

AVANCES EN ESTUDIOS CROMOSÓMICOS DE MOLUSCOS ACUÁTICOS CHILENOS

PEDRO JARA-SEGUEL

Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Casilla 15-D, Temuco, Chile. Correo electrónico: pjara@uct.cl

RESUMEN

Este trabajo es una recopilación de antecedentes sobre los estudios cromosómicos realizados en moluscos acuáticos chilenos. Se entrega información para 25 especies pertenecientes a las clases Gastropoda y Bivalvia. Se incluyen todos los números cromosómicos conocidos y se documentan los datos de morfología cromosómica para cinco especies. Los complementos cromosómicos de las especies de gastrópodos y bivalvos analizados son principalmente diploides, aunque también ha sido descrita la existencia de poliploidía en taxa de ambas clases. Los antecedentes aquí entregados para especies, géneros y familias, podrían ser una referencia útil para futuros avances en estudios cromosómicos básicos y aplicados en moluscos acuáticos chilenos.

Palabras clave: Gastropoda, Bivalvia, Número cromosómico, Chile.

ABSTRACT

Advances in chromosome studies of Chilean aquatic mollusks. This work provides a compilation of chromosome studies carried out on Chilean aquatic mollusks. Information for 25 species belonging to Gastropoda and Bivalvia is shown. All known chromosome numbers are included and the chromosome morphology of five species is also given. The chromosome complement of the species of Gastropods and Bivalves analysed are mainly diploids, although the occurrence of polyploidy has been described in taxa of both class. The antecedents herein showed for species, genera and families, may be a useful reference for future basic and applied cytogenetic studies in Chilean aquatic mollusks.

Key words: Gastropoda, Bivalvia, Chromosome number, Chile.

INTRODUCCIÓN

La evaluación de la diversidad taxonómica del Phylum Mollusca, basada desde sus inicios en el análisis de caracteres morfológicos, no ha estado exenta de inconvenientes en la búsqueda de caracteres diagnósticos más precisos para la descripción y clasificación de especies. Es así que, desde hace aproximadamente cinco décadas, el examen morfológico ha debido complementarse necesariamente con distintos tipos de análisis genéticos, constituyendo en conjunto herramientas robustas para el estudio de relaciones entre especies (véase una revisión en Berger 1983). En ese contexto de análisis biosistemático, la citogenética ha sido una de las herramientas más utilizadas para la caracterización de especies, en sus inicios a través del conteo de números cromosómicos mitóticos o meióticos y en tiempos más recientes, analizando tanto la morfología de los cariotipos como la determinación de la localización cromosómica de secuencias específicas de ADN utilizadas como marcadores (cistrones ribosomales, genes de copia única, secuencias teloméricas, ADN satélite) (Nakamura 1986, Qiu *et al.* 2001, Martínez *et al.* 2001, Gallardo-Escárate *et al.* 2005).

A nivel mundial, son abundantes las revisiones que han discutido aspectos citogenéticos de moluscos, principalmente para especies de bivalvos y gastrópodos (Burch y Huber 1966; Menzel

1968; Patterson 1969; Patterson y Burch 1978; Ahmed 1973, 1976; Murray 1975; Nakamura 1985, 1986; Thiriote-Quévieux *et al.* 1988; Thiriote-Quévieux 1994, 2002, 2003; Stadler *et al.* 1996; Méndez *et al.* 2001; Martínez *et al.* 2001). En esas revisiones, se han documentado los avances logrados en términos de representación taxonómica y cobertura geográfica, se ha discutido el aporte y los niveles de resolución de las distintas técnicas citogenéticas utilizadas y se han entregado antecedentes sobre números cromosómicos y estructura de cariotipos para especies de diferentes clases. Esos trabajos, dado el buen nivel de detalle de la información entregada, han sido utilizados como referencia en numerosos estudios citogenéticos de moluscos de diferentes partes del mundo. Sin embargo, para especies del cono sur de Sudamérica aún existen grandes vacíos, ya que sólo se dispone de datos publicados para un total de nueve especies (Thiriote-Quévieux 2002, 2003, Jara-Seguel *et al.* 2000, Jara-Seguel *et al.* 2005), lo cual no se condice con la alta diversidad taxonómica descrita para aquellas zonas geográficas australes (Valdovinos *et al.* 2003).

En Chile, los estudios cromosómicos en moluscos son escasos y el estado del conocimiento de aspectos citogenéticos ha sido discutido en encuentros nacionales e internacionales relacionados con las ciencias del mar y la limnología (von Brand 2002, Jara-Seguel 2006). Como conclusión de esos debates, se ha enfatizado en la necesidad de generar mayor cantidad de información citogenética para moluscos acuáticos chilenos, dada su utilidad en estudios de taxonomía y evolución, así como por su potencial aplicación en programas biotecnológicos orientados a la manipulación cromosómica (von Brand *et al.* 2005). Considerando esas necesidades y sus potenciales aplicaciones, el objetivo de la presente comunicación es proporcionar antecedentes sobre los estudios cromosómicos hasta ahora realizados en moluscos acuáticos chilenos, recopilando por primera vez toda la información conocida que, en la mayor parte de las especies, consiste en la descripción de números cromosómicos somáticos y en una menor parte de ellas, en descripciones de la morfología de los cariotipos.

METODOLOGÍA

Los datos cromosómicos fueron recopilados de literatura personal y desde diferentes bases de información electrónica (www.sochigen.cl, www.scielo.cl). El listado confeccionado incluye todos los números cromosómicos documentados hasta ahora para gastrópodos y bivalvos chilenos. Los taxa son listados por clase, familia, especie y/o subespecie. El tratamiento taxonómico utilizado es aquel presentado por los mismos autores en sus trabajos. En todos los casos se consideran números cromosómicos somáticos ($2n$) de acuerdo a los datos mostrados en los trabajos originales. Sólo en dos casos existe corroboración a través del conteo del número cromosómico haploide en células meióticas. De igual forma, para algunas especies se señala el tipo de tejido desde el que fueron obtenidos los cromosomas.

RESULTADOS

Se recopilaron datos de números cromosómicos para 23 especies de moluscos marinos (11 gastrópodos y 12 bivalvos) y dos especies de bivalvos dulceacuícolas (Cuadros 1 y 2). Para una especie de gastrópodo y cuatro de bivalvos se incluyen datos sobre morfología cromosómica. Solamente tres especies de bivalvos han sido re-estudiadas (*Argopecten purpuratus*, *Choromytilus chorus* y *Diplodon chilensis*) y sólo para *A. purpuratus* se cuenta también con técnicas de bandeado cromosómico (actinomicina D, Ag-NOR).

Las especies de gastrópodos de las familias Discodorididae y Facelinidae presentan un número cromosómico $2n = 30$, mientras que las especies de Fissurellidae y Naticidae tienen un número $2n = 32$. Las especies de la familia Calyptraeidae, muestran números somáticos altos, desde *ca.* 54 hasta 150-160 cromosomas, que sugieren ser casos de poliploidía. El único cariotipo analizado corresponde al del nudibranquio *Phidiana inca*, el que está constituido por cromosomas metacéntricos, submetacéntricos

y telocéntricos.

En el caso de los bivalvos, las especies representantes de las familias Mesodesmatidae, Mytilidae, Ostreidae, Pectinidae, Pharidae, Semelidae, Veneridae e Hyriidae, muestran números diploides que fluctúan entre 20 y 38 cromosomas. El orden Veneroida es el más representado a nivel de familia (cuatro familias marinas y una dulceacuícola) y el número cromosómico $2n = 38$ es común para especies de cuatro géneros incluidos en el listado (*Mesodesma*, *Ensis*, *Semele*, *Venus*). El segundo orden más representado es Mytiloida, con una familia y cuatro géneros (*Mytilus*, *Choromytilus*, *Semimytilus*, *Perumytilus*), cuyos números cromosómicos son $2n = 28, 30$ y 34 , según la especie. El número $2n = 28$ es el más representado y está presente en especies de cuatro géneros.

Sólo para cinco especies de bivalvos presentadas en el listado se ha analizado la morfología del cariotipo. En cuatro de ellas se ha descrito la presencia de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos, y sólo en el caso de *Argopecten purpuratus* se ha descrito un cariotipo que incluye cromosomas metacéntricos y subtelocéntricos.

La diploidía es uno de los caracteres citogenéticos más conservados en especies de la clase bivalvia. Sin embargo, se han descrito casos excepcionales tales como la poliploidía natural observada en especímenes de *Argopecten purpuratus* ($3n = 48$) y en el esférico *Musculium argentinum* ($2n = \text{ca. } 130$).

DISCUSIÓN

Las 25 especies de moluscos aquí listadas, representan una proporción menor de la diversidad acuática descrita para Chile (ver Letelier *et al.* 2003). De tal forma, los datos sobre números cromosómicos y estructura de cariotipos hasta ahora conocidos para moluscos chilenos, aún no son concluyentes para realizar interpretaciones citotaxonómicas o citoevolutivas, ya que 12 de los 17 géneros listados han sido analizados por primera vez y 10 de ellos están representados aquí por una sola especie. No obstante, algunas relaciones citogenéticas pueden ser esbozadas considerando las fuentes bibliográficas y los datos cromosómicos mostrados en los Cuadros 1 y 2, además de los antecedentes aportados por Thiriot-Quévroux (2002, 2003) para algunas familias de bivalvos y gastrópodos de distintas regiones del mundo.

Respecto de especies de la clase Gastropoda, el número cromosómico $2n = 32$ del género *Fissurella* (Fissurellidae) es compartido por las cinco especies analizadas. Ese número cromosómico $2n = 32$ está presente también en cinco especies asiáticas del género *Haliotis* (Haliotidae), dentro del cual se han descrito además los números $2n = 28$ y 36 que se reparten entre otras tres especies. En general, los arqueogastrópodos hasta ahora estudiados (familias Fissurellidae, Haliotidae, Trochidae y Phasianellidae), presentan números cromosómicos variables que fluctúan entre $2n = 16$ y $2n = 36$. En el caso de los mesogastrópodos, *Crepidula* muestra números somáticos altos y variables (*ca.* 54 y 150-160) los que, si bien son poliploides, no coinciden con el $n = 17$ descrito previamente para su género hermano *Calyptraea*. Posiblemente, *Crepidula coquimbensis* es triploide ($3n = 54$) con un número básico $n = 18$ cercano al de *Calyptraea*. No obstante, es necesario realizar conteos cromosómicos adicionales más precisos para el género *Crepidula*. En el caso del género *Sinum*, su número cromosómico $2n = 32$ está presente también en otros géneros hermanos, aunque el número más frecuente descrito dentro de la familia es $2n = 34$. Los nudibranchios *Anisodoris* y *Phidiana*, comparten un número cromosómico $2n = 30$ y su valor $n = 15$ está dentro del rango de números haploides $n = 12, 13$ y 16 descritos para especies de cinco familias del hemisferio norte.

En la clase Bivalvia, las familias más estudiadas son Mytilidae, Ostreidae y Pectinidae. En Mytilidae, el número cromosómico $2n = 28$ de las especies de *Mytilus* es un carácter común entre taxa de distribución disjunta a lo largo de las costas mediterráneas de Europa y costa del Pacífico de Norte América y Sudamérica. De igual forma, ese número cromosómico $2n = 28$ es compartido con algunas especies de los géneros hermanos *Brachidontes*, *Perna* y *Septifer*, los que también presentan una amplia distribución geográfica a nivel mundial. De acuerdo con esos antecedentes citogeográficos, es

CUADRO 1. Números cromosómicos de gastrópodos marinos chilenos.
Tejido: Branquial (b), huevos en segmentación (h); m = metacéntrico, sm = submetacéntrico,
t = telocéntrico

Taxón	2n	Cariotipo	Tejido	Referencias
Calyptraeidae				
<i>Crepidula coquimbensis</i>	54		b	Contreras <i>et al.</i> (1998)
<i>C. dilatata</i>	150-160		b	Contreras <i>et al.</i> (1998)
<i>C. fecunda</i>	150-160		b	Contreras <i>et al.</i> (1998)
Discodorididae				
<i>Anisodoris rudberghi</i>	30		h	Godoy (1998)
Facelinidae				
<i>Phidiana inca</i>	30	9m, 1sm, 5t	h	Godoy <i>et al.</i> (1997)
Fissurellidae				
<i>Fissurella maxima</i>	32		h	Amar (2003)
<i>F. cumingi</i>	32		h	Amar (2003)
<i>F. latimarginata</i>	32		h	Amar (2003)
<i>F. crassa</i>	32			Pinochet <i>et al.</i> (2006)
<i>F. limbata</i>	32			Pinochet <i>et al.</i> (2006)
Naticidae				
<i>Sinum cymba</i>	32		h	De la Barra <i>et al.</i> (1999)

posible sugerir que el número $2n = 28$ podría constituir un carácter ancestral para la familia Mytilidae (presente en cuatro géneros), en la que han sido descritos también los números $2n = 24, 26, 30, 32$ y 34 (tal vez caracteres derivados), que se reparten en otros nueve géneros y dentro de ellos las especies del Pacífico sur *Choromytilus chorus*, *Perumytilus purpuratus* y *Semimytilus algosus*. Dentro de la familia Ostreidae, el número cromosómico $2n = 20$ del género *Tiostrea* es similar al descrito para otros tres géneros hermanos (*Ostrea*, *Crassostrea*, *Saccostrea*), por lo que tiene validez como carácter diagnóstico propio de esa familia cosmopolita. En el caso de Pectinidae, el número $2n = 32$ del género *Argopecten* es común para sus dos especies hasta ahora estudiadas (*A. purpuratus* y *A. irradians*) y su $n = 16$ es compartido también con una población triploide de *A. purpuratus* ($3n = 48$). Dentro de esa familia, existen otros siete géneros analizados (*Aequipecten*, *Chlamys*, *Euvola*, *Nodipecten*, *Pecten*, *Placopecten*, *Adamussium*) y en general los números diploides fluctúan entre 26 y 38 cromosomas.

Respecto de los bivalvos dulceacuícolas, uno de los casos más relevantes es la poliploidía descrita para especies de la familia cosmopolita Sphaeriidae. Dentro de esa familia, *Musculium argentinum*, que habita en Chile y Argentina, presenta un número cromosómico $2n = ca. 130$, el cual es distinto del $2n = ca. 247$ descrito para *M. securis* del hemisferio norte (Jara-Seguel *et al.* 2005).

CUADRO 2. Números cromosómicos de bivalvos marinos y dulceacuícolas chilenos.
 Tejido: Huevos en segmentación (h), juveniles extramarsupiales (j), gónada (g); m = metacéntrico,
 sm = submetacéntrico, st = subtelocéntrico. AMD = Bandas actinomicina D.

Taxón	2n (n)	Cariotipo	Tejido	Referencias
Especies marinas				
Mesodesmatidae				
<i>Mesodesma donacium</i>	38		h	Amar (2001)
Mytilidae				
<i>Choromytilus chorus</i>	30	10m, 5sm	h	Palma-Rojas (1980) Palma-Rojas <i>et al.</i> (1997)
<i>Mytilus chilensis</i>	28		h	Guerra <i>et al.</i> (1999)
<i>Mytilus edulis chilensis</i>	28		h	Guerra <i>et al.</i> (1999)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	28 (14)		h (g)	Palma-Rojas <i>et al.</i> (2004) Alvarez-Sarret <i>et al.</i>
<i>Perumytilus purpuratus</i>	34			(1991)
<i>Semimytilus algosus</i>	30			Goldstein <i>et al.</i> (2006)
Ostreidae				
<i>Tiostrea chilensis</i>	20	Ag - NOR 7m, 3sm	h h	Ladrón de Guevara <i>et al.</i> (1994) Ladrón de Guevara <i>et al.</i> (1996)
Pectinidae				
<i>Argopecten purpuratus</i>	32 48	2m, 14st Triploide Ag-NOR, AMD	h	Von Brand <i>et al.</i> (1990) Alvarez y Lozada (1992) Gajardo <i>et al.</i> (2002)
Pharidae				
<i>Ensis macha</i>	38		h	Araya-Jaime <i>et al.</i> (2006)
Semelidae				
<i>Semele solida</i>	36 - 38		b	Guerra y Campos (1991)
Veneridae				
<i>Venus antiqua</i>	38 (19)		h (g)	Guerra <i>et al.</i> (1999)
Especies dulceacuícolas				
Hyriidae				
<i>Diplodon chilensis</i>	34	8m, 1m-sm, 8sm	h	Jara -Seguel <i>et al.</i> (2000) Peredo <i>et al.</i> (2003)
Sphaeriidae				
<i>Musculium argentinum</i>	ca. 130	Poliploide	j	Jara-Seguel <i>et al.</i> (2005)

Esa alta poliploidía es compartida también con otros géneros de Sphaeriidae (*Sphaerium*, *Pisidium*) cuyos números $2n$ fluctúan entre 152 y 209 cromosomas. No obstante, a pesar de esa alta variación, un número cromosómico $n = 19$ ha sido sugerido como el número básico más probable para la familia Sphaeriidae, carácter que la relaciona estrechamente con otras familias del orden Veneroidea cuyo número más frecuente y tal vez ancestral es $2n = 38$ (Lee 1999). En el caso de la familia Hyriidae, *Diplodon chilensis* es la única especie del género *Diplodon* presente en Chile. El número cromosómico y la estructura del cariotipo de *D. chilensis* son los únicos datos disponibles para el género, por lo que aún no es posible analizar relaciones citogenéticas con sus especies hermanas, que serían aproximadamente 30 y todas exclusivas de Sudamérica (E. Parada, com. pers.).

En conclusión, la existencia de datos cromosómicos sólo para 25 especies de moluscos chilenos, deja en evidencia que aún hay mucho por investigar en términos de representación taxonómica. En el futuro, es necesario enfatizar no sólo en el conocimiento de números cromosómicos somáticos y haploides, sino también en la determinación de morfologías cromosómicas, para así interpretar y entender en mejor forma las variaciones numéricas y estructurales observadas en el cariotipo de cada género o familia. Todos los análisis que estén basados en la estructura del cariotipo estándar, podrían ser complementados también con la aplicación de técnicas avanzadas de citogenética molecular (i. e., técnicas de bandedo, hibridación *in situ* fluorescente, estimación del valor C), lo cual sería de gran ayuda para elucidar relaciones citotaxonómicas y citoevolutivas más consistentes dentro de las distintas clases de moluscos chilenos, tal como lo describe Thiriot-Quiévreux (2002, 2003) en sus revisiones que incluyen una alta diversidad de bivalvos y gastrópodos distribuidos en distintas zonas geográficas a nivel mundial.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Claudio Palma-Rojas y a Esperanza Parada por la lectura del manuscrito. A Elisabeth von Brand, por el envío de literatura referente a estudios citogenéticos en moluscos marinos. Base de datos generada durante la ejecución del proyecto DGIUCT 2005-4-02.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMED, M.
1973 Cytogenetics of oysters. *Cytologia* 38: 337-346.
- AHMED, M.
1976 Chromosome cytology of marine pelecypod molluscs. *Journal of Science (Karachi)* 4: 77-94.
- ALVAREZ-SARRET, E., LOZADA, E. y AHUMADA, G.
1991 Cariotipo de *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819) (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae). *Investigaciones Pesqueras* 36: 85-88.
- ALVAREZ, S. y LOZADA, L.
1992 Spontaneous triploidy in Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) (Bivalvia, Pectinidae). *Investigaciones Pesqueras* 37: 119-126.
- AMAR, G.
2001 Cariotipo cuantitativo de *Mesodesma donacium* (Bivalvia: Mesodesmatidae). Tesis de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 55 p.
- AMAR, G.
2003 Comparación cariotípica de tres especies de fisurélidos. Tesis de Magister en Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 49 p.

- ARAYA-JAIME, C., PALMA-ROJAS, C., GALLARDO, C. y VON BRAND, E.
2006 El cariotipo de *Ensis macha* Molina, 1782. En: XXVI Congreso de Ciencias del Mar. Iquique, Chile, p. 143.
- BERGER, E.
1983 Population genetics of marine Gastropods and Bivalves. En: W. Russel-Hunter (ed.). The Mollusca, Ecology. Academic Press, Sao Paulo, p. 563-595.
- BURCH, J. y HUBER, J.
1966 Polyploidy in molluscs. *Malacologia* 5: 41-43.
- CONTRERAS, P., PALMA-ROJAS, C. y WINKLER, F.
1998 Citogenética de tres especies del género *Crepidula* (Mollusca: Calyptraeidae). En: XXXI Reunión Anual Sociedad de Genética de Chile. La Serena, p. 85.
- DE LA BARRA, C., VON BRAND, E. y RIQUELME, R.
1999 Cariotipo tentativo de *Sinum cymba* (Mollusca: Mesogastropoda). En: IV Congreso Latinoamericano de Malacología y III Encuentro Nacional de Investigadores en Malacología de Chile, Coquimbo, p. 78.
- GAJARDO, G., PARRAGUEZ, M. y COLIHEUQUE, N.
2002 Karyotypic analysis and banding pattern of *Argopecten purpuratus*. *Journal of Shellfish Research* 21(2): 585-590.
- GALLARDO-ESCÁRATE, C., ÁLVAREZ-BORREGO, J., DEL RÍO-PORTILLA, M., CROSS, I., MERLO, A. y REBORDINOS, L.
2005 Fluorescence in situ hybridization of rDNA, telomeric (TTAGGC)_n and (GATA)_n repeats in the red abalone *Haliotis rufescens* (Archaeogastropoda: Haliotidae). *Hereditas* 142: 73-79.
- GODOY, M., VON BRAND, E. y PALMA-ROJAS, C.
1997 Karyotype of the Nudibranch *Phidiana inca* (Mollusca: Opisthobranchia). *The Veliger* 40(1): 43-46.
- GODOY, M.
1998 Comparación cariotípica de los nudibranquios *Phidiana lottini* y *Anisodoris rudberghi*. Tesis para optar al título de Biólogo Marino, Universidad Católica del Norte. 47 p.
- GOLDSTEIN, J., GALLARDO-ESCÁRATE, C., PALMA-ROJAS, C. y VON BRAND, E.
2006 Cariotipo cuantitativo y tamaño genómico en *Semimytilus algosus* Gould, 1850. En: XXXIX Reunión Anual Sociedad de Genética de Chile, Viña del Mar, p. 20.
- GUERRA, R. y CAMPOS, B.
1991 Caracterización del número cromosómico de *Semele solida* (Mollusca: Bivalvia). En: IV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, COLACMAR, p. 138.
- GUERRA, R., RAMÍREZ, M. y WINKLER, F.
1999 Caracterización cromosómica de *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) y *Mytilus edulis chilensis* (Soot-Ryen 1955) (Mollusca: Bivalvia). En: XIX Congreso de Ciencias del Mar, Antofagasta, p. 120.
- GUERRA, R., MELLIBOSKY, D., RAMÍREZ, M. y WINKLER, F.
1999 Caracterización cariológica en *Venus antiqua* (Mollusca: Bivalvia). En: IV Congreso Latinoamericano de Malacología y III Encuentro Nacional de Investigadores en Malacología de Chile, Coquimbo, p. 80.
- JARA-SEGUEL P., PEREDO, S., PARADA, E., PALMA-ROJAS, C. y LARA, G.
2000 Quantitative Karyotype of *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae). *Gayana* 64(2): 189-193.
- JARA-SEGUEL, P., PEREDO, S. y PARADA, E.
2005 Registro de poliploidía en la almeja dulceacuícola *Musculium argentinum* (D'Orbigny, 1835) (Bivalvia: Sphaeriidae). *Gayana* 69(1): 35-39.
- JARA-SEGUEL, P., PEREDO, S., PARADA, E., PALMA-ROJAS, C. y AMAR, G.
2006 Poliploidía y espermatogénesis en la almeja dulceacuícola *Musculium argentinum* D'Orbigny (Sphaeriidae). *Biological Research* 39: 171.
- JARA-SEGUEL, P.
2006 Citogenética y su aplicación en taxonomía: Experiencias en bivalvos dulceacuícolas chilenos. Simposio herramientas de la taxonomía aplicadas a los estudios limnológicos. En: III Congreso Sociedad de Limnología de Chile y XV Taller Comité de Limnología de Chile, Punta Arenas, p. 14.
- LADRÓN DE GUEVARA, B., PALMA-ROJAS, C. y WINKLER, F.

- 1994 Karyotype description and the position of the nucleolar organizer region (NOR) in the Chilean oyster *Tiostrea chilensis* (Philippi). Chanley and Dinamani, p. 399-405. In: A. Beaumont (ed.), Genetic and Evolution of Aquatic Organisms, Chapman & Hall, London.
- LADRÓN DE GUEVARA, B., WINKLER, F., RODRÍGUEZ-ROMERO, F. y PALMA-ROJAS, C.
1996 Comparative karyology of four American oyster species. *The Veliger* 39(3): 260-266.
- LEE, T.
1999 Polyploidy and meiosis in the freshwater clam *Sphaerium striatinum* (Lamarck) and chromosome numbers in the Sphaeriidae (Bivalvia, Veneroidea). *Cytologia* 64: 247-252.
- LETELIER, S., VEGA, M., RAMOS, A. y CARREÑO, E.
2003 Base de datos del Museo de Historia Natural: Moluscos de Chile. *Revista de Biología Tropical* 51(3): 33-50.
- MARTÍNEZ, A., GONZÁLEZ-TIZÓN, A. y MARINÑAS, L.
2001 Bandas cromosómicas en moluscos bivalvos. En: Méndez-Felpeto (ed.). Los moluscos bivalvos: Aspectos citogenéticos, moleculares y aplicados. Universidad de La Coruña, Xaneiro, p. 49-76.
- MÉNDEZ, J., INSUA, A. y LÓPEZ-PIÑÓN, J.
2001 Caracterización citogenética en moluscos bivalvos. En: Méndez-Felpeto (ed.). Los moluscos bivalvos: Aspectos citogenéticos, moleculares y aplicados. Universidad de La Coruña, Xaneiro, p. 15-48.
- MENZEL, R.
1968 Chromosome number in nine families of marine pelecypod molluscs. *The Nautilus*, 82(2): 45-50.
- MURRAY, J.
1975 **The genetics of the Mollusca.** En: R. King (ed.). *Handbook of Genetics*, Plenum, New York, p. 3-31.
- NAKAMURA, H.
1985 A review of molluscan cytogenetic information based on the CISMOCH-Computerized Index System for Molluscan Chromosomes. *Bivalvia, Polyplacophora and Cephalopoda. Venus* 44: 193-225.
- NAKAMURA, H.
1986 Chromosomes of Archaeogastropoda (Mollusca: Prosobranchia), with some remarks on their taxonomy and phylogeny. *Publication Seto Marine Biology Laboratory* 31:191-267.
- PALMA-ROJAS, C.
1980 El cariotipo de *Choromytilus chorus*. *Archivos de Biología y Medicina Experimental* 13(1): 142.
- PALMA-ROJAS, C., VON BRAND, E. y GUERRA, R.
1997 Quantitative karyotype of *Choromytilus chorus* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae). *The Veliger* 40(3): 259-262.
- PALMA-ROJAS, C., AMAR, G., ARAYA, J., LÉPEZ E., TARIFEÑO, I. y VON BRAND, E.
2004 El cariotipo de *Mytilus* sp. En: XXXVII Reunión Anual Sociedad de Genética de Chile, Viña del Mar, p. 99.
- PATTERSON, C.
1969 Chromosomes of molluscs. En: Proceedings of the 2nd Symposium of Mollusca, Ernakulam, Cochin – India, Marine Biological Association. Bangalore – India, p. 635-686.
- PATTERSON, C. y BURCH, J.
1978 Chromosomes of pulmonate mollusks. En: V. Fretter & J. Peaje (eds.). *Pulmonates: Systematics, Evolution and Ecology*. Academic Press, New York, p. 171-217.
- PEREDO S., JARA-SEGUEL, P., PARADA, E. y PALMA-ROJAS, C.
2003 Comparative Karyology of Lentic and Lotic Population of *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae). *The Veliger* 46(4): 314-319.
- PINOCHET, C., CAPETILLO, J. y NORTHLAND, I.
2006 Aporte citogenético y morfométrico a la taxonomía del género *Fissurella* de Antofagasta. *Biological Research* 39: 183.
- QIU, A., SHI, A. y KOMARU, A.
2001 Yellow and brown shell color morphs of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) from Sichuan Province, China, are triploids and tetraploids. *Journal of Shellfish Research* 20(1): 323-328.
- STADLER, T., LOEW, M. y STREIT, B.
1996 Genetics and mating systems of polyploidy freshwater hermaphrodite snails. *Malacological Review* 6: 121-127.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C., SOYER, J., BOUVY, M. y ALLEN, J.

- 1988 Chromosomes of some subantarctic brooding bivalve species. *The Veliger* 30: 248-256.
THIRIOT-QUIÉVREUX, C.
- 1994 Chromosomal genetics. En: A. Beaumont (ed.). *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*. Chapman & Hall, London, p. 369-388.
THIRIOT-QUIÉVREUX, C.
- 2002 Review of the literature on bivalve cytogenetics in the last ten years. *Cahiers de Biologie Marine* 43:17–26.
THIRIOT-QUIÉVREUX, C.
- 2003 Advances in chromosomal studies of gastropod mollusks. *Journal of Molluscan Studies* 69: 187-202.
VALDOVINOS, C., NAVARRETE, S. y MARQUET, P.
- 2003 Mollusks species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography* 26: 139-144.
- VON BRAND, E., BELLOLIO, G. y LOHRMANN, K.
- 1990 Chromosome number of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus*. *Tohoku Journal Research* 0: 91-95.
VON BRAND, E.
- 2002 Genetics of marine mollusks in Chile: An overview. En: *International workshop on restoration of benthic invertebrate populations: Genetics, diseases and ecology*. Coquimbo, Chile, p. 77.
- VON BRAND, E., MERINO, G., PALMA-ROJAS, C., GALLARDO-ESCÁRATE, C., URIBE, E.,
LOHRMANN, K., DUPRÉ, E., AMAR, G. y GUIBADO, C.
- 2005 Biotecnología de manipulación cromosómica aplicada al cultivo de ostión del norte *Argopecten purpuratus*. Monografía de proyectos FONDEF D02I1095 – D98I1044. 10 p.

Manuscrito recibido: 11.05.07; aceptado: 04.07.07.