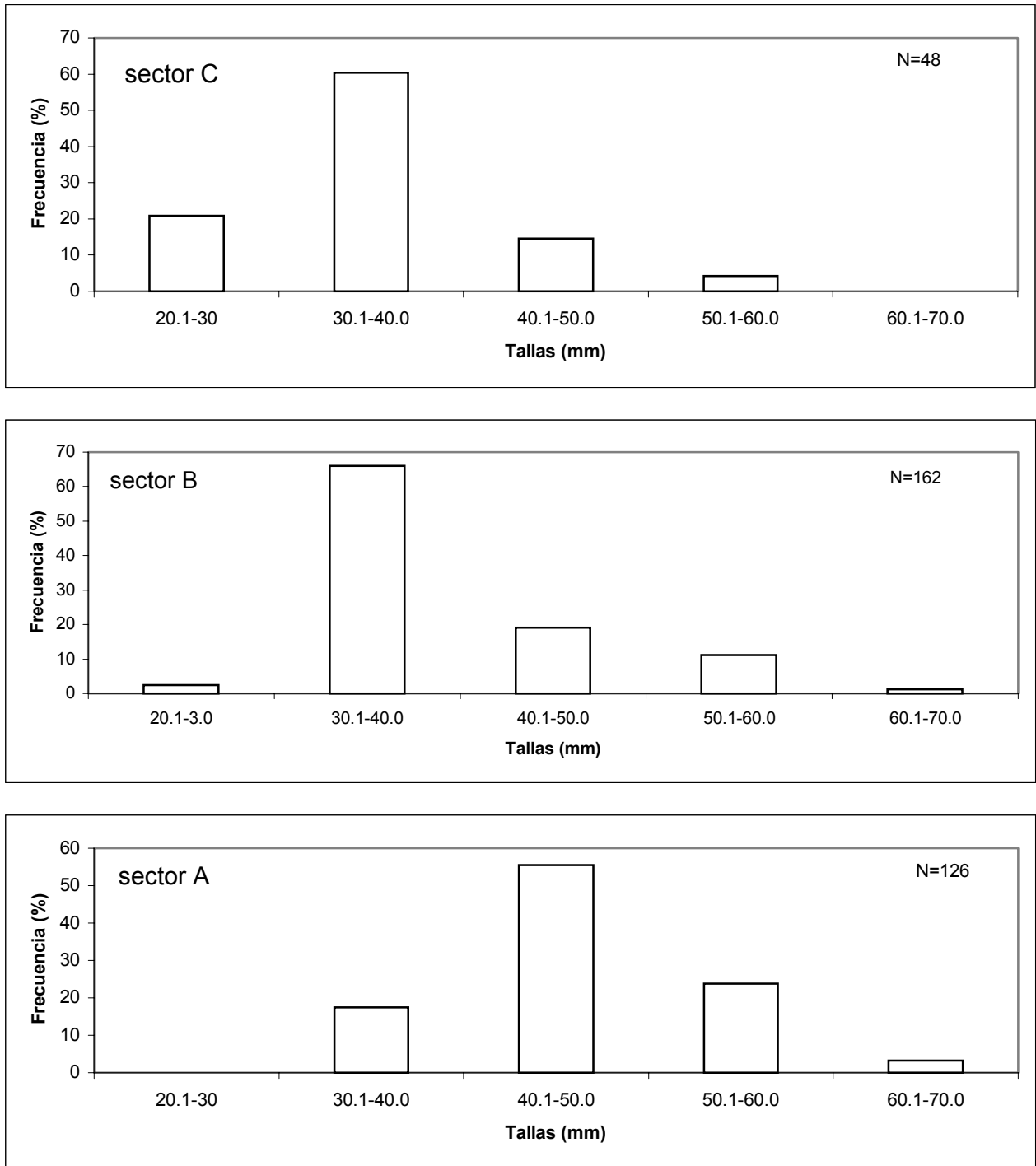


Fig. 2. Estructuras de tallas de la población de *Mulinia edulis* (> 20 mm) en los tres niveles intermareales trabajados: sector A = bajo; sector B = medio –bajo y sector C = medio - medio.



Fig. 3. Vista general del área de trabajo. Se observa la superficie de la planicie cubierta por el alga *Gracillaria chilensis*.

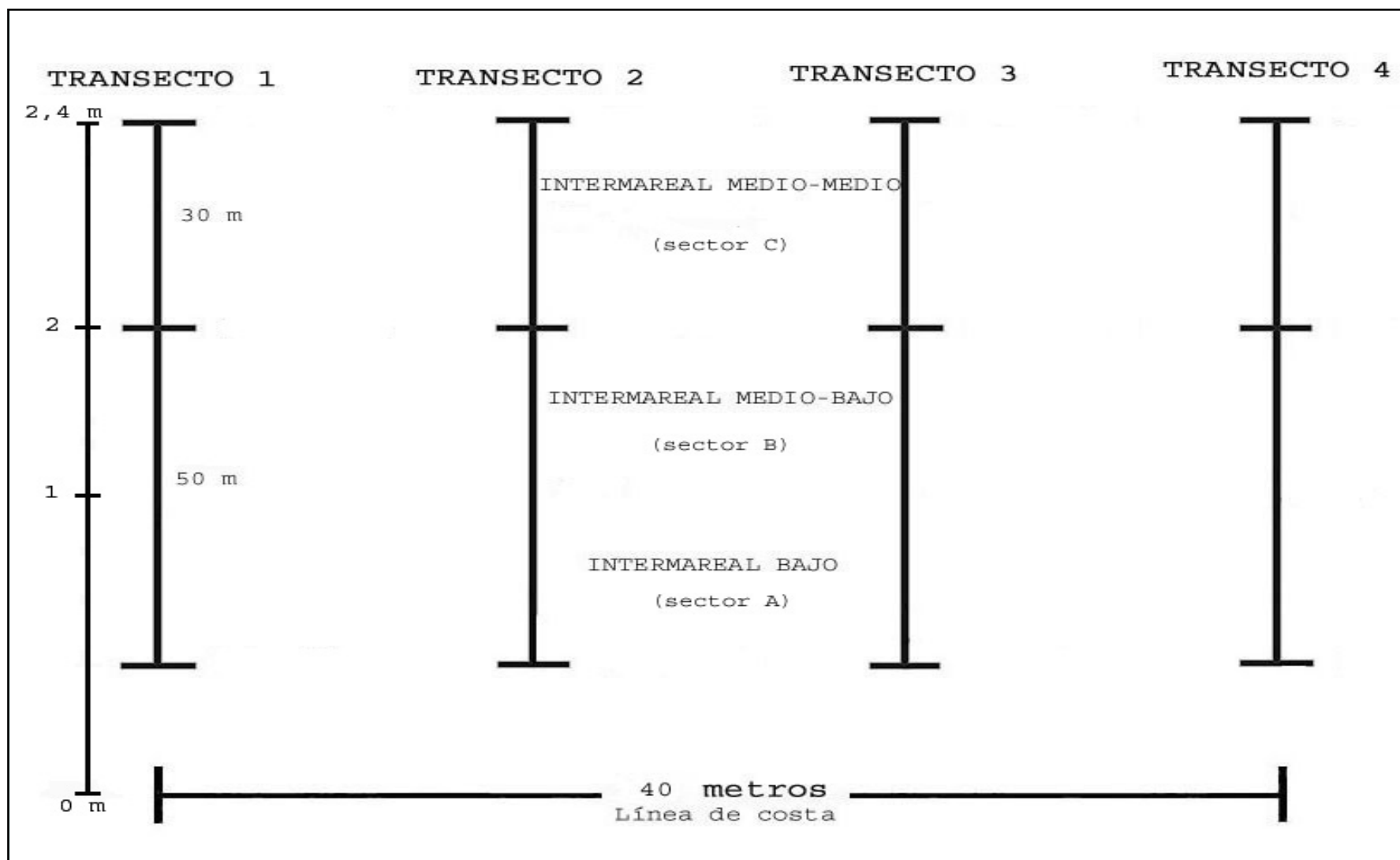


Fig. 4. Esquema de la distribución espacial de los tres niveles intermareales donde mensualmente (noviembre 2001 – abril 2002) en cada uno de ellos se tomaron 4 muestras (réplicas) de sedimento para describir el reclutamiento de *Mulinia edulis*.

4.4 *Asentados / reclutados*

Debido a la metodología de muestreo utilizada, que nos permite encontrar especímenes de tallas tan pequeñas como los recién asentados, consideramos como reclutas a los individuos con tamaños entre la talla de asentamiento hasta los 20 mm. La determinación de la talla de asentamiento se realizó por medio de la medición de la longitud de la prodisoconcha II.

4.4.1 *Especímenes menores que 1,5 mm*

Mensualmente en cada una de los tres sectores establecidos, se tomaron 4 muestras (réplicas) mensuales de sedimento del centímetro superficial, con un muestreador de área 88,24 cm². Las muestras puestas en bolsas plásticas, etiquetadas, refrigeradas y sin fijar fueron transportadas al Instituto de Biología Marina de la Universidad Austral de Chile, Valdivia. Allí se tamizaron por mallas de 1000, 320, 210 y 125 µm. El sedimento retenido en el tamiz de 1000 µm (macrofauna) fue analizado a simple vista, retirando los reclutas encontrados para medirlos y fijarlos. El sedimento retenido en los otros tamices, fue puesto en placas Petri con agua de mar y alcohol para su revisión mediante lupa estereoscópica (Wild M8) con un magnificación máxima de x400. Los reclutas encontrados fueron fijados en glicerofosfato a pH 9, para así evitar la descalcificación de las valvas.

4.4.2 *Especímenes entre 1,5 – 20 mm*

Para obtener especímenes entre 1,5 - 20 mm, se tomaron 3 muestras (réplicas) de los 10 cm superficiales de sedimento en cada uno de los tres niveles mareales seleccionados, con un muestreador rectangular de 50 x 30 cm (1500 cm²) y abertura de malla 1 mm. Todos los especímenes encontrados fueron trasladados refrigerados al laboratorio, donde se procedió a contarlos, medirlos y fijarlos en glicerofosfato a pH 9.

4.4.3 *Preparación de las muestras para Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) e identificación de Mulinia edulis*

Una vez obtenidos los asentados y reclutas, se procedió primero a la limpieza mecánica de las valvas y posteriormente para eliminar todo vestigio de materia orgánica presente, se las sometió por cinco minutos a un baño en una solución de glicerofosfato más hipoclorito de sodio al 3%; posteriormente las valvas fueron puestas sobre portaespecímenes para MEB y ionizadas con una película de oro de 150 Å de espesor y observadas y fotografiadas en un Microscopio Electrónico de Barrido Leo 420.

Para lograr la identificación de los reclutas se utilizaron los trabajos de Coan *et al.* (2000) sobre la descripción de varias especies pertenecientes a la Familia Mactridae, y de Osorio *et al.* (2002) sobre la descripción de ejemplares adultos de *M. edulis*.

4.5 *Análisis Estadístico*

Para determinar las posibles diferencias significativas en la abundancia de *M. edulis*, con respecto a las variables independientes: meses y estaciones de muestreo, se utilizó un Análisis de Varianza a dos Vías con un nivel de significancia de 0,05 ($\alpha = 0,05$), utilizando el programa estadístico STATGRAPHICS v. 2.0.

Cuando se encontraron relaciones positivas entre dos o más variables se realizó la prueba no paramétrica de Tukey (Sokal & Rohlf 1981), con la finalidad de determinar su significancia.

5. RESULTADOS

5.1 *Temperatura y Salinidad*

En agosto de 2001 la temperatura del agua fue de 9 °C. Luego las temperaturas ascienden alcanzando su máximo valor (16 °C) en enero de 2002, disminuyendo posteriormente hacia los meses de otoño – invierno, alcanzando un mínimo de 9 °C en junio, con un promedio a lo largo del estudio de 12 °C. La salinidad se mostró estable a lo largo de la investigación, con un promedio de 26,6 ‰, alcanzando su máximo valor (31,6 ‰) en noviembre 2001 y el mínimo (5 ‰) en febrero 2002 (Fig. 5); este bajo valor es consecuencia de una muy fuerte lluvia caída durante la noche anterior al muestreo.

5.2 *Ciclo Gonadal*

5.2.1 *Frotis de macerado de gónada*

Ya que el desarrollo gonadal fue prácticamente sincrónico en ambos sexos, no se hará referencia a estos por separados, sino a la población de *M. edulis* como un todo (Fig.6 A, B y C): al inicio del estudio (agosto) el 55% de esa población estaba en Madurez Inicial, el 25% en Regresión, el 15% en Emisión y sólo el 5% en Madurez Total.

En el mes de septiembre ya el 57,1% de la población mostró un estado de Madurez Total y un 40% Madurez Inicial. En el mes de octubre el 76%, de la población mostró sus gónadas Emitidas y solo un 20% estaba en Madurez Total. Desde noviembre a enero 2002 el 80% de la población estaba con sus gónadas en Madurez Total, cayendo en febrero este porcentaje a sólo el 53% de la población, distribuyéndose el resto entre Parcialmente Emitido (20%) y Emitidos (10%). En marzo el 58% de la población mostró gónadas Emitidas, 35% en Parcialmente Emitido y sólo un 5% en Madurez Total; en los meses de abril, mayo y junio, entre un 80% - 100% de la población estaba con sus gónadas Emitidas; por último, en julio el 100% de la población se presentó en Madurez Inicial (Fig.6 C).

5.2.2 *Índice Gonadosomático*

Al inicio del periodo trabajado (fines de invierno 2001) se estimaron bajos valores para el índice gonadosomático (2 - 3% entre septiembre y octubre), los que mostraron un rápido ascenso en noviembre, logrando las hembras alcanzar en ese mes su IGS máximo promedio (5,7%), valor que se mantuvo con oscilaciones (5,7 – 4,2%) hasta marzo inclusive. En abril el IGS fue bajo (2,3%),

pero nuevamente se recuperó en mayo (3,4%), para caer en junio y julio definitivamente a los valores más bajos estimados durante el periodo trabajado (1,9 – 2%). Los machos en cambio, mostraron a partir de octubre un ascenso continuo hasta enero de 2002 cuando alcanzan su máximo IGS (promedio) (9,6%); posteriormente, comienza un descenso en los valores que continúa hasta julio, cuando se alcanzan los valores mínimos (2%) (Fig.7).

Como resumen se puede decir que, según los frotis de macerados de gónadas y los valores de los IGS, la población de *M. edulis* en la planicie intermareal de Bahía Yaldad, mostró estacionalidad en la madurez gonadal. Así, a fines del invierno de 2001 (agosto) las gónadas estaban en Madurez Inicial, las que se recuperaron rápidamente encontrando a mediados de primavera a más de la mitad de la población en Madurez Total (octubre – noviembre), condición que se mantuvo durante todo el verano y reapareció en parte de la población en otoño. Hacia los meses de otoño – invierno de 2002 se detectó un corto periodo de reposo gonadal (junio) donde las gónadas de la población estuvieron casi totalmente vacías (IGS hembras = 1,86%).

5.3. *Asentados / reclutas*

5.3.1 *Especímenes menores que 1,5 mm*

El número total de reclutas menores que 1,5 mm encontrado fue de 57 ejemplares, de los cuales 28 corresponden a ejemplares recién asentados. En diciembre del 2001 se encontró sólo 2 especímenes de tallas entre 700 – 750 μm (Fig.8 A). En enero del 2002 se encontraron 22 especímenes recién asentados (276,4 μm ; $s \pm 55,9\mu\text{m}$); además, se encontró un mínimo de reclutas cuyas tallas oscilaron entre 450 – 550 μm (2 especímenes) y 650 – 900 μm (4 especímenes) (Fig.8 B). En febrero continuaron apareciendo recién asentados (6 especímenes), además de reclutas hasta 600 μm (Fig.8 C). En marzo no aparecieron recién asentados; se encontraron reclutas con tallas entre 550 – 600 μm y entre 950 – 1150 μm (Fig.8 D). En abril los reclutas tenían tallas entre 900 – 1300 μm (Fig.8 E).

5.4 *Abundancia Asentados / Reclutas*

5.4.1 *Especímenes menores que 1,5 mm.*

En diciembre 2001, los primeros reclutas se encontraron en el sector B del intermareal y presentaron bajas abundancias (56,7 ind/m²).

Recién asentados se detectaron principalmente en enero, aunque en febrero de 2002 también estuvieron presentes; en su mayoría (85,7 %) se detectaron en el sector C, y sólo un bajo porcentaje en los sectores A y B del intermareal (7,1 % para cada sector) (Fig.9). Las abundancias de los recién asentados en enero 2002 en el sector C fue de 566,6 ind/m², en cambio para los sectores A y B fueron de tan sólo 56,7 ind/m² respectivamente. Considerando el total de la población reclutada, las abundancias estimadas para enero 2002 fueron: sector A = 113,3 ind/m²; sector B = 85 ind/m² y sector C = 595 ind/m² (Fig.10).

En febrero 2002 sólo se encontraron reclutas en el sector C de la planicie con una abundancia de 340 ind/m².

En marzo 2002 las abundancias de los reclutas fueron: sector B = 85 ind/m² y C = 226,7 ind/m²; no hubo reclutas en el sector A.

En abril 2002 las abundancias de los reclutas fueron: sector A = 56,7 ind/m², sector B = 28,3 ind/m²; no hubo reclutas en el sector C (Fig.10).

Finalmente la abundancia promedio de la población de reclutas de *M. edulis* (diciembre 2001 – abril 2002) menores que 1,5 mm, fue de 317 ind/m².

5.4.2 *Especímenes entre 1,5 – 20 mm.*

En enero 2002 estos reclutas se encontraron en los sectores A y B del intermareal, y sus abundancias fueron de 186,7 ind/m² y 26,7 ind/m², respectivamente.

En febrero 2002 las abundancias de los reclutas fueron: sector A = 46,7 ind/m², sector B = 20 ind/m² y sector C = 10 ind/m².

En marzo 2002 las abundancias de los reclutas fueron: sector A = 36 ind/m², sector B = 113,3 ind/m²; no se encontraron reclutas en el sector C.

En abril 2002 las abundancias fueron: sector A = 113,3 ind/m², sector B = 30 ind/m² y sector C = 53,3 ind/m².

En mayo 2002 las abundancias de los reclutas fueron: sector A = 113,3 ind/m², sector B = 13,3 ind/m² y sector C = 15,6 ind/m².

El junio 2002 las abundancias fueron: sector A = 13,2 ind/m² y B = 17,7 ind/m²; No se encontraron reclutas en el sector C.

En julio 2002 los reclutas sólo fueron encontrados en el sector C. Sus abundancias fueron las más bajas encontradas (4,4 ind/m²) (Fig. 11).

La abundancia promedio encontrada para los reclutas de *M. edulis* mayores que 1,5 mm, fue 116 ind/m².

5.5 *Crecimiento de reclutas menores de 1,5 mm.*

Se estimó que *M. edulis* se asienta con una talla promedio de 276,4 µm (s ± 55,9 µm) (Tabla 1). El crecimiento durante el primer mes de vida bentónica (febrero) fue lento, con solo 6,1 µm de incremento diario; en el segundo mes (marzo) el crecimiento se triplica, alcanzando en promedio un incremento diario de 19,1 µm de longitud valvar; en el tercer mes (abril) se detectó un estancamiento en el crecimiento, con un incremento diario de tan solo 1,9 µm en la longitud valvar de los reclutas (Tabla 1) (Fig. 12). Así, el crecimiento experimentado por *M. edulis* en los primeros 3 meses de vida bentónica puede ser asimilado a un curva de Gompertz, $Y = k * a^{b^x}$; donde Y: longitud máxima valvar (µm) de los recién asentados; x: tiempo en días; k: valor de Y en el tiempo 0; a: índice de crecimiento de los recién asentados; b: constante < 1; y la ecuación que describe ese crecimiento es:

$$Y = (2.643 \times 10^{14}) * (1.0346 \times 10^{-12})^{0.988866^x}$$

5.6 *Microscopía electrónica e identificación de *Mulinia edulis**

Tanto la forma exterior de los asentados y reclutas, como la existencia de un gran ligamento de forma redonda, unido a un profundo condróforo proyectado ventralmente y a un fuerte diente lateral posterior, rasgos típicos de la especie investigada, nos da una identificación inequívoca de la especie *M. edulis* (Fig. 13, 14, 15 y 16).

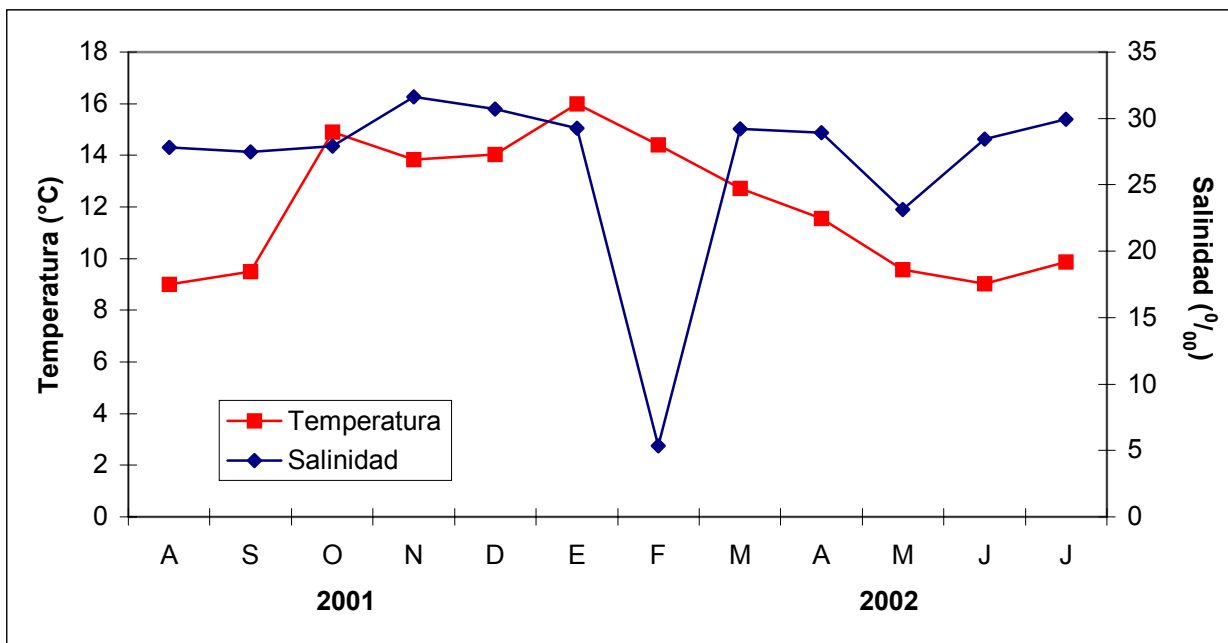


Fig. 5. Variación de la temperatura y la salinidad medidas durante marea alta en la planicie intermareal de Yaldad.

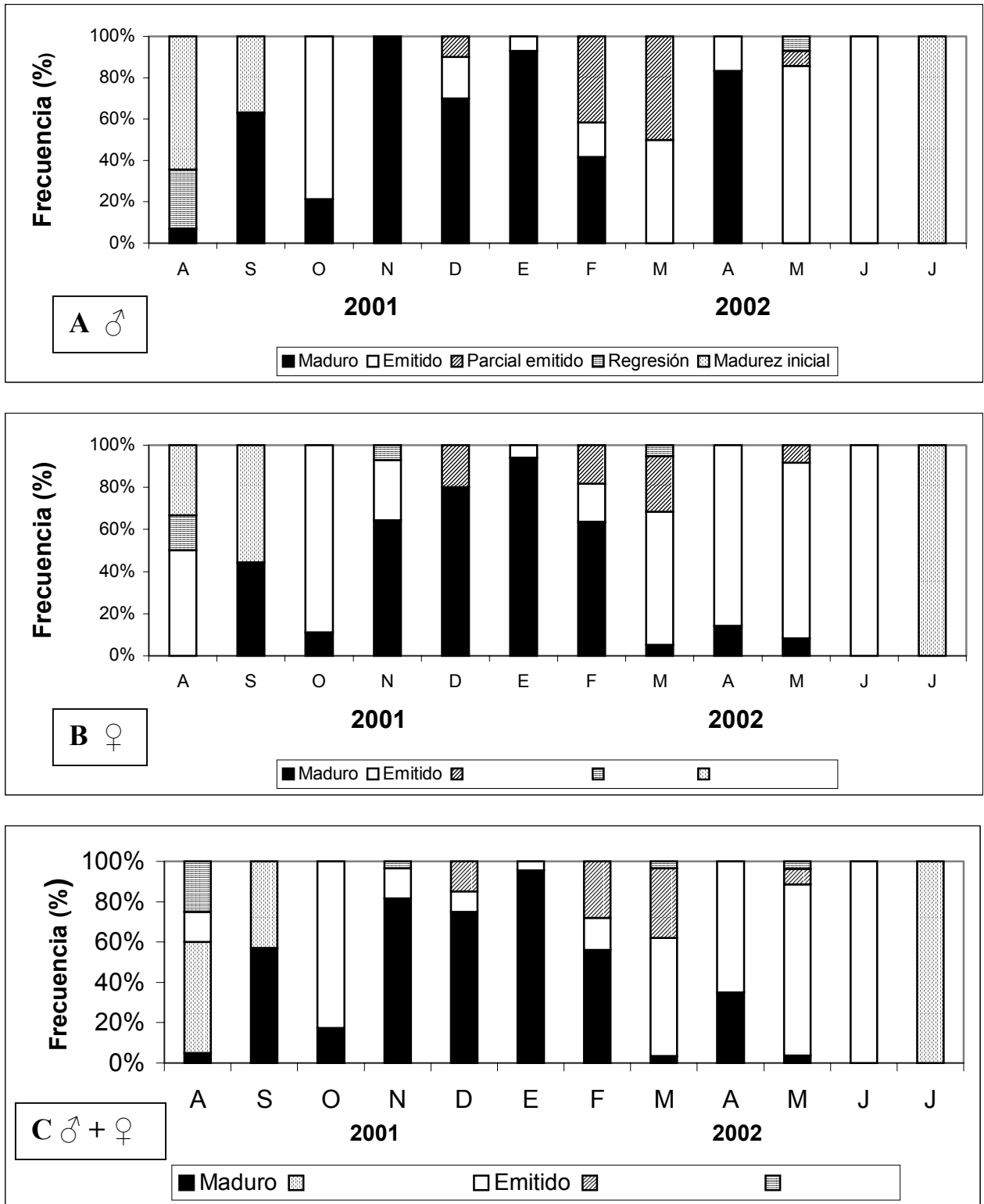


Fig. 6. Variabilidad mensual (%) de los diferentes estados del ciclo gametogénico de *Mulinia edulis*. A) Machos; B) Hembras C) Machos y Hembras.

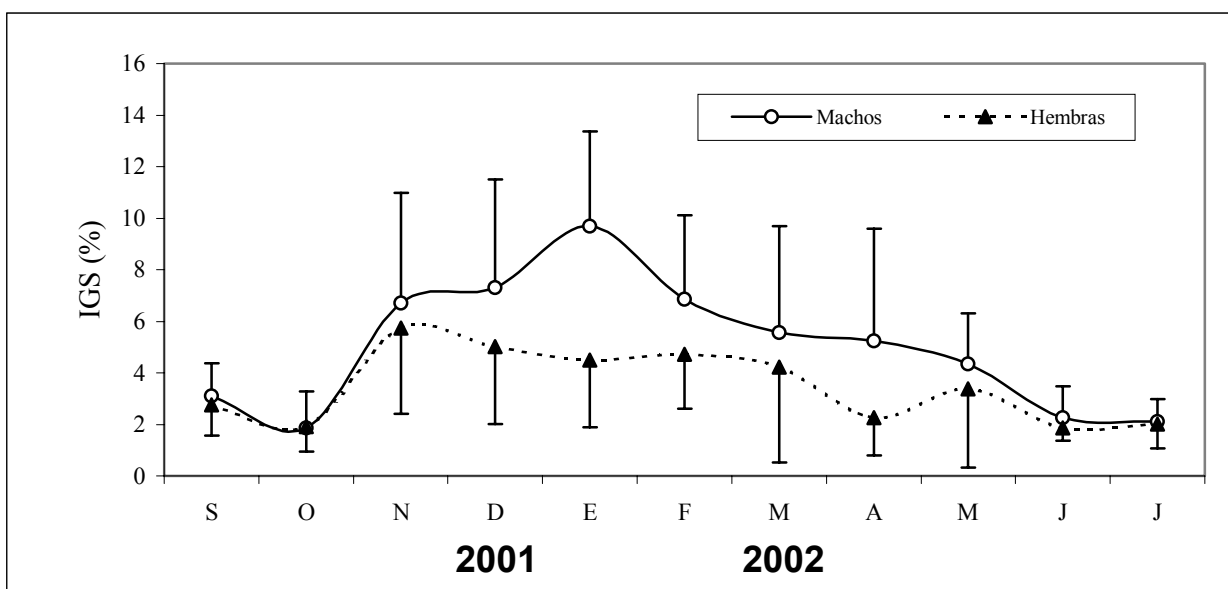


Fig. 7. Variación del índice gonadosomático de hembras y machos de *Mulinia edulis* entre septiembre 2001 y julio 2002.

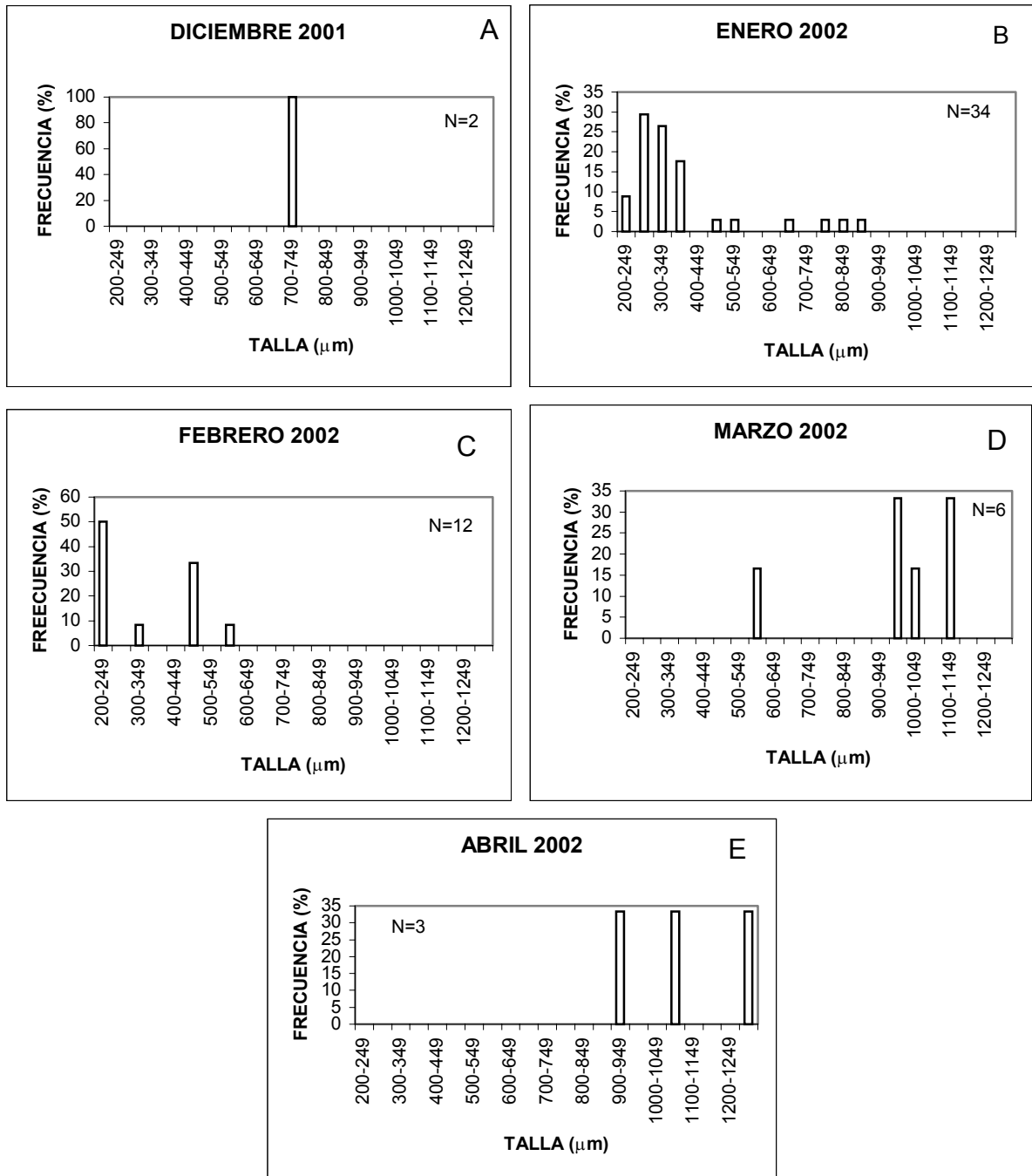


Fig. 8. Frecuencia de tallas de reclutas de *Mulinia edulis* menores que 1300 μm , presentes en Bahía Yaldad desde diciembre 2001 - abril 2002.

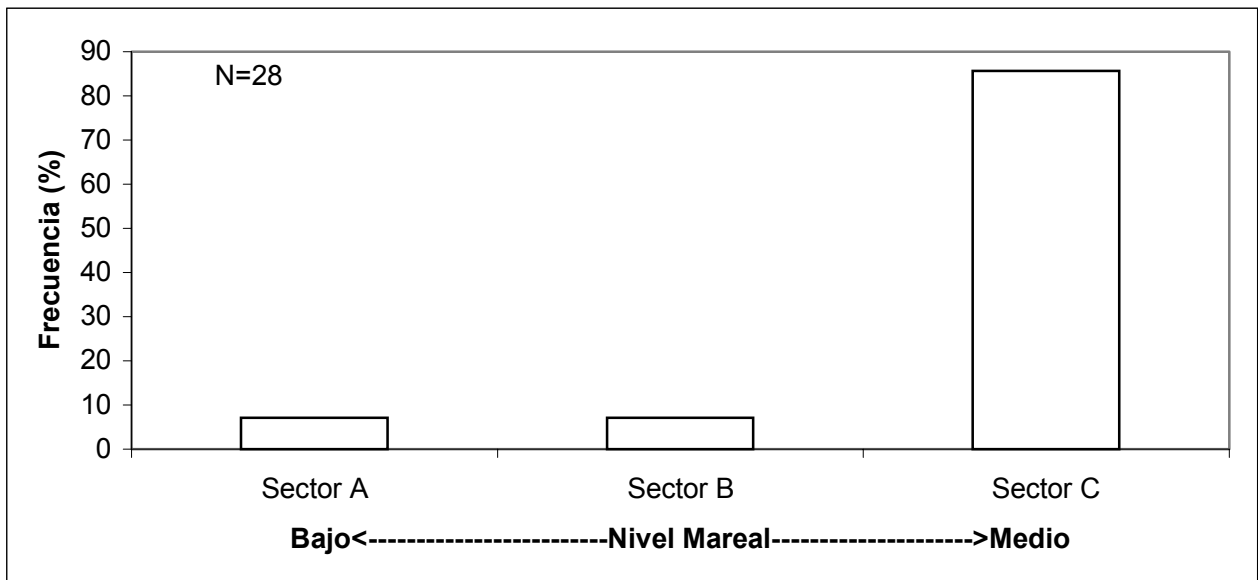


Fig. 9. Variabilidad espacial de la frecuencia de reclutas recién asentados ($276,39 \mu\text{m}$, $s \pm 55,93 \mu\text{m}$) de enero y febrero, en relación a los tres niveles mareales trabajados.

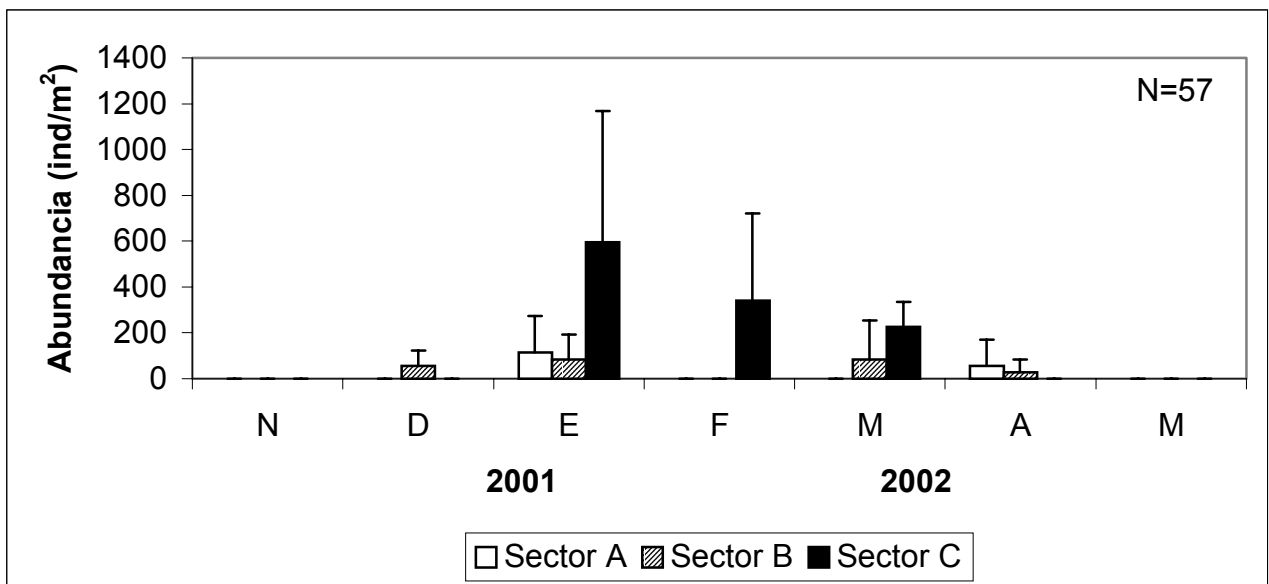


Fig. 10. Variabilidad temporal y espacial de la abundancia de reclutas hasta $1300 \mu\text{m}$, en relación a los tres niveles del intermareal trabajados (Sector A, B y C).

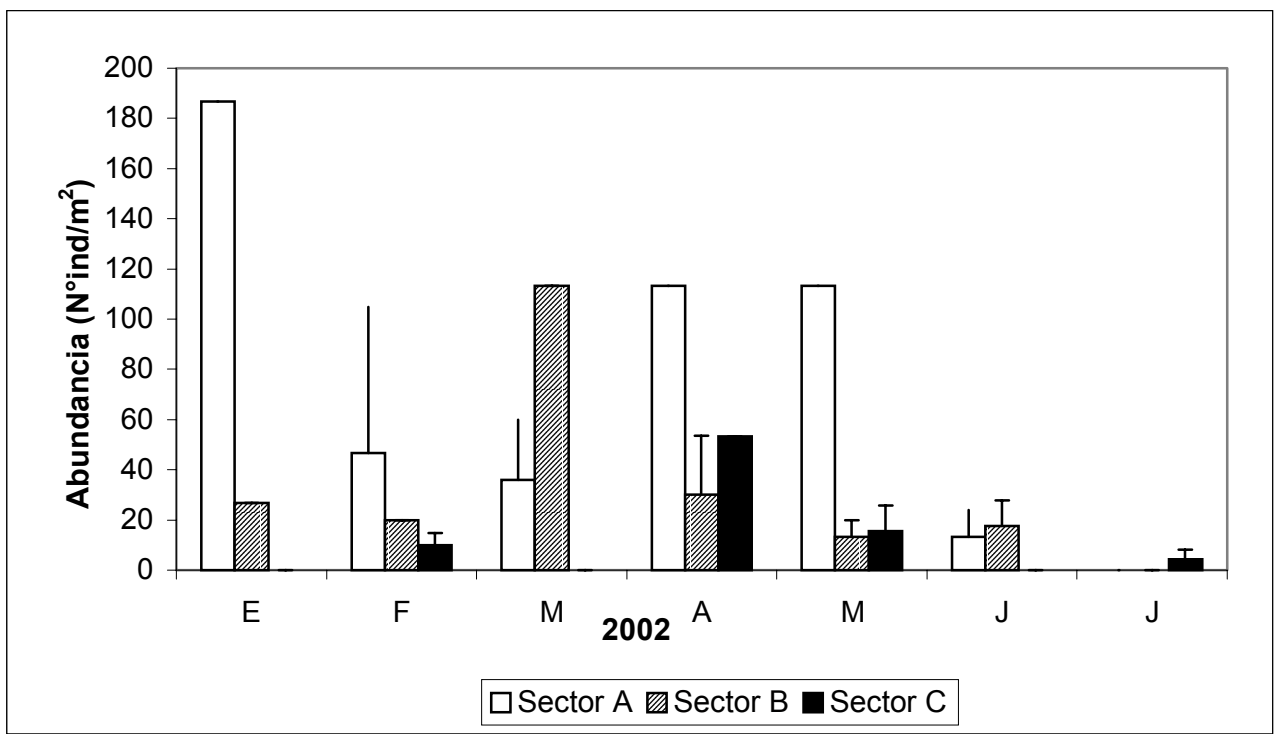


Fig. 11. Variabilidad temporal de la abundancia de reclutas entre 1,5 – 20 mm, en relación con los tres niveles del intermareal trabajados (Sector A, B y C).

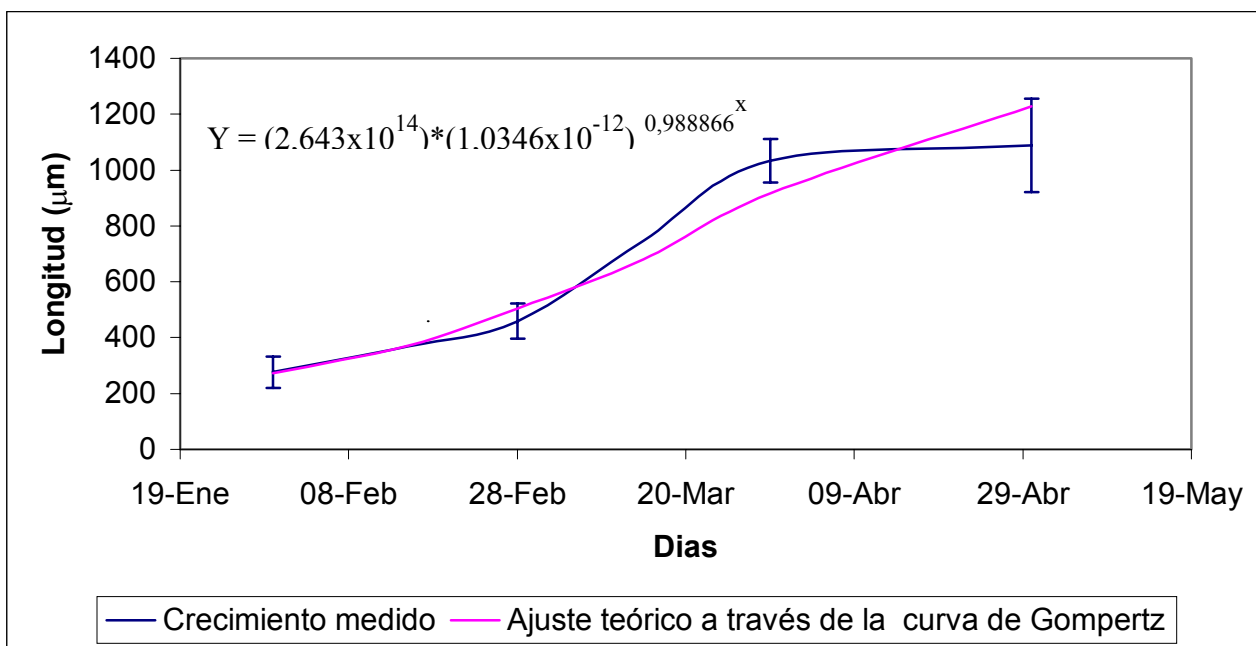


Fig. 12. Crecimiento medido y ajuste teórico a través de la curva de Gompertz, para los primeros estadios bentónicos de *Mulinia edulis*. El tamaño de asentamiento es $276,4 \mu\text{m}$ ($s \pm 55,9 \mu\text{m}$).

Tabla 1. Tasas de crecimiento de reclutas de ($< 1,5 \text{ mm}$) *Mulinia edulis* estimadas durante los tres primeros meses de vida bentónica.

Fecha	N° Días	Talla Promedio Medidas (μm)	Estimación	
			Talla (μm)	Incremento diario (μm)
30 enero		276,4		
15 febrero	16		367,9	6,1
28 febrero	29	459,3		
15 marzo	44		746,3	19,1
30 marzo	59	1033,3		
15 abril	74		1061,1	1,9
30 abril	89	1088		

5.7 Análisis estadístico de las abundancias

5.7.1 Reclutas menores que 1,5 mm

Tabla 2. Resultados del anova a dos vías entre abundancia de reclutas con respecto a los meses de muestreo y los sectores intermareales muestreados.

Variables	Suma de cuadrados	Gl	Cuadrados medios	F	p
Factores					
Meses	0,162671	3	0,0542237	1,14	0,3921
Niveles	0,845812	2	0,422906	11,00	0,0416*
Residuales	0,115324	3	0,0384414		
Total	1,38493	8			

* Significativo ($p < 0,005$)

Tabla 3. Resumen del análisis de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas de *Mulinia edulis* en los distintos sectores muestreados.

Método 95.0 %	Recuento	Tukey Promedio	Grupos Homogéneos
Sector C	3	2.45275	X
Sector B	4	1.77427	X
Sector A	2	1.7722	X
Contraste		Diferencias	Limites +/-
Sectores A - B		-0.00207306	0.540371
Sectores A - C		-0.680546*	0.5696601
Sectores B - C		-0.678473*	0.476562

*Significativo ($p \geq 0,05$)

El análisis de varianza a dos vías reveló que existieron diferencias significativas en la abundancia promedio de *M. edulis* entre los niveles mareales ($p < 0,05$), no así entre los distintos meses muestreados ($p > 0,05$). El procedimiento de Tukey (Tabla 3) arrojó diferencias significativas para la abundancia en el sector C ($p \geq 0,05$) respecto de los sectores A y B. La abundancia en los sectores A y B no presentaron diferencias significativas entre sí ($p > 0,05$)

Por otro lado la prueba Tukey no detectó diferencias significativas ($p \leq 0,05$) de la abundancia entre los meses muestreados (Tabla 5).

5.7.2 Reclutas mayores de 1,5 mm

Tabla 4. Resultados del anova a dos vías entre abundancia de reclutas con respecto a los meses de muestreo y los sectores intermareales muestreados.

Variables	Suma de cuadrados	Gl	Cuadrados medios	F	p
Factores					
Meses	11605,8	6	1934,29	0,75	0,6287
Sectores	8699,83	2	4349,92	1,69	0,2522
Residuales	18037,8	7	2576,83		
Total	41372,3	15			

La Tabla 4 muestra que no existen diferencias significativas ($p > 0,05$) en la abundancia de *M. edulis* con respecto a los niveles y los meses muestreados. La prueba no paramétrica de Tukey no detectó diferencias significativas ($p < 0,05$) de la abundancia con respecto a los meses y los niveles muestreados (Tabla 6 y 7).

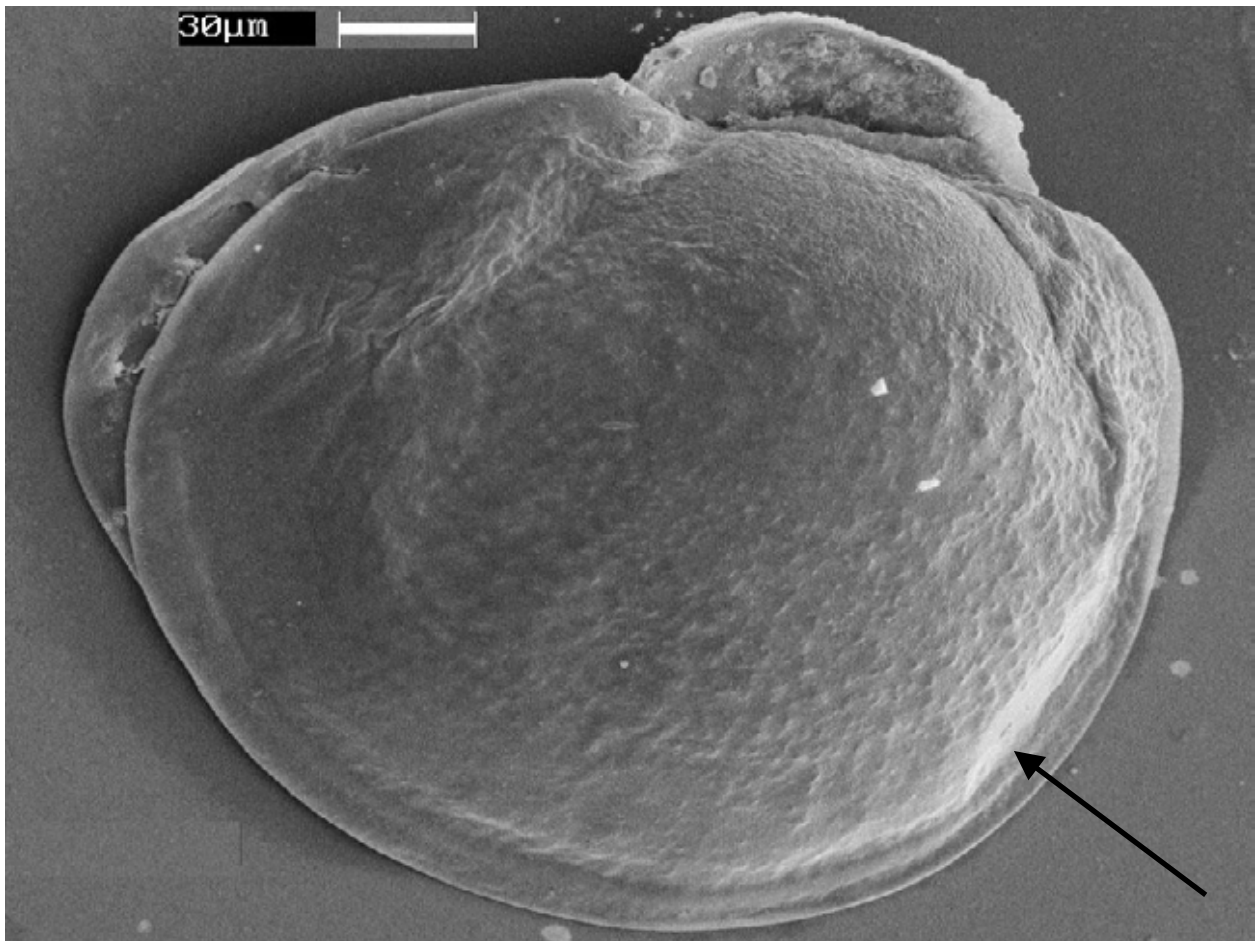


Fig. 13. Vista general de recién asentado de *Mulinia edulis* de 200 μm de longitud valvar .

—▶ : Línea prodisoconcha II.

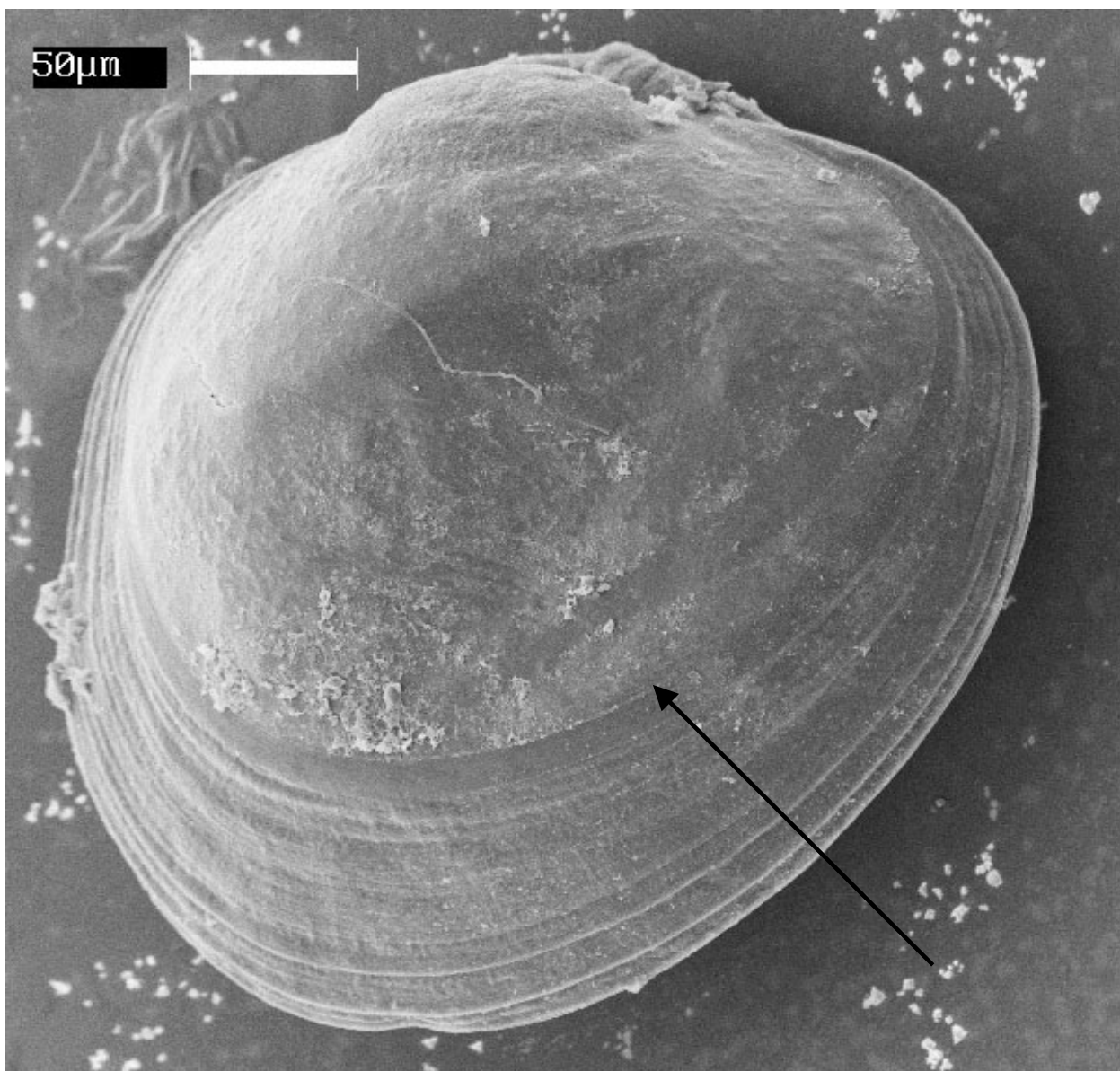


Fig. 14. Vista general de un recluta de *Mulinia edulis* de 500 μm de longitud valvar.
—→ : Línea prodisoconcha II.

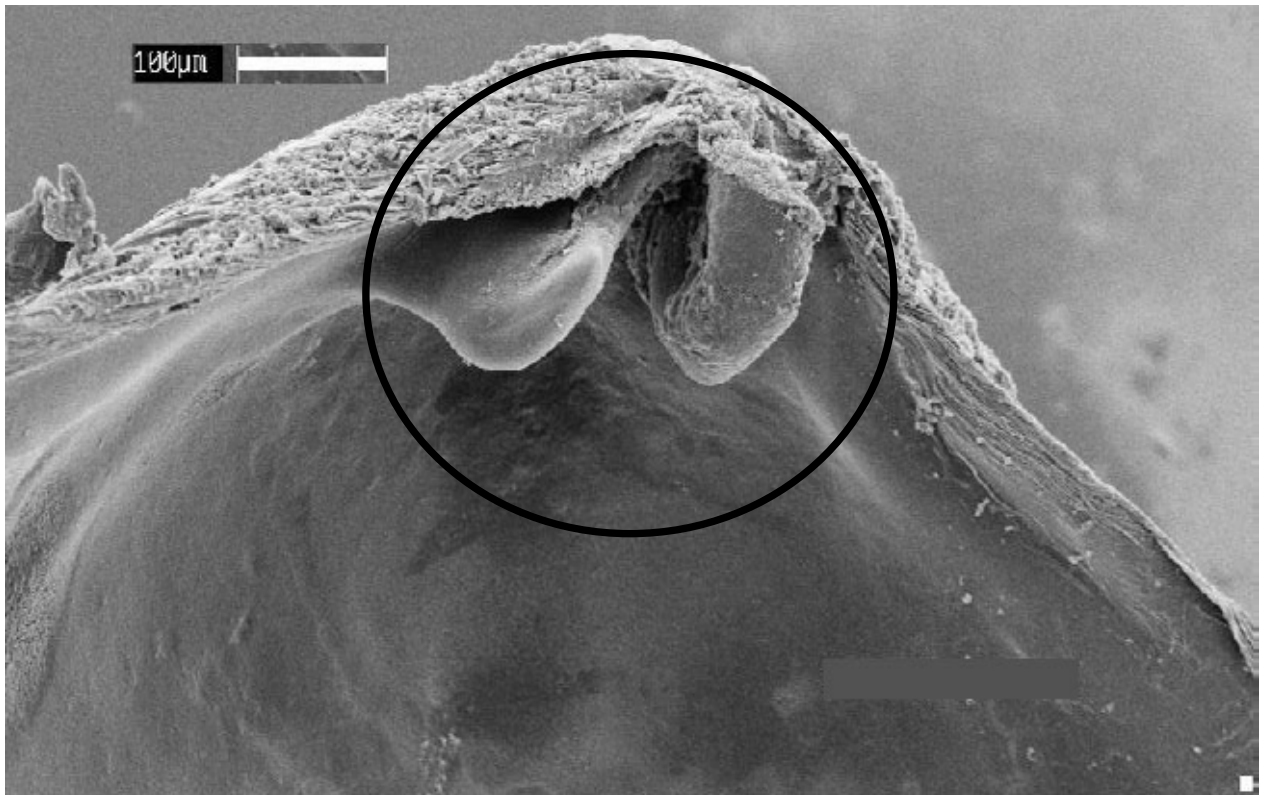


Fig. 15. Valva izquierda. Detalle del ligamento con diente lateral posterior de *Mulinia edulis*.

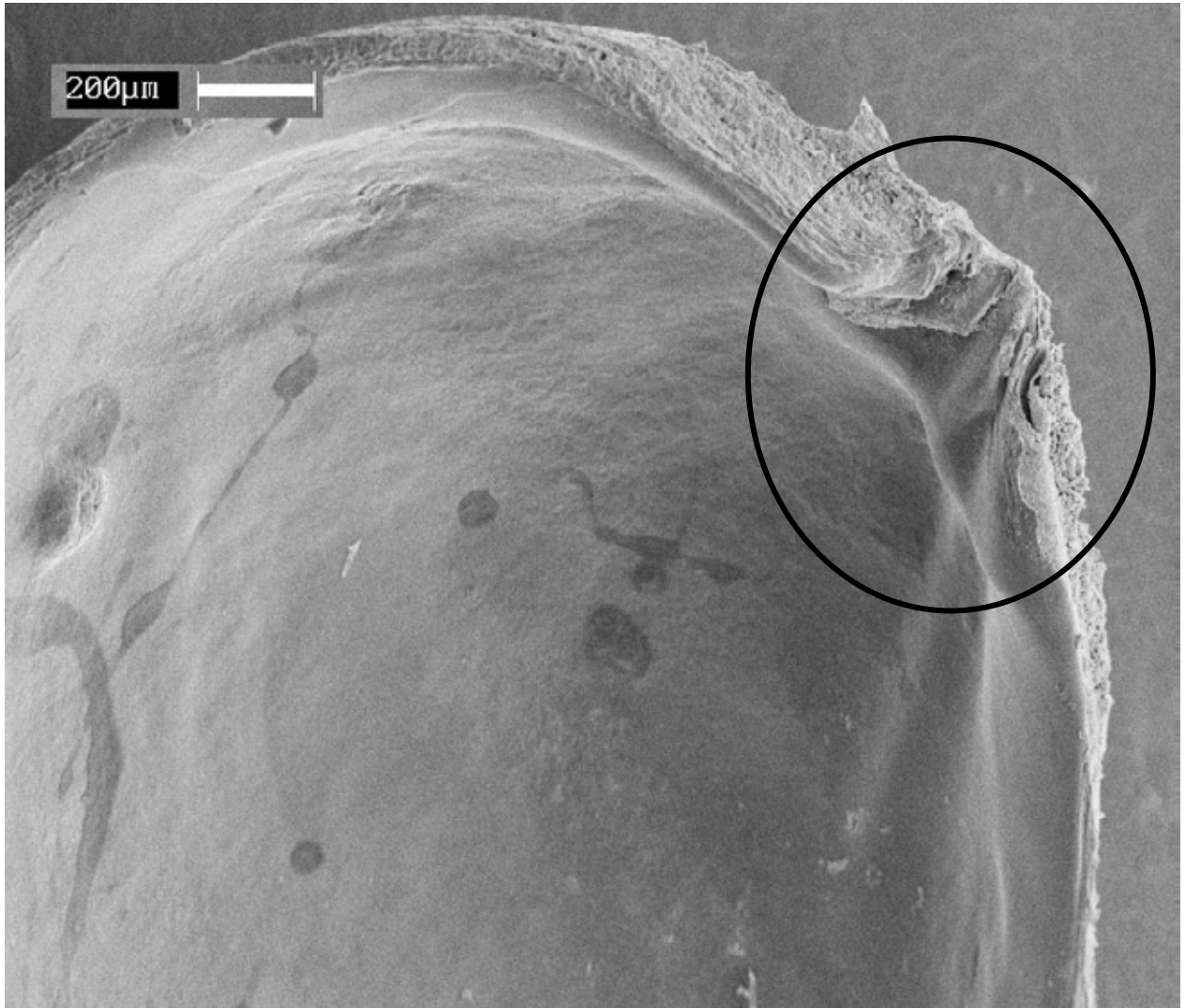


Fig.16. Valva derecha. Detalle del condróforo de *Mulinia edulis*.

6. DISCUSIÓN

La temperatura y salinidad registradas durante el estudio se enmarcan dentro de los valores promedios históricos para Bahía Yaldad, incluso las bajas salinidades en aguas superficiales después de fuertes lluvias, son fenómenos ampliamente conocidos en esta bahía (Winter *et al.* 1981; Navarro & Winter 1982; Stead 1992; Navarro *et al.* 1993; Navarro & Jaramillo 1994; Stead *et al.* 1997; Jaramillo *et al.* 1998) (Fig.5).

El desarrollo gonadal mostrado tanto por hembras como por machos a lo largo del año nos indica claramente la existencia de un ciclo gametogénico sincrónico para ambos sexos. (Fig.6 A, B y C). Durante el año 1997 se realizó un trabajo de histología gonádica (sin seguimiento del I.G.S.) con la misma población de *M. edulis* aquí estudiada, describiéndose un amplio y casi continuo periodo de madurez gonadal durante el año, con el inicio de un nuevo ciclo reproductivo a comienzos de primavera (septiembre) (Avellanal *et al.* 2002). En nuestro caso, también se ha encontrado una población que está madura (o parcialmente desovada) la mayor parte del año, pero que esta vez mostró un claro periodo de reposo durante el invierno (mayo – junio), reiniciando el total de la población su ciclo reproductivo durante el mes de julio para alcanzar el máximo desarrollo gonadal (hembras) durante el periodo noviembre – marzo (Fig.6 C). Esta clase de estacionalidad concuerda con los resultados publicados para otros bivalvos de la zona centro sur de Chile (Chaparro & Winter 1983; Winter *et al.* 1983; Jaramillo *et al.* 1993; Urban & Campos 1994; Urban 1996; Stead *et al.* 1997; Clasing *et al.* 1998; Lardies *et al.* 2001; Stead *et al.* 2002), donde el periodo reproductivo se concentra con mayor intensidad durante los meses de primavera – verano, pero se extiende con leves repuntes hasta otoño.

El amplio periodo de madurez gonadal encontrado en el presente estudio y en el de Avellanal *et al.* (2002), posiblemente tiene su base en la capacidad de *M. edulis* de realizar a través de un proceso de selección pre-ingestivo, una buena selección de partículas cuando existe una alta concentración de seston, logrando separar partículas de bajo contenido orgánico e ingiriendo preferencialmente las con alto contenido de ese material (Velasco & Navarro 2002). Unido a esto, Sastry (1968), nos indica que estando la temperatura por sobre un umbral y existiendo disponibilidad suficiente de alimento se iniciará el desarrollo gonadal en bivalvos. Así en el caso de *M. edulis* tenemos que el desarrollo gonadal se inició en invierno (9°C en agosto 2001 y 9,03°C en junio 2002 (Fig.5)), cuando la temperatura del agua empieza a elevarse y los primeros desoves masivos se produjeron cuando la temperatura se elevó bruscamente y alcanzó

valores de alrededor de 14°C (Fig.5, 6 y 7). Este valor se cita frecuentemente en la literatura como gatillador de los procesos de desove en bivalvos (Sastry 1968; Sastry 1979; Bayne 1984; Stead *et al.* 2002).

En concordancia con lo encontrado en el ciclo de madurez gonádica, el periodo principal de asentamiento también se realiza durante los meses de primavera – verano. (Fig.8 y 10). Si se asume que los reclutas de diciembre (2001) tuvieron igual tasa de crecimiento que aquellos de enero (2002) (Fig.8) (Tabla 1), entonces los primeros asentados deben haber comenzado su vida bentónica en octubre de 2001; así el periodo de asentamiento de *M. edulis* se habría extendido entre octubre de 2001 y febrero de 2002, cuando la temperatura del agua osciló alrededor de los 15°C (13,8°C en noviembre; 16°C en enero) (Fig.5). Esta temperatura promedio ha sido citada para trabajos en ambiente controlado como la ideal para el desarrollo y sobrevivencia de las larvas pelágicas y los reclutas de bivalvos (Fuentes 1988; Olavarría *et al.* 1996; Olave *et al.* 1999). La estacionalidad detectada para el asentamiento concuerda con lo publicado para otros bivalvos de la zona centro sur de Chile y se relacionarían tanto con la temperatura del agua y el hecho que la oferta alimentaria es también marcadamente estacional en el sur de Chile (Chaparro & Winter 1983; Toro & Winter 1983; Winter *et al.* 1983; Jaramillo *et al.* 1993; Navarro *et al.* 1993; Navarro & Jaramillo 1994; Stead *et al.* 1997; Clasing *et al.* 1998; Oyarzún 1998).

El crecimiento de los reclutas de *M. edulis* durante los tres primeros meses de vida bentónica, no se ajusta a la forma de crecimiento descrita por von Bertalanffy, sino a una de tipo Gompertz (Fig.12). Una forma de crecimiento muy similar para los recién asentados fue graficada por Stead (1992) y mencionada por Clasing *et al.* (1994), para *Venus antiqua* del intermareal de Yaldad, sin embargo, ninguno de estos autores ajustó los parámetros de la curva de crecimiento. La escasez de datos publicados, relacionados con el crecimiento durante los primeros meses de vida bentónica no permite realizar otras comparaciones.

El lento crecimiento exhibido por los reclutas el primer mes de vida bentónica, podría deberse a un periodo de adaptación a ese medio; luego los reclutas ya bien adaptados aprovechan al máximo la oferta alimentaria de primavera - verano para posteriormente reflejarse en el plateau de la curva la baja oferta alimentaria del medio en otoño (Fig.12).

La fuerte variación en los valores de la abundancia de los reclutas encontrados en las réplicas, nos permite decir que la distribución de los mismos en el ambiente natural no es homogénea. Futuros muestreos deberían considerar esta situación en su diseño. A pesar de lo

anterior, la mayor parte de los ejemplares recién asentados y reclutas menores que 1,5 mm se presentó en el sector medio (sector C) del intermareal (84,7 % (Fig.9 y 10)) y las pruebas estadísticas concluyeron que este sector, en lo referente a recién asentados hasta reclutas de 1,5 mm, es diferente de los sectores A y B. Este tipo de zonación mostrado podría deberse a la gruesa capa de *G. chilensis* presente en los sectores A y B del intermareal; estos sectores, son fuertemente anóxicos en sus capas superficiales, lo que estaría actuando negativamente sobre los recién asentados, impidiendo que éstos accedan a ambientes oxigenados. También es posible que los filamentos de *G. chilensis* actúen como un verdadero filtro, impidiendo que las larvas de *M. edulis* puedan acceder al sedimento más profundo; este fenómeno ya ha sido descrito por Ólafsson (1988) para *Macoma balthica* y *Mya arenaria* en una bahía de Suecia. Otra posibilidad para explicar la distribución observada en los recién asentados, es que el asentamiento de *M. edulis* estaría siendo determinado por factores hidrodinámicos propios de la planicie intermareal de Yaldad, como ha sido postulado para *Macoma balthica* en las planicies intermareales del mar del norte (Wadden Sea) (Armonies & Hellwig-Armonies 1992) y para *Macoma balthica* y *Cerastoderma edule* (L.) en un estuario del oeste de Holanda (Bouma *et al.* 2001) y para las mismas especies en una playa del este de Escocia (Huxman & Richards 2003).

A principios de otoño la clara zonación de los reclutas (hasta 1,5 mm) desapareció. Ello podría ser consecuencia de un comportamiento activo que retorna a los reclutas a la columna de agua, o lo que es más probable ser llevados pasivamente a esa por factores hidrodinámicos propios de la zona, como son los temporales de otoño e invierno, que resuspenden gran parte del material sedimentado (observaciones propias) y finalmente tener un asentamiento secundario en todo el intermareal medio bajo. A una conclusión similar llegaron Butman (1987) en un trabajo de revisión del tema asentamiento, y Baker & Mann (1997) trabajando en una bahía en Virginia, Estados Unidos. Oyarzún (1998) trabajando en la planicie mareal de Coihuin, detectó por primera vez reclutas mayores de 3 mm de longitud, en los meses de otoño, posterior a los primeros temporales de aquella estación; como hipótesis explicativa sugirió un fenómeno de asentamiento secundario similar a lo ya descrito por Armonies (1992, 1994a, 1994b); Günther (1991, 1992); Beukema (1993); Beukema & de Vlas (1989); Armonies & Helwig-Armonies (1992) para *Cerastoderma edule* y *Macoma balthica*. Además, también podría ser posible que los reclutas (1,5 mm o mayores) de *M. edulis* desarrollen la facultad de realizar metabolismo anaeróbico facultativo, lo que les permitiría soportar periodos sin oxígeno, logrando así

sobrevivir en ambientes anóxicos como lo ha postulado Tarifeño *et al.* (1981) para los adultos de *M. edulis*. La gran cantidad de preguntas sin respuestas relacionadas con el asentamiento y posterior desplazamiento de los reclutas desde el sector medio del intermareal al resto de la planicie, debieran hacer necesario más investigación en el tema.

La abundancia promedio de la población de reclutas de *M. edulis* (< 1,5 mm) muestreada durante los primeros meses de vida fue 2,7 veces superior a la estimada para los reclutas de un tamaño entre 1,5 - 20 mm, y ésta a su vez fue 9,9 veces más grande que la abundancia mostrada por la población de adultos sobre 4 cm. Esto nos permite decir que el 96,3 % de la población detectada como reclutas de tamaños menores a 1,5 mm estaría pereciendo durante el primer año de vida y sólo el 3,7% de los reclutas habrían sobrevivido y fueron suficientes para sustentar a la población adulta de la planicie trabajada.

La identificación de los asentados de *M. edulis* a través de microscopía electrónica resultó sencilla, ya que las fotografías mostraron claramente el condróforo, el ligamento y el fuerte diente lateral posterior (Fig. 13, 14, 15 y 16), caracteres que permitieron identificar inequívocamente a *M. edulis*.

En base a los objetivos propuestos y a los resultados obtenidos durante este estudio se debe aceptar la hipótesis planteada, ya que el asentamiento mostró un claro patrón estacional y ocurrió de preferencia en el sector medio del intermareal.

7. CONCLUSIONES

Mulinia edulis mostró un ciclo reproductivo estacional, iniciándose este durante el invierno y con un periodo de Madurez Total que se extendió principalmente desde noviembre 2001 a febrero 2002.

El periodo de asentamiento también mostró una clara estacionalidad. Así durante enero 2002 se concentró el 85 % del total de recién asentados muestreados, el resto se presentó durante el mes de febrero.

Los recién asentados al igual que los reclutas menores de 1,5 mm fueron encontrados principalmente en el nivel medio del intermareal, mientras que los reclutas mayores que 1,5 mm se encontraron distribuidos en toda la planicie trabajada.

El valor máximo de abundancia de los reclutas ($< 1500 \mu\text{m}$) fue de 595 ind/m^2 (enero 2002), el valor mínimo de $28,3 \text{ ind/m}^2$ (abril 2002) y el promedio de 317 ind/m^2 .

El tamaño de los recién asentados fluctuó entre $200 \mu\text{m}$ y $366,4 \mu\text{m}$, con un promedio de $276,4 \mu\text{m}$.

El crecimiento de los recién asentados dentro de los tres primeros meses de vida bentónica puede ser asimilado a una curva de Gompertz y es descrito por la ecuación:

$$Y = 2,643 \times 10^{14} * 1,0346 \times 10^{-12} 0,988866^{\frac{x}{x}}$$

8. BIBLIOGRAFÍA

- Armonies, W. 1992. Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83: 197-206.
- Armonies, W. 1994a. Turnover of post-larval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgol. Meeresunters.* 48: 291-297.
- Armonies, W. 1994b. Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: a review. *Helgol. Meeresunters.* 48: 299-320.
- Armonies, W. & M. Hellwig-Armonies. 1992. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Neth. J. Sea. Res.* 29: 371-378.
- Avellanal, M.H.; E. Jaramillo; E. Clasing; P. Quijón & H. Contreras. 2002. Reproductive Cycle of the Bivalves *Ensis macha* (Molina, 1782) (Solenidae), *Tagelus donbeii* (Lamarck, 1818) (Solecurtidae), and *Mulinia edulis* (King, 1831) (Mactridae) in Southern Chile. *The Veliger* 45(1): 33-44.
- Baker, P. & R. Mann. 1997. The postlarval phase bivalve mollusks: a review of functional ecology and new records of postlarval drifting of Chesapeake Bay bivalves. *Bull. Mar. Sci.* 61: 409-430.
- Bayne, B.L. 1984. Aspects of reproductive behavior within species bivalve molluscs. *Advanced in invertebrates Reproduction.* 3: 357-366.
- Beukema, J.J. 1993. Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea. *Helgol. Meeresunters.* 47: 287-304.
- Beukema, J.J. & J. de Vlas. 1989. Tidal-current transport of thread-drifting juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52: 193-200.
- Bouma, H.; J.M.C. Duiker; P.P. de Vries; P.M.J. Herman & W.J. Wolff. 2001. Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *Journal of Sea Research.* 45: 79-93.

- Brousseau, D. 1995. Gametogenesis and spawning in intertidal oysters (*Crassostrea virginica*) from Western Long Island Sound. *Journal of Shellfish Research* 14: 483 – 487.
- Butman, C.A. 1987. Larval Settlement of soft-sediment invertebrates: the special scales of pattern explained by active habitat selection and emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 25: 113-165.
- Chaparro, O.R. & J.E. Winter. 1983. Efectos de una oferta alimentaria en *Mytilus chilensis* sobre el crecimiento, reproducción y standing stock en la mitilicultura de Yaldad (Chiloé, sur de Chile). *Mens Asoc. Latinoam. Acuicult.* 5(2): 203-214.
- 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. Stead. 1998. Alimentación suspensívora – detritívora en bivalvos de la infauna: una estrategia dual para optimizar el aprovechamiento de la oferta alimentaria. Informe Final Proyecto Fondecyt 1951202. 132 pp.
- Coan, E.V.; P.V. Scott & F.R. Bernard. 2000. Bivalve Seashell of Western North America. The Santa Barbara Museum of Natural History. 763 pp.
- Connell, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs postsettlement mortality in rocky intertidal communities. *J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 93: 11-45.
- Fuentes, I.F. 1988. Desarrollo y morfología externa comparada de larvas y post-larvas de *Mesodesma donacium* y *Mulinia* sp. (Bivalvia: Mastracea) cultivadas en laboratorio. Tesis Universidad del Norte. 43 pp + 8 Tablas, 28 Figuras y 4 Gráficos.
- Folk, R. 1980. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill Publ. & Co., Austin, Texas, 182 pp.
- Günther, C-P. 1991. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76: 73-79

- Günther, C-P. 1992. Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 159: 203-215.
- Huxman, M. & M. Richards. 2003. Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol. 288: 279-293.
- Jaramillo, R.; J. Winter; J. Valencia & A. Rivera. 1993. Gametogenic cycle of the Chiloe scallop (*Chlamys amandi*). Journal of Shellfish Research. 12(1): 59-64.
- Jaramillo, E.; E Clasing; M. Avellanal; P. Quijón; H. Contreras; P. Rubilar & G Jerez. 1998. Estudio biológico pesquero de los recursos almeja, navajuela y huepo en la VIII y X regiones. Informe Final Proyecto FIP N° 96 – 46. 106 pp + 44 figuras + anexos.
- Keough, M.J. & B.J. Downes. 1982. Recruitment of marine invertebrates: The role of active larval choices and early mortality. Oceanologia. 54: 348-352.
- Lardies, M.A.; E. Clasing; J.M. Navarro & R.A. Stead. 2001. Effects of environmental variables on burial depth of two infaunal bivalves inhabiting a tidal in southern Chile. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 81: 809-816.
- Navarro, J.M. & J.E. Winter. 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. Marine Biology. 67: 255-266.
- Navarro, J.M.; E. Clasing; G. Urrutia; G. Asencio; R. Stead & C. Herrera. 1993. Biochemical composition and nutritive value of suspended particulate matter over a tidal flat of southern Chile. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 37: 59-73.
- Navarro, J.M. & R. Jaramillo. 1994. Evaluación de la oferta alimentaria natural disponible a organismos filtradores de la Bahía de Yaldad (43°08';73°44'), sur de Chile. Rev. Biol. Mar., Valparaíso. 29(1): 57-75.
- Ólafsson, E.B. 1988. Inhibition of larval settlement to a soft bottom benthic community by drifting algal mats: an experimental test. Marine Biology. 97: 571-574.
- Olavarria, E.; A. Farias & I. Uriarte. 1992. Morfología y tasas de crecimiento larvario y postlarvario de los bivalvos *Venus antiqua* (King & Broderip, 1835) y

- Gari solida* (Gray, 1828) cultivados en laboratorio. Rev. Biol. Mar.. Valparaíso, 31(2): 107-116.
- Olave, S.; I. Lépez & E. Bustos. 1999. La navaja en la VII Región: Producción de semillas de navaja (*Ensis macha*) en sistema controlado. Documento N° 2 Fondef D96/1095. Universidad de Concepción – Instituto de Fomento Pesquero. 16 pp.
- Osorio, C. 2002. Moluscos marinos de importancia económica de Chile: guía para su identificación. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Oyarzún, M.A. 1998. Variación Espacio – Temporal del Reclutamiento de Cuatro Especies de Bivalvos en la Planicie Mareal de Coihuin, Puerto Montt. Tesis Universidad Austral de Chile. 62 pp.
- Peredo, S.; E. Parada & I. Valdebenito. 1987. Gametogenesis and reproductive cycle of the surfclam *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Bivalvia, Mesodesmatidae) at Queule Beach, Southern Chile. The Veliger 30: 55–68.
- Sastry, A.N. 1968. The relationships among food, temperature, and gonad development of the bay scallops *Aequipecten irradians* Lamarck. Physiological Zoölogy 41(1): 44-53.
- Sastry, A. N. 1979. Pelecypoda (excluding Ostridae). In reproduction of marine invertebrates (ed. A.C. Giese and J.S. Parse). New York: Academic Press. 113- 292
- Snelgrove, P.V.R.; J. Grant & C.A. Pilditch. 1999. Habitat selection and adult-larvae interactions in settling larvae of soft-shell clam *Mya arenaria*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 182: 149-159.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1981. Biometry. Segunda Edición W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Stead, R.A. 1992. Asentamiento de *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneridae) en el intermareal arenoso de Bahía Yaldad, Chiloé. Tesis Universidad Austral de Chile. 48 pp.

- Stead, R.A.; E. Clasing; J.M. Navarro & G. Asencio. 1997. Reproductive cycle and cohort formation of *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneridae) in the intertidal zone of southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 181-190.
- Stead, R.A.; E. Clasing; M.A. Lardies; L.P. Arratia; G. Urrutia & O. Garrido. 2002. The significance of contrasting feeding strategies on the reproductive cycle in two coexisting tellinacean bivalves. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 82: 443-453.
- Tarifeño, E.; G. Toledo; A. Troncoso & M. Rojas. 1981. Fisiología ecológica de la almeja *Mulinia edulis* (Bivalvia, Mactridae). *Resúmenes Jornadas Ciencias del Mar*. Pag 76.
- Urban, H-J. 1996. Population dynamics of the bivalves *Venus antiqua*, *Tagelus dombeii*, and *Ensis macha* from Chile at 36° S. *Journal of Shellfish Research*. 15: 719-727.
- Urban, H-J & B. Campos. 1994. Population dynamics of the bivalves *Gari solida*, *Semele solida* and *Protothaca Thaca* from a small bay in Chile at 36° S. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 115: 93-102.
- Velasco, L.A. & J.M. Navarro. 2002. Feeding physiology of infaunal (*Mulinia edulis*) and epifaunal (*Mytilus chilensis*) bivalves under a wide range of concentrations and qualities of seston. *Mar Ecol Prog Ser.* 240: 143-155.
- Winter, J. E.; J. Navarro; C. Roman & O. Chaparro. 1981. Programa de explotación de mitilidos. Investigación científica básica. Primera parte. CORFO – UACH. AP 81/39.
- Winter, J.E.; C.S. Gallardo; J.Araya; J.E. Toro & A. Gleisner. 1983. Estudios en la Ostricultura Quempillén, un estuario del sur de Chile. Parte II. La influencia de los factores ambientales sobre el crecimiento y los periodos de reproducción en *Ostrea chilensis*. *Mems. Asoc. Latinoam. Acuicult.* 5(2): 145-159.

9. ANEXOS

Tabla 5. Resumen del análisis a posteriori de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas ($< 1500 \mu\text{m}$) de *Mulinia edulis* para los distintos meses trabajados.

Método 95.0 %	Recuento	Tukey	Grupos Homogéneos
Promedio			
Enero	3	2,19808	X
Febrero	3	2,07602	X
Marzo	2	2,03209	X
Abril	1	1,69278	X

Contraste	Diferencias	Limites +/-
Enero - Febrero	0,122061	0,7723354
Enero - Marzo	0,16599	0,863518
Enero – Abril	0,505299	1,09227
Febrero – Marzo	0,0439292	0,863518
Febrero – Abril	0,383238	1,09227
Marzo – Abril	0,339309	1,15853

Tabla 6. Resumen del análisis a posteriori de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas (1,5 – 20 mm) de *Mulinia edulis* para los distintos sectores trabajados.

Método 95.0 %	Recuento	Tukey Promedio	Grupos Homogéneos
Sector C	4	27,2218	X
Sector B	6	33,0265	X
Sector A	6	81,0587	X
Contraste		Diferencias	Limites +/-
Sectores A - B		48,0322	85,9726
Sectores A – C		53,8369	96,1203
Sectores B – C		5,801475	96,1203

Tabla 7. Resumen del análisis a posteriori de Tukey de las abundancias poblacionales de reclutas (1,5 – 20 mm) de *Mulinia edulis* para los distintos meses trabajados.

Método 95.0 %	Recuento	Tukey Promedio	Grupos Homogéneos
Enero	2	96,7197	X
Febrero	3	65,5517	X
Marzo	2	64,7217	X
Abril	3	47,4033	X
Mayo	3	25,5467	X
Junio	1	24,2806	X
Julio	2	5,49272	X

Contraste	Diferencias	Limites +/-
Enero – Febrero	71,1731	183,685
Enero – Marzo	31,998	201,217
Enero – Abril	31,1681	183,685
Enero – Mayo	49,3164	183,685
Enero – Junio	91,227	201,217
Enero – Julio	72,4392	246,439
Febrero – Marzo	-39,1751	183,685
Febrero – Abril	-40,005	164,293
Febrero – Mayo	-21,8567	164,293
Febrero – Junio	20,0539	183,685
Febrero – Julio	1,26611	232,345
Marzo – Abril	-0,82994	183,685
Marzo – Mayo	17,3184	183,685
Marzo – Junio	59,229	201,217
Marzo – Julio	40,4412	246,439
Abril – Mayo	18,1483	164,293
Abril – Junio	60,0589	183,685
Abril – Julio	41,2711	232,345
Mayo – Junio	41,9106	183,685
Mayo – Julio	23,1228	232,345
Junio – Julio	-18,7878	246,439

10. AGRADECIMIENTOS

- A mi profesora y amiga, Dra. Elena Clasing, por la amistad y los consejos y guía que me dio cuando más los necesitaba, por todo el apoyo que me brindó a lo largo de mi carrera universitaria, por la confianza que depositó en mí, por las oportunidades que me dio para poder convertirme en profesional.
- Al Dr. Orlado Garrido, por toda la ayuda y consejos brindados durante la ejecución de la tesis, tanto en las preparaciones de frotis, como en las de microscopía electrónica.
- Al profesor Juan Carlos Miranda, por la ayuda y consejos dados para el desarrollo de la parte estadística de la tesis sin la cual no podría haberse concluido nunca.
- A M. Cs. Juan Zamorano, por su ayuda y consejos a lo largo de mi carrera y por ser profesor informante en mi tesis.
- Al Dr. Carlos Jara quien amablemente se ofreció para corregir y calificar la tesis además del examen de grado. Gracias por sus correcciones que ayudaron muchísimo a que este trabajo saliera mejor.
- Al Sr. Ricardo Silva por sus consejos y paciencia en la toma de fotos de microscopía electrónica.
- Al profesor Luis Ojeda, por su ayuda en la parte estadística.
- A la Dra. Bernardita Campos, por su ayuda y sus consejos desinteresados.
- A Gladys Asencio, por su ayuda, consejos y su optimismo que supo inculcar en mí.
- Al Instituto y la Escuela de Biología Marina y todos sus profesores, ayudantes y funcionarios que me apoyaron y me ayudaron durante mi carrera. En especial al Dr. Jorge Navarro, Dr. Oscar Chaparro, Dr. Carlos Bertrán, Dr. Mario Pino, Dr. Germán Pequeño, Sr. Carlos Püschel, Sra. Oriana Carvajal y Sra. Rosa Assef.
- A todos los que me han hecho reír y han compartido gratas experiencias. Especialmente a Rosella Olate, Johanna Ojeda, Carolina Zagal, Leonardo Gallegos y Anabel Yánez. Por la amistad, consejos, apoyo en los buenos y malos momentos.
- A la Dirección de Investigación y Desarrollo por el financiamiento otorgado (Proy.DID 200115).