

CONTRIBUCIÓN A LA ECOLOGÍA DE *TIVELA MACTROIDES*, BORN, 1778: ASPECTOS REPRODUCTIVOS

ANTULIO S. PRIETO A.
Departamento de Biología, Escuela de Ciencias
Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela

SYNOPSIS

Sexual maturity and other reproductive features of Tivela mactroides collected from Playa Guiria, Carúpano, Sucre State, Venezuela, were studied on the basis of smears and histological sections of gonads. There was continuous sexual cycle, but the development of the visceral mass, in females was less from January to March, 1975. A five steps maturity sexual scale was used to examine the histological sections, indicating that the dominant phase consist of a partial spawning. In total sexes and in intervals (10.1 - 30.0 mm) the ratio does not vary from the proportion 1:1, although the males outnumber the females; the number of females is significantly higher in the larger ones (30.1-45.00 mm).

Introducción

Los estudios sobre aspectos ecológicos de bivalvos han recibido mucha atención.

La reproducción de los lamelibranquios y las características de la gametogénesis han sido objeto de intensivos estudios y se ha comprobado que la sexualidad puede variar con la edad, Yoloye (1970), Vélez (1975) y Caddy (1967).

En Venezuela, el estudio sobre la ecología de bivalvos, se ha orientado principalmente hacia especies comerciales entre las que podemos señalar el mejillón *Perna perna* (Vélez & Martínez, 1967 y Carvajal, 1969).

Tivela mactroides Born, 1778 es un pelecípodo perteneciente a la familia Veneridae que se distribuye desde las Indias Occidentales hasta Brasil; incluyéndose en los catálogos malacológicos de Sur América como una especie de amplio rango de distribución en el trópico (Warmke & Abbott, 1961). Narchi (1972) estudió las características anatómicas y funcionales del aparato alimentario de este bivalvo en playas de Brasil.

Debido al desconocimiento que se tiene de otros aspectos biológicos, hemos realizado este trabajo en el cual se estudian las características de las gónadas, madurez sexual y proporción de sexo.

Materiales y Metodos

Los ejemplares de *Tivela mactroides* fueron colectados mensualmente en Playa Guiria, localidad situada al oeste de la ciudad de Carúpano, Venezuela, desde Julio de 1974 hasta Junio de 1975. La gametogénesis, proporción de sexos y otros aspectos reproductivos se estudiaron por dos métodos diferentes:

1. Por examen macroscópico y microscópico de la masa visceral y las gónadas a una alícuota de la colecta. Para ello se observaron bajo lupa y una porción de las mismas fue separada de la parte interna y examinadas al microscopio. El sexo fue determinado por la presencia de células germinales. En las hembras se anotó la condición de maduración de acuerdo a lo señalado en la Tabla I y en los machos se tomó en cuenta la abundancia de espermatozoides. Los resultados de madurez sexual y proporción de sexos se tabularon relacionándolas en intervalos de sexo y en clase de 5 mm.
2. Por observación microscópica de cortes histológicos provenientes de gónadas fijadas con Bouin en ejemplares colectados mensualmente con tallas que oscilaban entre 7 mm y 40 mm de longitud total distribuidos en rangos equitativos, y coloreados con hematoxilina ferrica de Mayer y eosina. Los cortes se realizaron a nivel medio de la masa visceral con un espesor entre 7 y 12 micras en un micrótopo. En las láminas se determinó el sexo y escala de madurez sexual siguiendo las recomendaciones de la literatura (Loosanoff, 1953, Boyden, 1971 y Caddy, 1967). En cada muestreo se determinó la salinidad y la temperatura del agua superficial utilizando un termómetro con precisión de 0,1°C.

TABLA I. Grados arbitrarios de maduración gonadal asignado por observación macroscópica y microscópica de frotis gonadal en hembras de *Tivela mactroides* colectadas en Playa Guiria.

GRADO I - Gónoda escasa y poco desarrollada, flácida o aparentemente hueca. Espesor de la masa visceral mínimo, pueden existir algunos ovocitos. Si el ovario se encuentra en crecimiento hay

ovocitos de diferentes tamaños pero la proporción de ovocitos jóvenes pendunculados y los pequeños es mayor. Probablemente representa estados muy avanzados de desove o de maduración incipiente.

GRADO II - Gónoda amplia, masa visceral y región del pie distendida. Lateralmente se observan las masas foliculares por debajo de la membrana que recubre la parte media del cuerpo. Los frotis presentan gran cantidad de ovocitos con talla de 95 micras, de forma piriforme o esférica. Estos presentan núcleos vesiculosos y al avanzar la maduración la membrana nuclear tiende a desaparecer. Pueden observarse ovocitos pequeños pero en menor proporción que los grandes. En este estado, la gónada esta desovando parcialmente o próxima a hacerlo.

Resultados

Los órganos sexuales en *Tivela mactroides* se encuentran incluidos en la porción superior del cuerpo visceral, rodeando virtualmente al intestino y al estómago y limitados dorsalmente por los riñones y el hepatopaneas.

No se encontró dimorfismo sexual entre hembras y machos. En las hembras el producto gonadal es más granuloso y denso que en los machos.

En la Figura 1, se indica la frecuencia mensual de hembras en el grado I y en la Figura 2 se señala la frecuencia del grado II, puede notarse que, aparentemente en todo el año, a excepción de Febrero, Marzo y Mayo la condición de desarrollo es máximo en el resto del año.

El máximo número de especímenes con escaso desarrollo de la masa visceral correspondió al intervalo de 25.1 - 30.0 mm y no se repartió ningún ejemplar en esta condición en el intervalo mayor (40.1 - 45.0 mm).

En los ejemplares femeninos con gónadas en grado II la mayor frecuencia se encontró en la clase 30.1 - 35.0 mm y la mínima en el intervalo máximo 40.1 - 45.0 mm.

La relación entre los grados es 856:340 con predominio significativo de el grado II. En los machos no fue posible cuantificar diferencias en estudios macroscópicos, sin embargo, se determinó que en los especímenes examinados pertenecientes a Septiembre, Diciembre y Marzo los alveolos contenían muchos espermatozoides en el lúmen.

El mayor número (362) correspondió a la talla intermedia (25.1 - 30.0 mm) y el mínimo (3) al máximo intervalo (40.1 - 45.0 mm).

Las cantidades de especímenes por sexo, discriminados en fecha y meses de colección se indican en la Tabla II.

En Julio, Agosto y Diciembre de 1974 la cantidad de hembras es mayor, lo mismo ocurre en Enero y Mayo de 1975. En Junio y Abril de 1975 la relación se invierte con una dominancia significativa de los machos.

En Febrero y Marzo de 1975, Septiembre, Octubre y Noviembre de 1974, la proporción es equilibrada sin dominancia significativa. El número de especímenes en el cual se observaron gametos de ambos sexos fue de 23, cantidad mínima en relación a los 2391 ejemplares examinados, y se les catalogó de sexo de acuerdo al número de gametos predominantes. Los ejemplares en los cuales no pudo determinarse el sexo fueron considerados como indeterminados, y el total en esta condición fue de 48 (Tab.III).

En la Tabla IV se observa que en las tallas menores (10.1 - 20.1 mm) y en la intermedia (25.1 - 30.0 mm) hay maior número

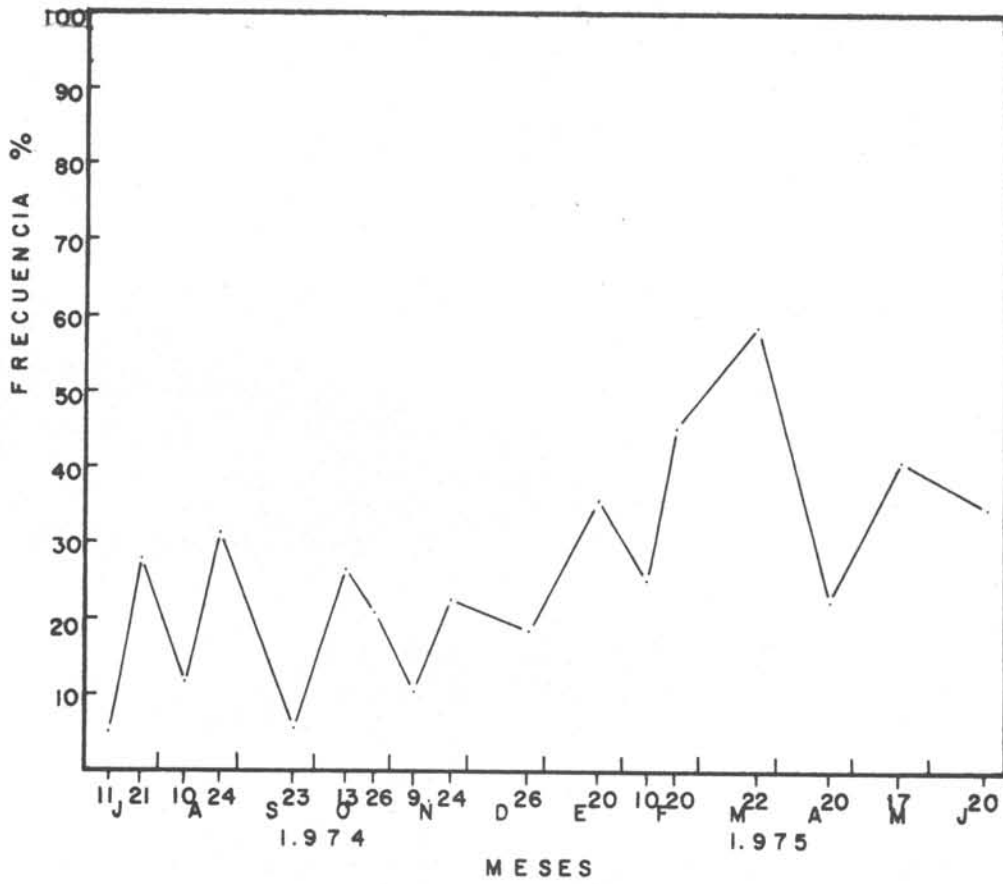


Fig. 1. Frecuencia de hembras de *Tivela mactroides* colectadas en Playa Guiria en el grado de maduración convencional I por fechas de captura durante 1974 y 1975.

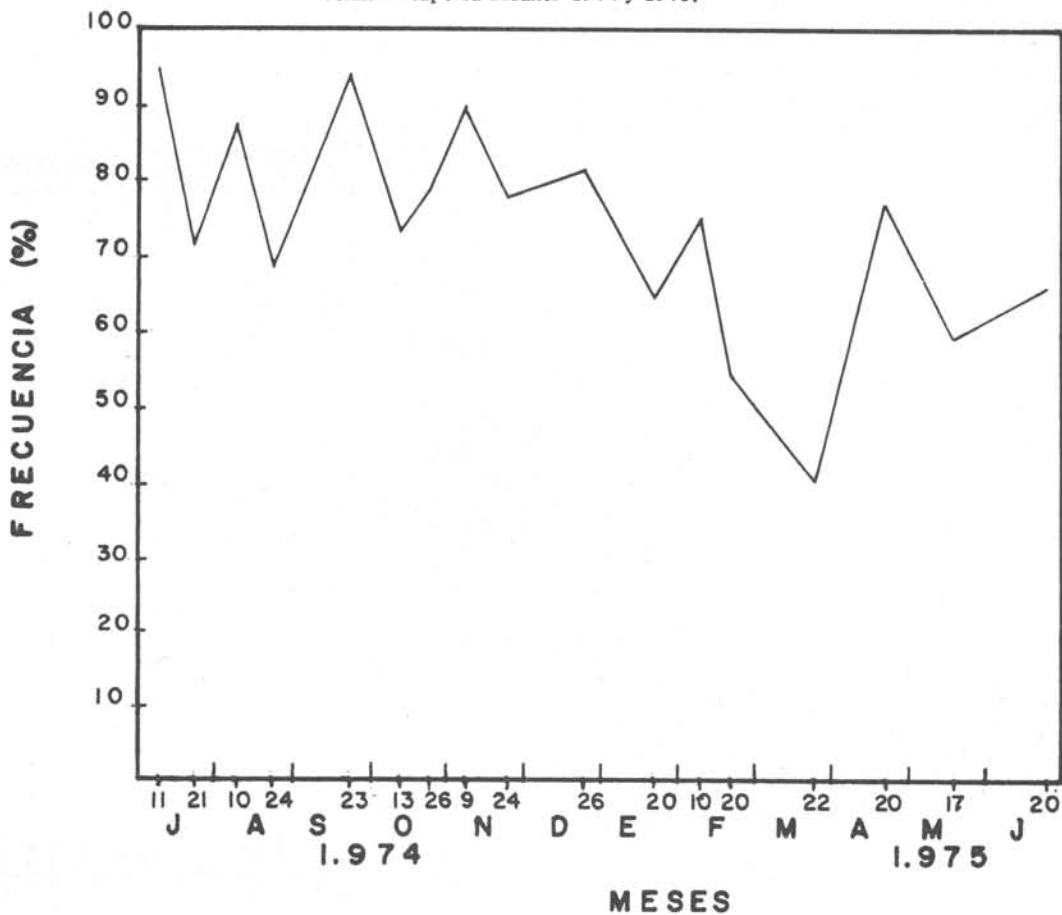


Fig. 2. Frecuencia de hembras de *Tivela mactroides* colectadas en Playa Guiria en el grado de maduración convencional gonadal II por fechas de capturas durante 1974 y 1975.

TABLA II. Frecuencias de machos en *Tivela mactroides* distribuidos por intervalos de tallas de 5 mm en los meses de colección.

Fecha	10.1-15.0	15.1-20.0	20.1-25.0	25.1-30.0	30.1-35.0	35.1-40.0	40.1-45.0	Total
11.07.74	0	0	15	19	0	1	0	35
21.07.74	0	3	1	4	9	2	0	19
10.08.74	6	17	19	38	30	9	0	119
24.08.74	0	9	1	9	8	4	0	31
23.09.74	0	3	3	10	17	19	0	52
13.10.74	0	2	25	31	20	5	1	84
26.10.74	0	0	8	16	19	0	0	43
09.11.74	0	2	16	23	25	4	0	70
24.11.74	9	30	23	17	9	1	0	89
26.12.74	0	12	17	17	25	6	0	77
20.01.75	0	3	25	42	20	12	2	104
10.02.75	0	3	20	40	35	4	0	102
20.02.75	0	21	23	28	6	8	0	85
22.03.75	0	2	6	14	10	0	0	32
21.04.75	0	12	17	15	14	5	0	63
17.05.75	0	14	33	23	15	3	0	88
20.06.75	0	0	5	16	30	2	0	53
Total	15	133	257	362	292	85	3	1.147

TABLA III.

Frecuencias de hembras por estado convencional de maduración y machos de *Tivela mactroides* examinados durante las fechas de capturas.

Fecha	Grado I	Grado II	%	%	% IND	Nº Ejem. Examinados
11.07.74	52.63	94.061	66.66	33.33	0	57
21.07.74	28.32	71.66	53.097	46.902	0	113
10.08.74	12.49	87.500	57.831	37.54	4.81	83
24.08.74	31.25	68.75	51.61	45.24	2.15	93
23.09.74	5.88	94.12	50.00	47.059	2.941	68
13.10.74	26.50	73.49	42.56	45.64	11.79	195
26.10.74	21.311	78.689	53.982	46.018	0	113
09.11.74	10.465	89.535	40.566	56.132	3.302	212
24.11.74	22.472	77.528	51.445	48.555	0	173
26.12.74	18.74	71.26	58.00	42.00	0	83
20.01.75	35.96	74.93	53.61	46.39	0	166
10.02.75	25.00	75.00	50.943	48.113	0.943	212
20.02.75	45.349	54.651	50.00	50.00	0	172
23.03.75	69.09	30.91	51.16	48.48	0	129
20.04.75	22.81	77.19	44.88	55.12	0	127
17.05.75	41.071	58.929	56.00	44.00	0	200
20.06.75	34.940	65.000	42.56	53.53	4.10	195

TABLA IV.

Distribución obtenida de la proporción de sexos e indeterminados por intervalos de longitud total de 5 mm en *Tivela mactroides* de Playa Guiria.

Intervalos	Machos (Total)	Hembras (Total)	Indet.	Total
10.1 - 15.0	15	12	6	33
15.1 - 20.0	133	100	20	253
20.1 - 25.0	257	263	13	533
25.1 - 30.0	362	350	5	717
30.1 - 35.0	292	362	4	658
35.1 - 40.0	85	104	0	189
40.1 - 45.0	3	5	0	8
Total	1.147	1.196	48	2.391
%	47.9716	50.0209	2.0075	100

de hembras que de machos; lo contrario ocurre en los intervalos mayores de longitud total (30.1 - 45.0 mm). Las pruebas de significancia utilizadas sobre los resultados de hembras y machos por separado indican que las frecuencias observadas se desvían muy significativamente (Tab. V).

Si agrupamos los intervalos de clase combinados de sexos en 3 grupos: de 10.1 a 25.0 mm; de 25.1 a 30.0 mm y de 30.1 hasta 45.0 mm, se demuestra que en las tallas menores (10.1 - 30 mm) hay un equilibrio de sexos pero en tallas mayores de 30.0 mm, la población es dominada por las hembras.

En el estudio histológico de las gónadas se seleccionaron cinco estados convencionales, atendiendo a las características de los folículos (Tab. VI y VII).

En la Tabla VIII se indican los estados de maduración gonadal de ejemplares adultos.

A pesar del escaso número de animales examinados, es evidente que en ambos sexos son numerosos los estados de desove parcial y maduración total. Esto indica que la evacuación de gametos es seguida del desarrollo de nuevas generaciones de oocitos y espermatozoides a partir de la pared folicular. En hembras con desove to-

tal y regeneración puede ocurrir el desarrollo de nuevos folículos; en Julio, Agosto y Septiembre de 1974 y Febrero de 1975 no se observaron estados avanzados de maduración. En machos, los estados II, III y IV se presentaron en la misma proporción total y solamente se encontró en Agosto de 1974 un ejemplar en estado indeterminado (I). En Enero de 1975 se observaron dos machos con folículos evacuados totalmente y signos de degeneración gonadal; esto indica que la actividad gamética es más intensa en machos que en las hembras.

En Febrero de 1975 se determinó un macho con gónadas maduras que presentaba folículos con ovulos residuales atacados por fagocitos; la hembra de menor talla que presentó ovocitos grandes y evidencias de desove midió 11.1 mm.

Discusion

Los resultados obtenidos en este trabajo nos indican que la

especie estudiada se reproduce continuamente todo el año aunque existe mayor predominio de los ovocitos grandes desde Julio a Diciembre de 1974, decreciendo la maduración hasta Marzo de 1975. Esta característica que ha sido señalada por diversos investigadores para gran cantidad de invertebrados marinos (Stephenson, 1934 y Vélez, 1975). Los estudios de cortes histológicos revelan que la maduración sexual ocurrió durante todo el año, aunque se nota un decrecimiento de la actividad gamética a comienzos de 1975, ya que se observó predominancia de ovocitos pequeños y poco desarrollo gonadal.

Sin embargo, existe una gran variabilidad en los diferentes géneros estudiados hasta ahora en aguas templadas, por ejemplo en *Mya arenaria* (Coe & Turner, 1938) y *Venus striatula* (Ansell, 1961), hay un desarrollo mayor inmediatamente después del desove pero los gametos permanecen en varios estados de maduración desde el otoño hasta el invierno y luego un segundo período gametogénico ocurre en la siguiente primavera, otros bivalvos no maduran tan rápidamente del desove, sino en primavera, esto es válido para *Mytilus*

TABLA V.

Resultado de las pruebas de significancia aplicadas a las proporciones de sexos obtenidas. Las frecuencias esperadas fueron calculadas por ajuste a una distribución normal. P es probabilidad de exceder el valor crítico en las frecuencias observadas entre los diferentes intervalos de talla.

Intervalos mm	Hembras		Machos		P
	Fo	Fe	Fo	Fe	
5.1 - 10.0	0	1	0	2	
10.1 - 15.0	12	14	15	21	0.436
15.1 - 20.0	100	88	133	109	0.969 * * *
20.1 - 25.0	263	267	257	285	0.207
25.1 - 30.0	350	401	362	372	0.347
30.1 - 35.0	362	296	292	256	0.833 * * *
35.1 - 40.0	104	108	85	86	0.52
40.1 - 45.0	5	19	3	14	0.503
45.1 - 50.0	0	2	3	2	
Total	1196	1196	1147	1147	
X ²	36.648 S		27.7353		

TABLA VI.

Algunas características de los estados de maduración sexual determinados en cortes histológicos de secciones gonadales en hembras de *Tivela mactroides*.

Estado	Lumen y contenido folicular	Tejido conectivo interfolicular.	Pared y diámetro folicular aproximado
I Indeterminado	Lumen escaso, puede contener células foliculares y algunas ovogonias con núcleos semicoloreados.	Ausente o escaso	Pared folicular colapsada, con células germinales en crecimiento; diámetro entre 130 a 250 micras.
II Maduración avanzada	Lumen mayor que en I, no totalmente lleno de ovocitos pedunculados y pequeños con núcleos vesiculosos.	Escaso	Pared folicular expandida con ovocitos en crecimiento; diámetro entre 300 y 700 micras.
III Maduración total	Lumen amplio, casi totalmente lleno de ovocitos maduros que alcanzan 90 micras de longitud, algunos pedunculados.	Escaso pero menor que en II.	Pared expandida muy desarrollada con células en crecimiento; diámetro oscila entre 500 a 1190 micras.
IV Desove parcial	Lumen amplio, no totalmente lleno de ovocitos maduros, algunos pequeños en reabsorción y otros pequeños en crecimiento.	Mayor que en el estado anterior.	Pared delgada con síntomas de contracción, pocos ovocitos en crecimiento; diámetro igual que en III.
V Desove total y degeneración.	Lumen variable, con restos celulares y pocos ovocitos en crecimiento, algunos maduros en reabsorción.	Igual que en IV, pero tiende a aumentar al avanzar la desaparición de algunos folículos.	Pared muy delgada, con escasas células en crecimiento y en algunos tiende a fragmentarse; diámetro del grado de degeneración.

TABLA VII.

Algunas características de los estados de maduración sexual determinados en cortes histológicos de secciones gonadales en machos de *Tivela mactroides*.

Estado	Lumen y contenido folicular	Tejido conectivo interfolicular	Pared y diámetro folicular aproximado/
I Indeterminado	Lumen escaso o colapsado, vacío o con algunas células al comenzar la maduración.	Abundante	Pared folicular contraída con algunas células en crecimiento, diámetro folicular entre 130 y 250 micras.
II Maduración avanzada	Lumen amplio con gran cantidad de células no maduras (espermatoцитos) y pocas espermatidas y espermatozoides; en el centro.	Abundante pero menor que en el estado anterior.	Pared con muchas células en desarrollo, epitelio en crecimiento; diámetro entre 450 y 800 micras.
III Maduración total	Lumen amplio lleno de espermatidas y espermatoцитos cerca de la pared, los espermas dispuestos en el centro.	Abundante, igual que en II.	Pared y epitelio germinal en máximo desarrollo con células en maduración, diámetro como en II.
IV Desove parcial	Lumen amplio con muchos espermatozoides en el centro, algunas veces con restos celulares.	Abundante, igual que en III.	Pared ligeramente contraída, epitelio menos desarrollado que en III; diámetro entre 435.2 y 816 micras.
V Desove total y degeneración.	Lumen semivacío, con espermatozoides en reabsorción y restos celulares.	Aumenta al avanzar la degeneración	Pared delgada con pocas células en crecimiento; en algunos casos tiende a fragmentarse. Diámetro entre 200 y 711 micras.

TABLA VIII.

Estados histológicos de desarrollo gonadal en *Tivela mactroides* determinados en las muestras mensuales colectadas en Playa Guiria durante 1974 y 1975.

- I = Indeterminado
- II = Maduración avanzada
- III = Maduración total
- IV = Desove parcial
- V = Desove total y degeneración

Meses	Estados en Hembras					Estados en Machos					Total Examinados
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	
Julio - 74			2		2		1				5
Agosto - 74			5	1		1	3	1	1		12
Septiembre - 74			1	4	1		2	3	3		14
Octubre - 74		1		3			3	2	1		10
Noviembre - 74		2	1	3	1		3	6	2		18
Diciembre - 74		1	1	4			1	1			8
Enero - 75		1	1	2	2		1	1	1	2	10
Febrero - 75				2	2		1	2	5	1	13
Marzo - 75		1		3	2		1	2	3		12
Total		6	11	22	10	1	15	18	16	3	102

edulis y algunas ostras (Loosanoff, 1937), lo que causa una pérdida de la sexualidad de las especies en los períodos en que los tejidos interfoliculares comienzan a acumular reservas.

Boyden (1971), estudiando en forma comparativa la reproducción de *Cardium edule* y *C. glaucum* por examen microscópico de frotis gonadal, señala un número muy alto de especímenes indeterminados (30%). Posteriormente Kingston (1974) trabajando en las mismas especies pero con examen de cortes histológicos no encontró ejemplares indeterminados.

La proporción de sexos observada en conjunto en *Tivela mactroides* no difiere significativamente, pero las frecuencias esperadas no se ajustan a una distribución normal. Es notorio que en los intervalos de talles superiores halla más abundancia de hembras pero no en las talles juveniles donde al parecer los machos no pare-

cen dominar significativamente, podríamos explicar estas variaciones debito a errores de muestreo o a posibles distribuciones diferenciales causadas por factores no determinados. Otra explicación podría basarse en un cambio de sexo (inversión sexual) de machos juveniles a hembras adultas, esto parece lógico pero no se pudo demostrar, aunque se detectaron algunos ejemplares juveniles ambisexuales, una tercera hipótesis sería que hubiera una mortalidad de machos jóvenes mayor que la de hembras, lo que causaría el aumento de estas. Esta última suposición ha sido demostrada en algunas especies (*Donax vitatus*, *Cardium edule* y *Mytilus edulis*), en donde las hembras tienden a ser más numerosas al aumentar la edad de la población (Pelsenner, 1926).

Coe (1943) que es el autor que más se dedicó al estudio de la sexualidad en moluscos, basado en estudios realizados en *Tive-*

la *stultorum* de zonas templadas conceptuó este género como un hermafrodita funcional, con maduración simultánea de gametos de diferentes sexos en un mismo individuo; esta suposición generalizada queda descartada de plano para *Tivela mactroides* y aún en el supuesto de que las áreas foliculares indeterminadas representaran potencialmente gónadas de sexo opuesto al que se determinó en los cortes histológicos, más esta posibilidad aunque pudiera contar con el apoyo de los resultados obtenidos sobre proporción de sexos no pudo comprobarse con evidencias directas en cortes histológicos. El ciclo reproductivo de los bivalvos según Boyden (1971) ocurre por un cambio progresivo desde una condición donde la gónada está indiferenciada pasando por un proceso de diferenciación de los gametos hasta la liberación de los mismos, parcial o totalmente, volviendo a los estados iniciales de desarrollo. En lamelibranchios, estos estados han sido muy estudiados y no existe mucha concordancia en la aplicación y separación de las fases en los moluscos estudiados. En *Tivela mactroides* la maduración sexual se estudió considerando una escala de madurez de 5 grados. 4 correspondientes a adultos y 1 a juveniles pero presente en áreas foliculares de adultos. El análisis de los cortes histológicos de la gónada de *Tivela mactroides* reveló también un aumento de los estados de desove (IV y V) entre Enero y Marzo de 1975 (Tab. VIII) que es el período en que la temperatura y la salinidad alcanzaron los valores más bajos. No creemos que la disponibilidad de alimentos sea limitante en Playa Gufría, ya que son áreas pesqueras de alta productividad. Es probable que ocurran ciclos gametogénicos de corta duración ya que los estados de regresión folicular no son muy determinantes. No es común encontrar folículos totalmente llenos de ovocitos como se ha señalado para *Crassostrea rhizophorae* y *Mytilus edulis*, especies tropicales. Debido a que el estado dominante es el desove parcial (IV) muchos ovocitos de la pared folicular que no pudieron madurar entran en estado de citólisis y reabsorción (V). El ejemplar hembra de menor talla con signos de evacuación parcial midió 11,1 mm lo que indica que la especie alcanza el 74,93% de su tamaño total después del primer desove. El hermafroditismo observado en *Tivela mactroides* en los estudios de frotis fue del 0,97% distribuidos predominantemente en los juveniles, y por observación de cortes se identificó un macho con un folículo degenerado con residuos de ovocitos, esto plantea un caso de protoginia inverso a la protandria de las ostras. Los estudios de cambios de sexo en bivalvos ha sido muy estudiado en ostras y se ha detectado un hermafroditismo que va desde el 0,35% en *Crassostrea gigas* hasta 3,9% en *C. rhizophorae* (Vélez, 1975). Lay-Salas (1966) reportó en *Eurhomalea ruja* ameja dioica de Chile un hermafroditismo de 1% en su mayoría constituida por ejemplares grandes con gametos de ambos sexos. Esto demuestra que el sexo en bivalvos es un fenómeno que debe estudiarse muy cuidadosamente.

Conclusiones

1. La especie adulta es dioica pero pueden hallarse casos aislados de hermafroditismo. La relación sexual total no difiere de la proporción 1:1.
2. Las frecuencias observadas por separado de hembras y machos difieren significativamente de las esperadas, por lo que se supone que existen diferencias de comportamiento ecológico entre los sexos.
3. El análisis de la distribución de sexos a diferentes intervalos de tallas revela que entre 10,1 – 25,0 mm existe una dominancia no significativa de los machos; entre 25,1 – 30,0 mm hay un equilibrio de la relación sexual y en

las tallas máximas 30,1 – 45,0 mm el número de hembras es significativamente superior.

4. La maduración gamética ocurrió aparentemente todo el año, con mayor intensidad desde Julio hasta Diciembre de 1974 y en Abril de 1975, sin embargo no existe un período donde cese totalmente la reproducción.
5. La observación de los cortes histológicos reveló que existe asincronía en la maduración sexual de los folículos de un mismo espécimen, y el desove ocurre todo el año por la repetición continua de ciclos gametogénicos.

Referencias Bibliográficas

- ANSELL, A. D. 1961. The development of the primary gonad in *Venus striatula* (da Costa). Proc. malac. Soc. Lond., 34 (5): 243-247.
- BOYDEN, C. R. 1971. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. J. mar. biol. Ass. U. K., 51: 605-622.
- CADDY, J. F. 1967. Maturation of gametes and spawning in *Macoma balthica* (L.). Can. J. Zool., 45 (6): 955-965.
- CARVAJAL, J. R. 1969. Fluctuación mensual de las larvas y crecimiento del mejillón *Perna perna* y las condiciones ambientales de la Ensenada de Guatapanare, Edo. Sucre, Venezuela. Boln Inst. oceanogr., Univ. Oriente, 8 (1/2): 13-20.
- COE, W. R. 1943. Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. O. Rev. Biol., 18: 154-164.
- & TURNER, H. J. 1938. Development of the gonads and gametes in the soft-shell clam (*Mya arenaria*). J. Morph., 62 (1): 91-111.
- KINGSTON, P. 1974. Some observations on the effects of temperature and salinity upon the growth of *Cardium edule* and *Cardium glaucum* in the laboratory. J. mar. biol. Ass. U.K., 54 (2): 309-317.
- LAY SALAS, J. 1966. Escala de madurez sexual de *Eurhomalea ruja* (Lamarck, 1818). Estudios oceanol., 2: 21-24.
- LOOSANOFF, V. L. 1937. Spermatogenesis in the hard-shell clam (*Venus mercenaria*, Linnaeus). Yale J. Biol. Med., 9 (5): 437-442.
- 1953. Reproductive cycle in *Cyprina islandica* Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 104: 146-155.
- NARCHI, W. 1972. Comparative study of the function morphology of *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) and *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia, Veneridae). Bull. mar. Sci., 22 (3): 643-670.
- PELSENNER, P. 1926. La proportion sur l'embryologie des gastropodes. Mém. Acad. r. Belg., Cl. Sci., 2(3): 1-167.
- STEPHENSON, A. 1934. The breeding of reef animals. Part II. Invertebrates other than corals. Rep. Gt Barrier Ref Comm., 3: 247-272.
- VELEZ, R.A. 1975. Estudio de la reproducción de la ostra de mangle, *Crassostrea rhizophorae*. Tesis de Grado. Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico.
- & MARTINEZ, R. 1967. Reproducción y desarrollo larval experimental del mejillón comestible de Venezuela, *Perna perna* (Linnaeus, 1758). Boln Inst. oceanogr., Univ. Oriente, 6 (2): 263-285.
- WARMKE, G. & ABBOTT, R. T. 1961. Caribbean seashells. Narberth, Livingston, 346p.
- YOLOYE, V. 1970. The sexual phases of the "West African bloody cockle" *Anadara senilis* (Linnaeus), (Mollusca: Bivalvia). Veliger, 17 (1): 70-72.