

Conducta de apareamiento en *Calyptraea* (*Trochita*) *trochiformis* Born (Mollusca, Mesogastropoda)

Mating behavior in *Calyptraea* (*Trochita*) *trochiformis* Born
(Mollusca, Mesogastropoda)

DONALD BROWN

Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina,
Universidad de Chile, Casilla 70061, Santiago, Chile

RESUMEN

La conducta de apareamiento en la familia Calyptraeidae se ha relacionado con la asociación del macho sobre la concha de la hembra. En este trabajo se demuestra que *Calyptraea* (*Trochita*) *trochiformis* tiene un patrón conductual común para dos modalidades de asociación durante el apareamiento, de acuerdo al sustrato de adhesión de la pareja. Las observaciones se realizaron en un grupo de ejemplares adheridos a su sustrato rocoso y mantenidos en acuarios. Se obtuvo dieciséis evidencias y registros fotográficos del apareamiento. *C. (T.) trochiformis* mostró el siguiente patrón conductual de apareamiento: Un "cortejo" en que el macho alarga los tentáculos hacia el borde anterior de la concha de la hembra, retracción de los tentáculos seguida de la elongación del pene junto con el tentáculo derecho, e inicio de la cópula. Hay dos formas de asociación de la pareja: a) el macho y la hembra están a cierta distancia enfrentando la región anterolateral derecha del cuerpo, cada uno adherido al sustrato rocoso (apareamiento a distancia, 12 casos observados); b) el macho permanece adherido sobre el costado derecho de la concha de la hembra con la superposición de la región anterolateral derecha del cuerpo (apareamiento superpuesto, 4 casos observados). Los integrantes de la pareja generalmente no se desplazan para aparearse, ellos conservan su posición de vida sedentaria. De acuerdo con los resultados hay una conducta de apareamiento común y, aun cuando los miembros de la pareja pueden estar superpuestos, aparentemente el apareamiento a distancia caracterizaría a la población de *C. (T.) trochiformis* estudiada. Se discute la posibilidad de que esta conducta reproductiva de apareamiento esté influenciada por la capacidad de desplazamiento y la disponibilidad de sustrato para la vida sésil.

Palabras claves: Reproducción, cópula, Calyptraeidae, gastrópodo, molusco.

ABSTRACT

The mating behavior in the Calyptraeidae family has been related to the association of the male over the female shell. Here, we demonstrate that *Calyptraea* (*Trochita*) *trochiformis* has behavioral pattern with two modalities of association during mating, regarding the substrate of adhesion of the mate. Observations were made in a group of specimens attached to a rocky substrate, which was maintained in aquarium. Sixteen signs and photographic records of mating were obtained. *Calyptraea* (*T.*) *trochiformis* showed the following mating pattern: "Courtship", in which the male lengthens its tentacles towards the anterior border of the female shell, is followed by retraction of tentacles and by the simultaneous elongation of the penis and of the right tentacle, and finally by copulation. Mating occurs in either of two ways: (a) male and female remain at a certain distance facing their right anterolateral body region, each one attached to the rocky substrate (distant mating, 12 cases observed); (b) male remains attached to the right side of the female shell, superimposing its right anterolateral body region (superimposed mating, 4 cases observed). The mates generally do not displace for mating, they maintain their sedentary position over the substrate. Although the couple can be superimposed, distant mating characterizes the population studied.

Key words: Reproduction, copulation, Calyptraeidae, gastropod, mollusc.

INTRODUCCION

En el reino animal la sexualidad resultante de la expresión fenotípica tripartita del sexo en su nivel gonadal, corporal y con-

ductual, se manifiesta con una gran diversidad dentro de sus formas generales: el gonocorismo, el hermafroditismo y la expresión sexual múltiple (Chan & O 1981). Los moluscos que han colonizado los am-

bientes terrestres y acuáticos más diversos conforman un grupo muy interesante para el estudio de la sexualidad, que consecuentemente se encuentra representada en una gran variedad de formas, especialmente dentro del hermafroditismo (Remane *et al.* 1980).

En el orden Mesogastropoda, la familia Calyptraeidae se caracteriza por la fecundación interna y una sexualidad hermafrodita consecutiva protándrica. Los animales expresan una función sexual masculina temprana y consecutivamente, luego de un período de transición en que ocurren los cambios en la expresión del sexo, siguen su diferenciación hacia la función sexual femenina, culminando el ciclo vital como hembras (Gould 1917, Coe 1944). En la gónada ambisexual la expresión del sexo se manifiesta como en un animal gonocorista (Bacci 1951). Los ejemplares en fase sexual masculina (machos) presentan túbulos compactos o difusos donde ocurre la espermatogénesis. Después de la transición, los animales en la fase sexual femenina (hembras) desarrollan la ovogénesis en los mismos túbulos o lóbulos modificados (Gould 1917, Coe 1944). El fenotipo a nivel corporal está representado por un sistema reproductor, que en los machos termina en un pene prominente y en las hembras en una vagina paleal (Purchon 1968). El componente conductual de la sexualidad es poco conocido y generalmente se le ha vinculado con instintos conductuales. Por ejemplo: la formación, adhesión al sustrato rocoso y cuidado de las cápsulas ovígeras en la hembra sedentaria y la movilidad con desplazamiento característica en los machos, hasta encontrar la pareja femenina. Puesto que éstos se adosan sobre la concha femenina en una posición anterolateral derecha de la hembra, se ha supuesto que esta asociación implica la posición que favorece la cópula (Coe 1938, 1944, Webber 1977). Sin embargo, en los géneros *Crepidula* y *Crucibulum* hay variaciones interespecíficas en el grado de asociación de los machos (Coe 1938). Evidencias recientes sugieren que la determinación del sexo y la conducta sexual diferiría en especies de *Crepidula* con modos de desarrollo y dispersión diferentes, cuando estos van asocia-

dos a los requerimientos de sustrato y movilidad (Hoagland 1978).

Calyptraea (Trochita) trochiformis (Calyptraeidae) exhibe un hermafroditismo consecutivo protándrico a nivel corporal y gonadal y la presencia de especímenes siempre de menor tamaño que las hembras, sobre las cuales están asociados (Borbarán 1981). Aun cuando el grado de asociación es altamente variable, sugiere que los machos podrían mostrar comportamientos de búsqueda y encuentro de la pareja heterosexual, a la cual se asocia para copular. En el presente trabajo se muestran evidencias de una conducta reproductiva de apareamiento diferente. Los machos no se adhieren sobre la concha de las hembras, sino que permanecen a cierta distancia adheridos al sustrato rocoso. Este tipo de apareamiento, frecuente en el grupo de animales estudiados, permite especular acerca de su posible ventaja como parte de una estrategia reproductiva relacionada con la capacidad de desplazamiento y la disponibilidad de sustrato colonizado para la vida sedentaria.

MATERIALES Y METODOS

En este estudio de conducta reproductiva de apareamiento en *Calyptraea (Trochita) trochiformis* se utilizaron animales extraídos de la zona intermareal de la bahía La Herradura (sector Bucanero) de Coquimbo (29°23'S; 71°30'W). Los ejemplares estaban adheridos al sustrato rocoso de origen (pequeñas rocas), junto con los demás integrantes de la comunidad. Ellos se mantuvieron en acuarios de 60 cm x 30 cm x 25 cm. El agua de mar sin filtrar se cambió cada 15 días y se mantuvo con burbujeo constante de aire. La temperatura del agua varió entre los 11° y los 17°C. Como alimento se suministró algas verdes (*Ulva* sp.) desecadas y molidas, y material sedimentario resuspendido de los acuarios.

La conducta de apareamiento se analizó en 16 evidencias obtenidas por observación directa. Los fenómenos que la caracterizan se registraron con una cámara fotográfica Pentax Asahi K 1000 (lente de 55 mm) y una Nikon 2000 (lente Zoom Macro de 35: 70 mm).

RESULTADOS

Calyptraea (Trochita) trochiformis tuvo dos tipos de asociación durante el apareamiento: a) macho y hembra adheridos al sustrato rocoso manteniendo un espacio apreciable acorde con el tamaño del macho copulante y de tal forma que se enfrentan la región anterolateral derecha del cuerpo (apareamiento a distancia, Figs. 1, 3, 4 y 5); b) el macho adherido a la concha de la hembra esta vez superponiendo la región anterolateral derecha del cuerpo, mientras la hembra permaneció adherida en el sustrato rocoso (apareamiento superpuesto, Fig. 2). El primer tipo de asociación ocurrió en 12 de los 16 casos observados; los restantes correspondieron al segundo tipo (Tabla 1). En ambas modalidades, la posición mantenida por la pareja permitió la contigüidad de sus regiones cefálicas. De esta manera, el pene y la vagina quedaron enfrentados para la cópula.

La conducta de apareamiento ocurrió según el siguiente patrón: i) el macho luego de separar la concha del sustrato rocoso, elongó los tentáculos en varias ocasiones (asomando o no la porción cefálica) hacia el borde anterolateral derecho de la concha de la hembra; el tentáculo derecho más elongado fue usado con mayor frecuencia (Figs. 1A y B, 2A y B, 3B y E). Por su parte, la hembra mantuvo la concha levantada del sustrato rocoso permitiendo el contacto entre los tentáculos y el borde del manto (Figs. 2A y B, 3B y E). ii) El macho retrajo los tentáculos y consecutivamente volvió a estirar el tentáculo derecho, a la vez que elongó el pene con su extremo curvo desplegándose hacia la hembra (Figs. 1C, 2C y D, 3C y F). iii) El macho inició la cópula. Para alcanzar la vagina en la cavidad paleal, introdujo el pene entre la concha y el sustrato rocoso a través de un pliegue del manto al costado derecho de la región anterior de la hembra. La cópula, cuando ocurrió a distancia, se manifestó con un evidente puente peneano para la transferencia de los espermatozoides (Figs. 1D, 2E, 3D y G, 4C-D y F-G, 5A y B). El fin de la cópula se apreció por la retracción del pene (Figs. 2F y G).

El tamaño de los machos en apareamiento

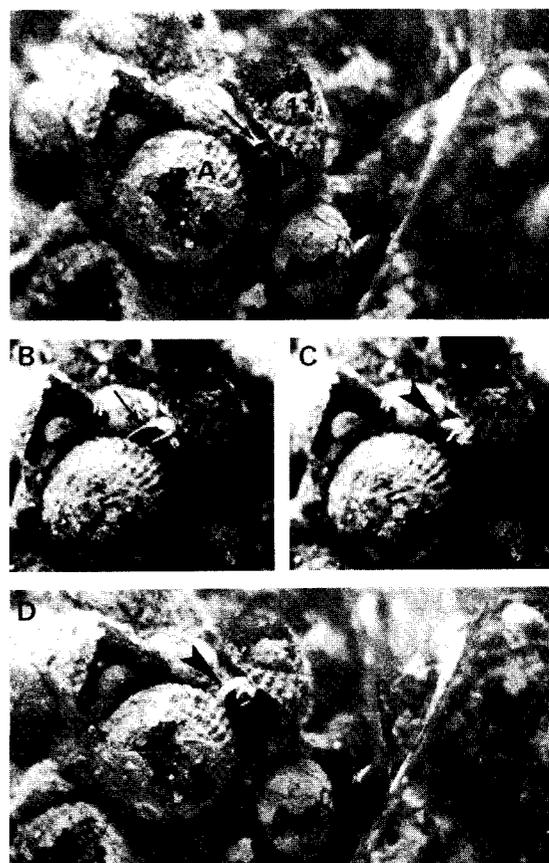


Fig. 1: Apareamiento a distancia de la hembra A (38 mm) con el macho 1 (34 mm) de *C. (T.) trochiformis*. Ambos animales están sobre el sustrato rocoso durante el apareamiento (flecha: tentáculo; punta de flecha: pene). A: Animal 1 con los tentáculos elongados. B: Animal 1 con los tentáculos dirigidos hacia el animal A. C: Animal 1 con los tentáculos retraídos y el pene en elongación hacia el animal A. D: Animales en cópula. La punta de flecha indica el pene del animal 1 que se inserta entre la concha del animal A y el sustrato rocoso.

Distant mating of female A (38 mm) with the male 1 (34 mm) of *C. (T.) trochiformis*. Both animals are over the rocky substrate during mating (arrow: tentacle; arrowhead: penis). A: Animal 1 with elongated tentacles. B: Animal 1 with tentacles directed toward the animal A. C: Animal 1 with retracted tentacles and the penis in elongation toward the animal A. D: Animals in copulation. The arrowhead indicates the penis of animal 1 that is inserted between the shell of animal A and rocky substrate.

miento superpuesto no superó la mitad del de su pareja (Tabla 1; Fig. 2). Entre los machos, aunque generalmente menores en el apareamiento a distancia (Tabla 1), hubo especímenes muy pequeños (Fig. 3, macho

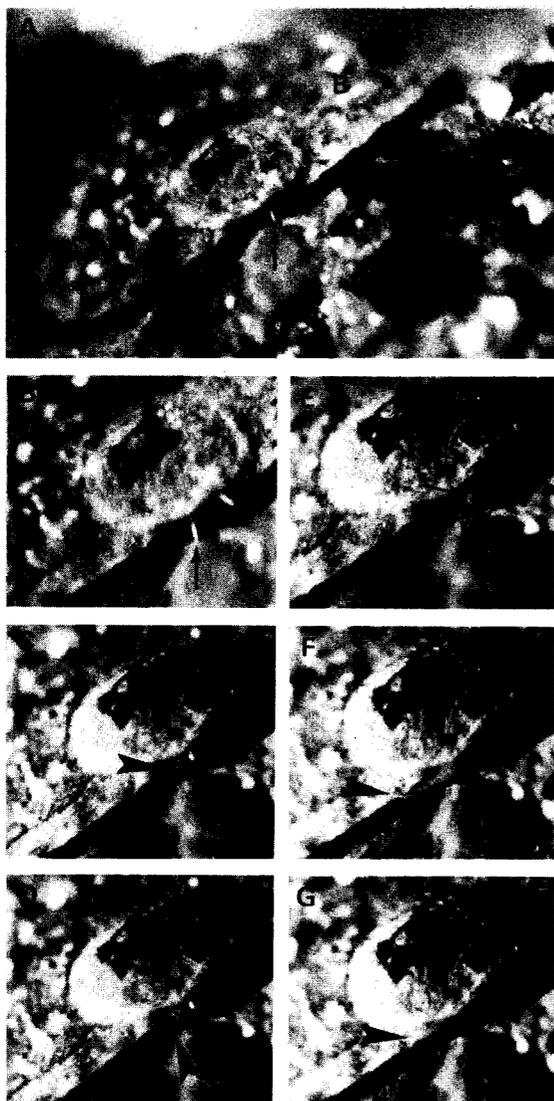


Fig. 2: Apareamiento superpuesto de la hembra B (45 mm) con el macho 2 (12 mm) de *C. (T.) trochiformis*. El macho está sobre la concha de la hembra durante el apareamiento (flecha: tentáculo; punta de flecha: pene). A: Animal 2 con el tentáculo derecho elongado hacia el borde del manto del animal B. B: Animal 2 con ambos tentáculos elongados y el derecho hacia el borde del manto del animal B. C y D: Animal 2 con el pene en elongación. E: Animales en cópula. La punta de flecha indica el pene que se ha introducido por un pliegue del borde del manto. El tentáculo derecho permanece elongado junto al pene. F y G: El animal 2 retira el pene luego de la cópula.

Superimposed mating of female B (45 mm) with the male 2 (12 mm) of *C. (T.) trochiformis*. The male is over the female shell (arrow: tentacle; arrowhead: penis). A: Animal 2 with the right tentacle elongated toward the mantle border of animal B. B: Animal 2 with both elongated tentacles and the right toward the mantle border of animal B. C y D: Animal 2 with the penis in elongation. E: Animals in copulation. The arrowhead indicates the penis that has been introduced in a fold of mantle border. The right tentacle remains elongated close to penis. F y G: The animal 2 withdraws the penis after copulation.

3; Fig. 5) y otros de un tamaño similar al de la hembra (Fig. 4, macho 6). Tanto los machos como las hembras en apareamiento mostraron una concha de desarrollo normal, con la altura menor al diámetro (Tabla 1), indicando un crecimiento no restringido por limitaciones del sustrato.

Es interesante destacar cuatro observaciones en que la hembra se apareó alternativamente con dos machos: la hembra C con los machos 3 y 4 de mucho menor tamaño que ella (Fig. 3), la hembra D con el macho 5 pequeño y el 6 que la sobrepasó en tamaño (Fig. 4), la hembra G que se apareó con el macho 9 superpuesto y el 10 a distancia; ambos de pequeño tamaño y la

hembra H con los machos 11 y 12 también pequeños (Tabla 1).

El apareamiento no implicó la movilidad de las hembras sedentarias; éstas siempre se encontraron adheridas al sustrato rocoso (Tabla 1). El movimiento en algunos casos sólo se limitó a rotar en su eje. Los machos, en general, no se desplazaron; pero se observó que el macho 6 de gran tamaño, desde su lugar de vida sedentaria (Fig. 4A) se acercó a la hembra D para el apareamiento (Figs. 4E, F y G). El mismo macho retornó a su lugar posteriormente y al cabo de un tiempo se desplazó al fondo del acuario. Después de seis meses de haber copulado, se pudo observar que este animal sufrió la involución del sistema reproductor masculino. En otro caso, el macho 7, de pequeño tamaño, se acercó a la hembra E y luego de copular (Figs. 5A y B) se alejó de ella (Fig. 5C). Finalmente, los machos 3, 5 y 9 se desplazaron por los alrededores y volvieron a su lugar de vida sedentaria; para el macho 9, era la concha de la hembra G.

TABLA 1

Tamaño de los ejemplares de *C. (T.) trochiformis* y posición durante el apareamiento
 Size of *C. (T.) trochiformis* exemplars and position during mating

Machos				Hembras			
Animal Número	Diámetro (mm)	Alto (mm)	Posición	Animal	Diámetro (mm)	Alto (mm)	Posición
1	34	—	sustrato rocoso	A	38	—	sustrato rocoso
2	12	4	sobre hembra	B	45	17	" "
3	10	3	sustrato rocoso	C	49	19	" "
4	23	9	" "				" "
5	18	—	" "	D	38	—	" "
6	40	—	" "				" "
7	11	—	" "	E	33	—	" "
8	19	8	sobre hembra	F	38	16	" "
9	15	6	sobre hembra	G	44	18	" "
10	7	2	sustrato rocoso				" "
11	7	2	sustrato rocoso	H	40	15	" "
12	11	4	" "				" "
13	20	10	" "	I	45	22	" "
14	11	3	" "	J	41	18	" "
15	19	7	" "	K	44	21	" "
16	15	6	sobre hembra	L	51	20	" "

--: No hay datos

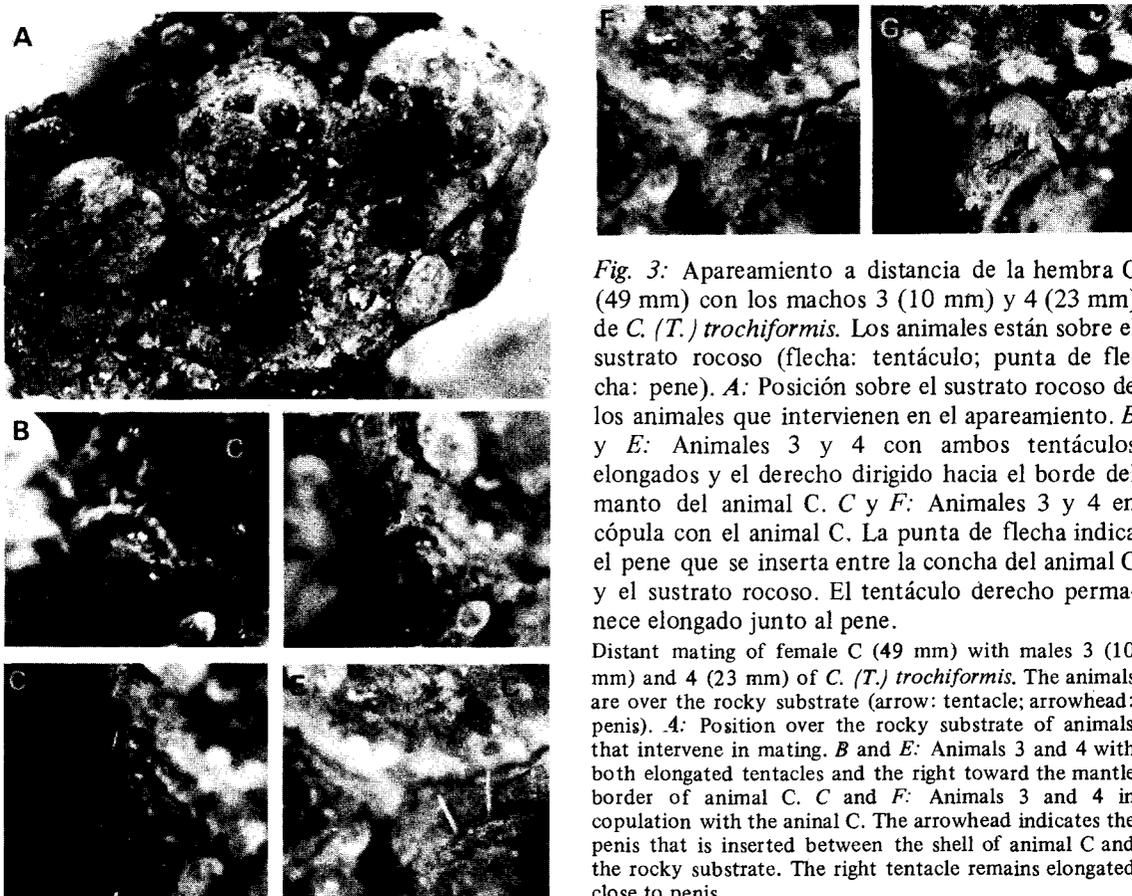


Fig. 3: Apareamiento a distancia de la hembra C (49 mm) con los machos 3 (10 mm) y 4 (23 mm) de *C. (T.) trochiformis*. Los animales están sobre el sustrato rocoso (flecha: tentáculo; punta de flecha: pene). A: Posición sobre el sustrato rocoso de los animales que intervienen en el apareamiento. B y E: Animales 3 y 4 con ambos tentáculos elongados y el derecho dirigido hacia el borde del manto del animal C. C y F: Animales 3 y 4 en cópula con el animal C. La punta de flecha indica el pene que se inserta entre la concha del animal C y el sustrato rocoso. El tentáculo derecho permanece elongado junto al pene.

Distant mating of female C (49 mm) with males 3 (10 mm) and 4 (23 mm) of *C. (T.) trochiformis*. The animals are over the rocky substrate (arrow: tentacle; arrowhead: penis). A: Position over the rocky substrate of animals that intervene in mating. B and E: Animals 3 and 4 with both elongated tentacles and the right toward the mantle border of animal C. C and F: Animals 3 and 4 in copulation with the animal C. The arrowhead indicates the penis that is inserted between the shell of animal C and the rocky substrate. The right tentacle remains elongated close to penis.

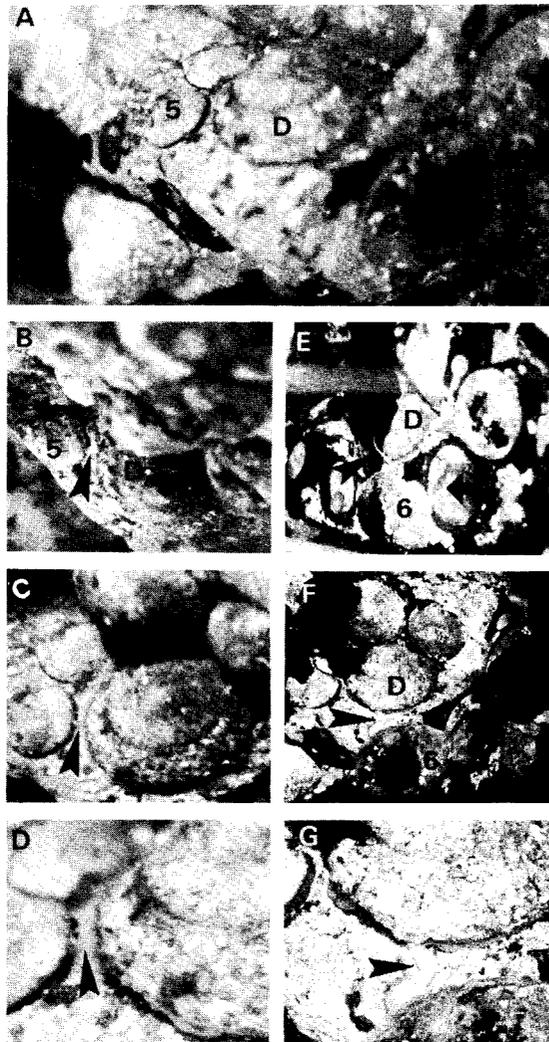


Fig. 4: Apareamiento a distancia de la hembra D (38 mm) con los machos 5 (18 mm) y 6 (40 mm) de *C. (T.) trochiformis*. Los animales están sobre el sustrato rocoso (punta de flecha: pene). *A:* Posición sobre el sustrato rocoso de los animales que intervienen en el apareamiento. *B* y *E:* Animales 5 y 6 con el pene elongado antes de la cópula con la hembra D. El animal 6 se ha desplazado de su posición original (flecha). *C* y *F:* Animales 5 y 6 en cópula con el animal D. *D* y *G:* Detalle de la anterior. El pene se inserta entre la concha de la hembra y el sustrato rocoso.

Distant mating of female D (38 mm) with males 5 (18 mm) and 6 (40 mm) of *C. (T.) trochiformis*. The animals are over the rocky substrate (arrowhead: penis). *A:* Position over the rocky substrate of animals that intervene in mating. *B* and *E:* Animals 5 and 6 with elongated penis before copulation with female D. Animal 6 has been moved from their original position (arrow). *C* and *F:* Animals 5 and 6 in copulation with the animal D. *D* and *G:* Detail of the above. The penis is inserted between the shell of female D and the rocky substrate.

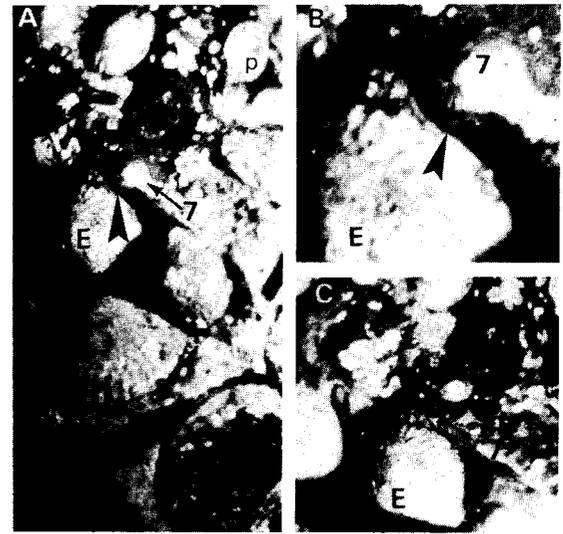


Fig. 5: Cópula a distancia de la hembra E (33 mm) con el macho 7 (11 mm) de *C. (T.) trochiformis*. Ambos animales están sobre el sustrato rocoso (punta de flecha: pene). *A:* Animales en cópula. *B:* Detalle de la anterior. El pene del animal 7 se inserta entre la concha del animal E y el sustrato rocoso. *C:* El animal 7 se aleja del animal D luego de la cópula.

Distant copulation of female E (33 mm) with male 7 (11 mm) of *C. (T.) trochiformis*. Both animals are over the rocky substrate (arrowhead: penis). *A:* Animals in copulation. *B:* Detail of the above. The penis of animal 7 inserts between the shell of animal E and the rocky substrate. *C:* Animal 7 moves away of animal D after copulation.

DISCUSION

Dentro de los moluscos mesogastropodos la familia Calyptraeidae está representada por 7 géneros con más de 150 especies, que se caracterizan por la sexualidad hermafrodita protándrica. La biología reproductiva de los géneros *Crepidula*, *Calyptraea* y *Crucibulum* es la más conocida, en particular las fases sexuales por las que pasan durante su ciclo de vida. Se cree que la asociación de individuos jóvenes inmaduros y/o en fase masculina con individuos de sexo femenino, regularía la expresión del sexo (Gould 1952, Coe 1938, 1953). En *Crepidula fornicata*, por ejemplo, la edad y el tamaño en que ocurre el cambio en la expresión del sexo varían con la densidad de la población y si el macho estaba "apareado" cuando comenzó el cambio de sexo; a diferencia de *C. convexa* en que aparentemente no exis-

tiría tal influencia, a pesar que en condiciones de alta densidad la fase masculina funcional comenzaría a un menor tamaño (Hoagland 1978). Sin embargo estas asociaciones muestran una gran variabilidad inter-específica en relación con su duración. *Crepidula onyx* Sowerby y *C. fornicata* Say tienen asociación permanente; *C. convexa* Say, *C. adunca* y *Crucibulum spinosum*, asociación por un período largo; *Crepidula plana* y *C. nummaria*, asociación por un tiempo altamente variable y *C. lingulata*, asociación breve (Coe 1938). A pesar de esta heterogeneidad, tal asociación involucraría la expresión de una conducta de apareamiento, necesaria para que el macho superpuesto a la hembra establezca la contigüidad anatómica propia de la cópula (Coe 1944, Purchon 1968, Webber 1977). Los machos de *Crepidula convexa* Say son muy móviles (Hendler & Franz 1971) y los machos de *Calyptraea chinensis*, durante el período reproductivo, aparentemente se asocian a la concha de las hembras sólo para la cópula (Wyatt 1961). Consecuentemente la movilidad parece ser una conducta masculina básica durante la estación reproductiva, que permitiría la asociación y cópula con la hembra sedentaria, y también con más de una hembra en la población.

En este estudio se demuestra que en *Calyptraea (Trochita) trochiformis* la asociación estrecha del macho sobre la hembra no es requisito para el apareamiento (apareamiento superpuesto). Por el contrario, ambos integrantes de la pareja pueden estar adheridos al sustrato rocoso y establecer un apareamiento a distancia, no descrito hasta ahora. Aparentemente este tipo caracterizaría a la población intermareal de El Bucanero en la bahía La Herradura, de Coquimbo, por la mayor frecuencia en que ocurrió para la muestra observada (12 de los 16 apareamientos). Para ambas formas, estas primeras evidencias de la conducta de apareamiento han permitido establecer un patrón común de comportamiento, con al menos dos componentes observables: el "cortejo", limitado a un trabajo tentacular del macho hacia la hembra, en que percibiría (y/o estimularía) su receptividad, posición y distancia y la cópula, en que el macho elonga el tentáculo derecho y el

pene en la misma dirección, insertándolo en la vagina paleal.

El apareamiento en *C. (T.) trochiformis* generalmente compromete a animales que conservan su posición de vida sésil. Los machos cuando se desplazan para la cópula no se superponen a la hembra (Figs. 4E-G, 5) y vuelven al lugar de vida sésil (Figs. 4E-G). También pueden hacer incursiones en los alrededores, para volver al lugar de vida sésil mantenido durante la cópula (machos 3, 5 y 9; Tabla 1). Estas evidencias hacen pensar que la conducta primaria en los animales es adquirir un lugar de vida sedentaria para su crecimiento y desarrollo. Este podría ocurrir sobre hembras o sobre sustrato rocoso inmediato a ellas, dependiendo de la densidad poblacional y la oferta de sustrato. Desde ese instante se establecería la proximidad para el apareamiento en el momento de la madurez masculina. En el género *Crepidula* habría especies no gregarias y gregarias a las que se les ha atribuido una conducta sexual de apareamiento común; luego que se analiza la densidad poblacional de los juveniles y la capacidad de formar pares, en relación con los diferentes integrantes de la población y preferentemente con las hembras (Hoagland 1978; Tablas 1 y 3). *C. convexa* no sería gregaria por la baja densidad y capacidad para formar pares que son transitorios. Pero se debe considerar su gregarismo en relación con la población total (alta densidad de juveniles), con su capacidad de desplazamiento (juveniles y machos móviles) y la oferta de sustrato natural para el sedentarismo; durante éste desarrollaría la conducta sexual de apareamiento estable, no necesariamente con formación de una pareja superpuesta. En *C. fornicata* y *C. onyx*, denominadas gregarias, esta conducta ha sido confusamente ligada a la conducta sexual de apareamiento (como en *C. convexa*); a la vez que se ha asociado a mecanismos primarios de atracción, desarrollados ante la alternativa de la concha de los animales adultos como sustrato de fijación.

En el presente trabajo los animales se extrajeron de una población del intermareal rocoso altamente intervenido por el hombre. En este lugar, la densidad aparente es

baja y consecuentemente el grado de asociación. Los animales están adheridos preferentemente a las superficies inferiores de las rocas, zona de mayor exposición al agua durante la baja marea. Además en esta ubicación, la movilidad está restringida y el espacio necesario para la superposición podría ser reducido. En este ambiente, aun cuando es posible encontrar animales asociados, sería más eficaz una conducta de apareamiento a distancia. Así se reducirían las necesidades de desplazamiento y de espacio para la pareja durante la cópula. Este tipo de comportamiento resultaría ventajoso para que machos grandes y sésiles, próximos a hembras, cumplan con la función reproductiva dentro de la población. Aun cuando los machos de tamaño similar al de la hembra con que se aparean parecen ser la excepción, el tipo de concha cónico que caracteriza a *Calyptraea* implicaría un riesgo temporal de exposición a la depredación durante un apareamiento superpuesto. El cuerpo quedaría desprotegido en las zonas que la convexidad de la concha de la hembra hacen incompatible la adhesión estrecha de la concha del macho. Por lo tanto, parece improbable la asociación breve con apareamiento superpuesto.

Existe la evidencia que *Calyptraea (Trochita) trochiformis* se presenta asociada en una población no intervenida por el hombre. Esta se caracteriza por una alta densidad de animales y falta de sustrato rocoso para la fijación (Borbarán 1981). Por lo tanto, sería esperable que la superposición respondiera a tal contingencia y, consecuentemente, influyera en la adquisición de una conducta de apareamiento en superposición, la que en tal caso debiera darse con mayor frecuencia.

La poligamia es una conducta poco documentada en Calyptraeidae; en *Crepidula fornicata* se ha observado a varios machos "copulando" con las hembras a las que están superpuestos formando una pila, pero no quedó claro si es una inferencia a partir de la superposición observada (Hoagland 1978). En *C. (T.) trochiformis* se podría especular el comportamiento polígico en el caso del macho 7. Luego de acercarse a la hembra E, copular y alejarse, se aparearía con otras hembras en su

recorrido (Fig. 5). También se podría esperar tal conducta en aquellos machos que se desplazan, volviendo al lugar de vida sedentaria mantenido durante la cópula (animales 3, 5 y 9; Tabla 1). Aquí se demuestra por primera vez un comportamiento poliándrico de algunas hembras que se aparearon con más de un macho (Figs. 3 y 4; Tabla 1).

Estas evidencias de la expresión conductual del sexo de *C. (T.) trochiformis*, hacen pensar que su sexualidad hermafrodita protándrica respondería a la baja movilidad, por su condición de vida sésil. Los juveniles se desarrollan como machos en el entorno donde existen generaciones de mayor edad y potencialmente en fase femenina. Esta condición propia del hermafroditismo consecutivo aumentaría la probabilidad de apareamiento de la población. Se asegura así la posibilidad de encuentro de generaciones jóvenes que experimentan la fase masculina (posteriormente se incorporarán al stock femenino de la población) con animales de generaciones más antiguas potencialmente hembras. De la misma manera está respondiendo a la ventaja de tamaño pero en el sentido que cada individuo va a ser un copulante eficaz como macho a un tamaño y a otro como hembra; luego del tiempo respectivo de diferenciación sexual funcional. Además que hay una ventaja de tamaño para: la función ovogenética en la gónada con la producción de grandes huevos cargados de vitelo, la elaboración de los líquidos y cubiertas capsulares por el oviducto y la ovoposición de los huevos protegidos en cápsulas que la hembra pegará al sustrato rocoso y cuidará hasta la eclosión y evacuación de un pequeño juvenil (desarrollo directo; observación personal). La hembra aparentemente tiene una conducta de evacuación en que los juveniles recién eclosionados de las cápsulas son expelidos a distancia (observación personal) y probablemente transportados por el agua dependiendo del régimen de corrientes marinas. Una vez que los animales se adhieren al sustrato rocoso y se desarrollan, una capacidad de desplazamiento reducida podría traducirse en problemas de endogamia y deriva genética. Sin embargo, la endogamia potencial por cruzamientos entre naci-

dos de la misma ovipostura se reduciría con la diferenciación del sexo femenino a un rango de talla similar. Esto asegura entonces que el apareamiento siempre esté ocurriendo entre individuos de generaciones diferentes que se incorporan a la población. También se reduciría la deriva genética con el reclutamiento de nuevas generaciones de machos funcionales, aumentando la variedad de posibles cruzamientos (comportamiento poliándrico con apareamientos múltiples que comprometen a machos de diferentes tamaños). Por lo tanto, la selección de este tipo de sexualidad aparentemente surge como una respuesta integral que satisface los tres modelos comúnmente manejados en la explicación del origen del hermafroditismo (Ghiselin 1969): Por una parte, al modelo de baja densidad o movilidad; por otra, al modelo de ventaja de tamaño y finalmente al de dispersión génica. La expresión del sexo al nivel conductual podría ser seleccionada o influenciada por el grado de movilidad y la disponibilidad de sustrato para la vida sedentaria. Tales conductas podrían tener un gran significado si los animales están organizados en subgrupos o clanes sexualmente autosuficientes interactuando limitados a un sustrato rocoso pequeño.

Así, en la familia Calyptraeidae, la sexualidad hermafrodita consecutiva protándrica con su expresión fenotípica tanto a nivel corporal, gonadal como conductual, tendría una gran variedad de posibilidades de expresión recombinables, para responder coordinadamente a la heterogeneidad de ambientes e interacciones comunitarias.

AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo a un observador de la naturaleza, el Prof. Dr. Carlos Antonio Viviani. Agradezco al Dr. Eduardo Bustos-Obregón por brindarme la posibilidad de seguir trabajando en mi línea de investigación en reproducción de invertebrados marinos. También vaya mi especial agradecimiento a los Profs. Raúl Godoy, José

Navarro y Angel Spotorno, por la revisión crítica de este manuscrito; y a Héctor Muñoz por el procesamiento del material fotográfico. Finalmente a mi esposa, Leticia Luna, por su constante estímulo y crítica.

LITERATURA CITADA

- BACCI G (1951) L'ermafroditismo di *Calyptraea chinensis* L. e di altri Calyptraeidae. Pubblicazione della Stazione Zoologica de Napoli 23: 66-90.
- BORBARAN M (1981) La inversión del sexo en la chocha, *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Mollusca: Gastropoda) de Bahía La Herradura. Seminario de título. Universidad de Chile, sede La Serena. 42 pp.
- COE WR (1938) Influence of association on the sexual phases of gastropods having protandric consecutive sexuality. *Biological Bulletin* 75: 274-285.
- COE WR (1944) Sexual differentiation in mollusks. H. Gastropods, amphineurans, scaphopods, and cephalopods. *Quarterly Review of Biology* 19: 85-97.
- COE WR (1953) Influences of association, isolation and nutrition on the sexuality of snails of the genus *Crepidula*. *Journal of Experimental Zoology* 122: 5-20.
- CHAN STH & WS O (1981) Environmental and non-genetic mechanisms in sex determination. En: *Mechanisms of sex differentiation in animals and man*. Academic Press, London.
- GHISELIN MT (1969) The evolution of hermafroditism among animals. *Quarterly Review of Biology* 44: 189-208.
- GOULD HN (1917) Studies on sex in the hermafrodite mollusc *Crepidula plana*. I. History of the sexual life. *Journal of Experimental Zoology* 23 (1): 1-69.
- GOULD HN (1952) Studies on sex in the hermafrodite mollusk *Crepidula plana*. IV. Internal and external factors influencing growth and sex development. *Journal of Experimental Zoology* 119: 93-163.
- HENDLER G & DR FRANZ (1971) Population dynamics and life history of *Crepidula convexa* Say (Gastropoda: Prosobranchia). *Biological Bulletin* 141: 514-526.
- HOAGLAND KE (1978) Protandry and the evolution of environmentally-mediated sex change: A study of the Mollusca. *Malacologia* 17 (2): 365-391.
- PURCHON RD (1968) Chapter 6. Reproduction. In: *The Biology of Mollusca*: 269-332. Pergamon Press, Oxford.
- REMANE A, V STORCH & U WELSCH (1980) IV. Mollusca (moluscos). En: *Zoología Sistemática. Clasificación del Reino Animal*: 121-169. Omega S.A., Barcelona.
- WEBBER HH (1977) Chapter 1 Gastropoda: Prosobranchia. En: *Reproduction of marine invertebrates. Volume IV. Molluscs: Gastropods and Cephalopods*: 1-114. Academic Press, New York.
- WYATT HV (1961). The reproduction, growth and distribution of *Calyptraea chinensis* (L.) *Journal of Animal Ecology* G. B. 30: 283-302.