

Desarrollo intracapsular del gasterópodo *Fasciolaria tulipa* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Neogastropoda: Fasciolariidae) en condiciones de laboratorio

Intracapsular development of the gastropod *Fasciolaria tulipa* (Mollusca: Neogastropoda: Fasciolariidae) in laboratory conditions

Ricardo Moffa*¹, José Chávez¹, Geanmarys Bastardo¹, William Villalba¹ & Roberta Crescini*²

¹Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela.

²Plancton Andino SpA, Castro Chile

*Autor corresponsal, e-mail: rmoffa7@gmail.com, robertacrescini@gmail.com

Resumen

Fasciolaria tulipa es una especie de gasterópodo ampliamente distribuida en gran parte del Caribe, donde reviste importancia económica siendo explotada por los pescadores con fines de consumo y artesanales. En el presente estudio se investigó el desarrollo intracapsular de la especie, de manera que sirva de apoyo para futuros análisis comparativos, así como también permita elaborar técnicas que ayuden a la recuperación de las poblaciones naturales y desarrollar métodos para su cultivo. Las masas ovígeras estuvieron compuestas por $30 \pm 3,65$ cápsulas ($n=4$), con una longitud de $18,77 \pm 0,36$ mm ($n=20$) y una anchura de $11,59 \pm 0,40$ mm ($n=20$), dentro de las cuales se hallaron 2210 ± 774 huevos por ovicápsula ($n=20$). El proceso de desarrollo embrionario hasta la eclosión de *F. tulipa* tuvo una duración de 40 a 45 días, observándose que todos los estadios ocurrieron en el interior de las cápsulas y que tan sólo se desarrollaron entre tres y ocho embriones por cápsula.

Palabras clave: moluscos, estadios larvales, masa ovígera, gasterópodo.

Abstract

Fasciolaria tulipa is a species of gastropod widely distributed throughout much of the Caribbean, where it is of economic importance being exploited by fishermen for consumption and artisanal purposes. In the present study, the intracapsular development of *Fasciolaria tulipa* was investigated, in order to support future comparative analyzes, as well as to develop techniques that help the recovery of natural populations and develop methods for their cultivation. The ovigerous masses were composed of 30 ± 3.65 capsules ($n = 4$), with a length of 18.77 ± 0.36 mm ($n = 20$) and a width of 11.59 ± 0.40 mm ($n = 20$), within which 2210 ± 774 eggs were found per ovacapsule ($n = 20$). The process of embryonic development until the hatching of *F. tulipa* lasted 40 to 45 days, observing that all the stages occurred inside the capsules and that only between three and eight embryos per capsule were developed.

Keys words: mollusks, larvae stages, egg mass, gastropod.

Introducción

El desarrollo embrionario en gasterópodos marinos históricamente ha sido un tema de gran interés; y para ello, las ovicápsulas de este grupo han

proporcionado abundante material útil, generando información principalmente acerca de la ecología reproductiva, comportamiento, desarrollo

temprano, embriología y descripciones larvales (D'Asaro, 1970; Miloslavich, 1999).

Hoy en día muchas especies de gasterópodos tienen importancia comercial, siendo explotadas por los pescadores con fines de consumo y artesanales. El estudio de la eclosión, cápsulas de huevos y embriones de gasterópodos permite una comprensión relativamente completa de su biología reproductiva, lo cual es necesario para mejorar la pesca y el proceso de cría de este grupo de organismos (Mostafa *et al.*, 2013; Maldonado *et al.*, 2016).

Los gasterópodos marinos presentan diversas estrategias reproductivas. Una de ellas consiste en la incubación de los embriones dentro de estructuras de protección denominadas ovicápsulas (Miloslavich, 1999). Dichas ovicápsulas son estructuras sumamente costosas desde el punto de vista energético y bioquímico, pero traen como beneficio una mayor protección del embrión contra el estrés causado por el ambiente físico, depredadores y bacterias; además de tener la posibilidad de proporcionar sustancias nutritivas que sirvan de alimento a los embriones (Pechenik, 1986; Miloslavich, 1996). Muchas especies de gasterópodos prosobranquios producen huevos nutricios, que son indistinguibles del resto al inicio de la puesta, pero con el paso del tiempo no se desarrollan y son consumidos por los embriones durante su desarrollo intracapsular (Spight, 1976).

La especie *Fasciolaria tulipa* (Linnaeus, 1758), conocida comúnmente como tulipán verdadero, o a nivel regional como cosa e' perra, se trata de una especie ampliamente distribuida desde Carolina del Norte hasta Texas (EE.UU.), en gran parte del Caribe hasta Brasil, habitando en praderas de fanerógamas marinas y fondos arenosos-coralinos, entre 3 y 40 m de profundidad. Posee una concha fusiforme, de superficie lisa, con una coloración que varía entre el marrón claro y naranja, presentando un patrón de líneas en espiral de color marrón oscuro (D'Asaro, 1970; Gómez, 1999).

Son varios los estudios que se han llevado a cabo sobre el desarrollo embrionario de distintas especies de gasterópodos. D'Asaro (1965) describió el desarrollo y metamorfosis de *Strombus gigas* (Linnaeus, 1758), Penchaszadeh & Paredes (1996) estudiaron algunos aspectos del desarrollo larvario de *F. tulipa*. Miloslavich & Penchaszadeh (1997) describieron el desove y desarrollo de *Fusinus closter* (Philippi, 1850), Leiva *et al.* (1998) estudiaron el desarrollo intracapsular y mecanismos de eclosión del caracol trumulco *Chorus giganteus* (Lesson, 1831). Por su parte, Penchaszadeh &

Miloslavich (2001) describieron las etapas embriónicas de *Voluta musica* (Linnaeus, 1758). Meirelles & Matthews (2005) describieron el desove y desarrollo de *Pleuroploca aurantiaca* (Lamarck, 1816), mientras que Camacho (2012) observó el desarrollo y metamorfosis del caracol chino *Hexaplex nigrinus* (Philippi, 1845).

Fasciolaria tulipa es consumida localmente en el estado Nueva Esparta, siendo vendida junto con otras especies como *Strombus pugilis* (Linnaeus, 1758) y *Phyllonotus margaritensis* (Abbott, 1958), que se capturan de manera incidental en la pesca de la ostra perla *Pinctada imbricata* (Röding, 1798) y la pepitona *Arca zebra* (Swainson, 1833); hasta ahora es limitada la información que se tiene acerca de su mecanismo de desarrollo. La presente investigación tuvo como finalidad describir el proceso de desarrollo intracapsular de *F. tulipa* en condiciones de laboratorio para poder elaborar técnicas que ayuden a la recuperación de las poblaciones naturales haciendo posible su restablecimiento y que también permita desarrollar métodos para su cultivo.

Materiales y métodos

Recolecta de oviposturas

Se realizó una salida de campo al Parque Nacional Laguna La Restinga, en la isla de Margarita, Venezuela, ubicada geográficamente en la región nororiental del país entre las coordenadas 10° 55' y 11° 03' N y 64° 01' y 64° 12' W (Ramírez, 1996). Se recolectaron, de forma manual empleando un equipo básico de buceo, cuatro masas ovígeras recién puestas encontradas debajo de hembras de *F. tulipa* en proceso de ovoposición. El material se colocó en tobos plásticos con agua de mar proveniente del medio para ser trasladado al Instituto de Investigaciones Científicas (IIC) de la Universidad de Oriente.

Desarrollo intracapsular

Las cuatro masas ovígeras recién puestas se dispusieron en una pecera con agua de mar filtrada y aeración constante. Se realizaron recambios de agua de manera interdiaria para mantener la pecera lo más limpia posible; así como también se registró la temperatura del agua con cada uno de los recambios, procurando de que ésta se mantuviera entre los 27 y 29°C.

Se realizó una descripción de las oviposturas recolectadas, observando características tales como el número de cápsulas por masa ovígera, la morfología, coloración y textura de las cápsulas, así como también el tamaño y el número de huevos presentes en cada una de ellas.

Para monitorear los estados del desarrollo intracapsular, cada 6 horas se tomaron dos cápsulas los primeros cuatro días del experimento (6, 12, 18, 24, 30, 36, 42, 48, 54, 60, 66, 72, 78, 84, 90 y 96 horas). Posteriormente, luego de los primeros cuatro días de desarrollo (96 horas), las observaciones se realizaron tomando dos cápsulas cada 24 horas. Las ovicápsulas fueron medidas desde la parte superior hasta la base con un vernier de 0,01 mm de precisión. El conteo de número de huevos se realizó en una cámara de Bogorov. Las muestras se examinaron bajo un microscopio óptico para visualizar de manera progresiva la aparición de las etapas de desarrollo temprano. Cada uno de los estadios se midió con una escala micrométrica y describió basado en las fotografías registradas.

Para la estimación del tiempo de desarrollo, es decir, el período transcurrido desde la puesta hasta la eclosión de los juveniles, se tomó como tiempo cero el momento de la recolecta de las masas ovígeras recién puestas. El tiempo de

desarrollo de cada una de las etapas se expresó en días post-postura.

Resultados y Discusión

En general, cada una de las masas ovígeras estuvo compuesta por un número variable de ovicápsulas. En promedio cada postura contó con $30 \pm 3,65$ ($n=4$) cápsulas. Al respecto D'Asaro (1970) señala para *F. tulipa* puestas conformadas entre 20 y 115 cápsulas, con un promedio de 71. Penchaszadeh & Paredes (1996) reportaron entre 24 y 37 cápsulas para la misma especie. Por su parte, Miloslavich & Penchaszadeh (1997) hallaron que las masas ovígeras de *F. closter* estaban formadas por 100 a 150 cápsulas; mientras que Meirelles & Matthews (2005) indicaron posturas compuestas por 29 cápsulas en *P. aurantiaca*. Las cápsulas de *F. tulipa* presentaron forma de copa o vaso, con la cresta apical festoneada, exhibiendo en el centro de la placa apical una abertura elíptica sellada por un tapón, mientras que en su parte inferior presentaron un pedúnculo que unía las cápsulas al sustrato. Las paredes laterales de las cápsulas eran lisas de color blanco opaco (Fig. 1).

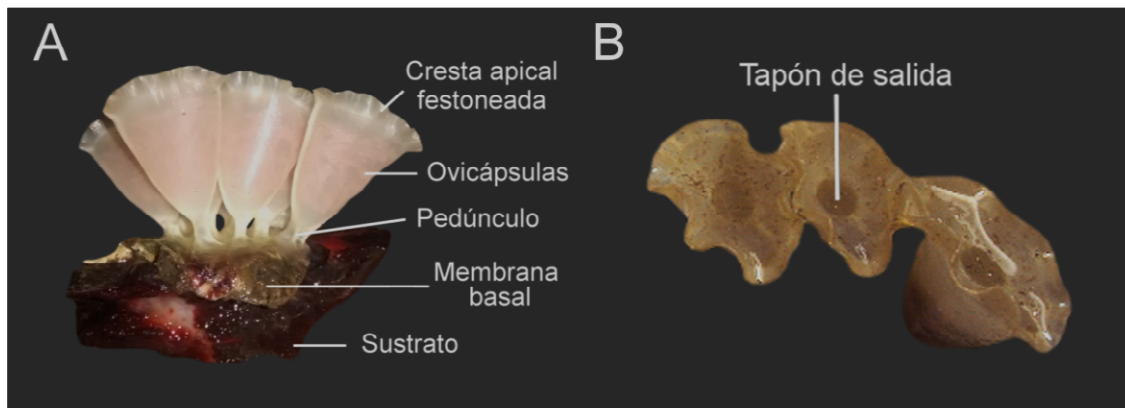


Figura 1. A. Estructura de las cápsulas de *Fasciolaria tulipa*. B. Forma y posición del tapón de salida de las cápsulas de *Fasciolaria tulipa*.

Figure 1. A. Structure of *Fasciolaria tulipa* capsules. B. Form and position of the hatching cap of *Fasciolaria tulipa* capsules.

Las características morfológicas de las posturas de *F. tulipa* concuerdan con las descripciones realizadas por D'Asaro (1970), Flores (1978), Penchaszadeh & Paredes (1996) para esta especie, así como también se corresponden con la

forma general de las posturas de otros fascioláridos tales como *Leucozonia nassa* (Gmelin, 1791) (D'Asaro, 1970), *F. closter* (Miloslavich & Penchaszadeh, 1997) y *P. aurantiaca* (Meirelles & Matthews, 2005) cuyas posturas están conformadas

por cápsulas del tipo vasiforme unidas entre sí por una membrana basal común. Sin embargo, existen algunas variaciones que permiten una diferenciación, entre las cuales destacan la estructura de la placa apical, la cresta apical, la textura de las paredes laterales y la posición del orificio de eclosión (Miloslavich & Penchaszadeh, 1997). De acuerdo con Penchaszadeh & Paredes (1996) una de las características particulares de las cápsulas de *F. tulipa* son las fuertes crestas apicales onduladas.

El tamaño de las cápsulas osciló entre 18,14 y 19,28 mm, con un promedio de $18,77 \pm 0,36$ mm ($n=20$), mientras que el ancho promedio resultó ser de $11,59 \pm 0,40$ mm ($n=20$), con valores comprendidos entre los 11,11 y 12,29 mm. El número de huevos varió desde 1060 a 3259 por cápsula, con un promedio de 2210 ± 774 ($n=20$), los cuales estaban inmersos en una sustancia densa y viscosa. Los huevos presentaron una coloración rosácea y un diámetro promedio de $208,33 \pm 28,35$ μm ($n=20$).

D'Asaro (1970) informó para *F. tulipa* cápsulas de 18 mm de largo y 13,5 mm de ancho, conteniendo aproximadamente 1000 huevos. Por otro lado Penchaszadeh & Paredes (1996) encontraron cápsulas de 18,4 mm de longitud y una anchura de 12,3 mm, con un promedio de 3119 huevos de 251 μm de diámetro, en esta misma especie. Miloslavich & Penchaszadeh (1997), en su estudio con *F. closter*, hallaron cápsulas con una longitud de 9,9 mm y 7,4 mm de ancho, conteniendo un promedio de 291 huevos de 260 μm de diámetro. Por su parte, Meirelles & Matthews (2005), reportaron que las cápsulas de *P. aurantiaca* midieron 9 mm y 4,5 mm de largo y ancho, respectivamente, en las cuales se encontraron un promedio de 353 huevos con un diámetro cercano a los 278 μm .

Los resultados del presente estudio en *F. tulipa* fueron congruentes con los hallados en las investigaciones citadas anteriormente, especialmente si se compara con aquellas que se realizaron en la misma especie. Las discrepancias encontradas podrían deberse a diferencias en la talla de las hembras, ya que según Miloslavich & Dufresne (1994), la cantidad de cápsulas en la postura y el tamaño de las mismas, así como el número de huevos depositados en el interior de ellas, dependen del tamaño de la hembra que realiza la puesta.

En cuanto al desarrollo intracapsular, las divisiones iniciales de los embriones se observaron a partir del primer día de recolecta de las oviposturas. Durante las primeras horas de observación los huevos no experimentaron cambios notorios man-

teniendo su forma redonda natural. A las 12 horas se pudo evidenciar una protuberancia en el polo animal (Fig. 2A). La primera división se produjo transcurridas 24 horas, dando origen a un par de blastómeros (Fig. 2B). La segunda división celular se registró a las 38 horas de observación generando cuatro blastómeros sub-iguales (Fig. 2C). A las 52 horas ocurrió la tercera división dando como resultado huevos con ocho células (Fig. 2D). A las 76 horas de observación se formó una mórula de 16 células (Fig. 2E) mientras que a las 96 horas los embriones alcanzaron el estado blástula, en donde se evidenció huevos con varias células que ya no se podían contar. Luego se pudo observar la presencia del blastoporo en la gástrula (Fig. 2F).

Al sexto día de observación apareció una larva trocófora temprana caracterizada por una forma irregular con una boca ventral y donde apenas se alcanzó a diferenciar las primeras etapas de los riñones externos (Fig. 2G). Al cabo de los quince días de observación, las larvas trocóforas pasaron de ser irregulares a mostrar una forma redonda bastante regular en comparación con el estadio anterior; luciendo como bolas de huevos unidas por membranas transparentes muy delgadas. A los dieciocho días se apreció un ensanchamiento de las larvas las cuales conservaron su forma redondeada, así como también se pudo observar la aparición de un par de estructuras semicirculares, blancas y viscosas que sobresalieron de la superficie de las larvas llamadas riñones externos (Fig. 2H).

Transcurridos veintiún días desde la primera observación se evidenció la presencia de la fase larval véliger, percibiéndose un alargamiento de las larvas, las cuales presentaron una forma ovalada, caracterizadas por un velo bilobulado pequeño, con cilios muy cortos; así como también los riñones externos, que en comparación con la fase anterior están más proyectados y sobresalientes, ubicándose en el lado inferior del velo (Fig. 2I). Al cumplirse los veintiséis días se pudo notar el comienzo de la formación de la concha larval, mostrándose como una estructura delgada y translúcida (Fig. 2J). En el día treinta se observó la etapa pedivéliger, caracterizada por un pie bien desarrollado y un velo reducido; además de apreciarse un mayor desarrollo de la concha, tornándose más oscura en comparación con los días anteriores. Completados los treinta y cinco días, se hizo evidente la reabsorción del velo y la calcificación de la concha (Fig. 2K). Finalmente, entre los 40 y 45 días se registró la eclosión de los primeros juveniles, los cuales presentaban una concha de color marrón anaranjado de superficie lisa y con un canal sifonal bien

definido. Se pudo observar también el par de tentáculos cefálicos y los ojos. La planta del pie exhibió un color blancuzco mientras que el opérculo se presentó como una estructura delgada y amarilla, translúcida aún sin calcificar (Fig. 2L).

Durante el monitoreo del desarrollo se pudo evidenciar que la tasa de eclosión fue baja, donde únicamente se desarrollaron entre tres y ocho em-

briones por cápsula. Este desarrollo fue de tipo directo y asincrónico, es decir, que todo el proceso ocurrió en el interior de las ovicápsulas, eclosionando finalmente como organismos juveniles bien formados, y donde a veces se observó dentro de una misma cápsula embriones en etapas de desarrollo diferentes. En la presente investigación la talla promedio de eclosión fue de $4,39 \pm 0,57$ mm (n=6) (Tabla 1).

Tabla 1. Tiempo de desarrollo y tamaño de los estadios de *Fasciolaria tulipa*.

Table 1. Time of development and size of the stages of *Fasciolaria tulipa*.

Etapa de desarrollo	Tiempo (días)	Tamaño del embrión (μ m)
Huevo sin división	0	208,333 \pm 28,35 (n=20)
Primeras divisiones celulares (desde dos células hasta gástrula)	4	278,193 \pm 11,60 (n=24)
Larva trocófora avanzada	15	2640,481 \pm 30,93 (n= 8)
Véliger intracapsular	21	3360,794 \pm 32,91 (n=5)
Pedivéliger intracapsular	30	3655,997 \pm 28,60 (n=10)
Pre-eclosión	35	3850,307 \pm 32,52 (n=15)
Eclosión	40-45	4390 \pm 0,57 (n=6)

La baja tasa de desarrollo de embriones y la alta cantidad de huevos nutricios hallados en este estudio, también ha sido observada en otras especies de la misma familia. D'Asaro (1970) señalaron alrededor de 14 embriones por cápsula para *F. tulipa*; a la vez que Penchaszadeh & Paredes (1996) encontraron entre tres y once embriones en esta especie. Por su parte, Miloslavich & Penchaszadeh (1997) hallaron un promedio de 17 embriones en las cápsulas de *F. closter* mientras que en *P. aurantica* solamente entre cinco y siete huevos por cápsula se convirtieron en embriones (Meirelles & Matthews, 2005). Al respecto, D'Asaro (1986) indicó que en las especies del grupo un 90% de los huevos son nutricios.

Con relación a la duración del desarrollo de *F. tulipa*, no se encontraron estimaciones del tiempo de eclosión para dicha especie por otros autores; sin embargo, se tiene conocimiento del período de desarrollo para otras especies de Fasciolariidae. Por ejemplo, Miloslavich & Penchaszadeh (1997) reportaron un total de 45 a 50 días en *F. closter* a una temperatura entre 25 a 27 °C. De la misma manera, Meirelles & Matthews (2005) señalan que la especie *P. aurantiaca* requirió de 30 días para completar su desarrollo hasta la

eclosión a una temperatura entre 26 y 28 °C. Se ha descrito que este aspecto puede ser muy variable entre una especie y otra, e incluso entre estimaciones de diferentes autores para una misma especie, debido principalmente a diferencias en la temperatura a la cual ocurre el proceso de desarrollo. Góngora *et al.* (2007) han establecido que este factor ambiental es determinante en la duración del desarrollo intracapsular de los embriones, indicando que una temperatura alta del agua acorta el periodo de desarrollo embrionario mientras que temperaturas bajas retrasan el tiempo de eclosión.

En cuanto a la talla de eclosión de los juveniles, si bien Penchaszadeh & Paredes (1996) no reportaron longitudes promedios, informaron tallas de eclosión que variaron entre 2,7 y 7,2 mm. La talla promedio de eclosión del presente estudio ($4,39 \pm 0,57$ mm) es mayor a las reportadas para los fascioláridos *F. closter* y *P. aurantiaca*, que presentaron tallas iniciales de 1,06 y 3,88 mm respectivamente (Miloslavich & Penchaszadeh, 1997; Meirelles & Matthews, 2005).

El desarrollo asincrónico de *F. tulipa* debido a la presencia de huevos o embriones en fases distintas dentro de una misma cápsula puede

deberse a que no todos los óvulos son fertilizados en el oviducto, ya que algunos son fecundados después de haber sido depositados en las cápsulas (Glaser, 1906). De manera general, los cambios morfológicos de los embriones a lo largo del pro-

ceso de desarrollo descritos en el presente estudio fueron bastante similares a las descripciones realizadas por Glaser (1906) y Penchaszadeh & Paredes (1996) en esta misma especie.

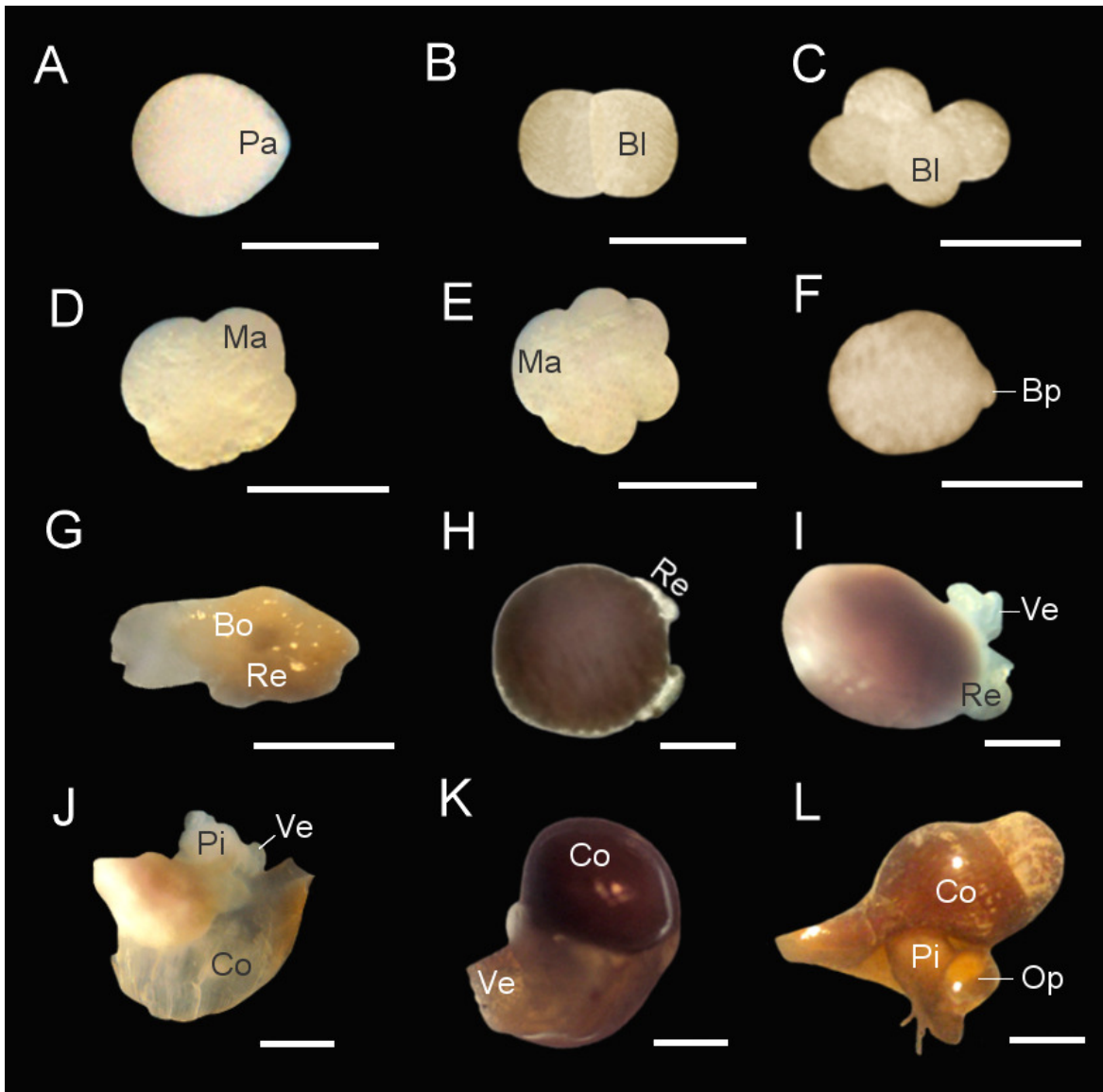


Figura 2. Etapas del desarrollo embrionario intracapsular de *Fasciolaria tulipa*. A. Inicio del proceso de división; B. Primera división; C. Segunda división; D. Tercera división; E. Mórula; F. Gástrula; G. Larva trocófora temprana; H. Aparición de los riñones externos; I. Larva véliger; J. Larva pedivéliger; K. Etapa pre-eclosión; L. Etapa de eclosión. Bl: blastómero, Bo: boca, Bp: blastoporo, Co: concha, Ma: macrómero, Op: opérculo, Pa: polo animal, Pi: pie, Re: riñones externos, Ve: velo. Escalas: A - G: 250 μ m; H - L: 1 mm.

Figure 2. Stages of intracapsular embryonic development of *Fasciolaria tulipa*. A. Starting the division process; B. First division; C. Second division; D. Third division; E. Morula; F. Gastrula; G. Early trocofora larva; H. Occurrence of the external kidneys; I. Veliger larva; J. Pediveliger larva; K. Pre-hatch stage; L. Hatching stage. Bl: blastomere, Bo: mouth, Bp: blastopore, Co: shell, Ma: macromer, Op: operculum, Pa: animal pole, Pi: foot, Re: external kidneys, Ve: velum. Scales: A - G: 250 μ m; H - L: 1 mm.

Agradecimientos

Se agradece al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente, núcleo Nueva Esparta, por la subvención del proyecto código N° CI-06-030602-1961-15.

Referencias bibliográficas

- Camacho, F. 2012. Desarrollo embrionario y metamorfosis del caracol chino *Hexaplex (Muricanthus) nigritus* (Philipi, 1845) en condiciones de laboratorio. Sinaloa: Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Maestría en Recursos Naturales y Medio Ambiente. 42 pp.
- D'Asaro, C. 1965. Organogenesis, development and metamorphosis in the queen conch *Strombus gigas*, with notes on breeding habits. *Bulletin of Marine Science* 15: 359-416.
- D'Asaro, C. 1970. Egg capsules of prosobranch mollusks from south florida and the bahamas and notes on spawning in the laboratory. *Bulletin of Marine Science* 20(2): 414-440.
- D'Asaro, C. 1986. Egg capsules of eleven marine prosobranchs from northwest Florida. *Bulletin of Marine Science* 39: 76-91.
- Flores, C. 1978. Cápsulas ovíferas de gasterópodos prosobranquios de las aguas costeras de Venezuela. M. Sc. Tesis, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 112 pp.
- Glaser, O. 1906. Correlation in the development of *Fasciolaria*. *Biological Bulletin* 10(4): 139-164.
- Gómez, A. 1999. Los recursos marinos renovables del Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Biología y pesca de las especies comerciales*. Tomo I: Invertebrados y algas. Fondo Editorial del Estado Nueva Esparta. 208 pp.
- Góngora, A., A. Domínguez., M. Muñoz. & L. Rodríguez. 2007. Obtención de masas ovíferas del caracol lancetilla *Strombus pugilis* (Mesogastropoda: Strombidae) en condiciones de laboratorio. *Revista de Biología Tropical* 51(1): 183-188.
- Leiva, G., J. Muñoz. & J. Navarro. 1998. Desarrollo intracapsular y mecanismos de eclosión del caracol trumulco *Chorus giganteus* (Gastropoda: Muricidae), bajo condiciones de laboratorio. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 157-167.
- Maldonado, A., R. Crescini., W. Villalba. & Y. Fuentes. 2016. Algunos aspectos reproductivos de *Chicoreus brevifrons* (Neogastropoda: Muricidae) de la Laguna La Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras* 8(1): 41-50.
- Meirelles, C. & H. Matthews. 2005. Spawn and larval development of *Pleuroploca aurintiaca* (Lamarck, 1816) (Gastropoda: Fascioliariidae) from northeast Brazil. *Scientia Marina* 69(2): 199-204.
- Mileikovsky, S. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Marine Biology* 10: 193-213.
- Miloslavich, P. 1996. Nurse-egg feeding prosobranchs: a comparative biochemical and electrophoretic analysis of eggs and hatchlings. *American Malacological Bulletin* 13(1y2): 37-46.
- Miloslavich, P. 1999. Desarrollo y alimentación embrionaria en moluscos Caenogasteropodos. Caracas: Universidad Simón Bolívar, Departamento de Estudios Ambientales. Trabajo de Ascenso. 28 pp.
- Miloslavich, P. & L. Dufresne. 1994. Development and effect of female size on egg and juvenile production in the Neogastropod *Buccinum cyaneum* from the Saguenay Fjord. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 2866-2872.
- Miloslavich, P. & P. Penchaszadeh. 1997. Spawn and development of *Fusinus closter* from de Venezuelan Caribbean. *The Veliger* 40(2): 93-100.
- Mostafa M., M. Tarek. & Y. Mohamed. 2013. Spawning frequency, larval development and growth of Muricid gastropod *Chicoreus ramosus* (Linnaeus, 1758) in the Laboratory at Hurgada, Northern Red Sea, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Research* 39: 125-131.
- Pechenik, J. 1986. The encapsulation of eggs and embryos by molluscs: an overview. *American Malacological Bulletin* 4: 165-172.
- Penchaszadeh, P. 1988. Reproductive patterns of some South American Prosobranchia as a contribution to classification. *Malacological Review* 4: 284-287.

- Penchaszadeh, P. & C. Paredes. 1996. Observation on the spawn of *Fasciolaria tulipa hollisteri* from the Southern Caribbean. *Malacological Review* 6: 9-14.
- Penchaszadeh, P. & P. Miloslavich. 2001. Embryonic stages and feeding substances of the South American volutid *Voluta musica* (Caenogastropoda) during intracapsular development. *American Malacological Bulletin* 16(1 y 2): 21-31.
- Ramírez, P. 1996. *Lagunas Costeras Venezolanas*. Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta. Centro Regional de Investigaciones Ambientales Benavente y Martínez C. A. Porlamar, Venezuela. 275 pp.
- Rivest, B. 1983. Development and the influence of nurse egg allotment on hatching size in *Searlesia dira* (Reeve, 1846) (Prosobranchia: Buccinidae). *Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology* 69: 217-241.
- Spight, T. 1976. Hatching size and the distribution of nurse eggs among prosobranch embryos. *The Biological Bulletin* 150(3): 491-499.

Recibido: 30 de mayo de 2017.

Aceptado: 2 de diciembre de 2017.