

HISTOLOGIA Y CICLO GONADAL DE *VENUS ANTIQUA* KING & BRODERIP, 1835 (MOLLUSCA: BIVALVIA: VENERIDAE) EN BAHÍA METRI, SENO DE RELONCAVI, CHILE

HISTOLOGY AND GONADAL CYCLE OF *VENUS ANTIQUA* KING & BRODERIP, 1835 (MOLLUSCA: BIVALVIA: VENERIDAE) FROM METRI BAY, RELONCAVI GULF, CHILE

Carlos S. Gallardo y Alejandro Weber

RESUMEN

El ciclo reproductivo de *Venus antiqua* fue estudiado durante 1991 en Bahía Metri, en la costa sureste cercana a Puerto Montt, Chile. La actividad reproductiva se estudió mediante análisis histológico de la gónadas basado en una descripción cualitativa de los estados de madurez gonadal, y en la frecuencia mensual de los mismos. La escala de madurez sexual utilizada comprende las fases de madurez, madurez máxima, en desove y estado desovado. En Bahía Metri, *Venus antiqua* mostró 2 períodos de desove a lo largo del año. El más importante tuvo lugar durante primavera (septiembre a octubre) incluyendo al 63% de los individuos muestreados. El segundo evento ocurre a fines de verano (marzo a abril) y comprende al 55% de los animales en la muestra mensual. En ambos sexos la madurez sexual comienza a manifestarse entre los 36 y 40 mm de longitud valvar. La razón sexual hembras/machos mostró un valor promedio de 1:0,9 a través del año. El uso de una prueba de Chi-cuadrado indicó que la mayoría de los valores mensuales de esta razón sexual, al igual que los valores mensuales considerados en conjunto (prueba de heterogeneidad de Chi-cuadrado), no se desviaban de la proporción teórica 1:1. El ciclo reproductivo que muestra esta almeja en Bahía Metri es similar con la de localidades aledañas, tales como Bahía Ancud y Bahía Yaldad en la Isla Grande de Chiloé. Se discuten también los factores que posiblemente influyen la periodicidad de este ciclo.

Palabras Clave: Reproducción, reproducción moluscos, moluscos, almejas.

ABSTRACT

The reproductive cycle of *Venus antiqua* was studied during 1991 at Bahía Metri, in the southeastern Pacific Ocean, near Puerto Montt, Chile. The reproductive activity of this clam was assessed by histological analyses of the gonads using a qualitative method describing the gonadal maturity stages, and their monthly frequency. A sexual maturity scale of four stages is described. It comprises the steps of maturity, maximal maturity, spawning and spawned stage. The reproductive activity of *Venus antiqua* at Bahía shows two spawning periods along the year. The most important takes place during spring (September through October) including 63% of the individuals in the samples. A second one occurs at the end of the summer (March through April) and comprises 55% of the animals. The size at first sexual maturity ranges between 36–40 mm in valve length in both sexes. The sex ratio showed a mean value of 1:0.9 throughout the year; using a Chi-square test, most monthly values, as well as monthly values all together (heterogeneity Chi-square test) do not deviate from the theoretical ratio 1:1. The annual reproductive cycle showed by this clam at Bahía Metri is compared with information available from other localities in the southern coast of Chile, particularly the populations at Bahía Ancud and Bahía Yaldad in Isla Grande de Chiloé. Possible factors influencing the timing of this cycle are also discussed.

Key words: Reproduction, reproduction of molluscs, molluscs, clams.

Fecha de recepción: 20 - 11 - 95. Fecha de aceptación: 5 - 7 - 96.

INTRODUCCION

A pesar de su importancia económica *Venus antiqua* King & Broderip 1835 es uno de los moluscos bivalvos cuya biología es poco conocida. La mayoría de los trabajos que se han publicado en décadas pasadas son de carácter taxonómico y/o referentes a su distribución geográfica (Osorio *et al.*, 1979). La carencia de información acerca de su crecimiento, reproducción y dinámica poblacional ha motivado diversos estudios. Destacan los estudios sobre la biología reproductiva de esta especie realizados por Lozada y Bustos (1984) en Bahía Ancud y más recientemente los trabajos de Stead (1992) y Clasing *et al.* (1994) que dan cuenta del asentamiento y dinámica poblacional de una población de Yaldad en Isla de Chiloé. En dichos estudios se concluye que mientras en Ancud la especie muestra al menos 3 desoves (primavera a otoño) en el caso de Yaldad esta actividad reproductiva parece concentrarse en un desove masivo que alcanza su máximo en diciembre.

Estos escasos antecedentes, hacen necesario contar con mayor información sobre el ciclo reproductivo de esta almeja, si consideramos que dicho fenómeno parece presentar variaciones tanto geográficas como temporales. Dichos estudios son particularmente relevantes en zonas de bahías y canales de lacosta sur-austral donde se encuentran las poblaciones más explotadas; dentro de esa zona se ubica Bahía Metri en la costa NE del Seno Reloncaví. Los objetivos de este estudio son establecer el ciclo gonadal de esta población determinando períodos de reposo, proliferación y crecimiento celular, y madurez máxima de la gónada a lo largo de un ciclo anual. Los resultados se comparan con estudios anteriores realizados en otros puntos de dicha zona, particularmente Ancud y Bahía Yaldad en Isla de Chiloé.

MATERIALES Y METODOS

Muestreo y procesamiento del material

Los ejemplares de *Venus antiqua* aquí estudiados proceden de un banco natural ubicado en el submareal de Bahía Metri (41° 36'S; 72° 43'W) en la costa oriental del Seno de Reloncaví. Me-

dante buceo autónomo se realizó un muestreo mensual para el período anual comprendido entre enero y diciembre de 1991. En cada muestra mensual los animales fueron examinados, separando la fracción de inmaduros (ausencia de diferenciación gonadal) de aquellos maduros o adultos. De la fracción adulta se separó al azar 30 individuos siendo estos medidos, sexados y tratados para el posterior examen histológico de la gónada. El tamaño de los individuos se midió como longitud valvar, estimada desde el borde anterior al posterior, con un pie de metro de precisión 0,05 mm.

Estudio histológico de las gónadas

Debido a la fragilidad del tejido gonadal, el estudio histológico se hizo prefijando por 12 h en Bouin Hollands las partes blandas del cuerpo excepto manto, branquias y sifones. De cada ejemplar prefijado se extrajo un pequeño trozo de gónada el que continuó en fijación por un período mínimo de 3 días. En seguida, las muestras fueron deshidratadas en una batería de alcoholes de graduación creciente (50°, 70°, 96° y 100°), tratadas con butanol e incluidas en Histosec. Se hicieron cortes de 7 µm de espesor y dichas secciones fueron desparafinadas en dos baños de xilol, hidratadas en una batería de alcoholes en graduación decreciente y teñidas con hematoxilina-eosina para ser finalmente montadas.

Para determinar la condición gonadal de *V. antiqua* se utilizó una modificación de la escala de madurez sexual propuesta por Lozada y Bustos (1984) que a su vez está basada en otras escalas elaboradas para especies afines tanto de nuestra costa (Lay, 1966) como del hemisferio norte (Ropes & Stickney, 1965; Ropes, 1968; Porter, 1974; Howard *et al.*, 1980). La escala de madurez sexual utilizada incluye cuatro estados en lugar de los seis descritos por Lozada y Bustos (1984). Ellos son: a) en madurez, b) madurez máxima, c) en desove y d) desovado.

RESULTADOS

Estado de madurez gonadal en las hembras

Estado I, En Madurez (Fig. 1a): Se caracteriza por gametogénesis activa. Folículos con paredes gruesas, abundancia de ovogonias y

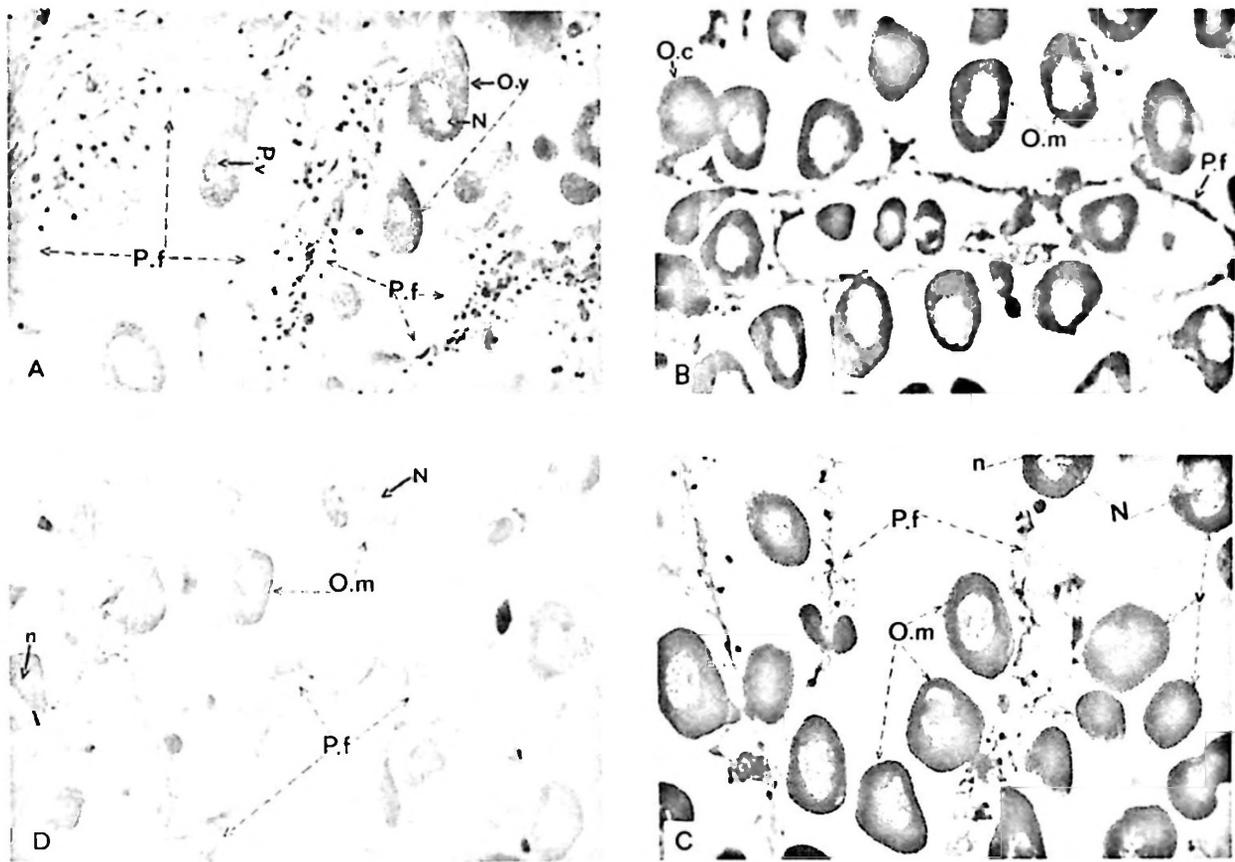


Figura 1: *Venus antiqua*. Microfotografías de cortes ováricos, en diferentes estados (400 X). A, en madurez; B, madurez máxima; C, en desove; D, desovada. P.F., pared folicular. P.V., plaquetas vitelinas, N, núcleo, n, nucléolo, v, vitelo.

Venus antiqua. Light micrographs of sectioned ovaries, at different gametogenic stages (400 X). A, active maturity; B maximal maturity; C., spawning; D, spent. O.v. vitellogenic oocytes. O.m., mature oocytes. O.c., growing oocytes. P.f., follicle wall. P.v., yolk.

plaquetas vitelinas. Lumen folicular con ovocitos en distinto grado de vitelogénesis, en su mayoría pedunculados y adosados a la pared folicular; hay presencia o no de algunos ovocitos maduros en el centro del lumen.

Estado II, Madurez Máxima (Fig. 1b): Los folículos invaden todo el tejido gonadal. Paredes foliculares nítidas y delgadas con ausencia de ovogonias. Ovocitos esféricos u ovalados, en vitelogénesis máxima y generalmente libres en el lumen; núcleo y nucléolo claramente visibles. Es frecuente encontrar nuevos ovocitos en formación adheridos a la pared folicular.

Estado III, En Desove (Fig. 1c): Hay vaciamiento parcial o total de los folículos mediante liberación progresiva de gametos. Paredes foli-

culares rugosas o laxas, a veces con ruptura. Tejido interfolicular más engrosado, con invasión de tejido conectivo y adiposo y gran cantidad de amebocitos.

Estado IV, Desovado (Fig. 1d): Las paredes foliculares aparecen laxas. Hay escasos ovocitos maduros residuales y presencia de abundantes amebocitos.

Estado de madurez gonadal en los machos

Estado I En Madurez (Fig. 2a): La gametogénesis es progresiva. Folículos espermáticos muestran una capa germinal gruesa, formada por espermatogonias, espermatoцитos primarios, secundarios y espermátidas. A veces se observan algunos espermatozoides en el lumen y gran

aporte de espermatogonias en el tejido interfolicular.

Estado II, Madurez Máxima (Fig. 2b): Espermiogénesis completa con túbulos seminíferos llenos. Pared de los túbulos poco delimitada o difusa. Paquetes compactos de espermatozoides repletan el tejido gonadal y numerosos gametos están libres en el lumen, listos para ser evacuados. Abundantes amebocitos en el tejido interfolicular.

Estado III, En Desove (Fig. 2c): Hay vaciamiento parcial por liberación progresiva de gametos. Pared de los túbulos muy delgadas y bien delimitadas. Conductos de vaciamiento orientados en direcciones definidas, con abundantes espermatozoides en evacuación.

Estado IV, Desovado (Fig. 2d): Vaciamiento parcial o total de los folículos espermáticos. Paredes de los túbulos claramente visibles, formando una trama cuando el desove es avanzado. Se encuentran muy pocos paquetes de espermatozoides residuales así como también espermatozoides libres en los túbulos. Hay invasión de tejido conectivo y adiposo.

Ciclo de madurez sexual

La frecuencia mensual de machos y hembras de *V. antiqua* en diferentes estados del ciclo gonadal se ilustra en la Fig. 3. La población de esta almeja en Bahía Metri, muestra dos eventos reproductivos importantes en el año. El desove de mayor magnitud se produce en primavera (entre septiembre y octubre), alcanzando a un 63% de los adultos examinados (Fig. 4).

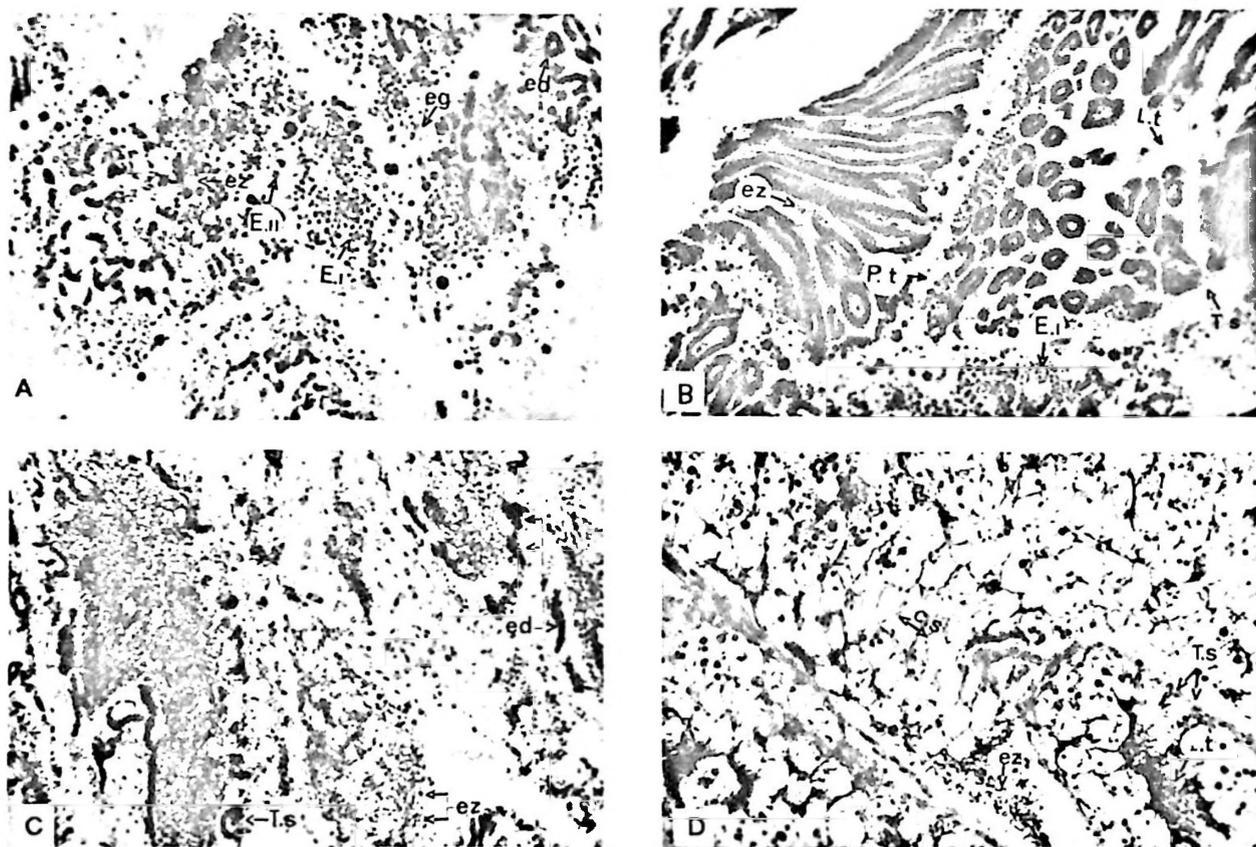


Figura 2: *Venus antiqua*. Microfotografías de cortes de testículo en diferentes estados (400 X). A, en madurez; B, madurez máxima; C, en desove; D, desovada, eg, espermatogonia, ed, espermatida, es, espermatozoide, E.I. espermatozocito I, E.II. espermatozocito II, ts, túbulo seminífero, L.t., lumen del túbulo, C.s, células sustentaculares.

Venus antiqua. Light micrographs of sectioned testes, at different gametogenic, stages (400 X). A, active maturity; B, Maximal maturity; C, spawning; D, spent. eg, spermatogonia, ed, spermatid, es, spermatozoa, E.I., spermatocyte I, E.II. spermatocyte II, T.s., seminifer tubules, L.t., tubule lumen, C.s, sustentacular cells.

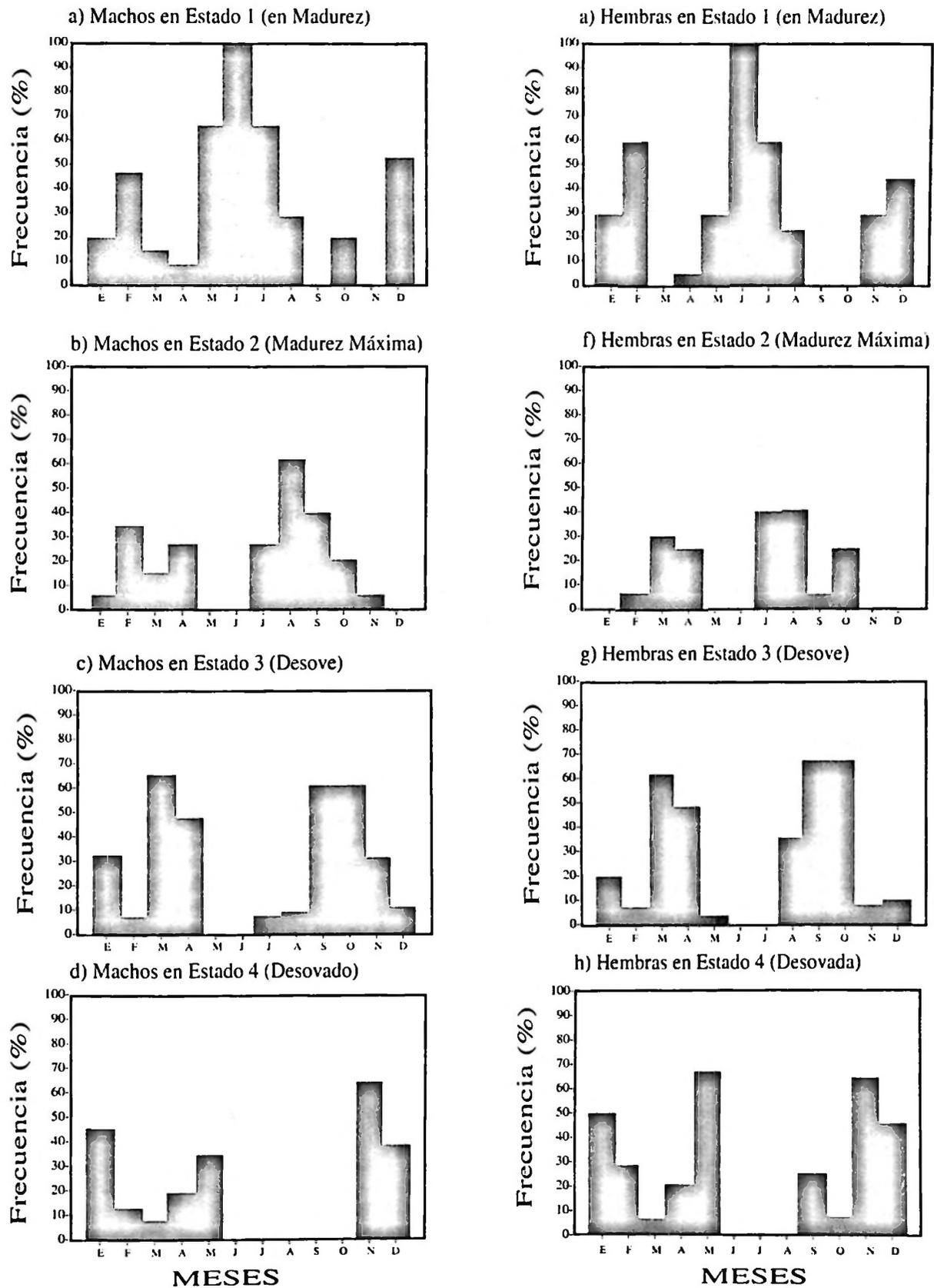


Figura 3: *Venus antiqua*. Frecuencia porcentual de machos y hembras en diferentes estados de madurez gonádica durante 1991 en Bahía Metri.

Venus antiqua. Percentage of males and females at different stages of gonad maturity during 1991 at Metri Bay.

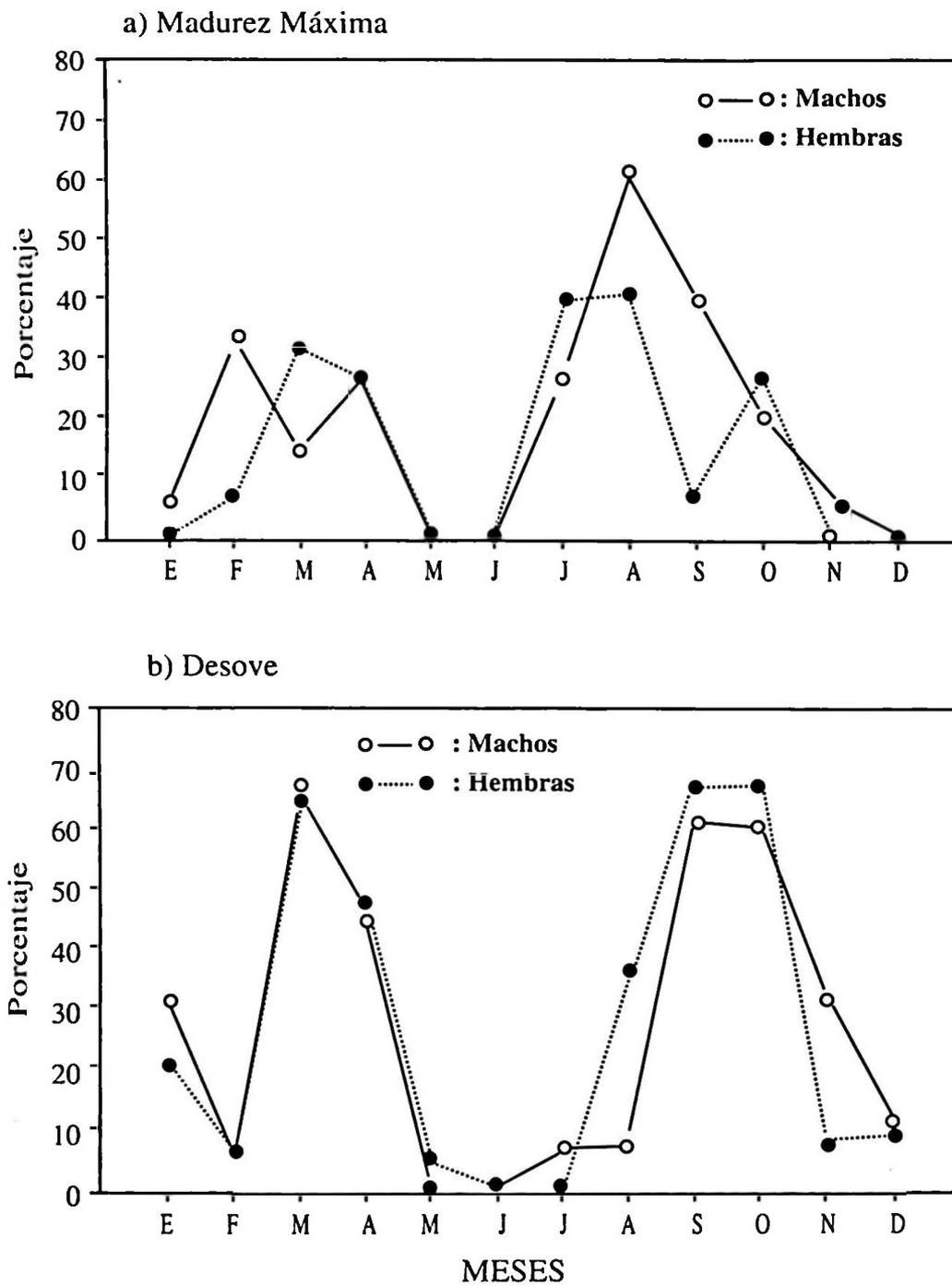


Figura 4: *Venus antiqua*. Variación porcentual de machos y hembras en estado de madurez máxima y desove a lo largo del año de estudio.

Venus antiqua. Percentage of males and females at gonad stages of maximal maturity and spawning throughout the year of study.

Este período se prolonga desde noviembre hasta enero con escasa liberación de gametos en ambos sexos. Un segundo desove, de menor intensidad, se produce a fines del verano, en un corto período que va de marzo a abril predominando el Estado III (en desove) en el 55% de los individuos muestreados. El comportamiento que muestra el ciclo gonadal en machos y hembras, de acuerdo a la escala de madurez empleada, se representa en la Fig. 3 y los resultados obtenidos con este análisis pueden resumirse de la siguiente manera:

Machos:

En el mes de enero, se observa predominio del Estado IV (Desovado) incluyendo el 44% de los machos, mientras la fracción restante presenta gónadas en Estado I (en madurez) y III (en desove). En febrero ocurre un incremento importante de los Estados I y II (madurez y madurez máxima) seguido de un desove masivo de fines de verano (marzo y abril) que comprende el 56% de los machos analizados. En mayo, la recuperación de las gónadas es rápida con más del 65% de los individuos en madurez mientras que el resto de los machos se presentan desovados. En junio, ya la totalidad de los machos se encuentra en madurez. En julio y agosto se

incrementa rápidamente la frecuencia del estado madurez máxima de modo que en septiembre y octubre ocurre el desove de primavera (60% de los machos, en desove). En noviembre, la mayor parte de la población se encuentra desovada mientras la fracción restante continúa con liberación de gametos. En diciembre se destaca una recuperación de las gónadas con un 50% de los machos en Estado I (en madurez).

Hembras:

La evolución de los ovarios en la muestra analizada revela un comportamiento muy sincronizado con la fracción masculina. En enero se observa un predominio de individuos desovados (Estado 4) que alcanza al 50%, en tanto que un 20% se encuentra aún en proceso de liberación de gametos y el resto de las hembras está en Estado I (en madurez). Este último estado se incrementa rápidamente en febrero demodo que en marzo y abril hay ya un predominio de hembras en desove con una fracción aún importante en madurez máxima. En mayo, dos tercios de los individuos analizados tienen ovarios desovados mientras que el tercio restante se encuentra en rápida recuperación gonadal. En junio la totalidad de las hembras analizadas se encuentran en estado de madurez, con ovocitos que varían claramente en tamaño (55-60 μm en promedio). En julio y agosto aparecen hembras en madurez máxima (40% de la muestra) con una fracción algo menor que comienza un desove parcial en este último mes. En septiembre y octubre (en sincronía con los machos), el 66% de las hembras están en desove masivo de primavera, con ovocitos cuyo diámetro promedio es de 70 μm . En noviembre, un porcentaje similar se encuentra desovado seguido de una recuperación parcial de la gónada en diciembre con presencia del Estado I (en madurez) en el 45% de las hembras muestreadas; el resto aparecen en su mayor parte como individuos desovados.

Talla de madurez y proporción de sexos

Los individuos inmaduros sobrepasaron levemente los 38 mm como longitud máxima mientras que los individuos maduros mostraron una talla mínima de 36 mm; es decir en el rango de talla 36 a 38 mm comienzan ya a aparecer

Tabla 1. *Venus antiqua*. Proporción sexual en cada muestra mensual obtenida en Bahía Metri durante el año 1991. n = 30 todos los meses. Suma de Chi-cuadrados parciales = 10,53. Chi-cuadrado de los totales = 0,90 (0,25 <P<0,50). Chi-cuadrado de heterogeneidad = 9,63 (0,50 <P<0,75).

Venus antiqua. Sex-ratio in each monthly sample from Metri Bay during 1991. n = 30 per monthly sample. Total Chi-square = 10.53. Chi-square of totals = 0.90 (0.25 <P<0.50). Heterogeneity Chi-square = 9.63 (0.50 <P<0.75).

Mes	Número machos	%	Número hembras	%	razón sexual (m/h)
Enero	16	53,3	14	46,6	1,1:1
Febrero	15	50,0	15	50,0	1:1
Marzo	14	46,6	16	53,3	0,9:1
Abril	11	36,6	19	63,3	0,6:1
Mayo	9	30,0	21	70,0	0,4:1
Junio	13	43,3	17	56,6	0,8:1
Julio	15	50,0	15	50,0	1:1
Agosto	13	43,3	17	56,6	0,8:1
Septiembre	15	50,0	15	50,0	1:1
Octubre	15	50,0	15	50,0	1:1
Noviembre	16	53,3	14	46,6	1,1:1
Diciembre	19	63,3	11	36,6	1,7:1

algunos individuos con rasgos de madurez sexual. Las proporciones de sexos para cada muestreo mensual, aparecen representadas en la Tabla 1. Del total de individuos muestreados en el año (360 ejemplares), el 47,5% eran machos y el 52,5% hembras. La proporción macho/hembra en cada muestra mensual varió de 0,4: 1 en el mes de mayo a 1,7: 1 en diciembre con una proporción general de 0,9: 1. Para someter a prueba si la proporción sexual total se ajusta estadísticamente al valor teórico de 1: 1, se aplicó una prueba de Chi-cuadrado para bondad de ajuste, previa realización de una prueba de heterogeneidad bajo cuyo resultado (ver Tabla 1) se acepta la hipótesis nula de que las muestras mensuales son entre si homogéneas. La prueba de Chi-cuadrado efectuada, permite concluir que la proporción de sexos obtenida para el total de las muestras en el año no es significativamente distinta de la razón sexual 1: 1.

DISCUSION

La población de *V. antiqua* estudiada en Bahía Metri presenta dos períodos de desove en el año: uno de primavera (en septiembre-octubre) de mayor duración y con mayor proporción de individuos desovando, y uno menor a fines de verano (marzo a abril). Este ciclo reproductivo anual difiere ligeramente con el observado por Lozada & Bustos (1984) para una población en Bahía Ancud. Estos autores observaron más bien 3 períodos de desove al año: uno en agosto (previo a la primavera), otro más masivo y prolongado entre noviembre y enero (con participación en diciembre-enero de adultos que desovan por primera vez) y tras una rápida recuperación gonadal viene un tercer evento en abril (otoño temprano). En general, la población de Ancud no mostró un marcado período de reposo gonadal sino más bien una rápida recuperación, frecuentemente con una alta proporción de individuos en estado 1 (en madurez).

El ovario muestra abundantes células germinativas con predominio de gonias, lo cual sugiere que un mismo individuo podría desovar más de una vez en el año, fenómeno ya observado en otros venéridos tales como la almeja *Mercenaria mercenaria* (Manzi *et al.*, 1985;

Heffernan *et al.*, 1989). Todo ello determina que ciertos niveles mínimos de actividad reproductiva pueden ocurrir con cierta continuidad en el año. Tal conducta potenciaría la capacidad de recuperación y persistencia en estas poblaciones sometidas a intensa pesquería en el área. Con respecto a información existente para otras poblaciones, un estudio del reclutamiento de esta almeja realizado por Stead (1992) en Bahía Yaldad, sugiere un desove amplio entre primavera-verano el cual alcanza su máximo en diciembre. Esta variación geográfica observada entre poblaciones de *V. antiqua* podría atribuirse a diferencias abióticas entre dichas localidades. El estudio en Yaldad se realizó con muestras provenientes de un banco intermareal, mientras que nuestros ejemplares de Metri proceden de un banco submareal cuyas condiciones físicas son relativamente menos fluctuantes. En general, se acepta que entre los factores abióticos que regulan la gametogénesis en algunos bivalvos, se cuenta a la temperatura, además de la disponibilidad de alimento y el fotoperíodo, entre otros (Newell *et al.*, 1982). Diversos autores le asignan un rol preponderante en tal sentido al primero de los factores citados, tanto para estudios en mitílidos (Seed & Brown, 1977; Ochoa-Báez 1985) como en otras especies de almeja (Porter, 1964; Brousseau, 1978). Al estudiar *Modiolus capax*, Ochoa-Báez (1985) encontró que los desoves coinciden con el alza de temperatura y lo considera como el factor exógeno que favorece o inhibe la maduración y desove. Seed (1969) encontró en mitílidos que el incremento primaveral de temperatura activa la gametogénesis, mientras en un estudio en *Mercenaria*, Manzi *et al.* (1985) señalan que el rango de temperatura puede ser determinante en la intensidad del desove. Por otro lado en pectínidos se ha encontrado que la madurez gonadal se alcanza sólo si se llega a un nivel específico de temperatura (Malachowski, 1988).

No sabemos en qué medida los factores ambientales afectan la madurez y desove de *V. antiqua* en Bahía Metri. En todo caso, los desoves ocurrieron cuando la temperatura superficial del agua descendió a 13,5°C en abril y aumentó a 11,5°C en septiembre. Los efectos interactivos de temperatura, salinidad y disponibilidad de alimento pueden ejercer una influencia importante. En el caso de *Mytilus edulis*. Emmet *et al.*

(1987) concluyen que diferencias cuantitativas temporales en el suministro de alimento tienen una mayor influencia sobre los ciclos reproductivos que la que podrían tener la temperatura o latitud, conclusión sostenida también por MacDonald & Thompson (1985) en el caso del ostión *Placopecten magellanicus*. Por otro lado, dado que algunos autores han probado influencia de cambios de salinidad en el desove de algunos bivalvos (Jonanovich & Marion, 1989), es posible que tal factor influya también en este proceso en el caso de *V. antiqua*. Con los pocos datos de salinidad existentes es difícil postular de qué modo este factor influencia dichos procesos. El área de estudio es un lugar de aguas someras con fuertes fluctuaciones de mareas (amplitud máxima cercana a 7 m), condiciones climáticas inestables y gran pluviosidad, haciendo que la salinidad fluctúe marcadamente a través del año.

La proporción sexual 1:1 mostrada por la población de Metri coincide con lo observado para esta almeja en otras áreas geográficas (Lozada & Bustos, 1984) y parece ser una norma más o menos generalizada entre muchos bivalvos gonocóricos tales como Mytilidae (Lozada & Reyes, 1981), Mesodesmatidae (Olivier *et al.*, 1971), y especies como *Mya arenaria* (ver Brousseau, 1987) y *Modiolus capax* (ver Ochoa-Báez, 1985), entre otras.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue financiada por DFG y BMZ (Alemania) bajo el Proyecto de Cooperación C90-5 (Universidad de Giessen, Alemania y Universidad Austral de Chile, Valdivia) y por el Proyecto DID-UACH S91-14.

LITERATURA CITADA

- ARENA, G. & E. HERTL. 1983. Estudio del ciclo reproductivo. En: Masello, A. & O. Defeo: determinación de la longitud de primera madurez sexual en *Mesodesma mactroides* (Deshayes 1854). Sección Recursos Bentónicos. Instituto Nacional de Pesca, Uruguay.
- BROUSSEAU, D.J. 1978. Spawning cycle, fecundity and recruitment in a population of the softshell clam *Mya arenaria* from Cape Ann, Massachusetts. *Fishery Bulletin*, 76: 155-166.
- BROUSSEAU, D.J. 1987. A comparative study of the reproductive cycle of the soft-shell clam *Mya arenaria* in Long Island Sound. *Journal of Shellfish Research* 1: 7-15.
- CLASING, E., T. BREY, R. STEAD, J. NAVARRO & G. ASENCIO. 1994. Population dynamics of *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneracea) in the Bahía de Yaldad Isla de Chiloé, Southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 177: 171-186.
- EMMET B., K. THOMPSON & J.D. PHOPHAM. 1987. The reproductive and energy storage cycles of two population of *Mytilus edulis* (Linné) from British Columbia. *Journal of Shellfish Research* 6: 29-36.
- HEFFERNAN, P.B., R.L. WALKER & J.L. CARR. 1989. Gametogenic cycles of three bivalves in Wassaw Sound, Georgia (USA): I. *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research* 8: 51-60.
- HOWARD, M.F., J. HENDEE, P. HOLMES, G.J. MUELLER & A.J. PAUL. 1980. Examination of a reproductive cycle of *Protothaca stamine* using histology, wet weight-dry weight ratios and condition indices. *The Veliger* 22: 182-187.
- JOVANOVICH, M.C. & K.R. MARION. 1989. Gametogenic cycle of *Rangia cuneata* (Mactridae: Mollusca) in Mobile Bay, Alabama, with comments on geographic variation. *Bulletin of Marine Science* 45: 130-138.
- LAY, J. 1966. Escala de madurez sexual en *Eurhomalea rufa* (Lamarck, 1818). *Apuntes Oceanológicos*, Universidad de Chile, Antofagasta, 2: 21-24.
- LOZADA, E. & H. BUSTOS. 1984. Madurez sexual y fecundidad de *Venus antiqua antiqua* King & Broderip 1835 en la Bahía de Ancud (Mollusca: Bivalvia: Veneridae). *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 20: 91-112.
- LOZADA, E. & P. REYES. 1981. Reproductive behavior of a population of *Perumytilus purpuratus* at El Tabo, Chile (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae). *The Veliger* 24: 147-154.
- MACDONALD, B.A. & R.J. THOMPSON. 1985. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Marine Ecology Progress Series* 25: 295-303.
- MALACHOWSKI, M. 1988. The reproductive cycle of the rock scallop *Hinnites giganteus* (Grey) in Humboldt Bay, California. *Journal of Shellfish Research*, 7: 341-348.
- MANZI, J., Y. BOBO, & V.G. BURRELL. 1985. Gametogenesis in a population of the hard clam, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus) in North Santee Bay, South Carolina. *The Veliger* 28: 186-194.
- NEWELL R.I., R. HILBISH, K. KOEHN & C.J. NEWELL. 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* from localities on the east coast of the U.S. *Biological Bulletin* 162: 299-310.
- OCHOA-BÁEZ, R. 1985. Antecedentes sobre el ciclo de reproducción de *Modiolus capax* (Conrad, 1837) (Bivalvia: Mytilidae) en la Bahía de La Paz, Baja California, México. *Investigaciones Marinas, CICIMAR*, 2: 86-103.
- OLIVIER, S., D. CAPEZZANI, J. CARRETO, H. CHRISTIANSEN V. MORENO, J. AISI'UN & P. PENCHASZADEH. 1971. Estructura de la comunidad, dinámica de la población y biología de la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*) (Desh, 1854) en Mar Azul. *Serie Contribuciones del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, Argentina*, 122: 37-47.
- OSORIO, C., J. ATRIA & S. MANN. 1979. Moluscos marinos de importancia económica en Chile. *Biología Pesquera* (Chile), 11: 3-47.

- PORTER, H.J. 1964. Seasonal gonadal changes of adult clams *Mercenaria mercenaria* (L) in North Carolina. Shellfish. Assoc., 55-52.
- PORTER, R. 1974. Reproductive cycle of the soft-shell clam *Mya arenaria* of Skagit Bay Washington. Fishery Bulletin 72: 648-656.
- ROPES, J.W. 1968. Reproductive cycle of the surf clam *Spisula solidissima*, in offshore New Jersey. Biological Bulletin 135: 349-365.
- ROPES, J.W. & A.P. STICKNEY. 1965. Reproductive cycle of *Mya arenaria* in New England. Biological Bulletin 128: 315-327.
- SEED, A. 1969. The ecology of *Mytilus edulis* (Lamellibranchiata) on exposed shores. I. Breeding and settlement. Oecologia (Berl.) 3: 277-316.
- SEED, R. & R.A. BROWN. 1977. A comparison of the reproductive cycle of *Modiolus modiolus* (L.) and *Mytilus edulis* in Stranford Lough Northern Ireland. Ecology 30: 173-188.
- STEAD, R.A. 1992. Asentamiento de *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneridae) en el intermareal arenoso de Bahía Yaldad, Chiloé. Tesis Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 53 pp.