

Respuesta a la luz y conducta de asentamiento de larvas de *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa)

Responses to light and settlement behaviour of
Celleporella hyalina larvae (L.) (Bryozoa)

CLAUDIO C. RAMIREZ y JUAN M. CANCINO

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile,
Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

Las larvas lecitotróficas de *Celleporella hyalina* recién liberadas nadan en forma helicoidal hacia la luz. En esta fase fotopositiva se desplazan a una velocidad promedio de $1,48 \pm 0,70$ cm/min recorriendo 103 ± 72 cm en 73 ± 18 min. Sigue a esto una fase fotonegativa durante la cual recorren en promedio 207 ± 224 cm en 132 ± 100 min a una velocidad de $1,16 \pm 0,78$ cm/min. Al inicio de la fase fotopositiva las larvas nadan a una alta velocidad (3,5 cm/min), la que disminuye hasta valores menores a 1 cm/min hacia el final de esta fase. Al inicio de la fase fotonegativa la velocidad de natación aumenta nuevamente hasta alcanzar valores de 4,13 cm/min, para luego descender hasta un valor cero aproximadamente 4 h después de la liberación. Cuando se les ofrece sustrato para asentamiento, el máximo porcentaje de asentamiento larval (30%) ocurre 1,2 h después de la liberación, el cual coincide con el momento del cambio en la conducta larval desde la fase de respuesta fotopositiva a la fotonegativa.

El costo energético del nado larval, calculado mediante la Ley de Stoke, es de $8,0 \cdot 10^{-6}$ cal por larva para 4 horas de nado, sin considerar el gasto por consumo de oxígeno. Finalmente se discute el significado de esta conducta en un contexto ecofisiológico.

Palabras claves: Larva, Briozoo, conducta, asentamiento, costo de natación.

ABSTRACT

Recently released lecithotrophic larvae of *Celleporella hyalina* swim in a helicoidal manner towards light. During this protopositive stage they move at an average speed of 1.48 ± 0.70 cm/min, travelling an average distance of 103 ± 72 cm in 73 ± 18 min. Thereafter follows a photonegative stage during which a mean distance of 207 ± 224 cm is covered in 132 ± 100 min at a mean speed of 1.16 ± 0.78 cm/min. At the beginning of the photopositive stage the larvae swim at a high speed (3.5 cm/min), but at the end of this stage velocity drops to less than 1 cm/min. At the beginning of the photonegative phase the speed rises again, reaching an upper average of 4.13 cm/min as a maximum. Afterwards the speed declines, larvae becoming inactive approximately 4 h after release. When a substrate is offered, the maximum larval settlement (30%) takes place 1.2 h after release. This coincides with the change from photopositive to photonegative larval behaviour.

The energetic cost of 4 h swimming calculated from Stoke's law, was $8.0 \cdot 10^{-6}$ cal (without including the energetic cost of metabolism). The meaning of this finding is discussed here within an ecophysiological context.

Key words: Larvae, Bryozoa, behaviour, settlement, swimming cost.

INTRODUCCION

La mayoría de los invertebrados marinos sésiles poseen una etapa larvaria de vida libre y pelágica, que permite la dispersión (Barnes 1983). Esta etapa puede estar constituida por larvas que se alimentan durante la etapa de vida libre (larvas planctotróficas) y que, por lo general, permanecen largo tiempo en el plancton, o bien por un tipo de larva que no se alimenta durante la etapa de vida libre (larvas lecitotróficas) y que permanecen poco tiempo en el

plancton. En este último tipo de larvas la duración de la fase larval depende fundamentalmente de las reservas energéticas aportadas por el organismo parental (Thorson 1950). En general se ha descrito que las larvas durante el tiempo de permanencia en la columna de agua presentan respuestas conductuales a factores ambientales como la luz y la gravedad, y que en el momento del asentamiento seleccionan activamente el sustrato (Scheltema 1974, Cronin & Fordward 1986).

Las larvas lecitotróficas de aquellas especies que sólo ocupan hábitat restringidos tales como: algas o sitios libres de competidores, dadas las limitaciones energéticas han adquirido especializaciones que les permite seleccionar eficientemente el sustrato. Este es el caso de las larvas de *Celleporella hyalina* (L.), un briozoo incrustante cosmopolita que en Chile central habita principalmente en altas densidades al interior de los discos basales del alga *Macrocystis integrifolia* (Bory) (Orellana & Cancino 1991). En relación a la conducta de las larvas de *C. hyalina*, se ha descrito para poblaciones del hemisferio norte que en condiciones de laboratorio el asentamiento ocurre entre 1 a 4 h, después de la liberación de las larvas desde las cámaras de incubación de la colonia parental. Durante este tiempo las larvas cambian su conducta frente a la luz, pasando de una fase fotopositiva inicial a una fotonegativa final (Ryland 1960, Cancino & Hughes 1988). No existen antecedentes respecto a la velocidad del desplazamiento larval, ni a la distancia recorrida en cada fase. Tampoco se conoce la proporción de larvas asentadas en función del tiempo de natación, ni los costos energéticos asociados a la etapa de vida libre. Nuestro propósito es obtener esta información, con la cual será posible alcanzar un mayor conocimiento de los mecanismos conductuales que preceden al asentamiento larval y teorizar respecto a los gastos energéticos en que incurren las larvas de *C. hyalina*. Además por razones comparativas resulta de interés conocer si las larvas de la población de *C. hyalina* de las costas de Chile Central se comportan en forma similar a las de las costas británicas.

MATERIALES Y METODOS

Durante el verano de 1988 se recolectaron discos del alga *Macrocystis integrifolia* (Bory) con colonias reproductivas de *Celleporella hyalina*, los que fueron mantenidos por una semana en agua de mar circulante en la Estación Costera de Investigaciones Marinas de la Universidad Católica de Chile (ECIM), ubicada en la localidad de Las Cruces (33°31'S, 71°38'O). Para la

obtención de larvas las colonias fueron mantenidas en oscuridad por al menos 24 h y, posteriormente, transferidas a un acuario de vidrio sin circulación de agua e iluminadas para estimular la liberación de las larvas (Ryland 1960, Orellana & Cancino 1991).

Para observar la conducta de natación en respuesta a la luz, se trabajó con 10 larvas. Sólo se usó la primera larva obtenida en cada liberación, esto a fin de evitar el uso de larvas que hubieran nadado previamente por un tiempo desconocido. Posteriormente, cada larva fue colocada individualmente en un tubo de vidrio de 24 cm de largo y 1,5 cm de diámetro cerrado en ambos extremos y lleno con agua de mar filtrada a 0,5 μm . El tubo se colocó en posición horizontal, y externamente en ambos extremos a aproximadamente 15 cm se instaló una fuente de luz de 150 watt. Al estar encendida una de las luces se generaba una gradiente de iluminación que iba de 165-170 $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ en el extremo más iluminado a 45-50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ en el extremo más oscuro. Tan pronto como la larva fue puesta en el tubo se encendió una de las ampollitas y se observó si la larva respondía acercándose (fototactismo positivo) o alejándose (fototactismo negativo) de la fuente de luz. Independiente de la dirección de natación larval se procedió a apagar la luz que estaba encendida, y a encender la luz alternativa, tan pronto como la larva en observación alcanzaba el extremo del tubo. Por observación directa se registró el tiempo requerido por cada larva para alcanzar el extremo del tubo, llevándose un registro hasta que la larva cesó de nadar o se asentó en el interior del tubo. Estos experimentos fueron realizados en un rango de temperatura de 16° a 18°C, manteniendo la temperatura constante mediante circulación de agua en torno al tubo que contenía a la larva.

Para los experimentos relacionados con el asentamiento se utilizaron todas las larvas obtenidas en los primeros 30 min posteriores a la iluminación ($n = 156$). Las larvas obtenidas, cuyo número varió entre 17 y 32 para cinco réplicas, fueron colocadas en cápsulas petri de 3 cm de diámetro acondicionadas para asentamiento. El acondicio-

namiento consistió en dejar las placas por al menos una semana en agua de mar circulante, lo que según la literatura (Brancato & Woollacott 1982, Kitamura & Hirayama 1987, Orellana & Cancino 1991) es suficiente para obtener una película de diatomeas y bacterias que estimulan el asentamiento de larvas de briozoos. Las placas con sus larvas fueron mantenidas en oscuridad, pero iluminadas por un corto período cada 15 a 20 min con la finalidad de contabilizar el número de larvas asentadas. Esta determinación se realizó con ayuda de un microscopio binocular.

La velocidad de natación larval pudo ser calculada dividiendo las distancias recorridas por el tiempo empleado en ellas. Tres de las 10 larvas observadas mostraron una conducta frente a la luz casi idéntica, lo cual permitió calcular la velocidad y distancia de natación a intervalos regulares de 15 minutos, e hizo posible la aplicación de la ley de Stoke para estimar el gasto energético de la natación larval (Alexander 1983). Primeramente se calculó la fuerza necesaria para vencer la resistencia del medio (F_r), la que según Alexander (1983), para organismos de pequeño tamaño (menores a 1 mm) y números de Reynolds bajos, está definida como:

$$F_r = K n l v \quad (1)$$

donde K es una constante que depende de la forma del cuerpo en movimiento (3π para una esfera), n es la viscosidad del medio (0,001 para el agua de mar), l es el largo del organismo (igual al diámetro para una esfera, $1,4 \cdot 10^{-4}$ m para larvas de *C. hyalina*) y v es la velocidad de natación. Los valores de velocidades usados en la fórmula (1) corresponden al promedio de las velocidades alcanzadas cada 15 min por las tres larvas desde que ellas fueron liberadas hasta completar 4 h de natación. Para obtener una estimación del trabajo total realizado por las larvas, cada valor de F_r obtenido fue multiplicado por la distancia recorrida en el intervalo de tiempo y, posteriormente, todos los productos fueron sumados.

Para los análisis de correlación se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson.

Las comparaciones de medias entre tiempos de natación y distancias recorridas correspondientes a las fases fotopositivas y fotonegativas fueron realizados mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon para datos pareados (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

Las larvas recién liberadas de *Celleporella hyalina* nadaron siempre hacia la fuente de luz (respuesta fotopositiva), y mostraron un patrón de movimiento helicoidal. La natación fue continua, la mayor parte del tiempo, salvo detenciones esporádicas que duraron sólo algunos segundos. En promedio la fase fotopositiva tuvo una duración de 73 ± 18 min (Fig. 1). A esta fase fotopositiva sigue un corto período de transición en que las larvas nadan en círculo en torno a un punto; a continuación nadan evadiendo la fuente de luz (respuesta fotonegativa). Finalmente, las larvas dejan de responder a la luz y permanecen detenidas, asentándose en algunos casos. En promedio la duración de la fase fotonegativa fue de 132 ± 100 min (Fig. 1).

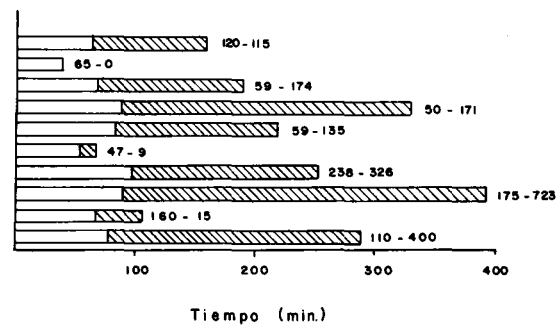


Fig. 1: Duración de la fase fotopositiva (área blanca) y fotonegativa (área sombreada) en 10 larvas de *Celleporella hyalina*, desde el momento de la liberación (0 min) hasta que ellas cesan de responder a la luz. Cada barra representa una larva. Los números a la derecha de las barras representan las distancias (cm) recorridas durante la fase fotopositiva y fotonegativa, respectivamente.

Duration of photopositive (white area) and photonegative (dashed area) stages on 10 larvae of *Celleporella hyalina*, from release (0 min) until they stopped responding to light. Each bar represent one larva. The figures besides each bar correspond to the distance covered (cm) during the photopositive and the photonegative stage respectively.

Durante las fase fotopositiva, el tiempo y la distancia nadada mostraron una correlación baja y no significativa ($r = 0,522$, $n = 10$, $p > 0,05$), en cambio, en la fase fotonegativa la correlación fue alta y significativa ($r = 0,868$, $n = 10$, $p < 0,05$). Esto indica que distancia y tiempo estuvieron sólo asociados en la fase fotonegativa.

El tiempo de natación en la fase fotonegativa fue significativamente mayor que durante la fase fotopositiva ($T_s = 8$, $p < 0,05$), en tanto que las distancias totales recorridas en ambas fases no fueron significativamente distintas ($T_s = 14$, $p > 0,05$). Relacionado a esto está el hecho que durante la fase fotonegativa el tiempo de natación y la distancia recorrida fue más variable entre las larvas que en la fase fotopositiva (Fig. 1). Esto se debe a que algunas larvas se asentaron al interior del tubo de experimentación muy pronto después del cambio de fototactismo.

En promedio, las larvas nadan a una velocidad de 1,48 cm/min, en la fase fotopositiva y de 1,16 cm/min en la fase fotonegativa, aunque esta diferencia no es significativamente distinta ($T_s = 21$, $p > 0,05$).

La velocidad registrada cada 15 min en tres larvas muestra que ésta no es constante en el tiempo (Fig. 2). La fase fotopositiva se inicia con una alta velocidad (3,5 cm/min), la que va disminuyendo hasta alcanzar valores cercanos a cero en el momento en que ocurre el cambio de respuesta a la luz. A los pocos minutos de iniciada la fase fotonegativa, las larvas aceleran alcanzando velocidades comparables a las más altas medidas en la fase fotopositiva (Fig. 2). Posteriormente, la velocidad disminuye hasta que la larva se detiene.

Utilizando los valores de velocidad de natación (Fig. 2) y la ecuación (1), la estimación del trabajo total realizado durante 4 h de natación es $3,3 \cdot 10^{-10}$ Joules, lo que expresado en unidades de energía es $8,0 \cdot 10^{-8}$ cal (1 Joule = 0,239 cal). Si suponemos una eficiencia de propulsión de un 1%, valor que es común en organismo de pequeño tamaño (Purcell, 1977), entonces el costo energético de la natación es de $8,0 \cdot 10^{-6}$ cal. Es importante mencionar que en estos cálculos no se incluye el costo

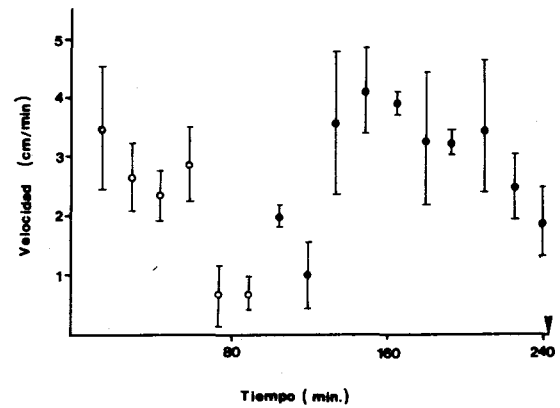


Fig. 2: Velocidad de desplazamiento larval en función del tiempo a partir de la liberación. Se grafican las velocidades de natación promedio para 3 larvas, a intervalos de 15 min hasta que dejan de responder a la luz (flecha). Los círculos abiertos indican la fase fotopositiva y los cerrados la fase fotonegativa. Las barras representan 1 error estándar.

Larval velocity in function of time from release. The dots represent the average speed of 3 larvae calculated at 15 min intervals. The arrow shows the time at which the larvae stopped responding to light. Open circles represent velocities within the photopositive stage while the closed ones to those in the photonegative phase. Lines are 1 standard deviation.

del metabolismo de mantención durante este intervalo de tiempo.

Algunos autores han señalado que las larvas de invertebrados marinos utilizan principalmente reservas lipídicas para efectos de natación (Lucas *et al.*, 1979). Por otro lado, sabemos que las larvas de *C. hyalina* al momento de ser liberadas poseen un equivalente energético de $5,93 \cdot 10^{-4}$ cal larvas⁻¹, provenientes de lípidos (Cancino, Orellana & Hughes, en prep.), por lo cual el gasto de natación equivaldría sólo a un 0,01% de las reservas lipídicas.

Existe una buena correspondencia entre cambio de conducta larval frente a la luz y el patrón de asentamiento larval. Se observó un máximo de asentamiento, que involucra al 30% de las larvas asentadas, aproximadamente 1,2 h después de colocar las larvas en las placas de asentamiento lo que coincide con el tiempo de paso de la fase fotopositiva a fotonegativa. Sin embargo, algunas larvas se asentaron hasta 5 h después del inicio del experimento (Fig. 3).

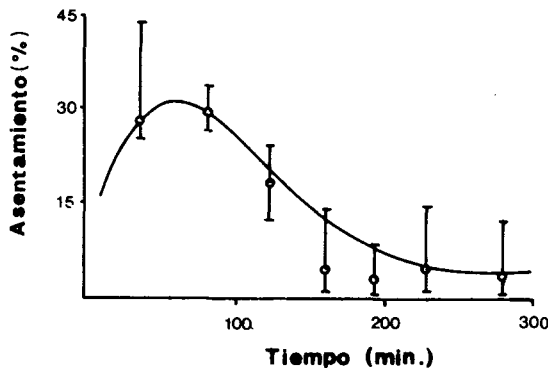


Fig. 3: Porcentaje de larvas asentadas medido a intervalos de 20 min en función del tiempo transcurrido desde la liberación larval. Se grafica el porcentaje promedio de asentamiento obtenido en cinco réplicas, con un total de 84 larvas. Las barras indican una desviación estándar, luego de una transformación angular.

Percentage of larval settlement at 20 min intervals in function on time after release. The dots represent the mean of five replicates with a total of 84 settled larvae. The lines are 1 standard deviation after angular transformation.

DISCUSION

Los resultados obtenidos muestran que las larvas de *Celleporella hyalina*, en agua de mar, sin movimiento, pueden nadar aproximadamente 103 cm en 73 min hacia la luz y 207 cm en 132 min, evadiéndola. Las velocidades promedio alcanzadas en movimiento activo son 1,48 y 1,16 cm/min, respectivamente. Estos valores de velocidad son más bajos que los obtenidos para otras especies de briozoos. Según Konstantinova (en Mileikovsky 1973), en condiciones experimentales, las larvas del género *Membranipora* registran una velocidad de natación entre 3,84-11,4 cm/min. Es claro que estas magnitudes probablemente no se producen tal cual en la naturaleza, en donde las larvas están a merced de las corrientes de agua desde que ellas son liberadas y, por lo tanto, podrían ser arrastradas por muchos metros. Olson (1985) observó directamente en terreno que las larvas lecitoróficas de *Didemnum molle*, una ascidia colonial, puede viajar 240 m por aproximadamente 2 h. Estas larvas pueden ser dispersadas a grandes distancias, debido al

efecto de las corrientes marinas. A pesar de ello, las larvas pueden controlar su posición en la columna de agua mediante respuestas conductuales (Mileikovsky 1973, Jackson 1986). Si bien no podemos extrapolar fácilmente a la naturaleza, estas dimensiones calculadas experimentalmente nos dan una idea de la mínima distancia que podrían desplazarse las larvas de *C. hyalina*.

La baja correlación entre tiempo de natación y distancia recorrida durante la fase fotopositiva sugiere que algunas larvas nadan más rápido que otras. Esto podría estar relacionado con diferencias en el estado de madurez de las larvas al momento de su liberación. En la fase fotonegativa la correlación entre tiempo de natación y distancia recorrida fue mayor, lo que sugiere una mayor similitud de respuesta entre las larvas una vez que se ha completado la fase fotopositiva.

Respecto al gasto energético de la natación larvaria destaca el hecho que éste es muy bajo (0,01%), en relación a la cantidad de reservas lipídicas. Esto nos hace pensar en la posibilidad de que las reservas lipídicas sean utilizadas en un mayor porcentaje en los eventos postasentamiento (e.j. metamorfosis, crecimiento, etc.). Son necesarios estudios posteriores que indaguen en la utilización de las reservas energéticas antes y después del asentamiento larval en *C. hyalina*.

Respecto del asentamiento se aprecia que en presencia de sustrato adecuado las larvas se asientan hasta poco más de 4 horas después de ser liberadas. Este es el mismo patrón descrito para las larvas de *C. hyalina* de las costas británicas (Ryland 1960, Cancino & Hughes 1988). De nuestros experimentos es interesante notar que el tiempo de mayor porcentaje de asentamiento (30%) coincide aproximadamente con el momento del cambio en el fototactismo (1,2 horas después de la liberación, ver Fig. 1), y con el tiempo al cual la velocidad de natación larval es menor (Fig. 2). Esto podría significar que en el momento en que las larvas dejan de nadar en dirección a la luz, su movilidad es baja y están competentes para asentarse. En la fase fotonegativa nuevamente se alcanzan altas veloci-

dades, lo que puede interpretarse como un estado de activa búsqueda de un sitio de baja intensidad lumínica y adecuado para asentamiento (Young & Chia 1987).

Para las larvas de *C. hyalina* en Gran Bretaña, Ryland (1960, 1974) demostró que un aumento en la temperatura acelera el cambio de conducta frente a la luz. También demostró que las larvas mantenidas en oscuridad por 2 h tienen una respuesta fotonegativa al ser iluminadas. Esto sugiere que los cambios conductuales podrían ser causados por expresiones de ritmos endógenos de actividad, o por cambios fisiológicos durante la ontogenia larval (Cronin & Fordward 1986, Young & Chia 1982). Nuestros resultados apoyarían esta última idea, ya que el cambio de conducta desde la fase fotopositiva a la fotonegativa ocurre a un tiempo relativamente constante en las larvas estudiadas (Fig. 1). Sin embargo, se requieren más experimentos de terreno y de laboratorio en los que se evalúen las respuestas conductuales frente a factores ambientales.

Se conoce que las larvas de *C. hyalina* mantenidas en agua sin movimiento logran asentarse hasta 30 horas después de su liberación, lo cual aumentaría la dispersión pero va en desmedro del éxito en el asentamiento y de la tasa de crecimiento colonial (Orellana & Cancino 1991). En agua en movimiento hay una pérdida paulatina de la capacidad para asentarse a partir de las 8 h después de la liberación; sin embargo, los efectos negativos en el crecimiento de la colonia se hacen sentir más tempranamente (Orellana & Cancino 1991). Los resultados de nuestro trabajo muestran que en presencia de sustrato adecuado el asentamiento larval ocurre dentro de 2-4 h después de la liberación. Los mecanismos conductuales probablemente garantizan un tiempo de natación reducido, evitando los efectos negativos de una fase de natación prolongada.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por los proyectos DIUC 98/88 y Fondecyt 0616/89. C.C. Ramírez es ayudante del Programa de Investigación (DIUC) de la Facultad de Ciencias Biológicas 89-91. Agradecemos la gentileza de

Pedro Fernández de la Reguera, por su apoyo en los análisis estadísticos. También agradecemos a René Durán, Doris Oliva, Mike Kaiser, Mauricio Muñoz y Clarisa Vial por la lectura crítica de los primeros manuscritos de este artículo.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER RM (1983) *Animal Mechanics*. Second edition. Blackwell Scientific.
- BARNES RN (1983) *Zoología de los invertebrados*. Editorial Interamericana. México.
- BRANCATO MS & RM WOOLLACOTT (1982) Effect of microbial films on settlement of bryozoan larvae (*Bugula simplex*, *B. stolonifera* and *B. turrita*). *Marine Biology*. 71: 51-56.
- CANCINO JM & RN HUGHES (1988) The zooidal polymorphism and astogeny of *Celleporella hyalina* (Bryozoa: Cheilostomata). *Journal of Zoology of London*. 215: 167-181.
- CRONIN TW & RB FORDWARD JR (1986) Vertical migration cycles of crabs larvae and their role in larval dispersal. *Bulletin of Marine Science*. 39 (2): 192-201.
- JACKSON GA (1986) Interaction of physical and biological processes in the settlement of planktonic larvae. *Bulletin of Marine Science* 39 (2): 202-212.
- KITAMURA H & K HIRAYAMA (1987) Effect of primary films on the settlement of larvae of Bryozoan *Bugula neritina*. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 53: 1377-1381.
- LUCAS M, G WALKER, DL HOLLAND & DJ CRISP (1979) An energy budget for the free-swimming and metamorphosing larvae of *Balanus balanoides* (Crustacea: Cirripedia). *Marine Biology* 55: 221-229.
- MILEIKOVSKY SA (1973) Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Marine Biology* 23: 11-17.
- OLSON RR (1985) The consequences of short-distance larval dispersal in a sessile marine invertebrate. *Ecology*. 66: 30-39.
- ORELLANA MC & JM CANCINO (1991) Effects of delaying larval settlement on metamorphosis and early colonial growth in *Celleporella hyalina* (Bryozoa: Cheilostomata). In: Bigey FP & JL d'Hont (eds) *Bryozoaires actuels et fossiles: Bryozoa living and fossil*. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles L'Ouest de la France. Mémoires Nantes (France)*: 309-316.
- PURCELL EM (1977) Life at low Reynolds number. *American Journal of Physics*. 45 (1): 3-11.
- RYLAND JS (1960) Experiments on the influence of light on behaviour of polyzoan larvae. *Journal of Experimental Biology*. 37: 783-800.
- RYLAND JS (1974) Behaviour, settlement and metamorphosis of bryozoan larvae: a review. *Thalassia Jugoslavica*. 10: 239-262.
- SCHELTEMA RS (1974) Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrate. *Thalassia Jugoslavica*. 10: 236-298.
- SOKAL RR & FJ ROHFL (1981) *Biometry*. Freeman Press. San Francisco.
- THORSON G (1950) Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* 25: 1-45.

YOUNG CM & FS CHIA (1982) Ontogeny of phototaxis during larval development of the sedentary polychaeta, *Serpula vermiculares* (L.). Biological Bulletin. 162: 457-468.

YOUNG CM & FS CHIA (1987) Abundance and distribution of pelagic larvae as influenced by preda-

tion, behaviour, and hydrographic factors. In: Giese AS, JS Pearse & VB Pearse (ed) Reproduction of Marine Invertebrates. Volumen IX. General Aspects: Seeking Unity in Diversity: 385-463. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, California.