

ARTÍCULO

Ontogenia de la concha larval y postlarval de cuatro especies de bivalvos de la costa del Pacífico sureste

Larval and postlarval shell ontogeny of four bivalve species from the Southeast Pacific coast

Paola Díaz¹ y Bernardita Campos¹

¹Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, Casilla 5080, Reñaca, Viña del Mar, Chile. bernardita.campos@uv.cl

Abstract.- Larval and early postlarval shell morphology and morphometry of the bivalves *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* and *Hiatella solida* were studied. The specimens examined were obtained from plankton samples and/or from experimental laboratory cultures. The size ranges of the specimens studied were: 123-370 μm in *V. antiqua*, 140-580 μm in *M. edulis*, 157-670 μm in *E. macha* and 145-1270 μm in *H. solida*. The shell features analyzed were: general shape, umbo, shoulders, provinculum, and hinge lateral system. The total shell length and height, length of shoulders, provinculum and prodissoconch I and II lengths were measured. *V. antiqua* and *M. edulis* shells have similar appearance and provinculum; they differ only in the shape of the shoulders and in the lateral hinge system. *E. macha* and *H. solida* are clearly distinguishable from the other species studied. Each species showed characteristics of the genus and family to which they belong; only *M. edulis* differed from other species of the same genus in its provincial structure, umbo shape and size at which the ligament develops. All species exhibited allometric growth, with significant different growth rates ($P < 0.05$) in both developmental stages. The traditional identification method based on shell morphology is still a valid and indispensable tool for the recognition of early life stages of bivalves collected in plankton and benthos although complementary identification techniques based on DNA analysis are strongly recommended.

Key words: Bivalvia, identification, hinge development, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha*, *Hiatella solida*

Resumen.- Este estudio caracterizó la morfología y morfometría de la concha de larvas y postlarvas de los bivalvos *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* y *Hiatella solida*. Los ejemplares se obtuvieron del plancton y/o de cultivos en laboratorio. Los rangos de talla estudiados fueron: 123-370 μm en *V. antiqua*, 140-580 μm en *M. edulis*, 157-670 μm en *E. macha* y 145-1270 μm en *H. solida*. Los caracteres analizados en la concha fueron: forma general, umbo, hombros, provínculo y sistema lateral de charnela. Se midió largo y alto total de la concha, largo de hombros, del provínculo y de las prodissoconchas I y II. Las conchas de *V. antiqua* y *M. edulis* presentan similar apariencia externa y provincial y se diferencian solo en forma de hombros y sistema lateral de charnela. *E. macha* y *H. solida* son claramente diferentes de las otras especies estudiadas. Cada especie presentó características propias del género y familia a la que pertenece, excepto *M. edulis* que se diferenció de otras especies del mismo género en su estructura provincial, forma del umbo y talla de aparición del ligamento. Las 4 especies presentaron crecimiento alométrico y fueron significativamente diferentes en la forma de la concha y en las tasas de cambio de talla ($P < 0,05$). El método de identificación basada en la morfología de la concha se mantiene como una herramienta vigente e indispensable para el reconocimiento de los primeros estados de vida de bivalvos recolectados del plancton y del bentos especialmente en monitoreos sistemáticos aunque se recomienda complementarla con otras técnicas como el análisis de ADN.

Palabras clave: Bivalvia, identificación, desarrollo charnelar, *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha*, *Hiatella solida*

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los moluscos bivalvos, como resultado de la fertilización, produce secuencialmente los estados pelágicos de embrión, larva trocófora y larva velígera, para transformarse en postlarvas bentónicas, después de un proceso de metamorfosis (Zardus & Martel 2002). Al igual que en otros invertebrados marinos, las larvas y

postlarvas son importantes ya que aportan información acerca de la diversidad de especies en un área geográfica, del estado de los bancos naturales, de las épocas de reproducción, de asentamiento y del reclutamiento (Shanks 2001).

La concha de los bivalvos se origina durante la embriogenesis, con el funcionamiento de una glándula de la concha, en el estado de larva trocófora (Moueza *et al.* 2006). La concha inicial secretada por esta glándula se denomina prodisoconcha I y se caracteriza por presentar una superficie homogénea y tener forma de D, dando el nombre de 'larva D' a la larva velígera temprana. La secreción de concha que el manto de la larva produce en el margen de la prodisoconcha I origina la prodisoconcha II, que se caracteriza por presentar líneas concéntricas. Durante la metamorfosis se produce una discontinuidad en el crecimiento de la concha quedando una marca evidente que diferencia la concha larval de aquella formada por la postlarva y denominada disoconcha (Jablonski & Lutz 1980).

La concha se utiliza para la identificación morfológica de larvas y postlarvas de bivalvos (por ejemplo, Rees 1950, Savage & Golberg 1976, Le Pennec 1980, Lutz *et al.* 1982, Tremblay *et al.* 1987, Goodsell *et al.* 1992, Slater 2005, Schejter *et al.* 2010), debido a que presenta en sus estados más avanzados, una morfología que la diferencia de las conchas de otras especies y persiste inalterada por largo tiempo aún después de la muerte del animal, a diferencia de lo que ocurre con el cuerpo blando, que puede ser modificado por factores ambientales y es degradado y/o se modifica con los líquidos fijadores utilizados para preservar estos estadios.

Los criterios morfológicos utilizados en la caracterización de la concha de larvas y postlarvas de bivalvos incluyen su forma general, forma del umbo y de los hombros, color, microestructura de las prodisoconchas I y II, y de la disoconcha, además de las características de la charnela (Rees 1950, Brink 2001). El análisis morfológico frecuentemente se complementa con la descripción de algunas características morfométricas (largo y alto de las prodisoconchas I y II y de los hombros) (Malchus 2006)¹ y con las relaciones entre el largo, el ancho y el alto de la concha (De Schweinitz & Lutz 1976, Lutz & Jablonski 1978, Hendriks *et al.* 2005, Paugam *et al.* 2006, Schejter *et al.* 2010). Este conjunto de caracteres morfológicos y morfométricos es el que permite la identificación precisa de larvas y postlarvas de una especie determinada, aunque se debe tener presente que se trata de un método subjetivo y que estos estados del desarrollo pueden presentar una considerable plasticidad fenotípica, tal como lo señalan Bownes *et al.* (2008).

A pesar del desarrollo de diversas técnicas que permiten acelerar el proceso de identificación a nivel específico (análisis de imágenes, inmunológicos, electroforéticos y de análisis de secuencias del ADN, entre otros) (*e.g.*, Goffredi *et al.* 2006, McManus & Katz 2009, Pardo *et al.* 2009), el análisis morfológico se mantiene como método estándar de identificación en los análisis sistemáticos de muestras de plancton y bentos, ya que este puede ser llevado a cabo en cualquier laboratorio de investigación que disponga al menos de un microscopio estereoscópico con luz transmitida. Sin embargo, hay que considerar que estos análisis morfológicos son muy laboriosos y de alto costo si se trata de procesar un gran número de muestras.

Aunque para la costa de Chile se han señalado más de 230 especies de bivalvos (Valdovinos 1999), los estudios acerca de la morfología de larvas y postlarvas con fines de identificación son escasos y se concentran sólo en algunas especies de las familias Mytilidae, Ostreidae, Pectinidae, Pholadidae y Teredinidae (Chanley & Dinamani 1980, Campos & Ramorino 1981, 1990; Ramorino & Campos 1983, Bellolio *et al.* 1993, 1994). Como a pesar de los esfuerzos, persiste la incapacidad de identificar las larvas planctónicas y los primeros estados bentónicos de la mayoría de las especies de bivalvos que habitan las costas del Pacífico sureste, el objetivo de este trabajo fue describir los cambios ontogenéticos que ocurren en las conchas de los bivalvos *Venus antiqua* (King, 1831), *Mulinia edulis* (King, 1831), *Ensis macha* (Molina, 1782) y *Hiattella solida* (Sowerby, 1834), para incrementar el número de especies que puedan ser identificadas a nivel de larvas y postlarvas, de modo de permitir el desarrollo de estudios ecológicos especie-específicos relacionados con estos estados, considerando que las 3 primeras especies constituyen recursos económicos en Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las larvas y postlarvas de *Venus antiqua*, *Mulinia edulis* y *Ensis macha* se obtuvieron de cultivos experimentales en laboratorio y las de *Hiattella solida* se recolectaron en muestreos planctónicos y bentónicos realizados frente a Valparaíso (32°57,4'S, 71°33,4'W), entre julio 1982 y enero 1984, y en Putemún (41°25,5'S, 73°44,5'W), Chile, en noviembre 1981, marzo 1982, febrero y noviembre 1983.

¹Malchus N. 2006. Easy to see, difficult to describe: towards a standardized description of bivalve larval shell shape. In: Malchus N & JM Pons (eds). International Congress on Bivalvia: Organisms, Diversity & Evolution, Electronic Supplement 2006-16, part 1: p. 53. <http://www.senckenberg.de/odes/06-16/Malchus_Prodissoconch-DescriptionTool.pdf>

Todos los ejemplares estudiados fueron fijados en etanol 90% con glicerofosfato de sodio para evitar la descalcificación de las valvas (Turner 1976). Los ejemplares preservados fueron sumergidos en una solución de hipoclorito de sodio al 3% por 5 min para digerir el tejido blando y desarticular las valvas, las cuales una vez abiertas, fueron enjuagadas con agua destilada y mantenidas en etanol para su posterior observación. Las valvas separadas de cada ejemplar se montaron sobre un portaobjetos, en una gota de glicerol. Las observaciones y mediciones se realizaron con un microscopio Leitz® DMLB, provisto de ocular reticulado y el registro fotográfico se hizo con una cámara Leica® MPS 60, acoplada al microscopio.

Las características morfológicas consideradas en la descripción fueron: forma de la concha y del umbo, presencia de estrías en la superficie externa de las valvas, color y grado de transparencia de la concha, estructura charnelar y del sistema lateral de la charnela, presencia,

disposición y forma de la hendidura del ligamento. La terminología utilizada corresponde a Rees (1950), Chanley & Andrews (1971), Ramorino & Campos (1983) y Brink (2001). Se excluyó del estudio el estado de larva 'D' debido a su similitud en las diferentes especies y a la carencia de caracteres morfológicos que contribuyeran a su identificación.

La caracterización morfométrica se basó en la medición de: largo total (LT), alto total (AT), largo de la prodisoconcha I (LPI), largo del hombro anterior (LHa), largo del hombro posterior (LHp), largo provincial (LPv) y largo de prodisoconcha II (LPII) (Fig. 1), según la terminología de Ramorino & Campos (1983).

Para cada especie se establecieron las siguientes correlaciones lineales propuestas por Lutz (1985): alto total / largo total, largo total / largo provincial, alto total / largo provincial, largo del hombro posterior / largo del hombro anterior.

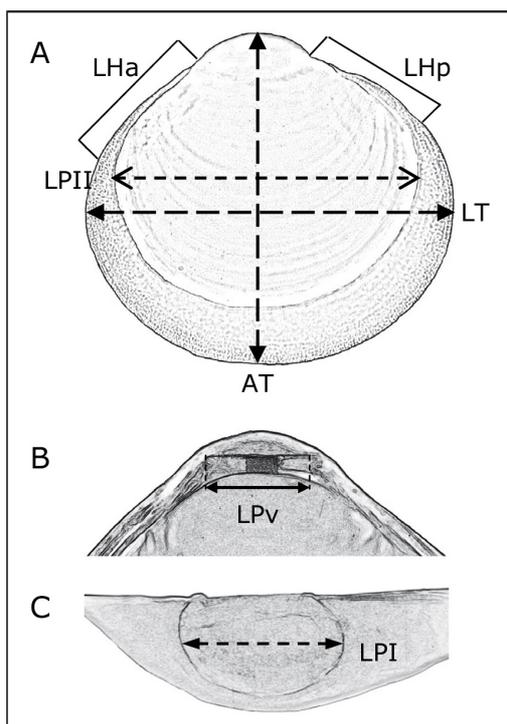


Figura 1. Terminología utilizada para describir las dimensiones de la concha. A: vista lateral externa de la concha; B: vista lateral interna; C: vista dorsal. LT: largo total. AT: alto total. LHa: longitud del hombro anterior. LHp: longitud del hombro posterior. LPv: longitud provincial. LPI: longitud de prodisoconcha I. LPII: longitud de prodisoconcha II / Terminology used to describe shell dimensions. A: external lateral view of the shell; B: internal lateral view; C: dorsal view. LT: total length. AT: total height. LHa: anterior shoulder length. LHp: posterior shoulder length. LPv: provincial length. LPI: prodissoconch I length. LPII: prodissoconch II length

En *V. antiqua* la morfometría se analizó en 127 larvas en estado umbonado (123-300 μm LT) y 9 postlarvas (325-370 μm LT); en *M. edulis*, en 114 larvas (140-355 μm LT) y 42 postlarvas (300-580 μm LT); en *E. macha*, en 45 larvas (157-325 μm LT) y 62 postlarvas (280-670 μm LT) y en *H. solida*, en 144 larvas (145-370 μm LT) y 48 postlarvas (440-1270 μm LT).

Las relaciones morfométricas se describieron en base a ecuaciones de regresión lineal (Zar 1984). La determinación de diferencias significativas en la relación AT-LT y en las tasas de crecimiento se realizó mediante un análisis de covarianza (ANCOVA) (Zar 1984); en ambos casos se utilizó el programa PAST versión 2.16 (Hammer *et al.* 2001). En el análisis estadístico no se incluyó a *V. antiqua* en estado postlarval, por contar con menos de 10 individuos.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA

VENUS ANTIQUA

La concha larval es equivalva y presenta un umbo bajo ampliamente curvado que se hace más prominente al final de este estado, formando una línea continua con el resto del margen valvar, el cual es casi equilateral; el borde anterior de la concha es más largo y agudo que el posterior y el margen ventral es semicircular. Los hombros son cortos, redondeados y bajos; el anterior es más largo que el posterior (Fig. 2A). La prodisoconcha I presenta una superficie homogénea y la prodisoconcha II, tenues líneas concéntricas. La línea paleal y las impresiones de los músculos aductores no son visibles con microscopía óptica. Las valvas son incoloras y transparentes. Internamente, el provínculo (charnela) es delgado, con proyecciones denticulares muy pequeñas en la parte central y anterior de las valvas derecha e izquierda respectivamente (Fig. 2B y D). El ligamento tiene forma elipsoide y presenta una hendidura posterior (Fig. 2B y D). El sistema lateral de charnela comienza a desarrollarse cuando la larva alcanza cerca de 245 μm LT, consta de 2 rebordes y 2 canaletas, ubicados en la valva izquierda y derecha, respectivamente (Fig. 2B y D). Alrededor de los 280 μm LT comienza el desarrollo de un diente lateral anterior en la valva derecha de la concha larval (Fig. 2B y D).

Las postlarvas presentan una concha inequilateral; el borde anterior es más largo y agudo que el posterior. El margen ventral es semicircular y el umbo tiende a ser

prominente. Los hombros son cortos, rectos y bajos, con el anterior más largo que el posterior (Fig. 2A). La disoconcha es incolora, opaca y presenta una textura granular; las líneas concéntricas de crecimiento no son distinguibles con microscopía óptica, sino hasta cuando la postlarva mide cerca de 360 μm LT. La línea paleal y las impresiones de los músculos aductores aún no son visibles (Fig. 2A). El provínculo es más grueso que en larvas. En ejemplares cercanos a 360 μm LT, los dientes centrales de la valva derecha conforman un solo diente, los restantes no evolucionan y dejan de ser observables en ejemplares cercanos a 370 μm LT, (Fig. 2C y E). La hendidura del ligamento presenta una forma circular (Fig. 2C y E). El sistema lateral de la charnela está compuesto de 2 dientes anteriores, uno sólido y otro lamelar, ubicados en la valva derecha e izquierda, respectivamente (Fig. 2C y E).

MULINIA EDULIS

Las larvas analizadas se encontraban en estado umbonado. La concha larval es equivalva e inequilateral, con el borde anterior más largo y agudo que el posterior. El margen ventral es semicircular. El umbo es redondeado y amplio, aunque al término del período larval tiende a ser angular. Los hombros son cortos, rectos y bajos, generalmente con el anterior más largo que el posterior (Fig. 3A). Las valvas de la concha larval son incoloras y transparentes. La prodisoconcha I presenta una textura granular uniforme, mientras que la prodisoconcha II exhibe líneas concéntricas. La línea paleal no es observable; las impresiones de los músculos aductores son visibles a partir de los 290 μm LT (Fig. 3A). Internamente, el provínculo es delgado y solo desarrolla pequeños dientes en la parte centro-posterior de la valva derecha (Fig. 3B y D). La hendidura del ligamento es observable a partir de los 170 μm LT, como una zona oscura hacia la parte posterior del provínculo, aunque más visible alrededor de los 300 μm LT. En vista dorsal, la hendidura se observa algo elipsoide (Fig. 3B y D). El sistema lateral de la charnela comienza a desarrollarse cuando los individuos alcanzan alrededor de 300 μm LT; está compuesto de un reborde posterior y una canaleta anterior en la valva derecha, además de un diente especial anterior en la valva derecha (Fig. 3B y D).

Las postlarvas presentan el margen valvar continuo e inequilateral, con el borde anterior más largo y agudo que el posterior y con el margen ventral semicircular. El umbo se observa prominente. Los hombros son cortos, redondeados y altos (Fig. 3A). La disoconcha presenta líneas concéntricas. La línea paleal y las impresiones de los músculos aductores no son visibles (Fig. 3A). Las

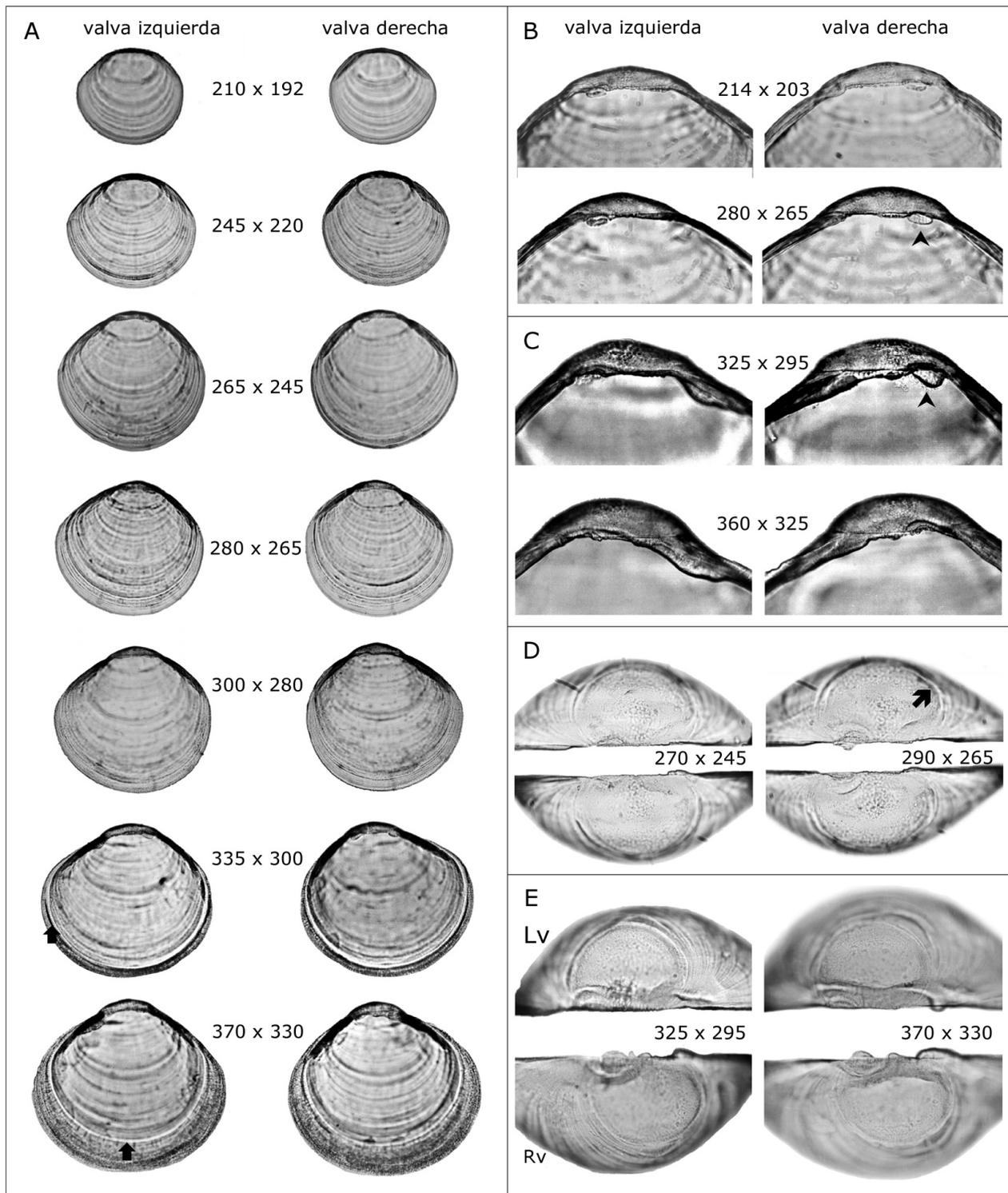


Figura 2. *Venus antiqua*. A. Vista lateral externa de la concha. B y C. Vista lateral interna de la concha larval y postlarval, respectivamente. D y E. Vista dorsal de la concha larval y postlarval, respectivamente. Vd: valva derecha. Vi: valva izquierda. ↑: línea metamórfica. ▲: hendidura del ligamento. ↗: límite prodissoconcha I – prodissoconcha II. Dimensiones (LT x AT) en μm / *Venus antiqua*. A. External lateral view of the shell. B and C. Internal lateral view of the larval and postlarval shell, respectively. D and E. dorsal view of the larval and postlarval shell, respectively. Vd: right valve. Vi: left valve. ↑: metamorphic line. ▲: ligament groove. ↗: prodissoconch I – prodissoconch II limit. Dimensions (LT x AT) in μm

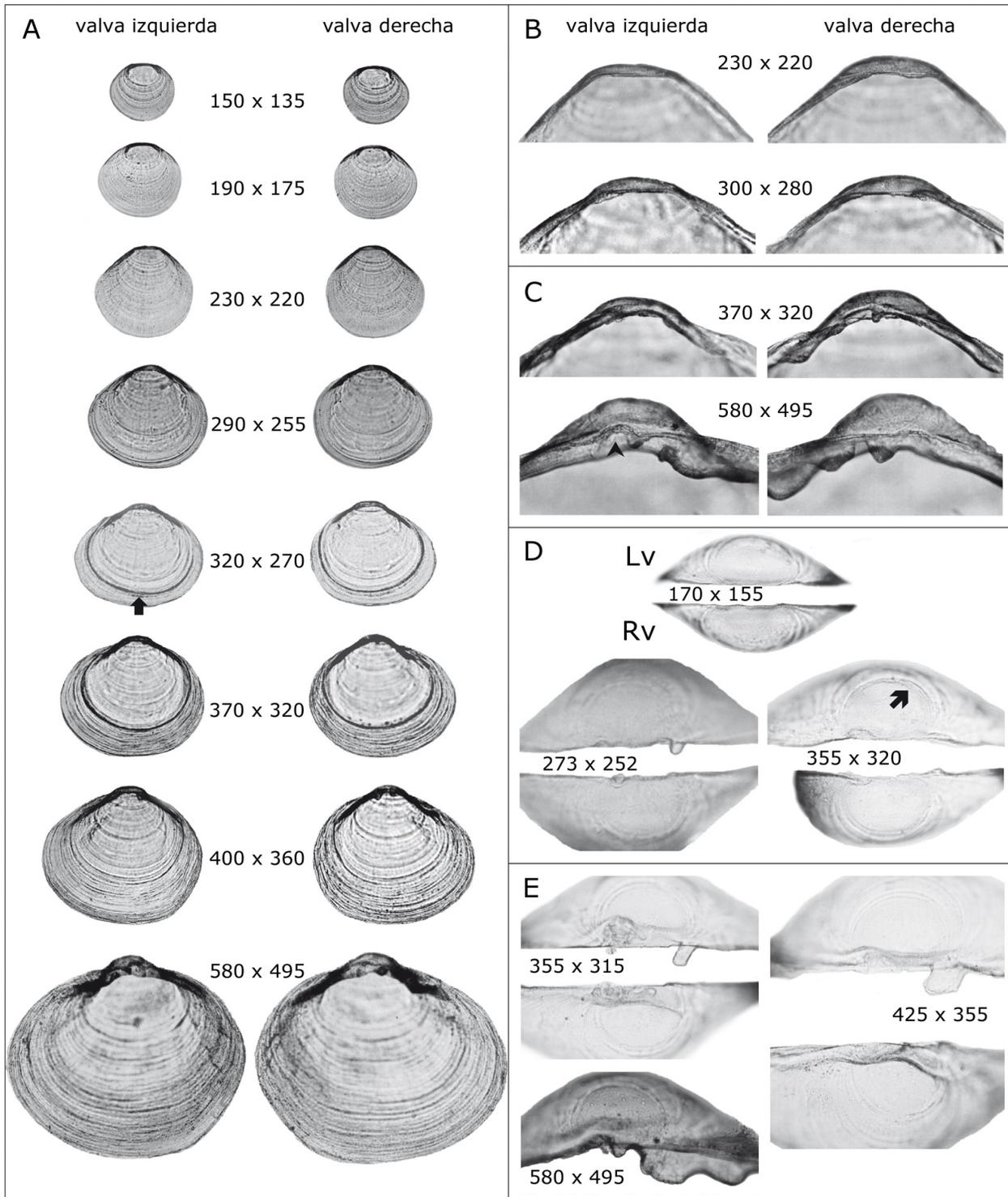


Figura 3. *Mulinia edulis*. A. Vista lateral externa de la concha. B y C. Vista lateral interna de la concha larval y postlarval, respectivamente. D y E. Vista dorsal de la concha larval y postlarval, respectivamente. Vd: valva derecha. Vi: valva izquierda. ⬆: línea metamórfica. ▲: hendidura del ligamento. ↗: límite prodissoconcha I – prodissoconcha II. Dimensiones (LT x AT) en μm / *Mulinia edulis*. A External lateral view of the shell. B and C. Internal lateral view of the larval and postlarval shell, respectively. D and E. Dorsal view of the larval and postlarval shell, respectively. Vd: right valve. Vi: left valve. ⬆: metamorphic line. ▲: ligament groove. ↗: prodissoconch I – prodissoconch II limit. Dimensions (LT x AT) in μm

valvas son incoloras y opacas. El provínculo en las postlarvas es más grueso que en las larvas. Alrededor de los 350 μm LT se desarrolla un diente central en la valva derecha y a los 580 μm LT se desarrolla un diente províncular central en la valva izquierda (Fig. 3C y E). La forma de la hendidura que aloja al ligamento fue muy variable entre los ejemplares examinados (Fig. 3C y E). El sistema lateral de charnela continúa evolucionando hacia la parte anterior; el diente anterior izquierdo crece hasta ocupar casi la totalidad del hombro, alrededor de los 580 μm LT, mientras que en la valva derecha se desarrollan 2 dientes laterales (Fig. 3C y E).

ENSIS MACHA

Las larvas analizadas se encontraban en estado umbonado. La concha presenta un margen valvar continuo, alargado e inequilateral. El borde anterior es más largo y agudo que el posterior y el margen ventral es semicircular. El umbo difiere en ambas valvas, siendo más alto en la valva derecha. Los hombros son redondeados y relativamente altos (Fig. 4A). Las valvas son incoloras y transparentes. La prodisoconcha I es homogénea mientras que la prodisoconcha II presenta tenues líneas concéntricas. La línea paleal e impresiones de los músculos aductores son visibles ya cerca de los 260 μm LT (Fig. 4A). El provínculo es delgado, con 2 dientes ubicados en cada extremo en la valva derecha y un diente rectangular central en la valva izquierda (Fig. 4B y D). El ligamento, de ubicación posterior, fue observable en la valva izquierda, a partir de los 320 μm LT. El sistema lateral de la charnela está formado por 2 rebordes, uno a cada lado de la valva izquierda, y 2 canaletas ubicadas una a cada lado de la valva derecha (Fig. 4B y D).

En postlarvas, el margen valvar se alarga hacia la parte anterior haciendo la concha inequilateral. El borde ventral presenta una forma elipsoide, inclinada hacia la parte posterior (Fig. 4A). Alrededor de los 400 μm LT, el umbo se desarrolla de una forma ampliamente redondeada a prominente, sin embargo se mantiene más alto en la valva derecha que en la izquierda (Fig. 4A). Los hombros mantienen su forma relativamente recta, aunque a partir de los 400 μm LT, el hombro posterior cambia y se observa más redondeado que el anterior (Fig. 4A). Las valvas son incoloras y opacas. La textura de la disoconcha es muy similar a la de la prodisoconcha II, con tenues líneas concéntricas y el límite entre ellas es poco distinguible (Fig. 4A). El provínculo postlarval es más grueso que en larvas y sólo se diferencia cuando la concha alcanza los 400 μm LT, con el desarrollo de un diente anterior en la

valva derecha. Cuando la concha alcanza los 475 μm LT, este diente se observa agudo y alargado hacia la parte anterior, mientras que en la valva izquierda se desarrolla un diente rectangular central. Alrededor de los 600 μm LT, la valva derecha exhibe un diente adicional posterior, mientras que el diente anterior desarrolla una base rectangular. En la valva izquierda el diente rectangular central desarrolla una protuberancia hacia la parte anterior; a los 670 μm LT este último diente se divide en 2 (Fig. 4C y E). Entre los 400 y 440 μm LT, las postlarvas desarrollan una hendidura posterior al provínculo sobre la cual es posible observar vestigios del ligamento (Fig. 4C y E). El sistema lateral de la charnela, en ejemplares de 670 μm LT, presenta en la valva izquierda, un diente lateral anterior y otro posterior, con mayor desarrollo del primero (Fig. 4C y E).

HIATELLA SOLIDA

Todas las larvas de *H. solida* examinadas en el presente trabajo se encontraban en estado umbonado. Las larvas presentan tempranamente una forma inequilateral, con el borde anterior más largo y agudo que el posterior y el borde ventral semicircular (Fig. 5A). En ejemplares entre 165 y 200 μm LT, el umbo es redondeado y amplio; en ejemplares cercanos a los 220 μm LT, el umbo se hace angular y hacia el final del período larval, 300 μm LT, se observa prominente. Los hombros son largos, rectos y bajos. La prodisoconcha I se observa homogénea, mientras que la prodisoconcha II exhibe visibles líneas concéntricas de crecimiento. La línea paleal e impresiones de los músculos aductores son notorias ya a los 150 μm LT (Fig. 5A). Las valvas, de un tono amarillento entre la línea paleal y el margen ventral, son transparentes y macizas. El provínculo es grueso, presenta 2 dientes cardinales rectangulares: uno anterior en la valva derecha y otro central en la valva izquierda. Estos dientes no exhiben mayores cambios durante el período larval (Fig. 5B y D). La hendidura del ligamento es posterior, poco profunda y poco perceptible (Fig. 5B y D). El sistema lateral de charnela se distingue en todos los ejemplares; está compuesto por una canaleta anterior y un reborde posterior en la valva derecha, y un reborde anterior y una canaleta posterior en la valva izquierda (Fig. 5B y D).

En las postlarvas, el margen de la concha es discontinuo, con forma trapezoidal, muy irregular e inequilateral, con el borde posterior más largo que el anterior. El margen ventral es inclinado hacia la parte posterior y, la mayoría de las veces, es recto (Fig. 5A). El umbo es prominente. Los hombros son rectos, bajos; el

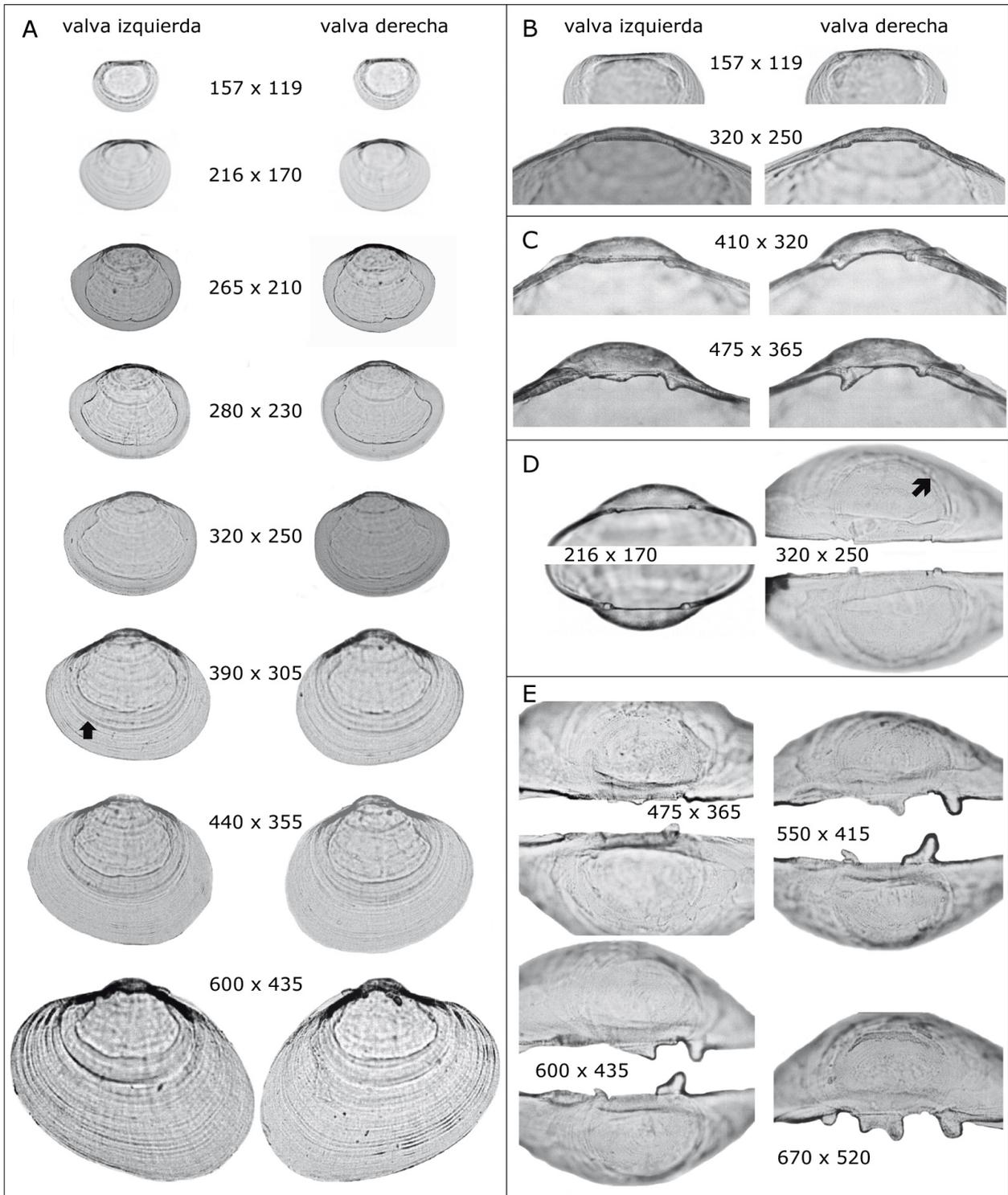


Figura 4. *Ensis macha*. A. Vista lateral externa de la concha. B y C. Vista lateral interna de la concha larval y postlarval, respectivamente. D y E. Vista dorsal de la concha larval y postlarval, respectivamente. Vd: valva derecha. Vi: valva izquierda. ⬆: línea metamórfica. ⚡: límite prodissoconcha I – prodissoconcha II. Dimensiones (LT x AT) en μm / *Ensis macha*. A. External lateral view of the shell. B and C. Internal lateral view of the larval and postlarval shell, respectively. D and E. Dorsal view of the larval and postlarval shell, respectively. Vd: right valve. Vi: left valve. ⬆: metamorphic line. ⚡: prodissoconch I – prodissoconch II limit. Dimensions (LT x AT) in μm

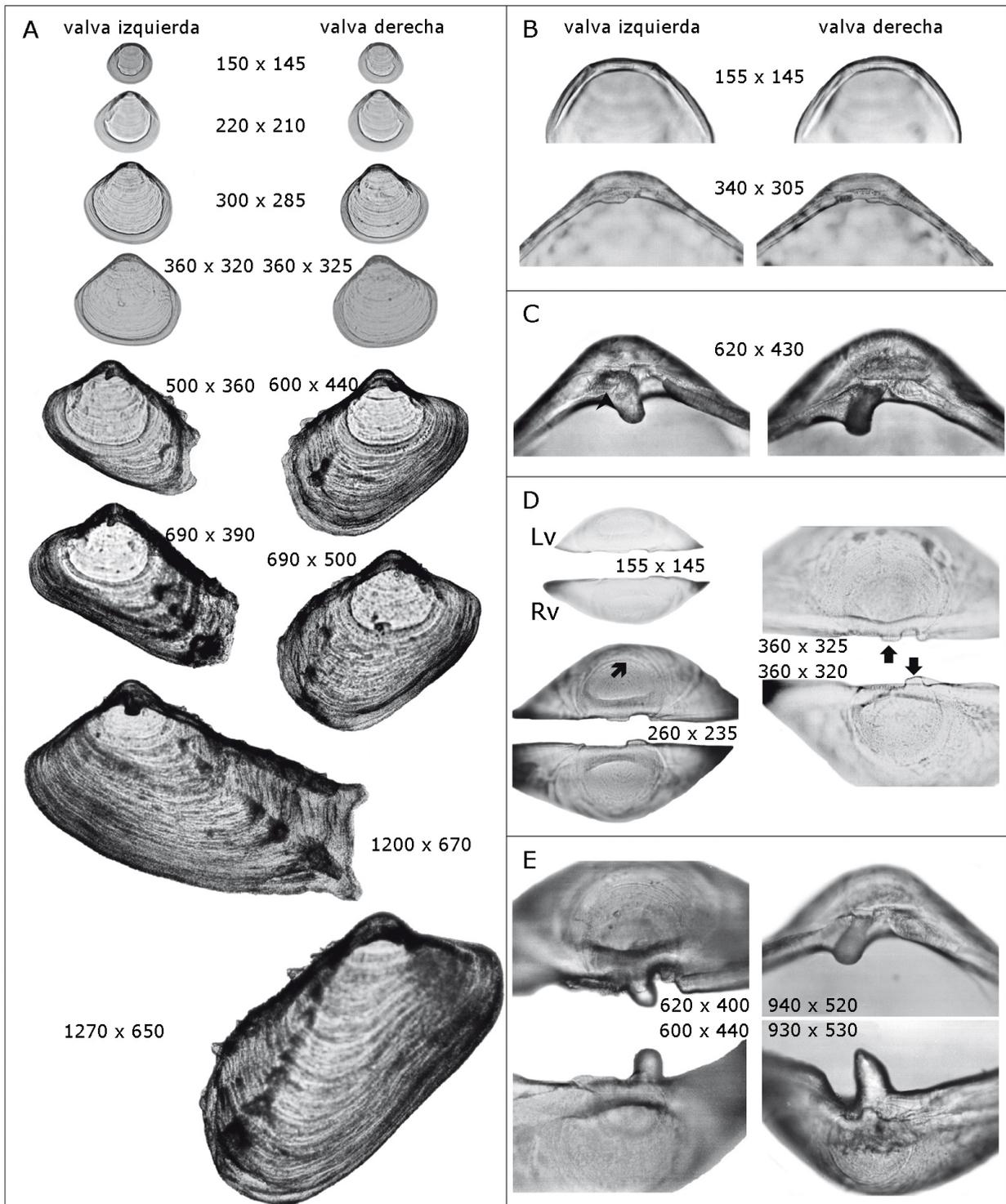


Figura 5. *Hiatella solida*. A. Vista lateral externa de la concha. B y C. Vista lateral interna de la concha larval y postlarval, respectivamente. D y E. Vista dorsal de la concha larval y postlarval, respectivamente. Vd: valva derecha. Vi: valva izquierda. ↓: diente anterior. ↑: diente central. ▲: hendidura del ligamento. ↗: límite prodisoconcha I – prodisoconcha II. Las valvas provienen de diferentes ejemplares. Dimensiones (LT x AT) en μm / *Hiatella solida*. A. External lateral view of the shell. B and C. Internal lateral view of the larval and postlarval shell, respectively. D and E. Dorsal view of the larval and postlarval shell, respectively. Vd: right valve. Vi: left valve. ↓: anterior tooth. ↑: central tooth. ▲: ligament groove. ↗: prodissoconch I – prodissoconch II limit. Valves are from different specimens. Dimensions (LT x AT) in μm

hombro posterior es más largo que el anterior (Fig. 5A). La disoconcha presenta líneas concéntricas evidentes y desarrolla 2 cordones radiales con espinas hacia la zona dorso-posterior (Fig. 5A). Las valvas son incoloras, opacas y macizas. El provínculo es grueso. En el estado postlarval, los dientes larvales se alargan: el diente anterior de la valva derecha se extiende hacia la valva opuesta y el diente central de la valva izquierda lo hace hacia la parte anterior (Fig. 5C y E). Alrededor de los 1200 μm LT de la concha, el diente cardinal anterior de la valva derecha se observa piriforme. La hendidura del ligamento tiene forma lanceolada, prolongada hacia la parte posterior del provínculo (Fig. 5C y E). El sistema lateral de la charnela no se desarrolla, manteniendo la forma básica descrita para larvas (Fig. 5C y E).

MORFOMETRÍA

La morfometría de las prodisoconchas I y II y de los hombros de las larvas y postlarvas de *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* y *Hiatella solida* se muestra en la Tabla 1. La relación entre el largo y el alto de las conchas larval y postlarval en todas las especies fue lineal. Los resultados de las relaciones lineales de AT / LT y LHp / LHa larvales y postlarvales se muestran en la Tabla 2. Las formas de la concha larval de las cuatro especies presentaron diferencias significativas entre ellas ($P < 0,05$; $F = 194,7$; $n = 429$).

Las 4 especies estudiadas presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$; $F = 5,5$; $n = 429$) en las tasas de cambio de talla en altura con respecto del largo de la concha. Los valores de la pendiente (m) mostraron que

Tabla 1. Morfometría larval y postlarval de *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* y *Hiatella solida* / Larval and postlarval morphometry of *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* and *Hiatella solida*

	Estado	Dimensión	Rango (μm)	Prom.	d.e.	n		Estado	Dimensión	Rango (μm)	Prom.	d.e.	n
				(μm)	(μm)						(μm)	(μm)	
<i>Venus antiqua</i>	L	LT	123-300	268	24	127	L	LT	157-325	280	32	45	<i>Ensis macha</i>
		AT	92-280	244	25	127		AT	119-255	225	27	45	
		LHa	93-175	114	16	10		LHa	75-100	94	10	7	
		LHp	80-150	104	17	12		LHp	62-87	75	7	7	
		LPI	95-125	112	7	132		LPI	100-125	112	5	99	
		LPII	275-315	298	14	9		LPII	250-335	310	17	60	
		LPv	75-95	79	6	12		LPv	72-80	75	2	7	
	P	LT	330-370	348	17	9	P	LT	280-670	439	78	62	
		AT	295-330	314	14	9		AT	225-520	339	55	62	
		LHa	100-175	128	21	9		LHa	92-217	134	24	51	
LHp		87-150	115	20	9	LHp		67-192	107	23	51		
		LPv	75-95	82	8	9			LPv	75-100	84	5	51
<i>Mulinia edulis</i>	L	LT	140-325	213	54	112	L	LT	145-370	256	62	144	<i>Hiatella solida</i>
		AT	120-320	193	51	113		AT	125-345	236	56	144	
		LHa	42-127	86	23	105		LHa	75-200	139	37	115	
		LHp	37-115	70	19	105		LHp	62-187	128	35	115	
		LPI	80-95	86	4	155		LPI	65-95	79	5	197	
		LPII	265-325	282	18	42		LPII	285-380	336	23	55	
		LPv	42-62	54	5	105		LPv	50-75	64	5	116	
	P	LT	300-580	406	66	42	P	LT	440-1270	708	195	48	
		AT	270-380	348	55	41		AT	340-670	437	78	55	
		LHa	100-187	132	23	35		LHa	175-375	248	46	55	
LHp		77-175	121	21	35	LHp		300-1050	509	159	51		
		LPv	55-75	66	6	35			LPv	55-75	64	4	55

L= larval; P= postlarval; LT= largo total; AT= alto total; LHa= largo hombro anterior; LHp= largo hombro posterior; LPI= Largo prodisoconcha I; LPII= Largo prodisoconcha II; LPv= largo provínculo; Prom.= promedio; d.e.= desviación estándar; n= número de individuos medidos

larvas y postlarvas de *E. macha* (m= 0,82 y m= 0,69, respectivamente) y *H. solida* (m= 0,90 y m= 0,39, respectivamente) tienen crecimiento alométrico, en cambio, en larvas de *V. antiqua* y *M. edulis*, el crecimiento es casi isométrico (m= 0,99 y m= 0,90, respectivamente). Comparativamente, *E. macha* presentó la menor tasa de cambio de talla en estado larval.

Las postlarvas de *M. edulis*, *E. macha* y *H. solida*, en este estado, son significativamente diferentes en forma ($P < 0,05$; $F = 20,5$; $n = 151$) al comparar el incremento del alto de la concha para un mismo largo. Las 4 especies presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$; $F = 70,8$; $n = 151$) en las tasas de cambio de talla en altura con respecto del largo de la concha postlarval. Los valores de la pendiente (m) evidenciaron un crecimiento alométrico durante este estado. La mayor y menor tasa de crecimiento postlarval fue de 0,79 y 0,39, en *M. edulis* y *H. solida*, respectivamente.

Tabla 2. Relaciones lineales de larvas y postlarvas de *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* y *Hiatella solida* entre AT/LT y LHp/LHa / Larval and postlarval lineal regressions of *Venus antiqua*, *Mulinia edulis*, *Ensis macha* and *Hiatella solida* between AT/LT and LHp/LHa

Estado		AT / LT (r^2 ; n)	LHp / LHa (r^2 ; n)
<i>Venus antiqua</i>	L	AT= 0,99 LT-22,07 (0,88; 127)	LHp= 0,98 LHa-7,51 (0,90; 10)
	P	AT= 0,74 LT+55,11 (0,80; 9)	LHp= 0,83 LHa+9,20 (0,83; 9)
<i>Mulinia edulis</i>	L	AT= 0,90 LT-1,65 (0,99; 113)	LHp= 0,75 LHa+4,73 (0,84; 105)
	P	AT= 0,79 LT+24,35 (0,93; 41)	LHp= 0,65 LHa+34,90 (0,51; 35)
<i>Ensis macha</i>	L	AT= 0,82 LT-3,48 (0,94; 45)	LHp= 0,25 LHa+51,53 (0,11; 7)
	P	AT= 0,69 LT+36,58 (0,97; 62)	LHp= 0,75 LHa+6,44 (0,61; 51)
<i>Hiatella solida</i>	L	AT= 0,90 LT+6,18 (0,98; 144)	LHp= 0,91 LHa+1,38 (0,95; 115)
	P	AT= 0,39 LT-167,61 (0,88; 48)	LHp= 2,94 LHa-227,13 (0,73; 51)

L= larval; P= postlarval; AT= alto total; LT= largo total; LHp= largo hombro posterior; LHa= largo hombro anterior; r^2 = coeficiente de determinación; n= número de individuos medidos

DISCUSIÓN

Los caracteres morfológicos y morfométricos de la concha de los bivalvos permiten, en gran medida, caracterizar las especies y discriminar entre ellas, proporcionando además, de forma indirecta, información acerca del desarrollo, crecimiento, ecología y conducta de los organismos (Ockelmann 1965, Prezant 1990). Aunque estos caracteres han permitido la identificación de larvas y postlarvas en numerosas especies de bivalvos, hay consenso en la gran dificultad para discriminar entre ellas durante el estado de velígera temprana (larva D) ya que una larva de talla inferior a 150 μm , solo presenta prodisoconcha I, con una charnela recta casi sin desarrollo denticular (Zardus & Martel 2002). Esto se corrobora en este estudio ya que las conchas más pequeñas de *M. edulis*, *E. macha* y *H. solida* presentan charnelas sin dentición definida. Con el desarrollo del umbo, la charnela y la prodisoconcha II, en el estado de velígera umbonada ($>150 \mu\text{m}$), se ve facilitada la asignación de las larvas a distintos niveles taxonómicos. Rees (1950) señala que las larvas pueden ser asignadas a superfamilias por su charnela y a género y especie por la forma de la concha y su textura. En el caso de las especies estudiadas, se esperaría mayor dificultad para discriminar, solo por su forma general, las larvas de *V. antiqua* de las de *M. edulis* (Fig. 6); sin embargo, la diferencia en la longitud de la prodisoconcha I entre ambas especies y especialmente el aparato charnelar permitirían reconocerlas ya que cada una de estas especies exhibe las características provinculares propias de la familia a la que pertenece (Kasyanov *et al.* 1998).

VENUS ANTIQUA

El desarrollo de la concha larval de *V. antiqua* es similar al de otras especies de la familia Veneridae, estudiadas por Jorgensen (1946), Ansell (1962), LaBarbera & Chanley (1970), Le Pennec & Lucas (1970), Le Pennec (1978), Moueza *et al.* (1999, 2006), tanto en su forma general como en las características provinculares (Rees 1950). Sin embargo, se encontrarían diferencias en el desarrollo de la charnela en postlarvas ya que Le Pennec (1978) indica para otra especie de *Venus* que la dentición larval persistiría hasta los 500 μm LT, sin embargo, en *V. antiqua*, ya a los 300 μm LT, se observó el desarrollo de un diente central cubriendo los dientes de la charnela larval.

El largo promedio de la prodisoconcha I de *V. antiqua* (112 μm) es similar al registrado por Olavarría *et al.* (1996) (113,5 μm) en la misma especie, pero es levemente superior

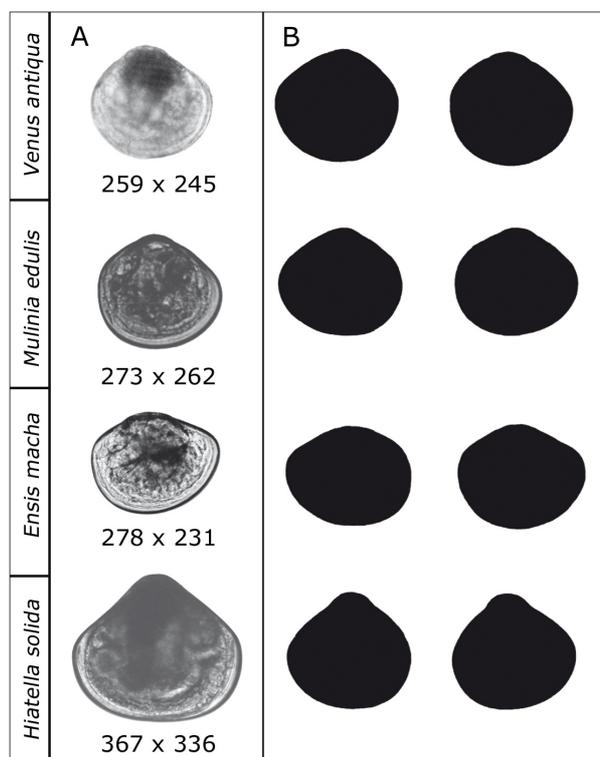


Figura 6. A. Larvas pediveligeras completas de *V. antiqua*, *M. edulis*, *E. macha* y *H. solida*. B. Comparación de la forma entre valvas izquierdas y derechas de larvas de aproximadamente 280 μm de largo, de cada especie. Dimensiones (LT x AT) en μm / A. Complete pediveliger larvae of *V. antiqua*, *M. edulis*, *E. macha* and *H. solida*. B. Comparison of shapes between left and right larval valves of approximately 280 μm in length of each species. Dimensions (LT x AT) in μm

al registrado en otros venéridos (90 a 108 μm) (Jorgensen 1946, Ansell 1962, Le Pennec 1978). Ockelmann (1965) propone que las especies con una talla de prodisoconcha I de 70 a 150 μm de largo y un diámetro del ovocito de 45 a 85 μm presentarían desarrollo planctotrófico. Según Padilla & Olivares (1986), el diámetro del ovocito en *V. antiqua* sería de 70 μm , por lo tanto, sería una especie con desarrollo larval planctotrófico, de duración entre 30 y 35 días (Olavarría 1996). La relación morfométrica lineal

entre el alto y el largo total de la concha larval de *V. antiqua* es similar a la obtenida por Le Pennec & Lucas (1970) para otras especies de Veneridae. La talla de asentamiento (largo de prodisoconcha II) de *V. antiqua* ha sido registrada tanto en ejemplares recolectados del medio (Stead 1992) como cultivados (Campos *et al.* 1993², Olavarría *et al.* 1996), con un rango de variación entre 200 y 309,8 μm LT, confirmando que esta dimensión es muy variable para ser utilizada como carácter discriminante pero sí permite establecer el rango de talla en el que puede ocurrir la metamorfosis.

MULINIA EDULIS

Las larvas de esta especie presentan en general las características señaladas para la familia Mactridae, en la cual el margen posterior de la concha se inclina y es casi perpendicular al margen ventral, con la zona de los hombros y el umbo algo triangular y con el hombro anterior más largo y agudo que el posterior (Jorgensen 1946, Sullivan 1948, Rees 1950, Chanley & Andrews 1971, Kasyanov *et al.* 1998).

El provínculo de *Mulinia edulis* es de tipo 'c', según la clasificación de Rees (1950), similar al de *Mactra corallina* pero diferente al de otros máctridos, que presentarían un provínculo tipo 'a' según este autor.

El rango de talla de la prodisoconcha I de *M. edulis* (80 a 95 μm) es similar al registrado por Fuentes (1988) y Farías (1997) y es superior al señalado para *M. lateralis* por Chanley & Andrews (1971). De acuerdo con la relación propuesta por Ockelmann (1965), *M. edulis* tendría un desarrollo larval planctotrófico, por la talla de su prodisoconcha I y porque el diámetro de los ovocitos variaría entre 50 y 59 μm (Fuentes 1988, Gutiérrez *et al.* 2001)³ y tendría una duración larval entre 14 y 17 días (Farías 1997, Oliva *et al.* 2013).

Mulinia edulis tiene una talla de metamorfosis en el rango reportado por Fuentes (1988) y Reimers (2003) para la misma especie, pero es mayor a la de *M. lateralis* (185-240 μm) (Chanley & Andrews 1971).

²Campos B, R Guerra & G Bellolio. 1993. Bases biotecnológicas para la obtención masiva de juveniles de almejas de importancia económica. Informe Técnico FONDECYT 91-502: 1-28.

³Gutiérrez R, A Célis & B Campos. 2001. Efectos del tamaño de ovocitos en la viabilidad de larvas de la almeja taquilla *Mulinia edulis*. XXI Congreso de Ciencias del Mar, Viña del Mar (resúmenes), p. 136.

ENSIS MACHA

Esta especie se asigna actualmente a la familia Pharidae (Da Costa *et al.* 2008, 2010); sin embargo, sus larvas y postlarvas han sido estudiadas como pertenecientes a la familia Solenidae (Lebour 1938, Jorgensen 1946, Sullivan 1948, Rees 1950 y Chanley & Andrews 1971) o Cultellidae (Kasyanov *et al.* 1998).

La morfología de la concha larval de *E. macha* es semejante a la de otras especies de *Ensis* (Da Costa *et al.* 2010), sin embargo difiere en las demarcaciones de la línea paleal y de la prodisoconcha II (Chanley & Andrews 1971). De acuerdo con Rees (1950), el umbo en esta familia se caracteriza por ser más alto en la valva derecha, lo que se corrobora en *E. macha* (Fig. 4). La charnela larval de *E. macha* es de tipo 'b' y 'd' de Rees (1950), en la valva derecha e izquierda, respectivamente y coincidiría con la de *E. directus* (Chanley & Andrews 1971). La charnela tipo 'b' se caracteriza por presentar un diente rectangular y la de tipo 'd' por presentar dientes tuberculares que encajan en hendiduras de la valva contraria. Las postlarvas de *E. macha* presentan una charnela similar a la de *E. directus* (Rees 1950, Sullivan 1948). Rees (1950) estableció que en el género *Ensis* el ligamento comenzaría a desarrollarse alrededor de los 280 μm LT. En *E. macha* los primeros vestigios de ligamento se observaron alrededor de los 335 μm LT, pero es probable que éste se desarrolle a un tamaño inferior y no se haya observado debido a su desintegración durante la limpieza de las valvas.

Rees (1950) no describe dientes laterales para la superfamilia Solenacea, sin embargo, en uno de sus esquemas de charnela se pueden observar 2 proyecciones laterales, una a cada lado de la valva izquierda en un ejemplar de 400 μm LT; en *E. macha*, el desarrollo de estas proyecciones es más tardío y comienza en la valva izquierda, alrededor de los 475 μm LT.

El rango de talla de metamorfosis de *E. macha* (250-335 μm) coincide con el señalado por L pez (2006) y se encuentra en el rango descrito para otras especies del g nero: 220 μm en *E. directus* (Chanley & Andrews 1971), 325 a 382 μm en *E. arcuatus* (Da Costa 2008) y 301-362 μm en *E. siliqua* (Da Costa *et al.* 2010).

Al relacionar la longitud de la prodisoconcha I (100-125 μm), con el di metro del ovocito, reportado por Avellanal *et al.* (2002) (50-51 μm), se puede concluir que *E. macha* presentaría desarrollo planctotr fico, con una

duraci n de su per odo larval entre 17 y 24 d as (Olave *et al.* 1999⁴, L pez 2006), similar a la de *E. arcuatus* (20 d as) (Da Costa *et al.* 2011) y algo superior a la de *E. siliqua* (14-15 d as) (Da Costa *et al.* 2010), sin considerar la temperatura a la que ocurren los respectivos desarrollos.

HIATELLA SOLIDA

Las larvas y postlarvas de la familia Hiattellidae, a la cual es actualmente asignada *Hiattella solida*, fueron anteriormente estudiadas como pertenecientes a la familia Saxicavidae (Lebour 1938, Jorgensen 1946, Sullivan 1948, Rees 1950).

La talla de aparici n del umbo en *H. solida* coincidir a con el rango del alto (130-210 μm) propuesto para *H. arctica* por Sullivan (1948). Seg n Savage & Goldberg (1976), en *Hiattella* sp., el umbo estar a presente ya en larvas de 115 μm LT, sin embargo este dato no se pudo comparar ya que en nuestro estudio no se cont  con ejemplares de ese tama o. El umbo de las postlarvas de *H. solida* solo tendr a semejanza con el de *H.* (= *Saxicava*) *arctica*, aunque en esta  ltima especie, el margen del umbo mantiene una l nea continua con el margen valvar, lo que no ocurre en *H. solida*, en la cual el umbo es claramente prominente. En las larvas de *H. solida*, los hombros se presentan rectos hasta los 200 μm LT, mientras que en *H. (Saxicava) rugosa*, el hombro posterior se observa m s redondeado que el anterior. Las  nicas especies que se asemejar an en forma de hombros larvales a *H. solida* ser an *H. arctica* y *Hiattella* sp., cuando presentan tallas entre 200 y 300 μm LT (Sullivan 1948, Savage & Goldberg 1976),

Las postlarvas del g nero *Hiattella* se caracterizan por un desproporcionado elongamiento del hombro posterior (Lebour 1938, Jorgensen 1946, Hayami & Kase 1993, Flyachinskaya & Lezin 2008, Schejter *et al.* 2010) lo que se confirma en *H. solida*. Sin embargo, se registraron grados de inclinaci n diferentes en los hombros entre *H. solida* de Putem n y *H. solida* de Valpara so. Estas diferencias morfol gicas son esperables en individuos de distintas localidades, debido a las condiciones ambientales imperantes (M rquez & Van der Molen 2011).

La charnela larval de los ejemplares de *Hiattella* estudiados aqu , coincide con el tipo 'b' de Rees (1950), con un diente rectangular anterior derecho y un diente rectangular central izquierdo. Este tipo de charnela estar a

⁴Olave S, P C rcamo, M D az & E Pacheco. 1999. Cultivo larvario y postlarvario del huepo (*Ensis macha*). XIX Congreso de Ciencias del Mar, Antofagasta, res menes, p. 155.

presente al menos desde los 165 μm de largo total, talla que no coincidiría con los 300 μm propuestos para *H. (Saxicava) rugosa* por Jorgensen (1946) como la talla de diferenciación del provínculo. El sistema lateral de charnela de *H. solida* es similar al descrito para otras especies del género (Rees 1950, Flyachinskaya & Lezin 2008, Schejter *et al.* 2010). El característico color amarillento alrededor del borde de la concha larval en esta especie es similar a lo descrito para *H. arctica* (Rees 1950), sin embargo, la prodisoconcha de una misma especie puede presentar distintas coloraciones lo que indica que esta característica no es decisiva al momento de clasificar taxonómicamente a los ejemplares de este género.

La disoconcha de *H. solida* se asemeja a la de *H. arctica*, *H. orientalis* y *H. meridionalis*, al presentar todas ellas un desarrollo de espinas posteriores (Hayami & Kase 1993, Flyachinskaya & Lezin 2008), lo que permite una fácil discriminación con otras postlarvas de bivalvos presentes en muestras bentónicas.

Savage & Goldberg (1976) son los únicos investigadores que han estudiado la relación entre largo y alto en *Hiatella* sp., sin embargo sus resultados no se pueden comparar con los nuestros, pues los rangos de talla analizados (86-96 mm LT) fueron diferentes al de este trabajo (145-370 mm LT).

La talla de la prodisoconcha I y la talla de metamorfosis (prodisoconcha II) de *H. solida* son similares a las de otras especies del género (Jorgensen 1946, Rees 1950, Hayami & Kase 1993, Flyachinskaya & Lezin 2008) pero es inferior a la de *H. meridionalis* (391,7-486,8 μm LT) (Schejter *et al.* 2010). Al considerar la relación entre el diámetro del ovocito en el género *Hiatella* (50 μm) (Lebour 1938, Jorgensen 1946, Le Pennec 1978) con la talla de prodisoconcha I de *H. solida* se puede concluir que *H. solida* presenta desarrollo planctotrófico, al igual que *H. meridionalis* (Schejter *et al.* 2010).

Si bien para Chile continental se han descrito 2 especies de *Hiatella* (*H. solida* y *H. antarctica*) (Valdovinos 1999), se decidió aunar ambos grupos estudiados bajo el nombre de *H. solida* ya que Dell (1964) propone a *H. antarctica* como sinónimo de *H. solida* y establece que si se encontraran diferencias en la estructura provincial de ejemplares postlarvales, se podrían clasificar como especies distintas, sin embargo en el presente estudio, no se encontraron diferencias en la estructura provincial en los ejemplares examinados. Las nuevas técnicas moleculares de identificación podrían dilucidar si se trata de una o dos especies.

Es probable que al menos las larvas de *V. antiqua*, *M. edulis* y *E. macha* se encuentren al mismo tiempo en el plancton debido a que sus épocas reproductivas son similares (Lozada & Bustos 1984, Avellanal *et al.* 2002). De *H. solida* no hay información publicada acerca de la presencia de larvas en el plancton ni de su época reproductiva; sin embargo, Campos (datos no publicados) ha recolectado larvas en la costa de Chile central, durante la mayor parte del año. En caso de existir coincidencia de todas estas especies en muestras planctónicas, se esperaría un mayor grado de dificultad en diferenciar las larvas de *V. antiqua* con las de *M. edulis*; para discriminar entre ellas es necesario analizar los hombros y especialmente, el aparato charnelar ya que cada una de las especies estudiadas presenta las características charnelares de la familia a la que pertenece. Otra dificultad en el reconocimiento de las larvas se presenta al coincidir en las muestras de plancton, larvas de géneros y especies diferentes pertenecientes a la misma familia, como puede suceder con la familia Veneridae, la cual tiene varios representantes en aguas de la costa chilena (Valdovinos 1999), todos ellos con estados del desarrollo que no han sido suficientemente descritos con fines de identificación. Según Shanks (2001), una de las mayores limitaciones para lograr la identificación de los estados larvales y postlarvales de bivalvos es la falta de análisis del aparato charnelar de los ejemplares, probablemente porque requiere entrenamiento técnico y largo tiempo de análisis, con el consecuente costo involucrado. Actualmente y de manera complementaria a la identificación morfológica, se están desarrollando y utilizando técnicas moleculares para la identificación (*e.g.*, Martel *et al.* 2000), sin embargo, dichas técnicas aún requieren su estandarización para que puedan ser aplicadas de manera sistemática en ejemplares capturados del medio. Por lo tanto, seguir avanzando en el conocimiento morfológico de los primeros estadios del desarrollo, tanto planctónicos como bentónicos de moluscos, sigue siendo un desafío para los estudios ecológicos y de biodiversidad que involucren estos estadios.

Todas las especies analizadas son significativamente diferentes en su morfometría y tasa de cambio de talla. Larvas y postlarvas presentaron un crecimiento alométrico, sin embargo, se observaron mayores pendientes en larvas que en postlarvas, indicando un crecimiento más rápido durante el estado larval. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Gribben & Hay (2003), en *Panopea zelandica* (Hiatellidae), quienes encontraron una relación lineal entre el largo y el alto de

la concha durante el desarrollo temprano de la especie; por su parte, Hendriks *et al.* (2005) compararon las pendientes entre el largo y el alto de la concha larval en 9 especies de bivalvos, encontrando también diferencias entre ellas pero con superposición de las líneas de regresión en las especies analizadas, motivo por el cual estos autores señalan que la comparación de las pendientes entre el largo y el alto de la concha no constituiría una técnica adecuada para una concluyente identificación específica. Es posible que los diagramas tridimensionales de la relación largo-ancho-alto de la concha, propuestos por De Schweinitz & Lutz (1976) entreguen información morfométrica más adecuada para caracterizar las larvas y postlarvas de bivalvos, a nivel específico así como también podrían aportar las técnicas de morfometría geométrica (Ponton *et al.* 2013).

AGRADECIMIENTOS

A Irene L pez, Ernesto Olavarr a y Carolina Jim nez, por la donaci n de larvas y postlarvas cultivadas; a Leoncio Gonz lez, por la separaci n de ejemplares desde muestras de plancton y bentos; a Mauricio Landaeta, por su ayuda con los an lisis estad sticos y a tres evaluadores an nimos cuyos valiosos comentarios permitieron mejorar este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Ansell D. 1962.** The functional morphology of the larval, and the post-larval development of *Venus striatula* (Da Costa). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 42: 419-443.
- Avellanal M, E Jaramillo, E Clasing, P Quij n & H Contreras. 2002.** Reproductive cycle of the bivalves *Ensis macha* (Molina, 1782) (Solenidae), *Tagelus dombeii* (Lamarck, 1818) (Solecurtidae), and *Mulinia edulis* (King, 1831) (Mactridae) in Southern Chile. The Veliger 45(1): 33-44.
- Bellolio G, K Lohrmann & E Dupr . 1993.** Larval morphology of the scallop *Argopecten purpuratus* as revealed by scanning electron microscopy. The Veliger 36(4): 332-342.
- Bellolio G, P Toledo & B Campos. 1994.** Morfolog a de la concha larval y postlarval del osti n *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) (Bivalvia, Pectinidae) en Chile. Revista Chilena de Historia Natural 67(2): 229-237.
- Bowens S, NP Barker & CD McQuaid. 2008.** Morphological identification of primary settlers and post-larvae of three mussel species from the coast of South Africa. African Journal of Marine Science 30(2): 233-240.
- Brink L. 2001.** Mollusca: Bivalvia. In: Shanks A (ed). An identification guide to the larval marine invertebrates of the Pacific Northwest, pp. 131-149. Oregon State University Press, Corvallis.
- Campos B & L Ramorino. 1981.** Huevo, larvas y postlarva de *Entodesma cuneata* (Gray. 1828) (Bivalvia: Pandoracea: Lyonsiidae). Revista de Biolog a Marina 17(2): 229-251.
- Campos B & L Ramorino. 1990.** Larvas y postlarvas de Pholadacea de Chile (Mollusca: Bivalvia). Revista de Biolog a Marina 25(1): 15-63.
- Chanley P & D Andrews. 1971.** Aids for identification of bivalve larvae of Virginia. Malacologia 11(1): 45-119.
- Chanley P & P Dinamani. 1980.** Comparative descriptions of some oyster larvae from New Zealand and Chile, and a description of a new genus of oyster, *Tiostrea*. New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research 14(2): 103-120.
- Da Costa F, S Darriba & D Mart nez-Pati o. 2008.** Embryonic and larval development of *Ensis arcuatus* (Jeffreys, 1865) (Bivalvia: Pharidae). Journal of Molluscan Studies 74: 103-109.
- Da Costa F, D Mart nez-Pati o, J Ojea & S N voa. 2010.** Larval rearing and spat production of the razor clam *Ensis siliqua* (Bivalvia: Pharidae). Journal of Shellfish Research 29: 347-351.
- Da Costa F, S Darriba & D Mart nez-Pati o & A Guerra. 2011.** Culture possibilities of the razor clam *Ensis arcuatus* (Pharidae: Bivalvia). Aquaculture Research 42: 1549-1557.
- Dell RK. 1964.** Antarctic and sub-Antarctic Mollusca: Amphineura, Scaphopoda and Bivalvia. Discovery Reports 23: 93-250.
- De Schweinitz EH & RA 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. The Biological Bulletin 150: 348-360.
- Fari s C. 1997.** Efecto de la temperatura y concentraci n de alimento sobre el crecimiento larval de *Mulinia edulis* (Bivalvia: Mactridae). Tesis de Biolog a Marina, Instituto de Oceanolog a, Universidad de Valpara so, Valpara so, 88 pp.
- Flyachinskaya LP & PA Lezin. 2008.** Larval and juvenile shell development in the White Sea bivalve *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767). Invertebrate Zoology 5(1): 39-46. [In Russian, abstract in English].
- Fuentes I. 1988.** Desarrollo y morfolog a externa comparada de larvas y postlarvas de *Mesodesma donacium* y *Mulinia* sp. (Bivalvia: Mactracea) cultivadas en laboratorio. Tesis de Licenciatura en Ciencias del Mar, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Cat lica del Norte, Coquimbo, 43 pp.
- Goffredi SK, WJ Jones, CA Scholin, R Marin & RC Vrijenhoek. 2006.** Molecular detection of marine invertebrate larvae. Marine Biotechnology 8: 149-160.
- Goodsell JG, SC Fuller, AG Eversole, M Castagna & RA Lutz. 1992.** Larval and early postlarval shell morphology of several venerid clams. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 72(1): 231-255.

- Gribben PE & BE Hay. 2003.** Larval development of the New Zealand geoduck *Panopea zelandica* (Bivalvia: Hiattellidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 37(2): 231-239.
- Hammer Ø, DAT Harper & PD Ryan. 2001.** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1), 9 pp. <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>
- Hayami I & T Kase 1993.** Submarine cave Bivalvia from the Ryukyu Islands: systematics and evolutionary significance. *The University of Tokyo Bulletin* 35: 1-133.
- Hendriks IE, LA van Duren & PMJ Herman. 2005.** Image analysis techniques: a tool for the identification of bivalve larvae? *Journal of Sea Research* 54: 151-162.
- Jablonski D & R Lutz. 1980.** Molluscan larval shell morphology. Ecological and paleontological applications. In: Rhoads D & R Lutz (eds). *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change*, pp. 323-377. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Jorgensen CB. 1946.** Lamellibranchia. In: Thorson G (ed). *Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund)*. Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser, Copenhagen, Serie Plankton 4(1): 277-311.
- Kasyanov VL, GA Kryuchkova, VA Kulikova & LA Medvedeva. 1998.** Larvae of marine bivalves and echinoderms, 288 pp. Oxonian Press, New Delhi.
- LaBarbera M & P Chanley. 1970.** Larval development of *Chione cancellata* Linne (Veneridae, Bivalvia). *Chesapeake Science* 11(1): 42-49.
- Lebour MV. 1938.** Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 23: 119-144.
- Lépez I. 2006.** El cultivo de la navaja chilena *Ensis macha*. VIII Foro Recursos Mariños e da Acuicultura das Rias Galegas, Illa de A Toxa (O Grove), 6-7 outubro 2005, pp. 347-349. <http://www.fundacionoesa.es/images/stories/publicaciones/libros/viii_foro_recursos_marinos.pdf>
- Le Pennec M. 1978.** Génèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers bivalves marins. These d'Etat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 229 pp.
- Le Pennec M. 1980.** The larval and post-larval hinge of some families of bivalve molluscs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 60: 601-617.
- Le Pennec M & A Lucas. 1970.** Comparative growth and morphology of some venerid larvae (Bivalvia, Veneridae). *Malacological Review* 3: 175-183.
- Lozada E & H Bustos. 1984.** Madurez sexual y fecundidad de *Venus antiqua* King & Broderip 1835 en la Bahía de Ancud Mollusca: Bivalvia: Veneridae). *Revista de Biología Marina* 20(2): 91-112.
- Lutz R, J Goodsell, M Castagna, S Chapman, C Newell, H Hidu, R Mann, D Jablonski, V Kennedy, S Siddall, R Goldberg, H Beattie, C Falmagne & A Chestnut. 1982.** Preliminary observations on the usefulness of hinge structures for identification of bivalve larvae. *Journal of Shellfish Research* 2(1): 65-70.
- Lutz RA. 1985.** Identification of larvae and postlarvae: a review of recent advances. *American Malacological Bulletin*, Special Edition 1: 59-78.
- Lutz RA & D Jablonski. 1978.** Classification of bivalve larvae and early post-larvae using scanning electron microscopy. *American Zoologist* 18: 647.
- Márquez F & S Van der Molen. 2011.** Intraspecific shell-shape variation in the razor clam *Ensis macha* along the Patagonian coast. *Journal of Molluscan Studies* 77(2): 123-128.
- Martel AL, LM Auffrey, CD Robles & BM Honda. 2000.** Identification of settling and early postlarval stages of mussels (*Mytilus* spp.) from the Pacific coast of North America, using prodissoconch morphology and genomic DNA. *Marine Biology* 137: 811-818.
- McManus GB & LA Katz. 2009.** Molecular and morphological methods for identifying plankton: what makes a successful marriage? *Journal of Plankton Research* 31: 1119-1129.
- Moueza M, O Gros & L Frenkiel. 1999.** Embryonic, larval and postlarval development of the tropical clam, *Anomalocardia brasiliiana* (Bivalvia, Veneridae). *Journal of Molluscan Studies* 65: 73-88.
- Moueza M, O Gros & L Frenkiel. 2006.** Embryonic development and shell differentiation in *Chione cancellata* (Bivalvia, Veneridae): an ultrastructural analysis. *Invertebrate Biology* 125: 21-33.
- Ockelmann K. 1965.** Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. In: Cox LR & JF Peake (eds). *Proceedings of the First European Malacological Congress (1962)*. Conchological Society of Great Britain and Ireland and the Malacological Society of London. London, pp. 25-35.
- Olavarría E, A Farías & I Uriarte. 1996.** Morfometría y tasas de crecimiento larvario y postlarvario de los bivalvos *Venus antiqua* (King & Broderip, 1835) y *Gari solida* (Gray, 1828) cultivados en laboratorio. *Revista de Biología Marina* 31(2): 107-116.
- Oliva D, A Abarca, R Gutiérrez, Á Celis, L Herrera & V Pizarro. 2013.** Effect of stocking density and diet on growth and survival of post-larvae of the taquilla clam *Mulinia edulis* cultivated in sand in a hatchery. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48(1): 37-44.
- Padilla M & G Olivares. 1986.** Evaluación de la madurez vitelogénica en oocitos extirpados de la almeja *Venus antiqua antiqua*. *Revista de Biología Marina* 22(1): 61-74.
- Pardo LM, D Ampuero & D Véliz. 2009.** Using morphological and molecular tools to identify megalopae larvae collected in the field: the case of sympatric *Cancer* crabs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89(3): 481-490.

- Paugam A, C D'Ollone, J C Cochard, P Garen & M Le Penec. 2006.** The limits of morphometric features for the identification of black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) larvae. *Journal of Shellfish Research* 25: 959-967.
- Ponton D, L Carassou, S Raillard & P Borsa. 2013.** Geometric morphometrics as a tool for identifying emperor fish (Lethrinidae) larvae and juveniles. *Journal of Fish Biology* 83: 14-27.
- Prezant RS. 1990.** Shell and hinge ontogeny of the Antarctic bivalve *Lissarca notocardensis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 841-855.
- Ramorino L & B Campos. 1983.** Larvas y postlarvas de Mytilidae de Chile (Mollusca: Bivalvia). *Revista de Biología Marina* 19(2): 143-192.
- Rees CB. 1950.** The identification and classification of lamellibranch larvae. *Hull Bulletins of Marine Ecology* 3(19): 73-104.
- Reimers C. 2003.** Reclutamiento de *Mulinia edulis* (King & Boderip 1832) (Bivalvia: Mactridae) en el intermareal de Bahía Yaldad, Quellón, Chiloé. Tesis de Licenciatura en Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 51 pp.
- Savage N & R Goldberg. 1976.** Investigation of practical means of distinguishing *Mya arenaria* and *Hiattella* sp. larvae in plankton samples. *Proceedings of the National Shellfisheries Association* 66: 42-53.
- Schejter L, C Bremec, D Waloszek & M Escolar. 2010.** Recently settled stages and larval developmental mode of the bivalves *Zygochlamys patagonica* and *Hiattella meridionalis* in the Argentine sea. *Journal of Shellfish Research* 29: 63-67.
- Shanks AL. 2001.** An identification guide to the larval marine invertebrates of the Pacific Northwest, 3147 pp. Oregon State University Press, Corvallis.
- Slater J. 2005.** Morphological identification of larval king scallops, *Pecten maximus* (L.) from natural plankton samples. *Journal of Shellfish Research* 24: 937-949.
- Stead R. 1992.** Asentamiento de *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneridae) en el intermareal arenoso de Bahía Yaldad, Chiloé. Tesis de Grado de Licenciatura en Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 48 pp.
- Sullivan C. 1948.** Bivalve larvae of Malpeque Bay, P.E.I. *Bulletin, Fisheries Research Board of Canada* 77: 1-36.
- Tremblay MJ, LD Meade & GV Hurley. 1987.** Identification of planktonic sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) (Gmelin). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 44: 1361-1366.
- Turner RD. 1976.** Fixation and preservation of molluscan zooplankton. In: Stedman HF (ed). *Zooplankton fixation and preservation. Monographs on Oceanographic Methodology* 4: 290-294. The UNESCO Press, Paris.
- Valdovinos C. 1999.** Biodiversidad de moluscos chilenos. *Gayana* 63(2): 111-164.
- Zar J. 1984.** *Biostatistical analysis*, 718 pp. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Zardus JD & AL Martel. 2002.** Phylum Mollusca: Bivalvia. In: Young C, M Sewell & M Rice (eds). *Atlas of marine invertebrate larvae*, pp. 289-325. Academic Press, New York.

Recibido el 11 de julio de 2013 y aceptado el 29 de enero de 2014

Editor: Claudia Bustos D.