

Desarrollo intracapsular del gastrópodo comestible *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778), en Chile*

Encapsulated development in the edible gastropod
Calyptraea (Trochita) trochiformis (Born, 1778), in Chile

JUAN I. CAÑETE¹ y RATTCLIFF P. AMBLER²

Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar,
Universidad Católica del Norte, Casilla 117, Coquimbo, Chile

¹ Dirección actual: Depto. Oceanología, Universidad de Concepción, Casilla 2407,
Concepción, Chile.

² Dirección actual: Servicio Nacional de Pesca, Tongoy, IV Región, Chile.

RESUMEN

Se presentan antecedentes sobre el desarrollo intracapsular y la frecuencia de ovoposición del mesogastrópodo marino de importancia comercial *Calyptraea (Trochita) trochiformis* a través de especímenes colectados en terreno y ejemplares mantenidos en laboratorio. Esta especie posee desarrollo directo y no se observaron huevos nutritivos. Existe una relación directa entre la longitud del gastrópodo y el número de embriones, número de cápsulas, tamaño de las cápsulas y número de embriones por ovipostura. Algunos parámetros utilizados para estimar la fecundidad son superiores respecto de otras especies de Calyptraeidae con desarrollo directo.

La frecuencia de ovoposición y la duración del desarrollo intracapsular se estudiaron entre mayo y noviembre de 1989, determinándose una duración de 51 días y la eclosión de juveniles con un tamaño de 1.100 μm . Se estimó que cada hembra puede potencialmente depositar 5 a 6 oviposturas al año. Las hembras desovaron sólo en la noche y eventualmente se observó un comportamiento abortivo. Se describen los estadios del desarrollo intracapsular.

Palabras claves: Desarrollo intracapsular, Calyptraeidae, Chile.

ABSTRACT

Field and laboratory observations on the encapsulated development and spawning frequency in the marine commercially important mesogastropod *Calyptraea (Trochita) trochiformis* are reported. The species has direct development and nutritive eggs were not found. Direct relationships between the length of the female and the embryos number, the egg-capsules size, and the embryos number per egg-masses were found, and some parameters to estimate female fecundity seem be the superior within species of Calyptraeidae with direct development.

Data on spawning frequency, size and time of encapsulated development were studied between may and november 1989. The mean time and size hatching were 51 days and 1,100 μm , respectively, estimating the production of 5 to 6 egg-masses per year. The individuals studied in the laboratory spawned only at night and abortive behaviour was observed. Stages of the encapsulated development are described.

Key words: Encapsulated development, Calyptraeidae, Chile.

INTRODUCCION

Los miembros de la familia Calyptraeidae se caracterizan por incubar sus embriones dentro de cápsulas, las cuales se localizan en el sustrato ubicado bajo la cavidad del manto de la hembra. Algunas especies producen numerosos huevos de pequeño tamaño que eclosionan como larvas veliger y completan su desarrollo durante la per-

manencia en el plancton. Otras especies producen un número reducido de huevos de gran tamaño que eclosionan como juveniles. Dentro de este último grupo existen especies cuyos embriones se diferencian por el método utilizado para nutrirse (Coe 1949, Gallardo 1977b, Hoagland 1986).

Existe abundante información sobre la biología reproductiva del género *Crepidula* y escasa información acerca de los miem-

* Trabajo presentado en el IV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile, 30 de septiembre al 4 de octubre de 1991.

bros del género *Calyptraea* (Hoagland 1986). En *Calyptraea* se ha observado la existencia de los dos tipos de estadios eclosionantes al culminar la incubación de embriones: eclosión de larvas veliger y eclosión de juveniles (Hoagland 1986).

*Calyptraea (Trochita) trochiformis*¹ (Born 1778) es un mesogastrópodo hermafrodita protándrico (Bolvarán 1981) perteneciente a la familia Calyptraeidae, conocido vulgarmente en el norte de Chile con el nombre de "chocha"; posee fecundación interna y la cópula se realiza manteniéndose el macho a cierta distancia de la hembra (Brown 1989). Su gran tamaño (se han detectado individuos de hasta 11 cm de diámetro y 250 g de peso total) ha motivado su explotación comercial por parte del sector pesquero artesanal localizado entre la II y IV regiones de Chile, habiéndose extraído hasta la fecha alrededor de 2.000 t (SERNAP 1985-1990). Su distribución geográfica se extiende desde Manta, Ecuador, hasta Valparaíso, Chile, habitando sustratos rocosos intermareales y submareales (Marincovich 1973, Villouta & Santelices 1984).

Los objetivos de este estudio son describir las cápsulas ovígeras y el tipo de eclosión, estimar la fecundidad y la duración del desarrollo intracapsular de *Calyptraea (Trochita) trochiformis* en condiciones de laboratorio y con material proveniente de una población submareal de bahía La Herradura, Coquimbo, Chile.

MATERIALES Y METODOS

Las muestras se obtuvieron en la bahía La Herradura (29°58'55"S, 71°22'20"W), Coquimbo, Chile, entre abril y agosto de 1987. Los ejemplares aún adheridos al sustrato rocoso fueron transportados al laboratorio, seleccionándose los individuos con una longitud anteroposterior de la concha superior a los 40 mm, ya que, según Bolvarán (1981), al alcanzar este tamaño adquieren la sexualidad femenina.

Se registraron los siguientes parámetros: longitud anteroposterior de la concha de la hembra, número de cápsulas por ovi-

postura, tamaño de las cápsulas y número y tamaño de embriones por cápsula. Las observaciones y mediciones se realizaron con un proyector de perfiles Nikon, tipo 210. Los esquemas de los embriones se realizaron con un microscopio estereoscópico y una cámara lúcida. Los estadios intracapsulares fueron fijados y preservados en formalina al 10%.

Para determinar la duración del desarrollo intracapsular y realizar un cronograma de los cambios experimentados por los embriones, el 15 de mayo de 1989 se colectaron y seleccionaron hembras que presentaban oviposturas en la cavidad del manto. Cada una de ellas se colocó sobre una placa de acrílico transparente de 625 cm². Las placas con las hembras ya adheridas se ubicaron horizontalmente en un estanque con 250 l de agua de mar filtrada a 1 μ , esterilizada con luz ultravioleta y con aireación permanente. El recambio de agua fue semanalmente. La alimentación de las hembras consistió en 2 l por día de *Isochrysis galbana* var *tahiti* (8×10^6 células/ml). Una vez que las hembras iniciaron la postura de cápsulas, los estadios encapsulados se observaron, cada dos días, con una lupa estereoscópica Nikon, invirtiendo las placas. Se registraron diariamente la temperatura y la salinidad del agua de mar. El experimento tuvo una duración de 7 meses (hasta noviembre de 1989).

La fecundidad de las hembras de *C. trochiformis* fue expresada como el número de embriones o larvas por ovipostura. El número se estimó para cada hembra multiplicando el número de cápsulas por ovipostura versus el número promedio de embriones o larvas existentes en 5 o 10 cápsulas de cada ovipostura elegidas al azar.

La significancia de los coeficientes de correlación obtenidos fueron evaluados a través de un análisis del valor Z, previa determinación del error estándar (Sokal & Rohlf 1969).

RESULTADOS

Cápsulas ovígeras

Las cápsulas ovígeras de *C. trochiformis* son transparentes y presentan una forma

¹ Se referirá como *C. trochiformis*.

triangular aplanada, con los vértices de similar longitud. Cada cápsula posee un pedúnculo laminar que mide 1 a 1,5 veces la longitud del cuerpo capsular (Fig. 1). Las cápsulas al ser depositadas sobre el sustrato son flácidas. En el interior de las cápsulas, además de los embriones, se observa un fluido claro con pequeñas células y gotas aceitosas. El fluido se hace más viscoso y denso a medida que se desarrollan los estadios posteriores al de larva veliger.

El tamaño de las cápsulas varió entre 2,9 y 6,4 mm de longitud (medido desde la zona del extremo distal del pedúnculo hasta la zona media del vértice distal), estableciéndose una relación lineal positiva significativa ($p < 0,05$) entre el tamaño de éstas y el tamaño de las hembras. La función de regresión que permite estimar la longitud de las cápsulas (Y) a partir de la longitud de las hembras (X) es:

$$Y = 1,39 + 0,06 X; r = 0,86.$$

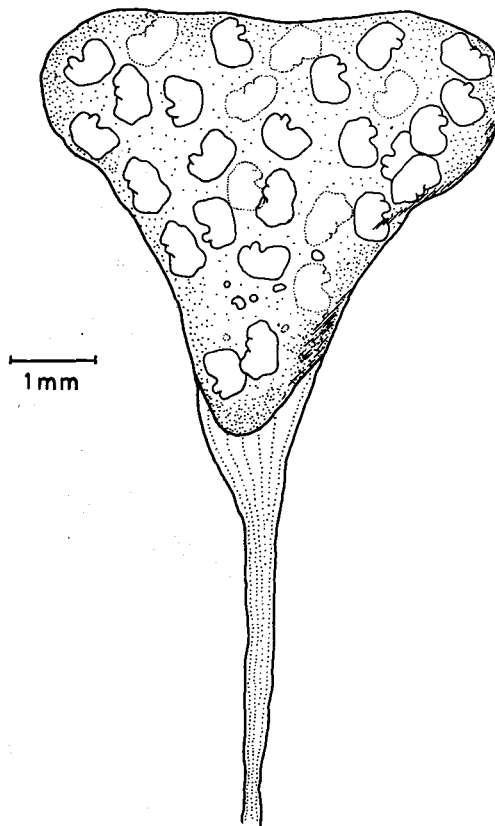


Fig. 1: *Calyptraea trochiformis*. Vista frontal de una cápsula ovígera con larvas en la fase preveliger. *Calyptraea trochiformis*. Frontal view of an egg-capsule with larvae in the preveliger stage.

Desarrollo intracapsular

La Fig. 2 muestra los diferentes estadios observados durante el desarrollo intracapsular de *C. trochiformis*. La cronografía correspondiente a la aparición de cada uno de estos estadios y su rango de tamaño se indican en la Tabla 1.

Los huevos (Fig. 2a, b) después de haber sido depositadas las cápsulas, son de color amarillo pálido, esféricos, y poseen un diámetro entre 420 y 470 μm ($\bar{x} \pm \text{DS}$: $460 \pm 14 \mu\text{m}$, $n = 250$). Se observó la liberación de 2 corpúsculos polares antes de iniciarse la primera segmentación (Fig. 2c, d), la que ocurrió después de 2 días de haber sido depositadas las cápsulas. Todos los huevos se desarrollan a la misma velocidad, la segmentación es de tipo espiral y todos los blastómeros poseen similar tamaño, al menos hasta adquirir el estadio de 16 células. Los huevos poseen gran abundancia de gránulos de vitelo, concentrado en el polo vegetal. No se observaron huevos nutricios. Los estadios de blástula y gástrula se iniciaron a los 8 y 14 días, respectivamente, después de la postura. La aparición de la mórula fue a los 11 días después de la postura y se prolongó por 2 a 3 días.

El estadio de larva trocófora se caracteriza por tener una forma cilíndrica a ovoidal, ser más larga que ancha, poseer una prototroca y un penacho apical de cilios, y presentan unas pequeñas zonas laterales ensanchadas correspondientes a los nefridios. Su longitud fluctuó entre 520 y 570 μm ($\bar{x} \pm \text{DS}$: $520,5 \pm 21,7 \mu\text{m}$, $n = 52$). Este estadio apareció a los 16 días después de haber sido depositadas las cápsulas y se prolongó por 2 días.

Entre los estadios de larvas trocófora y veliger se observaron estadios de variada morfología correspondientes a diferentes grados de desarrollo intermedio y que denominamos preveliger I, II y III, siguiendo la terminología de Gallardo (1977a, 1977b) (Fig. 2e, f, g). Ellos difieren en el grado de desarrollo alcanzado por los primordios y ciliación de los lóbulos del velo y presencia de la protoconcha. El rango de tamaño alcanzado por estos estadios fluctuó entre 550 y 680 μm , aparecieron alrededor de los 18 días después de la postu-

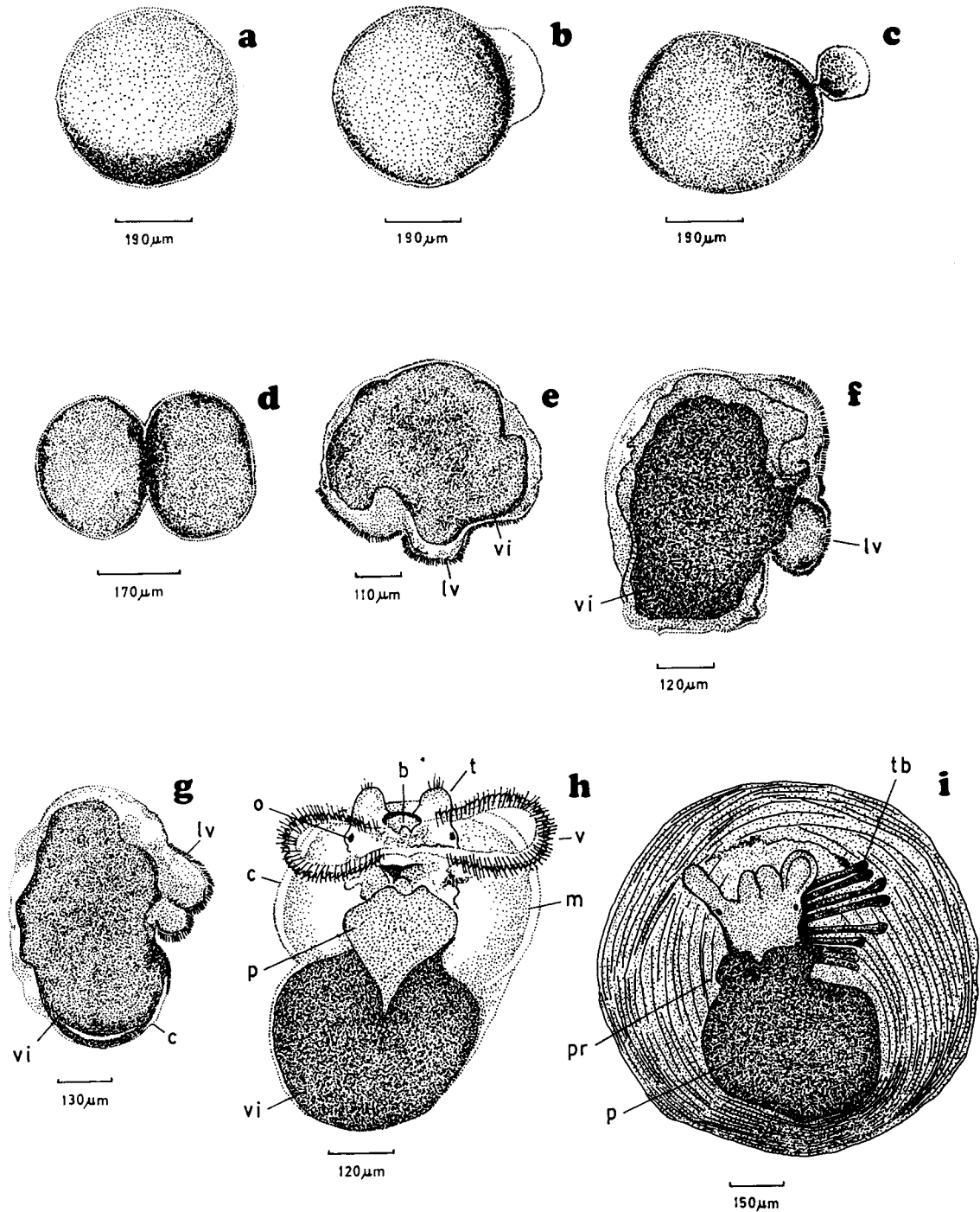


Fig. 2: Calyptraea trochiformis. Fases embrionarias y larvales observadas durante el desarrollo intracapsular. a) y b) Huevo; c) Huevo formando el primer corpúsculo polar; d) Estadio de 2 blastómeros; e) Preveliger I; f) Preveliger II; g) Preveliger III; h) Vista ventral, larva veliger; i) Vista ventral, juvenil eclosionado. b: boca; c: concha; fb: filamentos branquiales; lv: lóbulo del velo; m: manto; o: ocelo; p: pie; pr: propodio; t: tentáculo; v: velo; vi: vitelo.

Calyptraea trochiformis. Embryos and larvae observed during the encapsulated development. a) & b) Fertilized egg; c) Egg with first polar corpuscle; d) Two blastomeres stage; e) early veliger I; f) early veliger II; g) early veliger III; h) ventral view of a veliger; i) ventral view of a hatchling juvenile. b: mouth; c: shell; fb: branchiae arms; lv: velum lobe; m: mantle; o: ocelli; p: foot; pr: propodium; t: tentacle; v: velum; vi: yolk.

TABLA 1

Cronograma del desarrollo intracapsular de *Calyptraea trochiformis*.
Chronology of the encapsulated development of *Calyptraea trochiformis*.

Estadio	Rango de tamaño (μm)	Tiempo de formación del estadio (días)	Duración del estadio (días)
Huevo	420 - 470	0	2
2 blastómeros	450 - 500	2	2
4 blastómeros	450 - 510	3	3-4
8 blastómeros	430 - 510	5	2
Blástula	480 - 520	8	3
Gástrula	480 - 520	14,3 \pm 1,2	3
Trocófora	520 - 570	16,0 \pm 2,7	2
Preveliger	550 - 680	18,3 \pm 1,9	11
Veliger	680 - 830	27,1 \pm 1,7	11
Postveliger	840 - 1.100	38,1 \pm 1,4	12
Juvenil	1.100 - 1.320	51,1 \pm 1,0	-

ra de las cápsulas y su presencia se prolongó por 11 días.

La larva veliger (Fig. 2h) tiene un velo bilobulado, 2 pequeños ojos negros ubicados entre ambos lóbulos, 2 tentáculos cortos y entre ellos una boca circular, una protoconcha transparente y aplanada en el sentido dorsoventral y un pequeño pie carente de opérculo. El corazón y los metanefridios son funcionales. Se observa una gran abundancia de vitelo localizado en la zona interna correspondiente a la espira. El velo tiene un ancho de 700 μm y posee unas manchas pigmentarias de tonalidad violeta ubicadas en el margen externo. No se observó desarrollo de la musculatura asociada al velo. A medida que las larvas veliger se desarrollan, se incrementa el tamaño de los tentáculos y del pie y se reduce el tamaño de los lóbulos del velo; el margen anterior de la protoconcha experimenta un aplanamiento significativo en el sentido dorsoventral, adquiere una tonalidad dorada y aparecen manchas de tono pardo-violeta. El tamaño de las veliger fluctuó entre 680 y 830 μm ($\bar{x} \pm \text{DS}$: 780,8 \pm 45 μm , n = 130). Este estadio apareció a los 27 días después de haber sido depositadas las cápsulas y su presencia se prolongó por 11 días.

El estadio postveliger se caracteriza por la secreción de una teloconcha alrededor de la protoconcha, el desprendimiento y pér-

didada de los lóbulos del velo, el incremento de tamaño del pie y por la reducción significativa del vitelo. El tamaño máximo de este estadio fluctuó entre 840 y 1.100 μm ($\bar{x} \pm \text{DS}$: 955 \pm 38,9 μm , n = 136). La aparición de la fase postveliger fue a los 38 días después de la postura y se prolongó por 12 días.

El desarrollo intracapsular culminó con la eclosión simultánea de los juveniles, a través de una abertura amórfica realizada aparentemente por los juveniles en el vértice distal de las cápsulas (Fig. 1). Se observó una concha café-pálido, con 2 espiras, y midió entre 1.100 a 1.320 μm de longitud ($\bar{x} \pm \text{DS}$: 1.150 \pm 46,2 μm , n = 180). El tiempo promedio transcurrido desde la postura de las cápsulas hasta la eclosión de los juveniles fue de 51,1 \pm 1 días, con un rango entre 49 y 54 días.

Los juveniles (Fig. 2i) son muy móviles y se caracterizan por presentar un pie de forma circular. La rádula posee varias hileras de dientes, cada una conformada por 3 dientes triangulares, siendo los dos externos de mayor tamaño. Se contabilizó un número de 7 a 9 denticiones en los márgenes laterales. Se observaron entre 8 y 10 ramas branquiales ciliadas de diferente longitud. En este estadio aún permanece una pequeña porción de vitelo en la zona dorsal de las vísceras.

Fecundidad

La fecundidad de las hembras de *C. trochiformis* fue expresada como el número de embriones o larvas por ovipostura. Se observó una relación lineal positiva significativa entre el número de cápsulas y el número de embriones por hembra ($p < 0,05$). Además, las hembras de mayor tamaño produjeron más huevos. La producción total de huevos y cápsulas por ovipostura fluctuó entre 272 y 7.920, y entre 8 y 60, respectivamente. La Tabla 2 muestra los valores obtenidos en cada uno de estos parámetros. La Fig. 3 muestra los diagramas de dispersión de puntos para las relaciones entre la longitud de la concha de la hembra y número de cápsulas (Fig. 3a), el número de embriones por cápsula (Fig. 3b) y el número de embriones por ovipostura (Fig. 3c), con las respectivas funciones de regresión.

Ritmo de posturas

La Tabla 3 resume algunos antecedentes reproductivos obtenidos a partir de las hembras mantenidas en condiciones experimentales. Se incluyen datos acerca de la longitud de las hembras, tiempo en que se logró la adhesión de las hembras a las placas de acrílico, número de veces en que

depositaron cápsulas, número de abortos (desprendimiento de la ovipostura del sustrato ubicado bajo la cabeza de la hembra) y eclosiones exitosas, estadio de desarrollo en que ocurrió el aborto, duración del desarrollo intracapsular, tiempo transcurrido entre la eclosión de los juveniles y la siguiente postura de cápsulas y el número promedio de cápsulas depositadas por cada hembra durante el período de estudio.

La adherencia de las hembras a las placas de acrílico se logró en un promedio de $11,2 \pm 5,3$ días.

La postura de cápsulas ocurrió durante la noche, observándose entre 1 a 3 cápsulas a la primera noche y completándose el número entre la tercera y quinta noche. Durante este período el propodio adquiere un aspecto cuadrangular, ubicándose las cápsulas en dicha zona, específicamente bajo la cabeza.

Se registraron 19 oviposturas durante el período de estudio, observándose 9 eclosiones exitosas (47,4%) y 10 abortos (52,6%). De estos últimos, el 60% ocurrió en el estadio de larva veliger. Sólo una hembra no depositó cápsulas durante el período de estudio. La duración promedio del desarrollo intracapsular fue de $51 \pm 1,5$ días, con un rango promedio entre 49 y 54 días. El lapso promedio entre la eclosión de los juveniles y la siguiente

TABLA 2

Parámetros utilizados para estimar la fecundidad de las hembras de *Calyptraea trochiformis*.
Parameters used to estimate the female fecundity of *Calyptraea trochiformis*.

	N	Promedio	Desviación estándar	Rango	
				Mínimo	Máximo
1	52	50,31	12,46	29,4	85,9
2	52	38,06	11,51	8	60
3	42	4,38	0,86	2,9	6,4
4	51	48,08	22,31	17	132
5	51	1.942,33	1.355,50	272	7.920

N = Número de individuos analizados.

1. Longitud anteroposterior de la concha de la hembra (mm).
2. Número de cápsulas por ovipostura.
3. Tamaño de las cápsulas (mm).
4. Número de embriones por cápsula.
5. Número de embriones por ovipostura.

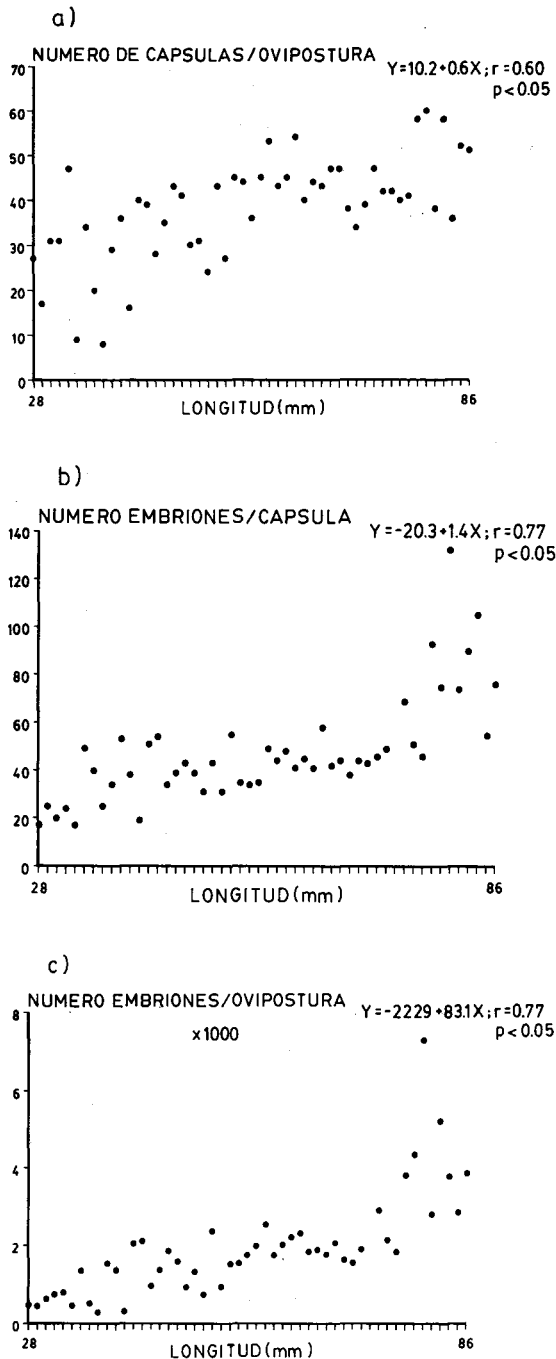


Fig. 3: *Calyptraea trochiformis*. Datos descriptores de la fecundidad en relación a la longitud de la concha de las hembras recolectadas en Bahía La Herradura, Coquimbo, Chile. a) Número cápsulas; b) número embriones; c) número embriones por ovipostura.

Calyptraea trochiformis. Data on fecundity in relation to shell length of brooding female collected in Herradura Bay, Coquimbo, Chile. a) Abundance of egg-capsules; b) abundance of embryos per egg-capsule; c) abundance of embryos per egg-mass.

postura de cápsulas fue de 9 ± 1 días. El número promedio de cápsulas depositadas tuvo un rango entre 37 y 78, existiendo una relación lineal positiva no significativa entre la longitud de las hembras y el número de cápsulas ($r = 0,21$; $p > 0,05$). La ecuación que permite estimar la abundancia de cápsulas (Y) de acuerdo al tamaño de las hembras (X) es: $Y = 40,85 + 0,18 X$.

DISCUSION

Cápsulas ovígeras

Las cápsulas ovígeras de *C. trochiformis* son similares a las descritas para otros miembros del género y de la familia, pese a presentar diferentes modalidades de eclosión y nutrición intracapsular, o diferente organización morfológica del aparato reproductor (Pilkington 1974, Gallardo 1977a, b, Hoagland 1986). Hoagland (1986) plantea que la forma triangular de las cápsulas ovígeras de los Calyptraeidae sería la estrategia mecánicamente más simple de conformar para una estructura no rígida pedunculada.

La morfología de las cápsulas ovígeras de *C. trochiformis* no difiere en gran medida de las descritas para otros caliptreidos. Esta particularidad se ha asociado a la ausencia de una glándula pedal en el propodio de la hembra, y cuya función es moldear y adherir el conjunto de cápsulas al sustrato (Hyman 1967, Hoagland 1986).

El tamaño de las cápsulas ovígeras de *C. trochiformis* es similar al de otros Calyptraeidae fluctuando la longitud del cuerpo capsular entre 3 y 6 mm (Hendler & Franz 1971, Gallardo 1977a, 1977b, Pilkington 1974).

Desarrollo intracapsular

De acuerdo a las características reproductivas de diferentes especies de la familia Calyptraeidae señaladas por Hoagland, el tamaño del huevo de *C. trochiformis* (460 μm) sería el más grande reportado para las especies hasta hoy conocidas, aproximándose al tamaño del huevo del *Crepidu-*

TABLA 3

Datos del desarrollo intracapsular de *Calyptrea trochiformis* en condiciones de laboratorio (Volumen del estanque: 250 l; Temperatura: $14,6 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$; Salinidad: 34,5 ppm; aireación permanente; alimentación diaria: *Isochrysis galbana* var *tahiti* a una concentración de 8×10^6 células/ml).

Experimental data on encapsulated development of *Calyptrea trochiformis* obtained under laboratory conditions (Tank of 250 L; Temperature of $14.6 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$; Salinity of 34.5 ppm; permanent aeration; daily food: *Isochrysis galbana* var. *tahiti* with a concentration of 8×10^6 cells/ml).

Hembra	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	78,9	5	1	1	0	b	50	12	37
2	56,9	7	3	0	3	—	52	10	52 \pm 9
3	49,5	7	2	1	1	b	49	8	39 \pm 8
4	89,0	15	3	2	1	a, b	53	8	47 \pm 13
5	71,2	9	3	1	2	b	50	7	42 \pm 10
6	55,0	12	1	1	0	c	54	9	69
7	80,7	—	—	—	—	—	—	—	—
8	92,7	18	1	1	0	a*	52	10	57
9	66,2	21	2	2	0	b, c	53	8	64 \pm 10
10	93,7	7	3	1	2	b	52	9	78 \pm 8

A. Longitud anteroposterior de la hembra (mm).

B. Tiempo (días) en que se logró la adherencia de las hembras a las placas.

C. Número de veces que cada hembra depositó cápsulas.

D. Número de abortos.

E. Número de eclosiones exitosas.

F. Fase larval en que ocurrió el aborto:

a: Preveliger; *en una oportunidad se observó a la hembra consumiendo a los embriones encapsulados. b: Veliger

c: Postveliger.

G. Duración promedio (días) del desarrollo intracapsular.

H. Tiempo promedio (días) entre la eclosión de los juveniles y la siguiente postura de cápsulas.

I. Número promedio de cápsulas por ovipostura (\pm = desviación estándar).

la adunca y *C. maculosa* (410 y 440 μm , respectivamente). Sin embargo, el tamaño de eclosión de los juveniles es aproximadamente similar al de otros Calyptraeidae que presentan huevos nutricios (*Crepidula dilatata* y *Calyptrea novazelandiae*) o que carecen de ellos (*Crepidula convexa* y *Crucibulum mareense*) (Hoagland 1986). Esto sugiere que el tamaño de eclosión para este conjunto de especies podría estar determinado genéticamente y que el tamaño del huevo no permitiría predecir el tamaño de eclosión.

Un análisis comparativo de los diferentes tipos de desarrollo intracapsular descritos para los miembros del género *Calyptrea* en cuanto al diámetro del huevo, la abundancia de embriones por cápsula, las modalidades de eclosión y de nutrición de los estadios encapsulados, permite distinguir 3 patrones definidos de ciclos de vida en las especies de *Calyptrea*:

a) bento-pelágico, observado en *C. conica* y *C. mamillaris* (Hoagland 1986). En estas especies se desarrolla una gran abundancia de larvas veliger planctotróficas originadas a partir de numerosos huevos cuyo diámetro no excede los 200 μm y son producidos por hembras de un tamaño inferior a 35 mm; b) holobentónico, observado en *C. novazelandiae* (Pilkington 1974). En esta especie la nutrición de los embriones es provista por un complemento de huevos nutricios, además eclosiona un número no calculado de juveniles cuya longitud varía entre 1.050 y 1.130 μm . Desafortunadamente, este autor no indica el tamaño de las hembras ni el diámetro de los huevos; c) holobentónico, pero a diferencia del caso anterior, la nutrición del embrión es aportada por las reservas energéticas del huevo y no por un complemento de huevos nutricios. *C. trochiformis* podría constituir un representante de este patrón de

ciclo de vida ya que su tamaño de eclosión excede de 1 mm y el tamaño máximo adquirido por la hembra puede alcanzar hasta 110 mm. Además, se caracteriza por una escasa cantidad de embriones por cápsula y por producir huevos de gran tamaño.

Apoya nuestra sugerencia el hecho de que las larvas veliger de *C. trochiformis* carezcan de aparato branquial y de una musculatura desarrollada en los lóbulos del velo, a diferencia de las larvas veliger de otras especies de caliptreidos que poseen desarrollo planctotrófico (Fretter 1972, Hyman 1967).

Dentro del conjunto de gastrópodos marinos explotados actualmente en Chile, a los cuales se les conoce la biología reproductiva. *C. trochiformis* sería el único con ciclo de vida holobentónico. En relación a lo anterior, sería extremadamente arriesgado mantener los esfuerzos de extracción hasta ahora aplicados sobre este recurso, ya que por las características del ciclo de vida (escasa dispersión y, por ende, adaptación a situaciones altamente localizadas) y el lento crecimiento de los individuos podría hacer lenta la recuperación de las poblaciones, y la pesquería no ser sustentable en el tiempo. Las estadísticas pesqueras tienden a demostrarlo; en 1986 se extrajeron alrededor de 1.900 toneladas; en cambio en 1990 sólo 2 toneladas (SER-NAP 1985-1990). Además hay que considerar que, junto con la extracción del individuo, los que son exclusivamente hembras, a raíz del hermafroditismo protándrico, se pierden las oviposturas incubadas.

Fecundidad

El número promedio de cápsulas por ovipostura en *C. trochiformis* (38) es claramente superior respecto de los conocidos para otros miembros del género (*C. conica*, 13-33; *C. chinensis*, 11-19; y *C. mammillaris*, 14-19) (Wyatt 1960, Hoagland, 1986) y esta cantidad es la mayor para los Calyptraeidae con desarrollo directo.

El número promedio de embriones por cápsula de *C. trochiformis* (49) también es el más alto registrado en las especies de la familia Calyptraeidae con desarrollo

directo (*Calyptraea chinensis* y *novaezelandiae*, 0-19 y 4-15, respectivamente; *Crepidula aculeata*, 6-35; *C. adunca*, 15-25; *C. cerithicola*, 5-14; *C. dilatata*, 18-24) (Wyatt 1960, Hoagland 1986). A pesar de que *C. trochiformis* posee desarrollo directo, la abundancia de embriones por cápsula está dentro del rango conocido para las especies del género *Calyptraea* que presentan desarrollo indirecto.

El número promedio de embriones por ovipostura en *C. trochiformis* (1942) es claramente superior respecto de lo conocido para otros miembros de la familia con desarrollo directo (*Crepidula aculeata*, 209; *C. adunca* y *C. convexa*, 180; *C. cerithicola*, 225; *C. dilatata*, 462; *C. maculosa*, 120; *C. navicula*, 128; y *C. philippiana*, 1) (Gallardo 1977a, 1977b, Hoagland 1986).

Las funciones de regresión que permiten estimar la fecundidad de *C. trochiformis* se ajustaron a una recta, de modo similar a la relación indicada por Gallardo (1977b) para *Crepidula dilatata*; sin embargo, las pendientes y los coeficientes de regresión en nuestro estudio son superiores. Estas diferencias podrían ser provocadas por la presencia de huevos nutricios en *C. dilatata*, lo que implicaría una mayor heterogeneidad en la abundancia de embriones, puesto que algunos van siendo consumidos por sus congéneres de mayor desarrollo. Otra causa podría ser el menor tamaño de muestra.

La fecundidad de los Calyptraeidae, en general, parece ser inferior respecto de los neogastrópodos, específicamente de los murícidos (Fretter 1984). Por ejemplo, *Concholepas concholepas* en una postura puede generar millones de larvas (Gallardo 1973, Castilla & Cancino 1976).

Ritmo de postura

De acuerdo al comportamiento reproductivo y a los datos de duración del desarrollo intracapsular de *C. trochiformis*, se estima que cada hembra puede reproducirse entre 5 y 6 veces por año, produciendo, de acuerdo al tamaño, entre 5.478 (hembra de 40 mm de longitud) y 44.148

embriones (hembra de 90 mm de longitud). Otros antecedentes indican que algunos Calyptraeidae se reproducen sólo en un lapso del año. Wyatt (1960) plantea que *C. chinensis* podría reproducirse sólo dos veces durante la estación reproductiva. Sin embargo, otros autores plantean que la reproducción podría ser continua durante todo el año como en el caso de *C. dilatata* (Gallardo 1977b).

Debido a que las hembras colectadas en terreno depositaron oviposturas durante 7 meses en ausencia de individuos de sexo masculino, se sugiere que esta especie podría presentar una gran capacidad para almacenar espermios activos por prolongados períodos de tiempo. Esta situación se ha confirmado manteniendo las observaciones sobre este grupo de hembras durante los 7 meses siguientes, presentándose aún la capacidad de generar oviposturas. Hendler & Franz (1971) señalan que la reducción de la abundancia de hembras con oviposturas en *C. convexa* podría deberse al agotamiento de los espermios acumulados en el receptáculo seminal, evento que ocurriría después de 2-3 meses. Coe (1942) menciona que *C. onyx* podría mantener espermios activos por más de un año, situación que podría ocurrir en *C. trochiformis*. Esta estrategia podría ser una respuesta a la sesilidad y a lo corto que es el período que cumplen los individuos como machos, que en algunos Calyptraeidae varía entre 6 y 24 meses (Wyatt 1960, Hendler & Franz 1971, Fretter 1984, Deslous-Paoli 1985).

Sin embargo, en la familia Calyptraeidae parece ser común la madurez gonadal continua durante el año (Calabrese & Rhodes 1974, Gallardo 1977b, Deslous-Paoli 1985). Nuestros resultados y los señalados por Cañete (1990) sobre el ciclo anual de reclutamiento de *C. trochiformis* confirman este hecho. Resultados obtenidos por Martínez (comunicación personal, 1990) sobre la composición bioquímica de la gónada de las hembras de esta misma especie, indican la existencia de una escasa variabilidad estacional en los niveles de lípidos, carbohidratos y proteínas, sugiriendo que existe una madurez sexual permanente en las hembras de *C.*

trochiformis. Thorson (1950) propone que esta situación sería un evento frecuente en las especies con desarrollo directo, ya que no dependen de los niveles de alimento existentes en el ambiente necesarios para el desarrollo larval porque la energía es aportada por el material de reserva del huevo, la albúmina y/o huevos nutricios.

La duración promedio del desarrollo intracapsular de *C. trochiformis* (51 días) es superior a la indicada por Wyatt (1960) para *C. chinensis*, el cual tiene una duración de 30 días. También lo es respecto de *C. convexa*, la cual presenta una duración de dos semanas (Hendler & Franz 1971). Sin embargo, al comparar con otros gastrópodos, como por ejemplo el neogastrópodo murícido *Concholepas concholepas*, el cual posee huevos cuyo tamaño es cercano a 180 μm y cuya duración intracapsular es de 30 días, el tiempo de desarrollo de *C. trochiformis* podría ser considerado corto. Respecto a otras especies con desarrollo directo, el tiempo de duración es corto, especialmente si se compara con los neogastrópodos *Nucella lapillus* (112 días; 10-14°C) y *Ocenebra erinacea* (84-91 días; 11-16°C) (Tabla 1 de Fretter 1984).

Las condiciones experimentales a que estuvieron sometidas las hembras podrían ser consideradas adecuadas, ya que no se registró mortalidad y ellas mantuvieron la capacidad de reproducirse. Los abortos registrados (45% del total de oviposturas) coincidieron con aumentos de temperatura y cortes de electricidad paralizándose el sistema de aireación del agua de mar contenida en el estanque experimental. La oxigenación del agua de mar parece ser importante para las hembras. Durante la mantención de la ovipostura bajo la cavidad del manto, la respiración y la alimentación de las hembras podría verse reducida por las interferencias ocasionadas a las branquias por la presencia de las cápsulas. Hoagland (1986) demostró experimentalmente la relación existente entre la presencia de la ovipostura y la disminución de los índices de consumo de oxígeno en hembras de *Crepidula fornicata*. El presente estudio es el primero en señalar un comportamiento de tipo abortivo en el género *Calyptraea*, aunque en *Crepidula* tal com-

portamiento ya ha sido descrito. Este es atribuido al alto costo energético que representa para la hembra la incubación, ya que la ovipostura interfiere con la alimentación y/o respiración (Hoagland 1986).

El inicio de la actividad reproductiva y la postura de cápsulas durante la noche parece ser un hecho común en los gastrópodos marinos (Giese 1959). Esta estrategia tendría la importancia de reducir la deprecación sobre las hembras desovantes y de las posturas (Underwood 1979). Castilla & Cancino (1976) describen este comportamiento en *C. concholepas*, estableciendo, además, que la duración de la evacuación de la ovipostura es cercana a 3 días, siendo similar al tiempo registrado en el presente estudio. Sin embargo, Wyatt (1960) sostiene que *C. chinensis* desovaría según las fases del ciclo lunar.

Generalmente se ha postulado que el tamaño de los gastrópodos marinos estaría estrechamente vinculado al tipo de desarrollo larval, observándose desarrollo directo en las especies de pequeño tamaño y desarrollo indirecto en las especies de mayor tamaño (Chia 1974, Spight 1976, Gallardo 1977b). Sin embargo, *C. trochiformis* parece no seguir esta regla. La "chocha" es el caliptreido de mayor tamaño descrito hasta hoy (ver Hoagland 1986) y posee desarrollo directo. La autora antes señalada sostiene que podría haber excepciones en zonas con alta productividad primaria, como las zonas de surgencias, y éste podría ser el caso, ya que bahía La Herradura posee una alta productividad primaria y altos niveles de micronutrientes, fenómeno que se ha asociado al ingreso de aguas subsuperficiales dentro de la bahía por efectos de surgencias (Alarcón 1975, Olivares 1988).

El hecho de que esta especie posea desarrollo directo, sea filtrador y sésil (Jørgensen 1966), y que tienda a congregarse, plantea buenas alternativas para desarrollar su cultivo; además, por las facilidades para mantenerla en condiciones de laboratorio podría ser sugerida como un buen material biológico para experimentación, como por ejemplo bioensayos.

Por último, los resultados tienden a confirmar nuestras observaciones acerca del

patrón reproductivo general de las especies que componen la comunidad de invertebrados incrustantes de bahía La Herradura, de la cual *C. trochiformis* es miembro, las que en su mayoría (70%) incuban parcial o totalmente a los embriones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Departamento de Acuicultura de la Universidad Católica del Norte (UCN) y al Dr. J.E. Illanes (UCN) por haber permitido desarrollar en sus dependencias el proyecto "Factibilidad de cultivo de *Calyptrea trochiformis* en bahía La Herradura, Coquimbo". También se agradece al Fondo de Desarrollo Productivo de CORFO y a la Corporación Industrial para el Desarrollo Regional (CIDERE IV Región) por haber otorgado el financiamiento y patrocinio, respectivamente, para ejecutar este estudio. Los autores agradecen los comentarios de un anónimo corrector.

LITERATURA CITADA

- ALARCON E (1976) Oceanographic conditions in coastal water of the Coquimbo zone. International Symposium on Upwelling. Universidad del Norte, Coquimbo, pp. 149-161.
- BOLVARAN M (1981) La inversión del sexo en la "chocha", *Calyptrea (Trochita) trochiformis* (Mollusca: Gastropoda) en Bahía La Herradura. Tesis Universidad de La Serena, 42 pp.
- BROWN D (1989) Conducta de apareamiento en *Calyptrea (Trochita) trochiformis* Born (Mollusca, Mesogastropoda). Revista Chilena de Historia Natural 62: 33-41.
- CALABRESE A & EW RHODES (1974) Culture of *Mulinia lateralis* and *Crepidula fornicata* embryos and larvae for studies of pollution effects. *Thalassia Jugoslavica* 10: 89-102.
- CANETE JI (1990) Ciclo anual de reclutamiento y crecimiento de juveniles de *Calyptrea trochiformis* (Born, 1778) (Gastropoda: Calyptraeidae) sobre placas artificiales suspendidas en Bahía La Herradura, Coquimbo. Archivos de Biología y Medicina Experimentales 23: R-262.
- CASTILLA JC & J CANCINO (1976) Spawning behaviour and egg capsules of *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae). *Marine Biology* 37: 255-263.
- CHIA FS (1974) Classification and adaptative significance of development patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugoslavica* 10: 121-130.
- COE WR (1942) The reproductive organs of the prosobranch mollusk *Crepidula onyx* and their transformation during the change from male to female phase. *Journal of Morphology* 70: 501-512.
- COE WR (1949) Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. *Journal of Morphology* 84: 383-400.
- DESLOUS-PAOLI J-M (1985) *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron: structure, dynamique et production d'une population. *Oceanologica Acta* 8: 453-460.
- FRETTER V (1972) Metamorphic changes in the velar musculature, head and shell of some prosobranch

- veligers. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 52: 161-177.
- FRETTER V (1984) Prosobranchs. In: "The Mollusca", AS Tompa, NH Verdonk & JAM van den Biggelaar (eds.). Academic Press, Vol. 7, pp. 1-45.
- GALLARDO CS (1973) Desarrollo intracapsular de *Concholepas concholepas* (Brugiere) (Gastropoda: Muricidae). *Publicaciones Ocasionales del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile*, 16: 3-16.
- GALLARDO CS (1977a) *Crepidula phillipiana* n. sp., nuevo gastrópodo Calyptraeidae de Chile con especial referencia al patrón de desarrollo. *Studies on neotropical Fauna and Environment* 12: 177-185.
- GALLARDO CS (1977b) Two modes of development in the morphospecies *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) from southern Chile. *Marine Biology* 39: 241-251.
- GIESE AC (1959) Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology* 21: 547-576.
- HENDLER G & DA FRANZ (1971) Population dynamics and life history of *Crepidula convexa* Say (Gastropoda: Prosobranchia) in Delaware Bay. *Biological Bulletin* 141: 514-526.
- HOAGLAND KE (1986) Patterns of encapsulation and brooding in the Calyptraeidae (Prosobranchia: Mesogastropoda). *American Malacological Bulletin* 4: 173-183.
- HYMAN LH (1967) The invertebrates. Mollusca. I. McGraw-Hill, New York, vol. 6, 792 pp.
- JÖRGENSEN CB (1966) The biology of suspension feeding. Pergamon Press, London, 375 pp.
- MARINCOVICH L Jr (1973) Intertidal mollusks of Iquique, Chile. *Natural History Museum, Los Angeles County Science, Bulletin* 16: 1-49.
- OLIVARES J (1988) Variación temporal de las condiciones oceanográficas en Bahía La Herradura de Guayacán (Chile). *Biota, Osorno, Chile*, 4: 89-106.
- PILKINGTON MC (1974) The eggs and hatchings stage of some New Zealand prosobranch molluscs. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 4: 411-431.
- SERNAP (1985-1990) Anuario estadístico de pesca. Servicio Nacional de Pesca Santiago, Chile.
- SOKAL R & FJ RHOLF (1969) *Biometry*. WH Freeman Co., San Francisco, 776 pp.
- SPIGHT TM (1976) Ecology of hatching size for marine snails. *Oecologia* 24: 283-294.
- THORSON G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* 25: 1-45.
- UNDERWOOD AJ (1979) The ecology of intertidal gastropods. *Advances in Marine Biology* 16: 111-210.
- VILLOUTA E & B SANTELICES (1984) Estructura de la comunidad submareal de *Lessonia* (Phaeophyta, Laminariales) en Chile norte y central. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 111-122.
- WYATT HV (1960) The reproduction, growth and distribution of *Calyptraea chinensis* (L.). *Journal of Animal Ecology* 30: 283-302.