

DESCRIPCION DEL COMPORTAMIENTO DE ASENTAMIENTO LARVAL DE PEDIVELIGERAS DE *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819.

CARLOS TAPIA¹, ENRIQUE DUPRE^{1*} y GILDA BELLOLIO¹.

ABSTRACT: Carlos Tapia¹, Enrique Dupré^{1*} y Gilda Bellolio¹: Description of settlement behaviour of pediveliger larvae of *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819.

This study describes the settlement behaviour of the pediveliger of *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819 as revealed by video taping and direct observation. Five phases are described based on foot characteristic and behaviour of the crawling larva. The first phase is marked by swimming with an extended foot that is kept close to the substratum. During the second phase the larva alternates crawling, in a forward direction, and free swimming. The third phase is similar to the latter but the larva changes direction before swimming. During the fourth phase the turns become more frequent and the covered distance diminishes. The last phase is characterized by constantly crawling in a spiral pattern until settlement is accomplished.

From the second to the fifth phase the crawling speed slows down (from 300 to 110 mm/hr), the covered distance between turns diminishes (from 8,0 to < 0,5 mm), the angle of each turn narrows (from 180° to 30°) and the number of turns increases (from 0 to 300 turns/hr). The patterns of movements performed by these larvae are similar to those described for other mollusc species.

Key words: settlement, behaviour, pectinid, metamorphosis.

RESUMEN: Descripción del comportamiento de asentamiento larval de pediveligeras de *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819.

El presente estudio describe el comportamiento de asentamiento de la larva pedivelígera de *A. purpuratus* Lamarck, 1819 registrado mediante video grabaciones realizadas durante su observación directa. Este proceso consta de 5 fases diferenciables por las características del pie y por cambios conductuales de la larva reptante. La primera fase se inicia con un nado con el pie extendido en estrecha relación con el sustrato, continuando con una etapa en la cual se alternan reptación en línea recta y nado libre. En la tercera etapa, similar a la anterior, se agrega un giro lateral antes de retomar el nado. A medida que transcurre el tiempo, los giros son mas frecuentes y las distancias recorridas entre cada giro son menores. Durante la última fase sólo existe reptación. Se caracteriza por el constante cambio de dirección de la larva produciéndose un patrón espiral hasta concretarse la fijación.

Desde la segunda a la quinta fase se observó una disminución de la velocidad de reptación (de 300 a 110 mm/hr), de las distancias recorridas entre cada giro (de 8,0 a < 0,5 mm) y del ángulo de cada giro (de 180 a 30°), mientras el número de giros va aumentando (de 0 a 300 giros/hr). El patrón presentado por estas larvas pedivelígeras concuerda con el descrito para otros moluscos.

Palabras claves: Asentamiento, comportamiento, pectínidos, metamorfosis

¹ Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Depto. de Biología Marina, Casilla 117, Coquimbo, Chile. Fax 56 51-311287

* Autor a quien dirigir correspondencia. Casilla 117 Coquimbo, Chile.

INTRODUCCION

El asentamiento larval es una etapa crítica dentro del ciclo de vida de los invertebrados marinos bénticos. En este período la larva debe ser capaz de explorar, inspeccionar y seleccionar el hábitat (Crisp & Bourget 1985; Le Tourneux & Bourget 1988) y sustrato apropiado para satisfacer los requerimientos que demanda la nueva fase del ciclo en el bentos (Chia 1978). Este proceso involucra un complejo patrón conductual que permite a la larva concretar exitosamente la fijación final al sustrato adecuado. Este proceso puede prolongarse si la larva no localiza un sitio o si el estímulo necesario para el asentamiento no está presente (Bayne 1965, Crisp 1974, Sastry 1979). Varios autores señalan que el comportamiento de asentamiento larval comprende al menos 3 etapas generales (Cranfield 1973a; Coon *et al.* 1985; Crisp & Bourget 1985; Chabot & Bourget 1988; Le Tourneux & Bourget 1988; Fitt *et al.* 1990). La primera de estas etapas corresponde a una fase exploratoria de nado libre en estrecha relación con el sustrato. La segunda corresponde a la reptación sobre el sustrato y la tercera etapa general corresponde a la fijación. Sin embargo, Cranfield (1973 a) describe 5 fases en la etapa de reptación de larvas pedivelígeras de *Ostrea edulis* y una sexta fase que corresponde a la cementación.

Por otro lado se ha descrito diferencias específicas en el comportamiento de natación en larvas de bivalvos. Las de *Mercenaria mercenaria* (Turner y George 1955) y *Pecten maximus* (Cragg 1980) que nadan describiendo una espiral que puede ser dextrógira o levógira según la especie, en cambio en *Pecten irradians*

(Costello *et al.* 1957) lo hacen en línea recta. Estos antecedentes inducen a pensar que el comportamiento de asentamiento puede también presentar diferencias específicas.

El conocimiento del comportamiento de la larva pedivelíger, previo a la fijación desde la natación continua pasando por la alternancia de períodos de natación y reptación hasta terminar con un período de sólo reptación, adquiere gran relevancia cuando se estudian los factores y mecanismos que gobiernan el asentamiento y metamorfosis de especies de importancia comercial.

No obstante la importancia del proceso, la literatura al respecto es escasa. Una descripción detallada del comportamiento de asentamiento larval en *O. edulis* ha sido proporcionada por Cranfield (1973a, 1973b, 1973c), sin embargo, los pectínidos no han tenido la misma atención. Cragg (1980), señala que las larvas pedivelígeras de *P. maximus* alternan sus períodos de natación con períodos de reptación o de natación en estrecha relación con el sustrato. Un comportamiento similar es reportado por Cooke (1986) y DiSalvo *et al.* (1984) para pedivelígeras de *Chlamys hastata* y *Argopecten purpuratus* respectivamente sin proporcionar detalles.

El presente estudio describe los cambios secuenciales del comportamiento de la larva pedivelígera de *A. purpuratus* durante su período de asentamiento.

MATERIALES Y METODOS

Larvas de *A. purpuratus* fueron obtenidas

desde el hatchery del Departamento de producción de la Universidad Católica del Norte en Coquimbo. Se utilizó larvas de 20-22 días de edad que presentaban una mancha ocular bien desarrollada, una longitud igual o superior a 230 μm (seleccionada con un tamiz de 160 μm), un pie bien desarrollado y rudimentos branquiales (Fig. 1).

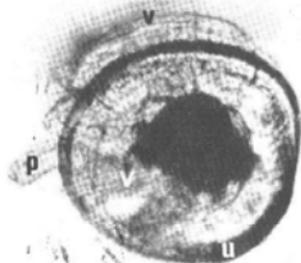


Fig. 1. Larva competente de *A. purpuratus* de 22 días utilizada para observaciones de conducta de asentamiento. 155 X. p = pie; u = umbo; v = velo.

Larvas que presentaban comportamiento de asentamiento fueron aisladas en cápsulas de cultivo reticuladas LUX N° 5217 en cuya base se adhirió una plantilla transparente reticulada a 0,5 mm², a fin de cuantificar la trayectoria descrita por las larvas reptantes.

Cada cápsula contenía entre 5 y 10 larvas en 5 ml de agua de mar filtrada a 0,1 μm . Se utilizó cápsulas previamente sumergidas en agua de mar durante 10 días para obtener la formación de un

"biofilm" en su superficie (Hodgson & Bourne 1988). Una vez iniciado el comportamiento de asentamiento por alguna de las larvas, se la aisló, retirando las larvas restantes de la cápsula.

Las observaciones y análisis del comportamiento se realizaron bajo microscopio, de contraste de fases Nikon Biophot, invertido Diaphot o estereoscópico Nikon SMZ-10, a los cuales se les adicionó una micro-cámara de TV en colores Hitachi modelo GV-410-U para grabar directamente los eventos observados. En todas las observaciones la iluminación se realizó a través de un par de fibras ópticas. La cuantificación de las diferentes etapas del comportamiento se realizó posteriormente mediante el análisis bajo cámara lenta y detención de la imagen de video lograda durante la observación directa. Se observó un total de 33 larvas provenientes de 3 grupos. Las observaciones directas se realizaron cada 10 minutos hasta que las larvas completaron la fijación. Se consideró que una larva estaba fijada cuando permaneció sujeta al sustrato aún después de aplicar una corriente de agua mediante una pipeta Pasteur. La duración de cada observación varió entre 3 y 10 min de acuerdo a la actividad presentada por la larva.

A fin de determinar si el comportamiento de asentamiento difería al encontrarse en grupos se depositó 5 a 10 larvas en 5 ml de agua de mar filtrada en cada cápsula, siguiendo el mismo protocolo señalado anteriormente.

Grupos controles para las observaciones individuales y grupales fueron mantenidos en oscuridad y luminosidad (similar a la ocupada para las observa-

ciones) sin manipulación, y fueron observados en diferentes intervalos de tiempo para compararlos con las cápsulas experimentales.

RESULTADOS

Las observaciones realizadas permiten dividir el comportamiento de asentamiento larval de *A. purpuratus* en 5 fases claramente definidas de acuerdo a las características morfológicas que presenta el pie y principalmente a cambios conductuales durante el asentamiento (Fig. 2).

En general el comportamiento de asentamiento está dado por la alternancia de nado libre, deslizamiento o reptación, y giros en el sustrato.

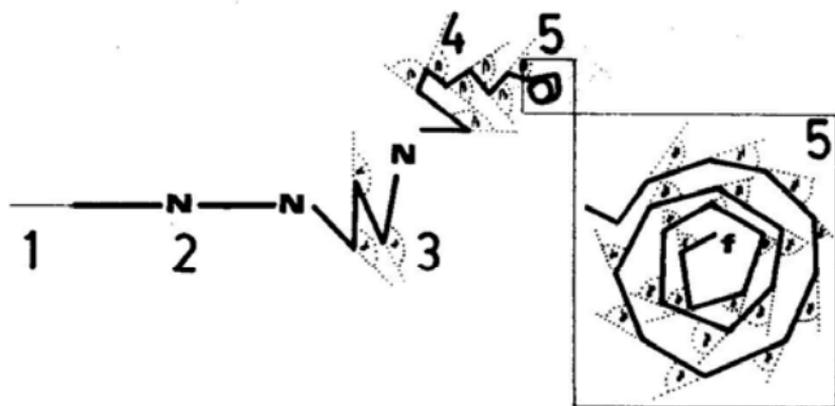


Fig. 2. Esquema de las diferentes fases (1 - 5) del comportamiento de asentamiento de la larva *A. purpuratus*. f: fijación al sustrato; N: nado libre; alfa: $120^\circ - 180^\circ$; beta: $80^\circ - 140^\circ$; gamma: $30^\circ - 70^\circ$.

La reptación se realiza por acortamiento y alargamiento del pie de la larva. Para este objeto la larva reptante fija el talón y luego extiende el pie hacia delante fijando el extremo distal de éste, para posteriormente jalar el cuerpo hacia él y apoyar nuevamente el talón del pie. Este mecanismo se repite a intervalos variables según la fase en que se encuentre la larva (Fig. 3). Este mismo mecanismo es utilizado por la larva para girar (Fig. 4), mediante la orientación del pie en la

dirección escogida, adhiriendo el extremo distal al sustrato para luego alinear todo el cuerpo en esa dirección. Durante esta fase es posible observar los cilios que cubren la región ventral del pie.

FASE 1: En esta fase la larva nada con el pie extendido en estrecha relación con el sustrato, sin hacer contacto con él. La duración de esta fase varía desde 0,2 a 3 horas (Tabla 1) con una duración promedio de 1,52 horas.

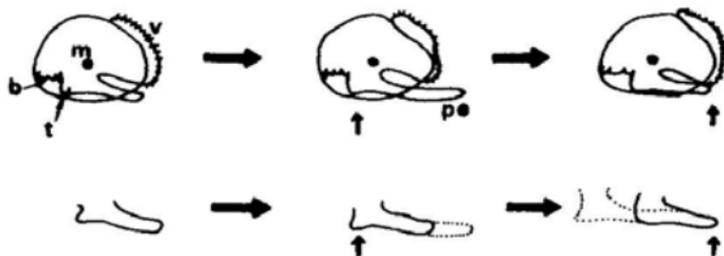


Fig. 3. Arriba: Esquema del movimiento de la larva de *A. purpuratus* durante la reptación. Abajo: Detalle del estiramiento del pie. Flechas gruesas indican dirección del desplazamiento. Flechas cortas indican área del pie que se fija al sustrato. b = rudimento branquial; m = mancha ocular; pe = pie extendido; t = talón; v = velo.



Fig. 4. Esquema del movimiento de giro de una larva reptante de *A. purpuratus*. Las flechas gruesas indican dirección del desplazamiento y del giro; flechas cortas indican área del pie que se fija al sustrato.

FASE 2: Esta fase se caracteriza por la alternancia de nado y reptación sobre el sustrato. Durante la reptación la larva se desplaza entre 1 y 8 mm siempre en una trayectoria rectilínea (Tabla 1) antes de retomar el nado de características similares a la fase 1. El pie continúa extendido y se observa largo y delgado (Fig. 5). La reptación se realiza con movimientos

suaves del pie mientras se desliza sobre el sustrato. Esta fase puede durar entre 2 minutos y 2,75 horas, con un promedio de 1,46 horas.

FASE 3: La característica más relevante de esta fase es que la larva reptante cambia de dirección al menos una vez antes de retomar el nado, el cual es de menor du-

ración que el de la fase anterior (Tabla 1). El ángulo de giro varía entre 120° y 180° indistintamente a izquierda o derecha (Tabla 1; Fig. 2). Durante esta fase el pie de la larva reptante se observa más grueso y corto que en la fase anterior. El pie continúa deslizándose sobre el sustrato con movimientos suaves, aunque se observa, esporádicamente, retracción brusca de éste. La duración de esta fase varía entre 8 minutos y 2,9 horas con un promedio de 1,89 horas.

FASE 4: En esta fase sólo un 10% de las larvas que están en esta etapa retoman el nado por breves momentos. El 90% reptó todo el tiempo cambiando de dirección cada 3 a 5 segundos. Los ángulos de giro disminuyen variando entre 80° y 140° (Tabla 1; Fig. 2). El pie se observa corto y grueso y las contracciones son más fuer-

tes y arrastran bruscamente el cuerpo. La duración de esta etapa varía entre 6 minutos y 1,23 horas con un promedio de 0,75 horas.

FASE 5: Se caracteriza principalmente porque la larva nunca retoma el nado y mantiene el mismo sentido de giro durante toda la fase a diferencia de las fases anteriores. Las distancias recorridas entre giros van disminuyendo a medida que esta fase progresa y los ángulos de tales giros van aumentando, de modo que la larva describe una trayectoria en espiral sobre el sustrato (Fig. 2). Las contracciones del pie son visiblemente más fuertes. La longitud del pie es menor que la observada en las fases anteriores (Fig. 6). Esta fase tiene una duración de 6 minutos a 0,6 hora.

Tabla 1. Características de las fases del asentamiento larval de *A. purpuratus*.

FASE	VELOCIDAD DE REPTACION (mm/h)	DISTANCIA RECORRIDA ENTRE GIROS (mm)	NUMERO DE GIROS/h	ANGULO DE GIRO (grados)	DURACION DEL NADO ENTRE CADA REPTACION	DURACION TOTAL DE LA FASE
1	>4,000*				0,2-3,0 h*	0,2-3,0 h*
2	300-550	1-8	No hay		36 s-18 min	2 min-2,75 h
3	250-400	2-6	10-25	120-180	7 s-2 min	8 min-2,9 h
4	110-260	1-3	90-120	80-140	3 s-5 s	6 min-1,23 h
5	0-120	<0,5-1	200-300	30-70	no hay	6 min-0,6 h

*Fase de nado libre pre-reptación

VARIACIONES DEL PATRON DE COMPORTAMIENTO.

De la totalidad de larvas observadas, el 18% retrajo el velo y el pie dentro de su concha y permaneció inactiva en el fondo de las cápsulas. Sin embargo, un alto porcentaje de estas larvas (50-66%) después de 0,25-2 horas de inactividad, ex-

tendieron el pie fuera de las valvas y comenzaron a inspeccionar el sustrato sin reptar moviendo repetidamente la parte anterior del pie (Fig. 7). Después de 18 a 70 min de iniciada la inspección con el pie, las larvas comenzaron la reptación con características similares a la observada en fase 3 del asentamiento, con la diferencia que estas larvas nunca retomaron el nado.

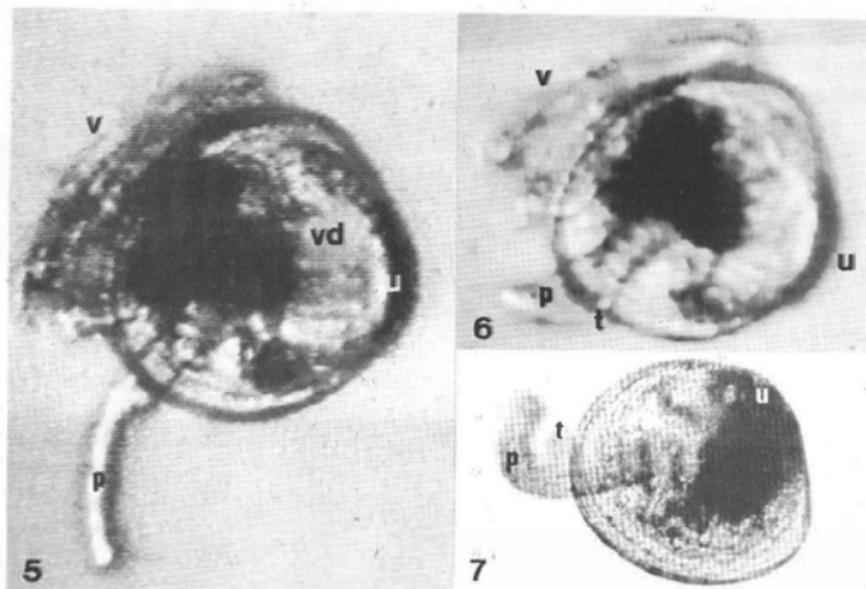


Fig. 5. Larva reptante en fase 2 del asentamiento. Note la longitud del pie. 198 X. p = pie; u = umbo; v = velo; vd = valva derecha.

Fig. 6. Larva reptante en fase 5 del asentamiento. Note el pie corto. 175 X. p = pie; t = talón; u = umbo; v = velo.

Fig. 7. Larva con pie extendido e inspeccionando el sustrato moviendo la parte anterior del pie. 145 X. p = pie; t = talón; u = umbo.

Otras variaciones observadas respecto al patrón de comportamiento se refieren a que algunas fases tempranas del asentamiento suelen ser de menor duración. En este caso las larvas realizaron una fase 2 muy corta o realizaron directamente la fase 3 sin retomar el nado hasta concluir la fijación.

Una conducta que se repitió con

mayor frecuencia que las otras, fue la reversión de larvas en fase 3 a la fase 2, antes de continuar progresando en el asentamiento.

En todas las fases se observó que las larvas reptantes lo hacían teniendo el velo retraído o extendido indistintamente, no obstante, la velocidad desarrollada por estas larvas fue similar.

DISCUSION

El patrón conductual descrito para larvas pedivelígeras de *A. purpuratus* concuerda, básicamente, con el descrito por Cranfield (1973a) para *O. edulis*. Sin embargo, la fijación de la larva de *A. purpuratus* no presenta una complejidad semejante a la fase de cementación de *O. edulis* por lo cual no merece ser considerada como una fase separada del comportamiento de asentamiento larval.

Los estudios sobre comportamiento de asentamiento larval en pectínicos se refieren principalmente a descripciones de sus fases tempranas. Cragg (1980), describe larvas pedivelígeras de *P. maximus* acumuladas en el fondo de los contenedores en estrecha relación con éste, alternando períodos de natación con períodos de reptación y posteriormente natación con el pie extendido. Estas etapas pueden corresponder a las fases 1, 2 y/o 3 descritas en este estudio. Del mismo modo, Disalvo *et al* (1984) y Cooke (1986) señalan un comportamiento similar para *A. purpuratus* y *C. hastata*, respectivamente. No obstante, no es posible determinar la correspondencia de estas descripciones con alguna fase de las descritas en el presente estudio debido a la escasa información al respecto entregada por esos autores.

Cooke (1986) reporta que las larvas de *C. hastata* permanecen con el velo expandido durante la reptación. Esta autora sugiere que el velo podría ayudar en el desplazamiento hacia adelante sobre el sustrato, sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, al comparar las velocidades desarrolladas por las larvas reptantes con velo

retraído o extendido no se observaron diferencias. Por lo que se sugiere que en *A. purpuratus* el velo no participa activamente durante la reptación y probablemente es utilizado sólo en la alimentación y en funciones sensoriales.

El movimiento descrito para la larva reptante (Fig. 3 y 4) concuerda con el reportado por Cranfield (1973a) para larvas de ostras y también con el descrito por Morton (1964) para moluscos adultos con locomoción pedal.

Cooke (1986) determinó en *C. hastata* que durante la reptación el desplazamiento del pie sobre el sustrato, que es realizado por la musculatura, es ayudado por la acción ciliar de éste. Este mismo mecanismo podría estar interviniendo en la reptación de *A. purpuratus* ya que se detectó la presencia de cilios en toda la región ventral del pie de la larva pedivelíger.

A medida que la larva de ostión progresa en el asentamiento, las contracciones musculares del pie son más fuertes; no obstante, la velocidad desarrollada por las larvas es menor. Las variaciones observadas en el patrón de asentamiento del ostión corresponde a abreviaciones y/u omisiones de las fases tempranas. Similares variaciones han sido señaladas en *Spirorbis borealis* y *O. edulis* (Cranfield 1973a).

Aun cuando Hodgson & Burke (1988) en *C. hastata* y Gruffydd *et al.* (1975) en *P. maximus*, hayan descrito la presencia de una glándula del biso primario en el pie de larvas, ninguno de estos autores, al igual que el presente estudio, observó la presencia de biso durante la etapa de fijación.

LITERATURA CITADA

- Bayne, B. I. 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* 2: 1-47.
- Chabot, R. & E. Bourget. 1988. Influence of substratum heterogeneity and settled barnacle density on the settlement of cypris larvae. *Marine Biology* 97(1):45-56.
- Chia, F.S. 1978. Perspectives: Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: F.S. Chia & M.E. Rice (eds), Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae: 283-285. Elsevier-North Holland, New York.
- Cooke, C.A. 1986. Embryogenesis and morphology of larval structures in *Chlamys hastata*, with an examination of the effect of temperature on larval development and factors affecting settlement and metamorphosis. Thesis of Master degree, University of Victoria, CANADA. 133 pp.
- Coon, S.L.; Bonar, D.B. & R.M. Weiner. 1985. Induction of settlement and metamorphosis of the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), by L-DOPA and catecholamines. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 94:211-221.
- Costello, D.P.; Davidson, M.E.; Eggers, A.; Fox, M.H. & C. Henley. 1957. Methods for obtaining and handling marine eggs and embryos. Marine Biological Laboratory, Woods Hole. 247p. Lancaster Press.
- Cragg, S.M. 1980. Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia). *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom* 60: 551-564.
- Cranfield, H.J. 1973a. Observations on the behaviour of the pediveliger of *Ostrea edulis* during attachment and cementing. *Marine Biology* 22: 203-209.
- Cranfield, H.J. 1973b. A study of the morphology, ultrastructure, and histochemistry of the foot of the pediveliger of *Ostrea edulis*. *Marine Biology* 22: 187-202.
- Cranfield, H.J. 1973c. Observations on the function of the glands of the foot of the pediveliger of *Ostrea edulis* during settlement. *Marine Biology* 22: 211-223.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. In: Brant, P.T. & A.M. Mackie (eds), Chemo-reception in Marine Organism: 177-265. Academic Press, London.
- Crisp, D.J. & E. Bourget. 1985. Growth in barnacles. In: Blaxter, J.H.S., F.S. Russell & M. Yonge (eds), *Advances in Marine Biology* 22: 200-244. Academic Press, New York.
- Disalvo, L.H.; Alarcón, E.; Martínez, E. & E. Uribe. 1984. Progress in mass culture of *Chlamys* (*Argopecten*) *purpurata* Lamarck (1819) with notes on its natural history. *Revista Chilena de Historia Natural*, 57: 35-45.
- Fitt, W.K.; Coon, S.L.; Walch, M.; Weiner, R.M.; Colwell, R.R. & D.B. Bonar. 1990. Settlement behavior and metamorphosis of oyster larvae (*Crassostrea gigas*) in response to bacterial supernatants. *Marine Biology* 106: 389-394.

- Gruffydd, LL.D.; Lane, J.W. & A.R. Beaumont. 1975. The glands of larval foot in *Pecten maximus* L. and possible homologues in other bivalves. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom* 55: 463-476.
- Hodgson, C.A. & N. Bourne. 1988. Effect of temperature on larval development of the spiny scallop *Chlamys hastata* Sowerby, with a note on metamorphosis. *Journal of Shellfish Research* 7(3):349-357.
- Hodgson, C.A. & R.D. Burke. 1988. Development and larvae morphology of the spiny scallop *Chlamys hastata*. *Biology Bulletin* 174: 303-318.
- Le Tourneux, F. & E. Bourget. 1988. Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides*. *Marine Biology* 97(1):57-66.
- Morton, J.E. 1964. Locomotion. In: Wilbur, K.M. & C.M. Yonge (eds), *Physiology of Mollusca* 1: 1-58. Academic Press, New York.
- Sastry, A. N. 1979. Pelecypoda. In: Giese, A.C. & J.S. Pearse (eds), *Reproduction of Marine invertebrates* 5: 113-292. Academic Press, New York.
- Turner, H.J. & C.J. George. 1955. Some aspects of the behaviour of the quahaug, *Venus mercenaria*, during the early stages. In: *Eighth Report of Investigations of the Shellfisheries of Massachusetts*: 5-14. Department of Natural Resources, Division of Marine Fisheries, Commonwealth of Massachusetts.