

**CICLO REPRODUCTIVO DE CALYPTRAEA (TROCHITA)
TROCHIFORMIS (GASTROPODA: CALYPTRAEIDAE) EN BAHIA
LA HERRADURA, COQUIMBO, CHILE, UTILIZANDO UN INDICE
DE PRODUCCION DE CAPSULAS OVIGERAS**

**REPRODUCTIVE CYCLE OF CALYPTRAEA (TROCHITA)
TROCHIFORMIS (GASTROPODA: CALYPTRAEIDAE) AT
LA HERRADURA BAY, COQUIMBO, CHILE, USING AN EGG-
CAPSULE PRODUCTION INDEX**

Juan I. Cañete¹, Juan E. Illanes² y Rattcliff P. Ambler³

RESUMEN

Se describe el ciclo reproductivo anual de una población submareal del gastrópodo incubador *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778) a través de un índice de producción de cápsulas ovígeras, calculado como el cociente entre el número de cápsulas ovígeras con estados embrionarios tempranos (huevos a trocófora) y la longitud de la concha de la hembra. Las muestras fueron recolectadas mensualmente entre febrero de 1989 y marzo de 1990 en Bahía La Herradura (29°58'55" S, 71°22'20" O), Coquimbo, Chile. Se detectó producción continua de cápsulas ovígeras durante todo el año. El valor del índice de producción de ovicápsulas fluctuó entre 0.68 - 1.01 cápsulas mm⁻¹, siendo menor durante los meses de verano (< 0.88 cápsulas mm⁻¹). Se encontró una relación lineal positiva entre la longitud de la concha de la hembra (LC) y el número de cápsulas ovígeras (NC): $NC = 3,28 + 0,79 LC$. La longitud de la hembra de menor tamaño con presencia de cápsulas fue 28 mm. El bajo valor del índice reproductivo durante el verano se debería a efectos negativos producidos por el incremento de la temperatura del agua de mar, canalización de energía hacia el crecimiento corporal en detrimento de la reproducción y una disminución de la concentración de oxígeno disuelto en el agua de mar por la intrusión de masas de aguas originadas por las surgencias.

Palabras claves: Gastropoda, ciclo reproductivo, fecundidad, Chile.

ABSTRACT

The annual reproductive cycle of a subtidal population of the brooder gastropod *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778) is described throughout monthly sampling between february 1989 and march 1990 at Herradura Bay (29°58'55" S, 71°22'20" O), Coquimbo, Chile. Continuous production of egg-capsule was detected. The number of egg-capsules with early embryos (eggs-trochophore) divided by the female shell length was regarded as an egg-capsule production index. Such index ranged between 0.68 - 1.01 capsules mm⁻¹, decreasing during summer months (< 0.88 capsules mm⁻¹). A positive and significant linear relationship between shell length of female (LC) and number of egg-capsules (NC) was found ($NC = 3,28 + 0,79 LC$). Size of smallest females with egg-capsules was 28 mm. The low values of this index during the summer season are likely due to: negative effects of the increase of the sea water temperature, canalization of energy mainly to growth in detriment of reproduction, and, a reduction of the dissolved oxygen in the sea water by coastal upwelling.

Key words: Gastropoda, reproductive cycle, fecundity, Chile.

¹ Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Casilla 117, Coquimbo, Chile.

² Dirección actual: 1. Depto. Oceanología, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile; 2. Depto. Acuicultura,

³ Universidad Católica del Norte, Casilla 117, Coquimbo, Chile. 3. Servicio Nacional de Pesca, Tongoy, IV Región, Chile.

INTRODUCCION

*Calyptrea (Trochita) trochiformis*¹ (Born, 1778) es, hasta el presente, la única especie de gastrópodo con ciclo de vida holobentónico que se captura con fines comerciales en Chile (Cañete & Ambler, 1992). Se conocen escasos antecedentes acerca de la biología reproductiva de esta especie, siendo los estudios de Bolvarán (1981), Brown (1989) y Cañete & Ambler (1992) los únicos aportes que han descrito diferentes aspectos de la reproducción, en especial el cambio de sexo, la conducta de apareamiento y el desarrollo intracapsular, respectivamente.

Recientemente, Cañete & Ambler (op. cit.) publicaron antecedentes cuantitativos sobre la fecundidad en ejemplares provenientes de una población submareal de este gastrópodo, recolectados en Bahía La Herradura (29°58'55" S, 71°22'20" W), Coquimbo, Chile, entre Abril y Agosto de 1987. Sin embargo, no existe información acerca de la variabilidad en la producción de cápsulas ovígeras en esta población con una cobertura temporal más amplia de modo de determinar el ciclo reproductivo. Cañete (1992) sugirió utilizar la variación temporal de la abundancia de cápsulas ovígeras en el ambiente natural para determinar el ciclo reproductivo de algunas especies de neogastrópodos del norte de Chile. En este contexto, el presente trabajo describe el ciclo reproductivo del gastrópodo incubador *C. trochiformis*, utilizando antecedentes sobre la producción mensual de cápsulas ovígeras con muestras recolectadas entre febrero de 1989 y marzo de 1990 en una población submareal de Bahía La Herradura.

C. trochiformis es una especie hermafrodita protándrica, sésil, que incuba a sus embriones en un conjunto de cápsulas mantenidas bajo la cavidad del manto por alrededor de 50 días (Cañete & Ambler, op. cit.). Estas características permitirían describir el ciclo reproductivo utilizando la variación temporal de la abundancia de cápsulas.

MATERIALES Y METODOS

Las muestras se recolectaron mensualmente entre febrero de 1989 y marzo de 1990 a través de buceo autónomo en profundidades de 1 a 7 m. Los ejemplares, aún adheridos al sustrato rocoso, fueron transportados al laboratorio, seleccionándose para su estudio sólo los individuos hembras con una longitud ánteroposterior de la concha > 25 mm. Se hizo esto porque previamente habían detectado hembras de este tamaño con cápsulas ovígeras (Cañete & Ambler, 1992).

Cada hembra seleccionada fue desprendida del sustrato, y si su ovipostura presentaba cápsulas con estadios tempranos del desarrollo (huevos a trocófora; ver Cañete & Ambler, op. cit.), se le registraron los siguientes parámetros: longitud ánteroposterior de la concha y el número de cápsulas por ovipostura. Cabe destacar que en esta especie todos los embriones de una misma ovipostura presentan el mismo grado de desarrollo (Cañete & Ambler, op. cit.) por lo que se contabilizaron todas las cápsulas. Se seleccionaron sólo las oviposturas con estadios tempranos como un medio para asegurar que se estaba contabilizando las cápsulas producidas durante el mes en que se realizó el muestreo. Debido a que el estado de larva trocófora se alcanza a los 16 ± 3 días después de la adhesión de las cápsulas al sustrato (Cañete & Ambler, op. cit.), los muestreos fueron realizados después del día 20 de cada mes. El conteo de las cápsulas se realizó con un proyector de perfiles NIKON tipo 210. La fecundidad de *C. trochiformis* fue expresada como el número de cápsulas por ovipostura. Para poder comparar la producción de cápsulas en forma independiente del tamaño de la hembra se obtuvo un índice (I) o cociente entre el número de cápsulas ovígeras (NC) y la longitud de la concha de la hembra (LC, mm) ($I = NC/LC$).

Si este índice es apropiado e independiente del tamaño corporal de la hembra, sólo el numerador (número de cápsulas) debiera relacionarse linealmente con la longitud de la concha. De acuerdo a la función de regresión y coeficiente de correlación obtenidos (ver Resultados), este supuesto se cumple para este par de variables. Para demostrar que el índice es independiente de la longitud de la concha de la hembras se realizó un análisis de regresión

¹Se referirá como *C. trochiformis*.

lineal y de correlación entre ambas variables obteniéndose la siguiente función: $I = 0,86 + (-0,0003) LC$; $r = -0,016$; $N = 194$. Por otra parte, se utilizó una función de regresión lineal porque estudios previos sobre la relación entre la fecundidad y el tamaño de las hembras de otras especies de Calyptraeidae como en un estudio previo en *C. trochiformis* (Hendler & Franz, 1971; Gallardo, 1977; Cañete & Ambler, op. cit) han demostrado que existe un buen ajuste lineal entre ambas variables.

Para determinar el tamaño de las rocas que servían de sustrato a los ejemplares de *C. trochiformis* estudiados, en cada oportunidad se registró el volumen desplazado por la roca, el cual fluctuó entre 2,3 y 8,7 l (promedio = $3,5 \pm 1,4$ l; $N = 16$).

La temperatura del agua de mar fue registrada diariamente por personal del área de Oceanografía de la Universidad Católica del Norte aproximadamente a 100 m de la zona de estudio.

RESULTADOS

La Tabla 1 muestra los valores promedios y las respectivas desviaciones estándar obtenidas para cada una de las variables determinadas a las 194 hembras ovígeras analizadas durante este estudio. El número de cápsulas (NC) por hembra fluctuó entre 15 y 102, variando el rango de tamaño entre 28 y 86 mm (LC). La producción de cápsulas ovígeras en *C. trochiformis* es dependiente del tamaño. Se encontró una rela-

ción lineal positiva significativa entre (NC) y (LC), cuya función de regresión fue igual a $NC = 3,28 + 0,79 LC$; $r = 0,595$ ($p < 0,05$; $N = 194$). El cociente entre el número de cápsulas y la longitud de la hembra fluctuó entre 0,35 y 1,61 mm^{-1} . Además, se desprende de esta tabla que la hembra más pequeña con ovicápsulas presentó una longitud de 28 mm.

La Tabla 2 muestra la variación mensual de 4 variables analizadas durante este estudio para describir el ciclo reproductivo de *C. trochiformis*. Se observó que durante todo el período de estudio las hembras mantuvieron una producción continua de ovicápsulas. La misma tabla indica que el tamaño promedio de las hembras con oviposturas fluctuó entre 53,8 y 63,7 mm; el número promedio de cápsulas fluctuó entre 38,4 y 64,7. El cociente entre el número de cápsulas ovígeras con estadios tempranos y la longitud de las hembras recolectadas fluctuó entre 0,68 y 1,01 cápsulas mm^{-1} , observándose una disminución durante los meses de verano ($< 0,88$ cápsulas mm^{-1} ; excepto febrero) y un incremento en los meses restantes (excepto septiembre); pese a estas excepciones, las diferencias fueron significativas (ANOVA 1 vía; $F_{1,13} = 4,79$; $p < 0,05$).

De esta tabla también se desprende que la actividad reproductiva, basada en la proporción de hembras con oviposturas con estadios tempranos del desarrollo en función del número total de hembras recolectadas cada mes (incluidas aquellas con oviposturas con estadios en un grado de desarrollo superior al de larva trocófora), tiende a ser superior durante los

Tabla 1. Variables biológicas utilizadas para describir la variabilidad temporal del índice de producción de cápsulas ovígeras del gastrópodo *Calyptraea trochiformis* en Bahía La Herradura, Coquimbo, Chile, recolectados entre febrero de 1989 y marzo de 1990.

Variable	N	Promedio	Desviación estándar	Valor mínimo-máximo
Longitud concha (LC) (mm)	194	58,3	12,4	2 - 86
Número cápsulas (NC) por postura	194	49,2	16,4	15 - 102
Cuociente LC/NC (cápsulas mm^{-1})	194	0,85	0,22	0,35 - 1,61

Tabla 2. Variabilidad temporal de algunos parámetros reproductivos que caracterizan el ciclo reproductivo de *Calyptrea trochiformis* en Bahía La Herradura, Coquimbo, Chile. Cada valor representa el promedio y la desviación estándar. N indica el número de hembras recolectadas cada mes (sin oviposturas y con presencia de ellas, pero con embriones en un grado de desarrollo superior al de larva trocófora).

Mes	Proporción hembra c/ovipostura	Longitud concha (LC; mm)	Número cápsulas (NC)	Cuociente NC/LC (mm ⁻¹)
Febrero,89 (N = 65)	0,5	53,8±16,1	38,4±10,8	0,73±0,15
Marzo (N = 44)	0,2	60,3±10,3	47,5±10,4	0,78±0,19
Abril (N = 34)	0,3	55,7± 8,4	40,7±12,4	0,72±0,14
Mayo (N = 44)	0,6	60,6±12,1	45,1±12,3	0,76±0,21
Junio (N = 37)	0,4	63,7±11,4	57,9±14,9	0,91±0,19
Julio (N = 30)	0,6	59,9±14,4	54,3±18,1	0,91±0,22
Agosto (N = 26)	0,9	59,0± 6,5	52,4±17,0	0,88±0,23
Septiembre (N = 26)	0,8	56,2±12,7	41,8±10,2	0,76±0,18
Octubre (N = 16)	0,2	63,1± 9,4	64,7±23,5	1,01±0,30
Noviembre (N = 41)	0,7	50,8±11,8	46,8±14,9	0,92±0,24
Diciembre, 89 (N = 15)	1,0	62,5± 9,5	57,6±18,6	0,91±0,26
Enero,90 (N = 21)	0,3	62,6± 8,5	42,8±13,8	0,68±0,18
Febrero (N = 21)	0,2	59,8± 7,0	51,3±12,8	0,87±0,23
Marzo (N = 14)	0,4	56,1±11,2	40,8±11,3	0,72±0,11

meses de invierno y primavera ($\geq 0,6$; excepto junio y octubre).

La Fig. 1 muestra la variación mensual del índice de producción de ovicápsulas como indicador del ciclo reproductivo de *C. trochiformis* y la variación mensual de la temperatura promedio de la superficie del mar en la zona de estudio. Se detectó que durante el verano, cuando la

temperatura se incrementó sobre 16°C, el cuociente entre la abundancia de cápsulas y la longitud de la hembra fue $< 0,88$ cápsulas mm⁻¹. Al contrario, durante el invierno y primavera, cuando la temperatura fluctuó entre 13,7 y 15,7 °C, el cuociente alcanzó los valores más altos. Durante el período estival de ambos años (febrero-marzo, 1989 y enero-marzo, 1990) la

temperatura promedio fue de 16,9 °C. En los otros meses la temperatura promedio fue de 14,6 °C. Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($F_{1,13} = 7,99$; $p < 0,05$).

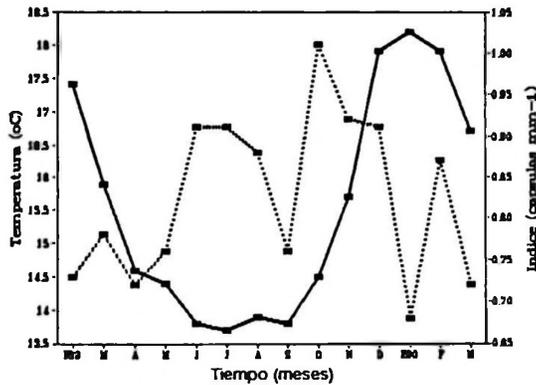


Figura 1.- Variación temporal de la temperatura superficial del agua de mar (línea continua) y del índice de producción de cápsulas ovíferas (Número de cápsulas/Longitud de la concha de la hembra; línea quebrada) de *Calyptraea trochiformis* en Bahía La Herradura, Coquimbo, Chile. La desviación estándar del índice se muestra en la Tabla 2.

DISCUSION

El presente trabajo representa el primer intento por determinar el ciclo reproductivo del gastrópodo de interés comercial *Calyptraea trochiformis*, en especial utilizando una técnica sugerida recientemente por Cañete (1992), que consiste en determinar la variabilidad temporal de la abundancia de cápsulas ovíferas en una población. Esta técnica permite de un modo económico y rápido conocer el ciclo reproductivo de una especie.

Los resultados indican que *C. trochiformis* presenta un ciclo reproductivo de tipo continuo, que es esperable para aquellas especies con desarrollo de tipo directo (Cañete & Ambler, 1992), puesto que no dependen de la disponibilidad de alimento en el ambiente para sostener los requerimientos energéticos de las larvas planctotróficas (Thorson, 1950; Chia, 1974; Fretter, 1984). La actividad reproductiva de tipo continuo presente en *C. trochiformis* coincide con el patrón de reclutamiento continuo de juveniles (individuos menores de 5 mm de longitud de concha) recolectados sobre sustratos artificiales suspendidos en Bahía La Herradura

(Cañete, 1990; Ambler & Cañete, 1991). Los resultados obtenidos confirman lo observado previamente por Medina y Stotz (1989a y 1989b)^{2,3} en la misma población en cuanto a la existencia de un ciclo reproductivo de tipo continuo, detectable a través de la variación del índice gonadosomático (IGS); además, ellos encontraron que durante el invierno y primavera el IGS se incrementó, disminuyendo posteriormente durante el verano. Además, la variación temporal de la proporción de hembras con oviposturas con estadios de desarrollo temprano en relación a aquellas sin ovipostura y/o con estadios tardíos fue superior durante los meses de invierno-primavera (Tabla 2). Estos resultados también coinciden con los encontrados para otras especies de Calyptraeidae del sur de Chile (Gallardo, 1977). Sin embargo, en algunas especies de Calyptraeidae del hemisferio norte se ha detectado presencia de cápsulas ovíferas sólo en la estación estival (Wyatt, 1960; Hendler & Franz, 1971; Deslous-Paoli, 1985).

Las variaciones del índice en septiembre de 1989 y en febrero de 1990 en relación al patrón temporal esperado podría ser explicado por diferencias en el tamaño de las rocas en que habitan esta especie; en ambos meses se obtuvieron rocas de menor tamaño en comparación a los otros meses (volumen desplazado de 3 y 3,5 l, respectivamente; otros meses, 5-8 l), pero con una densidad aproximadamente similar a los otros meses (25-30 individuos l⁻¹). Aunque no se evaluó sistemáticamente, durante ambos meses las rocas obtenidas presentaron una gran abundancia de *Crepidula fecunda* Gallardo, 1979, la que podría interactuar por espacio o alimento con *C. trochiformis* provocando la alteración de este índice reproductivo.

El número promedio de cápsulas por ovipostura de *C. trochiformis* recolectadas en este estudio (49) fue claramente superior res-

²Medina, A.Q. & W.B. Stotz. 1989a. Ciclo reproductivo de *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778) (Mesogastropoda: Calyptraeidae) en Bahía La Herradura de Guayacán, Coquimbo. IX Jornadas de Ciencias del Mar, Antofagasta, 23-27 de Octubre, C-17/80 (resumen).

³Medina, A.Q. & W.B. Stotz. 1989b. Ritmo mensual de posturas y fecundidad de *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778) (Mesogastropoda: Calyptraeidae) en Bahía La Herradura de Guayacán, Coquimbo. IX Jornadas de Ciencias del Mar, Antofagasta, 23-27 de Octubre, C-18/81 (resumen).

pecto de lo determinado por Cañete & Ambler (op. cit.) para la misma población (38). Esta diferencia podría deberse al mayor tamaño promedio de las hembras analizadas en el presente estudio (58,3 mm) con respecto al estudio previo (50,3 mm). Antecedentes comparativos con otras especies pertenecientes a la familia Calyptraeidae han demostrado que *C. trochiformis* posee la mayor producción de cápsulas ovígeras con respecto a otros miembros del género (*C. cónica*, 13-33; *C. chinensis*, 11-19; y, *C. mamillaris*, 14-19) (Wyatt, 1960; Hoagland, 1986) y esta cantidad es la mayor para los Calyptraeidae con desarrollo directo (Cañete & Ambler, op. cit.). Probablemente, el mayor tamaño de *C. trochiformis* (es la especie de Calyptraeidae más grande del mundo descrita hasta el presente; Hoagland, 1986) sea el responsable de esta mayor fecundidad.

El tamaño de las hembras más pequeñas con presencia de ovicápsulas (28 mm) es aproximadamente similar al registrado previamente por Cañete & Ambler (op. cit.; 29,4 mm) y por Bolvarán (1981; 30 mm).

Pese a las variaciones detectadas en el índice en algunos meses, la relación existente entre la temperatura superficial del mar y el ciclo reproductivo de *C. trochiformis* indica que la producción de cápsulas ovígeras disminuiría durante el verano, período en el que se incrementa la temperatura y disminuye la concentración de oxígeno en el agua de mar por efectos de la intrusión de aguas subsuperficiales originadas por las surgencias costeras (Alarcón, 1976; Olivares, 1988). Ambler & Cañete (1987) demostraron, experimentalmente, que las temperaturas por sobre 16 °C (hasta 25 °C) provocaron la mortalidad de los embriones encapsulados de *C. trochiformis*, sobreviviendo hasta la eclosión sólo aquellos mantenidos a 14 °C. Si bien este experimento no explica por qué en el ambiente existe reclutamiento continuo (Cañete, 1990), corrobora la posible interacción entre los menores valores del índice y altas temperaturas.

Por otra parte, la presencia y mantención de la ovipostura bajo la cavidad del manto podría interferir negativamente con la respiración y la alimentación de las hembras durante meses con menor disponibilidad de oxígeno en el agua de mar. Hoagland (1986) demostró, en condiciones experimentales, la relación existente entre

la presencia de la ovipostura y la disminución de los índices de consumo de oxígeno y del estado nutricional en las hembras de *Crepidula fornicata*. Además, Cañete & Ambler (op. cit.) observaron que, bajo condiciones experimentales, durante períodos de alta temperatura y paralización del sistema de distribución de oxígeno a los estanques, las hembras desprendían las oviposturas del sustrato (definido como abortos).

Por otra parte, la tasa de crecimiento corporal de *C. trochiformis* se incrementa durante el verano (Illanes, 1990), lo cual repercutiría en que la energía canalizada a reproducción disminuyera durante este período.

Nuestras observaciones, la dinámica temporal de las condiciones oceanográficas dentro de la Bahía La Herradura, los resultados obtenidos en diferentes estudios que han analizado la biología reproductiva de *C. trochiformis* y otras especies de Calyptraeidae sugieren que durante las condiciones estivales (incremento de la temperatura, del crecimiento corporal y disminución en la concentración de oxígeno) inducirían una menor producción de cápsulas a objeto de mantener el balance energético. De este modo evitarían el tener que recurrir al comportamiento abortivo observado en condiciones de laboratorio (sensu Cañete & Ambler, op. cit.)

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Departamento de Acuicultura de la Universidad Católica del Norte (UCN) por haber permitido desarrollar en sus dependencias el proyecto "Factibilidad de cultivo de *Calyptraea trochiformis* en bahía La Herradura, Coquimbo", del cual se obtuvo esta información. También se agradece al Fondo de Desarrollo Productivo de CORFO y a la Corporación Industrial para el Desarrollo Regional (CIDERE IV Región) por haber otorgado el financiamiento y patrocinio, respectivamente, para ejecutar este estudio. El primer autor desea agradecer al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por el otorgamiento de una beca "surplace" para realizar estudios de postgrado en Chile y a la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción por el otorgamiento de una beca de Investigación, ayuda con la cual se preparó este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALARCÓN, E. 1976. Oceanographic conditions in coastal water of the Coquimbo zone. International Symposium on Upwelling. Universidad del Norte, Coquimbo, pp. 149-161.
- AMBLER, R.P. & J.I. CAÑETE. 1987. Producción de juveniles de "Chocha" (*Calyptraea trochiformis*) en condiciones de laboratorio. Informe final: Convenio Universidad del Norte-CIDERE IV Región, Coquimbo, Chile, 110 p.
- AMBLER, R.P. & J.I. CAÑETE. 1991. Asentamiento y reclutamiento de *Pyura chilensis* Molina, 1782 (Urochordata: Ascidiacea) sobre placas artificiales suspendidas en Bahía La Herradura, Coquimbo, Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 26: 403-413.
- BOLVARÁN, M. 1981. La inversión del sexo en la "chocha", *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Mollusca: Gastropoda) en Bahía La Herradura. Tesis Universidad de La Serena, 42 pp.
- BROWN, D. 1989. Conducta de apareamiento en *Calyptraea (Trochita) trochiformis* Born (Mollusca, Mesogastropoda). Revista Chilena de Historia Natural 62: 33-41.
- CAÑETE, J.I. 1990. Ciclo anual de reclutamiento y crecimiento de juveniles de *Calyptraea trochiformis* (Born, 1778) (Gastropoda: Calyptraeidae) sobre placas artificiales suspendidas en Bahía La Herradura, Coquimbo. Archivos de Biología y Medicina Experimentales 23: R-262.
- CAÑETE, J.I. 1992. Cápsulas ovigeras de cinco especies de neogastrópodos de la zona norte de Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile, 63: 43-49.
- CAÑETE, J.I. & R.P. AMBLER. 1992. Desarrollo intracapsular del mesogastrópodo comestible *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778), en Chile. Revista Chilena de Historia Natural 65: 255-266.
- CHIA, F. S. 1974. Classification and adaptative significance of developmental patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugoslavica* 10: 121-130.
- DESLOUS-PAOLI, J. M. 1985. *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron: structure, dynamique et production d'une population. *Oceanologica Acta* 8: 453-460.
- FRETTER, V. 1984. Prosobranchs. En: "The Mollusca" 7:1-45. A. S. Tompa, N. H. Verdonk & J. A. M. van den Biggelaar (eds.), Academic Press.
- GALLARDO, C.S. 1977. Two modes of development in the morphospecies *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) from southern Chile. *Marine Biology* 39: 241-251.
- HENDLER, G. & D.A. FRANZ. 1971. Population dynamics and life history of *Crepidula convexa* Say (Gastropoda: Prosobranchia) in Delaware Bay. *Biological Bulletin* 141: 514-526.
- HOAGLAND, K.E. 1986. Patterns of encapsulation and brooding in the Calyptraeidae (Prosobranchia: Mesogastropoda). *American Malacological Bulletin* 4: 173-183.
- ILLANES, J.E. 1990. Factibilidad de cultivo de "chocha" (*Calyptraea (Trochita) trochiformis*) en Bahía La Herradura, Coquimbo. Informe final: convenio Universidad Católica del Norte-CIDERE IV Región-Corporación de Fomento de la Producción (CORFO), Coquimbo, 123 p., 60 figs., 1 anexo.
- OLIVARES, J. 1988. Variación temporal de las condiciones oceanográficas en Bahía La Herradura de Guayacán (Chile). *Biota, Osorno, Chile*, 4: 89-106.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* 25: 1-45.
- WYATT, H.V. 1960. The reproduction, growth and distribution of *Calyptraea chinensis* (L.). *Journal of Animal Ecology* 30:283-302.

