

Desarrollo intracapsular de *Crepidula marginalis* (Gastropoda: Calyptraeidae)

Rafael A. Cruz y Ana Victoria Giusti

Laboratorio de Manglares y Ecología Estuarina, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

(Rec. 7-II-1989. Acep. 16-III-1990)

Abstract: The embryonic development and morphology of the larval stages of *Crepidula marginalis* are illustrated. All eggs develop and hatch as free veliger larvae. The length of the egg capsules was 1.7 mm, egg diameter was 0.155 ± 0.01 mm. The veliger stage is reached after 9 ± 1 days at $25-28^{\circ}\text{C}$.

Key words: Molluscan embryology, egg capsule, veliger.

Las especies del género *Crepidula* han tenido una radiación adaptativa tal que ha llegado a competir con la de los bivalvos (Hoagland 1977b). Su distribución en la zona intermareal es amplia sobre sustratos como piedras y conchas, y sobre organismos vivos como moluscos (Bivalvia) y cirripedios (Crustacea) (Hoagland 1977a, Karlson 1982).

De acuerdo con Gallardo (1977), en la distinción de especies conviene usar no sólo la diferenciación morfológica de los adultos, sino también caracteres relativos a la reproducción, fisiología y comportamiento. El estudio del desarrollo intracapsular en *Crepidula* spp. ha permitido en los últimos años establecer nuevos criterios taxonómicos para especies de morfología muy cercana (Gallardo 1979).

Gallardo (1977) en un estudio realizado en la costa sur de Chile, encontró en *C. philippiana* un desarrollo intracapsular de tipo directo, con muchos huevos nutricios y eclosionando sólo un juvenil por cápsula, mientras que en *C. fecunda* (Gallardo 1979) hay ovicápsulas que eclosionan larvas veliger. Además en un estudio realizado en áreas simpátricas, encontró en dos especies de este género hembras de tamaño significativamente menor con desarrollo

de tipo directo, mientras la otra especie, con hembras de mayor tamaño, tiene un desarrollo indirecto.

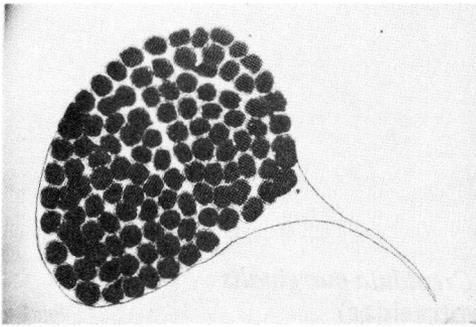
Muchos estudios describen la biología de otras especies del género *Crepidula*. Sin embargo no existen sobre *Crepidula marginalis* (Broderip, 1834) (Ver Hoagland 1977b). El objetivo de este estudio fue obtener información sobre el desarrollo intracapsular de *C. marginalis*.

MATERIAL Y METODOS

Se hicieron tres colectas de *Mytella guyanensis* (principal sustrato del gastrópodo) en un área del manglar de Colorado de Abangares, Guanacaste, Costa Rica ($85^{\circ}5'N$ y $10^{\circ}11'W$) durante mayo, junio y julio de 1987. Se colocaron en un acuario con agua de mar a una salinidad de 27‰ con aereación y una temperatura de $25-28^{\circ}\text{C}$, por un período aproximado de ocho días para aclimatación.

Las posturas se colocaron en beakers numerados de 125 ml en condiciones similares a la anterior y realizando un cambio de agua diario.

Para el estudio del desarrollo intracapsular se observaron y midieron el número y tamaño

Figura 1. Ovicápsula de *C. marginalis*.

CUADRO 1

Número y tamaño de cápsula ovígeras por postura en *Crepidula marginalis*

| Número de ovipostura | Número de cápsulas | Longitud (mm) | | Diámetro (mm) | |
|----------------------|--------------------|---------------|------|---------------|------|
| | | X | D.E. | X | D.E. |
| 1 | 32 | 1.98 | 0.09 | 1.84 | 0.13 |
| 2 | 16 | 1.70 | 0.55 | 1.82 | 0.08 |
| 3 | 25 | 1.72 | 0.19 | 1.77 | 0.15 |
| 4 | 29 | 1.73 | 0.05 | 1.70 | 0.14 |
| 5 | 22 | 1.62 | 0.07 | 1.62 | 0.12 |
| 6 | 21 | 1.65 | 0.08 | 1.65 | 0.19 |
| 7 | 49 | 1.60 | 0.11 | 1.59 | 0.20 |
| 8 | 49 | 1.59 | 0.12 | 1.58 | 0.10 |
| 9 | 46 | 1.61 | 0.08 | 1.59 | 0.11 |
| 10 | 36 | 1.70 | 0.12 | 1.65 | 0.15 |
| 11 | 19 | 1.61 | 0.08 | 1.61 | 0.15 |

de cápsulas por postura y el número y tamaño de huevos y larvas por cápsula cada 24 horas. Se realizaron diagramas del desarrollo con una *camara lucida*.

RESULTADOS

Posturas y cápsulas ovígeras: las oviposturas de *C. marginalis* están constituidas por cápsulas ovaladas, presentando en su parte media o distal un péndulo que es un filamento de aproximadamente 0.85 mm de longitud. Este las fija sobre una secreción que sirve de base común de adherencia a las cápsulas reunidas en un mismo grupo. *C. marginalis* deposita un número variable de ovicápsulas, con un mínimo de 16 y un máximo de 49, para un promedio (media aritmética) de 37.27 cápsulas por postura.

Las cápsulas recién puestas (Fig. 1) son de paredes blandas color blancuzco semitransparente y gradualmente adquieren una coloración

CUADRO 2

Número de huevos en cápsulas ovígeras de *Crepidula marginalis*

| Longitud cápsulas (mm) | No. de huevos | Diámetro de huevos | | No. de larvas (um) | Longitud de larvas (um) | |
|------------------------|---------------|--------------------|------|--------------------|-------------------------|------|
| | | X | D.E. | | X | D.E. |
| 1.42 | 47 | 148.36 | 5.15 | -- | -- | -- |
| 1.68 | 95 | 168.40 | 10.0 | -- | -- | -- |
| 1.84 | 76 | 159.98 | 5.48 | -- | -- | -- |
| 1.89 | 90 | 143.33 | 5.03 | -- | -- | -- |
| 1.47 | -- | -- | -- | 64 | 229.45 | 18.1 |
| 1.58 | -- | -- | -- | 79 | 223.13 | 15.3 |
| 1.63 | -- | -- | -- | 104 | 214.71 | 19.1 |
| 1.84 | -- | -- | -- | 103 | 204.18 | 14.3 |

café-anaranjado. El interior de las cápsulas contiene un fluido albuminoso incoloro en que flotan los huevos y larvas. La longitud de las ovicápsulas fluctúa entre 1.59 mm y 1.98 mm con un promedio de 1.70 mm: el diámetro promedio es de 1.67 mm (Cuadro 1).

Huevos y larvas: durante este estudio la mayoría de las muestras de *C. marginales* presentaron cápsulas que contenían únicamente huevos o larvas. Sin embargo en aproximadamente un 6% se encontraron huevos y larvas en la misma cápsula. La cantidad mínima de huevos y larvas por ovicápsula fue 47 y el máximo 104, con longitudes capsulares de 1.42 mm y 1.63 mm respectivamente (Cuadro 2).

Los huevos de *C. marginalis* presentan un color cremoso a mostaza y son de forma esférica, mientras que las larvas presentan un color anaranjado claro a naranja oscuro y su forma varía conforme transcurre el desarrollo dentro de las cápsulas. En el cuadro 2 se presenta el tamaño y número de huevos y larvas de diferentes cápsulas. El diámetro promedio mínimo y máximo de huevos fue de 143.33 y 168.40 respectivamente, mientras que la longitud promedio de las larvas osciló de 204.18 a 229.45.

Desarrollo embrionario y larval: el patrón de desarrollo intracapsular en *C. marginalis* es de tipo indirecto, eclosionando larvas en estado veliger, donde el número de huevos puestos y el número de larvas recién eclosionadas es similar. El período de desarrollo intracapsular tardó entre 8 y 10 días.

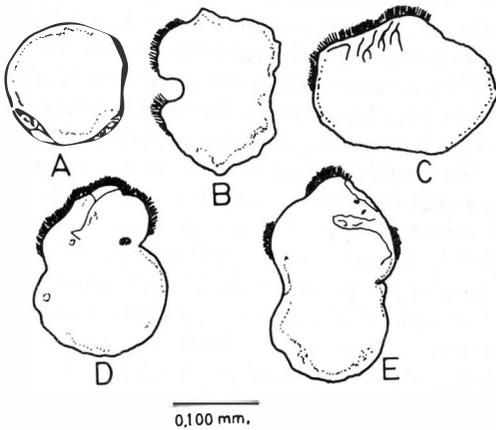


Fig. 2. Algunas fases del desarrollo embrionario de *C. marginalis*. (A) Huevos de contorno irregular. (B y C) Estado de pretrocófora, (D y E) Estado de trocófora.

El huevo presenta una alta proporción de vitelo y sufre una rápida segmentación pasando luego a una etapa de huevo blastomerizado con un diámetro polar de $154.4 \mu\text{m}$. En la etapa de gástrula, los micrómeros se han multiplicado y se ha formado una delgada capa superficial. Cuatro días después se observa un alargamiento de los huevos gastrulados, que alcanzan una longitud de $189.36 \mu\text{m}$, y adquieren contorno irregular (Fig. 2A). Hace aparición la actividad ciliar en el extremo apical y lateral, observándose movimientos leves (Fig. 2B y C). Luego (6-7 días) aparece un estadio de trocófora, iniciándose la formación de dos lóbulos diferenciados en el extremo apical, dando una mayor movilidad más o menos constante en el interior de la cápsula y además un mayor crecimiento de la larva, alcanzando un tamaño de $231.44 \mu\text{m}$ (Fig. 2E, F). Estas larvas se transforman en larvas preveliger, alcanzando un diámetro antero-posterior entre 240.25 y $245.25 \mu\text{m}$ y un diámetro ventrodorsal de $131.50 \mu\text{m}$. En el extremo posterior de la pared dorsal de la larva, hacia el lado derecho, aparece una protuberancia cónica (granulada), que constituye la protoconcha. Sobre la cara anterior aparecen los ojos y los estatocistos. Luego le sigue un mayor desarrollo lobular y crecimiento de la zona ciliada que le permite a la larva más movilidad. A ambos lados de este embrión se hacen visibles los riñones larvales, como dos pequeñas protuberancias semiesféricas, pero que en estadios más avan-

zados desaparecen en la mayoría de los casos (Gallardo 1976).

Al finalizar el desarrollo intracapsular se presentan las larvas veliger tardías, caracterizadas por un considerable desarrollo de la concha; que es transparente y blanda, midiendo aproximadamente $120.50 \mu\text{m}$ de largo. Poco tiempo antes de la eclosión, las larvas presentan una veliger en estado avanzado; hay crecimiento mayor de la concha, alcanzándose los $150 \mu\text{m}$ en promedio. Las larvas tienen ahora un diámetro antero-posterior de 526.25 a $568.35 \mu\text{m}$ (Fig. 3). La organización interna de la larva está mucho más desarrollada, en la porción mesentérica se ha formado bien el estómago larval.

DISCUSION

Son muchos los caracteres que pueden ser utilizados en la diferenciación de especies (morfológicos, fisiológicos, o ecológicos) en lo que respecta principalmente el estado adulto. Sin embargo, en *Crepidula* sp. estos criterios han sido poco útiles, debido a las grandes similitudes interespecíficas, estableciéndose en algunos casos especies gemelas; tal es el caso de *C. dilatata* y *C. fecunda* (Gallardo 1979). De manera similar *C. marginalis* muchas veces ha sido confundida con *C. onyx*, ya que ambas presentan conchas parecidas (Parodiz 1939), desarrollo de tipo indirecto y presencia de larvas planctónicas, aunque difieren en el diámetro de los huevos (son mayores los de *C. marginalis*).

De manera similar a *C. marginalis*, en *C. fecunda*, Gallardo (1979) encontró ovicápsulas que eclosionan larvas veliger para pasar por una fase pelágica de vida libre. De igual manera se comportan *C. walshi* (Ishiki 1939) y *C. dorsata* (Coe 1949).

Otras especies de crepidulas presentan un patrón de desarrollo intracápsular de tipo directo con dos modalidades, una en la que hay eclosión de varios individuos bentónicos, como es el caso de *C. dilata* (Gallardo 1976) y de *C. maculosa* (Hoagland y Coe 1982) y la otra en la que solo eclosiona un individuo, como en el caso de *C. monoxyla* (Pilkington 1974) y *C. philippiana* (Gallardo 1979).

En algunas especies cercanas al género *Crepidula* también se han informado

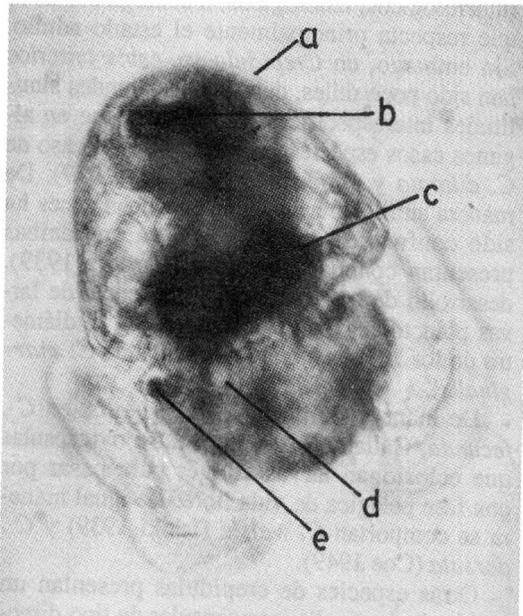
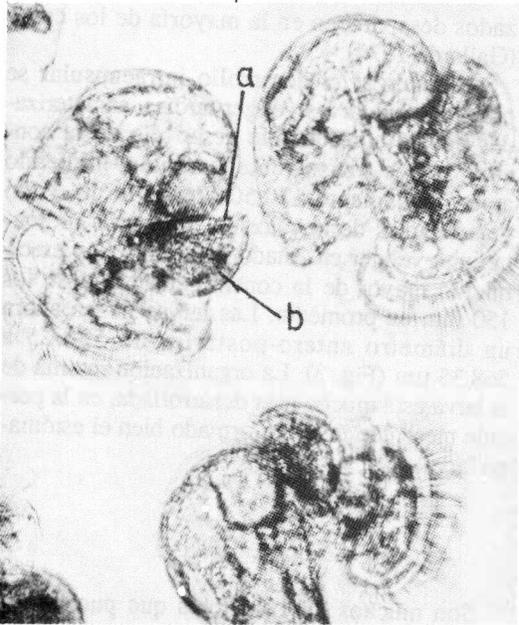


Fig. 3. Larvas veliger de *C. marginalis*, recién eclosionadas. (A) 52X; a) operculo; b) pie. (B) 80X; a) concha larval; b) estómago; x) riñón; d) ojo; e) estatocisto.

desarrollos de tipo indirecto, como en *Crucibulum auricula* (Bandel 1975).

En forma general se ha determinado para las especies de *Crepidula* el siguiente patrón de desarrollo: especies que producen menos de $(10^{-1}$ -

10^2) huevos grandes, reteniéndolos hasta un estado post larval o juvenil o sea un desarrollo directo y otras especies que producen más de 10^3 - 10^4) huevos pequeños con menos cantidad de vitelo, para luego liberar larvas planctotróficas, o sea un desarrollo de tipo indirecto.

En crepidulas en general se ha informado de una gran variación en cuanto a número, tamaño y forma de cápsulas por postura; Gallardo (1977) informó para *C. philippiana* de 15 a 74 cápsulas por postura y de 22 a 29 cápsulas en *C. dilatata* (Gallardo 1979), no encontrando en ambos casos ninguna relación con la longitud de la concha. Hoagland y Coe (1982), informaron para *C. maculosa* y *C. fornicata* ámbitos de 10-12 y 40-70 cápsulas por postura respectivamente. Gallardo (1977) informó cápsulas en *C. philippiana* semejantes en la forma a las de *C. marginalis*, pero con una longitud promedio de 4 mm. De igual manera Hoagland y Coe (1982), informaron tanto para *C. maculosa* y *C. fornicata*, cápsulas ovaladas pero con diámetros mucho menores que *C. marginalis*, de 0.44 y 0.17 mm respectivamente; *C. dilata* y *C. fecunda* exhiben cápsulas en forma de saco triangular aplanado y ambas con una longitud promedio de 4 mm (Gallardo 1979).

El número y tamaño de huevos y larvas varía con la especie (tamaño y tipo de desarrollo embrionario), sin embargo se dan semejanzas entre algunas especies del mismo género. Gallardo (1977) informó que *C. philippiana* pone cápsulas con huevos de color variable y de diámetro semejante al de esta especie, entre 140 a 160 μm . En *C. dilata*, Gallardo (1979) informó sobre cápsulas que contenían de 308 a 1.016 huevos, lo cual difiere notablemente con *C. marginalis*. En algunas especies del mismo género se han citado varias especies con diámetros de huevos similares a los de *C. marginalis*, como es el caso de *C. dorstata* (150 μm) (Coe 1949) y *C. fornicata* (Hoagland 1977b). Los huevos más grandes han sido informados por Coe (1949) en *C. adunca* (410 μm) y *C. norrisiarum* y *C. perforans* (500 μm).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Escuela de Ciencias Biológicas (UNA) por el apoyo económico, a Jorge Jiménez Ramón por la revisión del manuscrito y a E. Lizano por su cooperación.

RESUMEN

Se ilustra el desarrollo embrionario de *C. marginalis*. Esta especie no posee huevos nutricios ya que el número de huevos por cápsula correspondió al número de larvas veliger eclosionadas; la longitud media de las cápsulas fue de 16 mm y el diámetro de los huevos de 0.147 mm. El desarrollo embrionario tardó 9 ± 1 día a una temperatura de 25°C-28°C.

REFERENCIAS

- Coe, W. 1949. Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. *J. Morph.* 84:383-400.
- Gallardo, C. 1976. Historia natural y reproducción de *Crepidula dilatata*, Lamarck en una población de Bahía Mehuín (Provincia Valdivia, Chile). *Medio ambiente* 2: 44-50.
- Gallardo, C. 1977. *Crepidula philippiana* n.sp., nuevo gastropodo Calyptraeidae de Chile, con especial referencia al patrón de desarrollo. *Stud. Neotrop. Fauna environ.* 12: 117-185.
- Gallardo, C. 1979. Especies gemelas del género *Crepidula* (Gastropoda Calyptraeidae) en la costa sur de Chile; una redescrición de *C. dilatata* y descripción de *C. fe-cunda* n.sp. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 14:215-226.
- Hoagland, K. 1977a. A gastropod color polymorphism and adaptative strategy of phenotypic variation. *Biol. Bull.* 152(3):360-372.
- Hoagland, K. 1977b. Systematic review of fossil and recent *Crepidula* and discussion of evolution of the calyptraidae. *Malacologia* 16:353-400.
- Hoagland, K. & W. Coe. 1982 Larval development in *Crepidula maculosa* (Prosobranchia: Crepidulaceae) from Florida. *Nautilus* 96:122.
- Ishiki, H. 1939. Histological studies on the sexual organs during sex changes of *Crepidula aculeata* and *Crepidula walshi*. *J. Sci. Hiroshima Univ.* 16:103-113.
- Karlson, L. 1982. Hermit crab shell colonization by *Crepidula convexa* Say. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 65:1-10.
- Pilkington, M.C. 1974. The eggs and hatching stages of some New Zealand prosobranch molluscs. *J. Roy. Soc. N. Zealand.* 4:411-431.