

Desarrollo intracapsular y mecanismos de eclosión del caracol trumulco *Chorus giganteus* (Gastropoda: Muricidae), bajo condiciones de laboratorio

Encapsulated development and hatching mechanism of the trumulco snail *Chorus giganteus* (Gastropoda: Muricidae), under laboratory conditions

GERMAN E. LEIVA, JOSE E. MUÑOZ y JORGE M. NAVARRO

Instituto de Biología Marina, Universidad Austral de Chile,
Casilla 567 Valdivia, Chile

RESUMEN

Se estudió la conducta alimentaria y reproductiva en ejemplares de *Chorus giganteus* mantenidos en laboratorio a $12 \pm 0,5$ °C y $29 \pm 1\%$ de salinidad, provenientes de una población submareal existente en Bahía de San Juan ($39^{\circ}55'$ S, $73^{\circ}23'$ W). Las posturas obtenidas de los ejemplares aclimatados fueron utilizadas para describir los estadios del desarrollo intracapsular y los mecanismos de eclosión de los embriones. Los ejemplares adultos se alimentaron con diferentes especies de bivalvos. Se observaron conductas copulatorias esporádicas y se registraron 3 oviposturas de diferentes hembras en los 15 meses de duración del estudio. Se observó una relación directa entre el tamaño de la hembra y el largo de sus cápsulas. El desarrollo intracapsular duro 80 días, a una temperatura de 12 °C. Los embriones utilizaron huevos nutricios como fuente suplementaria de alimentación a partir del estadio de trocófora temprana. Se observó una gran variabilidad en el número de huevos nutricios consumidos por cada embrión entre y dentro de las cápsulas. Esto podría determinar el heterogéneo rango de tamaños que presentan las larvas al momento de la eclosión y explicaría la presencia de individuos deformes y no viables al momento de la eclosión. Las larvas, del tipo veliconcha, utilizaron dos mecanismos diferentes para eclosionar de las cápsulas. Las características reproductivas permiten clasificar a *Chorus giganteus* como una especie con desarrollo embrionario de tipo demersal, típico de murícidos que habitan aguas someras de fondo arenoso.

Palabras clave: reproducción, Murícidos, oviposturas, Gastrópodo.

ABSTRACT

Feeding and reproductive behaviour under laboratory conditions 12 ± 0.5 °C and $29 \pm 1\%$, were studied on individuals of the marine snail *Chorus giganteus*, collected from the San Juan Bay ($39^{\circ} 65' S$, $73^{\circ} 23' W$). The broods obtained from these individuals were used to describe the intracapsular development stages and the hatching mechanisms of embryos. The experimental individuals of *Chorus giganteus* were fed with different species of bivalves. Isolated copulatory behaviour was observed and three broods were registered, during the 15 months of study, corresponding to different females. Direct relationship between female size and length of the capsules was observed. The intracapsular development took 80 days at 12 °C and the embryos used nurse egg as food source during this period. High variability in the number of nurse eggs consumed by each embryo between and within capsules, was observed. This could be the high variation in larval hatching size and the significant number of deformed and no viable embryos hatched. Embryos hatched as veliconch larvae, which are characterized by a short period of free swimming before settlement. Two larval hatching mechanisms were identified. The characteristics of the intracapsular development and the hatching stage, allow to classify *Chorus giganteus* as a species with demersal embryonic development, characteristics of Muricids inhabiting shallow water with sandy bottoms.

Key words: reproduction, Muricids, broods, Gastropod.

INTRODUCCION

La familia Muricidae incluye especies marinas de fecundación interna que depositan sus huevos dentro de cápsulas bentónicas

donde los embriones se desarrollan parcial o completamente. Los patrones de desarrollo larval de esta familia son de tipo pelágico, demersal y directo, de acuerdo a la clasificación hecha por Mileikowsky (1971). La fácil

aclimatación de los murícidos en ambientes controlados, asociada a la baja mortalidad de embriones durante su desarrollo intracapsular, han convertido a este grupo en un interesante material de investigación para el estudio individual o comparado de aspectos biológicos, bioquímicos, fisiológicos, ecológicos y evolutivos relacionados con la reproducción (Fretter & Graham 1962, Spight 1976a, 1976b, 1977, Gallardo 1979, 1989, Pechenik 1979, 1982, 1983, Pechenik et al. 1984, Hawkins & Hutchinson 1988, Paschke 1992, Gallardo & González 1994). Sin embargo, la mayoría de estos estudios han sido realizados en especies del hemisferio norte, mientras que en el hemisferio sur en general, y en Chile en particular, el conocimiento de aspectos reproductivos en los murícidos es bastante limitado.

En Chile los murícidos no solamente tienen una importancia científica, pues un número importante de ellos es extraído y procesado para ser comercializados en mercados internacionales donde alcanzan elevados precios de venta. Sin embargo, la explotación sostenida de los bancos naturales, necesaria para satisfacer la demanda internacional de los últimos 20 años, ha generado una evidente disminución en las capturas anuales de varias especies pertenecientes a esta familia. Entre 1986 y 1996, los volúmenes de desembarques de las tres principales especies de murícidos extraídos (*Concholepas concholepas*, *Thais chocolata* y *Chorus giganteus*) han caído en su conjunto en un 75% (de 16.611 ton en 1986 a 4.276 ton en 1996), siendo *Chorus giganteus* la especie en que se observa una mayor disminución de sus capturas con una caída del 91,7% (de 1.998 ton en 1986, a 167 ton en 1996) (SERNAPESCA 1996).

El caracol "trumulco", *Chorus giganteus* habita ambientes costeros submareales entre Antofagasta y Valdivia (Osorio et al. 1979). Es una especie gonocórica de fecundación interna, cuyas poblaciones presentan gametos maduros durante la mayor parte del año, con desoves prolongados en las estaciones de primavera y otoño en las hem-

bras (Lépez 1981¹, Jaramillo 1985, Jaramillo y Garrido 1990). Los aspectos ecológicos de la reproducción son prácticamente desconocidos, asumiéndose por las características de sus oviposturas, un comportamiento gregario durante la oviposición (Gallardo 1981). Mediante el seguimiento del desarrollo de oviposturas provenientes del ambiente natural, Gallardo (op. cit.) postula que los embriones consumirían huevos nutritivos, e identifica el estadio de eclosión como el de una larva del tipo veliconcha, muy desarrollada, que permanecería por un corto período en la columna de agua antes de asentarse.

Estos antecedentes, aunque limitados, sugieren que el trumulco sería una especie en la que es posible la obtención masiva de juveniles en "hatchery". En efecto, las experiencias realizadas en *Concholepas concholepas* con este fin (Disalvo 1988), han demostrado que la fase larval de vida libre es la etapa más crítica del ciclo reproductivo y la que limita la producción de juveniles en cautiverio. El corto período de desarrollo larval facilitaría entonces el manejo y la producción masiva de juveniles en laboratorio, en contraposición a lo observado en *Concholepas concholepas*.

Profundizar los conocimientos del ciclo de vida en este caracol marino adquiere entonces una doble relevancia; por un lado, conocer, comprender y relacionar los patrones de desarrollo embrionario y autoecología de esta especie con el de otros murícidos; y por otro, proporcionar los conocimientos básicos para potenciar su manejo racional y/o desarrollar técnicas para su cultivo en el futuro.

El presente trabajo utiliza posturas de *Chorus giganteus* obtenidas a partir de la aclimatación en laboratorio de ejemplares adultos provenientes de una población natural de la Bahía de San Juan, Valdivia,

¹ "Ciclo reproductivo y fecundidad del caracol *Rapana Chorus giganteus*". Informe final proyecto N° 30.807 convenio Universidad de Concepción y Subsecretaría de Pesca.

para describir los diferentes estadios del desarrollo embrionario y los mecanismos de eclosión utilizados por los embriones de esta especie.

MATERIALES Y METODOS

Mantenion de reproductores

En los meses de noviembre y diciembre de 1992, y febrero, marzo, septiembre y octubre de 1993, se recolectaron ejemplares de *Chorus giganteus*, mayores a 7 cm de longitud total, en la zona submareal de la Bahía de San Juan (39°55' S, 73°23' W), Valdivia.

Los ejemplares seleccionados se trasladaron al Instituto de Biología Marina, donde fueron medidos (longitud umbo al diente), sexados (Castilla 1974), marcados y distribuidos en estanques de acondicionamiento de 50 l y 300 l, con una densidad de 20 individuos por m², y en una proporción de 1:1 entre machos y hembras. El agua de mar, sin tratamiento previo, se recambió quincenalmente. La temperatura se mantuvo a 12 ± 0,5 °C, y la salinidad fluctuó de 28 a 31‰.

Los caracoles fueron alimentados ad libitum con 4 especies de bivalvos: *Mytilus chilensis*, *Venus antiqua*, *Mesodesma donacium* y *Tagelus dombeii*, retirándose cada 3 días desde los estanques las conchas vacías y los restos de alimento no consumidos.

Para describir el desove se trasladó una hembra, que recién comenzaba a ovipositar, a un acuario de paredes transparentes donde se registró este proceso.

Desarrollo intracapsular y eclosión

En la descripción del desarrollo intracapsular se utilizaron posturas de hembras aclimatadas en laboratorio, las cuales fueron trasladadas a un sistema cerrado de circulación de agua de mar, purificada a través de un set de filtros de grava, algodón sintético y carbón activo, y esterilizada en una cámara provista de luz ultravioleta

tipo C generada por tubos Philips TUV 40W/G40 T12 (Fig. 1).

La temperatura y salinidad fueron las mismas utilizadas en el mantenimiento de los reproductores. Antes de introducirse en los estanques del sistema, las cápsulas se sometieron a un baño de verde de malaquita, a 2 ppm de concentración, por un período de 20 minutos para eliminar posibles microorganismos adosados a las paredes capsulares. Se retiraron cápsulas todos los días en el inicio del experimento, y cada 2 o 3 días posteriormente, para ser examinadas bajo una lupa WILD M8. Luego de revisar por transparencia la actividad de los embriones, estos eran removidos de las cápsulas para contar, medir y describir los diferentes estadios del desarrollo intracapsular. Terminado este proceso se procedía a fijar los embriones utilizando una solución de formalina al 5% diluída en agua de mar. El criterio utilizado para definir los concep-

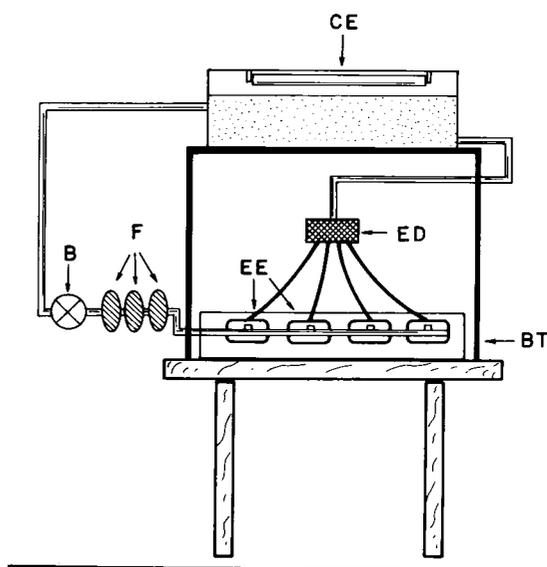


Fig. 1: Sistema de agua de mar para la mantención de cápsulas de *Chorus giganteus* en el laboratorio. B: bomba de circulación; BT: batea de termorregulación; CE: cámara de esterilización; ED: estanque de distribución; EE: estanque de experimentación; F: filtros.

Sea water system to maintain the broods of *Chorus giganteus*. B: circulation pump; BT: temperate regulated tank; CE: sterilization tank; ED: distribution tank; EE: experimental tanks; F: filters.

tos de embrión y larva es el entregado por Giese & Pearse (1974), quienes proponen que los individuos sean considerados como "embriones" hasta el momento de la eclosión, después de lo cual se pasarían a denominar "larvas".

Para observar los mecanismos de eclosión en los embriones de *Chorus giganteus*, se utilizaron cápsulas obtenidas en laboratorio junto con cápsulas recolectadas del ambiente natural.

RESULTADOS

Mantenición de reproductores

Chorus giganteus se alimenta presionando con su pie las conchas de sus presas hasta abrirlas lo suficiente para introducir su larga y delgada probosis. Esta secretaría algún tipo de ácido o exoenzima que predigiere las partes blandas del bivalvo, después de lo cual son absorbidas por el caracol. Los caracoles de mayor tamaño son capaces de romper las valvas de presas con conchas delgadas, como *Mesodesma donacium* y *Tagelus dombeii*, al presionarlas con su pie, haciendo más rápido el proceso de ingestión. En aquellas especies de bivalvos que presentaban mayores dificultades para ser abiertos (*Mytilus chilensis* y *Venus anti-*

qua) se apreció una preferencia por consumir ejemplares de rangos de tamaño intermedio, de 3,5 a 5,0 cm de longitud.

Se observó actividad copulatoria esporádicamente, involucrando a una sola pareja a la vez. Durante la cópula macho y hembra se desplazan hasta colocarse uno frente al otro a una corta distancia. El macho distiende ampliamente su pene hasta alcanzar y penetrar el poro genital de la hembra ubicado en la zona frontal derecha del cuerpo, por sobre la cabeza.

Durante el período de mantención de los ejemplares adultos se produjeron 3 oviposturas, todas de hembras diferentes. Dos generaron cápsulas en cuyo interior se desarrollaron embriones. En la tercera ningún huevo de las 25 cápsulas alcanzó la fase de segmentación. Dos colocaron sus posturas sobre sustrato duro primario (paredes de los estanques), mientras que la tercera utilizó la concha de otro ejemplar para ovipositar. Se observó una relación directa entre el largo de las hembras y el tamaño de las cápsulas (Tabla 1). El inicio de la oviposición en dos casos ocurrió en la noche y en el otro durante el día. El tiempo de oviposición varió en relación al número de cápsulas colocadas por cada ejemplar, llevándose a cabo este proceso en forma continua e ininterrumpida. El tiempo promedio para completar la oviposición de cada cápsula fue de 40 minutos.

TABLA 1

Chorus giganteus: Características principales de las oviposturas obtenidas durante los experimentos de laboratorio

Chorus giganteus: Main characteristics of the broods obtained during the laboratory experiments

Hembra	Longitud umbo al diente (mm)	Fecha de postura	Tamaño prom. de cápsulas	Número de cáps. por postura
H1	50,2	14/01/93	14,3	53
H2(*)	59,3	16/01/93	16,7	25
H3	56,0	17/11/93	16,0	34

(*) Ovipostura de cápsulas abortivas.

(*) Brood with abortive capsules

Las cápsulas, luego de ser moldeadas por el pie de la hembra, iban siendo inmediatamente adheridas al sustrato por su pedúnculo.

Desarrollo intracapsular

a) Cápsulas ovígeras

En las cápsulas ovígeras de *Chorus giganteus* se pueden reconocer externamente tres estructuras claramente diferenciadas. El pedúnculo, un fino y resistente filamento de color amarillo pálido unido en su base a un pequeño disco de fijación, que mantiene las cápsulas sólidamente adheridas al sustrato. El cuerpo capsular, estructura semitransparente de forma lanceolada y ligeramente curvada con rasgos de color y resistencia muy similares al pedúnculo, en el que destacan dos suturas longitudinales que lo dividen en dos mitades simétricas (izquierda y derecha). En su interior se desarrollan los huevos suspendidos dentro del albumen o fluido intracapsular (FIC), rodeados por una fina membrana transparente que los envuelve. El extremo apical del cuerpo capsular presenta un orificio de un 1 mm de diámetro aproximado, que se encuentra sellado durante todo el proceso de desarrollo intracapsular por un tapón de carácter mucoso, conocido como opérculo. El opérculo, de un color blanco opaco, presenta una sutura longitudinal similar a la observada en el cuerpo capsular. A medida que se acerca el momento de la eclosión, este pierde su dureza y consistencia, lo que facilitaría la salida de los embriones desde el interior de la cápsula.

b) Desarrollo intracapsular

Los huevos tienen un color crema amarillento, con un diámetro inicial que va de los 210 hasta los 270 μm . El líquido intracapsular que los envuelve es ligeramente opaco y de gran viscosidad, permitiendo que estos permanezcan sin experimentar cambios bruscos de posición, aunque el cuerpo capsular esté sometido a fuertes movimientos. A las 24 horas de producida la oviposi-

ción se aprecia el desprendimiento del lóbulo polar en la mayoría de los huevos. El tamaño de este cuerpo es de aproximadamente 80 μm de diámetro. Transcurridas las primeras 72 horas de desarrollo se pueden observar las primeras etapas de la segmentación (Fig 2, A). Esta es marcadamente desigual, dando origen a una macrómera de gran tamaño, probablemente la macrómera 4D (Fretter & Graham 1962), en cuyo interior se encuentran las reservas de vitelo del embrión. Sobre esta macrómera comienza a formarse la corona de micrómeras que puede ser apreciada con claridad a partir del quinto día de desarrollo intracapsular (Fig. 2, B).

Completado el décimo día del desarrollo se observa una segmentación anormal de la macrómera 4D en la mayoría de las cápsulas, en un porcentaje que no supera el 8 % de los huevos, deteniéndose su desarrollo en este estadio. Desde el día 15 y hasta el día 20 se puede apreciar la formación del estadio de trocófora temprana, el cual sólo es alcanzado por un 10 a un 15% del total de huevos incluidos en cada cápsula. Las micrómeras ya han envuelto a las macrómeras por crecimiento epibólico, formando una esfera sólida conocida como mórula. Esta experimenta un ligero alargamiento en su eje anteroposterior, y desarrolla la corona de cilios apicales y circumorales que caracterizan este estadio. En la zona media lateral y en posición antagónica se destacan los riñones larvales, que hacen manifiesta la simetría bilateral del embrión en este estadio. Entre el día 21 y el día 25 los embriones comienzan a ingerir los huevos nutricios (huevos que detuvieron su segmentación tempranamente, o experimentaron una segmentación anormal). Los embriones inician el proceso de ingestión con un tamaño no superior a los 330 μm de largo (eje antero posterior). Los huevos son consumidos íntegramente, gracias a la gran elasticidad de la boca y esófago de las trocóforas. El número de huevos consumidos por cada embrión es altamente variable (8 como promedio), observándose embriones con hasta 15 huevos ingeridos, mientras un importante porcentaje de ellos (hasta un 22% en algunas cápsulas) no

alcanzó a consumir ninguno. Como consecuencia de esto, a partir de esta etapa y hasta su eclosión los embriones presentaron tamaños muy heterogéneos. Así, los individuos que consumieron huevos nutricios presentaban un tamaño de $934 \pm 65 \mu\text{m}$ ($n = 80$), mientras aquellos que no lo hicieron alcanzaron un tamaño de $475 \pm 91 \mu\text{m}$ ($n = 47$). El período de ingestión es corto, consumiéndose en un lapso no superior a los 5 días todos los huevos nutricios de las cápsulas. Producto de este consumo acelerado, los embriones adquieren la apariencia de sacos llenos de hue-

vos (Fig. 2, C), con lo cual pierden su movilidad, y permanecen en estado de reposo durante un prolongado período de tiempo. En forma sincrónica al inicio de la ingestión se observó un notorio cambio en las propiedades del FIC, que se torna transparente y pierde en gran parte su viscosidad inicial, otorgándole una mayor libertad de movimiento a los embriones, que se desplazan activamente por medio de sus cilios. A su vez, los huevos nutricios experimentan un proceso de aglutinamiento, que podría estar facilitando la actividad de ingestión de los embriones.

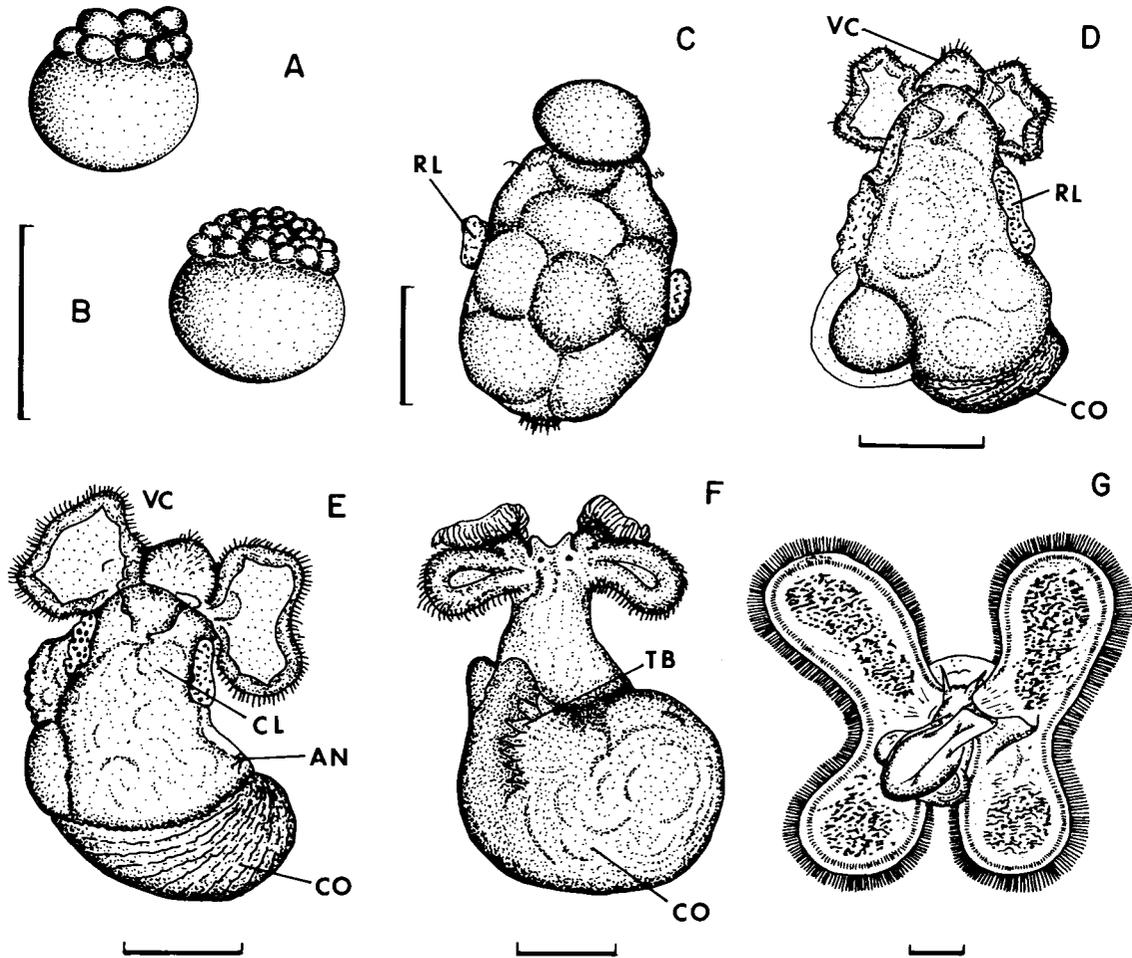


Fig. 2: *Chorus giganteus*: Desarrollo intracapsular: A-B) Huevos en segmentación; C) Trocófora consumiendo huevos nutricios; D) Preveliger I; E) Preveliger II; F) Veliger; G) Veliconcha (tomada de Gallardo, 1981). AN: ano; CO: protoconcha; CL: corazón larval; RL: riñón larval; TB: tenidios branquiales, VC: vesícula cefálica. Las líneas de referencia corresponden a $300 \mu\text{m}$.

Chorus giganteus: Intracapsular development: A-B) segmented eggs; C) trochophore consuming nourse eggs; D) Preveliger I; E) Pre-veliger II; F) Veliger; G) Veliconcha (Taken from Gallardo, 1981). AN: anus; CO: larval shell; CL: larval hearth; RL: larval kidney; TB: branchial tentidia; VC: cephalic vesicle.

A partir del día 40 se comienza a definir externamente el proceso de transformación del embrión desde el estadio de trocófora al de veliger. La aparición del velo, el desplazamiento de los riñones larvales desde la zona media hacia la zona anterior del embrión y el esbozo de protoconcha; son los cambios más distinguibles (Fig. 2, D). Para el día 44 la torción del embrión es claramente visible, y se ha iniciado la calcificación de la protoconcha. También es detectable la actividad del corazón ubicado en la zona anterior derecha del embrión (Fig. 2, E). En el día 58 del desarrollo, los embriones tienen todas las características de una veliger desarrollada. El velo tetralobular extendido ha alcanzado un tamaño aproximados de 1 500 μm . En la base de los lóbulos se observan los tentáculos en desarrollo y las manchas oculares ya formadas. La concha cubre prácticamente toda la masa visceral y en ella puede distinguirse el sifón en proceso de formación. Por transparencia, en la zona central del embrión se distinguen los tenidios branquiales. Los individuos aún no manifiestan actividad motriz y el tamaño promedio de la protoconcha es de 900 μm (Fig. 2, F). Completado el día 66 estos han adquirido la mayoría de las características de un individuo de preeclósión. El pie está notoriamente desarrollado, la protoconcha, con la forma característica de los individuos adultos, ha adquirido una tonalidad pardusca por efecto de su calcificación, y sólo la cabeza aun no se ha desarrollado completamente. Para el día 72 los embriones alcanzan tamaños de 1 050 μm de promedio, han adquirido una coloración marcadamente café en la protoconcha, y el velo permanece retraído en la mayor parte de ellos, aunque es posible visualizar desplazamientos esporádicos con ayuda del velo extendido. Las reservas de vitelo están prácticamente agotadas y la zona cefálica está bien desarrollada. Los individuos al ser excapsulados son capaces de reptar sobre una placa petri produciendo una abundante secreción mucosa. El opérculo está desarrollado y permite a los

embriones cerrarse completamente cuando son manipulados (Fig. 2, G).

Al llegar al día 75 de su desarrollo, si bien no se denotan cambios morfológicos importantes en los embriones, fenómenos ocurridos a nivel de la estructura capsular marcan la cercanía del proceso de eclosión. El opérculo capsular ha experimentado un cambio en su estructura, ha perdido la resistencia original, para tornarse laxo y fácilmente penetrable frente a cualquiera acción mecánica externa. En algunas cápsulas incluso fue posible constatar la disgregación y/o desprendimiento de la sección externa del opérculo, quedando como protección del orificio de eclosión una fina cubierta. Desde el día 78 en adelante se observa un aumento en la actividad de los individuos de preeclósión, notándose un desplazamiento de estos hacia la zona anterior del cuerpo capsular donde se encuentra ubicado el orificio de eclosión. El proceso de desarrollo intracapsular termina el día 80, con la eclosión de los embriones en el 35,3% de las cápsulas ($n = 17$) mantenidas bajo estudio.

c) Eclosión

El inicio del proceso de eclosión esta marcado por la ruptura del opérculo. En este experimento fueron detectados dos mecanismos diferentes que permitieron esta ruptura. El primero consistió en el desprendimiento "espontáneo" del opérculo, sin la intervención directa de los embriones en el proceso. El segundo se caracterizó por una acción mecánica directa de los embriones sobre el tapón mucoso, valiéndose, en apariencia, de los cilios del velo para desintegrar el tapón ya debilitado.

En el transcurso de una semana, el proceso de eclosión había finalizado en el 82,4% de las cápsulas estudiadas ($n = 17$), mientras que en el 17,6% restante ($n = 3$) los embriones no consiguieron eclosionar, a pesar que compartían las características morfológicas de desarrollo de los primeros. Los individuos al momento de eclosionar presentan un rango de tamaños muy hetero-

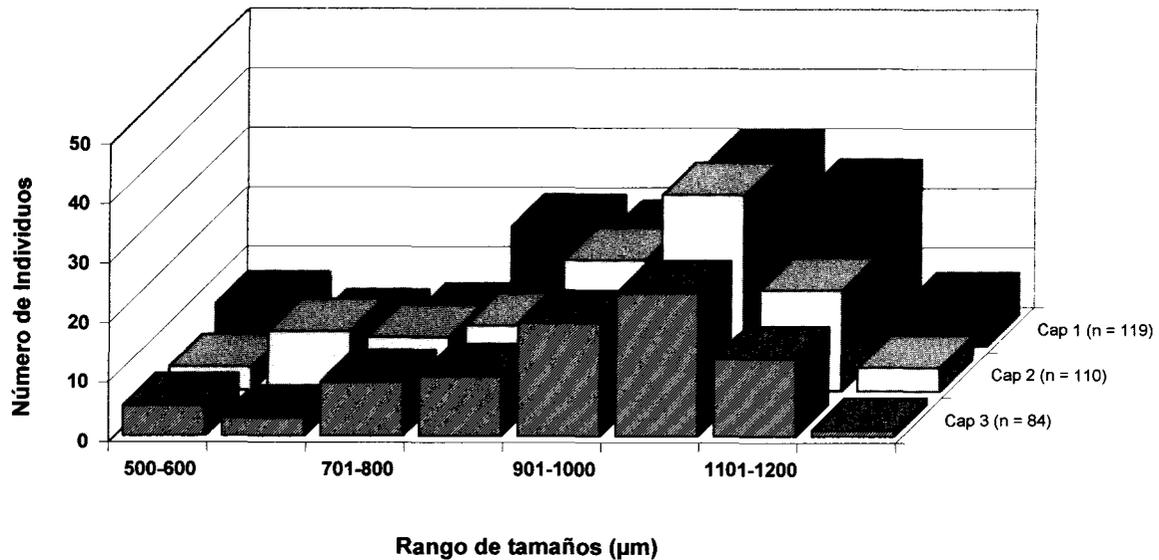


Fig. 3: *Chorus giganteus*: Distribución de las tallas de eclosión en tres cápsulas pertenecientes a una misma ovipostura.

Chorus giganteus: Size distribution of the hatched embryos from three capsules of the same brood.

géneo, pero mantienen una moda compartida de tamaños entre cápsulas, ubicada en el rango de los 1 000-1 100 µm (Fig. 3). Las larvas abandonan de una en una la cápsula a través del orificio de eclosión, cayendo en las proximidades de estas o manteniéndose agregadamente en sus paredes externas. Algunos de los individuos que eclosionaron tardíamente lo hicieron como juveniles, es decir sin la presencia del velo.

DISCUSION

Los ejemplares de *Chorus giganteus* muestran un alto grado de tolerancia a la manipulación y mantención bajo condiciones de laboratorio. Esto se refleja, por un lado, en la aceptación de una amplia variedad de presas y, por otro, en el desarrollo de conductas reproductivas tales como cópula y oviposición en cautiverio. Esta capacidad concuerda con experiencias de carácter similar desarrolladas con otros murícidos, tales como *Concholepas concholepas* (Castilla y Cancino 1976), *Nucella lamellosa* y *Nucela lima* (Pechenik 1982), *Thais haemastoma canaliculata* (Roller & Stickle 1989), *Xanthocho-*

rus cassidiformis (Gallardo & González 1994), los que son capaces de mantenerse y destinar energía para crecimiento y reproducción en ambientes controlados.

La relación directa entre el tamaño de las hembras y el tamaño de las cápsulas en las posturas colocadas por *Ch. giganteus* en laboratorio, confirma lo sugerido por Gallardo (1981) para esta especie, y se ajusta a los antecedentes publicados para otras especies de gastrópodos que encapsulan sus embriones (Spight et al. 1974, Castilla y Cancino 1976, Gallardo 1976, 1977, Cañete & Ambler 1992).

La conducta de desove observada en *Ch. giganteus* es similar a la descrita para *C. concholepas* por Castilla y Cancino (1976), quienes registraron un tiempo de 50 a 60 minutos para completar la postura de cada cápsula ovipositada. En ambas especies, las posturas fueron colocadas sobre un sustrato duro de tipo primario (paredes de los estanques), sin embargo, en el trumulco también se efectuó una postura sobre la concha de otro ejemplar. Las características morfológicas de las cápsulas, concuerdan con las descripciones hechas por Gallardo (1981) y con la revisión de cápsulas de murícidos

hecha por D'Asaro (1991), quien clasifica las cápsulas de *Ch. giganteus* como del tipo ampuliforme.

Si bien se observó actividad copulatoria esporádica en el laboratorio, no tenemos bases que nos permitan afirmar que las hembras fecundaron sus huevos con los espermatozoides traspasados durante estas cópulas. Esto debido a que es conocida la capacidad de las hembras, de esta y otras especies de prosobranquios, para almacenar por períodos de tiempo prolongado e incluso nutrir los espermatozoides que permanecen en el interior de su receptáculo seminal (Fretter & Graham 1962, Jaramillo 1985).

El tamaño del huevo, el tipo de segmentación y la gastrulación observada en *Ch. giganteus*, concuerda con lo conocido en especies de prosobranquios que presentan huevos con un considerable contenido de vitelo (Fretter & Graham 1962). El tamaño de los huevos de *Ch. giganteus* se mantiene dentro de los rangos de tamaño estudiados por Spight (1976a), para otras especies de murícidos que alimentan sus embriones con huevos nutricios. Los porcentajes de huevos nutricios encontrados en las cápsulas de *Ch. giganteus* (80% a 90%), son levemente menores que aquellos descritos por Gallardo (1979) y Gallardo & Garrido (1987) en *Nucella crassilabrum* (sobre un 90%). Ambas especies comparten, además, características tan diversas como el estadio de detención del desarrollo en los huevos nutricios, la presencia de huevos que desarrollan segmentaciones atípicas y las características morfológicas de los embriones al comenzar a ingerir estos huevos.

La amplia variación en el número de huevos consumidos por embrión dentro de una misma cápsula, parece ser característico de prosobranquios que alimentan sus embriones con huevos nutricios, (Penchaszadeh 1976, Spight 1976b, Gallardo 1979, Chaparro y Paschke 1990, Pechenik 1983). Se ha postulado que el consumo diferencial de huevos nutricios por embriones encapsulados sería el factor principal que explica la heterogeneidad en el tamaños de las larvas

al momento de eclosionar (Spight 1976a 1981, Rivist 1983).

La duración del desarrollo intracapsular observada en laboratorio a 12 °C es similar a la registrada por Gallardo (1979) en *Nucella crassilabrum* durante los meses de invierno en el litoral valdiviano (9,57 a 10,6 °C). Sin embargo, con los antecedentes recopilados por Spight (1975) y posteriores experimentos desarrollados por Roller & Stickle (1989), tendientes a confrontar la duración del desarrollo intracapsular en murícidos con la temperatura, se estableció que este factor ambiental es determinante en la duración del desarrollo intracapsular de los mismos. Este fenómeno queda claramente reflejado al comparar los tiempos de desarrollo intracapsular del murícido *Concholepas concholepas*, descritos por diferentes autores que trabajaron a distintas temperaturas con cápsulas de esta especie (Gallardo 1973, Ramorino 1975, Castilla y Cancino 1976).

Las características del desarrollo intracapsular, así como el estadio de eclosión de sus embriones, permite clasificar a esta especie dentro de aquellos invertebrados que presentan un desarrollo embrionario demersal (Mileikowsky 1971), característico de murícidos que habitan aguas someras de fondos blandos (Spight 1977).

Respecto de la eclosión, Hawkins & Hutchinson (1988), describen para *Ocenebra erinacea* un mecanismo consistente en el desprendimiento del tapón de eclosión, el que resulta similar al primero de los mecanismos observados en el presente estudio. Estos autores demuestran experimentalmente, que el desprendimiento final del opérculo ocurre debido a un proceso químico que provoca una diferencia de presiones entre el medio interno y externo de la cápsula. En relación al segundo mecanismo observado en *Chorus giganteus*, que corresponde a la acción mecánica directa de los embriones sobre las paredes del tapón mucoso, no se encontró en la literatura para la familia Muricidae, un mecanismo de eclosión de características similares.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el especial aporte hecho por don Jürgen Winter R. (Q.E.P.D.), en el financiamiento y desarrollo de esta investigación; a don Juan Martínez, generoso buzo de la Bahía de San Juan; y a los miembros del Instituto de Biología Marina y de la Universidad Austral de Chile, que apoyaron y ayudaron a hacer posible este estudio. Agradecemos también al Programa de Acuicultura y Biotecnología Marina, 1 (97), FONDAP, Chile (Subprograma Invertebrados), por su contribución en la publicación de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- CAÑETE JI & RP AMBLER (1992) Desarrollo intracapsular del gastrópodo comestible *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778), en Chile. Revista Chilena de Historia Natural 65: 255-266.
- CASTILLA JC (1974) Notes on the mating behaviour of *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae) from Chile. The Veliger 16 (3): 291-292.
- CASTILLA JC & J CANCINO (1976) Spawning behaviour and egg capsules of *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae). Marine Biology 37: 255-263.
- CHAPARRO OR & K PASCHKE (1990) Nurse egg feeding and energy balance in embryos of *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) during intracapsular development. Marine Ecology 65: 183-191.
- D'ASARO CH N (1991) Gunnar Thorson's World-wide collection of prosobranch egg capsules: Muricidae. Ophelia 35 (1): 1-101.
- DISALVO LH (1988) Observations on the larval and post-metamorphic life of *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) in laboratory culture. The Veliger 30 (4): 358-368.
- FRETTER V & A GRAHAM (1962) British prosobranch molluscs. Ray Society, London, U.K. 755 pp.
- GALLARDO C (1973) Desarrollo intracapsular de *Concholepas concholepas* (Bruguière) (Gastropoda: Muricidae). Publicaciones ocasionales del Museo Chileno de Historia Natural 16: 3-16.
- GALLARDO C (1976) Historia natural y reproducción de *Crepidula dilatata* Lamarck en una población de Bahía Mehuín (Prov. Valdivia, Chile). Medio Ambiente (Chile) 2: 44-50.
- GALLARDO C (1977) Two modes of development in the morphospecies *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) from Southern Chile. Marine Biology 39: 241-251.
- GALLARDO C (1979) Development pattern and adaptations for reproduction in *Nucella crassilabrum* and other muricacean gastropods. Biological Bulletin 157: 453-463.
- GALLARDO C (1981) Posturas y estadios de eclosión del gastrópodo muricidae *Chorus giganteus* (Lesson, 1829). Studies in Neotropical Fauna and Environment 16: 35-44.
- GALLARDO C (1989) Patrones de reproducción y ciclo vital en moluscos marinos bénticos; una aproximación ecológica evolutiva. Medio Ambiente (Chile) 10: 25-35.
- GALLARDO C & K GONZALEZ (1994) Ovipostura y desarrollo intracapsular de *Xanthochorus cassidiformis* (Blainville, 1832) (Gastropoda, Muricidae) de la costa sur de Chile. Gayana Zoológica (Chile) 58: 79-90.
- GALLARDO C & OA GARRIDO (1987) Nutritive egg formation in the marine snails *Crepidula dilatata* and *Nucella crassilabrum*. Intertidal Journal of Invertebrates Reproduction and Development 11: 239-254.
- GIESE AC & JS PEARSE (1974) Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans. In: Reproduction of marine invertebrates. Vol 1, 546 pp. Academic Press, London U.K.
- HAWKINS LE & S HUTCHINSON (1988) Egg capsule structure and hatching mechanism of *Ocenebra erinacea* (L.) (Prosobranchia: Muricidae). Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology 119: 269-283.
- JARAMILLO R (1985) Estudio del ciclo reproductivo, gametogénesis y fecundación del caracol *Chorus giganteus* en Puerto Claro, Isla del Rey, Valdivia. Tesis de Magister en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. 75 pp.
- JARAMILLO R & O GARRIDO (1990) Ciclo reproductivo de *Chorus giganteus* (Gastropoda: Muricidae) en Bahía de Corral, Valdivia. Biología Pesquera (Chile) 19: 49-53.
- MILEIKOWSKY SA (1971) Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. Marine Biology 10: 193-213.
- OSORIO C, J ATRIA & S MANN (1979) Moluscos marinos de importancia económica en Chile. Biología Pesquera (Chile) 11: 3-47.
- PASCHKE KA (1992) Fisiología, energética y composición bioquímica de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) (Gastropoda: Muricidae), durante su desarrollo intracapsular. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. 81 pp.
- PECHENIK JA (1979) Role of encapsulation in invertebrate life histories. The American Naturalist 114: 859-870.
- PECHENIK JA (1982) Ability of some gastropod egg capsules to protect against low-salinity stress. Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology 63: 195-208.
- PECHENIK JA (1983) Egg capsule of *Nucella lapillus* protect against low-salinity stress. Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology 71: 165-179.
- PECHENIK JA, SC CHANG & A LORD (1984) Encapsulated development of the marine prosobranch gastropod *Nucella lapillus*. Marine Biology 78: 223-229.
- PENCHASZADEH PE (1976) Reproducción de gastropodos prosobranchios del Atlántico Suroccidental. El género Trophon. Physis, Sección A 35 (90): 69-76.
- RAMORINO L (1975) Ciclo reproductivo de *Concholepas concholepas* en la zona de Valparaíso. Revista de Biología Marina, Valparaíso (Chile) 15 (2): 149-177.
- RIVEST B (1983) Development and the influence of nurse egg allotment on hatching size in *Searlesia dira* (Reeve, 1846) (Prosobranchia: Buccinidae). Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology 69: 217-241.

- ROLLER RA & WB STICKLE (1989) Temperature and salinity effects on the intracapsular development, metabolic rates, and survival hatching of *Thais haemastoma canaliculata* (Gray) (Prosobranchia: Muricidae) under laboratory conditions. *Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology* 125: 235-251.
- SERNAPESCA (1996) Anuario estadístico de pesca 1995. Gráfica A&L impresores, Viña del Mar. Chile. 224 pp.
- SPIGHT TM (1975) Factors extending gastropod embryonic development and their selective cost. *Oecologia* 21: 1-16.
- SPIGHT TM (1976a) Ecology of the hatching size for marine snail. *Oecologia* 24: 283-294.
- SPIGHT TM (1976b) Hatching size and the distribution of nurse eggs among prosobranch embryos. *Biological Bulletin* 159: 491-499.
- SPIGHT TM (1977) Latitude, Habitat, and hatching type for muricacean gastropods. *The Nautilus* 91: 67-71.
- SPIGHT TM (1981) Stress and survival of gastropod embryos that feed on nurse eggs. *Ecosynthesis* 1: 153-176.
- SPIGHT TM, C BIRKELAND & A LYONS (1974) Life Histories of large and small *Murex* (Prosobranchia: Muricidae). *Marine Biology* 24: 229-242.