

REPRODUCCION DE *LITTORINA (AUSTROLITTORINA) PERUVIANA* (LAMARCK, 1822) Y *LITTORINA (AUSTROLITTORINA) ARAUCANA* ORBIGNY, 1840

JORGE JORDAN F. y LUIS RAMORINO M.*

INTRODUCCION

En la costa continental de Chile existen dos especies comunes de Littorinidae, *Littorina (Austrolittorina) peruviana* (Lamarck, 1822) y *Littorina (Austrolittorina) araucana* Orbigny, 1840. La primera habita de Arica a Valparaíso (Marincovich, 1973), citando Dall (1909) el límite sur hasta Valdivia, mientras que la segunda se distribuye desde Arica hasta Concepción (Marincovich, *op. cit.*). Dell (1971) cita el límite sur hasta los 41° de latitud S. En cambio, Alveal (comunicación personal) lo prolonga hasta Puerto Montt.

Respecto a su distribución vertical, en estudios efectuados en el área de Valparaíso, Alveal (1971) ha determinado que ambas especies habitan sobre los niveles medios de marea, alcanzando *L. araucana* un nivel superior al de *L. peruviana*.

La familia Littorinidae está ampliamente representada en las zonas intermareales de todos los continentes, disponiéndose de bastante información sobre la biología de muchas de sus especies, la cual ha sido ampliamente analizada por Fretter y Graham (1962).

En los últimos años otros autores, entre los que cabe citar a Struhsaker (1966), Palant y Fishelson (1968), Pilkington (1971), Borkowski (1971), Bingham (1972) y Buckland-Nicks, Chia y Behrens (1973), han publicado diversos trabajos sobre la reproducción en especies de esta familia. Sin embargo nada se conoce con relación a *L. peruviana* y *L. araucana*.

En el presente trabajo damos a conocer los resultados de observaciones, realizadas tanto en el terreno como en el laboratorio, de algunos aspectos relativos a la reproducción de las dos especies antes mencionadas.

MATERIAL Y METODO

Los ejemplares de *L. peruviana* y *L. araucana* fueron recolectados al azar en la zona intermareal de Montemar, al norte de la bahía de Valparaíso (32°57'S-71°33'W). El trabajo se realizó durante los años 1970, 1972 y 1973.

A fin de determinar su ciclo anual de madurez sexual se midió la talla máxima de los individuos de *L. peruviana* recolectados mensualmente durante un año, extra-yéndolos de su concha para establecer el sexo por presencia o ausencia de pene, verificar parasitismo, color de gónadas y cantidad relativa de óvulos y espermios.

*Departamento de Oceanología, Universidad de Chile, Valparaíso, Casilla 13-D, Viña del Mar.

Para determinar la cantidad relativa de óvulos, la gónada de las hembras se presionó en una cápsula de vidrio con agua de mar, sacudiéndola en ésta hasta que cesaba la liberación de óvulos. El número de óvulos se estableció de acuerdo a la siguiente escala: hasta mil, regular cantidad, y más de mil, gran cantidad. Para determinar la cantidad relativa de espermios, el conducto testicular se pinchaba con una aguja de disección; si el líquido espermático fluía espontáneamente se consideraba que el ejemplar poseía gran cantidad de espermios. En cambio, si fluía por presión, se estimaba que tenía regular cantidad de espermios. La presencia de espermatozoides fue corroborada mediante observaciones microscópicas *in situ*. Para efectuar el estudio histológico de la gónada, algunos ejemplares fueron fijados en Bouin e incluidos en parafina, tiñéndose los cortes con hematoxilinaeosina. Los datos obtenidos se procesaron en un computador I.B.M. 1401.

Con objeto de estudiar las cápsulas y el desarrollo larvario de *Littorina peruviana* y *L. araucana* se recolectaron ejemplares en cópula. En el laboratorio, cada hembra fue colocada en una caja plástica de $3.5 \times 3.5 \times 3.5$ cm con 20 cc de agua de mar filtrada. Las cápsulas provenientes de las posturas fueron colocadas en "finger-bowls" de 10 cm de diámetro interior, con 150 cc de agua de mar. En todas las experiencias se utilizó agua de mar, filtrada en milipore (0.45 micrones), cuya salinidad aproximada era 34-35‰ y se renovaba diariamente. La temperatura se mantuvo constante a 14°C mediante un incubador, aunque algunas experiencias aisladas se realizaron a temperatura de laboratorio. El número total de cápsulas provenientes de cada postura se determinó siguiendo el método empleado por Struhsaker (1966).

Para estudiar cada estado de desarrollo se examinaron 20 cápsulas y se anotaron sólo los aspectos más sobresalientes, ya que no se realizaron cortes histológicos de embriones y larvas.

Debido a que el desove ocurre en forma intermitente, en un momento dado no todos los huevos de una postura se encuentran en el mismo estado de división, principalmente en las primeras etapas. Por lo tanto, para medir el tiempo de desarrollo se consideró el estado de desarrollo promedio de los huevos.

Las larvas que eclosionaron no fueron alimentadas.

En las observaciones microscópicas se utilizó un equipo Leitz Ortholux, con aparato fotográfico Orthoplan.

RESULTADOS

MADUREZ SEXUAL

En la mayoría de los casos y a través de todo el año los individuos de *Littorina peruviana*, con talla inferior a 8.0 mm, presentaron la gónada sin óvulos y espermios. Por lo tanto, para el estudio de madurez se consideraron sólo aquellos ejemplares que medían más de 8.0 mm.

El análisis de la Fig. 1 indica que la mayoría de la población de hembras tiene en su gónada una gran cantidad de huevos maduros durante todos los meses del año, excepto en julio, cuando su valor es de 42,3%. Este valor (Tabla 1) aumenta paulatinamente en los meses siguientes, hasta llegar al 100% en febrero, para poste-

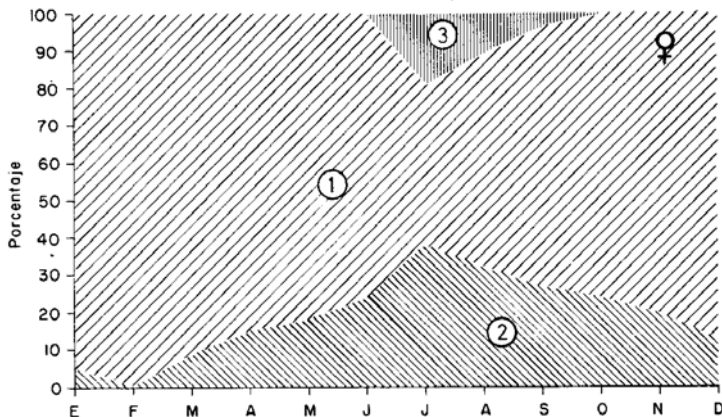


Fig. 1. Gráfico del porcentaje de la cantidad relativa de huevos en una muestra mensual de ejemplares hembras adultas de *L. peruiana* recolectados en 1970. 1. Gran cantidad; 2. Regular cantidad; 3. Sin huevos.

TABLA 1. Porcentaje de la cantidad relativa de huevos en una muestra mensual de ejemplares hembras adultas de *L. peruiana* recolectados en 1970.

MESES	CANTIDAD			TOTAL Hembras
	Gran cantidad	Regular cantidad	Sin huevos	
Enero	95.0	5.0	0.0	69
Febrero	100.0	0.0	0.0	63
Marzo	93.7	6.3	0.0	47
Abril	85.0	15.0	0.0	64
Mayo	81.2	18.8	0.0	54
Junio	75.8	24.2	0.0	52
Julio	42.3	38.5	19.2	72
Agosto	56.3	32.6	11.1	73
Septiembre	68.6	27.3	4.1	75
Octubre	75.9	24.1	0.0	56
Noviembre	80.0	20.0	0.0	39
Diciembre	87.2	12.8	0.0	38

riormente decrecer en forma gradual de marzo a julio. La población de *L. peruviana*, que se considera posee una cantidad regular de huevos, también está en condiciones de desovar, lo cual fue corroborado al analizar las gónadas de aquellos individuos que desovaron en el laboratorio. Sólo una escasa parte de la población mostró gónadas sin huevos durante los meses de julio (19,2%), agosto (11,1%) y septiembre (4,1%). Estos resultados indicarían que la inmensa mayoría de la población no tiene un periodo de inactividad gonádica, hecho que fue confirmado por el análisis de los cortes histológicos realizados mensualmente y durante todo el año, y en los que la gónada de todos los ejemplares presentaba óvulos maduros y ovocitos (Lám. 1).

Macroscópicamente la gónada revela un color rosado, siendo de tonos más oscuros la que posee mayor cantidad de huevos.

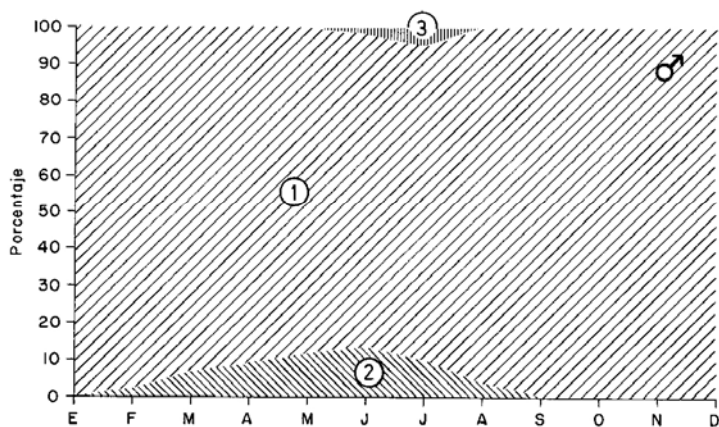


Fig. 2. Gráfico del porcentaje de la cantidad relativa de espermios en una muestra mensual de ejemplares machos adultos de *L. peruviana* recolectados en 1970. 1. Gran cantidad; 2. Regular cantidad; 3. Sin espermios.

El análisis de la figura 2, correspondiente a los machos, también señala claramente que existe un estado de fertilidad a través del año, ya que casi toda la población muestra durante todos los meses un conducto testicular con gran cantidad de espermios. Sólo hasta un 13,5% de la población disminuye la cantidad de espermios entre febrero y agosto y únicamente hasta un 5% revela un conducto testicular vacío en junio y julio (Tabla 2). Estos resultados indican que la población de machos estaría en condiciones de fecundar a la de hembras durante todo el año. Las preparaciones histológicas (Lám. 2) señalan una gran actividad espermatogénica y aquellos ejemplares de la escasa población con regular cantidad

de espermios muestran sólo algunos acinos, con menor cantidad de espermatozoides en el lumen.

TABLA 2. Porcentaje de la cantidad relativa de espermios en una muestra mensual de ejemplares machos adultos de *L. peruviana* recolectados en 1970.

MESES	CANTIDAD			TOTAL Machos
	Gran cantidad	Regular cantidad	Sin espermios	
Enero	100.0	0.0	0.0	36
Febrero	97.6	2.4	0.0	42
Marzo	93.2	6.8	0.0	59
Abril	91.0	9.0	0.0	39
Mayo	88.5	11.5	0.0	50
Junio	84.6	13.5	1.9	52
Julio	85.0	10.0	5.0	40
Agosto	96.0	4.0	0.0	50
Septiembre	100.0	0.0	0.0	55
Octubre	100.0	0.0	0.0	67
Noviembre	100.0	0.0	0.0	33
Diciembre	100.0	0.0	0.0	33

Del total de la población analizada en el estudio gonadal (1.244 ejemplares) se encontró sólo 7 hembras y 2 machos con gónada parasitada por trematodos, no existiendo en esos nueve ejemplares desarrollo gonadal.

PROPORCIÓN SEXUAL

De los 1.579 ejemplares de *Littorina peruviana* analizados, 695 (46,5%) fueron machos y 884 (53,5%) hembras. No habiendo diferencia estadística significativa, puede decirse que la proporción sexual en la localidad muestreada fue de aproximadamente 1:1.

CÓPULA

Las observaciones de cópula se realizaron de día, durante los meses de enero a septiembre. Se encontraron copulando más de 500 parejas de *L. peruviana* y un número semejante de *L. araucana*, predominando el número de parejas que copulaban mientras bajaba la marea, con oleaje moderado y siempre que existiera un sustrato húmedo. Escasos fueron los ejemplares que copulaban totalmente sumergidos en el agua. Esto se advierte, sin embargo, más frecuentemente en *L. araucana*.

La talla mínima de los copulantes, de los cuales todos tenían sus gónadas maduras, fue de 7.3 mm en los machos y de 8.0 mm en las hembras (Tabla 3), mientras

que la máxima fue de 13.3 mm en los machos y de 15.2 mm en las hembras. Con referencia a las tallas de los copulantes el coeficiente de correlación (R), de 0.31, revela que entre ellas no existe relación alguna.

TABLA 3. Talla (mm) máxima y mínima del total de la población y de copulantes de *L. peruviana*.

SEXO	TOTAL POBLACION		TOTAL COPULANTES	
	mínima	máxima	mínima	máxima
Machos	6.0	15.5	7.3	13.3
Hembras	6.0	17.0	8.0	15.2

El mecanismo de cópula en ambas especies estudiadas es similar al descrito para *Littorina littorea* (Fretter y Graham, 1962), siendo la posición de los copulantes también semejante a la de esta especie (Linke, 1934) y a la de *Littorina irrorata* (Bingham, 1972).

El pene posee una forma semejante a la pinza de un cangrejo, con una parte basal y una distal, bifurcada.

Durante la cópula una rama de la porción distal se proyecta en forma de filamento, el cual penetra en la bolsa copulatriz de la hembra, mientras que la otra ayuda a mantener en posición a la parte filamentosas. Esta observación también se ha hecho en *L. irrorata* (Bingham, *op. cit.*).

En el terreno se encontró a siete parejas de machos de *L. peruviana* en posición de cópula, en las que el pene de uno de ellos estaba insertado bajo la concha del otro. No se observó cópula interespecie. En el laboratorio no se observó cópula en ninguna de ambas especies.

FERTILIZACIÓN

La copulación en *L. peruviana* y *L. araucana* es seguida, al igual que en otros Littorinidae, por una fertilización interna. El receptáculo seminal de la hembra almacena espermatozoides hasta que éstos son utilizados en la fertilización. Como resultado de las experiencias de laboratorio se comprobó en *L. peruviana* un almacenamiento de 11 días. Fretter y Graham (1962) señalan que en las hembras de muchos prosobranchios los espermios se mantienen vivos durante meses.

La transferencia de los espermios en la hembra se facilita por la existencia de células nodrizas, en las que los espermios mueven sus flagelos en forma coordinada, promoviendo tanto su propulsión como la de la célula nodriza misma.

La célula nodriza de *L. peruviana* (Lám. 3, fotos 1-4) tiene forma ovalada y su talla promedio es de 25 x 13 micrones. Posee además un vástago que lo atraviesa en su eje máximo y que, en muchos casos, se observa dividido longitudinalmente en dos. Según Reinke (1912) este vástago es de naturaleza citoplasmática.

Los espermios están adheridos a un extremo de la célula nodriza, formando un ángulo recto con el vástago, y según Reinke (*op. cit.*), por observaciones realizadas en *L. angulifera*, se encuentran adheridos a él, lo que se observa sólo de manera ocasional en *Littorina peruviana*, principalmente cuando empieza a desprenderse el vástago, ya que en la mayoría de los casos los espermatozoides están adheridos a la célula nodriza.

En observaciones *in situ* puede apreciarse que después de un tiempo que el líquido espermático es extraído del conducto testicular los espermios se separan de la célula nodriza, en la mayoría de los casos a medida que el vástago se va desprendiendo.

La célula nodriza de *Littorina araucana* (Lám. 3, fotos 5-6) semeja una mazorca de maíz, con una talla máxima promedio de 35 micrones, y carece del vástago que posee *L. peruviana*. No fue posible detectar los espermios adheridos a la célula nodriza, a pesar de la rapidez con que se efectuó la observación.

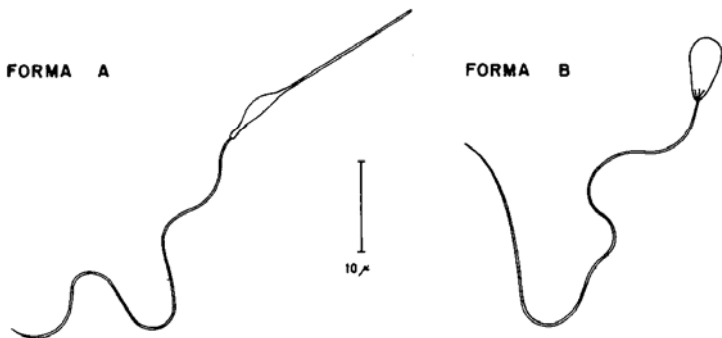


Fig. 3. Espermios atípicos de *L. peruviana*.

Tanto los espermios típicos como los atípicos de *L. peruviana* y *L. araucana* son muy semejantes y la diferencia fundamental está en las tallas. Los espermios típicos poseen una cabeza difícil de individualizar y miden entre 65 y 80 micrones de largo en *L. peruviana* y de 80 a 100 micrones en *L. araucana*. Los espermios atípicos muestran dos formas, A y B (Fig. 3). Los de forma A existen en mayor cantidad y presentan una movilidad mayor. Sus medidas promedio en *L. peruviana* son: cabeza 25 micrones y cola 50 micrones, en tanto que en *L. araucana* miden: cabeza 33 micrones y cola 60 micrones. Los atípicos B son más escasos y de poca movilidad. En *L. peruviana* la cabeza de éstos mide 5.5 micrones y la cola, 55 micrones, mientras que en *L. araucana* la cabeza mide 6.5 micrones y la cola, 65 micrones.

ron entre 8.5 y 16.0 mm, pusieron en cada desove el siguiente número de cápsulas: 144-243-688-823-923-1.785-2.304. En *L. araucana* el número varió entre 220 y 1.300. No se comprobó ninguna relación entre el tamaño de la hembra y el número de cápsulas desovadas. Aquellos individuos que desovaron sucesivamente, liberaron el mayor número de cápsulas en la primera postura, para ir decreciendo en las siguientes.

Las posturas se realizaron indiferentemente, tanto de día como de noche. Según Tattersall (1920) en *Littorina littorea* el desove es principalmente nocturno.

CÁPSULAS

Se analizaron 300 cápsulas de *L. peruviana* y *L. araucana*. Las hembras de ambas especies liberan cápsulas planctónicas que contienen un solo huevo en su interior.

Tokioka y Habe (1953) asignan a la forma de las cápsulas de Littorinidae un carácter taxonómico y las clasifican en tres tipos: "helmet-shaped", "simple drum-shaped" y "drum-shaped". Kojima (1958) agrega un cuarto tipo: "disk-shaped".

Las cápsulas de *Littorina peruviana* y *L. araucana* pueden clasificarse dentro del tipo "simple drum-shaped", siendo claramente diferenciables de las otras cápsulas de Littorinidae descritas hasta la fecha, aunque su mayor parecido es con la cápsula de *Littorina neritoides* que habita en el Atlántico Oriental Norte, Mar Mediterráneo y Mar del Norte.

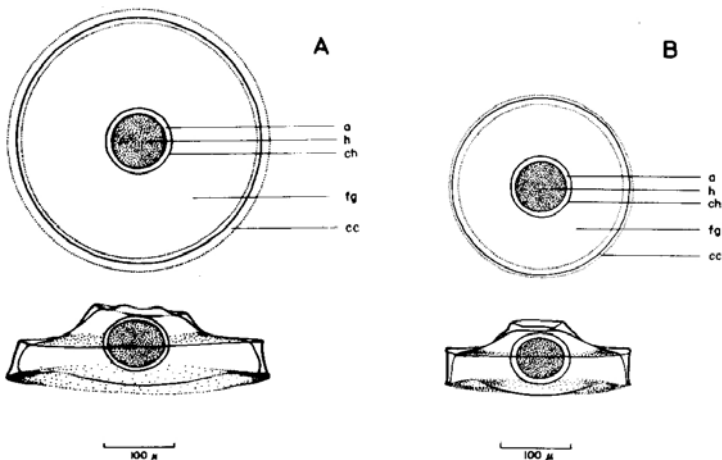


Fig. 4. Cápsulas de *L. peruviana* (A) y *L. araucana* (B), poco después de ser liberadas. Vista dorsal (arriba) y vista lateral (abajo): a. albumen; h. huevo; ch. cubierta huevo; fg. fluido gelatinoso; cc. cubierta cápsula.

Las cápsulas de las dos especies estudiadas (Fig. 4 y Lám. 4, fotos 1-4), son de forma muy semejante, transparentes y de aspecto gelatinoso, encerrando un huevo granular de color rosado intenso. Se diferencian en el tamaño (Tabla 5), siendo las de *L. peruviana* de mayor dimensión, como también en que las paredes de la base de la cápsula son más verticales en *L. araucana* y en que el ápice de *L. peruviana* presenta rugosidades.

TABLA 5. Comparación entre las dimensiones de las cápsulas de *L. peruviana* y *L. araucana*, expresadas en μ

	HUEVO		ALBUMEN		DIAMETRO MAXIMO		ALTURA MAXIMA	
	<i>L. peruviana</i>	<i>L. araucana</i>	<i>L. peruviana</i>	<i>L. araucana</i>	<i>L. peruviana</i>	<i>L. araucana</i>	<i>L. peruviana</i>	<i>L. araucana</i>
PROMEDIO	85.0	75.0	9.1	7.4	385	223	128	116
MAXIMO	89.3	84.0	10.5	10.5	431	256	137	124
MINIMO	84.0	68.1	5.3	5.3	336	210	116	105

De la gran cantidad de cápsulas observadas durante nuestras experiencias, escasas fueron las que mostraron anomalías. La principal de éstas consistió en la presencia de dos huevos en una cápsula de *Littorina peruviana*; también podría señalarse que algunas cápsulas fueron liberadas unidas, presentando formas aberrantes, pero su huevo era de aspecto normal (Lám. 4, fotos 4 y 6).

DESARROLLO (Lám. 5-7)

En el laboratorio se obtuvo el desarrollo intracapsular de *L. peruviana* y de *L. araucana* hasta la eclosión de la larva velígera, la cual se caracteriza fundamentalmente por su color café pálido y velo bilobulado, de reducido tamaño. Las velígeras planctónicas de *L. peruviana* no fueron alimentadas durante nueve días, sin obtener metamorfosis y alcanzando un tamaño de 160×150 micrones. En ambas especies el desarrollo es muy semejante, existiendo sólo diferencias en las tallas. El tiempo total de desarrollo intracapsular demora entre 7 y 8 días a la temperatura de 14°C , comprobándose en algunas experiencias anexas que a 18°C este tiempo disminuye a 5 días y entre 20° y 22°C , a 3-4 días. En la Tabla 6 se resumen los distintos estados y tiempos de desarrollo a 14°C .

El momento de la eclosión fue claramente observado en el microscopio. La larva, encerrada por la cubierta del huevo, se desprende primeramente de la cápsula, notándose que el espacio ocupado en los primeros estados de desarrollo por el albumen ha aumentado considerablemente. Después de algunos momentos se rompe la cubierta, probablemente por la acción de los cilios de la larva, quedando la velígera en libertad.

TABLA 6. Tiempo de desarrollo y dimensiones (micrones) de cada estado embrionario en *L. peruviana* y *L. araucana* a 14°C.

Estado	Tiempo	Medidas		Características principales
		<i>L. peruviana</i>	<i>L. araucana</i>	
1 célula	0 min	85 x 85	75 x 75	
2 célula	90 min	90 x 85	80 x 75	
4 célula	3 h	90 x 90	80 x 80	
8-16 célula	8 h	90 x 90	80 x 80	
Blástula	18 h	90 x 90	80 x 80	
Gástrula	24 h	90 x 90	80 x 80	
Temprana trocósf.	2 días	90 x 85	80 x 75	
Trocósfera	3 días	90 x 75	80 x 70	
Prevelíger	4 días	?	?	Esbozo de concha
Temprana velíger	5 días	?	80 x 80	Concha, pie y velo rudimentarios
Velíger	6 días	120 x ?	?	Concha, pie, velo y opérculo desarrollados
Velíger	7 días	130 x 120	100 x 80	Velíger con gran movit., empieza la eclos.
Eclosión total	8 días	130 x 120	100 x 80	

En muchas experiencias, especialmente en las realizadas con *Littorina araucana*, los huevos dieron origen a larvas anormales, en las que la concha interrumpió su desarrollo, adoptando una forma anormal. En la mayoría de los casos estas larvas eclosionaron al mismo tiempo que las normales y, en algunos, un día antes y con el velo menos desarrollado.

Según Struhsaker y Costlow (1969) las anomalías que verificaron en *Littorina picta* se deben a factores del medio, tales como la gran densidad larval, contaminación por hongos y aplicación de ciertos antibióticos. En nuestras experiencias no se agregaron antibióticos y tampoco se observó presencia de hongos, pero sí gran cantidad de bacterias y, en algunos casos, protozoos. En una experiencia orientada a observar la influencia de la densidad sobre la deformación de la concha se obtuvieron larvas anormales, tanto en los "fingerbowls" con poca densidad (1 larva / 4 ml) como en los de mayor densidad.

DISCUSION

La población hembra de *L. peruviana* está en condiciones de desovar durante todo el año, observándose en ciertos meses pequeñas variaciones en la intensidad de la postura. En febrero ésta comienza a aumentar paulatinamente, alcanzando el máximo en julio, mes en que el 38,5% de la población ha gastado ya gran parte de sus huevos y sólo el 19,2% ha desovado totalmente. Esto indica que desde febrero hasta junio parte de la población desova mayor número de huevos de lo que es capaz de producir la gónada, lo cual coincide con la paulatina baja de temperatura que se registra en la zona (Fig. 5). Al subir la temperatura a partir de julio *L. peruviana*

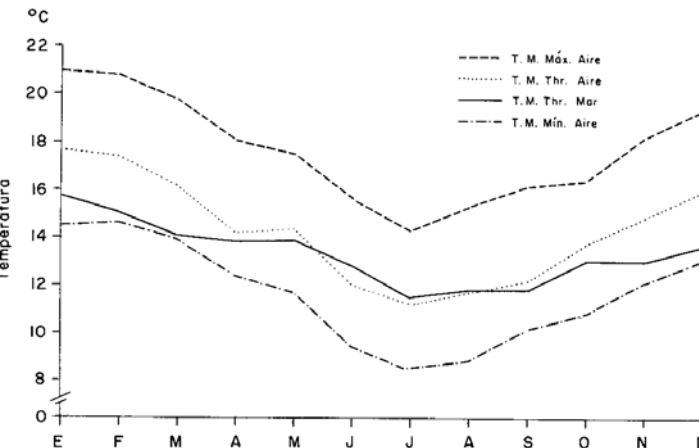


Fig. 5. Temperatura media trihoraria del aire y del mar, y temperatura media máxima y mínima del aire en Montemar, 1970.

produce mayor número de huevos que los que desova. Es necesario recalcar que en ningún momento del año las hembras dejan de desovar. Similar comportamiento gonadal presentan los machos.

Según los antecedentes disponibles sólo dos especies de *Littorina*, *L. picta* y *L. pintado*, que se reproducen por medio de cápsulas planctónicas y habitan la zona de Hawaii, son capaces de reproducirse todo el año (Struhsaker, 1966).

Aunque en *L. araucana* no se hizo un estudio mensual del desarrollo gonádico, por las observaciones realizadas en lo que se refiere principalmente a cópula y postura es posible suponer que esta especie, al igual que *L. peruviana*, también se reproduce durante todo el año.

Struhsaker (*op. cit.*) afirma que únicamente las especies de mares tropicales tendrían una reproducción continuada durante todo el año, mientras que las de mares templados lo harían sólo en algunos meses del año. Esto no sucede con *L. peruviana* y *L. araucana* que se reproducen todo el año, sin habitar mares tropicales.

Muchos autores relacionan los ciclos de madurez con las variaciones de temperatura en prosobranchios, especialmente en Littorinidae. La escasa variabilidad anual de temperatura que existe en la zona estudiada podría ser uno de los factores que influirían para que *L. peruviana* y *L. araucana* se reproduzcan todo el año.

La talla mínima en que la población de *L. peruviana* alcanza su madurez se ha estimado en 8.0 mm, a pesar de que algunos ejemplares de menor talla (6.0 mm) muestran ya su gónada madura. Las hembras observadas en cópula miden más de

8.0 mm y los machos, más de 7.3 mm, lo que indicaría que en los machos la actividad sexual empieza a menor talla que en las hembras. Por otra parte, la actividad sexual termina antes en los machos, ya que la talla máxima de los ejemplares que se observó copulando fue de 13.3 mm en los machos y de 15.2 mm en las hembras, aunque la madurez sexual continúa hasta los 15.5 mm en el macho y los 17.0 en la hembra (máximas tallas muestreadas). El menor rango de la talla de los copulantes, en relación a la población con gónada madura, también ha sido observado por Lenderking (1954).

En el laboratorio Pilkington (1971) observó cópula en *Melarapha oliveri* sólo una vez y ninguna en *M. cincta*. Struhsaker (1966) afirma que la cópula en *L. picta* y *L. pintado* es poco frecuente en el laboratorio, sugiriendo que esto se debe a la falta de movimiento del agua en que se las mantiene. Nuestras observaciones confirman lo expuesto por estos autores, ya que tampoco se observó cópula en el laboratorio en *L. peruviana* y *L. araucana*. En cambio se encontró gran número de copulantes en el terreno cuando la marea empezaba a bajar, advirtiéndose que la cópula continuaba mientras los lugares expuestos al bajar la marea se mantenían mojados, pero cesando al secarse el sustrato.

Reinke (1912) observó que algunas células nodrizas de Littorinidae tenían vástago y otras no, lo cual fue corroborado por Borkowski (1971), quien además atribuyó importancia taxonómica a ciertas características de las células nodrizas, especialmente en lo que se refiere a la posición que toman los espermios al adherirse a las células nodrizas que poseen vástago.

En el caso de las dos especies estudiadas en este trabajo, *L. peruviana* presenta un vástago en la célula nodriza, al igual que *L. ziczac*, *L. lineolata*, *L. lineata*, *Tectarius muricatus*, *Nodolittorina tuberculata* y *Echininus nodulosus* (Borkowski, 1971), *L. anguilifera* y *L. irrorata* (Woodard, 1942), y *L. flava* (Marcus y Marcus, 1963). *L. araucana* muestra su célula nodriza sin vástago, tal como *L. nebulosa* y *L. rudis* (Reinke, 1912), *L. obtusata* (Ankel, 1936) y *L. neritoides* (Battaglia, 1952). Por lo tanto, *L. peruviana* y *L. araucana* pueden diferenciarse fácilmente por su célula nodriza.

En ambas especies la postura de las cápsulas se efectuó siempre bajo el agua, y mientras el ejemplar se movía en posición horizontal. Sin embargo, Bingham (1972) en *L. irrorata* y Struhsaker (1966) en *L. pintado* observaron que la postura se realizaba en la interfase agua-aire, con el animal en posición vertical. Nuestras observaciones, tanto en el medio ambiente como en el laboratorio, permiten sugerir que en general la cópula ocurre cuando la marea empieza a bajar, dejando húmedo el sustrato, mientras que la postura se efectúa cuando la marea empieza a subir y sumerge a los individuos.

El período de desarrollo intracapsular de *L. peruviana* y *L. araucana* demora entre 3 días, a 20°-22°C, y 7-8 días, a 14°C. Esto coincide con los períodos de desarrollo de otros Littorinidae que poseen cápsulas planctónicas (Tabla 7), los que también varían entre 3 y 8 días, dependiendo de la temperatura. Sólo escapa a esta generalidad *L. littorea*, cuyo desarrollo demora 6 días, a 20°C (Lebour, 1935).

De las cápsulas de *L. peruviana* y *L. araucana* emerge una larva planctotrófica, de velo pequeño e incoloro, con un período planctónico probablemente largo

Tabla 7. Comparación con otras especies de Littorinidae, de las cápsulas, postura y período intracapsular de

Littorina peruviana y *Littorina araucana*

<i>Especie</i>	<i>Cita</i>	<i>Epoca de postura</i>	<i>Area</i>	<i>Forma de la cápsula</i>
<i>Littorina brevicula</i> (Philippi, 1844)	Yamaguchi, 1967	Ene. a abril	Ensenada Moroiso-Aburatsubo (Japón)	Helmet-shaped (Helmet-type)
<i>Littorina squalida</i> (Broderip y Sowerby, 1829)	Kojima, 1958		Akkeshi, Hokkaido (Japón)	Disk-shaped (Disk-type)
<i>Nodilittorina pyramidalis</i> (Quoy y Gaimard, 1833)	Kojima, 1958			Drum-shaped (Drum-type)
<i>Littorina zig-zac</i> (Dillw.)	Lebour, 1945	Jul. a agos.	Bermuda	Pill-box shaped (Drum-type)
<i>Tectarius muricatus</i> (L., 1758)	Lebour, 1945		Bermuda	Lens-shaped (Simple-drum type)
	Borkowski, 1971	Dic. a abril	Sur de Florida (EE.UU.)	(Simple-drum type)
<i>Echinella trochiformes</i> (Dillw.)	Lebour, 1945	Jul. a agos.	Bermuda	Pill-box shaped (Drum-type)
<i>Littorina littorea</i> (L.)	Lebour, 1935	Ene. a julio	Plymouth (Inglaterra)	Helmet-shaped (Helmet-type)
<i>Littorina neritoides</i> (L.)	Lebour, 1935	Sept. a abril	Plymouth (Inglaterra)	Helmet-shaped (Simple-drum type)
	Palant y Fishelson, 1968	Dic. a marzo	Tel Aviv (Israel)	(Simple-drum type)
<i>Littorina irrorata</i> (Say, 1822)	Bingham, 1972	Mayo a Sept.	Panamá City, Florida, (EE.UU.)	Disk-shaped
<i>Littorina pintado</i> (Wood, 1828)	Struhsaker, 1966	Todo el año	Hawaii (EE.UU.)	Helmet-shaped (Helmet-type)
<i>Littorina picta</i> (Philippi)	Struhsaker, 1966	Todo el año	Hawaii (EE.UU.)	Barrel-shaped
<i>Melarapha cincta</i> (Quoy y Gaimard)	Pilkington, 1971	Nov. a marzo	Portobello (Nueva Zelanda)	Pill-box shaped
<i>Melarapha oliveri</i> Finlay	Pilkington, 1971	Nov. a marzo	Portobello (Nueva Zelanda)	Pill-box shaped
<i>Nodilittorina tuberculata</i> (Mencke, 1828)	Borkowski, 1971	Dic. a abril	Sur de Florida (EE.UU.)	
<i>Littorina lineata</i> Orbigny, 1841	Borkowski, 1971	Dic. a abril	Sur de Florida (EE.UU.)	Beehive shaped
<i>Littorina lineolata</i> Orbigny, 1840	Borkowski, 1971	Dic. a abril	Sur de Florida (EE.UU.)	Bell-shaped
<i>Nodilittorina picta</i> (Philippi)	Habe, 1956	Jul. a agos.	Shirahama, Wakayama Prefecture (Japón)	Barrel-shaped (Drum-type)
<i>Nodilittorina granularis</i> (Gray)	Habe, 1956	Jul. a agos.	Shirahama, Wakayama Prefecture (Japón)	Barrel-shaped (Drum-type)
<i>Echininus nodulosus</i> (L., 1758)	Borkowski, 1971	Dic. a abril	Sur de Florida (EE.UU.)	
<i>Littorina scutulata</i> (Gould, 1849)	Buckland-Nicks Chia y Behrens, 1973	Mayo a sept.	Isla San Juan	
<i>Littorina punctata</i> (Gmelin, 1971)	Palant y Fishelson, 1968	Jun. a sept.	Tel Aviv (Israel)	
<i>Littorina peruviana</i> (Lamarck, 1822)		Todo el año	Montemar, Valparaíso (Chile)	(Simple-drum type)
<i>Littorina araucana</i> Orbigny, 1840		Todo el año	Montemar, Valparaíso (Chile)	(Simple-drum type)

<i>Diámetro cápsula (Micrones)</i>	<i>Altura cápsula (Micrones)</i>	<i>Diámetro huevo (Micrones)</i>	<i>N° huevos por cápsula</i>	<i>N° huevos por postura</i>	<i>Periodo de desarrollo intracapsular</i>
1 huevo: 320-437 2 huevos: 439-514			1 ó 2	Varias Docenas	
870	170	95	14 a 15		
			1		
200	130	80	1		
240 a 320	80	80 x 60 - 70	1		
240	100	40	1	12.000	
240	130	90	1		
960		205	1 a 5	500	6 días a 20° C
160 a 180	90	80	1		
			1		
250 a 280			1	43.000 a 85.000	
160	100	60	1	3.300	3 días a 24° - 26° C
180	120	80	1	730	3 días a 24° - 26° C
250	140	82	1		3 a 4 días a 20° C
200	140	70	1		3 a 4 días a 20° C
228	130	42	1	2.500	
220	130	42	1	1.500	
660	440	120	1	900	
			1		
200		75	1		
260	130	60	1		
840		100	1 a 6	896-1398	3 días a 22° C 7 a 8 días a 13° - 15° C
			1		
385	128	85	1	144-2300	3 a 4 días a 20° - 22° C 7 a 8 días a 14° C
223	116	75	1	220-1350	3 a 4 días a 20° - 22° C 7 a 8 días a 14° C

como otros Littorinidae con cápsulas planctónicas, entre los cuales cabe mencionar a *Melarapha cincta* y *M. oliveri* (Pilkington, 1971), y *Littorina picta* y *L. pintado* (Struhsaker, 1966).

Aunque tanto *L. peruviana* como *L. araucana* habitan zonas comunes y poseen semejanzas en varios aspectos de su reproducción, entre ambas especies no se observó cópula. La misma relación existe entre *L. pintado* y *L. picta* en Hawaii, por lo cual Struhsaker (1966) hace la sugerencia, que creemos es válida para nuestras dos especies, de que las barreras morfológicas y de comportamiento impedirían la hibridación y, por lo tanto, son especies reproductivamente distintas.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

1. Se presentan los resultados de las investigaciones realizadas, principalmente en relación a madurez sexual, cópula, desove y desarrollo intracapsular, de dos especies de Littorinidae, *Littorina peruviana* y *Littorina araucana*, comunes en la zona intermareal de Montemar, Valparaíso.
2. Los ejemplares fueron recolectados al azar y en un mismo lugar, analizándose mensualmente la cantidad relativa de huevos y espermios de las gónadas y efectuando asimismo cortes histológicos de éstas. En el laboratorio se obtuvieron cápsulas, las que fueron estudiadas morfológicamente, siguiéndose además el desarrollo del huevo hasta su eclosión, utilizando una temperatura constante de 14° C y una salinidad del agua de mar filtrada entre 34‰ y 35‰.
3. En *L. peruviana* se observa que la mayoría de la población está madura durante todo el año, presentando una actividad sexual continua, incluyendo cópula y desove. El desove aumenta a partir del mes de febrero para llegar a su punto máximo en julio, coincidiendo este aumento con el comienzo del descenso de las temperaturas.
4. La proporción de sexo es aproximadamente de 1:1. La talla mínima de actividad sexual (cópula) es de 8.0 mm en las hembras y de 7.3 mm en los machos, aunque algunos ejemplares, tanto machos como hembras, maduran antes (6.0 mm). La talla máxima de los copulantes es de 15.5 mm en las hembras y de 13.3 mm en los machos, encontrándose hembras y machos maduros de 17.0 mm y 15.5 mm, respectivamente. En *L. peruviana*, la cópula, cuyo mecanismo es semejante al de otros Littorinidae, no se observó en el laboratorio. En el medio ambiente ella se realiza en lugares húmedos, inmediatamente después que empieza a bajar la marea, siendo escasos los ejemplares que copulan bajo el agua. Esto último ocurre más frecuentemente en *L. araucana*.
5. Los espermios típicos y las dos formas de espermios atípicos que poseen *L. araucana* y *L. peruviana* son semejantes. La célula nodriza de esta última presenta un vástago que está ausente en *L. araucana*. Los espermios de *L. peruviana* se adhieren a la célula nodriza perpendicularmente en relación al vástago.
6. *Littorina peruviana* y *L. araucana* depositan cápsulas planctónicas, con un solo huevo en su interior, el que da origen a una larva planctotrófica. Las cápsu-

- las de ambas especies son muy semejantes y se diferencian fundamentalmente en el tamaño, siendo *L. peruviana* de mayores dimensiones, incluyéndose dentro del grupo "simple drum-shaped", según la clasificación de Tokioka y Habe (1953). En una sola oportunidad se observó una cápsula anormal de *L. peruviana* que contenía en su interior dos huevos. En el laboratorio ambas especies depositan sus cápsulas cuando están totalmente sumergidas en el agua, liberando en el caso de *L. peruviana* entre 144 y 2.304 cápsulas en cada postura y entre 220 y 1.300 en el de *L. araucana*. Se comprobaron hasta cinco posturas sucesivas por ejemplar en 10 días. La postura se realiza en el ambiente, mientras la marea sube y va sumergiendo totalmente a los ejemplares.
7. El desarrollo intracapsular de ambas especies demora entre 7 y 8 días a 14°C, 5 días a 18°C y entre 3 y 4 días a 20°-22°C. (Las experiencias realizadas a 18°C y entre 20° y 22°C fueron ocasionales). Eclosiona después una velíger con una concha de color café claro y con un velo bilobulado, pequeño e incoloro. Durante el desarrollo se observaron larvas anormales en las que el crecimiento de la concha se interrumpió prematuramente, no determinándose la causa de este fenómeno.
8. Considerando igual temperatura, el tiempo de desarrollo de *Littorina peruviana* y *L. araucana* es aproximadamente muy similar al de todos los Littorinidae, excepto *L. littorea*. Además, el ciclo de reproducción de las dos especies señaladas tiene un extraordinario parecido con el de *Littorina picta* y *L. pintado*, especies que habitan la zona de Hawaii, a pesar de que (Struhsaker, 1966), estima que sólo las especies de mares tropicales poseen una reproducción continua.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

1. The results of the research, mainly in relation to sexual maturity, copulation, spawning and development to the veliger stage of two species of Littorinidae, *Littorina peruviana* and *Littorina araucana*, common in the intertidal zone of Montemar, Valparaíso, are given.

2. *L. peruviana* and *L. araucana* were collected at random in one locality. The relative quantity of eggs and sperm as well as histological sections of the gonads were analyzed monthly. Capsules were spawned in the laboratory and the development of eggs to hatching at a constant temperature of 14°C and salinity of 34-35‰ was followed up.

3. In *L. peruviana* it was observed that in most of the population the gonads are ripe throughout the year, showing a continued sexual activity, including copulation and spawning. Spawning increases from February to July, this increase coinciding with the beginning of the drop in temperature.

4. In *L. peruviana* the sex ratio is approximately 1 : 1. The minimum length at which sexual activity takes place (copulation) is 8.0 mm in females and 7.3 mm in males, although some specimens, both males and females mature sooner (6.0 mm). The maximum length at which the copulation takes place is 15.5 mm in females and

13.3 mm in males, although ripe males and females were found measuring as much as 17 and 15 mm respectively.

In *L. peruviana*, the mating behaviour, which is essentially the same for all Littorinidae was not noticed in the laboratory. At the field, this takes place in damp localities, which are exposed when the tide goes down; very seldom are specimens found copulating under water. The latter is more frequent in *L. araucana*.

5. The typical sperm and the two forms of atypical sperm found in *L. araucana* and *L. peruviana* are similar. The nurse cells of the last species has a "rod", which is absent in the former one. In *L. peruviana*, the sperm were usually attached to the nurse cell at right angles to the "rod".

6. Both *L. peruviana* and *L. araucana* spawn planktonic capsules with only one egg inside which develops into a planktotrophic larva. The capsules of both species are very similar to each other and can be included in the "simple-drum shaped" group, according to Tokioka and Habe's classification (1953). The main difference between the capsules being the larger size of *L. peruviana*. Only once was an abnormal capsule recorded of *L. peruviana* containing two eggs inside. In the laboratory, both species spawn their capsules while completely submerged. *L. peruviana* releasing between 144 and 2.304 capsules each time, while *L. araucana* releases between 220 and 1.300. As many as five spawns were recorded for each specimen during a 10 day period. The process takes place while the tide goes up and thus totally submerges the specimens.

7. In both species the development time until hatching takes about 7-8 days at 14°C, 5 days at 18°C, and 3-4 days at 20-22°C (the experiments at 18, 20 and 22°C were occasional). The veliger larvae appear just at hatching with a light brown shell and a bilobed, small and colorless velum. Abnormal larvae were observed during the experiments; the most common type is a larva with an abnormally incomplete protoconch at hatching.

8. Considering equal temperatures, the time of development of both *L. peruviana* and *L. araucana* is approximately very similar to all Littorinidae except *L. littorea*. Furthermore, the reproductive cycle of both species cited is very similar to that of *Littorina picta* and *L. pintado* species which inhabit the Hawaiian zone, although Struhsaker (1966), thinks that only species from tropical seas breeds continuously throughout the year.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la señora Nora Aguirre por la confección de las copias fotográficas.

LITERATURA CITADA

- ALVEAL, K. 1971. El ambiente costero de Montemar y su expresión biológica. *Rev. Biol. mar.*, Valparaíso, 14 (3): 85-119.
- ANKEL, W. E. 1936. Prosobranchia. *Tierwelt N.-u. Ostsee*, 9(b₁): 1-240.
- BATTAGLIA, B. 1952. Ricerche sulla spermatogenesi atipica dei Gasteropodi Prosobranchi. II. Le cellule nutrici nella spermatogenesi di *Littorina neritoides* L. (Gasteropodo Prosobranchio). *Boll. Zool.*, 19: 195-201.
- BINGHAM, F. O. 1972. Several aspects of the reproductive biology of *Littorina irrorata* (Gastropoda). *The Nautilus*, 86 (1): 8-10.
- BORKOWSKY, T. V. 1971. Reproduction and reproductive periodicities of South Floridian Littorinidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Bull. Mar. Sci.*, 21 (4): 826-840.
- BUCKLAND-NICKS, J.; F. S. CHIA AND S. BEHRENS. 1973. Ovoposition and development of two intertidal snails, *Littorina sitkana* and *Littorina scutulata*. *Can. J. Zool.*, 51 (3): 359-365.
- DALL, W. J. 1909. Report on a collection of shells from Peru, with a summary of the littoral marine Mollusca of the Peruvian zoological province. *Proc. U. S. nat. Mus.* 37: 147-294, pls. 20-28.
- DELL, R. K. 1971. The Marine Mollusca of the Royal Society Expedition to Southern Chile. 1958-1959. *Rec. Dominion Mus. (Wellington)*, 7 (17): 155-233, pls. 1-5.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM. 1962. British Prosobranch Molluscs, 755 pp. Ray Society, London.
- HABE, T. 1956. The Floating Egg Capsules of the Japanese Periwinkles (Littorinidae). *The Venus*, 19 (2): 117-121.
- KOJIMA, Y. 1958. On the floating egg capsules of periwinkles, *Littorina squalida* Broderip and Sowerby and *Nodilittorina pyramidalis* (Quoy and Gaimard). *The Venus*, 19 (3-4): 233-237.
- KOJIMA, Y. 1960. On the reproduction of periwinkles, Littorinidae, Gastropoda. *Bull. Mar. Biol. Sta. Asamushi*, 10 (2): 117-120.
- LEBOUR, M. V. 1935. The breeding of *Littorina neritoides*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 20 (2): 373-378.
- LEBOUR, M. V. 1945. The Eggs and Larvae of some Prosobranchs from Bermuda. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 114, (4): 462-489.
- LENDERKING, R. E. 1954. Some recent observations on the biology of *Littorina angulifera* Lam. of Biscayne and Virginia Keys, Florida. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 3 (4): 273-296.
- LINKE, O. 1934. Beiträge zu Sexualbiologie der Littorinen. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 28 (2): 170-177.
- MARCUS, E. and E. MARCUS. 1963. Mesogastropoden vonder Küste São Paulo. *Abh. math. - naturw. Kl.*, 1963 (1): 1-105.
- MARINCOVICH, L., Jr. 1973. Intertidal Mollusks of Iquique, Chile. *Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist., Sci. Bull.*, 16: 1-49.
- PALANT, B. and L. FISHELSON. 1968. *Littorina punctata* (Gmelin) and *Littorina neritoides* (L.), (Mollusca, Gastropoda) from Israel: Ecology and Annual Cycle of Genital System. *Israel J. of Zool.*, 17: 145-160.
- PILKINGTON, M. C. 1971. Eggs, larvae, and spawning in *Melarapha cincta* (Quoy and Gaimard) and *M. oliveri* Finlay (Littorinidae, Gastropoda). *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 22: 79-90.
- REINKE, E. E. 1912. A preliminary account of the development of the apyrene spermatozoa in *Strombus* and of the nurse cell in *Littorina*. *Biol. Bull., Woods Hole*, 22: 319-327.
- STRUHSAKER, J. W. 1966. Breeding, spawning, spawning periodicity, and early development in the Hawaiian *Littorina*: *L. pintado* (Wood), *L. picta Philippi*, and *L. scabra* (Linné). *Proc. malac. Soc. Lond.*, 37: 137-166.
- STRUHSAKER, J. W. and J. D. COSTLOW, Jr. 1969. Some environmental effects on the larval development of *Littorina picta* (Mesogastropoda), reared in the laboratory. *Malacologia*, 9 (2): 403-419.
- TATTERSALL, W. M. 1920. Notes on the breeding habits and life history of the periwinkle. *Sci. Invest. Fish. Br. Ire.*, 1: 1-11.
- TOKIOKA, T. and T. HABE. 1953. Droplets from the plankton net. XI. A new type of *Littorina*-capsule. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, 3 (1): 55-56.

- WOODARD, T. M., Jr. 1942. Development of the nurse-cells of *Littorina irrorata* (Say). *Trans. Amer. micr. Soc.*, 61 : 361-372.
- YAMAGUCHI, M. 1967. Egg Capsules of a Periwinkle, *Littorina brevicula*, in Plankton Samples. *The Venus*, 25 (2): 73-76.

Manuscrito recibido en diciembre de 1974.

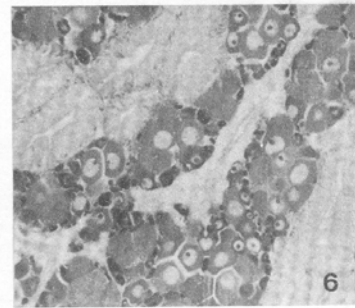
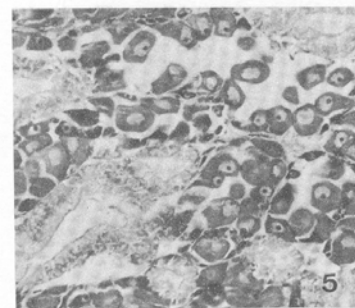
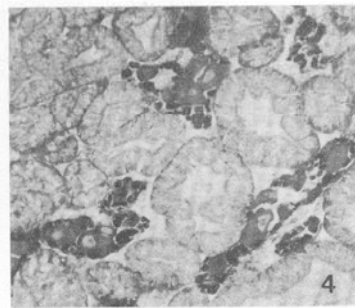
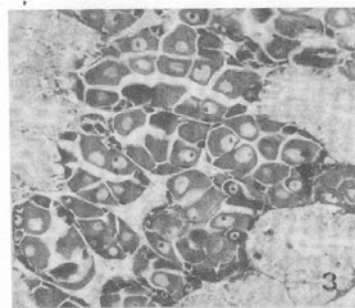
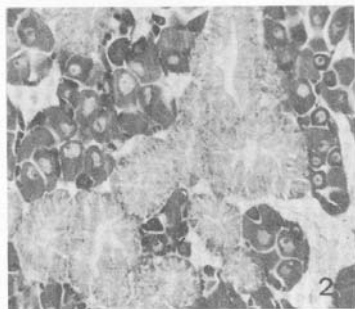
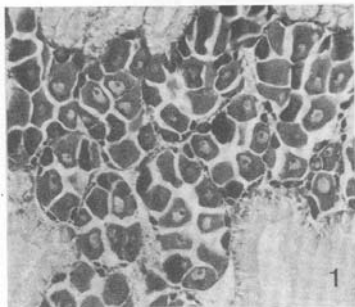
L A M I N I N A S

LAMINA 1

Fotografías de cortes histológicos de gónada hembra de *Littorina peruviana*, de ejemplares recolectados en los meses de:

1. Enero
2. Marzo
3. Mayo
4. Julio
5. Septiembre
6. Octubre

Aumentos $\times 125$.

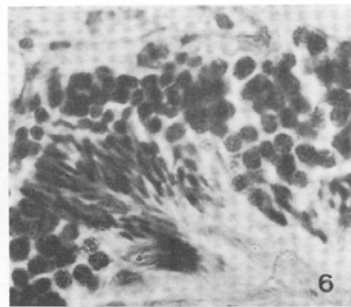
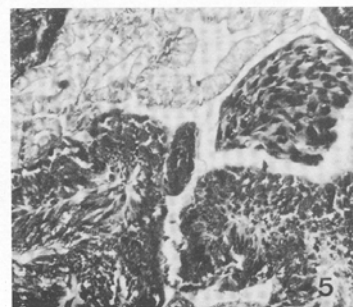
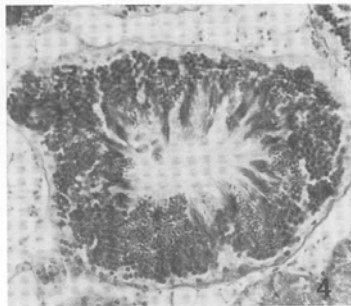
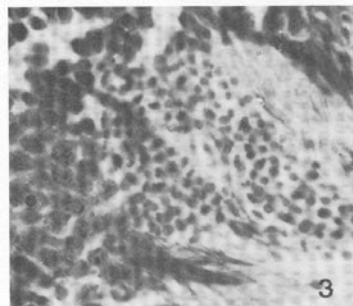
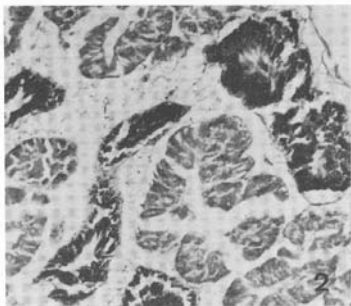
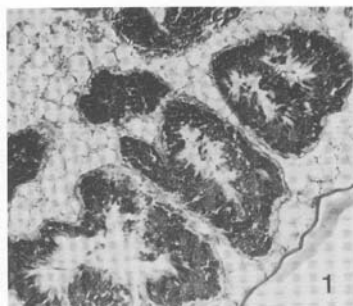


LAMINA 2

Fotografías de cortes histológicos de gónada macho de *Littorina peruviana*, de ejemplares recolectados en los meses de:

1. Marzo
- 2-3. Junio
4. Octubre
- 5-6. Diciembre

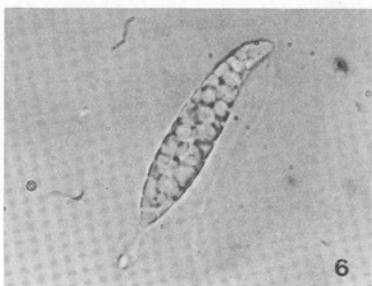
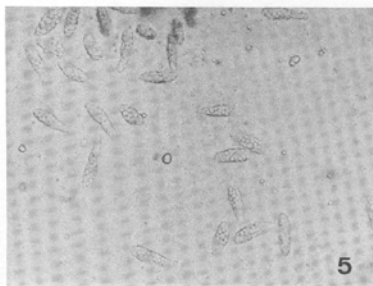
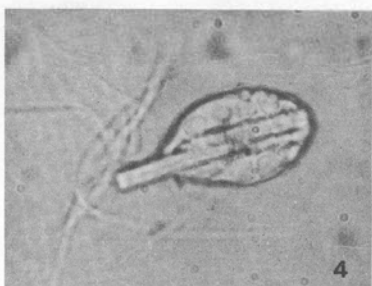
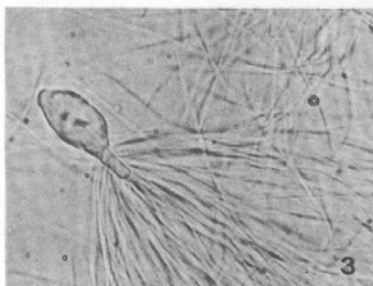
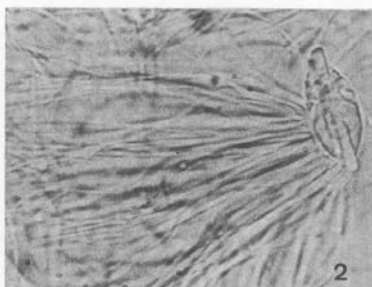
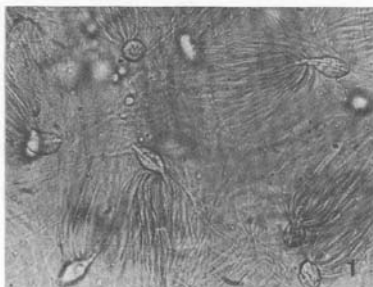
Aumentos: 1, 2 y 5, $\times 125$; 4, $\times 320$; 3 y 6, $\times 1.250$.



LAMINA 3

Fotografías de células nodrizas de *Littorina peruviana* (1-4) y de *Littorina araucana* (5-6)

Aumentos: 1 y 5 \times 320; 2, 3, 4 y 6 \times 1.250.



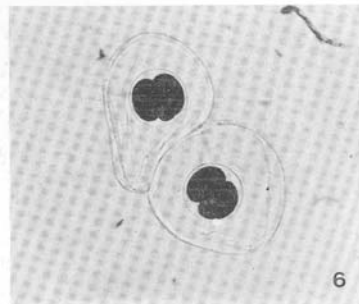
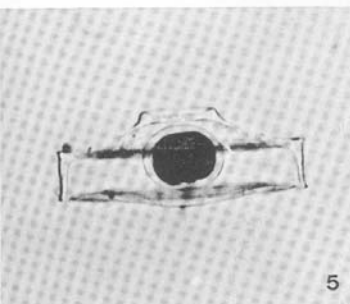
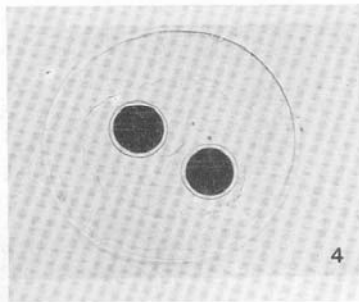
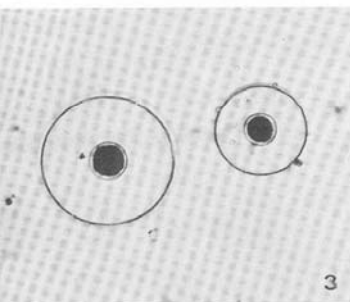
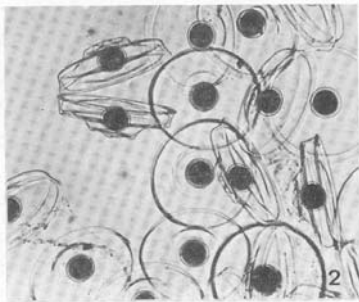
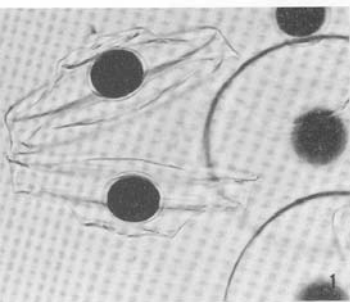
LAMINA 4

Fotografías de cápsulas.

Littorina peruviana: 1-2-3 (Izquierda) -4 (Anómala)

Littorina araucana: 3 (Derecha) -5-6 (Anómala)

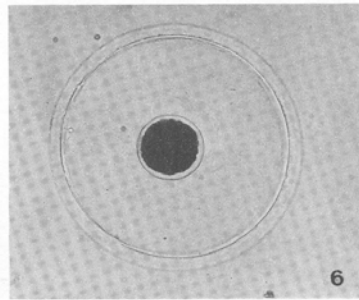
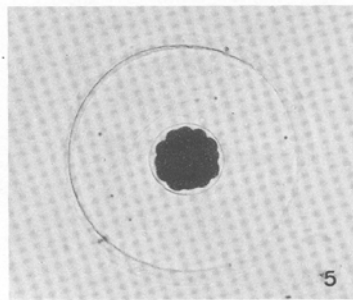
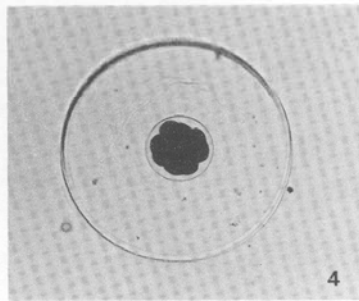
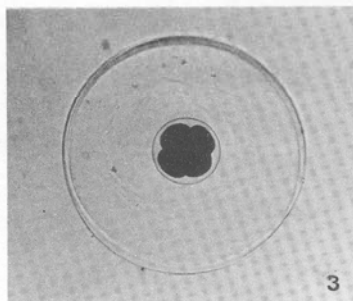
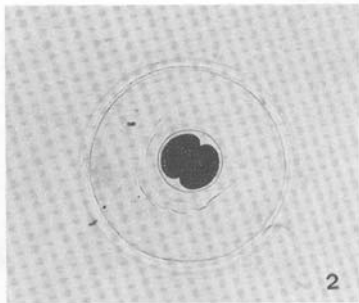
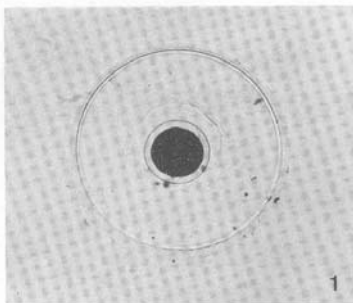
Aumentos: 1, 4, 5 y 6 \times 125; 2 y 3 \times 50.



LAMINA 5

Fotografías de los distintos estados de desarrollo de *Littorina peruviana*. Temp. 14°C.

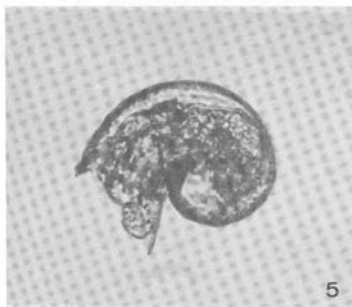
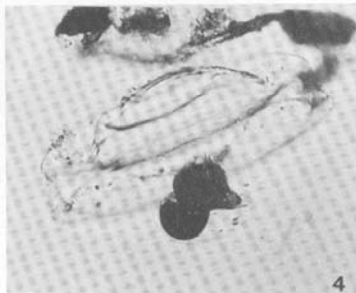
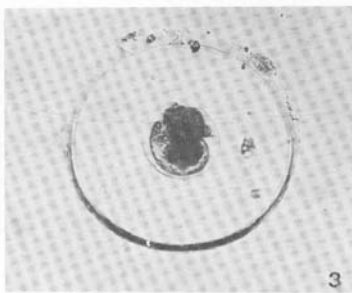
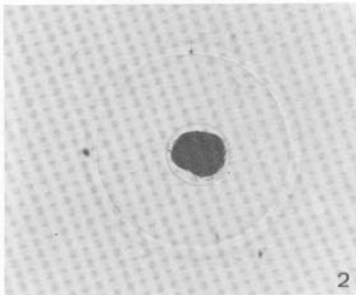
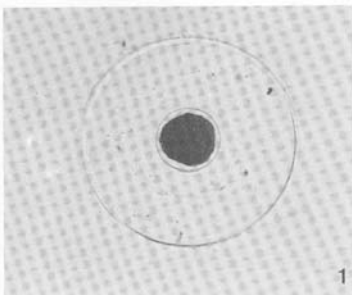
1. Corpúsculos polares
 2. 2 cél., 90 min.
 3. 4 cél., 3 horas
 4. 8-16 cél., 8 horas
 5. Blástula, 18 horas
 6. Gástrula, 24 horas.
- Aumentos $\times 125$.



LAMINA 6

Fotografías de los distintos estados de desarrollo de *Littorina peruviana*. Temp. 14°C:

1. Temprana trocósfera, 2 días
2. Trocósfera, 3 días
3. Velígera, 6 días
4. Velíger anormal eclosionando
- 5-6. Velígeras 6 días después de eclosionadas (talla 160 micrones).
Aumentos $\times 125$.



LAMINA 7

Fotografías:

1. Conchas de larvas de *L. peruviana* a los 6 días de eclosionadas (talla 160 micrones)
 2. Larva anómala de *L. peruviana*
 3. Larva anómala de *L. araucana*
- Aumentos $\times 125$.

