



Efecto de las condiciones micro-climáticas en el comportamiento reproductivo del *Helix aspersa*

Effect of microclimatic conditions on the reproductive behavior of the *Helix aspersa*

Hugo Ángel Fernández Cabrera*, Liz Amelia Juanitaflor Morales Cabrera, Mariano Agustín Ramos García.

Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo, Juan XXIII 391, Lambayeque – Perú.

Recibido: 12 octubre 2012. Aceptado: 28 octubre 2013.

Resumen

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto factores microclimáticos (temperatura y humedad relativa) en la reproducción de caracoles de tierra (*Helix aspersa*). Para esto se acondicionaron cámaras de incubación con cuatro niveles de humedad relativa y de temperatura. Se evaluaron como respuestas la postura, duración de la incubación y porcentaje de eclosión. Se concluye que a $81,0 \pm 0,63\%$ de humedad relativa y $23,9 \pm 0,39$ °C de temperatura se logran los mejores resultados.

Palabras claves: *Helix aspersa*, incubación, postura, eclosión, microclima.

Abstract

The aim of this study was to evaluate the effect of microclimatic conditions (temperature and relative humidity) on the reproduction of land snails (*Helix aspersa*). For this, incubation's chambers were conditioned with different four levels of relative humidity and temperature. Posture, length of incubation and hatching rate were evaluated. It was concluded that $81.0 \pm 0.63\%$ of relative humidity and 23.9 ± 0.39 °C of temperature the best results are achieved.

Keywords: *Helix aspersa*, incubation, posture, hatching, microclimate.

1. Introducción

En El Alto, provincia de Ferreñafe, departamento de Lambayeque, Perú, se ha implementado un criadero tecnificado de caracoles de tierra con fines de exportación, en estas instalaciones, se ha podido observar una alta variabilidad en el periodo de incubación (15 - 30 días) y en el porcentaje de eclosión; supuestamente debido a la humedad relativa. Los huevos eclosionan de 14 a 20 días después de la postura. Las crías eclosionan con un caparazón semitransparente y quedan bajo la tierra de 4 a 6 días, luego escarban hasta la superficie por un túnel que el primero

abre y como consecuencia salen los demás. Benito (2000) argumenta que este proceso se lleva a cabo entre 24 a 40 horas y que no todos los huevos son fértiles; generalmente eclosionan más del 85% dependiendo del estado del reproductor. Al nacer los caracoles pesan, aproximadamente, 0,04 gramos cada uno.

González *et al.* (2008) indica que el *Helix aspersa* ha sido capaz de controlar la deshidratación de su superficie corporal, que ocasiona la pérdida de una cantidad considerable de agua en la producción de baba para sus movimientos; ha desarrollado mecanismos que le permite

* Autor para correspondencia

E-mail: thegoodboy_3000@hotmail.com (H. Fernández)

sobrevivir en condiciones de sequedad, escasez de alimento, altas o bajas temperaturas, y excesiva radiación solar y/o viento.

H. aspersa sobrevive en un amplio rango de latitudes, incluyendo condiciones secas y temperaturas extremas; se ha demostrado que el hábitat afecta la tasa de crecimiento, la sobrevivencia y la fecundidad; por lo tanto, esclarecer los factores involucrados en la selección del micro-hábitat es crucial para mejorar los sistemas de crianza de caracoles (Chevalier, 1977; Cowie, 1985; Dyer y Landis, 1996; Iglesias *et al.*, 1996). Perea *et al.* (2007) realizaron ensayos para determinar el efecto de la luz y la complejidad del sustrato estructural sobre la selección del micro-hábitat para el caracol *H. aspersa* Müller. El uso de ventilación y humidificadores permitieron regular la temperatura y humedad relativa del laboratorio. Durante el día, la media de humedad relativa y temperatura fue de 63% y 25°C, respectivamente; durante la noche, la humedad relativa media alcanzó 77% y la temperatura disminuyó a 19°C. En estas condiciones los caracoles descansaron durante el día y estuvieron más activos moviéndose y alimentándose en la noche. Indican, además, que los caracoles de tierra son muy sensibles a la deshidratación y que tienen varias estrategias para enfrentarse al estrés térmico y desecación, como la secreción de un epifragma, comportamiento de agrupación,

compartimentalización selectiva de fluidos corporales y depresión metabólica. Se evidenció que *H. aspersa* prefiere sustratos complejos y esta preferencia se explicaría por un mecanismo para combatir el estrés físico. El sustrato complejo retiene más humedad que los simples mediante la reducción de pérdidas de agua a través de la evaporación y el viento, además de reducir las fluctuaciones de temperatura.

Así, el objetivo de este estudio fue determinar el efecto de cuatro niveles climáticos (Humedad Relativa y Temperatura) en la postura, duración de la incubación y el porcentaje de eclosión.

2. Materiales y métodos

Declaración de Ética. La recogida *H. aspersa* se realizó de acuerdo a directrices nacionales e internacionales pertinentes, sin permisos específicos debido a que no se obtuvieron de áreas protegidas del país. *H. aspersa* no es una especie en peligro de extinción o protegida.

Características climáticas. El experimento se desarrolló en un criadero, ubicado en el Sector El Alto del distrito de Ferreñafe, Departamento de Lambayeque, Perú. Las condiciones predominantes son de bosque seco tropical, con temperaturas que fluctúan entre 15 y 25°C en invierno (julio-setiembre) y entre 22 y 33°C en verano (octubre-diciembre).

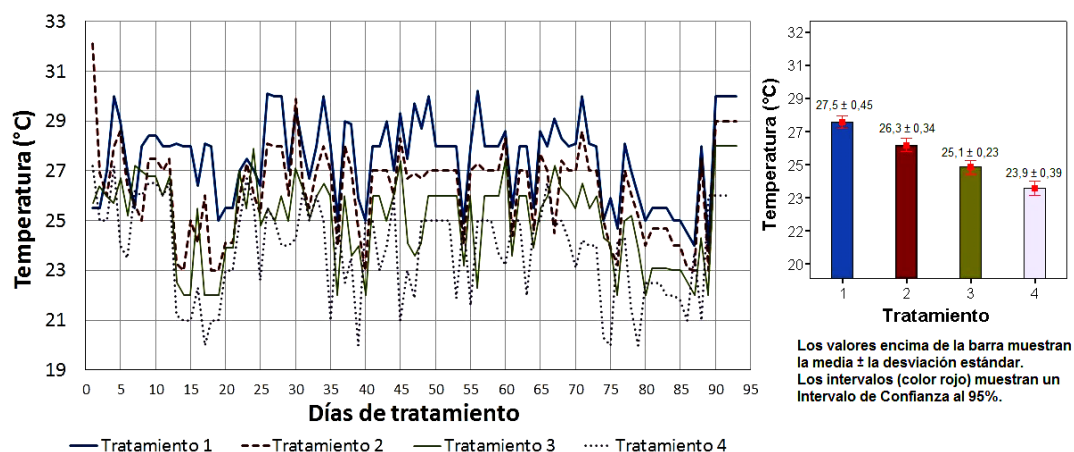


Figura 1. Comportamiento de la temperatura durante el experimento en cada tratamiento.

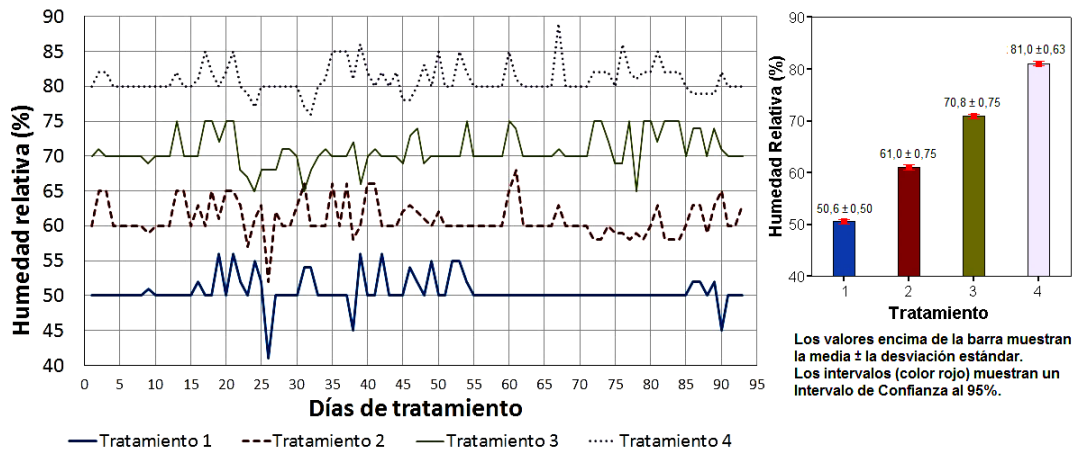


Figura 2. Comportamiento de humedad relativa durante el experimento en cada tratamiento.

El experimento se inició el 24 de agosto y culminó el 24 de noviembre (93 días en total) habiéndose obtenido promedios en cada tratamiento de $27,5 \pm 0,45$ (Tratamiento 1), $26,3 \pm 0,34$ (Tratamiento 2), $25,1 \pm 0,45$ (Tratamiento 3) y $23,9 \pm 0,39$ (Tratamiento 4) (Figura 1).

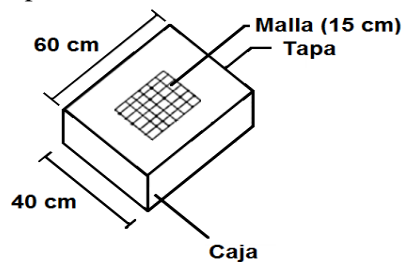
La humedad relativa del ambiente fluctúa entre 50 y 60% en invierno y entre 65 y 75% en verano. En esta estación se dispone de 13 horas de luz solar y una menos en invierno. En este trabajo se obtuvieron promedios en cada tratamiento de $50,6 \pm 0,50$ (Tratamiento 1), $61,0 \pm 0,75$ (Tratamiento 2), $70,8 \pm 0,75$ (Tratamiento 3) y $81,0 \pm 0,63$ (Tratamiento 4) (Figura 2).

Esquema de experimentación

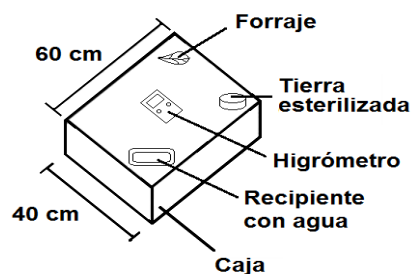
Se construyeron cámaras (para la reproducción e incubación) de madera balsa (tablas de 1cm con tapa, con 60 cm de largo, 40 cm de ancho y 15 cm de alto (Figura 3). Cada cámara contó con un higrómetro (Thermo higrómetro Digital Portátil 73.00 RadioShack TM, con rango de medición para la humedad de 20 a 95% y temperatura de -50 a 70 °C; precisión para la humedad de $\pm 0,1\%$ y para la temperatura de $\pm 0,1$ °C) ubicado en el centro de la misma. Estas cámaras de reproducción e incubación también estaban acondicionadas con esponjas para mantener lo más constante posible la humedad relativa y temperatura en cada tratamiento. Las cámaras de reproducción contaron con depósitos para la postura, que

estuvieron llenos de tierra esterilizada procedente del criadero.

El sistema de riego fue manual y tecnificado; el sistema manual se operaba cuando la humedad relativa de los tratamientos no llegaba a la humedad requerida de la experimentación o solamente para mantenerlas.



(a)



(b)

Figura 3. Cámara de apareamiento e incubación (a) Vista externa; (b) Vista interna.

En cambio el sistema tecnificado consistía de aspersores que se ponían en funcionamiento tres veces al día manteniendo las humedades relativas de los tratamientos a los porcentajes de humedades requeridos para la experimentación.

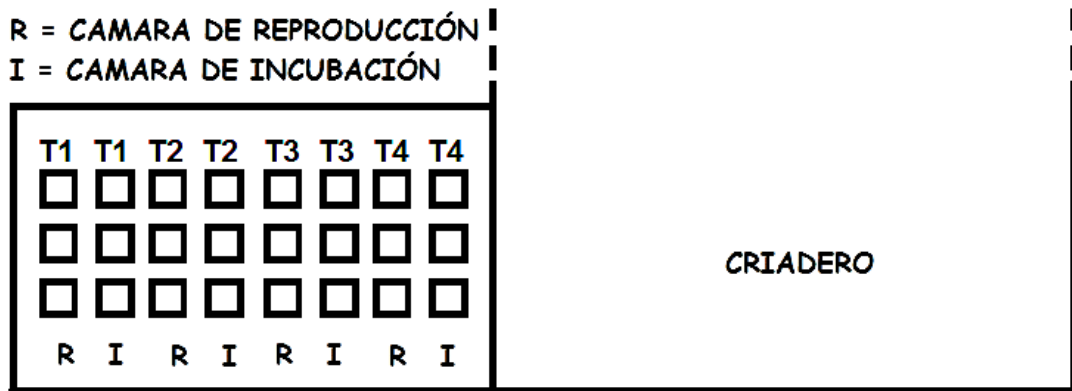


Figura 4. Esquema del diseño experimental aplicado (T1: Tratamiento 1; T2: Tratamiento 2; T3: Tratamiento 3 y T4: Tratamiento 4).

Crianza

El ensayo se condujo en el interior del galpón de crianza, con postes de eucalipto, malla y con techo de manta arpillera templada. Se construyeron cámaras de madera balsa (1cm) con tapa, de 60 cm de largo, 40 cm de ancho y 15 cm de altura, equivalentes a una densidad de 167 caracoles por metro cuadrado. Fueron acondicionadas con esponjas para mantener la humedad relativa y temperatura; y para la postura se colocaron depósitos llenos de tierra esterilizada a 120°C. La alimentación consistió en 20 g de alimento verde ya sea, follaje de maíz o col china y unos 10 mil de agua, por 40 caracoles adultos. Cada cámara contó con un higrómetro para medir y controlar temperatura y humedad. Las cámaras de reproducción y de incubación estuvieron colocadas en un andamio de eucalipto y junto a un sistema de riego, constituido por una manguera y un balde con grifo, con el que se mantuvo la humedad relativa. Diariamente se supervisaron las cámaras de reproducción e incubación para la evaluación de las variables. Verificada la postura en los recipientes, éstos fueron llevados a las cámaras de incubación con las mismas condiciones ambientales de las cámaras de reproducción, permitiendo el conteo de huevos a los 5 días de postura.

Análisis estadístico

Se realizó en análisis de varianza (ANAVA) para determinar el efecto tanto de la humedad relativa como de la

temperatura en la reproducción de los caracoles. Luego se utilizaron las pruebas de Duncan y Tamhane ($p \leq 0,05$) para determinar entre qué tratamientos existe diferencia estadística.

Diseño experimental

El estudio fue conducido en un diseño completamente aleatorio (DCA), para la evaluación de cuatro niveles de humedad relativa y cuatro niveles de temperatura. Se trabajó con tres cámaras conteniendo 40 caracoles por cada tratamiento y con tres repeticiones, totalizando 480 caracoles aptos reproductivamente seleccionados de los galpones de producción y distribuidos al azar (Figura 4).

3. Resultados y discusión

En la Figura 5 se observa la variación de la postura en función de los días que duró el experimento. Se observa claramente que las posturas se relacionan en forma directa con la humedad relativa (HR) e inversa con la temperatura (T). Es así que en el T4 (81% y 23,9 °C) se observaron 15 posturas en comparación del T1 (50,6% y 27,5 °C) en donde sólo se observaron 9.

Si observamos el comportamiento de la postura en forma mensual, vemos que en el T4 (81% y 23,9 °C) siempre hay un incremento, en el T2 (61% y 26,3) un decremento y en los T1 (50,6% y 27,5 °C) y T3 (70,8% y 25,1 °C) un comportamiento irregular aumentando primero y disminuyendo después.

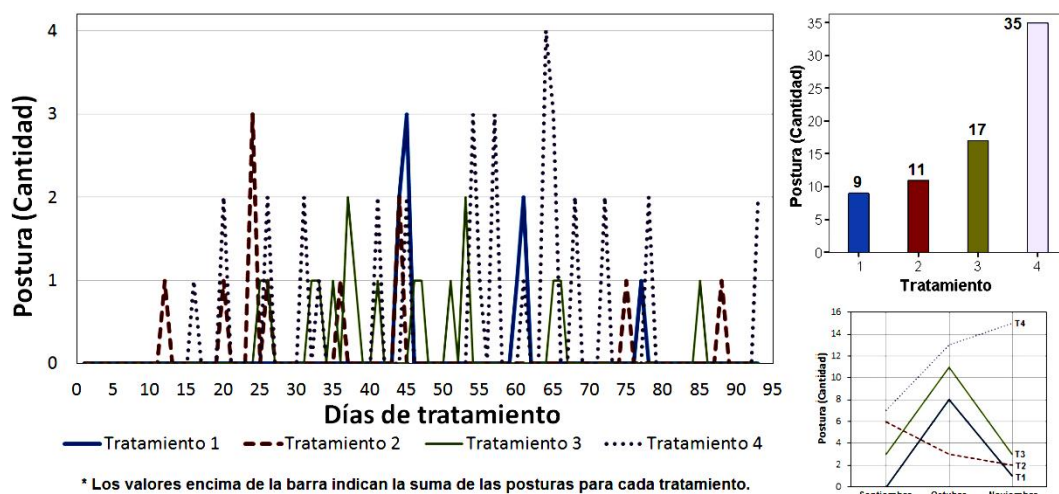


Figura 5. Postura observada por día, mes y por tratamiento.

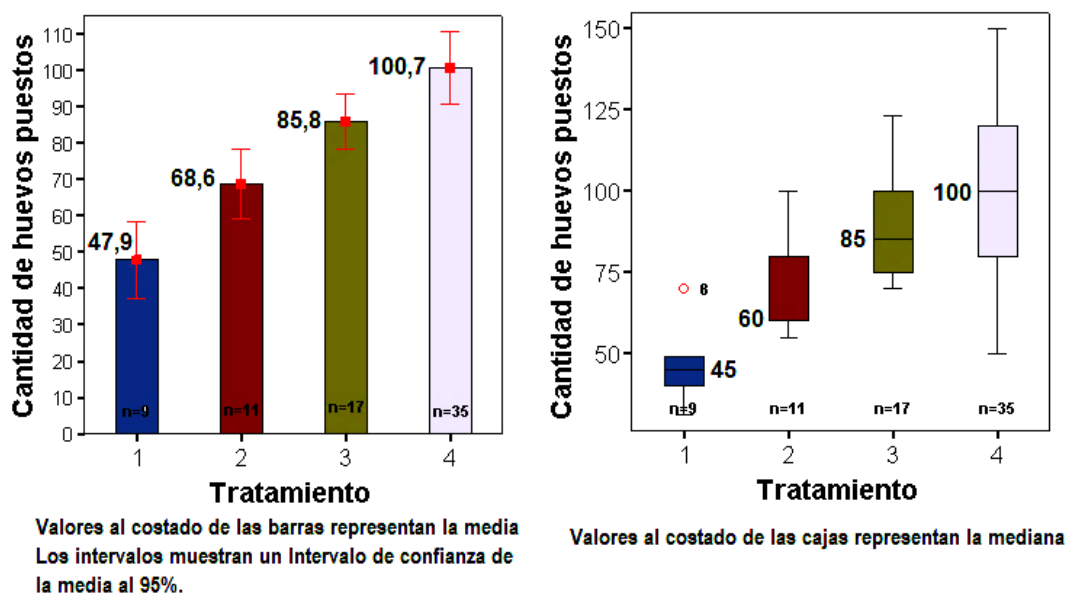


Figura 6. Cantidad de huevos puestos: (a) Diagrama de barras; (b) Diagrama de cajas.

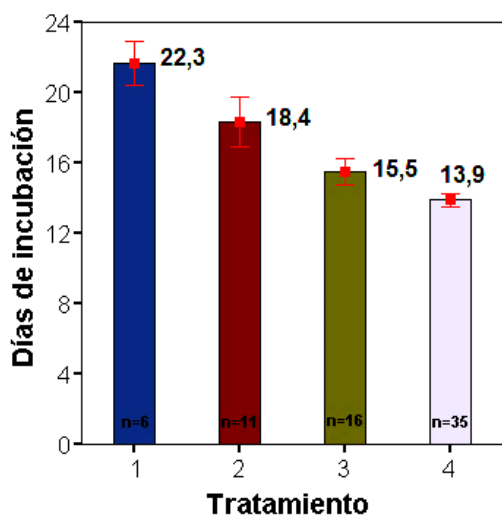
Por otro lado, observando la cantidad de huevos puestos, el T4 concentra la mayor cantidad (100 huevos puestos en promedio), poco más del doble que el T1 (48 huevos puestos en promedio). En el diagrama de cajas de la Figura 6, podemos observar que en el T4 las cantidades se distribuyen de manera uniforme alrededor de 100 huevos, en cambio en el T1, la tendencia es a agruparse por debajo de 45 huevos, apareciendo incluso un valor atípico superior, que se aleja mucho de 45.

Los resultados muestran que se hace necesario mantener una HR alta (81%) y temperaturas moderadas (24°C) en las cámaras de reproducción para lograr una mayor performance reproductiva. Con valores relativamente bajos de HR se obtienen en promedio menos de 59 a 108 huevos por puesta (Daguzan, 1981), entre 60 a 100 (Cuellar y Cuellar, 2000), entre 80 a 110 (Wayne, 2001), entre 60 a 100 (Rogers y Chase (2002). Olivares (2008) reportó un rango más amplio, entre 20 a

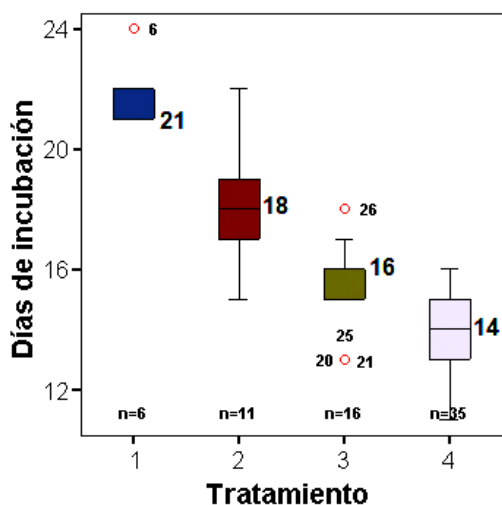
273 huevos por puesta, debido a que trabajaron en un amplio rango de HR (2 – 98 %). En el presente experimento, conforme transcurrió el tiempo, se incrementó la cantidad de huevos por puesta, como consecuencia del acostumbramiento de los caracoles a las cámaras y al aumento en la temperatura en el mes de noviembre que, junto con la HR alta, habría permitido una mayor producción de huevos (Hand y Hardewig, 1996; Pedler *et al.*, 1996; Smith *et al.*, 1996; Brooks y Storey, 1997; Hand, 1998; Guppy y Withers, 1999; Bishop y Brand, 2000; Fraser *et al.*, 2001; Hochachka y Lutz, 2001; Storey y Storey, 1990). La duración del período de incubación es un factor de importancia en la crianza tecnificada de cualquier especie ovípara doméstica de interés zootécnico, debido a que cuanto más corto, permite la reutilización de las instalaciones la mayor cantidad de veces por período de tiempo, además que se puede conseguir mayor cantidad de especímenes en ese mismo período; sin embargo, los caracoles tienen sus propias particularidades reproductivas que no permiten hacer una analogía con las aves domésticas. Cuellar *et al.* (1987), utilizando cámaras de reproducción en las

que la HR fue de 90% y la temperatura entre 18 y 19,3°C, determinaron duraciones del período de incubación entre 6 a 17 días, con un promedio de 9 días. Para Olivares (2008) el promedio fue de 18,97 días y el rango más amplio (8 a 32 días). En el presente trabajo de investigación, dentro de cada nivel de HR los coeficientes de variabilidad fueron considerablemente menores, asumiéndose que tal comportamiento se debió a las condiciones controladas de HR y con ello la temperatura.

Por otro lado, cuando observamos el comportamiento de los días de incubación (Figura 7) vemos que a medida que la HR aumenta, se necesitan menos días para la incubación, pasando de 22 días en promedio para las condiciones del T1 (50,6% y 27,5 °C) y aproximadamente 14 días de incubación para las condiciones del T4 (81% y 23,9 °C). Incluso, si observamos el diagrama de cajas, en el T4 los datos se acumulan en el cuartil más bajo, eso significa que la mayoría de datos caen debajo de 14 días. En el caso del T3 (70,8% y 25,1 °C) se observa una dispersión de los datos hacia valores por debajo de 16, encontrándose 3 valores atípicos, y por encima un valor atípico.

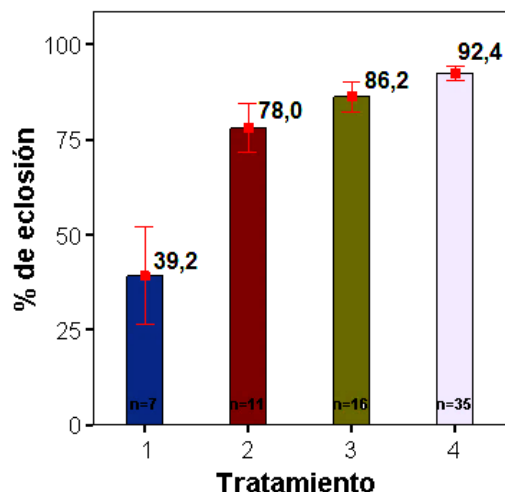


Valores al costado de las barras representan la media
Los intervalos muestran un Intervalo de confianza de la media al 95%.

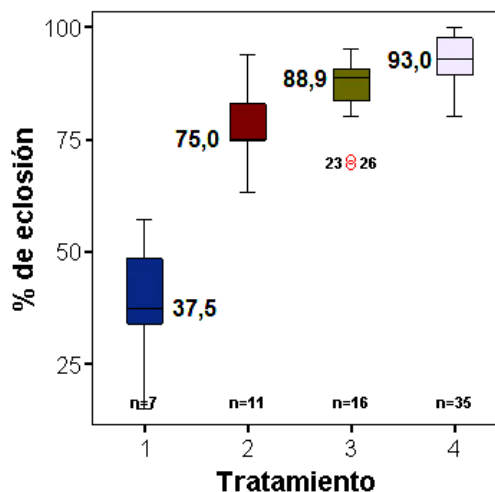


Valores al costado de las cajas representan la mediana

Figura 7. Días de incubación por tratamiento (a) Diagrama de barras, (b) Diagrama de cajas.



Valores al costado de las barras representan la media
Los intervalos muestran un Intervalo de confianza de la media al 95%.



Valores al costado de las cajas representan la mediana

Figura 8. Porcentaje de eclosión (a) Diagrama de barras, (b) Diagrama de cajas.

Los datos de eclosión indican también que la HR y la T es un factor importante para lograr mejor respuesta en el proceso reproductivo, aunque se debe actuar en conjunto con otros factores. Olivares (2008) trabajando con condiciones muy variables de HR (2-98%) en Chile, reporta tasas de natalidad también variables de 2,33 a 100%, con un promedio de 68,4%, y el coeficiente promedio de eclosión fue de 82 juveniles por puesta. Las variaciones extremas en la natalidad, como en otras características, son atribuidas a las variaciones en las condiciones de humedad relativa.

En el presente experimento, la mayoría de los tratamientos resultaron en porcentajes de eclosión (78% en el T2: 61% y 26,3; 86,7% en el T3: 70,8% y 25,1 °C; y 92,4% en el T4: 81% y 23,9 °C) mayores al promedio de eclosión reportado por Olivares (68,4%). Como ha sido mencionado por Aguilar (2004), en el Perú la zona ideal de crianza es la costa central debido a que es más fácil disponer de HR, temperatura y horas luz que requieren los caracoles; sin embargo, en la costa norte en la que la HR es considerablemente menor debe generarse la tecnología necesaria para hacer posible su adecuado rendimiento; para ellos, una estrategia es el empleo de

cámaras de postura e incubación como las empleadas en el presente experimento, para garantizar permanentemente las condiciones óptimas que requieren los caracoles, sobre todo si se consideran explotaciones de tipo extensivo (Alvis, 2012). Por lo tanto, en el nivel de 81% de HR y 24°C se logran los mejores resultados por incremento de la postura y del porcentaje de eclosión, así como por disminución de los días de incubación.

En la Tabla 1 se presentan los resultados del Análisis de Varianza (ANOVA), estadístico de Levene (o prueba de homogeneidad de varianzas), que define la prueba post-hoc a realizar en cada variable. Se observa que existen diferencias altamente significativas ($\text{Valor-p}_{\text{ANOVA}} < 0,01$) entre los tratamientos para todas las variables estudiadas. Eso nos lleva a utilizar una prueba post-hoc que está en función de si se asumen varianzas iguales ($\text{Valor-p}_{\text{Levene}} > 0,05$) o no.

Tabla 1

Valores p de la prueba de Anova y Levene

Variable	Valor-p ANOVA	Valor-p Levene	Prueba Post-hoc
Postura	2,7883E-06	0,0028	Duncan
Días	9,5573E-20	0,1572	Tamhane
Eclosión	1,6521E-22	0,1041	Tamhane

La prueba de Duncan para la variable “postura” agrupó los datos en 3 subconjuntos: el T1, T2-T3 y T3-T4, indicando que no existen diferencias significativas entre los T2 y T3, y entre los tratamientos T3 y T4. Es decir, si para los propósitos de este estudio el mejor tratamiento fue el T4 (81% de HR y 23,9 °C), este da resultados para postura estadísticamente iguales a T3 (70,8% de HR y 25,1 °C).

La prueba de Tamhane para la variable “días de incubación” indicó que existen diferencias estadísticas entre todos los tratamientos. Así, en función de buscar el tratamiento que tenga el menor valor de esta variable, el T4 cumple esta condición. La prueba de Tamhane para la variable “% de eclosión” indicó que sólo no existen diferencias estadísticas entre los tratamientos T2 y T3, siendo el T4 diferente estadísticamente de los otros 3, aunque cuando comparado con el T3 da un valor muy cercano (valor-p = 0,0479) al valor-p utilizado para la prueba (p = 0,05), significando que es estadísticamente diferente, pero de manera muy ajustada. En todo caso, el T4 resulta en el mejor tratamiento y estadísticamente diferente a los demás.

4. Conclusiones

Se lograron, en promedio, entre 47,9 (a 50,6% de humedad relativa y 27,5 °C de temperatura) y 100,7 (81% de humedad relativa y 23,9 °C de temperatura) huevos por puesta, observándose que los mayores niveles de humedad relativa y temperaturas intermedias, permiten la obtención de mayor cantidad de huevos por puesta.

La incubación duró, en promedio, entre 22,3 (a 50,6% de humedad relativa y 27,5 °C de temperatura) y 13,9 días (81% de humedad relativa y 23,9 °C de temperatura), observándose que a mayor nivel de humedad relativa se acortó significativamente la duración de la incubación.

Los promedios de la cantidad de huevos eclosionados fue entre 39,2 (a 50,6% de

humedad relativa y 27,5 °C de temperatura) y 92,4 (81% de humedad relativa y 23,9 °C de temperatura), indicando que conforme se incrementó el nivel de humedad relativa lo hizo significativamente la cantidad de huevos eclosionados.

Los mejores resultados para las tres variables reproductivas del caracol *Helix aspersa* se dan cuando el microclima se mantuvo a $81,0 \pm 0,63\%$ de humedad relativa y $23,9 \pm 0,39$ °C de temperatura, resultados que resultan de mucho interés para los productores de este alimento con fines de exportación, en donde se busca incrementar la rentabilidad de este negocio.

Agradecimientos

A la Asociación de Productores Agrarios de Lambayeque (APROAL), Perú. Al Programa de Ciencia y Tecnología: Financiamiento para la Innovación, la Ciencia y la Tecnología (FINCyT), BID-Gob. Perú. Asimismo, los autores agradecen a los Sres. Hugo Angel Fernández Mundaca y a Dominga Isabel Cabrera Salazar por el apoyo en el procesamiento y análisis de los resultados.

Referencias bibliográficas

- Aguilar, A. 2004. Demanda de caracoles de tierra. Tesis de licenciatura. Universidad de San Martín de Porres. Lima, Perú.
- Alvis, A. 2012. Compendio de Helicultura Colombiana. Helmacol E.U. Bogotá, Colombia. 37pp.
- Antkowiak, T.; Chase, R. 2003. Sensory innervation of the ovotestis in the snail *Helix aspersa*. The Journal of Experimental Biology 206: 3913-3921.
- Bishop, T.; Brand, M. D. 2000. Processes contributing to metabolic depression in hepatopancreas cells from the snail *Helix aspersa*. J. Exp. Biol. 203: 3603-3612.
- Brooks, S. P. J.; Storey, K. B. 1997. Glycolytic controls in estivation and anoxia: a comparison of metabolic arrest in land and marine molluscs. Comp. Biochem. Physiol. 118: 1103-1114.
- Chevallier, H. 1977. La variabilité de l'Escargot Petit-Gris *Helix aspersa* Müller. Bulletin du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle. 3^e série. Zoologie 311:425-45.
- Cowie, R. H. 1985. Microhabitat choice and high temperature tolerance in the land snail *Theba pisana* (Mollusca: Gastropoda). Journal of Zoology 207: 201-211.
- Cuéllar, L.; Pérez-García, T.; Fontanillas, J.C.; Sotillo, J. L. 1987. Estadísticos reproductivos de *Helix aspersa* L. var. Máxima en ambiente controlado. An. Vet. (Murcia) 3: 99-102.

- Cuellar, R.; Cuellar, M.C. 2000. Producción de caracoles. Ed. Mundiprensa. 15 pp.
- Dyer, L. E. and D. A. Landis. 1996. Effects of habitat, temperature and sugar availability on longevity of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 25: 1192-1201.
- Daguzan, J. 1981. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-Gris: *Helix aspersa*Müller. *Ann. Zootech.* 30: 249-272.
- Fraser, K.P.P.; Houlihan, D.F.; Lutz, P.L.; Leone-Kabler, S.; Mael, L.; Brechin, J.G. 2001. Complete suppression of protein synthesis during anoxia with no post-anoxia protein synthesis debt in the red-eared slider turtle *Trachemys scripta elegans*. *J. Exp. Biol.* 204: 4353-4360.
- González, O.M.G.; Pérez, M.; Membiela, D.; Frezza, N.; Bartoloni, Y.; Vieites, C. 2008. Efecto de la densidad poblacional en la productividad de caracoles (*Helix aspersa*) en un sistema a cielo abierto alimentados con acelga y suplemento alimenticio balanceado. *Ciencia e Inv. Agr.* 35(3): 251-257.
- Guppy, M.; Whithers, P. 1999. Metabolic depression in animals: Physiological perspectives and biochemical generalizations. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 74: 1-40.
- Hand, S.C. 1998. Quiescence in *Artemia franciscana* embryos: reversible arrest of metabolism and gene expression at low oxygen levels. *J. Exp. Biol.* 210: 1233-1242.
- Hand, S.C.; Hardewig, I. 1996. Down regulation of cellular metabolism during environmental stress: mechanisms and implications. *Annu. Rev. Physiol.* 58: 539-563.
- Hochachka, P.W.; Lutz, P. L. 2001. Mechanism, origin, and evolution of anoxia tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol.* B130: 435-459.
- Iglesias, J., M. Santos, and J. Castillejo. 1996. Annual activity cycles of the land snail *Helix aspersa* Müller in natural populations in north-western Spain. *Journal of Molluscan Studies* 62: 495-505.
- Olivares, C. 2008. Caracterización de algunos aspectos biológicos básicos del caracol de tierra *Helix aspersa* (mollusca gastropoda stylommatophora) en la IV región de Chile: Parámetros reproductivos.
- Pedler, S.; Fuery, C. J.; Withers, P. C.; Flanigan, J.; Guppy, M. 1996. Effectors of metabolic depression in an estivating pulmonate snail (*Helix aspersa*): whole animal and in vitro tissue studies. *J. Comp. Physiol.* B166: 375-381.
- Perea, J., R. Martín, R. Acero, F. Gómez, A. García, F. Peña, y A. García. 2006. Selección de hábitat en caracoles terrestres y sus aplicaciones a la helicultura. *Archivos de Zootecnia* 55R: 1-12.
- Rogers, D.; Chase R. 2002. Determinants of paternity in the garden snail *Helix aspersa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 289-295.
- Smith, R.W.; Houlihan, D.F.; Nilsson, G.E.; Brechin, J.G. 1996. Tissue-specific changes in protein synthesis rates in vivo during anoxia in crucian carp. *Am. J. Physiol.* 271: R897-904.
- Storey, K.B.; Storey, J.M. 1990. Metabolic rate depression and biochemical adaptation in anaerobiosis, hibernation and estivation. *Q. Rev. Biol.* 65: 145-174.
- Wayne, N. L. 2001. Regulation of seasonal reproduction in mollusks. *J. Biol. Rhythms* 16: 391-402.