Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis de Posgrado

Biología reproductiva y crecimiento del caracol Zidona dufresnei (Donovan, 1823) Caenogastrópoda, Volutidae de la Provincia de Buenos Aires, Argentina

Giménez, Juliana

2003

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Giménez, Juliana. (2003). Biología reproductiva y crecimiento del caracol Zidona dufresnei (Donovan, 1823) Caenogastrópoda, Volutidae de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3668_Gimenez.pdf

Cita tipo Chicago:
Giménez, Juliana. "Biología reproductiva y crecimiento del caracol Zidona dufresnei (Donovan, 1823) Caenogastrópoda, Volutidae de la Provincia de Buenos Aires, Argentina". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2003.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3668_Gimenez.pdf

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Biología reproductiva y crecimiento del caracol *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) Caenogastropoda, Volutidae de la Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Tesis Doctoral

Juliana Giménez

Director: Dr. Pablo E. Penchaszadeh

3668

2003

Resumen:

El desarrollo gonadal de *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Caenogastropoda: Volutidae) fue estudiado durante dos años consecutivos, a través del estudio histológico de las gónadas. En una población muestreada mensualmente en el área de Mar del Plata. El índice gonadosomático fue estimado para los machos y la talla oocitaria fue utilizada como un estimativo del desarrollo gonodal en las hembras. La estación reproductiva en lo que se refiere a evacuación de gametos, para esta especie en esta localidad, se extiende desde octubre a marzo. Un sincronismo en la evacuación de gametos fue evidente para ambos sexos. La estación reproductiva esta ligada a los cambios de temperatura.

La producción de gametas es continua durante todo el año. Se describió en detalle a través de la utilización de microscopia electrónica de transmisión, los diferentes estadios de la espermatogénesis y se realizo una descripción de la morfología del espermatozoide.

La talla de primera maduración sexual fue estudiada, a través del análisis de tejido gonadal por cortes histológicos, junto al estudio de caracteres sexuales secundarios, como largo de pene, índice de la glándula de la cápsula. Siendo la talla mínima de madurez sexual en las hembras 12,8 cm y en machos 12,0 cm; la talla en la cual el 50% de la población adquiere la madurez sexual fue de 15,7 cm para las hembras y 15,0 cm para los machos.

El crecimiento fue determinado a través de la utilización de isótopos radiactivos, con lo cual se determino la periodicidad de las marcas detectadas por rayos x. Dando un modelo de crecimiento de Gompertz que ajusta mejor a los datos. Siendo el crecimiento $L_t = 208{,}84 \text{ mm} * e^{-e^{-0.211*(t-5.496)}}$, la producción máxima individual fue de 30,264 g de peso fresco sin concha, a los 12 cm de longitud. Basados en la distribución de frecuencia de tallas comerciales, se calculo la tasa anual de mortalidad y fue estimada en 0,61 a^{-1}.

La dinámica de la pesca fue analizada en tres zonas de explotación. Se plantea el riesgo de sobreexplotación dado por la captura de tallas menores a la talla de madurez sexual y se plantea una talla de mínima de captura de 16 cm.

Abstract:

The gonadal development of *Zidona dufresnei* (Donovan,1823) (Caenogastropoda:Volutidae) was studied over a period of two consecutive years through microscopical analysis of gonadal tissue. Individuals were sampled monthly at the Mar del Plata area, Argentina. Gonadosomatic index was estimated for males and oocyte size was used to estimate the stage of gonadal development in females. The reproductive season of the species in the sampled locality extended from October to March (austral Spring-Summer). During summer, a stage of advanced gonadal development and spawning predominated in the adult population. In autumn, gonads were generally under atresia; during wintertime (June -August), they underwent a period of recovery that lasted until the spring months, when gametes were released again. Synchronism between both sexes was evident. Marked periods of spawning were followed by resorption periods and then a growing phase; it was very clear that reproductive seasonality was linked to changes in bottom water temperature. These results suggest that *Z .dufresnei* gonads have a yearly cycle of gamete production, with two major activity peaks in September –October and January -February.

Size at sexual maturity was studied in *Zidona dufresnei* through analysis of gonadal tissue samples and secondary sexual characters. Individuals were sampled during two reproductive seasons (austral spring- summer)in the Mar del Plata area, Argentina. Gonadosomatic index was estimated for males and oocyte size frequency was used to estimate the stage of gonadal development in females. Gonad maturity occurred prior to the development of secondary sexual characters. Size at first gonadal maturity in females was 12.8 cm length and in males 12.0 cm length, but size at which 50%of the population was mature was 15.7 cm in females and 15.0 cm in males. The results of this study could help to establish a minimal catching size.

The record of stable isotopes ratio 18 O deposited in the shell carbonate of *Z. dufresnei* that reflects seasonal oscillations in water temperature was used to infer size-at- age in four snails. A Gompertz growth function $L_t = 208{,}84 \text{ mm} * e^{-e^{-0.211*(t-5.496)}}$ fitted these data best. Maximum individual production amounted to 30,264 g shell-free wet mass (SFWM) at 120 mm shell length. Based on a size-frequency distribution derived from commercial catches, annual mortality rate of *Z. dufresnei* was estimated to be 0,61 y^{-1}.

Zidona dufresnei fisheries were analized in three diferents areas. Risk about overfishing is discussed.

AGRADECIMIENTOS

Aunque es la primera página de este trabajo, fue la ultima ya que día a día se fue sumando la gente que me ayudo y estuvo conmigo dándome fuerza. ¡Por eso a todos, GRACIAS!

A Pablo, mi director, el Dr. Penchaszadeh, por haber sido la persona que me dio las ganas de creer en esto y me alentó durante todos estos años.

Al Dr. Thomas Brey del Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research (AWI) de Alemania, por brindarme la posibilidad de integrarme en su laboratorio y trabajar en el tema de crecimiento, junto a la ayuda incondicional de Kerstin Beyer y Olaf Heilmayer.

Al Dr. John Healy, por su ayuda y comentarios para esta tesis. Al INIDEP Mar del Plata, en especial al Lic. Mario Lasta, al Sr. Ángel Marecos, a la Lic. Silvana Campodonico.

Al SENASA. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), al Museo de Ciencias Naturales B. Rivadavia (MACN), a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEN), al Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD).

A los pescadores del puerto de Mar del Plata, por su tiempo y dedicación.

A todos los argentinos, por quizás sin saberlo haber aportado su granito de arena para este trabajo y en toda mi educación publica.

A toda la gente del laboratorio, Gregorio, Charly, Diego, Valeria, Maxi, Tincho, Juampi, Andres y los Meyer, Florencia y Ale.

A Fabiana Lo Nostro, Gladys Hermida, Claudia Muniain, Guido Pastorino, al Chango Ale Farias, a Luisa Fiorito, a Mariana Iurman, Betina Lomovasky, a Mihaela Senek y a Daniel Nahabedian.

Un especial agradecimiento a los Dres. Graciela Esnal, Alfredo Castro Vazquez y Cristián Itérate por sus calificadas contribuciones a esta versión final.

A mis amigos por hacerme feliz cada momento y hacer que todo valga la pena, a Lía Carr. A Patricia Fernández y Fernando Locatelli, a Julia Halperin y Gustavo Otero, a Ximena Pastorino y Tomas Falzone, a Irene Fabricante, a Ana Sallenave y a Paloma G. Orza. A Lía Carmen y Juan C. Carr. A mis hermanos, Mercedes, Sebastián, Francisco y Pablo, mis viejos Héctor y Susana y mis tíos Graciela y Héctor. Mis sobrinos y amores, Tomas, Sofía y Paulina. Y especialmente a Javier.

ÍNDICE

1. Introducción general

1.1 Introducción 1
Distribución 8
Objetivos 14

2. Materiales y Métodos generales

2.1 Colección de animales y área de muestreo 16
2.2 Morfometría 17

3. Ciclo reproductivo

3.1 Introducción 20
3.2 Materiales y métodos 22
3.3 Resultados 23
3.3.1. Hembras 23
3.3.2 Machos 28
3.3.3 Índices de condición 31
3.3.4 Ciclo anual, actividad reproductiva 32
3.4 Discusión 37

4. Espermatogénesis y morfología del espermatozoide

4.1 Introducción 41
4.1.1. Espermatogénesis 42
4.1.2. Espermatozoide 42
4.1.3. Paraespermatozoide 44
4.2 Materiales y métodos 46
4.2.1. Microscopía electrónica de transmisión (M.E.T) 46
4.3 Resultados 47
4.3.1. Características del testículo 47
4.3.2. Espermatogénesis: aspecto óptico y electrónico 51
4.3.3. Paraespermatozoide 59

4.4 Discusión y conclusiones 61

5. Talla de primera maduración sexual

5.1 Introducción 64

5.2 Materiales y métodos....66
5.2.1 Colección de animales....66
5.2.2 Criterio histológico....66
5.2.3 Caracteres sexuales secundarios....67
5.2.4 Análisis de los datos....68
5.3 Resultados....68
5.3.1 Madurez gonadal....69
5.3.2 Caracteres sexuales secundarios....76
5.4 Discusión....79

6. Crecimiento, edad y mortalidad

6.1 Introducción....85
6.1.1 Isótopos estables de oxígeno....88
6.2 Materiales y métodos....88
6.2.1 Edad y crecimiento....88
6.2.1.1 Rayos –X....88
6.2.1.2. Isótopos estables de Oxígeno....89
6.2.1.3. Isótopos estables de Oxígeno y Rayos –X....91
6.2.2.Mortalidad....92
6.3 Resultados....93
6.3.2. Talla y masa....93
6.3.2. Edad y crecimiento....94
6.3.2. Rayos X....96
6.3.2.1 Isótopos estables de oxígeno....96
6.3.3. Modelo de crecimiento....98
6.3.4 Producción individual....99
6. 3.5 Mortalidad poblacional....99
6.4 Discusión....100
6.4.1. Metodología....100
6.4.2. Edad y Crecimiento....101
6.4.3. Tiempo de vida y madurez sexual....101

7. Pesca y comercialización

7.1 Introducción....104
7.2 Materiales y métodos....107
7.3 Resultados....109

7.3.1. Estadísticas pesqueras.....109
7.3.2 Capturas por debajo de la talla de primera madurez.....111
7.3.3. Composición de las capturas por especie.....112
7.3.4. Flota pesquera.....114
7.3.5. Localización de las zonas de pesca.....117
7.3.6. Estacionalidad de las capturas.....117
7.3.8. Rendimiento de carne y comercialización.....119
7.4 Discusión.....121

8.Conclusiones generales.....125

9.Bibliografía.....128
Trabajos publicados relacionados con esta Tesis.....147

CAPITULO I

Introducción general

Entre los invertebrados marinos, los moluscos son uno de los grupos más diversos, y hoy en día forman parte de la dieta en muchos países, jugando un importante rol en la economía ya que el valor comercial de estas especies es sumamente alto.

La clase Gastropoda es es la mayor de las clases de moluscos. (Ruppert y Barnes, 1996). El estudio de los gasterópodos ha llevado al desarrollo de investigaciones relacionadas con distintas ramas de la biología ecología, embriología, sistemática, evolución, genética, fisiología, así como también otros aspectos aplicados como la acuicultura y las pesquerías.

La biología reproductiva de los gasterópodos proporciona valiosa información para las mencionadas ramas de la biología, y por sobre todo las áreas relacionadas con la pesca. Los gasterópodos marinos representan cerca del 2% de la captura mundial de moluscos (Figura 1) (FAO, 1998).

Desde el punto de vista ecológico, es también importante la información que aportan el conocimiento de los ciclos de vida, la energía invertida en reproducción, la biología larvaria y la capacidad de dispersión, así como también los factores que afectan al reclutamiento.

Los moluscos y con mas detalle los gasterópodos, presentan la más amplia gama de variedades y de estrategias reproductivas diferentes dentro del Reino Animal.

Los Gasterópodos presentan casi exclusivamente reproducción sexual (Webber, 1977). Probablemente los moluscos más primitivos eran marinos, gonocóricos y expulsaban sus gametos al agua, donde tenía lugar la fecundación (Jong-Brink *et al.*, 1983). Este modo primitivo de reproducción todavía se encuentra en algunos grupos de moluscos. Casi todos aquellos que muestran este tipo de reproducción suelen poseer una gónada grande y producir un elevado número de oocitos de pequeño

tamaño. En el ovario, los oocitos son rodeados por un material albuminoso y todo ello es envuelto por una fina membrana transparente. El conjunto de oocitos puede ser englobado a su vez por una sustancia mucilaginosa. Esta serie de envolturas puede ser atravesada por los espermatozoides poco después de haber sido liberados, produciéndose la fecundación. Al momento de eclosión generalmente se encuentra en el estadio de larva trocófora o velígera, por lo que existe una fase de vida libre. La eficiencia de este tipo primitivo de reproducción es, por lo general, muy baja, ya que muy pocos son los embriones que llegan a eclosionar, y, el porcentaje de larvas que alcanzan la metamorfosis y logran asentarse, es extraordinariamente bajo. La enorme diversificación que sufrió el grupo de los moluscos y la conquista de nuevos hábitat y modos de vida se vio posibilitada por el desarrollo de nuevos modos y estrategias reproductivas, como la adquisición de la fecundación interna, el hermafroditismo, el desarrollo de nuevos tipos de cubiertas de protección para los embriones, la adición de nutrientes intra o extraembrionarios, o la aparición de diversos tipos de cuidado parental. Todo ello permite prolongar el período de permanencia dentro de las cápsulas ovígeras, con el consecuente acortamiento o supresión de la fase pelágica (Calvo, 1999).

Muchos invertebrados protegen sus huevos con cápsulas, especialmente moluscos y poliquetos. Glándulas accesorias como la del albumen y la de la cápsula, dan la envoltura externa al huevo. Estas envolturas tienen variadas funciones incluyendo nutrición y protección mecánica y contra los cambios físicos (desecación, cambios osmóticos, variación en la salinidad, así como también la protección ante depredadores o contaminación por bacterias y protozoos) (Lord, 1986; Pechenik, 1986; D'Asaro, 1993; Rawlings, 1994,)

Hace mas de doscientos años Cuvier (1798) realizó la primera descripción de la clase Gastropoda. Actualmente la clasificación más moderna es la propuesta por Ponder y Lindberg (1997).

Los Gasterópodos constituyen un grupo extremadamente numeroso y diverso. La especie que es objeto de estudio en el presente trabajo. *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Figura 1). pertenece a la superfamilia Muricoidea, que reune entre otras a la familia Volutidae.

Phylum: MOLLUSCA

Clase: Gastropoda Cuvier, 1798

Subclase: Prosobranchia Milne-Edwards, 1848

Superorden: Caenogastropoda Cox, 1959

Orden: Sobreoconcha Ponder y Lindberg, 1997

Infraorden: Neogastropoda Thiele, 1929

Superfamilia: Muricoidea Refinesque, 1815

Familia:Volutidae Refinesque, 1815

Subfamilia: Zidoninae H & A. Adams, 1853

Género: *Zidona*

Zidona dufresnei (Donovan, 1823)

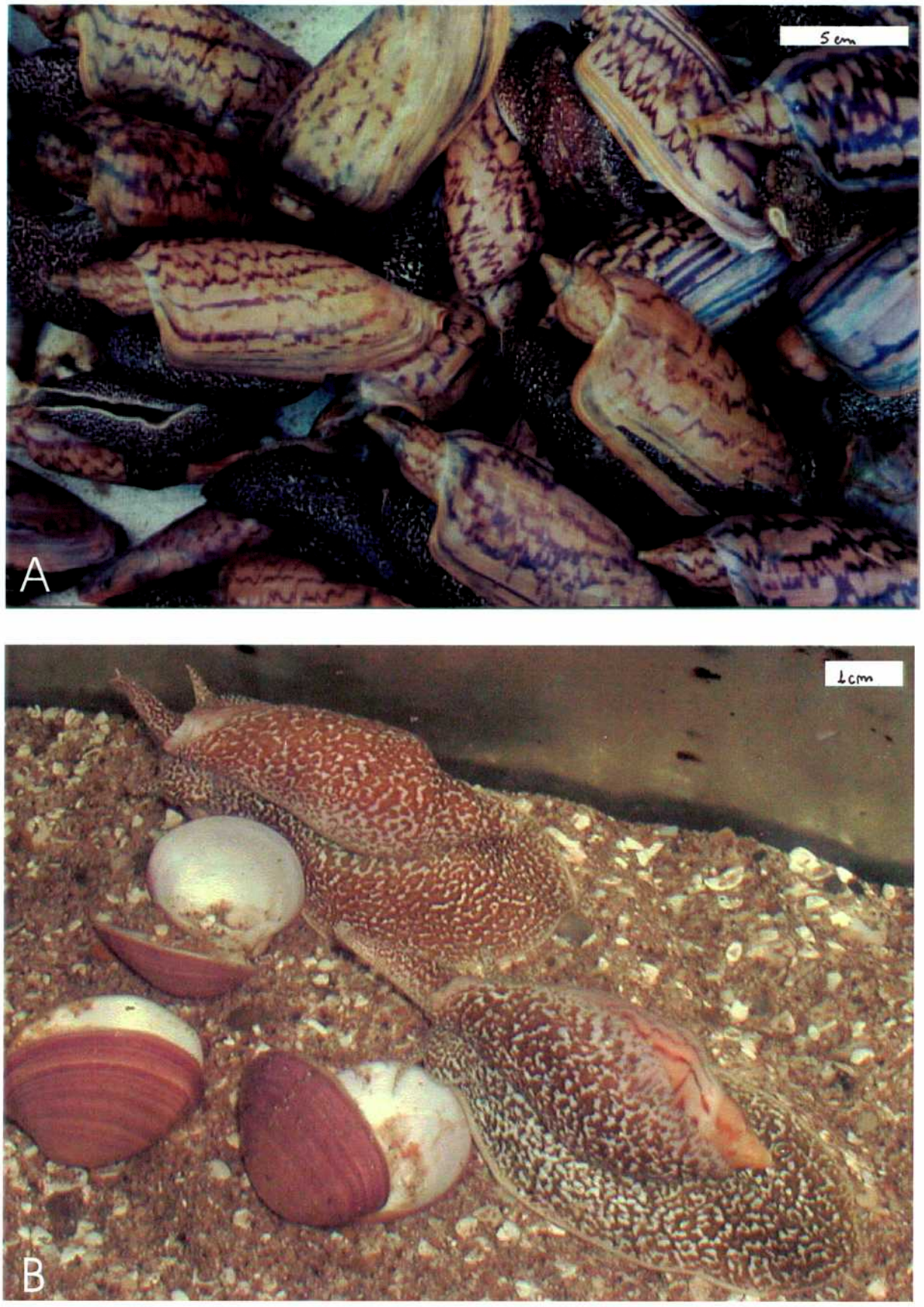


Figura 1. *Zidona dufresnei* A. Individuos recién desembarcadas en el puerto de Mar del Plata. B. En acuario, se observa el manto cubriendo la concha.

El infraorden Neogastropoda

Los Neogastropoda reúnen a los prosobranquios mas avanzados, y todos sus miembros poseen fecundación interna (Hyman, 1967; Fretter y Graham, 1962).

La fecundación ocurre antes del agregado de materiales nutritivos suplementarios y de la construcción de la ovicápsula alrededor de los huevos. Los espermatozoides deben ser transferidos o depositados en la región del oviducto precediendo a las áreas secretoras. Sin embargo, los espermatozoides son generalmente depositados y acumulados en la parte terminal de la bursa copulatrix, en la región terminal del ducto femenino (Fretter, 1941; Houston, 1976). La organización del sistema genital femenino en los neogastropodos es bastante uniforme a lo largo de todo el grupo, (Ponder, 1974; Houston, 1976; Fretter, 1941) con algunas diferencias en la localización del receptáculo seminal, la bursa copulatrix o la presencia o ausencia de alguna de esas estructuras.

El sistema genital femenino generalmente consiste en un simple tubo extendiéndose desde el ovario a lo largo de la masa visceral. En algunos Archaeogastropoda el ovario esta conectado con el nefridio derecho y las gametas son evacuadas al agua por vía del nefridioporo derecho. En los neogastrópodos el ovario se abre dentro de la cavidad paleal, a través de un ducto (West, 1978).

Generalmente depositan uno o varios huevos dentro estructuras que engloban además el fluido intracapsular. Estas estructuras denominadas cápsulas, pueden presentar algún tipo de escultura más o menos compleja, muy características de cada especie. Estas estructuras son producidas en la parte distal del oviducto paleal y son modeladas o manipuladas con el pie. Estas son resistentes, y permiten la supresión de

una fase larvaria de vida libre y los juveniles eclosionan en forma reptante como adultos en miniatura.

La familia Volutidae

Comprende más de 200 especies con una gran diversidad morfológica. Habitan aguas tropicales y subtropicales. (Clench y Turner, 1964). En el Atlántico sudoccidental se conocen alrededor de una docena de especies. Clench y Turner (1964) crean las subfamilias Zidoninae y, Odontocymbiolinae principalmente en base a la morfología de la rádula y secundariamente por la concha, glándulas accesorias y lóbulos de la base del sifón.

La inclusión de algunos géneros en estas subfamilias, (e. g. *Harpovoluta* incluida por Weaver y du Pont (1970) en Fulgorarinae es incierta (Novelli y Novelli, 1982). El valor que se otorga a caracteres como la morfología radular, es confuso a medida que aparecen tipos intermedios muy semejantes. Pace (1902) ya mencionaba que otros caracteres como las glándulas anexas del sistema digestivo podrían ser más importantes que la morfología de la rádula. Ponder (1974) considera que, caracteres del sistema genital masculino, junto con la rádula y la concha, podrían dar más información para la clasificación. Healy (1996a) por su parte plantea que la morfología del espermatozoide aporta buena información para una minuciosa clasificación.

Entre los trabajos previos sobre algunas modalidades reproductivas se encuentran aquellos que describen la puesta de *Voluta musica* Linnaeus, 1758 y de cuatro especies del Mar Argentino, *Adelomelon brasiliana* (Lamarck, 1811), *A. ancilla* (Solander, 1786), *Odontocymbiola magellanica* (Gmelin, 1901) y *Zidona dufresnei* Las puestas de estas especies son muy homogéneas. Presentan pocos huevos dentro de ovicápsulas relativamente grandes, donde el embrión se desarrolla hasta alcanzar su total metamorfosis dentro de la cápsula, produciéndose la eclosión en estado reptante

(Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Penchaszadeh y Miloslavich, 2001;Penchaszadeh *et al.*, 1999).

Subfamilia Zidoninae:

Esta subfamilia reúne nueve géneros, cuatro subgéneros y 28 especies. En la tabla 1 se observa la distribución geográfica de los géneros y subgéneros.

Género	Subgénero	Distribución geográfica
Arctomelon Dall, 1915		América del Sur
Provocator Watson, 1882		
Zidona H. y A. Adams, 1853		
Adelomelon Dall, 1906	*Weaveria* Clench y Turner, 1964	
	Pachycymbiola von Ihering, 1907	
Alcithoe H y A. Adams, 1853	*Leporemax* Iredale, 1937	Nueva Zelanda
Pachymelon Marwick, 1926	*Palomelon* Finlay, 1926	
	Teremelon Marwick, 1926	
Harpulina Dall, 1906		Ceylan e India Sudeste
Cottonia Iredale, 1934		Australia

Tabla 1. Distribución geográfica de los géneros de la Subfamilia Zidoninae

El mayor número de especies esta concentrado en aguas de Nueva Zelanda. Dos especies pertenecientes al género *Provocator* se encuentran geográficamente separadas: *Provocator pulcher* Watson, 1882 se encuentra en aguas subantárticas y la otra *Provocator corderoi* Carcelles, 1947, en al costa este de Sudamérica.

Esta subfamilia posee un rango batimétrico extenso, desde el infralitoral a profundidades abisales. Asímismo la abundancia varía ampliamente, entre el común *Alcithoe arabica* (Gmelin, 1791) y el menos frecuente, *Provocator pulcher* Watson, 1882. Las conchas de esta subfamilia varían en talla, desde pequeños (33 mm de largo) como es *Palomelon grahami* Powell, 1965 hasta individuos como *Cottonia nodiplicata* (Cox, 1910) de 350 mm de largo. (Weaver y du Pont, 1970).

De acuerdo a Clench y Turner (1964), la subfamilia Zidoninae es caracterizada por una rádula uniseriada con dientes tricúspides, dos lóbulos iguales en la base del sifón, y una glándula salival tubular alrededor de la moderadamente compacta glándula salival racimosa. Las especies de la subfamilia Zidoninae no poseen opérculo como la mayoría de los volutidos.

Zidona dufresnei :

Área de distribución de *Zidona dufresnei*

Zidona dufresnei habita la costa oeste del Atlántico Sur, desde Río de Janeiro, Brasil (22ºS) hasta aguas norpatagónicas, en el Golfo San Matías, Argentina (42ºS) (Figura 2) (Kaiser, 1977). Los individuos adultos de *Z. dufresnei* se encuentran entre 35 y 60 m de profundidad, en fondos arenosos, intercalados con grava, formando zanjones de arena fina y grava. Se puede encontrar también a menor profundidad (10 a 15 m), pero solo individuos aislados. Generalmente los individuos de menor talla se han encontrado en zonas más someras que los adultos, entre 25 y 35 metros.

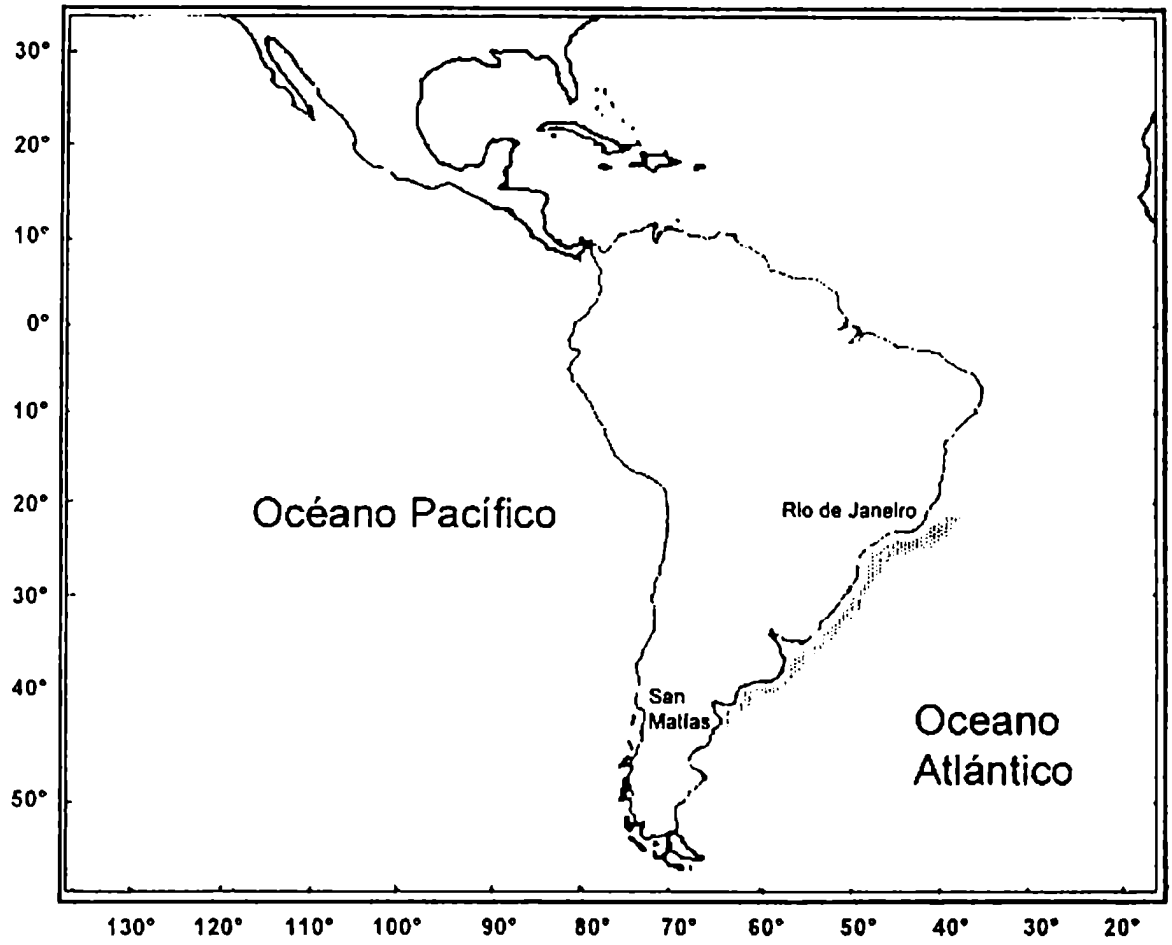


Figura 1. Mapa de distribución de *Zidona dufresnei*

Antecedentes

El escaso conocimiento de la biología reproductiva y dinámica poblacional de esta especie, llevaron a plantear muchos interrogantes. Estudios previos describen la taxonomia de *Zidona dufresnei* (Clench y Turner, 1964), su anatomía (Novelli y Novelli, 1982; Ayçaguer, 2002) y su distribución geográfica (Kaiser, 1977) Como la mayoría de los neogastropodos, *Z. dufresnei* es una especie gonocórica y de fecundación interna. Los datos aquí proporcionados sobre ciclo reproductivo, talla de

primera madurez sexual, crecimiento, edad y mortalidad son la clave para el desarrollo de pautas de manejo de una pesquería responsable. Otros datos importantes como la caracterización del espermatozoide y la, espermatogénesis, pueden contribuir a realizar estudios comparativos sobre los espermatozoides en varios grupos de gasterópodos. Dada la gran diversidad de formas en los espermatozoides y la espermatogénesis en gasterópodos es una gran herramienta para el estudio sistemático y filogenético, especialmente hasta el nivel de familia (Giusti, 1971; Thompsom, 1973; Koike, 1985; Healy, 1982a, b, c,;1983 a, b, c; 1988a; 1996; Healy y Willan, 1984)). En cuanto a la puesta, consiste en una ovicápsula adherida generalmente a conchillas de pelecípodos muertos; es de forma lenticular, adoptando la base la textura del sustrato en que es fijada. La superficie convexa de la ovicápsula es lisa, sin escultura ni capa externa calcárea. La ovicápsula es relativamente pequeña, (diámetro medio de 21 mm) y la base de fijación es más amplia, (diámetro medio 30 mm). En cada una se desarrollan de 2 a 6 embriones. (Figura 2A). El huevo es pequeño alcanzando los 90 micrones de diámetro. El embrión puede tener una longitud de conchilla de hasta 18 mm antes de la eclosión (Figura 2B) (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976). Su desarrollo directo, sin larvas pelágicas, supone una dispersión muy limitada. Además la ovicápsula adherida a un sustrato duro, impide la dispersión por cuestiones hidrodinámicas, esto confiere a esta especie pocas posibilidades de dispersión.

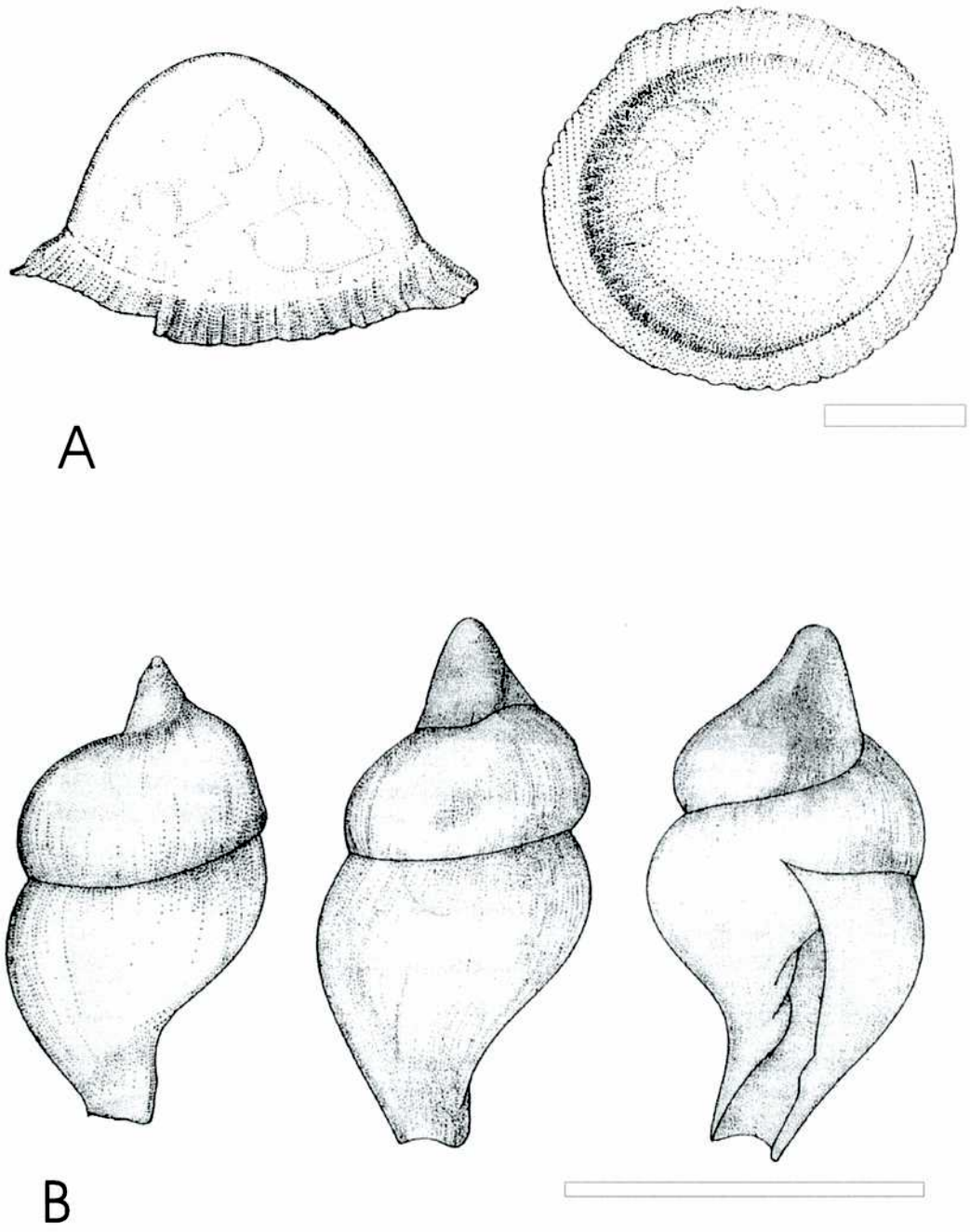


Figura 2. A. Detalle de las ovicápsulas. Barra de escala 1 cm. B. Detalle de los embriones dentro de las ovicápsulas. Barra de escala 1 cm. Tomado de Penchaszadeh y de Mahieu (1976).

Los adultos de esta especie presentan vida bentónica, y con escasa capacidad de desplazamiento. Las especies con desarrollo planctotrófico tendrán una elevada capacidad de dispersión y cabe suponer que tendrán una amplia distribución geográfica. Esta capacidad de dispersión puede aumentar el flujo génico entre poblaciones alejadas de una misma especie. Estas especies de desarrollo planctotrófico tenderán a ser eurioicas y con una gran diversidad genética. Las especies de desarrollo lecitotrófico, presentan una capacidad de dispersión mas limitada que en el caso anterior y es de esperar que estas especies tengan un área de distribución reducida. Por lo general son especies estenoicas, adaptadas a las condiciones de su área de distribución.

Existe un intensa actividad pesquera desde hace más de 20 años con desembarcos que varían anualmente desde las 500 a las 1300 toneladas en Argentina. Si bien *Zidona dufresnei* se extiende desde Río de Janeiro hasta Golfo San Matías. Las poblaciones mayormente son explotadas en Uruguay, teniendo como puerto de desembarque La Paloma; en Argentina, el principal puerto de desembarque es Mar del Plata, este puerto comprende el 90% de la captura, seguido por Puerto Quequén, Necochea, que concentra casi el 10% y en muy poca medida los puertos restantes de San Antonio Oeste (SAGyP, 2002) La vulnerabilidad de esta especie y el riesgo de exterminio cuando se convierte en recurso pesquero son sumamente altos ya que el desarrollo directo, sin larvas planctónicas, unido a un tiempo de desarrollo embrionario prolongado, podrían ser factores muy perjudiciales en el caso de una pesquería.

La pesca costera se inicia con la llegada al país de inmigrantes europeos a fines del siglo XIX. Esta es la principal actividad económica de gran parte de la población de varias ciudades costeras, principalmente Mar del Plata y Necochea. Aunque el objetivo de la pesca fue variando, desde hace más de 20 años a la actualidad *Zidona dufresnei*, es uno de los principales objetivos de la pesca costera. Actualmente entre el puerto de

Mar del Plata y Necochea, operan 40 embarcaciones, donde en promedio trabajan 400 personas, sólo en las embarcaciones además del personal dedicado a la manipulación del producto y posterior exportación.

Importancia del estudio:

Los moluscos representan un importante aporte en lo que se refiere a alimentos de origen marino. En la Argentina, según datos proporcionados por la Secretaría de Agricultura Ganadería, Pesca y Alimentos (SAGP y A, 2002), la extracción de moluscos en la plataforma argentina en el año 2000 fue de 285.686 toneladas, estas capturas están compuestas en su mayoría por calamares, representando más del 95% de la captura total, y el resto corresponde a caracoles *Zidona dufresnei* (90%-95%) y *Adelomelon beckii*, mejillones, pulpo, vieyras. El desembarco de gasterópodos para consumo humano, oscila entre las 500 y 1.300 toneladas en los últimos años. Ante esta información y con experiencias de explotaciones intensivas sin pautas de control, se ha llegado al agotamiento de muchos recursos, conociendo los costos que produce esta situación, en lo social y lo económico. Por estas razones se deben conocer los aspectos biológicos y poblacionales de esta especie y a partir de ahí, explotar el recurso en forma responsable.

Sobre los aspectos biológicos de importancia, que son objetivos de la presente tesis, se comienza con el conocimiento del ciclo reproductivo, que es requerido para conocer los períodos reproductivos de la especie, producción de gametas, y la relación con la temperatura. Se describirá la espermatogénesis y la morfología del espermatozoide. La talla en la que los organismos comienzan la maduración sexual tanto desde el punto de vista gonádico como de caracteres sexuales secundarios. El

estudio de la relación talla-edad, para el ajuste a un modelo teórico de crecimiento.

Objetivos

El objetivo general de este trabajo es estudiar algunos de los aspectos de la biología reproductiva de *Zidona dufresnei*, así como determinar parámetros de crecimiento para entender su dinámica poblacional.

Para esto se establecieron los siguientes objetivos particulares,

1. Estudio del ciclo reproductivo. Determinación de la temporada de reproducción y caracterización gonádica a través del estudio histológico y peso gonadal. Relación de estas variables con la temperatura.

2. Determinación de la talla de primera maduración sexual a través del estudio histológico de la gónada y del estudio morfométrico de caracteres sexuales secundarios en ambos sexos.

3. Descripción de la espermatogénesis y morfología de los espermatozoides utilizando metodologías de histología óptica y electrónica.

4. Determinación de la edad de los individuos como parámetro de crecimiento y mortalidad, a través de técnicas de isótopos estables y rayos X.

5. Análisis de la dinámica pesquera en tres zonas de explotación de la provincia de Buenos Aires.

CAPITULO II

Materiales y métodos generales

2.1 Colección de animales y área de muestreo

Mensualmente se colectaron individuos de ambos sexos a través de la pesca de arrastre comercial del puerto de Mar del Plata. La flota costera que opera en este puerto, capturo los animales a una profundidad de entre 30 y 50 metros. Se tomaron muestras de la zona de pesca ubicada en (38°20'S 57°37'W). (Figura 1)

La temperatura anual tiene un rango entre 9° en septiembre y 17°C en el mes de marzo (Figura 2)(Guerrero *et al.* 1997).

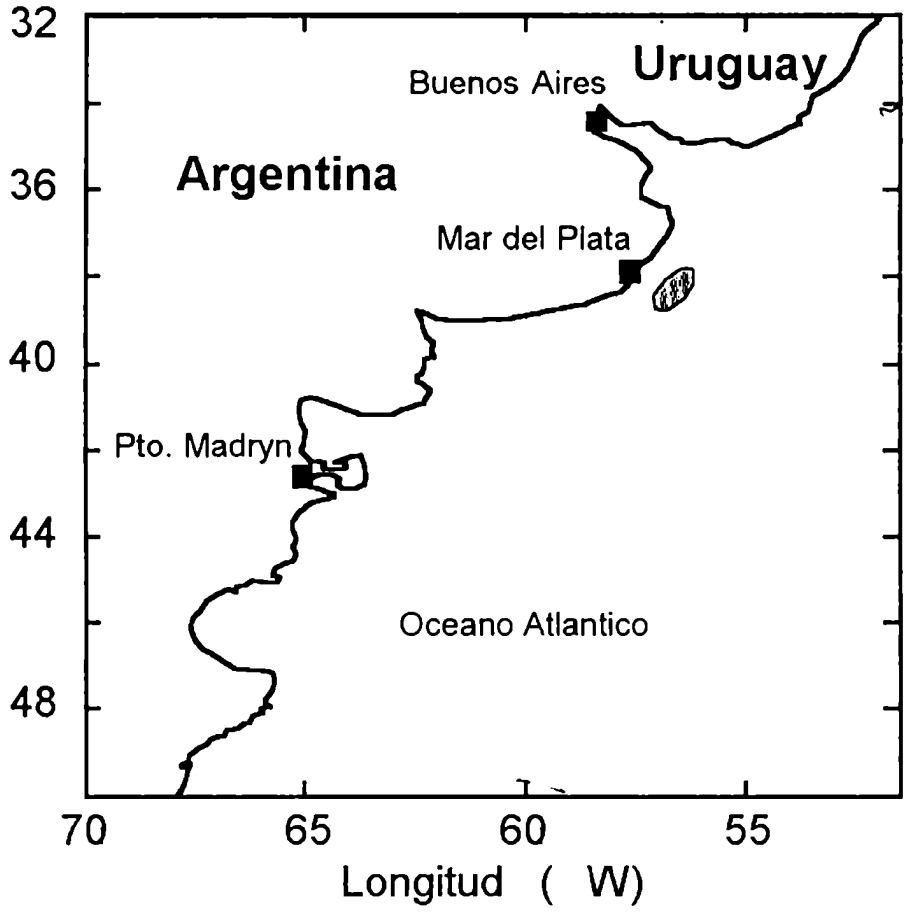


Figura 1. Una de las principales áreas de pesca. Sitio de muestreo (38°20'S 57°37'W).

Para el presente trabajo se colecto durante 24 meses consecutivos, desde enero de 1999 hasta diciembre de 2000. Un total de 1051 especimenes.

La proporción de sexos para el conjunto de individuos colectados (n = 1051) fue corroborada mediante un test de Chi-cuadrado

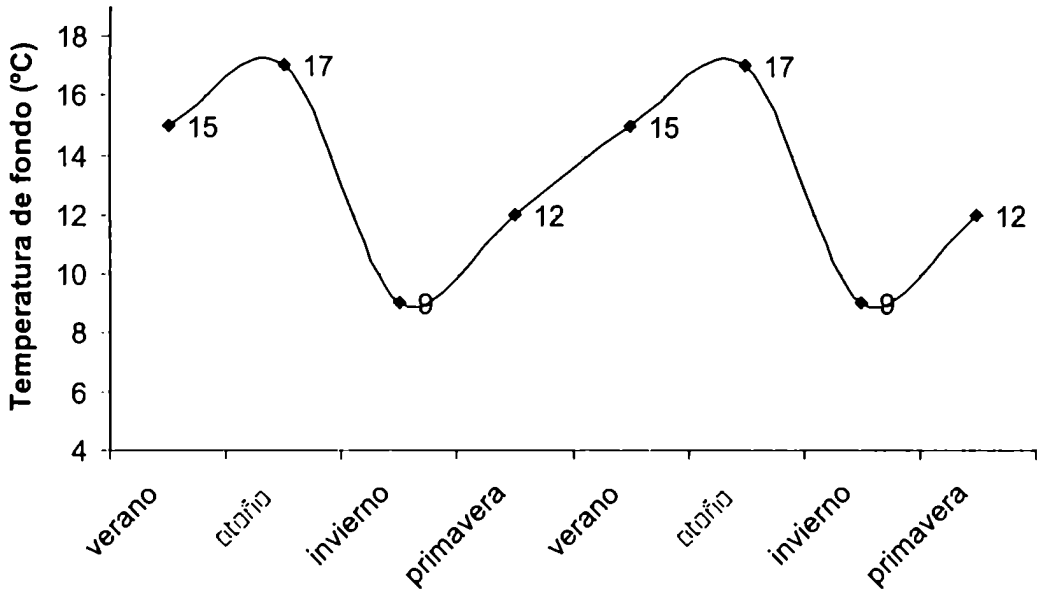


Figura 2. Temperatura de fondo en la zona de pesca (38ºS 57ºW)

2.2 Mediciones

Cada caracol fue medido con un calibre de precisión al milímetro. Se determinó el largo total (LT), se midió también el largo de la espira (LE) y el largo de la abertura (boca) (LB) (Figura 3). Las partes blandas fueron separadas de la concha y fueron pesadas con una balanza de precisión 0,1 g. Se separaron y pesaron en cada caso, las gónadas (en los machos), el pie en ambos sexos y se obtuvo el peso del resto de las vísceras para ambos sexos. (Figura 4)

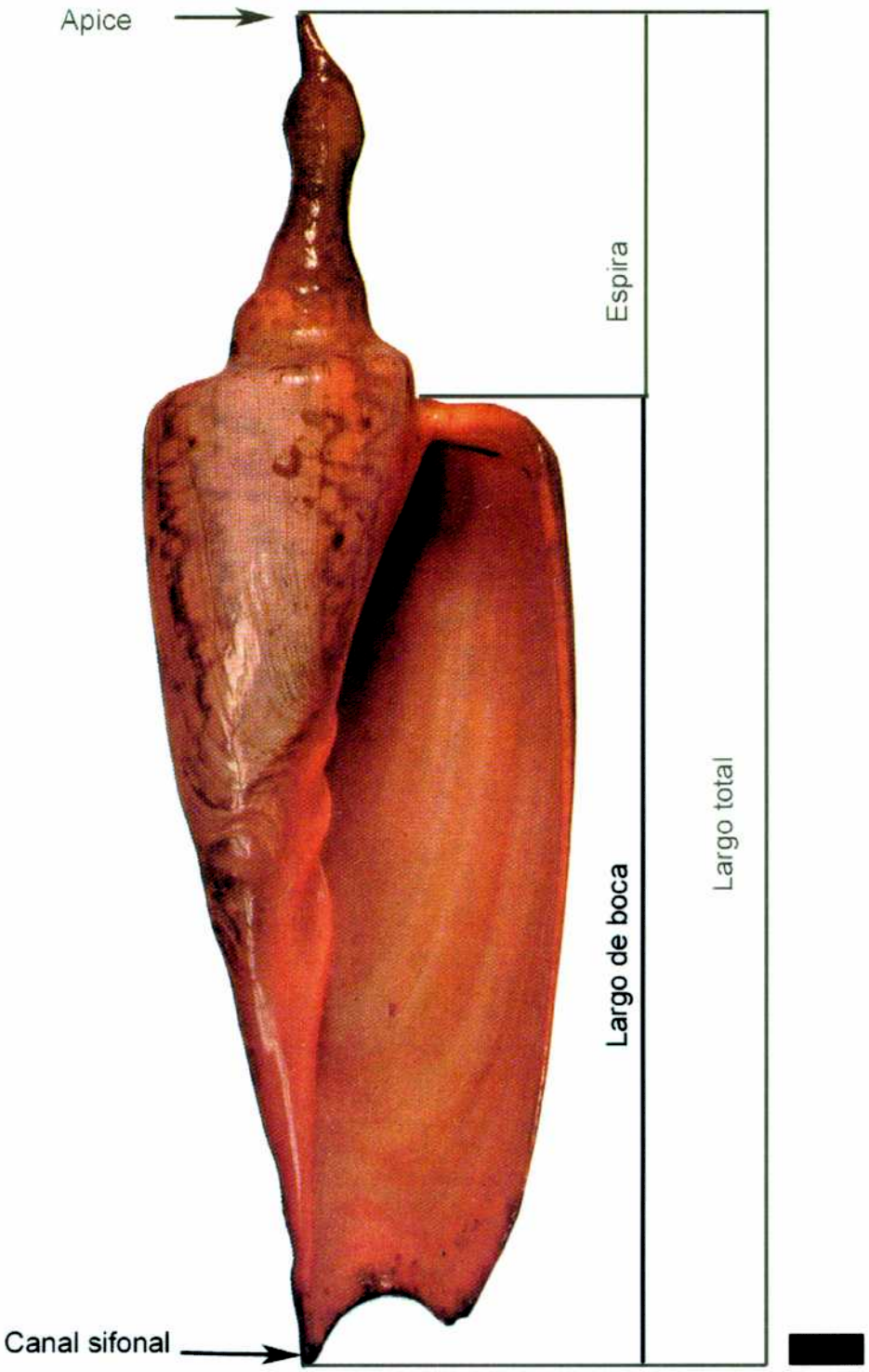


Figura 3. *Zidona dufresnei*, estructura y terminología de la concha. Barra de escala 1 cm.

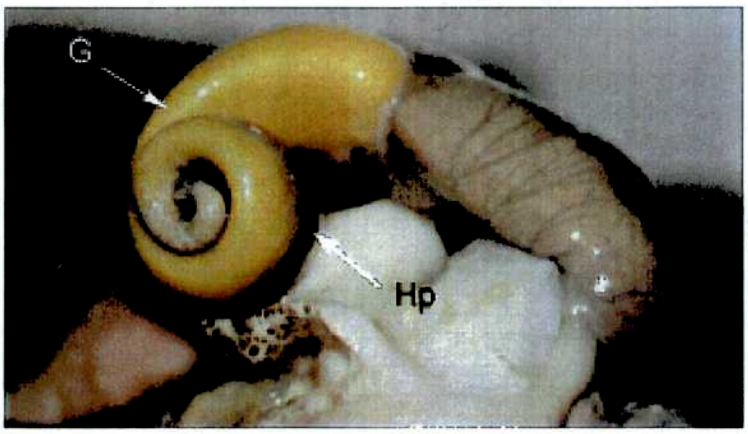


Figura 4. *Zidona dufresnei*, estructura y terminología de las partes blandas aquí estudiadas. Gónada (G, hepatopáncreas (Hp).

Se obtuvo un largo total corregido para los individuos que tenían parte de su espira rota, y este se obtuvo de la relación entre el largo de boca y largo total de individuos enteros. A estos datos pertenecientes a individuos corregidos se los agregó al resto de los datos de largo total. Se pesó el cuerpo sin la concha a 0.1 g en una balanza de precisión (Peso total del cuerpo fresco sin concha: Pt. Las gónadas fueron extraídas y pesadas y en el caso de los machos se tomó dato sobre el color *in vivo* del testículo. Luego gónadas de ambos sexos fueron puestas en distintos fijadores. Las gónadas fueron extraídas y fijadas en solución de Bouin (70 ml de solución acuosa saturada de ácido pícrico, 25 ml de formol puro (40%) y 5 ml de ácido acético glacial 1.5 M) durante 18 horas y luego pasadas a alcohol 70%. (Martoja y Martoja Pierson, 1970). Pequeñas partes (1 cm) de las porciones anterior, media y posterior de las gónadas fueron deshidratadas en alcohol y luego embebidas en parafina (punto de fusión 56ºC -58ºC) y seccionada a 6 µm y fueron luego montados en portaobjetos previamente untados en albúmina de Meyer. Los cortes obtenidos fueron coloreados con Hematoxlina de Carazzi-Eosina alcohólica y tricrómico de Masson.

CAPITULO III

Ciclo reproductivo

3.1. Introducción

La reproducción es el fenómeno por el cual una especie se perpetúa en el tiempo, y la población de la misma puede aumentar en un momento determinado.

En la mayoría de los casos la actividad sexual reproductiva es un evento cíclico dentro de un individuo (Giese y Pearse, 1974). Los ciclos reproductivos incluyen una serie de eventos en los organismos de una determinada población. En individuos que han completado el estadio juvenil, tales eventos incluyen; la proliferación de células goniales (activación de la gametogénesis), la diferenciación y crecimiento de las gametas, y los comportamientos reproductivos asociados a la cópula o la liberación de gametas (Sastry, 1983).

En el proceso reproductivo pueden identificarse componentes endógenos, inherentes al sistema y exógenos representados por distintos factores ambientales que funcionan como agentes moduladores de los componentes endógenos. Las características reproductivas particulares de una especie o de una población son el resultado de una interacción particular entre los factores endógenos y exógenos. (Ebert, 1994). Entre los factores moduladores más estudiados se encuentra la temperatura. Estos factores pueden determinar tanto la periodicidad o la extensión del periodo reproductivo de la especie. La modulación del evento reproductivo a través de los factores exógenos trae aparejado la optimización de la supervivencia de la progenie (Giese y Pearse, 1974).

El conocimiento de los ciclos reproductivos es un componente básico para cualquier análisis de la dinámica poblacional de los gasterópodos (Underwood 1979; Branch 1981). Estos tienen generalmente en cuenta el estudio histológico de la gónada, la frecuencia y momento de la puesta, así como la edad reproductiva. Todos estos parámetros constituyen un conjunto de cuestiones, que

debe ser encarado por cualquier estudio relacionado con la acuicultura y la biología pesquera.

Se conocen los ciclos reproductivos de varias especies de caracoles marinos, la mayoría pertenecen al grupo de los arqueogastrópodos y dentro de estos la familia Haliotidae, mostrando patrones reproductivos diferentes entre las diferentes especies y aun dentro de una misma especie. (Boolootian et al., 1962; Newman, 1967; Poore, 1973; Shephered y Laws, 1974; Hayashi, 1980; Sainsbury, 1982)

Entre los neogastrópodos, existen numerosos trabajos que han examinado varios aspectos reproductivos, y la familia Buccinidae, es una de las más estudiadas. Pearse y Thorson (1967) estudiaron el comportamiento reproductivo y el desove de *Neptunea antiqua*, y West (1978, 1979 a, b, 1981) describe la anatomía y la gametogénesis en *Colus stimpsoni.* En la costa oeste del Pacifico, Ito (1978) describe el comportamiento en el desove de varias especies de *Buccinum.* Una de las primeras observaciones en cuanto a la estacionalidad reproductiva estudiada a través de eventos relacionados con los cambios en la talla gonadal y su histología, en Buccinidos, fue dada por Takamaru y Fuji (1981) y Takahashi *et al.* (1972) para *Neptunea arthritica.*

En *Buccinum undatum*, Dakin (1912), Fretter (1941, 1953), han descrito su anatomía, la histología y la función de los órganos reproductivos y Hancock (1960, 1967) registran algunos aspectos de la biología en las poblaciones de Inglaterra. Martel *et al.* (1986 a, b) describen el ciclo reproductivo de esta especie para una población del norte del Golfo de St. Lawrence, en el Este de Canadá. En una población del Mar de Irlanda, Kideys *et al.* (1993) describen el ciclo reproductivo para la misma especie. En aguas Suecas se describe el ciclo reproductivo de una población de *Buccinum undatum* (Valentinsson, 2002).

El índice gonadosomático (IGS) es comúnmente utilizado como indicador para describir la variaciones de masa gonadal con respecto del cuerpo, el cambio en el índice a través del tiempo puede describir el

ciclo reproductivo y es frecuentemente complementado con la histología gonadal. En gasterópodos es ampliamente utilizado (Boolootian, *et al.*, 1962; Shephered y Laws, 1974; Hayashi, 1980; Sainsbury, 1982; Martel *et al.*, 1986b; Kideys, *et al.*, 1993; Hooker y Creese, 1995)

En este capitulo se estudia el ciclo reproductivo de *Zidona dufresnei* usando criterios histológicos y a través de la observación macroscópica de la madurez gonadal (color, peso de las gónadas), en forma sistemática durante dos años.

3.2 Materiales y métodos

El ciclo reproductivo fue analizado a través de la observación histológica de 432 machos y 448 hembras. Se utilizaron individuos con una talla entre 15 y 21 cm de largo total, que corresponden al rango de mayor tamaño observado.

La proporción de sexos para los individuos entre 15 y 21 fue corroborada a partir de un test de Chi-quadrado (n= 880).

En los preparados histológicos de las hembras, se midió con micrómetro el diámetro de los oocitos con nucleolo visible, incluyéndose los oocitos que estaban libres en el lumen.

Las gónadas de los machos en un total de 432 fueron disectadas y pesadas. Con los valores de peso gonadal, se calculó el IGS para cada individuo, a partir de el peso de la gónada (Pg) y el peso del cuerpo (Pc) que fue calculado de la siguiente manera: IGS = (Pg/Pc) x 100. Se calcularon otros índices, como el obtenido a partir del cociente entre peso del pie (Pp) y peso del cuerpo (Pc) obteniéndose el IPS = (Pp/Pc) x 100. Y por último el índice dado por el peso de la masa visceral (Pv) y el peso del cuerpo (Pc) , obteniéndose el IVS = (Pv/Pc) x 100.

Las diferencias mensuales en los diferentes índices; (IGS, IPS, IVS) como las diferencias mensuales en el diámetro medio oocitario y el número de oocitos mayores a 80 micrómetros, y la relación entre color de la gónada e IGS, fueron analizadas por medio de un análisis de la varianza (ANOVA). Se comprobaron los supuestos de normalidad y

homoscedacia, realizándose transformaciones cuando fueron necesarias. Cuando se encontraron diferencias significativas, en los ANOVA, se realizaron comparaciones a posteriori.

3.3 Resultados

Se identificó el sexo de los individuos, por la presencia del pene en los machos y la observación histológica de las gónadas. El ovario y el testículo se encuentran ubicados en la parte posterior del animal, cubiertos por la espira, tanto el ovario como el testículo se encuentran en íntimo contacto con el hepatopáncreas, siendo en la hembras el ovario, una lámina delgada, que solo puede identificarse en un corte histológico. En los machos el testículo es de mayor tamaño y puede ser identificado en forma macroscópica.

De un total de 880 animales estudiados se verifico que la proporción de sexos fue de 1: 1 (432 machos ; 448 hembras, χ^2 test, $p>0,05$).

3.3.1 Hembras

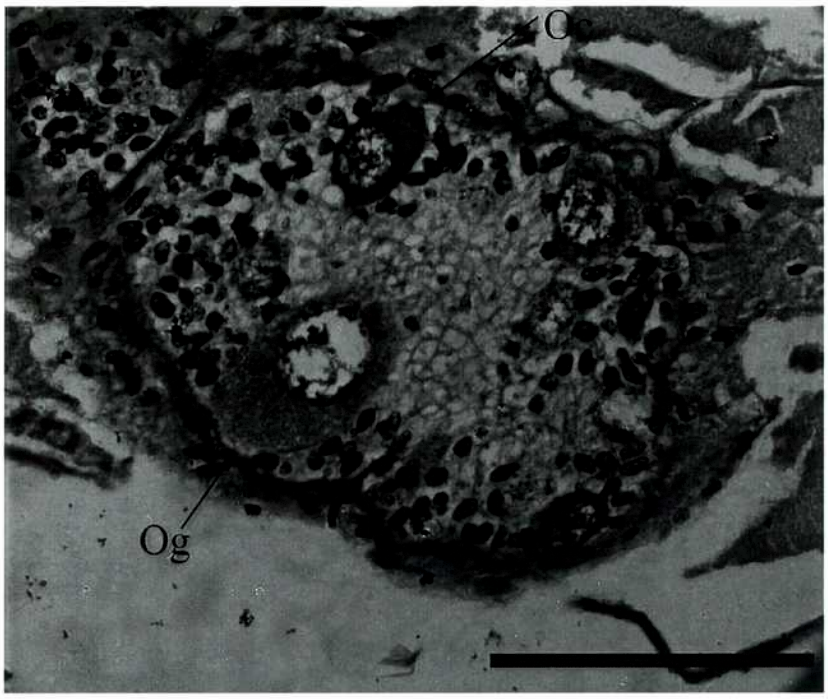
Las hembras se encuentran en estado activo durante todo el año, desde el mes de enero hasta marzo, el crecimiento oocitario comienza desde Junio hasta septiembre. (Tabla 1). Las oogonias y los oocitos previtelogénicos comienzan a propagarse en el ovario. Los oocitos previtelogénicos miden desde 10 hasta 20 μm (Figura 1A). Los caracoles colectados durante diciembre, enero y agosto fueron denominados, en estado activo. Los oocitos con vitelogénesis temprana comprenden una talla desde los 60 hasta los 80 μm de diámetro (Figura 1B). Durante el estado de madurez, los oocitos crecieron mas de 80 μm en diámetro notándose en el citoplasma un gran número de gránulos de vitelo (Figura 1C). Después del desove, se encontraron durante marzo, abril, noviembre y diciembre oocitos que no fueron descargados, estos

sufren lisis en el ovario y coexisten con productos de reabsorción y cuerpos amarillos o residuales (Figura 1D).

Se observaron diferentes estados de desarrollo gonadal. Durante enero de 1999, los ovarios contenían oocitos de todas las tallas, desde 10 μm hasta 130 μm (Tabla 1). En febrero los oocitos medidos se encontraban en un rango de tallas desde los 10 hasta 70 μm pero ningún oocito de mayor tamaño se encontraba en este periodo. Desde febrero los oocitos maduros que no fueron evacuados, comenzaron a degenerarse y fue evidente la presencia de cuerpos residuales.

El mes de abril se caracterizó por la presencia de oocitos que no fueron evacuados, estos oocitos con núcleo pignótico fueron considerados atrésicos, desde mayo se pudo observar tanto oocitos residuales como pequeños oocitos en crecimiento. En invierno desde junio a agosto, los oocitos crecieron y se los observó en proceso de vitelogénesis. En septiembre los oocitos habían crecido hasta los 150 μm de diámetro (Tabla 1), en el mes de octubre, se registraron tallas oocitarias significativamente menores al mes anterior, evidenciando un período de desove que continúa hasta noviembre. En diciembre la presencia de cuerpos residuales es observada dentro del ovario. Los periodos de reabsorción gonadal fueron identificados en abril, mayo y diciembre de 1999 y para el año 2000 en mayo y diciembre (Figura 1D). El estado de reabsorción gonadal esta caracterizado entre otros elementos por la presencia de cuerpos amarillos-ocre junto con oocitos que no fueron desovados. La presencia de cuerpos amarillos-ocre siempre fue registrada después de los períodos de desove.

A



B

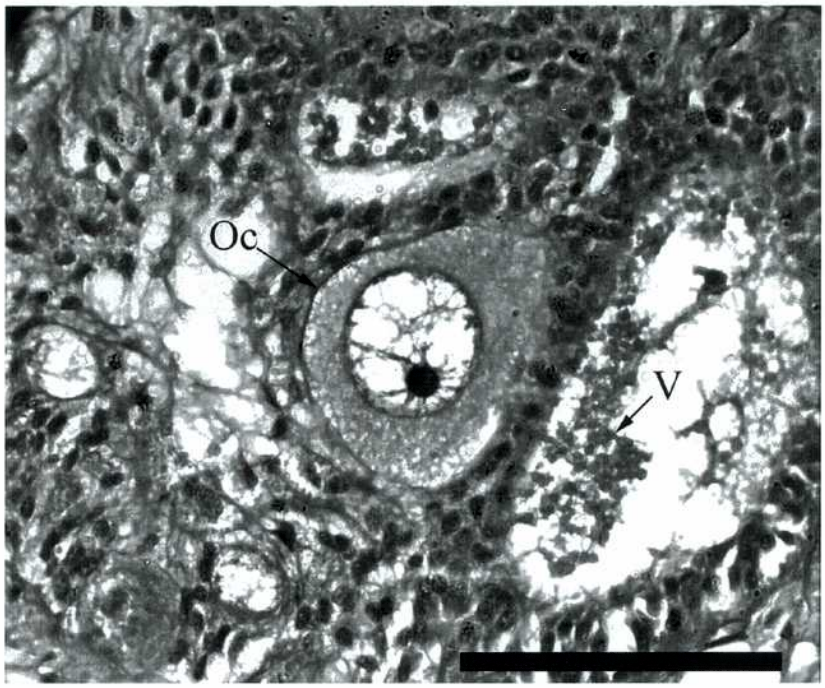


Figura 1. Fotografías al microscopio mostrando secciones del ovario de Zidona dufresnei en hembras adultas. (A) Fase de crecimiento temprano. Oogonia en crecimiento (Og) presentes a lo largo de la pared folicular. (B) Estado activo. Oocitos en vitelogénesis temprana (Oc) teniendo una mayor talla oocitaria, vitelo (V) presente en el citoplasma. maduración total. Oocitos vitelogénicos listos para el desove. Escala = 100µm.

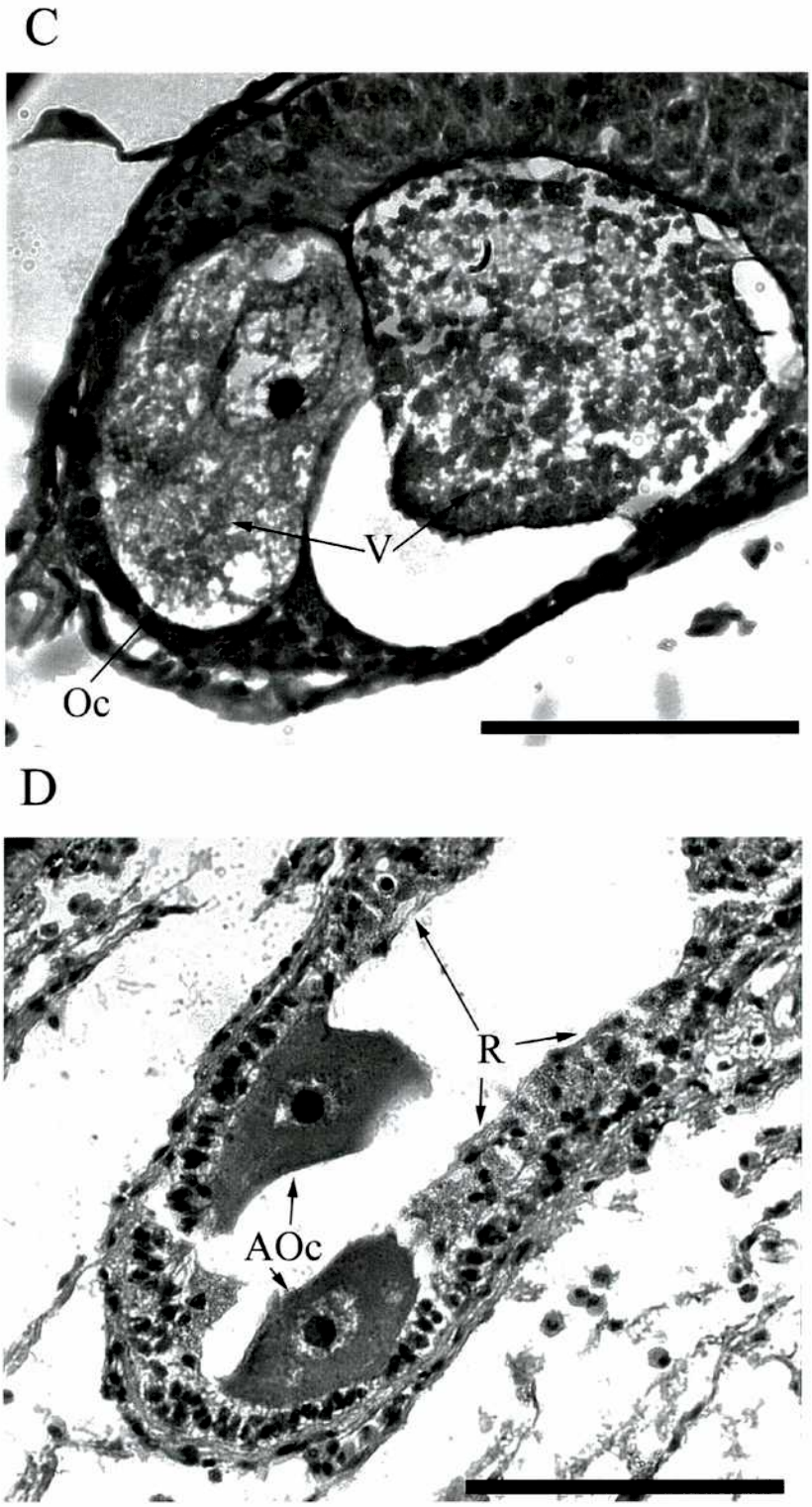


Figura 1. Fotografías al microscopio mostrando secciones del ovario de *Zidona dufresnei* en hembras adultas. (C) Estado de maduración total. Oocitos vitelogénicos listos para el desove. (D) Estado de postdesove. Oocitos atrésicos (AOc). Algunos cuerpos amarillo- ocre son observados dentro del folículo como cuerpos residuales (R). Escala = 100μm.

Tabla 1. *Zidona dufresnei.* Valores mensuales de talla de oocitos y sus estados de desarrollo. (x, media oocitaria; N, número de hembras; n, número de ovocitos medidos).

Meses	Talla Oocitaria (µm)	x +/-SD (µm)	N	n	Estado de desarrollo gonadal
1999					
Enero	10-130	60.74+/-5.57	10	170	crecimiento y desarrollo
Febrero	10-70	61.03+/-4.17	11	179	crecimiento y evacuación
Marzo	10-70	49.64 +/-11.86	9	152	crecimiento y evacuación
Abril	10-50	40.09 +/-9.69	8	200	crecimiento, reabsorción
Mayo	10-50	32.17 +/-9.4	10	152	crecimiento, reabsorción
Junio	10-50	50.83 +/-16.12	12	145	crecimiento
Julio	10-90	53.45 +/-12.32	10	156	crecimiento
Agosto	10-90	66.75 +/-16.25	9	158	crecimiento
Septiembre	10-150	88.43+/-12.45	11	185	crecimiento y desarrollo
Octubre	10-70	47.81 +/-12.45	11	198	crecimiento y evacuación
Noviembre	10-130	56.63+/-16.35	10	185	crecimiento y desarrollo
Diciembre	30-110	82.73 +/-25.34	12	202	crecimiento, reabsorción.
2000					
Enero	10-110	75.90+/-26.45	11	164	proliferación crecimiento y desarrollo
Febrero	10-130	46.87+/-20.32	11	139	proliferación crecimiento y desarrollo
Marzo	30-90	41.25 +/-1.76	10	125	crecimiento y evacuación
Abril	10-70	46.37 +/-10.35	11	172	proliferación y crecimiento
Mayo	10-70	49.27+/-9.86	10	102	prolif., crecimiento y reabsorción
Junio	30-70	50.42 +/-8.68	9	96	crecimiento
Julio	20-80	52.5 +/-11.65	10	137	crecimiento
Agosto	20-80	70.34+/-15.42	11	189	crecimiento
Septiembre	60-140	65.57+/-17.40	10	197	crecimiento y desarrollo
Octubre	20-100	42.20 +/-6.07	10	235	crecimiento y evacuación e
Noviembre	20-140	58.13 +/-13.8	12	141	crecimiento, desarrollo y reabsorción
Diciembre	20-110	68.54 +/-25.20	9	186	crecimiento

3.3.2 Machos

Se observaron dentro de los túbulos espermáticos diferentes estados de la espermatogénesis durante todo el año (Figura 2A). Durante los meses de primavera y verano, el lumen de los ductos espermáticos estuvo colmado de espermazoides. Un gran número de espermatozoides fue observado antes de la liberación de las gametas (Figuras 2B y 2C). El período de evacuación gamética ocurrió desde enero a marzo y desde octubre a noviembre. Después del periodo de desove el lumen de cada ducto espermático se vació de espermatozoides y los testículos estuvieron bajo un periodo de recuperación (Figura 2D) al mismo tiempo que se podían observar diferentes células de la espermatogénesis. (Figura 2A).

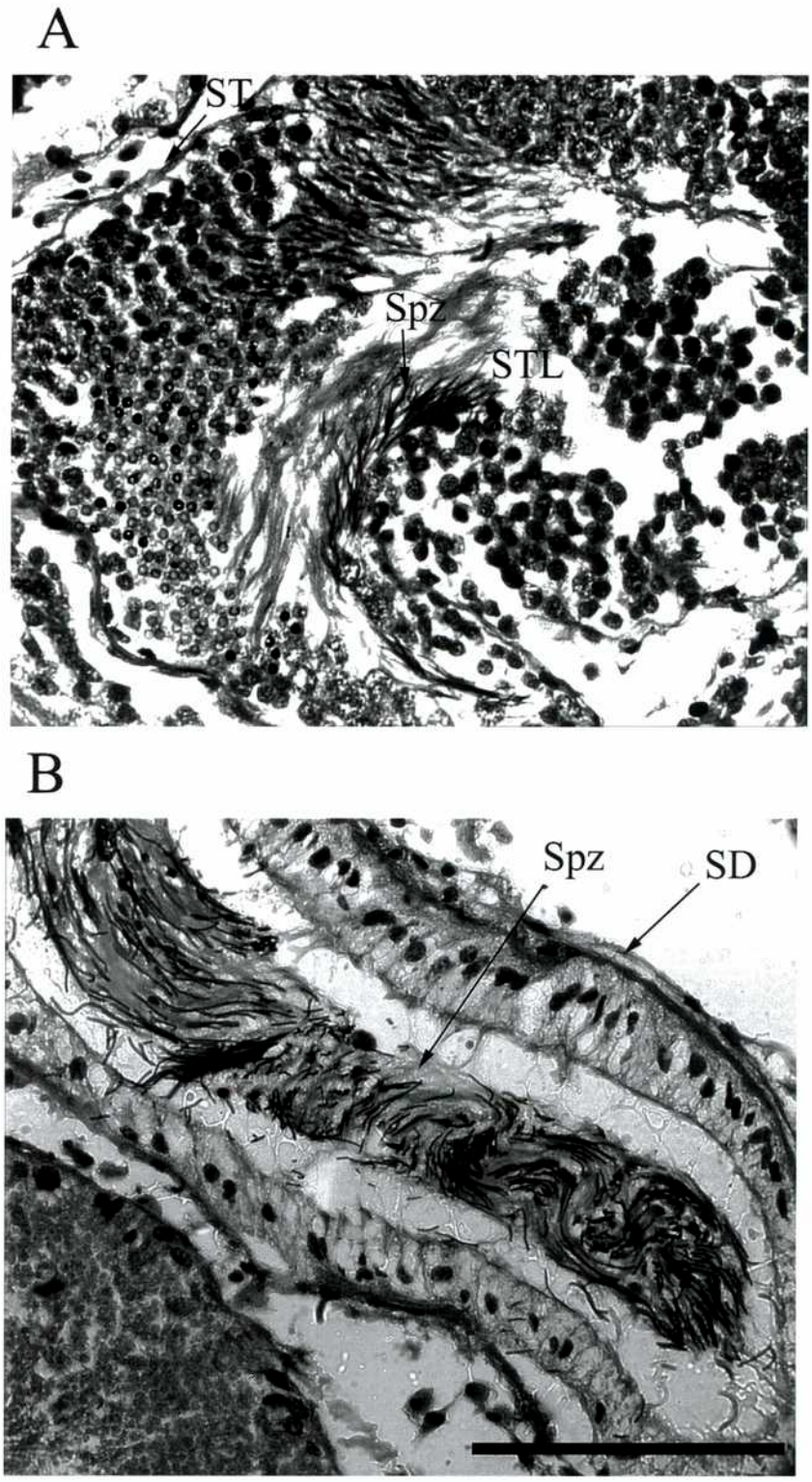


Figura 2. Fotografías al microscopio óptico, sobre secciones del testículo de *Zidona dufresnei*. (A) Estado de crecimiento (amarillo pálido). Testículos con diferentes estados de espermatogénesis dentro del túbulo espermático (ST), incluyendo espermatozoides (Spz) en el lumen del túbulo espermático (STL). (B) Testículos desarrollados, muestreados en octubre (gónada marrón oscuro). El lumen del ducto espermático (SD) esta completamente repleto de espermatozoides Spz. Escala = 100µm.

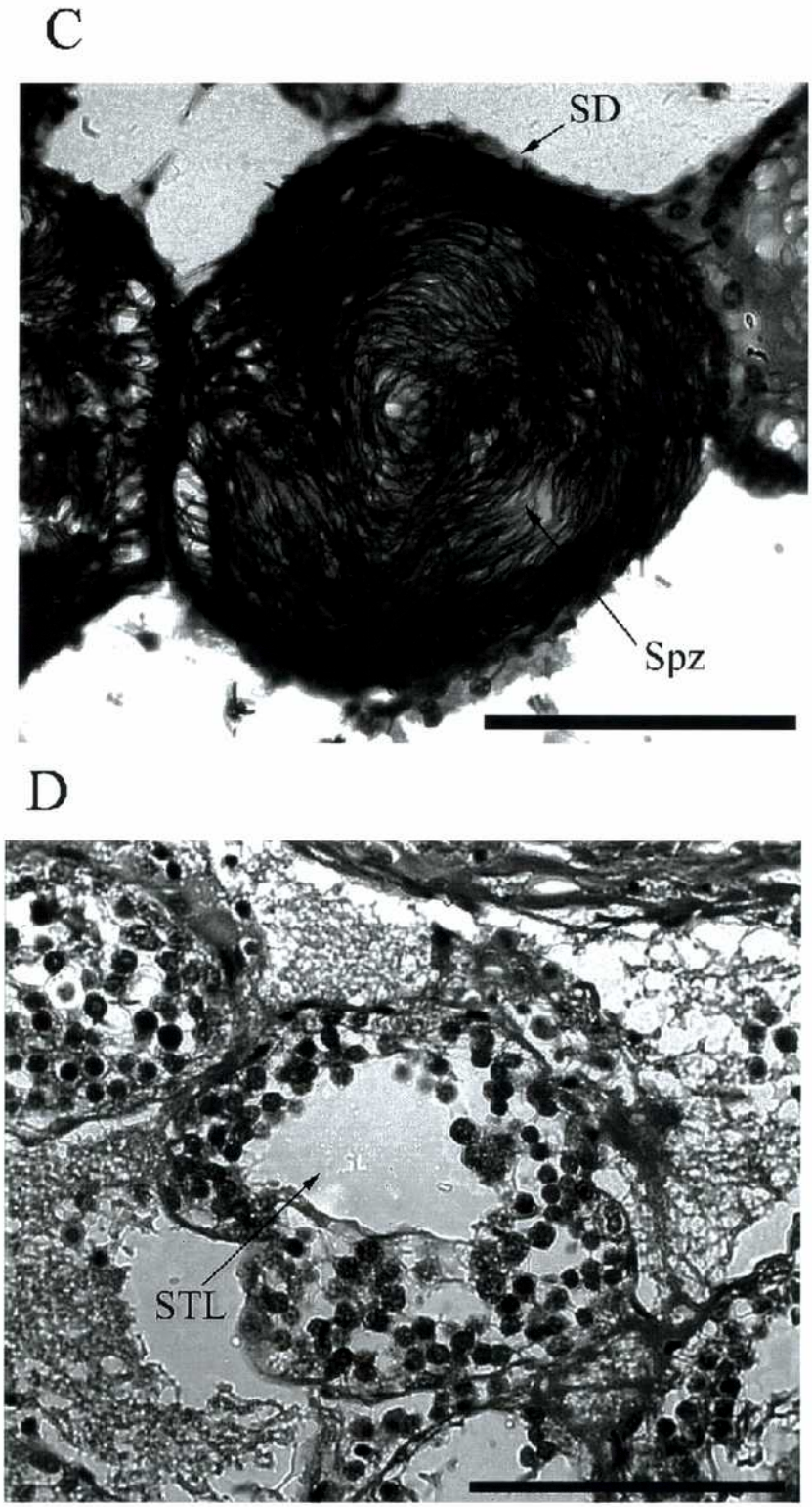


Figura 2. Fotografías al microscopio óptico, sobre secciones del testículo de *Zidona dufresnei.* (C) Sección del ducto espermático repleto de espermatozoides maduros. (D) Testículo después del período de desove. Lumen del túbulo espermático sin espermatozoides. Escala = 100µm.

3.3.3. Índices de condición

En los análisis relativos al pie y vísceras con respecto del soma, no fueron detectadas diferencias significativas en IPS e IVS para ambos sexos (Figura 3).

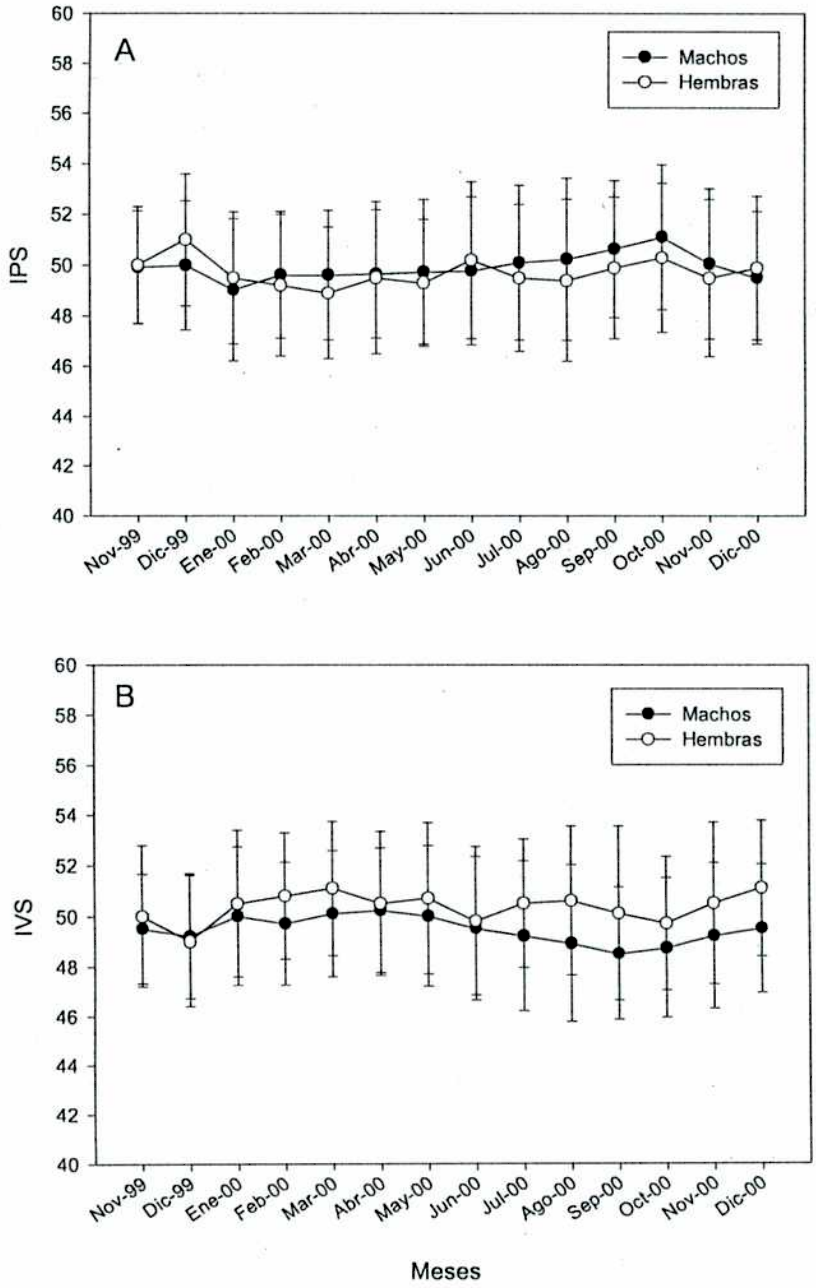


Figura 3. Índices relativos para machos y hembras. A. Índice podosomático. B. Índice viscerosomático.

3.3.4 Ciclo anual, actividad reproductiva

El período de crecimiento y maduración oocitario comienza en enero y continúa hasta junio de 1999, correspondiéndose con un incremento en la temperatura del agua (Figuras 5A y 5D). En la figura 5D, se observa que la temperatura del agua tiene un mínimo en invierno de 9 -10ºC hasta alcanzar un máximo a fines del verano de 17 - 18 ºC. Posteriormente, se registra una gradual baja de la temperatura reiniciándose nuevamente el ciclo. Los oocitos mayores de 80 μm fueron evacuados desde enero a marzo de 1999 y desde enero hasta abril de 2000. Otros desoves ocurren desde septiembre a octubre de 1999 y desde septiembre a octubre de 2000 y seguido de estos desoves se observa nuevamente una proliferación oocitaria. Las diferencias en las tallas oocitarias mensuales a lo largo del año, fueron significativas para ambos años, año 1999 (ANOVA un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 148}= 6,79$; $P< 0,001$) y para el año 2000 (ANOVA un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 389}= 7,29$; $P< 0,001$), se realizaron comparaciones a posteriori, test de Tukey $P< 0,001$ siendo significativas las diferencias para el año 1999, en enero, agosto septiembre, noviembre y diciembre vs mayo y test de Tukey $P<0,001$ siendo significativas las diferencias para el año 2000, en enero, febrero, marzo, septiembre, noviembre y diciembre vs. mayo.

Las secciones histológicas de los especímenes colectados después del período de desove indican aproximadamente entre 10 – 30 % de los oocitos con núcleo y nucleolo visible, mostraban signos de atresia. El mayor número de oocitos degradados fue observado en abril de 1999 y en abril y mayo de 2000, después del final del periodo de desove (Figura 5A). Fueron observados oocitos atrésicos rodeados de material residual en abril y mayo de 1999, en diciembre de 1999, mayo de 2000 y noviembre de 2000 (Figura 5B).

En machos, el mínimo valor de IGS corresponde a un máximo de la temperatura de fondo. La emisión de las gametas comienza en enero de 1999 y continúa hasta abril de 1999, cuando la temperatura fue

aumentando gradualmente. La evacuación de espermatozoides declina con la disminución de la temperatura a partir de abril de 1999. Desde abril a agosto fue un período de recuperación. El decrecimiento abrupto del IGS en los machos entre septiembre de 1999 y octubre 1999 coincide con la evacuación de oocitos mayores de 80 μm en hembras y con el incremento de la temperatura. Las gónadas de los machos comienzan a recuperarse hasta alcanzar un máximo de IGS en diciembre de 1999, ocurriendo la emisión de gametas hasta el mes de marzo de 2000. Con algunas pequeñas modificaciones el ciclo se repite anualmente.

El valor mas alto de IGS (Figura 5C) fue observado en enero de 1999 (1.90), en septiembre de 1999 (1.65) y diciembre de 1999 (2.05). Luego de este último mes el valor del IGS fue disminuyendo y se registro un valor mínimo en abril de 1999 (1.15) y en octubre de 1999 (1.21), una disminución gradual del IGS fue evidente a medida que avanzaba el verano, desde diciembre de 1999 a marzo de 2000 (1.35). En septiembre de 2000, el valor mas alto de IGS fue registrado en (2.1), seguidamente con una disminución en noviembre de 2000 (1.35). Los valores más bajos de este índice corresponden a abril de 1999 y marzo de 2000 (1.23). Estas series de eventos marcaron un ciclo anual.

Estas diferencias en índice gonadosomático en los machos, fueron significativas en ambos años, mes a mes en el año 1999 (ANOVA un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 209}= 26,31$; $P< 0,001$) y mes a mes en el año 2000 (ANOVA un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 223}= 19,168$; $P< 0,001$)

En enero de 1999, se evidenció un máximo en el índice gonadal, la emisión de espermatozoides comenzó en enero, hasta el mes de mayo. En este período las gametas masculinas fueron evacuadas. Desde mayo la gónada aumenta en tamaño y se incrementa el IGS. El aumento de tamaño de la gónada se mantiene hasta el mes de septiembre. En el mes de septiembre se produce el evacuado de las gametas que continúa hasta octubre donde el índice gonadosomático es 1.2, también disminuye el índice desde diciembre de 1999 a mayo de

2000. En diciembre las gónadas comienzan a recuperar y se alcanza un máximo de IGS igual a 2. Inmediatamente los machos alcanzan un máximo de crecimiento del tejido gonadal y producción de espermatozoides en verano (diciembre a marzo), repitiendo el ciclo anual. Desde marzo las gónadas comienzan a crecer nuevamente y el GSI se incrementa hasta septiembre de 2000 (2.15), siendo este el mayor valor del año estudiado; y después de septiembre el IGS decrece hasta noviembre de 2000 (1.3).

En machos, se consideró la variación del color de la gónada y la relación que existe entre el IGS y las coloraciones de la gónada que son: amarillo pálido, naranja amarronado y marrón oscuro (Figura 4). La tabla 2 muestra el IGS (media +/- SD) correspondiente a cada color de la gónada (ANOVA, $P<0.001$).

Tabla 2. Resultados de ANOVA de una vía para el Índice Gonadosomático

Color	Media	Tamaño de la muestra	Grupo STD Des
Amarillo pálido	1.1142	81	0.3499
Naranja amorronado	1.6665	102	0.3115
Marrón oscuro	1.9459	87	0.3787
Total	1.5909	270	0.3458

Source	DF	SS	MS	F	P
Entre	2	29.949	14.9774	125.27	0.0005
Dentro	267	31.9229	0.11956		
Total	269	61.8778			

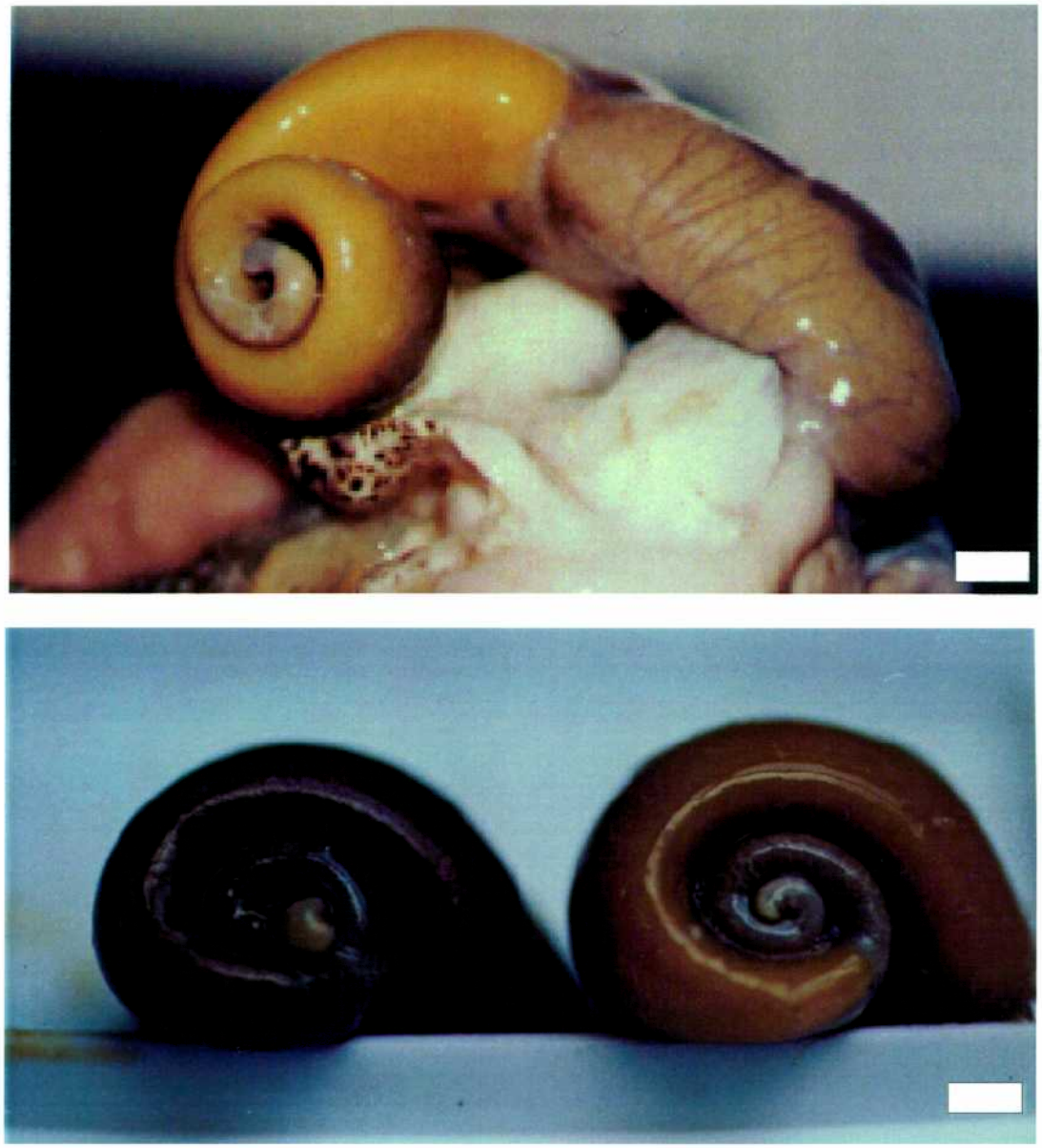


Figura 4: Testículo de *Zidona dufresnei* A. Amarillo . B. Gonadas marrón oscuro y naranja amarrado. Barra de escala 1cm.

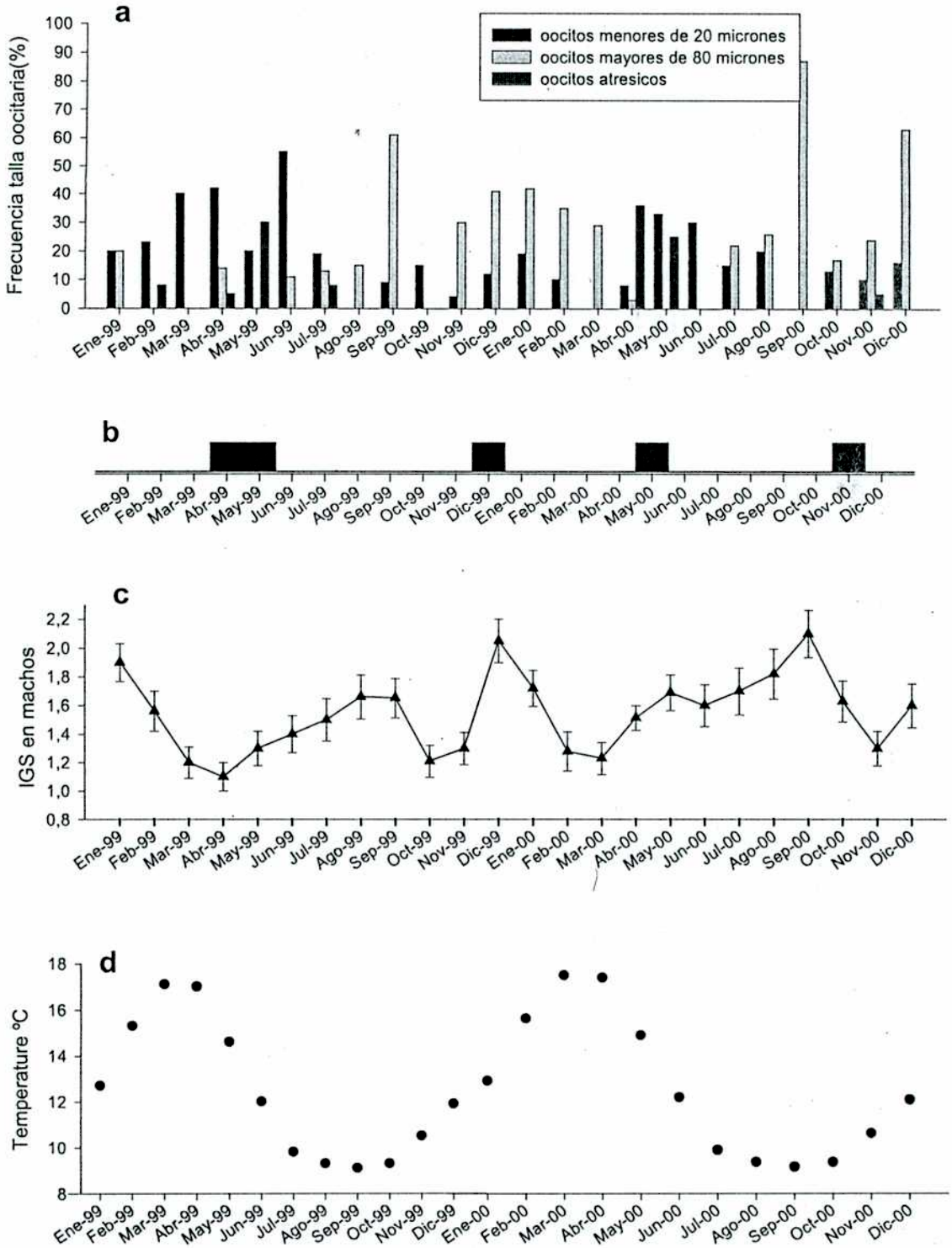


Figura 5. Ciclo reproductivo de *Zidona dufresnei* desde enero de 1999 a diciembre de 2000. (A) Porcentaje de oocitos menores de 20 μm (en diámetro), porcentaje de oocitos mayores de 80 μm y

porcentaje de oocitos atrésicos. (B) Períodos de reabsorción oocitaria. (C) Índice gonadosomático en machos. (D) Temperatura de fondo a 50 metros de profundidad en el área de estudio. [40-años de registro datos recolectados Guerrero *et al.* (1997).

4.4 Discusión

Diferentes metodologías han sido usadas para el estudio de ciclos reproductivos en moluscos. La variación mensual del índice gonadosomático ha sido frecuentemente usada en especies con gónadas fácilmente separables del resto del cuerpo, siendo este un buen indicador de los cambios gonadales a través del año (Grant y Tyler, 1983). En los machos de *Zidona dufresnei*, es fácilmente separable el testículo del soma, siendo el testículo conspicuo, y presentando un patrón de colores. En las hembras no es fácil separar el ovario del soma, ya que éste es una delgada lámina junto al hepatopáncreas. Por estas razones, en este trabajo sólo se pudo considerar el índice gonadosomático para los machos y usando como complemento el análisis histológico. Se realizó un análisis para evaluar si las variaciones en el índice gonadosomático, se debían solo a la variación del peso de la gónada y no se veían enmascaradas por alguna variación en otras partes del cuerpo de *Zidona dufresnei.* Para esto se utilizaron los índices del pie y de las vísceras, la variación de estos últimos durante el año, no fue significativa, por lo que el índice gonadal, si fue significativo, y con esto se refuerza la idea de que el cambio en el índice gonadal se debe a la masa gonádica.

La dinámica de los estados gametogénicos en individuos de algunas especies de caracoles es conocida. Frecuentemente es posible observar periodos de mínima actividad gametogénica. Especies de zonas templadas, en particular muestran un descanso en la actividad gametogénica, suspendiéndola (Giese y Pearse, 1977). En el caso de *Zidona dufresnei*, existe un período de actividad gametogénica reducida, pero nunca una suspensión. En algunas especies existen

diferencias en la actividad gametogénica, dependiendo del sexo. De acuerdo con Martel *et al.* (1986b), algunas especies de gasterópodos marinos tienen completamente invertido el momento de desarrollo del testículo y del ovario, como en *Buccinum undatum*. No se encontraron en el caso de *Zidona dufresnei* períodos separados de espermatogénesis y oogénesis.

El examen histológico mostró que la espermatogénesis en *Buccinum undatum* es anterior al tiempo de copulación, y ambos son simultáneos al incremento de la temperatura (Martel *et al.* 1986b). En *Zidona dufresnei* la espermatogénesis es evidente durante todo el año, produciéndose una evacuación de espermatozoides simultáneamente con el aumento de la temperatura y coincidentemente con la presencia de hembras con oocitos maduros.

La temperatura es en la mayoría de los casos mencionada como un factor muy importante en el desarrollo gonadal en caenogastrópodos (Giese, 1959; Kinne, 1963; Fretter y Graham, 1964; Giese y Pearse, 1974; Martel *et al.*, 1986b). Ello también aparece en el caso de *Zidona dufresnei* en la población en estudio. Especies de aguas templadas tienen un periodo de desove extendido, también teniendo un patrón estacional. La mayoría de las especies estacionales de aguas templadas, desovan durante el verano, pero en algunas el desove también puede ocurrir durante el invierno (Giese y Pearse, 1977) *Zidona dufresnei*, una especie de aguas templadas, con un desove que comienza en la primavera continuado hasta fines del verano. El periodo reproductivo en la especie muestreada en esta localidad, se extiende desde octubre hasta marzo. Durante el verano, el estado avanzado de desarrollo gonadal y desove predomina en la población adulta. En otoño las gónadas se encontraron bajo el estado atrésico pasando por un periodo de recuperación durante el invierno, llegando a la primavera con una nueva evacuación de las gametas. En machos el índice gonadosomático y en las hembras la proporción de oocitos vitelogénicos muestra un marcado decrecimiento entre octubre y marzo, indicando una

evacuación de gametas. Esto coincide con otro estudios en neogastrópodos: en *Buccinum undatum* el desove ocurre entre fines de mayo y julio (primavera-verano) en la zona del norte del Golfo de St Lawrence, Canadá (Martel *et al.*, 1986 a,b), en Europa desde abril hasta agosto en el Mar Blanco (Kusnetsov, 1963), de febrero a septiembre en Kristineberg (Aurivillius, 1898) y contrariamente con otros estudios en Europa en *Buccinum undatum* donde el desove ocurre en otoño e invierno (Cunningham, 1899; Sykes, 1905; Havinga, 1922; Lebour, 1937; Moore, 1937; Kristensen, 1959; Fretter y Graham, 1962, Hancock, 1960, 1967; Bruce *et al.*, 1963; Kideys *et al.*, 1993). En aguas suecas, el principal período de desove para *Buccinum undatum* se da entre octubre y diciembre, coincidiendo con los anteriores autores (Valentinsson, 2002).

Un fenómeno similar ha sido observado cuando comparamos dos especies del género *Neptunea*. En *Neptunea despecta* el desove se produce durante los finales de la primavera y el comienzo del verano en el Archipiélago de Mingan (Martel, *et al.* 1986b), pero en contraste con el periodo reproductivo en invierno de *Neptunea antiqua* en Europa (Pearse y Thorson, 1967).

Dentro de los arqueogastrópodos, la población de *Haliotis iris* en el nordeste de Nueva Zelanda mostró un extenso período reproductivo extendiéndose desde fines del verano todo el otoño e invierno (Hooker y Creese, 1995). El período reproductivo para zonas del sur de Nueva Zelanda, menos extensas en el tiempo, y siendo el período de la evacuación de los gametos, desde principios de verano a el comienzo del otoño (Poore, 1973; Saisbury, 1982). *Haliotis tuberculata*, mostró un ciclo reproductivo anual, con un corto tiempo de evacuación de gametas durante el verano (Hayashi, 1980).

En la mayoría de los caenogastrópodos, la actividad gametogénica a lo largo del ciclo reproductivo es sincrónica en la población y puede ser dividida en de distintos estados de maduración (Giese y Pearse, 1977). *Zidona dufresnei* muestra un sincronismo muy importante en el

ciclo reproductivo entre todos los individuos estudiados, reconociendo una marcada estacionalidad reproductiva. Ello debiera ser tomado en cuenta en el manejo pesquero de esta población.

CAPITULO IV

Espermatogénesis y morfología del espermatozoide

4.1. Introducción

Los espermatozoides de los gasterópodos exhiben una amplia diversidad morfológica y esto no se encuentra en ninguna otra Clase de moluscos. Ello refleja la variedad de ambientes donde ocurre la fertilización, la posición sistemática y las relaciones filogenéticas del taxón que se este considerando (Healy, 1996).

Una vasta literatura acerca de la ultraestructura comparada de las espermátidas y los espermatozoides ha sido desarrollada en los últimos 25 años (Giusti, 1971; Thompson, 1973; Healy, 1983-1996; Maxwell, 1983; Healy y Willan 1984, 1991; Kohnert y Storch, 1984 a, b; Koike, 1985).

La gran diversidad de formas de los espermatozoides y la espermatogénesis en gasterópodos es una herramienta para el estudio sistemático y filogenético de estas especies, especialmente a nivel de Familias (Giusti, 1971; Thompsom, 1973; Koike, 1985; Healy, 1982 a, b, c, 1983 a, b, c, 1988 a, 1996; Healy y Willan, 1984). Actualmente, la posición sistemática de algunos grupos, así como la construcción de filogenias, se basan en la caracterización de sus espermatozoides (Healy 1988a, 1996, Ponder y Lindberg, 1997).

En los gasterópodos de fecundación interna el esperma es depositado normalmente dentro del sistema reproductor de la hembra mediante un órgano copulador, pero algunos grupos como los Cerithioidea, Vermetoidea, Triphoroidea, Janthinoidea o Architectonicoidea son afálicos (Haszprunar, 1988), carácter que normalmente va asociado con la presencia de gonoductos paleales abiertos (Fretter, 1984). En estos grupos cuyos machos carecen de pene, si la fecundación es interna, la transferencia de esperma debe tener lugar por medio de corrientes que lo transporten hacia el interior de la cavidad paleal de las hembras, o bien por medio de espermatóforos (Robertson, 1989).

4.1.1. Espermatogénesis

En los Prosobranquios, durante la espermatogénesis, la espermatogonia sufre sucesivas mitosis dando 32 espermatogonias tipo I, y se dividen nuevamente en 64 espermatogonias tipo II (Walker y MacGregor, 1968; Webber, 1977). La diferenciación de espermatocitos tipo I que luego de la primera división meiótica se obtienen 128 espermatocitos tipo II. Después de la segunda división meiótica se obtienen 256 espermátidas haploides. Este proceso ocurre en estructuras tubulares, ubicadas en el interior del testículo, en la literatura esta estructura tubular siguió por mucho tiempo la nomenclatura utilizada para vertebrados, como en West, 1978 que describe a los túbulos donde ocurre la espermatogénesis como túbuos seminíferos, indicando que los mismos se encuentran separados entre sí y próximos a la glándula digestiva. En el volútido *Alcithoe arabica* los tubulos donde ocurre la epermatogénesis miden alrededor de 300 μm de diámetro y se encuentran rodeados por una fina túnica de tejido conectivo (Ponder, 1970). En el buccínido *Colus stimpsoni* el diámetro de estos tubulos varía de 100 a 800 μm y se encuentra tejido conectivo en la periferia de los túbulos (West, 1978b).

Durante la espermiogénesis las espermátidas se diferencian en espermatozoides, o gametas masculinas móviles (West, 1979a).

4.1.2. Espermatozoide

La mayor parte de los gasterópodos primitivos (Patellogastropoda y Vetigastropoda) presentan fecundación externa (con algunas excepciones), y poseen un tipo de esperma denominado acuaesperma. Por otro lado en los Neritopsina y en los gasterópodos avanzados (Caenogastropoda y Heterobranchia) la fecundación es siempre interna, en estos grupos los espermatozoides se encuentran ampliamente modificados con respecto a los primitivos. Son de aspecto

filiforme y se los denomina introesperma. En los Neritopsina y en los Caenogastropoda pueden existir en un mismo testículo más de un tipo de espermatozoide (esperma polimórfico). Los euespermatozoides o verdaderos espermatozoides, portan un número haploide de cromosomas y son capaces de fecundar a un oocito mientras que aquellos que presentan distinta morfología y que no son fértiles se los denomina paraespermatozoides. Esta última terminología, utilizada por inicialmente por Healy y Jamieson (1981).

Los euespermatozoides aparecen primero en la bibliografía referidos también como "espermatozoide típico o eupirénico", mientras que los paraespermatozoides son citados en la bibliografía como "espermatozoide atípico, u oligopirénico o apirénico". Este fenómeno de esperma polimórfico ha sido sujeto de investigación por más de 150 años pero ha sido más intensamente investigado en los últimos años del siglo XX por medio de la microscopia electrónica (Healy, 1996).

Los siguientes caracteres tipifican al euespermatozoide de los caenogastrópodos: (1) vesícula acrosomal cónica, basalmente invaginada, (2) el material subacrosomal dentro de la invaginación de la vesícula está generalmente acompañado por un varilla axial (3) una vesícula subacrosomal (4) una pieza media elongada consistente en un axonema "9+2" y una cubierta múltiple de mitocondrias elongadas encerrada por una membrana (5) una pieza de glucógeno elongada consistente en axonema rodeado de gránulos de glucógeno (Healy, 1996).

Es posible observar a nivel de especie diferencias entre los espermatozoides de la Clase Caenogastropoda. Las mayores modificaciones están dadas a nivel de la pieza media, que aportan características principalmente a nivel de Familia, Superfamilia.

4.1.3. Paraespermatozoides

La fertilización interna en organismos Bilaterios evolucionó tendiendo a favorecer una economía en cuanto a la energía destinada a la producción de gametas, pero a la vez introduciendo nuevas presiones de selección en términos de la aparición de un medio hostil previo a la fertilización en el tracto genital de la hembra (Buckland-Nicks, 1998). El fenómeno de dimorfismo espermático, de producir un paraespermatozoide estéril, junto con el espermatozoide fértil, está asociado a la paternidad asegurada por medio de la competencia espermática. Un completo rango de estrategias reproductivas en muchos grupos de animales, incluyendo insectos, posee este fenómeno (Parker, 1970) en gasteropodos se plantea la misma estrategia (Haase y Baur, 1995)

En los Caenogastropoda, además del euspermatozoide fértil y uniflagelado, frecuentemente se producen uno o más tipos coexistentes de espermatozoides, llamados "paraespermatozoides" como se mencionara anteriormente. Estos presentan una estructura y morfología muy variable según los distintos grupos y por ello, de gran utilidad en la sistemática a nivel superior al de Familia (Figura 1).

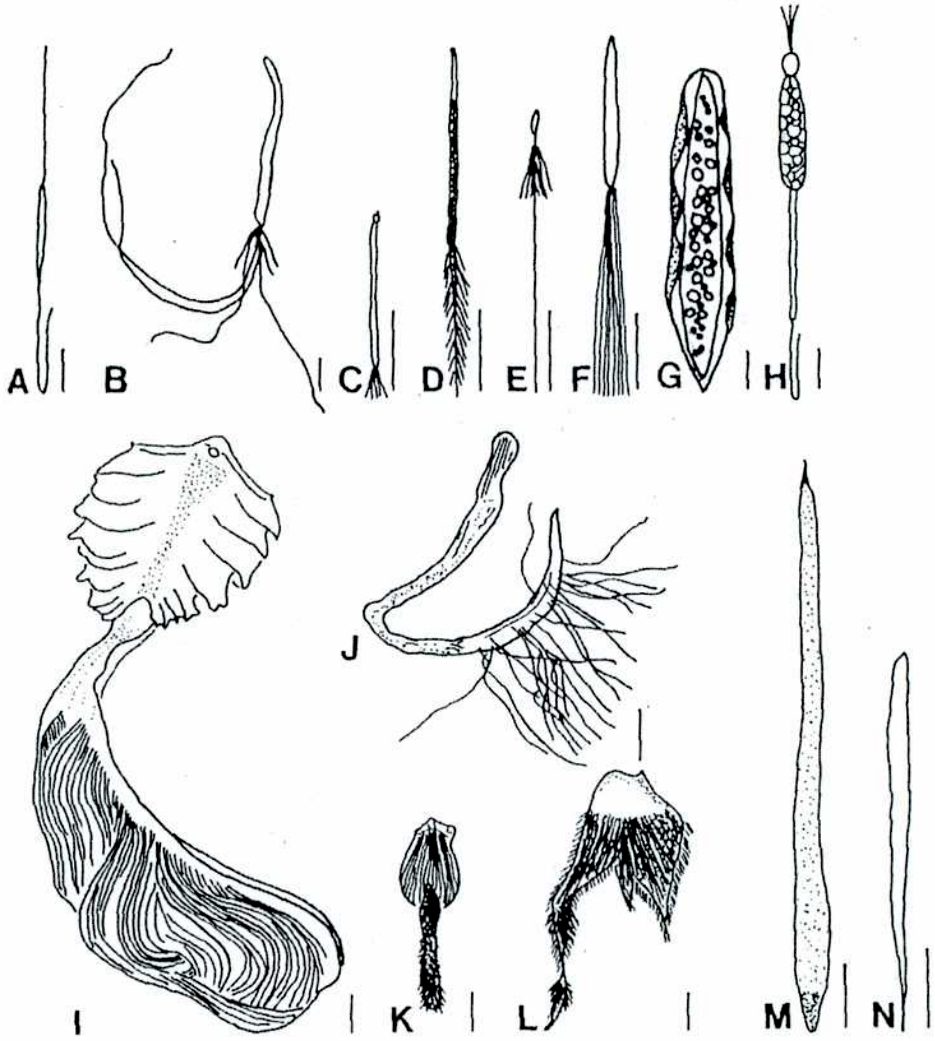


Figura 1. Paraespermatozoides de Prosobranquios A: *Nerita albicella* . Barra de escala 10 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964; Tochimoto, 1967) B: *Cocholstoma montanum*. Barra de escala 2 μm (Tomado de Selmi y Giusti, 1980).C: *Cipangopaludina japonica*. Barra de escala 50 μm (Tomado de Tochimoto, 1967). D: *Diala varia* Barra de escala 50 μm (Tomado de Tochimoto, 1967). E: *Planaxis sulcatus* Barra de escala 50 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964; Tochimoto, 1967) F: *Semisulcospira libertina*. Barra de escala 20 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964).**G:** *Conomurex luhuanus.* Barra de escala 100 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964). **H:** *Serpulorbis imbricatus*. Barra de escala 100 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964).**I:** *Cerithiopsis tubercularis* Espermatozeugma con arreglo de paraespermatozoides. Barra de escala 100 μm. (Tomado de Fretter y Graham, 1962). **J:** *Viriola sp* . Barra de escala 20 μm.(Tomado de Healy, 1988a) **K:** *Janthina balteata.* Barra de escala 100 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964; Tochimoto, 1967).**L:** *Cinctiscala eusculpata.* Barra de escala 100 μm.(Tomado de Nishiwaki, 1964). **M:** *Cyprea errones*, Barra de escala 10 μm (Tomado de Healy, 1986a) **N:** *Terebra evoluta*, típico parespermatozoide de todos los neogasterópodos. Barra de escala 10 μm (Tomado de Tochimoto, 1967)

Los paraespermatozoides son infértiles y generalmente tienen una gran reducción del contenido nuclear (Healy, 1988b, Ponder y Warén, 1988). Este dimorfismo espermático fue descubierto en prosobranquios ya en el año 1836 por Von Siebold (Von Siebold, 1836 en Buckland-Nicks, 1998). A la famila Vermetidae se le ha asignado una Superfamilia propia, habiendo sido excluidos de los Cerithiodea por características de los paraespermatozoides (Healy, 1988b; Ponder y Warén,1988).

Healy (1988b) caracteriza a los paraespermatozoides de la familia Vermetidae, pertenecientes también a la Clase Caenogastropoda, con las siguientes características: 1) un cuerpo central formado por grandes vesículas densas que rodean los axonemas, 2) una distribución bipolar de axonemas, que se prolongan por ambos extremos formando filamentos terminales o flagelos compuestos, 3) zonas esféricas bien diferenciadas y refractantes dentro del cuerpo central, 4) ausencia de cromatina y de cualquier estructura semejante al acrosoma.

En el caso de las familias Epitoniidae, Janthinidae y Cerithiopsidae donde los machos son afálicos, existe un tipo especial de ordenamiento de los espermatozoides: espermatozeugma (Figura 1.I) que consiste en una placa ondulada, grande y fibrosa provista de una larga cola, a la cual se fijan numerosos euespermatozoides y paraespermatozoides, por lo que se interpreta que la función de este tipo de paraespermatozoide, sea similar a la de los espermatoforos, es decir transportar los euespermatozoides hasta el tracto genital de la hembra.

Como se mencionara anteriormente, los paraespermatozoides muestran diversidad estructural a niveles más altos de los que pueden dar los espermatozoides, y esto hace estructuras de considerable valor taxonómico.

4.2. Materiales y métodos:

4.2.1. Microscopía electrónica de transmisión (M.E.T)

Muestras de testículo de 4 mm de espesor fueron fijadas por 4 h a 4ºC en glutaraldehido 2 % en buffer fosfato cacodilato 0.1M, pH 7.2 y en Truby (glutaraldehido 3% en buffer fosfato 0.1 M, pH 7.4 y CaCl2 0.1%). Luego de la fijación se lavó en buffer cacodilato-sacarosa o en buffer fosfato respectivamente. La post fijación se realizó en tetróxido de osmio 1% en el buffer respectivo, durante 1:30 h. a temperatura ambiente. Las muestras fueran deshidratadas en concentraciones crecientes de alcoholes hasta etanol 100º-óxido de propileno (1:1) y finalmente óxido de propileno puro. Seguidamente las muestras fueron embebidas en una mezcla de resina Epon 812 y Araldita. Los cortes se realizaron con un ultramicrótomo Reichert y fueron contrastados con acetato de uranilo y citrato de plomo. Se examinaron bajo microscopio Zeiss. Los cortes semifinos (1µm) fueron coloreados con azul de toluidina y observados con microscopio óptico para orientación previa en el material a estudiar en el microscopio electrónico de transmisión.

4.3. Resultados

4.3.1.Características del testículo

El testículo está ubicado en la parte posterior del animal, en íntimo contacto con el hepatopáncreas. Se diferencia claramente por su color que puede variar desde amarillo pálido a marrón oscuro, como se mencionara anteriormente según el momento del ciclo reproductivo (Capítulo II y III). La diferenciación del testículo comienza a observarse microscópicamente y macroscópicamente a partir de machos con 10 a 11 cm de longitud de la concha (Capitulo V).

En el testículo de *Zidona dufresnei* el epitelio germinal se encuentra ordenado dentro del compartimento germinal en estructuras

tubulares definidas como túbulos y limitadas por una membrana basal donde ocurre la espermatogénesis. Dichos túbulos miden 100 a 120 μm de diámetro y poseen una luz donde serán liberados los espermatozoides. Estos túbulos persisten todo el año. Se encuentran orientados en la parte externa del testículo y hacia el interior (o cara adyacente a el hepatopáncreas) se encuentra la zona de túbulos colectores de los espermatozoides (Figura 2A y B). Los túbulos colectores, se diferencian claramente en los meses de evacuación de gametas (Capitulo III). Dentro de los túbulos se encuentran unidades denominadas cistos que están constituidos por células de Sertoli que apoyan sobre la membrana basal y células germinales isogénicas (Figura 3 A y B).

Utilizando la coloración tricrómica de Masson se observa un compartimiento intersticial entre los túbulos que esta constituido por fibras colágenas (Figura 3B). Se observan células mioides y senos sanguíneos (Figura 3A).

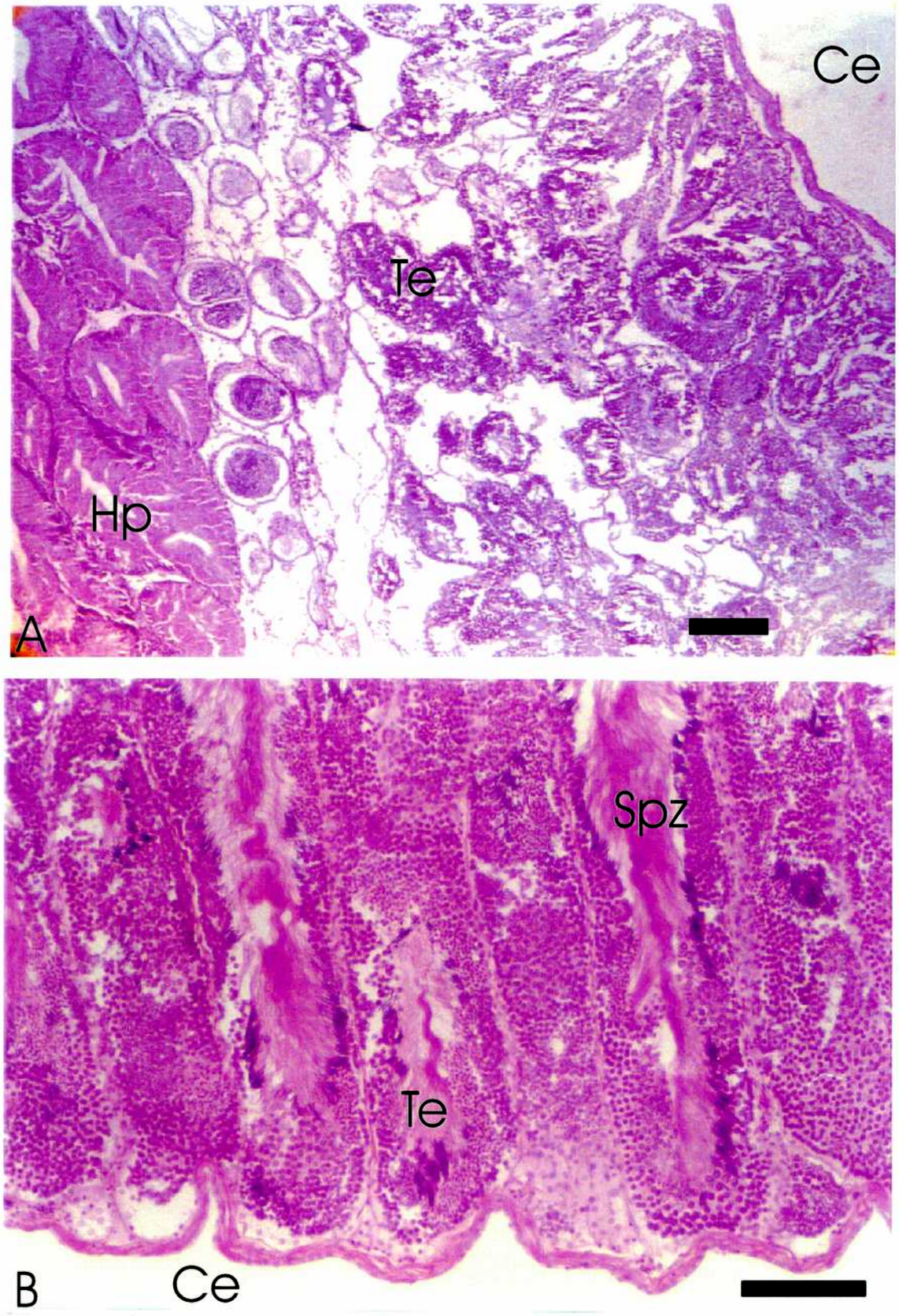


Figura 2. A. Corte transversal de testículo y hepatopancreas. Ce, cara externa del testículo; Hp, Hepatopancreas; Te, túbulos espermáticos. Escala 100 μm. **B**. Corte transversal de testículo. Vista detallada de los túbulos. Ce, cara externa del testículo; Te, túbulos espermáticos; SPZ, espermatozoides. Escala 100 μm

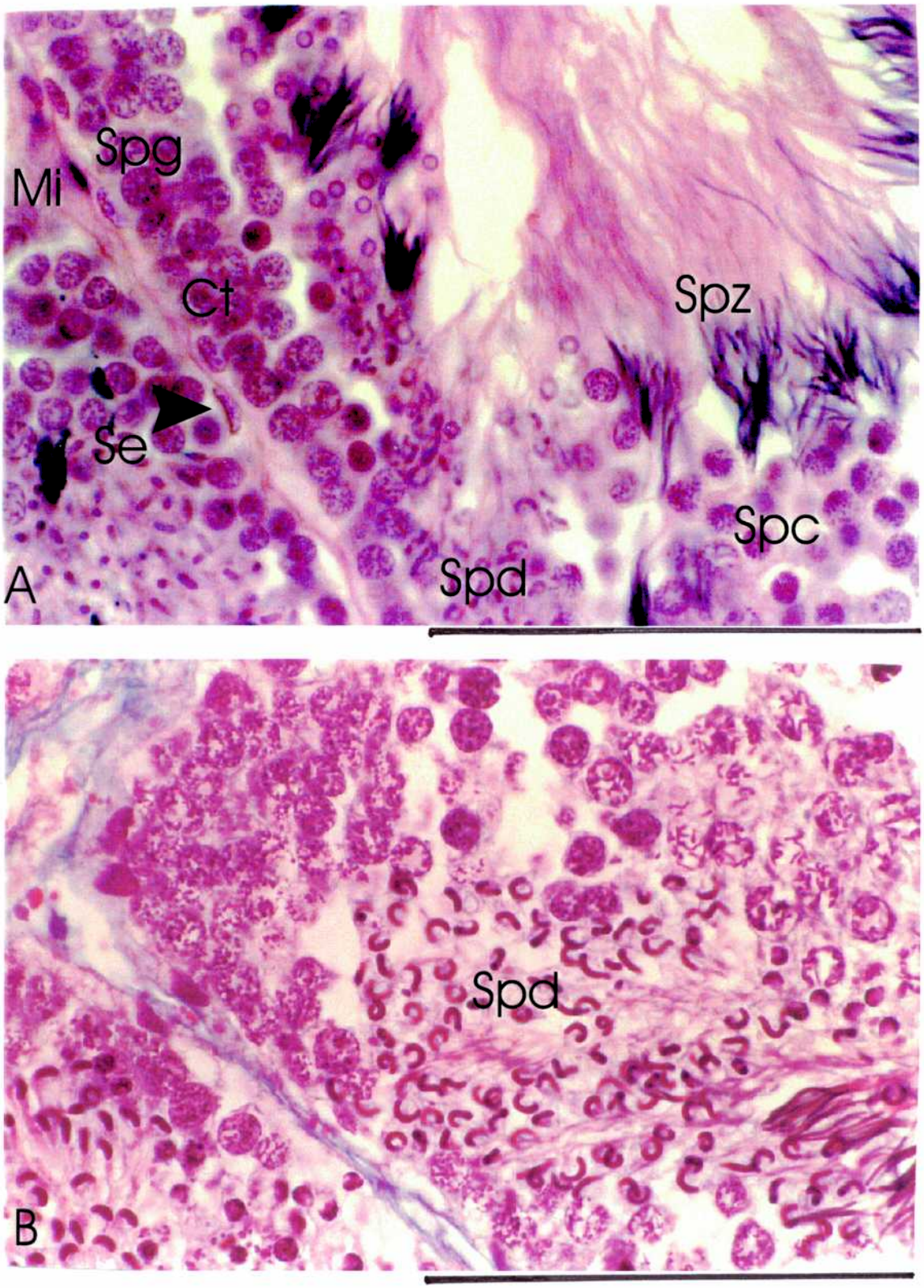


Figura 3. A y B. Detalle de un túbulo conteniendo diferentes estadios de la espermatogénesis dentro de los cistos y formado por células de Sertoli (Se). Se observan células mioides (Mi) dentro del tejido intersticial. Espermatogonia (Spg), Espermatocito (Spc), Espermatida (Spd), Espermatozoide (Spz). 100μm.

4.3.2.Espermatogénesis: aspecto óptico y electrónico

Todos los tipos celulares se observaron durante todo el año, aunque la proporción de cada tipo y la cantidad de espermatozoides fue variable según el momento del ciclo reproductivo (capitulo III) siendo entonces la espermatogénesis un fenómeno continuo que ocurre durante todo el año.

ESPERMATOGONIAS (SPG):

Este tipo celular se observa todo el año. Las espermatogonias (Figura 3A y B) generalmente se encuentran en la periferia del túbulo. El citoplasma es hialino y muy escaso. El núcleo posee cromatina en distintos grados de condensación y su distribución es desigual. Contienen uno a dos nucleolos. Diámetro nuclear de 17,4 $\pm$ 2,1 μm. Se observan mitocondrias levemente elongadas con mediana cantidad de crestas y su matriz es clara. (Figura 4A y B).

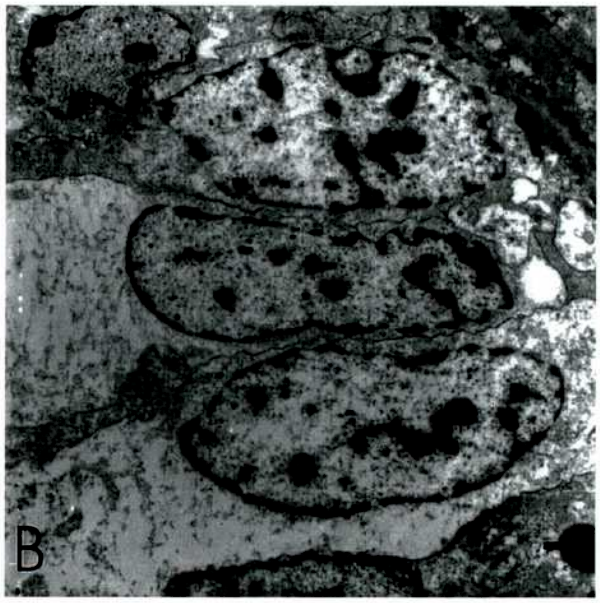


Figura 4. A y B. *Zidona dufresnei*. Espermatogonias con cromatina en distintos grados de condensación. Barra de escala 1,59 μm

ESPERMATOCITOS (SPC):

Son células redondeadas. Su citoplasma es hialino y se hace difícil observar los límites celulares. Poseen núcleo más pequeño que las espermatogonias, oval de 12,61 $\pm$ 3,72 μm de diámetro máximo, caracterizado por la presencia de cromatina irregularmente condensada según distintos estadios de la profase meiótica (Figura 3A y B; Figura 5A y B). En algunas ocasiones se observan puentes citoplasmáticos entre células vecinas. Las mitocondrias son escasas y miden 4,29 $\pm$ 0,74 μm de diámetro

ESPERMÁTIDAS (SPD):

Dentro de este estadio se observa un importante remodelado y gradación de tamaños a medida que avanza la espermiogénesis, perdiéndose hacia el final los puentes citoplasmáticos y observándose la aparición del flagelo. Los núcleos van reduciéndo su tamaño y modificándose su aspecto debido a la condensación de la cromatina (Figura 5C y D).

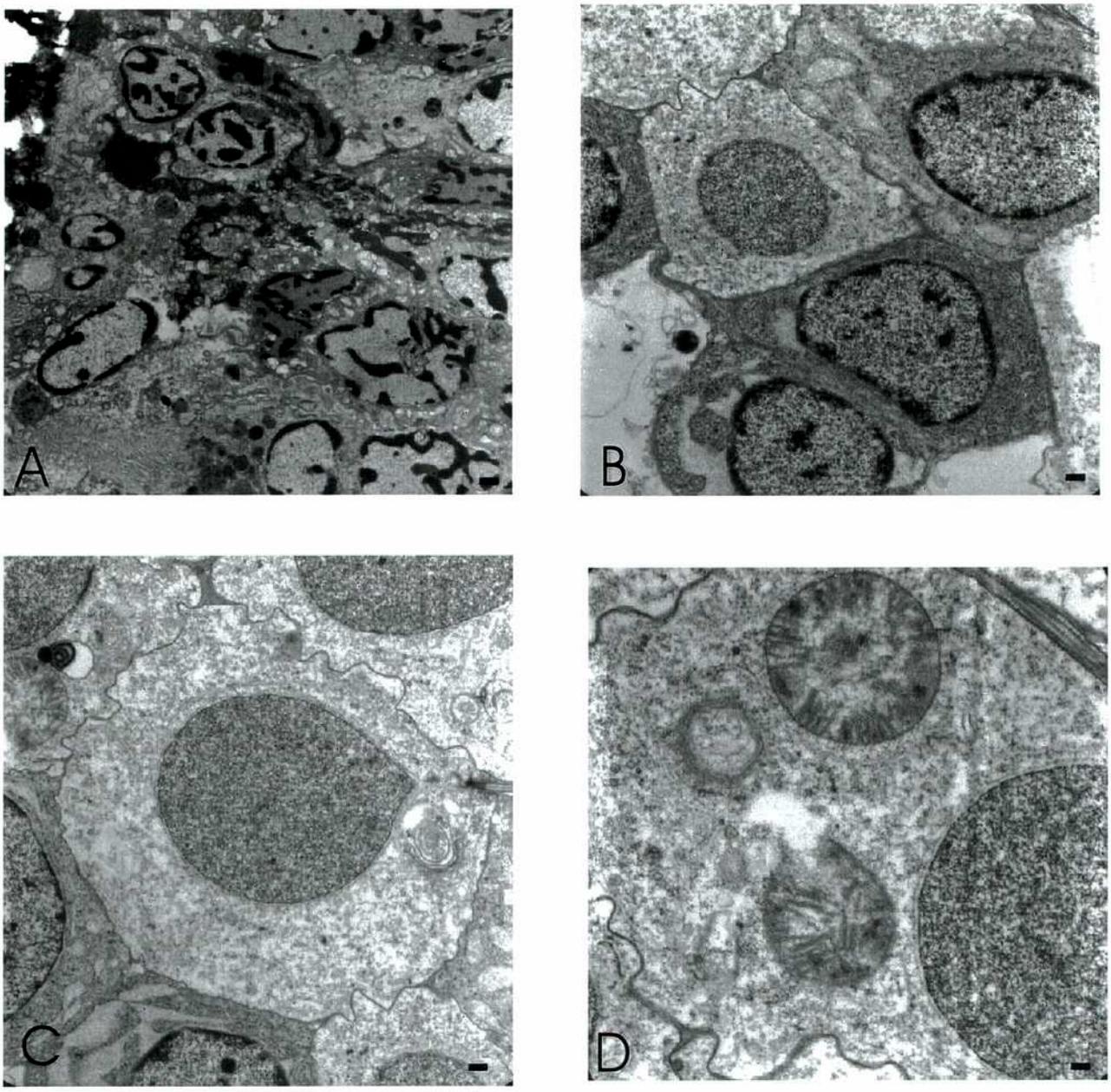


Figura 5: A, Espermatocitos Barra de escala 2,33 μm . B, Espermatocitos Barra de escala 1 μm C, Espermátidas temprarnas Barra de escala 1 μm. D, Barra de escala 0,583 μm.

Bajo microscopio óptico las espermátidas avanzadas poseen forma de media luna con un diámetro mayor de 15,4 $\pm$ 2,14 μm. y un diámetro menor de 4,8 $\pm$ 1,02 μm. (Figura 3B). A medida que avanza la espermiogénesis, se reorganiza el núcleo y se pierde la mayor parte del citoplasma. El núcleo es alargado y la cromatina fibrilar, se encuentra en arreglo helicoidal. En un corte transversal de una espermatida avanzada, el diámetro de esta célula es de 6 micrones y puede tener un largo de 13,3 μm. (Figura 6A, B, C, D).

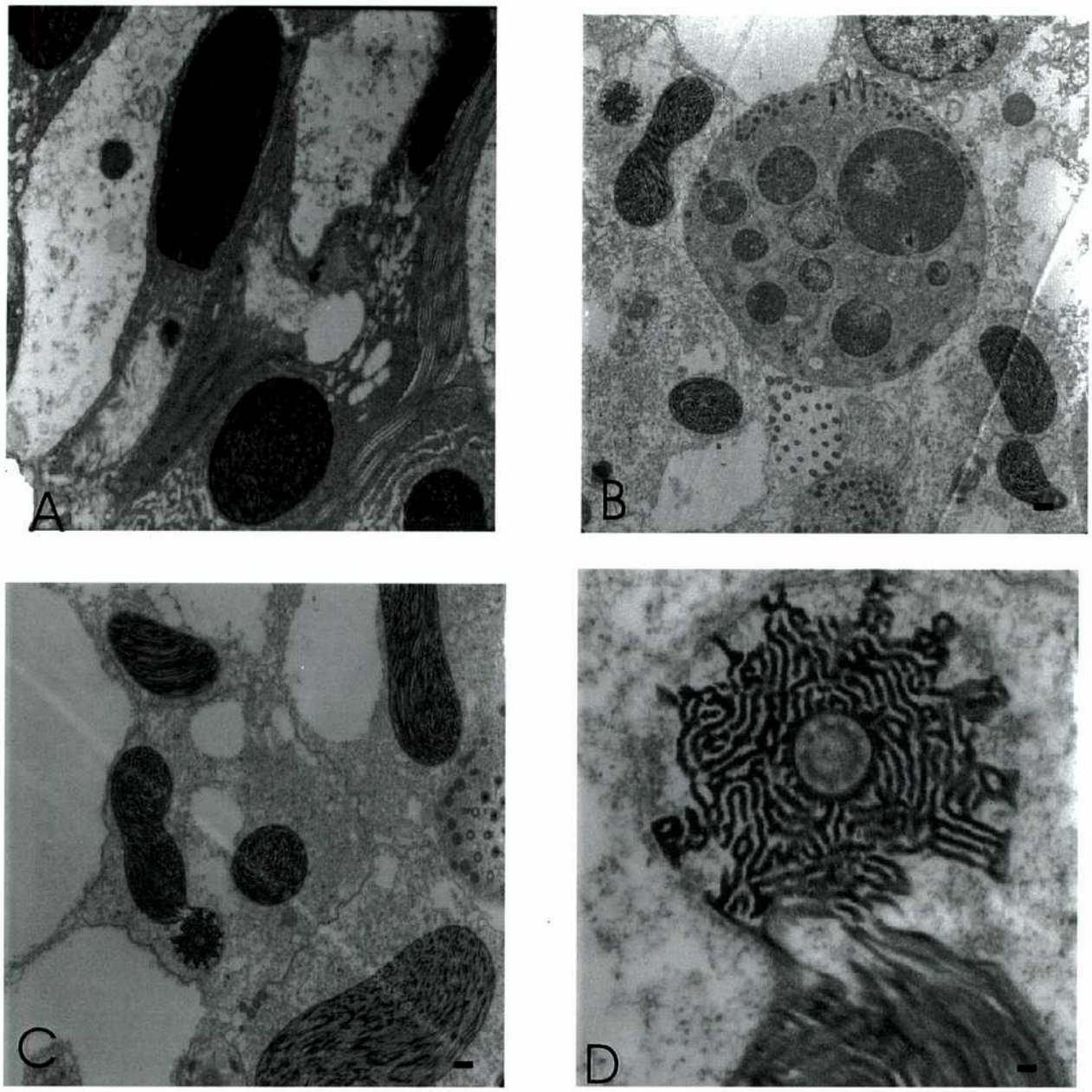


Figura 6: A, Corte longitudinal de espermatida elongada. Barra de escala 1 μm. B, Barra de escala 1,59 μm. C, Barra de escala 1 μm. D, corte transversal de espermatida elongada con arreglo helicoidal. Barra de escala 0,140 μm.

ESPERMATOZOIDE (SPZ):

Son las mas pequeñas en el linaje de las células germinales. Bajo el microscopio óptico se observan ordenadas en ramilletes. Son de forma aguzada con largos flagelos y cabezas muy condensadas.

El espermatozoide posee un núcleo es marcadamente electrón denso, que en corte transversal tiene un diámetro de 1,75 $\pm$ 0,24 micrones y en corte longitudnal una longitud de 26 $\pm$ 3 micrones. Este euespermatozoide posee una cabeza alargada. La pieza media, como en la mayoría de los caenogastrópodos, está compuesta por un axonema (9+2) (Figura 7A). En las figuras 7B y C se observan cortes transversales de varios espermatozoides a diferentes niveles, tanto de núcleo posterior como de pieza media y flagelo. En la figura 7D se observan varios cortes longitudinales de los flagelos.

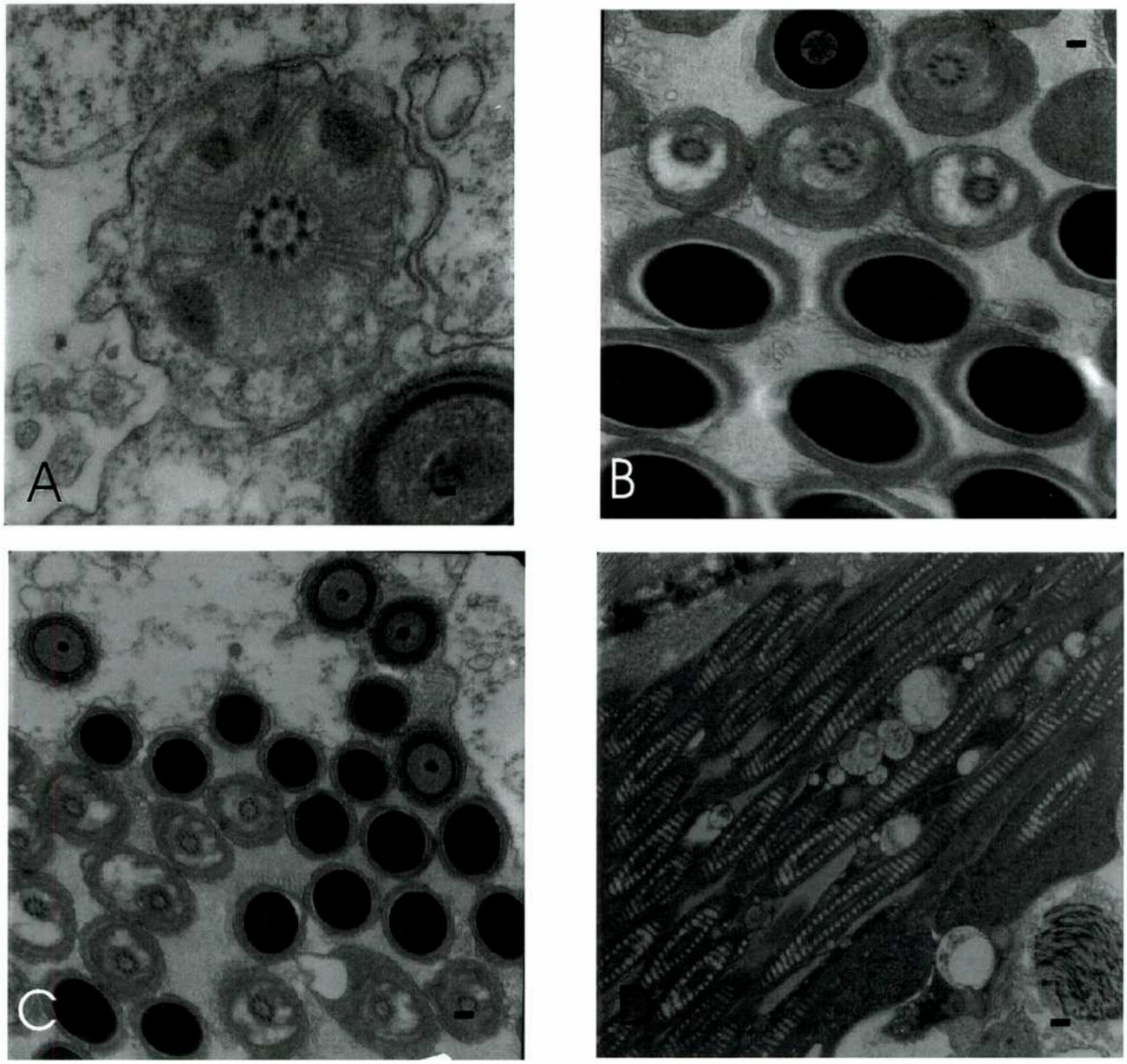
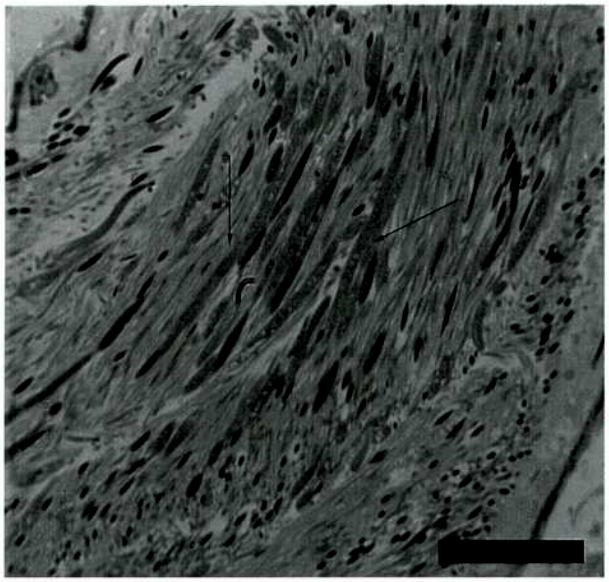
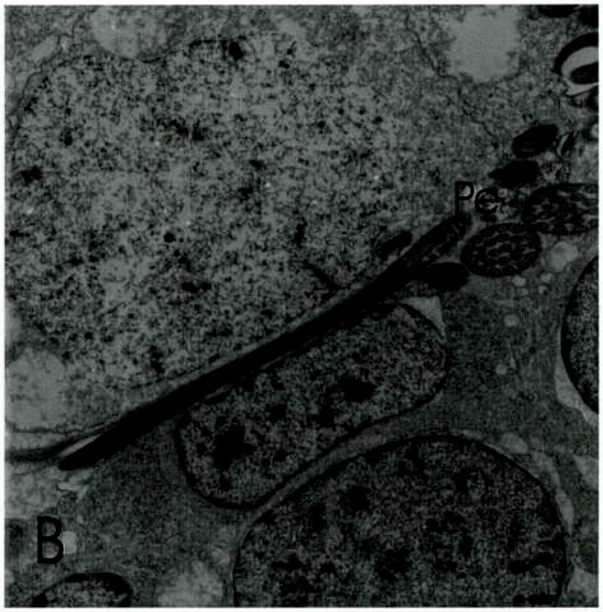


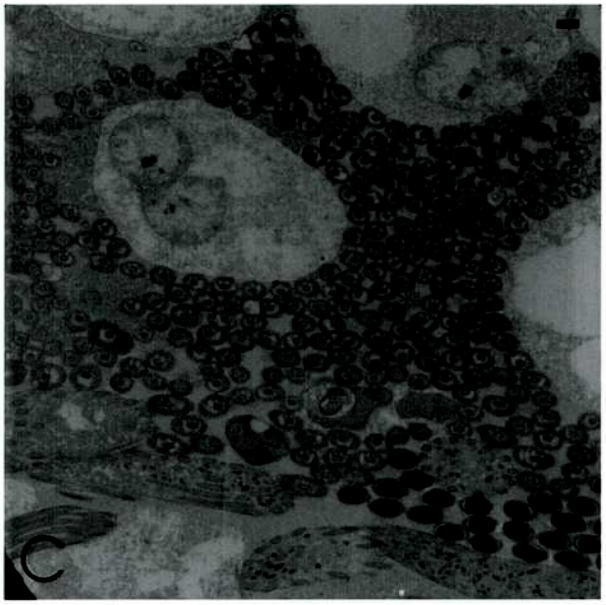
Figura 7: A, Axonema 9+2. B, Sección transversal del núcleo medio del espermatozoide, y con flechas se indica sección transversal posterior del núcleo. Escala 0,350 micrones. C, Sección transversal del espermatozoide, las flechas indican los cortes del extremo apical. se observan flagelos con procesos citoplasmáticos. Escala 0,583 micrones. D, corte transversal a nivel de la pieza media, con invaginaciones nucleares. Escala .E, Sección oblicua longitudinal de la pieza media mostrando fibras paracristalinas entre los elementos de la pieza media. Escala 1 micrón. F, Sección transversal del flagelo, las fechas indican mitocondrias y se rodean de procesos citoplasmáticos. Escala 0,350 micrones

4.3.3.Paraespermatozoides:

Son de aspecto vermiforme con un largo de 60 ± 12 µm y un diámetro de 10,04 ± 2,05 µm observado al microscopio óptico (Figura 8A). Al microscopio electrónico es posible observar, tanto en corte longitudinal como transversal, que la región media está compuesta por una capa simple de 14 axonemas que están en contacto con la membrana plasmática y en el interior del paraespermatozoide a la altura de la región media se observan vesículas densas y mitocondrias (Figuras 8C, D y E). En la sección próxima al ápice del espermatozoide se observan 25 axonemas, y a esta altura el diámetro del paraespematozoide es menor que a una altura media, (Figura 8B).En el ápice de los paraespermatozoides solo se encuentran axonemas, estos están distribuidos en forma bipolar, prolongándose de un extremo al otro del paraespermatozoide. Se observan numerosas vesículas alargadas en su interior conteniendo material granular denso pero no con una subestructura interna conspicua (Figura 8C). En ningún momento se observó cromatina dentro de los mismos.







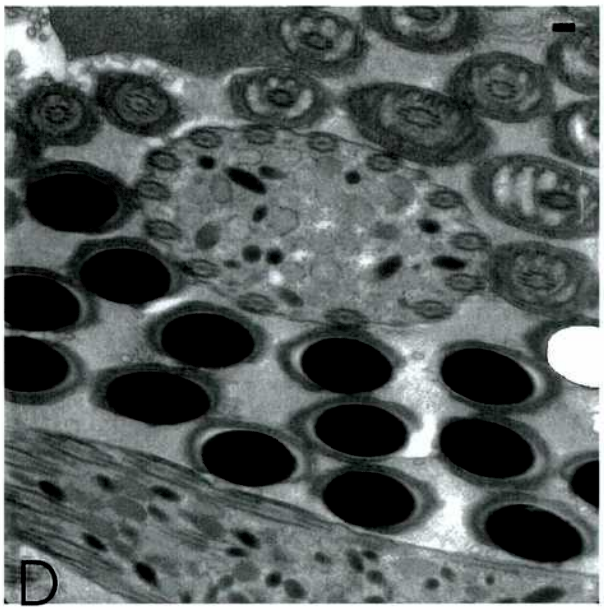
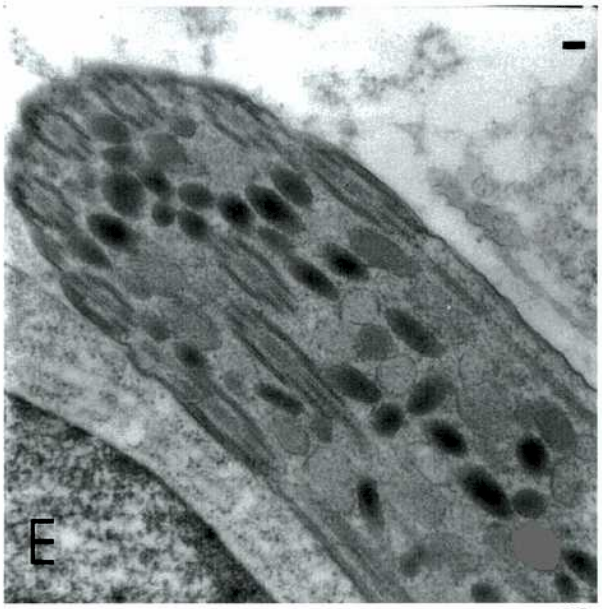


Figura 8: A semifino donde se observan paraespermatozoides (Pe). Barra de escala 25 micrones. B. Extremo apical del paraespermatozoide (Pe)l. Barra de escala 1,59 micrones. C En corte transversal y longitudinal. Barra de escala 2,33 micrones. D. En corte transversal y longitudinal. Barra de escala 0,583 micrones. E. Ápice del paraespermatozoide en corte longitudinal. Barra de escala 0,233 micrones.



4.4. Discusión y conclusiones

La espermatogénesis en *Zidona dufresnei* es continua durante todo el año, encontrándose la mayoría de los tipos celulares de la serie germinal. Los túbulos espermáticos en esta especie, miden entre 100 y 120 μm de diámetro, se encuentran rodeados de células mioides, que estarían involucradas en las contracción durante la evacuación de espermatozoides. Estos túbulos en *Alcithoe arabica* miden alrededor de 300 μm y se encuentran rodeados por una fina túnica de tejido conectivo (Ponder, 1970). En el buccinido *Colus stimpsoni* el diámetro de los túbulos varía entre 100 y 800 μm se observa tejido conectivo en la periferia de los túbulos (West, 1978).

El tamaño de las espermatogonias de *Zidona dufresnei* es relativamente similar al de las espermatogonias descriptas en especies de la misma superfamilia Muricoidea como es el caso del buccinido, *Colus Stimpsoni*, donde las espermatogónias llegan a medir 15 μm de diámetro, en cuanto a los espermatocitos miden de 11 a 13 μm de diámetro nuclear (West, 1981) y en *Zidona dufresnei* la espermatogonia mide 17,4 ± 2,1 μm. de diámetro nuclear y en los espermatocitos miden 12,61 ± 3,72 μm de diámetro nuclear. La espermatida de *Zidona dufresnei* muestra a la cromatina fibrilar y en un arreglo helicoidal. Como así también se describe se una espermátida con una condensación de la cromatina en forma helicoidal en el trabajo de West (1979a).

En referencia a la morfología del espermatozoide de *Zidona dufresnei* se ha observado que este posee un aspecto externo similar al de otros Caenogastropoda, en lo que se refiere a una cabeza alargada. En *Zidona dufresnei* el tamaño del núcleo de los espermatozoides, posee un diámetro de 1,75 ± 0,24 μm y con una longitud de 26 ± 3,28 μm. En otros Caenogastropoda por ejemplo *Colus Stimpsoni* posee espermatozoides con una longitud del núcleo de 100 μm mientras que especies de la familia Vermetidae, como *Serpulorbis arenaria* (Linnaeus,

1767) y *Dendropoma petraeum* (Monterosato, 1884) el tamaño de la cabeza del espermatozoide es de 7,5 μm y 9,5 μm respectivamente (Calvo, 1999).

Los estudios ultraestructurales revelan dos grandes categorías dentro de los Caenogastropoda, basadas en la caracterización de los espermatozoides y paraespermatozoides. Un primer grupo que incluye a los Ampullaroidea, Cyclophoroidea y Cerithioidea, que poseen (1) un paraespermatozoide multiflagelado; (2) un espermatozoide carente de acrosoma con una membrana accesoria (3) en la pieza media del espermatozoide las mitocondrias se muestran paralelas. Y un segundo grupo que comprende al resto de la clase Caenogastropoda los que se caracterizan por poseer: paraespermatozoides con axonemas internos solamente o axonemas ausentes como anteriormente ya había sido descrito para los de la clase Caenogastropoda (Healy, 1996).

De acuerdo a la descripción anterior *Zidona dufresnei* se encuentra en el segundo y extenso grupo mencionado, y presenta un paraespermatozoide de 60 ± 12 μm de longitud y 10,03 ± 2,05 μm de diámetro, con 14 axonemas internos que rodean a numerosas vesículas densas y varias mitocondrias elongadas.

No se conoce con precisión como se genera el parespermatozoide, pero se sabe que derivan de la misma línea germinal que los euespermatozoides, el dimorfismo de estos dos tipos espermáticos se produce en la primeras etapas de la espermiogénesis, la línea que generaría los paraespermatozoides sufriría una excesiva proliferación de los centríolos.

Los paraespermatozoides carecen de cromosomas y aunque su función todavía no se conoce con certeza, varios autores, como Scheuwimmer (1979) y Hadfield y Hopper (1980) sostienen la hipótesis de que estarían involucrados con una función nutritiva, ya que tendrían funciones nutritivas para los espermatozoides fértiles o euespermatozoides, ya que los paraespermatozoides terminan desintegrándose, tanto en el tracto genital del macho, como en el de la

hembra. El hallazgo de células nutricias flageladas en algunos Litorínidos (Reid, 1996) parece evidenciar la homología de dichas células con los paraespermatozoides y apoya la hipótesis de la función nutritiva de estos últimos. La función de los paraespermatozoides es poco conocida, y aunque la mayor parte de los autores sugieren que actuarían como estructuras nutritivas para los euespermatozoides, Buckland-Nicks (1998) propone que la función de los paraespermatozoides no solo estaría asociada a los espermatozoides como sustancias de nutrición, sino como promotores de la paternidad, promoviendo un lugar hostil para otros espermatozoides, jugando un papel fundamental en lo que refiere a la competencia espermática.

CAPITULO V

Talla de primera madurez sexual

5.1 Introducción

El conocimiento de la talla en la cual se alcanza la madurez sexual es esencial para proponer manejos controlados en poblaciones explotadas. La talla corporal que alcanza una determinada especie, para estar ligada a las características que hacen al "fitness" de los organismos, tales como reproducción, probabilidad de supervivencia y edad de madurez sexual (Barbault, 1988). El peso corporal, como medida indicadora de la talla de una especie limita numerosas restricciones, a ser tomadas en cuenta, ya que presenta numerosas variaciones dependiendo de los requerimientos energéticos diarios (Barbault, 1988).

La energía utilizada por un individuo juvenil esta dividida entre dos procesos, el crecimiento somático y la demanda metabólica. Cuando la madurez sexual es alcanzada, otro proceso requiere una gran demanda de energía, la reproducción. Después de alcanzar la madurez sexual, las especies pueden o no, continuar creciendo (Hartnoll, 1983). Relaciones entre talla de primera madurez, largo máximo y reclutamiento han sido estudiadas en su mayoría en poblaciones de peces. El sentido de conocer el largo al cual la población explotada comienza a estar madura sexualmente, es un importante parámetro de manejo usado como monitoreo, tanto de juveniles como del stock adulto y en periodo de desove (Beverton y Holt, 1959; Froese y Binohlan, 2000). En invertebrados se estudió la talla de primera madurez, en crustáceos (López Greco y Rodríguez, 1998), en gasterópodos (Carrick, 1980, Hayashi, 1980; Picken, 1980; Iversen, *et al.*, 1987; Martel, *et al.*, 1986 b; Prince, *et al.*, 1988; Gendron, 1992; Miloslavich y Dufresne, 1994; Hooker y Creese, 1995.)

La talla de primera madurez, es una herramienta para prevenir la sobreexplotación pesquera, con el objetivo de establecer una talla

mínima de captura por encima de la talla de primera madurez sexual.

El modelo logístico es universalmente utilizado como forma de expresión matemática de la relación entre la talla del cuerpo y la madurez sexual. La talla en la que el 50 % de la población estudiada es comúnmente evaluada en poblaciones naturales como el punto biológico de referencia y la biología pesquera prefiere concebir tallas de primera madurez como la proporción del 50 % de la población que se encuentra madura (Roa *et al.*, 1999).

En este capítulo se analizará la madurez sexual a partir de distintas fuentes d información, la primera aquí utilizada es la madurez sexual a nivel gonadal. El juvenil es caracterizado por la presencia de varias células gametogénicas (espermatogonias u oogonias), donde la gónada madura es caracterizada por la presencia de un avanzado estado de espermatogénesis u oogénesis (Sastry, 1983).

El segundo elemento de información para estimar madurez sexual es el grado relativo de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. Un cambio en el crecimiento relativo de los caracteres sexuales secundarios suele relacionarse con la adquisición de la madurez sexual, debido a la importante función de tales caracteres en el evento reproductivo. En este estudio es considerado el cambio de caracteres secundarios como un criterio más de madurez sexual, en machos se analizó el largo de pene, ya que es el órgano responsable de la llegada de los espermatozoides al tracto genital femenino. En hembras fue analizada la relación entre peso de la glándula de la cápsula y el peso del resto del soma. La glándula de la cápsula, se utilizó como carácter ya que interviene en la formación de la cápsula donde estarán contenidos los embriones que se formen después de la fecundación.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1. Colección de animales

Los especímenes fueron colectados durante dos temporadas reproductivas (capítulo I), la primera, desde Septiembre de 1999 a Marzo de 2000 (temporada 1999) y la segunda desde septiembre de 2000 a Diciembre 2000 (temporada 2000), realizándose submuestras del desembarque de la pesca de arrastre en la zona de Mar del Plata (38º20'S, 57º37'W) entre 40 - 60 m de profundidad. Fueron estudiados 210 caracoles de cada sexo con un rango de tallas de 7 a 21.0 cm de longitud total de la concha (LC).

Cada caracol fue medido con calibre con precisión de 1 mm, pesado (peso húmedo sin la concha) con precisión de 0,1 g.

5.2.2 Criterio histológico

El criterio usado para determinar madurez gonadal en los machos, fue la presencia de espermatozoides en los túbulos espermáticos y en las hembras la presencia de oocitos en vitelogénesis. Las fotografías fueron tomadas usando un microscopio Zeiss Axiostar con cámara digital.

Tanto para machos como para hembras, los porcentajes que representaban madurez sexual fueron graficados basados en las frecuencias de madurez sexual en función de las clases de largo de concha determinado la mediana gráficamente. Este valor encontrado se considera un estimativo del largo en el cual el 50% de la población alcanza la madurez sexual. La talla a la cual el 50% de individuos están maduros sexualmente fue evaluada según el modelo logístico (McCullagh y Nelder, 1989).

5.2.3 Caracteres sexuales secundarios

Para establecer los criterios de madurez a partir de datos provenientes del análisis de caracteres sexuales secundarios se utilizó el programa de computación MATURE 2 (Somerton, 1980) (facilitado por los Dres. López Greco y Rodríguez). Este programa permite poner a prueba la hipótesis que el crecimiento de un carácter sexual secundario depende de la madurez del mismo (en machos el largo de pene (LP) el índice gonadosomático, y en las hembras, el IGC que expresa la relación de cambio en el peso de la glándula con respecto al crecimiento de un carácter somático, la longitud de la concha. El programa selecciona de manera iterativa aquel par de rectas para las cuales la suma de los cuadrados residuales sea la mínima. Verificando además, que el ajuste de los puntos al par de rectas elegido sea significativamente mejor que el ajuste de todos los puntos a una única recta (Jewett, *et al.* 1985).

Al graficar en escala logarítmica los datos de largo de pene e índice gonadosomático (en machos) y el índice de la glándula de la cápsula (en hembras) versus el largo de concha (LC), la talla de madurez sexual se estima sobre el eje de la abcisas, a partir del punto de intersección de las dos rectas calculadas por el programa MATURE 2. Con este criterio es posible separar individuos juveniles y adultos.

Una vez obtenidos los datos de individuos adultos para cada carácter utilizado, se graficó el porcentaje de machos con pene adulto en función del largo total de los animales (LC), determinándose gráficamente el largo de talla en el cual el 50 % de la población estudiada mostraba pene adulto. En las hembras se procedió de la misma manera, obteniéndose el porcentaje de hembras adultas en función de la talla y la talla en la que el 50% de la población estudiada mostraba este carácter.

5.2.4 Análisis de los datos

Fue analizada la significación estadística de las diferencias observadas entre los valores de IGC, IGS y largo de pene correspondientes a las estaciones reproductivas consideradas. Las medias de los datos de las variables utilizadas, criterios de madurez gonadal, como caracteres sexuales secundarios fueron analizados para cada clase de talla utilizando un test de *t* de a pares.

5.3. Resultados

5.3.1 Madurez gonadal

El análisis histológico mostró que la talla mínima de madurez gonadal para las hembras fue de 12,8 cm de longitud total (Tabla 1). De todas las hembras que medían menos de 12,8 cm de longitud total, el análisis histológico mostró una gónada sin procesos de vitelogénesis (Figura 1A). En hembras que medían 12,8 cm de longitud total o de mayor longitud fue posible observar algún desarrollo en el ovario (Figura 1B), y en algunos casos oocitos en estado de vitelogénesis (Figura 1C), pero esto ocurrió solamente en el 5% de la población muestreada (Figura 3A). La talla en la cual el 50% de las hembras de la población muestreada mostraba oocitos en vitelogénesis fue de 15,7 cm de longitud total (Figura 3A). A tallas mayores de 15,7 cm de longitud total, la proporción de hembras maduras sexualmente se incrementa rápidamente (Figura 1D), y todas las hembras de la población se encontraban maduras sexualmente cuando el largo total de concha era de 18 cm de longitud total.

En los machos, la madurez gonádica fue definida cuando a la presencia de espermatozoides de los túbulos espermáticos y distintos estados de espermatogénesis en los túbulos espermatogénicos, incluyendo espermatozoides. La talla mínima de

machos en estado de madurez sexual fue a los 12 cm LC y esta condición se vio representada en el 9 % de la población (Figura 3B). Por debajo de esta talla todos los machos se encontraban inmaduros sexualmente (Figura 2A). La madurez sexual observada a través de un análisis histológico muestra que el total de la población de machos, se encuentra maduro sexualmente a partir de los 17 cm de longitud total. (Figura 2 C, D). A tallas mayores la proporción de machos maduros sexualmente se incrementa. Y para los machos, la talla en la cual, el 50 % alcanza la madurez sexual gonádica es de 15 cm de longitud total. (Figura 3B).

Tabla 1. *Zidona dufresnei;* Talla mínima de madurez según criterios histológicos de la gónada y de caracteres sexuales secundarios. Largo de concha (LC) estimado como la mediana de los individuos sexualmente maduros Caracteres sexuales secundarios: Índice de Glándula de la cápsula (IGC) en hembras, largo de pene (LP) e índice gonadosomático (IGS)

Criterio	Hembras		Machos	
Histólogico	min. SL (cm)	50% SL (cm)	min. SL (cm)	50% SL (cm)
Gonadal	12.8	15.7	12.0	15
Caracteres sexuales secundarios				
IGC	13.1	13.3		
LP			14.1	15.2
IGS			14.6	14.9

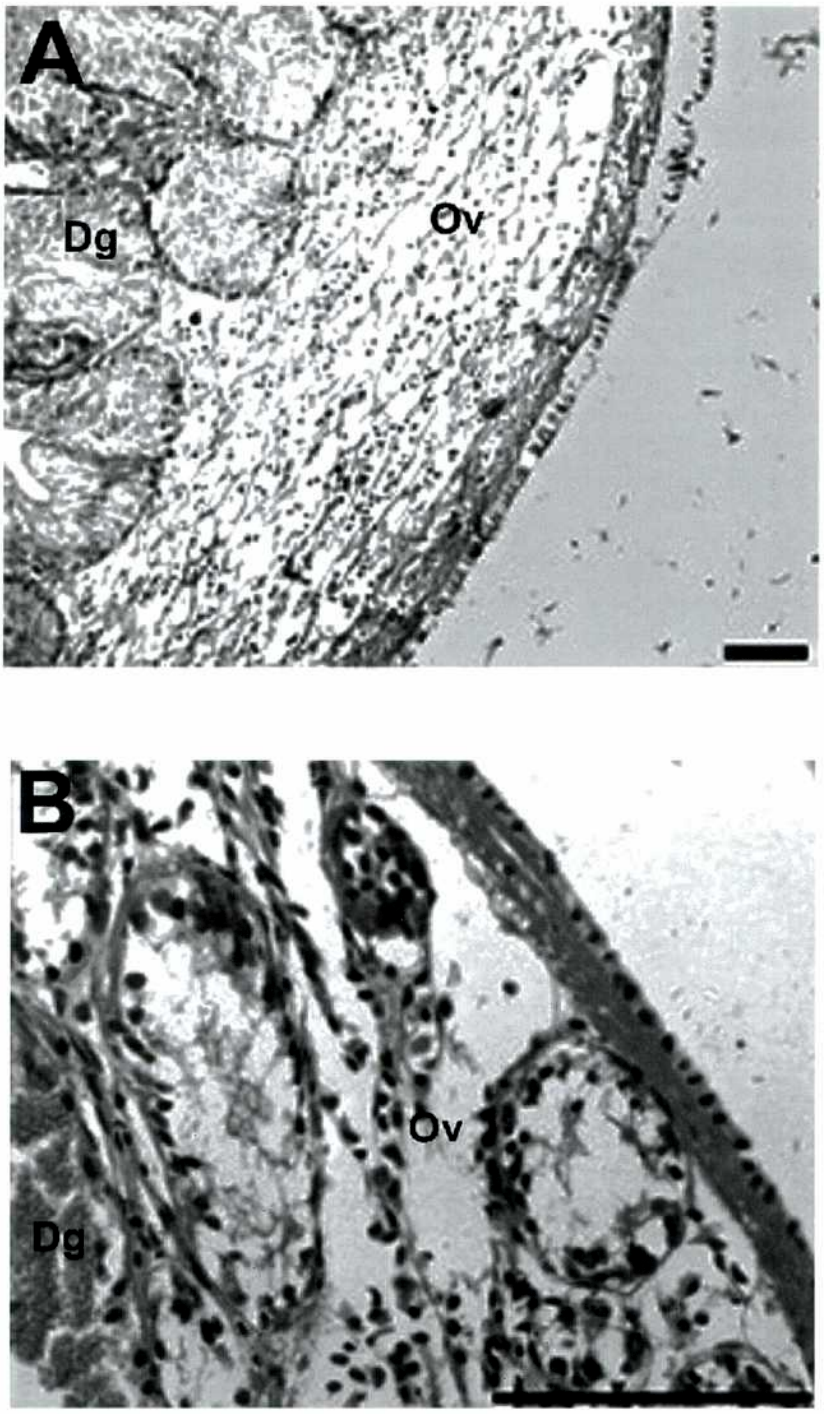


Figura 1. *Zidona dufresnei*. Hembras. Fotografía de secciones histológicas mostrando gónadas maduras e inmaduras. A. Gónada inmadura desde los 9,15 cm largo de concha en hembras. Glándula digestiva (Dg), ovario (Ov)(B) Gónada inmadura desde los 15,15 cm de largo de concha, en hembras.Glándula digestiva (Dg), ovario (Ov) Barra de escala 100µm.

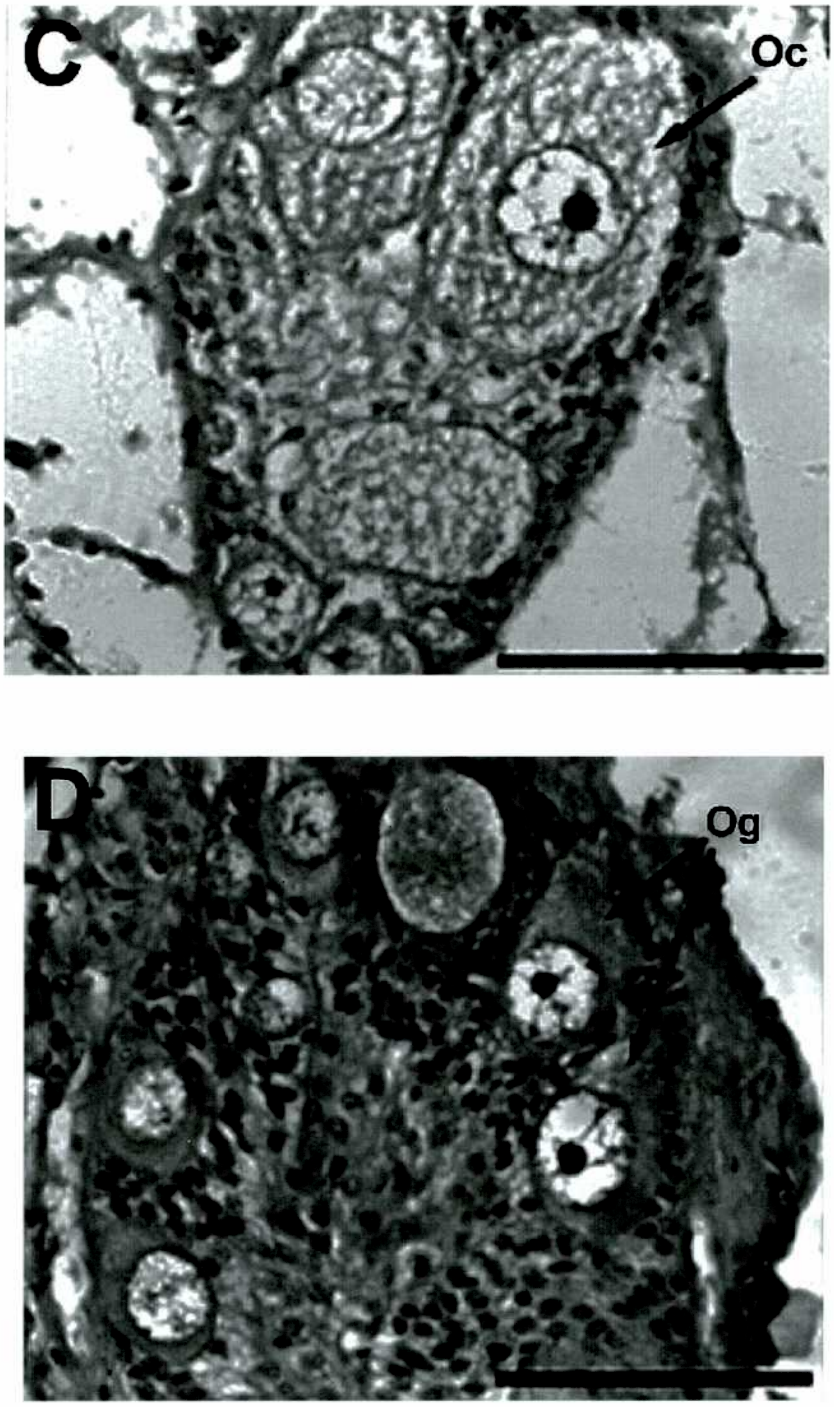


Figura 1. *Zidona dufresnei*. Hembras. Fotografía de secciones histológicas mostrando gónadas maduras e inmaduras. (C)Gónada madura de una hembra de 16,7 cm de largo de concha. Oocitos en vitelogénesis temprana (Oc) (D) Gónada madura de una hembra de 17.3 cm de largo de concha. Oocitos en crecimiento (Og). Barra de escala 100µm.

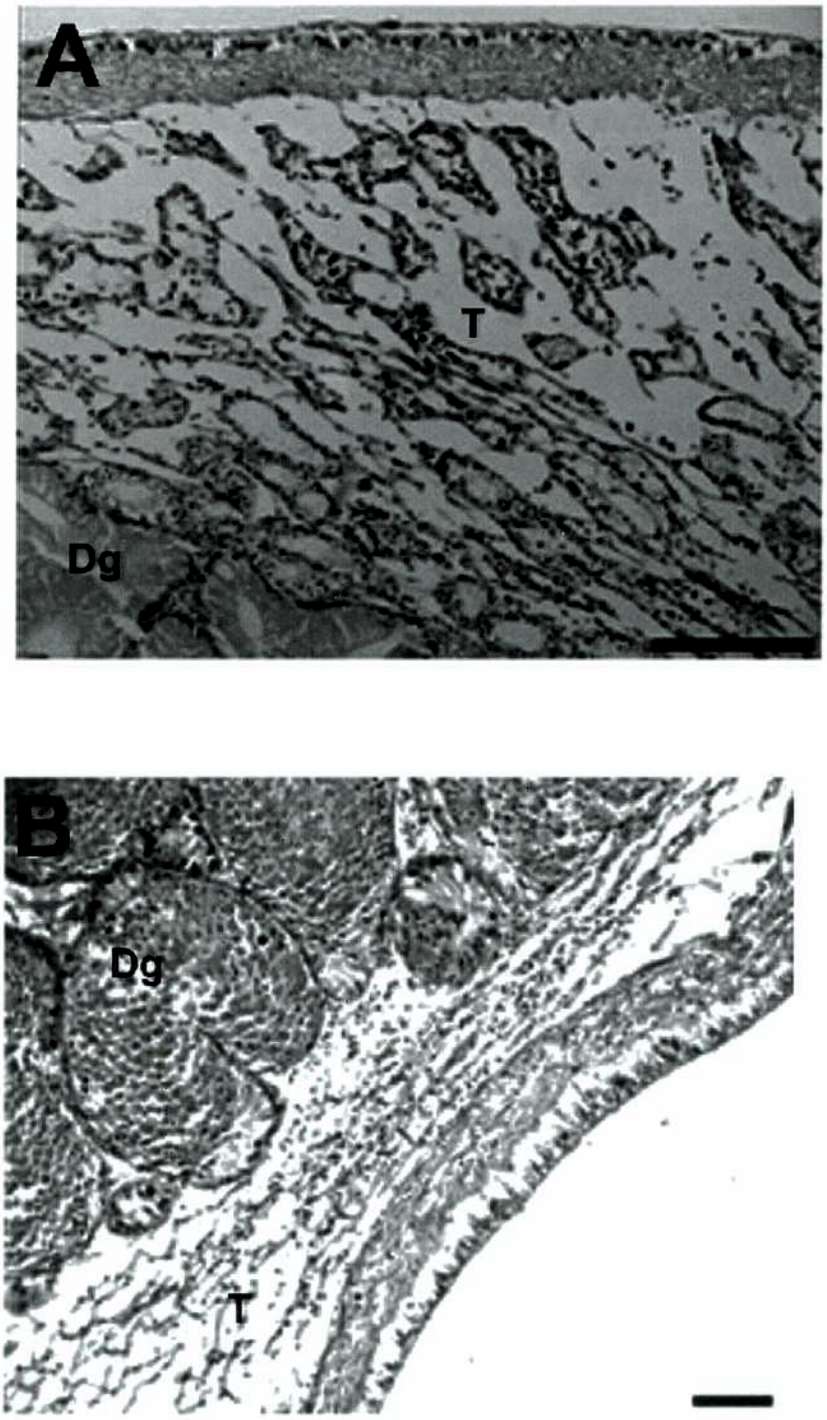


Figura 2. *Zidona dufresnei.* Machos. Fotografías de cortes histológicos mostrando gónadas en diferentes estados de maduración. A Gónada inmadura de un macho de 11,8 cm de largo de concha. Glándula digestiva (Dg), Testículo (T). B Gónada inmadura de un macho de 15 cm de largo de concha. Barra de escala 100µm.

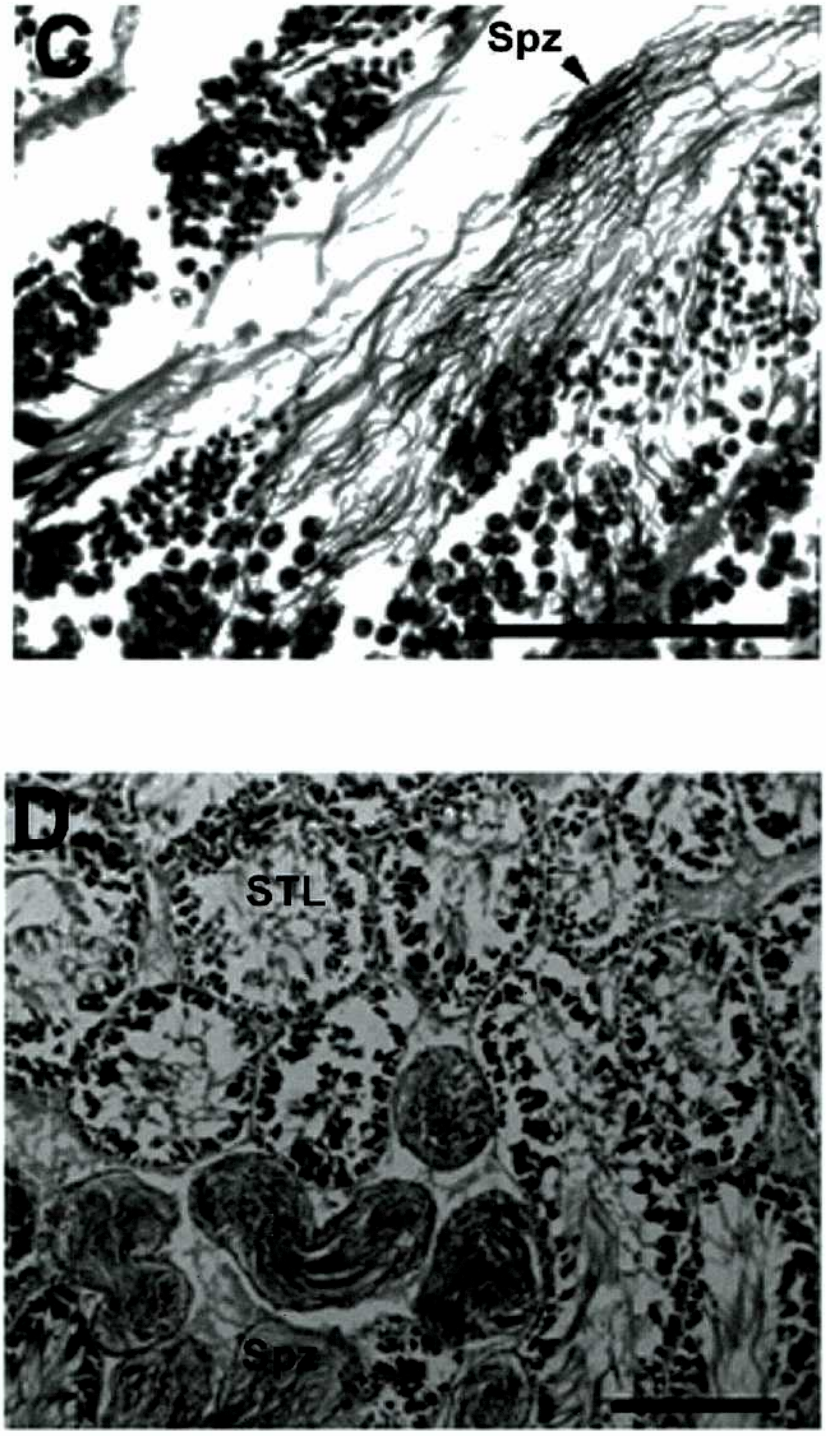


Figura 2. *Zidona dufresnei.* Machos. Fotografías de cortes histológicos mostrando gónadas en diferentes estados de maduración. C. Gónada madura de un macho de 16,7 cm de largo de concha. Espermatozoide (Spz). D. Gónada madura de un macho de 17 cm de largo de concha. Lumen del túbulo espermático (STL). Barra de escala 100µm.

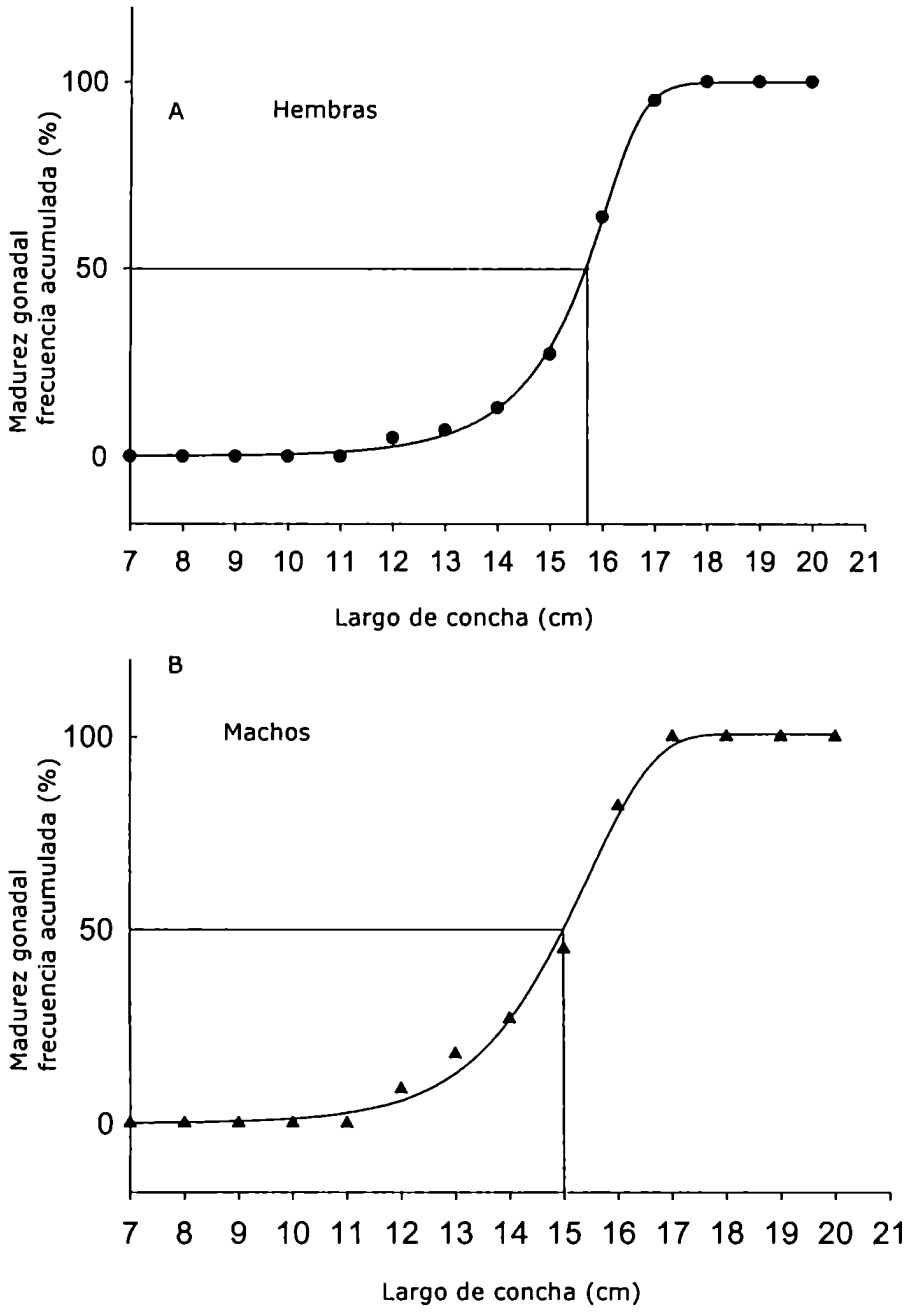
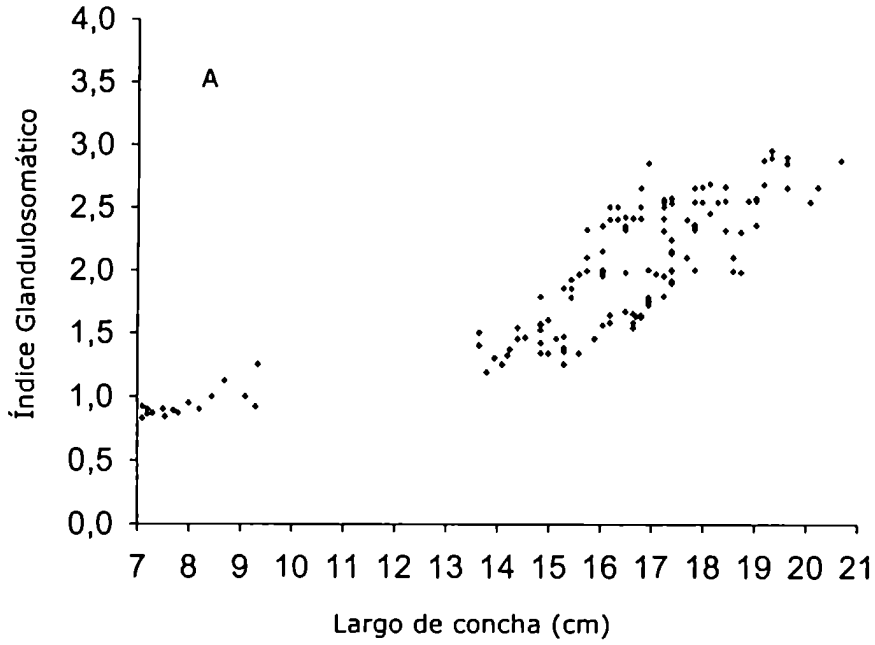


Figura. 3. Talla de primera madurez gonadal de *Zidona dufresnei* determinada a partir del criterio histológico, estimado como la mediana de la distribución de frecuencias acumuladas del porcentaje de individuos maduros discriminados según clases de tallas.(A) Hembras y (B) machos.

5.3.2 Caracteres sexuales secundarios

Para poder determinar cuando el criterio utilizado correspondía a el carácter adulto, se graficaron los puntos IGC con respecto a la talla, luego se realizaron regresiones y el punto de intersección entre ambas rectas, dio como punto de cambio y determinante entre juvenil y adulto. Acorde con este criterio se separaron maduros e inmaduros. Con respecto al índice de la cápsula, se consideró carácter índice de la cápsula maduro, cuando este índice era mayor al valor correspondiente a la intersección de las rectas, 13,1 cm de longitud de la concha y 1,3 IGC (Figura 4A). A partir de este valor de índice de la glándula de la cápsula, se consideraba el carácter maduro y se cuantificó en la población de hembras. El 50% de la población estudiada mostró el carácter glándula de la cápsula maduro a la talla de 13,3 cm de longitud de la concha (Figura 4B).



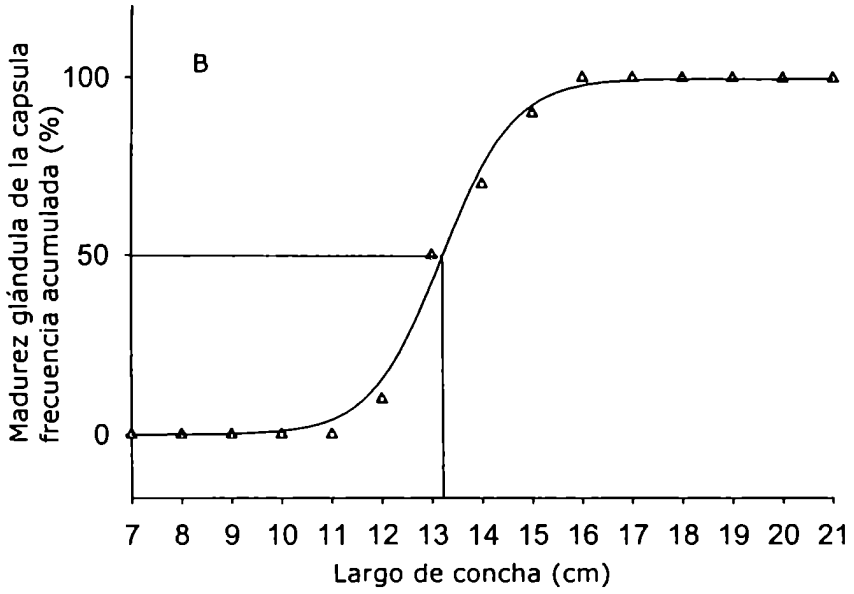


Figura. 4. Talla de primera madurez establecida a partir de caracteres sexuales secundarios en hembras de *Zidona dufresnei*. (A) Índice de la glándula de la cápsula en función de la talla (B) frecuencias acumuladas de individuos maduros sexualmente para dicho carácter.

Para los machos, se usó el criterio de longitud de pene (LP) y la talla de madurez sexual fue estimada por el mismo método

anterior. La intersección de las rectas marcó un punto en la talla de 14,1 cm LC, y un largo de pene de 2,1 siendo este el valor para este carácter que se considera adulto, y con este valor se observó en la población de machos que proporción poseían este carácter en forma madura (Figura 5A). La talla en la cual el 50 % de la población estudiada muestra este carácter largo de pene, en forma adulta es a los 15,2 cm LC (Figura 5B).

El índice gonadosomático (IGS) fue también usado en el caso de los machos. La talla de madurez sexual fue estimada por encima de la abscisa. La intersección fue observada en 14,6 cm LC y 0,8, siendo este el valor de índice gonadosomático donde se considera la madurez (Figura 5C). La talla a la cual el 50 % de la población estudiada mostró este carácter en forma adulta fue a los 14,9 cm de longitud de la concha (Figura 5D).

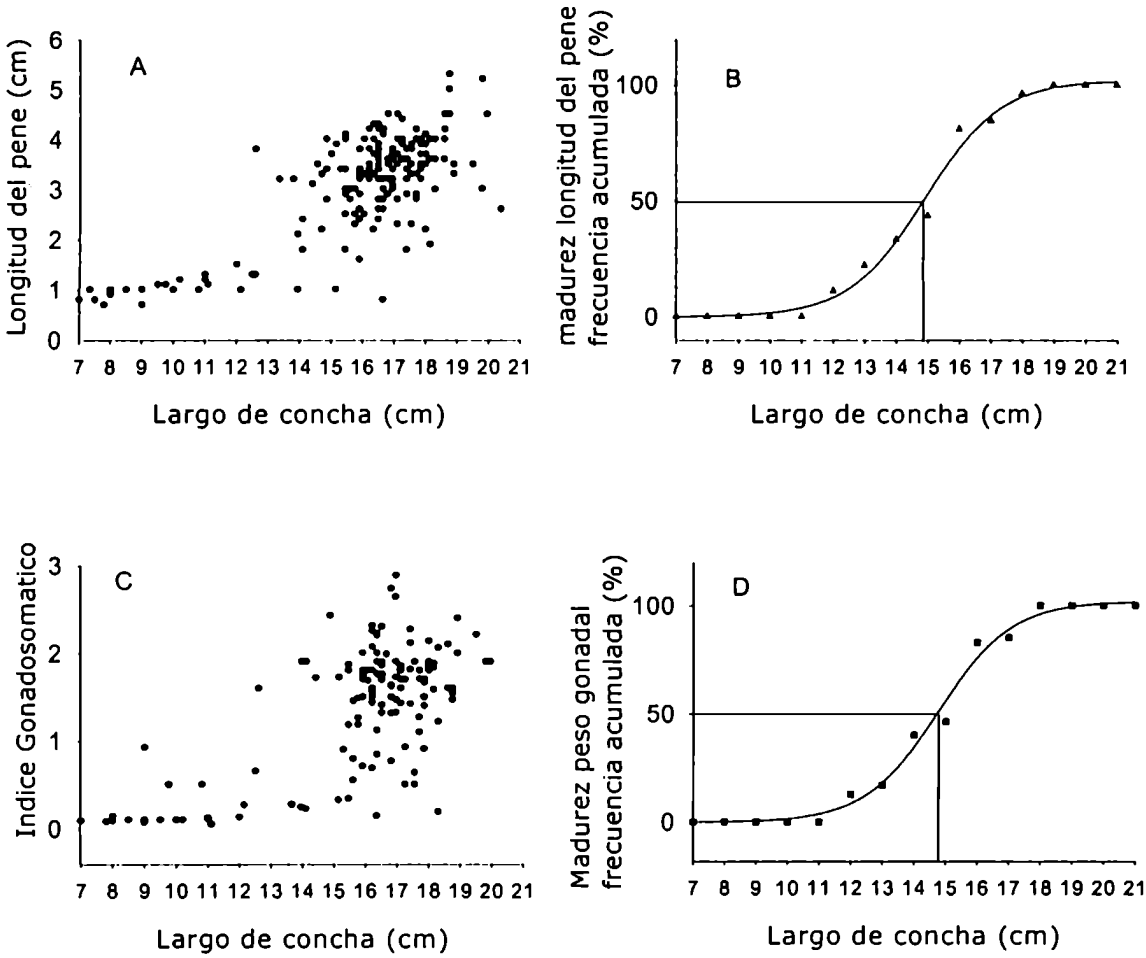


Figura. 5. Talla de primera madurez en *Zidona dufresnei*, determinada a partir de caracteres sexuales secundarios en machos (A) Largo de pene en función de la talla (B) porcentaje de individuos maduros sexualmente para dicho carácter (C) Índice Gonadosomático en función de la talla (D) porcentaje de individuos maduros sexualmente según este carácter.

No se encontraron diferencias significativas entre ninguna de las variables correspondientes a cada una de las dos estaciones reproductivas: madurez gonadal en machos: t = -0.54, NS; madurez gonadal en hembras: t = -1,74, NS; Largo de pene: t = 1,87, NS; índice gonadosomático: t =1,03, NS; índice glandulosomático: t = -2,11, NS)

5.4 Discusión

Este estudio fue llevado a cabo sobre las observaciones realizadas en la población de *Zidona dufresnei* de la zona de Mar del Plata. En otras especies como *Buccinum undatum*, un buccinido que es objeto de explotación pesquera en Europa y del Norte de América, se encontraron diferencias en cuanto a la talla de primera madurez, dependiendo de la zona de procedencia. En Inglaterra, Hancock (1967) indicaba que esta especie alcanza la madurez sexual a los 5 cm de largo de concha, y un máximo de longitud de su concha en toda su vida de 12 cm, mientras que la madurez sexual es alcanzada entre los 6 y 7 cm de largo de concha en *Buccinum undatum* en el Mar de Irlanda (Kideys et al., 1993). En el Golfo Norte de Saint Lawrence, esta misma especie alcanza un máximo de longitud de concha durante su vida de tan solo 10 cm, mientras que la madurez sexual es alcanzada entre los 7 y 8 cm de largo de concha en la hembras y entre 5 y 7 cm de largo de concha en los machos (Martel et al., 1986).

Zidona dufresnei alcanza, en la localidad muestreada, un largo de concha máximo de 21 cm, mientras que la talla mínima de madurez sexual observada fue de 12 cm en machos y 12,8 en hembras. Esta diferencia entre sexos fue también observada en otros gasterópodos, como *Buccinum cyaneum*; donde los machos alcanzan la madurez sexual a tallas menores (27 mm de longitud de concha) que la hembras (37 mm de longitud de concha), alcanzando la máxima talla de 56 mm (Miloslavich y Dufresne, 1994). Este trabajo muestra que los machos de *Zidona dufresnei* alcanzan la madurez sexual a una talla menor (15,0 cm de largo de concha) que las hembras (15,7 cm de largo de concha). La talla mínima de madurez para este carácter se registro en 13,1 cm de largo de concha, y fue una talla mayor que la observada a nivel histológico.

Para los machos, la talla mínima de madurez en cuanto a caracteres sexuales secundarios fue también mayor que la establecida según el criterio histológico de la gónada. Considerando largo de pene, la talla mínima de madurez sexual fue de 14,1 cm de largo de concha y para el carácter índice gonadosomático, la talla mínima de madurez sexual fue de 14,6 cm de largo de concha.

El modelo logístico es universalmente usado como una descripción matemática sobre la relación entre la talla del animal y la madurez sexual. La talla media o 50% de madurez sexual es comúnmente utilizada para las poblaciones como punto de referencia biológica y los biólogos pesqueros utilizan esta terminología de talla de primera madurez como la talla en la que el 50% de los individuos de una población se encuentran maduros (Roa et al., 1999). Utilizando el modelo logístico para *Zidona dufresnei* el 50% de las hembras se encuentra madura sexualmente a nivel gonadal es 15,7 cm de largo de concha. Considerando los caracteres sexuales secundarios, el 50% de la población muestra el caracter sexual secundario utilizado en este caso, índice de la glándula de la cápsula a la talla de 13,3 cm de largo de concha.

En los machos, el 50% de la población está madura sexualmente a nivel gonádico a los 15 cm de largo de concha. En relación a los caracteres sexuales secundarios considerados, el 50% de la población muestra los caracteres sexuales secundarios en estado adulto a los 15,2 cm de largo de concha, para el caso del carácter largo de pene y a los 14,9 cm de largo de concha para el carácter índice gonadosomático. La relación entre todos los criterios utilizados en el macho (Figura 6), muestra que el desarrollo a nivel gonádico es previo al desarrollo de los demás caracteres utilizados. En las hembras el desarrollo a nivel gonadal es previo al desarrollo de estructuras relacionadas con la reproducción (Figura 7). Tanto para machos como para hembras la relación de talla máxima en la

población y talla de primera madurez sexual, es un estimador de las posibilidades de permanecer en la población y poder continuar reproduciéndose. De esta forma se podría evaluar la presión que sufren estas poblaciones explotadas, en un índice determinado como el cociente entre la talla de primera madurez y la talla máxima alcanzada. Siendo valores cercanos a 1, posibles indicadores de un futuro colapso en la población. En *Zidona dufresnei* el valor de este índice para machos es igual a 0,71 y para las hembras 0,74. Otras especies como *Buccinum undatum* en el Mar de Irlanda (Kideys et al., 1993), tiene un valor de 0,54. En el Golfo Norte de Saint Lawrence, esta misma especie (Martel et al., 1986b) tiene un valor para las hembras de 0,75 y para los machos de 0,6. Miloslavich y Dufresne (1994) para *Buccinum cyaneum* determinaron un valor para los machos de 0,48 y para las hembras de 0,66. En *Nacella (Patinegra) concinna* según la talla de madurez sexual y su talla máxima (Picken, 1980) este valor sería de 0,51. Valores altos en este índice aquí mencionado, coinciden con grandes explotaciones.

Según los resultados obtenidos en este trabajo, se propone una talla mínima de captura de 16 cm de largo de concha en *Zidona dufresnei* para ambos sexos.

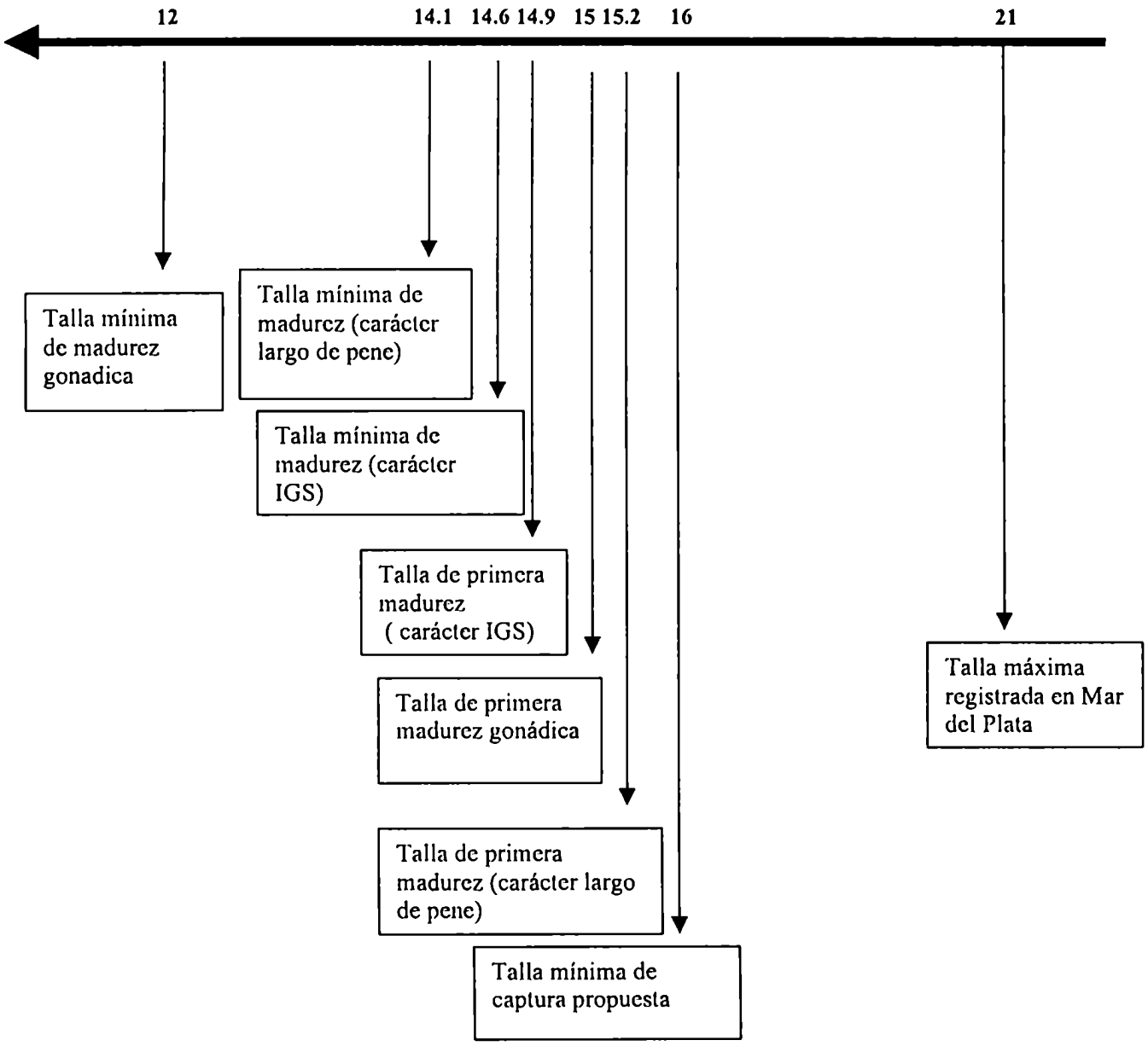


Figura 6. Relación entre las tallas de madurez sexual estimados según los criterios utilizados en los machos de *Zidona dufresnei* de la población de Mar del Plata.

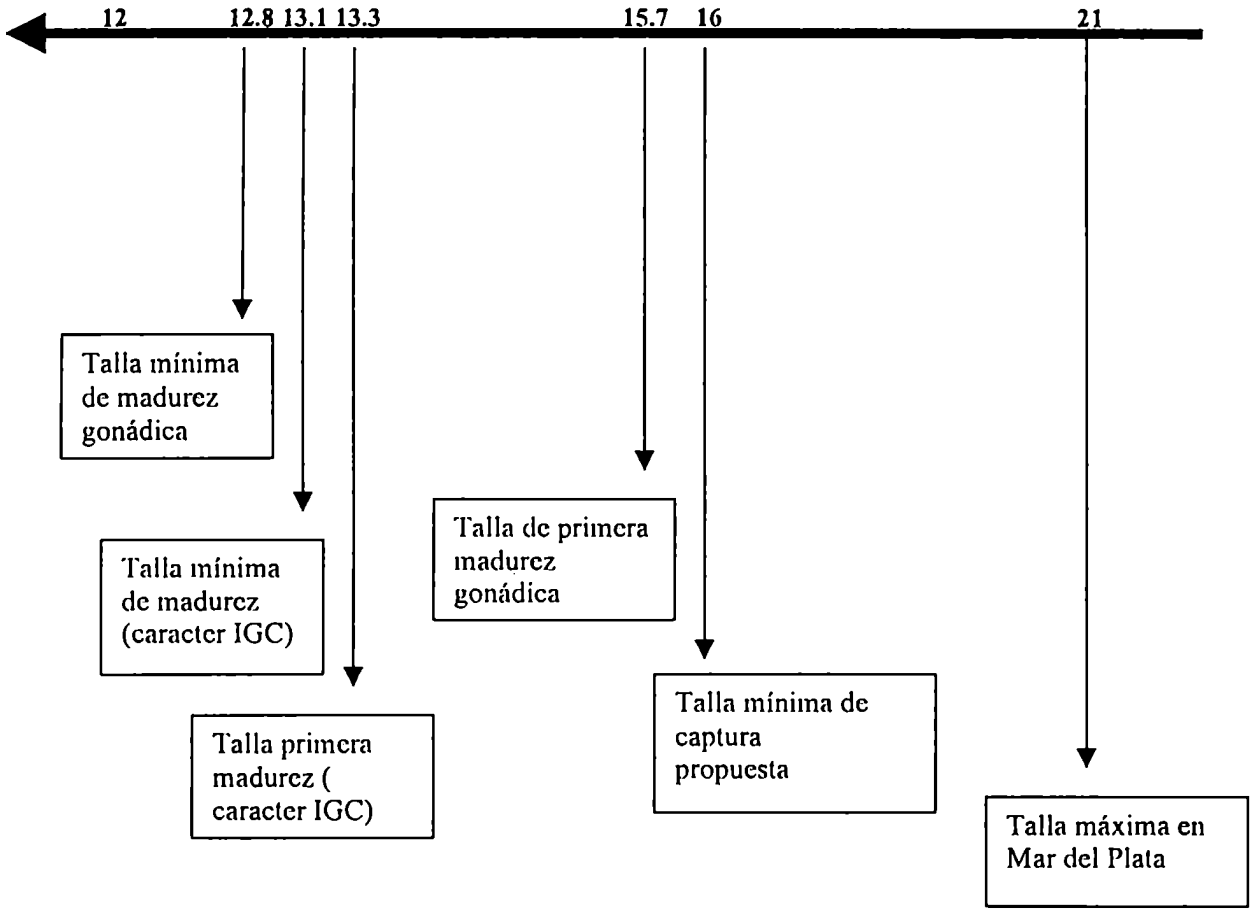


Figura 7: Relación de las tallas de madurez sexual según los criterios utilizados en las hembras de *Zidona dufresnei* de la población de Mar del Plata.

CAPITULO VI

Crecimiento, edad y mortalidad

6.1.Introducción

Para elaborar pautas de manejo en poblaciones explotadas comercialmente es necesario conocer la edad y la tasa de crecimiento. El incremento en tamaño o masa de un organismo con respecto al tiempo, es lo que se define como crecimiento exhibiendo durante la vida cada espécimen de una población un modelo propio de crecimiento que está definido por factores genéticos y ambientales. Siendo el crecimiento una característica específica individual, puede este extrapolarse a todos los individuos dentro de una población en un mismo sitio y ser descrito por parámetros de una función de crecimiento común que representa el crecimiento teórico de un individuo medio (Brey, 1999).

A partir del conocimiento de la edad de los individuos es posible establecer modelos de crecimiento, mortalidad y productividad en una población. Se puede determinar la edad de muchas formas, dependiendo del organismo y la estructura que se analiza en el mismo se puede detectar en las estructuras calcáreas de muchos organismos bentónicos un patrón de bandas de crecimiento, como lo son las bandas de los bivalvos (Lutz y Rhoads, 1980; Jones *et al*, 1983; Jones *et al*, 1990; Wefer y Berger, 1991), las líneas de crecimiento en los fosos vertebrales de equinodermos (Dahm y Brey, 1998) en las placas interambulacrales de equinodermos (Gage y Tyler, 1985) o en las mandíbulas de poliquetos (Olive, 1980; Valderhaug, 1985) a partir de líneas de crecimiento en briozoos (Brey *et al*, 1999) en la concha y en el opérculo en gasterópodos (Santarelli y Gros, 1985; Gendron, 1992; Carrick, 1980; Wefer y Killingley, 1980; Shigemiya y Kato, 2001).

La típica concha de los gasterópodos es una espira cónica tubular que contiene la masa visceral del animal. El ápice contiene la parte más pequeña de este cono en espiral y la mas vieja, en la mayoría de las especies la superficie externa de las conchas muestra marcas o anillos que podrían ser utilizados en la medición de tasas de crecimiento. La

mayor parte de los trabajos realizados en crecimiento y edad de gasterópodos utilizan distintas metodologías directas, como la técnica de marcaje y recaptura, como en el prosobranquio de agua dulce, que habita el río Takase en Japón *Clithon retropictus* (Neritidae) (Shigemiya y Kato, 2001) o indirectos a través del análisis de frecuencia de tallas utilizado en *Salinator solida* (Gastropoda: Amphibolidae) (Roach y Lim, 2000). Como indicadores de marcas de crecimiento se ha utilizado el labio del margen superior de la concha o distingan una estructura sobre la superficie de la concha, como en el caso de *Monodonta lineata* (Williamson y Kendal, 1981), o como en *Fissurella crasa* (Bretos, 1980) y en *Nacella (Patinegra) concinna* (Picken, 1980), que forman anillos, uno claro y uno oscuro en forma anual. Santarelli y Gros (1985) identificaron estrías anuales (finos anillos), en el opérculo de *Buccinum undatum*, y lo validaron usando isótopos estables de la superficie de la concha. Patrones de crecimiento han sido estudiados en abalones, como *Haliotis rubra* (Prince *et al*, 1988) *H. midae* (Erasmus *et al.*, 1994), *H. corrugata* (Shephered y Avalos-Borja, 1997) y *H. fulgens* (Shephered *et al.*,1995). Pero generalmente las marcas en la concha, muestran bandas o marcas difíciles de interpretar, las cuales conviene corroborar con otras técnicas. Por estas razones las conchas de mesogastropodos y neogastropodos no han podido ser tan extensamente estudiadas (Richardson, 2001). En el caso de *Zidona dufresnei* por cuestiones logísticas, no es posible realizar un experimento de marcaje recaptura, ni la utilización de programas que utilicen datos de frecuencia de tallas, dado que la captura se encuentra sesgada por el arte de pesca. Por estas razones se implementará la combinación de dos técnicas, midiendo el microcrecimiento dentro de las estructuras de carbonato de calcio, a través de la utilización de isótopos estables de oxígeno, y la datación de líneas de crecimiento a través de rayos x.

Es generalmente aceptado que los incrementos de microcrecimiento dentro de las estructuras de carbonato, son reflejo de variaciones en la proporción relativa de material orgánico (soluble e

insoluble) y carbonato de calcio (aragonita o calcita). Esas variaciones han sido bien documentadas para numerosas especies (Wilbur, 1964; Forester, 1973; Omori *et al.*, 1974)

Para poder explicar la formación de líneas de crecimiento en las valvas o en las conchas de moluscos Lutz y Rhoads (1980) propusieron una teoría. Sugieren que durante el metabolismo aeróbico, los moluscos depositan en la valva carbonato de calcio en forma de aragonita o calcita, conjuntamente con material orgánico (soluble e insoluble). El metabolismo aeróbico esta usualmente asociado durante la marea alta en aguas bien oxigenadas. Cuando la concentración de oxígeno disuelto cae, como ocurre en el micro ambiente interno creado por el organismo durante los periodos que mantienen las valvas cerradas, es empleada la respiración anaeróbica, y los niveles de ácido succínico (otros prod. Acidos, finales) dentro del fluido extrapaleal aumentan. Los ácidos producidos son gradualmente neutralizados por la disolución de la valva de carbonato de calcio, provocando un incremento de los niveles de Ca 2+ y succinato (u otros productos finales) dentro del fluido extrapaleal y el manto. Como resultado de esta descalcificación, la proporción de material orgánico insoluble al ácido con respecto al carbonato de calcio. El resultado de este proceso, desde un punto de vista estructural, es un incremento de crecimiento y una marca de discontinuidad de las condiciones de deposición. Esta teoría tiene una limitación importante, y es que en las condiciones descriptas abarcan solo a aquellas especies que viven en el intermareal o en zonas con variaciones importantes de oxígeno disuelto.

Sin embargo alteraciones similares son causadas también por cambios en otros factores ambientales, tales como la temperatura, la salinidad y la disponibilidad de alimentos o por factores internos como la reproducción (Lutz y Rhoads, 1980; Fritz, 2001)

En este estudio se tendrán en cuenta los cambios en factores ambientales, específicamente, en las alteraciones producidas por la temperatura.

6.1.1 Isótopos estables de oxígeno

Las tasa de isótopos estables de oxígeno pueden ser usadas para analizar estacionalidad del crecimiento de especies actuales o fósiles con estructuras calcáreas. En la naturaleza existen tres isótopos estables de oxígeno, 16, 17 ,18, los cuales se encuentran en el aire atmosférico en un 99,76%, 0,04% y 0,2 % respectivamente. O sea que la relación entre 18 y 16 es de 1:498 (con una variación del 10%). En la naturaleza, este fraccionamiento de los isótopos de oxígeno es dependiente de la temperatura, permitiendo relacionar las variaciones en la proporción de 18: 16 de varias muestras con cambios térmicos en él o los ambientes del cual provienen dichas muestras. Se estudiará aquí a través de los isótopos estables la validación de marcas anuales, obtenidas a través de rayos X.

6.2. Materiales y métodos

La relación entre la talla (LT) y el peso fresco sin concha (PF) fue establecido mediante una regresión logarítmica como log (PF) versus log (LT).

6.2.1. Edad y crecimiento

6.2.1.1. Marcas de crecimiento

Imágenes radiográficas de las conchas de 30 individuos en un rango de tallas de 50 a 200 mm fueron tomadas con un sistema de rayos-X serie Faxitron, Hewlett Packard Cabin, Modelo 43855a, tube current 2-3 mA, con un voltaje y tiempo de exposición según la nitidez de las bandas en cada caso para cada concha. Las placas tomadas, se revelaron y secaron. Sobre las placas se procedió a la identificación de bandas de crecimiento.

6.2.1.2. Isótopos estables de oxígeno

Para analizar la estacionalidad del crecimiento en estructuras calcáreas, se utilizaron las tasas de isótopos estables de oxígeno.

La tasa natural de ocurrencia del isótopo de oxígeno estable O^{16} y O^{18} en el ciclo biogénico de una estructura de carbonato de calcio depende de la temperatura. Una alta temperatura ambiental, corresponde a una baja tasa de $\delta^{18}O$. La relación temperatura y la proporción O^{18} es cercana a una relación lineal cuando se considera el intervalo de temperatura entre 5° y 30°C, como ha sido demostrado empíricamente por Epstein *et al.* (1951) y Epstein y Lowenstam (1953). Las conchas de los moluscos que provienen de un ambiente con un ciclo anual de temperatura, mostrarían un patrón oscilante de $\delta^{18}O$ a lo largo del eje mayor de crecimiento (ver ejemplos en Krantz et al. 1987, Richardson, 2001).

En este estudio se trabajo con cinco especímenes (50, 80, 161, 170, 198 mm LC) de *Z. dufresnei* capturados en primavera de 2001 y fueron seleccionados para llevar a acabo el análisis isotópico. Las partes blandas fueron removidas y la concha fue limpiada con una solución de NaCl al 5%. En *Z. dufresnei* por fuera, la concha se encuentra cubierta por el manto cuando activo el animal; la capa externa de la concha toma así el brillo característico de esta especie. Se procedió a remover esta capa externa y brillante de la concha cuidadosamente en forma manual con una lija. Se procedió a tomar las muestras de carbonato de calcio de la capa intermedia, donde realmente esta representado el archivo de la temperatura histórica de la vida de ese animal; cada muestra fue de aproximadamente 150 μg, que fueron extraídas con una pequeño torno dental de 0.5 mm de diámetro. Las muestras se tomaron paralelas a las líneas de crecimiento, siguiendo el eje mayor de crecimiento desde el ápice hasta

Figura 1. Las flechas indican algunas de las zonas donde fueron tomadas las muestras de carbonato de calcio para el análisis isotópico.

la abertura de la concha. La distancia tomada entre las muestras fue de 1 mm (Figura 1).

Se determinó la distancia donde se tomó la muestra con respecto a la distancia al ápice. A cada una de las muestras, se le calculó la proporción de $\delta^{18}O$ y para analizar la composición isotópica de cada una de estas muestras, se removió el material orgánico esqueletal a 400ºC en una atmósfera de helio en él vació, luego de hacer reaccionar el $CaCo_3$ con ácido fosfórico para obtener CO_2. A partir de este CO_2 se determina la relación 18:16 en un espectrofotómetro de masa Finnigan MAT251 y esta se compara con la relación isotópica del CO_2 proveniente de un $CaCo_3$ estándar (Pee Dee Belemnite, PDB), a través de análisis repetidos del National Bureau Standard (NBS) del material de referencia isotópica 19 (Hut, 1987) obteniéndose la siguiente relación:

$$\delta = ((R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1) * 1000$$

donde R muestra es la relación isotópica de la muestra y R estándar la relación isotópica estándar. (Hut, 1987).

Se calcularon las amplitudes máximas y mínimas de δ^{18} O con la ecuación de paleotemperatura de Epstein (Kranzt *et al.*, 1987).

Contando los puntos mínimos de $\delta^{18}O$, que corresponden a máximos de temperatura desde el ápice hasta la apertura de la concha, se puede interpretar los grandes cambios anuales de temperatura, correspondientes a veranos e inviernos, pudiendo conocer la edad del individuo analizado.

6.2.1.3. Isótopos estables de oxígeno y Rayos X.

Los datos obtenidos a través del análisis de isótopos estables se compararon con las marcas de crecimiento analizadas por rayos X a fin de validar las determinaciones efectuadas por el último método.

A partir de los datos pareados de talla-edad, se buscó el modelo de crecimiento que mejor ajustara a partir de un método iterativo de cuadrados mínimos. El modelo de crecimiento que mejor se ajustó a estos datos fue el de Gompertz.

$$L_t = L_\infty * e^{-e^{-K*(t-t0)}} \quad (1)$$

6.2.2. Mortalidad

La tasa total de mortalidad Z sigue un modelo simple negativo

$$N_t = N_0 * e^{-Z} \quad (2)$$

Y fue estimado a partir de una curva de talla-captura (Pauly, 1984 a, b). Esta curva está basada en la distribución de frecuencias de talla de 1051 individuos y siguiendo una función de crecimiento tipo Gompertz.

$$ln(Ni/\Delta t) = a + b * t_i \quad (3)$$

donde N_i es el número de clases i, Δt es el tiempo requerido de crecimiento a través de este intervalo de clase, y t_i es la edad media del intervalo de clase i.

6.2.3. Producción

La producción somática individual y anual P_i fue calculada a través del método tasa de crecimiento de masa específico de acuerdo con Crisp (1984) y Brey (2001) de la distribución de frecuencia de tallas, en función de tasa de crecimiento y la relación masa corporal-talla.

$$P_i = M_i * G_i \quad (4)$$

donde M_i es a media individual, masa corporal en el intervalo de clase i y G_i es la tasa de crecimiento anual de masa especifico calculado por

$$G_i = b * D * K * ln(L_\infty / L_i) \quad (5)$$

No se calculó la tasa de producción de biomasa anual de la población P/B a partir del P_i y la muestra de distribución de frecuencia de tallas porque el parámetro hubiera sido muy pesado por la gran selectividad y el sesgo de la muestra, dada por la selectividad del arte de pesca (ver en discusión).

6.3. Resultados

6.3.1 Talla y masa

Los 1051 especimenes colectados comprenden un rango desde los 50 a 210 mm de largo de concha(con una media de SL = 159,8, SD= 17,63), la mayoría de los animales son > 140 mm (Figura 1). El peso del cuerpo sin la concha (PF) fue relacionado con el largo de la concha (LC) en 140 animales según:

$\log(g\ PF) = 0.2514 + 1.7333 * \log(cm\ LC)$; N = 140, r^2 = 0.809

y el largo de la concha fue relacionado con y el ancho de la concha (AC) según:

$LC = 1{,}2105 + 2{,}6601 * AC$, N = 1051, $r^2 = 0.947$

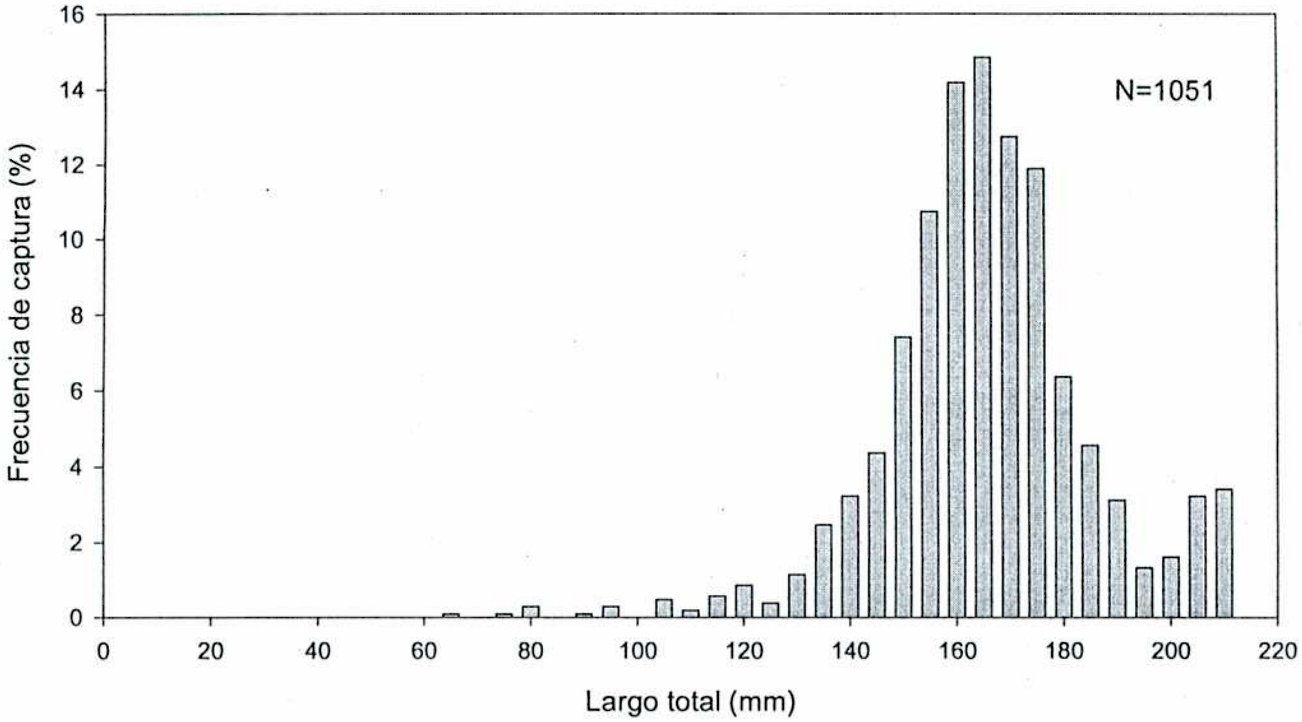


Figura 2. Estructura de tallas de desembarco durante los años 1999 y 2000. Puerto Mar del Plata.

6.3.2. Edad y crecimiento

6.3.2.1. Rayos –X

La utilización de rayos X en las conchas mostraron una serie de bandas de crecimiento, oscuras y claras, consecutivas. (Figura 3).

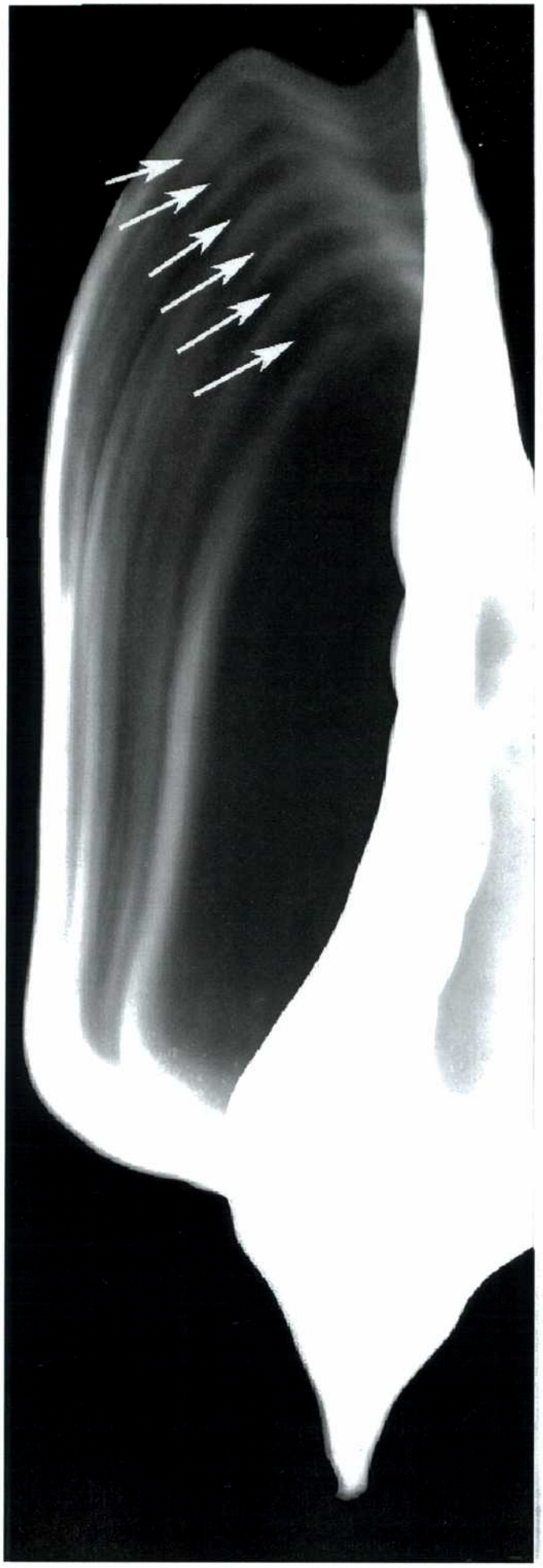


Figura 3. Imágenes radiográficas donde se observa las zonas translúcidas (oscuras).

6.3.2.2 Isótopos estables de oxígeno

En las cinco conchas analizadas $\delta^{18}O$ mostraron un patrón distintivo de oscilación a lo largo de la transecta marcada en la concha. (Figura 4). De acuerdo con estos patrones, el espécimen A (50 mm LC) tenia 2 años cuando fue capturado, el espécimen B (80 mm LC) 5 años, espécimen C (161 mm LC) con 11 años, el espécimen D (170 mm LC) con 13 años y el espécimen E (198 mm LC) de 17 años.

El análisis por medio de la utilización de isótopos de oxígeno, mostró que las bandas translúcidas, coinciden con los valores máximos de $\delta^{18}O$ y las bandas opacas coinciden con los valores mínimos (Figura 4). Estas diferencias entre máximos y mínimos de $\delta^{18}O$ implicarían un patrón estacional de crecimiento, que coincide con el patrón de bandas translucidas y opacas (Figura 3), con las variaciones anuales de temperatura en el mar.

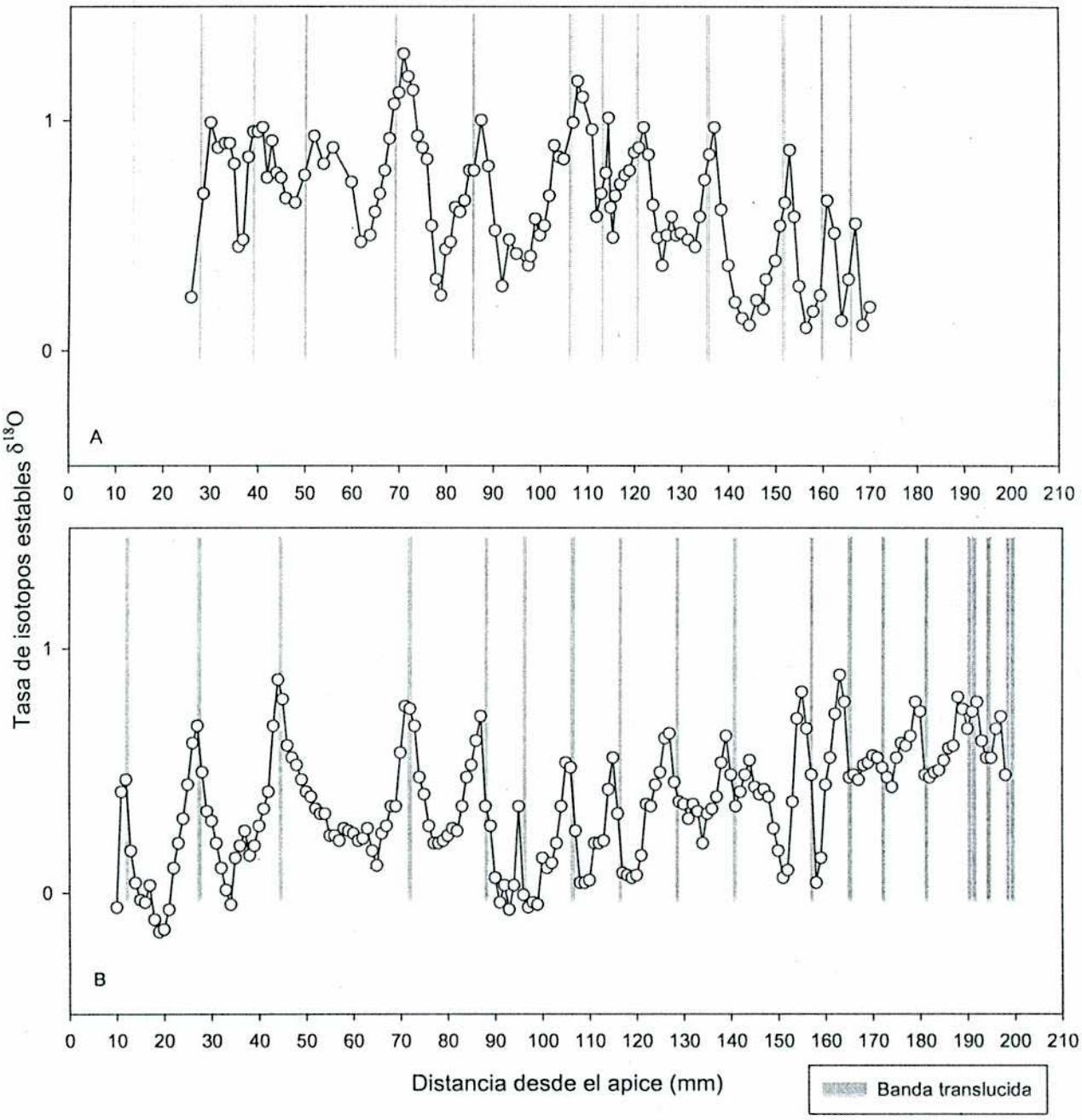


Figura 4. Perfiles de isótopos estables de oxígeno a lo largo de la línea de crecimiento desde el ápice al margen de la apertura de la boca. (A-B) las barras grises representan las zonas oscuras según rayos X. (A) individuo D (170 mm LC) de 13 años (B) individuo E (198 mm LC) de 17 años.

A partir de la utilización de ambas técnicas, isótopos estables y radiografías, fueron obtenidos 142 datos de talla edad, y se obtuvo la comprobación de que las marcas conspicuas obtenidas por rayos X correspondían a marcas anuales a partir de la utilización de isótopos estables. Los datos de isótopos estables y los datos obtenidos de marcas obtenidos a través del análisis de rayos X realizados en la concha de cada individuo permitió construir la curva de crecimiento.

6.3.3. Modelo de crecimiento

Fueron utilizados 142 datos de talla-edad de 30 individuos, estos datos ajustaron al modelo de crecimiento de Gompertz (Figura 5):

$L_t = 208{,}84 \text{ mm} * e^{-e^{-0.211*(t-5.496)}}$; $N = 142$, $r^2 = 0.980$

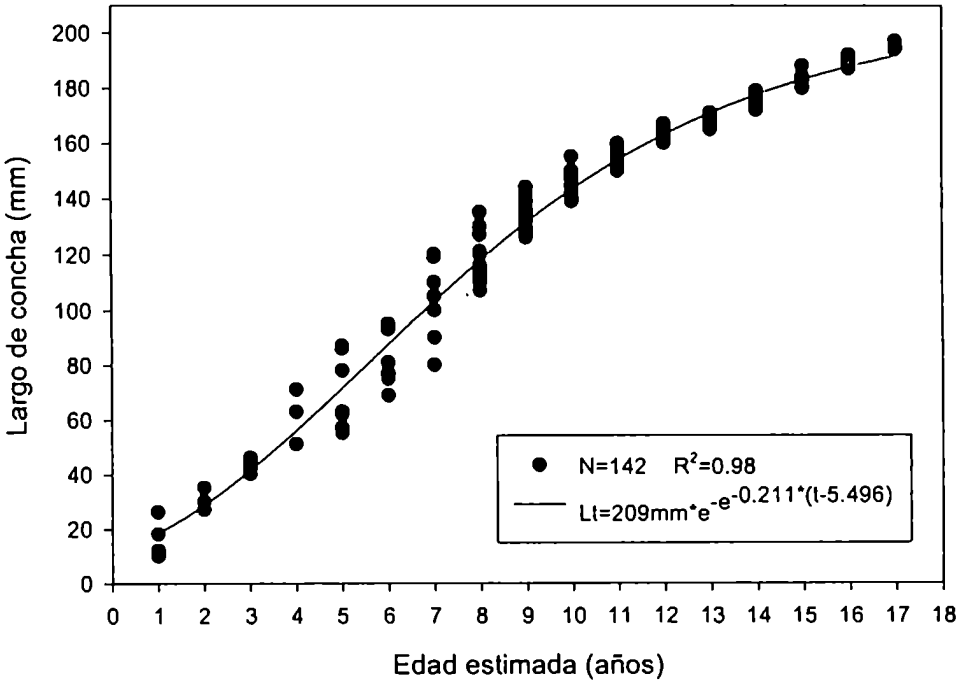


Figura 5. Curva de crecimiento de Gompertz para la población estudiada de *Z. dufresnei*.

6.3.4 Producción individual

La producción somática individual se calculó a través de la relación peso-talla. La producción somática individual P_I se incremento con la talla hasta alcanzar un máximo de 30.264 g PF y^{-1} a 120 mm de largo de concha, y fue decreciendo a mayores tallas (Figura 6).

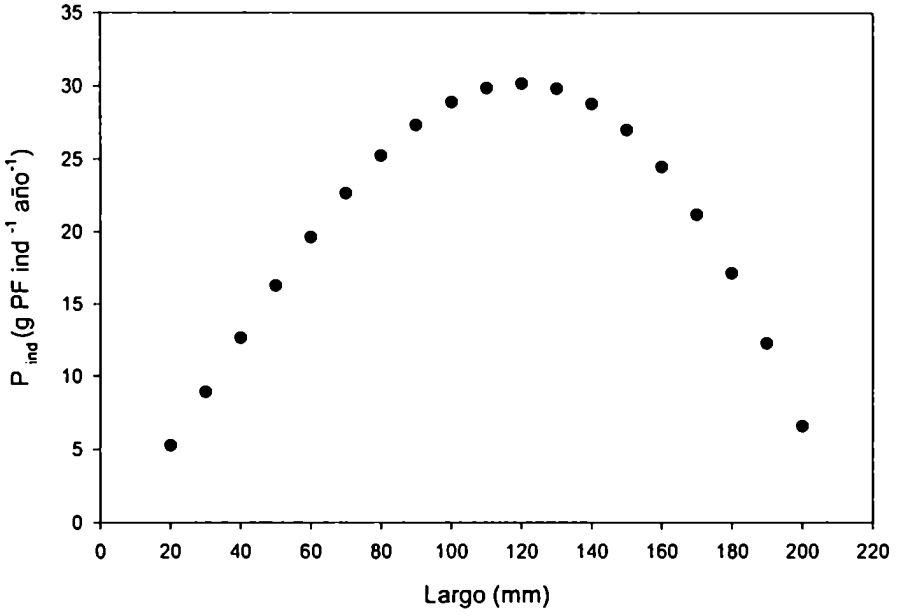


Figura 6. Producción individual (g/ind.año) en función del largo de concha.

La disminución de esta relación peso-talla, coincide, con el comienzo de la madurez sexual (Capituo V), y con el cambio en la velocidad de crecimiento (Figura 5).

6.3.5 Mortalidad poblacional

La tasa anual de mortalidad total Z de *Zidona dufresnei* fue de 0.61 a^{-1}, esto fue calculado sobre la curva de captura de tamaño convertido (Figura 7).

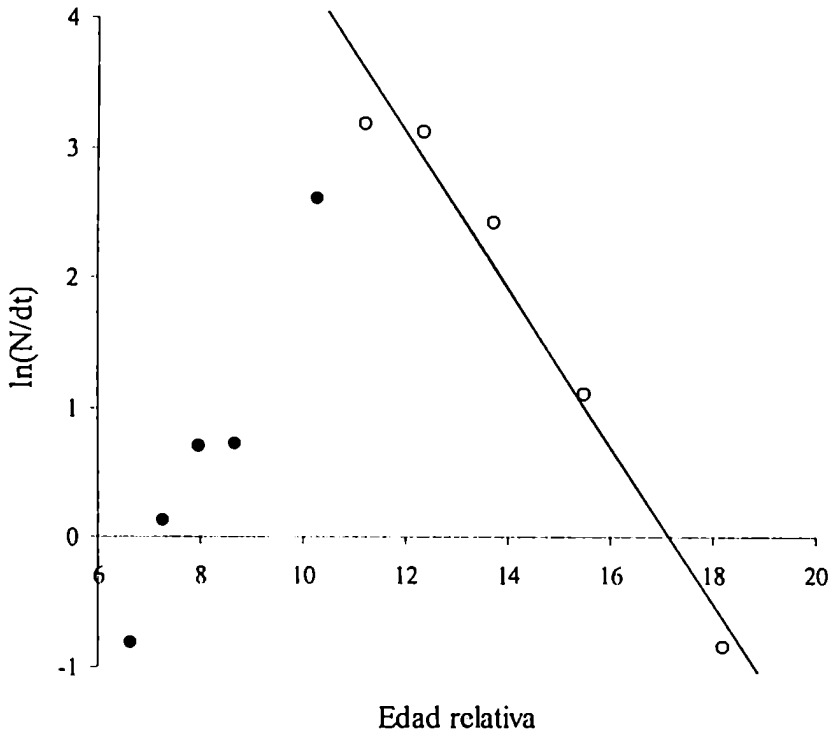


Figura 7. Curva de captura de talla-convertido de *Zidona dufresnei*, a partir de la distribución de tallas y los parámetros de crecimiento dados por la ecuación de Gompertz.

6.4. Discusión

Los datos de frecuencia de tallas (Figura 2) corresponden a las capturas comerciales con redes de arrastre con una malla de 42x42 mm y un copo final. En consecuencia los animales con un ancho a partir de los 60 mm ancho de concha (AC), que por las proporciones realizadas corresponde a un individuo de 160,8 mm LC, quedaría retenidos en la red, esto es hasta que la red se colmate, luego entrarían todas las tallas, dependiendo del tiempo de arrastre y de la cantidad capturada. La eficiencia de muestreo <100% por debajo de esta talla, como estaría

indicando la baja presencia de individuos pequeños, en la distribución de tallas de la figura 2.

6.4.2. Edad y Crecimiento

Las conchas de *Zidona dufresnei* muestran bandas de crecimiento en la superficie como en el interior, que son detectadas a través de la utilización de rayos x. Este patrón de bandas, sin embargo, no refleja exactamente el patrón revelado por la utilización de isótopos $\delta^{18}O$. Los rayos x develan, un mayor número de bandas más finas, que no podrían ser explicadas como eventos, que ocurrieron en un determinado lapso, por eso solo se toman en cuenta las líneas de crecimiento pronunciadas que son las que coinciden con la marca de los isótopos. Con la técnica de rayos x no se podría explicar por sí solo el paso del tiempo en las conchas, y por ende, conocer la edad, pero si en el caso de utilizar ambas técnicas simultáneamente. Por otro lado los perfiles de $\delta^{18}O$ han dado un real archivo de la temperatura durante la vida de ese organismo, al igual que otras especies de gasterópodos (Wefer y Killingley, 1980; Santarelli y Gross, 1985; Allmon *et al.*, 1992; Allmon *et al.*, 1994). Siendo la utilización de ambas técnicas en conjunto la metodología adecuada.

6.4.3. Tiempo de vida y madurez sexual

La edad máxima alcanzada por *Z. dufresnei* es de 17 años, a una longitud de 20 cm. Este es uno de los mayores lapsos de vida encontrado para grandes gasterópodos de altas y bajas latitudes. En *Buccinum undatum* Linnaeus, 1758 la longevidad es de 12 años (Gendron, 1992), *Gazameda gunnii* (Reeve, 1849) 6 a 7 años (Carrick, 1980), *Nacella (patinegra) concinna* alcanza una longevidad de hasta 21 años llegando a una talla de 41 mm (Picken, 1980), *Strombus gigas*

Linné, 1758 11 años con una longitud de 30.3 cm. (Iversen, *et al.*, 1987) y *Strobus costatus* Gmelin, 1791 5 años (Wefer y Killingley, 1980). La longevidad para la mayor parte de los Neritidae marinos es de 4 a 5 años de edad, hasta un máximo reportado de 12 años de edad (Frank 1969; Underwood 1975; Nakano y Nagoshi, 1980). Perteneciente a la familia Amphibolidae, *Salinator solida* alcanzaría una longevidad de 8,5 años (Roach y Lim, 2000)

Zidona dufresnei comienza su madurez sexual aproximadamente a partir de los 120 a 130 mm de largo de concha y cuando el 50% de la población se encuentra maduro sexualmente la talla es de 150 a 160 mm (Capitulo IV). De acuerdo al modelo de crecimiento teórico determinado en este trabajo (Figura 4), la madurez sexual comienza cuando los especimenes de esta población tienen entre 8 y 9 años de edad comenzando relativamente mas tarde que en otros grandes gasterópodos de regiones boreales como *Buccinum undatum* (6 a 7 años; Gendron, 1992), *Gazameda gunnii* (2.5 a 3 años; Carrick, 1980), *Nacella (Patinegra) concinna* entre los 7 y 8 años de edad (Picken, 1980), o *Haliotis rubra* (6 a 7 años; Prince *et al.*, 1988).

El modelo que describe el crecimiento de *Zidona dufresnei*, es el de Gompertz, en este modelo se aprecia (figura 5), el punto de inflexión que coincide con la disminución de la tasa de crecimiento a la talla en la que comienza la madurez sexual (Capitulo V). Este punto de inflexión se ubica en el cambio individual de un estado sexual inmaduro a un estado sexual maduro, utilizando de esta forma la energía de crecimiento ahora en energía disponible para la reproducción.

Los trabajos realizados en crecimiento de gasterópodos generalmente ajustan sus datos de talla edad a un modelo tradicional de von Bertalanffy (Prince *et al.* 1988; Schiel y Breen, 1991; Tegner, *et al.* 1989; Bretos, 1980; Picken, 1980; Haaker, *et al.* 1998; Shepherd, *et al* 1995; Tarr, 1995). Sin embargo esta utilización del modelo de crecimiento de von Bertalanffy fue cuestionado por otros autores (Troynikov, *et al.* 1998; Rodríguez, *et al.* 2001). En pesquerías como la

del "loco" *Concholepas concholepas* que se encuentra en explotación desde hace varios años, Rodriguez, *et al* (2001) proponen la utilización del modelo de crecimiento de Gompertz como el modelo que mejor describe el crecimiento de la especie ya que el modelo de von Bertalanffy describe en forma inadecuada el crecimiento en estadios juveniles.

CAPITULO VII

Pesca y comercialización de *Zidona dufresnei* en el puerto de Mar del Plata.

7.1 Introducción:

Los moluscos marinos se encuentran entre las pesquerías de invertebrados más importantes del mundo en relación al tonelaje capturado y el valor económico (FAO, 2002). La mayor captura de moluscos pertenece a las clases Cephalopoda, y Bivalvia, representando casi el 80% de la captura total mundial de moluscos (FAO, 2002). En los últimos 25 años las capturas de los de gasterópodos marinos fueron incrementándose levemente desde 75.000 tm en 1979 hasta 103.000 tm en 1996. Durante el mismo período los países involucrados en la pesquería de gasterópodos incrementaron de 23 a 47 (FAO, 1998). Los gasterópodos marinos representan aproximadamente el 2% del total de moluscos capturados gasterópodos marinos están siendo explotados actualmente. (Figura 1). Esta situación ha sido promovida a través de un comportamiento pesquero basado en los sucesivos ciclo de explotación, y de reemplazos de stocks explotados por otros "nuevos" recursos o nuevas áreas de pesca. Dentro de estos "nuevos" recursos los gasterópodos marinos forman parte de esta novedosa pesquería. Su alto valor económico y una excesiva captura han originado serios problemas de sobreexplotación (Tegner, 1989; Castilla, 1996; Ponce-Díaz, *et al.*, 1998; Hobday *et al.*, 2001). En varios casos, las poblaciones involucradas han estado cerca del colapso. Las consecuencias económicas y sociales de estos colapsos pesqueros han promovido el desarrollo de nuevas propuestas de manejo sustentables basados en los aspectos biológicos y económicos (Baker, *et al.,* 1996; Prince, *et al.,* 1998; Castilla, 1997, 1999, 2000).

Muchas especies de gasterópodos como *Haliotis* spp., *Strombus gigas.*, *Busycon* spp. y *Concholepas concholepas*, tienen un alto valor económico en los mercados internacionales y juegan un importante papel a pequeña escala en las pesquerías artesanales. Sin embargo solamente un pequeño número de países dominan este tipo de pesquería. Durante las últimas dos décadas desde el 76% al 88% de la

pesca mundial de gasterópodos marinos estaba concentrada en la actividad de 11 países, en América: Chile, México, Perú y Estados Unidos; en Asia y Oceanía: Japón, Australia y República de Korea y en Europa y África: Francia, Reino Unido, Irlanda y Senegal. Siendo las poblaciones explotadas pertenecientes a 11 taxa, endémicas con una dispersión restringida. Mayoritariamente los gasterópodos son capturados en: (1) el continente americano, dominado por la extracción del muricido "loco", *Concholepas concholepas*, en Chile y Peru; *Strombus gigas* en el Caribe, y el abalón, varias especies de *Haliotis* en California y la costa oeste de la península de Baja California (2) Asia y Oceanía, dominada por la pesquería del abalon (*Haliotis sp*) , mayoritariamente en Australia y Nueva Zelanda, y *Turbo truncatus*, en Japón y Korea; (3) en África y Europa, las especies extraídas dominantes son *Haliotis midae*, fuertemente capturada en el Sur de África y *Littorina littorea* y *Buccinum undatum*, que son explotados en Europa (Leiva y Castilla, 2002).

La pesquería artesanal, de pequeña escala de invertebrados marinos tiene una crítica connotación socioeconómica en países de América Latina. Esta está basada en especies de alto valor y representan una fuente de alimento y de empleo generando fundamentalmente ingreso para la comunidad de pescadores y en algunos casos ganancias por exportación. (Leiva y Castilla, 2002).

En Argentina la pesca costera se inicia con la llegada al país de inmigrantes europeos a fines del siglo XIX. Siendo la pesca artesanal, la principal actividad económica de gran parte de la población de varias ciudades costeras, principalmente Mar del Plata y Necochea. Aunque el objetivo de la pesca fue variando, desde hace más de 20 años a la actualidad *Zidona dufresnei*, es hoy uno de los principales objetivos de la pesca costera.

Desde el año 1988 se registra en las estadísticas la pesquería de caracoles. En cuanto a *Zidona dufresnei* el desembarque radica diferentes puertos siendo Mar del Plata el de mayor desembarque para

este recurso, captando el 90%, Necochea entre 5% y 10% por ultimo San Antonio Oeste hasta un 5%. Esta actividad es la única fuente de trabajo y sustento de muchas familias. Actualmente entre el puerto de Mar del Plata y Necochea, operan aproximadamente 40 embarcaciones, donde en promedio trabajan 400 personas, además se debe cosniderar, el personal que trabaja en el frigorífico, donde se procesa, y enlata. Y se prepara para la exportación. Solo considerando estas ciudades y con solo una pequeña parte de lo que significa una cadena comercial, se puede ver la importancia de este recurso en la sociedad.

En la Argentina el desembarque de caracoles oscila entre 500 y 1300 toneladas anuales. En Uruguay el principal puerto de desembarque es La Paloma, y el desembarque anual no sobrepasa las 1000 toneladas. En este capítulo se describe la pesquería de *Zidona dufresnei* para la zona de Mar del Plata, su importancia en el mercado internacional, descripción de la flota que opera, áreas de pesca y en particular la estructura de tallas de desembarque durante los años 1999 y 2000, la proporción que se encuentra por debajo de la talla de primera madurez, el desembarque proveniente de cada área de pesca y las fluctuaciones anuales en la captura.

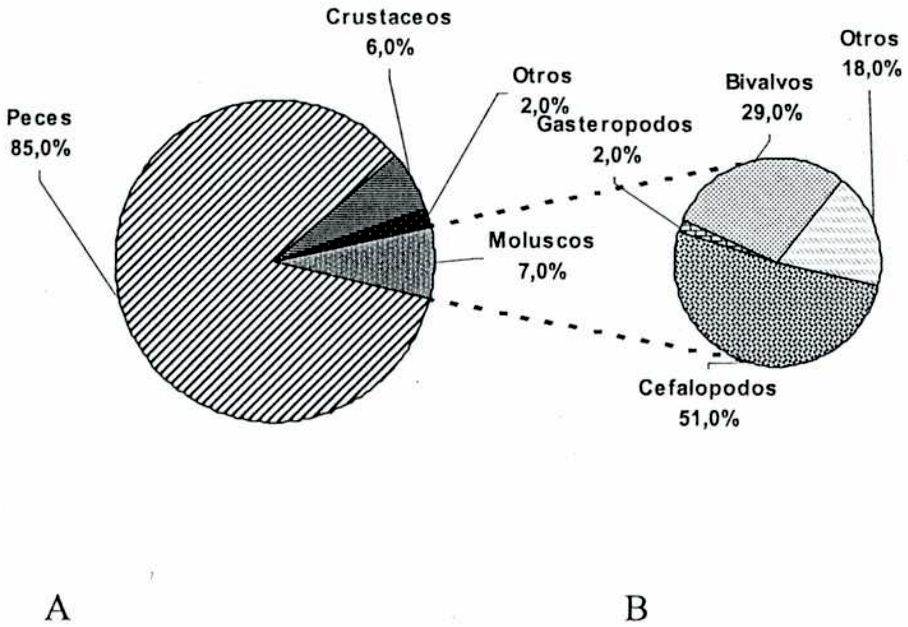


Figura 1. Capturas mundiales durante 1996 (A) Capturas de organismos marinos por principales grupos (87.072.106 toneladas métricas) (B) Capturas de moluscos marinos por principales clases (5.933.000 toneladas métricas) (Tomado de FAO, 1998)

7.2 Materiales y métodos:

Se analizaron tres zonas de pesca de *Z. dufresnei* en la costa bonaerense, a partir de los datos de los partes de pesca provenientes de los pescadores con desembarco en el puerto de Mar del Plata (Figura 2). La pesca fue realizada en tres áreas: el área A, a los 37º 10´S, y la isobata de 50 metros, área B, 38º20´S, e isobata de 50 metros y el área C, 39º 10´, isobata de 50 metros. Se calculó el tonelaje desembarcado por barco y por día (Tn/barco/dia), durante dos años consecutivos (enero de 1999 a diciembre de 2000), identificando la zona de procedencia, diferencias mensuales en la captura para las tres zonas, como las diferencias en la captura para cada zona, fueron analizadas por medio de un análisis de la varianza (ANOVA). Se comprobaron los supuestos de normalidad y homoscedacia de los datos, realizándose transformaciones cuando fueron necesarias. Cuando se

encontraron diferencias significativas en los ANOVA, se realizaron comparaciones a posteriori (Sokal y Rohlf, 1995). La pesca fue llevada a cabo por medio de redes de arrastre, y la captura luego colectada en cajones. Las jornadas de pesca generalmente duran 1 día. La captura total de *Z. dufresnei* fue pesada, para las tres áreas A, B y C y medidos al azar de 50 a 60 individuos por mes al mm, además se registrar el sexo y el peso de cada individuo sin concha (Capitulo II). Se midió el largo de la concha, desde el ápice al final de la concha en el canal sifonal. Las especies mas importantes por su constancia o presencia, que acompañan la pesca de *Z. dufresnei* fueron identificadas.

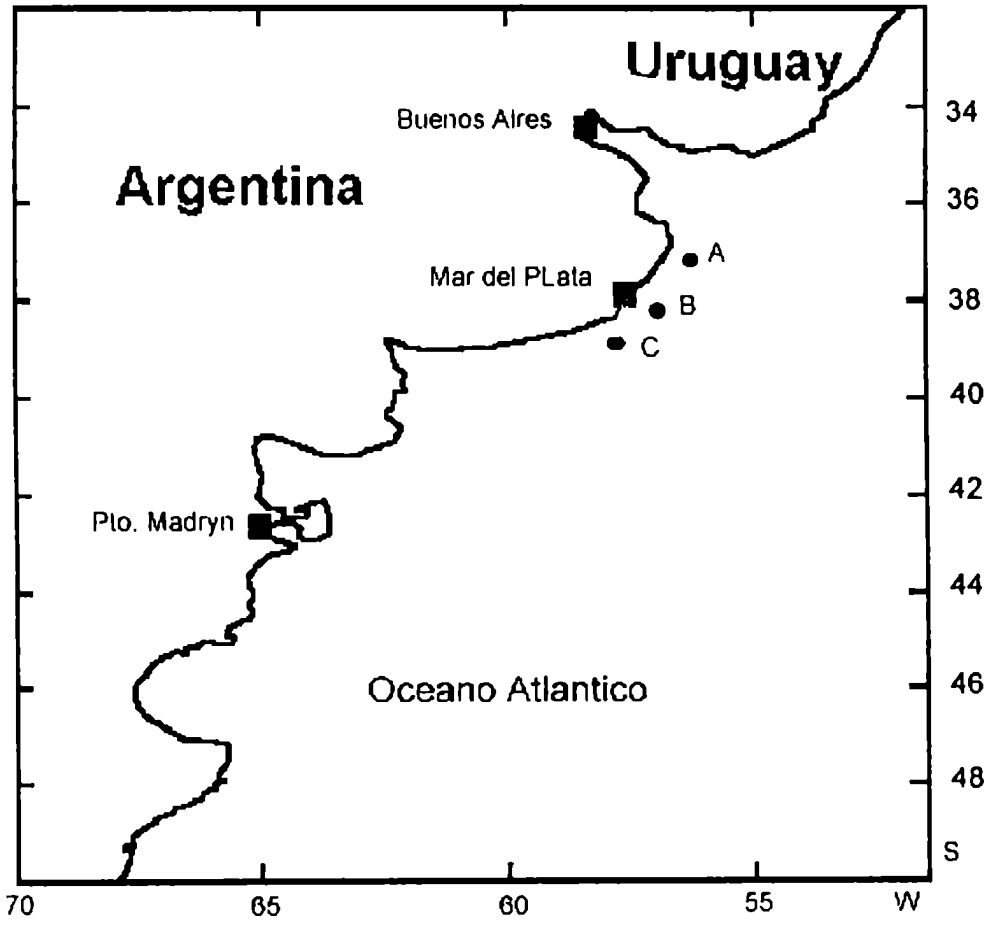


Figura 2. Mapa de las zonas de pesca de *Z. dufresnei*

7.3. Resultados:

7.3.1. Estadísticas pesqueras:

El inicio de la pesquería de caracoles en la Argentina data del año 1983 (Lasta *et al.,* 1998), pero comenzó a registrarse como recurso pesquero recién 5 años mas tarde. Desde 1988 los tonelajes fueron variando (Figura 3), alcanzando un máximo record en el año 1997, con 1300 toneladas, y disminuyendo paulatinamente hacia el año 2000, con la mitad de ese tonelaje. Esta pesquería se vio incrementada por compradores externos de carne fresca o enlatada hacia distintos destinos, principalmente el marcado asiático, aunque una pequeña parte actualmente es comercializada en el mercado interno. *Zidona dufresnei*, en particular, esta siendo explotada comercialmente desde hace casi veinte años por las flotas argentina y uruguaya y es uno de los pocos volútidos existentes en la zona común de pesca con un gran valor comercial. Su vulnerabilidad estaría aumentada en los proximos años por la gran importancia que podría presentar esta pesquería, significando actualmente una ingreso económico de de U$S 4.000.000 al año en Argentina (SAG y P, 2000).

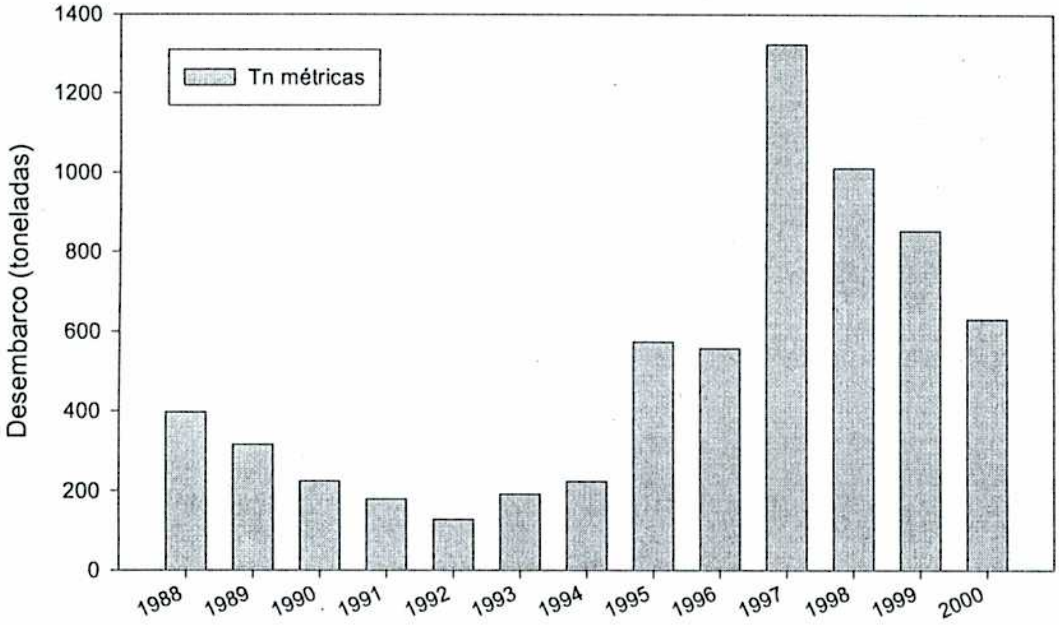


Figura 3. Historia de los desembarcos registrados de *Z. dufresnei* en los puertos de Mar del Plata (90%), Necochea y San Antonio Oeste.

La estructura de tallas se discriminó para los años 1999 y 2000, en las zonas de pesca, observándose una disminución en el año 2000 de los porcentajes correspondientes a las clases de mayor talla (Figura 4). La comparación de tallas entre los años 1999 y 2000 dió como resultado diferencias significativas (Kruskal-Wallis; H=4,13 p = 0,0419). En zonas de menor profundidad entre los 25 y 30 metros se realizaron lances exploratorios, estas zonas poseian fondos rocosos y en ella no se realiza pesca comercial, en ella se encontraron solamente individuos de talla pequeña.

De un total de 1051 animales utilizados en este estudio se verificó que la proporción de sexos fue de 1: 1 (512 machos; 538 hembras, χ^2 test, p>0,05).

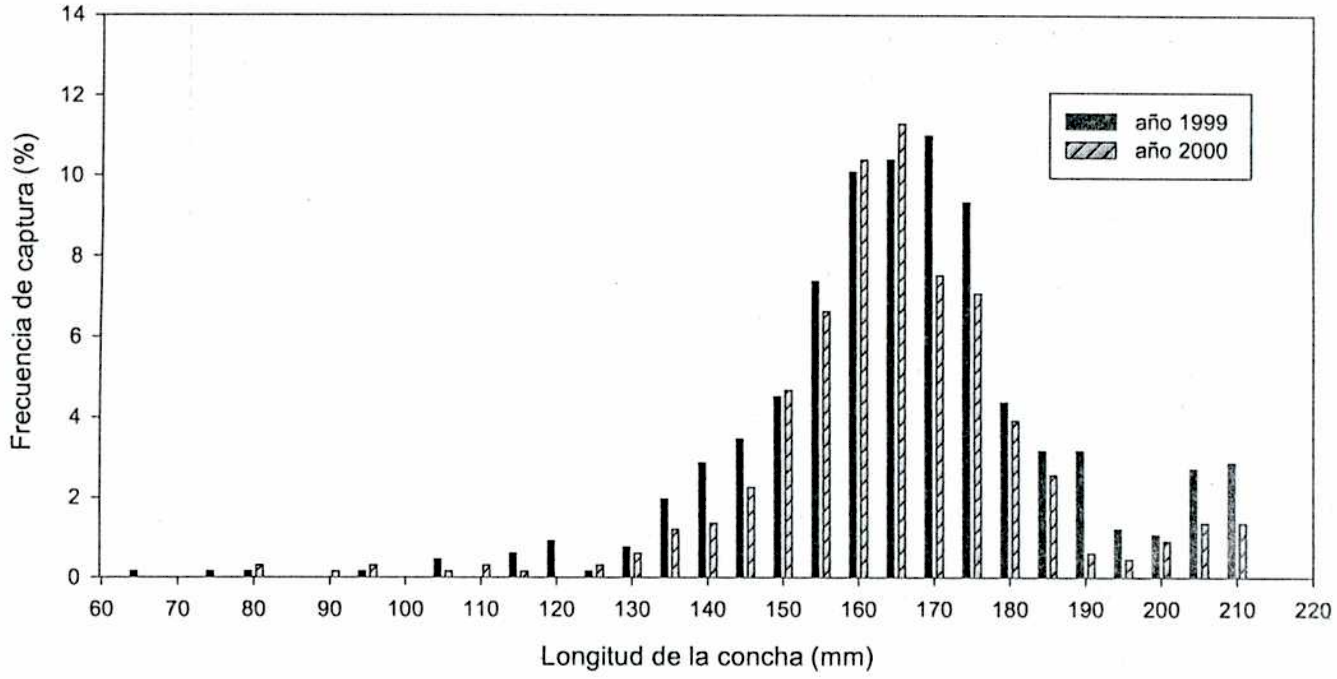


Figura 4. Estructura de tallas de los desembarques de *Z. dufresnei* en los años 1999 y 2000. Para el puerto de Mar del Plata.

7.3.2 Capturas por debajo de la talla de primera madurez

La estructura de tallas mencionada anteriormente, y el conocimiento de la talla de primera madurez sexual expuesta en el capitulo IV, muestra que en los años 1999 y 2000 un 38.6% y 37% respectivamente de la captura de *Z. dufresnei*, se encontró por debajo de la talla mínima propuesta (capitulo IV). Se observan fluctuaciones a lo largo del año, llegando a haber picos mayores al 65% de la captura con tallas menores a la primera maduración sexual. Estos picos se observaron para los dos años en marzo y mayo (Figura 5).

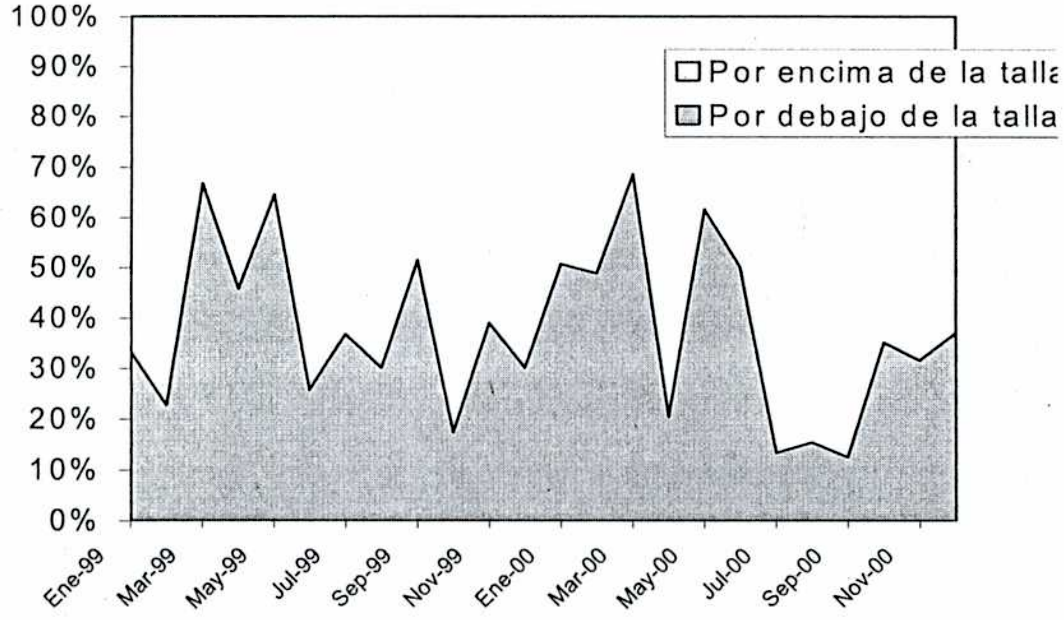


Figura 5. Porcentaje de la captura comercial que se encuentra debajo de la talla de primera madurez sexual

7.3.3. Composición de las capturas por especie:

Zidona dufresnei es una especie "blanco" en la captura de gasterópodos marinos. El 90% de las volutas pescadas en la zona de Mar del Plata corresponden a *Zidona dufresnei*, el resto de las volutas corresponden a *Adelomelon beckii*, que hasta el momento carece de valor comercial para el consumo, salvo para la venta de la concha que es la mas grande del Atlántico sur en la tabla 1, se encuentran registros de fauna acompañante de *Zidona dufresnei*, aparecida en los lances.

Familia	
	Equinodermos
Astropectinidae	*Astropecten brasiliensis brasiliensis* Müller & Troschel, 1842
Arbacidae	*Arbacia dufresnei* (Blainville, 1825)
	Anelidos
Aphroditidae	*Aphrodita longicornis* Kinberg,1855
	Gasterópodos
Volutidae	*Adelomelon beckii* (Broderip, 1836)
Calyptraeidae	*Crepidula argentina* Simone, Pastorino & Penchaszadeh, 2000
	Bivalvos
Pectinidae	*Aequipecten tehuelchus* (d'Orbigny, 1846)
Mytilidae	*Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846
Ostreidae	*Ostrea puelchana* d'Orbigny, 1841
	Crustáceos
Majidae	*Libinia spinosa* Milbe Edwards, 1834
	Peces óseos
Bothidae	*Paralichtys patagonicus* Jordan, 1889
Percophididae	*Percophis brasiliensis* Quoy & Gaimard 1824
Squatinidae	*Squatina argentina* (Marini, 1930)
	Peces cartilaginosos
Narcinidae	*Discopyge tschudii* Heckel, 1846

Tabla 1. Lista de especies acompañantes en la pesca de *Z. dufresnei*

7.3.4. Flota pesquera:

La flota que opera en la captura de *Z. dufresnei*, se compone por embarcaciones medianas de autonomía limitada. Explotan una gran diversidad de zonas costeras, utilizan múltiples aparejos y artes de pesca, realizando las operaciones con sistemas manuales o parcialmente mecanizados. La organización empresaria es unipersonal o de tipo familiar y la tripulación es remunerada a la parte o están agrupados en cooperativas.

Se compone en mayor medida por una flota menor con embarcaciones de hasta 18 metros de eslora, equipamiento mínimo de navegación y detección, sin equipo de refrigeración en bodega. Dotación de 10 a 21 tripulantes y algunas otras poseen equipo de refrigeración de bodega, con una dotación de hasta 10 tripulantes.

La pesquería es desarrollada por la flota artesanal con puerto de desembarque Mar del Plata (tabla 2, Figura 6) utilizando una red de arrastre de fondo, con una distancia entre nudos de 60 mm (Figura 7).

Buque	Eslora	Manga	Puntal	Trip	Bodega	Puerto	HP
AMERICA I	23,85	6	3	21	103	MAR DEL PLATA	400
CARMELO A	21,83	6,2	3,25	21	48	MAR DEL PLATA	440
CONAVAL II	12,42	4,1	1,92	11	20	MAR DEL PLATA	200
DON MARIO	16,5	4,6	2,45	21	60	MAR DEL PLATA	275
DON VICENTE II	19,25	5,22	2,52	21	45	MAR DEL PLATA	388
EL FARO	19,04	3,6	3	21	80	MAR DEL PLATA	402
ESTEFANY	23,5	6	2,96	21	104	MAR DEL PLATA	500
EUSONIA	16,87	4,53	1,65	21	27	QUEQUEN	150
FE EN PESCA	26,5	6,54	3,3	21	135	MAR DEL PLATA	650
FIDES FE II	21	6	3	21	85	MAR DEL PLATA	0
GALME I	18,9	5,15	2,5	21	43	MAR DEL PLATA	400
INSOLITO	19,79	6,2	3,12	21	100	MAR DEL PLATA	440
JESUS DE NAZARETH	14,65	3,89	1,76	11	20	QUEQUEN	229
JESUS DEL CAMINO	19,75	5,85	2,7	21	60	MAR DEL PLATA	442
MADONNINA DEL MARE	20,67	6	3	21	75	MAR DEL PLATA	500
MARIA GRACIA	24,05	6	3	21	100	MAR DEL PLATA	440
NUEVO VIENTO	24,72	6	3	21	70	MAR DEL PLATA	540
QUE LE IMPORTA	18,4	5,1	2,5	21	55	MAR DEL PLATA	390
RIGEL	27	6,1	3	11	145	MAR DEL PLATA	425
SAN ANTONINO III	24,5	6	3	21	110	MAR DEL PLATA	600
SAN ANTONIO.	13,65	3,95	1,6	21	17	MAR DEL PLATA	71
SAN JORGE.	23,8	6,2	3,1	21	100	MAR DEL PLATA	402
SANT'ANGELO	24,05	6	3	21	100	MAR DEL PLATA	500
TEMERARIO I	23,85	5,87	2,9	21	120	MAR DEL PLATA	600
TIFON	23,5	6,52	3,48	21	93	MAR DEL PLATA	440

Tabla 2. Características de los buques que intervienen en la pesca del caracol: Trip= n de tripulantes, HP= potencia del motor, expresada en caballos de fuerza.

Figura 6. Flota costera en el puerto de Mar del Plata.

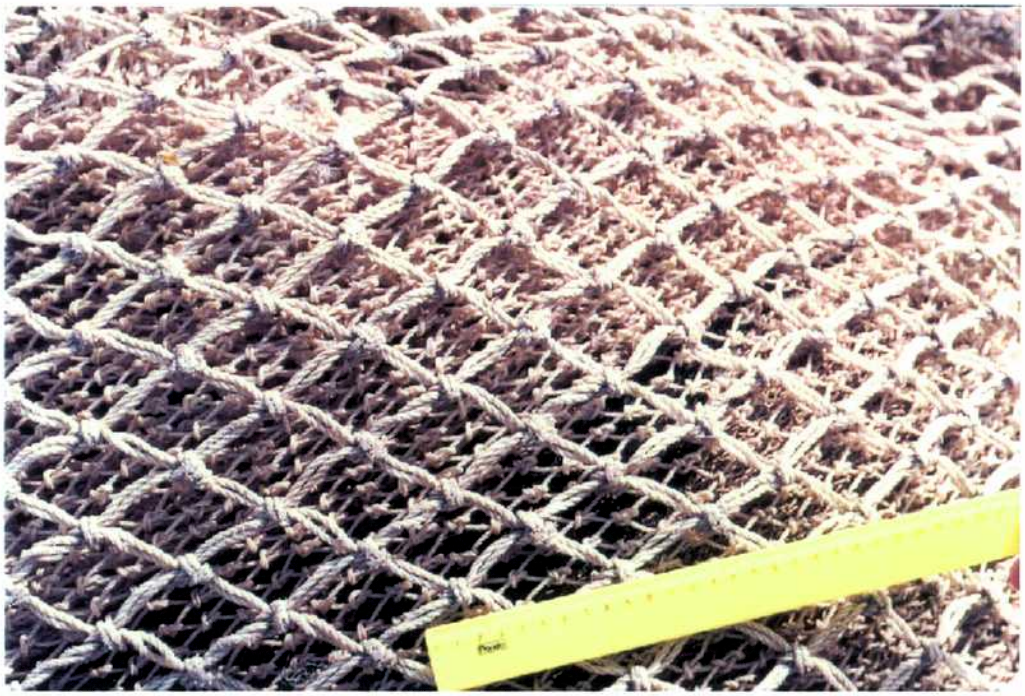


Figura 7. Red de arrastre utilizada en la pesca de *Zidona dufresnei* distancia entre nudos de 6 cm.

7.3.5. Localización de las zonas de pesca:

En cuanto a la ubicación de las áreas de pesca, según información aportada por los partes de pesca diarios, se pueden diferenciar tres zonas importantes en 38º20´S, 39º 00´S, 37º10´S. Y otras tres zonas de menor importancia en cuanto a la captura, como es la zona, 36º00´S, 37º00´S y 38º00´S todas entre las 8 a 11 millas (14,4 a 19,8 Km) desde la costa, alcanzado una profundidad entre 35 y 50 metros (Figura 2).

Las jornadas de pesca comienzan aproximadamente a las 3 a.m. cuando la embarcación zarpa de puerto Mar del Plata con destino a la zona de pesca, después de 2 horas de viaje entre 9 y 11 millas de la costa, se comienza con los lances, en cada jornada se realizan 5 a 6 lances de dos horas cada uno, con un promedio de 12 horas de arrastre por viaje y luego se emprende el regreso, llegando a puerto entre las 19 horas y la madrugada del próximo día (com. Pers. Pescadores Mar del Plata).

7.3.6. Estacionalidad de las capturas:

La estacionalidad de las capturas se debe fundamentalmente a las condiciones climáticas y accesibilidad al recurso. *Z. dufresnei* es un recurso con mercado a lo largo de todo el año, pero solo el clima puede hacer que las pequeñas embarcaciones no puedan acceder al lugar, pierdan sus elementos de pesca, además de presentar un riesgo para la tripulación y en estos casos es mas rentable la pesca de especies de relativamente mas fácil acceso, pero con menor valor comercial. Para los años 1999 y 2000 se evidencia una disminución en la captura en los meses invernales (Figura 8).

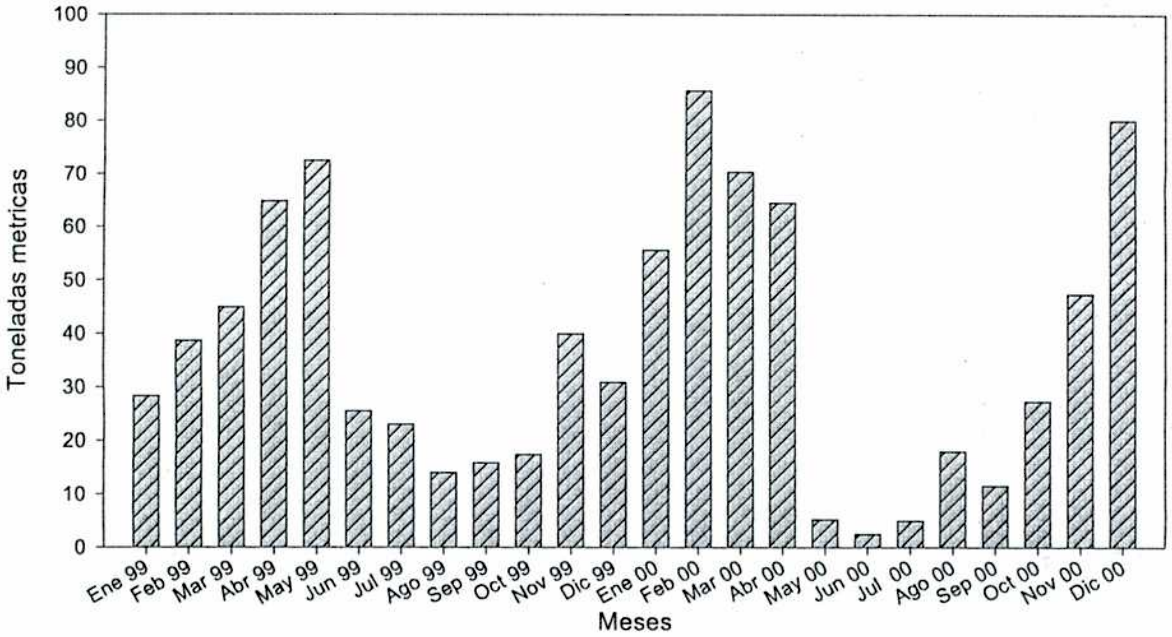


Figura 8: Estacionalidad de los desembarcos de *Z. dufresnei* en el puerto Mar del Plata para los años 1999 y 2000

Según los desembarcos provenientes de las zonas de pesca estudiadas, se pueden ver las diferencias entre las zonas de pesca del año 2000, la zona B es la zona de mayor importancia durante la mayor parte del año, con excepción del mes de diciembre, donde la zona C, adquiere una gran importancia con desembarcos de hasta 50 toneladas para dicho mes. Se calcularon las diferencias en los desembarques en para las distintas zonas y estas, resultaron significativas (ANOVA de un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 2;\ 384}= 14,44$; $P< 0,001$), se realizaron comparaciones a posteriori; test de Tukey $P< 0,001$ para la zona C con respecto a las zonas A y B. Los desembarcos provenientes de la zona A son menores a las otras zonas, pero conservan un patrón de estacionalidad junto con las otras áreas de pesca, siendo en invierno poco visitadas (Figura 9). Se encontraron para cada zona en particular diferencias significativas a lo largo del año para la zona A (ANOVA de un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 105}= 2,144$; $P<$

0,05) para la zona B (ANOVA de un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 162}= 4,87$; $P< 0,001$), y para la zona C (ANOVA de un factor $F_{\alpha= 0,05;\ 11;\ 84}= 4,27$; $P< 0,001$), se realizaron comparaciones a posteriori; test de Tukey $P< 0,001$, siendo significativo para las zonas B y C.

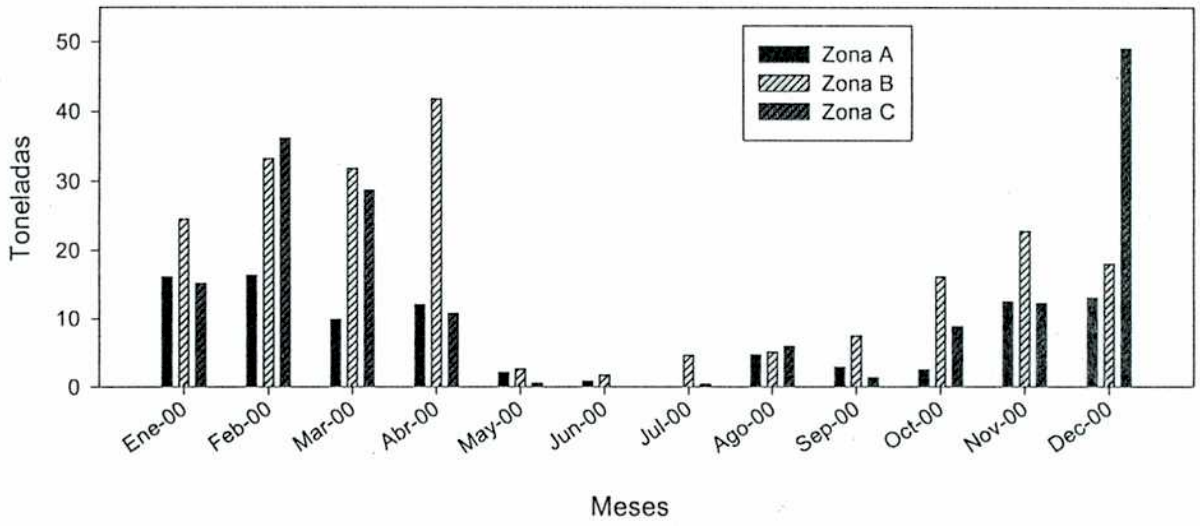


Figura 9: Toneladas mensuales de desembarco, según zona de pesca, para el año 2000.

7.3.8. Rendimiento de carne y comercialización:

En cuanto al rendimiento de la carne, se consume exclusivamente el pie, y este comprende entre el 60 al 65% del peso del caracol, entero y sin concha.

Un tema importante en el rendimiento y en la comercialización del producto, es la presencia y concentración de toxinas en el pie. Las toxinas que posee son Saxitoxina, Gonyatoxinas y sulfocarbamoyl (Carreto, 1996). El caracol es apto para consumo humano si la concentración de toxinas en el pie no supera la 80 μg de toxina (Horwitz, 1984). El SENASA realiza diariamente el control de este tipo

de toxinas, y este servicio de sanidad animal determina si el producto es apto para el consumo. En caso de niveles mayores de 80 μg de toxina, se produce una veda temporal, con monitoreos diarios, hasta que la toxina disminuya a valores por debajo de 80 μg.

Como cualquier otra industria, la pesca de *Z. dufresnei* trae aparejado una actividad laboral, cada embarcación media, da trabajo entre 5 a 10 personas, generalmente pudiendo mantener entre 5 a 6 familias. Si tomamos en cuenta la actividad que la pesca genera después de la captura, entre personal portuario, frigorífico, y de organismos de control sanitario, así como también, todo lo que se relacione con el comercio internacional, se puede ver que es una pesquería que, aunque modesta en volumen de captura, es generadora de empleo en niveles no soslayables. Las exportaciones de carne cocida en lata, y en algunos casos enfriada, se han mantenido desde hace varios años, con un leve aumento en los últimos años, siendo un producto totalmente aceptado por el mercado asiático (Figura 10).

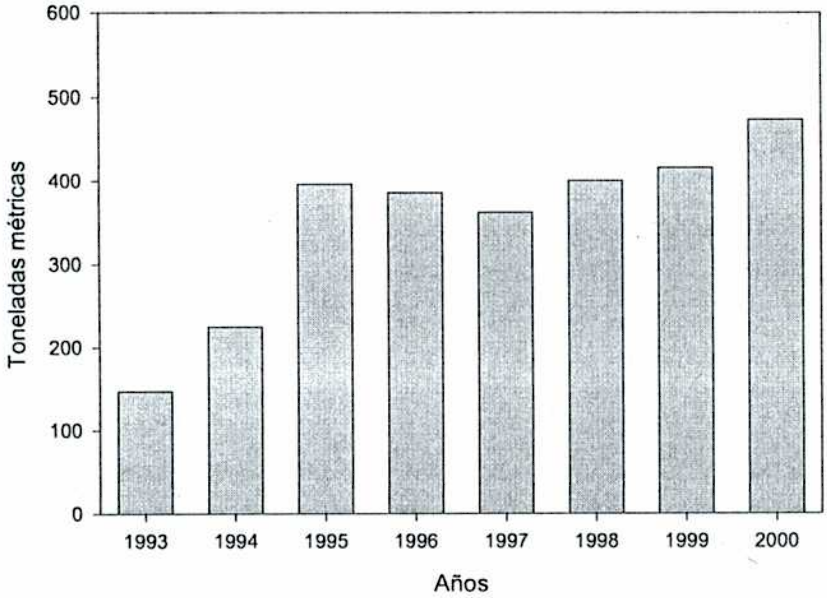


Figura 10. Exportaciones de *Z. dufresnei*, en toneladas de carne enlatada o enfriada, sin concha.

7.4. Discusión:

De los volutidos del atlántico sur, que incluyen alrededor de 12 especies, solo *Zidona dufresnei* se explota recurrentemente y soporta desde hace 20 años una pesquería. El surgimiento de la pesca de *Zidona*, fue desplazando a otros volutidos que antiguamente eran comercializados como el caso de *Adelomelon brasiliana*, el cambio de objetivo pesquero se debió aparentemente al sector comercial ya que la palatabilidad de la carne de *Zidona* seria superior (com. per. Pescadores y frigoríficos de Mar del Plata). Además el rendimiento de *Zidona dufresnei*, es mayor ya que *Adelomelon brasialiana* generalmente tiene adheridas a su concha, actinidos, que aumentan su peso y no son comerciales. Algunos años atrás la pesquería de *Adelomenlon brasialiana* había llegado hasta un desembarco de 219 Tn/año (Lasta, 1998). En Argentina, otros volútidos, como *Adelomelon beckii*, componen hasta el 10 % de la pesca, ya que son apreciados como ornamentación, pero sin existir un mercado que los consuma como alimento, hasta el momento. Otra causa de la preferencia de *Zidona dufresnei* sobre *Adelomelon beckii*, reside en que este último no es tan frecuente como *Zidona dufresnei*. *Adelomelon brasiliana* es una especie que habita sectores muy cercanos a la costa, concentrándose en profundidades de entre 4 y 12 metros zona de difícil acceso para los pesqueros costeros. El tipo de extracción es por buceo y se desarrolla frente al puerto La Paloma en Uruguay (Fabiano, *et al*, 2002)

Otros volútidos como *Adelomelon ancilla* y *Odontocymbiola magellanica*, que se encuentran en las misma latitudes, pero en profundidades que oscilan alrededor de los 100 metros, habitan lugares poco accesibles para el tipo de pesca artesanal que los captura, además no son tan frecuentes, estos son parte de la comunidad de la vieyra *Zygochlamys patagonica*. La captura de estos voltúdios no justificaría el desarrollo de una pesca de tipo comercial, en la mencionadas latitudes,

ya que, la accesibilidad al recurso es muy baja, los barcos que operan en este tipo de pesca, invertirían demasiado en combustible, hasta las casi 100 millas de la costa, y siendo la frecuencia de estos caracoles muy baja en esta zona, no representa una pesca comercialmente interesante. Por lo que el esfuerzo de pesca sería mucho mayor que en *Z. dufresnei*. Por estas características *Zidona dufresnei*, sigue siendo por el sabor de su carne, por su relativamente fácil acceso y su densidad, el recurso pesquero en cuanto a caracoles, mas importante de los mares argentinos.

Sin embargo las características biológicas de *Zidona dufresnei*, crecimiento lento (capitulo VI), avanzada edad de la primera madurez (Capitulo IV y VI), dispersión restringida por desarrollo directo en ovicápsulas adheridas a sustratos duros, limitada migración de adultos la hacen muy vulnerable por su elevado riesgo de sobreexplotación.

No existen aun estudios sobre la talla de la malla y la selectividad de pesca para pesquerías de gasterópodos en el océano Atlántico sudoccidental y por ende otra de las preguntas sobre producción individual en función del espectro de captura, no tiene respuesta, hasta el momento.

Uno de las observaciones puntuales que podrían indicar evidencias de sobreexplotación, es la observación directa sobre las tallas capturadas, que se han reducido en la frecuencia las tallas grandes y han aumentado en frecuencia las tallas intermedias. Si se compara la talla a la que alcanzan la madurez sexual (Capitulo V) en función del espectro de las tallas capturadas, se puede observar que mas de un tercio de la población explotada comercialmente se encuentra por debajo de la talla de primera madurez sexual. Las fluctuaciones observadas en la figura 5, muestran que durante los meses de verano, donde la pesca es mas intensa (Figura 8), la proporción de individuos por debajo de la talla de primera madurez es mayor, que durante otras épocas del año, esto puede deberse, a que los individuos maduros sexualmente en los meses de primavera-verano

se encuentran aptos para la fecundación (capitulo III), estos individuos migrarían hacia zonas menos profundas, donde realizarían la puesta de las ovicápsulas. Estas áreas se encuentran entre 25 y 30 metros de profundidad, donde es posible encontrar individuos de tallas muy pequeñas, que luego se desplazarían hacia la zona de los adultos y juveniles que se encuentra entre los 40 y 50 metros. Esta zona de menor profundidad donde se realizaría la puesta, es de difícil acceso para las embarcaciones, ya que es rocosa, y los pescadores pierden sus redes.

Además del crecimiento lento, y la edad tardía en que se encuentran aptos reproductivamente (Capitulo VI), hace que la recuperación de la población sea muy lenta.

En Uruguay se han establecido medidas cautelares que buscan la preservacion del recurso, fijando tallas y pesos mínimos de caracol entero y peso del pie (resolución n 188/98 del Instituto Nacional de Pesca) aun sin haber realizado estudios previos de biologia reproductiva (Fabiano *et al*, 2000).

Con la experiencia realizada en este trabajo se puede sugerir una talla minima de captura 16 cm, ya que la talla de primera madurez fue de 15 cm en machos y 15, 7 cm en hembras (Capitulo V) proponiendo 16 cm como medida cautelar y general. Fabiano, et al. (2000) propone para la pesca en Uruguay, una talla de captura mínima de 15 cm. Si se considera a estas poblaciones con una dinámica reproductiva similar a la aqui estudiada, se estaría capturando en el Uruguay a una proporción de hembras inmaduras sexualmente.

Los datos proveen alguna evidencia sobre la intensidad y técnicas de la pesquería que explota la población *Zidona dufresnei* de la Zona de Mar del Plata. Los desembarcos actuales revelan capturas anuales de 1300 a 1000 toneladas métricas durante los últimos 5 años.

Desde este punto de vista es necesario y urgente establecer medidas de control, que a partir de la talla mínima de captura y

protección de áreas puedan mantener la población y de preservar así también el recurso pesquero.

Los pasos que deberían ser alcanzados para el manejo de las pesquerías de gasterópodos, primeramente, se debe analizar el tema desde un punto de vista biológico. Una medida que podría ser adoptada para estas pesquerías de pequeña escala, es la rotación de las zonas explotadas, al mismo tiempo que se considera la pesca discriminada por tallas, a partir de la talla de primera madurez sexual y una temporada de pesca que contemple una pesca coordinada con los tiempos del ciclo reproductivo. La escasa dispersión, debido a que los adultos presentan embriones protegidos en ovicápsulas adheridas a sustratos duros, el bajo número de embriones por ovicápsula y el crecimiento lento, hacen de esta especie y particularmente de esta población sumamente explotada, una población vulnerable. Por lo que se deben establecer pautas de manejo responsable y regulación de este tipo particular de pesquería.

CAPITULO VIII

Conclusiones Generales

- ✓ El ciclo reproductivo de *Zidona dufresnei* mostró dos picos de evacuación sincrónica de gametas con un marcado ciclo anual en ambos sexos, desde septiembre a diciembre y desde enero a marzo. La producción de oocitos como de espermatozoides ocurre durante todo el año.

- ✓ Se ha observado dimorfismo espermático en los machos. El típico espermatozoide, eusepermatozoide, con un núcleo muy electrón denso, que en un corte transversal tiene un diámetro de 1,75 $\pm$ 0,24 micrones y con una longitud de 26 $\pm$ 3 micrones. El aspecto externo del euespermatozoide muestra una cabeza alargada. La pieza media, como en la mayoría de los caenogastrópodos, está compuesta por un axonema (9+2). El atípico espermatozoide, parespermatozoide de aspecto vermiforme como en otros aenogastropodos y con una longitud de 60 $\pm$ 12 µm y un diámetro de 10,03 $\pm$ 2,05 µm. La región media está compuesta por una capa periférica simple de 14 axonemas que están en contacto con la membrana plasmática. En la región media se observan vesículas densas y mitocondrias. La morfología del euespermatozoide y del paraespermatozoide fue caracterizada por primera vez en la familia Volutidae. Esto es un posible punto de partida en trabajos de filogenia en la familia y del orden.

- ✓ La talla de primera madurez sexual fue obtenida a través del estudio histológico y el análisis morfológico de caracteres sexuales secundarios, encontrándose que en ambos sexos, la madurez gonádica es previa a la madurez de caracteres sexuales secundarios.

La madurez estimada para el 50% de la población fue de 15 cm de longitud de la concha de machos y de 15,7 cm en hembras.

- ✓ Se propone un talla mínima de captura de 16 cm que contemple las tallas de madurez gonádica y de caracteres sexuales secundarios

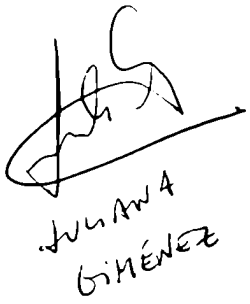
- ✓ El patrón de formación de bandas de crecimiento de la concha de *Zidona dufresnei* de la zona de Mar del Plata, analizado a través de imágenes radiográficas tomadas a lo largo del eje perpendicular a la apertura de la concha, mostró una alternancia de bandas oscuras y claras, que corresponden a un patrón anual, según lo establecido por el análisis de los perfiles de isótopos de oxígeno 18 O.

- ✓ Las tasas de crecimiento de *Zidona dufresnei* muestran diferencias en individuos menores a las tallas de primera maduración sexual en los que la tasa de crecimiento es mayor. Individuos mayores a la talla de primera madurez sexual, disminuyen su tasa de crecimiento. Según la curva de crecimiento teórica ajustada a los datos según el modelo de Gompertz, se registra un crecimiento rápido hasta los 120-130 mm, donde los individuos comienzan a madurar sexualmente, tendiendo a una asíntota al aproximarse a los 180-200 mm, donde la tasa de crecimiento en largo es muy baja.

- ✓ Se calculó según el modelo de Gomperzt una edad máxima de 17 años para individuos de 198 mm de largo total, ubicando a *Zidona dufresnei* entre las especies mas longevas dentro de los gasterópodos.

- ✓ Los valores de mortalidad de esta especie (0,601), son comparativamente altos con respecto a otras especies de gasterópodos, pudiéndose deber esto a la gran explotación comercial que están sufriendo.

- ✓ El análisis pesquero revela una alta explotación comercial. Con un bajo registro de individuos de tallas mayores a 200 mm, y con una alta proporción de captura de individuos que están por debajo de la talla de primera madurez sexual. Los mayores desembarques se realizan en los meses de primavera y verano, coincidiendo con el período reproductivo.



CAPITULO IX

Bibliografía

Aurivillus, C.W.S. 1898. Om Hafsevertebraternas Utvecklingstider och Periodiciteten i Larvformernas Uppträdande vid Sveriges Veskust. Bihang Till K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 24, Afd. 4: 4, 1-91

Allmon, W.D., Jones, D. S.,Aiello, R.L. Gowlett-Holmes, K., Probert P.K., 1994. Observations on the Biology of *Maoricolpus roseus* (Quoy & Gaimard) (Prosobranchia: Turritellidae) from New Zealand and Tasmania. The Veliger 37 (3): 267-279.

Allmon, W.D., Jones, D. S.,Vaughan, N., 1992. Observations on the Biology of *Turritella gonostoma* Valencienes (Prosobranchia: Turritellidae) from the Gulf of California. The Veliger 35 (1): 52-63.

Ayçaguer, C. 2002. Anatomía de las volutas del Atlántico Sudoccidental, I: Anatomía general y del sistema reproductor de *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Neogastropoda: Volutidae). Com. Soc. Malac. Urug. (8) 76-77: 159-180.

Barbault, R. 1988. Body size, Ecological Constraints, and the Evolution of Life-History Strategies. En: Evolutionary Biology. Editado por Max K. Hecht Bruce Walalce and Ghilleant T. Prance, Vol 22: 261-286.

Beverton, R.J.H., Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of the fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. The lifespans of animals (Wostenholme, G.E. & O Conner, M., eds.) pp. 142-180. London: J. And A. Churchill.

Boolootian, R.A., Farmanfarmaian, A, Giese,A.C. 1962. On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*. Biological Bulletin 122, 183-93.

Branch, G.M. 1981. The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 19, 235-380.

Bretos, M. 1980. Age determination in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Arçheogastropoda: Fissurellidae), based on shell growth rings. Biological Bulletin. 159: 606-612.

Brey, T. 1999. Growth performance and mortality in aquatic macrobentic invertebrates. Adv. Mar. Biol. 35, 153-223.

Brey, T. 2001. Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. http://www.awi.bremerhaven.de/Benthic/Ecosystem/FoodWeb/Handbook/main.html. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Germany.

Brey, T., Gerdes, D., Gutt, J., Mackensen, A., Starmans, A. 1999, Growth and age of the Antarctic bryozoan *Cellaria incula* on the Weddell Sea shelf. Antarctic Science, 11: 408-414.

Brosseau, D.J. 1979. Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the Von Bertalanffy equation. *Marine Biology* 51, 221-227.

Bruce, J.R., Colman, J.S., Jones, N.S. 1963. Marine fauna of the Isle of Man, and its surrounding seas, 2nd ed. Liverpool University Press.

Buckland-Nicks, J. 1998. Prosobranch Paraesperm: sterile germ cells that Promote Paternity. Micron, 29: 267-280.

Calvo, M. 1999. Biología reproductora de tres especies de la Familia Vermetidae (Mollusca: Gastropoda) de las costas mediterráneas de la Península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Carreto, J.I., ElBusto, C., Sancho, H., Carignan, M., Takeshi, Y., Oshima, Y. 1996. Comparative studies on paralytic shellfish toxin profiles on marine snails, mussels and an *Alexandrium tamarense* isolate from the Mar del Plata coast (Argentina). Rev. Invest. Des. Pesq. 10: 101-107.

Castilla, J.C. 1996. La futura red Chilena de parques y reservas marinas y los conceptos de conservación, preservación y manejo en la legislación nacional. Rev. Chil. Hits. Nat. 69, 253–270.

Castilla, J.C. 1997. The sustainable use of marine coastal resources in Chile: co-management and the artisanal fishing community scale. *In Science for sustainable development in Latin America and the Caribbean*. Third World Academy of Sciences, 6th general

conference and 9th general meeting. Rio de Janeiro, Brazil, pp. 138–147.

Castilla, J.C. 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. Trends Ecol. Evol. 14, 280–283.

Castilla, J.C. 2000. Roles of experimental marine ecology in coastal management and conservation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 250, 3–21.

Clench WJ, Turner R.D.1964. The subfamilies Volutinae, Zidoninae, Odontocymbiolinae and Calliotectinae in the Western Atlantic. Johnsonia. 4 (43), 129-180

Cunningham, J.T. 1899. Formation of egg-capsules in Gasteropoda. Nature. London, 59: 557.

Cuvier, G.L.C.F.D. 1798. Tableau élémentarie de l`Histoire Naturelle des Animaux. Baudouin, Paris. 710 pp.

Crisp, D.J. 1984. Energy flow measurements. In: Holme, N.A., McIntyre, A.D. (Eds.), Methods for the Study of Marine Benthos. Blackwell, London, pp. 284-372.

D´Asaro, C. N. 1993. Gunnar Thorson´s world-wide collection of prosobranch egg capsules: Nassariidae. Ophelia, 38 (3): 149-215.

D`Orbigny A. 1847. Voyage dans l´Amèrique Meridionale, Paris, 5: 758 p. ed. Chez P. Bertrand.

Dahm, C., Brey, T. 1998. Determination of growth and age of slow growing brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from natural growth bands. Journal of Marine Biological Association of The United Kingdom. 78: 941-951.

Ebert, D. 1994. A maturation size threshold and phenotypic plasticity of age and size maturity in *Daphnia magna*. Oikos 69: 309-317.

Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H.A., Urey, H.C. 1951. Carbonate-water isotopic temperature scale. Bulletin of the Geological Society of America 62, 417-426.

Epstein, S., Lowenstam, H.A. 1953. Temperature shell-growth relations of Recent and interglacial Pleistocene shoal-water biota from Bermuda. Journal of Geology 61, 424- 438.

Erasmus, J. , Cook, P.A., Sweijd, N. 1994. Iternal shell structure and growth lines in the shell of the abalone, *Haliotis midae*. Journal of Shellfish Research. 13, No.2, 493-501.

Fabiano, G., Riestra, G., Santana, O., Delfino, E. and Foti, R. 2002. Consideraciones sobre la pesquería del caracol fino *Zidona dufresnei* (Mollusca, Gastropoda) en el Uruguay: período 1996-1998. Recursos pesqueros no tradicionales: moluscos bentónicos marinos. Proyecto URU/92/003. Ed. Miguel Rey. PNUD.

FAO. 1998. *The State of World Fisheries and Aquaculture 1996*, Rome, 125 pp.

FAO. 2002. FAOSTAT Fishery Data. FAO Statistical Databases (http://apps.fao.org).

Forester, R.M., Sandberg, P.A., Anderson, T.F. 1973. Isotopic variability of cheilostome bryozoan skeletons. In: Larwood, G.P. (Ed.). Living and Fossil Bryozoa. Academic Press, New York, pp-79-94.

Frank, P.W., 1969. Growth rates and longevity of some gastropod mollusks on the coral reef at Heron Island. Oecologia (Berl) 2:232–250

Fretter. V. 1941.The genital ducts of some British Stenoglassan Prosobranch. Journal of Marine Biological Association of United Kigdom. 25, 173-211

Fretter, V. 1953. The transference of sperm from male to female prosobranch, with reference, also, to the pyramidellids. Proc. Linn. Soc. Lond. 164: 217-224.

Fretter, V. 1984. Prosobranchs. En: *The Mollusca*, vol.7: Reproduction (A.S. Tompa, J. A. Verdonk y J.A. M. Van der Biggelaar, eds.). Academic Press, London. Pp. 1-45.

Fretter, V., Graham, A. 1962. British Prosobranch Molluscs: Their functional anatomy and ecology. London: The Ray Society.

Fretter, V., Graham, A. 1964. Reproduction. In "Physiology of Mollusca" (K.M. Wilbur and C.M. Yonge, eds.), Vol.1, pp. 127-164. Academic Press, New York.

Fritz, L. W. 2001. Shell structure and age determination. En: Biology of the hard clam. Kraeuter y Castagna (edit.), Amsterdam, Devel. Aquac. Fish. Sci. 31, 53-76.

Froese, R., Binohlan, C. 2000. Empirical relationships to estimate asympotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frecuency data. *Journal of fish Biology*.56, 758-773.

Fujinaga, K. 1985. The reproductive ecology of the Neptune welk (*Neptunea arthritica* Bernardi) population, with special reference to the reproductive cycles, depositions of egg masses and hatchings of juveniles. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.,* 36, 87-98.

Gage, J.D., Tyler, P.A. 1985. Growth and recruiment of the deep-sea urchin *Echinus affinis*. Mar. Biol. 90, 41-53.

Gendron, L. 1992. Determination of the size at sexual maturity of the waved whelk *Buccinum undatum* LINNAEUS, 1758, in the Gulf of St. Lawrence, as a basis for the establishment of a minimun catchable size. *Journal Shellfish Research*, 11, 1-7.

Giese, A.C. 1959. Annual reproductive cycles of marine invertebrates. Annual Rev. Physiol. 21: 547-576

Giese, A.C., Pearse, J.S., 1974. Introduction: General Principles. In: Reproduction of Marine Invertebrates. Edited by A.C. Giese and J.S. Pearse, 1: 1-49. Academic Press: New York.

Giese, A.C., Pearse, J.S. 1977. Reproduction of Marine Invertebrates. Molluscs: Gastropods and Cephalopods. Edited by A.C. Giese and J.S. Pearse, 4: 1-102. Academic Press: New York.

Giusti, F. 1971. L`ultrastruttura dello spermatozoo nella filogenesi e nella sistematica dei molluschi gasteropodi. Atti Soc, Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat. Milano, 112: 381-402.

Grant, A., Tyler, P.A. 1983. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and statistical analysis

of gonadal indices and maturity indices. Int. J. Invert.Reprod., 6: 259-269

Guerrero, R.A., Lasta, C.A., Acha, E.M., Mianzan, H.W., Framiñan, M.B. 1997. Atlas hidrográfico del Río de la Plata. Comisión administradora del Río de la Plata - Instituto Nacional de Desarrollo Pesquero. Buenos Aires- Montevideo. 109pp.

Haaker, P.L., Parker, D.O., Barsky, K.C., Chun, C.S.Y. 1998. Growth of red abalone, *Haliotis rufescens* (Swainson), at Johnsons Lee, Santa Rosa Island, California. *Journal of Shellfish Research*. 17, (3): 747-753.

Haase, M., Baur, B. 1995.Varation of spermathecal morphology and storage of spermatozoa in the simultaneously hermaphroditc land snail *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora. Invertebrate Reproduction and Development 28: 33-41.

Hadfield, M.G., Hooper, C.N. 1980. Ecological and evolutionary significance of pelagic spermatophores of vermetid gastropods. Marine Biology.,57: 315-325.

Hancock, D.A. 1960. The ecology of the molluscan enemies of the edible mollusc. Proceedings of the Malacological Society of London, 34: 123-143

Hancock, D.A. 1967. Whelks. Ministry of Agriculture, Fisheries and food, Laboratory Leaflet. 15: 1-14. Essex: Fisheries Laboratory, Bumham on Crouch.

Hartnoll, R.G. 1983. Strategies of crustaceans growth. Australian Mus. Sydney Mem.,18: 121-131.

Haszprunar,G.1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. Journal of Molluscan Studies. 54: 367-441.

Havinga, B. 1922. Marine mollusken. In flora en fauna der Zuiderzee (ed. HC Redeke) pp 373-390

Hayashi, I. 1980. The reproductive biology of the ormer *Haliotis tuberculata*. *Journal of Marine Association of The United Kingdom*, 60, 415–430.

Healy, J.M. 1982a. An ultrastructural examination of mature and developing euspermatozoa in *Pyrazus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). Zoomorphology, 100, 157-175.

Healy, J.M. 1982b. Ultrastructure of paraespermatozoa, euespermatozoa and eusperm-like spermatozoa of *Obtortio* cf *fulva* (Prosobranchia: Cerithiacea). Helgolander Meeresuntresuchungen, 35, 489-500.

Healy, J.M. 1982c. Ultrastructure of spermiogenesis of *Philippia (Psilaxis) oxytropis*, with special reference to the taxonomic position of the Architectonicidae (Gastropoda). Zoomorphology, 101, 197-214.

Healy, J.M. 1983a. Ultrastructure of euspermatozoa of cerithicean gastropods (Prosobranchia: Mesogastropoda). Journal of Morphology, 178, 57-75.

Healy, J.M. 1983b. Utrastructure of euspermiogenesis in the mesogastropod *Stenothyra* sp. (Prosobranchia, Rissoacea, Stenothyridae). Zoologica Scripta, 12, 203-214.

Healy, J.M. 1983c. An ultrastructural study of basommatophoran spermatozoa (Mollusca, Gastropoda). Zoologica Scripta, 12, 57-66.

Healy, J.M. 1986a. An ultrastructural study of spermatozoa, paraspermatozoa and nurse cells of the cowrie *Cypraea errones* (Gastropoda, Prosobranchia,Cypraeidae). Journal of Molluscan Studies. 52, 125-137.

Healy, J.M. 1986b. Ultrastructure of paraespermatozoa of cerithiacean gastropods (Prosobranchia: Mesogastropoda). Helgolander Meeresuntersuchungen, 40: 177-199.

Healy, J.M. 1988a. Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda. Malacol. Rev. Suppl., 4: 251-266.

Healy, J.M. 1988b. Sperm morphology in *Serpulorbis* and *Dendropoma* and its relevance to the systematic position of the Vermetidae (Gastropoda). *J. Moll. Stud.*, 54: 295-308.

Healy, J.M. 1992. Dimorphic spermatozoa of the hydrothermal vent prosobranch *Alviniconcha hessleri*: systematic importance and comparison with other Caenogastropods. Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4 ser., 14 section A, n° 2: 273-291.

Healy, J.M. 1996a. Molluscan sperm ultrastructure: correlation with taxonomic units within the Gastropoda, Cephalopoda and Bivalvia. In: *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. (J. Taylor, ed.). Oxford University Press & The Malacological Society of London, Oxford. Pp. 99-113.

Healy, J.M. 1996b. Euspermatozoa ultrastructure in *Bembicium auratum* (Gastropoda): comparison with other Caenogastropods especially other Littorinidae. Journal of Molluscan Studies. 62, 57-63.

Healy, J.M., Jamieson, B.G. 1981. An ultraestructural examination of developing and mature paraespermatozoa in *Pyrazeus ebenius* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). Zoomorphology, 98: 101-119.

Healy, J.M., Schaefer, K., Haszprunar, G. 1995. Spermatozoa and spermatogenesis in a monoplacophoran mollusc, *Laevipilina antarctica*: ultrastructure and comparison with other Mollusca. Marine Biology. 122: 53-65

Healy, J.M., Willan, R.C. 1984. Ultrastructure and phylogenetic significance of notaspidean spermatozoa (Mollusca, Opistobranchia). Zoologica Scripta, 13, 107-120.

Healy, J.M., Willan, R.C. 1991. Nudibranch spermatozoa: comparative ultrastructure and systematic importance. The Veliger. 34: 134-165.

Healy, J.M. 1999. Reproductive Biology of Invertebrates. Mollusca: Relict taxa. 2: 2-79. Oxford & IBH Publishing Co. PVT: LTD. New Delhi. Calcuta.

Hobday, A.J., Tegner, M.J., Haaker, P.L. 2001. Over exploitation of a broadcast spawning marine invertebrate: decline of the white abalone. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 10, 493–514.

Hodgson, A.N., R.T.F. Bernard. 1988. A comparison of the structure of the spermatozoa and spermatogenesis of 16 species of patellid limpet (Mollusca: gastropoda: Archeogastropoda). J. Morphol. 195: 205-223.

Hooker, S.H., Creese, R.G. 1995. Reproduction of Paua, *Haliotis iris* Gmelin 1791 (Mollusca: Gastropoda), in North-eastern New Zealand. Marine Freshwater Research. 46, 617-622.

Horwitz, W. 1984. Official methods of analysis. 14 th ed. AOAC. Section 18-086-18-092. Arlington, VA, USA.

Houston, R.S. 1976. The structure and function of Neogastropod Reproductive Systems: with Special Reference to *Columbella fuscata* Sowerby, 1832. The Veliger. 19, 27-46.

Hut, G. 1987. Stable isotope reference samples for geochemical and hydrological investigations. International Atomic Energy Agency Report No. 42, Vienna, Sep. 16-18, 1985.

Hyman, L.H. 1967. The invertebrates. Mollusca. Vol 6. McGraw-Hill, New York.

Kohnert, R., Storch, V. 1984a. Vergleichend-ultrastrukturelle Untersunchungen zur Morphologie eupyrener Spermien der Monotocardia (Prosobranchia). Zoologische Jahrbucher Abteilung für Anatomie. 111, 51-93.

Kohnert, R., Storch, V. 1984b. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Spermiogenese der eupyrenen Spermien der Monotocardia (Prosobranchia). Zoologische Jahrbucher Abteilung für Anatomie. 112, 1-32.

Ito, H. 1978. Observations on the spawning of sea snails, two species of the genus *Buccinum*, *B. kinukatsugi* and *B. miyauchii*. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 43, 69-77.

Iversen, E.S., Rutherford, E.S. Bannerot, S.P., Jory, D,E. 1987. Biological data on Berry Islands (Bahamas) Queen conchas, *Strombus gigas*, with mariculture and fisheries managemet implications. Fishery Bulletin: 85;2, 299-310.

Jewett, S. C., Sloan, N.A., Somerton, D.A. 1985. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from Northern Brithish Columbia. J.Crust. Biol. 5: 377-385.

Jones, D.S., Williams, D.F., Arthur, M.A., 1983. Growth history and ecology of the atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn), as revelated by stable isotopes and annual shell increments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 73: 225-242.

Jong Brink, M.; Boer, H. H., Joosse, J. 1983. Mollusca. En: Reproductive Biology of Invertebrates, 1: Oogenesis, Oviposition and Oosorption (K.G. Adiyodi y R.G. Adiyodi, eds.). John Wiley & Sons, New York.Pp. 297-355.

Kaiser, P. 1977. Beitrage zur Kenntis der Voluten (Mollusca) in argentinisch - brasilianischen Gewassern (mit der Beschreibung zweir neuer Arten). Mitt. Hamburg. Zool. Mus.Inst. Band 74 S. 11-26

Kideys, A.E., Nash, R.D.M., Hartnoll, R.G. 1993. Reproductive cycle and energetic cost of reproduction of the Neogastropod *Buccinum undatum* in the Irish Sea. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 73: 391-403

Kinne, O. 1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. Oceanogr. Mar. Biol. 1: 301-340

Koike, K. 1985. Comparative ultrastructural studies on the spermatozoa of the Prosobranchia (Mollusca: Gastropoda). Sci. Rep. Fac. Educ. Gunma Univ., 34: 33-153.

Kristensen, E. 1959. The coastal waters of the Netherlands as an environment of molluscan life. Basteria, 23 suplement, 18-46

Kusnetsov, V.V. 1963. Seasonal and temperature conditions for the breeding of marine invertebrates. In: Data for a comprehensive

study of the White Sea, vol. 2 (ed. Z.G. Palenichko), 32-52. Moscow: Akademii Nauk SSSR. [In Russian.]

Lasta, M.L., Ciocco, N.F., Bremec, C.S., Roux, A,M, 1998. Moluscos Bivalvos y Gasterópodos. En: El Mar Argentino Y sus recursos pesqueros. Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. E. Boschi (ed.), INIDEP, Mar del Plata. 2, 115-142.

Lebour, M.V. 1937. The eggs and larvae of the British prosobranchs with special reference to those living in the plankton. Journal of Marine Biological Association of United Kingdom 22:105-166

Leiva, G.E., Castilla, J.C., 2002. A review of the world marine gastropod fishery: evolution of catches, management and the Chilean experience. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11: 283–300.

López Greco, L., Rodríguez, E. M. 1998. Size at the onset of sexual maturity in *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Grapside, Sesarminae): a critical overall view about the usual criteria for this determination. Proccedings of teh fourth International Crustaceans Congress. 675-689.

Lord, A. 1986. Are the contentsof eggs capsules of the marine gastropod *Nucella lapillus* (L.) axenic? Am. Malacol.Bull., 4(2): 201-204.

Lutz, R.A., Rhoads, D.C., 1980. Growth patterns within the Molluscan Shell: An Overview. En: Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York. 203-254.

Martel, A., Larrivée, D.H., Hilmmelman, J.H. 1986a. Behaviour and timing of copulation and egg-laying in the neogastropod *Buccinum undatum*. J Exp Mar Biol and Ecol 96: 27-42

Martel, A., Larrivee, D.H., Himmelman, J.H. 1986b. Reproductive cycle and seasonal feeding activity of the neogastropd *Buccinum undatum*. Marine Biology. 92, 211-221.

Martoja, R., Martoja Pierson, M. 1970. Técnicas de histología Animal. Toray Masson, Barcelona. Pp.341.

Mc Cullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized linear models. Chapman & Hall, London. 5511 p.

Moore, H.B. 1937. Marine fauna of the Isle of Man. Proc Trans Liverpool Biol Soc 50: 1-293

Miloslavich, P., Dufresne, L. 1994. Development and effect of female size on egg and juvenile production in the neogastropod *Buccinum cyaneum* from the Saguenay Fjord. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 2866-2872.

Nakano, D., Nagoshi, M., 1980. Growth and age structure of *Heminerita japonica* (Duncker), population of Shima Peninsula, Japan (Prosobranchia) (en Japones con resumen en Inglés). Venus 39:101–108.

Newman, G.G. 1967. Reproduction of the South African abalone (*Haliotis midae*). Division of Sea Fisheries Investigational Report (South Africa) No. 64. 24 pag.

Nishiwaki, 1964. Phylogenetical study on the type of the dimorphic spermatozoa in Prosobranchia. Science Reports of the Tokyo Kyoiku Daigaku (B), 11: 237-275.

Novelli, R., Novelli, A. 1982. Algumas consideraçoes sobre a subfamilia Zidoninae e notas sobre a anatomía de *Adelomelon brasiliana* (Lamark, 1811), Mollusca, gastropoda, Volutidae. Atlántica, 5: 23-34.

Olive, P.J.W., 1980. Growth lines in Polychaete jaws (teeth). En: Skeletal growth of aquatic organisms. Plenun Press, New York. 561-594.

Pace, S. 1902. On the anatomy and relationship of *Voluta musica* Linn.; with notes upon certain other supposed members of the Volutidae. Proc. Malacol. Soc. London, 5: 21-31.

Parker, G. A., 1970. Sperm competition and its evolutionary consenquences in the insects. Biol. Rev. 45: 525-568.

Pauly, D. 1984a. Length-converted catch curves: a powerfull tool for fisheries research in the tropics. (Part II) Fishbyte 2 (1), 17-19.

Pauly, D. 1984b. Length-converted catch curves: a powerfull tool for fisheries research in the tropics. (Part III) Fishbyte 2 (3), 8-10.

Pearse, J.B., Thorson, G. 1967. The feeding and reproductive biology of the whelk, *Neptunea antiqua* (L.)(Gastropoda, Prosobranchia). Ophelia 4: 277-314

Pechenik, J.A. 1986. The encapsulation of eggs and embryos by mollusca: an overview. American Malacological Bulletin, 42: 165-172.

Penchaszadeh, P.E., Miloslavich, P. (2001) Developmental biology and biochemical content of the embryos and intracapsular liquid of *Voluta musica* (Caenogastropoda, Volutidae) during early development. American Malacological Bulletin 16: 21-31

Penchaszadeh, P.E., De Mahieu, G.C. 1976. Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico Suroccidental. Volutidae. Physis A, 35 (91): 145-153

Penchaszadeh, P.E., Lasta, M., Miloslavich, P., Souza, P.J.S. 1999. Spawn in members of the genus *Adelomelon* (Caenogastropoda : Volutidae) from the Atlantic coast of South America. The Nautilus 113 (2) : 73-83

Picken, G.B. 1980. The distribution, growth , and reproduction of the antarctic limpet *Nacella (patinigera) concinna* (Strebel, 1908). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.42, 71-85.

Ponce-Díaz, G., Vega-Velásquez, A., Ramade-Villanueva, M., León-Carvallo, G., Franco-Santiago, R. 1998. Socioeconomic characteristics of the abalone fishery along the west coast of the Baja California península, Mexico. Journal Shellfish Research. 17, 853–857.

Ponder, W.F. 1970. The morphology of *Alcithoe arabica* (Gastropoda: Volutidae). Malacological Review, 3; 127-165.

Ponder, W.F. 1974. The origin and evolution of the Neogastropoda. Malacologia 12: 295–338.

Ponder, W.F., Lindberg, D. R. 1997. Towards a phylogeny of gastropods mollusc: an analysis using morphological characters. Zoological Journal of the Linnean Society 119: 83-265.

Ponder, W.F. y Warén, A. 1988. Gastropod phylogeny. Malacol. Rev.4: 288-326.

Poore, G.C.B. 1973. Ecology of the New Zealand abalones, *Haliotis* species (Mollusca: Gastropoda).4. Reproduction. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 7, 67-84.

Prince, J.D., Sellers, T.L., Ford, W.B., Talbot, S.R. 1988. Recruitment, growth. Mortality and population structure in a southern Australian population of *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda). Marine Biology. 100, 75-82.

Rawlings, T.A. 1994. Encapsulation of eggs by marine gastropods: effect of variation in capsule form on the vulnerability of embryos to predation. Evolution, 48(2): 1301-1313.

Reid, D.G. 1996. Systematics and evolution of Littorina. The Ray Society, London. 463 pp.

Richardson, C.A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. 39, 103-164.

Roa, R., Ernst, B., Tapia, F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. Fishery Bulletin, 97, 570-580.

Roach, A.C., Lim, R.P., 2000. Variation in the population dynamics of the intertidal pulmonate gastropod *Salinator solida* Martens (Gastropoda: Amphibolidae) at Towra Point, NSW, Australia. Wetlands Ecology and Management 8: 53–69

Robertson, R. 1989. Spermatophores of aquatic non-stylommatophoran gastropods: a review with new data on *Heliacus* (Architectonicidae)). Malacologica, 30: 341-364.

Rodriguez, L., Daneri, G., Torres, C., León, M., Bravo, L., 2001. Modeling the growth of the chilean loco, *Concholepas concholepas*

(Bruguière, 1789) using a modified Gompertz-type function. Journal of Shellfish Research. 20; 309-315.

Ruppert, E.E., Barnes, R.D. 1996. Zoología de los Invertebrados. McGraw-Hill Interamericana. Sexta edición. Mexico D.F.

SAGP y A., 2000. Dirección Nacional de Pesca y Acuicultura. www.sagpya.mecon.gov.ar/0-0/index_pesda.htm.

SAGP y A., 2002. Dirección Nacional de Pesca y Acuicultura. www.sagpya.mecon.gov.ar/0-0/index_pesda.htm.

Sainsbury, K.J. 1982. Populations dynamics and fisheries management of the paua *Haliotis iris.* 1. Population structure, growth, reproduction, and mortality. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 16, 147-161.

Santarelli, L., Gross, P. 1985. Age and growth of the whelk *Buccinum undatum* L. (Gastropoda: Prosobranchia) using stable isotopes of the shell and oprculum striae. Oceanologica Acta 8, 221-229.

Sastry, A.N., 1983. Ecological aspects of reproduction. In: D. Bliss (ed), The biology of Crustacea, 8, 179-269. Academic Press, New York.

Scheuwimmer, A., 1979. Sperm transfer in the sessile gastropod *Serpulorbis* (Prosobranchia: Vermetidae). Marine Ecology Progress Series., 1: 65-70.

Schiel, D.R., Breen, P.A. 1991. Population sructure, agening, and fishing mortlity of the New Zeland abalone *Haliotis iris*. Fishery Bulletin 89: 681-691.

Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. Flota Pesquera Argentina. Capturas Totales 1987-2000. Buenos Aires: SAGyP.

Selmi, M.G., Giusti, F. 1980. Structure and function in typical and atypical spermatozoa of Prosobranchia (Mollusca),1. *Conchostoma montanum.* Atti del IVº Congresso della Societá Malacologica Italiana (Siena, 6-9 Ottobre, 1978). Lavori della SMI 17-18:115-117.

Shepherd, S.A., Laws, H.M. 1974. Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*) II. Reproduction of five species Australian Journal of Marine and Freshwater Research 25,49-62.

Shepherd, S.A., Avalos-Borja, M., 1997. The shell microstructure and chronology of the abalone *Haliotis corrugata*. Molluscan Research, 18: 197-208.

Shepherd, S.A., Avalos-Borja, M., Ortiz-Quintanilla, M., 1995. Toward a chronology of *Haliotis fulgens,* with a review of abalone shell microstucture. Marine Freshwater Research, 46: 607-616.

Shepherd, S.A., Al-Wahaibi, D., Al-Azri, A.R. 1995. Shell growth checks and growth of the omani abalone *Haliotis mariae*. Mar. Freshwater Res. 46: 575-582

Shigemiya, Y., Kato, M., 2001. Age distribution, growth, and lifetime copulation frequency of a freshwater snail, *Clithon retropictus* (Neritidae) Popul. Ecol. 43:133–140

Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1995. Biometry. The principles and practices of statistics in biological research, 3rd ed. New York: W.H. Freeman & Co.

Somerton, D.A., 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. Canadian Journal Fisheries in Aquatic. Sciences, 37, 1488-1494.

Sykes, E.R. 1905. The marine fauna of the west coast of Ireland. Par II. The molluscs and brachiopods of Ballynakill and Bofin Harbours, Co. Galway, and of the deep water off the west and south-west coast of Ireland. Annual Report, Fish, Ireland, 1902-03, Appendix III: 53-92

Takahashi, N., Takano, K., Murai, S. 1972. Histological studies on the reproductive cycle of the male neptune whelk *Neptunea arthrica*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.23, 65-72.

Takamaru, N., Fuyi, A. 1981. Reproductive cycle of the neptune welk. *Neptunea arthritica* (Bernardi), in Southern Hokkaido. Aquaculture 29, 78-87.

Tarr, R.J.Q. 1995. Growth and movement of the South African abalone *Haliotis midae*; a reassessment. Marine Freshwater Research. 46: 583-590

Tegner, M.J. 1989. The California abalone fishery: production, ecological interactions, and prospects for the future. *In*: Caddy, J.F. (ed.), *Marine Invertebrate Fisheries: Their Assessment and Management.* John Wiley and Sons, N.Y., pp. 401–420.

Tegner, M.J., Breen, P.A., Lennert, C.E. 1989. Population biology of red abalones, *Haliotis rufrescens*, in southern California and management of the red and pink, *H. Corrugata*, abalone fisheries. Fishery Bulletin. 87: 313-339.

Thompsom, T.E. 1973. Euthyneuran and other molluscan spermatozoa. Malacologia, 14: 167-206.

Tochimoto, T. 1967. Comparative histochemical study on the dimorphic spermatozoa of the Prosobranchia with special reference to polysaccharides. Sci.Rep. Tokyo Bunrika Daigaku Sect.B 13: 75-109.

Troynikov, V.S., Gorfine, H.K. 1998. Alternative aproach for establishing legal minimun lengths for Abalone based on stochastic growth models for length increment data. Journal of Shellfish Research, 17 No.3, 827-831.

Underwood, A.J., 1975. Comparative studies on the biology of *Nerita atramentosa* (Reeve), *Bembicium nanum* (Lamark) and *Cellana tramoserina* (Sowerby) in S. E. Austraria. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 18:153–172

Underwood, A.J. 1979. The ecology of intertidial gastropods. Advances in Marine Biology 16, 111-210.

Valderhaug, V.A. 1985. Population structure and production of *Lumbrinereis fragilis* (Polychaeta: Lumbrineridae) in the Oslo fjord (Norway) with a note on metal content of jaws. Marine Biolology. 86, 203-211.

Valentinsson, D. 2002. Reproductive cycle and maternal effects on offspring size and number in the neogastropod *Buccinum undatum* (L.) Marine Biology 140:1139 -1147

Walker, M.H., MacGregor, H.C. 1968. Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in *Nucella lapillus*. J. Cell. Sci. 3: 95-104.

Weaver, C.S., du Pont, J.E. 1970. *Living Volutes. A Monograph of the Recent Volutidae of the World.* Delaware Museum of Natural History (Monograph Series No. 1), Greenville, Delaware.

Webber, H.H. 1977. Gastropoda: Prosobranchia. En: Reproduction of Marine Invertebrates, Vol. IV (A. C. Gieses y J.S. Pearse, eds.). Academic Press, New York..1-97.

Wefer, G., Berger, W.H. 1991. Isotope paleontology: growth and composition of extant calcareous species. Marine Geology. 100, 207-248.

Wefer, G., Killingley, J.S. 1980.Growth histories of Strombid snails from Bermuda recorded in their O-18 and C-13 profiles. Marine Biology. 60, 129-135.

West, D.L. 1978. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) I. Male genital system. The Veliger . 20, 266-273.

West, D.L. 1979a. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) II. Spermatogenesis. The Veliger 21: 1-9.

West, D.L. 1979b. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) III. Female genital system. The Veliger, 21: 432-438.

West, D.L. 1981. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) 4. Oogenesis. The Veliger . 24, 28-38.

Wilbur, K.M. 1964. Shell formation and regeneration. En: Physiology of Mollusca (K.M. Wilbur and C.M. Yonge, eds.) Academic Press, New York. 243-282.

Williamson, P., Kendal, M. 1981. Population age structure and growth of the trochid *Monodonta lineata* determined from shell rings. Journal of the Marine Biological Associaton of the United Kingdom.61, 1011-1026.

Trabajos publicados relacionados con esta Tesis

Resultados parciales de esta tesis, han sido publicados y enviados a las siguientes revistas:

Giménez, J. and Penchaszadeh, P.E. 2002. The reproductive cycle of *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Caenogastropoda, Volutidae) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology*.140: 755-761.

Giménez, J. and Penchaszadeh, P.E. 2003. Size at first maturity in *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda, Volutidae) of the Southwestern Atlantic Ocean (Mar del Plata, Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 83: 293-296.

Giménez, J., Brey, T., Mackensen, A. and Penchaszadeh, P.E. (enviado). Age, growth and mortality of the prosobranch snail *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, SW Atlantic Ocean. *Marine Biology*

Giménez, J. and Healy, J.M. (en preparación) An ultrastructural study of spermatozoa, paraspermatozoa and spermiogenesis of the *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda, Volutidae).

Giménez, J. and Penchaszadeh, P.E. (en preparación). On a new snail fishery in the the Southwestern Atlantic Ocean. *Zidona dufresnei* (CAENOGASTROPODA, VOLUTIDAE).