

Copépodos Harpacticoídeos de las comunidades de *Venus antiqua* y *Mulinia* sp. en la planicie mareal de Yaldad, Quellón, Chiloé, Chile

Harpacticoid copepods of the *Venus antiqua* and *Mulinia* sp. communities in the tidal flat of Yaldad, Quellón, Chiloé, Chile

GLADYS ASECIO¹, ELENA CLASING², CARLOS HERRERA²,
ROBERT STEAD² y JORGE NAVARRO²

¹Instituto de Ecología y Evolución,

²Instituto de Biología Marina,

Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

RESUMEN

En la interfase agua-sedimento de los bancos de *Mulinia* sp. y de *Venus antiqua*, presentes en la planicie mareal de Yaldad, se encontraron ricas poblaciones bacterianas todo el año y microalgas en alta densidad sólo en primavera-verano. Los harpacticoídeos en ambos ambientes estuvieron presentes sólo en el primer centímetro superficial del sedimento. Se realizó un estudio comunitario entre marzo de 1990 y enero de 1992, habiéndose encontrado que las especies de copépodos harpacticoídeos que tuvieron oferta alimentaria constante durante el año también mostraron densidad poblacional y actividad reproductiva constante (ej. *Amphiascopsis cinctus*, especie que se alimenta de bacterias); en cambio aquellas en que esa oferta presentó fuertes fluctuaciones, su densidad poblacional y actividad reproductiva osciló fuertemente (ej. *Laophonte parvula*, especie que se alimenta de microalgas). Las bajas densidades numéricas encontradas para los copépodos harpacticoídeos en Yaldad, hacen difícil postular que sean parte importante en la alimentación de organismos de la macrofauna epibentónica o pelágica.

Palabras clave: Copépodos harpacticoídeos, densidad, distribución, patrones reproductivos, bacterias, microalgas.

ABSTRACT

In the water-sediment interface above the *Mulinia* sp. and *Venus antiqua* banks at the tidal flat of Yaldad Bay, rich bacterial populations were found throughout the year, whilst highest microalgae densities were found during spring-summer season. Harpacticoid copepods at both sites, were restricted to the upper centimeter sediment layer. Research on this community was conducted from March 1990 to January 1992, having found that harpacticoid copepod species with constant food source throughout the year, also presented constant populational densities and reproductive activity (e. g. *Amphiascopsis cinctus*, bacterial feeder), whilst those species with strong fluctuating food, presented strong oscillations of numerical density and reproductive activity (e. g. *Laophonte parvula*, species feeding on microalgae). Furthermore the low density of harpacticoid copepods found at Yaldad, does not suggest them to be a major food resource for the epibenthic and pelagic macrofauna.

Key words: Harpacticoid copepods, numerical density, distribution, reproductive patterns, bacteria, microalgae.

INTRODUCCION

En Chile, los estudios meiofaunísticos han tenido hasta ahora un enfoque principalmente taxonómico (Wieser 1953, 1954, 1956, 1959, Lorenzen 1974, Clasing, 1980, 1983, 1986, Mielke 1985 a, b, 1987 a, b, 1989), existiendo una marcada falencia en lo que respecta a estudios comunitarios. También se sabe que organismos pertenecientes a la meiofauna, especialmente copépodos harpacticoídeos, pueden constituir parte importante de cadenas

alimentarias de peces y otros organismos del macrobentos, trasladándose así energía del sistema intersticial hacia el sistema pelágico o macrobentónico. Se ha demostrado que para que ocurra este traslado la meiofauna debe encontrarse en los milímetros superficiales del sedimento y además presentar altos valores de abundancia (Feller & Kaczynski 1975, Sibert *et al.* 1977, Alheit & Scheibel 1982, Reise, 1985, Coull 1988, 1990, Palmer 1988).

La zona de los fiordos del sur de Chile presenta una abundancia de planicies interna-

reales, donde a menudo se presentan áreas con sedimento limoso y una capa de reducción muy superficial (bancos de *Mulinia* sp.) y áreas con sedimento arenoso mezclado con conchuela y la capa de reducción algo más profunda (bancos de *Venus antiqua*)¹.

En el extremo norte de la Bahía de Yaldad (Quellón, Chiloé) existe una amplia planicie intermareal donde se encuentran bancos de *Mulinia* sp. y de *Venus antiqua* (Fig. 1). En la interfase agua-sedimento de estos bancos se presentan ricas poblaciones bacterianas con densidades relativamente constantes durante todo el año (valores que van desde $2,51 \times 10^6$ céls/ml en invierno hasta $3,5 \times 10^6$ céls/ml en verano (Herrera 1992), valores que son similares a los utilizados por Rieper (1978, 1982) en experimentos de laboratorio para cultivar copépodos harpacticóideos. En cambio las microalgas se presentan con altas densidades en el período primavera-verano (con valores aprox. $2,8 \times 10^7$ céls/l), mientras que en otoño-invierno las densidades son muy bajas ($2,6 \times 10^5$ céls/l)¹.

Mielke (1985 a, b, 1987 b) cita para Quellón (Chiloé), en muestreos realizados en verano, 7 especies de copépodos harpacticóideos para ambientes de arena gruesa.

Por otro lado, de la literatura se sabe que hay especies de copépodos harpacticóideos que tienen preferencia por microalgas (Hicks & Coull 1983) y otras por bacterias (Rieper 1982, Brown & Sibert 1977), y que incluso los tiempos generacionales son más cortos con algunos de estos dos alimentos.

Sobre la base de los antecedentes antes mencionados se hipotetiza i) que en la planicie mareal de Yaldad existiría una comunidad de copépodos harpacticóideos con algunas especies que comen preferentemente bacterias y otras que prefieren microalgas; ii) que los harpacticóideos que comen preferentemente bacterias estarían presentes con abundancias relativamente altas durante todo el año, ya que por tener una oferta alimentaria continua podrían mantener una actividad reproductiva continua, y iii) que los harpacticóideos que comen preferentemente microalgas presentarían altas abundancias sólo durante primave-

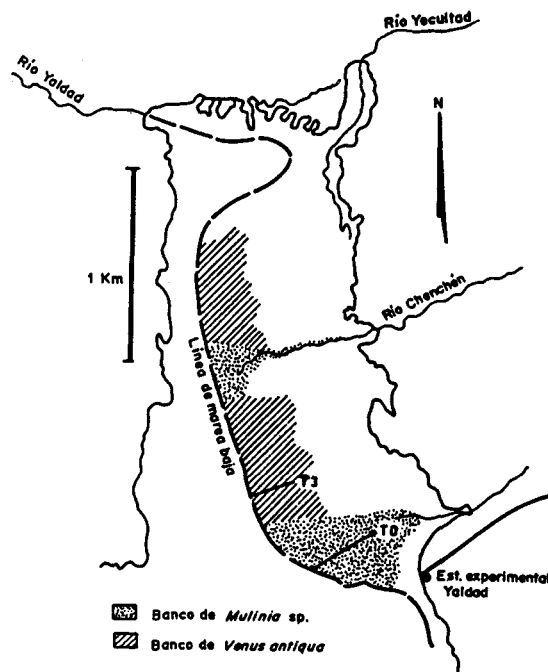


Fig. 1. Extremo norte de la Bahía de Yaldad con indicación de la planicie mareal, destacándose en ella la ubicación de los bancos de *Mulinia* sp. y *Venus antiqua* y de los transectos muestreados (T0 y T3).

North bound of the Yaldad Bay with indication of the tidal flat, highlighting the *Mulinia* sp. and *Venus antiqua* belt location and of the sampled transects (T0 y T3).

ra-verano, y su actividad reproductiva estaría restringida a ese período.

Las actividades realizadas para validar las hipótesis fueron, entre otras: i) la identificación de los harpacticóideos del banco de *Mulinia* sp. y del banco de *Venus antiqua* en cada estación del año; ii) la comparación de las fluctuaciones de densidad de las especies de harpacticóideos numéricamente más importantes en ambos ambientes y de las hembras ovígeras de cada especie, utilizándose estas últimas como indicadores de períodos de actividad reproductiva; iii) el estudio en laboratorio del ciclo biológico de las especies numéricamente más importantes, alimentadas con microalgas que tradicionalmente han sido usadas en laboratorios de cultivos marinos y con bacterias cultivadas provenientes de la misma planicie, y iv) la estimación del significado relativo de ambos alimentos a través de la comparación del tiempo generacional de las especies numéricamente más importantes.

¹ Informe Final Proyecto FONDECYT 0306/1990.

MATERIALES Y METODOS

Durante los años 1990 y 1991 se realizaron en la planicie mareal de Yaldad, Quellón, Chiloé, muestreos estacionales en primavera (octubre 1990), verano (enero 1991), otoño (mayo 1991) e invierno (agosto 1991), en dos transectos (0 y 3) ubicados en los bancos de *Mulinia* sp. y de *Venus antiqua*, respectivamente (Fig. 1).

A muestras de sedimento de ambos ambientes se les sometió a análisis granulométrico y al agua intersticial se le determinó el potencial redox. La temperatura se midió con un termómetro manual, la salinidad con un conductímetro WTW LF 191. Para calcular el potencial redox (rh) se utilizó un ph-metro WTW pH 57 y una sonda redox WTW Ingold con electrodo de platino. La escala de clasificación para los valores del potencial redox utilizada fue: 0-9, fuertemente reductor; 9-17, débilmente reductor; 17-25, sistema indiferente; 25-34, débilmente oxidante y 34-42, fuertemente oxidante. La granulometría se determinó según el método propuesto por Folk (1980).

En Quellón, la amplitud de marea es de aproximadamente 5 m (S.H.O.A. Pub. 3009, 1991). Los bancos de *Mulinia* sp. y *Venus antiqua* presentes en la planicie intermareal de Yaldad se extienden desde la línea de marea baja (MLWL) hasta aproximadamente el sector medio del intermareal (2 m sobre MLWL), por lo que los consideramos ubicados en el intermareal bajo; este sector fue a su vez subdividido en un nivel bajo (en línea marca baja MLWL), uno medio y un nivel alto (aproximadamente 2 m sobre MLWL). En cada uno de estos sectores se estableció una estación de muestreo, en la que se tomaron estacionalmente 2 muestras paralelas.

Las muestras fueron tomadas con un cilindro de 2 cm² de área, el que fue enterrado hasta 1 cm de profundidad. Ello debido a que muestreos previos indicaron que sobre el 90 % de la meiofauna se encuentra en el centímetro superficial en el banco de *Venus antiqua*; en cambio en el banco de *Mulinia* sp. el 95 % de la meiofauna se encuentra en el milímetro superficial. Las muestras fueron posteriormente trasladadas en hielo al laboratorio del Instituto de Biología Marina (Univ. Austral de Chile, Valdivia), donde se procedió a fijarlas con

formalina al 4%. Para los cultivos en laboratorio en los meses de junio de 1990 y diciembre de 1991 se tomaron y trasladaron las muestras de igual forma; en el laboratorio se procedió a separar las hembras ovígeras de las especies más abundantes de cada área y se depositaron en frascos con agua de mar para su cultivo.

Para la identificación de familias y géneros de harpacticóideos se utilizó la metodología y claves de Wells (1976). La cuantificación de los períodos de desarrollo (tiempo de desarrollo y tiempo generacional) se llevó a cabo según lo señalado por Pallares (1980) (tiempo de desarrollo: lapso de tiempo que transcurre desde la eclosión del primer nauplio I hasta la aparición del primer copepodito VI; tiempo generacional: lapso de tiempo que transcurre desde la aparición de la primera hembra ovígera de una generación hasta la aparición de una hembra ovígera de la generación siguiente).

Los cultivos de harpacticóideos en el laboratorio se realizaron en los meses de julio-agosto de 1990 y diciembre 1991- enero de 1992 en frascos de vidrio con 5 ml con agua de mar (25 - 30 ‰), en un baño termostático a 10°C (temperatura invierno) y otro a 15°C (temperatura verano). Los alimentos utilizados fueron la microalga *Isochrysis aff. galbana* proveniente de cultivos mantenidos en la Estación Experimental de Quempillén (Ancud, Chiloé) y bacterias del tipo bacilo (2, 16 µm longitud y 0,72 µm ancho); las bacterias fueron aisladas de aguas provenientes de la interfase agua-sedimento de la planicie mareal de Yaldad y cultivadas en el laboratorio (Herrera, 1992). Los cultivos de las bacterias se realizaron de forma similar a lo descrito por Rieper (1978), colocando el agua de mar enriquecida con un medio extracto levadura-peptona en placas de agar. El recuento bacteriano de los cultivos se realizó con el método de epifluorescencia de Zimmermann (1977); el cálculo de biomasa se hizo siguiendo el método de Bratbak (1985).

La metodología de cultivo de copépodos con microalgas fue similar a la descrita por Pallares (1980), colocando una hembra ovígera en un frasco (10 ml) con 5 ml de agua de mar filtrada, esterilizada y enriquecida con las microalgas (2 x 10⁴ céls/ml); cada 48 horas se procedió a cambiar el agua enriquecida. En el caso de los cultivos de copépodos con bacterias

se procedió a colocar bacilos en una concentración de 6×10^6 céls/ml (biomasa de 170,7 mg C/ml) en 5 ml de agua de mar filtrada (filtro de policarbonato de 0.2 μ m de tamaño de poro) y esterilizada, para posteriormente adicionar una hembra ovígera por frasco. El alimento se proporcionó cada 48 horas, para lo cual se hizo recambio de agua con bacterias en la concentración antes señalada.

Los cultivos de copépodos con bacterias y con microalgas se revisaron cada 2 días y la extracción de las exuvias desde los frascos de cultivo, para la obtención de la serie completa de los estadíos de desarrollo, se realizó de manera similar a las descripciones de Pallares (1980) y Rosenfield & Coull (1974).

RESULTADOS

La temperatura en los dos ambientes de la planicie mareal de Yaldad durante el período de estudio presentó valores extremos en invierno y verano, 5 y 15° C respectivamente. La salinidad fluctuó entre 10 - 28 ‰ en el banco de *Mulinia* sp. y entre 25 - 30 ‰ en el banco de *Venus antiqua* (Tabla 1). En cuanto al potencial redox (rH), en el banco de *Mulinia* sp. en el centímetro superficial se presentó un sistema indiferente; en cambio a partir del centímetro de profundidad el sistema fue francamente reductor; en tanto que en el banco de *V. antiqua* desde la superficie hasta los 5 cm de profundidad se presentó un sistema indiferente y a partir de esta profundidad el sistema fue francamente reductor (Tabla 2).

Los valores de densidad de la meiofauna presentes en los 2 ambientes de la planicie mareal de Yaldad mostraron que en ambos ambientes dominan fuertemente los nematodos: 98% en el banco de *Mulinia* sp. y 82 % en el banco de *Venus antiqua*; los copépodos harpacticóideos durante las 4 estaciones del año muestreadas, representados por 6 especies, alcanzaron en forma constante dominancias promedios (respecto del total de la meiofauna) de tan sólo el 1% en el banco de *Mulinia* sp. y 10 % en el banco de *Venus antiqua*.

Patrones de distribución y densidad de los harpacticóideos

En cuanto a los patrones de distribución y densidad, de las 6 especies de harpacticóideos

TABLA 1

Valores de la temperatura, salinidad y pH del agua de la Bahía de Yaldad para transectos 0 (T0) y 3 (T3) medidos en la línea de marea baja durante el período de estoa (enero 1991 - febrero 1992).

Temperature, salinity and pH water values at Yaldad Bay, for transects 0 (T0) and 3 (T3) measured at the low tide line, during neap tide periods (January 1991 - February 1992).

Fecha	Temperatura	Salinidad	pH
Transecto 0:			
15.01.91	13.0	27.9 ± 0.1	7.9 ± 0.0
01.03.91	12.0	22.9 ± 0.0	7.8 ± 0.1
30.03.91	11.4	19.5 ± 0.1	
16.05.91	9.0	13.0 ± 0.4	7.3 ± 0.0
14.06.91	9.3	24.6 ± 0.2	7.6 ± 0.0
13.07.91	5.0	25.5 ± 1.0	7.7 ± 0.1
18.08.91	8.0	28.1 ± 0.7	8.3 ± 0.0
09.09.91	10.5	28.1 ± 0.5	7.8 ± 0.0
18.10.91	9.0	29.0 ± 0.5	7.9 ± 0.0
23.11.91	12.0	26.2 ± 0.3	7.9 ± 0.0
21.12.91	13.0	10.1 ± 0.6	8.2 ± 0.0
18.01.92	15.0	28.1 ± 0.1	8.3 ± 0.0
18.02.92	13.0	23.4	7.7 ± 0.0
Transecto 3:			
15.01.91	15.0	28.2 ± 0.7	8.2 ± 0.1
01.03.91	13.0	27.9 ± 0.4	7.9 ± 0.1
30.03.91	12.0	28.1 ± 0.7	
16.05.91	9.0	28.1 ± 0.2	7.8 ± 0.0
14.06.91	10.0	28.5 ± 0.1	7.8 ± 0.0
13.07.91	6.0	28.2 ± 0.1	7.8 ± 0.0
18.08.91	8.5	26.9 ± 0.1	8.3 ± 0.0
09.09.91	10.0	28.7 ± 0.1	7.8 ± 0.0
18.10.91	10.0	28.6 ± 0.1	7.9 ± 0.0
23.11.91	12.0	26.8 ± 0.1	8.0 ± 0.0
21.12.91	13.0	28.6 ± 0.0	7.9 ± 0.0
18.01.92	16.5	27.6 ± 0.1	7.8 ± 0.0
18.02.92	13.0	22.6	7.7 ± 0.0

en ambos bancos de almejas, éstos se describen a continuación. Así para *Amphiascopsis cinctus* Claus, 1866, la especie que numéricamente dominó en la planicie mareal durante todo el año de estudio, su distribución espacial se restringió al banco de *V. antiqua* (Tabla 4), donde habitó los 3 niveles del banco, con densidades considerablemente mayores en el nivel alto (Fig 2), aunque las muestras paralelas tomadas en cada nivel presentaron fuertes variaciones (altas desviaciones estándar).

Laophonte parvula Sars, 1908, fue la especie que ocupó el segundo lugar en importancia numérica en la planicie mareal y sólo estuvo presente en el banco de *Mulinia* sp., habitando los tres niveles del banco. Las más altas den-

TABLA 2

Valores de temperatura, pH, conductividad y potencial redox medidos en el sedimento del banco de *Venus antiqua* (sector arenoso, transecto 3) y de *Mulinia* sp. (sector fangoso, transecto 0) a tres profundidades en la línea de marea baja (Estación 1), en el sector medio del intermareal bajo (Estación 2) y en el sector alto del intermareal bajo (Estación 3) (Febrero 1992).

Temperature, pH, conductivity and redox potential values measured in the sediment of *Venus antiqua* (sandy sector, transect 3) and *Mulinia* sp. (muddy sector, transect 0) belts, at different depths in the low tide line (Station 1), in the median sector of the low intertidal (Station 2) and at the high sector of the low intertidal (Station 3) (February 1992).

Estación	Profundidad (cm)	Temperatura (°C)	pH	Conductividad (mV)	Potencial Redox
Transecto 0					
1	0	12.0	7.80	-40	23.2
	1	12.5	7.45	-200	16.0
	5	12.0	7.15	-300	11.0
2	0	14.0	7.60	-80	21.2
	1	14.0	7.40	-240	15.2
	5	13.5	7.20	-380	12.7
3	0	16.0	8.20	-120	21.0
	1	15.0	7.40	-300	9.9
	5	14.0	7.40	-400	9.6
Transecto 3					
1	0	20.0	8.20	+ 70	27.3
	1	20.0	7.80	+ 70	26.5
	5	20.0	7.70	+ 70	26.3
2	0	20.0	7.90	-50	22.6
	1	20.0	7.70	-70	21.5
	5	20.0	7.65	-160	18.3
3	0	20.0	7.80	-90	20.0
	1	20.0	7.60	-250	15.0
	5	20.0	7.55	-250	14.9

sidades se presentaron en el nivel inferior (Fig. 2) y en el período verano-otoño (Tabla 3), aunque éstas variaron fuertemente entre las muestras paralelas.

Las otras 4 especies de harpacticoídeos encontrados en la planicie mareal de Yaldad presentaron bajas densidades (inferior al 10 % del total de copépodos harpacticoídeos en la planicie). *Amphiascus* sp., *Enhydrosomella kuehnemanni* Pallares, 1968, y una especie perteneciente a la familia Ameiridae estuvieron presentes en ambos bancos, mientras que *Lineosoma chilensis* Mielke, 1987, sólo se encontró en el banco de *Venus antiqua*. Los valores de densidad de las 4 especies variaron

fuertemente entre muestras paralelas (Tabla 3 y 4).

Patrones reproductivos de Amphiascopsis cinctus y Laophonte parvula

En lo que respecta a la reproducción en el ambiente natural, *Amphiascopsis cinctus* presentó hembras ovígeras y hembras con espermátforo en ambos ambientes durante todo el año de estudio (Fig. 3). Por el contrario, *Laophonte parvula* presentó hembras ovígeras y hembras con espermátforo sólo en los meses de verano y otoño.

En cuanto a los cultivos realizados en el laboratorio, éstos permitieron describir el desarrollo larval completo (6 estadíos naupliares y 6 estadíos copepoditos) de las dos especies numéricamente más importantes de la planicie mareal de Yaldad (Asencio *et al.* com. pers.), como también conocer los patrones reproductivos de ambas especies, que se describen a continuación:

A. cinctus presentó un tiempo generacional y de desarrollo más corto a la temperatura de verano (15° C) que a la de invierno (10 °C) utilizando los dos tipos de dieta (Tabla 5); *L. parvula* mostró una tendencia similar con tiempo generacional y de desarrollo más largo a menor temperatura con ambos alimentos.

En lo que respecta a las dietas ofrecidas a *A. cinctus*, tanto el tiempo de desarrollo como el generacional fueron más cortos con bacterias que con microalgas, a ambas temperaturas. En cambio *Laophonte parvula* mostró tiempos generacionales más cortos con microalgas a ambas temperaturas.

Las hembras de *Amphiascopsis cinctus* presentaron una longevidad promedio de 110 días y los machos de tan sólo 95 días.

Durante su vida las hembras produjeron en 5 posturas 10 sacos ovígeros (2 sacos por postura) con un total de 60 huevos (6 huevos por saco). El tiempo generacional se completó en 58 días y el tiempo de desarrollo fue de 43 días. La mortalidad desde huevo hasta copepodito V fue de un 33 %. Por lo tanto, esta especie tendría 6 generaciones en un año, y si en cada generación 20 hembras ovígeras (proporción sexual 1:1) dejaran 40 descendientes, podría producir hasta 4.800 copepoditos en un año.

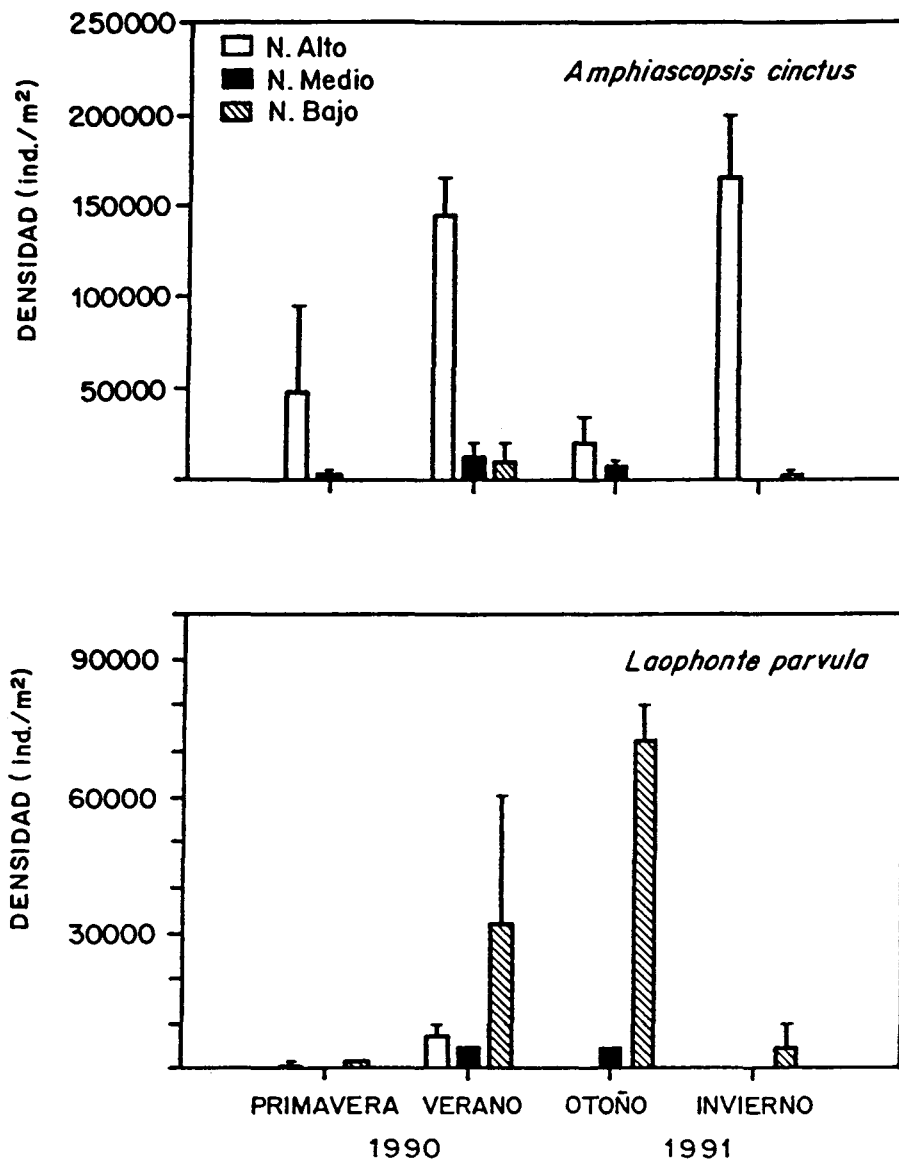


Fig. 2. Densidad (ind./m²) de *Amphiascopsis cinctus* y *Laophonte parvula* en los tres niveles muestreados (alto, medio y bajo) en el banco de *Venus antiqua* y *Mulinia* sp., respectivamente, por estación del año (primavera 1990, verano 1991, otoño 1991 e invierno 1991). Los valores son promedios \pm desviaciones estándar (d.e.).

Density (ind./m²) of *Amphiascopsis cinctus* and *Laophonte parvula* in the three sampled levels (high, median and low) at the *Venus antiqua* and *Mulinia* sp. belts, respectively, by season (spring 1990, summer 1991, autumn 1991 and winter 1991). Values are presented as mean values \pm S.D.

Por otra parte, las hembras de *Laophonte parvula* presentaron una longevidad promedio de 75 días y los machos de tan sólo 60 días. Durante su vida las hembras produjeron en 7 oviposuras 7 sacos ovígeros (1 saco por postura) con un total de 126 huevos (18 huevos por saco). El tiempo generacional se completó en 42 días y el tiempo de desarrollo fue de 35 días. La mortalidad desde huevo hasta co-

pepodito V fue de un 11 %. Ya que los muestreos del ambiente natural y los experimentos en laboratorio mostraron que la reproducción en esta especie está restringida a los meses de verano y otoño, en medio año ella produciría sólo 4 generaciones y si en cada generación 60 hembras ovígeras (proporción sexual 1:1) dejaran 113 descendientes, podría producir hasta 27.120 copepoditos en un año.

TABLA 3

Densidad (indiv./m²) de harpacticoideos en el banco de *Mulinia* sp. en la planicie mareal de Yaldad en las cuatro estaciones del año (primavera 1990, verano 1991, otoño 1991 e invierno 1991). Los valores son promedios \pm desviaciones estándar (d.e).

Density (indiv./m²) of harpacticoids at the *Mulinia* sp. belt in the tidal flat of Yaldad during the four seasons of the year (spring 1990, summer 1991, autumn 1991 and winter 1991). Values are presented as mean values \pm S.D.

Especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
Laophontidae				
<i>Laophonte parvula</i>	942 \pm 942	15.000 \pm 18.028	25.833 \pm 33.344	1.667 \pm 3.727
Diosaccidae				
<i>Amphiascopsis cinctus</i>	0	0	0	0
<i>Amphiascus</i> sp.	628 \pm 888	2.500 \pm 3819	3.333 \pm 5.528	0
Ameiridae				
S.I*	0	0	6.667 \pm 9.860	5.000 \pm 9.129
Cletodidae				
<i>Enhydrosomella kuehnemanni</i>	314 \pm 702	4.167 \pm 4428	1.667 \pm 3.727	0
Ectinosomatidae				
<i>Lineosoma chilensis</i>	0	0	0	0
TOTAL	1884	21.667	37.500	6.667

* S.I. = Sin Identificar

TABLA 4

Densidad (indiv./m²) de harpacticoideos en el banco de *Venus antiqua* en la planicie mareal de Yaldad en las cuatro estaciones del año (primavera 1990, verano 1991, otoño 1991 e invierno 1991). Los valores son promedios \pm desviaciones estándar (d.e).

Density (indiv./m²) of harpacticoids at the *Venus antiqua*. belt in the tidal flat of Yaldad during the four seasons of the year (spring 1990, summer 1991, autumn 1991 and winter 1991). Values are presented as mean values \pm S.D.

Especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
Laophontidae				
<i>Laophonte parvula</i>	0	0	0	0
Diosaccidae				
<i>Amphiascopsis cinctus</i>	16.949 \pm 35.433	55.833 \pm 64.512	9.167 \pm 12.047	55.833 \pm 79.813
<i>Amphiascus</i> sp.	0	0	0	1.667 \pm 3.727
Ameiridae				
S.I*	1.569 \pm 3.509	1.667 \pm 2.357	3.333 \pm 3.727	2.500 \pm 3.819
Cletodidae				
<i>Enhydrosomella kuehnemanni</i>	942 \pm 1.064	2.500 \pm 3.819	833 \pm 1.863	1.667 \pm 3.727
Ectinosomatidae				
<i>Lineosoma chilensis</i>	0	4.167 \pm 9.317	833 \pm 1.863	833 \pm 1.863
TOTAL	19.460	64.167	14.166	62.500

* S.I. = Sin Identificar

DISCUSION

Al comparar la riqueza de especies, de la planicie mareal con otros ambientes similares citados en la literatura, el total de especies de copépodos harpacticoideos encontrados en cada uno de los ambientes estudiados en la planicie mareal de Yaldad es bajo, ya que un

número superior a 10 especies es característico de estos ambientes según Coull (1985, 1988) y Hicks & Coull (1983). Para estos autores, 4-5 especies de copépodos harpacticoideos tienden a aparecer en comunidades que habitan ambientes fuertemente reductores con sedimento fangoso fino, o en sedimento con alto grado de contaminación química,

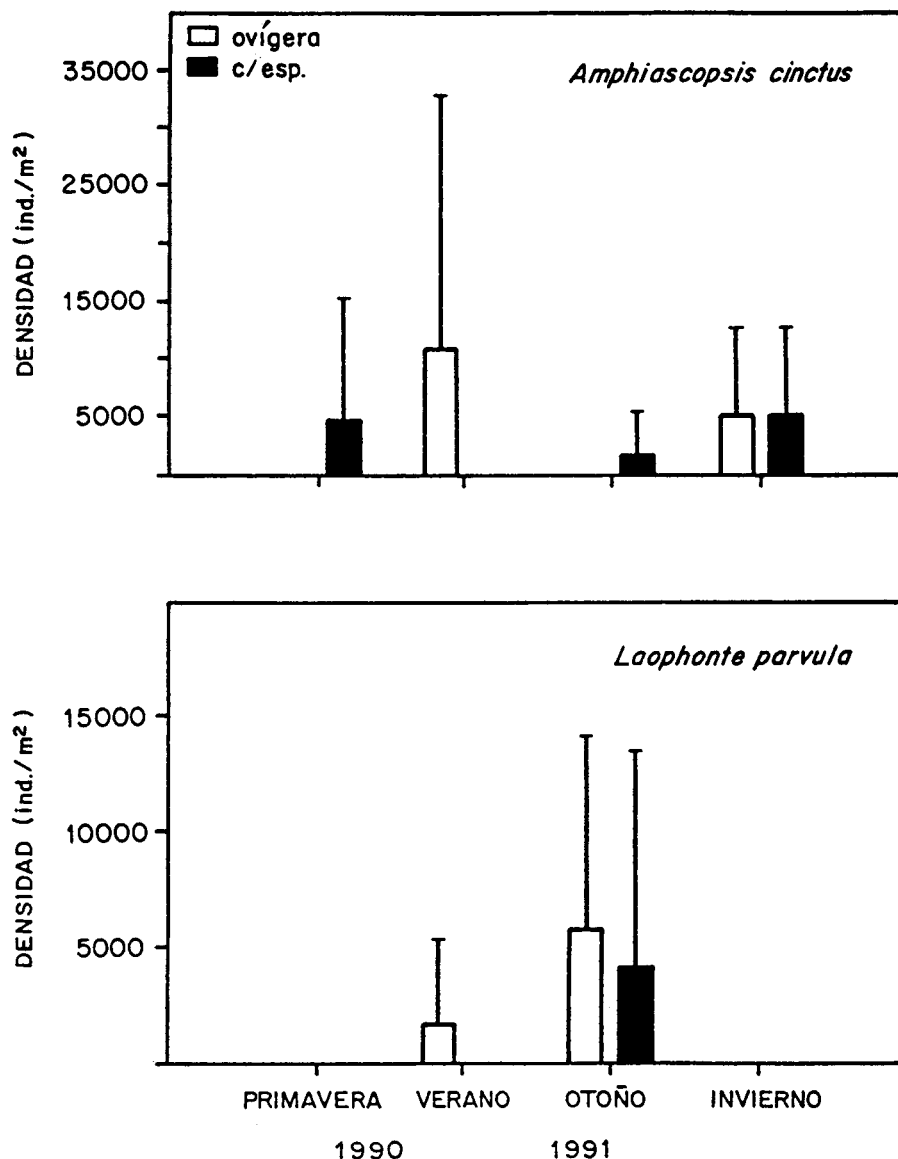


Fig. 3. Densidad (ind./m²) de hembras ovígeras y con presencia de espermátforo de *Amphiascopsis cinctus* y *Laophonte parvula* en la planicie mareal de Yaldad, por estación del año (primavera 1990, verano 1991, otoño 1991 e invierno 1991). Los valores son promedios \pm desviaciones estándar (d.e.).

Density (ind./m²) of ovigerous and spermophore carrying females of *Amphiascopsis cinctus* and *Laophonte parvula* at the tidal flat of Yaldad Bay, by season (spring 1990, summer 1991, autumn 1991 and winter 1991). Values are presented as mean values \pm S.D.

donde se presenta una especie con fuerte dominancia competitiva. Tanto el sedimento fangoso fino como el ambiente reductor y la dominancia de una especie se presentan en la comunidad de harpacticófeos del banco de *Mulinia* sp. En el banco de *Venus antiqua* podemos identificar de los factores citados, la dominancia numérica de una especie y un am-

biente francamente reductor a partir de 5 cm de profundidad.

Los valores de densidad de los harpacticófeos en los dos ambientes de la planicie mareal de Yaldad fueron bajos: en el ambiente "fango arenoso" (banco de *Mulinia* sp.) la densidad promedio varió entre 0-7.000 ind./m² y en el ambiente "areno fangoso rudfítico"

TABLA 5

Tiempo de desarrollo y generacional de *Amphiascopsis cinctus* y *Laophonte parvula* en cultivos de laboratorio a 10° C y 15° C con dietas de *Isochrysis aff. galbana* y bacterias de la planicie mareal de Yaldad. Los valores son promedios \pm desviaciones estándar (d.e.)

Development and generation times (days) of *Amphiascopsis cinctus* and *Laophonte parvula* in laboratory cultures at 10° C and 15° C with *Isochrysis aff. galbana* and bacteria diets of the tidal flat of Yaldad. Values are presented as mean \pm S.D.

Cultivo	T. Desarrollo	T. Generacional
<i>Amphiascopsis cinctus</i>		
a) <i>Isochrysis</i> + 10° C	51 \pm 4	70 \pm 4
b) <i>Isochrysis</i> + 15° C	39 \pm 2	53 \pm 3
c) Bacteria + 10° C	45 \pm 2	60 \pm 3
d) Bacteria + 15° C	36 \pm 1	50 \pm 3
<i>Laophonte parvula</i>		
a) <i>Isochrysis</i> + 10° C	36 \pm 1	44 \pm 1
b) <i>Isochrysis</i> + 15° C	28 \pm 2	33 \pm 2
c) Bacteria + 10° C	40 \pm 3	48 \pm 5
d) Bacteria + 15° C	35 \pm 2	42 \pm 3

(banco de *Venus antiqua*) entre 0-55.800 ind./m² (Tabla 1 y 2). Coull (1985, 1988) y Hicks & Coull (1983) citan para ambientes intermareales valores también extremos, pero en general bastante más altos que los encontrados en la planicie mareal de Yaldad; en fango, valores entre 0-105.000 ind./m² y en arena entre 2.000-888.000 ind./m² son valores comunes de encontrar.

Además, los valores de densidad de las 6 especies de harpacticoideos, en muestras paralelas tomadas en los tres niveles considerados en el intermareal bajo de ambos ambientes, mostraron fuertes variaciones, lo que hace presumir una distribución espacial agregada de estos organismos en la planicie mareal de Yaldad.

Puesto que los altos valores relativos de densidad de harpacticoideos encontrados en Yaldad son casos puntuales y que no pueden extrapolarse para el total de la planicie o un sector de ella, no es posible postular una relación de depredación de la macrofauna epibentónica y/o pelágica sobre los copépodos harpacticoideos del meiobentos. Cuando se ha demostrado tal relación, las densidades promedios de los copépodos harpacticoideos han

sido 411.000 animales/m² (Sibert *et al.* 1977) y 4 - 12 x 10⁵ ind./m² (Alheit & Scheibel, 1982).

En lo que respecta a los valores de densidad de cada especie de harpacticoideo en estos ambientes, dos especies dominaron numéricamente, y una en cada ambiente. Donde predominó el fango y con una capa de reducción muy próxima a la superficie (banco de *Mulinia* sp.), la especie que presentó mayor densidad todo el año fue *Laophonte parvula*, que pertenece a la familia Laophontidae, la que ha sido descrita para ambientes con tales características (Hicks & Coull 1983). En el área con sedimento "arena fangosa rudfítica" (banco de *Venus antiqua*) la especie que dominó numéricamente fue *Amphiascopsis cinctus*, que pertenece a la familia Diosaccidae; especies de esta familia han sido descritas por Vervoort (1964) y Hicks & Coull (1983) formando parte de la fauna acompañante que se da en torno a tubos de poliquetos, frondas de macroalgas y alrededor de bivalvos pertenecientes a la infauna.

Los patrones reproductivos de campo y de laboratorio indican que *L. parvula* se alimentaría preferentemente de microalgas y que se reproduciría a temperaturas relativamente altas y con buena oferta alimentaria (período verano-otoño). Ello coincide con la presencia de hembras ovígeras y con espermatóforos durante el período de verano-otoño (1991), período en que hubo alta oferta de fitoplancton en el ambiente natural 1.

Por otro lado, *Amphiascopsis cinctus* se alimentaría preferentemente de bacterias, y estaría adaptada a tener una actividad reproductiva durante todo el año, incluso durante el invierno a temperaturas que oscilan alrededor de los 7 - 8° C. Esta característica explicaría la presencia de hembras ovígeras y hembras con espermatóforo durante todo el año, en un ambiente donde la oferta alimentaria (bacterias) se mantiene alta durante todo ese período de tiempo (Herrera 1992).

Hicks & Coull (1983) señalan la falencia de estudios *in situ* que demuestren que tanto la temperatura como la disponibilidad de alimento serían factores determinantes en la actividad reproductiva de los copépodos harpacticoideos. La presente investigación sugiere que el período de reproducción de ambos harpacticoideos está relacionado con la tem-

peratura y disponibilidad de alimento. Sin embargo, para una conclusión definitiva se requiere de estudios en laboratorio, en donde se ponga a prueba tal planteamiento.

Para especies de la familia Diosaccidae, a la cual pertenece *A. cinctus*, se han descrito tiempos generacionales más cortos que los encontrados para esta especie; por ejemplo Rieper (1978) al cultivar a *Paramphiascella vararensis* con bacterias obtuvo un tiempo generacional de 29 a 30 días. Asimismo Rosenfield & Coull (1974) en cultivos en laboratorio alimentados con levadura seca obtuvo un tiempo generacional de aprox. 29 días para *P. fulvofasciata*. Cabe destacar que los cultivos a que se hace referencia se realizaron a mayor temperatura (17-18°C) que las utilizadas en este estudio y que las dos especies habitan sobre macroalgas, ambientes para los que se han descrito a especies de harpacticódeos con tiempos generacionales de entre 20-30 días y actividad reproductiva continua (Hicks & Coull 1983, Pallares 1980, Rieper 1978, 1982).

Por otro lado, para ambientes intersticiales arenosos y fangosos se han descrito harpacticódeos con actividad reproductiva continua (hembras ovígeras presentes todo el año) y también especies con reproducción restringida (Hicks & Coull 1983). Por último, para ambientes fangosos existe una gran escasez de datos, habiéndose encontrado sólo información para especies del epibentos, de las cuales sólo un 20 % de ellas presentaría reproducción continua.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al Dr. Wolfgang Mielke de la Universidad de Göttingen, Alemania, por facilitar la literatura necesaria para la identificación de las diferentes especies de harpacticódeos presentes en la planicie mareal de Yaldad. Además, a FONDECYT por el financiamiento de esta investigación a través del proyecto 306-90, así como también a GTZ/Alemania por dotar a nuestro laboratorio con un microscopio Axioskop, con el que se realizaron las observaciones y dibujos de las especies de copépodos harpacticódeos.

LITERATURA CITADA

- ALHEIT J & W SCHEIBEL (1982) Benthic harpacticoids as a food source for fish. *Mar. Biol.* 70: 141-147.
- BRATBAK G (1985) Bacterial biovolume and biomass estimations. *Applied and Environmental Microbiology* 49(6):1488-1493.
- BROWN KR & JR SIBERT (1977) Food of some benthic harpacticoid copepods. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34: 1028-1031.
- CLASING E (1980) Postembryonic development in species of Desmodoridae, Epsilonematidae and Draconematidae. *Zool. Anz., Jena* 204(5/6): 337-344.
- CLASING E (1983) *Leptepsilonema* gen. n. (Nematoda, Epsilonematidae) from Chile and the Caribbean Sea. *Zoologica Scripta* 12(1): 13-17.
- CLASING E (1986) Epsilonematidae (Nematoda) from Chiloé (southern Chile), with descriptions of two new species. *Zoologica Scripta* 15(4): 295-303.
- COULL BC (1985) Long-term variability of estuarine meiobenthos: an 11 year study. *Mar. Ecol. Prog. ser.* 24: 205-218.
- COULL BC (1988) Ecology of the marine meiofauna. In R. P. Higgins & H. Thiel. (eds) *Introduction to the study of meiofauna*: 18-38. Smithsonian Institution Press Washington, D.C. London.
- COULL B (1990) Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Trans. Am. Microsc. Soc.* 109(3): 233-246.
- FELLER RJ & VW KACZYNSKI (1975) Size selective predation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibenthic prey in Puget Sound. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 1419-1429.
- FOLK R (1980) *Petrology of sedimentary rocks*. Hemphill Publishing Co., Austin, Texas: 182 p.
- HERRERA C (1992) Variación estacional en la población bacteriana de la planicie mareal de Yaldad, Quellón-Chiloé y su significado para la almeja *Venus antiqua*. Tesis Lic. Biol. Marina. Univ. Austral de Chile.
- HICKS GR & BC COULL (1983) The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 21: 67-175.
- LORENZEN S (1974) *Glochinema* nov. gen. (Nematodes, Epsilonematidae) aus Südchile. *Mikrofauna Meeresbodens* 47: 393-412.
- MIELKE W (1985a) Interstitielle copepoda aus dem Zentralen Landesteil von Chile: Cylindropsyllidae, Laophontidae, Ancorabolidae. *Microfauna Mar.* 2: 181-270.
- MIELKE W (1985b) *Diarthrodella chilensis* sp. n. und *Rossopsyllus kerguelenensis quellonensis* subsp. n. (Copepoda, Paramesochridae) von Chile. *Zoologica Scripta* 14(1): 45-53.
- MIELKE W (1987a). Interstitielle copepoda von Nord und Sud Chile. *Microfauna Mar.* 3: 309-361.
- MIELKE W (1987b) Zwei spezie der gattungen *Noodtiella* und *Lineosoma* (Copepoda) von Chile. *Crustaceana* 53(2): 152-159.
- MIELKE W (1989) *Amphiascus discrepans* sp. n., a new benthic copepod (Crustacea) from Iquique (Chile). *Zoologica Scripta* 18: 501-508.
- PALLARES RE (1980) Observaciones sobre el ciclo biológico y comportamiento *in vitro* de un copépodo harpacticóide litoral *Tigriopus californicus* (Backer). *Contr. Cient. CIBIMA* (169): 1-25.
- PALMER M (1988) Epibenthic predators and marine meiofauna: Separating predation, disturbance and hydrodynamic effects. *Ecology* 69(4):1251-1259.
- REISE K (1985) *Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions*. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. Germany. 191 pp.
- RIEPEP M (1978) Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. *Mar. Biol.* 45: 337-346.

- RIEPER M (1982) Feeding preferences of marine harpacticoid copepods for various species of bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 303-307.
- ROSENFELD DC & BC COULL (1974) Adult morphology and larval development of *Paramphiascella fulvofasciata* n. sp. (Copepoda, Harpacticoida). *Cah. Biol. Mar.* 15: 295-317.
- SIBERT J, TJ BROWN, MC HEALEY & BA KASK (1977) Detritus-based food webs: Exploitation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Science* 196: 649-650.
- VERVOORT W (1964) Free-living copepoda from Ifaluk Atoll in the Caroline Islands. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 238 (Smithsonian Institution).
- WELLS JB (1976) Keys to aid in the identification of marine harpacticoid copepods. The Aberdeen University Press Ltd. 215 pp.
- WIESER W (1953) Free-living marine nematodes I. Eno-ploidea Chile Reports 34 Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd 2: 49(6).
- WIESER W (1954) Free-living marine nematodes II. Chromadoroidea Chile Reports 17 Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd 2: 65(16).
- WIESER W (1956) Free-living marine nematodes III. Axonolaimoidea and Monhysteroidea Chile Reports 26 Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2: 52(13).
- WIESER W (1959) Free-living marine nematodes IV. General Part Chile Reports 34 Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2: 55(5).
- ZIMMERMANN R (1977) Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy. In G. Rheinheimer (ed.) *Ecological studies Analysis and synthesis* 25: 103-120. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.