

ESFUERZO REPRODUCTIVO EN  
*DIPLODON CHILENSIS CHILENSIS* (GRAY, 1828)  
(BIVALVIA, HYRIIDAE). UNA PROPOSICION PARA SU  
DETERMINACION(+)

Reproductive effort in *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828)  
(Bivalvia, Hyriidae). A proposition for its  
determination

ESPERANZA PARADA\*, SANTIAGO PEREDO\* Y CARLOS GALLARDO\*\*

RESUMEN

Se propone dos índices para medir el Esfuerzo Reproductivo (ER) de *Diplodon chilensis chilensis* tanto a nivel de individuo como a nivel poblacional basados en las características de la biología reproductiva, ambos índices se cotejaron en una población existente en el sector Muelle Viejo del Lago Villarrica en enero y marzo de 1985. Los resultados obtenidos señalan que esta población presenta un bajo ER y que no existe correlación entre éste y el tamaño de los individuos. Los índices propuestos podrían ser utilizados en todos aquellos bivalvos cuyas características biológicas sean similares a *D. ch. chilensis*.

ABSTRACT

Two indexes of reproductive effort (RE) at individual and population levels are proposed for *Diplodon chilensis chilensis*, based upon the characteristics of the reproductive biology of a population from Muelle Viejo, Villarrica Lake during January and March 1985. The results showed that this population has a low RE and there is no correlation between RE and size of the individuals. The indexes proposed in the present paper might be applicable to those bivalves which have biological features similar to *D. ch. chilensis*.

KEYWORDS: Reproductive effort. *Diplodon chilensis chilensis*. Hyriidae. Freshwater mussel. Iteroparous. Reproductive strategies. Villarrica Lake.

INTRODUCCION

El estudio de las estrategias de los ciclos vitales de poblaciones animales y vegetales ha cobrado gran importancia en los últimos años, dado que su significado está siendo recientemente comprendido tanto desde el punto de vista ecológico como evolutivo. Al respecto, varios modelos teóricos han sido propuestos, entre ellos, Pianka (1970), Shaffer (1974) y Stearns (1976). Operacionalmente esto significa conocer cuáles son y cómo se rela-

cionan los parámetros del ciclo vital de las poblaciones involucradas según el ambiente en que ellas se encuentran, es decir, edad de la primera reproducción, tamaño de la camada, esfuerzo reproductivo, iteropararía versus semelpararía, cuidado parental, tasas de crecimiento, morta-

\* Depto. CCNN-Biología P.U. Católica Sede Temuco. Casilla 15-D Temuco.

\*\* Instituto de Zoología U. Austral de Chile Valdivia. Casilla 567, Valdivia.

(+) Proyecto 2-85-1. Financiado por P.U.C.-Tco.

lidad y sobrevivencia, duración del ciclo de vida, entre otros.

Uno de los parámetros del ciclo vital difícil de cuantificar es el esfuerzo reproductivo (ER). Este parámetro representa la cantidad de energía que un individuo o población destina al proceso reproductivo. Desde que Fisher (1930) propuso el término esfuerzo reproductivo, muchos han sido los intentos por cuantificar este parámetro en las poblaciones. Aún cuando no existe una fórmula única que permita su determinación, todas las propuestas de algún modo relacionan la biomasa de tejido reproductivo (gónadas) y/o sus productos (gametos, posturas) con la biomasa somática. Las variaciones que existen entre las distintas proposiciones están en estrecha relación con la biología de las poblaciones en estudio.

El propósito del presente trabajo es proponer una medida del ER relativo en el bivalvo dulceacuícola *Diplodon chilensis chilensis* (*sensu* Haas, 1969), que podría ser utilizado además en todas aquellas especies de bivalvos cuya biología reproductiva sea similar a *D. ch. chilensis* y siempre que se cumplan las siguientes premisas: correlación positiva y significativa entre longitud valvar y peso seco de las partes blandas, entre longitud valvar y peso seco de la branquia grávida y variaciones anuales no significativas del peso seco del tejido branquial de los individuos no reproductivos.

### ANTECEDENTES

*Diplodon chilensis chilensis* es un bivalvo dulceacuícola muy frecuente en lagos y ríos del sur de Chile. Este hecho, unido a las características de su biología reproductiva (Peredo y Parada, 1984, 1986) permiten utilizar esta especie como modelo biológico para determinar y proponer un método de cuantificación del ER. Esta especie es gonocórica, la gónada está inmersa en el tejido visceral y rodea las asas del tubo digestivo. Es ovovivípara (*sensu* Mackie, 1978) y los

embriones, todos en el mismo estado de desarrollo, son incubados en las hemibranquias internas de las hembras, actividad que queda restringida a los meses de primavera y verano (Peredo y Parada, 1984, 1986). Tanto el peso seco de las partes blandas (PSPB) (Fig. 1a. y b) como el peso seco de las branquias grávidas (PSBg) (Fig. 2) muestran una relación alométrica positiva con el tamaño (longitud de las valvas) de los individuos. Junto a lo anterior, el peso seco del tejido branquial (PSB) de individuos estándar no reproductivos (hembras que no incuban y la totalidad de los machos) no muestra variaciones significativas a lo largo del año (Parada, datos no publicados).

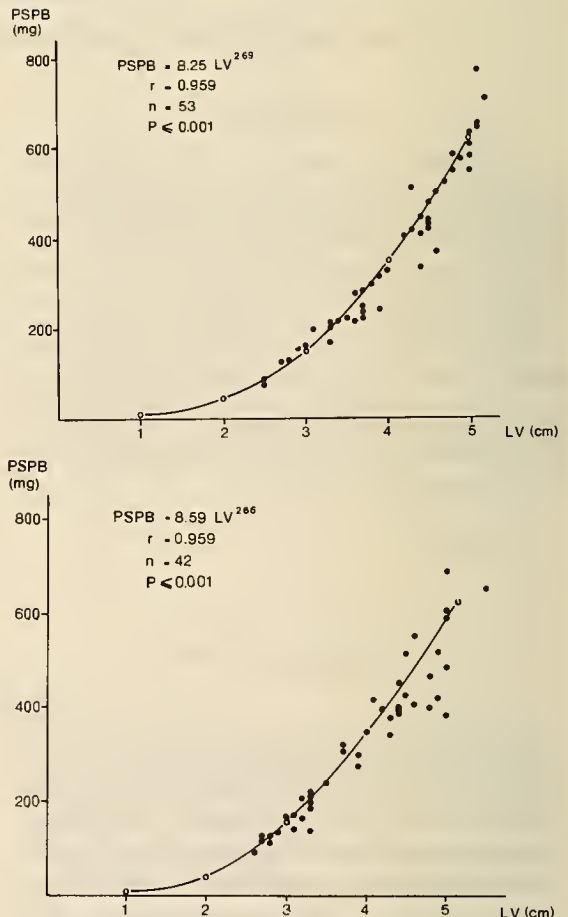


Fig. 1.— Relación Peso Seco de las Partes Blandas (PSPB) versus Longitud de las valvas (LV) de individuos de *D. ch. chilensis* de la población Muelle Viejo, Lago Villarrica (P: probabilidad de error). a) machos. b) hembras.

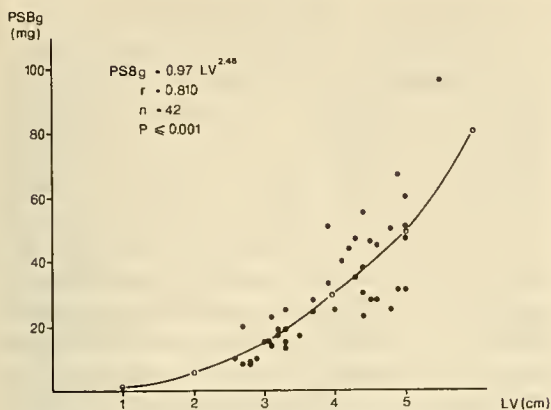


Fig. 2.— Relación Peso Seco de la Branquia grávida (PSBg) versus Longitud de la valva (LV) de las hembras reproductivas de *D. ch. chilensis* de la población Muelle Viejo-Lago Villarrica (P: probabilidad de error).

Lo anterior permite proponer una medida del ER relativo tanto a nivel de individuos como a nivel poblacional. El índice propuesto en el presente estudio, denominado Índice Branquiosomático relaciona el peso seco de las branquias grávidas (PSBg) de una hembra con el peso seco de sus partes blandas (PSPB). A fin de determinar el ER a nivel poblacional se propone considerar el promedio de los esfuerzos reproductivos individuales de las hembras de la población multiplicado por el porcentaje de las hembras grávidas del total de hembras de la población (Tabla 1). El índice branquiosomático ( $ER_i$ ) fluctúa entre 0 y 1; el valor 0 representaría una hembra que no incubaba y el valor 1 lo obtendría teóricamente una hembra con un tamaño de camada equivalente a su peso corporal. El índice a nivel poblacional ( $ER_p$ ) fluctúa en cambio de 1 a 100. Los valores obtenidos representan la cantidad de energía extra que las hembras destinan al proceso reproductivo (producción de embriones incubados) en un momento determinado durante su época reproductiva. Aún cuando estos índices no miden el total de energía canalizada por las hembras hacia el proceso reproductivo, ya que no incluye el costo por producción de gametos, se visualizan como una medida ade-

cuada que permite hacer comparaciones entre diferentes poblaciones que habitan ambientes diferentes.

Tabla I. Fórmulas propuestas para la determinación del Esfuerzo Reproductivo (ER) en hembras de *Diplodon chilensis chilensis*.

$$ER_i = \frac{PSBg}{PSPB - PSBg}$$

$$ER_p = \bar{x} ER_i \% H_g$$

i = individual

PSBg = peso seco branquia grávida

PSPB = Peso seco partes blandas

p = poblacional

$\bar{x}$  = promedio

Hg = hembra grávida

## MATERIALES Y METODO

Especímenes de *Diplodon chilensis chilensis* fueron colectados manualmente y no selectivamente de un banco natural del Lago Villarrica en el sector Muelle Viejo ubicado en la ciudad de Villarrica (39° 17'S; 72° 13'W) a 60 cm de profundidad durante enero y marzo de 1985, época en que las hembras se encuentran incubando sus embriones. Los 100 ejemplares colectados en cada oportunidad fueron trasladados al laboratorio en recipientes ad hoc a 4°C para ser procesados. La determinación del sexo se hizo a través de frotis gonadal. Para determinar el peso seco, cada almeja se procesó para separar las branquias (PSBg) de las partes blandas (PSPB), ambas porciones fueron colocadas separadamente en cápsulas de aluminio (alusa foil) realizándose previamente un disociado de branquias para determinar presencia o ausencia de embriones. Posteriormente las cápsulas fueron secadas en estufa Memmert a 90°C hasta obtener peso constante, lo que se logró a las 48 hrs. La determinación del peso se realizó en balanza digital Sartorius con la precisión de 1 mg. Las



muestras obtenidas fueron distribuidas en los mismos rangos de tallas utilizadas en estudios anteriores (Peredo y Parada, 1984, 1986). Dado que esta especie presenta crecimiento lento (Parada, datos no publicados) los rangos de tallas utilizados indican una diferencia de edad de varios años. El análisis estadístico aplicado a los datos se realizó en computador Apple Macintosh con programa Statwork.

**RESULTADOS**

La abundancia absoluta y relativa de machos, hembras y hembras grávidas en cada época de muestreo se presentan en la Tabla II.

Los valores de ER<sub>i</sub> obtenidos en ambas épocas fue bajo, observándose una gran variabilidad entre individuos de un mismo rango de tallas (Tablas III y IV).

Al analizar los promedios de ER<sub>i</sub> obtenidos por rangos de tallas en el mes de enero, se observa una tendencia en relación a que individuos de tallas menores desarrollan un ER menor y los de las tallas mayores un ER mayor, siendo la talla modal de la población la que desarrolla el ER máximo. Dado que esta situación no ocurrió en el mes de marzo y como el rango de tallas utilizado comprende un rango amplio de edades de los individuos, los datos fueron cotejados con un análisis de correlación y regresión para ver su significancia (Zar, 1974). Los resultados señalan que entre el tamaño de los individuos (longitud de las valvas) y el ER no existe correlación (Tabla V). A nivel poblacional, los valores obtenidos en ambas épocas también son bajos, aún cuando el porcentaje de hembras grávidas es bastante alto (Tabla V).

Tabla II. Abundancia absoluta (N) y relativa (%) de *Diplodon chilensis chilensis* en la estación Muelle Viejo, Lago Villarrica.

Mes	N <sub>t</sub>	Hembras		Machos		Hembras grávidas	
		N	%	N	%	N	%
Enero	100	43	43	57	57	42	97.6
Marzo	60	22	37	38	63	18	81.8

Tabla III.- Esfuerzo Reproductivo según Índice Branquiosomático (ER<sub>i</sub>) de las hembras grávidas de *Diplodon chilensis chilensis* en estación Muelle Viejo, Lago Villarrica. Enero 1985.

Tallas (mm)->	36-40	41-45	46-50	51-55
ER <sub>i</sub>	0.074	0.093	0.070	0.046
	0.088	0.085	0.068	0.055
		0.074	0.074	0.110
			0.096	0.064
			0.110	0.061
			0.063	0.066
			0.116	0.071
			0.056	0.070
			0.110	0.073
			0.072	0.079
			0.100	0.073
			0.113	0.067
			0.060	
			0.081	

Tabla III (Continuación)				
				0.090
				0.082
				0.107
				0.069
				0.105
				0.049
				0.103
				0.159
				0.108
				0.086
				0.082
Promedio	0.081	0.084	0.090	0.069
de	0.009	0.009	0.020	0.015
n	2	3	25	12

Tabla IV. Esfuerzo Reproductivo según Índice Branquiosomático (ER<sub>i</sub>) de las hembras grávidas de *Diplodon chilensis chilensis* en estación Muelle Viejo, Lago Villarrica. Marzo 1985.

Tallas (mm)->	31-35	36-40	41-45	46-50	51-55
ER <sub>i</sub>	0.032	0.071	0.075	0.053	0.063
	0.061	0.034	0.045	0.040	0.064
			0.055	0.078	0.083
			0.035	0.052	
			0.065		
			0.037		
			0.050		
Promedio	0.046	0.052	0.052	0.055	0.070
de	0.002	0.026	0.014	0.015	0.010
n	2	2	7	4	3

Tabla V. Parámetros de la relación Longitud Valvar (LV) (cm) vs. Esfuerzo Reproductivo (ER<sub>i</sub>) de las hembras grávidas (Hg) y valores del ER<sub>p</sub> de la población de *Diplodon chilensis chilensis* en estación Muelle Viejo-Lago Villarrica. 1985.

Mes	N	% Hg	$\bar{x}LV \pm de$	$\bar{x}ER_i \pm de$	r	log a	b	ER <sub>p</sub>
Enero 43	98		4.84 ± 0.4	0.083 ± 0.02	-0.203	-1.503	-0.650	8.09
Marzo 18	82		4.28 ± 0.6	0.056 ± 0.02	0.327	-3.870	0.640	4.50

## DISCUSION

El uso de los índices propuestos permiten establecer que los individuos de la población de *D. ch. 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 y Russell-Hunter, 1978 y Calow, 1978) aún 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, 1978).

El índice branquiosomático a nivel de individuo permite además establecer que no existe correlación entre el tamaño de los individuos reproductivos (longitud de las valvas:LV) y la cantidad de energía empleada en la producción de embriones (ER<sub>i</sub>). Este hecho se contraponen con los antecedentes presentados por Browne y Russell-Hunter (1978) y Calow (1983) en revisiones realizadas en moluscos dulceacuícolas, así como para

diversos moluscos marinos (Lucas *et al.*, 1978; Griffiths y King, 1979) Shafee y Lucas, 1980; Bayne y Worrall, 1980; Hughes y Roberts, 1980, Hart y Begon, 1982; Bayne *et al.*, 1983; Sprung, 1983, entre otros), en los que sí existe correlación entre ER y LV.

La correlación significativa registrada entre el peso seco de la branquia grávida (PSBg) y la longitud de la valva (LV) (Fig. 1) en los individuos de *D. ch. chilensis* permiten concluir que, la productividad embrionaria de esta población, se incrementa gradualmente a medida que el adulto crece, pero sin que ello signifique una variación significativa del ER, el cual se mantiene relativamente constante independientemente del tamaño del adulto.

El uso del índice branquiosomático a nivel poblacional (ER<sub>p</sub>) señala que la población también gasta poca energía, a pesar que casi la totalidad de las hembras están incubando. Los valores más bajos del ER registrados en el mes de marzo tanto a nivel de individuos como a nivel poblacional, podrían ser explicados en relación a la estacionalidad reproductiva que presenta esta especie.



A partir de marzo la actividad reproductiva decrece y por ende la incidencia de hembras grávidas disminuye hasta hacerse nula en la época de otoño-invierno (Peredo y Parada, 1986).

Haukioja y Hakala (1978) han propuesto un índice diferente para medir el ER poblacional del unióndido *Anodonta piscinalis* especie cuya biología reproductiva es similar a *D. ch. chilensis*. El índice propuesto por estos autores aún cuando tiene la ventaja que utiliza a todos los individuos de la población, es decir machos, hembras grávidas y no grávidas, sólo es posible de usar si se comparan poblaciones con ambientes cuya disponibilidad de recursos alimenticios sean iguales o semejantes. Además no permite cuantificar lo que ocurre a nivel de individuo y por ende no es posible determinar lo que ocurre con individuos de edades diferentes.

Tal como se señalara anteriormente, el conocer el ER de una población no es importante *per se*, sino que lo que interesa saber es como se canaliza la energía en el balance energético total de una población. Por tal motivo, el valor del ER cobra importancia cuando se complementa con otros parámetros del ciclo vital: crecimiento, fecundidad, iteropararía versus semelpararía, sobrevivencia y mortalidad, entre otros.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Dirección de Investigación de la P.U.C.-Tco. por el financiamiento de la presente investigación así como al Prof. Luis Leiva, del Depto. CCNN-Biología de la P.U.C.-Tco., por la confección de las figuras.

#### BIBLIOGRAFIA

- Aldridge, D.W. 1982. Reproductive tactics in relation to life-cycle bioenergetics in three natural populations of the freshwater snail *Leptoxis carinata*. *Ecology* 63:196-208.
- Bayne, B.L. y C.M. Worrall. 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3:317-328.
- Bayne, B.L., P.N. Salked y C.M. Worrall. 1983. Reproductive effort and value in different populations of the marine mussel *Mytilus edulis* L. *Oecologia (Berl)* 59:18-26.
- Browne, R.A. y W.D. Russell-Hunter. 1978. Reproductive effort in molluscs. *Oecologia (Berl)* 37:23-27.
- Calow, P. 1978. The evolution of the life-cycle strategies in fresh-water gastropods. *Malacologia* 17(2):351-364.
- Calow, P. 1983. Life-cycle patterns and evolution. In: Russell-Hunter, W.D.(Ed), *The Mollusca*, Vol. 6:649-678. Academic Press, New York.
- Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford 272 págs.
- Griffiths, C.L. y J.A. King. 1979. Energy expended in growth and gonad output in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.* 53:217-222.
- Hart, A. y M. Begon. 1982. The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles. *Oecologia (Berl)* 52:37-42.
- Haas, F. 1969. Superfamilia Unionacea. *Das Tierreich (Berlin)* Lieferung 88, Seite I-X:1-633.
- Haukioja, E. y T. Hakala. 1978. Life-history evolution in *Anodonta piscinalis* (Mollusca, Pelecypoda). *Oecologia (Berl)* 35:253-266.
- Hughes, R.N. y D.J. Roberts. 1980. Reproductive effort of winkles (*Littorina* spp.) with contrasted methods of reproduction. *Oecologia (Berl)* 47:130-136.
- Lucas, A., J. Calvo y M. Trancart. 1978. L'effort de reproduction dans la strategie demographique de six bivalves de l'Atlantique. *Haliotis* 9:107-116.
- Mackie, G.L. 1978. Are sphaeriid clams ovoviparous or viviparous? *The Nautilus* 92(4):145-146.
- Peredo, S. y E. Parada. 1984. Gonadal organization and Gametogenesis in the freshwater mussel. *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca:Bivalvia). *The Veliger* 27 (2):127-134.
- Peredo, S. y E. Parada. 1986. Reproductive cycle in the freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca:Bivalvia) *The Veliger* 28:(4):418-425.
- Pianka, E.R. 1970. On r and K selection. *Am. Nat.* 104:592-597.
- Schaffer, W.R. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am.Nat.* 108:783-790.
- Shafee, M.S. y A. Lucas. 1980. Quatitative studies on the reproduction of the black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lavenac area (Bay of Brest). *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*42:171-186.
- Sprung, M. 1983. Reproduction and fecundity of the mussel *Mytilus edulis* at Helgoland (North Sea). *Helgolander Meeresunters* 36:243-255.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51:3-47.
- Zar, J.Z. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. 620 págs.