

Tácticas reproductivas y dinámica poblacional de *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae)

Reproductive tactics and population dynamics of
Diplodon chilensis (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae)

ESPERANZA PARADA¹, SANTIAGO PEREDO¹ y CARLOS GALLARDO²

¹Departamento de Ciencias Naturales y Biología, Pontificia Universidad Católica de Chile,
Sede Regional Temuco, Casilla 15-D, Temuco, Chile

²Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue estimar el conjunto de parámetros de historia de vida de *Diplodon chilensis* que habita en ambientes diferentes en un mismo cuerpo de aguas. La investigación se llevó a cabo en el Lago Villarrica, al sur de Chile, en los sectores Muelle Viejo con características ambientales lóaticas y en el sector La Poza con características ambientales lénticas.

Los resultados señalan que las tácticas reproductivas de los individuos están determinadas por el conjunto de condiciones ambientales en que ellos se encuentran. En un ambiente lóatico como Muelle Viejo, los individuos han optado por una estacionalidad reproductiva mucho más marcada que se evidencia preferentemente por la distribución mensual de frecuencias de las hembras grávidas y reclutamiento; junto a lo anterior las hembras tienen una mayor fecundidad comparativa y tanto hembras como machos desarrollan un mayor grosor de concha; la variación anual del peso seco de la carne muestra un marcado aumento en otoño-invierno y una disminución en verano tardío y comienzo de otoño. Los individuos de La Poza no mostraron una estacionalidad reproductiva tan evidente; tanto la fecundidad comparativa como el grosor de concha es menor y no hay una tendencia anual de la variación del peso seco de la carne. Ambas poblaciones registran valores de esfuerzo reproductivo, densidad y mortalidad bajos.

Palabras claves: Historia de vida, población léntica y lóatica, estrategia reproductiva, Lago Villarrica, Chile.

ABSTRACT

The purpose of the present study is to evaluate life history parameters of *Diplodon chilensis* inhabiting two different environments within the same aquatic system, Villarrica Lake: Muelle Viejo with lotic features and La Poza with lentic features.

Results indicate that reproductive characteristics of *Diplodon chilensis* are related to occurring environmental features. Individuals from Muelle Viejo compared to those of La Poza showed a more defined reproductive seasonality in monthly frequency of gravid females and recruitment, a higher fecundity, thicker shells in males and females and clearer increments and decrements in dry weight.

On the opposite, *D. chilensis* from La Poza did not show obvious seasonality in reproduction; comparative fecundity and valve thickness values were smaller and there was no variation in the dry weight of soft parts throughout the year. Both populations had low reproductive effort, density and mortality values.

Key words: Life history, lentic and lotic population, reproductive strategy, Villarrica Lake, Chile.

INTRODUCCION

Numerosos autores, tanto empírica como teóricamente, han tratado de establecer patrones de historia de vida de las especies relacionando ciertos parámetros de los individuos (edad primera reproducción, fecundidad y esfuerzo reproductivo, número de reproducciones durante su vida, tasa de crecimiento y tiempo generacional, entre

otros) con el hábitat donde ellos se encuentran. Los unionáceos han sido el grupo menos estudiado entre los bivalvos dulceacuícolas y la mayoría de los trabajos publicados sólo proporcionan información parcial de su historia de vida (Negus 1966, Yokley 1972, Wood 1974, Haukioja & Hakala 1974, 1978, Smith 1976, Dugeon & Morton 1983, Bauer 1983, Young & Williams 1984, Jones *et al.* 1986).

Una de las especies dominantes de la fauna bentónica de lagos y ríos del sur de Chile es el hírido *Diplodon chilensis* (Gray 1828). Peredo & Parada (1984, 1986) señalan que es una especie gonocórica, ovovivípara, de actividad gonádica continua y de reproducción estacional. Parada *et al.* (1989) han demostrado que esta especie es de crecimiento lento y tiempo generacional largo y que estos parámetros están determinados por las condiciones ambientales donde se encuentran las poblaciones.

La gran variabilidad morfológica interpoplacional de *D. chilensis*, especialmente la forma y grosor de las valvas, ha motivado controversia sobre algunos aspectos de su historia de vida. Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo estimar un conjunto de parámetros que caracteriza la historia de vida de *D. chilensis* y el papel que juegan ciertos parámetros ambientales en la historia de vida de esta especie.

MATERIALES Y METODOS

Se estudiaron dos poblaciones de *D. chilensis* del Lago Villarrica entre enero de 1985 y marzo de 1986. Una habita en el sector Muelle Viejo (MV) en el litoral suroeste en el área de nacimiento del río Toltén. La otra se ubica en el sector La Poza (LP) en una bahía del litoral sureste distante 24 km de MV (Fig. 1). Aun cuando ambas poblaciones se encuentran en un mismo cuerpo de agua, la población MV presenta características de una población lótica; en cambio, la población LP se encuentra en un ambiente típico de lago.

El Lago Villarrica ($39^{\circ}18'S$; $72^{\circ}05'W$) es de origen glacial y se ubica en la precordillera de los Andes. Es mesotrófico, monomítico y temperado con circulación de invierno y estratificación de verano (Campos *et al.* 1983), carece de criptodepresión y alcanza una profundidad máxima de 165

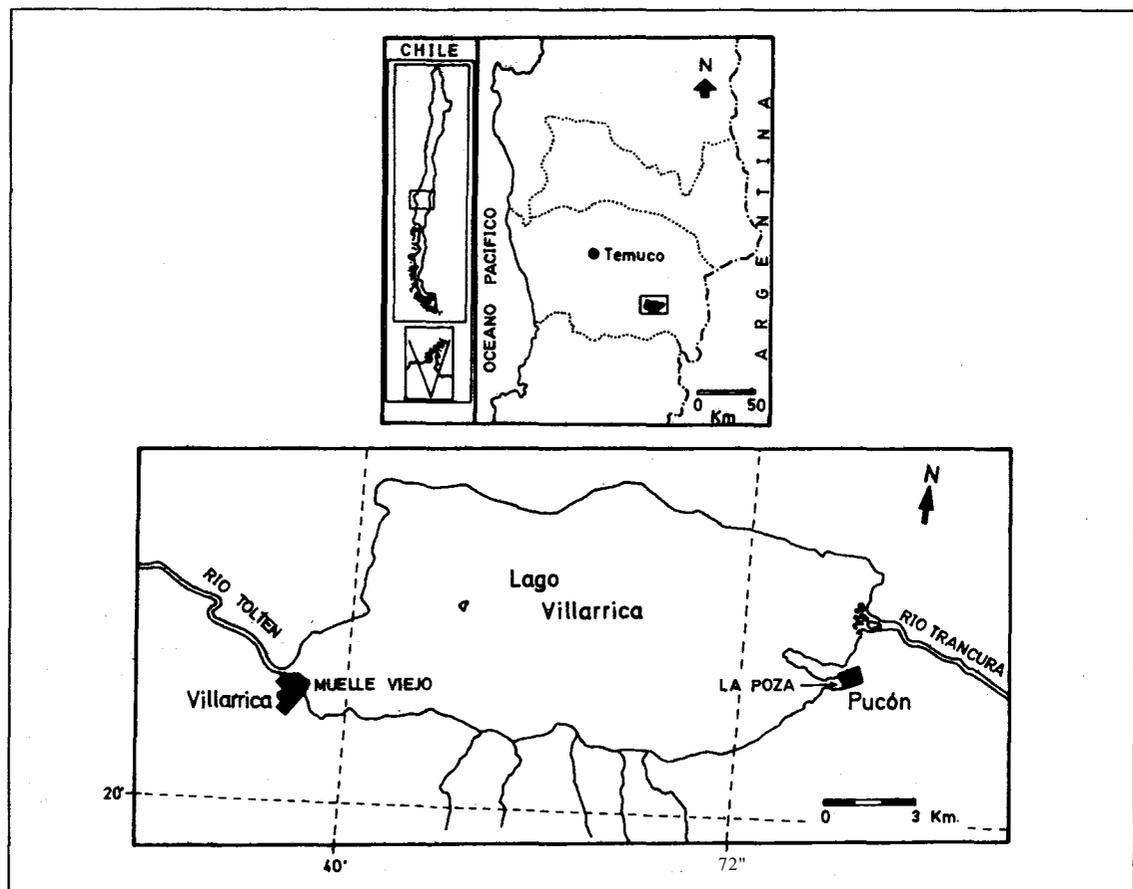


Fig. 1. Ubicación de las estaciones de muestreo en el Lago Villarrica.
Location of sampling stations in Villarrica Lake.

m. Los factores físico, químicos y el fito y zooplancton muestran variaciones estacionales considerables, registrándose un aumento de ellos en la última década (Campos *et al.* 1987).

En ambas poblaciones se hicieron muestreos bimensuales para determinar parámetros biológicos y abióticos.

Parámetros biológicos

Mediante un muestreo al azar se obtuvieron 100 individuos, los cuales fueron trasladados al laboratorio a 4°C para su procesamiento posterior. En el laboratorio a cada espécimen se le registró el sexo mediante frotis gonadal y la longitud valvar con la precisión de 1 mm. Posteriormente cada individuo fue disectado bajo agua a fin de separar las hemibranchias internas del resto del tejido visceral; cada porción fue depositada en una cápsula de aluminio, las que fueron colocadas en estufa a 90°C durante 48 horas y luego pesadas en balanza con la precisión de 1 mg. Paralelamente se registró presencia de embriones en las hemibranchias. Las valvas de cada individuo fueron también secadas bajo las mismas condiciones a fin de determinar mediante peso seco de ellas su grosor relativo. Las relaciones biométricas establecidas fueron longitud valvar (LV) versus peso seco de valvas (PSV); LV versus peso seco de carne (partes blandas) (PST) (incluidas las hemibranchias) y LV versus peso seco de las hemibranchias internas (PSB) y estimadas con programa Statwork de microcomputador Apple MacIntoch.

El *esfuerzo reproductivo* (ER) se estimó aplicando los índices propuestos por Parada *et al.* (1987), quienes estiman el ER a nivel de individuos en base a la relación peso seco de las branchias grávidas versus peso seco de las partes blandas excluidas las hemibranchias grávidas, mientras que el ER de la población se calcula multiplicando el promedio de los ER individuales por el porcentaje de hembras que incuban en un momento dado.

La *fecundidad* se estimó contando el número de embriones o gloquidios que una hembra incubaba en un momento dado durante su época reproductiva. Para ello, du-

rante enero de 1986, se procesaron las hemibranchias internas de 10 hembras grávidas de cada población para conocer el peso seco total de las hemibranchias, el peso seco del tejido branquial y el peso seco de cada embrión, este último obtenido indirectamente por pesaje de cuatro submuestras de 100 embriones cada una.

La *talla de la primera reproducción* se determinó en cada población considerando la talla mínima en que las hembras presentan branchias grávidas durante la época reproductiva. Además, se hizo un muestreo selectivo en cada área de estudio en enero de 1986, tendiente a obtener 20 individuos menores a 25 mm de longitud valva, los que fueron trasladados al laboratorio a 4°C para el procesamiento histológico gonadal y determinar la existencia de la línea germinal completa.

El *reclutamiento* de cada población se determinó durante cada muestreo contando el número de juveniles en el sustrato. Para ello se tomaron al azar 4 muestras de sustrato con saca testigo ("core") de 4.7 cm de diámetro, las que fueron trasladadas al laboratorio para realizar el recuento de juveniles bajo lupa. Se consideraron juveniles aquellos individuos menores a 5 mm de longitud valvar, talla que se consideró apropiada por tener la seguridad de que eran reclutados en el año.

Para estimar la *densidad y mortalidad* de la población, en enero de 1986 se realizó un transecto desde la orilla del lago hasta 60 m hacia el interior. Cada 5 m se dejó caer un cuadrante de 672 cm² y se contabilizó al interior de ellos el número de ejemplares vivos (densidad) y el número de valvas derechas vacías para obtener una estimación de la mortalidad.

Parámetros abióticos

El registro de la temperatura del agua se realizó con termómetro con 0.1°C de precisión. La cantidad de oxígeno disuelto en el agua se determinó mediante método de Winckler modificado (Arenas *et al.* 1979). Para determinar el porcentaje de materia orgánica del sustrato se tomaron cuatro muestras de sustrato con core de 4.7 cm de diámetro y a profundidad variable en los lu-

gares donde fueron capturadas las almejas. Las muestras fueron secadas a 48°C hasta alcanzar su peso constante, pesadas y procesadas en mufla a 550°C. Las variaciones anuales de los niveles de agua del lago se determinaron con regla graduada en cm o con hilo a plomo con precisión de 5 cm. Para determinar las características granulométricas del sustrato, en enero de 1986, se tomaron 4 muestras del sustrato con core de 4.7 cm de diámetro y a una profundidad variable según consistencia del sustrato; las muestras fueron secadas a 48°C y posteriormente tamizadas en cedazos con abertura de malla de 2.000 μm y 125 μm a fin de separar las fracciones grava, arena y arcilla limo, respectivamente.

RESULTADOS

1. Dinámica poblacional:

La proporción sexual registrada en ambas poblaciones fue 1:1 ($\chi^2 = 8.1$ para la población MV y 4.28 para la población LP, 7 gl y $P > 0.05$). La densidad poblacional de MV fue 102.7 ind/ m^2 y de 89.6 ind/ m^2 para la población LP.

Los histogramas correspondientes a cada población se muestran en la Fig. 2. El rango de tamaño en MV fluctúa entre 15 y 60 mm de longitud valvar, siendo la clase de talla modal la correspondiente a 46-50 mm a lo largo del año. La población LP registró un rango de tamaño de 36 a 70 mm, siendo la clase de talla modal de 56-60 mm. En ambas poblaciones no hay diferencias significativas entre machos y hembras. La estabilidad de la estructura por clases de tamaños podría explicarse por la baja tasa de crecimiento anual que experimentan los individuos de esta especie (Parada *et al.* 1989) y a un reclutamiento eventualmente bajo.

En efecto, el reclutamiento (densidad de individuos menores a 5 mm de LV) registrado en MV fue muy bajo a lo largo del año, registrándose como valor promedio máximo 2 individuos por unidad de muestreo durante noviembre; por el contrario, en la población LP el reclutamiento fue mucho

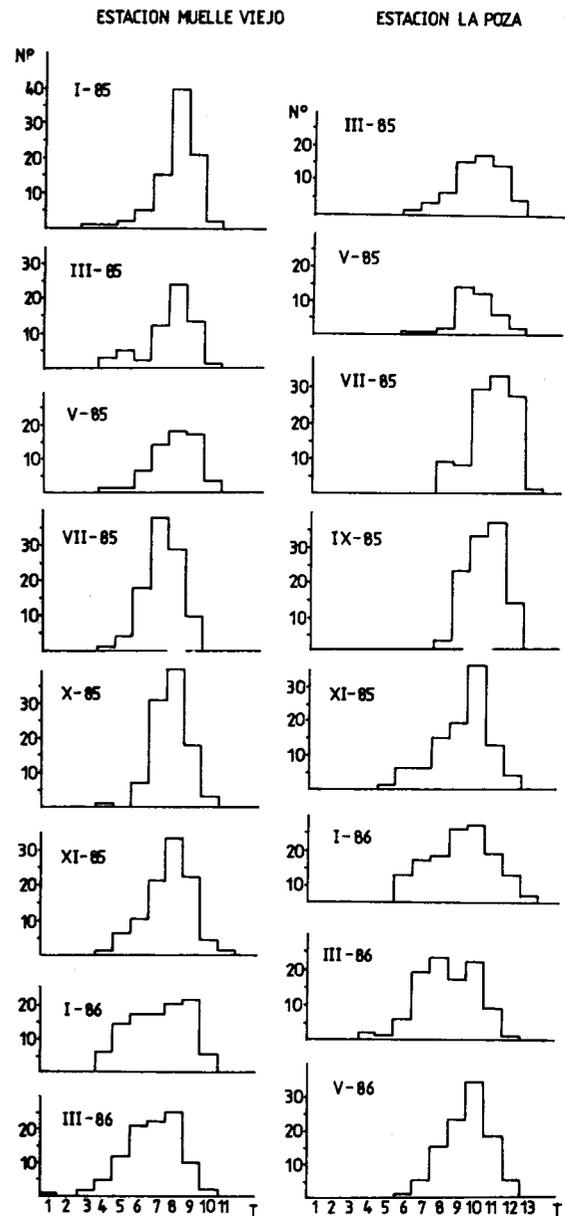


Fig. 2. Estructura por clases de tamaño de las poblaciones Muelle Viejo y La Poza. Rangos de tamaño utilizados: T₁: 10-15 mm, T₂: 16-20 mm, T₃: 21-25 mm, T₄: 26-30 mm, T₅: 31-35 mm, T₆: 36-40 mm, T₇: 41-45 mm, T₈: 46-50 mm, T₉: 51-55 mm, T₁₀: 56-60 mm, T₁₁: 61-65 mm, T₁₂: 66-70 mm, T₁₃: 71-75 mm.

Frequency distribution and size classes of Muelle Viejo and La Poza populations.

mayor, alcanzando el valor máximo de 26 juveniles en noviembre y ausencia de reclutamiento en los meses de marzo 1985 y 1986 (Fig. 3).

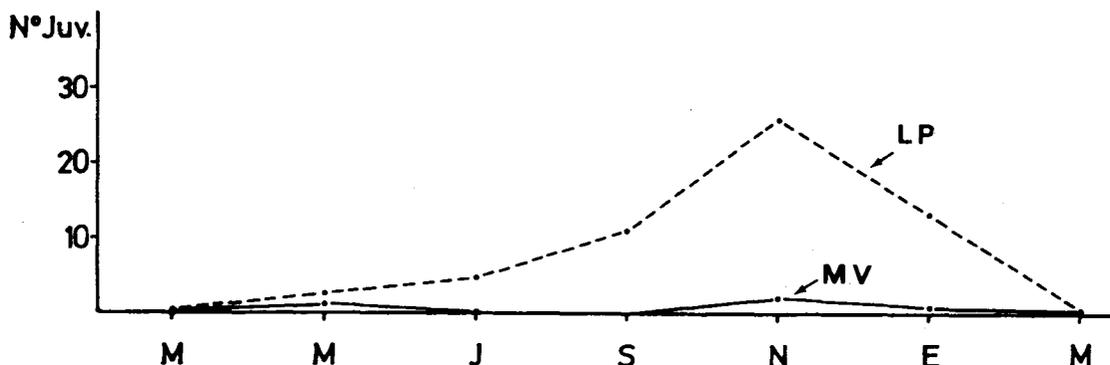


Fig. 3. Reclutamiento anual en las estaciones Muelle Viejo y La Poza.

Annual recruitment at Muelle Viejo and La Poza stations.

Los valores resultantes de la relación longitud valvar (LV) versus peso seco de las valvas (PSV) de machos y hembras en ambas poblaciones a lo largo del año se muestran en la Tabla 1. El análisis de un individuo estándar de 5 cm de LV señala una mantención del PSV a lo largo del año en la población MV, mientras en LP los valores registrados son menores y muestran pequeñas variaciones a lo largo del año (Figs. 4 a,b). El análisis comparativo del peso seco de las valvas o grosor relativo (PSV) de individuos de una misma longitud valvar (Fig. 4) en ambas poblaciones, permite inferir que los individuos de MV tienen un grosor de concha relativo mayor que los de la po-

blación LP, lo cual podría relacionarse con la necesidad de una mayor resistencia ante la erosión del sustrato y el arrastre de materiales que se produce por la acción de la corriente del agua en MV. Los valores resultantes de la relación LV versus peso seco de carne (PST) de machos y hembras para ambas poblaciones a lo largo del año se muestran en la Tabla 1. Machos y hembras de una misma longitud valvar de la población MV muestran un aumento progresivo del PST en época de otoño-invierno, para llegar a un máximo en septiembre (primavera) y luego declinar en los meses siguientes (verano-otoño). Los individuos de la población LP muestran un comportamiento diferente

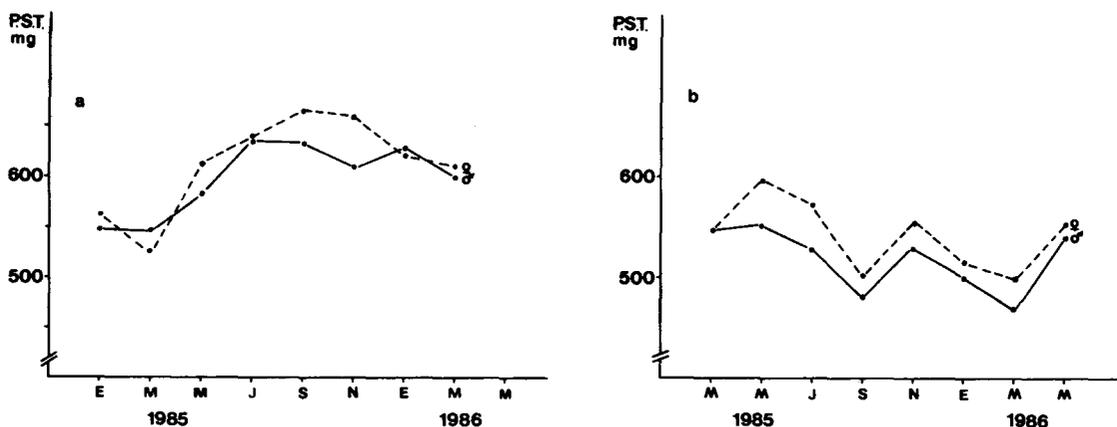


Fig. 4. Variación anual del peso seco de las valvas (PSV) en individuos estándar de 5 cm de longitud valvar (LV) a) Muelle Viejo; b) La Poza.

Annual variation in dry weight of valves in five cm shell length standard individuals. a) Muelle Viejo; b) La Poza.

TABLA 1

Coeficiente de correlación r y ecuaciones de regresión de las relaciones Peso Seco de Valvas (PSV) versus Longitud Valvar (LV) y Peso Seco Carne (PST) y Longitud de Valvas (LV) de machos (M) y hembras (H) de *Diplodon chilensis* en las poblaciones Muelle Viejo y La Poza, Lago Villarrica
 Valve length (LV) – Valve dry weight (PSV) and Valve length (LV) (cm) – Soft part Dry Weight (PST) correlation in males (M) and females (H) of *Diplodon chilensis* from Muelle Viejo and La Poza populations, Villarrica Lake.

	Sexo	N	Muelle Viejo				La Poza				
			r	PSV vs LV	r	PST vs LV	N	r	PSV vs LV	r	PST vs LV
1985											
Enero	M	56	0.77*	P=0.024L ^{3.55}	0.88*	P=6.7L ^{2.74}	33	0.90*	P=0.008L ^{4.1}	0.92*	P=6.6L ^{2.7}
	H	44	0.86*	P=0.078L ^{2.78}	0.78*	P=15.4L ^{2.2}	27	0.85*	P=0.008L ^{4.1}	0.88*	P=4.6L ^{2.17}
Marzo	M	38	0.80*	P=0.033L ^{3.99}	0.81*	P=8.75L ^{2.57}	31	0.77*	P=0.014L ^{3.6}	0.85*	P=11.6L ^{2.4}
	H	22	0.93*	P=0.018L ^{3.76}	0.94*	P=8.67L ^{2.55}	28	0.87*	P=0.009L ^{4.0}	0.85*	P=13.5L ^{2.35}
Mayo	M	31	0.90*	P=0.04L ^{3.22}	0.73*	P=28.2L ^{1.88}	41	0.76*	P=0.005L ^{4.3}	0.82*	P=9.7L ^{2.5}
	H	29	0.88*	P=0.10L ^{2.7}	0.89*	P=28.8L ^{1.90}	59	0.85*	P=0.006L ^{4.16}	0.88*	P=11.1L ^{2.45}
Julio	M	57	0.89*	P=0.032L ^{3.4}	0.86*	P=18.7L ^{2.19}	48	0.69*	P=0.017L ^{3.51}	0.77*	P=7.2L ^{2.6}
	H	43	0.89*	P=0.028L ^{3.5}	0.88*	P=17.5L ^{2.24}	47	0.82*	P=0.005L ^{4.2}	0.87*	P=5.55L ^{2.8}
Sept.	M	46	0.85*	P=0.052L ^{3.9}	0.80*	P=23.8L ^{2.04}	46	0.85*	P=0.005L ^{4.14}	0.91*	P=5.77L ^{2.8}
	H	54	0.88*	P=0.05L ^{3.1}	0.80*	P=14.9L ^{2.4}	54	0.77*	P=0.007L ^{3.97}	0.84*	P=11.1L ^{2.4}
Nov.	M	40	0.92*	P=0.032L ^{3.4}	0.84*	P=21.1L ^{2.1}	48	0.82*	P=0.013L ^{3.66}	0.93*	P=7.5L ^{2.6}
	H	58	0.92*	P=0.035L ^{3.3}	0.93*	P=18L ^{2.23}	52	0.86*	P=0.010L ^{3.81}	0.93*	P=9.69L ^{2.47}
1986											
Enero	M	49	0.92*	P=0.032L ^{3.4}	0.96*	P=8.25L ^{2.69}	48	0.81*	P=0.023L ^{3.39}	0.84*	P=8.37L ^{2.5}
	H	51	0.95*	P=0.035L ^{3.3}	0.96*	P=8.59L ^{2.66}	47	0.74*	P=0.015L ^{3.56}	0.82*	P=9.8L ^{2.44}
Marzo	M	57	0.89*	P=0.042L ^{3.2}	0.90*	P=7.17L ^{2.75}	49	0.81*	P=0.004L ^{4.39}	0.88*	P=6.93L ^{2.7}
	H	43	0.90*	P=0.044L ^{3.2}	0.90*	P=9.58L ^{2.59}	51	0.86*	P=0.009L ^{4.39}	0.86*	P=8.86L ^{2.5}

* = P < 0.001.

registrando una disminución del PST en los meses de septiembre y marzo (Figs. 5 a,b). En ambas poblaciones las hembras registran un menor PSV, pero un mayor PST con respecto a los machos.

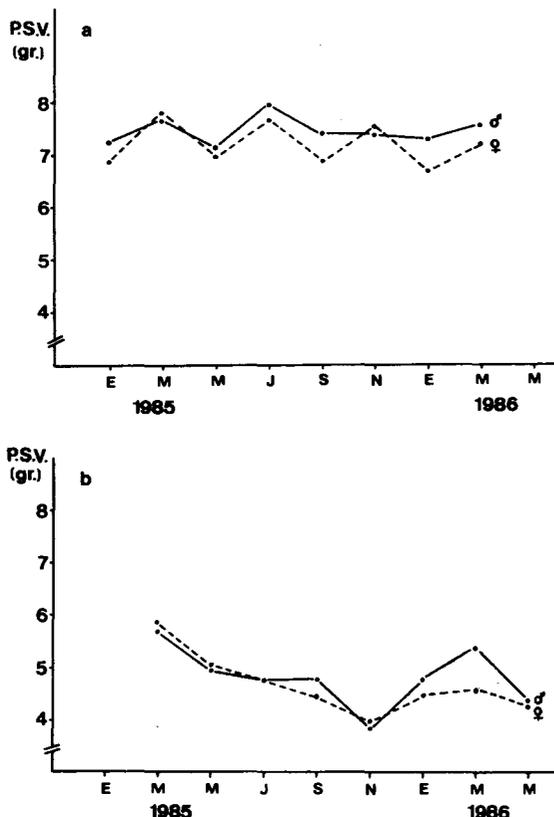


Fig. 5. Variación anual del peso seco total de la carne (PST) en individuos estándar de 5 cm de longitud valvar (LV) a) Muelle Viejo; b) La Poza.

Annual variation in total dry weight of soft parts in five cm shell length standard individuals a) Muelle Viejo; b) La Poza.

En relación a la mortalidad adulta, cabe señalar que aunque el método utilizado solamente pretende dar una idea aproximada de este parámetro, permite hacer comparaciones interpopulacionales. Los resultados señalan que la mortalidad adulta de esta especie es baja en ambas poblaciones (10.9 ind/m² en MV y 0.5 ind/m² en LP).

2. Parámetros reproductivos:

Los valores del esfuerzo reproductivo, tanto a nivel de individuo (ER_i) como a nivel poblacional (ER_p) en ambas poblaciones

son bajos (Tabla 2). A lo largo del año, los valores del ER_i en la población MV no muestran una tendencia clara, registrándose los valores máximos en mayo y noviembre. En la población LP se observa una tendencia anual representada por valores muy bajos durante marzo 1985 y un alza en los valores en los meses de primavera-verano para luego decaer en los meses de otoño-invierno. El ER_p en ambas poblaciones muestra la misma tendencia, ésta es, un aumento progresivo de los valores hasta alcanzar un máximo en primavera-verano, tendencia que se muestra en estrecha relación con el % de hembras incubatrices. Los resultados de la correlación entre el ER_i y el tamaño de las hembras reproductivas señalan que no hay correlación significativa entre ambas variables.

TABLA 2

Variaciones estacionales del Esfuerzo Reproductivo individual (ER_i) y poblacional (ER_p) de las poblaciones de *Diplodon chilensis* del Lago Villarrica.

Individual (ER_i) and population (ER_p) reproductive effort seasonal fluctuation of *Diplodon chilensis* from Villarrica Lake

	Muelle Viejo		La Poza	
	ER _i	ER _p	ER _i	ER _p
1985				
Enero	0.085	8.01	—	—
Marzo	0.052	1.56	0.063	6.06
Mayo	0.114	1.17	0.107	1.90
Julio	0.098	2.79	0.108	6.59
Sept.	0.085	3.30	0.137	9.04
Nov.	0.110	9.32	0.112	9.72
1986				
Enero	0.095	8.61	0.106	8.72
Marzo	0.062	1.87	0.067	0.14
Mayo	—	—	0.09	0.94
\bar{X} =	0.0876	4.578	0.0995	5.38
de =	0.002	3.45	0.024	3.86

(-) = Datos no registrados.

La fecundidad de las hembras de ambas poblaciones es alta (rangos de 10⁴ a 10⁵), registrándose variaciones individuales significativas entre hembras de una misma longitud valvar (Tabla 3). El peso seco promedio

TABLA 3

Fecundidad (número de embriones incubados) de hembras de *Diplodon chilensis* que habitan en las estaciones Muelle Viejo y La Poza del Lago Villarrica.

Fecundity (number of brooded embryos) of females of *Diplodon chilensis* at Muelle Viejo and La Poza stations in Villarrica Lake

Muelle Viejo		La Poza		
LV (mm)	Fecundidad	LV (mm)	Fecundidad	
35	17.910	44	39.800	
36	28.888	48	43.780	
43	21.890	50	41.791	
43	51.111	51	47.761	
45	66.660	53	43.781	
47	39.800	53	82.222	
53	104.444	55	63.682	
55	53.732	58	68.888	
\bar{x} =	44.63	48.054.37	51.5	53.963.12
de =	7.13	28.27	4.30	15.63

de un gloquidio es de $0.932 \mu\text{g}$ y el de un embrión hasta el estado de gástrula es de $1.32 \mu\text{g}$. La estimación del peso seco de la branquia grávida (PSBg) de las hembras reproductivas como una medida indirecta de la fecundidad permite señalar que, en términos relativos, la fecundidad de la población LP podría ser menor que la de MV; la correlación del PSBg con la longitud valvar es altamente significativa en ambas poblaciones (Fig. 6). El análisis de los resultados de disociado de branquias efectuado en las hembras reproductivas en cada una de las poblaciones estudiadas permiten señalar que los embriones albergados en cada hembra corresponden al mismo estado de desarrollo. Esta sincronía, sin embargo, no ocurre a nivel poblacional, por cuanto las hembras grávidas de una misma población incuban embriones en diferentes estados de desarrollo.

Las variaciones del % de hembras grávidas a lo largo del año es similar en ambas poblaciones, observándose una disminución considerable en los meses de invierno (mayo-julio) y un aumento progresivo en primavera-verano (noviembre-enero), regis-

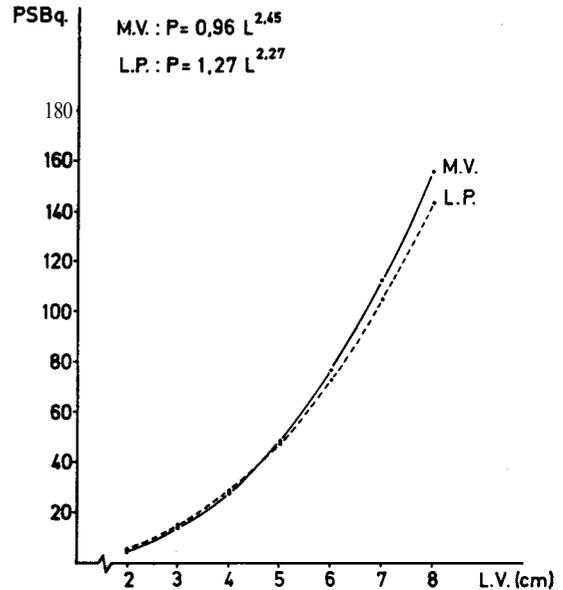


Fig. 6. Correlación entre el peso seco de la branquia grávida (PSBg) y la longitud valvar (LV) de las hembras de la población Muelle Viejo y La Poza. Correlation between dry weight of gravid demibranchs (PSBg) and shell length of female from Muelle Viejo and La Poza.

trándose una estacionalidad más marcada en la población Muelle Viejo (Fig. 7).

La hembra de menor longitud valvar que registró branquias grávidas en la población MV tenía 26 mm. El análisis histológico de hembras y machos de tallas inferiores a 25 mm de longitud valvar reveló que las hembras a la longitud de 23 mm ya presentaban todas las células de la línea germinal; en cambio, hembras menores a 23 mm sólo presentaban ovocitos previtelogénicos. El análisis de las gónadas de macho mostró que individuos de 19 mm tenían espermios en los folículos gonadales. Esto indicaría que las hembras maduran sexualmente a una longitud valvar de 23 mm, y los machos a una talla menor, ésta es, a los 19 mm. En la población LP la hembra de menor talla con branquias grávidas fue de 37 mm. El análisis histológico de las gónadas señaló que hembras menores de 25 mm sólo presentaban ovocitos previtelogénicos en los folículos gonadales; en cambio, machos de 21 mm presentaban espermios morfológicamente maduros. Por lo anterior, en lo que respecta a las hembras, la ausencia de hembras analizadas entre los rangos de 25 a

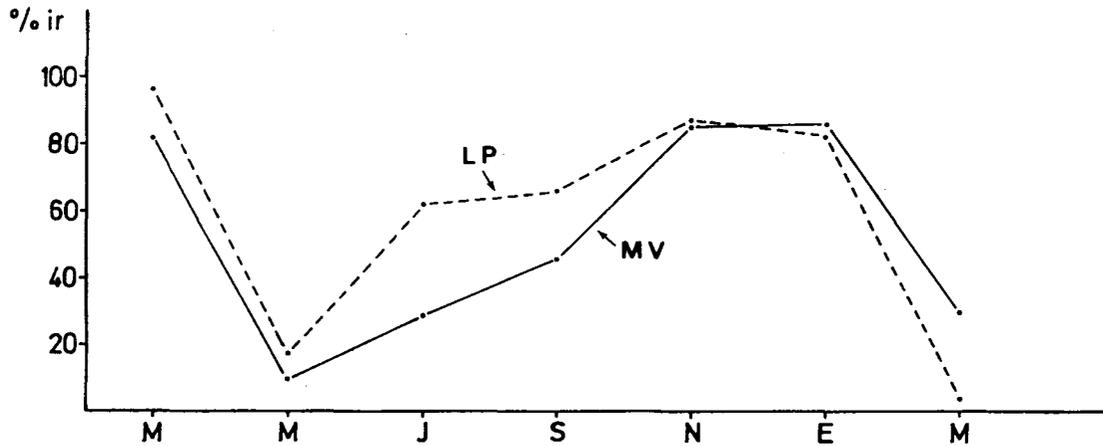


Fig. 7. Fluctuación de la frecuencia de hembras grávidas (ir) en las estaciones Muelle Viejo y La Poza. Frequency variation of gravid females (ir) from Muelle Viejo station and La Poza station.

36 mm impide establecer claramente cuál es la talla de la primera reproducción de las hembras en esta población; en machos, en cambio, la primera madurez se observa en individuos que tienen 21 mm de longitud valvar.

3. *Parámetros abióticos:*

Con respecto a los parámetros abióticos, la estación MV muestra una corriente permanente del agua debido al vaciamiento del Lago Villarrica en el río Toltén, el sustrato es del tipo areno-pedregoso (43,47% grava, 51,70% arena y 4,82% arcilla limo) con manchas de fango fósil. En LP las aguas son aparentemente quietas y el sustrato es de

tipo areno-fangoso (0,92% grava, 47,40% arena y 51,67% arcilla limo). Los resultados de este estudio indican que las características granulométricas del sustrato parecen no afectar la densidad de las poblaciones de *D. chilensis* estudiadas, por cuanto los valores de densidad se mantienen relativamente iguales en diferentes tipos de sustrato; sin embargo, estudios realizados por Lara & Parada (1988) señalan que la densidad del *D. chilensis* es mayor en sustrato fangoso que en arenoso y sólo en el sustrato fangoso estos valores experimentan variaciones anuales significativas. Las variaciones anuales de temperatura, oxígeno, niveles de agua y materia orgánica se muestran en la Tabla 4. Estos parámetros no serían facto-

TABLA 4

Fluctuaciones estacionales de los parámetros abióticos registrados en el Lago Villarrica durante el período de estudio.

Seasonal fluctuations of abiotic parameters in Villarrica Lake during the study period.

Meses	Muelle Viejo				La Poza			
	T° °C	O ₂ mg/l	Prof. m	M. org. %	T° °C	O ₂ mg/l	Prof. m	M. org. %
1985								
Enero	24	-	0.5	-	-	-	-	-
Marzo	17	-	0.1	2.53	14	-	0.8	2.17
Mayo	7	-	0.6	3.45	6	-	1.35	2.12
Julio	11	-	2.5	3.36	10	-	2.80	5.85
Sep.	13	13.30	0.9	4.43	12	10.5	1.50	3.54
Nov.	19	10.76	0.8	0.64	18	9.26	1.25	2.03
1986								
Enero	27	6.90	0.1	1.25	24	7.46	0.60	1.79
Marzo	19	10.62	0.1	1.91	18	8.26	0.40	2.20
Mayo	-	-	-	-	12	-	2.50	1.41

(-) = Datos no registrados.

res determinantes de la distribución y abundancia de las poblaciones, por cuanto los individuos habitan ambientes con rangos muy amplios. Además, dado que son poblaciones litorales que habitan cuerpos de agua de influencia pluvial, la profundidad no las afecta dentro de un rango de 0.2 a 8 m.

DISCUSION

Los valores de densidad poblacional obtenidos en el presente estudio son considerablemente más altos que los registrados para otros unionáceos que habitan en zonas templadas (Cvancara 1972, Haukioja & Hakala 1974, Lewandowski & Stanczykowska 1975, Bonetto & Dipersia 1975, Young & Williams 1984, entre otros) o en zonas tropicales (Henry & Simao 1984). La diferencia entre *Diplodon chilensis* y las otras especies estudiadas podría atribuirse primariamente al hecho de que esta especie no comparte el hábitat con otros bivalvos, como sucede, en cambio, con las especies de unionáceas ya señalados.

Del análisis comparativo del ciclo de variación anual del PST, se desprende que los individuos de MV muestran una estacionalidad muy definida en la actividad reproductiva anual, consistente con los hallazgos de Peredo & Parada (1986) y también con los resultados de reclutamiento y frecuencia de hembras grávidas (Figs. 3 y 7). La población LP, a diferencia de la anterior, se muestra mucho más activa en cuanto a incubación de embriones y liberación de gloquidios a lo largo del año con breves períodos de receso. A las diferencias antes señaladas debe agregarse la relativa a la antigüedad de los bancos. El banco de almejas de MV estaría integrado por individuos más jóvenes (Fig. 2), cuyo comportamiento es crecer en otoño e invierno y reproducirse en primavera-verano. En cambio, los individuos del banco de LP serían mucho más viejos y con tasas de crecimiento individual mucho más bajas, estando la energía canalizada más bien a los procesos de reproducción y mantención.

Los valores de fecundidad obtenidos para *D. chilensis* son considerablemente más bajos que los proporcionados por Ellis

(1978) para la generalidad de unionídeos, para *Margaritifera margaritifera* por Young & Williams (1984) y por Awakura para *M. laevis* (fide Young & Williams *op cit.*). No obstante, aparecen más altos si se comparan con otros bivalvos dulceacuícolas sin larva parásita en su ciclo de vida, como ocurre por ejemplo en *Corbicula fluminea* (Aldridge & Mc Mahon 1978), *Dreissena polymorpha* (Walz 1978), *Sphaerium*, *Musculium* y *Pisidium* (Burky 1983). La fecundidad marcadamente mayor de los unionáceos respecto a los otros bivalvos dulceacuícolas puede explicarse por los azares que conlleva una fase larvaria parásita.

Mackie *et al.* (1976) señalan que variaciones intra e interpoblacionales en la fecundidad de *Musculium securis* serían explicadas por una mortalidad embrionaria diferencial durante el período de incubación. Al respecto cabe señalar que en el caso de *D. chilensis*, de todos los disociados de branquias grávidas realizadas, en ningún caso se evidenció embriones o gloquidios muertos, ni ningún cuerpo residual que hiciera pensar en una situación de este tipo. Las diferencias inter e intrapoblacionales registradas en *D. chilensis* podrían explicarse más bien como una respuesta al ambiente, ya que la población con mayor influencia fluvial desarrolla una fecundidad mayor, probablemente, a fin de aumentar la sujeción en el hospedero y compensar la pérdida por arrastre de los gloquidios.

Las curvas resultantes de la relación longitud valvar versus peso seco de las branquias grávidas señalan que las hembras mayores de 5 cm de longitud valvar de la población MV registran valores mayores de PSBg que las hembras de la estación LP, lo cual estaría señalando que incuban un mayor número de embriones (Fig. 7). Los valores obtenidos de fecundidad por recuento de embriones, aun cuando pueden parecer contradictorios con lo inferido a través del peso seco de las branquias grávidas, se explican por las diferencias de tamaño de las hembras procesadas en cada población (Tabla 3).

Los individuos de las poblaciones de *D. chilensis* del Lago Villarrica, en términos relativos, destinan poca energía a la producción de embriones (incubación) durante la

época reproductiva. Este hecho corresponde a la generalidad de las especies iteróparas (Browne & Russell-Hunter 1978 y Calow 1978) aun cuando se han documentado casos inversos, es decir, especies semélparas que gastan poca energía en la producción de embriones (Aldridge 1982) o especies iteróparas que gastan más energía que sus correspondientes semélparas (Calow *op. cit.*). La ausencia de correlación entre la longitud valvar y la cantidad de energía empleada en la producción de embriones (ER_i) se contrapone con los antecedentes presentados por Browne & Russell-Hunter (*op. cit.*) y Calow (1983) en revisiones realizadas en moluscos dulceacuícolas, así como para diversos moluscos marinos (Lucas *et al.* 1978, Griffiths & King 1979, Shafee & Lucas 1980, Bayne & Worrall 1980, Hughes & Robert 1980, Hart & Begon 1982, Bayne *et al.* 1983, Sprung 1983, entre otros), en los que sí existe correlación entre esfuerzo reproductivo y longitud valvar.

La correlación significativa registrada entre el peso seco de la branquia grávida (PSBg) y la longitud de la valva (LV) de los individuos reproductivos (Fig. 6) permite señalar que la productividad embrionaria de esta especie se incrementa gradualmente a medida que el adulto crece, pero sin que ello signifique una variación significativa del esfuerzo reproductivo individual (ER_i), el cual se mantiene relativamente constante independientemente del tamaño del adulto. El uso del índice a nivel poblacional (ER_p) señala que las poblaciones de *D. chilensis* estudiadas también invierten poca energía en el proceso de incubación de las larvas, a pesar de que casi la totalidad de las hembras de ambas poblaciones están incubando durante la época reproductiva.

De acuerdo a las observaciones personales en terreno, se puede afirmar que la mortalidad ocurre preferentemente en individuos iguales o mayores a la talla modal de la población. Las causas de mortalidad en las poblaciones pueden ser atribuidas a diversos factores. Lara (1988) señala que un depredador importante de *D. chilensis* en el Lago Panguipulli es el crustáceo *Aegla abtao*. Esto no fue observado en las poblaciones estudiadas. En la estación MV al parecer uno de los factores que probable-

mente incide en la mortalidad es el oleaje provocado por temporales o vientos locales (puelche), los cuales desprenden del sustrato a los especímenes y son arrastrados a la playa, hecho que se confirma al observar frecuentemente valvas vacías en la playa durante las estaciones de invierno; antecedentes proporcionados por lugareños señalan que también son depredados por diferentes aves, en especial por las hualas (*Podiceps mayor*). Bauer (1983) señala que altas concentraciones de fosfato, calcio y valores de pH básico son los factores responsables del aumento de la mortalidad de 10 a 70% en poblaciones de *Margaritifera margaritifera*, y más aún, serían los factores que explicarían la ausencia de juveniles de *M. margaritifera* en Bavaria del Norte, de modo tal que la eutroficación no solamente inhibe el crecimiento de los juveniles, sino que aumenta la mortalidad de los adultos. Al respecto, cabe señalar que aun cuando este lago ha sido caracterizado como oligotrófico (Campos *et al.* 1983), antecedentes aportados por Campos *et al.* (1987) señalan un aumento en los niveles de fosfatos, nitratos y fitoplancton en los últimos 10 años, tanto en el sector Muelle Viejo como La Poza. Este hecho podría estar incidiendo en la dinámica de la población y en especial en el reclutamiento y mortalidad de juveniles, más que en la mortalidad de los adultos como lo sugieren los resultados del presente estudio.

Finalmente, las diferencias registradas entre ambas poblaciones en el comportamiento reproductivo, evidenciado principalmente en los resultados de fecundidad, frecuencia anual de hembras grávidas y reclutamiento, podrían ser explicadas como tácticas diferentes que han tenido que adoptar las poblaciones según el medio donde ellas se encuentran. Las poblaciones lólicas han optado por una estacionalidad reproductiva mucho más marcada; esto podría atribuirse al comportamiento de las poblaciones ícticas, las cuales sirven de hospedero a la larva parásita, aspecto no dilucidado en el presente estudio, o simplemente en pos de una mejor distribución de la energía entre los procesos de crecimiento y reproducción, dado que los individuos de las poblaciones que habitan ambientes del tipo lótico de-

ben gastar más energía en engrosar las valvas a fin de oponer más resistencia a la corriente del agua y evitar ser arrastrados, como lo demuestran los resultados comparativos del peso seco de las valvas (grosor relativo) de ambas poblaciones. No se descarta que la antigüedad de los bancos afecte la validez de estos resultados, situación que debería dilucidarse a futuro.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Comisión de Investigación de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Temuco, el financiamiento de este trabajo (Proyectos 2-85-4 y 2-87-4) y al profesor Luis Leiva por la elaboración de las figuras.

LITERATURA CITADA

- ALDRIDGE DW & RF MC MAHON (1978) Growth, fecundity and bioenergetics in a natural population of the Asiatic freshwater clam *Corbicula manilensis* Philippi, from North Central Texas. *Journal of Molluscan Studies* 44: 49-70.
- ALDRIDGE DW (1982) Reproductive tactics in relation to life-cycle bioenergetics in three natural population of the freshwater snail *Leptoxis carinata*. *Ecology* 63: 196-208.
- ARENAS J, P DOMINGUEZ & C VARELA (1979) Métodos químicos empleados en estudios limnológicos en Chile. *Boletín Informativo Limnológico* 4: 13-63.
- BAUER G (1983) Age structure, age specific mortality rates and population trend of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*), in North Bavaria. *Archiv für Hydrobiologie* 98 (4): 523-532.
- BAYNE BL & CM WORRALL (1980) Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Marine Ecology Progress Series* 3: 317-328.
- BAYNE BL, PN SALKED & CM WORRALL (1983) Reproductive effort and value in different populations of the marine mussel *Mytilus edulis* L. *Oecologia* (Berl) 59: 18-26.
- BONETTO AA & DH DI PERSIA (1975) Las poblaciones de pelecípodos del arroyo Ayui Grande (Prov. Entre Ríos) y los factores que regulan su distribución y estructura. *Ecosur* 2 (3): 123-151.
- BROWNE RA & WD RUSSELL-HUNTER (1978) Reproductive effort in molluscs. *Oecologia* (Berl) 37: 23-27.
- BURKY AJ (1983) Physiological Ecology of Freshwater Bivalves. En: *The Mollusca*. Ed. in chief K.M. Wilbur. Vol 6: Ecology. 281-327. Ed. W.D. Russell-Hunter, Academic Press, Inc. New York.
- CALOW P (1978) The evolution of life-cycle strategies in fresh-water gastropods. *Malacologia* 17 (2): 351-364.
- CALOW P (1983) Life-cycle Patterns and Evolution. En: *The Mollusca*. Ed. in chief K.M. Wilbur. Vol 6: Ecology. 281-327. Ed. W.D. Russell-Hunter, Academic Press, Inc. New York.
- CAMPOS H, W STEFFEN, C ROMAN, L. ZUÑIGA & G AGUERO (1983) Limnological studies in Lake Villarrica. Morphometric, physical, chemical, planktonical factor and primary productivity. *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, 65 (4): 371-406.
- CAMPOS H, W STEFFEN, G AGUERO, G GONZALEZ & L VILLALOBOS (1987) Estudio de los lagos Villarrica y Llanquihue. Informe Final Ministerio de Obras Públicas y U. Austral de Chile.
- CVANCARA AM (1972) Lake mussel distribution as determined with Scuba. *Ecology* 53: 154-157.
- DUGEON D & B MORTON (1983) The population dynamics and sexual strategy of *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. *Journal of Zoology*, London 201: 161-183.
- ELLIS AE (1978) *British Freshwater Bivalve Molluscs* Academic Press. New York.
- GRIFFITHS CL & JA KING (1979) Energy expended in growth and gonad output in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. *Marine Biology* 32: 217-222.
- HART A & M BEGON (1982) The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles. *Oecologia* (Berl) 52: 37-42.
- HAUKIOJA E & T HAKALA (1974) Vertical distribution of freshwater mussels (Pelecypoda, Unionidae) in southwestern Finland. *Annals Zoologica Fennica* 11: 127-130.
- HAUKIOJA E & T HAKALA (1978) Life-history Evolution in *Anodonta piscinalis* (Mollusca, Pelecypoda). Correlation of Parameters. *Oecologia* (Berl) 35: 253-266.
- HENRY R & CA SIMAO (1984) Evaluation of density and biomass of a bivalve population (*Diplodon delodontus expansus*) (Kuster, 1856) in a small tropical reservoir. *Revista de Hidrobiología Tropical* 17 (4): 309-318.
- HUGHES RN & DJ ROBERTS (1980) Reproductive effort of winkles *Littorina* spp. with contrasted methods of reproduction. *Oecologia* (Berl) 47: 130-136.
- JONES HA, RD SIMPSON & CL HUMPHREY (1986) The reproductive cycles and glochidia of freshwater mussels (Bivalvia: Hyriidae) of the Macleay River, Northern New South Wales, Australia. *Malacologia* 27 (1): 185-202.
- LARA G (1988) Ordenamiento espacial y abundancia de *Diplodon chilensis chilensis* (Gray 1828) (Bivalvia: Hyriidae) en el Lago Panguipulli, Valdivia, Chile. Tesis de Magister, Universidad Austral de Chile.
- LARA G & E PARADA (1988) Distribución espacial y densidad de *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828) en el Lago Villarrica (39°18'S; 72°05'W) *Boletín Sociedad Biología de Concepción* 59: 105-114.
- LEWANDOWSKI K & A STANCZYKOWSKA (1975) The occurrence and role of bivalves of the Family Unionidae in Mikolajskie Lake. *Ekologia Polska* 23 (2): 317-334.
- LUCAS A, J. CALVO & M TRANCART (1978) L'effort de reproduction dans la strategie demographique de six bivalves de l'Atlantique. *Halictis* 9: 107-116.
- MACKIE GL, SV QUADRI & AH CLARKE (1976). Reproductive habits of four populations of *Musculium securis* (Bivalvia: Sphaeriidae) near Ottawa, Canada. *Nautilus* 90: 76-86.
- NEGUS C 1966. A quantitative study of growth and production of unionids mussels in the River Thames at Reading. *Journal of Animal Ecology* 35 (3): 513-532.

- PARADA E, S PEREDO & C GALLARDO (1987) Esfuerzo Reproductivo en *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae). Una proposición para su determinación. Boletín Sociedad Biología, Concepción 58: 121-126.
- PARADA E, S PEREDO, G. LARA & I VALDEBENITO (1989) Growth, age and life span of the freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828). Archiv fur Hydrobiologie 115 (4): 563-573.
- PEREDO S & E PARADA (1984) Gonadal organization and gametogenesis in the freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca: Bivalvia). The Veliger 27 (2): 126-133.
- PEREDO S & E PARADA (1986) Reproductive cycle in the freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca: Bivalvia). The Veliger 28 (4): 418-425.
- SCHAFEE MS & A LUCAS (1980) Quantitative studies on the reproduction of the black scallop *Chlamys varia* (L) from Lavenac area (Bay of Brest). Journal Experimental Marine Biology and Ecology 42: 171-186.
- SMITH DG (1976) Notes on the biology of *Margaritifera margaritifera* (Linn) populations in Central Massachusetts. The American Midland Naturalist 96: 252-256.
- SPRUNG M (1983) Reproduction and fecundity of the mussel *Mytilus edulis* at Helgoland (North Sea). Helgolander Meeresunters 36: 243-255.
- WALZ N (1978) The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in Lake Constance. II Reproduction. Archiv fur Hydrobiologie, Supplement 55: 106-119.
- WOOD EM (1974) Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). Journal of Zoology, London 173: 1-13.
- YOKLEY P (1972) Life history of *Pleurobema cordatum* (Rafinesque, 1820) (Bivalvia: Unionacea). Malacologia 11 (2): 351-364.
- YOUNG M & J WILLIAMS (1984) The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn) in Scotland. I. Field studies. Archiv fur Hydrobiologie 99 (4): 405-422.