



**Universidad Austral de Chile**

---

**Facultad de Ciencias  
Escuela de Biología Marina**

**PROFESOR PATROCINANTE  
DR. CARLOS BERTRÁN V.  
INSTITUTO DE ZOOLOGÍA “ERNST F.  
KILLIAN”  
FACULTAD DE CIENCIAS**

**PROFESOR CO-PATROCINANTE:  
DR. OSCAR CHAPARRO T.  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA MARINA  
“JÜRGEN WINTER”  
FACULTAD DE CIENCIAS**

**“ASPECTOS MORFOLÓGICOS, REPRODUCTIVOS Y DESARROLLO LARVAL DE  
*Prionospio patagonica* (Augener, 1923) Y *Prionospio orensanzi* (Blake, 1983),  
(Polychaeta:Spionidae), PRESENTES EN EL SUR DE CHILE”**

**Tesis de Grado presentada como  
parte de los requisitos para optar  
al Título de Biólogo Marino.**

**MAURICIO JAVIER DÍAZ JARAMILLO  
VALDIVIA – CHILE**

**2004**

*Ya no me queda nada por decir  
Todo lo que tenía que decir  
Ha sido dicho no sé cuántas veces*

**Nicanor Parra**

## **Agradecimientos**

A mi Padre y mis hermanas por el apoyo y la confianza en este proceso (sobretudo la paciencia). Muy especialmente a mi Madre que aunque ya no se encuentre con nosotros, fue y ha sido la principal gestora para el término de esta importante etapa en la vida.

Al profesor Carlos Bertrán, por su incondicional apoyo en esta tarea, asimismo a los profesores Oscar Chaparro y Juan Zamorano por la valoración de este trabajo.

Al Dr. Vasily Radachevsky, un enorme agradecimiento por el conocimiento adquirido y las dudas despejadas en este trabajo.

Al Dr. Ian Pechenick, por su apoyo en ecología larval y su aporte en la discusión.

A mis compañeros de carrera, sobretudo a don César Cárdenas por su valiosa colaboración en este trabajo.

A mis amigos y compañeros de banda, en donde hemos podido postular que el rock y la ciencia pueden compatibilizar.....yeahhhhhhhh.

A la gente del instituto de Zoología, por la cordialidad y colaboración.

## Índice

Índice de figuras	VI
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Hipótesis de trabajo	11
Objetivo general	11
Objetivos específicos	11
Materiales y Métodos	13
Resultados	15
<i>Prionospio patagonica</i>	15
Características generales	15
Características reproductivas y gametos	17
Desarrollo larval	18
Larva de 2 segmentos	18
Larva de 4 segmentos	19
Larva de 5 segmentos	20
Larva de 6 segmentos	20
Larva de 7 segmentos	21
Larva de 12 segmentos	22
Etapa bentónica	23
Madurez sexual y ocurrencia en el plancton	23
Observaciones	24
<i>Prionospio orensanzi</i>	25
Características generales	25
Características reproductivas y gametos	26
Desarrollo larval	27
Larva de 14 segmentos	27

Larva de 22 segmentos	28
Larva de 25 segmentos	29
Larva de 28 segmentos	30
Etapas bentónicas	31
Madurez sexual y ocurrencia en el plancton	31
Observaciones	32
Discusión	33
Conclusiones	41
Literatura citada	42

## Índice de figuras

**Figura 1.** Mapa de la bahía de Corral ( $39^{\circ} 50' 52''$  S;  $73^{\circ} 27' 38''$  W) y estuario del río Valdivia ( $39^{\circ} 50' 22''$  S;  $73^{\circ} 16' 06''$  W), X región, Chile.

**Figura 2.** Morfología y nomenclatura de una larva del género *Prionospio*, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral. **pr**, prostomio; **per**, peristomio; **ca**, cilios apicales; **on**, órgano nocal; **car**, carúncula; **br**, branquias; **no**, notopodio; **ne**, neuropodio; **pa**, palpos; **cp**, “ciliated pit”; **ve**, vestíbulo; **ge**, ganchos encapuchados; **ql**, quetas larvales; **qa**, quetas adultas; **pig**, pigidio.

**Figura 3.** *Prionospio patagonica*. **A**, extremo anterior y posterior de un adulto; **B**, ganchos encapuchados; **C**, espinas ventrales de consistencia granulada (escala **A** = 500  $\mu\text{m}$ ; **B** = 30  $\mu\text{m}$ ; **C** = 30  $\mu\text{m}$  ).

**Figura 4.** *Prionospio patagonica*. Relación entre el número total de segmentos y el número de segmentos fértiles en **(A)** machos y **(B)** hembras.

**Figura 5.** *Prionospio patagonica*. Relación entre el número total de segmentos y el número del primer segmento fértil en **(A)** machos y **(B)** hembras.

**Figura 6.** *Prionospio patagonica*. **A**, tétradas de espermatídas; **B**, esquema de un ect-acuaspermio, **f**, flagelo; **pm**, pieza media; **n**, núcleo; **ac**, acrosoma (escala **A** = 15  $\mu\text{m}$ ; **B** = 5  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 7.** *Prionospio patagonica*. **A**, segmentos fértiles (**sf**) de una hembra; **B**, ovocito (escala **A** = 500  $\mu\text{m}$ ; **B** = 50  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 8.** *Prionospio patagonica*. Larva de 2 segmentos (escala = 50  $\mu\text{m}$ )

**Figura 9.** *Prionospio patagonica*. Larva de 2 segmentos, (**A**) vista dorsal, (**B**) vista ventral (escala = 100  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 10.** *Prionospio patagonica*. Larva de 4 segmentos, (**A**) vista dorsal, (**B**) vista ventral (escala = 100  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 11.** *Prionospio patagonica*. Larva de 5 segmentos, (**A**) vista dorsal, (**B**) vista ventral (escala = 100  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 12.** *Prionospio patagonica*. Larva de 6 segmentos, (**A**) vista dorsal, (**B**) vista ventral (escala = 100  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 13.** *Prionospio patagonica*. Larva de 7 segmentos, (**A**) vista dorsal, (**B**) vista ventral (escala = 100  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 14.** *Prionospio patagonica*. Larva de 12 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 150  $\mu$ m).

**Figura 15.** *Prionospio patagonica*. Larva de 12 segmentos (escala = 250  $\mu$ m).

**Figura 16.** *Prionospio patagonica*. Relación entre el número total de segmentos y la longitud de larvas.

**Figura 17.** *Prionospio orensanzi*. **A**, extremo anterior y posterior de un adulto; **B**, ganchos encapuchados; **C**, espinas ventrales de consistencia granulada (escala **A** = 500  $\mu$ m; **B** = 15  $\mu$ m; **C** = 15  $\mu$ m ).

**Figura 18.** *Prionospio orensanzi*. **A**, ganchos encapuchados dorsales y ventrales (**ge**), quetas de consistencia granulada ventrales (**qg**); **B**, espermatozoides (**esperm**) y duplas de espermatoцитos (**esp**); **C**, esquema de un ect-acuaspermio, **f**, flagelo; **pm**, pieza media; **n**, núcleo; **ac**, acrosoma (escala **A** = 500  $\mu$ m; **B** = 20  $\mu$ m; **C** = 5  $\mu$ m).

**Figura 19.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 14 segmentos (escala = 250  $\mu$ m).

**Figura 20.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 14 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu$ m).



**Figura 21.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 22 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 22.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 25 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 23.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 28 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 24.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 28 segmentos (escala = 500  $\mu\text{m}$ ).

**Figura 25.** *Prionospio orensanzi*. Relación entre el número total de segmentos y la longitud de larvas.

## Resumen

Se describe los principales aspectos morfológicos, reproductivos y de desarrollo larval de dos especies del género *Prionospio*, a partir de material colectado en la bahía de Corral y estuario del río Valdivia. *Prionospio patagonica* es un habitante común de fondos blandos, observándose principalmente al interior de los estuarios del Pacífico suroriental. A diferencia de descripciones morfológicas anteriores, esta especie presenta dos pares de ojos y no se observa una capa interna en sus ganchos encapuchados. La madurez sexual de estas especies, se produce a partir de los primeros meses de primavera, en donde se pueden encontrar hembras y machos con segmentos gametogénicos, aproximadamente a partir de individuos con más de 50 segmentos. Los gametos se desarrollan desde los segmentos 21-27 al 51-111 en hembras, mientras que en machos se desarrollan desde el 22-25 al 41-101. La espermatogénesis ocurre principalmente en la cavidad celómica. Los espermatozoides son de tipo ect-acuaspermio, relacionados con la fertilización externa. Los ovocitos observados presentan un diámetro más bien homogéneo de 87  $\mu\text{m}$ , por lo que se infiere una ovogénesis sincrónica, relacionada igualmente con procesos de fertilización en la masa de agua. Se observa un gran número de larvas de esta especie, en dos distintos periodos dentro de la estación cálida. Fue posible observar larvas pelágicas desde 2 segmentos hasta el estadio de 6-7 segmentos. Luego esta se asienta, para completar el desarrollo de estructuras adultas, principalmente el desarrollo de branquias, en el sedimento. Las larvas de esta especie se caracterizan por presentar en los estadios tempranos, solamente un par de ojos, más un ojo ubicado en posición media derecha, pigmentación café-amarillenta en la región media del cuerpo y la presencia de el complejo “ciliated-pit” en la región ventral. *Prionospio orensazi*, es un habitante de fondos blandos, descrito recientemente en las costas del estrecho de Magallanes y extendiendo su distribución hacia el centro sur de Chile. A diferencia de descripciones morfológicas anteriores, en esta especie se identificó presenta ciliatura en los costados de los segmentos 5-6. Fue posible observar individuos con segmentos gametogénicos al final de la primavera, presentándose en hembras desde el 21 al 51-55 y en machos desde el 18-23 al 36-54. Al igual que la especie anterior, presenta espermatozoides del tipo ect-acuaspermio y ovocitos con un diámetro más bien homogéneo de 110  $\mu\text{m}$ . Al igual que en individuos adultos, no fue posible observar un gran número de larvas en el plancton, presentando igualmente 2 periodos dentro de la estación cálida. Las larvas de esta especie se asientan en estadios mayores a los 28 segmentos, en donde el gran parte de la formación de estructuras adultas, se lleva a cabo en la columna de agua. Dados estos antecedentes se puede deducir diferencias en el tiempo de permanencia en la masa de agua, lo que podría influenciar los patrones de dispersión de estas 2 especies.

## Summary

The main morphological, reproductive and larval development aspects of two species of the *Prionospio* genus were described based on material collected in the bay of Corral and estuary of the Valdivia river. *Prionospio patagonica* is a common habitant of soft sediments, being observed mainly at the interior of the estuaries of the south eastern Pacific. Contrary to previous morphological descriptions, this species presents two pairs of eyes and an internal layer is not observed in its hooded hooks. The sexual maturity, takes place starting from the first months of spring, where females and males can be seen with gametogenical segments, beginning, approximately in individuals with more than 50 segments. The gametes are developed from the segments 21-27 to the 51-111 in females, while in males they are developed from the 22-25 to the 41-101. The espermatogenesis happens mainly in the celomic cavity. The sperms are ect-aquasperm type, related with external fertilization. The ovocytes observed presented a homogeneous diameter of 87  $\mu\text{m}$ , from which it is inferred a synchronous ovogenesis, related with fertilization processes in the water mass. A great number of larvaes of this species are observed, in two different periods inside the warm season. It was possible to observe pelagic larvaes from 2 segments to the stadium of 6-7 segments. Then this settles in the sediment, to complete the development of mature structures, mainly the development of branchiaes. The larvaes of this species are characterized by the presence in the early stadiums, only one pair of eyes, and one eye located in middle right position, brown-yellowish pigmentation in the middle region of the body and the presence of the "ciliated-pit" complex on the ventral region. *Prionospio orensazi*, is an inhabitant of soft sediments, described recently in the coasts of the Magallanes strait and extending its distribution towards the South center of Chile. Contrary to previous morphological descriptions for this species, it was identified a ciliation present in the sides of the segments 5-6. It was possible to observe individuals with gametogenic segments at the end of the spring, being found in females from the 21 to the 51-55 segments and in males from the 18-23 until 36-54 segments. As in the previous species, it presents the ect-aquasperm sperms type and ovocytes with a homogeneous diameter of 110  $\mu\text{m}$ . As in mature individuals, it was not possible to observe a great number of larvaes in the plankton, presenting equally 2 periods during the warm season. The larvaes of this species settles in stage over 28 segments, where the main formation of adults structures takes place in the water column. With these antecedents, differences in the time of permanency in the mass of water can be deduced, which could influence the dispersion patterns of these 2 species.

## Introducción

Los poliquetos constituyen un importante grupo dentro de los animales marinos bentónicos. Por lo general son los organismos más abundantes en número de especies e individuos en las comunidades macrobentónicas de fondos blandos. Aunque la mayoría son marinos, algunas especies viven en aguas salobres sobre todo en los estuarios (Rozbaczylo, 1985). Asimismo se encuentran en todas las profundidades y sobre todo tipo de fondos, siendo especialmente abundantes en las zonas de mareas (Rozbaczylo, 1980).

La familia Spionidae corresponde a uno de los grupos más extensos y comunes de poliquetos bentónicos, encontrándose principalmente en zonas intermareales. También, algunas de las especies han sido descritas habitando chimeneas hidrotermales (Blake & Maciolek, 1992). A menudo, se encuentran entre los poliquetos más abundantes de los fondos blandos marinos de zonas someras (Blake & Kudenov, 1978; Carrasco, 1974; Johnson, 1984; Rozbaczylo & Salgado, 1993), y suelen ser un componente importante en hábitat de fango y arena, donde frecuentemente forman una densa maraña de tubos que sirven para estabilizar el sedimento, además de servir como refugio para otros organismos asentados (Blake, 1996). Esta Familia tiene distribución mundial y muchas de sus especies son consideradas cosmopolitas. Está representada en todo el mundo por 32 géneros y más de 320 especies (Pettibone, 1982). En aguas del pacífico suroriental frente a Chile y en la región antártica chilena, se han descrito más de 30 especies, (Rozbaczylo, 1985).

Dentro de esta familia, Blake (1996), establece dos grupos, de acuerdo a características reproductivas que poseen en común. El primer grupo, que incluye los géneros *Spio*, *Microspio*, *Pygospio* y el complejo *Polydora*, presenta nefridios modificados, receptáculos seminales en hembras, huevos con delgadas membranas, espermios del tipo modificado u aberrante y una fertilización interna. El segundo grupo incluye los géneros *Laonice*, *Spiophanes*, *Malacoceros*, *Rynchospio*, *Dispio*, *Scoelelepis*, *Aonides* y el complejo *Prionospio*, los cuales presentan un nefridio simple, huevos con una gruesa membrana, espermios del tipo primitivo y fertilización externa.

El complejo *Prionospio* (Malgren, 1867), con aproximadamente 100 especies descritas (Sigvaldadóttir, 1998), incluye especies muy comunes entre los poliquetos y están presentes en todo tipo de fondos blandos (Fauchald, 1977). El complejo *Prionospio* ha tenido una serie de revisiones en cuanto a los géneros que lo componen (Foster, 1971; Blake & Kudenov, 1978; Light, 1978; Macioleck, 1981a, b, 1985). Estudios recientes, basados en análisis cladísticos, establecen que este complejo lo componen los géneros *Prionospio*, *Paraprionospio*, *Orthoprionospio*, *Aurospio*, *Lauribellius* y *Streblospio* (Sigvaldadóttir, 1998).

Como características morfológicas generales, el complejo *Prionospio* presenta un cuerpo cilíndrico y delgado, branquias de diferentes formas (simples, pinadas o aplanadas) ubicadas dorsalmente, un prostomio relativamente simple, el cual, usualmente presenta ojos con pigmentación roja, ganchos encapuchados

multidentados, tanto en el noto como en el neuropodio y una bien desarrollada lamela parapodial anterior.

Los poliquetos muestran una extraordinaria diversidad de modos reproductivos (Schroeder & Hermans, 1975). La familia Spionidae es una de las más estudiadas en términos de reproducción y desarrollo larval, gracias a que muchas de sus especies son fácilmente accesibles, debido a que se encuentran principalmente en ambientes costeros (Blake & Arnofsky, 1999). Entre las principales revisiones de las diferentes especies que componen esta familia, en cuanto a características reproductivas y desarrollo larval se refiere, destacan entre otros, los trabajos de Wilson (1928), Thorson (1946), Hannerz (1956), Blake (1969) y Blake & Woodward (1975).

Muchas de las especies de espionidos tienden a poseer una periodicidad estacional en sus procesos reproductivos (Simon, 1967; Blake, 1969, 1996; Blake & Kudenov, 1981; Bochert & Bick, 1995), concentrándose especialmente durante épocas con altas temperaturas (Blake, 1969; Levin, 1984; Levin & Creed, 1986; Sato-Okoshi *et al.* 1990). Comúnmente, estas especies son politélicas, siendo capaces de reproducirse más de una vez durante la estación estival. Sin embargo, en esta familia existe un número importante de especies que presentan monotelia, es decir, el individuo presenta periodos reproductivos únicos dentro de la estación reproductiva (Olive & Clark, 1978; Gudmunsson, 1985).

En la familia Spionidae, Blake y Arnofsky (1999) han identificado la existencia de 3 tipos de huevos. Primeramente un tipo de huevo con una membrana gruesa, comúnmente bastante ornamentada, que se asemeja a una colmena que contiene numerosas y prominentes vesículas. Este tipo de huevo se encuentra asociado principalmente a larvas con desarrollo lecitotrófico. El segundo tipo, presenta igualmente una gruesa membrana, probablemente formada por numerosas capas satinadas y reticuladas que carecen de vesículas. Por último, el tercer tipo, presenta una simple y delgada membrana, carente de vesículas membranosas. Los dos últimos tipos, se asocian a larvas con desarrollo planctotrófico y son de menor tamaño que los huevos asociados a un desarrollo directo (Levin & Bridges, 1995).

La espermatogénesis puede transcurrir dentro de la cavidad celómica, o bien puede transcurrir dentro de testículos (epitelio celómico) hasta el término de la gametogénesis (Olive, 1983). En esta familia se pueden distinguir principalmente 3 tipos espermios. El primer tipo se conoce como “ect-acuaspermio” y se presenta en especies que emiten los espermios directamente a la masa de agua y poseen una fertilización externa. El segundo denominado “ent-acuaspermio”, corresponde a un tipo de espermio, que nada en la columna de agua, pero que no tiene fertilización externa. El tercer tipo corresponde al tipo “introespermio”, y está presente en especies que transfieren los espermios directamente desde el macho a la hembra (Rice, 1992). Este tipo de espermio, se ha descrito en términos de “aberrante” o “modificado”, el cual comúnmente se encuentra almacenado en espermatóforos (Söderström, 1920; Rice & Reish, 1976). Por otro lado, se ha establecido que la adaptabilidad a la fertilización

externa del tipo ect-acuaspermio, es propia de un tipo primitivo de espermio en los metazoos (Franzén, 1956, 1977; Franzén & Rice 1988; Rice, 1992).

La morfología de los espermios en espionidos ha sido documentada para más de 30 especies (Rouse, 1999; Blake & Arnofsky, 1999). A diferencia del “intro-espermio”, que presenta una forma principalmente elongada (Blake & Arnofsky, 1999), la estructura del “ect-acuaspermio” es principalmente cilíndrica e incluye primeramente un acrosoma pequeño que se encuentra en la parte anterior del núcleo, el que a su vez puede ser esférico u ovoide; lo sigue una pieza media que contiene 4 mitocondrias que rodean 2 centriolos y finalmente un flagelo libre (Rouse, 1988; Bochert, 1996).

Hannerz (1956) describió tres modos principales de reproducción en Spionidae: I. Desarrollo completamente pelágico, II. Desarrollo completo o parcial en estructuras producidas por la hembra y III. Incubación en el cuerpo de la hembra. Las especies pertenecientes al complejo *Prionospio* se encuentran dentro de la primera categoría, con gametos liberados directamente a la masa de agua para el posterior proceso de fertilización.

A excepción del género *Streblospio*, las especies pertenecientes a este complejo comparten una serie de características a nivel de huevos y larvas. Los huevos carecen de vesículas en las membranas; si bien esta última es de característica gruesa, no presenta forma de colmena. La larva es larga, delgada y posee numerosos segmentos; además, pueden presentar patrones de pigmentación, organización ciliar y algunas



extensiones quetales específicas, que pueden ser usadas para la identificación a nivel de especie (Blake & Arnofsky, 1999).

Larvas del género *Prionospio*, presentan quetas larvales de mayor longitud, principalmente en el primer segmento. Las quetas adultas provisionales, son más cortas y se forman principalmente durante el estado pelágico. Sin embargo, aunque estas quetas provisionales no difieren notablemente de las que presentan los individuos adultos, existen diferencias en tamaño y en número por segmento entre larvas e individuos adultos de una misma especie. Un ejemplo de ello es la variación que presentan en número los llamados “hooded hooks” o ganchos encapuchados tanto dorsales como ventrales, entre los adultos y larvas de una misma especie (Hannerz, 1956; Blake & Arnofsky, 1999).

El complejo “ciliated pit” es una estructura de naturaleza glandular, que se encuentra bien desarrollado en las especies de este género (Blake & Arnosfky, 1999). Principalmente se encuentra ubicado en la parte ventral de los segmentos 1, 2 ó 3 y puede tener una forma relativamente ovalada, acompañada de una considerable ciliación en su parte posterior y cortos cilios en la región anterior de este. Esta estructura se encuentra principalmente asociada al proceso de asentamiento de la larva (Hannerz, 1956).

El periodo reproductivo en los géneros *Prionospio* y *Paraprionospio*, ocurre principalmente en primavera-verano, extendiéndose en algunas especies a los meses

de otoño (Hannerz, 1956; Day, 1967; Carrasco, 1976; Ambrogi, 1990). No obstante, estudios realizados por Guérin (1970) en *Prionospio caspersi* identificaron además un periodo reproductivo durante los meses de invierno.

Los estudios realizados en el complejo *Prionospio* son escasos y se remiten en su mayoría a especies del Hemisferio norte. Así se ha descrito el desarrollo larval en *Paraprionospio pinnata* (Berkeley & Berkeley, 1961), *Paraprionospio* sp. A (Yokoyama, 1981) *Paraprionospio* sp. B (Yokoyama, 1996), *Prionospio carpesi* (Guerín, 1970), *Prionospio cirrifer* (Hannerz, 1956; Plate & Husemann, 1994), *Prionospio fallax* (Thorson, 1946), *Prionospio Saldanha* (Srikrishnadhas & Ramamoorthi, 1975), *Prionospio steenstrupi* (Hannerz, 1956). En el Hemisferio sur, específicamente en las costas Chilenas, sólo existe un registro de descripción larval perteneciente a la especie *Paraprionospio pinnata*, realizada por Carrasco (1976) en la Bahía de Concepción. Lo anterior hace evidente la carencia de estudios acerca de la biología reproductiva de estas especies, que permitan conocer las estrategias utilizadas por estos animales, que son un componente importante en fondos marinos y estuarinos a lo largo de nuestra costa.

El poliqueto espionido *Prionospio patagonica* fue originalmente descrito en el estero Kelly, cerca del estrecho de Magallanes (Augener 1923). Esta especie ha sido reportada a lo largo de las costas del Sur de Chile, encontrándose en el intermareal y habitando fondos de arena fina (Blake, 1983). La especie *Prionospio orensanzii*, fue originalmente descrita por Blake (1983) para la costa Argentina y reportada

recientemente frente a las costas de Punta Arenas (Cañete *et al.*, 2001), encontrándose en fondos arenosos submareales.

El propósito de este trabajo es establecer si existen diferencias en las estrategias reproductivas entre estas dos especies, describiendo su biología reproductiva y aportando más detalles tanto de los individuos adultos, como de los estadíos larvales, basado en nuevo material colectado en el estuario del río Valdivia y en la Bahía de Corral, Chile.

### **Hipótesis del trabajo**

*Prionospio patagonica* y *Prionospio orensanzi* presentan patrones reproductivos similares a los descritos para otras especies de este género.

### **Objetivo general**

Describir la morfología, patrones reproductivos y desarrollo larval de dos especies bentónicas del género *Prionospio*.

### **Objetivos específicos**

- Realizar una re-descripción general de la morfología de *P. patagonica* y *P. orensanzi*, a partir de individuos adultos no fijados.
- Establecer las características reproductivas de ambas especies.
- Realizar la descripción y medición de los gametos, presentes en ambas especies.
- Identificar el patrón reproductivo y de desarrollo larval de *P. patagonica* y *P. orensanzi*.

- Describir los diferentes estadios larvales planctónicos de ambas especies.
- Determinar el estadio de término de la etapa planctónica en cada especie.

## **Materiales y Métodos**

Los muestreos fueron realizados en la Bahía de Corral ( $39^{\circ} 50' 52''$  S;  $73^{\circ} 27' 38''$  W), y en el estuario del río Valdivia ( $39^{\circ} 50' 22''$  S;  $73^{\circ} 16' 06''$  W), Valdivia, Décima Región de los Lagos (Figura 1), a partir de Noviembre de 2002 hasta Enero de 2004. Previamente se colectaron distintas muestras en el submareal a lo largo de la bahía mediante una draga de  $0,025 \text{ m}^2$  de área y filtradas con un tamiz de  $500 \mu\text{m}$ . Posteriormente, mediante un sistema de marcación satelital (GPS) GARMIN, se procedió a establecer las estaciones en las cuales se encontró una abundancia importante de los individuos en estudio, estableciéndose 2 sitios en la bahía y otro en el estuario. Los organismos colectados fueron trasladados al laboratorio, en donde se mantuvieron en recipientes con agua de mar a temperatura ambiente ( $15 \pm 1^{\circ}\text{C}$ ) y salinidad de 30 ‰.

Para la colecta de los estadios larvales, se realizaron arrastres con redes de plancton de  $150 \mu\text{m}$  de abertura de malla. Posteriormente las larvas fueron separadas bajo lupa binocular y puestas en placas Petri con agua de mar filtrada.

Previo a su observación bajo microscopio los individuos adultos y larvas fueron relajados en Cloruro de Magnesio isotónico; posteriormente se procedió a montar las muestras sobre portaobjetos, para luego taparlos con un cubreobjeto. Los dibujos fueron realizados utilizando un microscopio óptico binocular ZEISS Standard 24, provisto de cámara clara. Las fotografías de estructuras larvales fueron tomadas bajo

microscopio con una cámara digital Nikon Coolpix 2500. Las mediciones se realizaron utilizando un ocular graduado. Las observaciones de espermatidas, espermatocitos y espermatozoos vivos, se realizaron bajo un microscopio utilizando aceite de inmersión para facilitar las observaciones.

La descripción de los distintos estadíos larvales y sus estructuras, se realizaron siguiendo la nomenclatura utilizada por Hannerz (1959), Guerin (1970), Carrasco (1976) (Figura 2). Los estadíos larvales descritos no representan necesariamente el desarrollo o crecimiento de un mismo espécimen, pero si representan individuos seleccionados de condiciones naturales.

## Resultados

### **Prionospio patagonica** (Augener, 1923)

#### **Características generales**

Los adultos de *Prionospio patagonica* pueden llegar a medir 31 mm de largo y 0,7 mm de ancho para un individuo de 128 segmentos. Pigmentación ausente. Prostomio redondo anteriormente, con tres protuberancias cubiertas por finos cilios sin motilidad y probablemente con una función sensorial. En la parte posterior del prostomio se extiende una pequeña carúncula hacia el final del primer segmento. Los órganos nucales aparecen en cada lado de la carúncula del primer segmento, como esferas ovaladas ciliadas. Dos pares de ojos de color rojo oscuro están siempre presentes. Los palpos se extienden posteriormente hasta el segmento 5-15; están provistos longitudinalmente por un canal ciliado, presentando además, células ciliadas regularmente dispuestas a lo largo de las caras laterales (Figura 3 A).

El primer segmento se encuentra fusionado con el peristomio, sin lamela postquetal. La notoqueta se encuentra ausente en individuos pequeños y en adultos presentan uno o dos delgados capilares en el noto y neuropodio. La lamela post-quetal en el noto y neuropodio es de mayor tamaño en los segmentos branquiales y se reducen notablemente en los segmentos posteriores. Además, estas son redondas en los individuos pequeños, en tanto que en individuos de mayor tamaño son de forma triangular. Sin crestas en el lado dorsal (Figura 3 A).



Las branquias comienzan desde el segundo segmento y su número aumenta a medida que el individuo llega a la madurez, alcanzando hasta el segmento 15. Las branquias son todas cirriformes y ligeramente más largas en el primer segmento. La nototroca está presente en todos o en algunos segmentos branquiales, solo en individuos pequeños.

Desde el segmento 27-28 del notopodio, se observa la presencia de ganchos encapuchados en grupos de 2 o en forma individual. En el neuropodio, estos ganchos comienzan desde el segmento 16-25 y están dispuestos verticalmente en series de 7. Estos ganchos encapuchados neuropodiales están acompañados por quetas granuladas inferiores y por delgados capilares alternados a lo largo del cuerpo. Los ganchos son multidentados, con un diente principal y 3 pares de pequeños dientes superiores dispuestos en 2 ramas verticales; solamente se encuentra presente una capa externa en el gancho. (Figura 3 B). Quetas de consistencia granulada (sobre chaeta), se encuentran en el neuropodio desde el segmento 7 (Figura 3 C.)

El pigidio en los individuos adultos, presenta un cirro medial de mayor longitud, más 2 pares de cirros laterales de menor longitud, pero levemente de mayor superficie que el anterior.

## Características reproductivas y gametos

*Prionospio patagonica* es una especie gonocórica. Tanto en hembras como en machos los segmentos gametogénicos se desarrollan en segmentos de la región media del cuerpo. En las hembras los segmentos fértiles se ubican desde los segmentos 21-27 al 51-111; en machos desde los segmentos 22-25 al 41-101. El número promedio de segmentos fértiles tiende a aumentar a medida que el individuo crece (Figura 4 A, B), siendo el promedio en hembras de  $61,2 \pm 16,1$  ( $n=20$ ) y de  $48,5 \pm 18,4$  ( $n=12$ ) en machos. Por otro lado, el número del primer segmento fértil y el número total de segmentos gametogénicos no se encuentra directamente relacionado en ambos sexos ( $r^2 = 3,425$  y  $r^2 = 3,795$ ) (Figura 5 A, B).

El macho más pequeño encontrado en este estudio tiene 49 segmentos y mide 6 mm de longitud, se distinguen por presentar un color blanquecino en los segmentos fértiles. La espermatogénesis transcurre principalmente en la cavidad celómica, aunque se pudo observar un epitelio que contenía los gametos, lo que podría corresponder a testículos temporales. Espermatidas y espermios, se pudieron observar flotando libremente en la cavidad celómica de un mismo individuo. Las espermatidas observadas se encontraban unidas en tétradas con un diámetro de  $4,0 \pm 0,5 \mu\text{m}$  (Figura 6 A).

Los espermatozoides son de tipo ect-acuaespermio, con un núcleo esférico de  $2,0 \pm 0,5 \mu\text{m}$  de diámetro, el que posee un acrosoma esférico que mide  $0,7 \pm 0,5 \mu\text{m}$ . En la pieza media se pueden observar 2 pares de mitocondrias externas que miden en

conjunto  $1,0 \pm 0,5 \mu\text{m}$ , seguidas de un largo flagelo de aproximadamente  $26 \pm 0,5 \mu\text{m}$  (Figura 6 B).

La hembra más pequeña capturada posee 78 segmentos y mide 18 mm de longitud; se distinguen por presentar un color verdoso en los segmentos fértiles (Figura 7 A). No se observan estructuras relacionadas con ovarios, solamente se observan ovocitos flotando en la cavidad celómica con un diámetro más bien homogéneo de aproximadamente  $87 \mu\text{m}$  (Figura 7 B). Dada esta característica, se puede establecer que la ovogénesis de estos individuos es sincrónica.

## **Desarrollo larval**

### **Larva de 2 segmentos**

Esta larva mide aproximadamente  $192 \mu\text{m}$  de largo (Figura 8 y 9 A, B). Presenta un prostomio redondeado anteriormente, con 2 pares de cilios apicales junto a una serie de cilios en la región media, probablemente de función sensorial. También se identifican 3 ojos de color rojo oscuro, que incluyen un par de ojos laterales y otro ojo dispuesto en posición media derecha entre ambos. La prototroca presenta 2 bandas ciliadas bien desarrolladas a cada lado de la cabeza, la que se ve interrumpida ventralmente por el vestíbulo. Las quetas larvales del tipo aserrado están presentes en el primer y en el segundo quetígero, siendo ligeramente más largas en el primer quetígero. No se observa la presencia de órganos nucleares ni de la nototroca. Se aprecia pigmentación café-amarillenta en la región media del cuerpo. Ventralmente en el quetígero 1, se puede observar en la zona terminal del vestíbulo una neurotroca de forma triangular

bien desarrollada, seguida de un complejo “ciliated-pit”, compuesto por 2 regiones ciliadas bien delimitadas, que abarcan desde la parte posterior del segmento 1 y hasta la parte anterior del siguiente segmento. No se observa la presencia de gastrotroca. La telotroca se encuentra interrumpida dorsalmente. Posterior a la telotroca, se aprecia dorsalmente un par de “grasping cilia” a cada lado del pigidio, estos baten perpendicularmente hacia el cuerpo del individuo. El pigidio está compuesto por 2 pares de papilas además de una serie de pequeños cilios sensoriales sin movilidad.

### **Larva de 4 segmentos**

La larva de 4 segmentos mide aproximadamente 325  $\mu\text{m}$  de largo (Figura 10 A, B). El prostomio y los ojos no han tenido cambios significativos, al igual que las regiones delimitadas de cilios sensoriales. La prototroca aparece como 2 bandas ciliadas, reducida a ambos costados de la cabeza. Se observa la presencia de órganos nucleares, que aparecen como pequeños parches ciliados, ubicados dorso-lateralmente en el prostomio, además una carúncula poco desarrollada. Nototroca ausente. La presencia de quetas larvales en el notopodio en los segmentos 2-4, se ve acompañada de quetas de menor longitud que corresponderían a pequeños capilares alados. La neuroqueta se encuentra ausente. En la región ventral se observa la aparición de la gastrotroca, la que en el segmento 2 presenta 4 grupos de células ciliadas, mientras que en los segmentos restantes, ésta se reduce a 2 grupos de células ubicadas solamente en los costados. La neurotroca y el complejo “ciliated-pit” no presentan mayores cambios. La pigmentación café-amarillenta se mantiene en la región media superior del cuerpo. Se observa

además una leve pigmentación café-amarillenta en el pigidio. Un par de “grasping cilia” se mantiene en la parte dorsal del pigidio.

### **Larva de 5 segmentos**

Este estadio mide aproximadamente 350  $\mu\text{m}$  de largo (Figura 11 A, B). El cuerpo comienza adquirir la forma alargada característica. La presencia de quetas larvales aserradas solo se reduce a los segmentos 1 y 3. Se observa la presencia de una carúncula reducida y de los órganos nucleares sin mayores cambios. La neurotroca presenta una reducción, además de un par de células ciliadas accesorias a ambos lados. El complejo “ciliated pit” se presenta de forma uniforme, no observándose las regiones ciladas bien delimitadas, presentes en los estadios anteriores. Tanto noto, como neuroquetas, están presentes en los segmentos 2-5. La gastrotroca se presenta sin mayores cambios en los segmentos 2-4. La presencia de “grasping cilia” se extiende a los segmentos 2-4. Las papilas presentes en la región ventral del pigidio, se encuentran parcialmente reducidas, observándose la aparición de una protuberancia ciliada en la región media ventral. Por otra parte, en el interior de cuerpo de la larva tardía de este estadio, se pudo observar la aparición de paquetes con ganchos encapuchados al final del quinto segmento.

### **Larva de 6 segmentos**

Mide aproximadamente 420  $\mu\text{m}$  de largo (Figuras 12 A, B). El prostomio presenta una ligera evaginación en su parte media, además de leves protuberancias a los costados, adquiriendo la forma típica de la especie. Presenta además una leve

pigmentación café en su parte anterior. Aparecen cortos palpos a cada lado de la cabeza, la que en su parte anterior presenta una serie de cilios sensoriales. Los cilios de la prototroca corren a lo largo de la línea media de los palpos. Se observa la pérdida de quetas larvales, mientras que el segmento 1 se presenta aqueto y sin parapodios. Se aprecia una notable reducción de la neurotroca, observándose solo un pequeño conjunto de células ciliadas en la región posterior del vestíbulo. El complejo “ciliated pit” se encuentra totalmente reducido, al igual que la gastrotroca. En la parte ventral de los segmentos 2-3, se observa la formación del neuropodio. En el segmento 6 se observa la aparición de ganchos encapuchados individuales, tanto dorsal como ventralmente. Estos son multidentados, con 2 a 3 pares de pequeños dientes, dispuestos en la parte superior en 2 ramas encima de un gancho principal. La telotroca se encuentra reducida. El pigidio presenta una pigmentación café oscura, además de un conjunto de pequeños cilios sin movilidad, presentes en la región posterior dorsal. En la parte media del extremo terminal presenta un cirro individual. Se puede observar la presencia de “grasping cilia” en los segmentos 2-6, al igual que a cada lado del pigidio

### **Larva de 7 segmentos**

Esta larva mide aproximadamente 585  $\mu\text{m}$  de largo (Figuras 13 A, B). El prostomio y los ojos no presentan mayores cambios. Los palpos han aumentado de longitud, extendiéndose hasta la parte posterior del segmento 1. Prototroca reducida principalmente a la parte ventral, la que forma parte del canal ciliado de los palpos. Nototroca ausente. La carúncula presenta una leve extensión hacia la parte posterior del peristomio. Los órganos nucleares se presentan más largos. El segmento 1 se

mantiene aqueto y ápodo. Se aprecia la formación del notopodio. El vestíbulo se extiende hasta el inicio del segmento 1, mientras que la neurotroca se encuentra totalmente reducida. La pigmentación café amarillenta se reduce a los segmentos 3-4. Se observa la presencia de “grasping cilia” en el pigidio y a los costados del notopodio en los segmentos 2-6. En los segmentos 6-7 se encuentran ganchos encapuchados individuales, tanto en el noto como en el neuropodio. El pigidio presenta ventralmente una forma discoidal, acompañada de una pigmentación café oscura. Asimismo, en la parte media dorsal, presenta una extensión que en su parte terminal posee 2 cilios carentes de movilidad.

### **Larva de 12 segmentos**

La larva de 12 segmentos mide aproximadamente 820  $\mu\text{m}$  (Figuras 14 A, B y 15), El prostomio adquiere la forma típica de la especie. Los palpos aumentan de longitud llegando hasta el segmento 3 aproximadamente. Destaca la aparición del ojo posterior izquierdo. La carúncula se extiende hacia el segmento 1, en donde los órganos nucales aumentan levemente de longitud. El segmento 1 se mantiene apodo y aqueto. Dorsalmente se aprecia levemente la formación de la lamela notopodial en los segmentos anteriores; asimismo, se observa la formación del neuropodio. Los ganchos encapuchados aparecen en pares en el neuropodio desde el segmento 7, mientras que en el notopodio aparecen individualmente desde el segmento 8. Asimismo los ganchos encapuchados del neuropodio están acompañados de espinas de consistencia granulada hasta el segmento 12. No se observa la presencia de “grasping cilia”. El pigidio no presenta cambios significativos.

### **Etapas bentónica**

La larva se asienta cuando ha desarrollado entre 6 y 7 segmentos. Primeramente la larva desarrolla un fino tubo de consistencia mucosa. Entre los cambios más significativos en este proceso se encuentran, el aumento de longitud de los palpos orientándose hacia delante del prostomio. La aparición de las branquias se presenta en estadios posteriores a los 12 segmentos. El número de ganchos encapuchados por segmento se incrementa y comienzan a presentarse en los segmentos posteriores. La nototroca se desarrolla en ciertos segmentos donde aparecen las branquias en individuos juveniles. El pigidio adquiere finalmente la forma típica de este género, presentando 2 cirros laterales de menor tamaño y un cirro medial de mayor longitud.

### **Madurez sexual y ocurrencia en el plancton**

Desde el mes de Septiembre se observa un gran número de individuos que presentan segmentos gametogénicos. En el mes de Noviembre es posible observar, en la mayoría de los individuos adultos, la pérdida de sus segmentos gametogénicos y en algunos casos, estos individuos presentan un avanzado deterioro corporal. En tanto, se observa la presencia de larvas en los meses de Octubre, Noviembre y Marzo. En la medida que las larvas se van desarrollando y forman nuevos segmentos, su longitud aumenta en forma directamente proporcional (Figura 16).



**Observaciones:** No fue posible mantener en condiciones de laboratorio a larvas con más de 12 segmentos.

*Prionospio.patagonica*, fue encontrado habitando substratos blandos en el estuario del río Valdivia y Bahía de Corral.

***Prionospio orensanzi* (Blake, 1983)**

**Características generales**

Los adultos de esta especie pueden llegar a medir 27 mm de largo y 0,8 mm de ancho para un individuo de 70 segmentos. Pigmentación ausente. El prostomio es generalmente redondeado en los márgenes anteriores y en la parte media, además se observan cilios sensoriales en los extremos anteriores del prostomio. Peristomio reducido. La carúncula se extiende hacia el principio del segundo quetígero. Los órganos nuchales aparecen a cada lado de la carúncula. Se encuentran presentes 2 pares de ojos de color rojo oscuro, siendo el par posterior de forma irregular y compuesto por numerosos ocelos (Figura 17 A).

El primer segmento se encuentra bien desarrollado, separado del peristomio y con un mayor desarrollo de la lamela notopodial respecto a la lamela del neuropodio. En individuos adultos la lamela notopodial se presenta de forma triangular en los segmentos 2-6, posteriormente, continúa hacia la parte dorsal formando crestas dorsales desde el segmento 7.

Las branquias comienzan desde el segundo segmento hasta el segmento 5. El primero y el cuarto par son pinadas, en tanto que el segundo y tercer par son de características cirriformes. La nototroca se encuentra presente en algunos segmentos branquiales. En los costados posteriores de los segmentos 5-6, se observa una ciliación que abarca la mayor parte de la lamela del notopodio (Figura 17 A).

En el notopodio los ganchos encapuchados se encuentran principalmente en grupos de 2-4 y van desde el segmento 22-40. En el neuropodio en tanto, estos ganchos comienzan desde el segmento 17-22 y se encuentran dispuestos verticalmente en series de 9 ganchos. Estos ganchos son multidentados, con un diente principal y aproximadamente 5 pares de pequeños dientes superiores dispuestos en 2 ramas verticales. Además de la capa externa, se observa una capa interna (Figura 17 B). En el neuropodio, desde el segmento 10, se encuentran entre 1 a 2 quetas inferiores de consistencia granulada (sobre chaeta) (Figura 17 C, 18 A).

El pigidio presenta la forma típica del género, el cual consiste en dos pequeños cirros laterales y un largo cirro medial.

### **Características reproductivas y gametos**

*Prionospio orensanzi* es una especie gonocórica. Las hembras se distinguen por presentar un color verde claro en los segmentos fértiles, en tanto los machos presentan un color blanco en dicha zona. En ambos sexos, los segmentos gametogénicos se desarrollan en la región media del cuerpo. En las hembras los segmentos fértiles se ubican desde los segmentos 21 al 51-55 y en machos desde los segmentos 18-23 al 36-54.

El macho más pequeño capturado en este estudio posee 52 segmentos y mide 13 mm de longitud. Espermátocitos y espermios fueron observados flotando libremente en la cavidad celómica de un mismo individuo. Los espermátocitos observados se

encontraban unidos en pares, con un diámetro de  $13 \pm 0,5 \mu\text{m}$  (Figura 20 B). Los espermatozoides son de tipo ect- acuaespermio, con un núcleo esférico de  $3,0 \pm 0,5 \mu\text{m}$  de diámetro y con un acrosoma reducido de  $0,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$ . Posterior al núcleo se encuentran 2 pares de mitocondrias externas que componen la pieza media de  $1,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$  diámetro. Posteriormente, se puede observar un flagelo de mayor longitud que la especie anterior, midiendo este aproximadamente  $35 \pm 0,5 \mu\text{m}$  de largo (Figura 20 B, C).

La hembra más pequeña capturada es de 60 segmentos y mide 19 mm de longitud. Los ovocitos encontrados tienen un diámetro más bien homogéneo, de aproximadamente  $110 \mu\text{m}$ .

## **Desarrollo larval**

### **Larva de 14 segmentos.**

La larva de 14 segmentos mide aproximadamente  $1290 \mu\text{m}$  (Figura 19, 20 A y B). Presenta un prostomio redondeado anteriormente y está provisto en la parte media de cilios táctiles, más 2 pares de cilios a los costados. Se observan 2 pares de ojos de color rojo que se encuentran dispuestos casi en línea recta. Los bordes laterales del peristomio se encuentran bien delimitados, acompañado de bandas ciliadas bien desarrolladas de la prototroca. La carúncula se extiende hacia el final del peristomio, mientras que los órganos nucleares se presentan como pequeñas bandas ciliadas, ubicados posteriormente a cada lado de la carúncula. El primer segmento es de mayor

longitud y presenta setas de naturaleza larval, las cuales no presentan serración y son ligeramente más largas en el primer setígero. No se observa la formación del notó y neuropodio. Ventralmente se observa una neurotroca que se extiende en forma triangular hasta el principio del primer segmento. Esta es acompañada de 2 pares de células a cada lado. La neurotroca es seguida del complejo “ciliated pit”, que está compuesto de una pequeña región ciliada ubicada al final del primer setígero. La gastrotroca se ubica en los segmentos 2-14 y está compuesta por cuatro pares de bandas ciliadas a cada lado de los segmentos. El pigidio presenta una pigmentación café oscura y está compuesto por 2 pares de papilas de considerable longitud. La telotroca está bien desarrollada e interrumpida dorsalmente.

### **Larva de 22 segmentos**

Esta larva mide aproximadamente 1840  $\mu\text{m}$  (Figura 21 A, B). El prostomio mantiene su forma redondeada y se aprecia una pigmentación café claro en su extremo anterior. Los ojos anteriores son ligeramente de menor tamaño y presentan alrededor una serie de ocelos de similar color. La carúncula no presenta cambios significativos en su longitud. Los órganos nucleares han aumentado de tamaño y presentan una forma irregular. Se aprecia a los costados del peristomio, la aparición de protuberancias que son parte de los futuros palpos y en donde la prototroca se encuentra dorsalmente reducida a los costados. Se observa la presencia de quetas de menor tamaño en los segmentos anteriores, aunque en el segmento 1 se mantienen las quetas larvales que son de mayor longitud. No presenta ganchos encapuchados. Destaca la aparición de los primeros esbozos branquiales en los segmentos 2-4. Nototroca ausente. Vestíbulo,

neurotroca y complejo “ciliated pit” no presentan mayores cambios. La gastrotroca se reduce desde el segmento 2 hasta el 11. El número de las papilas del pigidio se reduce a 3. Telotroca no presenta mayores cambios.

### **Larva de 25 segmentos**

La larva de 25 segmentos mide aproximadamente 2200  $\mu\text{m}$  (Figura 22 A, B). Carúncula y órganos nucleares presentan un leve aumento de longitud, mientras que los ojos muestran una disposición trapezoidal más marcada. Los palpos han aumentado de longitud, llegando estos al final del segmento 1, donde la prototroca se encuentra reducida dorsalmente. Se observa la formación del notopodio. En los primeros segmentos, se observa tenuemente la formación de la lamela notopodial, además de una más marcada presencia del neuropodio. Las quetas de origen larval se mantienen en el primer segmento y en algunos segmentos posteriores de la larva. El número de pares branquiales aumenta, presentándose en los segmentos 2 – 5, siendo todas de características cirriformes. La nototroca está presente en el segmento 2. En el tracto digestivo se observa la aparición de gránulos, que se ubican entre los segmentos 10 y 13. Destaca la aparición de ganchos encapuchados individuales desde el segmento 10 en el neuropodio y desde el segmento 22 en el notopodio, en donde se observa la presencia de un diente principal y pequeños dientes superiores dispuestos en 2 ramas verticales. En la parte ventral se aprecia un aumento de longitud del vestíbulo y una reducción de la neurotroca. El complejo “ciliated pit” no presenta cambios significativos. Se observa una reducción de la gastrotroca, observándose ésta sólo hasta el segmento 7. No se observa ciliación central en los últimos segmentos, donde ésta habitualmente

se presenta. El pigidio presenta una notable reducción de los 2 pares de papilas. Telotroca parcialmente disminuida.

### **Larva de 28 segmentos**

Esta larva mide aproximadamente 2430  $\mu\text{m}$  (Figura 23 A, B y 24). El prostomio comienza adquirir una forma más alargada, ligeramente redondeada en los márgenes anteriores y en la parte media, la cual es propia de los individuos de esta especie. La carúncula llega hasta el principio del segmento 1, acompañada de órganos nucleares que también aumentan de longitud. Los palpos alcanzan mayor longitud, llegando hasta el segmento 3. En los pares branquiales del segmento 2 y 5 se destaca la aparición de protuberancias en los costados de las branquias, las que posteriormente darán la característica de pinadas, que es propia de la especie en estudio. La nototroca se encuentra presente en los segmentos 2-4 y se observa la presencia de una ciliación a los costados de los segmentos 5 y 6. La granulación presente en el tracto digestivo se observa desde el segmento 14 al 17. La neurotroca se ha reducido casi en su totalidad, mientras que el complejo “ciliated pit” todavía se encuentra presente. Gastrotroca reducida completamente. Las quetas larvales se mantienen en el segmento 1. La lamela notopodial adquiere una forma más triangular en los segmentos anteriores, en el neuropodio esta no se encuentra muy desarrollada. Los ganchos encapuchados aparecen en el notopodio desde el segmento 22, en tanto que en el neuropodio aparece desde el segmento 17. Desde el segmento 22, los ganchos encapuchados del neuropodio se encuentran en pares a cada lado. Se aprecia la presencia de quetas de consistencia granulada en el neuropodio, desde el segmento 10 al 15. Las glándulas del pigidio se han reducido completamente, al igual que la telotroca.

### **Etapla bentónica**

La larva se asienta cuando alcanza más de 28 segmentos. Una vez encontrado un sustrato apropiado, ésta comienza a construir un fino tubo de consistencia mucosa. A diferencia de *P. patagonica*, en su etapa planctónica la larva ha desarrollado gran parte de las estructuras adultas. Las branquias aumentan de tamaño y en los segmentos 2-5 adquieren una forma pinada más marcada. Los palpos siguen aumentando de longitud y se orientan hacia delante del prostomio. La carúncula aumenta de longitud hacia los primeros segmentos. La formación de las crestas dorsales se hace evidente. Se produce la pérdida de quetas adultas provisionales, siendo reemplazadas por quetas adultas definitivas. El número de ganchos encapuchados comienza a presentarse en segmentos posteriores y el número de estos por segmento aumenta, principalmente en la rama ventral. La ciliación de origen larval se reduce totalmente, al igual que el complejo "ciliated pit". El pigidio adquiere finalmente la forma típica del género.

### **Madurez sexual y ocurrencia en el plancton**

Desde el mes de Octubre se observan individuos con más de 50 segmentos que presentan segmentos gametogénicos. En el mes de Diciembre fue posible encontrar individuos con segmentos gametogénicos, pero con un evidente estado de deterioro. Sin embargo, la abundancia de esta especie, tanto de larvas como de individuos adultos, fue bastante baja. Se observó solamente la presencia de larvas en los meses de Enero y Abril. En la medida que la larva se desarrolla y forma nuevos segmentos, la longitud de ésta aumenta en forma directamente proporcional (Figura 25)



**Observaciones:** Si bien, se pudo observar larvas desde los 10 segmentos, el escaso número de larvas encontradas en el plancton y las dificultades para su manejo en laboratorio, impidió realizar descripciones más detalladas.

*Prionospio orensanzi* fue encontrado habitando substratos blandos en la parte media externa de la Bahía de Corral.

## Discusión

La especie *Prionospio orensanzi* forma parte de un nuevo hallazgo para las costas del centro sur de Chile, extendiendo su distribución. Ya que solo estaba descrita para las costas del extremo sur de Chile (Cañete *et al.*, 2001).

Lo observado en la especie *P. patagonica* indica que todos los individuos reportados en este trabajo presentaban dos pares de ojos de color rojo oscuro y no presentan una capa interna en los ganchos. Lo anterior difiere de lo reportado Blake (1983), quien señala que esta especie no presenta ojos y los ganchos encapuchados poseen una capa interna. Asimismo, este autor no hace mención del comienzo de quetas de consistencia granulada en el neuropodio, las cuales, en todos los individuos comenzaban desde el segmento 7. Por otro lado, para la especie *P.orensanzi*, el autor no hace alusión a una ciliación en los costados posteriores de los segmentos 5 y 6.

Ambas especies son gonocóricas y presentan patrones reproductivos similares a lo encontrado en otras especies del género (Hannerz, 1956; Blake & Arnosfky, 1999). Presentan ciclos de vida relativamente cortos, principalmente anuales, con una actividad reproductiva estacional que se remite principalmente a los meses de primavera-verano, en donde la maduración de los gametos ocurre comúnmente en primavera y el primer reclutamiento ocurre en los meses de verano (Ambrogi, 1990).

El periodo reproductivo de *P. patagonica* se desarrolló principalmente en meses de primavera y principio de verano, periodo en el cual fue posible observar la presencia de abundantes larvas en la masa de agua, lo que estaría en concordancia con la dominancia faunística de esta especie en el bentos de la zona de estudio (Low, 1993; EDAS, 2002), al igual que en otros estuarios del sur de Chile, (Quijón. et al, 1996).

El género *Prionospio* posee un desarrollo enteramente pelágico (Hannerz, 1956) y la ausencia de estructuras de reserva de vitelo en larvas de ambas especies estudiadas, sugieren un tipo de desarrollo planctotrófico. Este tipo de desarrollo ha sido descrito en los géneros *Laonice*, *Prionospio*, *Malacoceros*, *Scoelepis* y *Spiophanes*, y es el de mayor ocurrencia dentro de los poliquetos, observándose este en 79 especies, 22 familias y 7 órdenes (Wilson, 1991). A pesar de ser éste el modo reproductivo más primitivo dentro de los poliquetos (Jägersten, 1972), igualmente resulta en una forma reproductiva exitosa para especies bentónicas.

El diámetro de los ovocitos en ambas especies se encuentra en el rango descrito para otras especies del género (Hannerz, 1956; Tamai, 1988). Chia (1974), indica que la talla del huevo está relacionada con la energía almacenada. Huevos pequeños producen larvas planctotróficas (Vance, 1973; Havenhand, 1995, Levin & Bridges 1995), en tanto que huevos de mayor tamaño se relacionan con un desarrollo directo. La presencia en ambas especies de ovocitos con tamaño homogéneo, se puede asociar a una sincronización para expulsar sus gametos a la masa de agua con un tamaño viable para la fertilización (Radashevsky, con. Pers.).

La fertilización de estos huevos en la masa de agua es problemática, debido a que presentan una rápida dispersión y una vida útil relativamente corta. Muchos de estos obstáculos pueden ser sobrellevados, o bien disminuidos por un desove simultáneo, comportamiento gregario, o bien un gran tamaño poblacional (Levitan, 1995)

El espermatozoide observado en ambas especies estudiadas, corresponde al de tipo ect- acuaspermio, lo que reafirma lo anteriormente expuesto, ya que este tipo de espermio se encuentra en especies que liberan sus gametos directamente a la masa de agua y poseen fertilización externa (Rouse & Jamieson, 1987). La forma globular de este tipo de espermio, seguido de un largo y delgado flagelo, permitirían una mayor eficiencia para la fertilización en la masa de agua en donde son liberados. Tanto la longitud del acrosoma, del núcleo y de la pieza media de *P. patagonica* (0.7, 2.0 y 1.0  $\mu\text{m}$ , respectivamente) y *P. orensanzi* (0.5, 3.0 y 1.5  $\mu\text{m}$ , respectivamente) son concidentes con el rango de tamaños descrito por Franzén & Rice (1988) para *Prionospio fallax*.

Si bien varios autores han señalado este tipo de espermio como primitivo para los metazoos (Franzén, 1956, 1970, 1977; Franzén & Rice 1988; Rice 1992), se ha demostrado, en repetidas ocasiones, que la morfología de los espermios en poliquetos está más bien relacionada con la función reproductiva, que con relaciones filogenéticas (Rice, 1992).

Autores como Hannerz (1956), Guérin (1970) y Carrasco (1976), han demostrado que caracteres larvales, como patrones de pigmentación larval, son de poca importancia para la identificación de especies pertenecientes al complejo *Prionospio*, ya que la mayoría de las larvas carecen de patrones de pigmentación relevantes. Lo anterior contrasta con la situación de otras especies de espiónidos (e.g. *Polydora* y *Dipolydora*), que presentan tipos de pigmentación corporal relevantes que permiten la identificación específica en estos géneros (Radashevsky, 1986,1988; Cárdenas, 2003). Sin embargo, la forma del cuerpo ha sido generalmente utilizada para diferenciar entre larvas de diferentes especies que componen la familia Spionidae. Normalmente las larvas del complejo *Prionospio* poseen cuerpos delgados, alargados y con numerosos segmentos. Sin embargo y en forma excepcional, el género *Paraprionospio*, no presenta quetas larvales en su primer segmento (Blake & Arnosfky, 1999).

En *P. patagonica* y *P. orensanzi*, se identifica la presencia del complejo “ciliated pit” a partir de estadíos tempranos del desarrollo larval. Este órgano ha sido descrito en pocas larvas de espiónidos y en este género se presenta bien desarrollado (Blake & Arnosfky, 1999). Larvas de *P. patagonica* presentan una reducción de esta estructura en los estadíos tardíos, reduciéndose completamente al ocurrir el asentamiento. Esto concuerda con lo encontrado por Hannerz (1956) para la especie *Prionospio malmgreni*, en donde se ha establecido, que este órgano es exclusivamente larval y dada su naturaleza glandular, se ha sugerido que tendría un papel importante en la producción de mucus para la construcción del primer tubo, cuando la larva pasa a la fase bentónica (Hannerz, 1956). Las larvas de *P. orensanzi*, presentan en la región de transición entre

la neurotroca y el complejo “ciliated pit”, un conjunto de pequeños cilios ubicados en los costados anteriores de esta estructura, siendo similar a lo encontrado para *Prionospio steenstrupi* (Hannerz, 1956).

Se observa la presencia de “grasping cilia” en *P. patagonica*, similar a lo descrito por Wilson (1928, 1968) para *Sabellaria* y *Polydora*. Estas estructuras tendrían la función de recoger las quetas y mantenerlas unidas al cuerpo, principalmente en los estadíos previos al asentamiento.

A diferencia de *P. orensanzi*, las quetas larvales observadas en *P. patagonica* se presentan aserradas, fenómeno que podría aumentar la capacidad de flotación, gracias al aumento de superficie. También, puede interpretarse como un método de protección contra eventuales depredadores (Hannerz, 1956). Si bien este tipo de quetas es característico en larvas de espiónidos (Blake, 1969), lo observado por medio de microscopía tradicional en quetas larvales de *P. orensanzi*, podría no haber permitido la identificación de aserramiento en las quetas, ya que estas son bastante delgadas respecto del resto de los géneros de esta familia (Hannerz, 1956).

El número de septos en *Prionospio orensanzi* al momento de su asentamiento, se encuentra en el rango encontrado para las especies *Paraprionospio pinnata* y *Prionospio lighti*, los cuales se asientan y metamorfosean entre los 27-33 y 28 segmentos, respectivamente (Carrasco, 1976; Blake unpubl.). Por otro lado, la especie *Prionospio patagonica*, presenta diferencias a lo encontrado en otras especies con

respecto a la longitud de la larva al momento de la metamorfosis, ya que su rápido asentamiento en el sedimento, difiere a lo observado en larvas de este género con un periodo en la masa de agua relativamente corto (Hannerz, 1956, Guerin 1970, Srikrishnadhas & Ramamoorthi, 1975).

Al comparar el desarrollo larval al momento del asentamiento, se observan diferencias entre ambas especies. *P. orensanzi*, presenta un mayor desarrollo al asentarse, respecto de *P. patagonica*, la cual se asienta tempranamente, completando la formación de estructuras adultas, tiempo después de haberse incorporado al bentos.

Así, *P. orensanzi*, presenta una larva con una larga vida en el plancton, lo que le confiere un gran potencial de dispersión geográfica (Shuto, 1974; Jablonski & Lutz, 1983; Jackson, 1986; Emlet *et al.*, 1987; Grantham, 1995; Palumbi, 1995; Scheltema, 1995), permitiendo el asentamiento en áreas distantes de la población original (Thorson, 1950), decreciendo la posibilidad de “inbreeding” y aumentando la resistencia a extinciones locales (Pechenik, 1999). Sin embargo, un mayor periodo en la masa de agua presenta desventajas, como la total dependencia de las condiciones de alimento en el plancton y la mayor exposición a depredadores (Thorson, 1950), además del riesgo de no encontrar un substrato adecuado para el asentamiento (Thorson, 1946; Johnson, 1960, 1974; Strathmann, 1986). Por otro lado, larvas con un corto periodo de tiempo en el plancton (e.g. *P. patagonica*), no estarían expuestas a tales condiciones y presentarían una mayor posibilidad de encontrar un substrato adecuado para el asentamiento (Thorson, 1950; Caley *et al.*, 1996). Si bien, la capacidad de dispersión es

menor en este tipo de larvas, igualmente pueden alcanzar una importante dispersión respecto de la población parental, cuando las velocidades de las corrientes son considerables y unidireccionales (Dirnberger, 1993).

Las larvas de muchas especies no metamorfosean en una particular etapa de su crecimiento, sino que la metamorfosis se desencadena en respuesta a señales medioambientales particulares, a menudo señales químicas o físicas asociadas a condiciones apropiadas para el juvenil (Thorson, 1950; Scheltema, 1961; Burke, 1983; Hadfield, 1986; Pawlik, 1990, Morse *et al.*, 1994). En ausencia de estas señales específicas, la larva generalmente puede posponer su metamorfosis y prolongar su vida larval (Pechenik, 1990; Morgan, 1995). Entre estas señales existen respuestas químicas que pueden originarse a partir de especies simpátricas, en la película bacteriana presente en un determinado sustrato, en los alimentos o en el hábitat. Otros factores que también influyen en el asentamiento y la metamorfosis de las larvas de poliquetos, son las corrientes imperantes, el grado de exposición mareal, fototactismos, la disponibilidad de sustrato, la textura de la superficie y el tipo de sustrato (Qian, 1999). Autores como Pechenik (1999) han propuesto para organismos sedentarios como poliquetos bentónicos, que estas señales estarían dadas por adultos o juveniles de la misma especie.

Observaciones de este trabajo, demuestran una marcada distribución estuarina para la especie *P. patagonica*, a diferencia de *P. orensanzi*, que es más bien marina.



Así, el presente trabajo aporta información sobre las características reproductivas y larvales que en su conjunto permiten entender con mayor claridad a estas especies bentónicas. Las descripciones larvales aportarán información útil para estudios de plancton en la costa chilena.

## Conclusiones

- Los adultos *P. patagonica* y *P. orensanzi*, presentan ciertas diferencias morfológicas con lo descrito para estas especies. Lo anterior se debe a que estos individuos fueron estudiados usando tratamientos no tradicionales para su identificación.
- Ambas especies, presentan patrones reproductivos similares a lo encontrado para otras especies del género *Prionospio*.
- Las larvas de *P. patagonica* se presentan como un componente abundante en el plancton durante la estación cálida, lo que concuerda con la dominancia bentónica, presente en los estuarios del sur de Chile.
- Los gametos observados en *P. patagonica* y *P. orensanzi*, corresponden a los de especies que presentan fecundación externa.
- Ambas especies presentan diferencias en su desarrollo larval, lo que permite diferenciar entre larvas de una y otra especie.
- La larva de *P. patagonica*, concluye su etapa planctónica entre los estadíos 6-7, mientras que en *P. orensanzi* esta concluye con más de 28 segmentos.

### Literatura citada

Ambroggi, R. (1990). Secondary Production of *Prionospio caspersi* (Annelida: Polychaeta: Spionidae). *Mar. Biol.* 104, 437-442.

Augener, H. (1923). Polychaeten von West-Patagonien. Göteborgs K. Vetensk. –o VitterhSamh. Handl. (4). 27, 1-5.

Berkeley, E. & Berkeley, C. (1961). Notes on Polychaeta from California to Peru. *Can. J. Zool.* 39, 655-664.

Blake, J. A. (1969). Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta:Spionidae). *Ophelia*. 7, 1-63.

Blake, J. A. (1983). Polychaetes of the family Spionidae from South America, Antarctica and adjacent seas and islands. Biology of the Antartic Seas XIV. *Antarct. Res. Ser.* 39, 205-208.

Blake, J. A. (1996). Family Spionidae. In Blake J. A., B. Hilbig & P. H. Scott (eds), Taxonomic Atlas of Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol 6. Annelida Part 3. Polychaeta: Orbiniidae to Cossuridae. Santa Barbara Museum of Natural History. 81-223.

Blake, J. A. & Arnofsky, P. (1999). Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to the systematics and phylogeny. *Hydrobiologia*. 402, 57-106.

Blake, J. A. & Kudenov, J. D. (1978). The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas, with a revision of the genera. *Mem. nat. Mus. Victoria*. 39, 171-280.

Blake, J. A. & Kudenov, J. D. (1981). Larval development, larval nutrition and growth for two *Boccardia* species (Polychaeta, Spionidae) from Victoria, Australia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 6, 175-182.

Blake, J. A. & Maciolek, N. J. (1992). A new genus and two new species of Spionidae (Polychaeta) from Hydrothermal vents at the Guaymas Basin and Juan de Fuca Ridge, with comments on a related species from the western North Atlantic. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 105, 723-732.

Blake, J. A. & Woodwick K. H. (1975). Reproduction and larval development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda) and *Pseudopolydora kemp*i (Southern) (Polychaeta: Spionidae). *Biol. Bull.* 149, 109-127.

Bochert, R. & Bick, A. (1995). Reproduction and development of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). *Mar. Biol.* 123; 763-773.

Bochert, R. (1996). An electron microscopic study of spermatogenesis in *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Spionidae). *Acta zool.* 77, 191-199.

Burke, R. D. (1983). The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae: stimulus and response. *Can. J. Zool.* 61, 1701-1719.

Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P & Menge, B. A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 477-500.

Cañete, J. I., Hilbig, B & Santana, M. (2001). Primer registro de *Prionospio orensanzi* (Blake, 1983) (Polychaeta: Spionidae) en el estrecho de Magallanes, Chile. Resúmenes. XXI Congreso de Ciencias del Mar. Valparaíso. Chile. 136 pp.

Cárdenas, C. A. (2003). Reproducción y desarrollo larval de *Polydora rickettsi* (Woodwick, 1961) y *Dipolydora huelma* (Sato-Okoshi & Takatsuka, 2001), dos perforadores de sustratos calcáreos. Tesis. Escuela de Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 78 pp.

Carrasco, F. D. (1974). Spionidae (Polychaeta) provenientes de la Bahía de Concepción y lugares adyacentes. *Bol. Soc. Biol. Concepción.* 48, 185-201.

Carrasco, F. D. (1976). Larvas de la familia Spionidae (Polychaeta) en el plancton de la Bahía de Concepción. Chile. *Gayana Zool.* 38, 1-63.

Chia, F. S. (1974). Classification and adaptative significance of developmental patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.* 10, 30-121.

Day, J. H. (1967). A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. *Br. Mus. Nat. Hist.* 656, 1-878.

Dirnberger, J. M. (1993). Dispersal of larvae with a short planktonic phase in the polychaete *Spirorbis spirillum* (Linnaeus). *Bull. Mar. Sci.* 52, 898-910.

EDAS, (2002). Monitoreo de la fauna íctica y macrobentónica del río Valdivia y su relación con la Estación Depuradora de Aguas Servidas (EDAS). Arenas, J. 28 pp.

Emlet, R. B. McEdward, L. R. & Strathmann, R. R. (1987). Echinoderm larval ecology viewed from the egg. In Jangoux, M & Lawrence, J. M (eds). *Echinoderm studies*. Vol 2. Balkema, Rotterdam. p 55-136.

Fauchald, K. (1977). The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families, and genera. *Sci. Ser. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County.* 28, 1-188.

Foster, N. (1971). Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*. 36, 1-183.

Franzén, A. (1956). On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. *Zool. Bijdr.* 31, 355-480.

Franzén, A. (1970). Phylogenetic aspects of the morphology of the spermatozoa and spermiogenesis, Comparative Spermatology . In Baccetti, B (ed.), Academic Press, New York. p 267-278.

Franzén, A. (1977). Sperm structure with regard to fertilization biology and phylogenetics. *Verh. Dt. Zool. Ges.* 1977, 123-138.

Franzén, A. & Rice, S. A. (1988). Spermatogenesis, male gametes and gamete interactions. In Westheide, W. & C. O. Hermans (eds), The ultrastructure of Polychaeta. *Microfauna Mar.* 4, 309-333.

Grantham, T. A. (1995). Hierarchical approaches to macroevolution: recent work on species selection and the 'effect hypothesis'. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, 301-321.

Gudmundsson, H. (1985). Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 65, 93-111.

Guérin, J. P. (1970). Description des stades larvaires de *Prionospio caspersi* Laubier, (Annelide, Polychète). Répartition des larves de *Prionospio* en Méditerranée occidentale. *Tethys*. 2, 35-40.

Hadfield, M. G. (1986). Settlement and recruitment of marine invertebrates: a perspective and some proposals. *Bull. Mar. Sci.* 39, 418-425.

Hannerz, L. (1956). Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bijdr.* 31, 1-204.

Havenhand, J. N. (1995). Evolutionary ecology of larval of larval types. In McEdward, L (ed.). Ecology of marine invertebrates larvae. CRC press, Boca Raton, FL. p 79-122.

Jablonski, D. & Lutz, R. A. (1983). Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biol. Rev.* 58, 21-89.

Jackson, J. B. C. (1986). Modes of dispersal of clonal benthic invertebrates: Consequences for species, distributions and genetic structure of local populations. *Bull. Mar. Sci.* 39, 586-606.

Jägersten, G. (1972). Evolution of the metazoan life cycle. Academic Press. New York. 282 pp.



Johnson, W. M. (1960). The offshore drift of larvae of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest.* 7, 147-161.

Johnson, W. M. (1974). On the dispersal of lobster larvae into the East Pacific Barrier (Decapoda, Palinuridae). *Fish Bull.* U. S. 72, 639-647.

Johnson, P. G. (1984). Family Spionidae Grube 1850, In Uebelacker, J. M & P. G. Johnson (eds). Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor & Associates, Inc. Mobile, AL. 6-1 a 6-9 pp.

Levin, L. A. (1984). Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology.* 65, 1185-1200.

Levin, L. A. & Bridges, T. S. (1995). Pattern and diversity in reproduction and development. In McEdward (ed). *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Marine Science Series. CRC press, 1-48.

Levin, L. A. & Creed, E. L. (1986). Effect of temperature and food availability on reproductive responses of *Streblospio benedicti* (Polychaeta:Spionidae) with planktotrophic or lecithotrophic larvae. *Mar. Biol.* 92, 103-113.

Levitan, D. R. (1995). Evolutionary ecology of larval types. In McEdward, L (ed). Ecology of marine invertebrates larvae. CRC press, Boca Raton, FL. p 123-156.

Light, W. J. (1978). Invertebrates of the San Francisco Bay Estuary System. Family Spionidae (Annelida, Polychaeta). The Boxwood Press, Pacific Grove, California. 211 pp.

Low, A. M. (1993). Distribución y abundancia de la pequeña macro-infauna estival en estuarios micromareales del sur de Chile. Tesis. Escuela de Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 52 pp.

Macioleck, N. J. (1981a). A new genus and species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the North and South Atlantic. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 94, 228-239.

Macioleck, N. J. (1981b). Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the Galapagos rift geothermal vents. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 94, 826-837.

Macioleck, N. J. (1985). A revisión of the genus *Prionospio* Malmgren, with special emphasis on species from the Atlantic Ocean, and new records of species belonging to the genera *Apoprionospio* Foster and *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta, Annelida, Spionidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 84, 325-383.

Malmgren, A. J. (1867). Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandie, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Öfv. K. Vetensk. Akad. För.* 24, 127-235.

Morgan, S. G. (1995). Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. In McEdward, L (ed). Ecology of marine invertebrates larvae. CRC press, Boca Raton, FL. p 279-321.

Morse, D. E., Morse, A. N. C., Raimondi, P. T. & Hooker, N. (1994). Morphogen-based chemical flypaper for *Agaricia humilis* coral larvae. *Biol. Bull.* 186, 172-181.

Olive, P. J. W. & Clark, R. B. (1978). Physiology of reproduction. In P. J. Mill (ed), Physiology of Annelids. Academic Press, London. 271-368.

Olive, P. J. W. (1983). Annelida- Polychaeta. In K. G. Adiyodi & R. G. Adiyodi (eds). Reproductive Biology of invertebrates. Volume II, Spermatogenesis and Sperm Function. New York, John Wiley & Sons. 321-342 pp.

Palumbi, S. R. (1995). Using genetics as an indirect estimator of larval dispersal. In McEdward, L (ed). Ecology of marine Invertebrates larvae. CRC press, Boca Raton, FL. p 369-387.

Pawlik, J. R. (1990). Natural and artificial induction of metamorphosis of *Phragmatopoma lapidosa californica* (Polychaeta: Sabellariidae), with a critical look at the effects of bioactive compounds on marine invertebrate larvae. *Bull. Mar. Sci.* 46, 512-536.

Pechenik, J. A. (1990). Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: Does it occur? Is there a price to pay? *Ophelia*. 32, 63-74.

Pechenik, J. A. (1999). On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 177, 269-297.

Pettibone, M. (1982). Annelida. In: Parker, S.P. (ed). Synopsis and classification of living organism. McGraw-Hill 2, 1-43.

Plate, S. & Husemann, E. (1994). Identification guide to the planktonic polychaete larvae around the island of Helgoland (German Bight). *Helgol. Meeresunters.* 48, 1-58.

Qian, P. Y. (1999). Larval settlement of polychaetes. *Hydrobiologia*. 402, 239-253.

Quijón, P. Jaramillo, E. & Pino, M. (1996). Macrofaunal assemblages associated whit mussel and clam beds in an estuary of southern Chile. *Estuaries*. 19, 62-74.

Radashevsky, V. I. (1986). Reproduction and larval development of the polychaete *Polydora ciliata* in Peter the Great Gulf of the Sea of Japan. *Mar. Biol. Vladivostok*. 2, 39-46 (In Russian, with English abstract).

Radashevsky, V. I. (1988). Morphology, ecology, reproduction and larval development of *Polydora ushakovi* (Polychaeta: Spionidae) in Peter the Great Gulf of the sea of Japan. *Zool Zh.* 67, 870-878. (In Russian, translated into English by the Multilingual Services Division. Canada in 1989).

Rice, S. A. & Reish, D. J. (1976). Egg capsule formation in the polychaete *Polydora ligni* : confirmation of a hypothesis. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* 75, 285-286.

Rice, S. A. (1992). Polychaeta spermatogenesis and spermiogenesis. In F. W. Harrison & S. L. Gardiner (eds). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol 7, Annelida. Wiley-Liss, Inc. 129-151.

Rouse, G. W. (1988). An ultrastructural study of the spermatozoa from *Prionospio cf. queenslandica* and *Tripolydora sp.*: Two spionid polychaetes with different reproductive methods. *Acta zool.* 69, 205-216.

Rouse, G. W. (1999). Polychaeta, including Pogonophora and Myzostomida. In Adiyodi, K. G. & R. G. Adiyodi (series eds). *Reproductive Biology of Invertebrates*, Vol. 9. In

Jamieson, B. B. G. M. (ed). Progress in Male Gamete Ultrastructure and Phylogeny. John Wiley, Chichester. in press.

Rouse, G. W. & Jamieson, B. G. M. (1987). An structural study of the spermatozoa of the polychaetes *Eurythoe complanata* (Amphinomidae) *Clymenella* sp. and *Micromaldane* sp. (Maldanidae), with definition of sperm types in relation to reproductive biology. *J. Submicrosc. Cytol.* 19, 573-584.

Rozbaczylo, N. (1980). Clave para el reconocimiento de familias de poliquetos del mar chileno. *Stud. Netrop. Fauna.* 10, 97-104.

Rozbaczylo, N. (1985). Los Anélidos Poliquetos de Chile. Índice sinonímico y distribución geográfica de especies. Monografías Biológicas. Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 3, 284 pp.

Rozbaczylo, N. & Salgado, P. (1993). Poliquetos Spionidae de fondos blandos submareales de la Bahía de Valparaíso, Chile (Annelida: Polychaeta). *Estud. Oceanol.* 12, 17-28.

Sato-Okoshi, W. Sugawara, Y. & Nomura, T. (1990). Reproduction of the boring polychaete *Polydora variegata* inhabiting scallops in Abashiri Bay. North Japan. *Mar. Biol.* 104, 61-66.

Scheltema, R. S. (1961). Metamorphosis of the veliger larvae of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda) in response to bottom sediment. *Biol. Bull.* 120, 92-109.

Scheltema, R. S. (1995). The relevance of passive dispersal for the biogeography of Caribbean mollusks. *Am. Malac. Bull.* 11, 99-115.

Schroeder, P. C. & Hermans, C. O. (1975). Annelida: Polychaeta. In A. Giese & J. Pearse (eds): Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. III Annelids and Echiurans. Academic Press, New York. 213 pp.

Shuto, T. (1974). Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*. 7, 239-256.

Sigvaldadóttir, E. (1998). Cladistic analysis and classification of *Prionospio* and related genera (Polychaeta, Spionidae). *Zool. Scr.* 27, 175-187.

Simon, J. L. (1967). Reproduction and Larval development of *Spio setosa* (Spionidae: Polychaeta). *Bull. Mar. Sci.* 17, 398-431.

Söderström, A. (1920). Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. Inaugural Dissertation, Uppsala, Almqvist & Wicksells. 288 pp.

Srikrishnadhas, B. & Ramamoorthi, K. (1975). Studies on some polychaete larvae of Porto Novo waters. *Bull. Dept. Mar. Sci. Univ. Cochin*. 6(4), 733-749.

Strathmann, R. R. (1986). What controls the type of larval development? Summary statement for the evolution session. *Bull. Mar. Sci.* 39, 616-622.

Tamai, K. (1988). Distribution and life history of *Prionospio ehlersi* Fauvel, 1928 (Polychaeta: Spionidae) in Japan. *Bull. Jap. Assoc. Benthology*. 34, 25-32. (In Japanese, with English abstract).

Thorson, G. (1946). Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the sound (Øresund). *Medd. Kom. Dan. Fisk. Havunders.*, Plankton 4, 1-253.

Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25, 1-45.

Vance, R. R. (1973). On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Am. Nat.* 197, 339-352.

Wilson, D. P. (1928). The larvae of *Polydora ciliata* Johnston and *Polydora hoplura* Claparède. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* 15, 567-589.



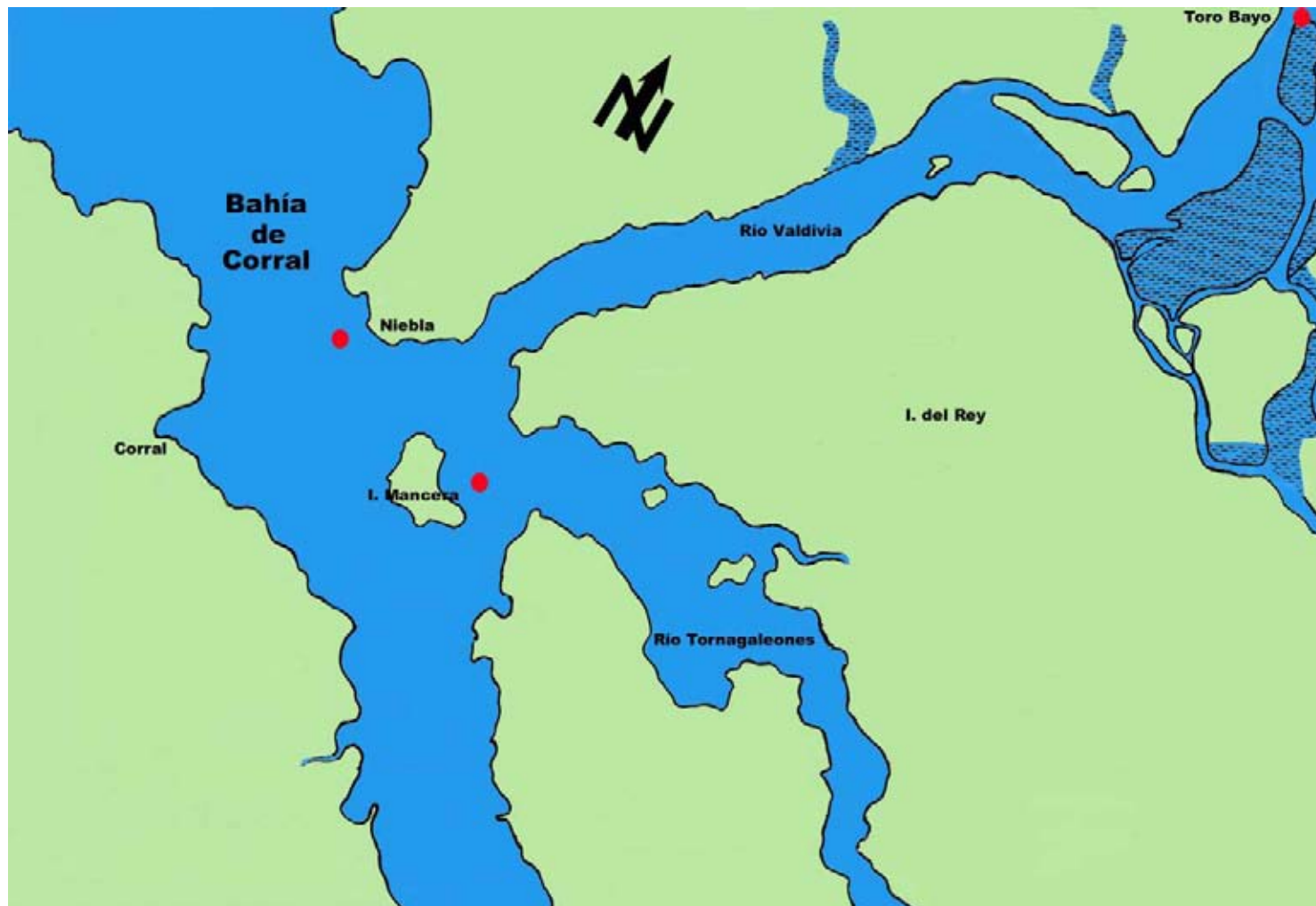
Wilson, D. P. (1968). Some aspects of the eggs and larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). *J. Mar. biol. Ass. U. K.* 48, 367-386.

Wilson, H. W. (1991). Sexual reproductive modes in Polychaetes: Classification and diversity. *Bull. Mar. Sci.* 48, 500-516.

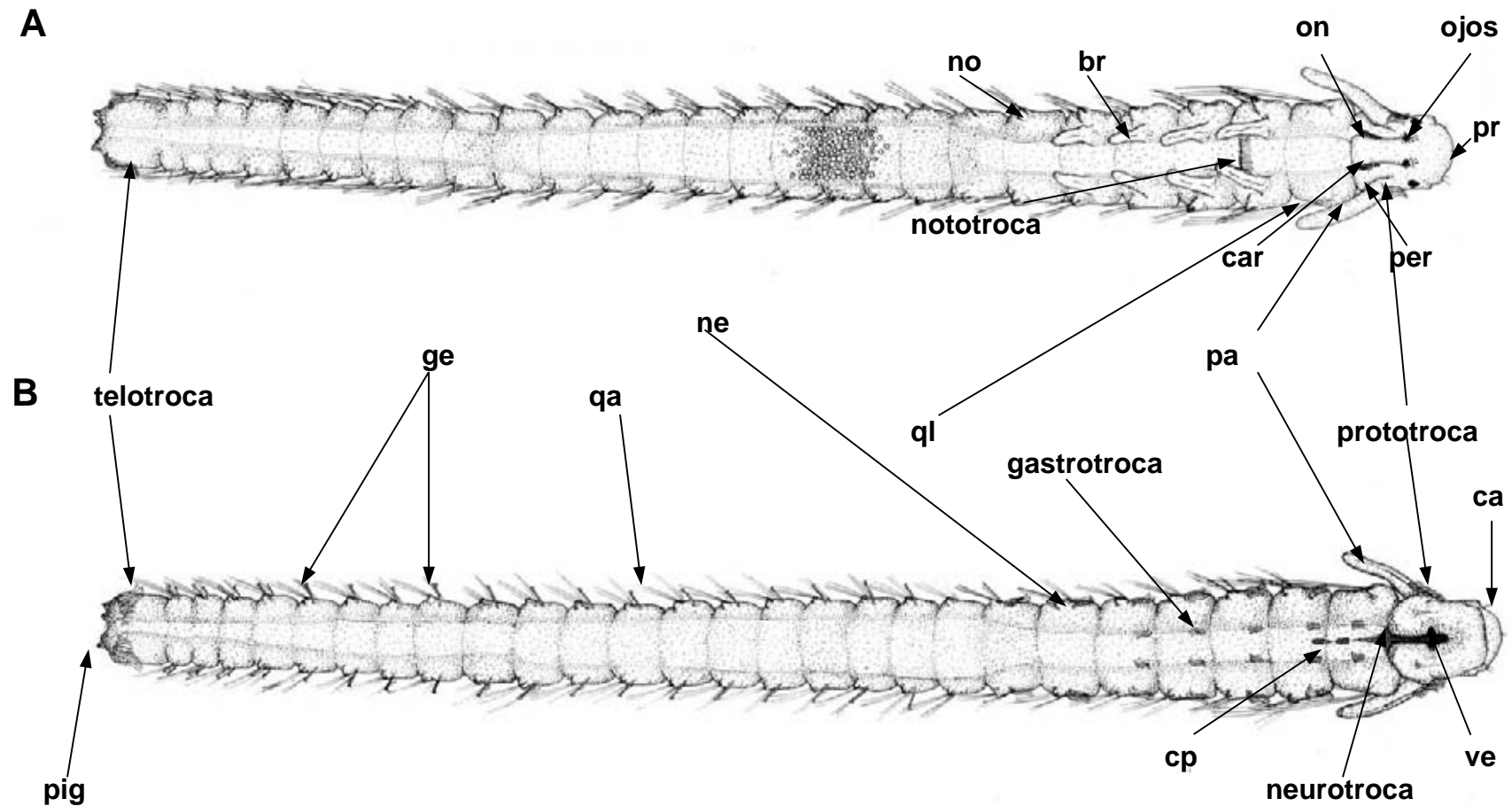
Yokoyama, Il. (1981). Larval development of a spionid polychaete *Paraprionospio pinnata* (Ehlers). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 26, 157-170.

Yokoyama, Il. (1996). Larvae of the spionid polychaete *Paraprionospio* sp. (form B), found in the plankton from Omura Bay. *Bull. Nat. Res. Inst. Aquaculture.* 25, 17-22.

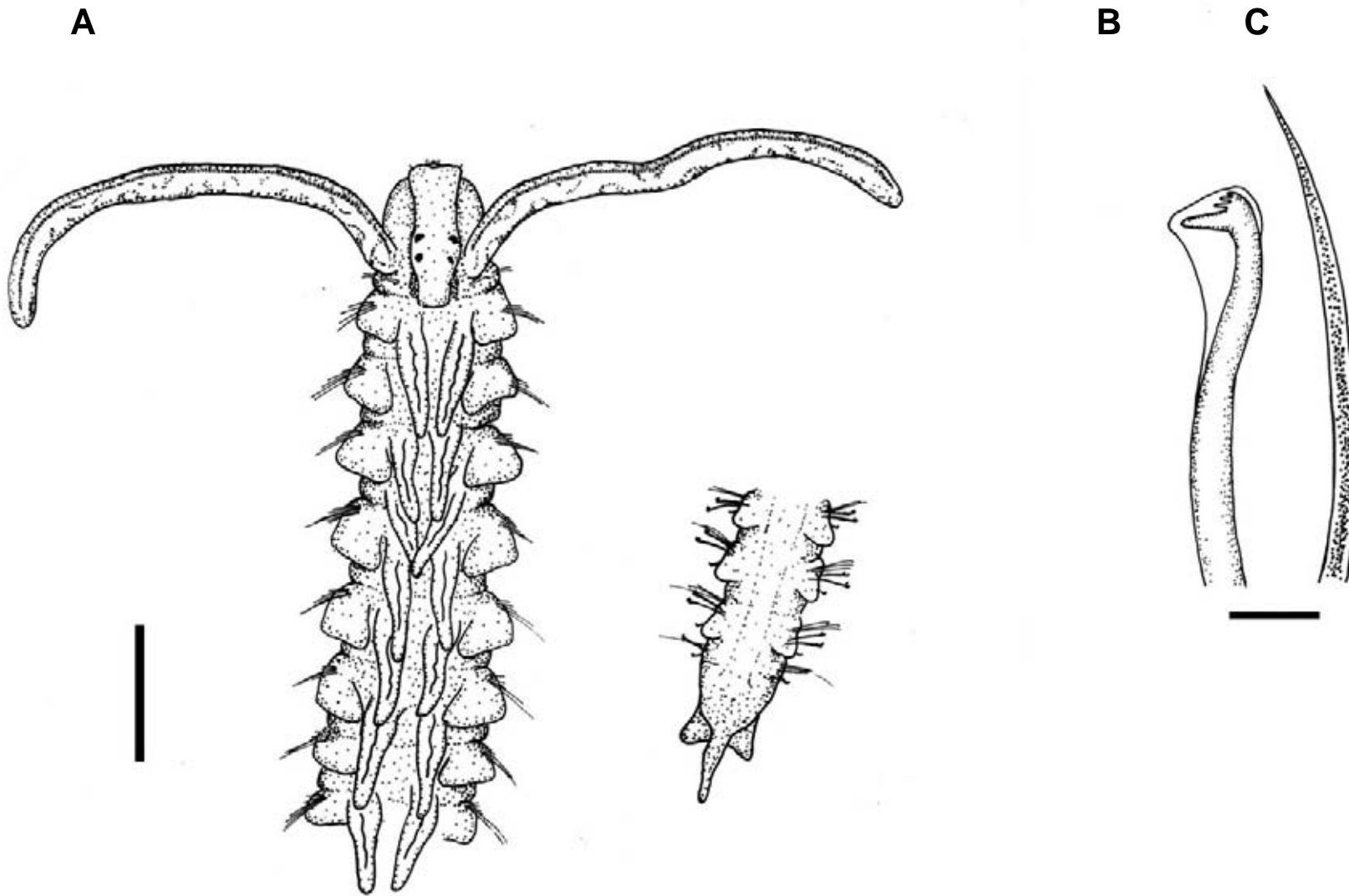
## **Anexo figuras**



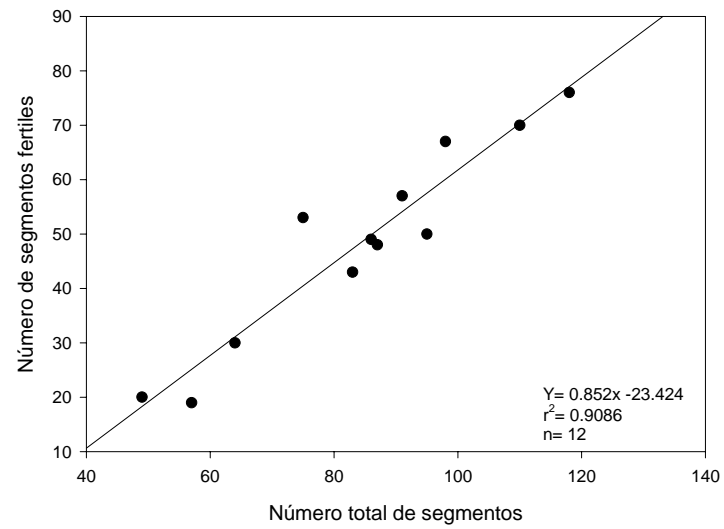
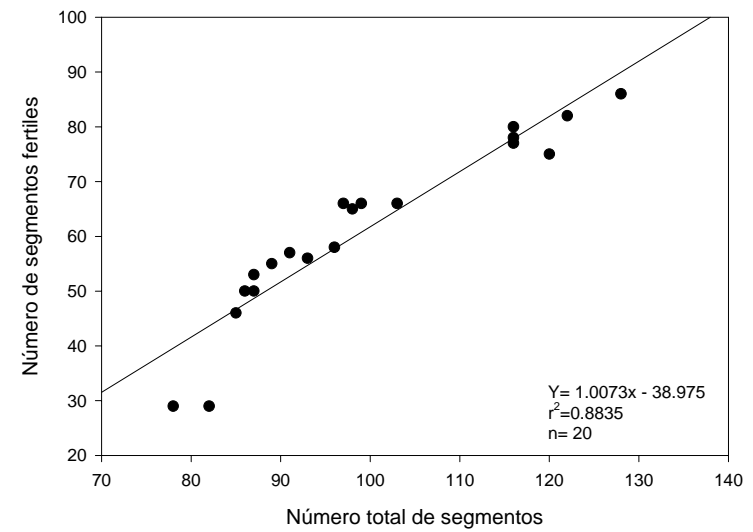
**Figura 1.** Mapa de la bahía de Corral ( $39^{\circ} 50' 52''$  S;  $73^{\circ} 27' 38''$  W) y estuario del río Valdivia ( $39^{\circ} 50' 22''$  S;  $73^{\circ} 16' 06''$  W), X región, Chile. Los puntos de color rojo, indican las zonas de colecta de individuos.



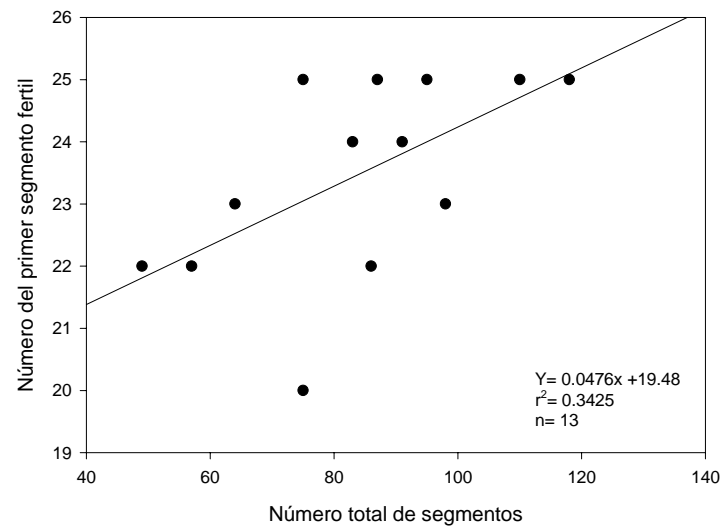
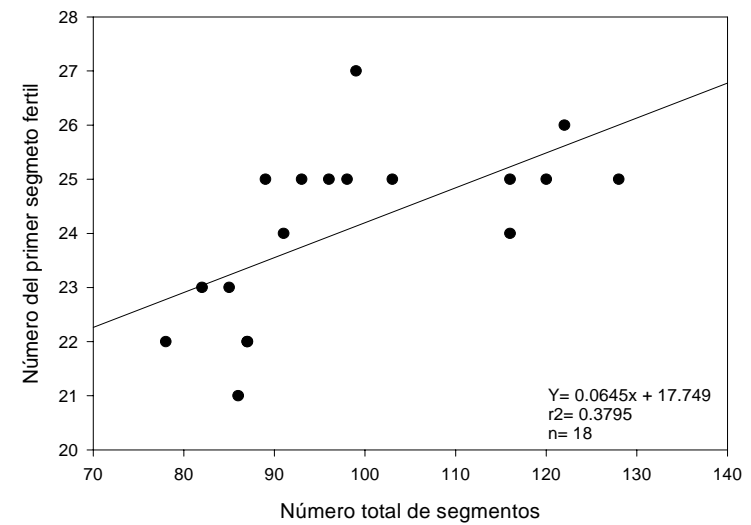
**Figura 2.** Morfología y nomenclatura de una larva del género *Prionospio*, (A) vista dorsal, (B) vista ventral. **pr**, prostomio; **per**, peristomio; **ca**, cilios apicales; **on**, órgano nuczal; **car**, carúncula; **br**, branquias; **no**, notopodio; **ne**, neuropodio; **pa**, palpos; **cp**, ‘‘ciliated pit’’; **ve**, vestíbulo; **ge**, ganchos encapuchados; **ql**, quetas larvales; **qa**, quetas adultas; **pig**, pigmento.



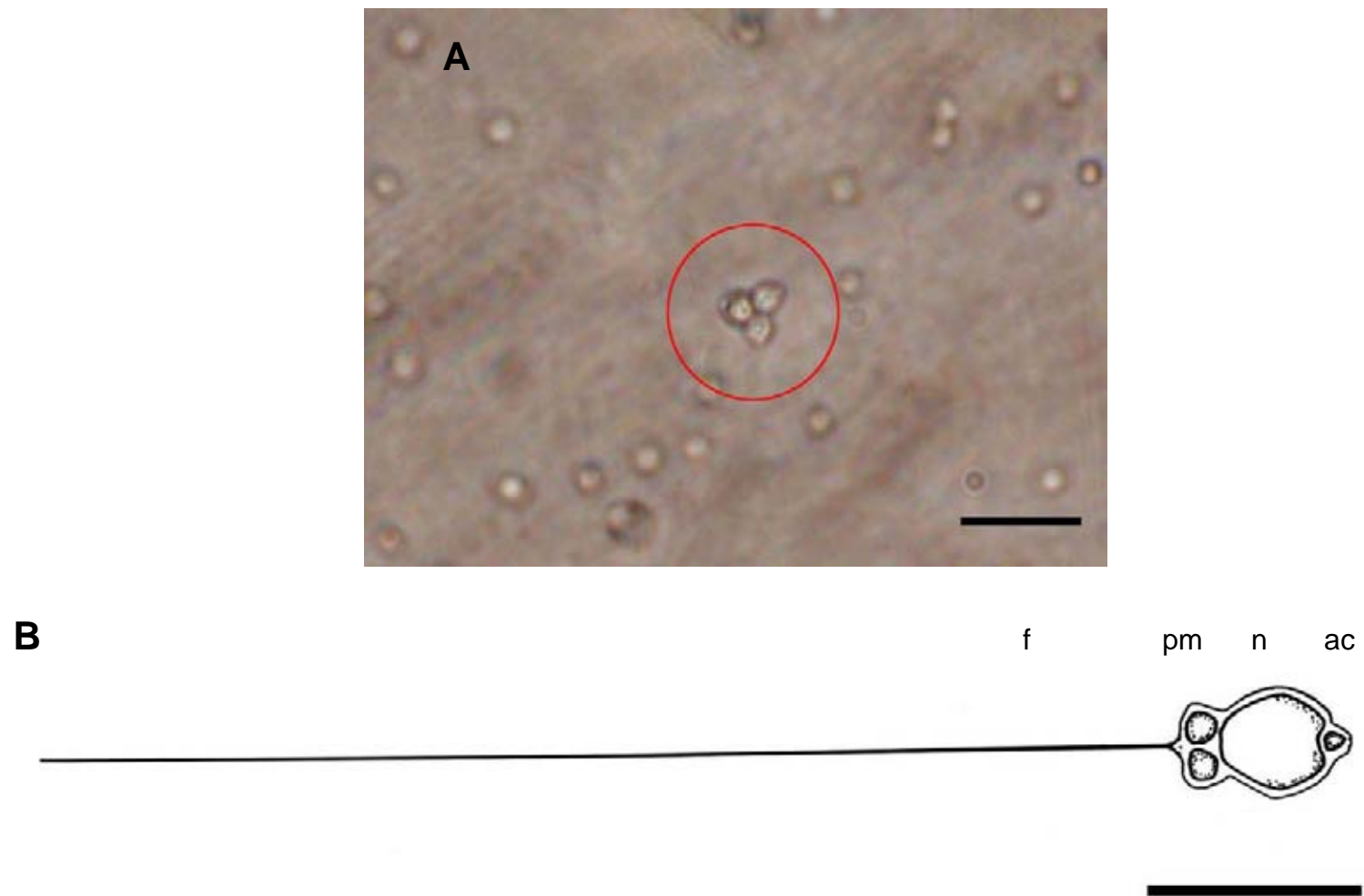
**Figura 3.** *Prionospio patagonica*. **A**, extremo anterior y posterior de un adulto; **B**, ganchos encapuchados; **C**, espinas ventrales de consistencia granulada (escala **A** = 500  $\mu\text{m}$ ; **B** = 30  $\mu\text{m}$ ; **C** = 30  $\mu\text{m}$  ).

**A****B**

**Figura 4.** *Prionospio patagonica*. Relación entre el número total de segmentos y el número de segmentos fértiles en (A) machos y (B) hembras.

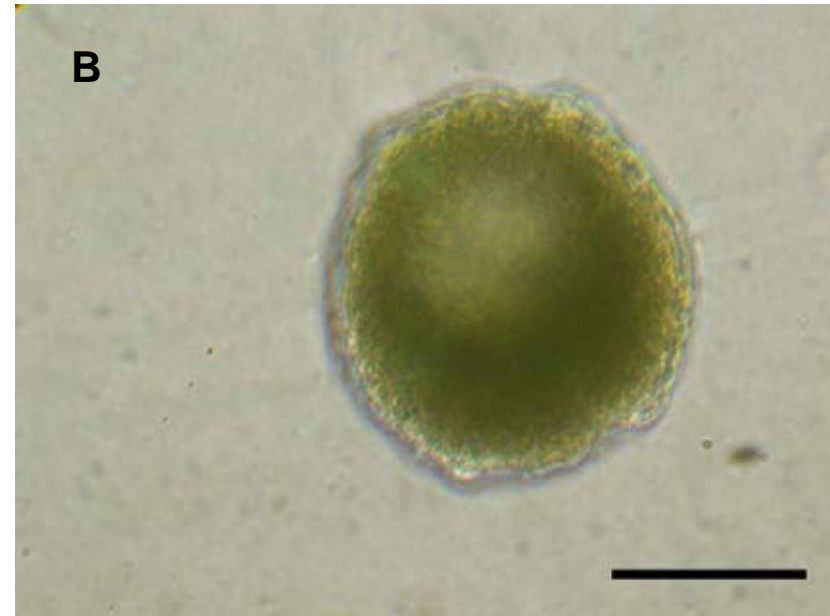
**A****B**

**Figura 5.** *Prionospio patagonica*. Relación entre el número total de segmentos y el número del primer segmento fértil en **(A)** machos y **(B)** hembras.



**Figura 6.** *Prionospio patagonica*. **A**, tétradas de espermátidas; **B**, esquema de un ect-acuaspermio, **f**, flagelo; **pm**, pieza media; **n**, núcleo; **ac**, acrosoma (escala **A** = 15  $\mu\text{m}$ ; **B** = 5  $\mu\text{m}$ ).

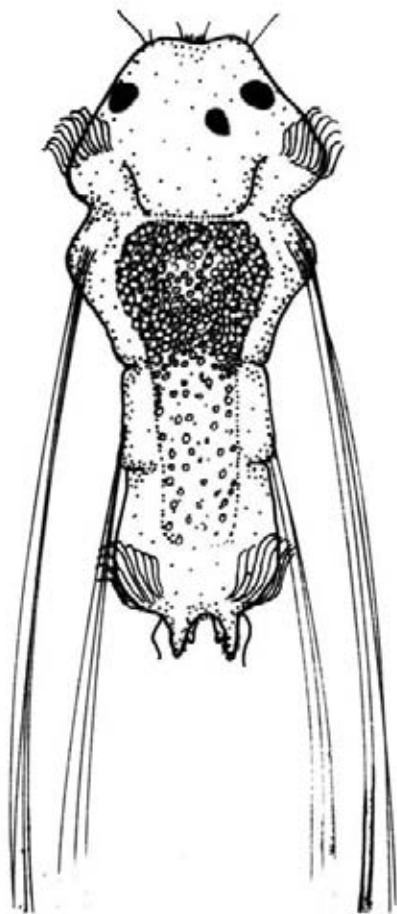
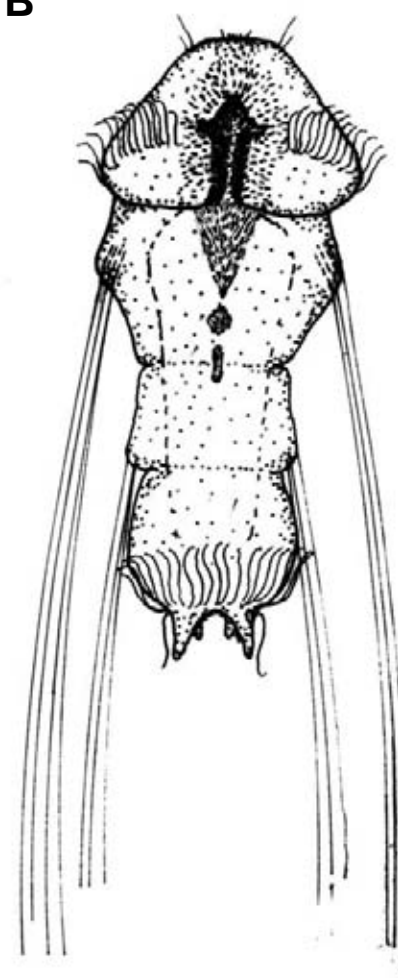




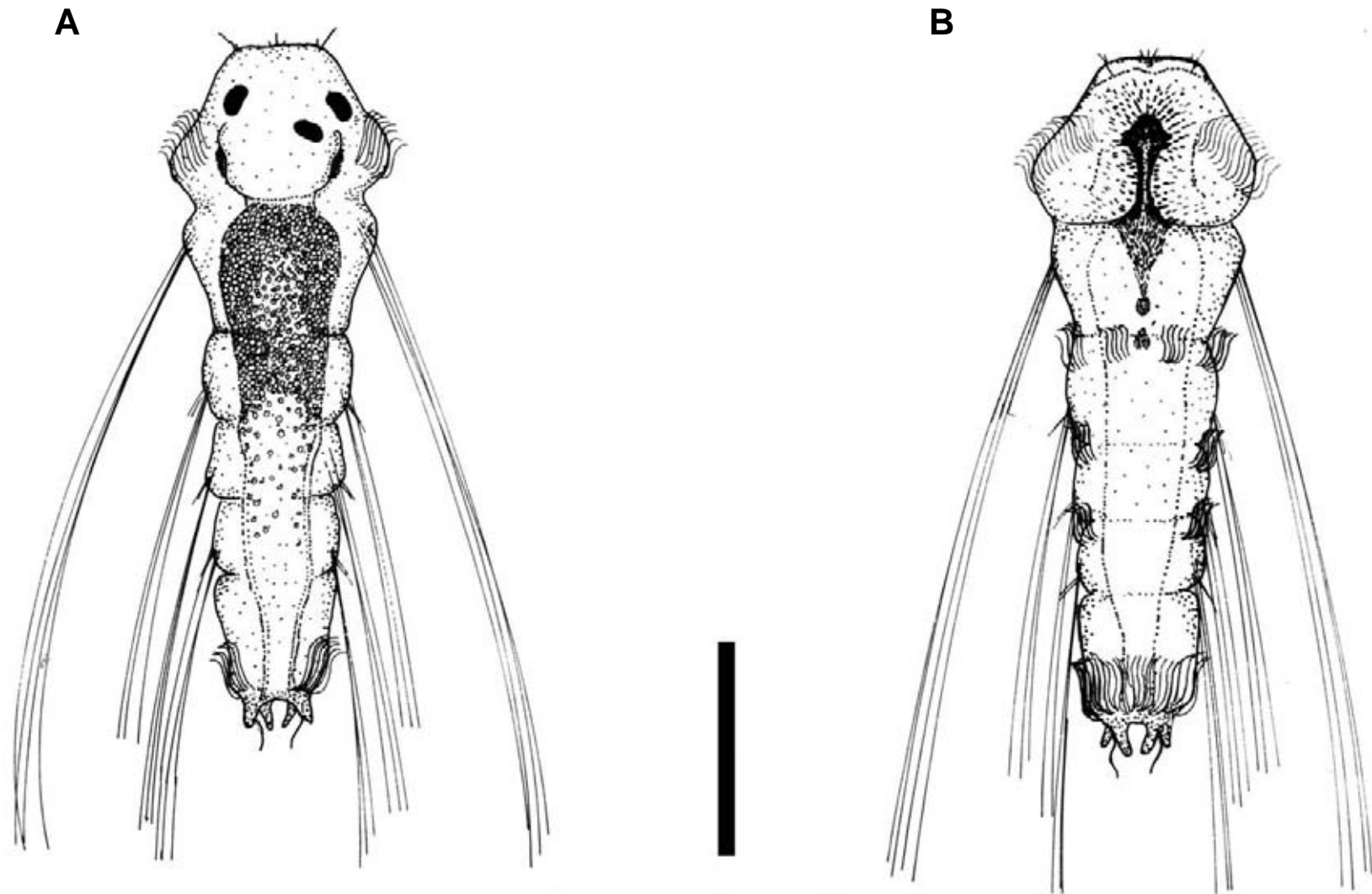
**Figura 7.** *Prionospio patagonica*. **A**, segmentos fértiles (**sf**) de una hembra; **B**, ovocito (escala **A** = 500  $\mu\text{m}$ ; **B** = 50  $\mu\text{m}$ ).



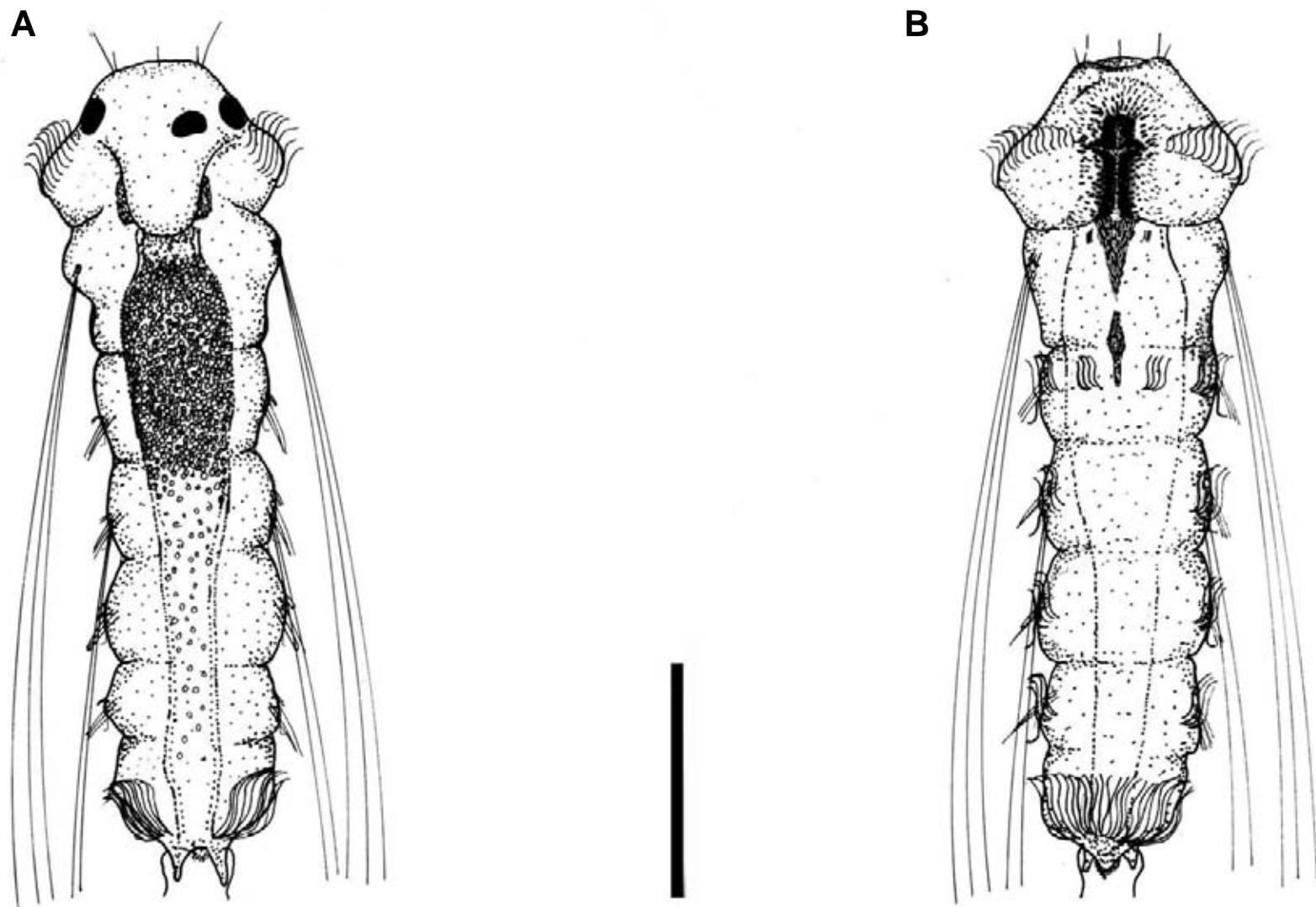
**Figura 8.** *Prionospio patagonica*. Larva de 2 segmentos (escala = 50  $\mu\text{m}$ )

**A****B**

**Figura 9.** *Prionospio patagonica*. Larva de 2 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 100  $\mu$ m).

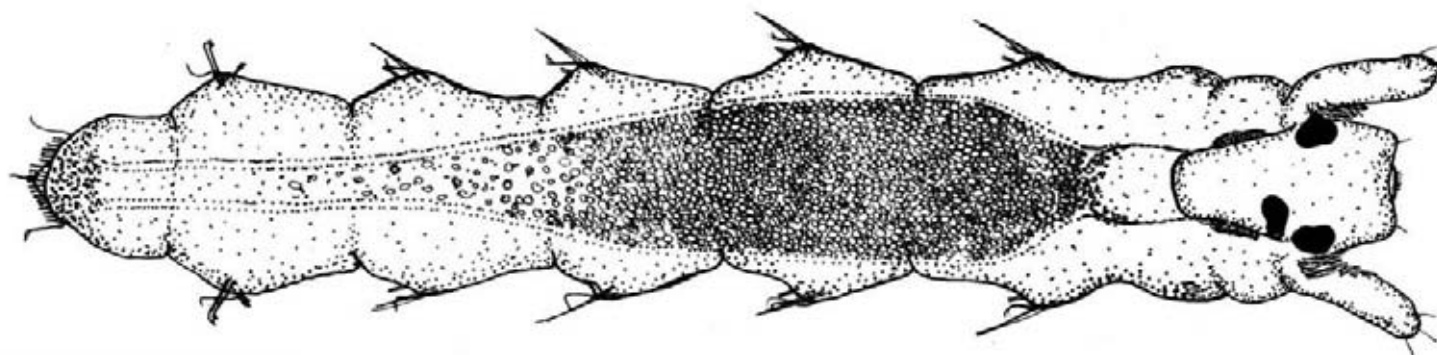


**Figura 10.** *Prionospio patagonica*. Larva de 4 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 100 µm).

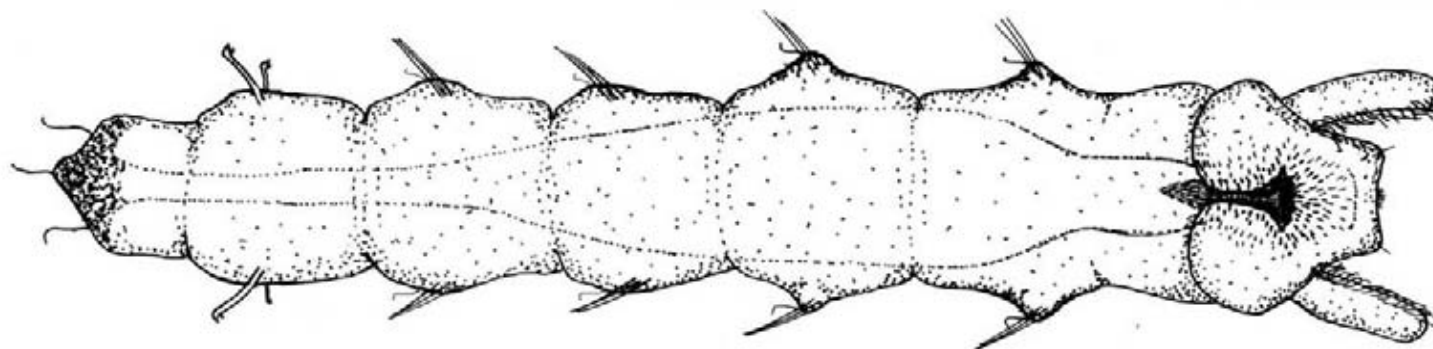


**Figura 11.** *Prionospio patagonica*. Larva de 5 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 100  $\mu$ m).

**A**

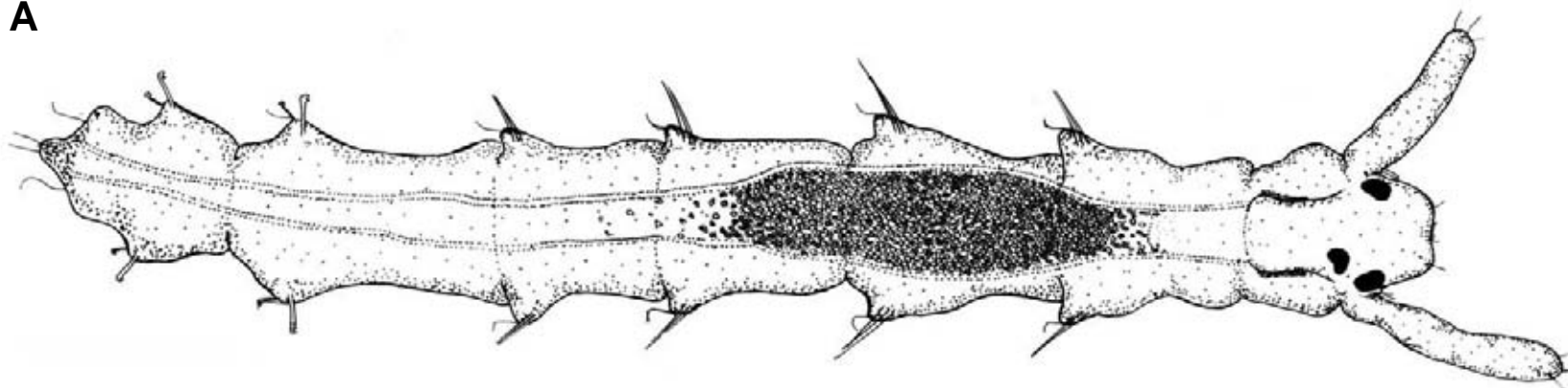


**B**

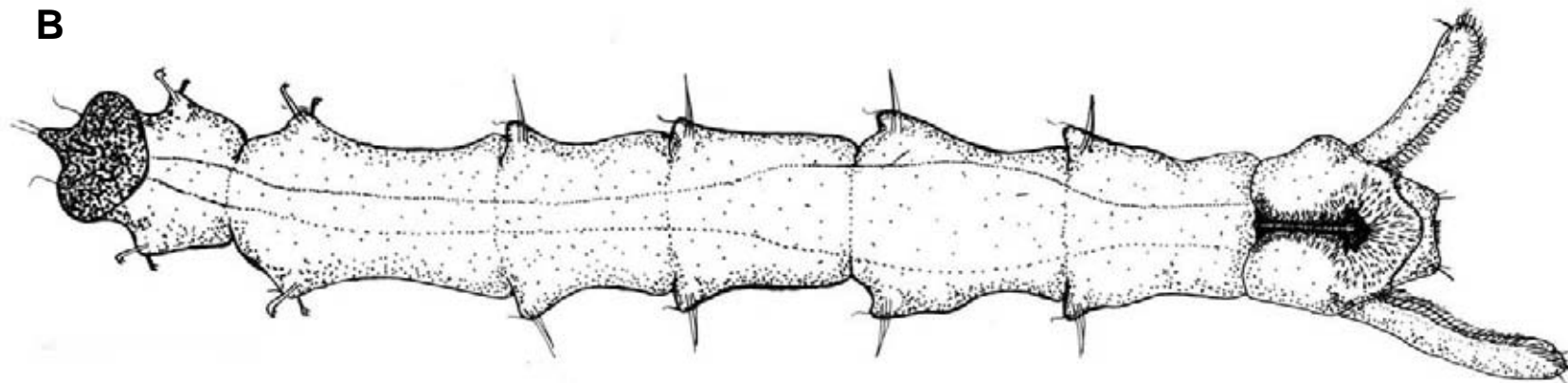


**Figura 12.** *Prionospio patagonica*. Larva de 6 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 100  $\mu$ m).

**A**

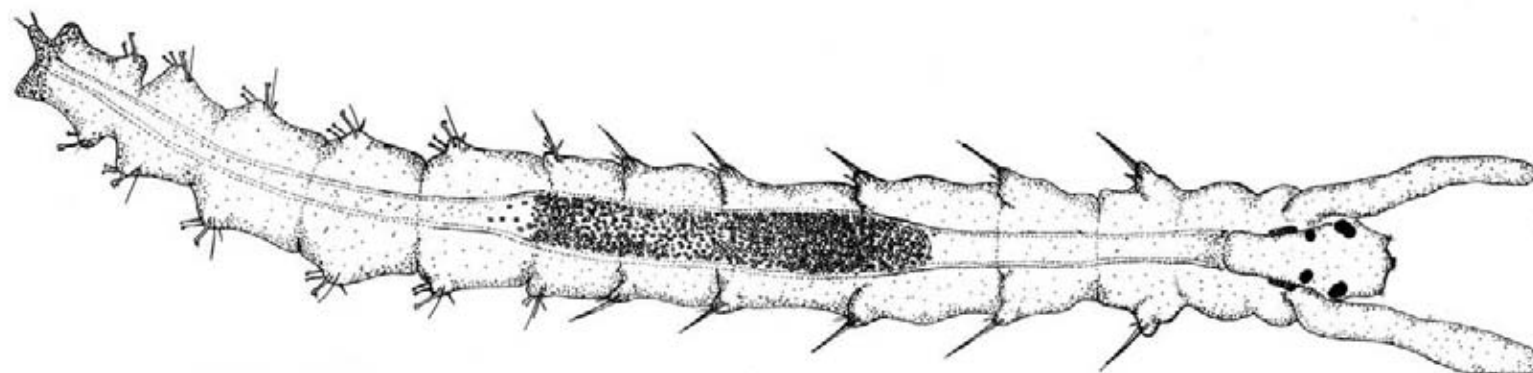


**B**

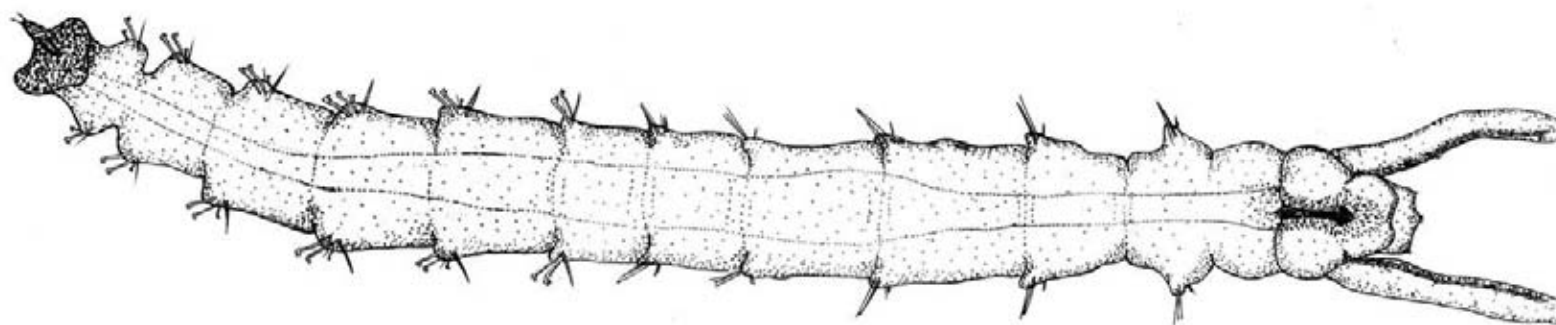


**Figura 13.** *Prionospio patagonica*. Larva de 7 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 100  $\mu$ m).

**A**

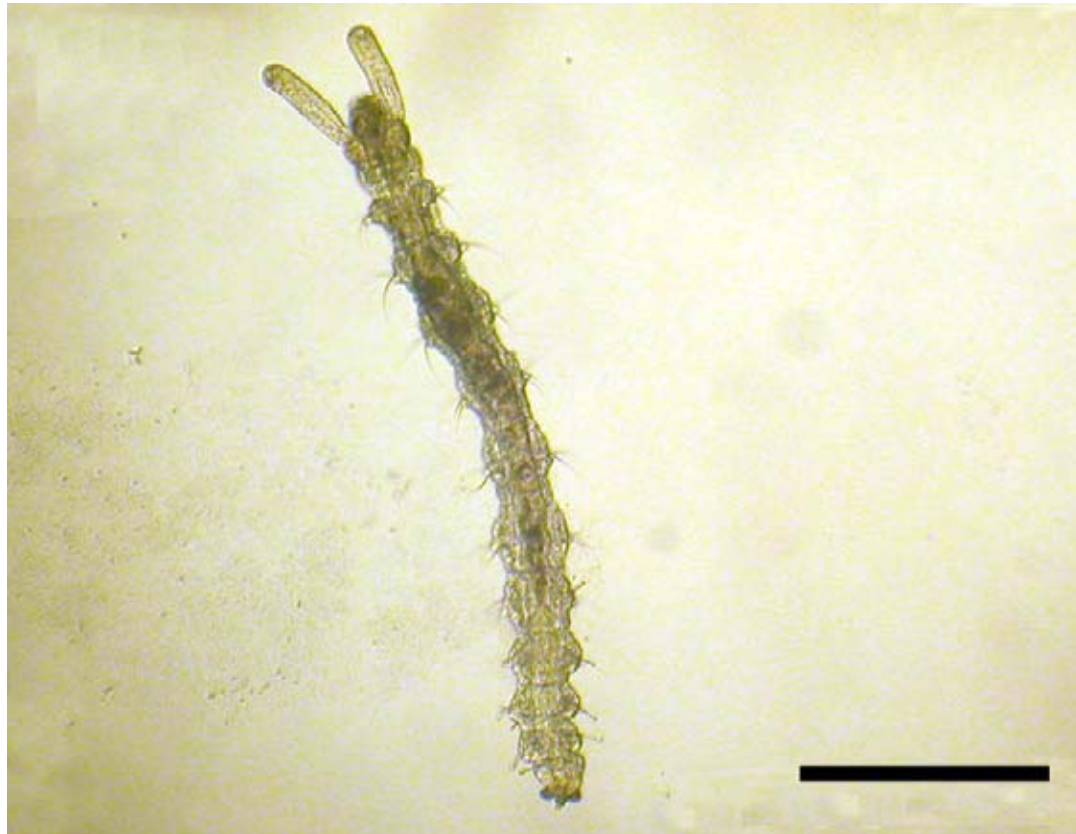


**B**

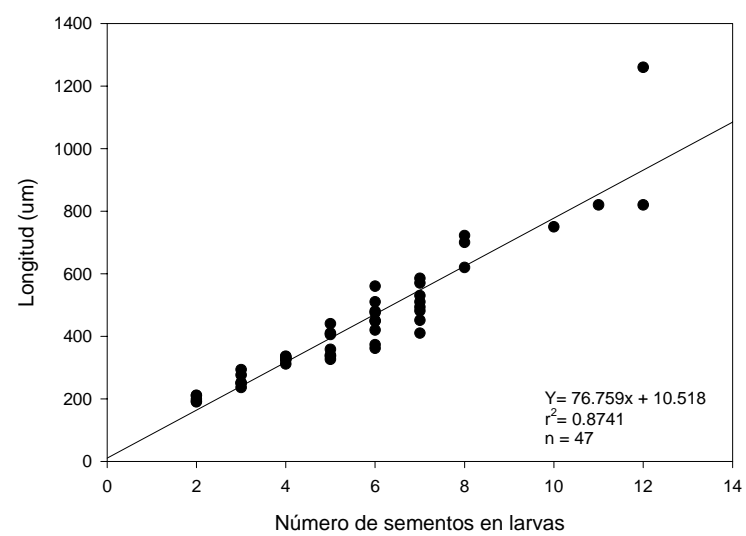


**Figura 14.** *Prionospio patagonica*. Larva de 12 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 150  $\mu$ m).

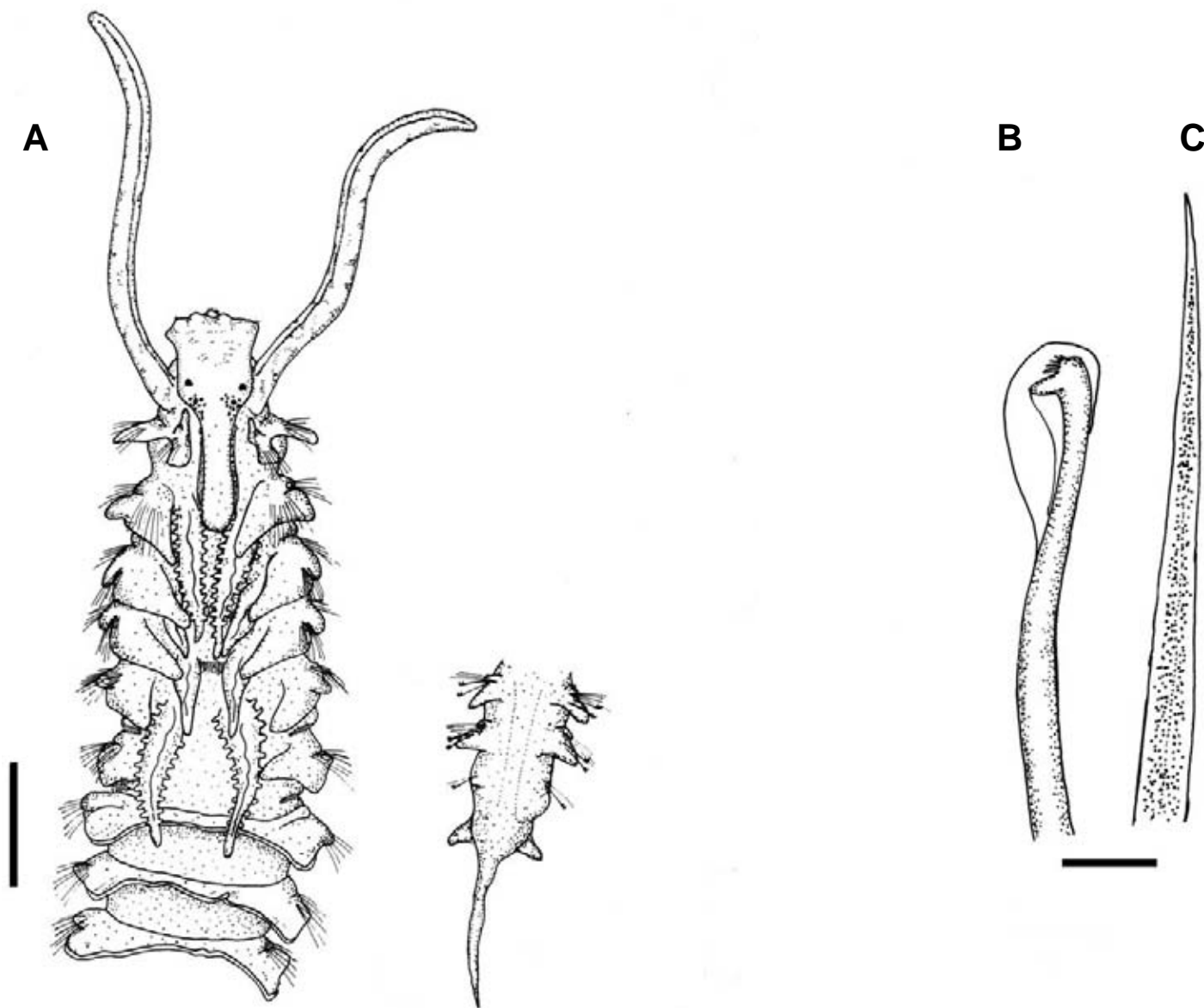




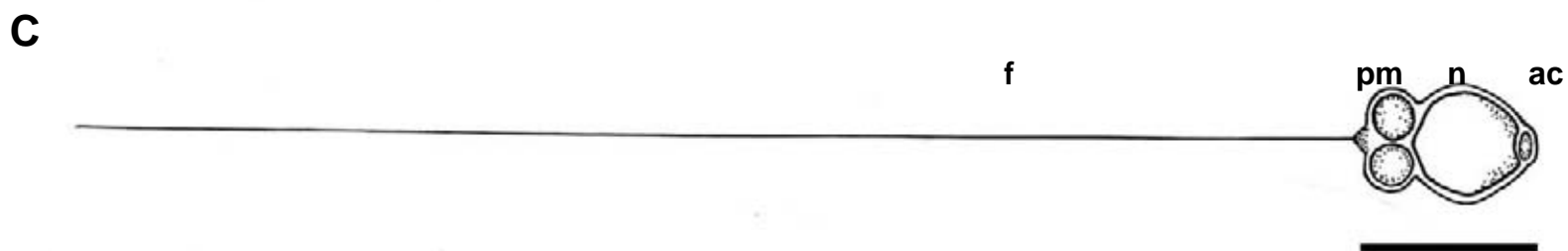
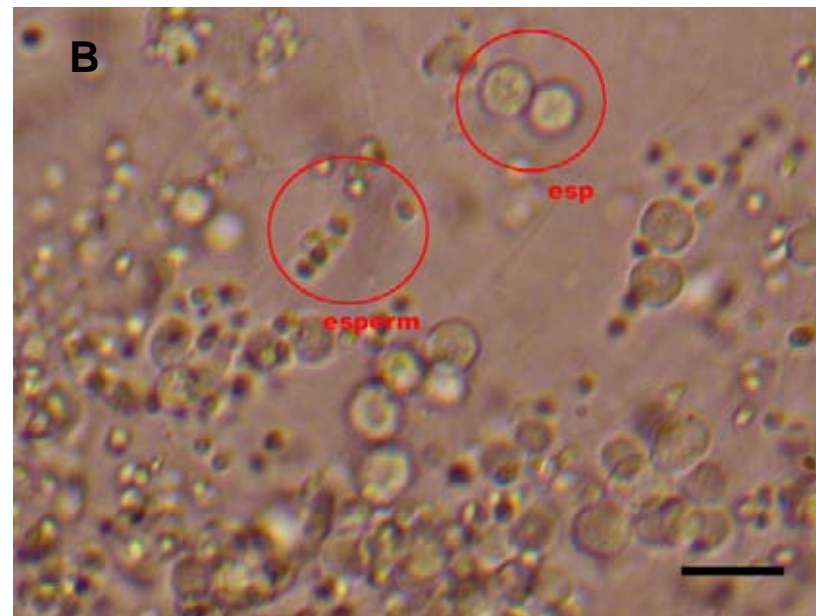
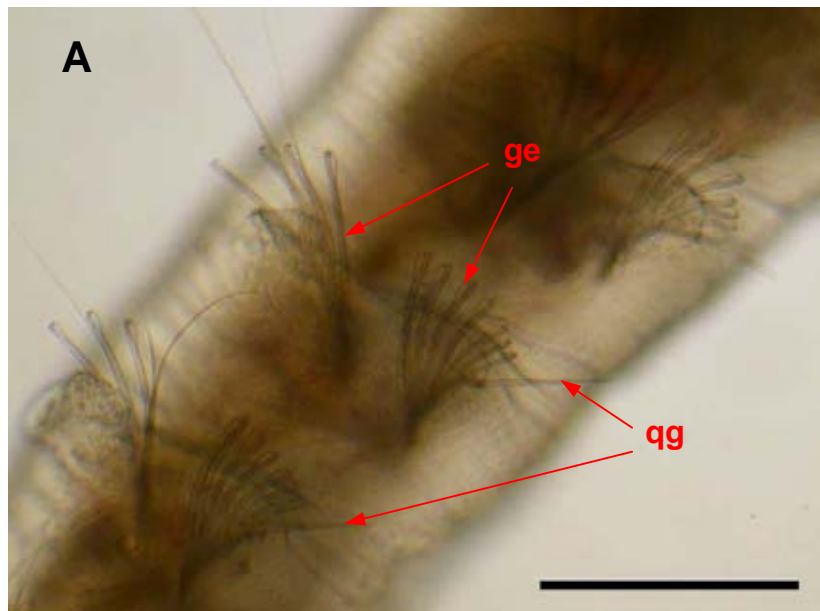
**Figura 15.** *Prionospio patagonica*. Larva de 12 segmentos (escala =250  $\mu$ m).



**Figura 16.** *Prionospio patagonica*. Relación entre el número total de segmentos y la longitud de larvas.



**Figura 17.** *Prionospio orensanzi*. **A**, extremo anterior y posterior de un adulto; **B**, ganchos encapuchados; **C**, espinas ventrales de consistencia granulada (escala **A** = 500  $\mu\text{m}$ ; **B** = 15  $\mu\text{m}$ ; **C** = 15  $\mu\text{m}$  ).

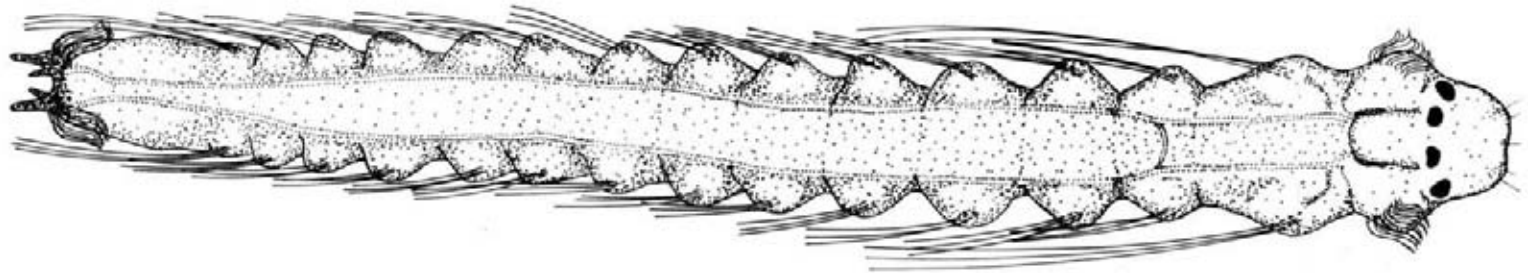


**Figura 18.** *Prinospio orensanzi*. **A**, ganchos encapuchados dorsales y ventrales (**ge**), quetas de consistencia granulada ventrales (**qg**); **B**, espermatozoides (**esperm**) y duplas de espermatocitos (**esp**); **C**, esquema de un ect-acuaspermio, **f**, flagelo; **pm**, pieza media; **n**, núcleo; **ac**, acrosoma (escala **A** = 500  $\mu$ m; **B** = 20  $\mu$ m; **C** = 5  $\mu$ m).

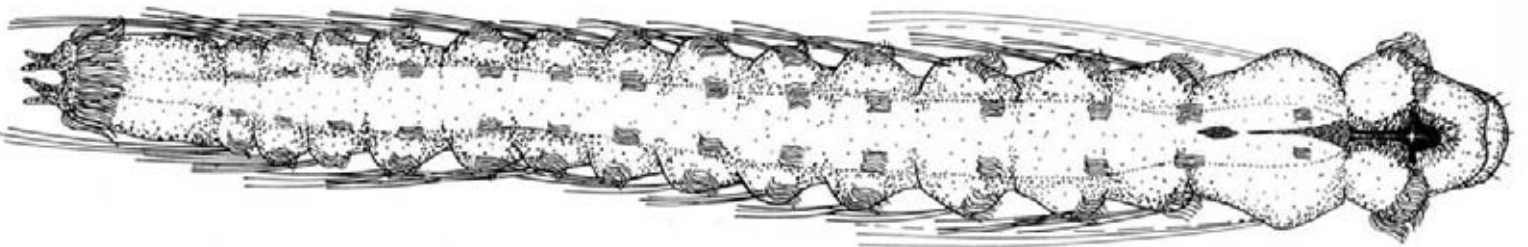


**Figura 19.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 14 segmentos (escala = 250  $\mu$ m).

**A**

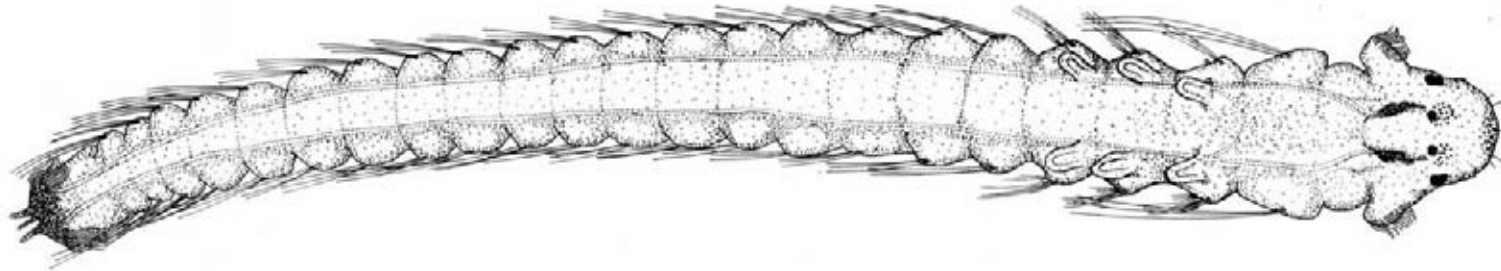


**B**

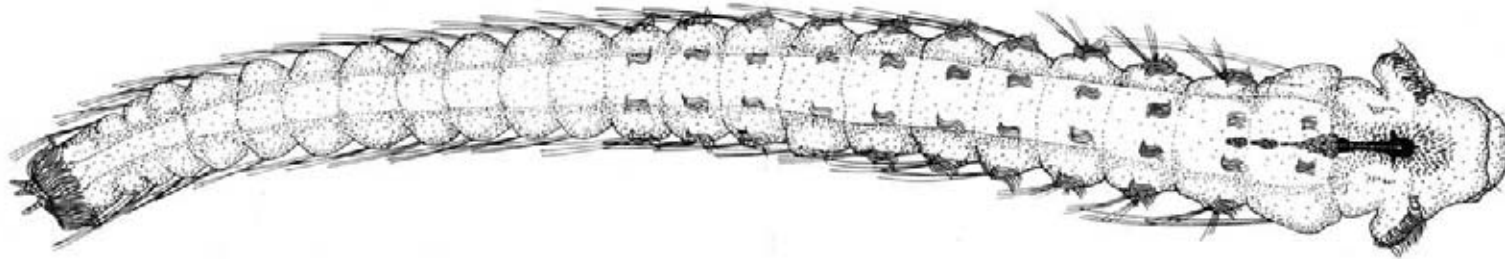


**Figura 20.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 14 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu$ m).

**A**

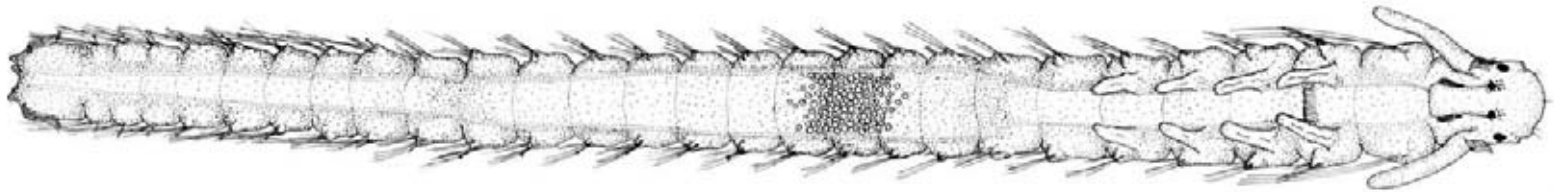


**B**

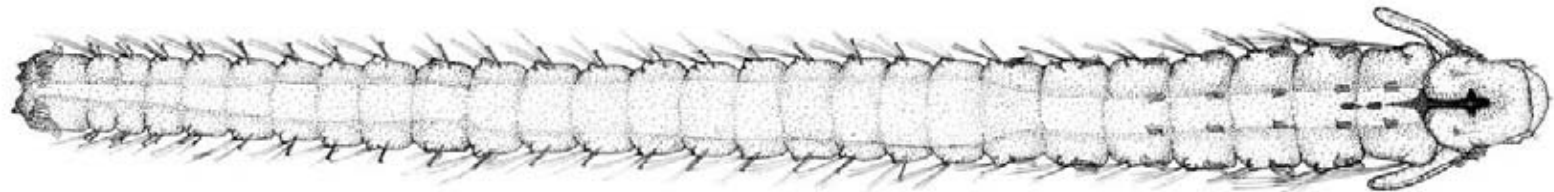


**Figura 21.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 22 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu$ m).

**A**



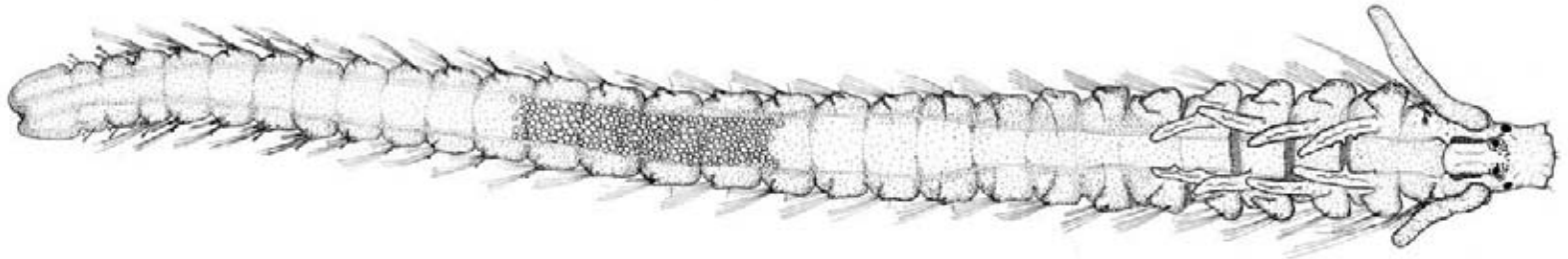
**B**



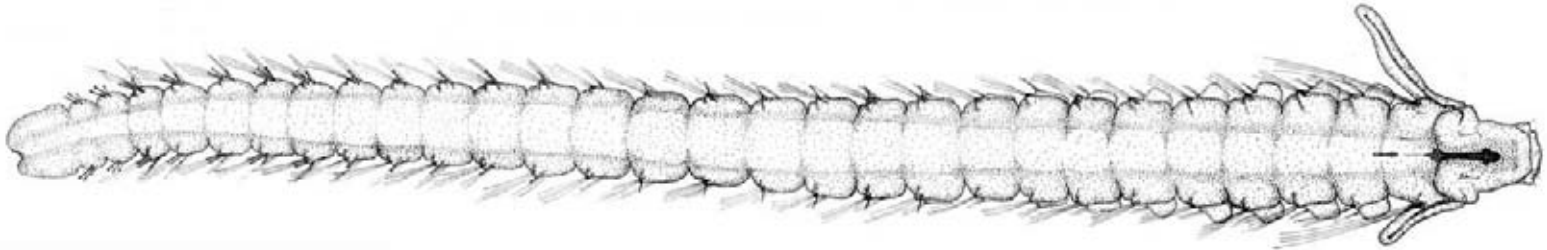
**Figura 22.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 25 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu$ m).



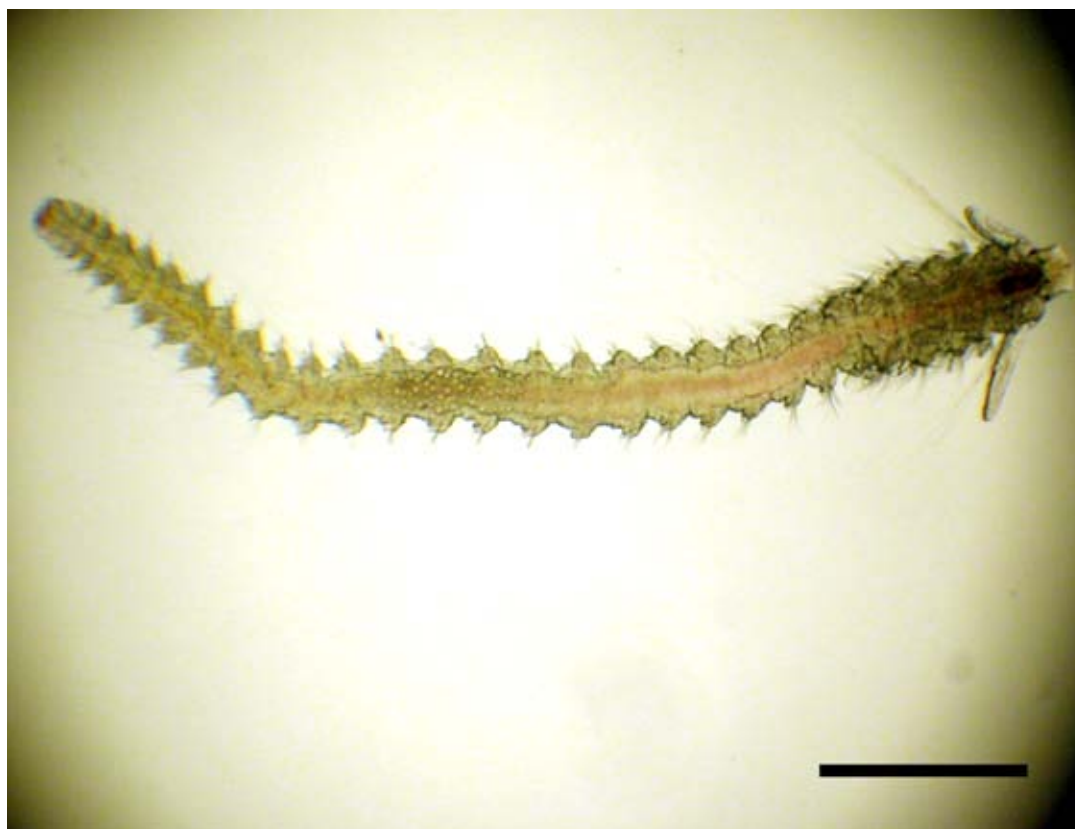
**A**



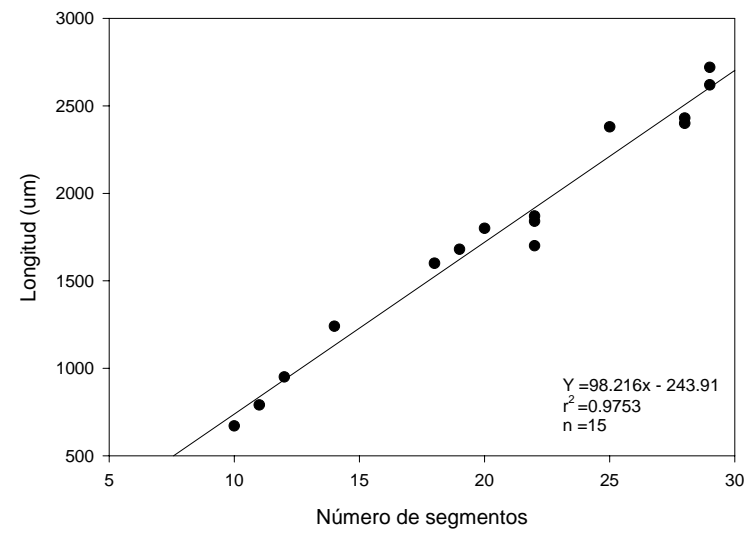
**B**



**Figura 23.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 28 segmentos, **(A)** vista dorsal, **(B)** vista ventral (escala = 250  $\mu$ m).



**Figura 24.** *Prionospio orensanzi*. Larva de 28 segmentos (escala =500  $\mu$ m).



**Figura 25.** *Prionospio orensanzi*. Relación entre el número total de segmentos y la longitud de larvas.