

**EFFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE EL  
COMPORTAMIENTO Y COSTO DE INCUBACIÓN EN**  
*Anasterias antarctica* (LUTKEN, 1856)  
**(ECHINODERMATA: ASTEROIDEA)**

TESIS

Para optar al título profesional de biólogo marino

UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO  
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES  
CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

**MONTSERRAT CAMILA RODRÍGUEZ RUÍZ**

2011

## TABLA DE CONTENIDOS

	<u>Página</u>
AGRADECIMIENTOS	IV
DEDICATORIA	VI
LISTA DE TABLAS	VII
LISTA DE FIGURAS	VIII
RESUMEN	XI
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Reproducción y desarrollo de equinodermos	1
1.1.1. Equinoideos	3
1.1.2. Holoturoideos	4
1.1.3. Crinoideos	5
1.1.4. Ofiuroideos	5
1.1.5. Asteroideos	6
1.2. Cuidado parental en el mar	8
2. OBJETIVOS	16
2.1. Objetivo general	16
2.2. Objetivos específicos	16
3. HIPÓTESIS DE TRABAJO	17
4. MATERIALES Y MÉTODOS	18
4.1. Obtención y traslado de individuos	18
4.2. Análisis de comportamiento	21
4.2.1. Desplazamiento	23

4.2.2. Altura del disco de las hembras	24
4.2.3. Análisis de pies ambulacrales	25
4.3. Consumo de oxígeno de juveniles	26
4.4. Costo metabólico de incubación	29
4.5. Patrones de historias de vida	31
5. RESULTADOS	32
5.1. Análisis de comportamiento	32
5.1.1. Desplazamiento	32
5.1.2. Altura del disco de las hembras	33
5.1.3. Análisis de pies ambulacrales	34
5.2. Consumo de oxígeno de juveniles	36
5.3. Costo metabólico de incubación	36
5.4. Patrones de historias de vida	37
6. DISCUSIÓN	43
6.1. Comportamiento	43
6.2. Consumo de oxígeno de juveniles	46
6.3. Costo metabólico de incubación	48
6.4. Patrones de historias de vida	51
7. CONCLUSIÓN	53
8. LITERATURA CITADA	54

## **AGRADECIMIENTOS**

Gracias a mi madre que desde un comienzo confió en mí, que me alentó a seguir esta maravillosa carrera, y que a pesar de las distancias siempre tengo cerca su apoyo y amor. A mi padre y a mi familia por aguantarme en mis momentos de estrés, darme ánimo y brindarme siempre su cariño.

Le agradezco a mi directora de tesis, Miriam Fernández, por darme la oportunidad de participar en este proyecto y por ayudarme y aconsejarme durante toda la tesis. A Ricardo (el flaco) por ayudarme con los experimentos y la toma de muestras en aguas tan frías como las del Estrecho, y a Bryan y Francisco por ayudarme con todas mis dudas. También quiero darles las gracias a mi comisión de tesis y a todas aquellas personas que en alguna instancia me dieron algún buen consejo o resolvieron alguna duda sobre la tesis o simplemente sobre la vida.

Gracias mi buen amigo Rubén por ser mi partner en casi todos los prácticos y seminarios, a Karla, Lily, Guido, Priscila, Celeste, Daniela y a todos mis compañeros con los que también compartimos trabajos, momentos de estudio, y de relajación, alegrías y risas. Gracias a mi amiga-hermana-hija Poly por escucharme, apoyarme y estar siempre en las buenas y en las malas. A Carlos por confiar siempre en mí y por acompañarme en gran parte de este proceso.

Finalmente quiero darle las gracias a todos mis amigos de Argentina: Betian, Barby, Estefi, Pau, Yani, Mati, Fer, Armando y Flor que han estado siempre presentes a pesar de las distancias. Gracias por estar siempre...

## **DEDICATORIA**

**“A todo aquel que sienta amor por la naturaleza y que aún no ha perdido  
la capacidad de asombrarse con ella”**

## LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>	<u>Página</u>
1. Número de individuos filmados en cada tratamiento con cámara de televigilancia y con Handycam.	23
2. Resumen de los resultados estadísticos obtenidos sobre comportamiento y consumo de oxígeno en <i>A. antarctica</i> . Las cruces indican diferencias significativas entre tratamientos. (*) indica que las respuestas fueron evaluadas solo en hembras incubantes.	41

## LISTA DE FIGURAS

<b><u>Figura</u></b>	<b><u>Página</u></b>
1. Mapa del Estrecho de Magallanes, donde se muestra la ciudad de Punta Arenas (punto rojo) y la zona de muestreo en Fuerte Bulnes (punto verde).	18
2. Ejemplar de <i>A. antarctica</i> control (sin juveniles).	20
3. Ejemplar de <i>A. antarctica</i> incubante (con juveniles en estado tardío).	20
4. Juveniles en estado tardío de <i>A. antarctica</i> .	20
5. Sistema para la filmación de individuos de <i>A. antarctica</i> ; a) tubo de PVC para restringir el movimiento de los ejemplares; b) Cámara de televigilancia.	22
6. Vista lateral de una hembra incubante de <i>A. antarctica</i> , en donde se muestra como se mide la altura del disco desde A (base del acuario) hasta B (borde superior del disco de la estrella).	24
7. Imagen congelada de las filmaciones a la masa de juveniles con la cámara Sony Handycam. La flecha muestra un pie ambulacral sobre la masa de juveniles.	26
8. Imagen de una microcámara. a) microcámara, b) sensor, y c) juvenil de <i>A. antarctica</i> .	27
9. Esquema de las curvas obtenidas de los experimentos de consumo de oxígeno de hembras y juveniles de <i>A. antarctica</i> .	28



10. Sistema para medir el consumo de oxígeno compuesto por a) baño termorregulador, b) mangueras, c) fibra óptica, d) respirómetro, e) hembra de *A. antarctica* y f) bomba peristáltica. 30
11. Porcentaje promedio de tiempo en desplazamiento de las hembras incubantes y control a 9°C y a 15°C de *A. antarctica*. Las barras corresponden a 1 error estándar. 32
12. Altura promedio del disco de las hembras control e incubantes a las temperaturas experimentales (9°C y 15°C) de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar. 33
13. Regresión lineal entre el número de juveniles por hembra y la altura del disco de las hembras de *A. antarctica*. 34
14. (A) Número de pies ambulacrales por brazo promedio en contacto con juveniles a 9°C y 15°C de *A. antarctica*. (B) Promedio del número de brazos con pies ambulacrales activos sobre la masa de juveniles a 9°C y a 15°C de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar. 35
15. Promedio del consumo de oxígeno de juveniles ( $\mu\text{mol}/\text{min}$ ) a las temperaturas experimentales 9°C y 15°C de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar. 36
16. Promedio del costo metabólico ( $\mu\text{mol}/\text{g}\cdot\text{min}$ ) de hembras incubantes y control a las temperaturas experimentales 9°C y 15°C de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar. 37
17. A) Apéndice de juvenil tardío de *A. antarctica*; B) masa de juveniles sujeta a masa membranosa; C) juveniles del centro de

la masa sujetos a masa membranosa; D) masa membranosa a la cual se le extrajeron todos los juveniles.	38
<b>18.</b> A) Regresión lineal entre el número de juveniles y la longitud total (mm) de las hembras de <i>A. antarctica</i> . B) regresión lineal entre el peso seco de los juveniles (g) y la longitud total (mm) de las hembras de <i>A. antarctica</i> .	39
<b>19.</b> Regresión lineal entre el peso seco (g) de la masa de juveniles y el peso seco (g) de las hembras de <i>A. antarctica</i> .	40
<b>20.</b> Regresión lineal entre el peso seco (g) de la masa de juveniles y el peso húmedo (g) de las hembras de <i>A. antarctica</i> .	40
<b>21.</b> Resumen de los principales resultados: <b>A)</b> número total de pies ambulacrales en contacto con la masa de juveniles, <b>B)</b> altura del disco de las hembras (mm), <b>C)</b> consumo de oxígeno de juveniles ( $\mu\text{mol}/\text{min}$ ) y <b>D)</b> costo metabólico ( $\mu\text{mol}/\text{g}*\text{min}$ ) mostrando los porcentajes de aumento de las respuestas en hembras controles e incubantes de <i>A. antarctica</i> .	42

## RESUMEN

Por décadas se ha reportado que el cuidado parental en invertebrados marinos es más frecuente hacia los polos y en especies de pequeño tamaño corporal. Se ha especulado que este patrón, que no se observa en organismos terrestres, tiene que ver con las características físicas del medio acuático, el cual presenta una menor solubilidad de oxígeno y un coeficiente de difusión de oxígeno menor que el aire. Así, diferencias en la disponibilidad y difusión de oxígeno afectarían la capacidad de proveer oxígeno a las crías, cuyas camadas sufrirían limitaciones en el centro de las agregaciones. La temperatura constituye un factor clave ya que la disolubilidad del oxígeno es mayor a temperaturas más bajas. La mayoría de los trabajos sobre los costos de incubar en relación a la temperatura han usado decápodos braquiuros como modelo de estudio. El elevado costo de incubación, que en decápodos aumenta con la temperatura, está asociado con un comportamiento activo dirigido a ventilar los embriones evitando que lleguen a niveles de hipoxia.

Las estrellas de mar son un grupo de interés porque incuban a altas latitudes y son de pequeño tamaño corporal. La estrella de mar *Anasterias antarctica* es una especie subantártica que se caracteriza por incubar a sus crías en la cara oral. El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de la temperatura sobre el comportamiento de incubación y sobre los costos metabólicos asociados en *A. antarctica*.

Para cumplir con el objetivo, se midió el consumo de oxígeno a 9°C y a 15°C en hembras de diferente condición: (a) controles (sin juveniles) y (b)

incubantes (portadoras de juveniles). A las mismas temperaturas experimentales se filmaron los organismos utilizando una cámara de televigilancia y una Handycam para registrar los comportamientos macro y micro respectivamente. Además, como la información sobre *A. antarctica* es muy escasa, se usaron los datos de historias de vida para avanzar en el conocimiento de la biología de esta especie.

Se observó que el desplazamiento presentó una interacción significativa al igual que la elevación del disco, que genera una cámara que alberga a los juveniles. Las hembras incubantes se elevaron un 40% más respecto de las controles, y a 15°C la elevación fue un 37% superior en hembras incubantes. El número total de pies ambulacrales asociados a la manipulación de la masa de juveniles aumentó un 87% con la temperatura. El consumo de oxígeno de los juveniles fué el doble a 15°C. El costo metabólico de hembras incubantes fue mayor que el de hembras controles, sin embargo, no se detectó ningún efecto de la temperatura. Si bien la temperatura tiene un efecto importante en varios comportamientos asociados a la incubación (37% en altura de disco, 87% en movimiento de pies ambulacrales) estos cambios conductuales no se traducen en aumentos de costos metabólicos. Se concluye que las hembras responden conductualmente a la demanda de oxígeno de los juveniles, y esto genera un costo metabólico mayor en hembras incubantes. Este costo podría asociarse al costo del cuidado parental. Sin embargo, al menos en esta especie, no se puede relacionar el aumento temperatura-dependiente en los costos de incubación con la alta frecuencia de incubadores hacia altas latitudes.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Reproducción y desarrollo de equinodermos

Los invertebrados marinos constituyen uno de los grupos más diversos, encontrando representantes de poríferos, ctenóforos, anélidos, nemertinos, crustáceos, moluscos y equinodermos, entre varios otros (Ruppert & Barnes 1996, Pechenik 2005). Esta diversidad puede verse reflejada en una amplia variedad de historias de vida que pueden observarse entre los diferentes grupos, dentro de un grupo o incluso entre especies muy cercanas, como es el caso de los equinodermos (Bosch 1989, Pechenik 2005).

Los equinodermos, exclusivamente marinos, son uno de los grupos más abundantes y exitosos entre los animales marinos. Gracias a sus diferentes adaptaciones estos organismos están ampliamente distribuidos y han podido colonizar diversos hábitats a través de los océanos. Con excepción de unos pocos, todos los equinodermos son bentónicos y son un componente importante de los ecosistemas marinos (Brusca & Brusca 2005). Existen seis Clases de equinodermos: 1) Echinoidea: que pueden dividirse en regulares con simetría pentámera (característica del grupo) representados por los erizos de mar, y en irregulares con distintos grados de simetría bilateral, que incluye a los dólares de arena y erizos acorazonados, adaptados a vivir enterrados en la arena (Brusca & Brusca 2005, Pechenik 2005); 2) Holothuroidea: son los pepinos de mar de aspecto veriforme y que presentan simetría bilateral a diferencia de la mayoría de equinodermos (Pechenik 2005); 3) Crinoidea: son la clase más antigua y primitiva y debido a la forma ramificada de sus brazos

reciben el nombre de lirios de mar (Ruppert & Barnes 1996). Presentan una distribución batimétrica muy amplia, encontrando ejemplares a grandes profundidades (Giese *et al.* 1991); 4) Ofiuroidea: parecidos a las estrellas de mar, presentan un disco central redondeado con cinco brazos que pueden estar ramificados (Ruppert & Barnes 1996). Es la clase más diversa y constituyen un grupo numéricamente dominante en muchas comunidades del bentos (Giese *et al.* 1991); 5) Asteroidea: son individuos de forma estrellada, llamadas estrellas de mar y los más representativos entre los equinodermos, que pueden tener cinco a más brazos (Ruppert & Barnes 1996); y 6) Concentricicloidea: con individuos de pequeño tamaño que miden de 6 a 9 mm de diámetro y que presentan la cara aboral recubierta por osículos planos (Ruppert & Barnes 1996). Esta última clase no presenta registros en Chile (Mutschke 2008) por lo que no será incluida en esta revisión de la reproducción de equinodermos.

La regeneración es muy común entre los equinodermos, la mayoría son capaces de regenerar las partes perdidas, mientras que la reproducción asexual por fisión es la forma más rara de reproducirse, presentándose solo en algunos asteroideos y ofiuroideos (Ruppert & Barnes 1996, Brusca & Brusca 2005, Rubilar *et al.* 2005a). En cuanto a la reproducción sexual, todos los equinodermos la presentan, tienen sexos separados y liberan sus gametos a la columna de agua en donde se lleva a cabo la fecundación (Ruppert & Barnes 1996, Pechenik 2005). Existen algunas especies hermafroditas, pero son relativamente raras entre los equinodermos (Giese *et al.* 1991, Pechenik 2005). Los equinodermos son deuterostomados y su desarrollo puede clasificarse

según el modo de nutrición de las larvas en: 1) planctotrófico, la larva se nutre del plancton, o 2) lecitotrófico, la larva se nutre de las reservas almacenadas en el huevo. A su vez, según el hábitat, una larva planctotrófica casi siempre es pelágica, mientras que una larva lecitotrófica puede ser pelágica, demersal o puede recibir algún tipo de cuidado parental (Bosch 1989). El cuidado parental está presente en los distintos grupos de equinodermos ya que varias especies, sobre todo en las zonas polares, presentan este tipo de estrategia para criar a sus huevos (Strathmann 1987, Gillespie & McClintock 2007). Estos tipos de desarrollo pueden presentar variantes entre los equinodermos, y cual de estos se presente dependerá de las presiones de selección que se encuentren en un determinado ambiente (Vance 1973). Así, las diferentes clases de equinodermos pueden presentar diversos modos de reproducción y desarrollo, los que se describen a continuación de forma general.

### **1.1.1. Echinoideos**

La reproducción asexual no ha sido reportada en los equinoideos. La regeneración de estructuras externas (espinas y pies ambulacrales) y de pequeñas partes de la testa es bastante común, sin embargo en comparación con las otras clases de equinoideos la regeneración es más reducida (Giese *et al.* 1991, Carnevali 2006).

Todos los equinoideos estudiados hasta ahora muestran sexos separados, aunque especies hermafroditas han sido reportadas como casos incidentales (Strathmann 1987). La mayoría libera sus gametos a la columna de agua, donde se produce la fecundación de la que surge una larva

equinopluteus (Giese *et al.* 1991, Ruppert & Barnes 1996). Si bien la mayoría de los equinoideos presentan una larva planctotrófica, muchos producen larvas lecitotróficas o presentan cuidado parental. Este último es común en el Orden de equinoideos regulares Cidaroidea y en el de irregulares Spatangoida. En los equinoideos regulares, los embriones son mantenidos sobre el cuerpo y protegidos por las espinas, mientras que en los irregulares los embriones son llevados en depresiones que se encuentran en la cara aboral (Giese *et al.* 1991, Gillespie & McClintock 2007).

### **1.1.2. Holoturoideos**

Este grupo tiene un alto poder de regeneración tanto de partes externas como internas, y algunos de ellos son capaces de reproducirse asexualmente por fisión (Giese *et al.* 1991, Carnevali 2006). El hermafroditismo es común en algunas especies de holotúridos, mientras que en otras, los sexos son separados (Strathmann 1987). A diferencia de las demás clases de equinodermos, tienen una única gónada. Generalmente se reproducen una vez al año liberando sus gametos al mar donde ocurre la fecundación. El desarrollo indirecto ocurre solo en algunos órdenes en donde la metamorfosis presenta tres estados larvarios: primero se forma una larva auricularia que es planctotrófica, luego una larva doliolaria o vitelaria, con forma de tonel y posteriormente surgen los tentáculos bucales y la larva es llamada pentactula (Strathmann 1987, Giese *et al.* 1991). En general, la mayoría de los holoturoideos presenta desarrollo lecitotrófico con una larva vitelaria que posee la forma del cuerpo del adulto, o presentan alguna forma de protección de los



embriones (Giese *et al.* 1991). Existen más de 40 especies con cuidado parental, y la mitad de ellas vive en aguas frías. Algunas formas de protección van desde cubrir a los embriones con el cuerpo, mantenerlos en depresiones de la pared corporal externa o sobre esta, e incluso mantenerlos dentro de las gónadas (Strathmann 1987, Giese *et al.* 1991, Gillespie & McClintock 2007).

### **1.1.3. Crinoideos**

Los estudios existentes sobre la reproducción y desarrollo de este grupo están basados en especies costeras, debido a que muchas viven a grandes profundidades y son de difícil acceso (Giese *et al.* 1991). La reproducción asexual no ha sido descrita en esta clase, pero poseen un alto poder de regeneración tanto en estructuras externas como internas (Giese *et al.* 1991, Carnevali 2006).

Todos los crinoideos son gonocóricos, sin embargo se han observado algunos individuos hermafroditas pero son considerados como anomalías (Strathmann 1987, Giese *et al.* 1991, Ruppert & Barnes 1996). La mayoría tienen fertilización externa y como consecuencia surge una larva lecitotrófica llamada doliolaria, muy parecida a la larva de los holotúridos, seguido por otra etapa llamada pentacrinoidea (Strathmann 1987). En cuanto al cuidado parental, se han observado dos formas: externo e interno. En el primer caso los huevos se adhieren al cuerpo donde son fertilizados y en el segundo caso los huevos son mantenidos dentro en “bolsas” o “sacos” (Strathmann 1987, Giese *et al.* 1991, Gillespie & McClintock 2007).

#### **1.1.4. Ofiuroideos**

Aproximadamente el 1% de las ofiuras presentan fisiparidad, un modo de reproducción asexual en donde el disco central se divide a la mitad y cada mitad se regenera formando dos individuos distintos. Presentan un alto poder de regeneración y la autotomía está bien presente en esta Clase; de hecho es muy raro encontrar individuos que no tengan cicatrices debido a la regeneración (Giese *et al.* 1991, Carnevali 2006, Fleming *et al.* 2007).

La mayoría son gonocóricos, pero se conocen al menos 43 especies que son hermafroditas estables, por lo que el hermafroditismo no es raro en este grupo (Giese *et al.* 1991). La mayoría presenta fecundación externa con una larva ofiopluteus (Ruppert & Barnes 1996). Sin embargo, se han reconocido varios tipos de desarrollo: pelágico con una larva planctotrófica, pelágico o demersal con una larva lecitotrófica, béntico-lecitotrófico, y con cuidado parental. En este último los embriones se pueden desarrollar sobre o bajo el cuerpo, en sacos o en los ovarios dentro del cuerpo del padre (Strathmann 1987).

#### **1.1.5. Asteroideos**

Entre los asteroideos la reproducción por fisión es la forma más rara de reproducción. No obstante, existen tres familias con especies capaces de reproducirse asexualmente: Asterinidae, Asteroiidae y Solasteridae (Rubilar *et al.* 2005a, b). Se piensa que son las condiciones físicas severas del ambiente, como altas temperaturas, tormentas o turbidez del agua, las que promueven la fisión en las poblaciones (Alves *et al.* 2002).

La mayoría de las estrellas son gonocóricas y liberan sus gametos al mar en donde se lleva a cabo la fecundación, solo unas pocas especies son hermafroditas (Ruppert & Barnes 1996). La reproducción sexual está caracterizada, en general, por un claro patrón estacional de desarrollo de gametos, seguido por un periodo de desove sincronizado (Pastor de Ward *et al.* 2007). Generalmente se observan los siguientes modos de desarrollo: pelágico con una larva plantotrófica, pelágico con una larva lecitotrófica, béntico con larva lecitotrófica y directo con una larva lecitotrófica modificada (Strathmann 1987). Algunos órdenes presentan solo un estado larval planctotrófico (larva bipinaria) o lecitotrófico (larva bipinaria), mientras que otros pueden presentar los dos estados (larva bipinaria y braquiolaria). La larva bipinaria es compartida por la mayoría de las estrellas de mar, mientras que la larva braquiolaria habría evolucionado de la bipinaria como un estado larval de asentamiento (Byrne 2006). Varias estrellas son conocidas por proteger a sus embriones. Algunas protegen la masa de embriones depositándola en el sustrato y cubriéndola con su cuerpo (*e.g. Asterina phylactica*); en los órdenes Forcipulata y Spinulosida la mayoría mantiene a los embriones en una cámara que forma al arquear sus brazos, mientras que en otras especies, los embriones son mantenidos internamente dentro del estómago o de las gónadas (*e.g. Asterias groenlandica* y *Asterina pseudoexigua pacifica* respectivamente) una forma de incubación mucho más rara (Giese *et al.* 1991, Gillespie & McClintock 2007).

## **1.2. Cuidado parental en el mar**

Como ya se mencionó anteriormente, el cuidado parental está presente en todas las clases de equinodermos, así como también en otros grupos de invertebrados marinos. Éste ha sido definido por Gowaty (1996) como “cualquier conducta de los adultos hacia los jóvenes que promueve la supervivencia o la calidad de la descendencia”. La definición también hace referencia a los costos asociados, ya que las conductas de los padres que promueven o incrementan la adecuación biológica (“fitness”) de la cría tienen costos (Clutton-Brock 1991). Ese costo que pagan los padres normalmente influye sobre la adecuación biológica de la generación parental, afectando otras funciones igualmente costosas como el apareamiento, el crecimiento, la supervivencia y la producción de gametos (Clutton-Brock 1991, Alcock 2001). Claramente, las conductas asociadas al cuidado parental están moldeadas por la relación costo-beneficio que implica para los padres el otorgar algún tipo de cuidado parental en beneficio de la sobrevivencia o calidad de la descendencia (Alcock 2001). Por esta razón, los análisis de costos del cuidado parental, y de sus beneficios, son de suma relevancia en biología evolutiva (Alcock 2001).

El cuidado parental puede manifestarse de distintas formas, extendiéndose desde la forma más simple como la producción de huevos grandes y vitelosos, hasta el cuidado de los huevos dentro o fuera del cuerpo de los padres, pasando por la preparación del territorio o de los nidos, la agregación de embriones, el aprovisionamiento de los juveniles antes y/o después de su nacimiento y el cuidado de las crías después de su independencia nutricional (Clutton-Brock 1991). Se encuentra ampliamente

distribuido entre los diferentes grupos marinos (Clutton-Brock 1991, Trumbo 1996) mostrándose en distintos grados, incluso dentro de un mismo taxón (Baeza & Fernández 2002). De esta manera, en un mismo grupo, como es el caso de los crustáceos, podemos encontrar especies que no proveen ningún tipo de cuidado parental, hasta especies que protegen a sus crías incluso después de su eclosión (Clutton-Brock 1991, Baeza & Fernández 2002).

La evolución del cuidado parental, con sus costos, limitaciones y patrones ha sido bien estudiada en organismos terrestres como insectos, mamíferos y aves. Sin embargo, no hay muchos registros en organismos marinos (Clutton-Brock 1991, Stearns 1992, Trumbo 1996, Alcock 2001, Fernández & Brante 2003), a pesar de que se ha pensado que las mismas presiones selectivas que se observan en ambientes terrestres debieran operar en el mar (Clutton-Brock 1991, Trumbo 1996). Se han identificado varios factores o fuerzas selectivas del cuidado parental. Las principales presiones que se conocen son: (1) ambientes estables y estructurados, (2) ambientes adversos, (3) estrés físico, (4) recursos alimentarios escasos y especializados, (5) alta competencia por los recursos (alimento, pareja), y (6) fuerte predación y/o parasitismo (Diesel 1989, Clutton-Brock 1991, Trumbo 1996). Sin embargo, dadas las características físicas que presenta el agua de mar, podrían existir otras presiones selectivas sobre el cuidado parental en organismos marinos.

El medio acuático a diferencia del terrestre, se caracteriza por presentar una menor solubilidad del oxígeno y un menor coeficiente de difusión de oxígeno que en el aire (Lee & Strathmann 1998). De esta manera el oxígeno supone una restricción adicional para el cuidado parental en el ambiente

marino, ya que las características del agua limitan la entrega y distribución de oxígeno entre las agregaciones de embriones (Lee & Strathmann 1998, Baeza & Fernández 2002, Fernández *et al.* 2002). Se ha reportado una clara disminución de oxígeno desde la periferia hacia el interior de las masas de embriones en varias especies de invertebrados (Baeza & Fernández 2002, Fernández *et al.* 2002, Fernández *et al.* 2003). Ese gradiente se acentúa más a medida que los embriones se desarrollan, ya que la demanda de oxígeno es mayor en las etapas tardías del desarrollo (Baeza & Fernández 2002, Fernández *et al.* 2003). Entre los invertebrados marinos se observan diferentes estrategias para asegurar la entrega de este vital elemento a los embriones, y existen evidencias de que la falta de oxígeno disminuye la supervivencia y la calidad de los embriones (Lee & Strathmann 1998). La simple emisión de embriones al medio constituye la forma más fácil y menos costosa de ventilar grandes cantidades de embriones (Cohen & Strathmann 1996, Fernández *et al.* 2002, Fernández *et al.* 2003). Sin embargo, en muchas especies de incubadores marinos se observan claros recursos para suministrar oxígeno a los embriones, los que pueden clasificarse como pasivos y activos (Fernández *et al.* 2002, Fernández *et al.* 2003).

Entre los métodos pasivos de suministro de oxígeno a las masas de embriones se encuentra el embeber a los huevos con gel (Lee & Strathmann 1998, Fernández *et al.* 2003). La mayoría de los moluscos opistobranquios, algunos prosobranquios y algunos poliquetos usan esta estrategia (Strathmann & Chaffee 1984, Hess 1993). El gel ayuda a una mejor difusión del oxígeno y reduce la competencia entre los embriones por este vital elemento (Strathmann

& Chaffee 1984, Strathmann & Strathmann 1995). De hecho, la cantidad de gel por embrión aumenta a medida que aumenta el tamaño de la masa de embriones (Lee & Strathman 1998). Estos estudios han demostrado que existe un costo asociado al cuidado parental, debido a la inversión en gel (Lee & Strathmann 1998).

Los crustáceos son uno de los mejores ejemplos para explicar los métodos de ventilación activa de los embriones, ya que presentan un comportamiento activo de ventilación (Dick *et al.* 1998, Fernández *et al.* 2000, Baeza & Fernández 2002, Brante *et al.* 2003, Fernández *et al.* 2003, Fernández & Brante 2003). Las hembras de decápodos braquiuros llevan a sus embriones en la cavidad abdominal y tienen conductas específicas para mantenerlos ventilados. Uno de estos comportamientos es el batido del abdomen (“flapping”), que involucra el movimiento hacia delante y hacia atrás provocando que toda la masa de huevos se mueva. Además, las hembras elevan su cuerpo (“standing”), dejando las quelas firmes en el sustrato, lo que a su vez facilita el batido abdominal (Baeza & Fernández 2002). Gracias a estas conductas los embriones no experimentan las bajas en la disponibilidad de oxígeno que se observan en incubadores pasivos, manteniendo los niveles normales de oxígeno durante todo el desarrollo, incluso en las etapas tardías del desarrollo cuando la demanda de oxígeno de los embriones aumenta, según se ha reportado en las especies *Cancer setosus* y *Homalapsis plana* (Baeza & Fernández 2002, Fernández *et al.* 2003).

Así como la producción de gel tiene costos, el comportamiento específico para suministrar oxígeno a los embriones (batido abdominal) ha sido

asociado a costos metabólicos elevados (Baeza & Fernández 2002). Brante y colaboradores (2003) tomaron en cuenta el costo metabólico que tiene para las hembras de crustáceos decápodos la incubación, y comprobaron que en las etapas tardías del desarrollo de los embriones el consumo de oxígeno de la hembra aumentaba debido al aumento en la frecuencia del batido abdominal que permite la provisión de oxígeno a los embriones. Además, observaron que con un aumento de la temperatura, la frecuencia del batido también se incrementa.

Por otro lado, se ha observado que el número de embriones que se desarrolla exitosamente por unidad de área de cápsula en incubadores pasivos como los moluscos gasterópodos *Chorus giganteus* y *Acanthina monodon* aumenta en aguas más frías, es decir, hacia altas latitudes (Lardies & Fernández 2002). Esta limitación para producir embriones encapsulados a altas temperaturas sugiere que los costos de incubación aumentan a mayores temperaturas dado que la producción de material capsular por embrión es mayor (Brante *et al.* 2003, Brante *et al.* 2004). La temperatura constituye, entonces, un factor clave a la hora de estudiar los costos asociados a la incubación tanto en incubadores activos como pasivos (Brante *et al.* 2003).

La distribución de las especies que presentan cuidado parental en el mar, principalmente invertebrados, no es uniforme. Por décadas se ha reportado una clara tendencia al aumento en la frecuencia de especies incubadoras hacia latitudes más altas (Poulin & Féral 1996, Fernández *et al.* 2009). Se ha pensado que este patrón podría explicarse por la relación entre la temperatura y los costos de incubación (Fernández *et al.* 2009). Las bajas



temperaturas favorecerían a organismos incubadores, incrementándose la reproducción de estos en ambientes fríos, lo que explicaría la gran diversificación de estas especies hacia altas latitudes (Fernández *et al.* 2009).

Otro patrón que se ha observado en invertebrados marinos es la relación que existe entre la incubación y el pequeño tamaño corporal (Strathmann & Strathmann 1982). Este patrón no es exclusivo de invertebrados marinos, como en el caso anterior, sino que también se ha reportado en otros grupos acuáticos o con su reproducción ligada al medio acuático (*e.g.*, anfibios: Fernández *et al.* 2006; Strathmann & Strathmann 1982, Poulin & Féral 1996, Fernández *et al.* 2009). Una de las explicaciones propuestas para entender este patrón es la relación alométrica entre el tamaño corporal y la producción de huevos (Strathmann & Strathmann 1982). Se ha propuesto que la capacidad de producir huevos aumenta con el tamaño corporal, pero no así la capacidad o el espacio para incubarlos (Strathmann & Strathmann 1982, Hess 1993). Posteriormente, Fernández *et al.* (2003) sugieren que la limitación sería, más que el espacio de incubación, el costo asociado a la incubación.

En base a estos patrones, la frecuencia del cuidado parental en el mar aumentaría hacia los polos y a medida que disminuye el tamaño corporal (Strathmann & Strathmann 1982, Clutton-Brock 1991, Hess 1993, Fernández & Brante 2003). Especies de asteroideos, ofiuroides, bivalvos, chitones y pulpos son algunos ejemplos que siguen estos patrones (Strathmann & Strathmann 1982; Fernández *et al.* 2009). La excepción la constituyen los crustáceos decápodos ya que son uno de los incubadores más grandes entre los invertebrados marinos y están prácticamente ausentes en zonas polares

(Strathmann & Strathmann 1982, Fernández *et al.* 2000, Baeza & Fernández 2002, Brante *et al.* 2003, Fernández *et al.* 2003, Fernández & Brante 2003). La razón por la que estos individuos podrían incubar a grandes tamaños se debería a la capacidad que tienen de proveer oxígeno activamente a los embriones (Baeza & Fernández 2002).

Actualmente la mayoría de las evidencias que han demostrado mayores costos de incubación a mayores temperaturas están basados en algunos gasterópodos (Lee & Strathmann 1998, Lardies & Fernández 2002) pero fundamentalmente en crustáceos, que justamente constituyen una excepción a los patrones descritos arriba (Baeza & Fernández 2002, Fernández *et al.* 2002, Brante *et al.* 2003, Fernández & Brante 2003). Es por esto que se hace importante observar el efecto de la temperatura en grupos que sigan: (1) la asociación de pequeño tamaño corporal-cuidado parental y (2) que muestren mayor frecuencia de especies con cuidado parental hacia los polos. Los equinodermos presentan estas características (Poulin & Féral 1996), por lo que es un grupo ideal para estudiar los efectos de la temperatura en el comportamiento y en los costos de incubación. Las estrellas, en particular, son un grupo de interés porque algunas incuban a grandes tamaños corporales y a altas latitudes (Poulin & Féral 1996, Gillespie & McClintock 2007). El cuidado parental en las estrellas habría evolucionado debido a las condiciones hostiles del medio (Clutton-Brock 1991), pero no existen reportes sobre la relación entre comportamientos asociados a ventilar la masa de huevos y temperatura.

La estrella de mar *Anasterias antarctica* (Lutken, 1856) es una especie que vive en el intermareal rocoso (hasta los 190 m de profundidad) y es

abundante en la Península Antártica, Islas Malvinas, Estrecho de Magallanes y Tierra del Fuego (Haüssermann & Försterra 2009). En Chile se distribuye desde los 41°S hasta los 55°S y se caracteriza por incubar a sus crías en la cara oral (Gil & Zaixso 2007, Haüssermann & Försterra 2009), desde principios de abril hasta noviembre (Mutschke *com. pers.*<sup>1</sup>). Solo es posible distinguir a las hembras mediante disección; poseen gónadas de color anaranjado y los huevos son de forma esferoidal, mientras que los machos tienen gónadas blanquecinas en forma de racimos (Cerdea *com. pers.*<sup>2</sup>). Durante la incubación, la hembra presenta un comportamiento particular, curva sus brazos y arquea su disco central formando una cavidad oral que hace las veces de cámara incubatriz donde mantiene a los embriones (Gillespie & McClintock 2007). Las hembras de esta especie al parecer no se alimentarían mientras incuban, lo que supone un costo aún mayor (Gil & Zaixso 2007). Las características de esta especie: incubadora, de tamaño corporal pequeño (50-90 mm) y de distribución subantártica, hacen de ésta un modelo ideal para estudiar los propósitos de esta investigación y para continuar entendiendo los procesos que puedan explicar los patrones observados en la distribución del cuidado parental en el mar.

---

<sup>1</sup> Dr. Erika Mutschke, Universidad de Magallanes, Punta Arenas.

<sup>2</sup> MSc. Roberto Carlos Cerdeira, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Chubut.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. Objetivo general

Determinar el efecto de la temperatura sobre el comportamiento de incubación y sobre los costos metabólicos asociados en *Anasterias antarctica*.

### 2.2. Objetivos específicos

1. Identificar, describir y cuantificar conductas asociadas al cuidado parental, a diferentes temperaturas, en *A. antarctica*.
2. Estimar la tasa de consumo de oxígeno a diferentes temperaturas en juveniles de *A. antarctica*.
3. Evaluar y cuantificar los costos asociados a la incubación a diferentes temperaturas en *A. antarctica*.
4. Relacionar los cambios en el comportamiento asociados a la incubación con los costos de incubación, a diferentes temperaturas, en *A. antarctica*.
5. Reportar información sobre patrones de historias de vida observados en hembras de *A. antarctica* dado el escaso conocimiento que se tiene sobre la especie.

### 3. HIPÓTESIS

**H1<sub>a</sub>** : El comportamiento de cuidado parental en *Anasterias antarctica* cambia con la temperatura.

**H1<sub>0</sub>** : El comportamiento de cuidado parental en *A. antarctica* se mantiene invariable ante cambios de temperatura.

**H2<sub>a</sub>** : El consumo de oxígeno de los juveniles en *A. antarctica* aumenta con la temperatura.

**H2<sub>0</sub>** : El consumo de oxígeno de los juveniles en *A. antarctica* se mantiene invariable ante cambios de temperatura.

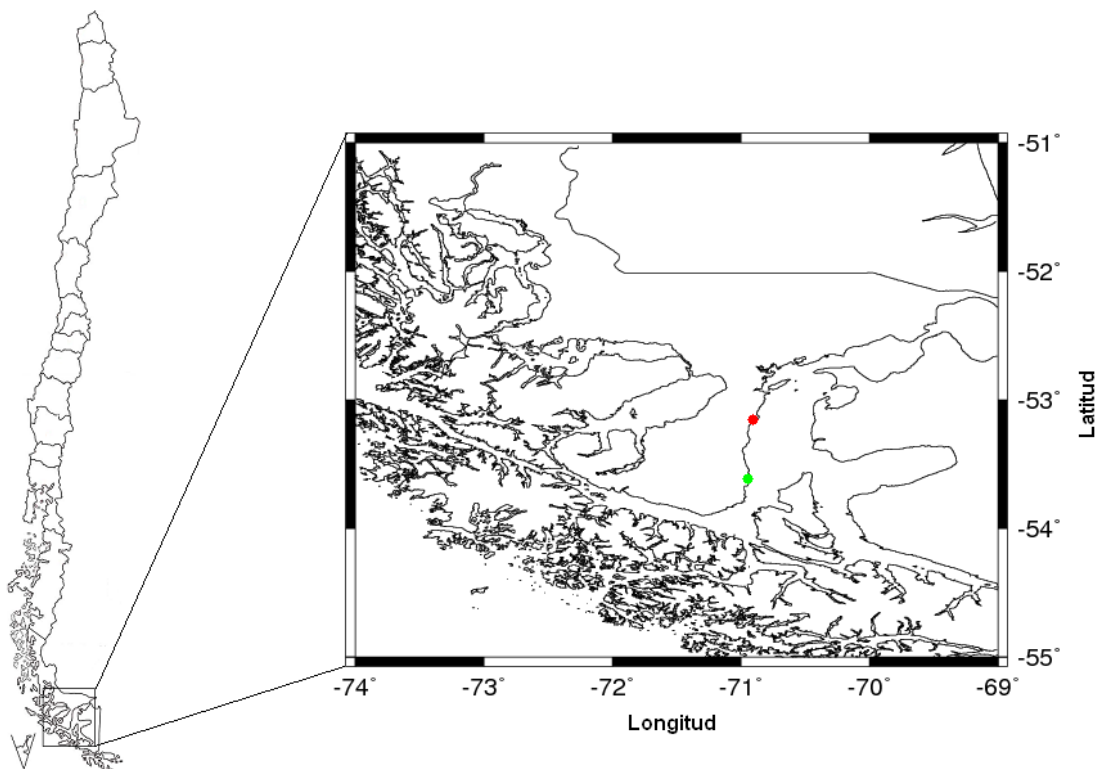
**H3<sub>a</sub>** : El costo metabólico asociado a la incubación en *A. antarctica* aumenta con la temperatura.

**H3<sub>0</sub>** : El costo metabólico asociado a la incubación en *A. antarctica* se mantiene invariable ante cambios de temperatura.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Obtención y traslado de individuos

Los ejemplares de *Anasterias antarctica* se recolectaron del intermareal rocoso de Fuerte Bulnes, en el Estrecho de Magallanes, Punta Arenas, Chile ( $53^{\circ} 37'S$ ,  $70^{\circ} 55'W$ ) en octubre de 2009. Los individuos se trasladaron en un cooler con agua de mar al laboratorio del Centro de Investigación de Recursos en Ambientes Marinos Subantárticos, perteneciente al Instituto de la Patagonia de la Universidad de Magallanes (Fig. 1).

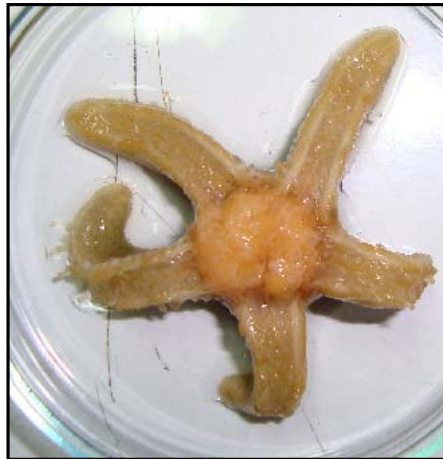


**Figura 1.** Mapa del Estrecho de Magallanes, donde se muestra la ciudad de Punta Arenas (punto rojo) y la zona de muestreo en Fuerte Bulnes (punto verde)

Los ejemplares fueron clasificados según su condición reproductiva en hembras controles (sin juveniles; Fig. 2) e incubantes (Fig. 3), y aclimatados a 9°C y a 15°C, debido a que estas son las temperaturas registradas en el rango de distribución de la especie (Antezana 1999, Barbieri *et al.* 2001). En todos los experimentos, se usaron termorreguladores para mantener la temperatura constante. Las hembras se mantuvieron en acuarios con oxigenación constante, alimentándose con *Perumytilus purpuratus* 3 veces por semana (10 choritos por hembra app.). Todos los experimentos que incluyeron hembras incubantes se realizaron en Punta Arenas debido a la pérdida de embriones ocurrida en experimentos previos de traslado de los organismos a Chile central. Además, se realizaron algunos experimentos con hembras controles, los que se completaron en la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM), de la Pontificia Universidad Católica de Chile, ubicada en Las Cruces, Región de Valparaíso. El traslado de organismos a Chile central se hizo en avión, en un cooler acondicionado con telas embebidas en agua de mar previamente refrigerada para mantener la temperatura observada en el área de estudio. En Las Cruces los organismos fueron mantenidos a las temperaturas experimentales reportadas arriba.



**Figura 2.** Individuo control (sin juveniles) de *A. antarctica*



**Figura 3.** Ejemplar de *A. antarctica* incubante (con juveniles en estado tardío en su cara oral)



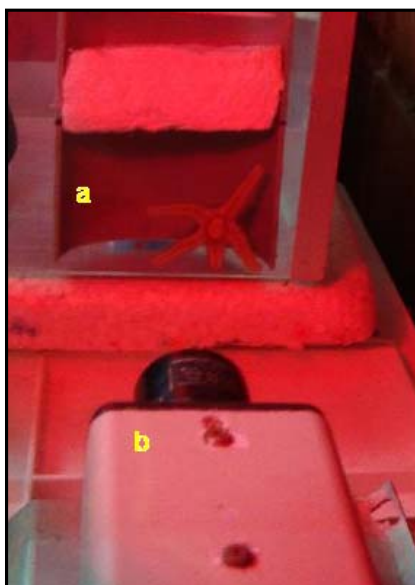
**Figura 4.** Juveniles en estado tardío de *A. antarctica*



Se utilizaron 15 hembras controles (tamaño medio 58,9 mm) y 8 incubantes (56,98 mm) a 9°C, y 14 hembras controles y 8 incubantes para la temperatura experimental de 15°C (56,49 mm y 72,03 mm respectivamente). No se detectaron diferencias significativas en el tamaño corporal entre temperaturas ( $F_{(1,40)}=1,1916$ ;  $p=0,2815$ ) y condición de las hembras ( $F_{(1,40)}=1,3986$ ;  $p=0,2439$ ). Estos individuos se utilizaron tanto para el análisis de comportamiento como de costo metabólico. Se utilizaron para todos los experimentos hembras incubantes portando juveniles en fases avanzadas de desarrollo.

#### **4.2. Análisis de comportamiento**

Con el fin de identificar, describir y cuantificar conductas asociadas al cuidado parental a las diferentes temperaturas experimentales en *A. antarctica* se filmaron 45 ejemplares (incubantes y control) con una cámara de televigilancia SDVR Alteco durante 3 horas para registrar los comportamientos de las hembras. Los individuos fueron colocados en un acuario con aireación y temperatura constantes, restringiendo su movimiento con la mitad de un tubo de PVC de 73 x 52 x 40 mm (Fig. 5).



**Figura 5.** Sistema para la filmación de individuos de *A. antarctica*. a) tubo de PVC para restringir el movimiento de los ejemplares; b) Cámara de televigilancia

Además, con una cámara de vídeo Sony Handycam DCR-SX30E (con zoom óptico de 60x) se filmó bajo las mismas condiciones experimentales la zona oral de las hembras incubantes y controles para determinar si existía algún movimiento de los pies ambulacrales en la masa de juveniles. Los comportamientos más notorios observados fueron: (1) desplazamiento (analizado en todos los organismos), (2) elevación respecto de la superficie de apoyo (analizado en todos los organismos), y (3) uso de pies ambulacrales asociados a la masa de juveniles (solo en hembras incubantes). El número de réplicas para cada tipo de cámara se indica en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Número de individuos de *A. antarctica* filmados en cada tratamiento con cámara de televigilancia y con Handycam

	Hembras control		Hembras incubantes	
	9°C	15°C	9°C	15°C
<b>Cámara de televigilancia</b>	15	14	8	8
<b>Handycam</b>	--	--	8	8

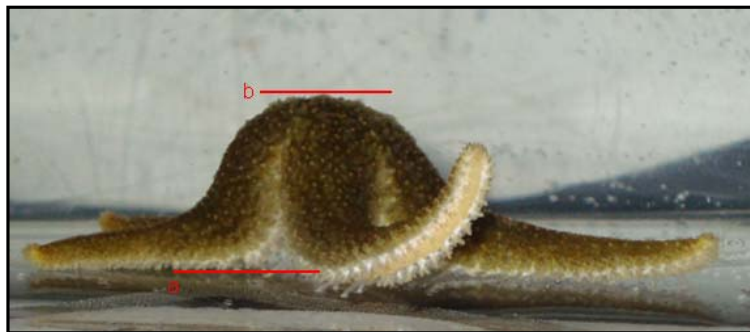
Para evitar efectos del estrés debido a la manipulación a la que fueron sometidas las hembras al trasladarlas a los estanques de monitoreo, nunca se tomaron mediciones de las conductas durante los primeros 90 minutos de los 180 que duró el experimento. Se monitorearon las siguientes conductas: desplazamiento de las hembras, altura del disco de las hembras y movimientos de pies ambulacrales.

#### **4.2.1. Desplazamiento**

Se registró el tiempo total utilizado por las hembras para desplazamientos dentro del acuario durante el período de monitoreo (últimos 60 minutos), estimándose a partir de esta información el porcentaje de tiempo asignado a desplazamiento por hora mediante la siguiente fórmula:  $(\text{minutos de desplazamiento} / 60 \text{ minutos}) * 100$ . A través de un ANDEVA de dos vías (Sokal & Rohlf 1981) se comparó el porcentaje de tiempo en desplazamiento entre temperaturas y condición de las hembras. Los datos fueron transformados ( $\text{Log}_{10} (X+1)$ ) para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos.

#### 4.2.2. Altura del disco de la hembra

En las filmaciones de la cámara de televigilancia en las que las estrellas se encontraban en posición lateral o en vista lateral, fue posible observar que las estrellas se elevaban respecto de la superficie de apoyo. Esta conducta era más notoria en hembras incubantes. Por lo tanto, utilizando las filmaciones se midió desde la pantalla de la computadora la distancia desde el fondo del acuario hasta el borde superior del disco de la estrella (Fig. 6). Luego se estimó el valor real de esta distancia mediante la fórmula: **(altura disco \* longitud real) / longitud de referencia**. La altura disco corresponde a la distancia medida en la pantalla, desde el fondo del acuario hasta el borde superior de la hembra, la longitud real es la distancia real de algún objeto conocido (y previamente medido) que se observe en el video (el acuario, el tubo de PVC, los difusores) y la longitud de referencia es la distancia del mismo objeto medida en la pantalla. Se utilizó un ANDEVA de dos vías para comparar la altura del disco entre temperaturas y condición de la hembra.



**Figura 6.** Vista lateral de una hembra incubante de *A. antarctica*, en donde se muestra cómo se mide la altura del disco desde a (base del acuario) hasta b (borde superior del disco de la estrella)

Dado que se observó pérdida de juveniles en las hembras experimentales, se cuantificó la cantidad de juveniles desprendidos de la masa y el número presente en la cámara incubatriz. La fracción de juveniles desprendidos se comparó con la altura de disco (como indicador del tamaño de la cámara incubatriz) usando una prueba t Student (Sokal & Rohlf 1981). Además, se correlacionó el tamaño del disco con la fracción de juveniles perdidos.

#### **4.2.3. Análisis de pies ambulacrales**

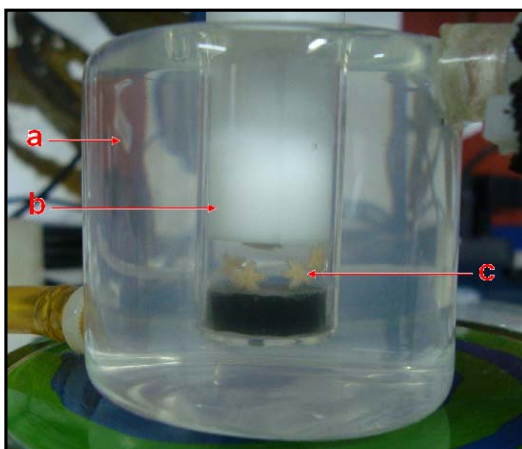
Se contó la cantidad de pies ambulacrales que se encontraban sobre la masa de juveniles de un brazo elegido al azar en una imagen congelada exactamente al minuto 90 de cada grabación con la cámara Sony Handycam (Fig. 7). Además se contó el número de brazos que en ese momento tenían pies ambulacrales sobre la masa de juveniles. En ambos casos se usó una prueba t de Student para comparar los tratamientos (9°C y 15°C). Adicionalmente se describieron los movimientos observados durante las filmaciones de estas conductas, que solo se pudieron registrar al pasar los videos a velocidades más altas.



**Figura 7.** Imagen congelada de las filmaciones a la masa de juveniles con la cámara Sony Handycam. La flecha muestra un pie ambulacral sobre la masa de juveniles

#### **4.3. Consumo de oxígeno de juveniles**

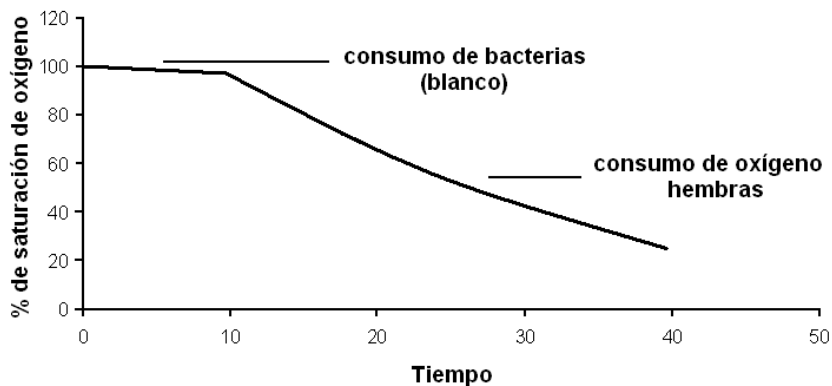
Con el objetivo de estimar la tasa de consumo de oxígeno de los juveniles de *A. antarctica* a las diferentes temperaturas, dato requerido para las estimaciones de costo metabólico de incubación, se implementó un respirómetro acorde al tamaño de los juveniles (microcámaras). El sistema consta de dos microcámaras (Fig. 8) conectadas a una bomba peristáltica utilizando un juego de mangueras que permite que el agua circule en un flujo cerrado y constante a la temperatura experimental deseada (en este caso a 9°C y a 15°C) que es controlada por un baño termostático.



**Figura 8.** Imagen de una microcámara a) microcámara, b) sensor, y c) juvenil de *A. antarctica*

Antes de comenzar la medición el equipo se calibra a 0% y a 100% de saturación de oxígeno. La calibración a 0% se realizó con 2 mL de una solución de sulfito de sodio ( $\text{Na}_2\text{SO}_3$ ) a temperatura constante. La calibración al 100% se realizó también utilizando 2 mL de agua de mar filtrada ( $0,45 \mu\text{m}$ ) y esterilizada (con UV) previamente oxigenada. Luego de las calibraciones se colocó el sensor en el agua saturada de oxígeno y se monitoreó por 10 minutos (blanco) el nivel de oxígeno para determinar el consumo de microorganismos en el agua (Baeza & Fernández 2002). Una vez finalizada la calibración se separaron de la masa de juveniles 5 o 6 ejemplares, los cuales fueron introducidos a la microcámara conteniendo 2 mL de agua de mar. Se midió la depleción de oxígeno cada 5 segundos con un equipo FIBOX 3 (precisión de  $\pm 1\%$  a 100% de saturación de aire y de  $\pm 0,15\%$  a 1% de saturación de aire), hasta alcanzar un porcentaje de saturación del 80% (Baeza & Fernández 2002). Se utilizaron 8 réplicas para cada temperatura experimental. De esta

manera se obtuvieron curvas como la presentada a continuación como modelo (Fig. 9):



**Figura 9.** Esquema de las curvas obtenidas de los experimentos de consumo de oxígeno de hembras y juveniles de *A. antarctica*

Al finalizar la medición los juveniles se pesaron en una balanza analítica y se llevaron a peso seco en una estufa a 80°C por 48 horas. Además, también se estimó el peso seco del resto de la masa de juveniles. Finalmente, se contaron todos los juveniles de la masa (junto con los medidos en la microcámara), midiéndose la longitud de al menos 10 juveniles de cada hembra (longitud promedio de 40,413 mm). El consumo de oxígeno ( $\mu\text{mol}/\text{min}$ ) se obtuvo mediante la fórmula:

$$(((P_{\text{atm}} - p_{\text{H}_2\text{O}}) * 0,2095) * \alpha_{\text{O}_2}) * (m * V) / 100$$

Donde:

$P_{\text{atm}}$ = presión atmosférica (Torr)

$p_{\text{H}_2\text{O}}$ = presión parcial de oxígeno en el agua, a una temperatura dada (Torr)

$\alpha_{\text{O}_2}$ = producto de solubilidad del oxígeno a una temperatura y salinidad determinada (Torr)



$m$ = pendiente de la curva de porcentaje de saturación de oxígeno vs. tiempo

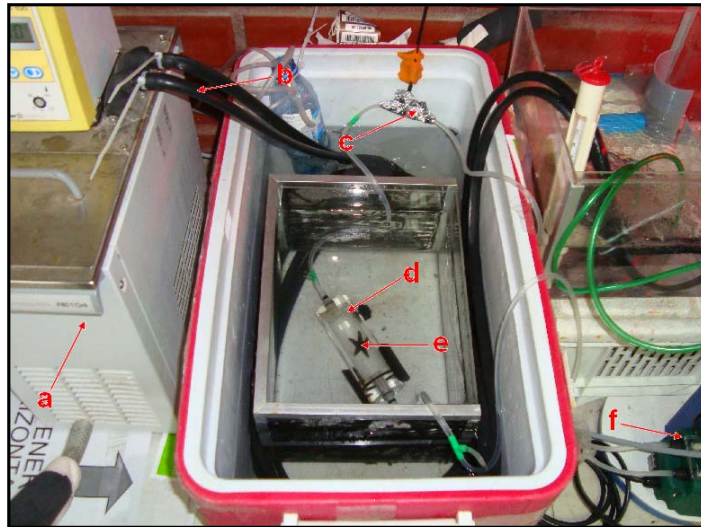
$V$ = Volumen de agua (L), en el circuito cerrado utilizado en el consumo.

El consumo de oxígeno de los juveniles se comparó entre temperaturas (9°C y 15°C) usando una prueba  $t$  de Student.

#### **4.4. Costo metabólico de incubación**

Con la finalidad de estimar el costo metabólico asociado al cuidado parental, se estimó el consumo de oxígeno de hembras incubantes y controles. El procedimiento es muy similar al descrito para medir el consumo de oxígeno de los juveniles. La medición de la disminución del oxígeno se realizó dentro de un respirómetro de 45 mL, asumiendo que los cambios en los niveles de oxígeno se deben al consumo del ejemplar colocado en una cámara saturada en oxígeno. Al igual que en el caso anterior, se utilizó un equipo FIBOX 3 que mide el porcentaje de oxígeno que pasa a través de un circuito cerrado, el que cuenta con un sistema de mangueras de acuario, una cámara (o respirómetro), un baño termostático y una bomba peristáltica que hace pasar un flujo constante de agua de mar filtrada a 1  $\mu\text{m}$  y esterilizada con UV (Fig. 10). La calibración a 0% se hace inyectando nitrógeno en el sistema, y la calibración a 100% saturando el agua de oxígeno con la ayuda de una bomba de aireación. Luego de cerrarse el sistema se registró el nivel de saturación de oxígeno por 10 minutos (blanco) para estimar el posible consumo de microorganismos contenidos en el agua de mar. Finalmente, se colocó cada individuo experimental en el respirómetro registrándose el nivel de oxígeno cada 5

segundos hasta alcanzar un 80% de saturación de oxígeno (Baeza & Fernández 2002). Se utilizaron las temperaturas experimentales descritas arriba (9°C y 15°C). El número de réplicas usado para este experimento fue de 14 y 15 hembras controles para 9 y 15°C respectivamente y de 8 hembras incubantes para cada una de las temperaturas.



**Figura 10.** Sistema para medir el consumo de oxígeno compuesto por a) baño termostático, b) mangueras, c) fibra óptica, d) cámara o respirometro, e) hembra de *A. antarctica* y f) bomba peristáltica

Una vez medido el consumo de oxígeno en las hembras (controles e incubantes), estas se llevaron a una estufa a 80°C por 48h para obtener el peso seco. Por otro lado, el consumo de oxígeno de la masa de juveniles se descontó del consumo global de las hembras incubantes. El costo o la tasa metabólica ( $\mu\text{mol/g}\cdot\text{min}$ ) se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Co}_2/ \text{PS}$$

Donde:

$Co_2$  = Consumo de oxígeno ( $\mu\text{mol}/\text{min}$ )

PS= peso seco de la hembra (g)

El costo metabólico (o consumo de oxígeno) de incubación se concluye a través de la comparación del consumo de oxígeno de las hembras incubantes y controles. Para estas comparaciones se utilizó un ANDEVA de dos vías que permite comparar el consumo de oxígeno entre temperaturas y condición de las hembras. Los datos fueron transformados ( $\sqrt{X}$ ) para cumplir los supuestos del modelo ANDEVA.

#### **4.5. Patrones de historias de vida**

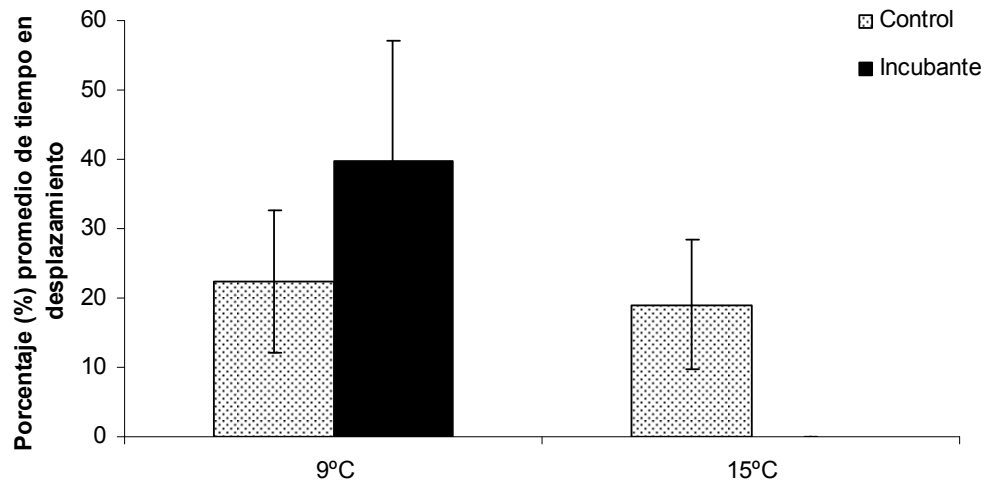
Dado que la información sobre historias de vida de *A. antarctica* es muy restringida, los datos obtenidos durante el desarrollo de los estudios de cuidado parental representan una contribución importante al conocimiento de la especie. Se usaron los datos de longitud de la hembra, peso húmedo y peso seco de la hembra, peso seco de los juveniles y número de juveniles, para reportar las relaciones entre (1) número de juveniles y longitud total hembras, (2) peso seco de juveniles y longitud hembras, y (3) peso seco juveniles y peso seco hembras. En todos los casos se estimaron los parámetros de las regresiones lineales. Se reporta además el tamaño promedio de los juveniles en estadíos tardíos y se entrega una descripción de las observaciones realizadas en las masas de juveniles durante la separación y conteo individual de estos.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Análisis de comportamiento

#### 5.1.1. Desplazamiento

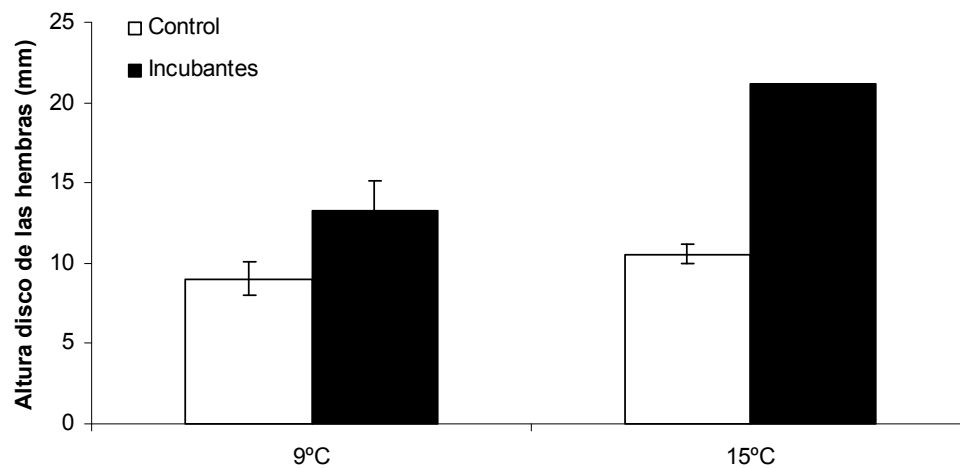
Las hembras incubantes mostraron un amplio rango del tiempo experimental desplazándose, con extremos de inmovilidad total (0%) a 15°C y de un 39% del tiempo experimental en movimiento a 9°C (Fig. 11). Dado que se detectó una interacción significativa ( $F_{(1,35)}=4,9224$ ;  $p=0,0331$ ), esto se explica por el patrón inverso en el porcentaje del tiempo en desplazamiento entre hembras controles e incubantes entre las dos temperaturas experimentales. No se detectaron diferencias significativas en el porcentaje del tiempo en desplazamiento entre condición de las hembras (control e incubantes;  $F_{(1,35)}=0,1939$ ;  $p=0,6624$ ) y temperaturas ( $F_{(1,35)}=2,7053$ ;  $p=0,1090$ ).



**Figura 11.** Porcentaje promedio de tiempo en desplazamiento de las hembras incubantes y control a 9°C y a 15°C de *Anasterias antarctica*. Las barras corresponden a 1 error estándar

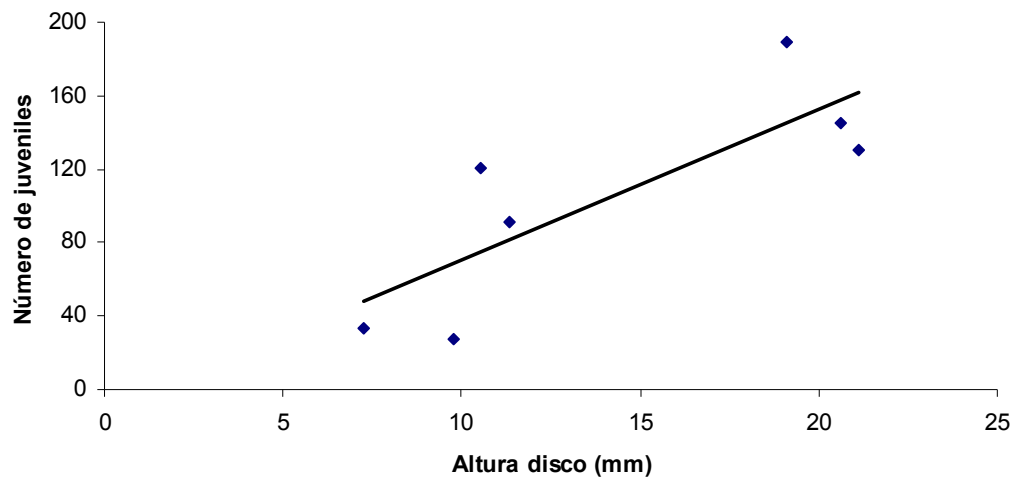
### 5.1.2. Altura del disco de la hembra

Al elevarse, las hembras con juveniles forman una especie de cámara incubatriz que alberga los embriones. La interacción fue significativa ( $F_{(1,19)}=5,7385$ ;  $p=0,0271$ ) lo que no permite analizar los efectos principales (condición:  $F_{(1,19)}=14,2111$ ;  $p=0,0013$  y temperatura:  $F_{(1,19)}=2,5942$ ;  $p=0,1237$ ; Fig. 12). La altura del disco fue mayor en hembras incubantes, explicándose la interacción porque la elevación de las hembras incubantes respecto de las hembras controles no fue constante con la temperatura. Se observó un mayor aumento en la elevación del disco de las hembras incubantes respecto de las controles a 15 que a 9°C. A 15°C se determinó que la elevación promedio de hembras incubantes fue un 50% superior respecto de las hembras controles (Tukey:  $p<0,05$ ; Fig. 12).



**Figura 12.** Altura promedio del disco de las hembras control e incubantes a las temperaturas experimentales (9°C y 15°C) de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar

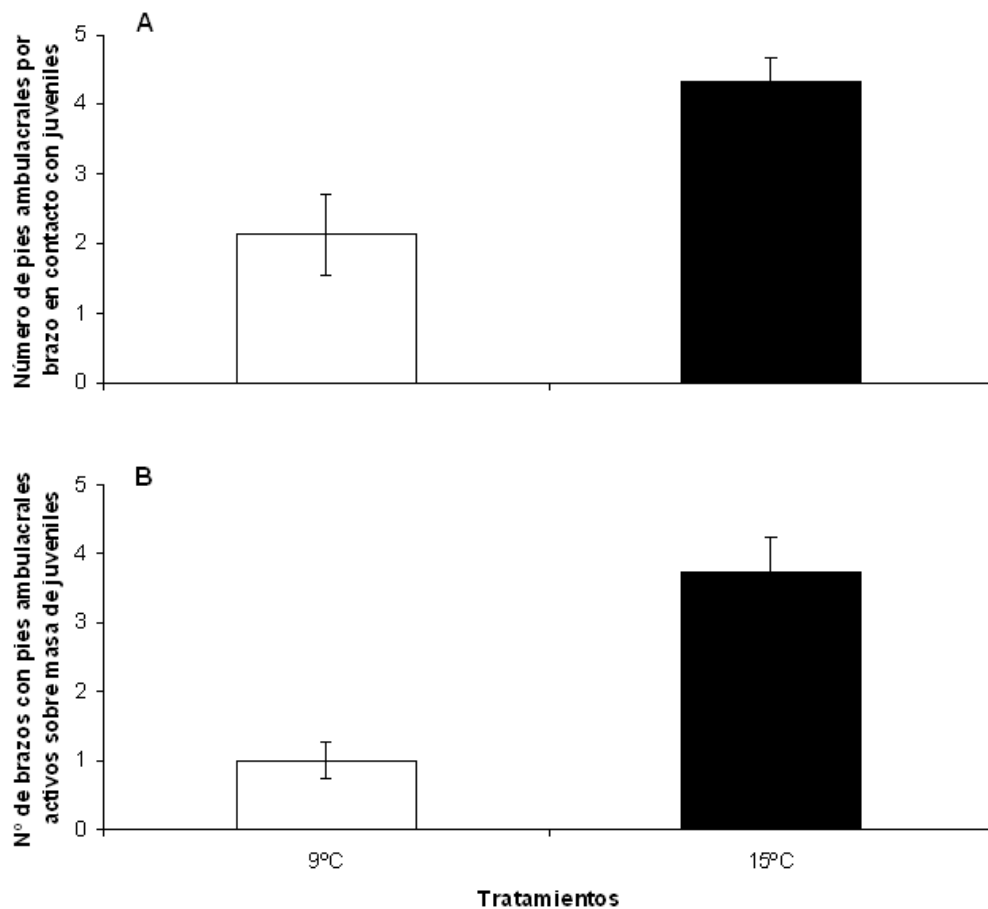
Además, se observó una relación significativa y positiva entre la altura del disco de la hembra y el número de juveniles ( $n=7$ ;  $r=0,8078$ ;  $p=0,0279$ ; Fig. 13). Sin embargo, no se detectaron efectos de la elevación de la hembra (altura del disco) sobre la pérdida de juveniles ( $t=0,0380$ ;  $n=13$ ;  $p=0,7800$ ). Tampoco se explica la pérdida de juveniles por el tamaño del disco ( $r=0,22$ ,  $n=13$ ;  $p>0,05$ ).



**Figura 13.** Regresión lineal entre el número de juveniles por hembra y la altura del disco de las hembras de *A. antarctica*

### 5.1.3. Análisis de pies ambulacrales

El número de pies ambulacrales en contacto con juveniles en los brazos analizados fue significativamente mayor a 15°C que a 9°C ( $t=2,208$ ;  $p=0,017$ ; Fig. 14A). No sólo el número de pies ambulacrales por brazo que activamente toma contacto con los juveniles aumenta con la temperatura, sino también el número promedio de brazos con pies ambulacrales activamente manipulando la masa de embriones ( $t= 2,71$ ;  $p=0,0001$ ; Fig. 14B). Es interesante que el número de pies ambulacrales en contacto con juveniles se duplica con un aumento de 6°C, pero la actividad de los brazos se cuadruplica (Fig. 14A y B).



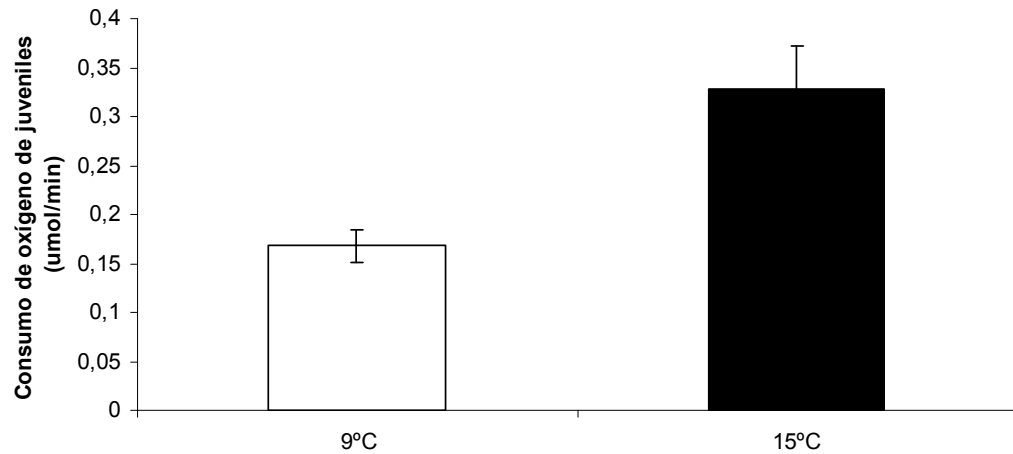
**Figura 14.** (A) Número de pies ambulacrales por brazo promedio en contacto con juveniles a 9°C y 15°C de *A. antarctica*. (B) Promedio del número de brazos con pies ambulacrales activos sobre la masa de juveniles a 9°C y a 15°C de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar

Durante las filmaciones se observó además que el movimiento de los pies ambulacrales aumentaba a los 15°C y que estos no solo tocaban la masa de juveniles, sino que también se introducían dentro de ésta y la movían.

La síntesis de las tendencias observadas en los comportamientos en hembras de *A. antarctica* se esquematizan en la Tabla 2 y en la Fig. 21.

## 5.2. Consumo de oxígeno de juveniles

El consumo de oxígeno de juveniles aumentó significativamente con la temperatura ( $t=2,15$ ;  $p=0,05$ ; Fig. 15). El consumo promedio de oxígeno se duplicó con un aumento de  $6^{\circ}\text{C}$ .



**Figura 15.** Promedio del consumo de oxígeno de juveniles ( $\mu\text{mol}/\text{min}$ ) a las temperaturas experimentales  $9^{\circ}\text{C}$  y  $15^{\circ}\text{C}$  de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar

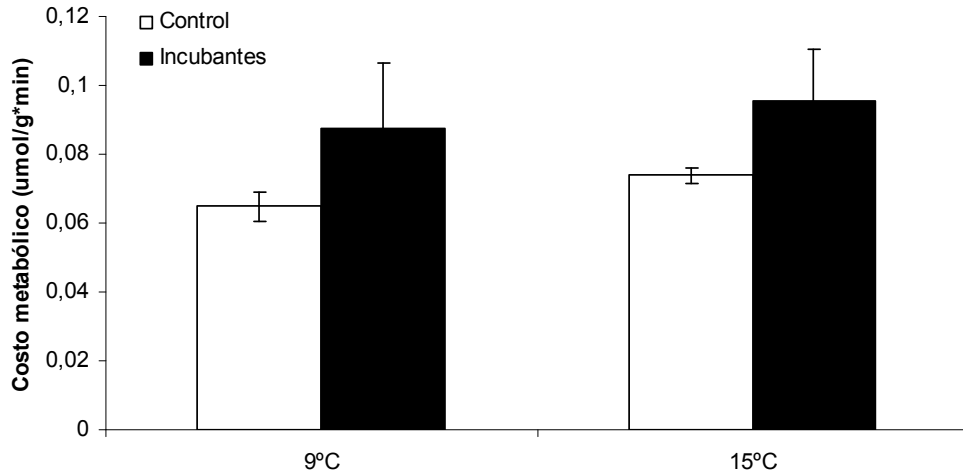
En la Tabla 2 y en la Fig. 21 se resumen las tendencias observadas en el consumo de oxígeno de los juveniles de *A. antarctica*.

## 5.3. Costo metabólico de incubación

Se detectaron diferencias significativas (marginal) en el costo metabólico de hembras de diferente condición reproductiva ( $F_{(1,30)}=1,99$ ;  $p=0,0563$ ). El costo metabólico fue mayor en hembras incubantes que en hembras controles (Tukey:  $p<0,05$ ; Fig. 16). Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre las temperaturas experimentales ( $F_{(1,30)}=0,76$ ;  $p=0,4555$ );



esto podría explicarse por la variabilidad de los datos (Fig. 16). Finalmente, la interacción no fue significativa ( $F_{(1,30)} = -0,04$ ;  $p=0,9684$ ).

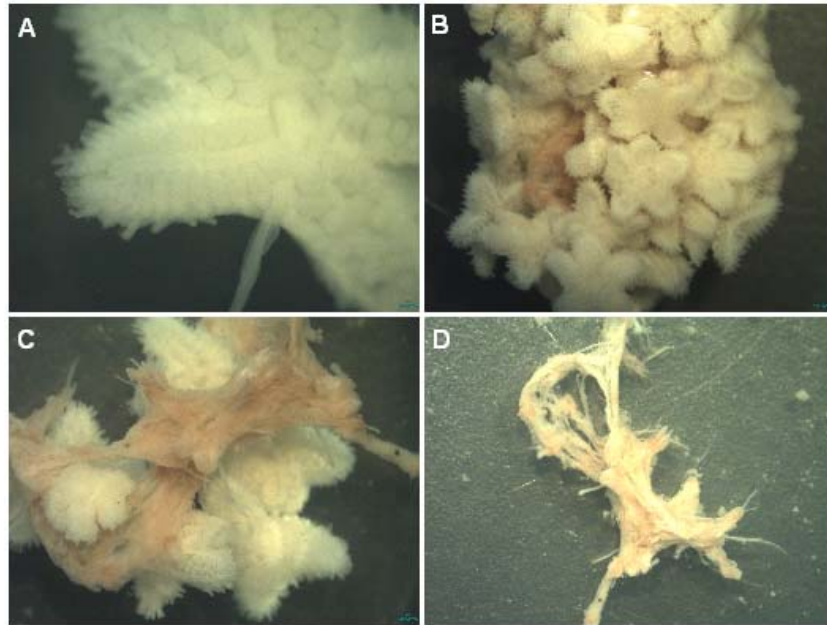


**Figura 16.** Promedio del costo metabólico ( $\mu\text{mol/g}\cdot\text{min}$ ) de hembras incubantes y control a las temperaturas experimentales 9°C y 15°C de *A. antarctica*. Las barras corresponden al error estándar

El resumen de las tendencias observadas en los costos metabólicos en hembras de *A. antarctica* se esquematizan en la Tabla 2 y en la Fig. 21.

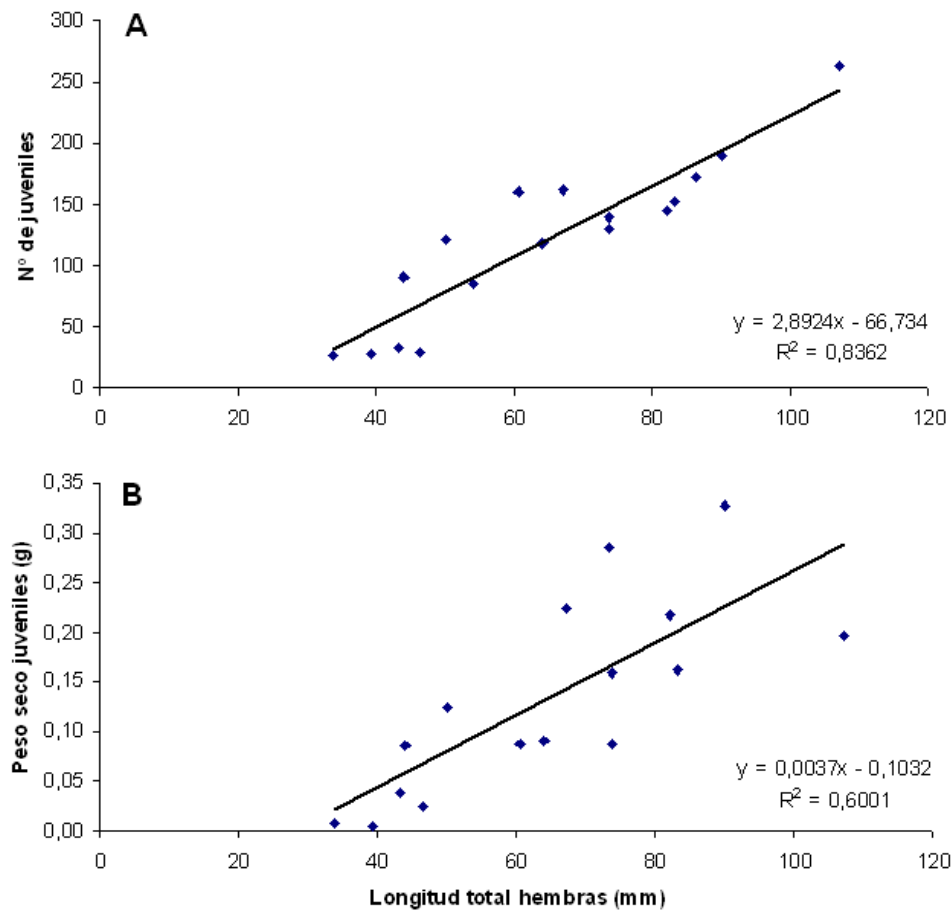
#### 5.4. Patrones de historias de vida

Durante la separación y conteo de los juveniles se observó que cada juvenil estaba sujeto por un apéndice a una masa membranosa que se encuentra al centro de la masa de juveniles (Fig. 17).

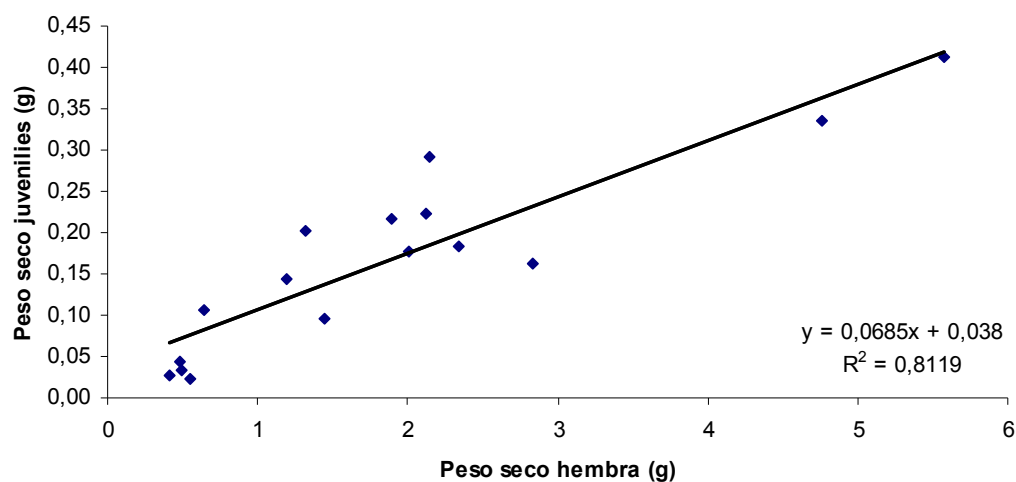


**Figura 17.** A) Apéndice de juvenil tardío de *A. antarctica*; B) masa de juveniles sujeta a masa membranosa; C) juveniles del centro de la masa sujetos a masa membranosa; D) masa membranosa a la cual se le extrajeron todos los juveniles

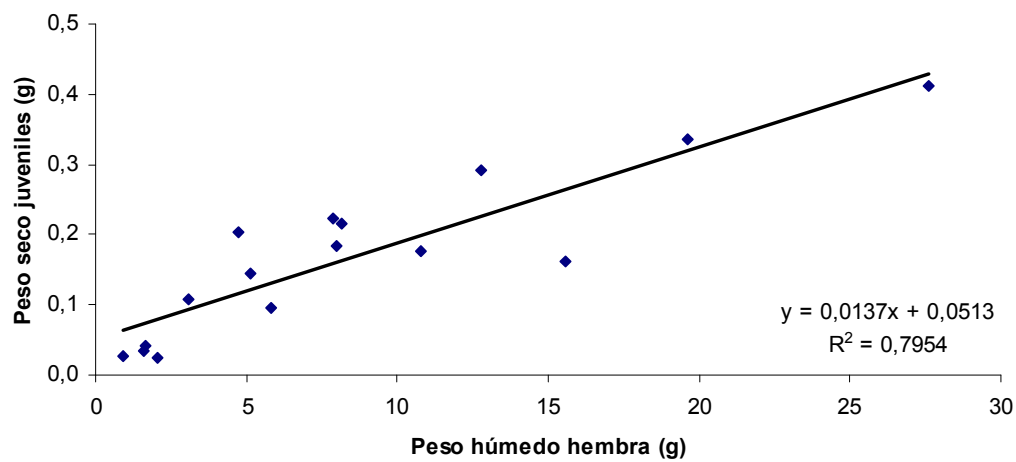
Se observó una relación significativa y positiva ( $r^2=0,8362$ ;  $n=17$ ;  $p<0,0001$ ) entre el número de juveniles y la longitud total de las hembras (Fig. 18A), al igual que entre el peso seco de la masa de juveniles y la longitud total de las hembras ( $r^2=0,6001$ ;  $n=16$ ;  $p=0,0004$ ; Fig. 18B). La misma tendencia se detectó al relacionar (1) peso seco de la masa de juveniles contra el peso seco de las hembras ( $r^2= 0,8119$ ;  $n=16$ ;  $p<0,0001$ ; Fig. 19) y (2) el peso seco de la masa de juveniles y el peso húmedo de las hembras ( $r^2=0,7954$ ;  $n=16$ ;  $p<0,0001$ ; Fig. 20). Por último, el promedio de la longitud de los juveniles en estado tardío fue de  $3,54 \pm 0,3$  mm.



**Figura 18.** (A) Regresión lineal entre el número de juveniles y la longitud total (mm) de las hembras de *A. antarctica*. (B) regresión lineal entre el peso seco de los juveniles (g) y la longitud total (mm) de las hembras de *A. antarctica*



**Figura 19.** Regresión lineal entre el peso seco (g) de la masa de juveniles y el peso seco (g) de las hembras de *A. antarctica*

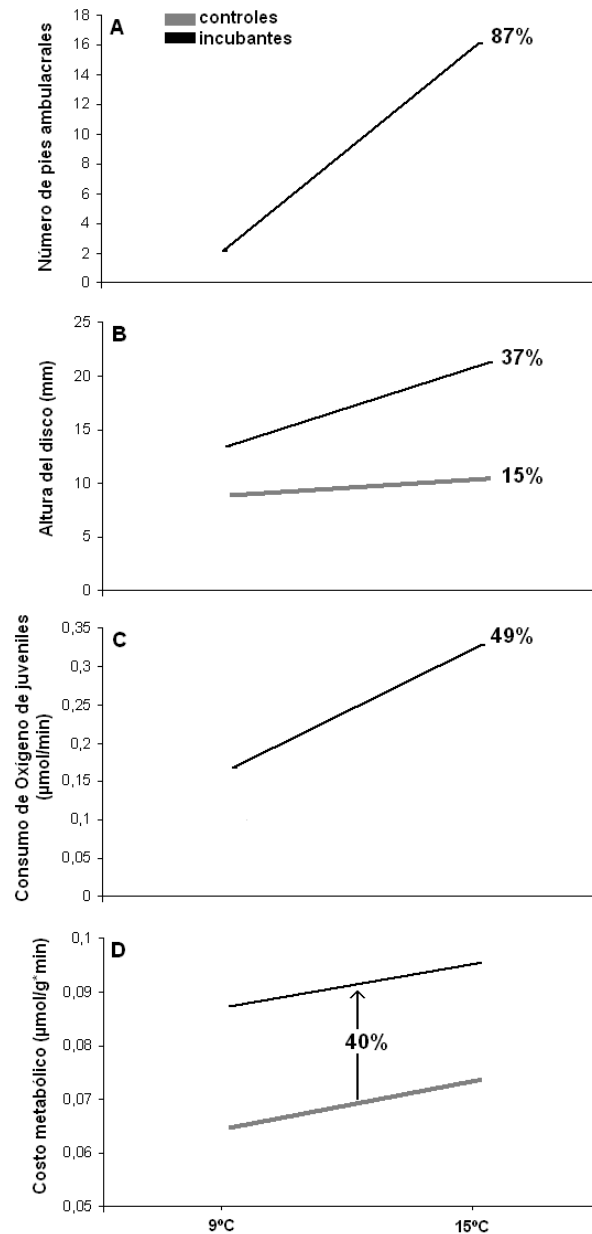


**Figura 20.** Regresión lineal entre el peso seco (g) de la masa de juveniles y el peso húmedo (g) de las hembras de *A. antarctica*

A continuación se muestra una tabla y un esquema resumen con los principales resultados obtenidos en este estudio, para poder comparar y mirar de forma conjunta, los porcentajes de cambio en las tendencias observadas.

**Tabla 2.** Resumen de los resultados estadísticos obtenidos sobre comportamiento y consumo de oxígeno en *A. antarctica*. Las cruces indican diferencias significativas entre tratamientos. (\*) indica que las respuestas fueron evaluadas solo en hembras incubantes

Respuestas	Comportamiento				Consumo de oxígeno	
	Desplazamiento	Altura disco	PA sobre MJ	Brazos con PA sobre MJ	Juveniles	Hembras
Efecto de la temperatura			X	X	X*	
Efecto de la condición reproductiva			X*	X*		
Interacción	X	X				X



**Figura 21.** Resumen de los principales resultados: **A)** número total de pies ambulacrales en contacto con la masa de juveniles, **B)** altura del disco de las hembras (mm), **C)** consumo de oxígeno de juveniles ( $\mu\text{mol}/\text{min}$ ) y **D)** costo metabólico ( $\mu\text{mol}/\text{g}\cdot\text{min}$ ) mostrando los porcentajes de aumento de las respuestas en hembras controles e incubantes de *A. antarctica*

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Comportamiento

El desplazamiento de las hembras se vió afectado por el aumento en la temperatura y el cambio en la condición reproductiva. Sin embargo, la variabilidad de los datos podría haber afectado el resultado. Las hembras controles se desplazaron un 17% menos que las hembras incubantes a 9°C, mientras que a 15°C, las hembras controles se desplazan un 19% y las hembras incubantes no lo hacen (0%). Se ha reportado que las hembras de *Anasterias antarctica* no se alimentan mientras incuban (a ninguna temperatura; Gil & Zaixso 2007), por lo que no necesitarían desplazarse para buscar alimento. Pero se sabe que existen otras especies de estrellas incubadoras, como *Anasterias rupicola* que sí se alimentan mientras lo hacen (Blankley & Branch 1984). Los resultados de este estudio demuestran que la masa de juveniles no representa un impedimento para el movimiento de las hembras a 9°C. Sin embargo, llama la atención que las hembras incubantes no se movilizan a 15°C. Es necesario un mayor número de réplicas para confirmar esta tendencia, pero se descarta que esto pueda deberse a que se haya superado el umbral de temperatura crítica (Zamora 2008), ya que se trabajó dentro de los límites de variación latitudinal de temperatura que registra esta especie (41°S - 55°S; Häussermann & Försterra 2009).

Otras conductas observadas en las hembras incubantes, como la altura del disco, y el contacto de los pies ambulacrales con los juveniles sugieren que estas actividades estarían vinculadas a la condición incubante, ya que no fueron exhibidas por hembras controles. La mayor elevación del disco en

hembras incubantes permite la constitución de una cámara incubatriz en donde son mantenidos los juveniles. Esta conducta también ha sido reportada en otras especies de asteroideos (Hendler & Franz 1982, Blankley & Branch 1984, Bosch & Slattery 1999, Gillespie & McClintock 2007, Gil & Zaixso 2008), aunque también existen otras formas de incubación. Algunas estrellas mantienen a sus embriones en sacos dentro del estómago cardíaco, entre las gónadas o dentro de ellas, otras lo hacen en la superficie aboral de la pared corporal e incluso algunas mantienen la masa de embriones bajo ellas, adherida al sustrato (Hendler & Franz 1982, Gillespie & McClintock 2007).

La elevación del disco, además, tiene una clara relación con el número de juveniles, sin presentar un riesgo para la pérdida de juveniles, por lo que esta conducta no supone un mayor costo para la hembra. No se encontraron reportes de pérdida de juveniles en relación a la altura del disco, sin embargo, la pérdida de juveniles ha sido reportada en varias especies de estrellas incubadoras a través del período de incubación y en relación al tamaño de la hembra, con pérdidas de un 58% y hasta un 100% en una especie de pepino de mar (Chia 1966, Bingham *et al.* 2004). La razón por la que en *A. antarctica* no se reportó pérdida de juveniles en relación a la altura del disco puede ser porque sólo se evaluaron hembras con juveniles en estado tardío, ya que como se dijo anteriormente, existen reportes de pérdida de juveniles en estrellas durante todo el período de incubación. La pérdida de juveniles ha sido reportada también en varias especies de braquiuros, por ser una consecuencia del batido abdominal (Brante *et al.* 2003). Además, esta relación positiva entre la altura del disco y el número de juveniles podría significar que en esta especie



la capacidad de incubar aumenta a medida que aumenta su tamaño. Esto podría tener que ver con que si las hembras incubantes tienen o no la capacidad de ventilar activamente a sus juveniles. De ser así estaría ocurriendo lo mismo que en las especies de crustáceos que presentan ventilación activa, lo que les permite tener una mayor cantidad de huevos ya que el oxígeno deja de ser una limitante para su desarrollo (Brante *et. al* 2003).

El movimiento de los pies ambulacrales es una actividad que parece tener relación con la condición reproductiva. Estos movimientos de los pies ambulacrales podrían cumplir un rol en la ventilación de la masa de juveniles, sin embargo no se monitoreó la disponibilidad de oxígeno al interior de la masa de juveniles, por lo que se desconoce si efectivamente existe una oxigenación de la cámara incubatriz. Una explicación alternativa es que la introducción de los pies ambulacrales en la masa de juveniles durante la incubación podría ser una conducta equivalente a la introducción de pereiópodos y quelas reportado para crustáceos, en donde esta conducta permite detectar algunos compuestos liberados por los juveniles cuando son sometidos a bajas concentraciones de oxígeno (Baeza & Fernández 2002). Los pies ambulacrales de las estrellas tienen células sensoriales que intervienen en la recepción de estímulos lumínicos, táctiles y químicos (Ruppert & Barnes 1996), por lo que es posible que puedan detectar cambios en las condiciones ambientales de la masa de embriones. Sin embargo, en la especie incubadora *Leptasterias hexactis* se ha descrito que los pies ambulacrales son responsables de eliminar la suciedad y los residuos que se adhieren a los embriones, además de mantener una corriente de agua, lo que asegura un ambiente uniforme, ventilando y

facilitando el desarrollo sincrónico de los embriones (Chia 1966). En la estrella *Henricia lisa* también se ha observado esta conducta (Mercier & Hamel 2008).

Es interesante que aunque los pies ambulacrales toman contacto con la masa de juveniles, a 15°C prácticamente todos los brazos de la hembra tienen pies ambulacrales en contacto con dicha masa (87%; Fig. 21A). En incubadores activos como los crustáceos decápodos, la frecuencia con la que elevan su cuerpo (“standing”), y el batido abdominal (“flapping”) se incrementan con la temperatura, ayudando a oxigenar la masa de huevos (Brante *et al.* 2003, Fernández *et al.* 2006). El aumento en un 37% de la altura del disco de las hembras incubantes a 15°C (Fig. 21B), podría permitir un mayor espaciamiento entre los juveniles que junto con el aumento en el movimiento de los pies ambulacrales contribuirían a incrementar el flujo de agua dentro de la cámara incubatriz para así mantener oxigenados y limpios a los juveniles. Esto sería equivalente a lo reportado para las estrellas *L. hexactis* y *H. lisa* (limpieza y ventilación; Chia 1966, Mercier & Hamel 2008) y para los crustáceos (ventilación; Brante *et al.* 2003). De igual forma, no debe descartarse el posible rol de los pies ambulacrales en la detección de cambios en las condiciones ambientales de la masa de juveniles. Claramente, este aumento de la actividad en hembras incubantes a mayores temperaturas sugiere mayores costos asociados.

## **6.2. Consumo de oxígeno de juveniles**

La provisión de oxígeno a la masa de embriones constituye una limitante para el cuidado parental en los invertebrados marinos (Baeza & Fernández

2002). Limitaciones en la disponibilidad de oxígeno han sido observadas en masas gelatinosas de embriones de moluscos y poliquetos (Hess 1993, Cohen & Strathmann 1996, Lardies & Fernández 2002, Moran & Woods 2007), así como en agregaciones de embriones en crustáceos (Baeza & Fernández 2002, Fernández *et al.* 2003). Esta limitación para la provisión de oxígeno parece estar influenciada por la temperatura (Brante *et al.* 2003) debido a (1) que la solubilidad de oxígeno disminuye con la temperatura (Lee & Strathmann 1998) y (2) el consumo de oxígeno de la masa de embriones o juveniles aumenta con la temperatura (Moran & Woods 2007). La demanda de oxígeno de los juveniles de *A. antarctica* aumentó al doble (49%; Fig. 21C) con un aumento en 6°C de la temperatura y está en línea con las tendencias reportadas para varios grupos de invertebrados (Hoegh-Guldberg & Pearse 1995, Brante *et al.* 2003, Moran & Woods 2007). Esto sugiere que a altas temperaturas, el desarrollo de los juveniles podría verse afectado si la difusión del oxígeno se viera limitada. La falta de oxígeno afecta además la densidad, forma, inversión y disposición de las masas de embriones (Strathmann & Chaffe 1984, Strathmann & Strathmann 1995, Lee & Strathmann 1998). Así, el oxígeno puede afectar el éxito de una camada influenciando la supervivencia de los embriones, ya sea porque se incrementa el tiempo en que estos permanecen expuestos a las amenazas del medio, o bien porque disminuye la calidad de los mismos (Lee & Strathmann 1998). Los resultados de este estudio no permiten concluir si los embriones de *A. antarctica* sufren cambios en la condición de oxígeno a las temperaturas experimentales analizadas, tampoco si los comportamientos que varían con la temperatura (elevación del disco, movimiento de los pies

ambulacrales) modifican las condiciones ambientales para el desarrollo. Sin embargo, esto ha sido observado en crustáceos en donde las hembras modifican su comportamiento (aumento del batido abdominal en decápodos y del movimiento de pleópodos en anfípodos) cuando los embriones son sometidos a bajas concentraciones de oxígeno (Dick *et al.* 1998, Baeza & Fernández 2002, Brante *et al.* 2003). Este estudio, cuyo objetivo fue evaluar el costo de los comportamientos de hembras incubantes a diferentes temperaturas, sugiere la necesidad de indagar en los mecanismos que relacionan cambios en los comportamientos con los beneficios directos para los embriones.

### **6.3. Costo metabólico de incubación**

Los costos metabólicos (medido como consumo de oxígeno) en *A. antarctica* están acorde con lo reportado para otras especies de asteroideos de similares características (temperaturas y peso corporal; Webster 1975). El costo de incubación puede aumentar dramáticamente durante el periodo de incubación debido a cambios en el comportamiento de las hembras según su condición reproductiva (Fernández *et al.* 2000). Los resultados de este estudio demuestran claramente que el costo metabólico de hembras incubantes es un 40% mayor que el de hembras controles (Fig. 21D). Se postula que el incremento en el costo metabólico de hembras incubantes se debe a cambios en la actividad de los pies ambulacrales para mantener limpios y ventilados a los juveniles. La posición que adopta la hembra para formar la cámara incubatriz (elevación del disco) también podría constituir un esfuerzo

importante ya que hay una contracción de varios músculos (Chia 1966), que se ve traducido en el aumento de los costos de incubación. Además de estos comportamientos, existen otros cambios conductuales en los asteroideos que incuban que suponen un incremento de estos costos, como el aumento en el riesgo de depredación al quedarse inmóviles mientras incuban, el cese de la alimentación, una mayor sensibilidad al sustrato, entre otros (Chia 1966, Bosch & Slattery 1999, Gillespie & McClintock 2007). Varias especies de invertebrados, con formas de cuidado parental tanto pasivas como activas, también presentan aumentos en los costos de incubación (Lee & Strathmann 1998, Bosch & Slattery 1999, Baeza & Fernández 2002, Gillespie & McClintock 2007).

El costo metabólico de incubación no se vió afectado por un aumento en la temperatura. En la Fig. 21 es posible observar que el cambio en los comportamientos con la temperatura (A, B) fue superior al cambio en los costos (D). Un aspecto del costo de incubación, no explorado en este estudio pero que debiera merecer atención es que varias especies de asteroideos, incluida *A. antarctica*, pueden pasar largos períodos de inanición debido a que se encuentran incubando en su zona oral y esto les impide la obtención de alimento (Bosh & Slattery 1999, Gil & Zaixso 2007). Este es un costo de incubación importante que hay que tener en cuenta ya que a menudo las estrellas pueden verse comprometidas al punto de tener que usar las reservas energéticas almacenadas en los ciegos pilóricos (Bosh & Slattery 1999). Quizás, evaluar el peso seco de los ciegos pilóricos de las hembras antes, durante y después del período de incubación puede ser un mejor estimador de

estos costos en asteroideos (Gil & Zaixso 2007). Este costo de incubación debido a la inanición (no evaluado en este estudio) puede ser el factor por el cual el aumento de temperatura no mostró un efecto significativo en el costo de incubación de las hembras, ya que se ha reportado que la temperatura afecta significativamente los costos de cuidado parental en especies de moluscos gasterópodos (Lee & Strathmann 1998, Lardies & Fernández 2002) y de crustáceos (Baeza & Fernández 2002, Brante *et. al* 2003).

En algunas especies de asteroideos como la estrella *Leptasterias epichlora*, se ha visto que hay una reducción del gasto de energía durante la incubación debido a que la tasa metabólica basal disminuye por los largos períodos de inanición. Además, se suma la ruptura de tejidos y posterior disminución de la masa corporal para cubrir las necesidades de mantenimiento de las hembras (Raymond *et al.* 2004). Estas adaptaciones permiten que los costos de incubación sean menores, lo que podría explicar por qué el cambio en los comportamientos con la temperatura no se ven reflejados en un aumento de los costos. Asimismo, se ha visto que tiempos de incubación más largos pueden ser costosos y desventajosos para las hembras de varias especies de invertebrados (Hess 1993, Brante *et al.* 2003, Gil & Zaixso 2007). Un ejemplo lo constituye la estrella *Anasterias minuta*, en la cual el tiempo de incubación dura hasta dos meses más en individuos que se encuentran a solo dos grados de latitud más al sur (Gil & Zaixso 2007). De esta forma, a mayores temperaturas los costos resultantes del cambio en las conductas pueden verse compensados por la disminución en los tiempos de desarrollo de los embriones, evitando así, que los costos de incubación aumenten con la temperatura.

#### 6.4. Patrones de historia de vida

Si bien el foco de esta tesis fue estudiar el comportamiento y los costos asociados a la incubación, los datos de historia de vida permiten contribuir al escaso conocimiento de la biología reproductiva de *A. antarctica*. Los análisis realizados sobre la historia de vida de esta especie muestran relaciones positivas entre el tamaño de las hembras (longitud y peso) y el peso y número de juveniles (Fig. 7AB, 8 y 9). La longitud promedio reportada para los juveniles en estado tardío de *A. antarctica* ( $3,54 \pm 0,3$  mm) es similar a lo reportado para los juveniles de *A. rupicola* (especie de similares características: reproducción, desarrollo, tamaño, distribución), que presenta una longitud promedio de 3,42 mm en estados tardíos de desarrollo (Blankley 1984).

Las observaciones realizadas a las masas de juveniles durante la separación y conteo de estos mostraron que los juveniles tienen un apéndice en la zona oral por el cual se unen a una masa membranosa que se encuentra al centro de la agregación. Esta característica ha sido descrita en otras estrellas incubadoras como *A. rupicola* (Blankley & Branch 1984), *Leptasterias tenera* y *Leptasterias groenlandica* (Hendler & Franz 1982). Se observó, además una sincronía en el desarrollo de los juveniles de *A. antarctica*. Sin embargo, estas observaciones no fueron evaluadas, por lo que constituyen una primera información al respecto. Es sabido que entre las agregaciones de embriones de varios crustáceos, moluscos y poliquetos se ha descrito un gradiente de difusión del oxígeno, en donde los embriones que están al centro reciben menos oxígeno que los de la periferia (Cohen & Strathmann 1996,

Fernández *et. al* 2003). Este gradiente produce una asincronía en el desarrollo entre los embriones del centro y de la periferia (Fernández *et al.* 2003) que no se observa en especies con formas de cuidado parental activo, como los crustáceos. Estas observaciones, entonces podrían validar el rol de los pies ambulacrales en la ventilación de la masa de juveniles de *A. antarctica*, al crear un ambiente homogéneo entre los juveniles, que permitiría su desarrollo sincrónico.

Finalmente, se puede decir que las hembras responderían conductualmente a la demanda de oxígeno de los juveniles, y esto generaría un costo metabólico mayor en hembras incubantes. Este costo podría asociarse al costo del cuidado parental. Sin embargo, aunque la temperatura tiene un efecto importante en varios comportamientos asociados a la incubación, estos cambios conductuales no se traducen en aumentos de costos metabólicos a mayores temperaturas. Al menos en esta especie no se puede relacionar el aumento temperatura-dependiente en los costos de incubación con la alta frecuencia de incubantes hacia altas latitudes.



## 7. RESUMEN Y CONCLUSIONES

1. Las hembras incubantes de *Anasterias antarctica* muestran comportamientos que no son exhibidos por hembras controles, como la elevación del disco respecto de la superficie de apoyo y el movimiento de los pies ambulacrales asociados a la masa de juveniles.
2. Los comportamientos mostrados por *A. antarctica* durante la incubación cambian con un aumento en la temperatura de 9°C a 15°C.
3. El consumo de oxígeno de los juveniles de *A. antarctica* aumenta con la temperatura.
4. El costo metabólico aumenta en hembras incubantes, pero no así con la temperatura en hembras de *A. antarctica*.
5. La temperatura tuvo un efecto importante en varios comportamientos asociados a la incubación (37% en altura de disco entre temperaturas, 87% en movimiento de pies ambulacrales) pero estos cambios conductuales no se traducen en un aumento del costo metabólico.

De acuerdo a lo anterior: (1) el comportamiento de incubación y el consumo de oxígeno de los juveniles de *A. antarctica* aumentan con la temperatura por lo que no se rechazan las hipótesis H1<sub>a</sub> y H2<sub>a</sub>, y (2) el costo metabólico asociado a la incubación no aumenta con la temperatura, lo cual rechaza la hipótesis H3<sub>a</sub> planteada inicialmente.

## 8. LITERATURA CITADA

**Alcock J. 2001.** Animal Behavior: an evolutionary approach, 596 pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

**Alves SL, AD Pereira & CR Ventura. 2002.** Sexual and asexual reproduction of *Coscinasterias tenuispina* (Echinodermata: Asteroidea) from Rio de Janeiro, Brazil. Marine Biology 140: 95-101.

**Antezana T. 1999.** Hydrographic features of Magellan and Fuegian inland passages and adjacent subantarctic waters. Scientia Marina 63(1): 23-34.

**Baeza JA & M Fernández. 2002.** Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): the relationship between female behaviour, embryo oxygen consumption, and the cost of brooding. Functional Ecology 16: 241-251.

**Barbieri MA, D Boré & V Catasti. 2001.** Aspectos generales sobre la estructura térmica superficial del mar, de la zona comprendida entre el Golfo de Penas y la boca occidental del Estrecho de Magallanes. Ciencia y Tecnología del Mar 24: 101-108.

**Blankley WO. 1984.** Ecology of the starfish *Anasterias rupicola* at Marion Island (Southern Ocean). Marine Ecology Progress Series 18: 131-137.

**Blankley WO & GM Branch. 1984.** Co-operative prey capture and unusual brooding habits of *Anasterias rupicola* (Verrill) (Asteroidea) at sub-Antarctic Marion Island. Marine Ecology Progress Series 20: 171-176.

**Bosch I. 1989.** Contrasting modes of reproduction in two antarctic asteroids of the genus *Porania*, with a description of unusual feeding and non-feeding larval types. The Biological Bulletin 177: 77-82.

**Bosch I & M Slattery. 1999.** Cost of extended brood protection in the Antarctic sea star, *Neosmilaster georgianus* (Echinodermata: Asteroidea). Marine Biology 134: 449-459.

**Brante A, S Cifuentes, HO Pörtner, W Arntz & M Fernández. 2004.** Latitudinal comparisons of reproductive traits in five Brachyuran species along the Chilean coast. Revista Chilena de Historia Natural 77: 15-27.

**Brante A, M Fernández, L Eckerle, F Mark, HO Pörtner & W Arntz. 2003.** Reproductive investment in the crab, *Cancer setosus*, along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. Marine Ecology Progress Series 251: 221-232.

**Brusca RC & GJ Brusca. 2005.** Invertebrados, 1005 pp. McGraw-Hill, Madrid.

**Byrne M. 2006.** Life history diversity and evolution in the Asterinidae. *Integrative and Comparative Biology* 46: 243–254.

**Carnevali C. 2006.** Regeneration in Echinoderms: repair, regrowth, cloning. *Information Systems Journal* 3: 64-76.

**Chaparro OR, VM Cubillos, YA Montiel, KA Paschke & JA Pechenik. 2008.** Embryonic encapsulation and maternal incubation: Requirements for survival of the early stages of the estuarine gastropod *Crepidatella dilatata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 365: 38-45.

**Chia F. 1966.** Brooding behavior of a six-rayed starfish, *Leptasterias hexactis*. *The Biological Bulletin* 130(3): 304-315.

**Clutton-Brock TH. 1991.** The evolution of parental care, 352 pp. Princeton University Press, New Jersey.

**Cohen C & R Strathmann. 1996.** Embryos at the edge of tolerance: effects of environment and structure of egg masses on supply of oxygen to embryos. *The Biological Bulletin* 190: 8-15.

**Dick JT, SE Faloon & RW Elwood. 1998.** Active brood care in an amphipod: influences of embryonic development, temperature and oxygen. *Animal Behaviour* 56: 663–672.

**Diesel R. 1989.** Parental care in an unusual environment: *Metopaulis depressus* (Decapoda: Grapsidae), a crab that lives in epiphytic bromeliads. *Animal Behaviour* 38: 561-575.

**Fernández M & A Brante. 2003.** Brood care in Brachyuran crabs: the effect of oxygen provision on reproductive costs. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 157-168.

**Fernández M, C Bock & HO Pörtner. 2000.** The cost of being a caring mother: the ignored factor in the reproduction of marine invertebrates. *Ecology Letters* 3: 478-494.

**Fernández M, LM Pardo & JA Baeza. 2002.** Patterns of oxygen supply in embryo masses of brachyuran crabs throughout development: the effect of oxygen availability and chemical cues in determining female brooding behavior. *Marine Ecology Progress Series* 245: 181-190.

**Fernández M, R Calderón, M Cifuentes & P Pappalardo. 2006.** Brooding behaviour and cost of brooding in small body size brachiuran crabs. *Marine Ecology Progress Series* 309: 213-220.

**Fernández M, N Ruiz-Tagle, S Cifuentes, HO Pörtner & W Arntz. 2003.** Oxygen dependent asynchrony of embryonic development in egg masses of

Brachyuran crabs. *Marine Biology* 142: 559-565.

**Fernández M, A Astorga, SA Navarrete, C Valdovino & PA Marquet. 2009.** Deconstructing latitudinal diversity patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters* 12: 601-611.

**Fleming PA, D Muller & PW Bateman. 2007.** Leave it all behind: a taxonomic perspective of autotomy in invertebrates. *Biological Reviews* 82: 481-510.

**Giese AC, JS Pearse & VB Pearse. 1991.** *Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. VI: Echinoderms and Lophophorates.* 808 pp., Boxwood Press, California.

**Gil DG & HE Zaixso. 2007.** The relationship between feeding and reproduction in *Anasterias minuta* (Asteroidea: Forcipulata). *Marine Biology Research* 3(4): 256-264.

**Gil DG & HE Zaixso. 2008.** Feeding ecology of the subantarctic sea star *Anasterias minuta* within tide pools in Patagonia, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 56: 311-328.

**Gillespie JM & JB McClintoc. 2007.** Brooding in echinoderms: How can modern experimental techniques add to our historical perspective? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 191-201.

**Gowaty P. 1996.** Field studies of parental care in birds: new data focus questions on variation among females. En: Parental Care: evolution, mechanisms and adaptive significance, 715 pp. Rosenblatt JS & CT Snowdon (eds). Academic Press, San Diego.

**Häussermann V & G Försterra. 2009.** Marine benthic fauna of Chilean Patagonia, 1000 pp. Nature in focus, Santiago de Chile.

**Hendler G & DR Franz. 1982.** The biology of a brooding seastar, *Leptasterias tenera*, in Block Island Sound. The Biological Bulletin 162: 273-289.

**Hess HC. 1993.** The evolution of the parental care in brooding spirorbid polychaetes: the effect of scaling constraints. The American Naturalist 141: 577-596.

**Hoegh-Guldberg O & JS Pearse. 1995.** Temperature, food availability, and the development of marine invertebrate larvae. American Zoologist 35(4): 415-425.

**Lardies MA & M Fernández. 2000.** Effect on oxygen availability in determining clutch size in *Acanthina mondon*. Marine Ecology Progress Series 239: 139-146.

**Lee C & R Strathmann. 1998.** Scaling of gelatinous clutches: Effects of sibling competition for oxygen on clutch size and parental investment per offspring. *The American Naturalist* 151: 293-310.

**Mercier A & J Hamel. 2008.** Depth-related shift in life history strategies of a brooding and broadcasting deep-sea asteroid. *Marine Biology* 156:205–223.

**Moran AL & HA Woods. 2007.** Oxygen in egg masses: Interactive effects of temperature, age, and egg-mass morphology on oxygen supply to embryos. *The Journal of Experimental Biology* 210: 722-731.

**Mutschke E. 2008.** Índice bibliográfico sobre diversidad acuática de Chile: Echinodermata. *Ciencia y Tecnología del Mar* 31(2): 155-166.

**Mutschke E & C Ríos. 2006.** Distribución espacial y abundancia relativa de equinodermos en el Estrecho de Magallanes, Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 29(1): 91-102.

**Pastor de Ward CT, T Rubilar, ME Díaz de Vivar, X González-Pisani, E Zarate, M Kroeck & E Morsan. 2007.** Reproductive biology of *Cosmasterias lurida* (Echinodermata: Asteroidea) an anthropogenically influenced substratum from Golfo Nuevo, Northern Patagonia (Argentina). *Marine Biology* 151: 205-217



**Pechenik JA. 2005.** Biology of the invertebrates, 590 pp. McGraw-Hill, Boston.

**Poulin E & JP Féral. 1996.** Why are there so many species of brooding Antarctic echinoids? *Evolution* 50: 820-830.

**Raymond J, JH Himmelman & HE Guderley. 2004.** Sex differences in biochemical composition, energy content and allocation to reproductive effort in the brooding sea star *Leptasterias polaris*. *Marine Ecology Progress Series* 283: 179-190.

**Rubilar T, C Pastor & E Díaz de Vivar. 2005a.** Timing of fission in the starfish *Allostichaster capensis* (Echinodermata: Asteroidea) in laboratory. *Revista de Biología Tropical* 53(3): 299-303.

**Rubilar T, C Pastor de Ward & ME Díaz de Vivar. 2005b.** Sexual and asexual reproduction of *Allostichaster capensis* (Echinodermata: Asteroidea) in Golfo Nuevo. *Marine Biology* 146: 1083-1090.

**Ruppert EE & RD Barnes. 1996.** *Zoología de los Invertebrados*, 1114 pp. McGraw-Hill, México D.F.

**Sokal RR & FJ Rohlf. 1981.** *Biometry*, 859 pp. W.H. Freeman & Company,

New York.

**Strathmann MF. 1987.** Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast: Data and methods for the study of eggs, embryos, and larvae, 670 pp. University of Washington press, Seattle.

**Strathmann R & M Strathmann. 1982.** The relationship between adult size and brooding in marine invertebrates. *The American Naturalist* 119: 91-101.

**Strathmann R & C Chaffee. 1984.** Constraints on egg masses. II. Effect of spacing, size, and number of eggs on ventilation of masses of embryos in jelly, adherent groups, or thin-walled capsules. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 84: 85-93.

**Strathmann R & M Strathmann. 1995.** Oxygen supply and limits on aggregation of embryos. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75: 413-428.

**Trumbo ST. 1996.** Parental care in invertebrates. En: Rosenblatt JS & CT Snowdon (eds). *Parental Care: Evolution, mechanisms and adaptive significance*, pp 3-51. Academic Press, San Diego.

**Vance RR. 1973.** On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *The American Naturalist* 107: 339-352.

**Webster SK. 1975.** Oxygen consumption in echinoderms from several geographical locations, with particular reference to the echinoidea. The Biological Bulletin 148:157-164

**Zamora L. 2008.** Temperatura crítica máxima y su efecto sobre la presión osmótica de *Patiria chilensis* (Lutken, 1859) (Echinodermata: Asteroidea) aclimatada a diferentes temperaturas. Tesis de grado para optar al título profesional de Biólogo Marino. Universidad de Valparaíso, Chile. 81 pp.