



**Universidad Austral de Chile
Facultad de Ciencias
Escuela de Ciencias**

PROFESOR PATROCINANTE
DR. CARLOS S. GALLARDO
INSTITUTO DE ZOOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS

**PRODUCTIVIDAD EMBRIONARIA INTERANUAL DEL
BIVALVO INCUBADOR *Kingiella chilena* (Soot-Ryen, 1959) Y
SU RELACION CON EL RECLUTAMIENTO POBLACIONAL Y
BIOMASA CORPORAL DE LOS REPRODUCTORES**

Tesis de Grado presentada como
parte de los requisitos para optar
al Grado de **Licenciado en Ciencias
Biológicas**.

MARCELA ALEJANDRA FILUN PANDO

VALDIVIA - CHILE

2006

A mis Padres, Orlando e Isabel y
hermanas Carolina y Cecilia.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada con recursos del proyecto DID-UACH 2003-13, otorgado al Dr. Carlos S. Gallardo.

A mi profesor patrocinante, Dr. Carlos Gallardo S., por toda ayuda, sus conocimientos, paciencia y comprensión durante estos años de tesis. A mis profesores informantes, Dr. Oscar Chaparro y Mg. Alejandro Bravo, por su corrección y sugerencias al escrito de esta tesis.

A los profesores Stefan Woelfl, Eduardo Jaramillo, Carlos Bertrán por la facilitación de instrumentos para la realización de este estudio. Al profesor Carlos Jara por orientarme en varios aspectos de mi carrera. Gracias en general, a todo el personal del instituto, porque todos colaboraron de una u otra manera a la realización de este trabajo.

A mi compañero de trabajo y amigo, Cristian Manque, por toda su colaboración, entretención en las salidas a terreno, por su apoyo y buena disposición.

A Roger Sepúlveda por su colaboración y buena disposición en analizar los datos de este estudio.

A mis padres y hermanas por su cariño y paciencia en la llegada de esta etapa " Titularme ", por darme la oportunidad de estudiar una carrera.

A mis compañeros y amigos de Universidad, Gaby, Rodri, Yosse, Claudia, Nadia, Andrea, etc, etc, por los inolvidables años de estudios, alegrías, carretes etc.

INDICE

1. RESUMEN	1
Abstract	4
2. INTRODUCCIÓN	7
3. MATERIAL Y MÉTODOS	13
3.1. Origen, muestreo y procesamiento del material	13
3.2. Análisis estadísticos	21
4. RESULTADOS	22
4.1. Demografía poblacional como indicador del patrón de historia de vida	22
4.2.- Hábitos reproductivos y parámetros reproductivos	29
4.2.1. Tamaño y proporción de sexos	29
4.2.2. Patrón de incubación y estructura de la camada	31
4.2.3.- Productividad embrionaria interanual	35
4.3. Inversión reproductiva a costa del soma	38
5. DISCUSIÓN	41
6. LITERATURA CITADA	48

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Ubicación geográfica de la zona de recolecta de individuos; en círculo, marisma del estuario río Queule (39° 23'S; 73° 14'W) IX Región, Chile. **14**
- Figura 2:** A) Área de recolecta de los individuos de *Kingiella chilénica* en la marisma de río Queule. B) Detalle del muestreo de sedimento y los implementos utilizados. **16**
- Figura 3:** *Kingiella chilénica*. A) Medida antero-posterior del individuo. B) Hembra con embriones incubados en las cámaras hemibranciales. **17**
- Figura 4:** Balanza de precisión 0,001mg. **20**
- Figura 5:** *Kingiella chilénica*. Abundancia y estructura de tamaños de individuos pre-adultos y adultos de la población, encontrados en 9 cuadrantes por muestra y durante dos años consecutivos (mayo 2003-abril 2005). **26**
- Figura 6:** *Kingiella chilénica*. Abundancia promedio por estaciones de los dos años de muestreo. **27**
- Figura 7:** *Kingiella chilénica*. Fijación de los embriones en los filamentos hemibranciales y bases de adherencia dejadas por la estructura ovicapsular al desprenderlos de dicha estructura. **32**

- Figura 8:** *Kingiella chilénica*. Estadios de desarrollo durante la incubación. E1, estadios post-gástrula. E2-E4, estadios intermedios con concha. E5, estadio de preeclusión. **33**
- Figura 9:** *Kingiella chilénica*. Comparación interanual del tamaño de la camada de embriones por hembra incubadora en función del tamaño corporal de éstas a lo largo de cada estación reproductiva. **36**
- Figura 10:** *Kingiella chilénica*. Comparación interanual del peso corporal de hembras y machos durante la estación reproductiva del año 1 y 2. **39**

INDICE DE TABLAS

Tabla 1:	<i>Kingiella chilénica</i>. Temperatura promedio del agua por mes durante los años de muestreos.	28
Tabla 2:	<i>Kingiella chilénica</i>. Frecuencia de adultos (machos y hembras) por área de muestreo, indicando proporción de hembras incubadoras y número de embriones incubados por ellas.	30
Tabla 3:	<i>Kingiella chilénica</i>. Tamaño (promedio y d.s.) de los distintos estadios de desarrollo.	34
Tabla 4:	<i>Kingiella chilénica</i>. Estimación del número de embriones aportados por las hembras por área de muestreo, para cada estación reproductiva al (2004 versus 2005).	37
Tabla 5:	<i>Kingiella chilénica</i>. Comparación interanual de la biomasa corporal de hembras y machos durante cada estación reproductiva.	40

1. RESUMEN

El presente estudio examina la fluctuación poblacional experimentada por el microbivalvo incubador *Kingiella chilénica* en el tiempo y, en relación con ello, el comportamiento de algunos rasgos básicos de su historia de vida tales como: productividad embrionaria de las hembras, el aporte de reclutas que éstas hacen a la población y las tasas de sobrevivencia de los mismos como también de los adultos que intervienen en la reproducción en cada generación interanual. A través de esta investigación se intenta dar respuesta a las siguientes interrogantes:

- ¿En qué medida una investigación reciente como ésta, corrobora o no los rasgos básicos de historia de vida atribuidos a esta especie hace ya algunas décadas a través del estudio en dicha población intermareal de marisma?
- ¿Es *Kingiella chilénica* un modelo de mayor estabilidad poblacional como lo predice un paradigma clásico para el caso de especies bentónicas que carecen de fase larval planctónica en su ciclo de vida?
- ¿Cómo se comportan los parámetros reproductivos y demográficos que podrían estar relacionados con la abundancia poblacional y el grado de estabilidad de ésta en el tiempo?
- Siendo ésta una especie semelpara, ¿cómo se comporta el esfuerzo reproductivo, medido a través de su posible impacto en el peso corporal de machos y hembras, y cómo ello se expresa en la productividad de embriones por parte de estas últimas?

Para ello se tomaron muestras periódicas (mayo 2003- abril 2005) del sustrato superficial de la marisma en río Queule (0,25 m²) con sus réplicas respectivas, agrupando en rangos de talla los individuos así obtenidos a fin de hacer un seguimiento de la abundancia y estructura de

tamaños (grupos de edad) de la población en estudio; con esta información se hicieron inferencias sobre niveles de sobrevivencia tanto de juveniles como adultos de la población entre los distintos años analizados. Además se separaron submuestras de la fracción adulta, para hacer recuentos del número de embriones incubados por hembra durante la estación reproductiva (enero-abril de cada año estudiado) en relación al tamaño de éstas. Se estimó el aporte de juveniles liberados al sustrato en cada estación reproductiva considerando mensualmente la abundancia de hembras incubatrices por unidad de área y el número promedio de embriones incubados por hembra. Por último se midió en qué medida el esfuerzo reproductivo se refleja o no en la evolución que sigue el peso seco corporal tanto de machos como hembras a lo largo de cada estación reproductiva.

Los resultados obtenidos corroboran que *K. chilénica* es una especie semelpara de ciclo anual con estación reproductiva única y masiva, durante la estación estival e inicio de otoño del hemisferio sur; terminado dicho proceso, la fracción adulta desaparece gradualmente de la población a lo largo del invierno. Aún cuando carece de dispersión larval, la abundancia poblacional fluctuó ampliamente durante los años de estudio. Primariamente ello es resultado de una mayor tasa de sobrevivencia de los juveniles durante el invierno del primer año generando abundantes adultos en la estación reproductiva correspondiente, con una situación inversa durante el año siguiente. No obstante, la mayor abundancia de adultos del primer año fue acompañada por una menor tasa de sobrevivencia de los mismos durante su reproducción, estimándose así un aporte muy parecido de reclutas a la población entre ambos años de estudio. Los niveles de abundancia poblacional registrados en décadas pasadas (1986-88) fueron 2-6 veces más altos (y sostenidos en el tiempo) que los registrados en el presente estudio, indicando el amplio rango de variación con que puede fluctuar la población. Vista a esta mayor escala de tiempo la abundancia

poblacional parece seguir fluctuaciones cíclicas alternando años de gran abundancia con años de alta declinación como serían los registrados recientemente. Independiente de la abundancia poblacional, el número de embriones producidos por cada hembra es siempre el máximo, con valores muy parecidos entre las distintas generaciones anuales y un alto esfuerzo reproductivo reflejado en una gradual caída del peso corporal, especialmente en las hembras. Por lo tanto, factores que hacen variar las tasas de sobrevivencia de los reclutas y en menor grado, de los adultos resultantes, serían los responsables más directos de las fluctuaciones poblacionales observadas. Ello es congruente con las predicciones propuestas por otros autores para invertebrados anuales semélparos que se adecúan a marismas con un alto grado de impredecibilidad ambiental.

Abstract

The present study examines the degree of population fluctuation undergone by the incubating micro-bivalve *Kingiella chilénica* over time. Also studied, in relation to the preceding, were the behaviors of some basic traits in the life history of this species such as: embryonic productivity of the females, contribution of recruits that these make to the population, and the survival rates of these recruits and of the adults which participate in reproduction in each interannual generation. The following queries are addressed by this research:

- To what degree does a recent investigation such as this corroborate or not the basic traits of the life history of this species which have been previously studied for some years in the past, in this intertidal tide-flat population?
- Is *Kingiella chilénica* an overall model of population stability as predicted by a classical paradigm for this case of a benthic species which does not have a planktonic larval phase as part of its life cycle?
- How do reproductive and demographic parameters behave which may be related to population abundance and its degree of stability of this over time?
- Since this is a live-bearing species, what is the behavior of its reproductive effort as measured through the possible impact of the body masses of the males and females, and how is this expressed by the production of embryos by the parent stock?

For this research, periodic samples were collected from May 2003 through April 2005 from the upper substrate on the tidal flat at the Queule River (0.25 m²) with respective replicas, grouping the size ranges of individuals thus obtained in order to follow the abundance and size structure

(age groups) of the population under study. With this information, inferences were made on levels of survival, both of juveniles and adults in the population over the years analyzed. Subsamples were taken of the adult fraction in order to make counts of embryos incubated per female during the reproductive season (January - April of the year studied) in relation to the sizes of the female brooders. The contribution of the juveniles liberated to the substrate in each reproductive season was estimated by monthly estimates of abundance of incubating females per unit area, and the average number of embryos incubated per female. Finally, a measurement was made to determine to what degree the reproductive effort was reflected or not in the the dry body masses of both males and females through the temporal progress of each reproductive season.

The results showed that *K. chilénica* is a semelparous species with an annual cycle, having a single massive reproductive season during the summer and at the beginning of fall in the southern hemisphere. At the end of this process, a fraction of the adults disappears gradually from the population over the length of the winter. Although there is no larval dispersion, the population abundance fluctuated widely during the two years of the study.

This was primarily the result of a greater survival rate of the juveniles during the winter of the first year, producing abundant adults for the reproductive season of the following year. Nevertheless, the greatest abundance of adults in the first year was accompanied by a lower survival rate of these during their reproduction, in this way approximating a very similar contribution of recruits to the population in both years of the study. The levels of population abundance measured in previous years (1986-88) were 2-6 times higher (and more sustained over time) than those of the present study, indicating a wide range of variation within which the population could fluctuate. Observed on this larger time scale, the population abundance

appeared to undergo cyclic fluctuations where years of high abundance alternated with years of major declines, as recently recorded. Independent of the populational abundance, the number of embryos produced per female was always at a maximum, with very similar values observed among annual generations, with a high reproductive effort, as reflected by a gradual decline in body mass, particularly of the females. Thus, factors which cause variations in the rates of survival of the recruits, and to a lesser degree the resultant adults, represent the factors responsible for the population fluctuations observed. This is in agreement with predictions proposed by other authors for annually reproducing live-bearers which are adapted to tidal flats which experience a high degree of environmental unpredictability.

2. INTRODUCCION

La abundancia y dinámica de las poblaciones bentónicas está fuertemente influenciada por las fluctuaciones del reclutamiento larval (Gaines & Roughgarden, 1985; Roughgarden *et al.* 1988; McGuines & Davis, 1989; Underwood & Fairweather, 1989; Sale, 1990). Ello determina que en muchos casos las especies con fase larval planctónica tiendan a mostrar mayor fluctuación de su abundancia que aquellas con desarrollo directo (sin larva libre) (Thorson, 1946 y 1950). Esto último no obstante, hasta donde la literatura muestra, parece no haber sido explorado (Levin & Bridges, 1995) existiendo además muy pocos antecedentes sobre los factores que influyen la dinámica de una población en especies sin fase larval planctónica. No hay evidencias fundadas de que el modo de desarrollo necesariamente determine una mayor o menor fluctuación poblacional (Levin & Hugget, 1990).

La fluctuación del reclutamiento en especies bentónicas con desarrollo directo va a depender preferentemente de la productividad embrionaria local, el aporte de reclutas al sustrato y como se comporte la sobrevivencia de estos. Es el caso de *K. chilénica* un micromolusco gonocórico (Bivalvia, Cyamiidae), descubierto y descrito por Soot Ryen (1957, 1959 respectivamente) que habita en los primeros centímetros en playas de marismas estuariales de la zona sur del litoral de Chile. Estudios previos de su abundancia en río Queule, entre los años 1985-1988 (Gallardo, 1993, y datos no publicados) sugieren que la población de este bivalvo puede fluctuar en el tiempo, pero para comprobarlo se necesitan comparaciones interanuales a una mayor escala temporal. Este estudio realizado hace dos décadas, sugiere que esta población tiene una historia de vida basada en un ciclo anual con un único evento reproductivo en la vida de estos bivalvos. Las hembras incuban sus embriones hasta completar un desarrollo de tipo directo.

Hacia fines del verano se liberan numerosos juveniles (de unos 500 μm) que colonizan el sustrato como una nueva generación que reemplazará a los adultos tras la reproducción, dado que éstos normalmente morirían al terminar dicho evento. Dichos juveniles tras asentarse, permanecen en una aparente diapausa durante otoño e invierno para reactivarse al llegar la primavera y crecer rápidamente hasta adultos en el verano que sigue. Por lo demás, estos adultos son frecuentemente parasitados por un tremátodo que se localiza en la glándula digestiva (Franjola & Gallardo, 1991; Gallardo *et al.*, 1992), sin comprometer la capacidad reproductiva de los adultos al no afectar la gónada.

Por lo tanto estudios que puedan realizarse en esta población en el momento actual, pueden ser muy importantes para determinar de qué magnitud son las fluctuaciones interanuales y cuál o cuales de los factores que afectan su demografía estarían dando cuenta de ello. El presente trabajo forma parte de un proyecto mayor orientado a retomar el estudio de la demografía poblacional de este bivalvo 15 años después de los antecedentes recogidos en esa misma población, con el fin de tipificar mejor el patrón de variación poblacional interanual cómo también el comportamiento de los parámetros reproductivos que estarían ligados a dicho patrón de fluctuación en el tiempo. Ello invita más aún a revisar nuevamente el ciclo de vida de este bivalvo bajo las actuales circunstancias, incluida la hipótesis de un ciclo vital de tipo semélparo como fue la postulada en el estudio de hace más de una década.

Un modelo tal de interacciones determinando el grado de estabilidad poblacional entre años sucesivos en un invertebrado marino que carece de fase larval planctónica, hasta donde muestra la literatura, parece no haber sido explorado. Ello puede deberse a que pocas especies hacen posible tener mediciones directas de las variables implicadas en el modelo, lo que en el

caso de *K. chilénica* se vería claramente facilitado. Entre las características que hacen apropiado a este bivalvo para dicho estudio, destacan: a) muestreos periódicos del sustrato intermareal de la marisma permiten un seguimiento de la estructura demográfica de la población reconociendo las distintas generaciones de la misma, b) existe una estación reproductiva única, claramente reconocible en el año y c) la variación de la biomasa de las hembras es posible estimarla y relacionarla con la productividad embrionaria que muestran las mismas al momento de la incubación.

PROBLEMATICA

Dado que no existe una fase larval pelágica en el ciclo de vida de *K. chilénica*, las fluctuaciones poblacionales obedecerán a procesos biológicos netamente bentónicos, especialmente los que dicen relación o son determinantes de la abundancia y sobrevivencia de los reclutas que suceden a la generación adulta anterior, la que al parecer inevitablemente debe morir tras reproducirse (semelparí). Dicho reclutamiento debería depender, entre otras causas, de cuan alta fue la producción de embriones incubados por las hembras y la densidad relativa de éstas en esa estación reproductiva. Igualmente, la sobrevivencia de los juveniles reclutados afectará la abundancia de futuros adultos en la siguiente generación anual.

Una comparación interanual de la productividad embrionaria nos ayudará a entender mejor en qué forma se maximiza la energía hacia la reproducción a nivel del individuo y cómo ello influye en las variaciones interanuales que muestra la abundancia de este bivalvo en la marisma. Por un lado importa el promedio de embriones incubados por hembra, pero además es

importante conocer el aporte efectivo de juveniles que éstas hacen por unidad de sustrato, a la población en diferentes ciclos anuales.

Como ya se indicó, los datos existentes (Gallardo, 1993) sugieren una especie de tipo semélpara, lo cual deberá corroborarse con estos nuevos estudios. De ser así, se esperaría un máximo esfuerzo reproductivo relativo que de cuenta de la muerte de los adultos tras reproducirse (Pianka, 1970; Begon & Mortimer, 1981; Stearns, 1992), y ello sin duda debería reflejarse en una fuerte caída del peso corporal de los mismos a lo largo de la estación reproductiva. Tal efecto podría verse más acentuado en el caso de las hembras que en los machos, dado la inversión adicional que ellas deben hacer en la producción de los huevos y su incubación y desarrollo hasta la fase de eclosión.

HIPÓTESIS

Considerando estos antecedentes, a través de esta investigación se intenta poner a prueba las siguientes hipótesis:

- 1.- *K. chilénica* es una especie semélpara de ciclo anual con un evento reproductivo único concentrado mayormente en la estación de verano.
- 2.- Aún cuando no están sometidas a los azares de la vida larval planctónica, las poblaciones de *K. chilénica* presentan fluctuaciones poblacionales interanuales.

3.- La abundancia poblacional interanual es afectada por la productividad embrionaria de las hembras, el aporte de juveniles que éstas hacen a la población y la sobrevivencia de los mismos para constituir la siguiente generación anual de adultos.

4.- Por tratarse de una especie semelpara, el esfuerzo reproductivo sería máximo y sostenido en la estación de reproducción. Ello se vería reflejado en una caída del peso corporal de los adultos siendo mayor en las hembras a medida que avanza la estación reproductiva.

Objetivo General:

- Examinar los rasgos reproductivos y poblacionales claves que estarían dando cuenta del grado de estabilidad poblacional mostrado por un bivalvo incubador semélparo a lo largo de diferentes generaciones interanuales de su ciclo de vida.

Objetivos Específicos:

- Determinar los atributos de historia de vida de la especie que se mantienen como rasgos fundamentales a lo largo del tiempo.

- Analizar la estabilidad de la población, observada ahora en un lapso mayor de tiempo y en caso de existir fluctuaciones interanuales significativas, ver la magnitud de las mismas.

- Identificar los parámetros de historia de vida que pueden explicar el comportamiento de su abundancia y grado de estabilidad poblacional en el tiempo.

- Ver el comportamiento inter-anual del tamaño de la camada en cada hembra incubadora.

- Ver cómo el esfuerzo reproductivo realizado afecta la biomasa corporal de hembras y machos a través de la estación reproductiva.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Para cumplir con los objetivos específicos 1 y 2 se hizo un seguimiento demográfico mensual de la población de *K. chilénica*, comparando 2 períodos anuales sucesivos en cuanto a la abundancia y sobrevivencia de la fracción pre-adulta y adulta, como también examinando el período en que aparecen los adultos reproductivos de dicha población. Para los siguientes objetivos se registró además la productividad de embriones por hembra y área de muestreo, examinando el efecto de esta actividad en la biomasa corporal de los adultos al reproducirse.

3.1. Origen, muestreo y procesamiento del material

La población de este bivalvo, aquí estudiada, se localiza en una marisma del estuario río Queule (39° 23'S; 73° 14'W), IX Región de la Araucanía (Fig. 1).

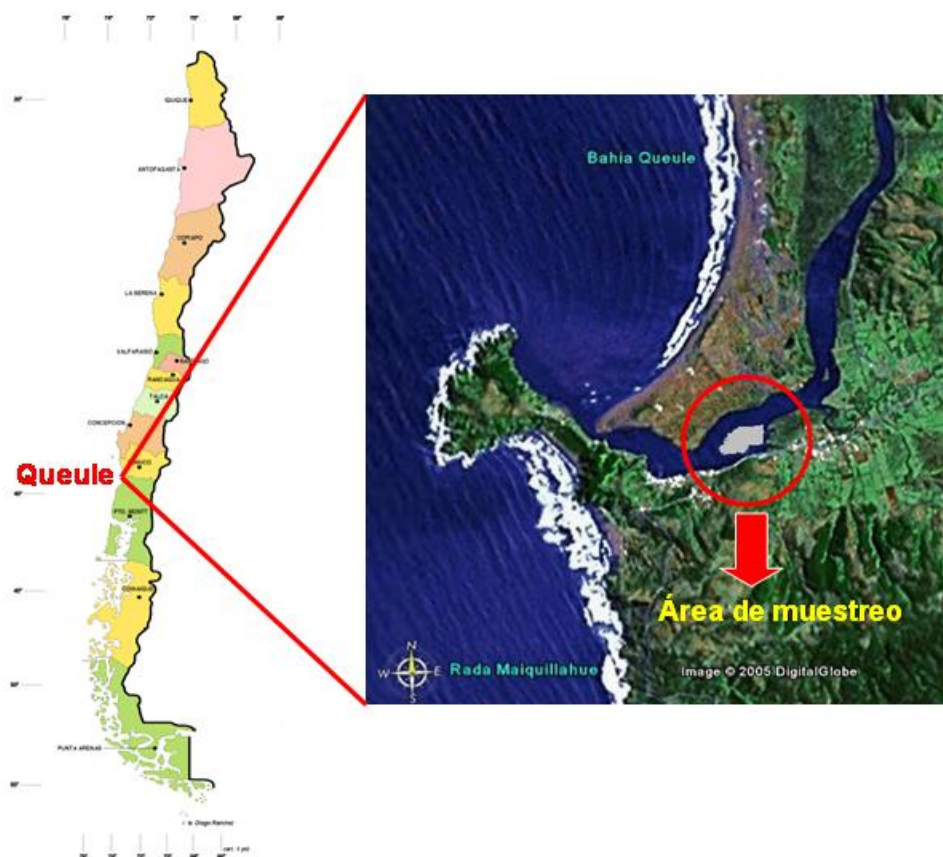


Figura 1: Ubicación geográfica de la zona de recolecta de individuos; en círculo, marisma del estuario Río Queule ($39^{\circ} 23'S$; $73^{\circ} 14'W$) IX Región, Chile.

Para estimar la abundancia poblacional de *K. chilénica* se realizaron muestreos mensuales del sedimento intermareal de la marisma (3 cm. superiores) durante dos años consecutivos. Se tomaron nueve cuadrantes de 0,25 m² a lo largo de tres transectos verticales (nivel superior, medio e inferior) cada transecto separado por una distancia de 20 m y cada nivel por 6 m (Fig. 2A). Los niveles se encontraban aproximadamente a unos 18, 12 y 6 metros respectivamente del borde del agua durante la marea baja. Los animales encontrados se separaron tamizando el sedimento con un tamiz de 1,2 mm de abertura de malla a fin de separar los individuos de la fracción pre-adulta y adulta (Fig. 2B) siguiendo los criterios anteriormente ya establecidos (Gallardo, 1993) para el estudio de esta misma población. Durante cada muestreo se hizo un registro de la temperatura (inicial y final) del agua.

Los individuos que se separan del sedimento fueron fijados en formalina-agua de mar al 6%. En seguida los individuos de cada transecto fueron contados y medidos (diámetro ántero-posterior de la concha o longitud, L) (Fig. 3A) para ver el comportamiento de la población total durante estos dos años consecutivos. Para analizar los parámetros reproductivos se separaron submuestras de la fracción de adultos del transecto medio provenientes de los niveles superior e inferior y durante Enero y Abril de cada año de muestreo, ya que es en estos meses cuando aparecen los adultos. Los individuos fueron medidos y sexados bajo un microscopio estereoscópico provisto de micrómetro ocular. Después de abrirlos cuidadosamente se hizo también un chequeo de presencia-ausencia de embriones incubados en el caso de las hembras (Fig. 3B).



Figura 2. A) Área de recolecta de los individuos de *Kingiella chilensis* en la marisma de Río Queule. B) Detalle del muestreo de sedimento y los implementos utilizados.

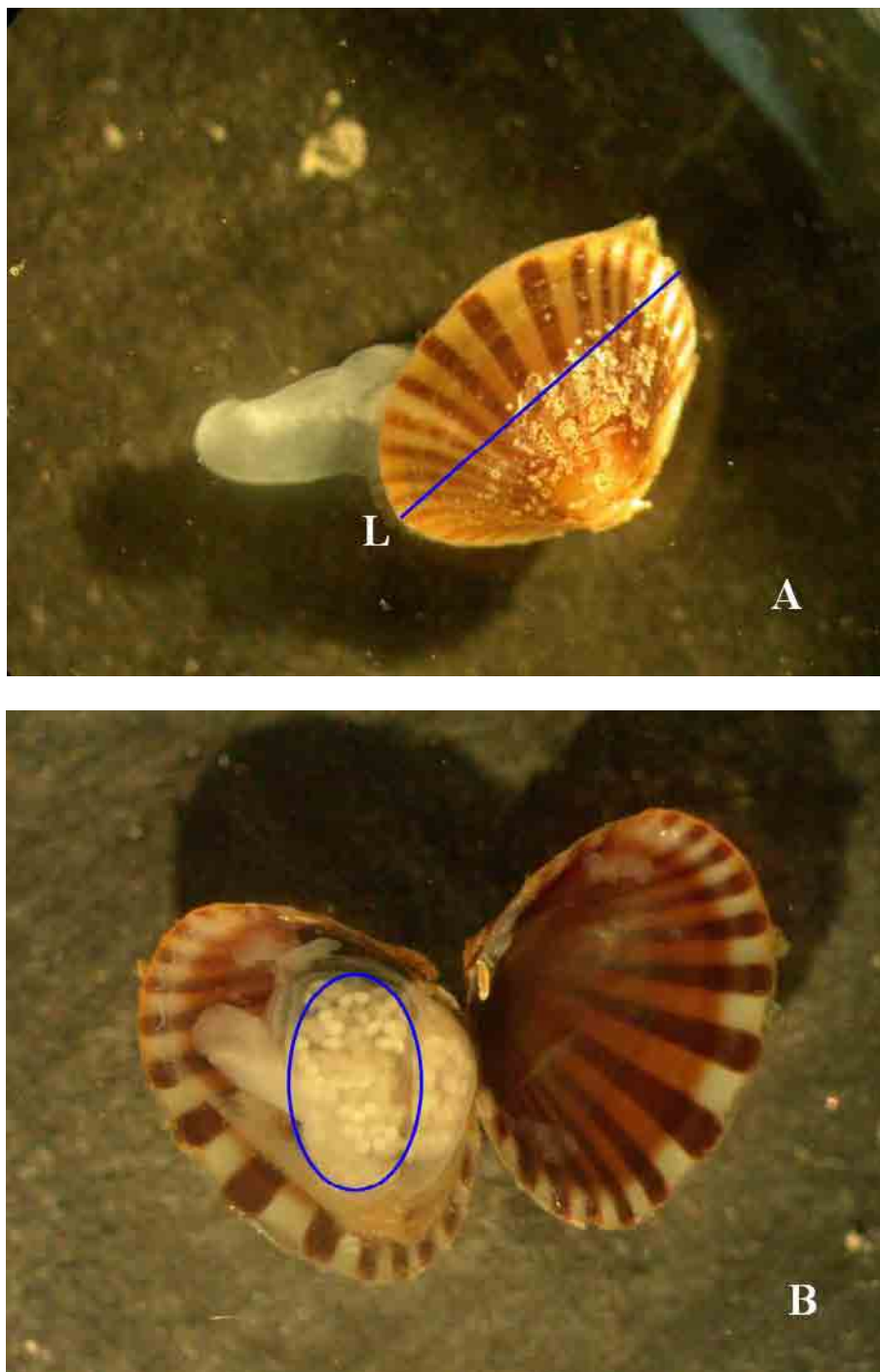


Figura 3. *K. chilénica*. A) Medida antero-posterior del individuo. B) Hembra con embriones incubados en las cámaras hemibranchiales.

De acuerdo a criterios e información ya establecidos en estudios previos (Gallardo, op.cit.) se consideró como pre-adultos a individuos que están por debajo de la talla reproductiva mínima. Dicho límite está dado por la presencia-ausencia de gónada y/o presencia-ausencia de embriones incubados y que en dicho estudio previo fue de aproximadamente 3 mm de longitud de concha tanto para machos como hembras. Ese mismo estudio previo había demostrado que el ciclo de vida de esta especie es de tipo anual, con estación reproductiva restringida al verano-otoño (enero-abril) y que reclutas de la nueva generación poblacional (aprox. 0,5 mm longitud al asentarse) se establecen a fines del verano-inicio del otoño seguido de la muerte de los adultos post-reproductivos de la generación anterior a lo largo de otoño-invierno. Los individuos reclutas que logran sobrevivir al invierno crecen y se estabilizan en su abundancia recién hacia fines de primavera (típicamente diciembre). Ese es el momento en que individuos de esta cohorte (generación pre-adulta) fueron detectados por el muestreador (malla 1,2 mm) que aquí se utiliza. Estos individuos fueron agrupados en rangos de tallas a fin de hacer un seguimiento de la abundancia y estructura de tamaños (grupos de edad) de la población en estudio; con esta información se hicieron inferencias sobre niveles de sobrevivencia tanto de juveniles como adultos de la población entre los distintos años analizados.

La producción relativa de embriones en la población a lo largo de la estación reproductiva (enero-abril) fue comparada considerando por un lado la abundancia relativa de hembras en las muestras (promedio mensual de hembras del transecto, nivel superior e inferior), y por otro lado el número promedio de embriones incubados por cada hembra para ese mismo período. Una estimación de esto último, se hizo separando un máximo de 50 hembras incubadoras al azar del total de hembras obtenidas del transecto medio en cada muestra mensual (o todas ellas si el número de ejemplares encontrados fue menor a dicha cifra); para cada hembra así seleccionada se

hizo un recuento del número de embriones incubados en función del tamaño (longitud de la concha) correspondiente, considerando convencionalmente hembras incubadoras a aquellas que tuvieran un número de embriones mayor a 10 (Gallardo, 1993). Se obtiene así un estimador indirecto del número promedio de embriones esperable para el transecto muestreado durante cada estación reproductiva anual.

Al mismo tiempo se hizo mediciones de la biomasa corporal (solo partes blandas), tanto de las hembras como de los machos a lo largo de la estación reproductiva y post-reproductiva temprana (del mismo transecto y niveles). Ello, como una manera de estimar la magnitud del esfuerzo reproductivo realizado por esta especie semélpara y si dicho esfuerzo tiene o no un efecto diferente entre las hembras y machos de la población. Dicha biomasa fue calculada como peso seco de las partes blandas en relación al tamaño (longitud) de la concha. Para determinar peso seco de los individuos, el material fue previamente lavado para retirar las sales de agua de mar adheridas al cuerpo, después se extrajeron los embriones de las hemibranchias quedando sólo las partes blandas del cuerpo, posteriormente éstas fueron secadas en una estufa a 80° C hasta peso continuo (no más de 24 h). El peso seco final se determinó con ultramicrobalanza de precisión 0,001 mg. (Fig. 4).



Figura 4: Balanza de precisión 0,001mg.

3.2. Análisis Estadísticos

Para el análisis estadístico de los datos obtenidos en los diferentes muestreos se utilizó el programa estadístico Statistica 6.0 y Microsoft Excel para Windows. Primeramente se realizó el test de normalidad de Kolmogorov-Smirnov, aplicando luego el test de homogeneidad de varianzas de Levene (Zar, 1999). Cuando las variables no eran homogéneas fueron transformadas con logaritmo en base 10. Una vez normalizados los datos se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) a dos vías (Zar, op. cit.), donde las fuentes de variación en el caso de abundancia corresponden al año y estación, y para el peso seco de los tejidos corresponden a sexo y mes. En caso de detectarse diferencias significativas se utilizó la prueba a posteriori de Tukey (Zar, op.cit.), para identificar las diferencias específicas. Para comparar las variables relativas a números de embriones se aplicó un ANDEVA a la regresión entre longitud de la hembra y el número de éstos.

4. RESULTADOS

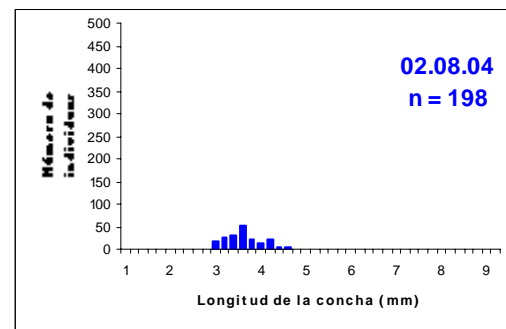
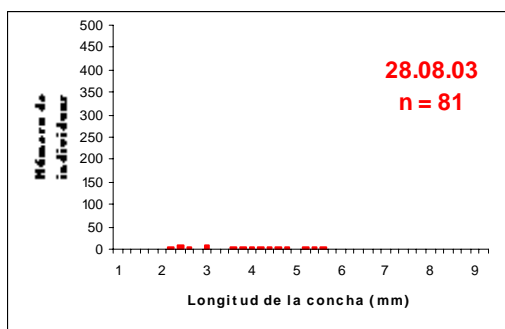
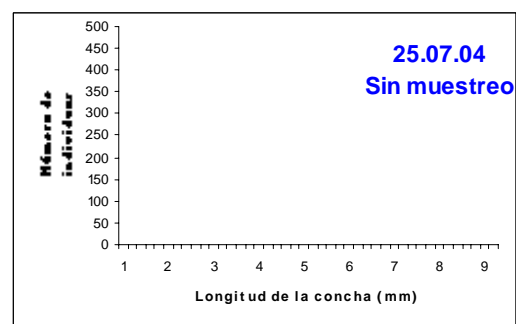
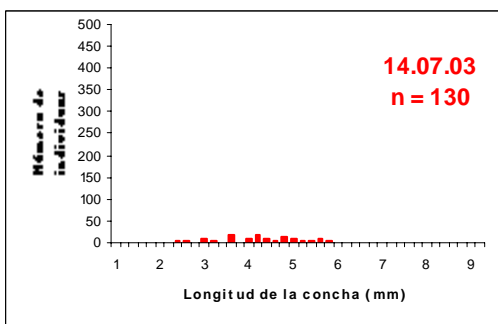
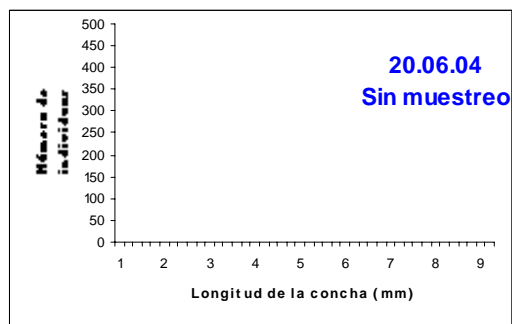
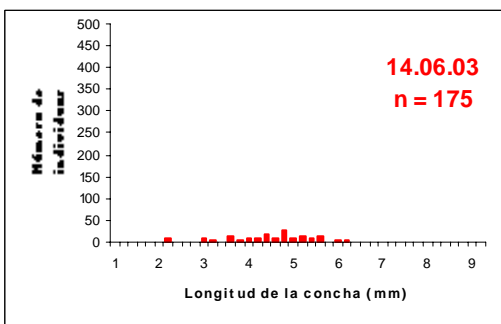
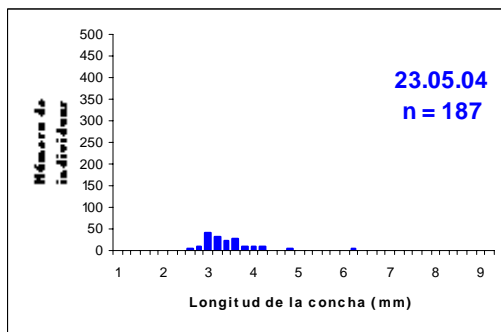
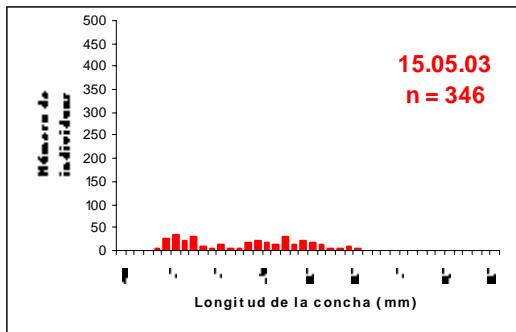
4.1. Demografía poblacional como indicador del patrón de historia de vida

Los histogramas de frecuencia-tamaño (Fig. 5 A, B y C) muestran para cada mes, la abundancia total de los individuos y la frecuencia de tamaños de los mismos en intervalos de 0,2 mm. De estos histogramas se puede inferir características que describen su ciclo de vida. Los cambios observados en la estructura de tamaño que muestran los individuos de *K. chilénica* en un año indican que, al igual que en estudios previos (Gallardo, 1993) la especie posee un ciclo de vida anual con un evento reproductivo único (semelparí) durante su vida. Los resultados muestran que hay diferencias significativas en la abundancia entre las estaciones para el año 1 y 2 mostrando la mayor abundancia de individuos en la estación de verano (ANDEVA, $F_{(3,58)} = 19,412$; $P < 0,001$; Fig. 6), estación durante la cual están activamente reproduciéndose por incubación, además de mostrar un crecimiento más o menos continuo como lo sugiere el desplazamiento de los grupos modales a lo largo de la estación. En un análisis *a posteriori*, todas las estaciones del año (otoño, invierno, primavera y verano) presentaron diferencias excepto entre las estaciones de Otoño e Invierno (HSD-Tukey test, $P = 0.063$). Al avanzar hacia el otoño la proporción de los adultos va declinando hasta desaparecer completamente durante los meses de invierno y primavera. Durante primavera aparece una nueva generación en forma de individuos pre-adultos relativamente pequeños (< 3 mm) que crecen rápidamente alcanzando su máximo en diciembre para constituirse en los nuevos adultos durante el verano que sigue. Estos provienen de los juveniles liberados a la playa por las hembras incubadoras del verano anterior (año 1) antes de que éstas prosigan el proceso de deterioro que las llevará a una muerte inevitable. Los reclutas sobrevivientes a lo largo del año 1 (diciembre 2003) superan en abundancia a los sobrevivientes

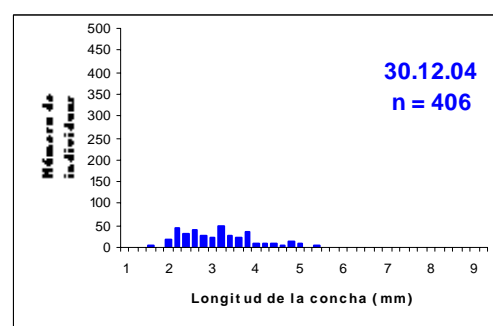
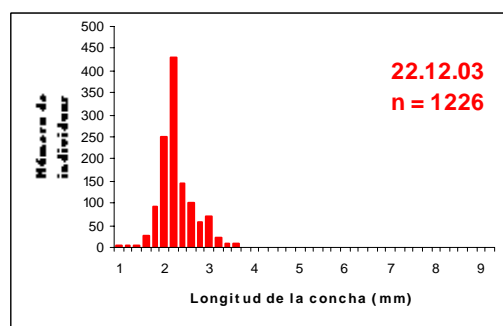
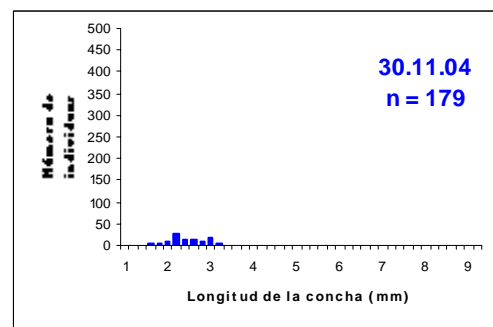
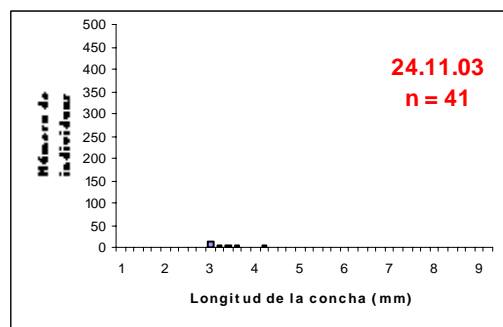
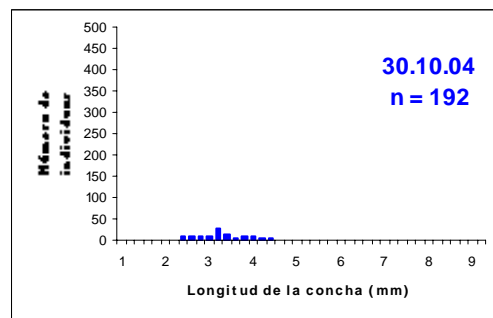
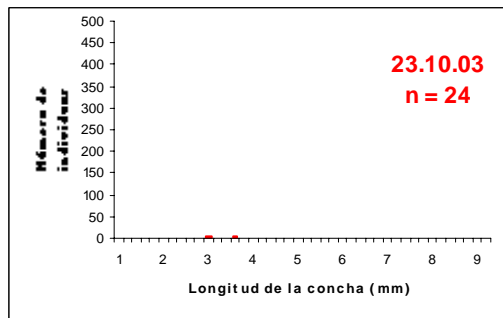
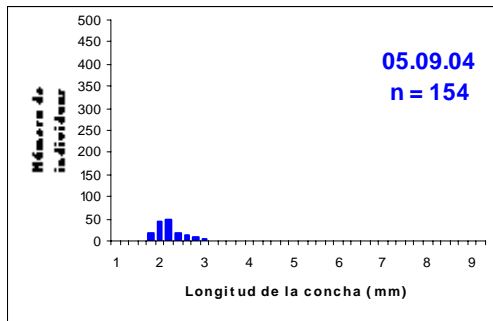
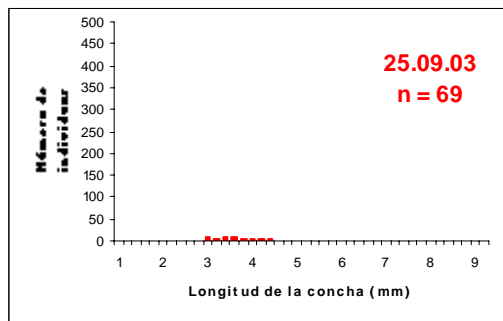
de la siguiente generación anual (año 2; diciembre 2004) (Tabla 1), lo cual se verá reflejado en la abundancia relativa de reproductores observada entre las estaciones reproductivas sucesivas, particularmente durante Enero y Febrero de dichas estaciones (verano año 1 versus verano año 2). Sin embargo la mayor abundancia de reproductores en el verano de 2004 termina con una rápida caída de los mismos al avanzar dicha estación (meses de marzo-abril) respecto a lo observado en igual lapso del año 2005 en que la sobrevivencia de los reproductores es mucho mayor y sostenida durante el verano tardío-inicio de otoño.

Como es esperable, la temperatura durante los muestreos varió en el área de estudio siguiendo un patrón de fluctuación estacional (Tabla 1). Aún cuando falta información para el invierno de 2004, la información restante de dicho período sugiere que este año fue notablemente más cálido que el año 2003. En invierno tardío y primavera del 2004 la temperatura promedio fue de 22,3 y 24,8° C respectivamente, mientras que en 2003 dichos valores fueron sólo de 11,4 y 17,7° C para iguales períodos. Los veranos que suceden a estos años (enero a marzo 2004 y 2005) difieren también en su temperatura promedio (20,7° C en verano 2004 y 22,9° C en el 2005). Las temperaturas observadas en el año 2003 se asemejan más a los niveles y fluctuaciones registrados históricamente para el lugar en décadas pasadas (un mínimo de alrededor de 10° C en invierno y un máximo cercano a 20° C en verano) (Quijón & Jaramillo, 1993; y datos no publicados).

5 A



5 B



5 C

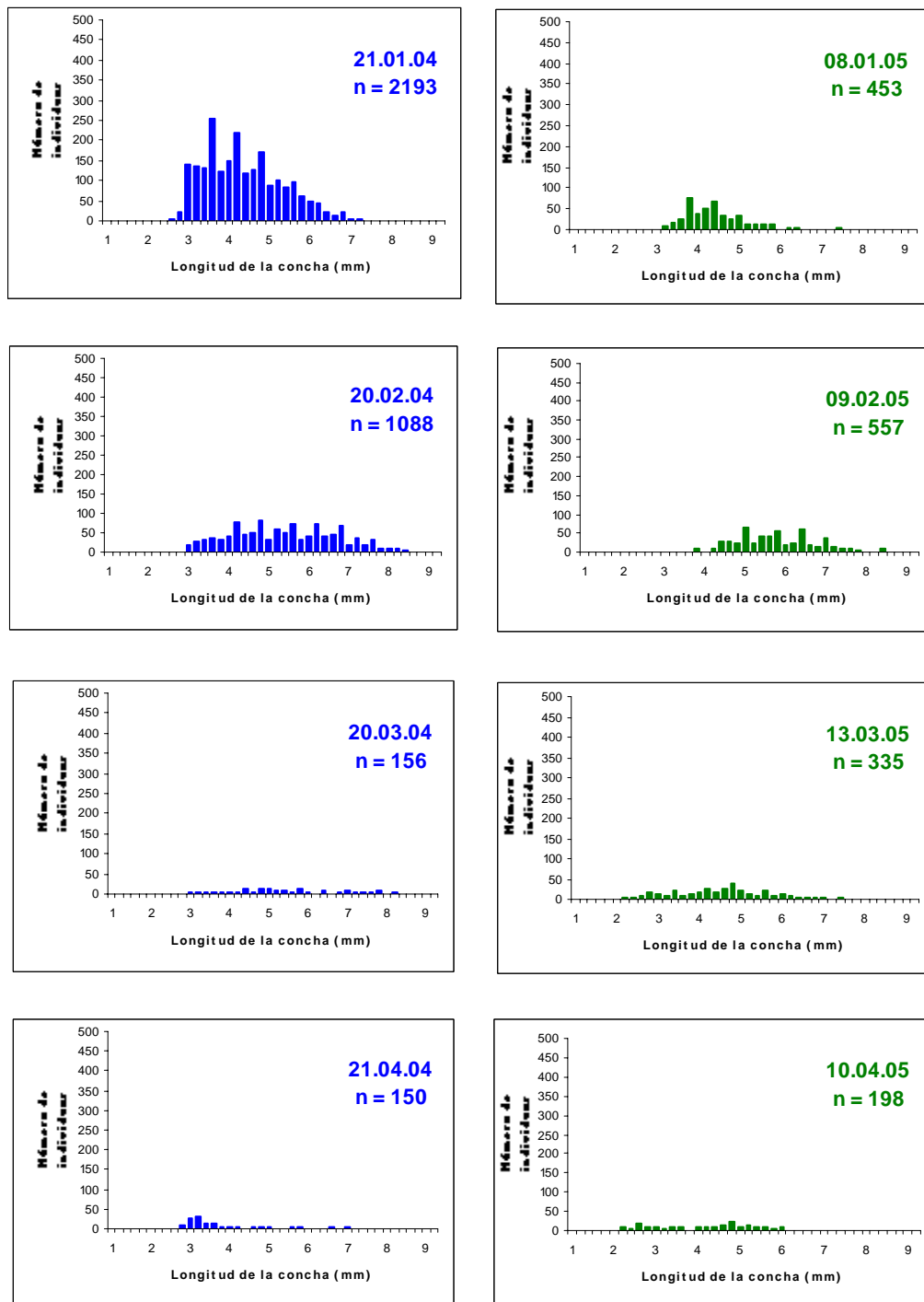


Figura 5 A, B y C: *K. chilena*. Abundancia y estructura de tamaños de individuos preadultos y adultos de la población, encontrados en 9 cuadrantes por muestra y durante dos años consecutivos (mayo 2003-abril 2005).

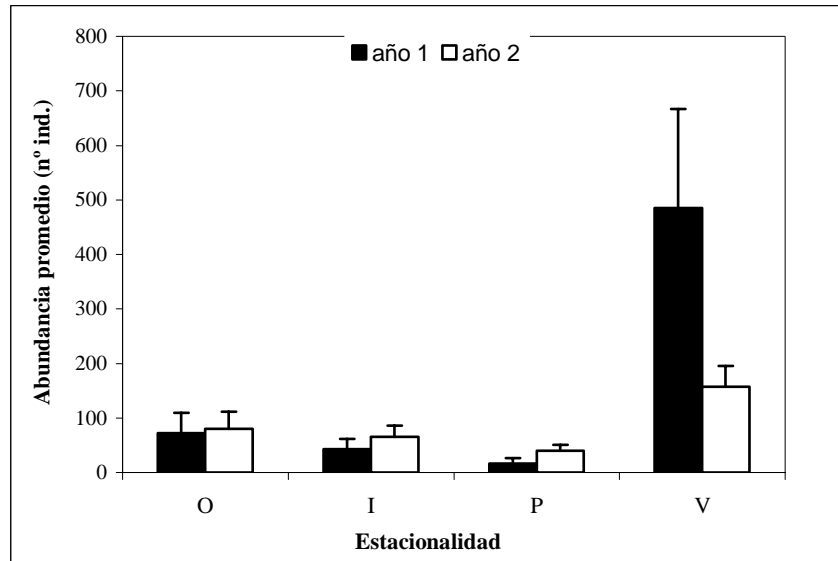


Figura 6: *K. chilensis*. Abundancia promedio por estaciones de los dos años de muestreo.

Tabla 1: Temperatura promedio del agua por mes durante los años de muestreos.

Mes	T° Promedio Año 2003	T° Promedio Año 2004	T° Promedio Año 2005
Enero		20.7	25.8
Febrero		24	26.1
Marzo		17.6	16.9
Abril	13.3	15.4	13
Mayo	13.3	15.5	
Junio	12.9	----	
Julio	10	----	
Agosto	10.7	21	
Septiembre	12.2	23.7	
Octubre	15.3	23.8	
Noviembre	17.7	25	
Diciembre	20.1	25.8	

4.2. Hábitos reproductivos y parámetros reproductivos

4.2.1. Tamaño y proporción de sexos

El promedio de la longitud de la concha de la fracción de adultos (individuos > 3 mm) en el caso de las hembras fue de $3,99 \pm 0,65$ mm para la estación reproductiva del año 1 y de $4,09 \pm 0,90$ mm para la estación del año 2. En los machos fue de $3,92 \pm 0,69$ mm para la estación del año 1 y $4,08 \pm 0,82$ mm para la estación del año 2. Las conchas de las hembras adultas tienden a ser más convexas que la de los machos proveyendo gran espacio a la cámara hemibranchial para la incubación de sus embriones.

La proporción de sexos obtenida de las muestras mensuales a lo largo de la estación reproductiva se da a conocer en la tabla 2; también nos muestra en qué frecuencia se encuentran las hembras incubadoras con respecto a las hembras en total, mostrando así como al iniciar la etapa de reproducción en Enero encontramos que solo el 66% del total de hembras están incubando, proporción que aumenta al ir avanzando dicha estación, llegando a un 100% de hembras incubadoras en marzo.

Tabla 2. *K. chilénica*. Frecuencia de adultos (machos y hembras) por área de muestreo, indicando proporción de hembras incubadoras y número de embriones incubados por ellas.

	Muestreo	Proporción machos		Proporción hembras		Proporción Hembras incubadoras		Long Hembras incubadoras (mm)			N° de embriones / H		
		N°	(%)	N°	(%)	N°	(%)	Rango	prom	SD	Rango	prom	SD
2004	Enero	88	49,7	89	50,3	59	66,0	3,1 - 4,5	3,65	0,35	(10 - 76)	23	13
	Febrero	81	42,8	108	57,2	89	82	3,1 - 5,2	4,14	0,68	(10 - 231)	70	51
	Marzo	19	52,7	17	47,3	17	100	3,6 - 5,8	4,51	0,71	(10 - 277)	140	62
	Abril	4	25	12	75	12	100	3,2 - 5,1	4,05	0,71	(10 - 238)	100	73
2005	Enero	26	44	33	66	25	75,7	3,0 - 4,2	3,35	0,29	(11 - 53)	23	11
	Febrero	46	42,9	61	57,1	56	91,8	3,0 - 6,5	4,01	0,67	(13 - 260)	58	41
	Marzo	40	51,2	38	48,8	37	97,3	3,0 - 7,0	4,65	1,04	(30 - 465)	137	90
	Abril	10	55,5	8	44,5	8	100	3,4 - 5,4	4,35	0,85	(63 - 251)	146	76

4.2.2. Patrón de incubación y estructura de la camada

Los huevos fertilizados son incubados dentro de la cámara hemibranchial de las hembras. Cada embrión es contenido en una pequeña y tenue ovicápsula unida a un filamento branquial por medio de un corto pedúnculo (Fig. 7). Las hembras poseen dos cámaras hemibranchiales (superior e inferior) a cada lado del cuerpo.

Los embriones dentro de la cámara de incubación aparecen en distintos estadios de desarrollo. Normalmente aparecen unas tres cohortes distintas (temprana, media y avanzada) en cada camada que está siendo incubada en un momento dado, sobre todo a medida que avanza la estación reproductiva y con ello el desarrollo de los embriones. Ello sugiere pulsos múltiples de desove a medida que los estadios terminales van siendo liberados al medio y liberan así espacio para la incubación de una nueva cohorte de huevos fecundados que se suma a las cohortes en desarrollo más avanzado que aún ocupan la cámara de incubación. Como una manera de describir los cambios morfológicos ocurridos durante este desarrollo embrionario, la figura 8 ilustra 5 estadios de desarrollo separados convencionalmente de acuerdo a caracteres morfológicos reconocibles bajo el microscopio estereoscópico: E1, estadio postgástrula; E2 - E4, estadios intermedios con concha en rangos crecientes de tamaño; E5, estadio final de preeclusión (Tabla 3). El desarrollo embrionario es directo, culminando con la eclosión de individuos juveniles que miden cerca de 500 μm de longitud al eclosionar.

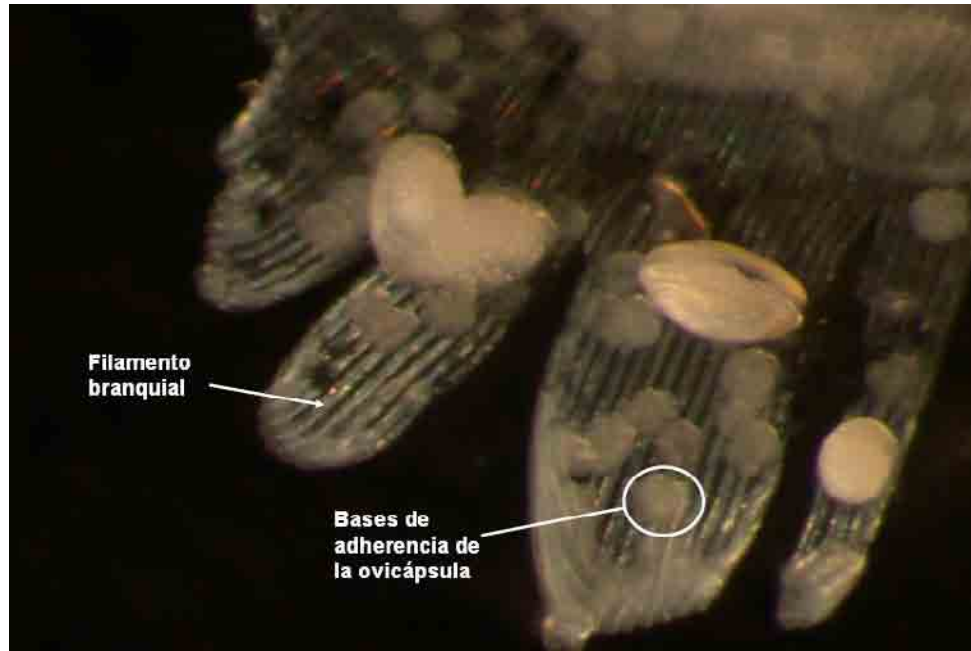


Fig. 7. *K. chilénica*. Fijación de los embriones en los filamentos hemibranquiales y bases de adherencia dejadas por la estructura ovcapsular al desprenderlos de dicha estructura.

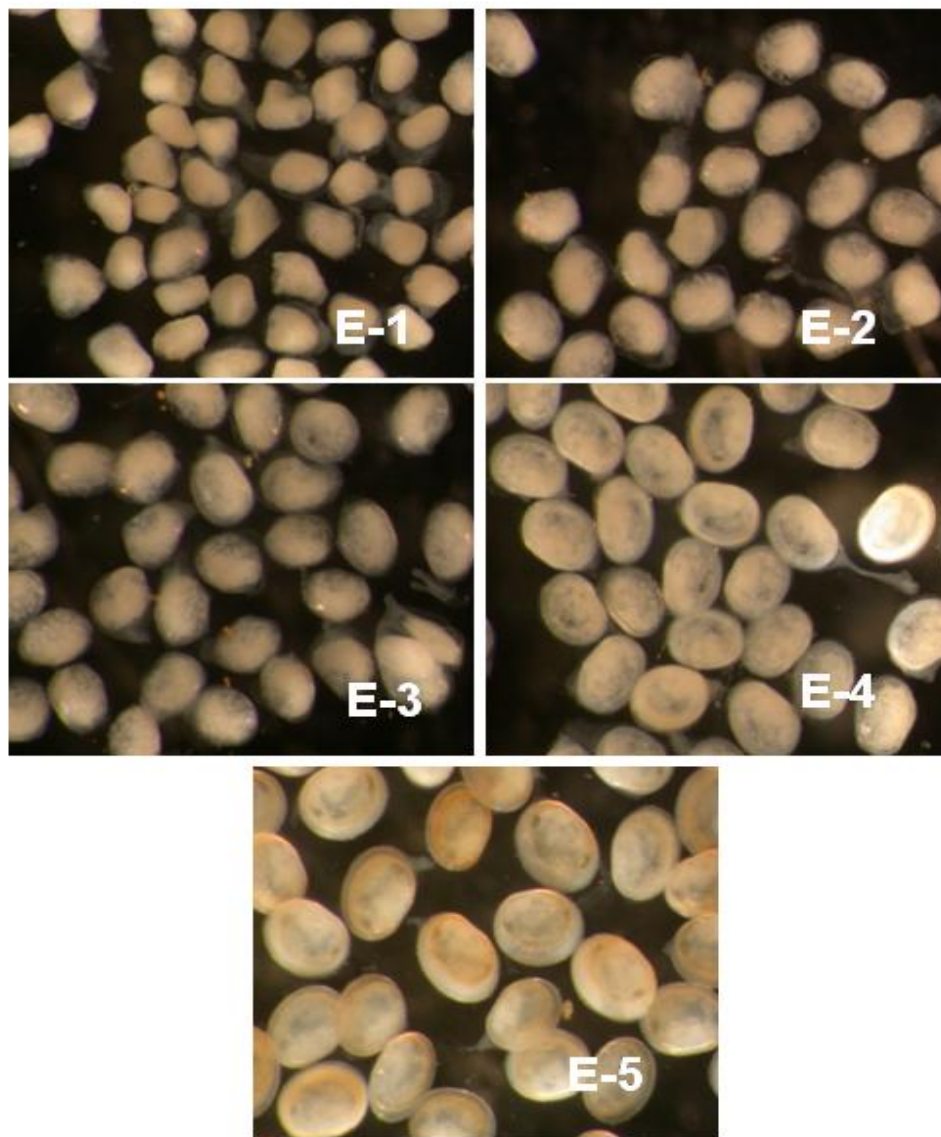


Figura 8: *K. chilena*. Estadios de desarrollo durante la incubación. E1, estadios post-gástrula. E2-E4, estadios intermedios con concha. E5, estadio de preeclusión.

Tabla 3: *K. chilénica*. Tamaño (promedio y d.s.) de los distintos estadios de desarrollo.

Nombre	Estadio	n	Long. Embriones (μm)	
			prom	d.s
Estadio postgástrula	E-1	71	230	30
Estadio intermedio	E-2	41	300	50
Estadio intermedio	E-3	45	370	40
Estadio intermedio	E-4	67	440	30
Estadio final de pre-eclosión	E-5	79	460	30

4.2.3. Productividad embrionaria interanual

El número de embriones por hembra incubadora fue variable durante la estación reproductiva mostrando una relación positiva y significativa con el tamaño de las hembras ($r = 0.751$; ANDEVA, $F_{(1,246)} = 318,3955$; $P < 0.001$ - Fig. 9), la producción de embriones durante la estación sigue un patrón bastante regular y estable entre los años de estudio y no aparece asociada con la abundancia de las hembras en cada período anual. Es decir, la cantidad de embriones incubados a una longitud dada de hembra fue muy parecida entre las dos generaciones anuales (verano 2004 versus verano 2005) (Tabla 1). Es importante notar que en ambos años de estudio, el número de embriones incubados fue aumentando gradualmente a medida que avanza la estación reproductiva alcanzando su máximo en el mes de marzo cuando varía, según el tamaño de la hembra incubadora, entre unos 50 como mínimo a un máximo que puede sobrepasar los 400 embriones en hembras muy grandes (7 mm de longitud) (Fig. 9 y Tabla 1).

Ahora bien, el aporte de descendientes que hacen las hembras a la población durante la estación reproductiva fue relativamente parecido entre los dos años de estudio (11.167 embriones verano 2004 versus 10.060 embriones en el verano 2005) (Tabla 4). La abundancia de las hembras incubadoras por área de muestreo, fue superior en la estación reproductiva del año 1 (total 177 individuos) respecto del año 2 (126 individuos). Sin embargo, la menor abundancia total de hembras durante el verano del año 2 fue acompañada de una mayor sobrevivencia por lo que se observa en la figura 5 C durante los meses de marzo y abril (período de mayor producción de embriones por hembra), lo cual produjo una compensación suficiente para acercar la cifra de embriones a lo ocurrido en el año anterior.

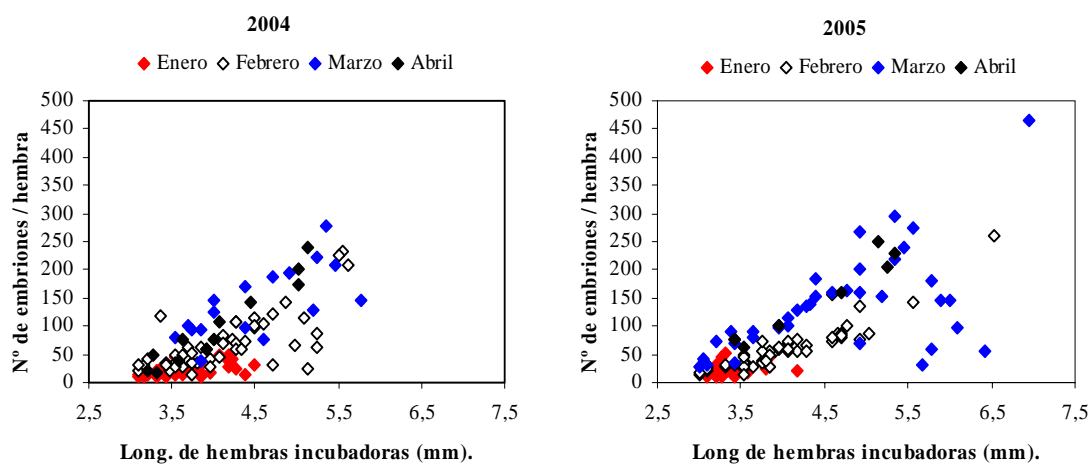


Figura 9: *K. chilénica*. Comparación interanual del tamaño de la camada de embriones por hembra incubadora en función del tamaño corporal de éstas a lo largo de cada estación reproductiva.

Tabla 4: *K. chilénica*. Estimación del número de embriones aportados por las hembras por área de muestreo, para cada estación reproductiva al (2004 versus 2005).

Mes	Estación Reproductiva Año 1 (2004)			Estación Reproductiva Año 2 (2005)		
	Nº ♀♀	Prom embr/ ♀	Nº embr total	Nº ♀♀	Prom embr/ ♀	Nº embr total
Enero	50	13	1357	25	23	575
Febrero	49	51	6230	56	58	3248
Marzo	17	62	2380	37	137	5069
Abril	12	73	1200	8	146	1168
Total			11167			10060

4.3. Inversión reproductiva a costa del soma:

En este sentido se hizo un análisis de cómo la inversión reproductiva entre machos y hembras podría verse reflejada en su efecto sobre el peso corporal relativo de ambos sexos durante, y al culminar la reproducción a fines del verano. Los resultados de la figura 10 muestran como el peso de la masa corporal de las hembras se diferencia significativamente del peso de los machos para cada mes durante la etapa reproductiva del año 1 (ANDEVA, $F_{(3, 239)} = 8,221$; $P < 0,001$) y durante la estación reproductiva del año 2 (ANDEVA, $F_{(3, 234)} = 35.922$; $P < 0.001$) siendo el peso corporal de los machos mayor al de las hembras, esta tendencia (entre macho y hembras) se repite en la dos estaciones muestreadas. En la tabla 5 se puede apreciar en el año 1 que el peso promedio tanto de hembras como de los machos va aumentando a medida que crecen los individuos pero al final de la estación reproductiva el peso disminuye, siendo esto más notorio en el peso corporal de las hembras. Esta declinación en el peso observaba en los dos últimos meses de muestreo no ocurre en el año 2 del estudio para igual periodo del año (enero a abril).

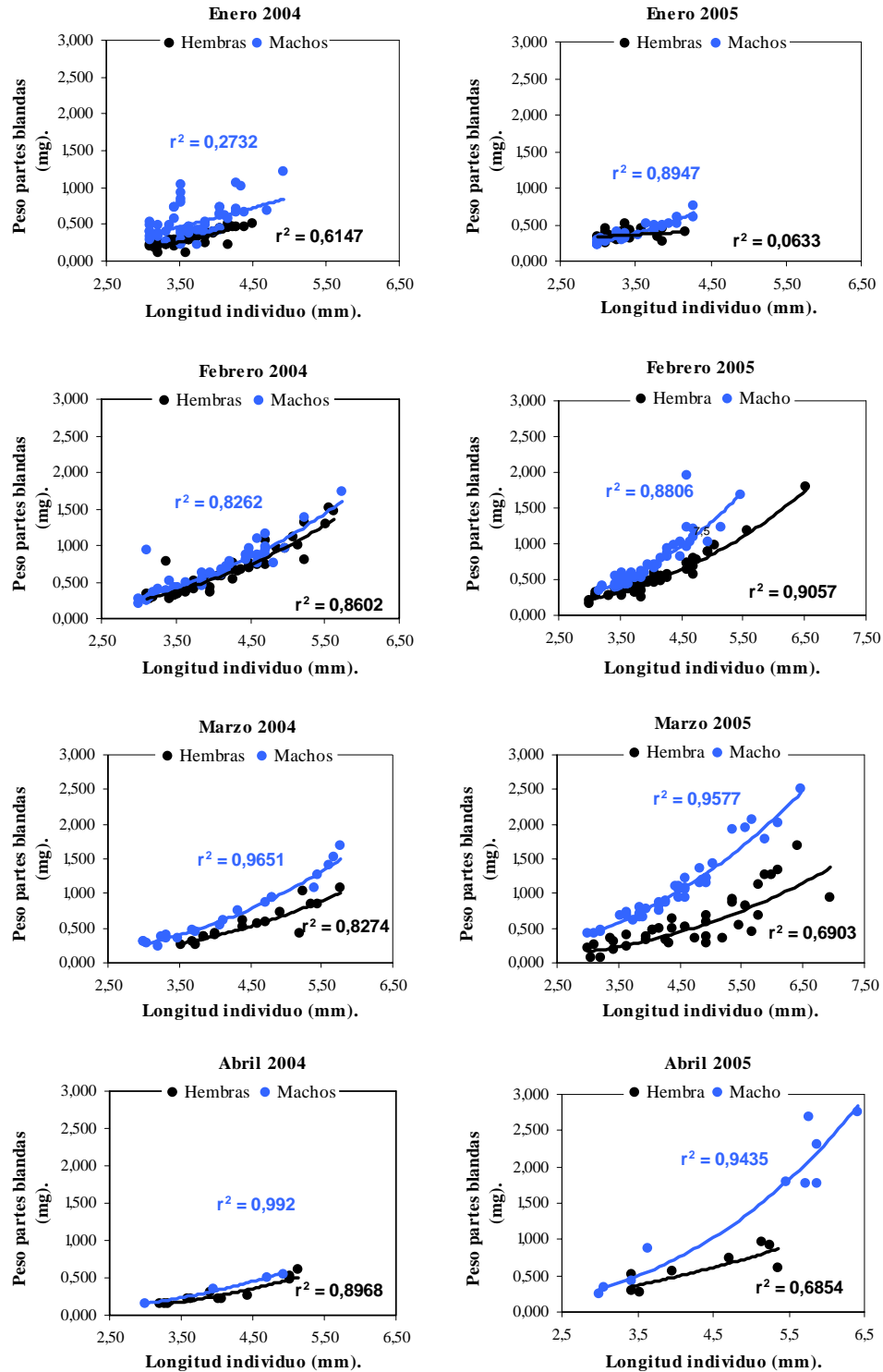


Figura 10: *K. chilensis*. Comparación interanual del peso corporal de hembras y machos durante la estación reproductiva del año 1 y 2.

Tabla 5: *K.chilenica*. Comparación interanual de la biomasa corporal de hembras y machos durante cada estación reproductiva.

	Muestreo	Long Hembras incubadoras (mm)				Long Machos (mm)				Peso seco Hembras Incubadoras (mg)			Peso seco Machos (mg)		
		n	Rango	prom	SD	n	Rango	prom	SD	Rango	prom	SD	Rango	prom	SD
2004	Enero	50	3,1 - 4,5	3,65	0,35	50	3,1 - 4,9	3,71	0,45	0,110 - 0,510	0,30	0,10	0,230 - 1,224	0,55	0,23
	Febrero	49	3,1 - 5,2	4,14	0,68	44	3,0 - 5,7	4,01	0,68	0,257 - 1,519	0,64	0,32	0,241 - 1,738	0,67	0,32
	Marzo	17	3,6 - 5,8	4,51	0,71	21	3,0 - 5,8	4,18	0,98	0,267 - 1,088	0,57	0,26	0,224 - 1,692	0,72	0,45
	Abril	12	3,2 - 5,1	4,05	0,71	4	3,0 - 4,9	4,15	0,87	0,145 - 0,612	0,29	0,16	0,151 - 0,554	0,39	0,18
2005	Enero	25	3,0 - 4,2	3,35	0,29	26	3,0 - 4,3	3,47	0,43	0,247 - 0,501	0,36	0,07	0,218 - 0,746	0,39	0,14
	Febrero	50	3,0 - 6,5	4,01	0,67	46	3,2 - 5,5	3,99	0,54	0,202 - 1,795	0,51	0,28	0,343 - 1,672	0,73	0,34
	Marzo	37	3,0 - 7,0	4,65	1,04	40	3,0 - 6,5	4,40	0,82	0,080 - 1,697	0,57	0,38	0,417 - 2,505	1,05	0,50
	Abril	8	3,4 - 5,4	4,35	0,85	10	3,0 - 6,4	4,83	1,37	0,267 - 0,955	0,61	0,26	0,238 - 2,750	1,5	0,96

5. DISCUSION

El seguimiento de la dinámica demográfica de *K. chilénica* realizado en el presente estudio, permite corroborar el esquema básico de historia de vida predicho hace unas décadas para esta almeja incubadora en la marisma de río Queule (Gallardo, 1993). Ello respalda nuestra primera hipótesis en el sentido de que se trata de una especie semelpara de ciclo anual con un evento reproductivo único concentrado en la estación estival. Al mismo tiempo la abundancia poblacional mostró una clara variación entre los dos años de estudio, fluctuación interanual que se hace más evidente al revisar los niveles de abundancia que caracterizaron a esta población en décadas pasadas (Gallardo, op.cit.), punto sobre el cual volveremos más adelante. Este hecho pone en evidencia que, aún cuando este bivalvo carece de una fase larval planctónica, su población en la marisma estudiada puede fluctuar ampliamente a lo largo de los años. Ello es contrario a lo predicho por el paradigma clásico (Thorson, 1946, 1950) que supone un mayor grado de estabilidad poblacional en invertebrados bénticos con desarrollo directo respecto de aquellos que carecen de larvas libres en su ciclo vital. Así es claro que fluctuaciones del reclutamiento son también responsables de la variación poblacional en especies que como ésta, carecen de larva libre, aún cuando en este caso ellas obedecen a factores que operan en el bentos a diferencia de aquellos que afectan a larvas planctónicas durante su vida pelágica.

En *K. chilénica*, dichas fluctuaciones en gran parte estarían determinadas por variaciones en las tasas de sobrevivencia de los reclutas al momento de iniciar su crecimiento primaveral tras el largo período otoño-invierno que ellos deben permanecer en la marisma antes de experimentar dicho cambio. Tratándose de una especie semelpara y de ciclo anual, el futuro inmediato de la población en cada año sucesivo depende del éxito de la generación juvenil producida durante la

estación reproductiva precedente. Un año con alta densidad de reclutas pre-reproductivos produce a su vez alta densidad de adultos en la estación de verano que le sigue. Sin embargo esto por si solo no garantiza un aporte mayor de reclutas a la generación anual del año siguiente. Cómo quedó demostrado en el presente estudio, la sobrevivencia de los adultos a lo largo de la estación reproductiva puede mostrar también fluctuaciones interanuales importantes, afectando directamente el aporte anual de reclutas liberados al medio por unidad de área. Cálculos estimativos, mostraron que una mortalidad acentuada de adultos reproductivos, en un año con mayor abundancia inicial de éstos, termina igualando el aporte final de reclutas que ingresan al sustrato con respecto a un año con menor densidad de adultos pero cuya sobrevivencia fue sostenida a lo largo de la estación reproductiva estival.

Si bien los dos años de estudio mostraron fluctuaciones interanuales en la población de *K. chilénica*, ellas son mucho más evidentes si comparamos con los niveles de abundancia que ésta mostraba hace ya unas décadas (1986-88) en la misma marisma. Datos durante 3 períodos reproductivos en esa década (Gallardo, 1993) mostraron altos niveles de abundancia poblacional con número de reclutas y adultos que excedían entre 2 a 6 veces los niveles actuales obtenidos para similares áreas de muestreo. Vistos así a una mayor escala de tiempo, es posible que los cambios experimentados por esta población sigan tendencias más bien cíclicas, estabilizándose a altos niveles de abundancia como entre los años 1986-88 combinado con niveles poblacionales relativamente muy bajos como se observó en cambio durante los años del presente estudio. El hecho de que aún a bajos niveles poblacionales (años recientes) el aporte de juveniles que las hembras hacen a la población haya sido muy parecido entre los 2 años de estudio (2004-2005), sugiere que talvez dicha cantidad por área de sustrato esté cercana al mínimo necesario para

garantizar la continuidad en el tiempo de esta población semélfara carente de aporte externo de larvas (reclutamiento local).

Ahora bien, aparte de los niveles de sobrevivencia juvenil-adultos ¿cuál es el rol que juega la productividad embrionaria de las hembras en las variaciones de la abundancia poblacional?. En este punto (parte de nuestra tercera hipótesis) hay que distinguir dos aspectos, uno referente al número de embriones incubados por cada hembra y el otro referente a cuál es el aporte estimado de reclutas que ingresan a la población por unidad de espacio. Respecto al primer aspecto, fue interesante descubrir que el número de embriones incubados por hembra (función del tamaño de éstas) permanece como un parámetro bastante estable entre las distintas estaciones reproductivas. Muestra un valor creciente desde el inicio hacia el final de dicha estación, moviéndose en rangos muy similares entre los distintos años (incluidos los estudios en década de los años 80), lo que demuestra que se trata de un parámetro relativamente estable no ligado a variaciones interanuales en la abundancia de reproductores. Muy distinto es el rol que juega el aporte estimado de reclutas que hacen las hembras a la población el cual es función de la abundancia de éstas y de su persistencia relativa a lo largo de cada estación reproductiva. Como vimos, dicho aporte fue muy parecido entre los 2 años de estudio, debido al rol estabilizador que jugó la variación interanual en las tasas de sobrevivencia de las hembras durante su reproducción. Sin duda en años con alta abundancia de hembras y alta sobrevivencia de éstas, el aporte de reclutas a la población se debe incrementar en la misma proporción contribuyendo al incremento y mantención de una mayor abundancia poblacional en dichos períodos. Es lo que sugieren los datos demográficos y reproductivos ilustrados en Gallardo (1993) para el período 1986-88, aún cuando no se hizo para esos años una estimación del aporte de reclutas como la efectuada en el presente estudio. En resumen, respecto de la tercera hipótesis debemos concluir que más que la productividad

embrionaria de cada hembra (parámetro relativamente estable), la abundancia poblacional es afectada más bien por el aporte de reclutas que éstas hacen a la población el cual es función de la abundancia y sobrevivencia que dichas hembras muestran durante cada estación reproductiva y desde luego de la sobrevivencia de los reclutas entre años diferentes.

El hecho de que el número de embriones incubados por hembra permanezca relativamente invariable en el tiempo es un reflejo del esfuerzo reproductivo máximo que éstas realizan en relación con su carácter de especie semelpara. En este sentido, *K. chilénica* efectúa una alta inversión o esfuerzo reproductivo (ER) el cual se hace a expensas del soma. Dicho balance implica que un incremento en ER incrementa la inversión reproductiva presente a expensas de la sobrevivencia, debido a una reducción de la inversión somática (Williams, 1966; Gadgil & Bossert, 1970; Tuomi *et al.*, 1983). Ambos sexos de *K. chilénica* muestran un decrecimiento del soma aunque mayor en las hembras, si bien esta disminución no se observó en los dos últimos meses de muestreo en el año 2. Esto último puede estar asociado a la mayor sobrevivencia que tuvieron los individuos en este periodo. El mayor decrecimiento del soma que presentaron las hembras estaría asociado al mayor costo de producir e incubar los embriones por parte de éstas respecto a los machos. Como se espera en una especie semelpara, este esfuerzo reproductivo máximo daría cuenta de la muerte masiva que experimentan los adultos de *K. chilénica* tras la reproducción. El marco teórico desarrollado por Giangrande *et al.* (1994) sintetiza el rol de fuerzas demográficas en la selección de estrategias de historia de vida semélparas y sus predicciones parecen congruentes con la evolución mostrada por *K. chilénica* en este sentido. Según dichos autores, cuando la sobrevivencia entre diferentes estaciones reproductivas es baja o requiere de mucha energía, la selección favorece ciclos de vida anuales en vez de perennes. Ello a su vez hace que la semelparidad sea una estrategia rara en organismos que viven más de dos años.

Según Truman (1981) las especies semélparas generalmente se encuentran en ambientes caracterizados por condiciones altamente fluctuantes tanto en los aspectos físicos-químicos como en la disponibilidad de alimento, situación ambiental esperable en muchos estuarios (Toro & Winter, 1983; Chaparro *et al.*, in litteris). Es por esto que las especies que utilizan esta estrategia de ciclo de vida depositan gran esfuerzo dentro de la reproducción como se mencionó anteriormente debido a que son menos vulnerables (en términos reproductivos) a las perturbaciones en la disponibilidad de alimento, ya que utilizan el catabolismo de los tejidos corporales (somáticos) para la reproducción, lo que se refleja en el decrecimiento del cuerpo, permitiendo que la senescencia y la muerte de los individuos sean etapas altamente programables dentro de su ciclo de vida (Golding & Yuwono, 1994).

El conocimiento acumulado sobre tipo de ciclo vital e historia de vida de esta especie nos permite postular que las fluctuaciones poblacionales observadas obedecen a eventos básicamente locales, aún cuando desconocemos su naturaleza. Pueden estar implicados tanto interacciones bióticas como físicas que inciden en la sobrevivencia tanto de los adultos como de los reclutas que logran llegar a convertirse en adultos reproductivos en la siguiente generación anual. Por su efecto podemos asumir que se trata de factores cuyo impacto en la sobrevivencia de cada nueva cohorte anual de esta pequeña almeja, puede fluctuar ampliamente a lo largo de diferentes generaciones interanuales. Jaramillo *et al.*, (2001) determinaron que la variabilidad temporal de *K. chilénica* al menos no tendría relación significativa con la variabilidad temporal de las características del sedimento. Sin embargo otros factores físicos, tales como las condiciones climáticas (particularmente la pluviosidad y temperatura) podrían estar afectando a esta población en cuanto son factores que muestran importantes variaciones interanuales en dicha área geográfica de la costa. Condiciones abióticas reportadas para el estuario indican un marcado

descenso de la temperatura entre otoño a invierno, oscilando entre 7-10°C. La salinidad alcanza 25-29 ppm en verano para bajar fuertemente en otoño-invierno (mayor pluviosidad) variando sólo entre 1 a 7 ppm (Quijón & Jaramillo, 1993). Nuestras mediciones de temperatura en días de muestreo se ajustan en parte (año 2003) a este patrón de variación, no obstante muestran lo que podría ser una anomalía térmica (período extremadamente cálido) para el año 2005, que talvez de cuenta de la alta mortalidad de los individuos sugerida por los datos de abundancia obtenidos durante ese año. Por otro lado, existe una fuerte interacción de depredación sobre estas marismas por parte de aves migratorias que pasan en verano por dichos sitios de la costa (Velásquez & Navarro, 1993), ejercen una importante presión de depredación sobre la población de esta almeja, particularmente sobre los adultos reproductivos de mayor tamaño (Jaramillo, com. pers.), eliminando así eventualmente, una fracción importante de las hembras que poseen mayor número de embriones incubados. Probablemente se trata de una presión de depredación que puede no ser regular a lo largo del tiempo, por tratarse de elementos externos a la marisma cuya abundancia y tiempo de permanencia en el lugar podrían fluctuar interanualmente.

En términos generales, el patrón de ciclo vital e historia de vida de *K. chilénica* presenta una interesante convergencia con el esquema predicho por Warwick (1984) para otros invertebrados pequeños de marisma que poseen también un ciclo anual. La tipificación que el autor hace del grado de estabilidad que caracteriza el hábitat colonizado por este tipo de especies puede dar luces sobre las características del medio en que vive la población de *K. chilénica* aquí estudiada, y puede ayudar a entender las presiones que estarían modelando algunos atributos claves de su historia de vida. Según el autor, el fenómeno ocurre en marismas con gran fluctuación ambiental, cuyas especies semélparas que no viven más de un año se exponen a que ciertas etapas del ciclo transcurran en una estación desfavorable haciendo impredecible la

sobrevivencia interanual de reclutas o juveniles y produciendo gran fluctuación poblacional. Un ejemplo de ciclo de vida adaptado a estas condiciones es ilustrado por el poliqueto *Ampharete acutifrons*. Tras desovar en otoño, sus adultos inevitablemente mueren, mientras los descendientes hibernan como juveniles vulnerables cuya sobrevivencia varía en el tiempo, determinando importantes fluctuaciones poblacionales aún cuando ocurran condiciones más favorables para el crecimiento durante primavera y verano siguientes (Price & Warwick, 1980). Es evidente el paralelismo de este tipo de historia de vida con el presentado por *K. chilénica* en la marisma de río Queule. Si el modelo interpretativo es correcto, factores impredecibles que afectan diferencialmente la sobrevivencia de los juveniles hibernantes serían fuente importante de dichas fluctuaciones.

6. LITERATURA CITADA

- **Begon, M. & Mortimer, M.** (1981). Population Ecology; a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London. 200 pp.
- **Chaparro O.R., Segura C.J., Montiel Y.A., Thompson R.J. & Navarro J.M.** The impact of the tidal cycle on the quantity and quality of the seston available to the suspension-feeding gastropod *Crepidula dilatata* in an estuary in southern Chile. Marine Ecology Progress Series (Submitted)
- **Jaramillo E., Contreras H. & Quijón P.** (2001). Variabilidad estacional e interanual en las abundancias poblacionales de la macroinfauna intermareal del estuario del río Queule, centro-sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 74; 455-468.
- **Franjola, R. & C.S. Gallardo.** (1991). Estados larvales de Digenea en *Kingiella chilena* (Mollusca, Bivalvia, Cyamiidae). Boletín Chileno de Parasitología 46; 34-35.
- **Gadgil, M. and W.H. Bossert.** (1970). Life historical consequences of natural selection. The American Naturalist 104; 1-24
- **Gaines, S. & Roughgarden, J.** (1985). Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 82; 3707-3711.
- **Gallardo, C.S., R. Franjola & O. Garrido.** (1992). Histopatología de *Kingiella chilena* (Bivalvia, Cyamiidae) parasitada por redías y cercarias de la familia Gymnophallidae. Boletín Chileno de Parasitología 47(3-4); 64-66.
- **Gallardo, C.S.** (1993). Reproductive habits and life cycle of the small clam *Kingiella chilena* (Bivalvia: Cyamiidae) in an estuarine sand flat from the South of Chile. Marine Biology 115; 595-603.

- **Giangrande, A., S. Geraci & G. Belmonte** (1994). Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32; 305-333.
- **Golding, David W. & Edy Yuwono** (1994). Latent capacities for gametogenic cycling in the semelparous invertebrate *Nereis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 91; 11777-11781.
- **Levin, L.A. & T.S. Bridges** (1995). Pattern and Diversity in Reproduction and Development. In, *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*, McEdward, L. (ed.), CRC Press, N.York, pp. 10-15.
- **Levin, L.A. & D.V. Huggett** (1990). Implications of alternative larval development modes for the seasonal dynamics and demography of an estuarine polychaete. *Ecology* 71; 2191-2208.
- **McGuines, K.A. & A.R. Davis** (1989). Analysis and interpretation of the recruit-settler relationship. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 134; 197-202.
- **Pianka, E.R.** (1970). On r- and K- selection. *The American Naturalist* 104; 592-597.
- **Price, R. & R.M. Warwick.** (1980). Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes, *Nephtys hombergi* and *Ampharete acutifrons*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 60; 481-487.
- **Quijón, P. & E. Jaramillo** (1993). Temporal variability in the intertidal macroinfauna in the Queule river estuary. South-central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37; 655-667
- **Roughgarden, J., S. Gaines & H. Possingham.** (1988). Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241; 1460-1465.
- **Sale, F.P.** (1990). Recruitment of marine species: is the bandwagon rolling in the right direction? *Trends in Ecology and Evolution* 5(1); 25-27.

- **Soot-Ryen, T.** (1957). On a small collection of Pelecypoda from Perú to Panamá. Reports of The Lund University Chile Expedition 1948-1949. (32). Acta University of Lund Avd., Series 2, 53; 1-11.
- **Soot-Ryen, T.** (1959). Pelecypoda. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. (35) Acta University of Lund, Avd., Series 2, 55; 86, 1-4 pls.
- **Stearns, S.C.** (1992). The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. Oxford, N.York. 249 pp.
- **Thorson, G.** (1946). Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders., ser. Plankton 4, 523 pp.
- **Thorson, G.** (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biological Reviews 25; 1-45.
- **Truman P. Young** (1981). A general model comparative fecundity for semelparous and iteroparous life histories. The American Naturalist 118; 27-36.
- **Toro J.E & Winter J.E.** (1983). Estudios de ostricultura Quempillén, un estuario del sur de Chile. Parte I. La determinación de los factores abióticos y la cuantificación del seston como oferta alimenticia y su utilización por *Ostrea chilensis*. Memorias de la Asociación Latinoamericana de Acuicultura 5; 129-144.
- **Tuomi, J., T. Hakala and E. Haukioja** (1983). Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction and selection in life-history evolution. American Zoologist 23; 25-34.
- **Underwood, A.J. & P.J. Fairweather.** (1989). Supply-side ecology and benthic marine assemblage. Trends in Ecology and Evolution 4(1); 16-20.
- **Velásquez C. & Navarro R** (1993) The influence of water depth and sediment type on the foraging behaviour of whimbrels. Journal Field Ornithology 64; 149-157.

- **Warwick, R.M.** (1984). Species size distribution in marine benthic communities. *Oecologia* 61; 32-41.
- **Williams, G.C.** (1966). *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- **Zar, J.H.** (1999). *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey.