

Biología y ecología de tres especies de moluscos gasterópodos intermareales : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*. II - Crecimiento

Angel Borja

Servicio de Investigación Oceanográfica del Gobierno Vasco,
Departamento de Agricultura y Pesca, Avda.
Satrústegui, 8, San Sebastián 20008, España.

Résumé : L'ajustement des données de croissance (linéaire et pondérale) au modèle de von Bertalanffy a été testé chez trois espèces de Gastéropodes Prosobranches originaires de la Côte basque espagnole : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* et *Bittium reticulatum*. Seul l'ajustement obtenu pour *R. parva* est acceptable ; pour les deux autres espèces, les valeurs de L^∞ s'éloignent trop des données biologiques et sont même parfois négatives. L'utilisation de l'équation $L_t = a + bt + ct^2$ est proposée comme modèle de croissance de ces espèces. Les ralentissements de croissance sont mis en relation avec les phénomènes de reproduction et l'approche de l'hiver, chaque espèce présentant une stratégie propre.

Abstract : The fitting to the von Bertalanffy growth model was researched on three Prosobranch species inhabiting Basque Coast (N. Spain) : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* and *Bittium reticulatum*. The results are acceptable for *R. parva*, but for the other species the L^∞ values differ of biological data, sometimes being negatives. It is purposed the next equation $L_t = a + bt + ct^2$, as a growth model for these species. The growth retard is related to reproduction and winter influence, showing each species different strategies.

INTRODUCCIÓN

Von Bertalanffy (1938) definía el crecimiento como "un incremento medible de un sistema orgánico producido por la asimilación de materiales obtenidos del entorno". Este hecho de poder medir el incremento, relacionando una dimensión como la longitud o el peso con el paso del tiempo, edad, ha determinado que se haya intentado ajustar los datos obtenidos a funciones de diferente tipo por multitud de autores. Todos los modelos matemáticos se basan en el concepto de que la tasa de crecimiento decrece paulatinamente a medida que el animal se hace más viejo (Allen, 1966). Esto ha hecho que los modelos (según Ricklefs, 1967) sean principalmente tres : la curva logística, la curva de Gompertz (Winsor, 1932) y la de von Bertalanffy (Bertalanffy, 1938), siendo todas bastante similares.

El estudio del crecimiento se demuestra básico en los cálculos de producción, de ahí la necesidad de este trabajo para poder abordar más adelante la evaluación de la producción. De las especies a que aquí se hace referencia no existen, hasta ahora, ajustes a curvas de crecimiento que puedan ser comparativas. Sólo hay vagas referencias al crecimiento en autores como Renzi, 1967 ; Wigham, 1975 y Southgate, 1982.

MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología utilizada en cuanto a zonas escogidas, método de recogida, muestreos etc., ha sido tratada ya con anterioridad (Borja, 1986 b). Para el estudio concreto del crecimiento existen varios métodos.

El de los anillos de crecimiento se utiliza frecuentemente en bivalvos (Figueras, 1967 ; Johannessen, 1973 ; Guillou y Le Moal, 1980 ; Kautsky, 1982) siendo pocos los realizados sobre gasterópodos (Williamson y Kendall, 1981), quizá debido a que en estructuras como conchas y opérculos se suelen dar frecuentes perturbaciones (Margalef, 1974). El marcaje y captura periódica de los individuos es un método que suele ser más utilizado en gasterópodos (Hughes, 1980 ; Roberts y Hughes, 1980 ; Villiers, 1981 ; Richard y Salvat, 1982). Este método no se pudo utilizar debido al pequeño tamaño de las especies, la alta densidad y su localización entre algas tupidas que hubieran dificultado el encontrar los individuos marcados (Robertson y Mann, 1982). De hecho los marcajes se suelen efectuar en individuos de tamaño superior a 3 ó 4 mm (Sutherland, 1970 ; Roberts y Hughes, 1980), mientras que, por ejemplo, en *Barleeia* todos los individuos eran de talla inferior a las citadas.

Un último método es el del papel probabilístico que fue el utilizado en la determinación de las cohortes (Borja, 1986 b) y que en estudios de crecimiento se ha aplicado en múltiples ocasiones : Burke y Mann (1974), Lewis y Bowman (1975), Bayne y Worrall (1980), Bachelet (1981), Mc Lachlan y Lombard (1981), Sainsbury (1982), etc. A partir de la talla media de cada cohorte, en las tres especies y cada quince días (Borja, 1986 b), se han ajustado los datos a una curva de von Bertalanffy, tanto en longitud como en biomasa. Esta se calculó como peso seco libre de cenizas, calcinando el animal (incluida la concha), en un horno a 500° C durante 4 horas. Así :

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t - t_0)})$$

$$W_t = W_{\infty}(1 - e^{-k(t - t_0)})$$

siendo L_t y W_t la longitud y la biomasa en el tiempo t , L_{∞} y W_{∞} longitud y peso (biomasa) máximos, k es la constante de crecimiento y t_0 es el tiempo cuando L_t y W_t son cero. La estima de las constantes k , L_{∞} o W_{∞} y t_0 suele presentar ciertas dificultades que diversos autores han tratado de solventar. Se ha utilizado el método de Ford-Walford (Walford, 1946) para su estima.

Es preciso hacer notar que, al no contenerse alguna de las cohortes dentro del año de muestreo en su totalidad, se han añadido las tallas correspondientes a las mismas cohortes del año anterior, obteniéndose así la curva total de cada una.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

AJUSTE AL MODELO DE CRECIMIENTO DE VON BERTALANFFY

En la Tabla 1 se observan los valores de k y L_{∞} obtenidos para las tres especies. Mientras en *Rissoa* son normales, no ocurre igual con las otras dos especies, en las que se dan valores anormalmente altos de L_{∞} (hasta 345.8 mm en *Barleeia*) e incluso negativos en ambos parámetros. Este no es un hecho casual, puesto que ya Niell (1979) apuntaba que la ecuación de Bertalanffy presenta diversos problemas, obteniendo valores aberrantes de L_{∞} en el alga *Ascophyllum*.

En *Rissoa parva* las X^2 obtenidas indican que los ajustes de los datos a las curvas de crecimiento son buenos con un α 0.995 en todos los casos (Rohlf y Sokal, 1969).

En cuanto a las otras dos especies quizá se pueda corroborar lo afirmado por Knight (1968) según el cual "esta ecuación (la de Bertalanffy), desde un punto de vista bioenergético, es en el mejor de los casos un caso especial y en el peor un disparate". Según Roff (1980) esta ecuación no puede sustentarse más sobre las bases que la justificaron, siendo la razón más general de que se continúe con su uso el hecho de que da una descripción estadística conveniente de los datos, aunque para ello sea preciso retocar convenientemente los resultados, aceptando o rechazando estos si no son fiables. Esto es lo que sucede en el caso de Ekaratne y Crisp (1984) que rechazan L_{∞} por ser bastante mayores que las reales y eliminan otras que son menores. Entre las bases que justificaron la ecuación se halla el hecho de que hay que asumir una asintotización en el crecimiento. En este caso la curva puede flexibilizarse, pero en el caso de que no haya una evidencia clara de curvatura los ajustes pueden ser ridículos (Knight, 1968).

Tanto en *Bittium* como en algunas cohortes de *Barleeia* hay un crecimiento que no alcanza la asíntota, lo cual hace que se obtengan constantes aberrantes. Las causas pueden ser diversas. El comienzo de la asintotización puede coincidir con la desaparición de la cohorte como detectable matemáticamente, permaneciendo los individuos que restan en una talla estacionaria (Ekaratne y Crisp, 1984). Esto explicaría el que en *Barleeia* haya cohortes que se asintoticen y otras que no, además nunca presenta individuos con más de 3.5 mm, luego no hay crecimiento indefinido. En *Bittium* esto es poco probable, ya que hay individuos de gran tamaño que excluyen crecimientos repentinos, estos han de ser continuos y lentos (Renzi, 1967).

Los crecimientos que se dan o se asintotizan con posterioridad o son tan lentos que la enmascaran, en cualquier caso no se pueden ajustar a ecuaciones normales de crecimiento.

AJUSTE DE LOS DATOS A UNA FUNCIÓN POLINÓMICA

Visto esto, se hace necesario encontrar una función flexible que bien puede reducirse a una función lineal. Knight (1969) sugiere la parábola y Roff (1980) re-

coge la idea proponiendo su forma normal frente a modificaciones como las de Rafail (1972), siendo $L_t = a + bt + ct^2$, donde L_t es la longitud en el tiempo t y a , b y c son constantes (también se ha calculado para el peso). Esta ecuación, recomendada por Poole (1974) y Sokal y Rohlf (1979), ha sido utilizada en modelos de crecimiento en ostras (Dame, 1975).

RISSOA PARVA

La mayoría de las pruebas de X^2 dan mejor ajuste que con Bertalanffy. En conjunto el crecimiento es más rápido en las primeras cohortes del año, haciéndose más lento en las siguientes. La última cohorte (7) vuelve a crecer deprisa quizá debido a la proximidad del invierno, consiguiendo así que sean los individuos mayores quienes lo soporten (Fig. 1). El crecimiento es más rápido en Arminza que en Gaztelugatxe, siendo quizá un mecanismo de defensa frente a los temporales al estar menos protegida.

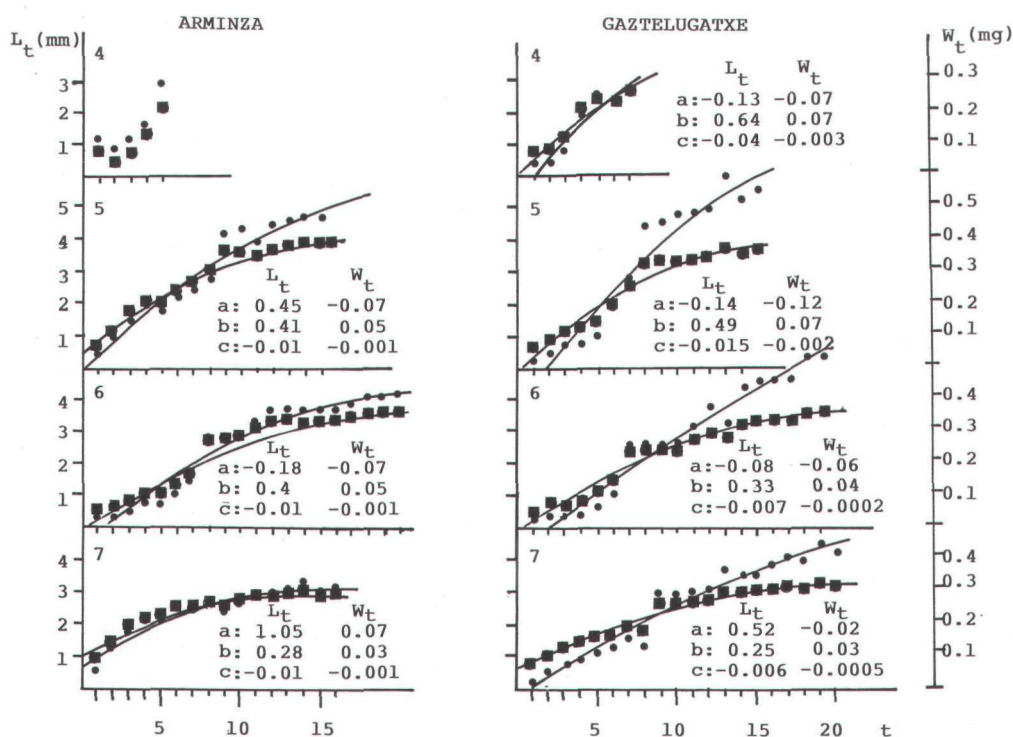


Fig. 1 - Ajuste de las ecuaciones de crecimiento de cada cohorte de *Rissoa parva* en las dos localidades. L_t : longitud, W_t : peso seco sin cenizas, t : períodos de 15 días, a , b y c : constantes de crecimiento. · puntos experimentales del peso, • de la longitud (Nomenclatura similar en las demás figuras).

Los resultados de crecimiento en peso son básicamente iguales. Mientras que el crecimiento en longitud es más rápido que el peso en todas las cohortes hasta los 2-2.5 mm, a partir de ésta la relación se invierte, es decir, los pequeños aumentan más deprisa su longitud y los mayores el peso, proporcionalmente. En conjunto el crecimiento medio mensual es un poco inferior al citado por Wigham (1975), siendo de 0.6 - 0.8 mm en verano y 0.3 - 0.4 mm en invierno.

El término ct^2 , que por rasas es bastante similar, indica que el crecimiento de cada cohorte se hace menor cuanto mayor es el tamaño del individuo, de ahí su buen ajuste a Bertalanffy al ser una de sus premisas.

El ajuste puede enmascarar algunos aspectos del crecimiento. Así se observan (Fig. 1), en todas las cohortes, detenciones del crecimiento cuando presentan entre 2.4 y 2.8 mm, siendo en otras entre 3.3 y 3.5, es decir, cuando el peso oscila entre 0.25 y 0.3 mg ó 0.4 - 0.5 mg. Esto puede interpretarse en unos casos como período reproductivo o simplemente ralentización del crecimiento por efecto del invierno, situación común en las especies sometidas a "stress".

BARLEEIA UNIFASCIATA

En esta especie (Fig. 2), el crecimiento es más rápido en Arminza que en Gaztelugatxe, tanto en longitud como en peso. No hay tendencia a aminorar el crecimiento por cohortes, aunque sean las centrales las que más deprisa crecen, mientras que la 9, típicamente invernial, presenta los crecimientos más lentos al pasar bastante tiempo en baja actividad, como lo menciona Southgate (1982). Al igual que en *Rissoa* los pequeños crecen más en longitud que en peso hasta que miden 1 mm aproximadamente, luego la relación se invierte y aumenta más el peso.

Los ct^2 son bastante similares por rasas y referidos a longitud y peso. Las cohortes con más dificultades al aplicar Bertalanffy (5 y 9 en Arminza ; 5, 6 y 9 en Gaztelugatxe) presentan signo positivo en dicho término, significando que aumentan la tasa de crecimiento al aumentar la talla, es decir, el crecimiento tiende a ser exponencial, lo cual no presupone que en tallas algo mayores el crecimiento pueda ser logístico.

Se detectan detenciones en el crecimiento, continuadas en juveniles a causa del invierno (Southgate, 1982) y otras cortas cuando la talla oscila entre 2.1 y 2.5 mm y el peso entre 0.35 y 0.44 mg. Estas parecen estar relacionadas con la reproducción, al invertir gran parte de la energía en ello se detiene el crecimiento, ya que se reparten a lo largo del año coincidiendo antes de la aparición de nuevas cohortes (Ekaratne y Crisp, 1984). Así la cohorte 5 origina la 8 y 9, la 6 a la 9, la 7 y 8 a la 5 y la 9 a 6 y 7.

BITTIUM RETICULATUM

En la figura 3 se representa su crecimiento. Los ajustes de X^2 fueron buenos para $\alpha = 0.995$, igual que en las otras especies. Las pendientes son prácticamente

iguales en cada rasa estudiada para las dos cohortes, especialmente en Arminza, y para la longitud y el peso del animal. Las pendientes son bajas, lo que denota un crecimiento lento, ya que a lo largo del año y medio o dos años de su vida alcanza sólo 5 mm. Es decir, que *Rissoa* y *Barleeia* crecen más deprisa.

Bittium, al contrario que las otras dos, crece más deprisa en longitud que en peso, ya que es el más grande pero, proporcionalmente el de animal menos pesado (Borja y Niell, 1984). Las ecuaciones de crecimiento se pueden asimilar casi a ecuaciones lineales debido a que la constante c es muy cercana a cero. Los signos del segundo término son positivos (las constantes de Bertalanffy eran aberrantes), se aumenta la tasa de crecimiento al aumentar el tamaño, aunque el aumento es mínimo al ser c casi nula. El animal crece más deprisa en longitud hasta que tiene 2.5-3 mm en que pasa a crecer más en peso.

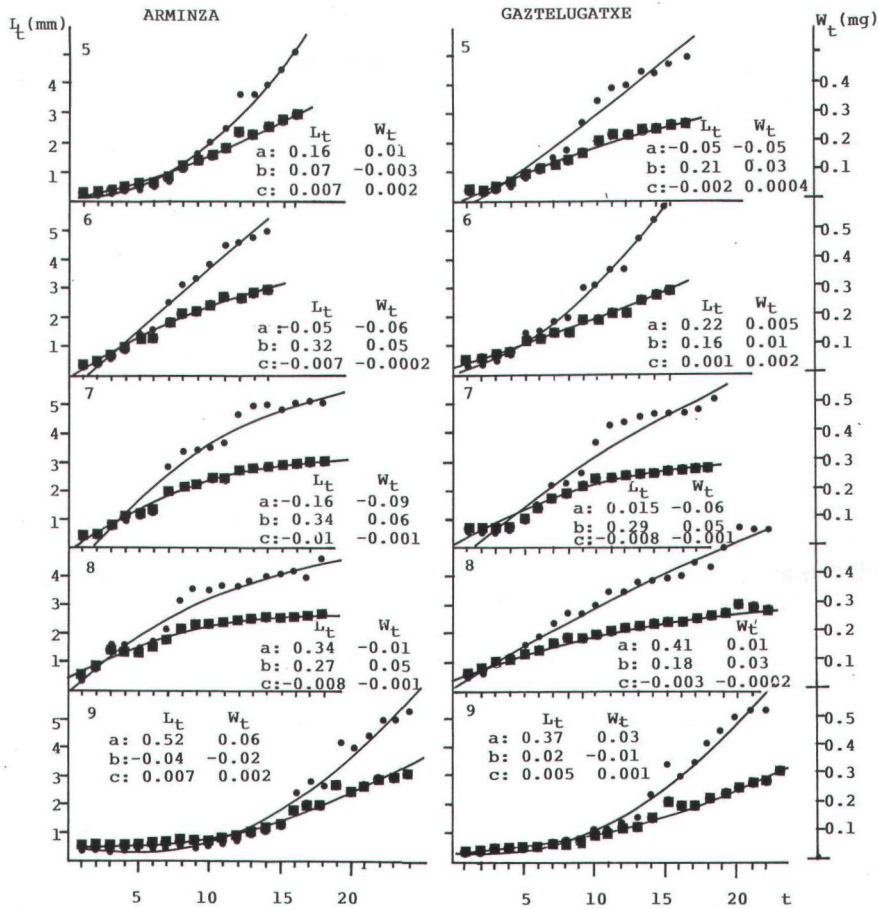


Fig. 2 - Ajuste de las ecuaciones de crecimiento de cada cohorte de *Barleeia unifasciata* en las dos localidades.

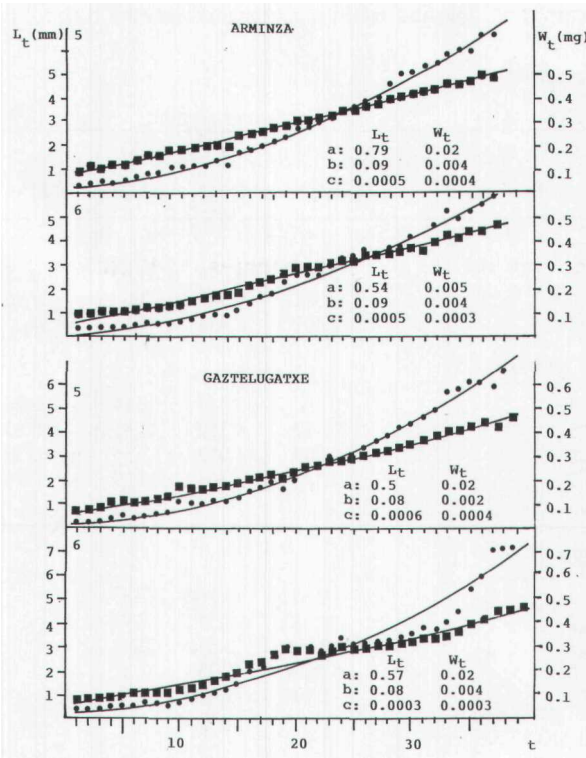


Fig. 3 - Ajuste de las ecuaciones de crecimiento de cada cohorte de *Bittium reticulatum* en las dos localidades.

Hay detención invernal de crecimiento, especialmente en la cohorte 6, y otras entre 2.6 y 3.3 mm (0.26 - 0.36 mg) y 4 - 4.3 mm (0.5 - 0.6 mg) en relación con la reproducción (Fretter y Graham, 1981). El que una cohorte tenga dos períodos de este tipo explica la gran continuidad en el asentamiento de nuevos individuos, ya que el aporte de juveniles a una cohorte depende de la sincronización de la cohorte del año anterior y la de hace dos años.

En cuanto a detenciones invernales del crecimiento se ha visto que afectan especialmente a los juveniles. *Rissoa* evita el problema, ya que los individuos que pasan el invierno son adultos. En *Barleeia* las cohortes con juveniles en invierno (9) tienen períodos muy largos de falta de crecimiento, mientras que en *Bittium* el período es menor (6). Esto es típico de especies sometidas a "stress". *Rissoa* esta sometida a uno mayor al ocupar la parte externa del alga (Borja, 1986 a), adopta la estrategia de no tener juveniles en invierno, puesto que una gran pausa en el crecimiento en su corto período de vida no le sería posible. *Barleeia*, en un lugar intermedio, al ocupar la parte interna del alga (Borja, 1986 a), tiene una pausa de crecimiento mayor que *Bittium* puesto que este es el que más protegido se halla entre el sedimento.

TABLA 1 : Parámetros de la ecuación de Bertalanffy para cada especie, raza y cohorte, k : constante de crecimiento, L_{∞} : longitud máxima, L : longitud máxima real, t_0 : tiempo cuando Lt es cero.

		k	L	L real	T_0
<i>Rissoa parva</i>	ARMINZA				
	Cohorte 5	0.16	4.257	3.95	- 0.25
	Cohorte 6	0.082	4.383	3.6	- 0.96
	Cohorte 7	0.401	2.858	3.1	0
	GAZTELUGATXE				
	Cohorte 4	0.19	3.24	2.44	- 0.28
	Cohorte 5	0.127	4.152	3.85	- 0.23
	Cohorte 6	0.089	4.012	3.66	- 0.33
	Cohorte 7	0.135	3.308	3.29	- 0.76
<i>Barleeia unifasciata</i>	ARMINZA				
	Cohorte 5	- 0.051	- 1.906	2.93	
	Cohorte 6	0.053	5.371	2.92	
	Cohorte 7	0.095	3.535	2.91	
	Cohorte 8	0.206	2.75	2.81	
	Cohorte 9	- 0.033	- 1.988	3	
	GAZTELUGATXE				
	Cohorte 5	0.016	10.484	2.6	
	Cohorte 6	0.0005	345.8	2.89	
	Cohorte 7	0.052	4.028	2.74	
<i>Bititium reticulatum</i>	ARMINZA				
	Cohorte 5	0.004	28.068	4.79	
	Cohorte 6	- 0.012	- 6.265	4.6	
	GAZTELUGATXE				
	Cohorte 5	0.018	- 3.115	4.51	
	Cohorte 6	- 0.002	34.5	4.3	

Resumen : El ajuste de los datos de crecimiento al modelo de von Bertalanffy se ha ensayado en tres especies de Gasterópodos prosobranquios de la Costa Vasca (N. España) : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bititium reticulatum*. Sólo el ajuste obtenido para *R. parva* es aceptable, para las otras dos especies los valores de L_{∞} difieren mucho de los datos biológicos, siendo a veces negativos. Se propone la utilización $L_t = a + bt + ct^2$ como modelo de crecimiento de estas especies. La ralentización en el crecimiento está en relación con fenómenos de reproducción e influencia del invierno, presentando cada especie una estrategia propia.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, K.R., 1966. A method for fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data. /. *Fish. Res. Bd. Can.* 23 (2) : 163-179.
- BACHELET, G., 1981. Application de l'équation de von Bertalanffy à la croissance du bivalve *Scrobicularia plana*. *Cah. Biol. Mar.* 22: 291-311.
- BAYNE, B.L. y C.M. Worrall, 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol- Prog. Ser.* 3 : 317-328.
- BERTALANFFY, von L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II). *Human Biology* 10 (2) : 181-213.
- BORIA, A. 1986 a. La alimentación y distribución del espacio en tres moluscos gasterópodos : *Rissoa parva* (da Costa), *Barleeia unifasciata* (Montagu) y *Bittium reticulatum* (da Costa). *Cah. Biol. Mar.* 27 : 69-75.
- BORIA, A. 1986 b. Biología y ecología de tres especies de moluscos gasterópodos intermareales : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*. I. Estructura y dinámica de las poblaciones. *Cah. Biol. Mar.* 27: 491-507.
- BORIA, A. y FX. NIELL. 1984. Relaciones biométricas en tres moluscos gasterópodos : *Rissoa parva* (da Costa, 1779), *Barleeia unifasciata* (Montagu, 1803) y *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778). *Act. 4º Simp. Ibér. Est. Benthos Mar. Lisboa.* 3 : 197-206.
- BURKE, M.V. y K.H. MANN, 1974. Productivity and production : biomass ratios of bivalve and gastropod populations in an eastern Canadian estuary. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31: 167-177.
- DAME, R.F., 1975. Day degree growth models for intertidal oysters. *Contr. Mar. Sci.* 19: 107-112.
- EKARATNE, S.U.K. y D.J. CRISP, 1984. Seasonal growth studies of intertidal gastropods from shell micro-growth band measurements, including a comparison with alternative methods. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 64: 183-210.
- FIGUERAS, A., 1967. Edad y crecimiento de *Cardium edule* de la Ría de Vigo. *Inv. Pesq.* 31: 361-382.
- FRETTER, V. y A. GRAHAM, 1981. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 6. *J. Moll. Stud.* supp. 9: 285-362.
- GUILLOU, J. y Y. LE MOAL, 1980. Aspects de la dynamique des populations de *Donax vittatus* et *D. trunculus* en Baie de Douarnenez. *Ann. Inst. Océanog. Paris* 56 : 55-64.
- HUGHES, R.N., 1980. Population dynamics and reproductive rates of *Littorina nigrolineata* from a moderately sheltered locality in North Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 44: 211-228.
- JOHANNESSEN, O.H., 1973. Population structure and individual growth of *Venerupis pullastra* (Montagu) (Lamellibranchia). *Sarsia* 52 : 97-116.
- KAUTSKY, N., 1982. Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Mar. Biol.* 68 : 117-133.
- KNIGHT, W., 1968. Asymptotic growth : an example of nonsense disguised as mathematics. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25 : 1303-1307.
- KNIGHT, W., 1969. A formulation of the von Bertalanffy growth curve when the growth rate is roughly constant. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 26 : 3069-3072.
- LEWIS, J.R. y R.S. BOWMAN, 1975. Local habitat-induced variations in the population dynamics of *Patella vulgata* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 17 : 165-203.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona. 951 pp.
- MC LACHLAN, A. y H.W. LOMBARD, 1981. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*. *The Veliger* 23 : 221-229.
- NIELL, F.X., 1979. Sobre la biología de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol en Galicia. III. Biometría, crecimiento y producción. *Inv. Pesq.* 41 : 509-521.
- POOLE, R.W., 1974. *An introduction to quantitative ecology*. Mc Graw-Hill, London. 525 pp.
- RAFAIL, S.Z., 1972. Fitting a parabole to growth data of fishes and some application to fisheries. *Mar. Biol.* 15: 225-264.
- RENZI, M., 1967. Estudio de la variabilidad individual en los distintos estadios de crecimiento en el gasterópodo *Bittium reticulatum* da Costa. *P. Inst. Biol. Appl.* 43 : 5-44.
- RICHARD, G. y B. SALVAT, 1982. Abondance et croissance de *Tectarius grandinatus* (Mollusca : Gastropoda) en Polynésie française. *Malacologia* 22 : 359-366.
- RICKLEFS, R.E., 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48 : 978-983.
- ROBERTS, D.J. y R.N. HUGHES, 1980. Growth and reproductive rates of *Littorina rudis* from three contrasted shores in North Wales, U.K. *Mar. Biol.* 58 : 47-54.

- ROBERTSON, A.I. y K.H. MANN, 1982. Population dynamics and life history adaptations of *Littorina neglecta* Bean in an eelgrass meadow (*Zostera marina* L.) in Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63 : 151-171.
- ROFF, D.A., 1980. A motion for the retirement of the von Bertalanffy function. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 127-129.
- ROHLF, F.J. y R.R. SOKAL, 1969. *Statistical tables*. W.H. Freeman and Co., San Francisco. 253 pp.
- SAINSBURY, K.J., 1982. Population dynamics and fishery management of the paua, *Haliotis iris* **I**. Population structure, growth, reproduction and mortality. *N.Z.J. Mar. Fresh. Res.* 16 : 147-161.
- SOKAL R.R. y F.J. ROHLF, 1979. *Biometria*. Ed. Blume, Barcelona. 832 pp.
- SOUTHGATE, T., 1982. The biology of *Barleeia unifasciata* (Gastropoda, Prosobranchia) in red algal turfs in S.W. Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 62 : 461-468.
- SUTHERLAND, J.P., 1970. Dynamics of high and low population of the limpet *Acmaea scabra* (Gould). *Ecol. Monog.* 40: 169-188.
- VILLIERS, L., 1981. Croissance, dynamique du "stock" et de la biomasse de *Turbo setosus* (Gastropode-Turbinidae) Atoll de Hao (Tuamotu, Polynésie française). *Vie Milieu* 31: 3-13.
- WALFORD, L.A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.* 90: 141-147.
- WIGHAM, G.D., 1975. The biology and ecology of *Rissoa parva* (da Costa) (Gastropoda : Prosobranchia). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 55 : 45-67.
- WILLIAMSON, P. y M.A. KENDALL, 1981. Population age structure and growth of the trochid *Monodonta lineata* determined from shell rings. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 61: 1011-1026.
- WINSOR, C.P., 1932. The Gompertz curve as a growth curve. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 18 : 1-8.