



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTO DE LOS FOTOPERIODOS EXTREMOS DE
VERANO E INVIERNO EN EL CARACOL *Helix
aspersa***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

FERMÍN DANIEL VILLA GONZÁLEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. ELSA GUADALUPE ESCAMILLA CHIMAL
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Villa
González
Fermín Daniel
044 55 2020 1918
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307292146

2. Datos del tutor

Dra.
Elsa Guadalupe
Escamilla
Chimal

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María Martha
Reguero
Reza

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Hugo Iván
Cruz
Rosas

5. Datos del sinodal 3

Dra.
María del Carmen
Miñana
Solis

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Gabino
De la Rosa
Cruz

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de los fotoperiodos extremos de verano e invierno en el caracol *Helix aspersa*
49 p
2015

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Neurofisiología Comparada de la Facultad de Ciencias, UNAM, bajo la dirección de la Dra. Elsa G. Escamilla Chimal y fue financiado por los proyectos: PAPIIT (UNAM) No. IN210913 y CONACYT 178526.

Agradecimientos

Sólo agradeceré a la gente que me ayudó extraordinariamente a realizar este trabajo, que dedicó aunque sea un minuto de su tiempo para explicarme, enseñarme o asesorarme, pues sin sus contribuciones este trabajo no hubiera sido el mismo y me hubiera resultado muy complicado concluirlo.

Muchas Gracias.

El orden de los agradecimientos es cronológico:

- A la Dra. María del Carmen Miñana Solís por darme ánimos a proseguir con este trabajo, hacerlo tesis y por su constante interés.
- A la M. en C. Elia Lemus Santana por ayudarme en la disecciones y a comprender la anatomía interna del caracol.
- A María de la Paz Rodríguez Muñoz por su infinita paciencia, ayuda y por enseñarme todo lo que aprendí en el laboratorio.
- Al Dr. René de Jesús Cárdenas Vázquez por hacerme una muy importante donación de caracoles y darme información sobre su cuidado.
- A los profesores del taller de ritmos biológicos en animales: Dra. Pilar Durán Hernández, M. en C. Enrique Moreno Sáenz y M. en C. Cinthia Rocío Juárez Tapia por su interés y asesoría.
- A Citlalli Martínez Lorenzo por su gran ayuda en los trámites del servicio social, del registro de tesis y durante mi servicio social.
- A María Guadalupe Martínez Morales por enseñarme a usar el luxómetro y a medir la intensidad de la luz a la que estaban mis caracoles.
- A mis sinodales: Dra. María Martha Reguero Reza, M. en C. Iván Hugo Cruz Rosas y al M. en C. Gabino de la Rosa Cruz por su asesoría y sus revisiones de mi tesis.
- A mi tutora la Dra. Elsa Guadalupe Escamilla Chimal por su paciencia y su ayuda que resultó ser bastante. Gracias.

Índice

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	2
2.1 Clasificación taxonómica.....	2
2.1.1 Características morfo-anatómicas del phylum Mollusca.....	2
2.1.2 Características morfo-anatómicas de la clase Gastropoda.....	3
2.1.3 Características morfo-anatómicas de la subclase Pulmonata.....	3
2.1.4 Características morfo-anatómicas del orden Stylommatophora.....	3
2.1.5 Característica de la familia Helicidae.....	3
2.1.6 Género <i>Helix</i> y especie <i>aspersa</i>	3
2.2 Anatomía de <i>Helix</i>	3
2.2.1 Sistema nervioso.....	9
2.2.2 Órganos de los sentidos.....	10
2.3 Reproducción.....	11
2.3.1 Cópula.....	13
2.3.2 Fecundación.....	13
2.3.3 Oviposición.....	13
2.3.4 Incubación.....	14
2.3.5 Eclosión.....	15
2.4 Desarrollo.....	16
2.5 Crecimiento.....	17
2.6 Ritmos biológicos.....	17
2.7 Fotoperiodo.....	18
2.8 Efecto del fotoperiodo en invertebrados.....	20
2.9 Efectos del fotoperiodo en <i>Helix</i>	21
2.10 Importancia del estudio de los moluscos.....	23
3. Planteamiento y justificación del problema.....	26
4. Hipótesis.....	28
5. Objetivos.....	28
6. Método.....	29
6.1 Animales.....	29
6.2 Diseño experimental.....	29
6.3 Análisis estadístico.....	30
7. Resultados.....	31
7.1 Análisis del peso ganado.....	31

7.2 Análisis del alimento consumido.....	33
8. Discusión.....	37
9. Conclusiones.....	40
10. Literatura citada.....	41

1. Resumen

Los moluscos son de gran importancia en la investigación científica por sus características biológicas, que son conservadas entre varias especies de organismos incluyendo a los mamíferos, por lo que son un excelente modelo para investigar. También son de importancia económica: en unos lugares son considerados plaga y, en otros, delicia gastronómica.

El objetivo de este trabajo fue determinar en qué fotoperiodo extremo se da un mayor aumento de peso y de consumo de alimento de caracoles de la especie *Helix aspersa* (Mollusca: Gastropoda), para aportar conocimientos a las técnicas de cría y producción en los helicultivos, averiguando las condiciones en las que el aumento de peso comercialmente aceptable se da en menor tiempo. Para lo anterior, se registró el cambio de peso y la cantidad de alimento consumido por los caracoles durante un periodo de cinco meses. Se formaron tres grupos experimentales, con 10 caracoles cada uno, los cuales se mantuvieron en fotoperiodos diferentes: 1) el grupo control se mantuvo en un fotoperiodo luz-oscuridad (LO) 12:12; 2) fotoperiodo extremo de LO 20:04 y 3) fotoperiodo extremo de LO 04:20. Los experimentos se hicieron por duplicado. A los datos se les aplicaron pruebas de ANOVA y *post hoc*.

Los resultados obtenidos en cuanto al cambio de peso, mostraron que los caracoles de ambos fotoperiodos extremos presentaron diferencias significativas con respecto al grupo control, disminuyendo su peso. En el caso del alimento consumido, ambos grupos tuvieron una disminución en el consumo de alimento que fue significativa respecto al control. Entre ambos fotoperiodos extremos no hubo diferencias significativas ni en peso ni en consumo de alimento.

Por lo anterior, se puede concluir que ambos fotoperiodos extremos afectan negativamente el peso y consumo de alimento de los caracoles, sin importar la proporción de la fotofase o de la escotofase en la que se encuentren, por lo que es recomendable que se mantengan en fotoperiodos LO 12:12 para obtener un peso comercial.

2. INTRODUCCIÓN

2.1 Clasificación taxonómica

- Phylum: Molluca
- Clase: Gastropoda Cuvier, 1797 (tomado de *World Register of Marine Species*)
- Subclase: Pulmonata (tomado de Brusca y Brusca, 2003)
- Orden: Stylommatophora (tomado de Brusca y Brusca, 2003)
- Familia: Helicidae Rafinesque, 1815 (tomado de *World Register of Marine Species*)
- Género: *Helix* Linnaeus, 1858 (tomado de *World Register of Marine Species*)
- Especie: *aspersa* Müller, 1774 (tomado de Deckle y Fasulo, 2001)

2.1.1 Características morfo-anatómicas del phylum Mollusca

Dentro de grupo se incluyen animales invertebrados, con simetría bilateral (o asimétricos), protostomados, no son segmentados. El celoma está limitado al hemocele; el sistema circulatorio es abierto. El corazón se ubica en la cámara pericárdica y está compuesta de un ventrículo y atrios separados. Los órganos internos o masa visceral, ubicada en la parte dorsal, están cubiertos por un velo carnoso denominado manto. El manto tiene glándulas que secreta espículas calcáreas, placas o la concha. Poseen un pie muscular para la locomoción. La región bucal está provista de rádula. El tracto digestivo está completo con regiones especializadas observables. El sistema excretor está compuesto de metanefridios grandes y complejos. Durante el estadio larvario se puede presentar la larva trocófora o la larva vélígera (Brusca y Brusca, 2003).

La larva trocófora se forma como resultado de la segmentación inicial. Las partes que conforman a esta larva son: la prototroca, que es una banda de cilios anterior a la región de la boca; la mayoría de las larvas trocóforas (que no sólo están presentes en los moluscos, sino en otros grupos de invertebrados protostomados) también tienen un mechón de cilios en la parte apical, asociado a un órgano apical sensitivo; frecuentemente, se encuentra una banda ciliar perianal llamada telotroca y una banda medioventral llamada neurotroca. Muchas larvas trocóforas tienen órganos sensoriales larvarios como ocelos y también un par de protonefridios larvarios (Brusca y Brusca, 2003).

Los moluscos que liberan los huevos al agua presentan el estadio de larva trocófora y esta metamorfosea directamente a juvenil. En los gasterópodos, la larva trocófora da lugar a una etapa larvaria, única en los moluscos, llamada larva vélígera. Esta posee un pie, concha, opérculo, y otras estructuras de adulto. La característica más importante de esta larva es el órgano para alimentarse y nadar, llamado velo, que consiste de dos grandes lóbulos ciliados desarrollados a partir de la prototroca de la larva trocófora. Cuando los ojos y los tentáculos aparecen y la larva vélígera se transforma en un juvenil, se asienta en el sustrato y se considera adulto (Brusca y Brusca, 2003).

2.1.2 Características mofo-anatómicas de la clase Gastropoda

Incluye a los caracoles y babosas (marinas y terrestres). Son moluscos asimétricos con una sola concha enrollada en espiral, dentro de la cual el cuerpo puede meterse, en muchos grupos (como las babosas) la concha está ausente. La masa visceral rota de 90 a 180° sobre el pie durante el desarrollo, por lo que la cavidad del manto se sitúa anteriormente o de lado derecho, el tracto digestivo y el sistema nervioso están torcidos, a este fenómeno se le conoce como torsión; en algunas especies la rotación se ha revertido. En la cabeza se localizan los estatocistos y los ojos (frecuentemente reducidos o ausentes), uno o dos pares de tentáculos y rádula compleja. Con manto o palio formando una cavidad con ctenidios, osfradios y glándulas hipobranquiales; los ctenidios a veces ausentes remplazados con estructuras secundarias para intercambio de oxígeno (Brusca y Brusca, 2003).

2.1.3 Características mofo-anatómicas de la subclase Pulmonata

Comprende a los caracoles y babosas terrestres. La cavidad del manto forma un pulmón con abertura contráctil (pneumostoma). El cuerpo ha perdido la torsión en varios grados; el sistema nervioso es centrado y eutineuro (las conexiones pleuro-viscerales no están cruzadas y son cortas). Son hermafroditas, sin larva. La mayoría son terrestres y algunos de agua dulce, pocos marinos (Brusca y Brusca, 2003; Cuéllar, 2003).

2.1.4 Características mofo-anatómicas del orden Stylommatophora

La concha puede estar ausente, si está presente se encuentra enrollada en espiral y frecuentemente parcial o completamente cubierta por el manto dorsal. Los ojos están en la punta de los tallos sensitivos. De vida terrestre; hasta quince mil especies descritas (Brusca y Brusca, 2003).

2.1.5 Característica de la familia Helicidae

Tienen la concha en forma helicoidal (Cuéllar, 2003).

2.1.6 Género *Helix* y especie *aspersa*

Helix aspersa Müller, 1774 (en Dekle y Fasulo, 2001)

Sinónimos de la especie (en Dekle y Fasulo, 2001):

- *Cornu* Born, 1774 *aspersum* (O.F. Müller, 1774) (en Jurickova y Kapounek, 2009)
- *Cantareus aspersus* (Müller, 1774) (en Dekle y Fasulo, 2001),
- *Cryptomphalus aspersus* Müller, 1774 (en Dekle y Fasulo, 2001)

2.2 Anatomía de *Helix*

El cuerpo comprende tres regiones: cabeza, pie y masa visceral (Fig. 1). El cuerpo está cubierto por una capa epidérmica gruesa llamada manto, esta secreta el esqueleto calcáreo ya sea en espículas calcáreas, en placas que están embebidas en la pared corporal, o como una concha interna o externa. El cuerpo usualmente tiene un pie muscular grande. Posteriormente o alrededor de la masa visceral está una cavidad (espacio entre la masa visceral y los pliegues del manto) llamada cavidad del manto (Brusca y Brusca, 2003).

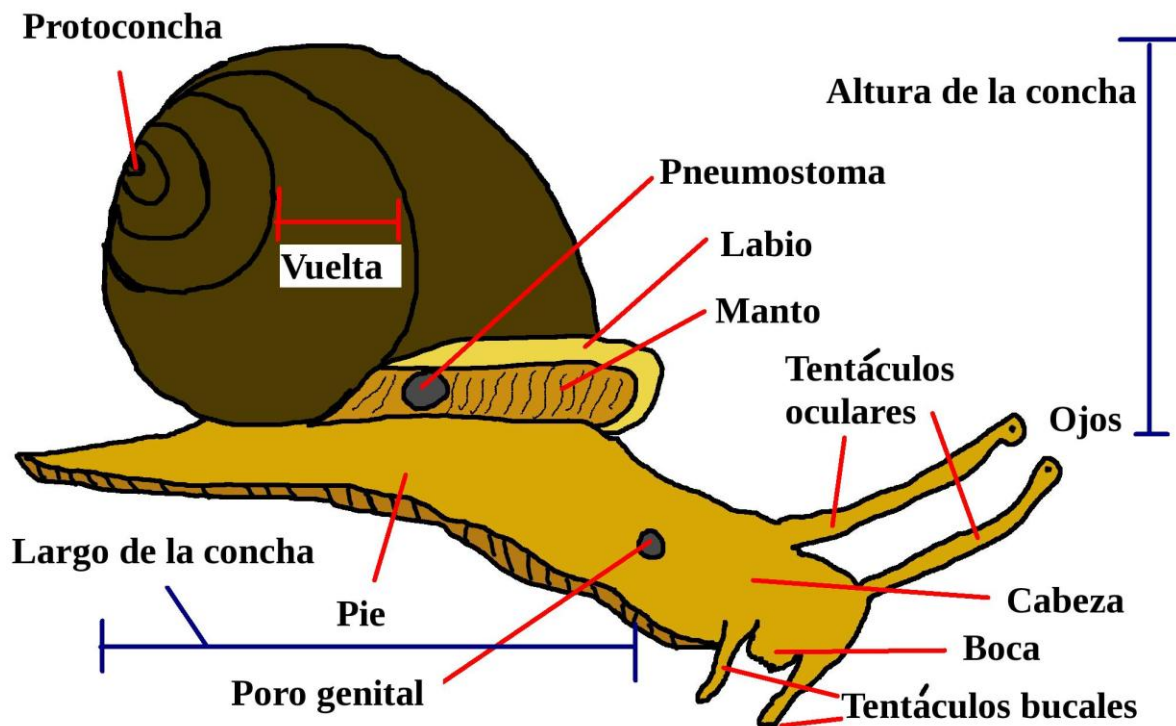


Figura 1. Anatomía externa del caracol *Helix aspersa* (modificado de Marla Coppolino, The snail wrangler, *Anatomy*, en: <http://www.thesnailwrangler.com/education/anatomy> 02/octubre/2015).

El tubo digestivo es completo y en sus diferentes partes está especializado. La región bucal (parte anterior del tubo digestivo) tiene una estructura presente únicamente en los moluscos, la rádula (Figs. 2 y 3). Esta es una banda de dientes recubierta con quitina. Los dientes pueden ser simples, aserrados, pectinados (láminas finas dispuestas paralelamente) o de otra manera modificados. La rádula funciona como raspador para remover partículas de comida. En los gasterópodos y otros moluscos la rádula se proyecta de la cavidad bucal como un complejo de banda asociada a músculos. La banda, llamada membrana radular, se mueve de atrás hacia adelante sobre el odontóforo hemocelómico o cartilaginoso por medio de un conjunto de músculos: el protractor y el retractor de la rádula. La rádula se localiza en el saco radular (Fig. 2), en el cual la membrana radular y los dientes se producen continuamente por los odontoblastocitos que remplazan los dientes perdidos. El odontóforo se mueve dentro y fuera de la cavidad bucal por un conjunto de músculos: protractor y retractor del odontóforo, que asisten a la rádula presionándola fuertemente contra la superficie que raspan (Brusca y Brusca, 2003).

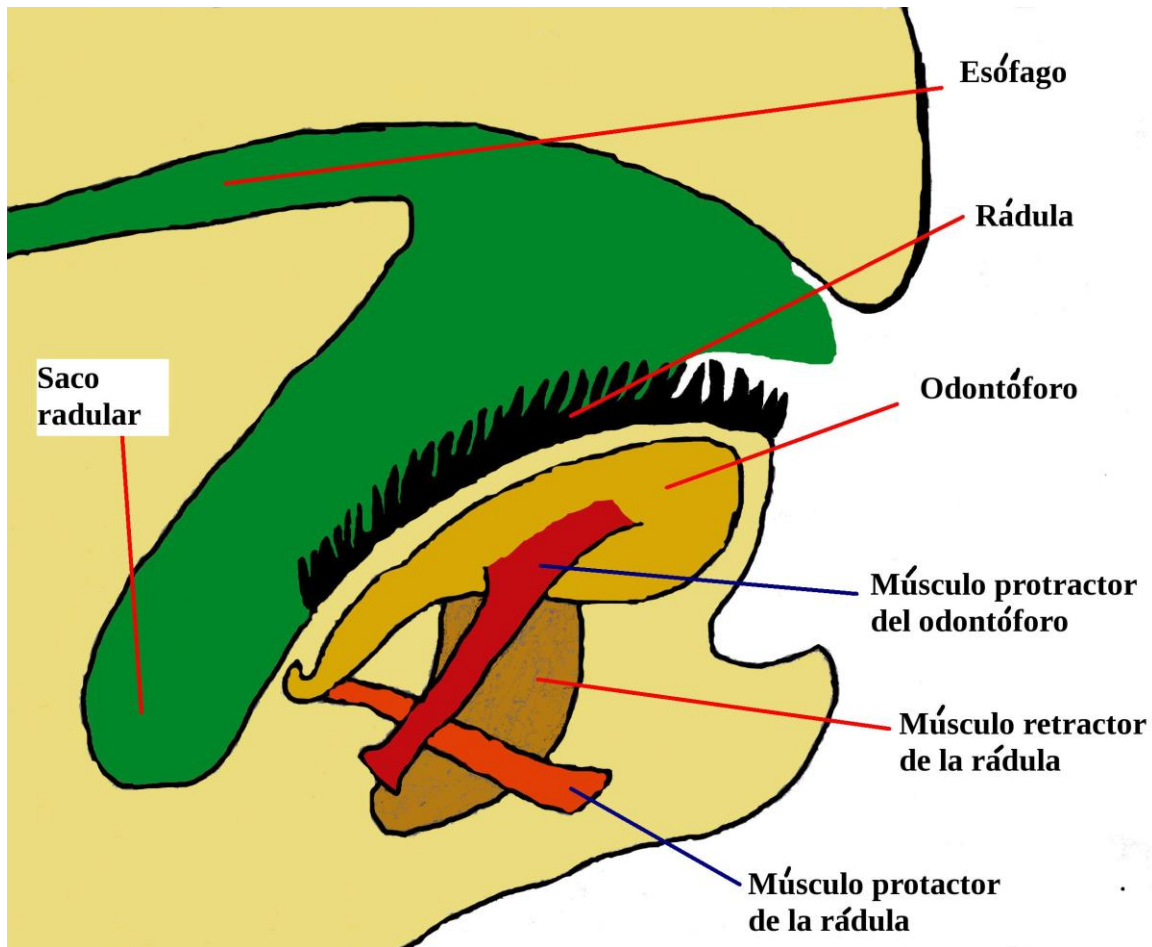


Figura 2. Esquema de corte de la boca en plano sagital con aparato radular (modificado de: Barnegat Bay Shellfish, *Radula in Marine Snails*, en: http://barnegatshellfish.org/radula_02.htm 2/octubre/2015).

Los moluscos tienen el sistema digestivo completo (Figs 3 y 4). En la cavidad está el aparato radular. El esófago es un tubo recto que conecta la parte anterior de tubo digestivo con el estómago. Varias glándulas están asociadas a esta parte del tubo digestivo, algunas que producen enzimas y otras que secretan lubricantes para la rádula (frecuentemente llamadas glándulas salivales, Fig. 4). En las especies herbívoras una molleja muscular puede estar presente para triturar la materia vegetal ingerida. El estómago usualmente tiene uno o más conductos que llegan a un gran ciego digestivo glandular. Varios ciegos digestivos pueden estar presentes (denominados también divertículos intestinales; glándulas digestivas; glándulas digestivas anteriores, medias y posteriores; hígado; etc.). El intestino se localiza después del estómago y termina en el ano, que desemboca a la cavidad del manto (Brusca y Brusca, 2003).

La cavidad principal es un espacio circulatorio abierto o hemocele que comprende varios senos separados y una red de vasos para el intercambio gaseoso que en los gasterópodos terrestres se localiza dentro de la cavidad del manto. La cavidad y la región vascularizada frecuentemente son denominados pulmón (Fig. 3), los bordes del manto están sellados por

lo que dicho pulmón sólo tiene una salida al exterior que es por el pneumostoma (Brusca y Brusca, 2003).

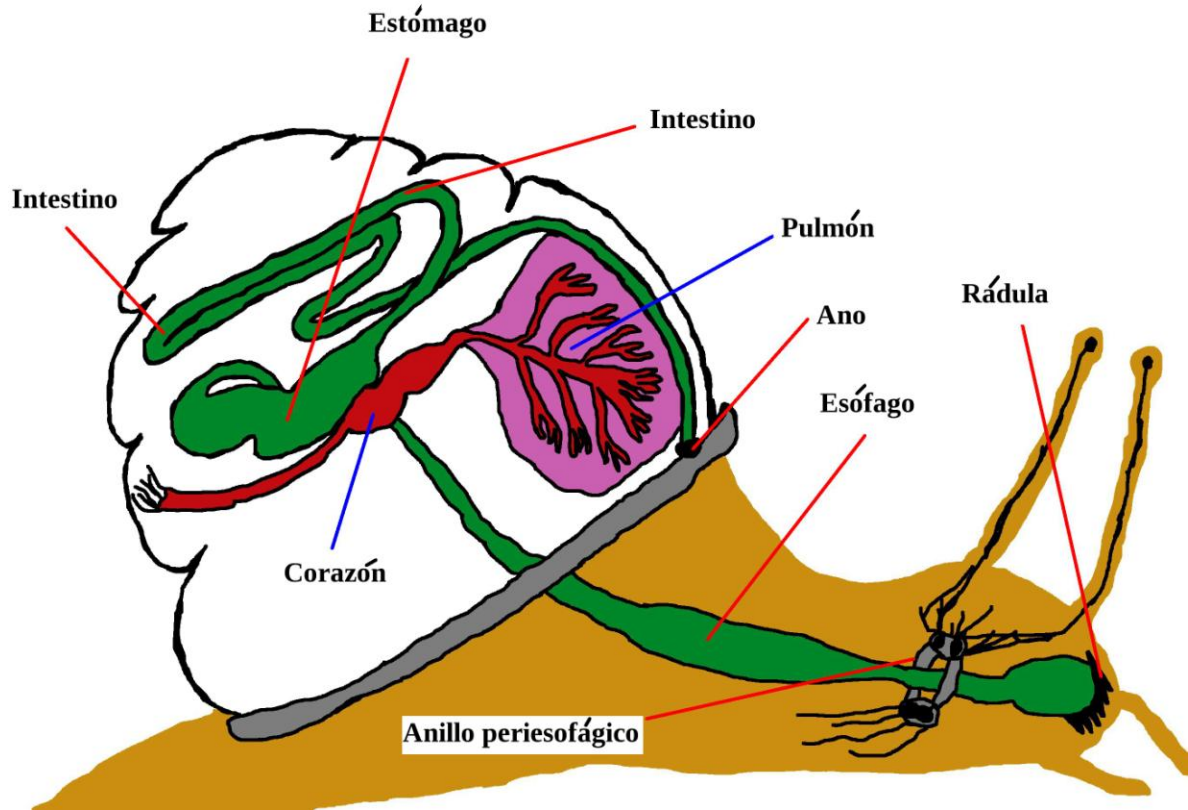


Figura 3. Sistema digestivo y corazón y cavidad del manto o pulmón (Modificado de Learning about land snails (*Vertigo morsei*), *Nutrition*, en: http://bioweb.uwlax.edu/bio210/2011/sisko_eliz/nutrition.htm 2/octubre/2015).

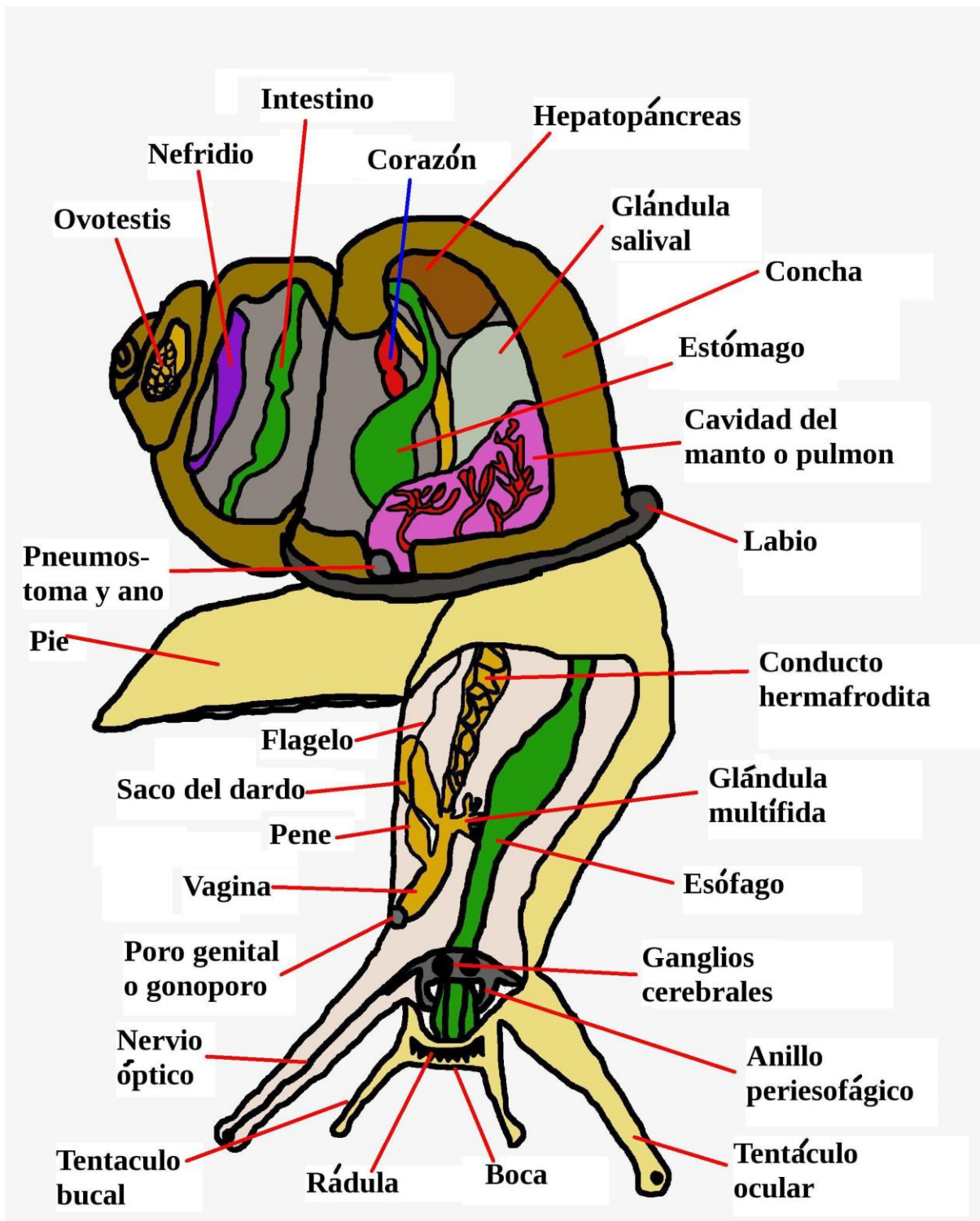


Figura 4. Anatomía interna del caracol (modificado de Chelsey Moyer, *Snail Anatomy* en: <http://www.deviantart.com/art/Snail-Anatomy-303998099> 2/octubre/2015).

El corazón, como se puede observar en las Figuras 3 y 4, se localiza dorsalmente dentro de la cámara pericárdica compuesta de una par de atrios (aurículas) y un solo ventrículo (Brusca y Brusca, 2003).

La pared corporal de los moluscos comprende tres capas reconocibles: la cutícula, epidermis y músculo. La cutícula está cubierta de aminoácidos y proteínas esclerotizadas (conquiolina), aparentemente no presentan quitina. La epidermis es una capa de células columnares o cúbicas. Varias células de la epidermis secretan la cutícula y otras forman varias glándulas secretoras. Aquí se localizan las glándulas secretoras de moco que son abundantes, especialmente en la superficie. Otras células especializadas de la epidermis se localizan en la pared corporal dorsal, el manto; estas células son glándulas que producen la concha. La epidermis y la capa de músculo están separadas por la membrana basal u ocasionalmente por una dermis. Usualmente la pared corporal incluye tres capas de músculo liso: una capa externa de músculo circular, una capa media en diagonal y una capa interna longitudinal (Brusca y Brusca, 2003).

Las conchas de los moluscos son muy diversas en formas y tamaños. Frecuentemente están cubiertas en la superficie por el periostraco (hipostraco) que es una cubierta delgada de materia orgánica compuesta de conquiolina, similar a la cutícula. Las capas calcáreas son generalmente de dos tipos: la externa que está abajo del periostraco, la prismática, que es de tipo opaca y terrosa; y la capa interna lamelar de naturaleza nacarada (dura) (Brusca y Brusca, 2003).

Las conchas de los gasterópodos (Fig. 5) son por lo general cónicas, espirales, enrolladas sobre un eje central llamado columela, cada vuelta de la concha sobre este eje se llama espira; entre cada vuelta está la sutura. La vuelta final más grande, dentro de la cual está el cuerpo, se llama vuelta corporal, aquí está la abertura de la concha que es por donde el pie y la cabeza del caracol salen. La abertura es anterior; y en el ápice de la concha está el remanente de la concha larvaria, llamada protoconcha (Brusca y Brusca, 2003).

En el caso de los helícidos, la concha presenta modificaciones. Es univalva y globosa. El peristoma es la orilla del orificio de la concha (Cuéllar, 2003).

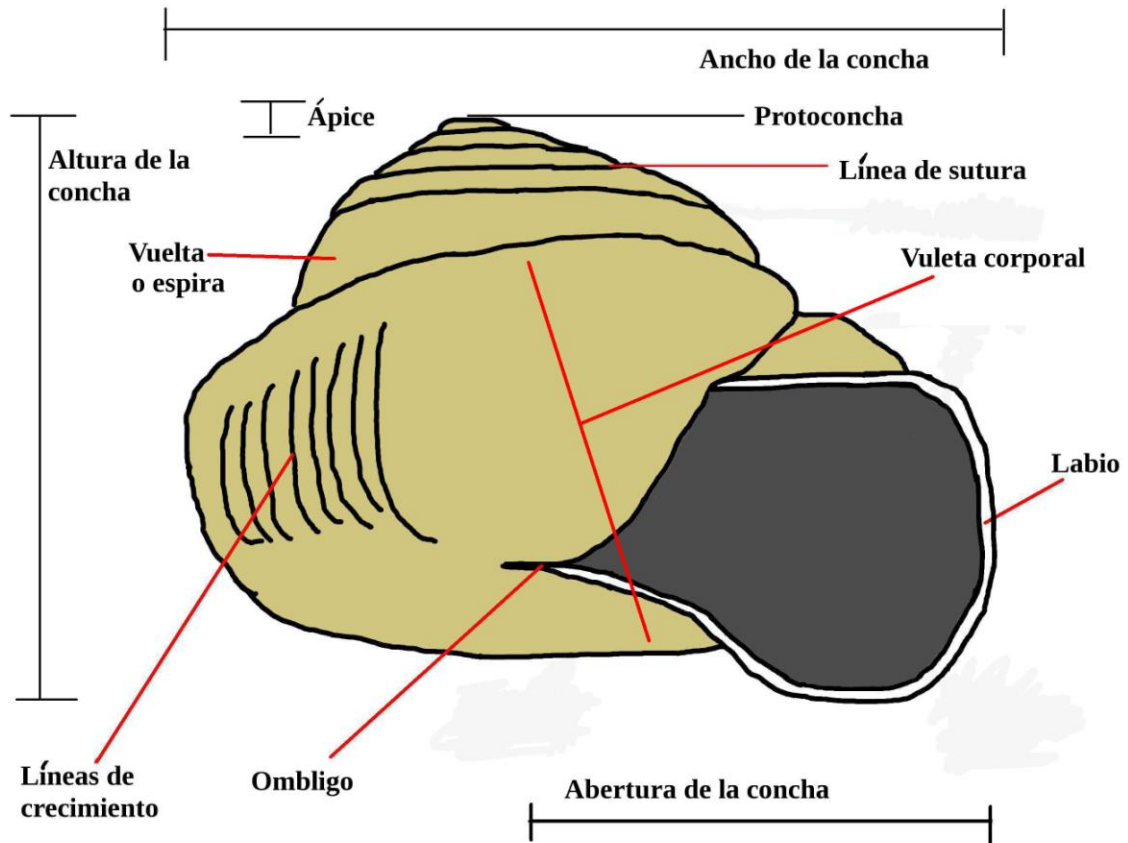


Figura 5. Morfología de la concha de los gasterópodos (modificado de *Millerelix jacksoni* - Ozark Liptooth (T. Bland, 1866), *Facts*, en: https://bioweb.uwlax.edu/bio210/f2012/singer_sama/facts.htm 02/octubre/2015).

2.2.1 Sistema nervioso

Los gasterópodos tienen ganglios nerviosos definidos (Fig. 6); aquí el sistema nervioso está constituido sobre tres pares de ganglios grandes que se conectan para formar un anillo nervioso alrededor del tubo digestivo (Fig. 3 y 4). Dos pares de ganglios, los cerebrales y los pleurales se localizan dorsal o lateralmente al esófago y el par de ganglios pedales se localiza ventralmente al tubo digestivo. En bivalvos, cefalópodos y algunos gasterópodos, los ganglios cerebrales y pleurales están fusionados: del ganglio cerebral los nervios periesofágicos inervan los tentáculos, los ojos, los estatocistos y en general el área de la cabeza. El ganglio bucal es un centro especial de control de la región bucal, del aparato radular, y del esófago. De los ganglios pleurales salen los cordones nerviosos viscerales que se extienden posteriormente, inervando al manto y a las vísceras de nervios periféricos. Los cordones neurales viscerales se unen con los ganglios parietales y de ahí se continúan para terminar en los ganglios viscerales. Los ganglios parietales inervan los osfradios y las branquias; por su parte los ganglios viscerales inervan a las vísceras. Los ganglios pedales también dan origen al par de cordones nerviosos pedales que se extienden posteriormente inervando a los músculos del pie (Brusca y Brusca, 2003).

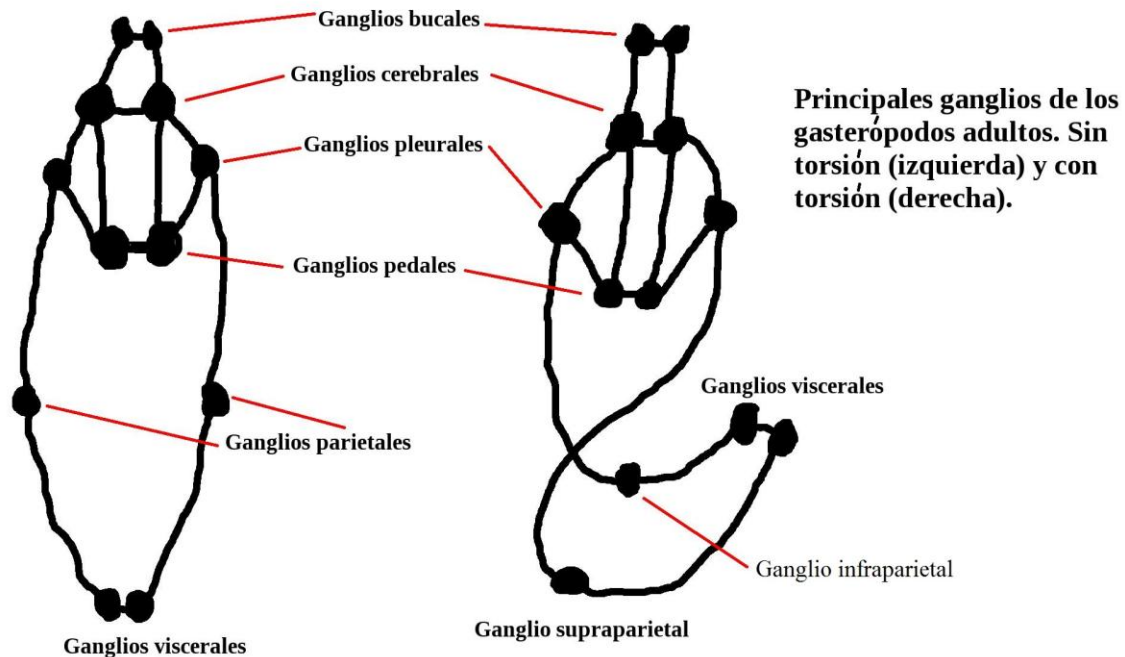


Figura 6. Sistema nervioso y ganglios neurales de los gasterópodos (modificado de Brusca y Brusca, 2003).

Como resultado de la torsión en gasterópodos, la parte posterior del sistema nervioso está torcido formando un ocho, como se puede observar en la figura 6, a esta condición se le denomina estreptoneuria. Además de la vuelta de la parte posterior del sistema nervioso, la torsión hace que esta misma región se haga hacia adelante. En varios gasterópodos esta concentración hacia la parte anterior del sistema nervioso está acompañada por un acortamiento de varios cordones nerviosos y la fusión de ciertos ganglios. En los gasterópodos que han perdido la torsión, el sistema nervioso presenta una simetría bilateral secundaria derivada, con cordones nerviosos viscerales más o menos rectos y en paralelo, esta condición se conoce como eutineuria (Brusca y Brusca, 2003).

2.2.2 Órganos de los sentidos

A excepción de los aplacóforos, los moluscos poseen una combinación de tentáculos sensoriales, fotoreceptores, estatocistos y osfradios. Los osfradios son parches de epitelio sensorial localizados cerca de las branquias o de la pared del manto. La mayoría de los gasterópodos tienen un par de tentáculos cefálicos, pero los pulmonados y los opistobranquios poseen dos pares. Varios pulmonados tienen un ojo en la punta de los tentáculos especializados llamados tentáculos ópticos (Brusca y Brusca, 2003).

2.3 Reproducción

En los gasterópodos una gónada siempre se pierde y la que queda está enrollada dentro de la masa visceral. El gonoducto siempre está desarrollado en asociación con el nefridio derecho.

Los gasterópodos pueden ser dioicos o hermafroditas; cuando son hermafroditas, sólo existe una gónada, la ovotestis. En los gasterópodos con tractos reproductores (Fig. 7) aislados, el conducto femenino tiene un pliegue ciliado o tubo ciliado que forma una vagina y el oviducto. Este tracto interiormente pasa por la pared del manto y conecta con el ducto genital. El oviducto puede tener una estructura especializada para guardar el semen o para secretar los huevos. Un receptáculo seminal frecuentemente está cerca del ovario en la parte proximal del oviducto. Los ovocitos son fertilizados cerca del receptáculo seminal antes de entrar a la porción secretora del oviducto. Muchos sistemas femeninos tienen una bolsa copulatoria en la parte distal del oviducto, donde el espermatozoide es recibido durante la cópula para después ser transportado al receptáculo seminal donde ocurre la fertilización. La sección secretora del oviducto puede estar modificada como una glándula de albúmina y una glándula de moco o glándula de la cápsula. La mayoría de los pulmonados terrestres producen muchos de huevos de gran tamaño con mucho vitelo, que frecuentemente está provisto de una capa calcárea delgada (Brusca y Brusca, 2003).

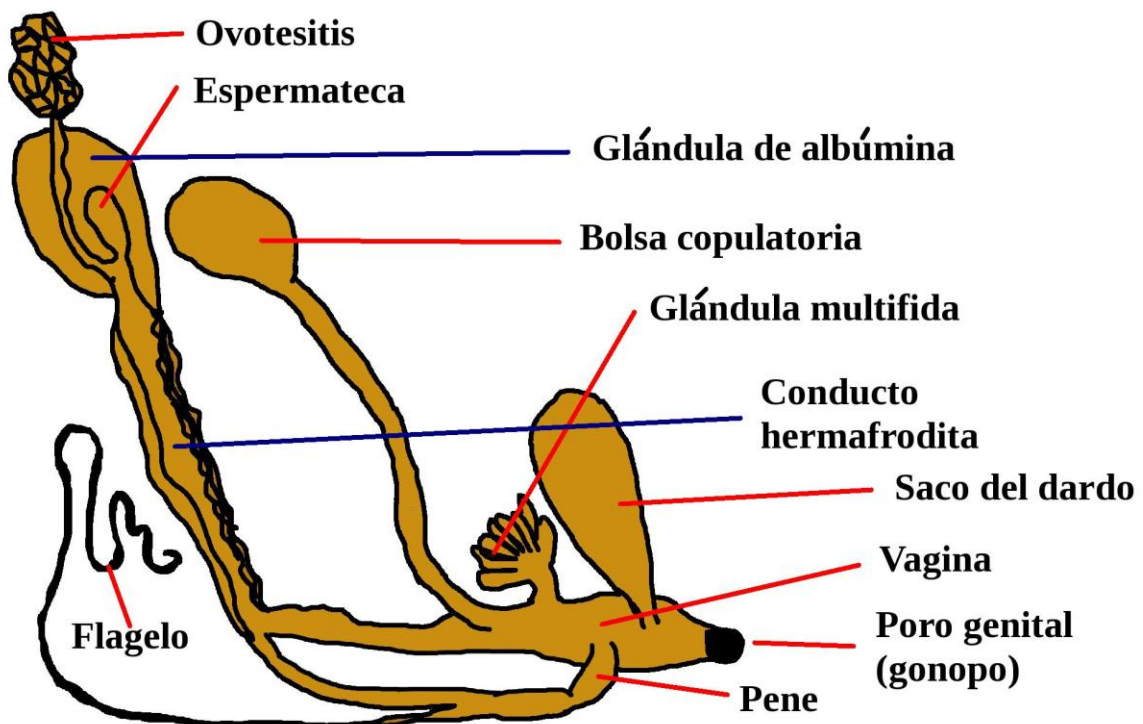


Figura 7. Sistema reproductivo del caracol.

La estructura del huevo consiste en una capa calcárea externa; una capa fina interna, la membrana hialina; el cúmulo de albúmina, el vitelo. El disco germinal se localiza en un polo de la yema (huevo telolecito) (Cuéllar, 2003).

En los gasterópodos que producen huevos con capa calcárea (cápsula), el macho tiene un pene para que la fertilización sea interna y anterior a la formación de la capa. El pene es una extensión larga de la pared corporal que nace de atrás del tentáculo cefálico. El conducto genital de los machos (*vas deferens*) puede incluir una glándula prostática para la producción de semen. En muchos moluscos la región proximal del *vas deferens* funciona como un almacén de esperma, o vesícula seminal (Brusca y Brusca, 2003).

Dentro de los gasterópodos hay hermafroditas simultáneos y secuenciales, esto es, un individuo que actué como macho y otro como hembra o que haya intercambio de esperma entre ambos. Los pulmonados son hermafroditas simultáneos. Algunas especies pueden ser tanto hermafroditas simultáneas como hermafroditas protándricas. En los hermafroditas simultáneos una sola gónada compleja, la ovotestis, produce tanto espermatozoides como ovocitos. Este tracto que presenta ovotestis, se conoce como conducto hermafrodita. Puede ser que los gonoporos tanto masculinos como femeninos estén separados o en un solo poro (Brusca y Brusca, 2003).

Los espermatozoides que se forman en la ovotestis llegan al pene pasando por el canal hermafrodita y por el canal festoneado para aglutinarse en el flagelo y formar el espermatóforo (Fig. 7), que es el paquete de espermatozoides, alargado, compuesto de materiales quitinosos cartilagosos. Durante la cópula cada animal lo introduce en el orificio genital del otro. El canal festoneado u ovispermiducto es la parte del sistema reproductor que sigue de la ovotestis y el canal hermafrodita donde el oviducto y el espermiducto están yuxtapuestos. Los dos conductos se dividen, el espermiducto a la altura del conducto deferente para continuar en la bolsa del pene y el flagelo; el oviducto se continúa ya separado del espermiducto para seguir en un tubo que llevará al receptáculo seminal. Con una cabeza larga y flagelo de 1.5 milímetros de longitud, el segmento intermedio de los espermatozoides de *Helix aspersa* no es identificable a microscopio óptico; las concentraciones de espermatozoides presentes en el canal hermafrodita es en promedio de 1 450 000 espermatozoides/mm³, esta concentración varía dependiendo si el caracol ya se reprodujo o no (Cuéllar, 2003; Fontanillas y García-Cuenca, 2002; Fontanillas *et al.*, 1992).

La reproducción depende igualmente de la humedad, el fotoperiodo y la temperatura. En condiciones naturales los *H. aspersa* alcanzan la madurez sexual a los ocho meses, pero se reproducen hasta los doce o catorce meses; en condiciones de criadero a los 6 meses ya son sexualmente maduros. Esto a diferencia de *Helix pomatia*, que se reproduce después de dos o tres inviernos que alcanzó la madurez sexual. El ciclo reproductor comprende cinco fases: cópula, fecundación, puesta, incubación y eclosión (Cuéllar, 2003).

2.3.1 Cópula

Ocurre de marzo a mayo en la zona mediterránea. Las regiones áridas, hay dos periodos reproductivos durante la primavera y el otoño, donde se dan varias cópulas. Existe comportamiento de cortejo en varias especies de gasterópodos (puede ser contacto o roce bucal, de las rádulas, o de los tentáculos o unión de los cuerpos). En el género *Helix*, la vagina contiene un saco que presenta un harpón de naturaleza calcárea o dardo. Las glándulas multífidas producen una sustancia mucosa que ayuda la salida de los dardos. Conforme el cortejo va avanzando, los dos individuos tienen sus cuerpos unidos (Fig. 8) y un caracol penetrará al otro con este dardo, aparentemente como incitación sexual provocando que los penes salgan. Los penes se mueven libremente entrando a la vagina del otro individuo, es aquí donde se intercambian los espermátóforos. La cópula puede durar de 10 a 12 horas (Brusca y Brusca, 2003; Cuéllar, 2003; Mayordomo, 2003).



Figura 8. Caracoles en cópula (los dos de la derecha).

2.3.2 Fecundación

Los ovocitos son transportados a la cámara de fecundación por el canal hermafrodita. Una vez liberados del espermátóforo, los espermatozoides se almacenan por poco tiempo en el receptáculo seminal, de aquí pasan a la espermateca donde posteriormente se transportarán a la cámara de fecundación. Los ovocitos, después de fecundación son almacenados en el canal festoneado, donde la glándula de albúmina los rodea con una capa de albúmina para posteriormente ser cubiertos de una capa calcárea blanca que se endurece al contacto con el aire. Esta capa procede de la secreción de las glándulas multífidas (Cuéllar, 2003).

2.3.3 Oviposición

Después de quince a veinte días de reproducirse en *H. aspersa* ocurre la oviposición. Este lapso depende de las condiciones ambientales. El caracol hace un nido subterráneo con la parte anterior del pie. Este nido (Fig. 9) es un hoyo en el suelo de aproximadamente 4 cm de diámetro por 3 a 4 cm de profundidad, con una cámara esférica de paredes lisas y

resistentes y con una antecámara estrecha en forma de embudo. Ocasionalmente, puede hacer el nido al abrigo de la hojarasca, piedras, ramas, etc. Ya acabada la cámara del nido, el caracol introduce la parte anterior del pie y la cabeza para depositar los huevos. Del orificio genital comienzan a salir los huevos, aproximadamente en un intervalo de 5 a 20 minutos entre huevo y huevo. El número de huevos puede variar de 90 a 120 (siendo las primeras oviposiciones en la vida del caracol las de mayor número de huevos). La duración de la oviposición puede durar de 20 a 40 horas. En condiciones naturales, un tercio de los caracoles muere después del periodo reproductivo (Cuéllar, 2003; Mayordomo, 2003).



Figura 9. Caracol semienterrado ovipositando.

2.3.4 Incubación

El tiempo de incubación se puede ver afectado por la temperatura, en un intervalo de 10 a 25 días para la eclosión a temperatura de 15 a 20 °C; pero en promedio, a los veinte días los caracoles eclosionan. A los cuatro días los blastómeros ya forman un esbozo del pie del caracol. El corazón puede ser visible en embriones de seis días, siendo hasta el día ocho que el corazón comienza a latir de manera regular. A los diez días, los tentáculos y las manchas oculares son visibles al igual que la concha ya completamente formada (Cuéllar, 2003; Fontanillas y García-Cuenca, 2002; Mayordomo, 2003).



Figura 10. Nidos de caracoles. Se desenterró la capa superficial de tierra para que se pudieran observar.

2.3.5 Eclosión

Cuando el embrión ya ocupa todo el lugar interno del huevo, es momento de que eclosione (esto ocurre en promedio a los 20 días). Una vez fuera del huevo (Fig. 11), el caracol permanece hasta diez días dentro de la cámara del nido, alimentándose de la cubierta calcárea y de restos orgánicos. Suelen abandonar el nido en un día con humedad y por lo general cuando es de noche. Al nacer, los caracoles tienen una concha pequeña de 4 mm de diámetro, y pesan 2 mg. El cascarón es transparente (Fig. 10), va adquiriendo su color pardo conforme crece (Cuéllar, 2003).

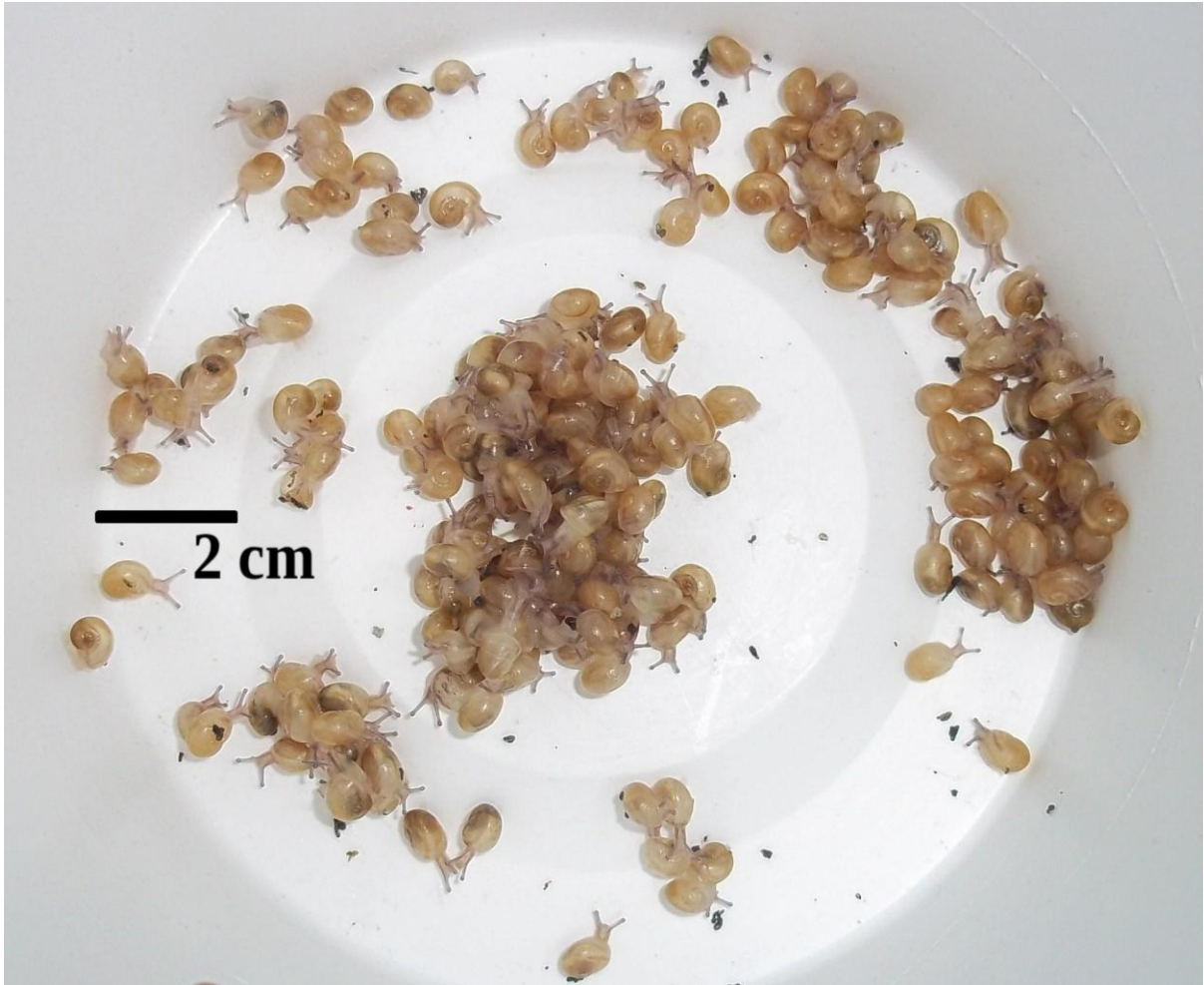


Figura 11. Caracoles de aproximadamente tres semanas de edad.

2.4 Desarrollo

Las primeras etapas fundamentales del desarrollo en todos los moluscos son muy similares. La mayoría de los moluscos presentan una segmentación del cigoto en espiral, la boca y el estomodeo se desarrollan del blastoporo y el ano se forma de un nuevo poro que se genera en la pared de la gástrula. El destino de las células es típicamente en espiral con un mesoblasto de las células 4d. En los gasterópodos, la larva trocófora se desarrolla en una larva velígera (única en moluscos). Dicha larva posee concha, pie, opérculo y varias estructuras de los adultos. Pero la principal característica de esta larva es que posee un órgano alimentario llamado velo; este órgano consiste en dos lóbulos ciliados que se desarrollan de la prototroca. Los pulmonados tienen desarrollo directo, la larva velígera se desarrolla dentro del huevo o cápsula. Al eclosionar, pequeños caracoles salen de la cápsula para buscar su hábitat de adulto. Es durante la etapa de la larva velígera que ocurre la torsión (Brusca y Brusca, 2003).

2.5 Crecimiento

Como ya se ha mencionado (sobre el crecimiento de los caracoles), en promedio los caracoles tardan en eclosionar 20 días (Fig. 11). El peso de un caracol al nacer es de 2 mg; al eclosionar los caracoles se quedan dentro del cascarón, dentro de la cámara del nido alrededor de 10 días, esto para comerse los restos de la cubierta calcárea del huevo puesto que es rico en calcio. En condiciones naturales alcanza la madurez sexual a los ocho meses, pero se reproduce a los doce o catorce meses. En condiciones de criadero alcanza la madurez sexual a los seis meses. Un caracol adulto puede alcanzar una talla de 20 a 40 mm de alto y de 24 a 40 mm de ancho (medidas de la concha) y un peso que va de 7 a 9 gramos. *H. aspersa* deja de crecer y al mismo tiempo se puede considerar adulto cuando formó la víscera, esta prolongación hacia el exterior del peristoma (Cuéllar, 2003; Iglesias *et al.*, 1996; Mayordomo, 2003).

2.6 Ritmos biológicos

Lo que origina que haya una ritmicidad en los procesos biológicos, estacionalidad biológica, es la correspondencia entre los fenómenos biológicos y los geofísicos. El descubrimiento de estos procesos biológicos rítmicos, no fue sino hasta las primeras décadas de 1700 cuando el astrónomo francés Jan Jacques d'Ortous De Mairan demostró que las hojas de *Mimosa pudica* continuaban abriéndose y cerrándose cada 24 horas incluso cuando la planta estaba encerrada fuera del alcance del sol (Bass, 2012).

El alineamiento entre el ciclo externo de luz-oscuridad (**LO**) y el reloj interno, el cual fue ajustado a 24 horas como el movimiento de rotación de la tierra, ocurrió temprano en la evolución. Los organismos fotosintéticos y casi todas las formas de vida en el planeta exhiben ciclos circadianos. En las plantas, los ciclos circadianos representaron una innovación en el control del tiempo. Especialmente el mecanismo que usan las plantas para proteger al ADN de la radiación del sol es homólogo al que usan los relojes biológicos, esto porque dicho mecanismo tiene que ser constante, como los relojes biológicos, pues la radiación solar es una constante cada día (Bass, 2012).

Un ritmo circadiano es un proceso fisiológico o conductual, que ocurre de manera rítmica y que persiste en condiciones de luz, temperatura u otro factor ambiental. El periodo (tiempo que dura el ritmo o ciclo) de estos ritmos es de aproximadamente un día (\pm 24 horas) y la fase (cualquier momento dentro del ciclo) puede ser cambiada en un régimen de condiciones constantes. El periodo es independiente de la temperatura (Dunlap *et al.*, 2004).

Las características principales de las oscilaciones circadianas fueron propuestas por Pittendrigh y Aschoff, quienes establecieron las características de los ritmos circadianos:

persistencia y autosustentabilidad de la duración del periodo del ritmo circadiano bajo condiciones constantes, sincronización a señales ambientales como la luz y estabilidad a través de una amplia variación en la temperatura (también conocido como compensación de la temperatura) (Bass, 2012).

En los sistemas circadianos, tal como se ha descrito en los mamíferos (puestos como ejemplo por ser los más estudiados en este aspecto), está la presencia de un oscilador principal y los demás gobernados por este. Los osciladores gobernados por el marcapaso, también conocidos como osciladores periféricos, pueden ser desde células, tejidos o sistemas. El hecho de que la mayoría de los órganos y tejido periféricos puedan expresar una oscilación circadiana incluso aislados (en cultivos celulares), por el descubrimiento de los genes reloj, llevo a la conclusión de que la capacidad para la expresión de los genes circadianos está ampliamente distribuida en todas las células, demostrando que no nada más las células del núcleo supraquiasmático tienen una oscilación circadiana endógena. El reloj celular autónomo es ubicuo y la mayoría de las células en el cuerpo contienen un oscilador circadiano. Las oscilaciones circadianas están generadas por un conjunto de genes que forman una asa transcripcional de retroalimentación autoregulada (Mahawk *et al.*, 2012).

En el caso de los moluscos estudiados, un oscilador se ha descubierto en el ojo de gasterópodos marinos en los géneros *Aplysia* y *Bulla*. Los osciladores circadianos están localizados dentro de la retina. El ritmo circadiano ocular en estos organismos está expresado como una variación en la frecuencia de potenciales de acción producidos por el nervio óptico. Los fotorreceptores suficientes para la sincronización de estos osciladores residen dentro del ojo. En *Aplysia* hay una oscilación circadiana en cada ojo en la proporción de potenciales de acción compuestos que se originan espontáneamente en la retina, estos viajan hacia el ganglio cerebral por el nervio óptico. La oscilación es fácilmente demostrada al registrar extracelularmente el nervio óptico aislado mantenido en condiciones constantes. En *Bulla*, se demostró que la luz sincroniza el ritmo ocular a través del ftopigmento de las neuronas basales de la retina (Roberts y Xie, 1996; Wayne, 2001; Wesley *et al.*, 1985).

2.7 Fotoperiodo

El fotoperiodo es una señal del tiempo anual (el tiempo a través del año) que comprende el uso de la longitud del día para poder medir el tiempo en que ocurren los cambios estacionales o diarios en los procesos fisiológicos y conductuales, permitiendo a los organismos anticiparse y prepararse para los cambios de los parámetros ambientales que proveen bases selectivas para la estacionalidad biológica, incluyen la variación anual de comida, agua, temperatura, exposición a depredadores y enfermedades. La mayoría de los organismos usan osciladores circadianos para medir la longitud del día; el mismo oscilador circadiano que es usado para regular los ritmos diarios también es usado para medir la longitud del día (Goldman, 2001).

Los cambios en la longitud del día son las señales ambientales más predecibles y constantes, comparadas con otros parámetros ambientales, como la temperatura o la humedad. Esto es importante, pues en diferentes latitudes es característico un patrón regular en los cambios de la longitud del día; mientras la latitud aumenta, los cambios en la longitud del día se vuelven más pronunciados. El ocaso, ignorado en los experimentos de laboratorio, también mantiene este patrón cíclico temporal y geográfico. En general, las especies del hemisferio norte detectan la disminución gradual de la longitud del día como una señal de que el invierno se acerca (Tauber y Panayiotis, 2001).

El clima mediterráneo, está caracterizado por diferencias marcadas en la temperatura, humedad, lluvia y horas de luz durante el año. En el invierno mediterráneo hay un lapso de la luz del sol de 5 a 4 horas, mientras que en el verano el lapso de la luz puede alcanzar más de 14 o 15 horas. Estas diferencias marcadas influyen fuertemente todo el sistema reproductivo de los animales de granja. Por ejemplo, en la reproducción de cerdos en el Mediterráneo se presenta una variabilidad estacional en todos los parámetros reproductivos lo que ocasiona un profundo efecto en la producción final e impide una optimización en la producción máxima anual. Por ello es que, en el caso de la cría de caracoles, se usa fotoperiodo artificial como solución a este problema (Rivera *et al.*, 2005).

Los dos mecanismos propuestos usados por los organismos para medir el fotoperiodo son el modelo de coincidencia interna y el modelo de coincidencia externa. En el de coincidencia externa, la luz juega dos papeles muy diferentes: el primero, donde la luz es el principal *zeitgeber* (o agente sincronizador, Dunlap *et al.*, 2004) para la sincronización del sistema circadiano; el segundo, donde la presencia de luz provoca que los organismos tengan una respuesta de días largos (como la que tienen en la naturaleza cuando hay fotoperiodo largo). La luz sólo evocará una respuesta fotoperiódica (de días largos) si esta cae en una fase fotoinductiva del ciclo circadiano. En ausencia de iluminación durante la fase fotoinductiva, los organismos muestran una respuesta de tipo de días cortos. Ahora se sabe que los organismos responden a una gradación de la longitud del día y que las respuestas a la luz no solo son de días largos o de días cortos (Goldman, 2001).

El segundo modelo, el de coincidencia interna, dice que la relación de fase entre dos osciladores circadianos varía en función de la longitud del día y es el grado de la diferencia de las fases entre estos osciladores lo que determina el tipo de respuesta fotoperiódica (respuesta de días largos o cortos según corresponda). La luz es el principal *zeitgeber* para sincronizar los dos osciladores. Sin embargo, a estos dos osciladores se les puede diferencialmente fijar una fase por un pulso de luz para que la relación de fase entre ellos pueda variar. La fase de cada oscilador está igualmente influida por un acoplamiento mutuo entre los dos osciladores y la magnitud de dicho acoplamiento puede variar en respuesta a un número de factores (Goldman, 2001).

2.8 Efectos del fotoperiodo en invertebrados

El único ritmo circanual endógeno descrito en gasterópodos se encuentra reportado por Segal (1960) en un trabajo que trata sobre la repuesta a condiciones constantes de temperatura y fotoperiodos en *Limax flavus* en la oviposición (en Bailey, 1981).

En *Limax flavus* y *Limax maxima* se ha descubierto un ritmo en la actividad locomotriz que depende de la estación del año y de la temperatura (en Voss *et al.*, 1997).

En *Limnea stagnalis*, se inhibe la producción de la hormona de las células caudo-dorsales, que es la responsable de regular la oviposición, por temperaturas bajas y fotoperiodos cortos (Gomot *et al.*, 1989).

En los basomatóforos, la influencia de la temperatura y fotoperiodo en la reproducción ha sido demostrada en especies de limnéridos y en planórbidos (caracoles acuáticos de agua dulce) (Gomot, 1990).

En la naturaleza, la actividad reproductiva de *Aplysia californica* presenta un pico durante el verano tardío y el otoño. En esta etapa del año la temperatura del agua alcanza su máximo en las costas de California (donde habita esta especie) y la longitud del día comienza a disminuir. En los experimentos de laboratorio, los organismos recolectados en invierno y primavera ponen huevos sin alguna regularidad y sin considerar los tratamientos (temperatura óptima de el agua y el fotoperiodo largo LO 16:08). Estos animales eran inmaduros reproductivamente al inicio del experimento (inmaduros por la temporada en la que fueron recolectados), al final alcanzaron la madurez sexual y pusieron huevos seguido de estimulación hormonal. En cambio, los animales recolectados en verano y en otoño, mantenidos en fotoperiodo corto (LO 08:16) y temperatura del agua óptima (20 °C) pusieron huevos con mayor frecuencia que los mantenidos en fotoperiodo largos y a misma temperatura (Wayne *et al.*, 1992).

En el género *Aplysia* ha sido demostrado que el marcapasos ocular participa en el control del ritmo circadiano de actividad locomotora. Strumwasser y Kupermann demostraron, en este mismo género, que la actividad está bajo control circadiano. Cuando se mantienen en LO 12:12 la actividad es diurna y frecuentemente empieza un poco antes del amanecer. En condiciones constantes hay actividad de libre corrimiento (el libre corrimiento es cuando el oscilación no está influido por señales ambientales externas, Dunlap *et al.*, 2004) con una localización de la actividad determinada por el ciclo previo de luz y oscuridad. Lickey y sus colaboradores y Strawasser han identificado componentes involucrados en controlar el comportamiento rítmico. La remoción en los ojos atenúa la ritmicidad de la actividad locomotriz, indicando que la oscilación circadiana en los ojos es el reloj predominante para la sincronización del comportamiento (en Roberts y Xie, 1996).

Como ya se mencionó, las oscilaciones son endógenas, pero el sistema no provee bases para la preservación de un patrón de actividad rítmica diaria durante periodos extendidos de luz tenue o de oscuridad constante. También los patrones de actividad rítmica necesitan un

cambio en el fotoperiodo para sustentarse, pues en condiciones constantes tienden a extinguirse (Bailey, 1981; Wesley *et al.*, 1985).

2.9 Efecto del fotoperiodo en *Helix*

La regulación de los ciclos de actividad anual del caracol es una interacción compleja entre factores internos y externos; la importancia de factores externos que gobiernan los ciclos de actividad no es la misma a través de todas las latitudes. Los caracoles habitan en diferentes climas y áreas geográficas, esto crea una variedad regional en su actividad anual. En regiones del Mediterráneo *H. aspersa* tiene periodos de estivación, dormancia e hibernación; pero los organismos que viven en el Atlántico presentan un periodo de hibernación largo sin estivar. Bajas temperaturas podrían proveer señales ambientales para inducir a la hibernación, pero en muchos animales y plantas la actividad estacional está controlada por el fotoperiodo. Stephens y Stephens (1966) mostraron que la oviposición se estimulaba en fotoperiodos largos, observaron que los caracoles que recibían nueve horas de luz al día no ponían huevos (en Bailey, 1981; Gomot *et al.*, 1989; Iglesias *et al.*, 1996).

En tres fotoperiodos LO 08:16, 18:06 y luz constante a 15 °C, todos los caracoles ponían huevos; los que estaban en 08:16 dejaban de poner huevos a la semana cuarta y el conteo de espermatozoides es el más bajo. Caracoles mantenidos en hibernación bajo oscuridad constante presentan espermatogénesis si la temperatura es mayor a 16 °C (Gomot *et al.*, 1989).

Jeppesen y Nygard (1976) demostraron que *H. pomatia* hiberna en respuesta de los fotoperiodos cortos y bajas temperaturas. La mayoría de caracoles de la especie *H. aspersa* entran en hibernación en octubre, en noviembre ya todos entraron en hibernación; la emergencia de la hibernación empieza en marzo y termina a principios de mayo. Algunos individuos (mayoría juveniles) despiertan de la hibernación mucho antes, en periodos donde se presentan buenas condiciones (humedad) antes de que se acabe el invierno. En estudios de campo realizados de 1972 a 1977, se observó que los caracoles emergieron de la hibernación en temperaturas menores (3 °C) de las que entraron en hibernación. Con esto se explica que los caracoles al entrar en hibernación muestran poca variación (ya todos o la mayoría de los caracoles están invernando cuando las temperaturas son congelantes, en esto no hay excepción); pero la emergencia fue más variable (en porcentaje de individuos, emergen en días diferentes y a temperaturas variables, lo que no ocurre al inicio de la hibernación) (en Bailey, 1981).

Se demostró un ritmo circadiano de actividad locomotora de los caracoles en condiciones constantes de temperatura y oscuridad constante y suficiente humedad (95%). La mayoría de la actividad ocurría al final de la tarde. El ritmo tiene un periodo de 25.5 horas, con un pico de actividad usualmente 2 o 3 horas después del inicio de la fase oscura. Los caracoles en libre corrimiento presentaron el 70% de su actividad durante la noche subjetiva. El ritmo se sincroniza a un ciclo externo de 24 horas ya sea por un ciclo de luz o de temperatura, normalmente se sincroniza al atardecer (Bailey, 1981).

En los experimentos realizados por Bailey (1981) el consumo de alimento de los caracoles se relacionó con el nivel de actividad locomotriz. El consumo de alimento es mayor en el inicio de una temporada activa, mientras que la actividad locomotriz estuvo correlacionada con la longitud del día. También se observó que el apareamiento y la oviposición ocurrieron con más frecuencia en los días largos: comienzan cuando la luz incrementó a más de 8 horas por día, continúan hasta agosto cuando la longitud de la luz del día se empezó a reducir a menos de 15 horas (Bailey, 1981).

En caso de ser sometidos a temperatura cálida constante todo el año (pero con fotoperiodo que imita al natural), la hibernación y el ciclo de actividad se presentan en los caracoles, indicando que la hibernación no es sólo una respuesta directa a las bajas temperaturas del otoño y del invierno. En caracoles sometidos a fotoperiodo estacionalmente invertido (puestos en mayo a fotoperiodo adelantado 6 meses), los caracoles se vuelven menos activo en los siguientes tres meses; el ciclo de actividad anual se ajustó para ponerse en fase con el fotoperiodo, esto indica que la cantidad de luz del día afecta la hibernación. En este caso, los apareamientos cesaron a las tres semanas, indicando el control del fotoperiodo en la actividad reproductiva (Bailey, 1981).

Estudios hechos por Jess y Marks (1998) mencionan que hay predominancia de los efectos de la temperatura en el crecimiento, madurez sexual y fecundidad sin la interacción significativa de la temperatura con el fotoperiodo. Exponer a los caracoles durante la etapa pre-reproductiva a diferentes fotoperiodos no tuvo efectos en el crecimiento. La madurez sexual (medida por la formación del labio) y el inicio de la oviposición no se vieron afectados por el fotoperiodo. La oviposición no se vio afectada por el fotoperiodo durante las primeras diez semanas; a 20 °C, la ausencia de fotoperiodo las primeras diez semanas no tiene un efecto negativo en la oviposición pero ya a la semana quince, los caracoles a 20 °C y en oscuridad constante presentaron una caída en la oviposición. El fotoperiodo en intensidad relativamente baja (24 luxes) sigue teniendo un efecto regulatorio en la oviposición.

Gomot y colaboradores (1989) concluyeron que la oviposición comenzó dos semanas después a 15 °C; a 20 °C la oviposición duró durante todo el experimento para ambos fotoperiodos (LO 18:06 y 08:16). Las primeras tres semanas la oviposición fue mayor en LO 16:8. A 15 °C LO 8:16, la oviposición se para a las 6 semanas; a la misma temperatura pero a 18:6 LO la oviposición continúa de manera cíclica. La mortalidad fue mayor a 15 °C LO 08:16, (90%) y a 20 °C LO 18:06 (71%, donde hubo mayor índice de oviposición).

En cuanto al estudio que realizaron a nivel de las estructuras reproductivas Gomot (1989) y Jess y Marks (1998), el peso medio más bajo registrado para la glándula de albúmina fue a 20 °C en fotoperiodo largo, confirmando que el fotoperiodo tuvo un efecto regulatorio en la oviposición.

La glándula de albúmina se engrandeció en LO 8:16, pero no por proliferación celular. Al parecer el galactógeno almacenado no se liberaba y causaba hipertrofia en las células de la

glándula. Esto puede estar relacionado al número bajo de ovocitos maduros ovulados en estas condiciones de iluminación. Así se demuestra el predominante de la luz en la puesta de huevos como en la actividad de las gónadas y de la glándula de albúmina, bajo estas condiciones desfavorables (fotoperiodos cortos) no hay ni liberación de los ovocitos ni síntesis de productora en la glándula de albúmina (Gomot *et al.*, 1989).

A 15 °C, todas las etapas de espermatogénesis se completaron aunque se observaron algunos espermatozoides necróticos. En los fotoperiodos (LO 18:6 y 8:16) muchos ovocitos parecían degenerarse, esto explica el cese de la oviposición en 15 °C, LO 8:16. Estos efectos desfavorables del ambiente se ven reflejados principalmente a través de los centros endócrinos que controlan la oviposición y la ovulación. Estos resultados podrían demostrar que el aumento de la luz en el día puede restituir el efecto negativo en la reproducción provocado por las bajas temperaturas (Gomot, *et al.*, 1989).

2.10 Importancia del estudio de los moluscos

Hay dos grandes motivos para estudiar a los moluscos: su importancia en la investigación científica y su importancia alimenticias.

Características básicas de la biología celular son conservadas entre los mamíferos y los moluscos por lo que los moluscos podrían proveer un excelente modelo para investigar aspectos de la fisiología celular (Wayne, 2001).

Identificar las neuronas específicas en los tejidos *in vivo* es difícil o en muchos casos imposible en los vertebrados. En algunos moluscos, como en *Aplysia californica*, las neuronas son fácilmente identificables y es relativamente sencillo mapear el papel de una sola neurona en los distintos comportamientos donde está involucrada (pueden medir hasta 1mm). Un ejemplo es la neurona R15 encargada de controlar la respiración, siempre se localiza en el ganglio abdominal. En los trabajos de Hodgkin y Huxley de 1952, ganadores del premio Nobel en 1963, utilizaron el axón del calamar gigante como modelo preferente para describir los cambios en las corrientes de iones durante el potencial de acción. Todas estas características han hecho a los investigadores describir en gran detalle los canales iónicos y las corrientes eléctricas que están involucradas en los cambios de la excitabilidad de la membrana, los cuales controlan la fisiología y el comportamiento (Wayne, 2001).

Aunque hay varias características que hacen diferente el cerebro de los vertebrados del de los moluscos, existen fuertes homologías a nivel celular y subcelular. Las células neuroendocrinas que controlan la reproducción han sido identificadas en varias especies de moluscos, por lo que los moluscos podrían proporcionar un excelente modelo para investigar las bases fisiológicas de la regulación ambiental de la reproducción a nivel celular (Wayne, 2001).

El otro aspecto por el cual es importante estudiar a los moluscos es por su utilización como alimento de consumo humano y, en este sentido, los caracoles de la familia Helicidae son muy apreciados.

A la técnica de cultivo de caracoles comestibles se le denomina helicicultura, principalmente caracoles pertenecientes a la familia Helicidae. Las características que hacen que los caracoles de esta familia sean usados para la helicicultura son: altamente prolíficos, crecimiento rápido, resistencia a condiciones adversas y características organolépticas. Anualmente 40,000 toneladas de caracoles son procesadas en Francia. Tradicionalmente se recolectaban de la naturaleza, pero ante el decaimiento de las poblaciones naturales de las especies nativas de helícidos, se han creado métodos de cultivo. Es por ello que se tiene la necesidad de conocer los requerimientos para el cultivo intensivo, usando ambientes controlados. Y no sólo para conservar a las especies, sino también para reducir el tiempo en que los caracoles llegan a la etapa adulta y reproductiva. En *H. aspersa* el periodo de maduración sexual de ser de 18 a 24 meses puede reducirse a solo 6 meses (Jess y Marks, 1998; Milinsk *et al.*, 2006).

Hay estudios que demuestran que los caracoles son un alimento sano y beneficioso para la gente con problemas de salud. La carne de caracol (*H. aspersa maxima*) es una fuente de proteínas con bajo contenido en grasas, con ácidos grasos esenciales en su composición (ácido linoleico) y ácido grasos poliinsaturados con más de 20 carbonos, indicando que este alimento puede ser usado para la nutrición de pacientes con restricciones alimenticias. Según la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO por sus siglas en inglés), la Organización de las Naciones Unidas (ONU) y la Organización Mundial de la Salud (OMS) la cantidad necesaria de proteínas diaria es de 70 a 100 gramos. La cría de caracoles es una actividad lucrativa, pues los caracoles son una fuente de alimento con altos niveles de proteína. Se puede dar a los caracoles un forraje enriquecido con selenio para que estos sean una fuente importante de selenio en la dieta (la mayoría de los países europeos tiene una deficiencia de selenio en la dieta, relacionándose esta deficiencia con enfermedades cardiovasculares y con varias formas de cáncer). El selenio es de especial interés, pues tiene propiedades antioxidantes y es esencial para la nutrición humana y animal (Milinsk *et al.*, 2006; Toader-Williams y Buicu, 2011).

Toader-Williams y Buicu (2011) en su estudio observaron que *H. aspersa* resulta mejor para la crianza que su congénere *H. pomatia*. Todo el organismo de *H. aspersa* es consumido (con excepción de la concha); en cambio en *H. pomatia* solo el pie se consume. La producción que obtuvieron en el criadero en caracoles adultos de *H. aspersa* fue del 75%, mientras que en adultos de dos años de *H. pomatia* fue de 21%, tres veces menor que en *H. aspersa* (además, *H. aspersa* puede alcanzar el tamaño de adulto a los 6 meses, mientras que el crecimiento de *H. pomatia* dura de 2 a 3 años). La producción obtenida en el matadero es un factor importante en la determinación de la eficiencia económica de las diferentes especies de caracoles. Los caracoles *H. aspersa* mostraron tener la mejor calidad de proteína cruda, aproximadamente de un 9 a 9.8%. El índice de sobrevivencia resultó ser más alto en *H. aspersa* que en *H. pomatia*. En general, en los experimentos se obtuvieron mejores resultados con *H. aspersa* que con *H. pomatia* (mejor para la producción, contenido de proteínas) (Cuéllar, 2003; Mayordomo, 2003).

Otro aspecto importante para el estudio del caracol es que en los lugares donde ha sido introducido: las islas del Atlántico, Sudáfrica, Haití, Nueva Zelanda, Australia, México, Chile, Argentina y Estados Unidos, este organismo es depredador de plantas de cultivo y puede ser una plaga muy peligrosa tanto en cultivos de plantas para la alimentación como para plantas de ornato. Ha sido llevado a diferentes partes del mundo intencionalmente para su cría, pues se considera una delicia gastronómica, también por la introducción de plantas o gente que recolecta caracoles como pasatiempo. En el estado de California, *H. aspersa* fue introducido en los años de 1850 como fuente de comida. Se tiene reportado que alcanza la madurez en dos años en California, produciendo solo una generación anual (Dekle y Fasulo, 2001).

3. PLANTEAMIENTO Y JUSTIFICACIÓN DEL PROBLEMA

El problema de este trabajo es poder saber el efecto que tienen los fotoperiodos extremos en *H. aspersa*. Dichos fotoperiodos fueron establecidos imitando las condiciones de luz que se tienen en la zona mediterránea en invierno (Rivera *et al.*, 2005). Se seleccionaron estas condiciones porque ya hay estudios en donde se describe el comportamiento del caracol en condiciones de iluminación LO 18:06 o 06:18 (Gomot *et al.*, 1989). El interés de este trabajo es poder saber qué ocurre en los fotoperiodos extremos, justo cuando el caracol está en un punto de actividad mínima o en hibernación y qué ocurre cuando el caracol está en un punto de actividad máxima o cerca de la estivación (tratando de imitar un fotoperiodo parecido al de verano; la actividad está relacionada con la cantidad de luz del día, Bailey, 1981).

Varios estudios demuestran que hay un efecto del fotoperiodo en el sistema endócrino de los moluscos, dichos estudios están enfocados en el papel regulador del fotoperiodo sobre las hormonas de la reproducción (Gomot *et al.*, 1989; Wayne, 2001). En vista de la importancia de la regulación de la reproducción para los organismos de las regiones templadas del planeta, donde está limitada a un tiempo específico del año, no es de sorprender que la actividad del caracol tenga una posible relación con las hormonas; las hormonas comienzan a ser liberadas por los centros nerviosos cuando las horas en el día comienzan a aumentar al igual que la actividad (Wayne, 2001).

En experimentos pilotos previos, se observó un cambio sustancial en el peso; caracoles mantenidos a luz constante aumentaban de peso más rápido que los mantenidos a oscuridad constante. Es por ello que en este trabajo se manejan fotoperiodos extremos que simulan las condiciones de luz extremas, tanto de invierno y verano, para ver como se afecta la ingesta de alimento en condiciones que alteran la actividad locomotriz del caracol (Bailey, 1981).

Reportes relacionados con la helicultura mencionan que la tradición de comer caracoles tiene sus raíces en Europa, siendo una actividad que se ha realizado por miles de años y económicamente es importante. De igual manera, para la industria gastronómica, se ha reportado la importancia nutricional que tienen los caracoles por su contenido proteínico alto y bajo contenido en ácidos grasos, lo que lo hace un elemento saludable para la dieta (Toader-Williams y Buicu, 2011; Milinsk *et al.*, 2006).

Otro aspecto importante, y de igual manera de importancia económica, es que los caracoles son plaga en los lugares donde se han introducido. Dichas plagas afectan los cultivos de plantas comestibles y de plantas de ornato. Se tiene reportado que los caracoles parasitan plantas como coliflor, zanahoria, apio, soya, betabel, coles de Bruselas, lechuga, ajo, chícharo, rábano, tomate, avena, trigo, cebada, al árbol de manzana, árboles de cítricos, de

durazno, de ciruela. Todas estas plantas muy importantes para la agricultura, ya que son la base de la alimentación en varios países (Dekle y Fasulo, 2001).

En cuanto a las plantas de ornato que parasita se encuentran, por mencionar algunas: el arbusto de la especie *Buxus microphylla*, lirios o azucenas del género *Crimun*, el ciprés común *Cypressus sempervirens*, árboles del género *Grevillea*, plantas del género *Hibiscus*, árboles del género *Juniperus*, a las rosas (género *Rosa*). En fin, varias plantas comúnmente utilizadas en los jardines y en los parques de importancia económica su cultivo (Dekle y Fasulo, 2001).

En Estados Unidos se suele usar como método de control biológico al caracol carnívoro *Rumina decollata* que se alimenta de *H. aspersa* (Dekle y Fasulo, 2001). El control biológico de plagas requiere un sumo cuidado, pues no puede predecirse qué va ocurrir al introducir un organismo para el control de otro y cómo afectará al ambiente su introducción. Es por ello que el estudio del caracol *H. aspersa* puede proporcionar información para tomar acciones respecto a su control y sin tomar medidas que arriesguen al medio ambiente ni al ser humano. Así, los estudios enfocados al crecimiento y desarrollo del caracol son importantes.

Tomando en cuenta todo lo anterior, en este trabajo se pretende determinar en qué fotoperiodo extremo se da un mayor aumento de peso y de consumo de alimento de los caracoles, para que la información obtenida aporte conocimientos a las técnicas de cría y producción en los helicóltivos y, de igual manera, si alguno de estos fotoperiodos extremos hace que se dé el aumento de peso en menor tiempo (un peso comercialmente aceptable), que este sea usado para criar a los caracoles.

4. HIPÓTESIS

Si la actividad de los caracoles se ve modificada por la duración del fotoperiodo; entonces se espera que los animales sometidos a fotoperiodos extremos presenten un cambio (disminución o aumento) en su peso y en la cantidad del alimento consumido.

5. OBJETIVOS

Objetivo general

El principal objetivo de este trabajo es saber si los fotoperiodos extremos LO 20:4 y 4:20 tienen algún efecto en el peso del caracol.

Objetivos particulares

- Saber si la cantidad del alimento ingerido presenta alguna diferencia dependiendo del fotoperiodo en que estuvieron los caracoles.
- Determinar si el consumo de alimento tiene o no un efecto en el peso del caracol.

6. MÉTODO

6.1 Animales

Se usaron 60 caracoles de la especie *Helix aspersa* Müller, 1774. Todos los organismos fueron de generaciones nacidas en el laboratorio (primera generación F1). Se alimentaron con pellets de alfalfa molidos (hechos polvo) adicionados al 30% con CaCo₃ (Cuéllar, 2003). La comida y el agua se les proporcionaron *ad libitum*. La edad de los caracoles usados en el experimento varió de cuatro a cinco meses.

Se formaron tres grupos, con 10 caracoles por grupo, un grupo en LO 04:20, otro en 20:04 y el control de 12:12. Los caracoles fueron seleccionados aleatoriamente. No se uniformó el peso inicial de los caracoles como se reporta en García *et al.* (2006).

6.2 Diseño experimental

Los dos fotoperiodos extremos LO 04:20 y 20:04 representaron al fotoperiodo de invierno (de menor cantidad de luz solar) y al de verano (de mayor cantidad de luz solar) respectivamente. El grupo control se mantuvo en condiciones de iluminación de 12:12. La intensidad de luz que recibieron los caracoles fue entre los 40 a los 72 luxes.

Los contenedores usados para albergar a los caracoles durante el experimento fueron de 25x12x15 cm, con un volumen de 4500 cm³ (4.5 litros).

La humedad se mantuvo constante por medio de esponjas rígidas de poliuretano humedecidas tres veces a la semana con un aspersor manual. La temperatura en la que se mantuvieron los caracoles durante el experimento fue de 21.8 ± 1.5 °C para todas las condiciones de iluminación.

Para realizar las mediciones, se marcó a cada individuo del grupo con esmalte de uñas y se registró el peso de cada organismo con báscula electrónica (marca Scientech, modelos SA 80x0.0001 g). Las mediciones se realizaron dos veces por semana, los martes y viernes a la misma hora del día.

A parte de registrar el peso, se registró la cantidad de alimento consumido. Por ello, en cada contenedor se puso una cantidad de alimento conocido (aproximadamente 3.8 g). La cantidad de alimento conocido fue suficiente para que los caracoles dejaran sobras y estas pudieran pesarse. Cuando se realizaron las mediciones del peso de los caracoles, se retiró el alimento no consumido, se puso a secar en una estufa a 60 °C y después de siete días se pesó (con la misma báscula con la que se midió el peso de los caracoles). Esta medición

indirecta dio un estimado del alimento consumido por los caracoles dependiendo del fotoperiodo en el que se encontraban.

Todo el experimento se realizó por duplicado.

6.3 Análisis estadístico

Los análisis estadísticos que se realizaron fueron un análisis de ANOVA de una vía. Las pruebas *post hoc* que se realizaron fueron DMS, Tukey (HDS), Bonferroni y Scheffé.

Para realizar el análisis de ANOVA los datos se porcentualizaron respecto del peso inicial de los caracoles, que se obtenía cada día de la medición. A continuación se presenta la fórmula que se usó para obtener el porcentaje de peso:

$$\text{Porcentaje del peso medido} = \frac{\text{PPM} \times 100}{\text{PPI}}$$

Donde PPM es promedio del peso medido en gramos (de los datos que se obtenían en cada medición).

PPI es el promedio del peso inicial de los caracoles, el primer peso registrado igualmente en gramos.

Para el análisis del alimento consumido, igualmente se obtuvo el porcentaje de alimento consumido pero aquí el porcentaje se sacó respecto al alimento dado previamente:

$$\text{Porcentaje de alimento consumido} = \frac{\text{ANC} \times 100}{\text{APr}}$$

Donde ANC es la cantidad de alimento no consumido en gramos.

APr es la cantidad de alimento proporcionado en gramos.

7. RESULTADOS

Durante el desarrollo del experimento se presentaron decesos de algunos organismos: para los caracoles mantenidos en LO 04:20 la mortalidad fue de 10%, para el grupo con fotoperiodo de LO 20:04 fue de 35% y para LO 12:12 fue del 20%. La mortalidad fue medida al final del experimento. En este sentido pudo observarse que el fotoperiodo que más contribuyó a la mortalidad fue el de LO 20:04 y en el que menos murieron fue el de LO 04:20.

7.1 Análisis del peso ganado

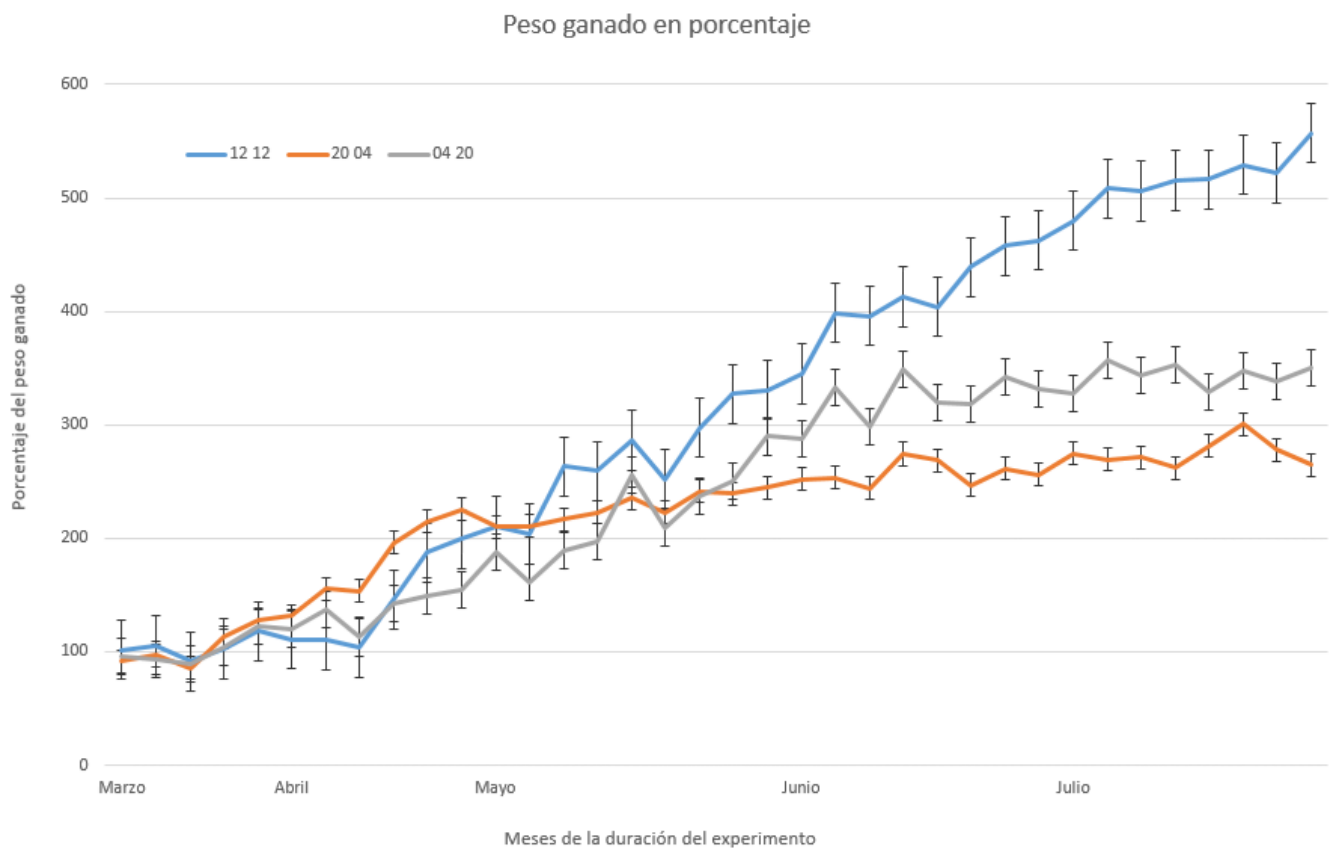


Figura 12. Comportamiento del peso ganado por los caracoles mensualmente, expresado en porcentaje, desde el inicio hasta el final del experimento. Los datos muestran el promedio \pm el error estándar.

En la figura 12 y en la tabla 1, el peso ganado fue significativamente diferente, tanto para los caracoles mantenidos a LO 24:04 como para los que de LO 04:20 con respecto al control. Los caracoles mantenidos en 04:20 (gráfica gris) fueron los que aumentaron más de peso, más de 200%. En cambio los mantenidos en 20:04 (gráfica naranja) aumentaron menos de un

200%. La gráfica azul es el control (12:12). Dichos fotoperiodos modificaron el peso de los organismos.

En donde no se obtuvieron diferencias significativas fue en la comparación de LO 04:20 con respecto a 20:04 en las pruebas *post hoc* (Tabla 1), por lo que los efectos observados en el peso de los caracoles, en estos fotoperiodos, no fueron estadísticamente significativos. Aunque como ya se señaló y se mostró en la figura 1, los caracoles de 04:20 y 20:04 aumentaron más su peso, al compararlo con el grupo control (12:12) hay una disminución (en el control los caracoles aumentaron más del 400%).

Los pesos de los caracoles en cada fotoperiodo fueron significativamente diferentes según los datos arrojados por el análisis de ANOVA realizado ($p=0.000$, $F=13.213$), esto comparando el grupo de LO 12:12 con 20:04 y 04:20. En la tabla 1 se muestran los valores obtenidos de la prueba *post hoc* para el peso.

Prueba de Scheffé	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.000*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.001*
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.522

Prueba de Bonferroni	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.000*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.001*
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.764

Prueba de Tukey	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs 20:04 LO	0.000*
12:12 LO vs 04:20 LO	0.001*
20:04 LO vs 04: 20 LO	0.498

Prueba de DMS	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.000*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.000*
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.255

Tabla 1. Resultados de las diferentes pruebas *post hoc* entre todos los grupos experimentales. El asterisco indica diferencia significativa ($p < 0.05$).

Así, el peso ganado en ambos grupos experimentales fue diferente del control 12:12; sin embargo, en lugar de encontrar un aumento en el peso, se observó una disminución. En

ninguna de las cuatro pruebas *post hoc* se encontraron diferencias significativas entre 20:04 y 04:20.

7.2 Análisis del alimento consumido

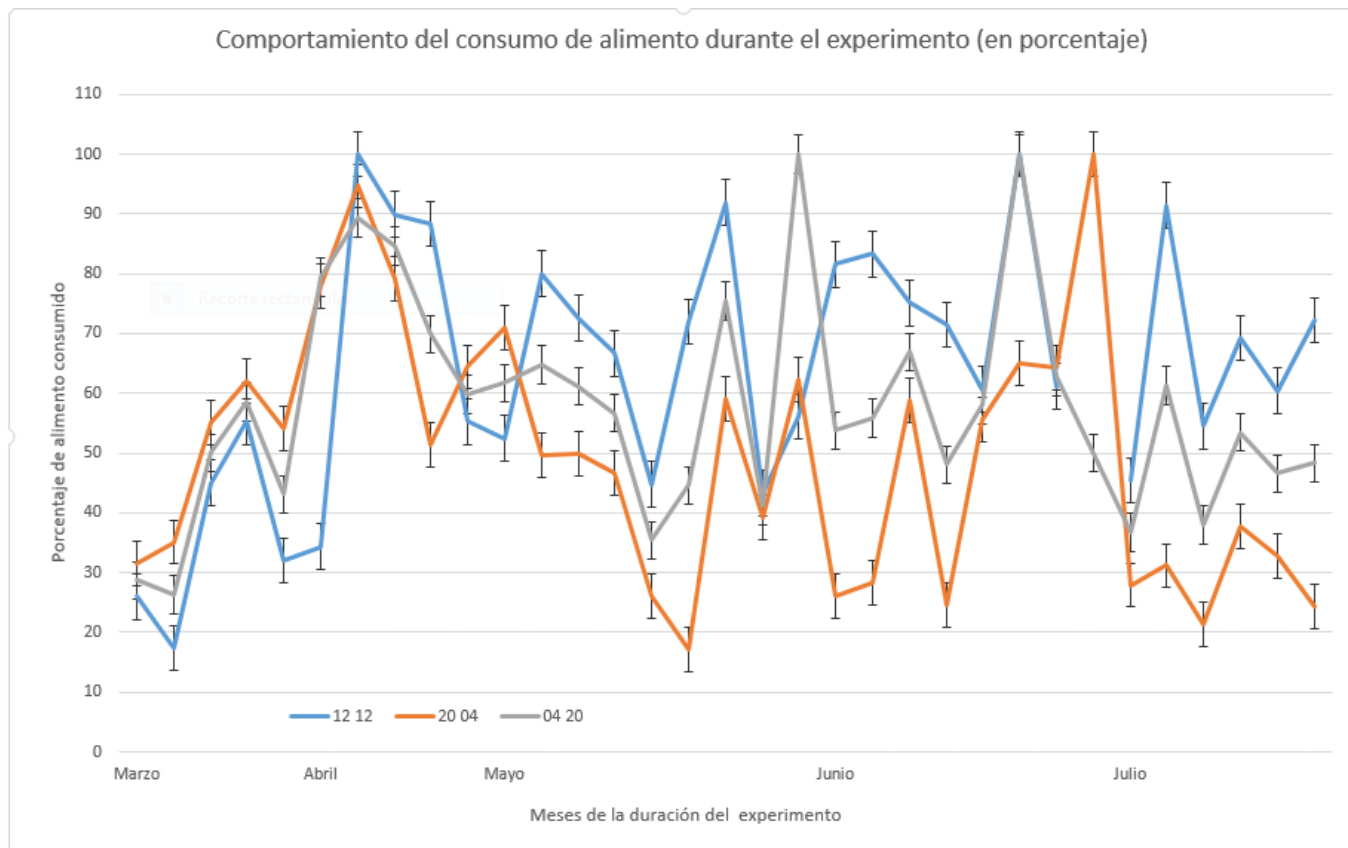


Figura 13. Comportamiento del consumo de alimento durante todo el experimento. El valor máximo es 100%, este indica que los caracoles consumieron todo el alimento. De color azul está la gráfica del control (LO 12:12), de naranja y de gris 20:04 y 04:20, respectivamente. Los datos son el promedio \pm el error estándar.

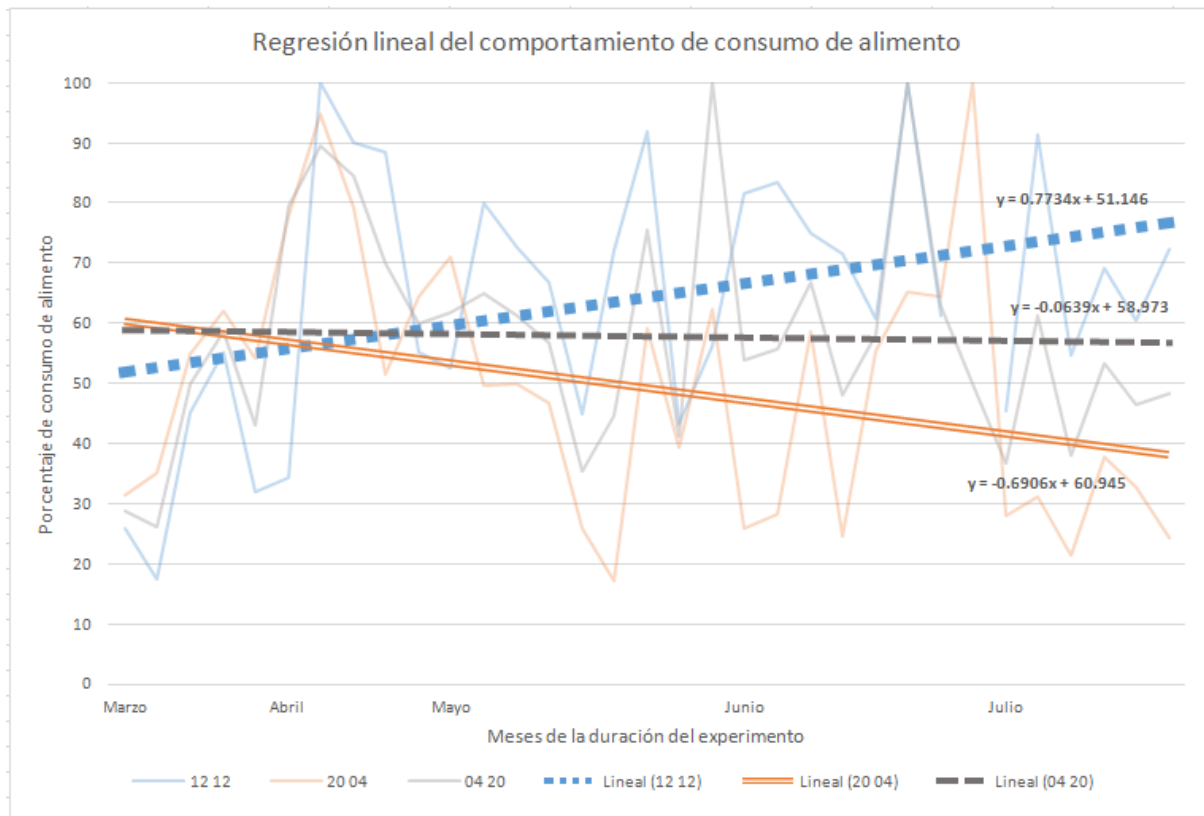


Figura 14. Regresión lineal realizada para cada gráfica del comportamiento del consumo de alimento que se muestran en la Figura 2. Se pone junto a cada gráfica la ecuación de la recta. La recta indica la tendencia que siguió el consumo de alimento durante todo el experimento. Las gráficas 12:12, 04:20 y 20:04 tienen los colores azul, gris y naranja, respectivamente.

Tanto en la figura 13 como en la 14 se observa que la cantidad de alimento consumido, a través del tiempo, fue disminuyendo en los fotoperíodos extremos. En el caso de la figura 3, se ve cómo el grupo de LO 20: 04 tiende a dejar de consumir alimento más rápido que el grupo en LO 04:20, esto se ve en la pendiente de las rectas que es negativa y menor a uno. En el caso del grupo control, se aprecia cómo la cantidad de alimento consumido va en aumento.

La fórmula de la recta es de $y=mx+b$: donde b es el corte de la recta en el eje vertical; m es la pendiente. Para la recta de 20:04, vemos que es de -0.69 , una pendiente negativa indica un crecimiento negativo (tienden a consumir menos alimento en el tiempo). La pendiente de 04:20 es de -0.063 , mayor que la de 20:04, e indica que la disminución de alimento, a través del tiempo, será menor que en 20:04. En 12:12 $m=0.77$, indicando que el consumo de alimento irá en aumento a través del tiempo.

El motivo por el cual se hicieron las regresiones lineales fue para poder definir la tendencia de la cantidad de alimento consumido en el tiempo. En el caso de la figura 2, solo se ve el

porcentaje de alimento consumido. El valor mínimo que se registró fue de aproximadamente menos del 20%, el máximo fue del 100%.

La prueba de ANOVA mostró que la cantidad de alimento consumido en cada fotoperiodo fue diferente ($p=0.002$, $F=6.603$). Al realizar las pruebas *post hoc* se observó que solamente hubo diferencia significativa del alimento consumido entre los fotoperiodos LO 12:12 y 20:04. Sólo en la prueba DMS se obtuvieron resultados que indican diferencias significativas entre los grupos LO 12:12 con 20:04 y con 04:20, como se puede observar en la tabla 2. Con ninguna de las pruebas se encontró diferencia significativa entre LO 20:04 y 04:20.

Prueba de Scheffé	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.002*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.080
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.473

Prueba de Bonferroni	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.001*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.075
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.666

Prueba de Tukey	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.001*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.064
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.440

Prueba de DMS	
Fotoperiodo	Significancia
12:12 LO vs. 20:04 LO	0.000*
12:12 LO vs. 04:20 LO	0.025*
20:04 LO vs. 04: 20 LO	0.222

Tabla 2. Resultados de las pruebas *post hoc*, en el porcentaje de alimento consumido entre los diferentes grupos experimentales. El asterisco muestra diferencias significativas ($p < 0.05$).

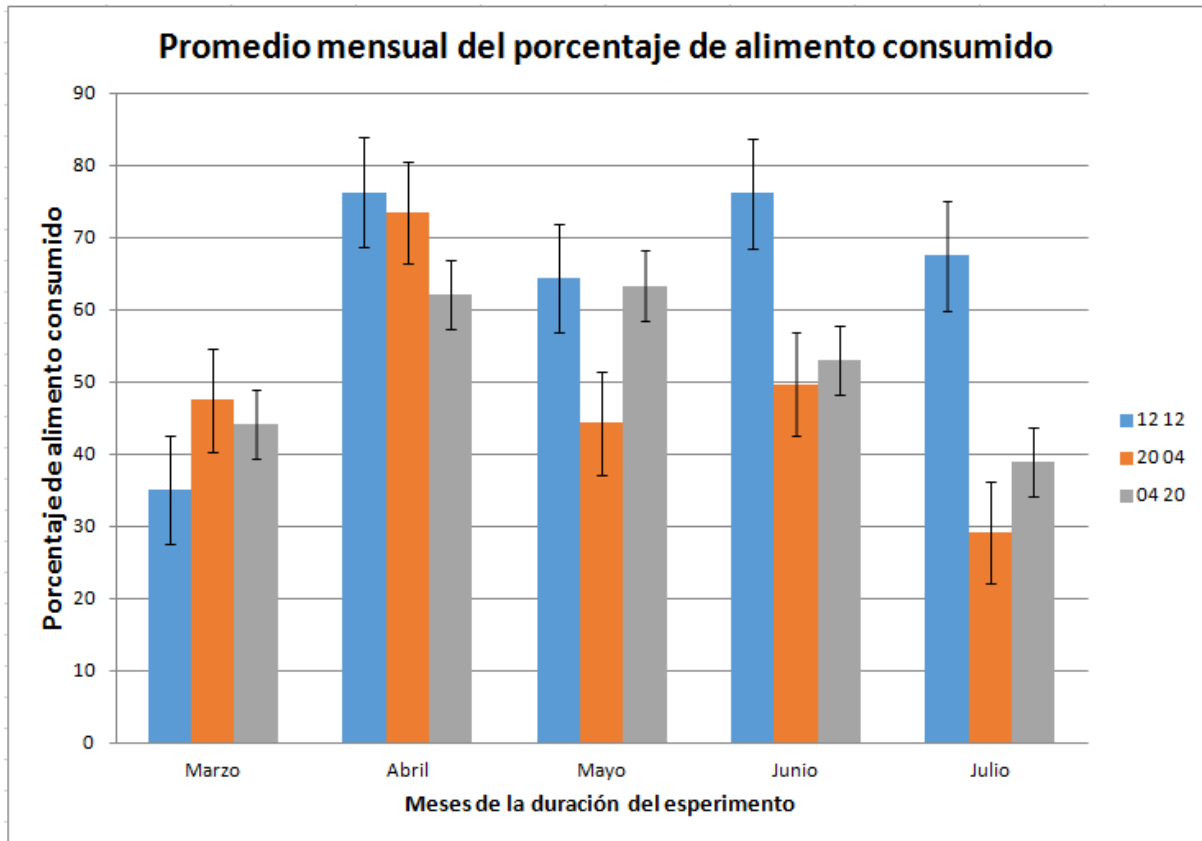


Figura 15. Promedio mensual del porcentaje de alimento consumido \pm el error estándar. Se compara el consumo promedio total mensual de alimento. Para el fotoperiodo 12:12, 20:04 y 04:20 los colores son: azul, naranja y gris, respectivamente.

En la figura 15, sólo vemos la comparación del consumo promedio total mensual en cada grupo experimental. Podemos observar que, el grupo 20:04 es que le menos comió en mayo, junio y julio respecto a los otros grupos, pero en el primer mes comió más que los otros dos grupos y en el segundo mes comió más que 04:20. En los dos primeros meses aumentó más de peso que 04:20 (Fig. 12) y en esta gráfica vemos que fue porque comió más.

8. Discusión

Como pudo observarse, ambos fotoperiodos extremos influyeron en el peso. Al final del experimento, el grupo en el fotoperiodo extremo LO 20:04 fue el que menos aumentó de peso, aproximadamente de 150% respecto al peso inicial (Fig. 12, Tabla 1).

Pensando que este fotoperiodo, LO 20:04, simula un fotoperiodo extremo de verano, se esperaría que los caracoles en este fotoperiodo se volvieran más activos y que consumieran más alimento; esta cantidad de luz les podría indicar que el invierno está lejos de ocurrir y no se expondrían a temperaturas congelantes. Esto, atendiendo a lo que demostró Bailey (1981), que la hibernación está sincronizada por el fotoperiodo. Al observar el porcentaje de alimento consumido durante el experimento y la tendencia de este (Fig. 14 y 15), el grupo 20:04 fue el que menos alimento consumió (respecto al control, $p=0.002$), por lo cual es lógico de suponer, que si se comió menos, este grupo de caracoles fue el que menos aumentó de peso. Además, en condiciones naturales, al haber más horas de luz habría más aridez y esto provocaría que en el ambiente hubiera menos humedad y que los caracoles entraran en un letargo o dormancia, como la estivación. Dependiendo de la latitud donde habiten los caracoles y del microclima de los microhábitats, podrían presentarse varios tipos de letargos (en Iglesias *et al.*, 1996), por lo que esto haría que los caracoles se movieran menos y se alimentaran menos.

Por lo que, en un fotoperiodo que imitara al fotoperiodo extremo de verano (LO 20:04), que es donde los caracoles están activos, se esperaría que estos se mantuvieran activos y consumiendo alimento. No obstante, esto solo ocurrió en los primero dos meses; por lo que se podría inferir que los caracoles entraron en un estado de inactividad inducido por la gran cantidad de horas de luz al día (¿posible estivación?), o que la gran cantidad de horas de luz estresó a los caracoles y por ello se mantenían inactivos, no se alimentaban y morían, puesto que es en este grupo donde la mortalidad fue mayor (35%). Otro aspecto de la biología de los caracoles que hay que considerar es que son nocturnos y que poca intensidad de luz puede ser suficiente para que los caracoles detecten la transición del día a la noche. Esto concluyeron y fue reportado por Jess y Marks (1998), quienes en sus experimentos utilizaron luz tenue (de 24 luxes) y vieron que, aún en esa baja intensidad, la luz tenía un efecto regulatorio sobre la oviposición. Por ello, una excesiva cantidad de horas de luz al día, tuvo este efecto negativo en la ganancia de peso en los caracoles que estuvieron a 20:04, así como en el consumo de alimento, y un efecto positivo en la mortalidad.

En el caso del grupo de caracoles mantenidos a LO 04:20, se observó que el peso que ganaron fue aproximadamente del 250% (peso final con respecto al inicial) (Fig. 12). De igual manera, se vio que el alimento que consumieron los caracoles del grupo LO 04:20 fue mayor que el consumido por el grupo de individuos mantenidos 20:04, pero menor que el grupo control, 12:12. Esto concuerda con el porcentaje de peso ganado. Se esperaba que los

caracoles que estuvieran en un fotoperiodo extremo de invierno (LO 04:20) entrarían a hibernar y su actividad se vería disminuida, debido a que les estaría dando la señal de que están entrando en invierno. En cambio, resultó que los caracoles en este fotoperiodo se alimentaron más, por lo que se mantenían activos y este fotoperiodo no indujo a la hibernación. Relacionando los hábitos de los caracoles, este fotoperiodo fue más amigable, la mortalidad fue de 10%, incluso menor que en el grupo control (que fue de 20%). Los caracoles viven en microhábitats para protegerse de las inclemencias del ambiente; es por ello que están ocultos en refugios donde la luz directa del sol no es captada por los caracoles (Jess y Marks, 1998). Tal vez, además del fotoperiodo, fue la temperatura constante la que hizo que los caracoles se mantuvieran activos, ya que son animales nocturnos. Bailey (1981), al invertir el fotoperiodo (caracoles recolectados en mayo fueron puestos en fotoperiodo de noviembre), observó que los caracoles se volvían inactivos, formando epifragma, a una temperatura ambiente de 17.6 °C en promedio. A diferencia de lo que sucedió en este trabajo, en donde la temperatura que se usó fue de 21 °C en promedio, cercana a la que otros autores (Gomot *et al.*, 1989; Gomot 1991; Jess y Marks, 1998) usaron en sus experimentos (20 °C) como temperatura cálida para los caracoles; tal vez a esto se deba que los caracoles se mantuvieron activos, en un fotoperiodo y temperatura confortable para ellos, y así se explica su mayor aumento de peso y de consumo de alimento respecto a el grupo de 20:04.

Jess y Marks (1998) concluyeron que hay una predominancia del efecto de la temperatura (sobre la del fotoperiodo) en el crecimiento, madurez sexual y fecundidad. No reportaron que hubiera una interacción significativa entre el fotoperiodo y la temperatura. Gomot y colaboradores (1989) encontraron que hay un efecto en la interacción de la temperatura con el fotoperiodo pero solamente a nivel de la producción de oviposiciones y en el ciclo de la oviposición. Estas dos referencias podrían explicar por qué, en este trabajo, el grupo de caracoles en fotoperiodo de invierno 04:20, pero a temperatura cálida de 21 °C, hayan estado activos, alimentándose y aumentado más su peso.

En ambos grupos, el consumo de alimento disminuía a través del tiempo respecto al grupo control, pero se vio que en LO 04:20 la disminución era menor. No hubo diferencias significativas entre 04:20 y 20:04 para el consumo de alimento, pero al verla pendiente de la recta en las regresiones lineales (Fig.14), se observa que la recta de 20:04 está más inclinada. El consumo de alimento fue disminuyendo más rápidamente, en el tiempo, en 20:04, por lo que se pueden suponer dos cosas: la primera es que el estrés causado por la excesiva cantidad de luz estaba haciendo a los caracoles estivar y por eso no comían, pues estaban en estado de reposo; la segunda, que el estrés causado por la luz no les favorecía para comer a pesar que de que estaban activos. Estas ideas están basadas en la relación hecha a partir de que en LO 20:04 fue el grupo de caracoles que menos peso ganó y que menos alimento consumió.

Como lo describen los análisis estadísticos (Tablas 1 y 2), no hubo diferencias significativas entre los grupos LO 20:04 y 04:20. Pero, aunque estadísticamente no hayan sido significativas, se ve que sí hubo diferencias. Si se observa la figura 1, se ve que los caracoles

del grupo LO 04:20 aumentaron de peso respecto al inicial un 250% y los del 20:04 de 150%; se considera que un incremento en peso de casi 100 % sí es bastante diferencia. Por lo que, aunque no haya resultado estadísticamente significativo, hubo una diferencia aparente en el aumento del peso final en los caracoles expuestos a LO 04:20, que no se manifestó en los caracoles del grupo 20:04.

En los análisis de alimento consumido, solo en la prueba *post hoc* DMS mostró una diferencia significativa para LO 04:20 respecto a 12:12. Se menciona esto porque, si se ve la figura 2, el comportamiento de las gráficas de 12:12 y de 04:20 fue similar y por ello no fueron estadísticamente diferentes. A pesar de que los grupos de 12:12 y 04:20 comieron similarmente, 12:12 aumentó de peso aproximadamente 450% respecto de su peso inicial. Este efecto puede justificarse con el fotoperiodo. Un fotoperiodo óptimo para que los caracoles ganen peso es 12:12 (tal como son criados en los helicultivos), pero disminuir las horas de la fotofase en el fotoperiodo tiene efectos negativos (negativos desde el punto de vista de la producción, y para la reproducción), Stephens y Stephens (1966) (en Bailey, 1981) mostraron que la oviposición se inhibía cuando los caracoles eran expuestos a nueve horas de luz al día; Enée y colaboradores (en Gomot, 1989) vieron que caracoles sacados de la hibernación y puestos a LO 8:16, no ponían huevos y Gomot y Gomot (1986) (en Gomot, 1989) vieron que, en este mismo fotoperiodo, el conteo de espermatozoides era bajo y que los caracoles en hibernación, mantenidos en oscuridad constante, presentaban espermatogénesis si la temperatura era mayor a 16 °C.

Dawson *et al.* (2001) reportaron en las aves que habitan en las zonas templadas y que se reproducen estacionalmente, que fotoperiodos largos tienen dos efectos en la reproducción. Un efecto es la fotoestimulación y ocurre cuando el fotoperiodo se empieza a alargar, comienza la producción de gonadotropinas que hacen que la gónada madure. El segundo efecto ocurre al finalizar la temporada de cría y antes de que el fotoperiodo se empiece a acortar, la fotorefractariedad, que provoca la regresión de las gónadas, pues ya se acerca el invierno y la temporada reproductiva tiene que terminarse. La fotorefractariedad ocurre a un fotoperiodo más largo que en el que se dio la fotoestimulación. Se puede pensar que esto ocurre no solo en las aves, sino en todas las especies de las zonas templadas, que rigen sus ciclos biológicos (reproductivos, de hibernación, etc.) por el fotoperiodo; no solo la longitud del fotoperiodo está indicando a los organismos los cambios ambientales, sino también la transición de la cantidad de luz conforme pasan las estaciones. Similarmente sucede en los moluscos que el fotoperiodo regula la reproducción y la producción de hormonas relacionadas con la reproducción (Wayne, 2001), por lo que podríamos esperar que el fotoperiodo extremo de LO 20:04 esté haciendo que los caracoles presente un tipo de fotorefractariedad con esta fotofase aumentada.

9. Conclusiones.

- 1) Los caracoles de ambos grupos experimentales comieron menos y perdieron más peso que los de LO 12:12; pero 04:20 comió más que 20:04 y aumentó más de peso.
- 2) Los caracoles, sin importar el fotoperiodo en el que estos se encontraban aumentaron de peso, incluso después de estar más de cuatro meses en el fotoperiodo extremo LO 20:04, lo que les puede permitir una oportunidad para colonizar varias zonas a diferentes latitudes.
- 3) El fotoperiodo óptimo para la ganancia de peso en los caracoles es LO 12:12.
- 4) El fotoperiodo LO 20:04 hizo que los caracoles comieran menos y que bajaran más de peso.
- 5) La temperatura puede ser importante para la ganancia de peso, ya que a pesar de que se tenía a los caracoles en fotoperiodos extremos, estos aumentaron de peso, lo cual pudo ser debido a que se mantuvieron a una temperatura promedio de 21.8 °C (temperatura cálida para los caracoles).

10. LITERATURA CITADA

Bailey S. E. R. (1981). Circannual and circadian rhythms in the snail *Helix aspersa* Müller and the photoperiodic control of annual activity and reproduction. *J Comp. Physiol.* 142: 89-94.

Bass J. (2012). Circadian topology of metabolism. *Nature.* 491: 348-356.

Brusca R. C., Brusca G. J. (2003). Phylum Annelida: The segmented Worms. En: Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates. 2ª ed. Sunderland, Sinauer Associates Publisher. pp. 387-443.

Brusca R. C., Brusca G. J. (2003). Phylum Mollusca. En: Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates. 2ª ed. Sunderland, Sinauer Associates Publisher. pp. 701-770.

Cuéllar C. R. (2003). Bases fisiológicas para la producción. En: Cuéllar C. R. Producción de caracoles: bases fisiológicas, sistemas de reproducción y patología. 2ª ed. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa. pp. 29-40.

Cuéllar C. R. (2003). Características zoológicas. En: Cuéllar C. R. Producción de caracoles: bases fisiológicas, sistemas de reproducción y patología. 2ª ed. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa. pp. 19-28.

Cuéllar C. R. (2003). Ecología. En: Cuéllar C. R. Producción de caracoles: bases fisiológicas, sistemas de reproducción y patología. 2ª ed. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa. pp. 41-42.

Cuéllar C. R. (2003). Etología y ritmos biológicos. En: Cuéllar C. R. Producción de caracoles: bases fisiológicas, sistemas de reproducción y patología. 2ª ed. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa. pp. 43-44.

Cuéllar C. R. (2003). Especie de interés zootécnico y su distribución geográfica. En: Cuéllar C. R. Producción de caracoles: bases fisiológicas, sistemas de reproducción y patología. 2ª ed. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa, pp. 45-48.

Cuéllar C. R. (2003). Helicultura intensiva. En: Cuéllar C. R. Producción de caracoles: bases fisiológicas, sistemas de reproducción y patología. 2ª ed. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa, pp. 67-106.

Dawson A., King V. M., Bentley G. E., Ball G. F. (2001). Photoperiod control of seasonality in birds. *J Biol. Rhythms.* 16(4): 365-380.

Deckel G. W., Fasulo T. R. (2001). Brown garden snail *Cornu aspersum* (Müller, 1774) (Gastropoda: Helicidae). Universidad de Florida, UF/IFAS Extension.

Dunlap J. C., Loros J. J., DeCoursey, P. J. (2004). Chronobiology Biological timekeeping. Massachusetts; Sinauer Associates Publishers.

Fontanillas J. C. P., García-Cuenca A. I. (2002). Biología y Zoología de los Helicidos. En: Fontanillas J. C. P., García-Cuenca A. I. El caracol y la helicultura. Madrid; Ediciones Mundi-Prensa, pp. 17-50.

Fontanillas J. C., García-Cuenca I., Pérez F. J. (1992). Biología de la reproducción del *Helix aspersa* maxima. *Mundo ganadero*. 7/8: 36-38.

García A., Perea J. M., Mayoral A., Acero R., Martos J., Gómez G., Peña F. (2006). Laboratory rearing conditions for improved growth of juvenile *Helix aspersa* Müller snail. *Lab. Anim.* 40: 309-316.

Goldman B. D. (2001). Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *J Biol. Rhythms*. 16 (4): 283-301.

Gomot A. (1990). Photoperiod and temperature interaction in the determination of the reproduction of the edible snail, *Helix pomatia*. *J Reprod. Fertil.* 90: 581-585.

Gomot P., Gomot L., Griffond B. (1989). Evidence for a light compensation of the inhibition of reproduction by low temperature in the snail *Helix aspersa*. Ovotestis and albumen gland responsiveness to different condition of photoperiods and temperatures. *Biol. Reprod.* 40: 1237-1245.

Iglesias J. M. S., Castillejo J. (1996). Annual activity cycles of the land snail *Helix aspersa* Müller in the natural population in north-western Spain. *J Mollusc. Stud.* 62: 495-505.

Jess S, Marks R. J. (1998). Effects of the temperature and photoperiod on growth and reproduction of *Helix aspersa* var. *maxima*. *J Agr. Sci.* 130: 367-372.

Jurickova L., Kapounek F. (2009). *Helix (Cornu) aspersa* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Helicidae) in the Czech Republic. *Malacologica Bohemoslovaca*. 8: 53-55.

Mahawk J. A., Green C. B., Takahashi J. S. (2012). Central and peripheral circadian clocks in the mammals. *Annu. Rev. Neurosci.* 35: 455-462.

Mayordomo, I. E. (2003). Biología del caracol. En: Mayordomo, I. E. Cría biológica del caracol. Madrid; Ediciones Agrotécnicas. pp. 21-60.

Milinsk M. C., das Gracas R. P., Hayashi C., de Oliveira C. C., Visentainer J. V., de Souza N. E., Matsuchita M. (2006). Effects of feed protein and lipid contents on fatty acid profile of snail (*Helix aspersa maxima*) meat. *J Food. Comp. Anal.* 19: 212-216.

Rivera M. M., Quintero-Moreno A, Barrera X., Palomo M. J., Rigau T., Rodríguez-Gil J. E. (2005). Natural Mediterranean photoperiod does not affect the main parameters of boar-semen quality analysis. *Theriogenology.* 64: 924-946.

Roberts M. H., Xie X. (1996). Phase relation between ocular and behavioral circadian rhythms in *Bulla gouldina* exposed to different photoperiods. *Physiol. Behav.* 59 (4/5): 703-708.

Tauber E., Panayiotis B. K. (2001). Insect photoperiodism and circadian clocks: models and mechanisms. *J Biol. Rhythms.* 16 (4): 381-390.

Toader-Williams A., Buicu O. (2011). Technological and economical considerations for breeding terrestrial snail *Cornu aspersum* (*Helix aspersa* Müller) and *Helix pomatia* as alternative animal protein source for human consumption toward ecological protection and sustainable development. *Bulletin UASVM Animal Science and Biotechnologies.* 68 (1-2): 287-295.

Voss M., Kottowski K., Wünnenberg W. (1997). Neurophysiological indication of a diurnal rhythmicity in the chemosensitivity of the snail *Helix pomatia* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 116A (1): 37-42.

Wayne N. L. (2001). Regulation of seasonal reproduction in mollusks. *J Biol. Rhythms.* 16 (4): 391-402.

Wayne N. L., Block G. D. (1992). Effects of photoperiod and temperature on egg-laying behavior in marine mollusk, *Aplysia californica*. *Biol. Bull.* 182: 8-14.

Wesley J. P., Lickey M. E., Hiaasen S. O. (1985). Circadian organization in *Aplysia*: internal desynchronization and amplitude of locomotor rhythm. *J Comp. Physiol. [A].* 156: 293-303.