



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS MARINAS



**"DESOVE Y DESARROLLO EMBRIOLOGICO Y LARVAL DEL MEJILLON
Modiolus capax CONRAD (BIVALVIA:MYTILIDAE)
EN CONDICIONES CONTROLADAS."**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

OCEANOLOGO

PRESENTA

JAVIER ORDUÑA ROJAS

ENSENADA, B. C., FEBRERO DE 1986.

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA

ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS MARINAS

"DESOVE Y DESARROLLO EMBRIOLOGICO Y LARVAL DEL MEJILLON

~~Modiolus~~ ~~gabay~~ CONRAD (BIVALVIA:MYTILIDAE) EN

CONDICIONES CONTROLADAS"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

O C E A N O L O G O

PRESENTA:

JAVIER ORDUÑA ROJAS

ENSENADA, B. C., FEBRERO DE 1986.

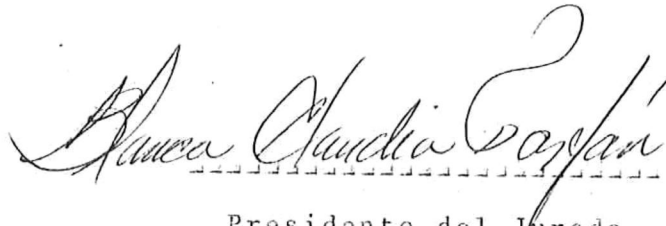
RESUMEN

Se describe por primera vez el desarrollo embriológico y larval de *Modiolus capax* en condiciones controladas. Durante el período de febrero a septiembre de 1985 se realizaron colectas mensuales de organismos adultos del sitio denominado Campo Tortugas localizado en Bahía de Los Angeles, B. C., México. La inducción al desove empleando incrementos graduales de temperatura y estimulación sexual reportó resultados positivos a partir del mes de mayo obteniéndose una eficiencia máxima en agosto en que desovaron 90 de 190 progenitores potenciales. A la temperatura experimental, 24 ± 1 °C, la aparición de la veliconcha ocurre a las 24 horas de la fecundación y las pediveliger a los 16 días. El estadio en "D" se presentó en larvas de 102-158 micras de longitud antero-posterior; el estadio con umbo de 160-200 micras y el estadio pediveliger en larvas mayores a 210 micras. Durante todo el desarrollo larval la longitud excedió al ancho en 27-38 micras, infiriéndose que la condición típica de crecimiento del adulto se inicia posterior a la fijación.

"DESOVE Y DESARROLLO EMBRIOLOGICO Y LARVAL DEL MEJILLON
Modiolus capax CONRAD (BIVALVIA:MYTILIDAE) EN
CONDICIONES CONTROLADAS"

T E S I S
QUE PRESENTA:
JAVIER ORDUÑA ROJAS

Aprobada por:

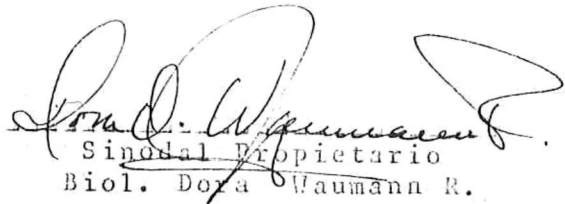


Presidente del Jurado

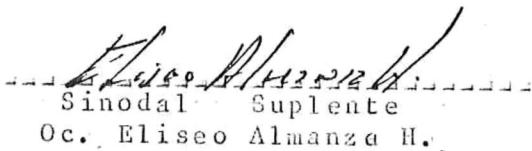
M. C. Blanca Claudia Farfán.



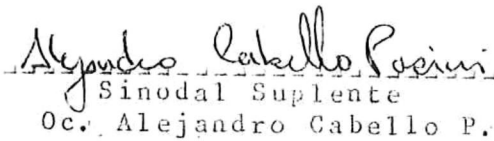
Sinodal Propietario
M. C. José de J. Paniagua M.



Sinodal Propietario
Biol. Dña Waumann R.



Sinodal Suplente
Oc. Eliseo Almanza H.



Sinodal Suplente
Oc. Alejandro Cabello P.

DEDICATORIA

A MIS PADRES

Héctor Orduña Basurto e
Irma Rojas Vandewyngaert

A MIS HERMANOS

Héctor Raúl
Sergio
Alberto

A MIS FAMILIARES

AGRADECIMIENTOS

A mi directora de Tesis M. C. Blanca Claudia Farfán por el apoyo y tiempo dedicado en la realización de esta Tesis y por sus valiosos consejos que han contribuido positivamente en mi formación profesional.

Al Dr. L. Fernando Bückle R. por su ayuda y continuo interés en beneficio de la realización de este trabajo.

A la M. C. Ana Denise Re por permitirme utilizar y modificar su sistema experimental y por su continuo apoyo durante mi estancia en el laboratorio.

A mis Sinodales M. C. José de J. Paniagua M., Biol. Dora Waumann R., Oc. Eliseo Almanza H. y Oc. Alejandro Cabello P., por sus comentarios y correcciones para el mejoramiento de la misma.

A los Biólogos Eduardo Aguirre, Ma. del Carmen Garza y Roxana Rico, y Oceanólogos Gabriel Carrillo y Luis Manuel Gómez, integrantes y colaboradores en el proyecto M. capax, por brindarme en todo momento su ayuda incondicional y una amistad sincera.

A la sección de Acuicultura del Centro de Investigación

Científica y de Educación Superior de Ensenada (C.I.C.E.S.E) por el apoyo económico otorgado para la impresión de esta Tesis. Agradezco también su ayuda e interés a todos los integrantes de esta sección y particularmente a los técnicos Francisco Valenzuela y Norberto Flores.

A mis amigos y compañeros de generación Jorge Ramírez, Víctor Hugo Torres, Gabriel Carrillo, Luis Manuel Gómez, Arturo Siqueiros, Guillermo Pozos, Pilar Mayans, Margarita Rivas, Elsa Zazueta y Ninfa Díaz, por su ayuda y amistad.

A Gastón Ezquerro y Héctor Agráz y su Familia.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca tesis otorgada durante la realización de este estudio.

INDICE

1	INTRODUCCION.....	1
2	MATERIALES Y METODOS.....	5
2.1	Colecta y Transporte.....	5
2.2	Acondicionamiento.....	7
2.3	Inducción al desove.....	7
2.4	Fecundación.....	10
2.5	Cultivo.....	11
2.6	Tratamiento estadístico.....	13
3	RESULTADOS.....	14
3.1	Condición reproductiva.....	14
3.2	Desove y Fecundación.....	15
3.3	Desarrollo embriológico y larval.....	18
3.4	Tratamiento estadístico.....	26
3.5	Variables fisico-químicas.....	31
4	DISCUSION.....	33
5	CONCLUSIONES.....	44
6	LITERATURA CITADA.....	45

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Principales bancos de <i>Modiolus capax</i> en Bahía de Los Angeles, B. C. y localización del sitio de colecta de los progenitores.	6
2	Vista del sistema experimental para la inducción al desove de los progenitores de <i>Modiolus capax</i>	8
3	Productos sexuales de <i>M. capax</i> . Se indica el aumento.	16
4	Inicio de la segmentación del huevo de <i>M. capax</i> y primeras dos divisiones. Se indica el aumento.	20
5	Tercera y cuarta división, Mórula y Gástrula. Se indica el aumento.	21
6	Larvas Trocóforas y Estadios en "D" de <i>Modiolus capax</i> . Se indican las longitudes correspondientes y el aumento.	24
7	Estadios en "D" de <i>Modiolus capax</i> . Se indican	

	las longitudes correspondientes y el aumento.	25
8	Estadíos con umbo de <i>Modiolus capax</i> . Se indican las longitudes correspondientes y el aumento.	27
9	Estadíos pediveliger de <i>Modiolus capax</i> . Se indican las longitudes correspondientes y el aumento.	28
10	Mancha ocular de <i>Modiolus capax</i> Se indica el aumento.....	29
11	Relación entre la longitud (y) y el ancho (x) de las larvas de <i>M. capax</i> . Se presenta la ecuación de regresión lineal simple y el coeficiente de correlación (r). Se grafican los datos originales, el ajuste lineal resultante y correspondiente cinturón de confianza al 95 %.	30
12	Representación tridimensional del crecimiento larval de <i>M. capax</i> . Las coordenadas ancho (y) y profundidad (x) corren paralelas al eje de longitud (z). Los puntos representan mediciones observadas de longitud-ancho ó longitud-profundidad. El poliedro fue construido de acuerdo al procedimiento descrito por Chanley y Van Engel (1969).....	32

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
I	<p>Morfometría de los productos sexuales de <i>Modiolus capax</i>. Se indican los valores mínimo (Min), máximo (Max), media (\bar{X}), desviación estandar (S), intervalo de confianza para la media al 95 % y número de observaciones (N). Valores en micras.</p> <p>.....17</p>
II	<p>Desarrollo embriológico del huevo de <i>Modiolus capax</i> a partir de la fecundación hasta la aparición del estadio en "D". Temperatura experimental 24 ± 1 °C.</p> <p>.....19</p>
III	<p>Morfometría larval a partir de las 24 horas hasta el décimo sexto día. Se indican los valores mínimo (Min), máximo (Max), media (\bar{X}), desviación estandar (S), intervalo de confianza de la media al 95 % y número de observaciones (N). Valores en micras. Temperatura experimental 24 ± 1 °C.</p> <p>.....23</p>

1 INTRODUCCION

De la gran variedad de organismos cultivados, los moluscos, y en especial los mitílidos, se han constituido como uno de los grupos más importantes ya que, al ser organismos filtroalimentadores, su cultivo representa una forma eficiente de convertir la productividad orgánica primaria en alimento para consumo humano (Mason, 1971). Además, su relación peso de carne: peso total es alta, su crecimiento es rápido y son nutriciamente superiores a muchas especies de moluscos (Incze, et al., 1978).

A pesar del gran número de especies de mejillones existentes, la mayor parte de las investigaciones de carácter básico u orientadas al desarrollo de biotecnias de cultivo se han realizado en *Mytilus edulis*. Solo en años recientes se ha reconocido la importancia de evaluar el potencial acuicultural de otras especies, propiciándose así el desarrollo y establecimiento de mitiliculturas altamente exitosas con especies previamente ignoradas o subexplotadas. Tal ha sido el caso de *Mytilus edulis agteanus* y *Perna canaliculus* en Nueva Zelanda, *Mytilus edulis chiliensis* y *Choromytilus chorus* en Chile, *Perna perna* en Venezuela y *Mytilus smaragdinus* en Filipinas (Mason, 1972).

La mitilicultura en nuestro país ha comenzado ha

desarrollarse con dos de las especies de mejillones más abundantes en la costa noroccidental de Baja California, *Mytilus edulis* y *Mytilus californianus*. Este género, el más estudiado y explotado a nivel mundial, no ocurre en la región este del Pacífico tropical ni dentro del Golfo de California (Brusca, 1980), por lo que un desarrollo geográfico más extenso de la mitilicultura en México dependerá grandemente de la evaluación del potencial de otras especies nativas.

De las 27 especies de mitílidos adicionales reportados por Keen (1971) para la costa pacífica mexicana y Golfo de California, *Modiolus canax* (Conrad) se distingue por su amplio rango de distribución geográfica, tamaño y capacidad, al igual que *Mytilus* spp., de formar densas agrupaciones. *M. canax* es un organismo de 75 mm de longitud antero-posterior y 30 mm de ancho (dimensión dorso-ventral), habita la zona rocosa intermareal y sublitoral hasta los 46 m de profundidad y su distribución comprende desde Santa Cruz, California (los registros de la región central de California requieren confirmación; Smith y Carlton, 1975) y en todo el Golfo de California hasta Perú (Brusca, 1980).

Aunque existen algunos estudios relativos al género *Modiolus* (Chanley, 1970; Morton, 1971; Seed y Brown, 1975; Stromgren, 1976; De Schweinitz y Lutz, 1976; Brown y Seed,

1977; Parulekar et al., 1978; Rodríguez y Day, 1978; Comeley, 1978, 1981), específicamente sobre *M. edulis* no hay estudios publicados, por lo que se desconocen todos los aspectos de su biología y ecología básica.

Dentro de los estudios de biología básica, se considera de primordial importancia el caracterizar el desarrollo embriológico y larval de la especie. Además de que esta información constituye una herramienta fundamental para la identificación de la especie en el plancton, la obtención de la misma genera información valiosa relativa a las condiciones para la obtención y mantenimiento de las larvas, que aunque no necesariamente óptimas, representan un primer paso hacia el desarrollo de una biotecnia de cultivo.

De los diferentes trabajos sobre embriología de moluscos, la revisión realizada por Verdonk y van den Biggelaar (1933), resume y compara los principales aspectos del desarrollo de una variedad de organismos de este Filo. Específicamente sobre la clase lamelibranquia destacan por su extensión y profundidad los realizados por Galtsoff (1964) en *Crassostrea virginica* y Field (1922) en *Mytilus edulis*, este último a pesar de su antigüedad sigue siendo el más completo y detallado de los realizados a la fecha sobre la familia Mytilidae. En cuanto al género *Modiolus* se cuenta con la descripción del desarrollo larval de *Modiolus*

Gemissus Dillwyn (Sullivan, 1948) y *Modiolus modiolus* Linnaeus (De Schweinitz y Lutz, 1976).

Esta información y la relativa a la inducción al desove y cultivo de larvas en una variedad de moluscos lamelibranquios (Yuoung, 1945; Iwata, 1951; Loosanoff y Davis, 1963; Bayne, 1964; Chanley, 1970; Hrs-Brenko, 1973; Lutz e Hidu, 1979; Sprunge y Bayne, 1980; entre otros) conforman una base importante para la realización de estudios embriológicos y larvales y desarrollo de técnicas de cultivo de otras especies.

Actualmente el Grupo de Acuicultura del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B. C. (C.I.C.E.S.E) se encuentra desarrollando una serie de estudios sobre los aspectos más pragmáticos de carácter biológico y ecológico que permitan establecer las bases para el desarrollo de una biotecnología de cultivo de *M. sagax* en Bahía de Los Angeles, B. C., México, localidad del Golfo de California donde es especialmente abundante. El presente estudio forma parte de estas investigaciones y es su objetivo principal el de caracterizar las diferentes fases del desarrollo embriológico y larval de *M. sagax* hasta el inicio de la fase de asentamiento (estadio pediveliger).

2 MATERIALES Y METODOS

2.1 COLECTA Y TRANSPORTE

Debido a la falta de información sobre el ciclo reproductivo de Modiolus capax en Bahía de Los Angeles, B. C. (20° 53' 30", 29° 02' 40" N y: 113° 27' 50", 113° 33' 45" O) México, para el desarrollo del presente estudio fue necesario el realizar una inspección periódica del grado de madurez gonadal alcanzado por la población natural de la localidad seleccionada para la colecta de progenitores.

A partir del mes de febrero hasta septiembre de 1985 se realizaron colectas mensuales de organismos de longitud antero-posterior mayor de 80 mm en la zona intermareal del sitio denominado Campo Tortugas (fig. 1). Un lote de mejillones fue transportado al laboratorio de Acuicultura del C.I.C.E.S.E para verificar el grado de madurez mediante la inspección visual del volúmen gonadal y respectivo examen al microscopio de preparaciones frescas y ensayar la inducción al desove.

El transporte de los progenitores al laboratorio se hizo en hieleras de plástico conteniendo macroalgas para reducir el "stress" mecánico y mantener cierto grado de humedad dentro de las mismas.

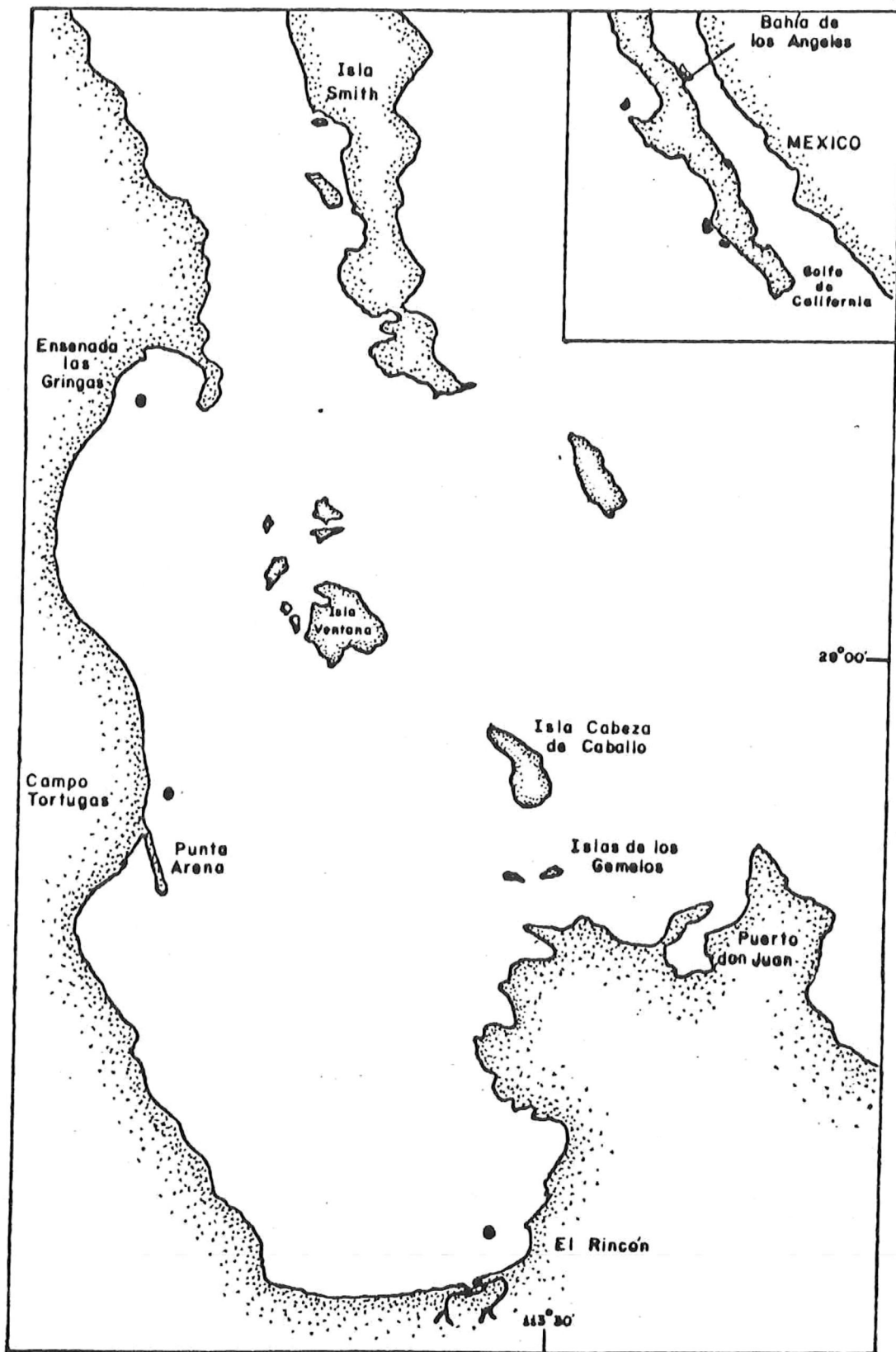


Figura 1. Principales bancos de *Modiolus capax* en Bahía de los Angeles, B.C. (●) y localización del sitio de colecta de los progenitores.

2.2 ACONDICIONAMIENTO

La inducción al desove se ensayó en especímenes de longitud antero-posterior promedio de 95 ± 11.0 mm. El período de aclimatación de estos organismos a las condiciones típicas del laboratorio (19°C y 36 o/oo) se fijó en siete días. Posterior a la remoción de epibiontes adheridos y corte del biso, los organismos seleccionados se distribuyeron en grupos de 25 en acuarios de circulación cerrada de 40 l de capacidad, volúmen que fue renovado en su totalidad cada dos días. Diariamente se suministró una ración alimenticia consistente en 2.8×10^4 células de la microalga *Monochrysis lutheri*.

Antes de inducirlos al desove, los organismos fueron privados de alimento por un período de 24 horas a fin de que limpiaran su tracto intestinal (Breese y Malouf, 1974).

2.3 INDUCCION AL DESOVE

El sistema experimental (fig. 2) consistió en un estanque de fibra de vidrio (78 X 63 X 15 cm) de circulación cerrada de aproximadamente 70 l de capacidad lleno con agua de mar (35 o/oo), previamente esterilizada mediante un sistema Ultra Violeta (UV) Technics L-150. En el interior

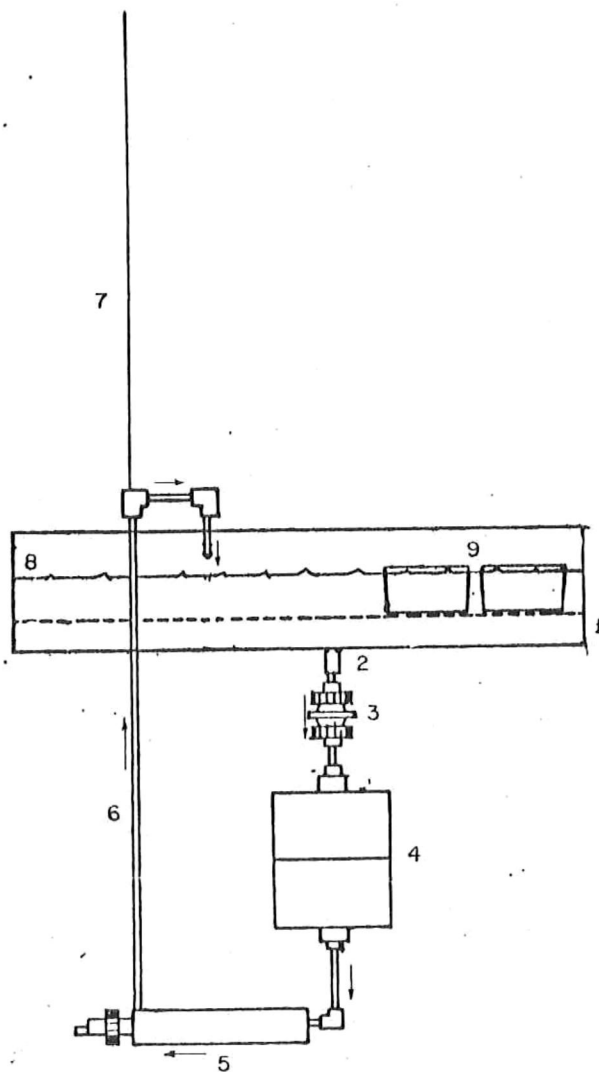


Figura 2. Vista del sistema experimental para la inducción al desove de los progenitores de *Modiolus capax*. 1) Estanque de fibra de vidrio; 2) Salida de agua del estanque; 3) Unión universal; 4) Filtro de carbón activado; 5) Calentador; 6) Retorno de agua; 7) Inyección de aire; 8) Nivel del agua; 9) Cristalizadores. Las flechas indican la dirección del flujo de agua.

del estanque se colocaron 10 cristalizadores Pyrex de 300 ml de capacidad con el fin de que al iniciarse el desove pudieran aislarse los organismos y obtener separadamente óvulos y espermias.

Los métodos de inducción ensayados se aplicaron en lotes de 25 organismos previamente expuestos al aire por 6 horas. Inicialmente se probaron por separado los siguientes estímulos: choque térmico, incrementos graduales de temperatura, adición de productos sexuales, choque mecánico, inyección y baño con cloruro de potasio y perturbación del músculo aductor. Las metodologías correspondientes se encuentran descritas por Iwata (1951), Loosanoff y Davis (1963) y Hrs-Bronko y Calabrese (1969).

Durante los intentos de desove, invariablemente el incremento gradual de la temperatura provocaba la formación de corrientes generadas por el sifón exhalante. Ya que en el género *Mytilus* la expulsión de los productos sexuales involucra necesariamente la activación de este mecanismo (Yonge, 1945; Chipperfield, 1953), dicho comportamiento se consideró como respuesta positiva al estímulo y la inducción en bioensayos posteriores se redujo a la aplicación de este método en combinación con la adición de productos sexuales. Aunque de febrero a abril no se obtuvieron desoves, en los organismos colectados en mayo el estímulo resultó efectivo

verificandose así la condición gonadal estimada mediante el examen macro y microscópico de la gónada y la eficiencia del método de inducción seleccionado.

Concretamente, el procedimiento de inducción seguido consistió en la introducción de los organismos en el sistema experimental, con una temperatura inicial de 29 °C, y el incremento gradual de la misma hasta los 31 °C, temperatura máxima registrada en la zona de colecta, utilizando para este propósito 3 calentadores de inmersión EBO-Jager (100 watt) incorporados al sistema. Esta temperatura se mantuvo constante y transcurridas dos horas se añadió el extracto gonadal de una hembra recién sacrificada, manteniéndose así hasta obtener el desove.

2.4 FECUNDACION

El producto desovado por dos hembras se colocó en un vaso de precipitado conteniendo 4 litros de agua de mar (35 o/oo y 31 °C), esterilizada por el sistema UV y filtrada con un tamiz de 10 micras. A dicho recipiente se añadió, siguiendo lo recomendado por Breese y Malouf (1974) para el ostión del pacífico *Crassostrea gigas*, 3 ml de la solución de esperma provenientes del desove de 2 machos, y se homogenizó con un agitador de acrílico horadado dejándose en reposo por cinco minutos para que se llevara a cabo la

fecundación. Posteriormente los huevos se tamizaron con una malla de 55 micras para eliminar el exceso de espermatozoides.

Realizada la fecundación, los huevos se distribuyeron equitativamente en tres acuarios conteniendo 10 litros de agua de mar, 35 o/oo y $24 \pm 1^\circ\text{C}$, filtrada con un tamiz de 10 micras y esterilizada con luz ultravioleta. La temperatura experimental de $24 \pm 1^\circ\text{C}$, controlada mediante un calentador de inmersión, se seleccionó en base a la temperatura registrada en el campo en el mes de junio.

2.5 CULTIVO

Una vez colocados los huevos en los acuarios se procedió a extraer y fijar una muestra para su análisis posterior (2 ml), inicialmente del fondo, y a medida que prosiguió el desarrollo y se alcanzó el primer estadio de nado libre, la larva trocófora, de media agua. Paralelamente, con la ayuda de un microscopio Olympus BH-2 se observaba y fotografiaba en vivo la evolución del desarrollo embriológico.

Las muestras se preservaron con el fijador descrito por Culliney; et al. (1975), y fueron tomadas primeramente a intervalos de tiempo irregulares (≤ 10 min) durante las 3 horas posteriores a la fecundación, y después cada hora

hasta alcanzar el estadio de charnela recta o estadio en "D". Durante este período las larvas permanecieron sin aereación ni alimento siguiendo la técnica descrita por Loosanoff y Davis (1963).

A partir del estadio en "D", el cultivo fue provisto de aereación mediante la introducción al acuario de un aereador comercial "Marineland" y las larvas fueron alimentadas cada dos días con la microalga *M. lutheri* en la concentración recomendada por Walne (1964) de 1×10^5 cel/ml en una sola ración.

Una vez transcurridas las primeras 48 horas desde la fecundación, se realizó el primer cambio de agua, sifoneando y haciéndola pasar a través de un tamiz de 77 micras para eliminar los huevos no fecundados y retener a las larvas. Estas se resuspendían en un volumen de aproximadamente 1 litro del cual se extrajo y fijó la muestra correspondiente con el fin de realizar posteriormente mediciones de longitud, ancho y profundidad. Las larvas eran reintegradas a un acuario limpio conteniendo agua de mar a la temperatura experimental y suministrado el alimento en la concentración establecida. De ahí en adelante los cambios se realizaron de la misma manera con diferencia de dos días hasta el décimo octavo, a partir del cual, para facilitar el asentamiento larval, sólo se suministró el alimento

haciéndose un último cambio el vigésimo segundo día. El experimento se dió por terminado al aparecer la mancha ocular en el 70 % de las larvas remanentes.

Previo a cada cambio de agua, se midió la concentración de oxígeno disuelto utilizando un oxigenómetro YSI (\pm 0.1 mg/l), la temperatura mediante un termómetro de cubeta (\pm 0.05 °C) y el potencial de hidrógeno (pH) con un microprocesador de iones digital ORION (\pm 0.01).

2.6 TRATAMIENTO ESTADISTICO

Los datos de longitud y ancho a lo largo del desarrollo larval se sometieron a un análisis de regresión lineal simple (Sokal y Rohlf, 1979). Así mismo se construyó un diagrama de crecimiento tridimensional (longitud-ancho-profundidad) siguiendo la metodología descrita por Chanley y Van Engel (1979).

3 RESULTADOS

3.1 CONDICION. REPRODUCTIVA

El examen macroscópico de las gónadas de los organismos colectados indicó un aumento paulatino en el volúmen de la misma desde febrero en que ésta estaba muy reducida hasta junio en que ocupaba gran parte de la cavidad del manto. Esta condición también se observó en el período de junio a septiembre. En el examen microscópico de preparaciones frescas, la diferenciación de los productos sexuales se logró en el mes de mayo, observándose en junio óvulos bien desarrollados y espermias móviles.

La inducción al desove se aplicó sistemáticamente a partir del mes de febrero hasta septiembre obteniéndose resultados satisfactorios a partir de mayo en que desovaron 5 de 25 organismos (razón de eficiencia de 5/25). En los meses de junio, julio, agosto y septiembre las razones de eficiencia fueron 8/25, 8/25, 90/190 y 8/25, respectivamente.

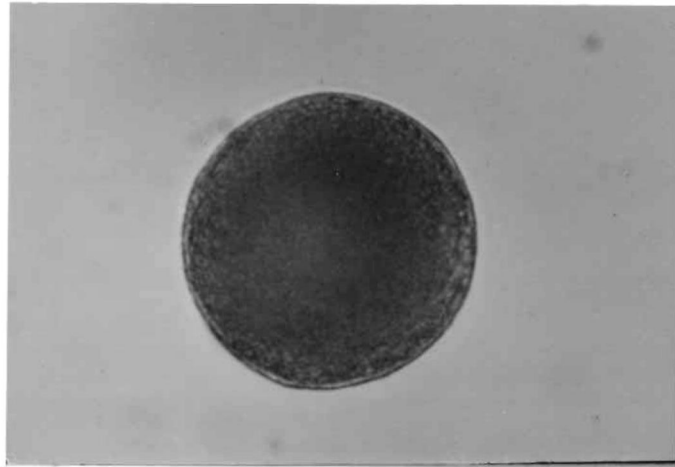
El desarrollo embriológico y larval que se describe a continuación corresponde al desove obtenido en el mes de julio.

Com eel método de inducción empleando se obtuvon eel desowe de 3 organismos,, 5 machos y 3 hembras,, aproximadamente tres horas después de ser introducidos al sistema experimental..

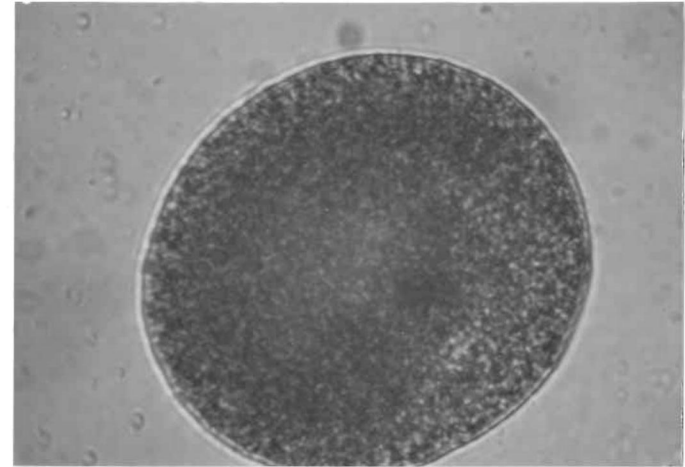
En todos los casos,, eel desowe se wió precedido por la liberación de una sustancia de consistencia viscosa de color transparente así como por la creación de corrientes producidas de un flujo intenso del sífon exhaustante..

La liberación de los óvulos de *M. capax* es en forma de nube o en pequeños hilos de color amarillo-naranja;; son esféricos (fig. 3a) y con un diámetro de 73..2-75..9 micras (Tabla II).. Al momento de la liberación la vesícula geminativa del óvulo da origen al huso del primer cuerpo polar (fig. 3b)..

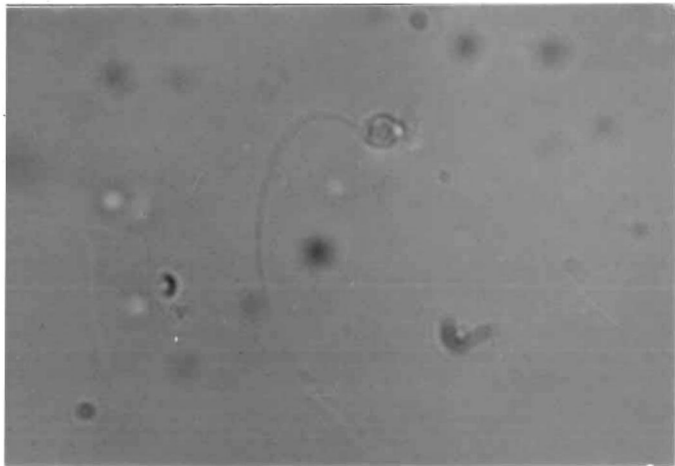
El espermatozoide es oval,, de 4..1-4..7 micras de largo por 3..0-3..3 micras de ancho y presenta una protuberancia cómica anterior.. En la parte posterior presenta dos cuerpos esféricos menores a 1 micra de diámetro y un flagelo de 42..8-44 micras (fig. 3c;; Tabla II).. Los espermias son liberados en forma de nube,, y al igual que los óvulos,, son impulsados por la corriente producida por eel sífon exhaustante..



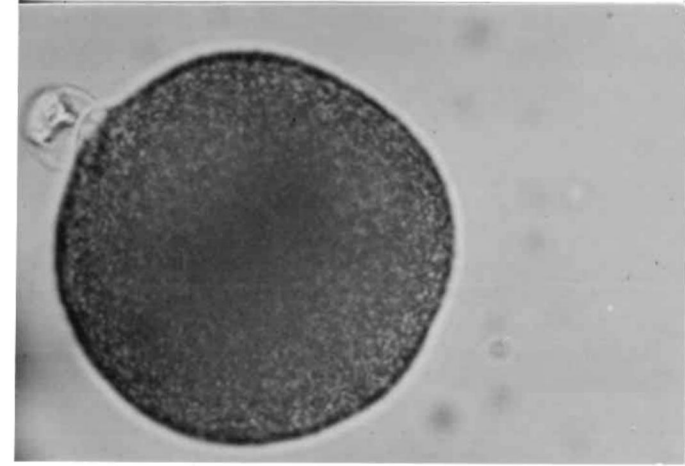
a



b



c



d

Figura 3. Productos sexuales de M. capax. Se indica el aumento. a)Ovulo (400 X), b)Ovulo con huso del primer cuerpo polar (400X) c)Espermatozoide (1000 X), d)Ovulo con cuerpos polares ---- (400 X).

Tabla I. Morfometría de los productos sexuales de *Modiolus garrax*. Se indican los valores mínimo (Min), máximo (Max), media (\bar{X}), desviación estandar (S), intervalo de confianza para la media al 95 % y número de observaciones (N).
Valores en micras.

	Min	Max	\bar{X}	S	Intervalo de confianza de la media al 95 %	N
Ovulo						
Diámetro	70.20	81.00	74.61	3.650	73.247-75.972	30
Esperma						
-Cabeza						
longitud	3.85	5.50	4.45	0.406	4.164- 4.745	10
ancho	2.75	3.30	3.19	0.232	3.024- 3.355	10
-Cola						
longitud	41.80	44.00	43.43	0.778	42.893-44.006	10

3.3 DESARROLLO EMBRIOLOGICO Y LARVAL

En la tabla II se presenta el intervalo de tiempo entre los diferentes estadios embriológicos hasta la larva de charnela recta.

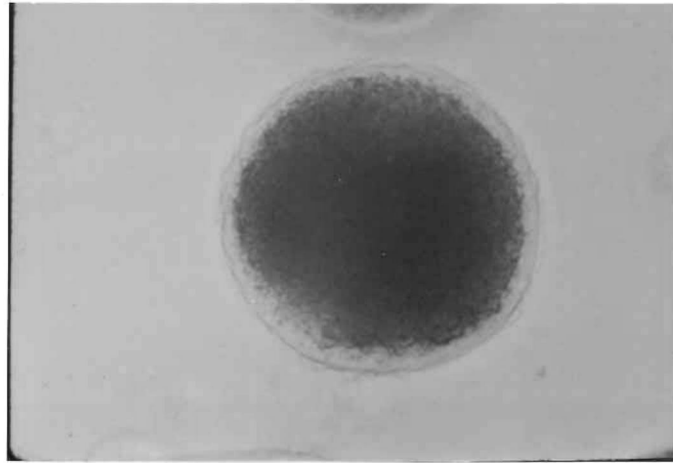
La aparición del primer cuerpo polar se presentó de 3-5 minutos después de la fecundación y el segundo cuerpo polar, debajo de éste, en los siguientes 5-10 minutos (fig. 3d).

Durante los siguientes 20-30 minutos, al inicio de la primera segmentación, la membrana vitelina que rodea al huevo se ondula dando a éste una apariencia rugosa (fig. 4a), mientras que internamente la yema se agrupa hacia el polo vegetal dando un estadio aparente de 3 células de carácter transitorio (fig. 4b). Al finalizar la primera división, a los 60 minutos, se observaron en el huevo dos blastómeros de tamaño desigual (fig. 4c).

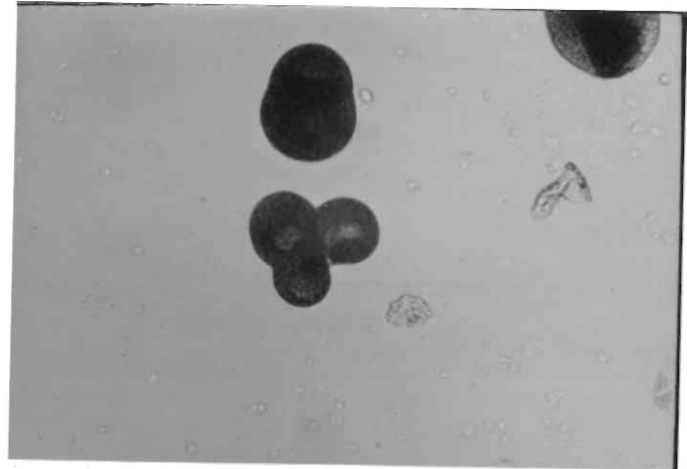
La segunda división a los 25 minutos, la tercera a los 65 y la cuarta a los 90 minutos dan origen a 4, 8 y 16 blastómeros, respectivamente (fig. 4d, 5a y 5b). El estadio de mórula (fig. 5c) se observó 3 horas después de la fecundación.

Tabla II. Desarrollo embriológico del huevo de *M. garrax* a partir de la fecundación hasta la aparición del estadio en "D".
Temperatura experimental de 24 ± 1 °C.

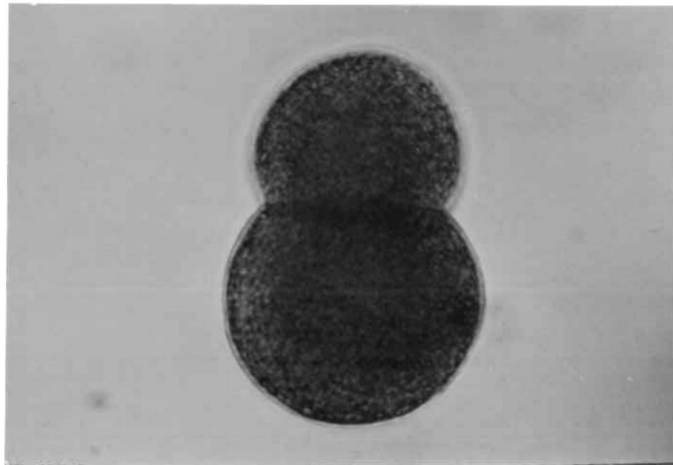
Tiempo	Estadio
3- 5 min	Primer cuerpo polar
5-10 min	Segundo cuerpo polar
30-60 min	Inicio de la primera segmentación
50-70 min	Estadio de 2 células
80-90 min	Estadio de 4 células
115-125 min	Estadio de 8 células
140-160 min	Estadio de 16 células
3 Horas	Estadio de mórula
7 Horas	Gástrula ciliada
10-11 Horas	Trocófora temprana
19-20 Horas	Trocófora tardía
22-23 Horas	Estadio en "D"



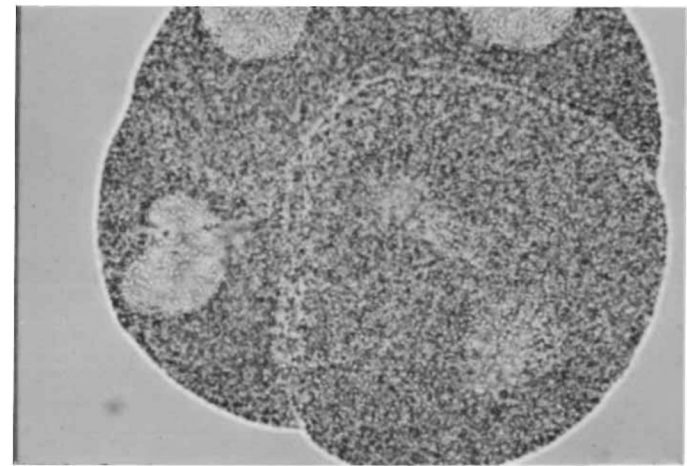
a



b

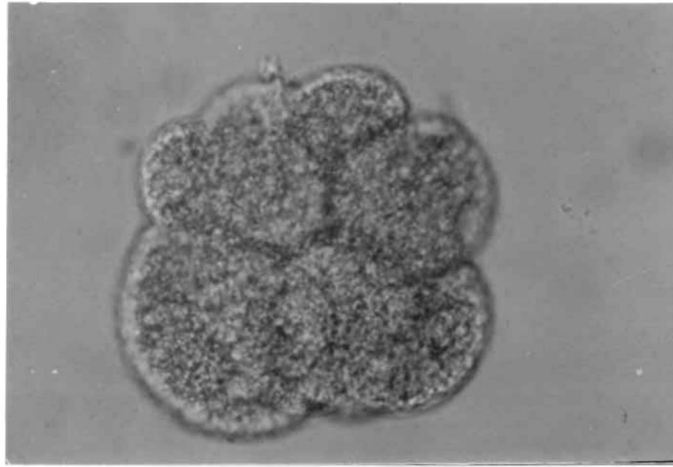


c

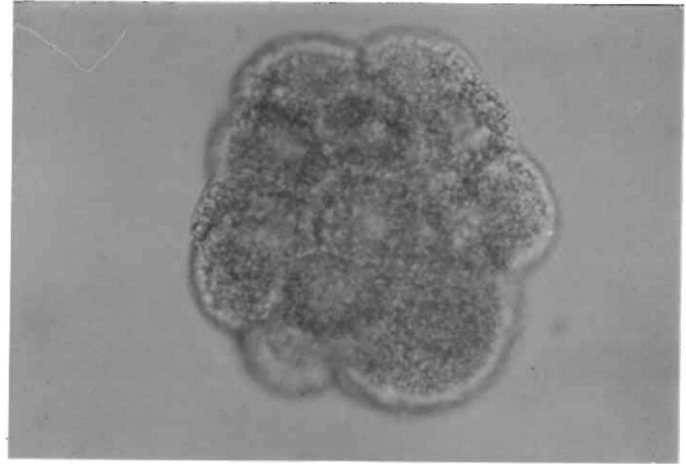


d

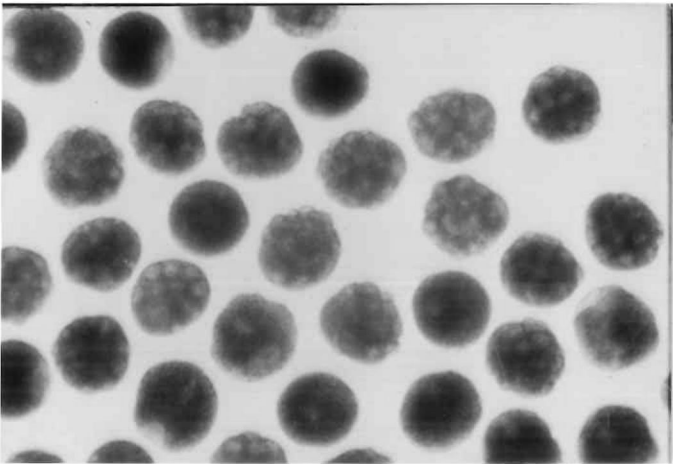
Figura 4. Inicio de la segmentación del huevo de M. capax y primeras dos divisiones. Se indica el aumento.
a)Plegamiento de la membrana vitelina (400 X), b)Estadío - aparente de tres células (100 X), c)Estadío de 2 blastómeros (la división) (400 X), c)Estadío de 4 blastómeros (2a-división) (400 X).



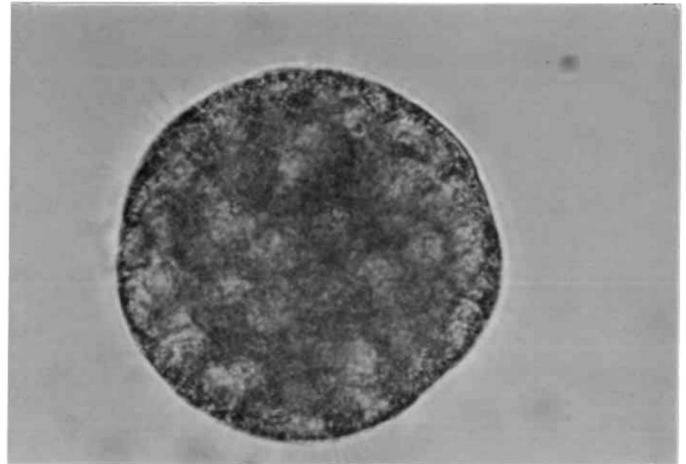
a



b



c



d

Figura 5. Tercera y cuarta división, Mórula y Gástrula. Se indican el aumento. a)Estadío de 8 blastómeros (3a división) (400 X) - b)Estadío de 16 blastómeros (4a división) (400 X), c)Mórula (100 X), d)Gástrula cíliada (400 X).

En las 4 horas siguientes no se notó cambio morfológico externo alguno y a las 7 horas se observó la aparición de pequeños cilios al rededor del embrión (fig. 5d).

Las primeras larvas de nado libre, trocóforas tempranas, ciliadas y con un flagelo aparecieron a las 10 horas (fig. 6a). Durante las siguientes horas este estadio se mantiene y a las 19 horas se observó un estado avanzado de trocófora, la trocófora tardía (fig. 6b), la cuál típicamente pierde la forma casi esférica inicial presentando la región anterior más aguda.

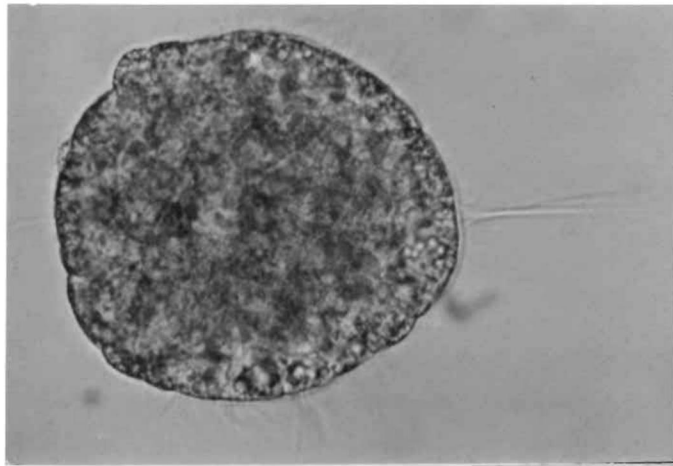
Transcurridas 22-23 horas desde la fecundación se obtuvieron las primeras larvas con charnela recta, estadio en "D", (fig. 6c). A partir de estas larvas, y hasta el final del experimento, se realizaron mediciones de las conchas considerando como longitud la mayor distancia existente paralela a la charnela y el ancho como la mayor distancia perpendicular a la misma (Loosanoff, et al. 1966).

La morfometría larval desde las 24 horas hasta el décimo sexto día se presenta en la Tabla III.

El desarrollo larval a partir de las 48 horas hasta la aparición de las pediveliger se presenta en las figuras 6d,

Tabla III. Morfometría larval a partir de las 24 horas hasta el décimo sexto día. Se indican los valores mínimo (Min), máximo (Max), media (\bar{X}), desviación estandar (S), intervalo de confianza de la media al 95 % y número de observaciones (N). Valores en micras. Temperatura experimental $24 \pm 1^\circ\text{C}$.

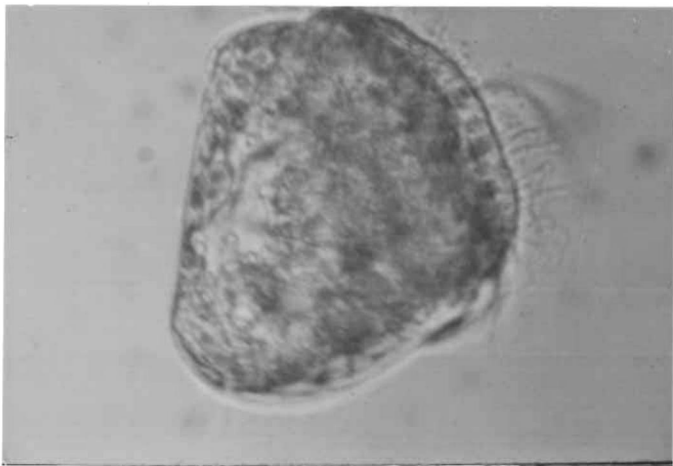
	Min	Max	\bar{X}	S	Intervalo de confianza de la media al 95 %	N
24 Horas						
largo	89.10	121.50	105.03	7.55	102.21-107.84	30
ancho	64.80	94.50	77.85	7.41	75.07- 80.62	30
48 Horas						
largo	81.00	124.20	112.05	9.97	108.32-115.77	30
ancho	64.80	94.50	85.41	7.65	82.55- 88.26	30
72 Horas						
largo	86.40	143.10	116.82	13.20	111.87-121.76	30
ancho	64.80	116.10	87.93	12.50	83.26- 92.59	30
96 Horas						
largo	108.00	153.90	126.63	8.55	123.43-129.82	30
ancho	83.70	121.50	98.19	8.52	95.00-101.37	30
6 Días						
largo	121.50	164.70	143.10	13.50	138.05-148.14	30
ancho	91.80	135.00	111.60	12.00	107.10-116.09	30
8 Días						
largo	126.90	183.60	152.10	15.30	146.39-157.80	30
ancho	97.20	148.50	121.86	13.50	116.80-126.91	30
10 Días						
largo	135.00	189.00	158.22	12.00	153.74-162.69	30
ancho	108.00	153.90	129.24	9.43	125.69-132.78	30
12 Días						
largo	145.80	213.30	180.00	17.60	173.41-186.58	30
ancho	108.00	164.70	142.38	16.30	136.28-148.47	30
14 Días						
largo	170.10	221.40	191.16	12.80	186.36-195.95	30
ancho	143.10	189.00	160.92	11.90	156.43-165.37	30
16 Días						
largo	175.50	251.10	195.75	19.70	186.53-204.96	20
ancho	140.40	216.00	163.89	20.20	154.42-173.35	20



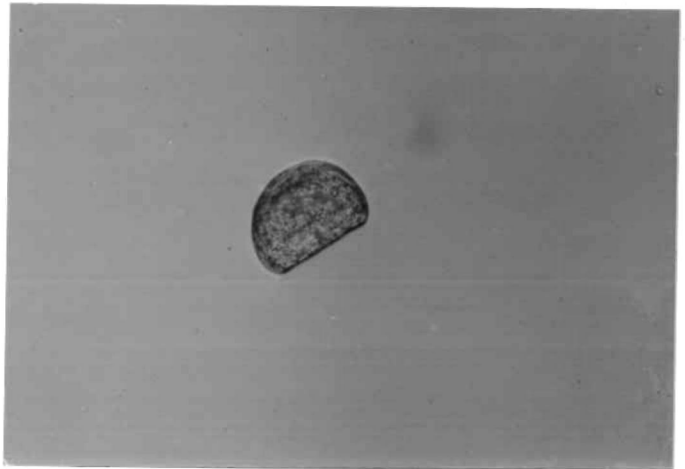
a



b

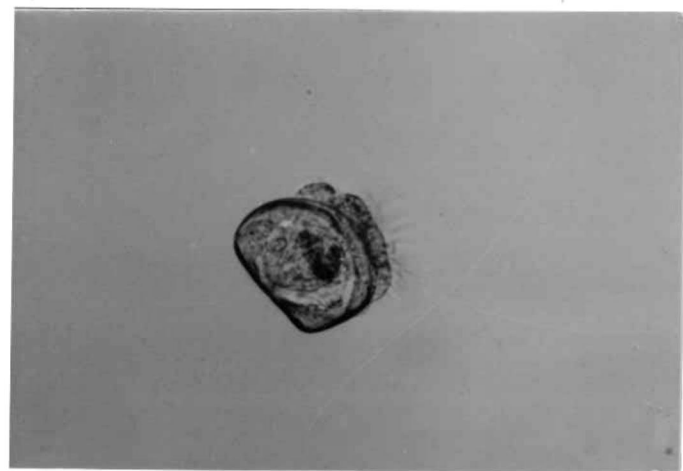


c

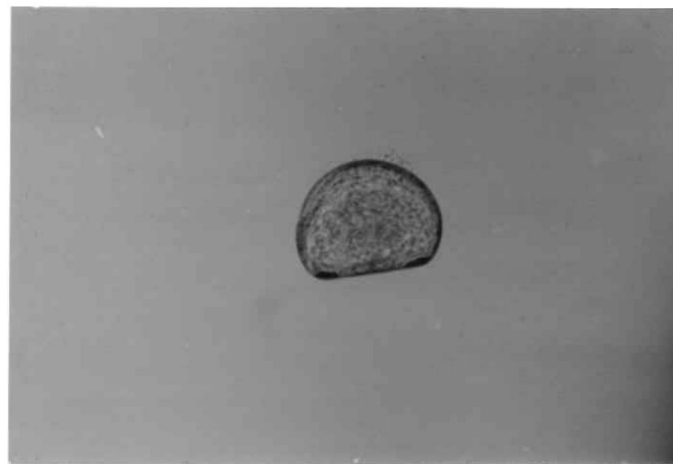


d

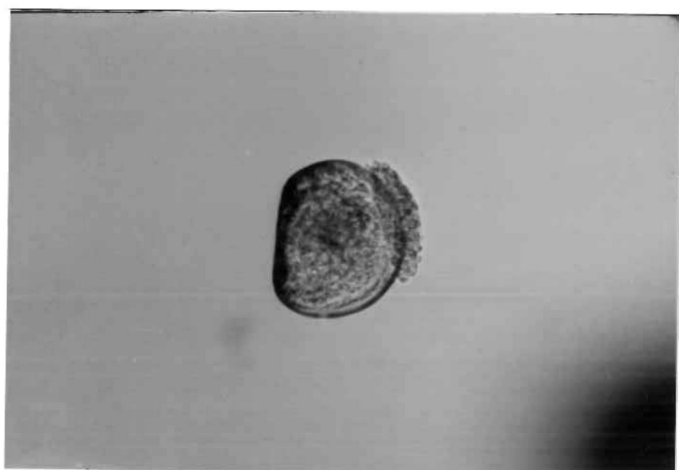
Figura 6. Larvas Trocóforas y Estadíos en "D" de Modiolus capax. Se indican las longitudes correspondientes y el aumento. a) Trocófora temprana (400 X), b) Trocófora tardía (400 X), c) Estadío en "D" 95 micras (400 X), d) Estadío en "D" 110 micras - (100 X).



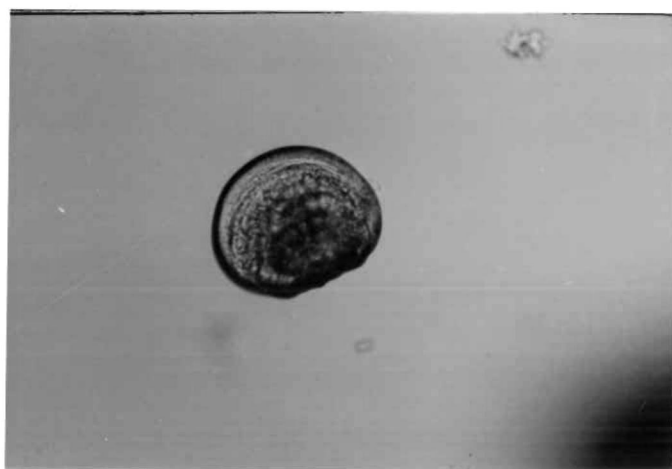
a



b



c



d

Figura 7. Estadíos en "D" de Modiolus capax. Se indican las longitudes correspondientes. Aumento 100 X. a) Larva en "D" de 121 micras, b) Larva en "D" de 129 micras, c) Larva en "D" de 148 micras, d) Larva en "D" de 156 micras.

7, 8 y 9. En general, el estadio en "D" (fig. 6c) ocurre en larvas cuya longitud es de 102.2-107.8 micras y persiste bien diferenciado hasta una longitud de 146.3-157.8 micras (fig. 7d).

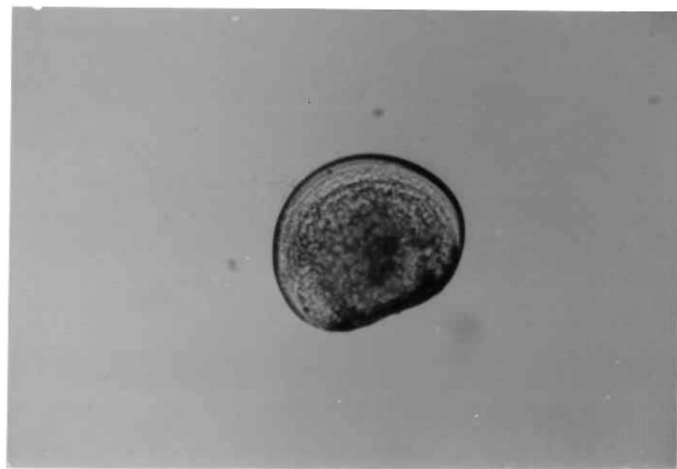
En larvas de 160-200 micras de longitud (fig. 8a-c) la forma en "D" se hace menos notoria y la concha en la región de la charnela comienza a oscurecerse por el crecimiento del umbo.

Las larvas mayores de 210 micras (fig. 8d y 9a-d) presentan el umbo bien diferenciado en forma de una prolongación discontinua en la región de la charnela y es en estas larvas donde puede apreciarse la aparición del pie. La mancha ocular (fig. 10), de 8.1 micras de diámetro, es visible en larvas de estas dimensiones y se presenta en la parte media de las valvas donde comienza el umbo.

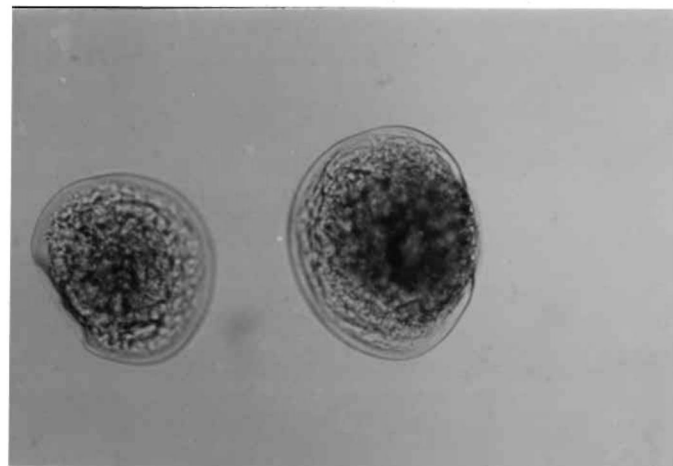
En general, durante todo el desarrollo larval el largo excedió al ancho en 27-38 micras.

3.4 TRATAMIENTO ESTADISTICO

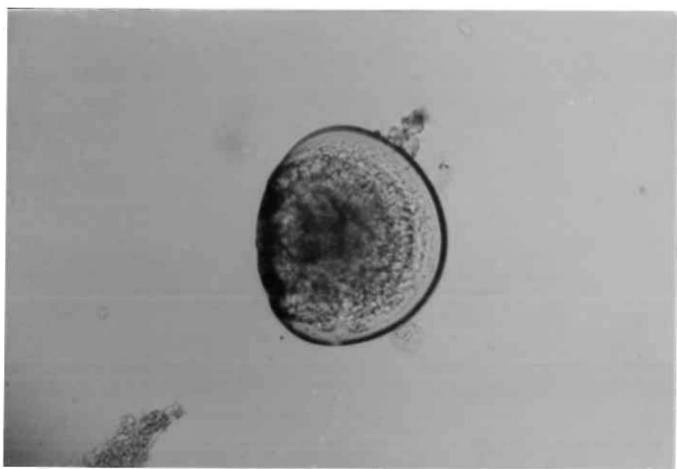
El ajuste de los datos de longitud y ancho larval al modelo lineal propuesto fue alto obteniéndose un coeficiente de correlación de 0.974. En la figura 11 se graficaron los



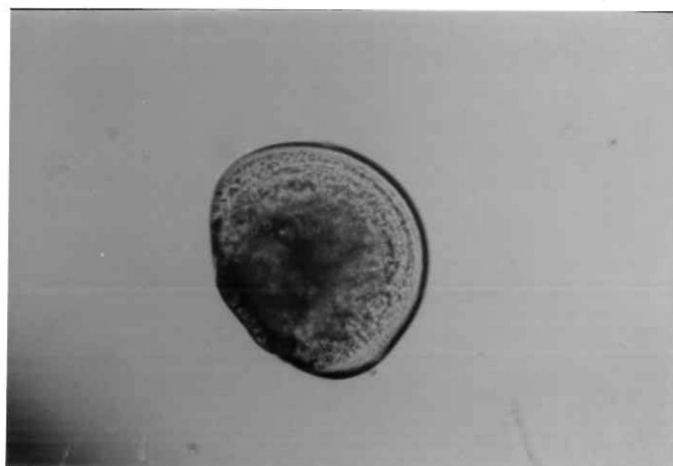
a



b

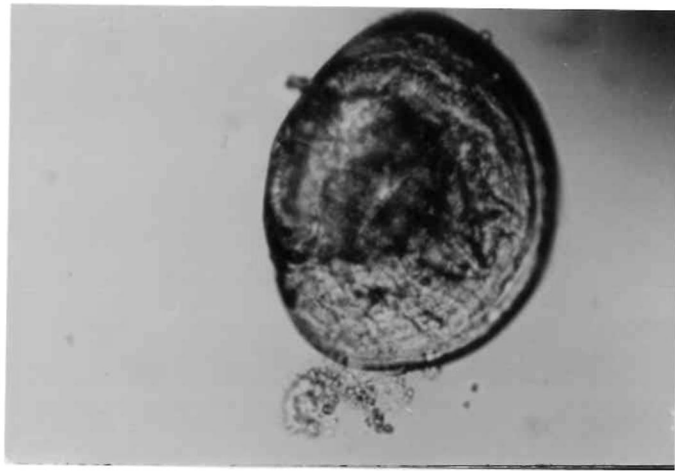


c

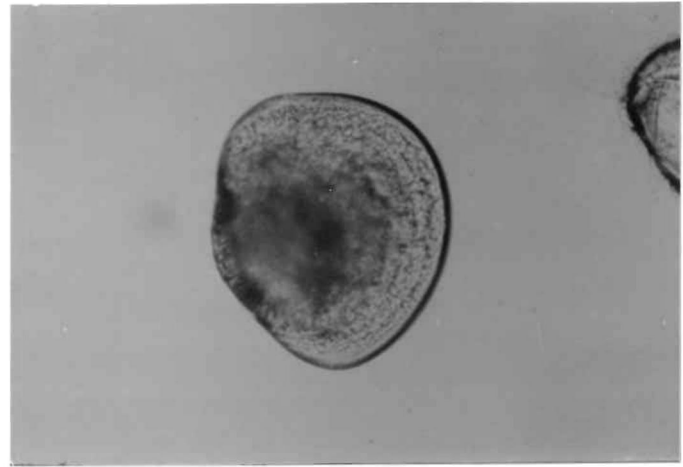


d

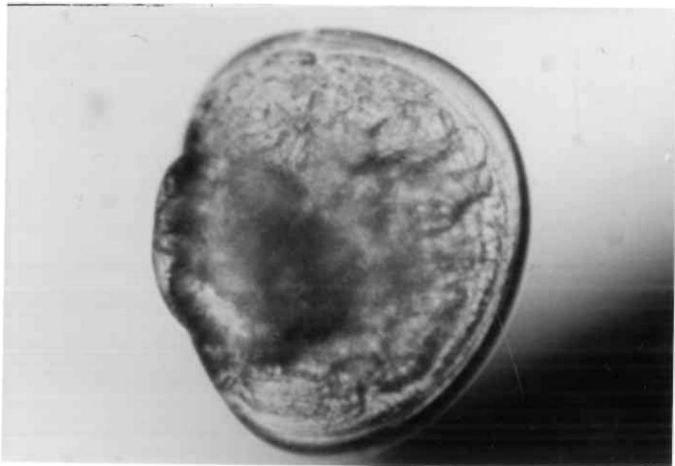
Figura 8. Estadios con umbo de Modiolus capax. Se indican las longitudes correspondientes. Aumento 100 X.
a) Larva con umbo de 178 micras, b) Larva con umbo de 180 micras, c) Larva con umbo de 199 micras, d) Larva con umbo de 221 micras.



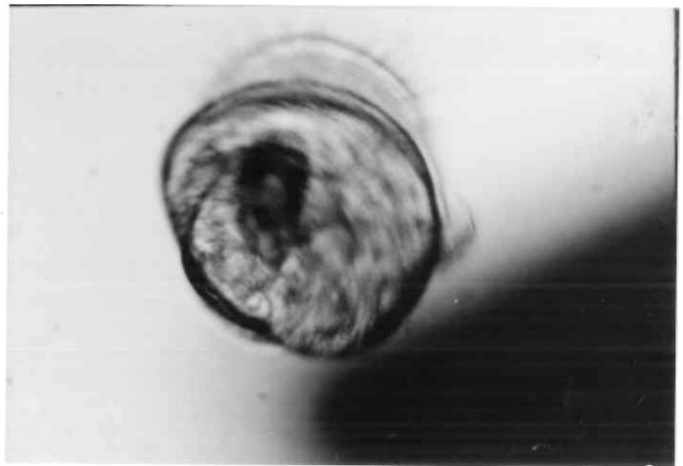
a



b



c



d

Figura 9. Estadíos pediveliger de Modiolus capax. Se indican las longitudes correspondientes y el aumento.
a) Pediveliger de 231 micras (400 X), b) Pediveliger de 251 micras (100 X), c) Pediveliger de 275 micras (400 X), d) Pediveliger de 275 micras (100 X).

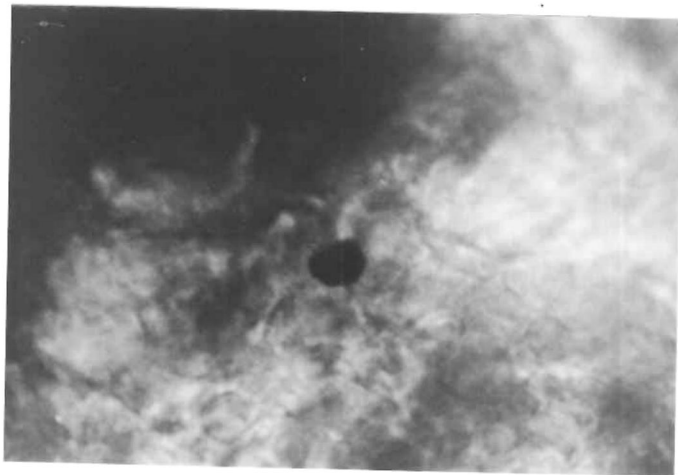


Figura 10. Mancha ocular de Modiolus capax. Aumento 1000 X.

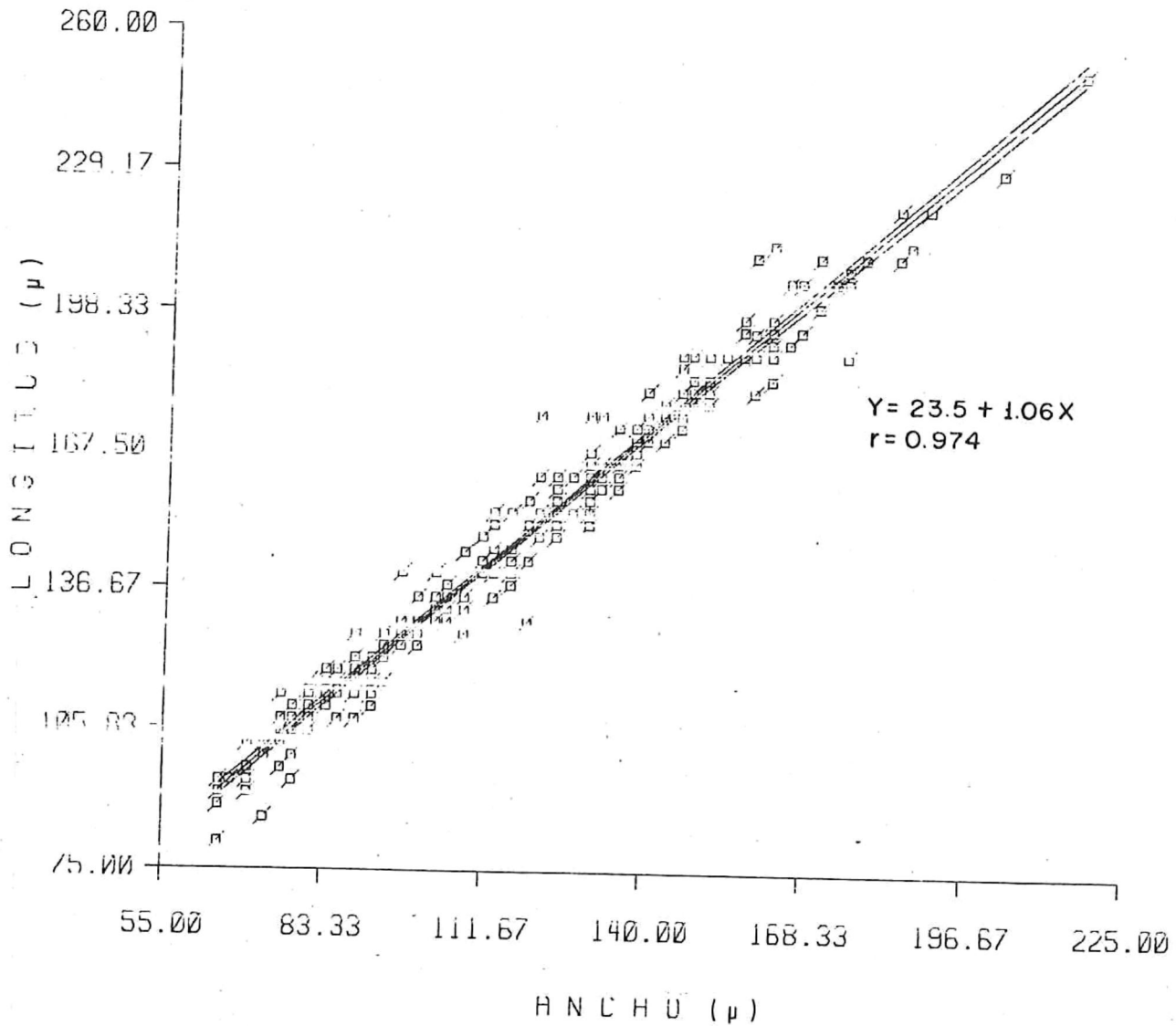


Figura 11. Relación entre la longitud (y) y el ancho (x) de las larvas de *M. capax*. Se presenta la ecuación de regresión lineal simple y el coeficiente de correlación (r). Se grafican los datos originales, el ajuste lineal resultante y correspondiente cinturón de confianza al 95%.

datos originales, la línea de regresión y el cinturón de confianza al 95 %.

En la figura 12 se presenta el diagrama tridimensional construido con los datos de longitud, ancho y profundidad. En éste se aprecia la uniformidad de la banda longitud-ancho y una disminución de la banda longitud-profundidad, características que dan al poliedro una transformación en sus caras, manteniéndose la relación longitud-ancho y aumentando la proporción longitud-profundidad.

3.5 VARIABLES FISICO-QUIMICAS

Durante el período del desarrollo larval la temperatura se mantuvo dentro del rango prefijado, 24 ± 1 °C; el potencial de hidrógeno (pH), siempre ligeramente alcalino, fluctuó entre 7.65 y 7.91, y la concentración de oxígeno disuelto varió entre 6.6 y 7.2 mg/l.

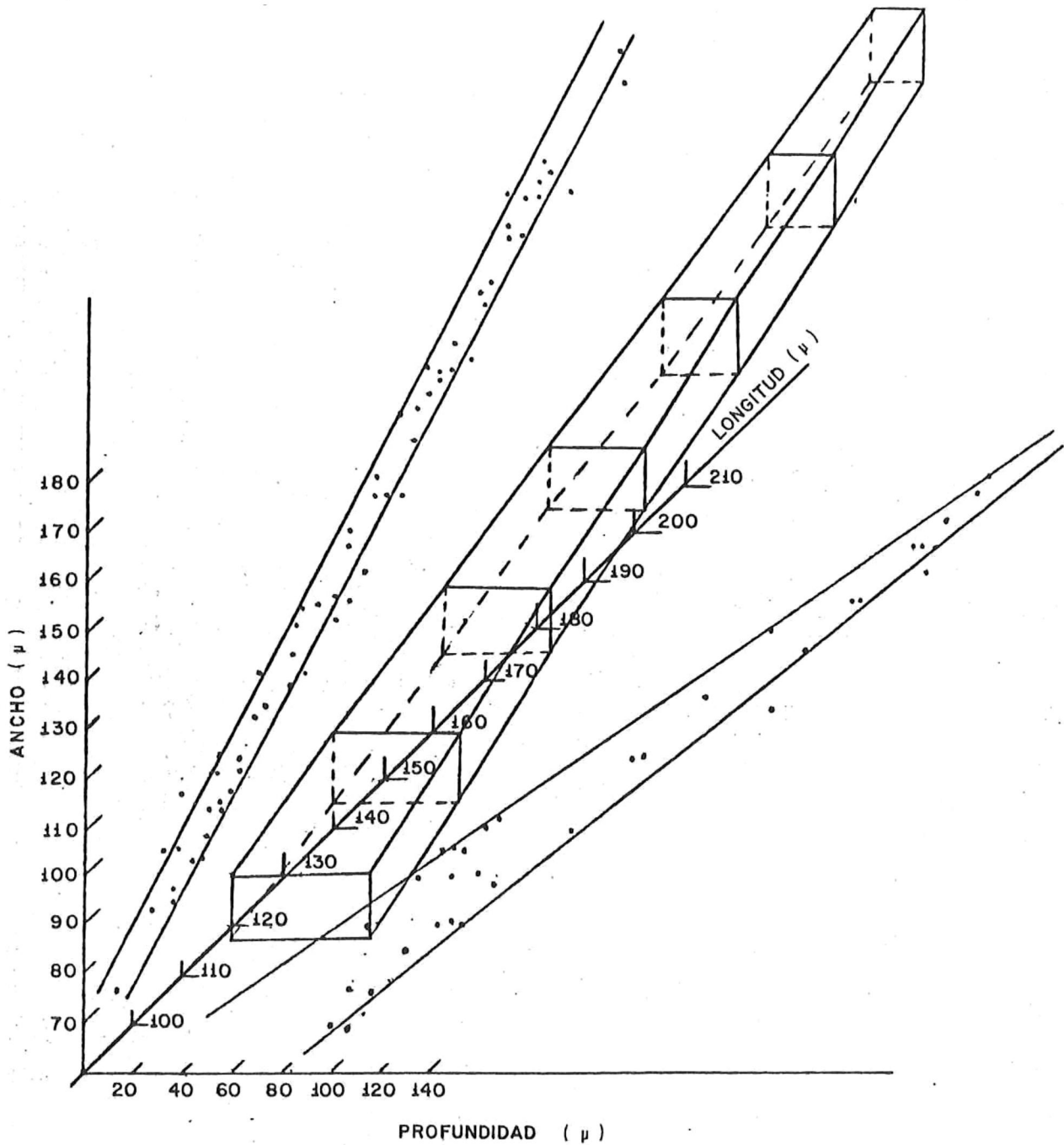


Figura 12. Representación tridimensional del crecimiento larval de *M. capax*. Las coordenadas ancho (y) y profundidad (x) corren paralelas al eje de longitud (z). Los puntos representan mediciones observadas de longitud-ancho ó longitud-profundidad. El poliedro fue construido de acuerdo al procedimiento descrito por Chanley y Van Engel (1969).

4 DISCUSION

Debido a la falta de información sobre el ciclo reproductivo de *M. capax* en Bahía de Los Angeles, B. C. México, con el fin de acelerar en lo posible la iniciación práctica del estudio planteado, se juzgó conveniente aplicar la inducción al desove sistemáticamente a partir de la primera colecta de especímenes previendo la ocurrencia de desoves parciales no predecibles a partir del examen del volumen gonadal.

La inspección macroscópica del volumen gonadal ha sido empleada por varios autores como criterio para establecer la madurez sexual en lamelibranquios. Sin embargo este criterio, tiene un alto grado de incertidumbre debido a que la madurez aparente de la gónada (volumen y color) no guarda una relación unívoca con la maduración fisiológica de los productos sexuales ya que siendo la gametogénesis un proceso progresivo es factible encontrar gametas funcionales antes de que la gónada alcance la madurez aparente (Young, 1946). La inspección de la madurez morfológica de los productos sexuales (movilidad de espermias y desarrollo de óvulos) aunque es útil auxiliar en la determinación de madurez, tampoco es un indicador definitivo de madurez fisiológica (viabilidad).

La madurez fisiológica implica que ante un estímulo adecuado el organismo es capaz de desovar y producir larvas viables, o bien que esta condición ocurre cuando se fertilizan gametas desnudas. La inducción al desove ha sido empleada por Young (1942; 1945; 1946) para establecer la época de madurez gonadal en *M. californianus*.

La inducción al desove por los métodos térmico, mecánico, sexual y químico con cloruro de potasio y cloruro de amonio, entre otros, han sido probados en diferentes especies de bivalvos obteniéndose generalmente resultados satisfactorios. Algunos autores indican que el género *Modiolus* es difícil de desovar por lo que se consideró que la aplicación simultánea de varios estímulos podría resultar más adecuada que la utilización de un estímulo único. En base a lo anterior, y a la observación de que el incremento gradual de temperatura generaba la formación de corrientes del sifón exhalante (comportamiento asociado al mecanismo de desove de *Mytilus californianus* (Young, 1945) y *Mytilus edulis* (Chipperfield, 1953)) se juzgó conveniente añadir a éste el estímulo sexual.

Esta metodología, aplicada sistemáticamente a partir del mes de marzo, generó resultados congruentes con la observación macro y microscópica de las gónadas. Así, durante el período de febrero-abril en que el volumen de la

gónada era reducido y no pudo hacerse una diferenciación de productos sexuales el estímulo resultó inefectivo (0/25), mientras que a partir de mayo hasta septiembre, período en que ambas condiciones indicaron madurez morfológica, el estímulo fue satisfactorio obteniéndose una eficiencia máxima de 90/190 en el mes de agosto.

Los resultados anteriores indican que la época reproductiva de *M. capax* es estacional, condición más o menos común en lamelibranquios de aguas frías y templadas. Dado que las condiciones de temperatura en Bahía de Los Angeles, B. C., son fuertemente cíclicas, registrándose un mínimo de 15 °C en febrero y un máximo de 31 °C en julio, es posible que el ciclo reproductivo de *M. capax* en esta localidad esté íntimamente asociado con el incremento de temperatura ambiental.

En el presente trabajo solo se realizaron observaciones de los eventos externos más notorios del desarrollo embriológico y larval, sin embargo, con el fin de ampliar la información relativa a las observaciones realizadas, éstas se tratarán de relacionar en lo posible con los cambios internos descritos por otros autores quienes han realizado estudios embriológicos y larvales muy detallados (vease Verdonk y van den Biggelaar (1983) para moluscos y Field (1922) para la familia Mytilidae).

Los mecanismos de desove en *M. capax* concuerdan ampliamente con los descritos por Young (1945) para *M. californianus* y por Chipperfield (1953) y Bayne (1976) para *M. edulis* y están caracterizados por la ausencia de contracciones valvares durante la liberación de los productos sexuales los cuales son impulsados hacia afuera de las valvas por flujos del sifón exhalante. La liberación de los espermias es en forma de nube y son similares en tamaño (4 micras de cabez, por 43 de cola) y color a los descritos por Field (1922) para *M. edulis*, mientras que los óvulos pueden ser liberados en forma de nube o en pequeños hilos de color amarillo-naranja y son ligeramente mayores (3-4 micras) a los de *M. edulis* (Bayne, 1976) y al rededor de 10 micras menores que los descritos por De Schweinitz y Lutz para *Modiolus modiolus*.

La formación de los cuerpos polares, mismos que se aprecian en la figura 3d, ocurre después de la fecundación del óvulo y corresponden a las dos últimas reducciones cromosómicas que preceden la fusión de los pronúcleos femenino y masculino. Como consecuencia de la fecundación, la membrana vitelina que rodea al huevo se ondula notoriamente como se observa en la figura 4a, debido a una segregación ooplásmica que concentra el citoplasma hacia el centro del huevo dejando un espacio perivitelino lo cual ocurre antes de la primera segmentación (Field, 1922).

El estadio aparente de tres células de la figura 4b ocurre al inicio de la primera segmentación y es el resultado de la formación de un lóbulo polar. Este se forma al proyectarse el citoplasma del polo vegetal, el cual se estrangula y mantiene unido a uno de los blastómeros. El material de dicho lóbulo se fusiona con el blastómero al que se ha mantenido unido dando como resultado, al final de la primera división, los dos blastómeros de tamaño desigual que se observan en la figura 4c. La aparición de este lóbulo polar se repite en la segunda división originando tres blastómeros iguales (A, B, C), y un cuarto de mayor tamaño (D), (Verdonk y van den Biggelaar, 1983). A estos cuatro blastómeros (fig. 4d) se les conoce como macrómeros o cuadrantes del huevo.

Raven (1964) indica que en todos los moluscos, excepto los cefalópodos, la segmentación del huevo es espiral. En ésta, los husos de las divisiones son oblicuos con relación al eje del huevo y las divisiones se alternan dextrotropica y lebotrópicamente formando sincrónicamente hasta la sexta división cuatro cuartetos de micrómeros los cuales cubren a los macrómeros dando origen a una esteuroblástula (Houillon, 1980). La formación de los dos siguientes cuartetos de micrómeros, correspondientes a la séptima y octava divisiones, a diferencia de las anteriores son asincrónicas, haciéndose ésta más notoria en el blastómero D (Verdonk y

van den Biggelaar, 1983).

El significado morfogénético de los blastómeros ha sido estudiado por algunos autores. Verdonk y van den Biggelaar 98 cit. mencionan que el ectodermo se origina del primer, segundo y tercer cuartetos de micrómeros, el endodermo de los macrómeros 4A-4D y tres micrómeros del cuarto cuarteto de micrómeros, 4a-4c, mientras que el cuarto micrómero de este cuarteto, el 4d, origina el mesodermo.

Estas capas se forman después de una gastrulación epibólica en la que los micrómeros del polo animal cubren a los macrómeros del polo vegetativo (Houillon, 1980). En los lamelibranquios este recubrimiento es seguido por una invaginación de los macrómeros en una zona restringida del polo vegetal (Bayne, 1976; Verdonk y van den Biggelaar, 1983).

La aparición de la larva trocófora, misma que se aprecia en las figuras 6a y 6b, marca el siguiente cambio morfológico en el desarrollo. Esta larva, la primera de nado libre, es impulsada por un flagelo situado en la región anterior el cual, para *M. capax*, está compuesto por tres filamentos. Field (1922), menciona que en este estadio se forman internamente la boca, el estómago y el tracto digestivo y que a su vez, el cambio morfológico más notorio

durante las siguientes horas es la secreción de las valvas por parte de la glándula de la concha que está situada en la región dorsal posterior de la larva.

Al mismo tiempo que se desarrolla el velo se completa la secreción de esta primer concha, la cual es conocida como prodisoconcha I y que se caracteriza por no presentar líneas de crecimiento, así, la larva alcanza el segundo estadio de nado libre, la larva veliger o veliconcha. También conocido como charnela recta o estadio en "D".

Durante el estadio de charnela recta, el cual corresponde a las figuras 6c y 7a-d, la concha es secretada por el manto y en ella pueden observarse las líneas de crecimiento, a esta concha se le conoce como prodisoconcha II. En esta especie, la forma recta de la charnela se mantiene hasta que la larva alcanza aproximadamente 160 micras de longitud. Posteriormente esta forma empieza a perderse por un mayor crecimiento en la región del umbo (fig. 8a).

Este estadio en especies del mismo género presenta tallas máximas similares. Para *M. modiolus* De Schweinitz y Lutz (1976) reportan que el estadio de charnela recta se mantiene hasta las 150-160 micras, mientras que en *M. demissus* (tomado de Loosanoff, et al, 1966, Fig. 10), este

estadio se aprecia hasta las 165 micras. Sin embargo, los valores mínimos reportados por dichos autores para este estadio, exceden en al menos 15 micras a las dimensiones mínimas encontradas para las larvas de *M. capax*.

Bayne (1976) indica que en este estadio y en el siguiente (larva con umbo), los cambios morfológicos internos se limitan a una diferenciación celular del velo incluyendo sus músculos retractores, el desarrollo del sistema alimenticio, los ganglios nerviosos y las células del manto encargadas de la secreción de la concha.

El siguiente cambio morfológico, como se mencionó anteriormente, lo constituye el mayor pronunciamiento del umbo, con lo cual la larva adopta una forma más circular como se observa en las figuras 8a-d.

Este estadio en *M. capax*, se presenta en larvas mayores a 160 micras de longitud (fig. 8a), siendo similar al tamaño dado por Loosanoff, et al (1966) para *M. demissa* y por De Schweinitz y Lutz (1976) para *M. modiolus*. Sin embargo, cuando las larvas alcanzaron una longitud de aproximadamente 210 micras (fig. 8d), se pudo observar en éstas la aparición del pie y la mancha ocular (aproximadamente 8 micras de diámetro), lo cual difiere de lo reportado por los autores antes mencionados quienes para

M. demissus y *M. modiolus* concuerdan en que dichos órganos se desarrollan hasta que las larvas exceden las 270 micras de longitud.

Después de la aparición del pie la larva alcanza el estadio conocido como pediveliger (fig. 9a-d), misma que precede el asentamiento y la metamorfosis. En esta última Bayne (1976) señala que los cambios morfológicos más importantes son la secreción del biso, el colapso y desaparición del velo, la formación de los palpos labiales y una reorientación de los órganos en la cavidad del manto.

En lo que se refiere a la relación longitud-ancho a lo largo de todo el desarrollo larval de *M. gapax* (fig. 11) se encontró que los coeficientes de regresión y correlación lineal son similares (1.04 a 1.08 y > 0.90 , respectivamente) a los reportados para *M. edulis* y *M. modiolus* (De Schweinitz y Lutz, 1976). Sin embargo, el crecimiento tridimensional de *M. gapax* (fig. 12) difiere al de dichos mitílidos debido a que presenta un reducido desarrollo del umbo en relación al crecimiento en longitud. Esta característica hace que al graficar los poliedros éstos disminuyan en su cara superior, mientras que al permanecer la relación longitud-ancho casi constante la cara lateral del poliedro presente una mayor uniformidad. Esto indica que la condición típica de crecimiento del organismo adulto

(mayor longitud antero-posterior que dorso-ventral) se inicia posterior a la fijación.

El tiempo requerido para el completo desarrollo embriológico y larval depende fuertemente de las condiciones del cultivo, siendo particularmente importantes la temperatura y la calidad y cantidad del alimento suministrado, entre otros.

En el presente estudio la temperatura experimental se seleccionó en base a las temperaturas registradas en el campo, eligiéndose 24 ± 1 °C por ser ésta la correspondiente al mes de junio, mes en que se observó en los organismos gametas desarrolladas.

En un cultivo experimental realizado a aproximadamente 18 °C (datos no reportados), se pudo constatar el efecto negativo que esta temperatura ejerce en el desarrollo y sobrevivencia de las larvas de *M. garyi*. En dicho experimento, se encontró que la aparición del estadio en "D" ocurre hasta las 72 horas de la fecundación, en comparación con las 24 horas necesarias en el experimento realizado a 24 °C, registrándose también una baja tasa de crecimiento y una sobrevivencia menor al 1 % al octavo día de iniciado el experimento. Estos resultados son congruentes a los reportados por Sprunge (1984) quien encuentra que la

duración del período embriológico de *Mytilus edulis* hasta la aparición de las larvas en "D" es afectado inversamente por la temperatura, observando que dicho estadio se alcanza en 32 horas a 18 °C, mientras que a 6 °C su aparición ocurre hasta las 104 horas de la fecundación.

M. lutheri, la microalga proporcionada como alimento a los cultivos experimentales de *M. edulis*, es considerada nutricionalmente adecuada para una amplia variedad de larvas de bivalvos (Chanley, 1975). En este estudio, el suministro de 1×10^5 cel/ml de *M. lutheri*, temperatura de 24 °C, salinidad de 35 o/oo, pH ligeramente alcalino y rango de concentración de oxígeno disuelto entre 6.6 y 7.2 mg/l, sin ser necesariamente las condiciones de cultivo óptimas, puede considerarse fueron adecuadas ya que además de soportar el crecimiento larval, el tiempo de desarrollo al estadio pediveliger (16 días) fue similar al reportado para otros mitílidos (Bayne, 1965) y pueden constituir una base para el desarrollo de estudios más específicos sobre el cultivo masivo en condiciones controladas de *M. edulis*.

5 CONCLUSIONES

- En *Modiolus capax* la inducción al desove empleando incrementos graduales de temperatura reportó resultados positivos a partir del mes de mayo obteniéndose una eficiencia máxima de 47 % con los organismos colectados en agosto.

- El desarrollo embriológico y larval concuerda con el descrito para otros mitílidos.

- A la temperatura ensayada de $24 \pm 1^{\circ}\text{C}$ la aparición de la veliconcha ocurre a las 24 horas de la fecundación y la pediveliger a los 16 días.

- El estadio en "D" se presenta en larvas de 102.2-157.8 micras de longitud; el estadio con umbo de 160-200 micras; y el estadio pediveliger en larvas mayores a 210 micras.

- Durante todo el desarrollo larval la longitud excedió al ancho en 27-38 micras, por lo que la condición típica de crecimiento del adulto (mayor longitud antero-posterior que dorso-ventral) se inicia posterior a la fijación.

6 LITERATURA CITADA

- Bayne, B. L., 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *J. Anim. Ecol.*, 33: 513-523.
- Bayne, B. L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2 (1) : 1-47.
- Bayne, B. L., 1976. The biology of mussel larvae. En : B. L. Bayne. (ed.), *Marine mussels: Their ecology and physiology*. Cambridge University Press, 81-120.
- Breese, W. P. y R. E. Malouf., 1974. Hatchery manual for the Pacific Oyster. Oregon State University. Sea Grant College Program. Pub. No. ORESU-H-75-002. 22 pp.
- Brown, R. A. and R. Seed., 1977. *Modiolus modiolus* (L.). An autoecological study. Proc. 11th Europ. Symp. Mar. Biol. Pergamon Press. 93-100.

- Brusca, R. C., 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. The University of Arizona Press, 513 pp.
- Chanley, P. and W. A. Van Engel., 1969. A three-dimensional representation of measurement data. *Veliger*, 12 : 78-83.
- Chanley, P., 1970. Larval development of the hooked mussel, *Brachidontes recurvus* Rafinesque (Bivalvia: Mytilidae) including a literature review of larval characteristics of the mytilidae. *Proceedings of the national shellfisheries association*, 60 : 86-94.
- Chanley, P., 1975. Laboratory cultivation of assorted bivalve Mollusks. In : W. L. Smith y M. H. Chanley, (ed.), *Culture of Marine Invertebrate Animals*. Plenum Press, 297-318.
- Chipperfield, P. N. J., 1953. Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in British waters. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 32, 449-476.
- Comeley, C. A., 1978. *Modiolus modiolus* (L.). from the Scottish west coast. I. Biology. *Ophelia* 17 (2):

167-193.

- Comeley, C. A. 1981. The physical and biochemical condition of *Modiolus modiolus* (L.) in Shetland voes. Proc. of the Royal Soc. of Edimburgh. 229-321.
- Culliney, J. L., P. J. Boyle and R. D. Turner., 1975. New approaches and techniques for studying bivalve larvae. En : W. L. Smith y M. H. Chanley, (ed.), Culture of Marine Invertebrate Animals. Plenum Press, 257-271.
- De Schweinitz, E. H., and R. A. Lutz., 1976. Larval development of the northern horse mussel, *Modiolus modiolus* (L.) including a comparison with the larvae of *Mytilus edulis* L. as an aid in planktonic identification. Biol. Bull., 150 : 348-360.
- Field, I. A., 1922. Biology and economic value of the sea mussel, *Mytilus edulis*. Bull. Bur. Fish., Wash., 38: 125-259.
- Galtsoff, P. S. 1964. The american oyster. U. S. Fisheries Bull. Fish and Wild. Serv. 64: 1-480.
- Houillon, C., 1980. Embriología. Ed. Omega, 183 pp.

- Hrs-Brenko, M., and A. Calabrese., 1969. The combined effects of salinity:temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 4 (3) : 224-226.
- Hrs-Brenko, M., 1973. Gonad development, spawning and rearing of *Mytilus* sp. larvae in the laboratory. Stud. Rev. GFCM (52): 53-65.
- Incze, L. S., B. Porter, and R. A. Lutz., 1978. Experimental culture of *Mytilus edulis* (L.) in a northern estuarine gradient: growth, survival, and recruitment. En : Proceedings of the ninth annual meeting world mariculture society.
- Iwata, K. S., 1951. Spawning of *Mytilus edulis*. (4) Discharge by KCl injection. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 16: 393-394.
- Keen, A. M., 1971. Sea shells of tropical west America. Stanford University Press. 208 pp.
- Loosanoff, V. L., and H. C. Davis., 1963. Rearing of bivalve mollusks. En : F. S. Russell, (ed.), Advances in Marine Biology; 1 : 1-136.
- Loosanoff, V. L., H. C. Davis., and P. E. Chanley.,

1966. Dimensions and shapes of larvae of some marine bivalve Mollusks. *Malacologia*, 4 (2): 351-435.
- Lutz, R. A., and H. Hidu., 1979. Hinge morphogenesis in the shell of larval and early post-larval mussels (*Mytilus edulis* L. and *Modiolus modiolus* (L.)). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 59 : 111-121.
- Mason, J., 1971. Mussel cultivation. *Underwater Journal and Information Bulletin*. 3 (2) : 52-59.
- Mason, J., 1972. The cultivation of the European mussel, *Mytilus edulis* Linnaeus. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 10, 437-460.
- Morton, B., 1971. The biology and functional morphology of *Modiolus metcalfei* (Bivalvia, Mytilidae) from Singapore Mangrove. *Malacologia* 16 (2): 501-517.
- Parulekar, A. H., Z. A. Anzari., S. N. Harkantra and A. Nair., 1978. Growth of weaving mussel, *Modiolus metcalfei* (Hanley) in the Mandovi River Coa. *Indian J. Mar. Sci.* 7 (1): 51-53.
- Raven, C. P., 1964. Development. En : K. M. Wilbur y C. M. Yonge, (ed.), *Physiology of Mollusca*. Academic

Press, 165-195.

Rodríguez, O. D., and J. W. Day., 1978. An ecológical study of *Modiolus demissus granosissimas* Sowerby in Louisiana (USA). An. Centro de Ciencias del Mar y Limnología. Univ. Nal. Auton. de Mex. 5 (1): 215-224.

Seed, R., and R. A. Brown., 1975. The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on populations structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Mytilus edulis* L. (Molluscs: Bivalvia). Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. 257-274.

Smith, R. T., and J. T. Carlton. 1975. Light's manual: intertidal invertebrates of the central California Coast. 716 pp.

Sokal, R. R., y F. J. Rohlf., 1979. Biometria. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. 332 pp.

Sprunge, M. 1984. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. Marine Ecology. Vol 17: 283-293.

- Sprunge, M., and B. L. Bayne., 1984. Some practical aspects of fertilizing the eggs of the mussel *Mytilus edulis* L. J. Cons. Int. Explor. Mer, 41: 125-128.
- Stromgren, T., 1976. Growth rates of *Modiolus americanus* (Leach) in relation to mechanical disturbance and darkness. Bull. Mar. Sci. 26 (3): 410-413.
- Sullivan, C. M. 1948. Bivalve larvae of Malpeque Bay, P. E. I. Bull. Fish. Res. Bd. Can. No. 77, 36 p.
- Verdonk, N. H. and J. A. M. van den Biggelaar., 1983. Early development and formation of the germ layers. En : K. M. Wilbur, (ed.). The Mollusca. Vol. 3. Development. Academic Press, 91-122.
- Walne, P. R., 1964. Culture of marine bivalve larvae. En : K. M. Wilbur y C. M. Yonge, (ed.), Physiology of Mollusca. Academic Press, 197-210.
- Young, R. T. 1942. Spawning season of the california mussel *Mytilus californianus*. Ecology 23 (4): 490-492.
- Young, R. T. 1945. Stimulation of spawning in the mussel *Mytilus californianus*. Ecology: 26 (1): 58-69.

Young, R. T. 1946. Spawning and setting season of the
mussel *Mytilus californianus*. Ecology: 27 (4):
354-363.