

REPRODUCCIÓN Y GENÉTICA DEL CARACOL TERRESTRE “*Helix aspersa*”

REPRODUCTION AND GENETICS OF THE SNAIL “*Helix aspersa*”

José L Díaz ¹; Julio C Aguirre ¹; Gregory Mejía S, ²; Eduardo Martínez G ³

¹ Estudiantes de Medicina Veterinaria y Zootecnia.

(Recibido el 02 de octubre de 2007 y aceptado el 07 de diciembre de 2007)

Resumen

La cría de caracoles ha surgido como una excelente oportunidad de negocio para países Latinoamericanos, como Colombia. La helicultura moderna debe tener en cuenta la fisiología, reproducción, genética, nutrición y producción del caracol para poder ser competitivos en los mercados internacionales que son los más importantes y llamativos en este sector. Por lo tanto, el objetivo de esta revisión es recopilar el contenido de investigaciones realizadas en el ámbito nacional e internacional con respecto a la reproducción del caracol *Helix aspersa*, debido a que los índices reproductivos se relacionan directa y estrechamente con los índices productivos de toda explotación helicícola; siendo esta de gran ayuda para las empresas que buscan una mayor eficacia y eficiencia, para poder competir en los mercados internacionales, que son cada vez mas exigentes. La reproducción del caracol *Helix aspersa* se ve influenciada por el morfotipo o raza, tamaño de los caracoles, alimentación, época del año, densidad (número de animales por caja), fotoperiodo, entre otras; siendo estos puntos clave, para lograr mejores y homogéneas producciones en una explotación.

Palabras clave

Caracol, reproducción, genética, *Helix aspersa*, helicultura.

Abstract

Snail farming has become an excellent business opportunity for Latin American countries like Colombia. Modern heliculture must keep in mind the snail's physiology, reproduction, genetics, nutrition and production in order to be competitive in international markets which are the most important and appealing markets in this sector. Therefore, the goal of this review is to compile the contents of national and international research regarding the reproduction of the *Helix aspersa* snail, due to the fact that their reproductive indexes are directly and closely related to the production indexes of snail exploitation. This is a great help for companies seeking greater effectiveness and efficiency in order to compete in international markets, which are becoming more and more demanding. The reproduction of *Helix aspersa* snails are influenced by the morphotype or race, the size of the snails, feeding, time of year, density (number of animals per box), photo-period, among others; and these are key issues for achieving better and more homogenous productions in an exploitation.

Key words

Snail, reproduction, genetics, *Helix aspersa*, heliculture.

² Ing, MSc Grupo de investigación INCA-CES, Universidad CES .

³ Gerente de producción de Helix Andina S.A.

La población mundial se encuentra creciendo a un ritmo muy alto, en 1950 el mundo tenía aproximadamente 2500 millones de habitantes, en 1990 se tenía alrededor de 5300 millones de habitantes y para el año 2000 se calculaban más de 6000 millones de habitantes; lo que denota un crecimiento rápido y exagerado. Frente a este exponencial aumento de la población humana surge la helicultura como una oportunidad de negocio muy interesante para países en desarrollo los cuales pueden aprovechar sus ventajas comparativas para competir en los mercados internacionales de este sector.

Como muchas explotaciones agropecuarias modernas, la helicultura se abre camino. El cultivo del caracol ha venido siendo reconocido como alternativa productiva rentable, pese a las dificultades del mercado interno en Colombia, que puede ser considerado como país “no consumidor” explicado a partir de los bajos índices de consumo de platos realizados en base a los caracoles, lo cual representa la baja demanda y es en parte uno de los factores que limita la creación de nuevas empresas helícolas. La apertura de mercados, por tanto, le ha revelado puertas muy atractivas a Colombia y a otros países, quienes buscarán llegar a economías europeas con el título de proveedores.

Para esto, los emprendedores helícolas deberán tener en cuenta que sus aspiraciones darán fruto siempre y cuando sus conocimientos le permitan exponer la máxima capacidad productiva de la especie que este cultivando. Las variaciones genéticas presentes en cada especie de caracol, le permiten al mismo, en conjunto con el medio ambiente, expresar ciertas características atractivas para cada tipo de mercado. En este orden de ideas, el cultivador tenderá a manejar bien sea el tipo de caracol o las condiciones ambientales para sacarle el máximo provecho en cuanto a tiempo y productividad a su explotación, en aras a la eficiencia.

Este trabajo será de gran importancia debido a la necesidad que tienen los helicultores de conocer la reproducción del caracol *Helix aspersa*, ya que esta es pieza clave para aumentar la productividad de sus explotaciones logrando así ser competitivos a nivel mundial.

El caracol *Helix aspersa*

El caracol *Helix aspersa* es de origen esencialmente mediterráneo, fue introducido en las Islas Británicas, América del Norte, Sudamérica, Asia Occidental, Sur de África y en Oceanía^(12, 13).

De los helícidos, el *Helix aspersa* es hermafrodita simultáneo, de fecundación cruzada^(1, 2) y es una de las especies más polimorfas en lo referente a caracteres cualitativos y cuantitativos (28). Si bien ambos tipos de caracteres estarían controlados genéticamente, sus rasgos fenotípicos varían debido a factores abióticos y bióticos^(3, 13, 32). La existencia de tal polimorfismo ha originado clasificaciones en las que se establecen formas, variedades o razas determinadas geográficamente como lo son el *Helix aspersa aspersa* de Europa y *Helix aspersa máxima* del norte de África; estas dos razas han mostrado gran capacidad de adaptación a las condiciones de cría artificial y son utilizadas generalmente en helicultura^(12, 13, 28).

Influencia del polimorfismo del caracol *Helix aspersa* en su reproducción

En cuanto al polimorfismo, la reproducción del *Helix aspersa* ha mostrado una conducta de selección de pareja según el morfotipo de los individuos en cópula, es decir que el encuentro de individuos con fines reproductivos no ocurre al azar y existe un tipo de selección que favorece la cópula entre animales del mismo morfo. Ratificándose así, los postulados de algunos autores que proponen que las distintas variedades, razas, formas y tipos de la especie nunca copularán entre sí, lo que puede traducirse en problemas de producción al disminuir los valores de los parámetros reproductivos del molusco. Entre los diferentes morfotipos se destaca el *lutescens* por tener una mayor frecuencia de cópulas con respecto a los demás^(24, 39).

Debido a la importancia que asume la reproducción del *Helix aspersa* para toda explotación helícola, se ha investigado en varios lugares del mundo. En un estudio realizado por en la Universidad de los Lagos-Chile, se evaluó la capacidad reproductiva de dos grupos de *Helix aspersa müller* provenientes de las localidades de Osorno y San Antonio; se encontró que los ejemplares de Osorno tuvieron un periodo de incubación más corto logrando así un periodo de eclosión menor, mostrando una alta tasa de reproducción⁽⁴⁾ (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros reproductivos en *Helix aspersa* müller ⁽⁴⁾.

Parámetros/Localidad	Osorno	San Antonio	Total
Número parejas	9	9	18
Número total de acoplamientos	14	16	30
Número de posturas	13	9	22
Número total de huevos	576	514	1090
Número total recién nacidos	236	283	519
Tasa de acoplamiento	76.40%	78.50%	
Tasa de reproducción	72.20%	50%	
Coefficiente de fecundidad	44.3	57.1	
Coefficiente de eclosión	44.2	58	
Tasa de natalidad	41%	55.10%	
Periodo de incubación	46.6	48.4	
Periodo de eclosión	6.8	10.4	

Por tanto se propone que los caracoles del sur de Chile (Osorno) pueden ser usados como reproductores, ya que estos factores son considerados claves para el cultivo masivo de la especie ⁽⁴⁾.

Junto a esto se determinó que el efecto de la dieta y la selección sobre el tamaño corporal de poblaciones de *Helix aspersa* recolectadas en Osorno favorecerían las capacidades reproductivas y por ende el cultivo de dicha especie ⁽⁵¹⁾. Probablemente las diferencias observadas entre los dos grupos estén asociadas a las características funcionales y/o genéticas de los reproductores; no obstante se hace necesario crear y optimizar las formas de selección sobre el tamaño corporal de los potenciales reproductores de cualquier explotación helicícola, tomando mayor validez gracias a estudios en donde se analizaron la plasticidad fenotípica en el comportamiento reproductivo del caracol *Helix aspersa*, encontrándose una relación positiva entre el tamaño de la concha del caracol y su producción de huevos; además una relación negativa entre su producción y peso de los huevos ^(33, 37, 43).

Se postula que los resultados de los parámetros reproductivos del caracol *Helix aspersa* varían de acuerdo a la raza geográfica de los ejemplares, esto debido a los diferentes morfotipos y heterogeneidad existentes entre ellos; por lo que cada área geográfica debería considerarse como unidad helicícola distinta ⁽³⁹⁾.

Influencia de la época del año en la actividad reproductiva del caracol *Helix aspersa*

Otras investigaciones han determinado que la tasa de acoplamiento, tasa de reproducción, promedio del número de ovoposiciones, coeficiente de fecundidad, tasa de natalidad y coeficiente de eclosión, muestran máximos importantes en la estación de primavera; siendo estos parámetros helicícolas de uso internacional para medir la capacidad reproductiva de los ejemplares; a diferencia, la mortalidad muestra máximos en la época de verano ^(15, 39). Los anteriores parámetros son afectados directamente por la densidad de individuos por metro cuadrado, ya que esta influye directamente en el crecimiento y la reproducción del *Helix aspersa* ^(35, 9); siendo la densidad ideal en las cajas de cría de 24 individuos por metro cuadrado ⁽²⁰⁾.

Se ha caracterizado el patrón estacional de la actividad reproductiva del caracol *Helix aspersa* en estado libre y en condiciones ambientales naturales; encontrándose que los caracoles fueron reproductivamente activos durante otoño y primavera, mientras que en verano e invierno permanecieron inactivos ^(39, 46).

El dardo del "amor" y su efecto en la reproducción del caracol *Helix aspersa*

En el *Helix aspersa* encontramos el dardo del amor, el

cual es una estructura calcárea usada para penetrar la piel de la pareja durante el cortejo, cuando se expulsa es cubierto con una mucosidad espesa producida en las glándulas digitiformes ⁽³¹⁾. Chung 81986) propuso que el dardo actúa como un mecanismo hipodérmico para liberar el moco al interior del caracol receptor; Koene y Chase (1988) realizaron un estudio en donde buscaron y analizaron el efecto que tenía el extracto producido por las glándulas digitiformes sobre el sistema reproductivo del *Helix aspersa*, llegando a la conclusión que esta mucosidad causa dos cambios importantes sobre porciones femeninas del sistema reproductivo; primero una reconfiguración temprana del canal copulatorio y luego una inducción retrasada de peristalsis en el tracto bursa divertículo, evitando así la digestión de su esperma en la bursa copulatrix y logrando que mas esperma tenga la oportunidad de alcanzar el saco espermático, donde es previamente almacenada para ser utilizada en la fertilización ^(31, 47).

También se plantea que la función de los dardos es ser un vehículo para transferir la mucosidad vertida por las glándulas digitiformes incrementando así el éxito reproductivo del caracol, ya que incrementa la oportunidad de que sus espermias fertilicen los huevos de su compañero; acorde con esta idea el efecto principal de lanzar dardos es el aumentar la paternidad del tirador sobre la futura progenie ⁽⁴⁷⁾.

En un estudio realizado por Rogers et al. (2002) buscó el efecto que producía el dardo en cuanto a la cantidad de esperma almacenada; encontró que los caracoles que fueron atravesados por el dardo guardaron mas esperma con relación a los que no fueron penetrados, observándose mayor efecto en caracoles de menor tamaño. Además, notó que la cantidad de esperma almacenada disminuyó con el volumen de la concha del caracol receptor de espermias y que la cantidad de esperma transferida no tiene ninguna relación con el dardo, mostrando así que el papel que este desempeña es durante la selección sexual post copulatoria ⁽⁴⁸⁾.

Los caracoles vírgenes no disparan dardos durante el cortejo hasta después de su primera copulación. Aun no se conoce con certeza las sustancias activas que componen la mucosidad vertida por las glándulas digitiformes, pero algunos autores reportan que es un polipéptido con masa molecular aproximadamente de 5000 kDa ^(14, 18).

El apareamiento múltiple y la selección de espermia en la reproducción del caracol *Helix aspersa*

El comportamiento reproductivo del caracol terrestre *Helix aspersa* involucra varios factores que promueven la competencia de la espermia, tales como el apareamiento múltiple, almacenamiento de espermia durante largos periodos y el comportamiento de lanzar dardos ⁽¹⁸⁾. La competencia de espermia es la lucha entre diferentes machos que van a fertilizar la ova de la hembra; las hembras por su parte pueden escoger la espermia entre diferentes donadores si esta carga información de la calidad del macho ⁽⁴⁴⁾. Esta selección muestra la influencia que tiene la hembra para fertilizar sus huevos luego de ser transferida la espermia; es ejercida por mecanismos moleculares, fisiológicos y/o estructuras morfológicas del tracto reproductivo de la hembra ⁽¹⁷⁾.

Las hembras pueden realizar esta selección debido a que tienen un saco espermático que se subdivide en varios túbulos que permiten almacenar diferentes espermias, se plantea una subdivisión de 13 túbulos ^(25, 8). La selección de la espermia por parte de la hembra depende del tamaño de la pareja ^(36, 37) y de la consanguinidad existente ^(5, 19). No se ha encontrado ninguna relación del apareamiento múltiple que lleva a cabo el *Helix aspersa* con el tamaño y la consanguinidad de la pareja ^(10, 11) ratificando que la selección sexual actúa esencialmente durante y después de la cópula ⁽¹⁸⁾; discrepando con lo que plantea Olivares (2005) en la investigación mencionada anteriormente donde concluye que existe una conducta de selección de pareja según el morfotipo de los individuos en cópula, es decir que el encuentro de individuos con fines reproductivos no ocurre al azar y existe un tipo de selección que favorece la cópula entre animales del mismo morfotipo ⁽³⁹⁾.

Los mecanismos involucrados en la selección sexual post copulatoria incluyen el comportamiento de disparar dardos, la habilidad de digerir espermia en la bursa copulatrix y/o la selección de espermia por parte de la hembra ⁽¹⁸⁾. Evanno et al. (2005) realizaron un estudio donde se buscaba la influencia que tiene la hembra en la paternidad de su descendencia debido a la digestión y selección de la espermia, demostraron que la espermia del primer individuo copulatorio tenía prioridad para la hembra en la mayoría de los casos (Tablas 2 y 3).

Tabla 2. Prueba de paternidad de puestas provenientes de caracoles sometidos a múltiples apareamientos ⁽¹⁸⁾.

Resultados	Número de puestas
Puestas con paternidad múltiple	20
Puestas engendradas por un solo donador	12
Total	32

Tabla 3. Prueba de paternidad de puestas engendradas por un solo donador⁽¹⁸⁾.

Puestas evaluadas	Puestas fertilizadas por primer donador	Puestas fertilizadas por segundo donador	Total
Número de puestas engendradas por un solo donador	9	3	12

Además, se encontró una correlación negativa entre el tiempo transcurrido antes del segundo apareamiento y la proporción de progenie engendrada por el segundo donador, así mismo una relación positiva entre la proporción de progenie engendrada por el segundo individuo copulatorio y el tiempo en que se dio el primer apareamiento; corroborando que los caracoles pueden digerir el esperma eligiendo así su pareja ⁽¹⁸⁾.

Las anteriores relaciones pueden deberse a la población donde se originó el donador y/o por ser genéticamente llamativos para la hembra, aunque no fue el caso en dicho estudio ⁽¹⁸⁾. Estos resultados muestran que el tiempo antes de la primera y segunda copulación son factores que influyen directamente sobre la paternidad, encontrando que si el primer apareamiento se da después de 13 días el éxito de la paternidad del primer donador es baja, similarmente ocurre para el segundo individuo copulatorio se presenta una baja paternidad si el segundo apareamiento se da después de 10 días. Junto a esto un individuo puede rechazar un pareja y finalmente aceptarlo solo para digerir su esperma,

incluso su pareja también se puede negar a aparearse y solo transmitir una cantidad pequeña de esperma; cualquiera que sea el caso puede afectar la paternidad ⁽¹⁸⁾.

Influencia del fotoperiodo en la reproducción del caracol *Helix aspersa*

El fotoperiodo es el principal factor que desencadena la actividad o la inactividad de los caracoles, según sean sometidos a regimenes luminosos de días largos (mayor a 15 horas de luz) o cortos. Estudios realizados han buscado el impacto del fotoperiodo sobre el crecimiento y la reproducción del caracol *Helix aspersa Müller*; constatando el efecto positivo de largas fotofases (15 horas) sobre la reproducción y el crecimiento, así como el efecto inhibitorio de las cortas (Tabla 4); demostrando que un fotoperiodo de tipo “día largo” estimula una mayor postura con relación a un fotoperiodo de tipo “día corto”; además se propuso para próximos estudios tener una mayor diversidad de fotoperiodos a fin de determinar con exactitud la duración de la fotofase óptima para la postura ^(6, 34).

Tabla 4. Efecto del fotoperiodo en la reproducción del caracol *Helix aspersa Müller*⁽⁶⁾.

Fotoperiodos de tipo continuo evaluados durante 8 semanas	Número de puestas recolectadas
LD 6:18	18
LD18:6	78

L: Duración de la fase luminosa (en horas).

D: Duración de la fase oscura (en horas).

Se concluyó que el crecimiento, la reproducción y la actividad de los caracoles *Helix aspersa petit* - gris pueden ser estimuladas o inhibidas por el fotoperiodo, lo que confirma que el conocimiento de este fenómeno es primordial para una explotación helicícola, permitiendo manejar la duración de la iluminación diaria estimulando así el crecimiento y la reproducción ó por el contrario la entrada en hibernación ⁽⁶⁾.

Genética del caracol terrestre *Helix aspersa*.

Es bien sabido que las interacciones entre genética y medio ambiente le dan características particulares al desarrollo vital de cada individuo en cualquier especie, y el caracol no es la excepción. Es por eso que algunos criadores optan por mejorar uno u otro aspecto, y otros optan por ambos.

Los estudios en el campo de la helicicultura han demostrado que, al igual que sucede en otras especies animales, hay una correlación positiva entre las variaciones ambientales y el material genético, en donde ambos afectaran posteriormente el peso del caracol adulto ⁽⁴⁹⁾. Así mismo, Ros (2004), aseguró que la diversidad de los morfotipos esta íntimamente relacionada a estas correlaciones. Es llamada la sensibilidad ambiental, y según Jinks y Pooni (1988), puede ser precisada de dos formas diferentes, bien sea como las manifestaciones fenotípicas de un dado genotipo según las condiciones de medioambiente específicas (como modificaciones en temperatura) o bien por las diferencias en la varianza residual de los diferentes genotipos en un mismo medioambiente para lo cual se le asignan valores al genotipo de cada individuo según el fenotipo esperado.

Al final, el fenotipo observado difiere de aquel esperado y se dice que esta variación es atribuida a la suma de factores ambientales que rodearon al individuo desde el momento de su nacimiento.

En cuanto al tema del peso adulto del caracol destinado a consumo, las investigaciones rondan en determinar aquello que constituya un estímulo tal, capaz de mejorar el tiempo de ceba y las condiciones nutricionales del caracol. Para lo primero, Gomot (1994), esquematizó un experimento con implantes cerebrales; la situación era demostrar la efectividad de las acciones cerebrales sobre el crecimiento del individuo y para ello realizaron cirugías de reemplazo, es decir, el material cerebral de un individuo joven, lo implantaban como injerto a un individuo adulto trayendo consigo una aceleración en el proceso de crecimiento.

Así, como el experimento anterior, existen estudios dedicados a mejorar el peso de la descendencia, llevando programas de selección por desempeño individual en peso adulto ⁽¹⁶⁾.

La mayoría de investigaciones que giran entorno a las manifestaciones genéticas de los individuos, se basan en estudios de progenie. Los parámetros genealógicos se tienen en cuenta en la descendencia a través de cruces racionales y naturales. Es por este último tipo de asociaciones que aparecen los problemas atribuidos al *inbreeding* o reproducción incestuosa entre padres e hijos, los cuales se ven reflejados de diversas formas como fragilidad de la concha, malformaciones anatómicas e incluso problemas de carácter reproductivo ⁽⁷⁾.

Estos estudios han demostrado los efectos negativos de la endogamia en cultivos donde no puede estar siendo controlada dada la falta de registros genealógicos. Para prevenir esta situación se deben implementar métodos de mejoramiento para disminuir la brecha genética u orígenes comunes de las poblaciones, hacer un *out-breeding* y refrescar la sangre ⁽⁷⁾.

También por ambos tipos de cruzamientos pueden aparecer organismos genéticamente dispuestos, por ejemplo, a adquirir mayor porcentaje de lípidos o minerales ⁽²¹⁾, esta predisposición se controla o incluso se aprovecha a partir de la ración nutricional, según bien sean establecidos las normas y acuerdos para la comercialización del caracol.

Se realizó un estudio en Brasil, que centra la atención en la variabilidad genética de algunas poblaciones de caracoles comerciales, el cual demuestra de manera más profunda las características biológicas de dichas poblaciones; además, manifiesta el uso de unos marcadores moleculares, útiles en la implementación de técnicas orientadas al mejoramiento genético. En relación a lo anterior, los investigadores hablan de las isoenzimas que no son más que diferentes formas moleculares de una enzima que catalizan, en la célula, una misma reacción. Se encuentran en mayor parte en los tejidos y representan un patrón de herencia codominante, permitiendo una exacta identificación de los genotipos. Estos marcadores requieren ser usados con un conocimiento previo sobre el genoma de la especie que se quiere estudiar ⁽⁷⁾.

Según lo expuesto anteriormente, se pretendía entonces describir algunos marcadores isoenzimáticos y posteriormente realizar una estimativa de la variabilidad genética de las poblaciones brasileras, al igual que sus interrelaciones filogenéticas.

Un tema de estudio que va orientado a las particularidades de cada especie de caracol, es el relacionado con sus ciclos biológicos, más específicamente en el fenómeno fisiológico de la estivación; este es el proceso por el cual estos individuos entran en un estado de quiescencia para sobrevivir por largos periodos de tiempo, ante el estímulo de condiciones adversas como tiempos secos, con “combustible metabólico” almacenado hasta para cuatro semanas sin necesidad de agua o comida. Asociado a esta quiescencia hay una depresión en el metabolismo basal alrededor del 84% ^(45, 23).

Otras líneas de investigación, ven en este fenómeno una oportunidad para dilucidar la naturaleza intrínseca de la

depresión metabólica en estos animales, y en específico, las rutas por las cuales se da la regulación en la síntesis de proteínas (baja actividad sintética). Específicamente, existe un estudio que explica que el paso en el cual el mRNA es traducido, está limitado por el dispositivo de inicio en el proceso de traducción, y es aquí donde explican dos procesos específicos para esta ruta, que han sido expuestos como los asuntos involucrados en la regulación fisiológica. Estos son, primero, la unión del Met-tARN al complejo de preiniciación 43S mediado por el eIF2 (factor 2 de iniciación eucariote), y segundo, la unión inicial del complejo de preiniciación 43S al extremo 5' del mRNA mediado por el eIF4E y otros factores asociados. ⁽⁴⁰⁾.

En ambos modelos, los investigadores proponen al factor de traducción eIF2 (eukaryotic initiation factor 2), como el responsable en la unión del “complejo de inicio” ⁽⁴²⁾. Un incremento en el grado de fosforilación de eIF2a ocurre en concomitancia con una disminución en el porcentaje de producción de proteínas en tejidos normales que reaccionan a diversas formas de estrés incluyendo *shock* térmico ⁽²⁷⁾, carencia de aminoácidos ⁽³⁰⁾, isquemia ⁽³⁸⁾ y anoxia ⁽⁵⁰⁾. En resumen, el objetivo de estos trabajos fue determinar en qué medida el eIF2 está involucrado en la regulación de la síntesis de proteínas (*down regulation*) asociada a la estivación.

Durante la depresión metabólica, la síntesis de proteínas es regulada en un 78% en el hepato-páncreas y en un 48% en el músculo del pie; dos de los órganos más importantes en los procesos fisiológicos que tienen lugar en la estivación ⁽⁴¹⁾.

En el mismo estudio mencionado anteriormente ⁽⁴²⁾, los autores optaron por comparar el fenómeno de la estivación entre el caracol de tierra *Helix aspersa* y la variedad de rana *Neobatrachus suto*. Los resultados demostraron una particularidad en la regulación antes y durante la depresión metabólica en el caracol. Posiblemente, el caracol necesite menos precisión en su control sobre la síntesis de proteínas durante condiciones normales y por eso mantiene elevada su proporción de eIF2/eIF2B, lo cual le permite regular completamente la proporción de síntesis de proteínas durante la estivación sin verse en la necesidad de sintetizar más eIF2 ⁽⁴²⁾.

Una conclusión a este estudio, que invita a continuar otro proceso investigativo, surge a razón del análisis del factor eIF2 en los dos estados fisiológicos del caracol, el cual arrojó un dato significativo: no hubo una expresión

diferencial en el eIF2mRNA en ambos estados; es decir, los niveles se mantuvieron estables ⁽⁴²⁾. Es por lo anterior que los mismos autores dejan a la fosforilación del eIF2 como el único mecanismo por el cual este factor debería estar involucrado.

En la estivación, los autores afirman que es razonable asumir una contribución de varios tejidos para la regulación de la síntesis proteica ⁽⁴¹⁾. Por esto se considera al proceso de síntesis de proteínas como el principal fenómeno a regular en una depresión metabólica, ya que si no se llevara a cabo este proceso, la depresión estaría limitada, y un gran porcentaje del estado metabólico en el individuo estivando sería dedicado a soportar la síntesis de proteínas, lo cual demanda mucha energía. ⁽⁴¹⁾

Para conocer más a fondo estos asuntos que conciernen a procesos fisiológicos y rutas bioquímicas, los mismos autores de los trabajos referenciados previamente, aconsejan que se aborden otros trabajos generales sobre la regulación del metabolismo celular durante condiciones de estrés medioambiental; tanto sus mecanismos como sus implicaciones ⁽²⁶⁾. Igualmente se estimula el abordaje de

nuevas investigaciones que promuevan el conocimiento científico de las particularidades presentes en el sector helicícola.

Conclusión

La helicultura se ha convertido hoy en día en un negocio muy atractivo para los inversionistas debido a su positiva proyección en el futuro y su alta rentabilidad. Para que estas explotaciones sean rentables, deben conocer muy bien la reproducción del caracol *Helix aspersa* debido a la enorme relación que tiene esta con la producción, convirtiéndose en pieza clave para que toda empresa del sector alcance la eficacia y eficiencia que las lleve a competir en los atractivos mercados internacionales. Lo que se haga o se deje de hacer para mejorar los índices reproductivos de toda explotación helicícola, se reflejará inmediatamente en la rentabilidad de la explotación; por esto todo helicultor ó futuro helicultor debe tener muy en cuenta los aspectos mencionados anteriormente en esta revisión.

BIBLIOGRAFÍA

1. Adamo, S; Chase, R. 1988. Courtship and copulation in the terrestrial snail, *H. aspersa*. Can J Zool 66: 1446-1453.
2. Adamo, S; Chase, R. 1990. The “love dart” of snail *Helix aspersa* injects a pheromone that decreases courtship duration. J Exp Zool 255: 88-87.
3. Albuquerque De Matos, R. M. 1989. Contribution of genetics to snail farming and conservation. Monografía 41, British Crop Protection Council, Slugs and Snails in World Agriculture: 11-18.
4. Almonacid, P; Crespo, J; Zapata, J. 2004. Comparación e implicancias para la helicultura de la capacidad reproductiva en condiciones de laboratorio de ejemplares adultos de *Helix aspersa* (Müller, 1774) (Gastropoda, Pulmonata) de dos localidades de Chile. Agro-Ciencia. 20 (1): 47-52.
5. Arnaud, J; Laval, G. 2004. Stability of genetic structure and effective population size inferred from temporal changes of microsatellite DNA polymorphisms in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 89–102.
6. Aupinel, P ; Bonnet, J. 1996. Influence de la photoperiode sur l'activite saisonniere de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa Müller*). Effet spécifique sur la croissance et la reproduction. INRA Prod. Anim. 9 (1): 79-83.
7. B.F. Vasconcellos, E.P.B. Contel, 2006 Variabilidade genética em algumas criações comerciais brasileiras de escargots (*Helix aspersa*, Müller, 1774) Departamento de Zootecnia - UCG-Goiás.

8. Baminger, H; Haase, M. 1999. Variation in spermathecal morphology and amount of sperm stored in populations of the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. *Journal of Zoology*, 249, 165–171.
9. Baur, B. 1988. Population regulation in the land snail *Arianta arbustorum*; density effects on adult size, clutch size and incidence of eggs cannibalism. *Oecologia*, Berlin n. 77, p. 390- 394.
10. Baur, B. 1992. Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*: experiments and an explanation. *Animal Behaviour*, 43, 511–518.
11. Baur, B; Baur, A. 1997. Random mating with respect to relatedness in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. *Invertebrate Biology*, 116, 294–298.
12. Chevallier, H. 1977. La variabilité de l'Escargot Petit-gris *Helix aspersa* Müller. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, III serie, n. 448, Zoologie, n. 331, p. 425-442.
13. Chevallier, H. 1992. L'élevage des escargots. Production et preparation du Petit-gris. Maison Alfort: Point Vétérinaire. 144 p.
14. Chung, D. J. D. 1986. Stimulation of genital eversion in the land snail *Helix aspersa* by extracts of the glands of the dart apparatus. *J. exp. Zool.* 238, 129–139.
15. Daguzan, J. 1981. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris: *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Reproduction et éclosion des jeunes en bâtiment et en conditions thermohygro-métriques contrôlées. Annales de Zootechnie, Nancy, n. 30, p. 249-272.
16. Dupont-Nivet M., Mallard J., Bonnet JC., Blanc JM., 2000- Direct and correlated responses to individual selection for large adult weight in the edible snail *Helix aspersa* Müller. *J. Exp. Zool.*, 287 : 80-85.
17. Eberhard, WG. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18. Evanno, G; Madec, L; Arnaud, J. 2005. Multiple paternity and postcopulatory sexual selection in a hermaphrodite: what influences sperm precedence in the garden snail *Helix aspersa*?. *Molecular Ecology*. 1-8 p.
19. Fearnley, RH. 1993. Sexual selection, dispersal and reproductive behaviour in hermaphrodite land snails, with particular reference to *Helix Aspersa* Müller. (Pulmonata: Gastropoda). PhD Thesis, University of Manchester, Manchester, UK.
20. Gomot, L; Deray, A. 1987. Les escargot. La Recherche, Paris, v.186, n.18, p. 302-311.
21. Gomot, A, 1997 Biochemical composition of *helix snails*: influence of genetic and physiological factors. May.
22. Gomot, A, Gomot, L, 1994 Influence of brain grafts on growth restoration of snail (*Helix aspersa*) deprived of the midbrain. Laboratoire de Zoologie et Embryologie.
23. Guppy, M. and Withers, P. 1999. Metabolic depression in animals: Physiological perspectives and biochemical generalizations. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 74, 1-40.
24. Gutiérrez, V; Medina, M; Duque, I; Bravo, R. 1989. La Helicicultura en Chile. Informativo Agroeconómico. Santiago Chile. v. 6, n. 4, p. 8-12.

25. Haase, M; Baur, B. 1995. Variation in spermathecal morphology and storage of spermatozoa in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Invertebrate Reproduction and Development*, 28, 33–41.
26. Hand SC 1996. Downregulation of cellular metabolism during environmental stress: mechanisms and implications. *Annu Rev Physiol* 58: 539–563, 1996.
27. Hu, B.-R., Ou Yang, Y.-B. and Wieloch, T. 1993. Heat-shock inhibits protein synthesis and eIF-2 activity in cultured cortical neurons. *Neurochem. Res.* 18, 1003-1007.
28. Iglesias, J. 1995. Biología del caracol común *Helix (Cornu) aspersa* (O. F. Müller, 1774), en poblaciones naturales de Galicia. Implicaciones en su conservación y Cría Zootécnica. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Departamento de Biología Animal, Universidad de Santiago de Compostela, España.
29. Jinks, J. L, y H.S. Pooni, 1988 The genetic basis of environmental sensitivity. Proceedings of the 2nd International Conference on quantitative genetics, North Carolina State University, Raleigh, NC, pp. 505-522.
30. Kimball, S. R., Antonetti, D. A., Brawley, R. M. and Jefferson, L. S. 1991. Mechanism of inhibition of peptide chain initiation by amino acid deprivation in perfused rat liver. Regulation involving inhibition of eukaryotic initiation factor 2 alpha phosphatase activity. *J. Biol. Chem.* 266, 1969-1976.
31. Koene, J; Chase, R. 1998. Changes in the reproductive system of the snail *Helix aspersa* caused by mucus from the love dart. *The Journal of Experimental Biology.* 201; 2313-2319.
32. Lazaridou-Dimitriadou, M; Kattoulas, M; Staikou, A. 1983. Searching for factors that provoke differences in size and weight of snails (*Helix aspersa*) Müller from two different populations, one from island of Crete and the other from Peloponnesus (Greece). *J Molluscan Stud* 12: 89-93.
33. Leguhenec, M ; Daguzan, J. 1983. Rôle de la lumière sur la reproduction de l'escargot, *Helix aspersa* Müller. *C.R. Soc Biol* 279:141-144.
34. Leguhenec, M. 1985. Etude de l'influence de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'escargot Ç petit-gris È *Helix aspersa* Müller (Gast.ropode, Pulmon., Stylommatophore). Doctorat de l'Universit. de Rennes I, 309 pp.
35. Lucarz, A. 1982. Effet du groupement sur la croissance ponderale d'Escargots *Helix aspersa* Müller. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, III serie, n. 294, p. 753-756.*
36. Madec, L ; Coutellec-Vreto, M ; Desbuquois, C. 1998. Sizefecundity relationships in the land snail *Helix aspersa*: preliminary results on a form outside the norm. *Invertebrate Reproduction and Development*, 34, 83–90.
37. Madec, L; Desbuquois, C; Coutellec-Vreto, M. 2000. Phenotypic plasticity in reproductive traits: importance in the life history of *Helix aspersa* (Mollusca: Helicidae) in a recently colonized habitat. *Biological Journal of the Linnean Society.* 69: 25-39.
38. Martin de la Vega, C., Burda, J. and Salinas, M. 2001. Ischemia-induced inhibition of the intiation factor 2a phosphatase activity in the rat brain. *Mem. Cell. Biophys. Biochem.* 12, 1021-1025.
39. Olivares, C. 2005. Caracterización de algunos aspectos biológicos básicos del caracol de tierra *Helix aspersa* (Mollusca: Gastropoda: Stylommatophora) en la IV región de Chile. *Biociencias.* 13 (2): 177-192.

40. Pain, V. M. 1996. Initiation of protein synthesis in eukaryotic cells. *Eur. J. Biochem.* 236, 747-771.
41. Pakay, J. L., Hobbs, A. A., Withers, P. C. and Guppy, M. 2002. The in vivo down-regulation of protein synthesis in the snail *Helix aspersa* during estivation. *Am. J. Physiol.* 283, R197-R204.
42. Pakay, J, HOBBS, A, KIMBALL, S, GUPPY, M, 2003. The role of eukaryotic initiation factor 2a during the metabolic depression associated with estivation. March.
43. Panella, F. 1982. Effect of one cycle of divergent selection for shell length in *Helix aspersa*. Müll. Ann Génét Sél Anim. 14: 421-426.
44. Parker, G. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 45, 525–567.
45. Pedler, S., Fuery, C. J., Withers, P. C., Flanigan, J. and Guppy, M. 1996. Effectors of metabolic depression in an estivating pulmonate snail (*Helix aspersa*): whole animal and in vitro tissue studies. *J. Comp. Physiol. B* 166, 375-381.
46. Perea, J; Mayoral, A; Garcia, A; Martin, R; Felix, E; Acero, R. 2006. Seasonal pattern of reproductive activity of *Helix aspersa* in south of Spain. 57 th Annual Meeting, Antalya 2006. Session N18, Poster 90.
47. Rogers, D; Chase R. 2002. Determinants of paternity in the garden snail *Helix aspersa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 289–295.
48. Rogers, D; Chase, R. 2001. Dart receipt promotes sperm storage in the garden snail *Helix aspersa*. *Behav Ecol Sociobiol.* 50: 122-127.
49. Ros. M, Sorensen. D, Waagepetersen. R, Dupon-Nivet. M, *et al*; 2004 Evidence for genetic control of adult weight plasticity in the snail *helix aspersa*. Genetics Society of America. August.
50. Tinton, S., Tran, N. Q. and Buc, C. P. 1997. Role of proteinphosphorylation events in the anoxia signal-transduction pathway leading to the inhibition of total protein synthesis in isolated hepatocytes. *Eur. J. Biochem.* 249, 121-126.
51. Zapata, J; Zuleta, C. 1994. Cultivo mixto de *Helix aspersa* Müller (Gastropoda, Pulmonata) en el sur de Chile. *Agro-Ciencia* 10: 33-36.