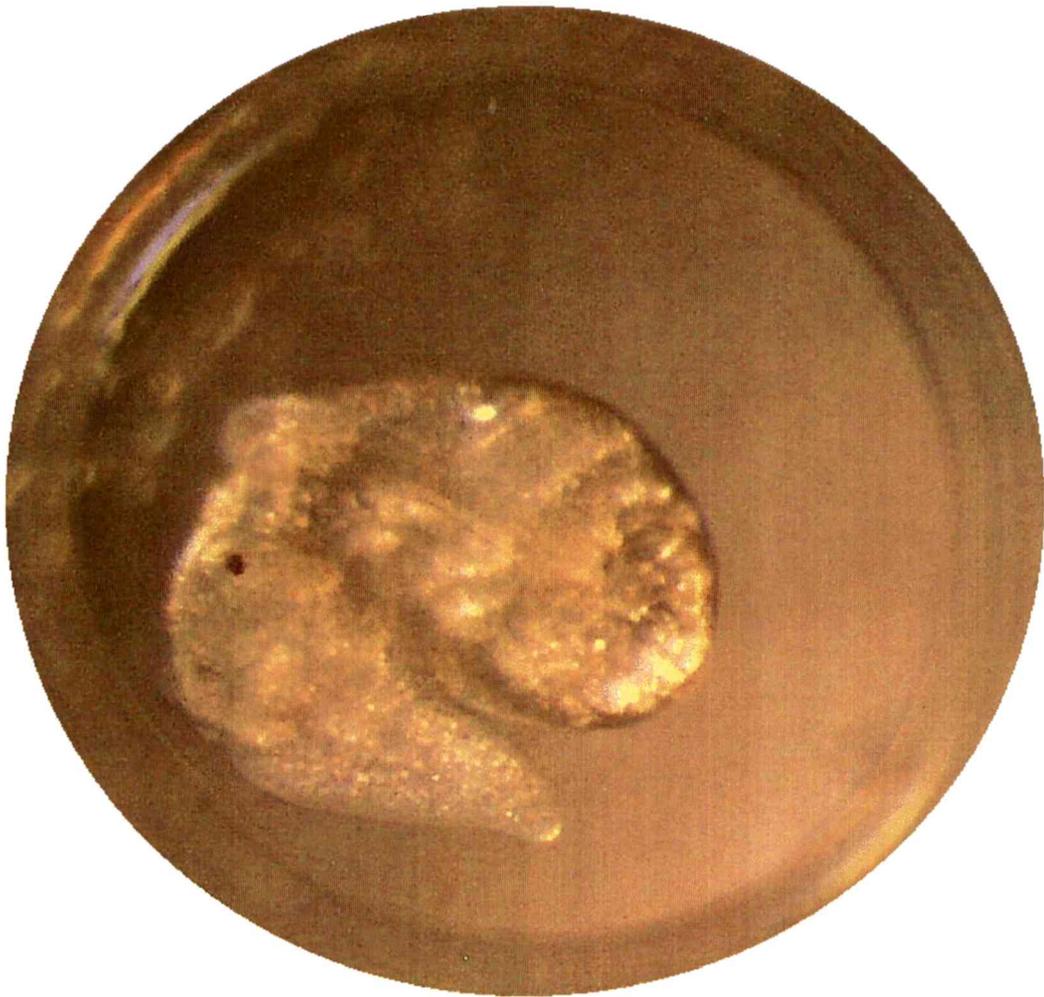


Trabajo de Tesis Doctoral

**ECOLOGÍA DE POBLACIONES Y DISTRIBUCIÓN DE
ESPECIES DE LA FAMILIA PHYSIDAE
(MOLLUSCA GASTROPODA) EN LA ARGENTINA.**



Autor: Lic. María Verónica Núñez

Directora: Dra. Alejandra Rumi

*División Zoología Invertebrados
Museo de La Plata, FCNyM-UNLP*

2009



BIBLIOTECA
"Florentino Ameghino"

***Para vos papá que me diste todo sin esperar otra cosa a cambio que mi
felicidad.***

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, por su infinito apoyo, contención y amor.

A la Dra. Rumi, por su tutoría y soporte.

A Diego, por su paciencia y generosidad, a Noelia y Julieta, por su colaboración incondicional, al recién incorporado Roberto por su entusiasmo, compañeros de equipo pero sobre todo grandes amigos.

A Mirta, por su asistencia en los cortes histológicos, a Pana por estar hasta el último minuto ayudando con su inglés y a ambas fundamentalmente por su generosidad.

A mis compañeros de la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata y de la Cátedra Zoología Invertebrados I, por estar siempre dispuestos a dar una mano.

A los Dres. Néstor Ciocco, Alberto Rodrigues Capítulo y Gustavo Darrigran por sus correcciones que ayudaron a mejorar este trabajo de tesis.

Al consejo Nacional de Investigaciones Científicas (CONICET) por subsidiar este trabajo de tesis.

Y a mis amigos, por suerte numerosos, mi cable a tierra, quienes cuidaron de mi cordura y me acompañaron en este proceso, muchos de ellos sin entender bien de que se trataba.

INDICE

RESUMEN	4
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN GENERAL	12
BREVE RESEÑA HISTÓRICA DE LA TAXONOMÍA DE LA FAMILIA PHYSIDAE	15
CAPITULO 1 “Descripción Morfo-anatómica”	
INTRODUCCIÓN	23
METODOLOGÍA	26
RESULTADOS	31
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN	57
CAPITULO 2 “Estudios Poblacionales”	
INTRODUCCIÓN	59
2.1 “Estudios poblacionales en condiciones naturales”	
METODOLOGÍA	62
RESULTADOS	66
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN	93
2.2 “Estudios poblacionales en condiciones de laboratorio”	
METODOLOGÍA	95
RESULTADOS	101
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN	131
2.3 “Ensayos de temperatura y desecación en condiciones de laboratorio”	
METODOLOGÍA	135
RESULTADOS	136
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN	143
CAPITULO 3 “Distribución”	
INTRODUCCIÓN	144
METODOLOGÍA	147
RESULTADOS	149
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN	160
CONCLUSIONES FINALES	161
BIBLIOGRAFÍA	165

RESUMEN

Physidae (Gastropoda: Basommatophora) es una familia de amplia distribución, objeto de numerosos estudios a nivel mundial, que involucran aspectos sistemáticos y ecológicos. Algunas de sus especies son empleadas como indicadores biológicos de calidad ambiental. Además, cumplen el rol biológico de hospedadoras intermediarias de parásitos Digeneos que afectan al hombre o a especies de interés comercial.

En la Argentina, Physidae cuenta con muy pocos estudios de los que se desprende la presencia de cinco especies en territorio argentino, cuyas nominaciones genéricas y específicas son aún motivo de discusión. Estas especies, son: *Physa loosi* Holmberg, 1909 y *Physa aspii* Holmberg, 1909, que sólo cuentan con las descripciones originales, *Physella venustula* (Gould, 1848) y *Physella cubensis* (Pfeiffer, 1839), cuya condición de especies nativas o exóticas no está aún claro, y *Stenophysa marmorata* Guilding, 1828, especie autóctona de amplia distribución.

La presencia cada vez más predominante de *Physella cubensis*, en ambientes previamente habitados por *Stenophysa marmorata*, plantea la posibilidad de una diferencia favorable a la primera en estrategias reproductivas o de supervivencia.

Por lo tanto, los objetivos en este trabajo de tesis se centraron en definir el estatus taxonómico, sobre la base de estudios morfo-anatómicos, de *Physella cubensis* y *Stenophysa marmorata*, analizar las principales tendencias de la demografía y dinámica de sus poblaciones, su tolerancia a diferentes temperaturas y desecación, y la distribución de la familia Physidae en la Argentina.

Metodología

Para los estudios morfo-anatómicos se tomaron en cuenta caracteres de conchilla y de partes blandas, aplicando análisis de componentes principales (ACP), de la varianza y factorial discriminante (AFD).

La demografía y dinámica poblacional se estudió en campo evaluando el crecimiento individual en longitud y peso empleando el modelo de Von Bertalanffy, y relacionando la abundancia respecto a parámetros ambientales. El seguimiento del ciclo vital se realizó en laboratorio implementando tablas de vida horizontales. Se obtuvieron los valores de supervivencia (l_x), mortalidad (d_x), tasa de mortalidad (q_x), fuerza de mortalidad (k_x), fecundidad (m_x), expectativa de vida (e_x) y valor reproductivo (V_x) específicos por edad, además de la tasa básica de reproducción (R_0), el tiempo generacional (T) y la tasa intrínseca de crecimiento natural (r). El registro de la distribución de tallas y peso a lo largo de la experiencia permitió evaluar su ajuste al modelo de crecimiento individual de Von Bertalanffy.

La evaluación de la tolerancia a diferentes temperaturas y condiciones de desecación se realizó en laboratorio, sobre juveniles y adultos, que fueron mantenidos a 5°C, 24°C y 31°C y en tierra húmeda. Los resultados observados se analizaron mediante tablas de contingencia constituidas en función del número de ejemplares muertos cada 5 días hasta los 15 días y el número de sobrevivientes luego de ese tiempo.

Los análisis de distribución se realizaron mediante sistemas de procesamiento de la información geográfica (DIVA-GIS), aportada por los lotes de colección (Museo de La Plata y Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"), relevamientos propios, y datos bibliográficos. Las estimaciones de cobertura de la familia y de las especies se realizaron siguiendo dos criterios. El primero de ellos plantea la superposición del mapa de la República Argentina con una cuadrícula compuesta por unidades de muestreo (UM) de 10.000Km², de manera de calcular la proporción de UM en los cuales se registraron ejemplares de Physidae. La segunda estrategia consistió en considerar las cuencas hidrográficas como UM. Se realizó un análisis de la co-ocurrencia que se observa entre las especies de Physidae y otras especies de Gastropoda de agua dulce. Además, se relacionó la presencia de Physidae con variables climáticas y altitud.

Resultados

Los caracteres morfológicos analizados permitieron confirmar la identidad de *Stenophysa marmorata* y reubicar taxonómicamente a "*Physella cubensis*" como *Physa acuta*. La primera con manto reflejado sobre la conchilla, papila genital femenina externa, prepucio sin glándula, el cual es más corto que la vaina del pene. Esta última presenta una porción proximal delgada, sin tejido glandular evidente y una porción distal más corta y gruesa, con gran desarrollo de tejido glandular. El pene presenta el poro de ubicación lateral. El diente central de las rádulas es asimétrico. *Physa acuta*, no presenta el manto reflejado sobre la conchilla y tampoco se observa papila genital femenina externa. El prepucio presenta una glándula y es apenas mayor que la vaina del pene, la cual tiene paredes finas y una pequeña porción distal glandular. El pene, de paredes gruesas, presenta el poro de posición terminal. El diente central de las rádulas es simétrico. Los análisis estadísticos confirman la gran variabilidad de la conchilla en ambas especies, mientras que corroboran la notoria diferencia interespecífica existente en partes blandas.

Stenophysa marmorata mostró un ciclo de vida con dos eventos reproductivos importantes, uno en primavera y otro en verano, con constantes de crecimiento (k) entre 1,66 y 1,8. Los ejemplares que se reproducen en verano resultaron mucho más pequeños que los que se reproducen en primavera. *Physa acuta*, en cambio, presentó un ciclo de vida con reproducción continua y superposición de cohortes, comenzando a oviponer a una longitud algo menor a 3 mm. Se observó una cohorte por estación climática con

constantes de crecimiento (k) entre 0,95 y 0,99. Los ambientes estudiados no diferían en temperatura, pero sí en valores de pH ($p= 0,002$), los cuales resultaron cercanos a 7 en el ambiente habitado por *P. acuta* y por debajo de ese valor en el ambiente habitado por *S. marmorata*. También resultaron significativamente mayores la concentración y porcentaje de saturación de oxígeno ($p= 0,019$ y $0,005$, respectivamente) en el ambiente habitado por *P. acuta*.

De acuerdo a los estudios realizados en condiciones de laboratorio, si bien ambas especies presentaron alta mortalidad en las primeras semanas, tanto la tasa como la fuerza de mortalidad son mayores cerca de la semana 40, con lo que no se evidencia una curva de supervivencia pronunciadamente cóncava, típica de otros gasterópodos.

Stenophysa marmorata sobrevive 60 semanas, con d_x máxima en la 15. Presentó dos esfuerzos reproductivos, el primero entre las semanas 26 y 43, con $m_x= 2,5$ (DE= 1,8) y el segundo entre las semanas 46 y 59 con $m_x= 10$ (DE= 7,5), al cual llega sólo el 0,99% del número inicial de ejemplares. Produjo 466 oviposiciones, 2434 huevos (media huevos/oviposición 5,17, DE= 2,37, máximo 17, mínimo 1), pero sólo eclosionó el 28,63%. La k_x del período pre-reproductivo resultó menor (0,43) que en los reproductivos (1,27 y 0,6). *Physa acuta* sobrevivió 88 semanas, con d_x máxima en la primera y período reproductivo entre las semanas 13 y 77, con $m_x= 7,5$ (DE= 6,9). Produjo 855 oviposiciones, 8203 huevos, (media huevos/oviposición 9,58, DE=6,35, máximo 50, mínimo 1), eclosionando el 43,14%. Periodos pre y post-reproductivo con $k_x=0,3$, menor que en el reproductivo (1,7). La tasa de reemplazo (R_0), progenie media producida por individuo, fue significativamente menor en *S. marmorata* (12,05 vs. 39,44), al igual que el tiempo generacional (36,36 vs. 39,15). Sin embargo, la tasa intrínseca de crecimiento natural poblacional (r) no presentó diferencias significativas entre estas especies.

En *P. acuta* la mortalidad es mayor cuando es mantenida a 31°C, pero los ejemplares mantenidos a 24°C no mostraron diferencias significativas en la mortalidad con respecto a los mantenidos a 5°C, sin embargo se mantenían inactivos a esta temperatura. *Stenophysa marmorata* también mostró una mortalidad más elevada a 31°C, incluso mayor a la de *P. acuta*. No obstante, tanto juveniles como adultos, mostraron alta mortalidad también a 5°C. Los juveniles de ambas especies se vieron afectados de igual manera por la falta de agua y no resistieron más de una semana en esas condiciones. Los adultos de *S. marmorata*, en cambio, mostraron una mayor mortalidad que los de *P. acuta* en estas condiciones. No se registró en ningún ejemplar la reacción de enterrarse ni de secretar epifragma.

Dentro del territorio argentino, la familia Physidae se distribuye en la mitad norte del país, llegando hasta la provincia de Río Negro. No existen registros de Physidae en gran

parte del territorio de Santiago del Estero, La Pampa, La Rioja, Catamarca y Oeste de Chaco. La cita más austral corresponde a la subfamilia Physinae, con un registro de *Physella venustula* para San Carlos de Bariloche (41° 09'S – 71° 18'O) y otro de *Physa acuta* para Viedma (40° 40'S – 63° 14'O). *Stenophysa marmorata* (Aplexinae) alcanza su distribución más austral en arroyos del este bonaerense (37° 47'S - 57° 28'O). Tanto *S. marmorata* como *P. acuta* son más frecuentes en ambientes lénticos. Esta última es usualmente registrada en ambientes de origen antrópico, incluso muchos de ellos con cierto grado de contaminación. *Stenophysa marmorata* presenta una mayor cobertura, así como los registros más antiguos, que datan de 1917, mientras que los de *P. acuta* son de la década del '70. El análisis de cobertura demuestra que Physidae presenta un patrón de distribución muy similar al de Ampullariidae, presentándose fundamentalmente en las cuencas del sistema del Plata y ausente hasta el momento en el extremo sur del país

Conclusiones

Los caracteres morfológicos analizados permitieron confirmar la identidad de las dos especies estudiadas como *Stenophysa marmorata* y *Physa acuta*. Los resultados obtenidos en campo muestran una estrategia reproductiva más exitosa en *P. acuta*, que se reproduce todo el año, inicia su etapa reproductiva en menor tiempo (12 a 14 semanas) y presenta una mayor longevidad. Esto pudo corroborarse en condiciones de laboratorio donde esta especie mostró mayores valores de fecundidad y porcentaje de huevos viables, además de un período reproductivo constante y más prolongado. En campo, se registraron dos épocas de reclutamiento de *S. marmorata*, en primavera y verano. La primera oviposición de *S. marmorata* en condiciones de laboratorio sucede en la semana 26. Tanto en campo como en laboratorio *S. marmorata* presentó tasas de crecimientos mayores a las observadas en *P. acuta*, pero el mayor gasto energético invertido en el crecimiento va en detrimento de su longevidad y fecundidad. El aumento de temperatura en laboratorio provoca una mayor mortalidad en ambas especies, con mayor incidencia en *S. marmorata*. Ninguna de estas especies sobrevive mucho tiempo sin agua, ya que no son capaces de enterrarse ni de generar epifragma. La falta de registros de *P. acuta* previos a 1973 en territorio argentino, a pesar de su exitosa estrategia reproductiva y tolerancia al stress, corroboraría su condición de exótica, incluso con cualidades de especie invasora.

De este modo, el alto grado de dispersión demostrado por *P. acuta*, aparentemente en poco tiempo, podría ser explicado por una maduración sexual más temprana, el desarrollo de un mayor número de generaciones por año, mayores potenciales reproductivos y longevidad, verificados tanto en campo como en laboratorio.

ABSTRACT

Physidae (Gastropoda: Basommatophora) is a family with a widespread distribution, so that there are many systematic and ecological studies about it in the entire world. Some of its species are used as biomonitoring of environmental conditions. Besides, many are intermediate host of species of Digenea (Trematoda) that could affect people or some species that have commercial interest. There are few studies in Argentina about Physidae, in them it is reported the occurrence of five species of this family, but generic and specific nominations are still discussed. These species are: *Physa loosi* Holmberg, 1909 and *Physa asplii* Holmberg, 1909, only with the work of their original descriptions; *Physella venustula* (Gould, 1848) and *Physella cubensis* (Pfeiffer, 1839) yet not clear if they are autochthonous or exotic species and *Stenophysa marmorata* Guilding, 1828, autochthonous species with wide distribution.

The occurrence of *P. cubensis* in environments that had been previously inhabited by *S. marmorata* is possibly due to a better reproductive or survival strategies of *P. cubensis* than *S. marmorata*.

The main objective of this thesis was to define the taxonomic status of *P. cubensis* and *S. marmorata* taking into account morphological studies and, to analyze the main demographic tendencies and populations' dynamics of this two species, its tolerance to different temperatures and dry condition, and the distribution of Physidae in Argentina.

Methods

For the morphological studies shell and soft parts characters were considered, applying Principal Component Analysis (PCA), variance and Discriminant Analysis (DA).

Demography and populations dynamics were studied in natural conditions evaluating individual growth rate, following von Bertalanffy's model, and related abundance to environmental parameters. The life cycle was studied in laboratory using life tables. Survival (l_x), mortality (d_x), mortality rate (q_x), force of mortality (k_x), fecundity (m_x), mean life expectancy (e_x), reproduction rate (V_x), net reproductive rate (R_0), generation time (T) and rate of natural increase (r) were registered. It was possible to analyze distribution of length and weight to evaluate growth rate.

Evaluation of tolerance to different temperatures and dry condition was done in laboratory with juveniles and adults that were kept at 5°C, 24°C and 31°C and in wet land. Results were analyzed by contingency tables with the number of died individuals at five, ten and fifteen days and the number of survivors after these times.

Distribution analysis was done by information provided by collections of Museo de La Plata and Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", collected

material and bibliography, using DIVA-GIS program. Two methods were used to estimate family and species covering. The first one consist in to put the map of Argentina over a grid made with squares of 10,000 Km² as sample units (SU) to calculate the SU proportion where Physidae occur. The second one considers hidrographics basins as SU. It was analyzed the co-occurrence observed between species of Physidae and other species of freshwater Gastropoda. Besides, the occurrence of Physidae with climate and altitude factors was related.

Results

By morphological characters analysis was possible to confirm the identity of *Stenophysa marmorata* and to redefine "*Physella cubensis*" as *Physa acuta*. The first one has mantle over the shell, external female genital papila and without preputial gland. The prepuce is shorter than penial sheath wich has a thin proximal portion without glandular tissue and a short and thik distal glandular portion. Penis has a lateral pore. The central radular teeth are asymmetrical. In *P. acuta* the mantle is not over the shell and there is not external female genital papila. The prepuce has a gland and it is just bigger than the penis sheath wich has thin wall and a small distal glandular portion. Penis has thik walls and a terminal pore. The central tooth of the rádula is symmetrical. Statistical analysis affirms the great variability of the shell in both species whereas differences in soft parts are notorious.

Stenophysa marmorata showed two reproductive moments in its life cycle (spring and summer) with growth constants (k) between 1.66 and 1.8. Individuals that reproduce in summer were smaller than individuals that reproduce in spring time. *Physa acuta* showed a cycle with continue reproduction and overlapped cohorts. It started to lays eggs with about 3 mm length. One cohort each climatic station was observed with growth constants (k) between 0.95 and 0.99.

Environments studying did not differ in temperature but there were differences in pH values ($p= 0.002$), that was near 7 in environments inhabit by *P. acuta* but in environments inhabits by *S. marmorata* pH was less than 7. Oxygen concentration and saturation percentaje in environments inhabit by *P. acuta* was bigger ($p= 0.019$ y 0.005 , respectively)

Studies in laboratory showed high mortality in both species in the first weeks but q_x and k_x were bigger near week 40 so that there is not an evidence concave curve which is typical of Gastropoda.

Stenophysa marmorata survived 60 weeks with maxim d_x in week 15 and showed two reproductive efforts. The first one between weeks 26 and 43, with $m_x= 2.5$ (SD= 1.8) and the second between 46 and 59 with $m_x= 10$ (SD= 7.5) with just 0.99% of the initial

number of individuals. It laid 466 ovipositions, 2434 eggs (egg/oviposition 5.17, SD= 2.37, maxim 17, minim 1), only hatched a 28.63%. k_x in reproductive period was smaller (0.43) than in reproductive periods (1.27 and 0.6). *Physa acuta* survived 88 weeks, d_x maxim in the first week and reproductive period between week 13 and 77, $m_x= 7.5$ (SD= 6.9). Laid 855 ovipositions, 8203 eggs, (eggs/oviposition 9.58, SD=6.35, maxim 50, minim 1), hatched a 43,14%. Pre and post-reproductive periods with $k_x=0.3$, smaller than in reproductive period (1.7).

Net reproductive rate was smaller in *S. marmorata* than in *P. acuta* (12.05 vs. 39.44), as the generation time (36.36 vs. 39.15). The rate of natural increase did not show differences between this two species.

In *P. acuta* mortality was bigger when it was keep at 31°C, but individuals keep at 24°C did not show differences in mortality in relationship with individuals keep at 5°C, although they were inactive at this temperature. *Stenophysa marmorata* also showed a high mortality at 31°C, even bigger than *P. acuta*. But in juveniles as in adults there was a high mortality at 5°C. Juveniles of both species were affected by dry condition and died in a week. Adults of *S. marmorata* showed higher mortality than *P. acuta* in that condition. There were not individuals with the ability to burrow or to secrete epifragma.

In Argentina, Physidae spread from Río Negro Province to the North. There are no records of this family in Santiago del Estero, La Pampa, La Rioja, Catamarca and west of Chaco Provinces. The austral record is of Physinae, with one cite of *Physella venustula* to San Carlos de Bariloche (41° 09'S – 71° 18'O) and other to *Physa acuta* to Viedma (40° 40'S – 63° 14'O). *Stenophysa marmorata* (Aplexinae) has its austral report in bonaerensean streams (37° 47'S - 57° 28'O). *S. marmorata* and *P. acuta* was more frequents in lentic environments. *P. acuta* was reported in antropic environments some of them contaminated. *Stenophysa marmorata* had a bigger covering, and the more ancient records (from 1917). Records of *P. acuta* are from 1970. Covering analysis showed that Physidae had a similar distribution to Ampullariidae, specially inhabiting environments of Del Plata basin and without any record in the South of the country until now.

Conclusions

The analyzed morphological characters allowed confirming the identity of the two species studied as *Stenophysa marmorata* and *Physa acuta*. The results obtained in field showed a more successful reproductive strategy in *P. acuta* that doesn't present seasonality periodicity of oviposition. Besides, it began their reproductive stage in shorter time (12 to 14 weeks) and presented a bigger longevity. This could be corroborated under laboratory conditions where this species showed bigger values of fecundity and percentage of viable eggs, besides a constant and more lingering reproductive period. In

field, *S. marmorata* registered two times of recruitment, in spring and summer. The first oviposition of *S. marmorata* under laboratory conditions happened in the week 26. *Stenophysa marmorata* had bigger rates of growths in field as in laboratory to those observed in *P. acuta*, but the biggest energy expense invested in the growth goes in detriment of their longevity and fecundity. The increase of temperature in the laboratory causes a bigger mortality in both species, while *S. marmorata* showed a bigger sensibility than *P. acuta*. None of these species survived a lot of time without water, since they are not capable of buries or generating epifragma.

The absence of records of *P. acuta* previous to 1973 in Argentinean territory, in spite of its successful reproductive strategy and tolerance to the stress, would corroborate its condition of exotic, even with qualities of invader species.

The high dispersion degree demonstrated by *P. acuta*, seemingly in little time, it could be explained by an earlier sexual maturation, the development of a bigger number of generations for year, bigger reproductive potentials and longevity, verified in natural and laboratory conditions.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Physidae (Fitzinger, 1833) es una familia de Gastropoda Basommatophora que se caracteriza por poseer una conchilla levógira con espira evidente, pie aguzado terminado en punta, tentáculos afinados con los ojos en la base, gonoporo masculino contiguo al lóbulo basal del tentáculo izquierdo y poro femenino detrás del neumoporo.

Especies de esta familia se encuentran actualmente en todos los continentes, a excepción del Antártico. Este amplio rango de distribución es mayormente debido a modernas introducciones antrópicas, tal es el caso de las especies que ocurren en África, Australia, Nueva Zelanda, sudeste asiático, Japón e islas de los océanos Índico y Pacífico (Taylor, 2003).

Physidae ha sido objeto de numerosos estudios a nivel mundial que involucran aspectos sistemáticos -aún controversiales- y ecológicos. Los últimos resultan particularmente importantes, ya que especies de esta familia están siendo empleadas en otras partes del mundo como indicadores biológicos de calidad ambiental para el monitoreo y control del estado de las aguas continentales (Takimoto *et al.*, 1987; Nebeker & Schuytema, 1998; Iannacone & Alvaríño, 1999; Iannacone *et al.*, 2002). Entre las especies bentónicas dulceacuícolas aceptadas como organismos centinelas de la polución por metal se encuentra *Physa integra* (Haldeman, 1841) (Johnson *et al.*, 1993).

Por otro lado, el estudio de las especies de la familia Physidae tiene importancia desde el punto de vista sanitario, ya que cumplen el rol biológico de hospedadoras intermediarias de parásitos Digeneos, pertenecientes a las familias Schistosomatidae (productoras de dermatitis humanas), Echinostomatidae (causantes de cuadros agudos intestinales que afectan al hombre, otros mamíferos y aves) y Diplostomatidae cuyos hospedadores intermediarios secundarios son peces, en los cuales producen bajas y trastornos, por hemorragias cerebrales y viscerales, afectando la explotación de especies de interés comercial (truchas) (Cheng, 1978; Olsen, 1977; Ostrowski de Núñez, 1992).

En la Argentina, Physidae es una familia poco representada, en comparación con Planorbidae, Chilinidae, Cochliopidae o Ampullariidae, y por ende cuenta con muy pocos estudios. Algunos de ellos se ocupan de brindar aspectos morfológicos que permiten la diferenciación de especies (Fernández, 1981; Miquel, 1986), y otros, los menos, son puntuales estudios poblacionales o ecológicos (Martín, 2001). De estos trabajos se desprende la presencia de cinco especies en territorio argentino. *Physella cubensis* (Pfeiffer, 1839) y *Physella venustula* (Gould, 1848), cuya condición de especies nativas o exóticas no está aún claro (Miquel & Zelaya, 1999), pero en el caso de la primera con una alta dispersión en relativamente poco tiempo, ya que es citada desde la década del

setenta (Paraense, 2005). *Stenophysa marmorata* Guilding, 1828, es una especie autóctona de amplia distribución, principalmente en el sistema del Plata, y *Physa loosi* Holmberg, 1909 y *Physa aspii* Holmberg, 1909 cuyas localidades tipo son Santa Lucía, provincia de San Juan y "Laguna de los murciélagos", provincia de Formosa, respectivamente (Fernández, 1981). La validez de estos nombres específicos es aún motivo de discusión (Paraense & Pointier, 2003; Taylor, 2003 y 2004).

Physella cubensis es cada vez más abundante en ambientes previamente habitados por *S. marmorata*, fundamentalmente aquellos relacionados al Río de la Plata. Tal es el caso de los limnótopos de la localidad de Punta Lara, partido de Ensenada (34° 49'S - 57° 59'O), en donde *S. marmorata* es registrada desde 1944, con un lote en el Museo de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN N° 30189), mientras que *P. cubensis* se comenzó a registrar en dicha localidad en 1982 (MACN N° 32605). Lo mismo ocurre en ambientes de la Isla Martín García (34° 11'S - 58° 16'O), donde *S. marmorata* es registrada desde 1944 (MACN N° 20954), en cambio, la presencia de *P. cubensis* se registra desde 1995 (colectas propias). Además, cabe destacar que, en muestreos preliminares de 1999, en los balnearios de Atalaya (35° 02'S - 57° 32'O) y La Balandra (34° 55'S - 57° 43'O) no se registraba la presencia de *P. cubensis*, la cual comenzó a registrarse a partir de fines del 2001. Esta presencia cada vez más predominante de *P. cubensis* plantea la posibilidad de una diferencia favorable en estrategias reproductivas o de supervivencia con respecto a *S. marmorata*.

Por otra parte, previo al estudio poblacional de estas dos especies se hace necesario aclarar sus estatus taxonómicos, dada la confusa situación sistemática de las especies de esta familia.

Hipótesis

Physella cubensis presenta un mayor potencial reproductivo y de supervivencia que *Stenophysa marmorata*.

Ambas especies poseen diferente grado de tolerancia a la desecación y gradientes de temperatura presentes en los limnótopos que habitan. Estos parámetros ambientales son relevantes en la definición de los patrones de distribución.

Objetivos Generales

Los objetivos de este trabajo son analizar las principales tendencias de la demografía y dinámica de las poblaciones de las especies de Physidae mejor representadas en la Argentina, citadas hasta el momento como *Physella cubensis* y *Stenophysa marmorata*, revisando previamente su status taxonómico. Asimismo, analizar la distribución de la familia Physidae en la Argentina.

Objetivos Parciales

- Revisar el status taxonómico y actualizar las descripciones morfológicas de *P. cubensis* y *S. marmorata*.
- Analizar las tendencias demográficas (como supervivencia y fecundidad), el crecimiento individual (en longitud y biomasa) y la estructura de tallas, en condiciones experimentales y naturales de *P. cubensis* y *S. marmorata*.
- Evaluar en laboratorio las diferencias en la tolerancia de estas dos especies con respecto a la temperatura y la desecación.
- Actualizar y analizar la distribución de las especies de la familia Physidae en la Argentina y su co-ocurrencia con otros gasterópodos acuáticos.

BREVE RESEÑA HISTÓRICA DE LA TAXONOMÍA DE LA FAMILIA PHYSIDAE

El estudio taxonómico de la familia Physidae es, hasta el momento, motivo de controversias.

Trabajos de principios del siglo XX ya reconocen dos géneros para esta familia, *Aplexa* Fleming, 1820 monotípico, de conchilla alargada, con borde del manto liso y no extendido sobre la conchilla, y *Physa* Draparnaud, 1801, de conchilla más corta con último anfracto usualmente globoso, borde del manto digitado o lobado y parcialmente extendido sobre la conchilla. El último género es, a su vez, dividido en dos "secciones" *Physa* de conchilla lisa y *Costatella* Dall, 1870 cuya conchilla presenta costillas longitudinales (Walker, 1918).

En 1926, Baker reubica a las especies norteamericanas de Physidae en el género *Physella* Haldeman, 1843, separándolas del género europeo *Physa*, basándose en diferencias anatómicas del manto. A su vez, divide al género *Physella* en los subgéneros *Physella* y *Physodon* Haldeman, 1843, sobre la base de la morfología del genital masculino, conchilla y columela. Sin embargo, Clench (1930) considera que anatómicamente no parece haber justificación para dividir el género *Physa* en grupos meritorios de encabezamiento genéricos o subgenéricos, ya que muchos de los caracteres planteados por Baker (1926) no son lo suficientemente constantes como para suministrar un criterio de determinación.

Thiele (1931) reconoce sólo los géneros *Aplexa* y *Physa*. El primero caracterizado por un borde del manto sin lóbulos largos, conducto del receptáculo seminal surgiendo cerca de la apertura del genital femenino y pene cilíndrico. El segundo género presenta conchilla ovalada, mayormente con espira corta, borde del manto con largas lobulaciones apoyadas sobre la conchilla, la unión del conducto del receptáculo seminal al genital femenino se produce lejos de la apertura del mismo y el pene presenta el extremo proximal ensanchado y se va angostando gradualmente hacia el extremo distal, con apertura lateral. *Aplexa* es subdividido en dos subgéneros, *Aplexa*, con el manto no expandido sobre la conchilla, y *Stenophysa* Martens, 1898 de espira alta, vueltas planas, margen columelar largo y angosto, y manto expandido sobre la conchilla con lóbulos bajos del lado derecho. Por su parte, *Physa* es subdividida en cuatro secciones, *Physa*, *Alampetista* Zilch, 1956, *Costatella* Dall, 1870 y *Petrophysa* Pilsbry, 1926, de acuerdo a la morfología de la conchilla.

Te (1978) en su trabajo de tesis referida a la sistemática de la familia Physidae examina 85 taxa (78 pertenecientes a especies nominales y el resto a poblaciones de características particulares) usando 71 caracteres morfológicos (37 de conchilla y 34

anatómicos). Te (*op. cit.*) consideró casi exclusivamente el complejo peniano y caracteres asociados para realizar el primer agrupamiento:

- grupo *Aplexa* (complejo penenano tipo *Aplexa* con 6 variantes)
- grupo *fontinalis* (complejo penenano *Physa* tipo - a sin variantes)
- grupo *gyrina* (complejo penenano *Physa* tipo - b con 5 variantes)
- grupo *acuta* (complejo penenano *Physa* tipo - c con 4 variantes)
- grupo *cubensis* (complejo penenano *Physa* tipo - bc con 3 variantes)

Luego considerando tanto caracteres conquiológicos como anatómicos Te (*op. cit.*) realiza una clasificación de base fenética. Mantiene las dos subfamilias propuestas por Starobogatov (1967), *Aplexinae* (con los géneros *Aplexa* y *Stenophysa*) y *Physinae* (con los géneros *Physa* y *Physella*). Te (*op. cit.*) nota que otra manera de interpretar sus resultados es considerar a *Stenophysa* como un género separado de *Physinae* o ser el único género de otra subfamilia (*Stenophysinae*). Además, divide a *Physella* en 3 subgéneros, *Physella*, *Petrophysa* y *Costatella*, el último, dividido a su vez, en 2 secciones: *Alampetista*, con morfología peneana tipo c y *Costatella* con morfología peneana tipo bc. El autor considera a la especie *Physella (Petrophysa) zionis* (Pilsbry, 1926), único representante del subgénero, como la más diferenciada, con inusual morfología y ecología; y la ubica dentro del grupo *cubensis*. Por otra parte, el grupo más basal está representado por el género *Aplexa*.

Aunque la tesis de Te nunca fue publicada, en trabajos de 1973 y 1975 el autor describe brevemente los grupos morfológicos basados en las características del complejo peniano analizados en su tesis, y en 1980 publica una síntesis de la sistemática propuesta en la misma, con la lista de las 48 especies reconocidas y varios postulados de la historia evolutiva de los Physidae. Según el autor, *Aplexa* y *Physa* son géneros holárticos, mientras que *Stenophysa* es neotropical y *Physella* principalmente neártico. A su vez, *Aplexa* y *Stenophysa* son los grupos más basales, mientras que *Alampetista* es el más joven, siendo *Stenophysa* el grupo hermano de los *Physinae*.

Hsiu-Ping (1993), estimó la divergencia genética entre seis especies de *Physella*, utilizando isoenzimas como marcadores moleculares. La metodología logra una buena segregación de las especies salvo entre *P. anatina* (Lea, 1864) y *P. cupreonitens* (Cockerell, 1889). Los resultados obtenidos concuerdan con la clasificación dada por Te (1978), separando las especies con complejo peneano tipo b, *P. heterostropha* (Say, 1817), *P. gyrina* (Say, 1821), *P. elliptica* (Lea, 1834), de las que poseen un complejo peneano tipo c, *P. anatina*, *P. cupreonitens*, *P. integra*.

Taylor (2003) publica una revisión taxonómica de la familia, tomando como principal carácter diagnóstico la morfología y composición del complejo peniano. Taylor considera

que si bien existen otras estructuras o sistemas útiles para definir géneros o especies, como la conchilla, el tracto genital femenino, las oviposiciones, entre otras, en ninguno de ellas es posible encontrar caracteres progresivos de manera consistente. En cambio, es posible diferenciar caracteres primitivos y especializados en el complejo peniano por comparación con los encontrados en Lymnaeidae. De esta manera, reconoce cuatro grados de complejidad progresiva en el complejo peniano:

I vaina del pene enteramente muscular

II vaina del pene con tejido muscular y glandular

III pene con punta especializada

IV poro del pene lateral en lugar de terminal como en los grados más basales

Sobre esta base, divide a la familia, al igual que Te (*op. cit.*), en las dos subfamilias ya mencionadas, en 7 tribus, 23 géneros y 81 especies, describiendo 11 géneros y 17 especies nuevos. El sistema reproductivo más sencillo es el presentado por el género *Austrina* Taylor, 2003 con un complejo peniano que se aproxima al de Lymnaeidae, mientras que el más evolucionado estaría representado por las especies de la tribu *Stenophysini* Taylor, 2003.

Recientemente, Wethington & Liderad (2007), proponen una nueva clasificación para la familia, sumando a los caracteres morfológicos el análisis de la filogenia molecular basado en dos secuencias mitocondriales. Este estudio está realizado sobre 66 ejemplares pertenecientes a 28 taxa, representando 6 grupos morfológicos de los propuestos por Te:

Aplexa grupo 1, sin glándula del prepucio, vaina del pene enteramente glandular (1 ejemplar);

Aplexa grupo 3, sin glándula del prepucio, vaina del pene enteramente muscular (2 ejemplares);

Physa grupo a, con glándula del prepucio, vaina del pene enteramente glandular (5 ejemplares);

Physa grupo b, con glándula del prepucio, vaina del pene con porción glandular y no glandular (26 ejemplares);

Physa grupo bc, con glándula del prepucio, vaina del pene con porción glandular mucho menor que la no glandular (7 ejemplares);

Physa grupo c con glándula del prepucio, vaina del pene enteramente muscular (25 ejemplares).

A diferencia de lo propuesto por Te, los autores incluyen a *P. cubensis* y *P. zionis* dentro del grupo c en vez de en el grupo bc, basándose en las disecciones. Similarmente reubican a *P. pomilla* Conrad, 1834 en el grupo bc en vez de en el grupo c.

Los autores concluyen que habría solo dos géneros (*Physa* y *Aplexa*) y dividen a la familia en 6 grupos filogenéticamente diferentes y con distinta morfología peniana:

Aplexa (*Aplexa elongata* (Say, 1821)) *Aplexa* grupo 1;

marmorata (*Physa marmorata* Guilding, 1828) *Aplexa* grupo 3;

fontinalis (*P. fontinalis* (Linnaeus, 1758), *P. jennessi* Dall, 1919 y *P. vernalis* Taylor & Jokinen, 1985) grupo *Physa* tipo a;

gyrina (*P. gyrina* y *P. "ancillaria"* Say, 1825) grupo *Physa* tipo b;

acuta (*P. acuta* Draparnaud, 1805, *P. spelunca* Turner & Clench, 1974, una especie no descrita del género *Physa* y *P. zionis*) grupo *Physa* tipo c;

pomilia (*P. pomilia* y *P. hendersoni* Clench, 1925) grupo *Physa* tipo bc.

Aplexa elongata es el miembro más basal seguido por una politomía que incluye a *P. marmorata*, por lo tanto las subfamilias propuestas por Starobogatov (1967) son parafileticas. *Physa acuta*, *P. heterostropha*, *P. integra*, *P. virgata* Gould, 1855 y *P. cubensis* no resultaron monofiléticas, concordando con los estudios de Dillon *et al.*, donde se comprobó que no existe aislamiento reproductivo entre las tres primeras (2002) ni entre *P. virgata* y *P. acuta* (2005). Por otra parte, Paraense & Pointier (2003) señalan a *P. cubensis* como sinónimo de *P. acuta* por ser morfológicamente indistinguibles.

Situación histórica de la familia Physidae en la Argentina

La historia de las especies de Physidae en la Argentina no estuvo exenta de las complicaciones sistemáticas arriba planteadas para la familia.

Parodiz (1961) cita dos especies fósiles, *Physa wichmanni* y *P. doeringi* para el paleoceno de Patagonia (Santa Rosa, Río Negro). El autor señala que al final del Paleoceno el género desaparece de esta región y reaparece nuevamente en el plioceno-pleistoceno. Concluye que es presumible que las especies sudamericanas vivientes deriven de una migración moderna del norte en lugar de estar relacionadas a las especies terciarias. En estudios recientes (De Francesco & Dieguez, 2006; De Francesco *et al.*, 2007), sobre paleoambientes del cuaternario tardío de Mendoza (sistema fluvial Tunuyán, río Atuel, laguna Llancañeló), se describen composiciones malacofaunísticas muy similar a las actuales, sin embargo, no se registra la presencia de Physidae. Esto también sugiere la posibilidad de migraciones o invasiones recientes de esta familia en la zona. Sin embargo, en formaciones del holoceno del sudeste de la Provincia de Buenos Aires sí se registran ejemplares de los géneros *Physa* y *Aplexa* (Aramayo *et al.*, 2005).

En 1911 Pilsbry cita al género *Physa* para Patagonia, sin embargo, Hylton Scott (1963, 1968) no hace mención al género para esa zona.

D'Orbigny (1835) cita a *Physa rivalis* Turton, 1807 para América del Sur, con una variedad *major* y una *minor*. Esta última es redescrita en 1841 por el mismo autor como *Physa sowerbyana* que se distribuye en Brasil, Uruguay y Argentina (Corrientes y Patagonia).

La localidad tipo de *Bulla rivalis* Turton, 1807 es Hampshire Inglaterra, no obstante, en la descripción de la especie, se hace referencia a una lámina donde aparecen dos figuras adicionales bajo el título de "*B. fontinalis* Indias Occidentales" (Clench, 1930). Consecuentemente, la diagnosis original fue considerada errónea y la especie atribuida a las "Indias Occidentales". Sin embargo Clench (*op.cit.*), al igual que los autores ingleses, considera a *B. rivalis* como una forma ecológica de *Physa fontinalis*. Por otra parte, según Clench (*op.cit.*) y Parodiz (1956), en una lista sinonímica publicada por Kennard & Woodward (1926), se señala que Turton obtuvo la diagnosis y el nombre de *B. rivalis* de Maton & Rackett (1807) y que sería éste el nombre más antiguo para *Physa heterostropha*, especie común en Norteamérica.

En 1822 Sowerby I, lista a *Limnaea (Physa) rivalis* como una especie admitida dentro del catálogo inglés, pero que sólo reconoce en Guadalupe. Autores subsiguientes le han atribuido a Sowerby la autoría de *Physa rivalis* sobre la base de este trabajo, pero se trataría de especies homónimas (Clench, *op.cit.*). En opinión de Clench (*op.cit.*), *Physa rivalis* Sowerby I (no *B. rivalis* Turton) debe llevar el nombre de *Physa marmorata*, que es el primer nombre no pre-ocupado de la especie. El autor señala además que, esta especie es posiblemente miembro del género *Aplexa*, pero que los caracteres conquiológicos solos no son suficientemente diagnósticos para interpretar su ubicación exacta.

Baker (1930), menciona a *Aplexa (Stenophysa) rivalis* para Venezuela, aclarando que la misma posee un genital similar al de *Aplexa hypnorum* Linnaeus, 1758 y por eso el subgénero es transferido de *Physa* a *Aplexa*, a pesar de que el desarrollo del manto presenta una condición intermedia. El autor también reconoce para Venezuela a *A. (S.) panamensis* (Mühlfeldt, 1838), *A. (S.) acuminata* (Gray, 1841), *Physa cubensis* y *P. marmorata*. Sin embargo, Clench (*op.cit.*) considera que la *Aplexa rivalis* mencionada por Baker es *Aplexa peruviana* (Gray, 1828).

En 1956, Parodiz publica una síntesis de la historia de la especie sudamericana "con espira alta" ("*P. rivalis*"). El autor concluye que en Sudamérica existirían tres especies, una se distribuye desde el extremo norte bajando por el oeste hasta Perú, otra se extiende hasta Brasil por el este y la especie que se distribuye por el sistema rioplatense es una especie diferente y sería *Physa sowerbyana*. Asimismo, señala que *Aplexa rivalis* Soweby (originalmente descrita como *Limnaea*) es confundida con *Physa*

cubensis jamaicensis Adams, 1851, especie de espora alta que parece haber emigrado desde Brasil por las Antillas hasta Haití.

En 1909 Holmberg describe las especies *Physa loosi* con localidad tipo en Santa Lucía, provincia de San Juan y *Physa aspii* para "Laguna de los murciélagos", provincia de Formosa. Estas especies sólo cuentan, aún después de un siglo, con las descripciones originales, basadas únicamente en caracteres de las conchillas. Además, la localidad tipo de *P. aspii* no ha podido ser corroborada ya que no figura en mapas actuales ni antiguos. Fernández (1981), mantiene las especies descritas por Holmberg, y cita a *P. loosi* para la provincia de Chaco y a *P. aspii* para la provincia de Salta, sin especificar localidad exacta, pero sugiere que estas especies podrían ser variaciones de *Physa peruviana*. Esto último no ha podido ser corroborado, pues no se cuenta con material completo para realizar un estudio anatómico, ya que en campañas realizadas a la localidad tipo de *Physa loosi* se ha encontrado actualmente a *Physa acuta*, mientras que la localidad tipo de *Physa aspii* no pudo encontrarse, por la imprecisión de la referencia. Por otra parte, Fernández (*op. cit.*) observa que, en América del sur no existe la especie *Physa rivalis* sino que por el oeste del continente, desde el norte hasta Perú, se distribuye *P. peruviana* y por el este, hasta la Argentina, *P. marmorata*. Esta última, se correspondería con la especie descrita por d'Orbigny como *Physa sowerbyana*. Si bien Fernández (*op. cit.*) ubica a *marmorata* dentro del género *Aplexa*, aclara que la posición de esta especie está en estudio.

Ringuelet (1981) hace referencia a la tesis que Te realizara en 1978, donde postula que los Physidae neotropicales pertenecen al género *Stenophysa* mientras que las especies y subespecies neotropicales serían *S. marmorata*, *S. panamensis* (Küster, 1839), *S. mangeriae* (Gray, 1837), *S. peruviana peruviana* (Gray, 1928) y *S. peruviana spiculata* (Morelet, 1849). También sostiene que *P. loosi* y *P. aspii* serían variaciones o subespecies de *S. peruviana*. Miquel (1983), también basándose en la tesis de Te, concluye que la forma rioplatense corresponde a *S. marmorata*. En 1986 Miquel publica un estudio histológico del complejo peniano de ejemplares de *S. marmorata* de la localidad de Punta Lara.

Miquel (1985) publica el hallazgo de *Physella (Costatella) cubensis* en los murallones de Punta Lara, en el lago artificial del paseo del bosque de la ciudad de La Plata y en lotes de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN), con procedencia de Ezeiza y piletas del MACN. Por otra parte, señala que el lote N°4416 de la colección de invertebrados del Museo de La Plata, provenientes del A° Ñireco en Bariloche, corresponde a ejemplares de *Physella (C) venustula*, sin embargo, dicho lote no se encontró en la mencionada colección. También señala que lotes de la colección del

MACN corresponden a poblaciones chilenas de esta especie, descritas como *Physa nodulosa* (Biese, 1949) y sinonimizadas por Te (1978). En 1996 Miquel y Parent publican una lista de moluscos de la provincia de Santa Fe, con nuevos registros de *P. cubensis*, y en 1999 Miquel y Zelaya publican nuevos hallazgos de *P. cubensis* y de *P. venustula*, la primera en Córdoba, Buenos Aires, Tucumán y Salta mientras que la segunda fue hallada en San Juan. Los autores mencionan que la condición de especies nativas o exóticas de estas dos especies no está clara. En 2001 Martín publica un estudio sobre el ciclo de vida de una población de *P. venustula* del A° Napostá Grande, Bahía Blanca, señalándola como especie recientemente introducida en el lugar. Esta especie, más allá de su tamaño, no presenta caracteres anatómicos que la distinguen de *Physa acuta*, y teniendo en cuenta la variación del tamaño que presentan los Physidae en relación al ambiente que habitan (Aguayo, 1938) posiblemente sea necesaria su revisión taxonómica. En 2003 Núñez y Pelichotti publican nuevos registros de *P. cubensis* para las provincias de Córdoba, Corrientes, Jujuy, Río Negro, San Juan y San Luis.

Paraense (1986, 1987) considera que si bien ninguna inferencia genérica puede esperarse de la observación de sólo dos especies, una comparación entre *Physa marmorata* y *Physa cubensis* permite inferir que son atribuibles a géneros separados. El autor considera además que las definiciones genéricas propuestas en esta familia no son satisfactorias, por lo cual mantiene a ambas especies dentro del nombre genérico más antiguo (*Physa*), hasta tanto estudios anatómicos de diferentes especies resuelvan este problema.

En 2003, Paraense & Pointier, concluyen que no existen diferencias anatómicas entre *P. acuta* y *P. cubensis* (basándose en la descripción de ejemplares provenientes de sus localidades tipo, Garonne, Francia y La Habana, Cuba, respectivamente) y por lo tanto se trata de la misma especie y conservan el nombre más antiguo, *Physa acuta*.

Respecto a los Physidae presentes en la Argentina, Taylor (2003), indica que habría al menos dos géneros aún no descritos pertenecientes a la subfamilia Aplexinae. *Stenophysa marmorata* no llegaría a nuestro país y se distribuiría desde Jamaica a Trinidad, este de Costa Rica y probablemente en Isla Providencia y Panamá. También menciona a *Physa loosi* y *Physa aspji* como *incertae sedis* dentro de esta subfamilia. Con respecto a las especies pertenecientes a la subfamilia Physinae, Taylor (*op. cit.*) ubica a *Physella cubensis* dentro del género *Haitia* Clench & Aguayo, 1932 y restringe su distribución para Bahamas, Cuba, Jamaica, Puerto Rico, Antillas Menores y probablemente Florida, EEUU. En cuanto a *Physella venustula*, también pasaría al género *Haitia*, y tampoco alcanzaría la Argentina, encontrándose sólo en Chile y Perú. Según este autor, dos o más especies de *Haitia* (principalmente *H. acuta* y *H. mexicana*)

han sido introducidas ampliamente encontrándose ahora en Europa, Asia, África, Australia, Nueva Zelanda, Polinesia, Brasil y Argentina.

En un trabajo posterior, Taylor (2004) para la Argentina y Uruguay, hace referencia a "*Stenophya*" *minor* como otro linaje dentro de los Stenophysini (Subfamilia Aplexinae) y se correspondería con la variedad menor de *Physa rivalis* propuesta por d'Orbygni. En este trabajo Taylor menciona a la tribu Stenophysini como nativa del este de Sudamérica, e incluyendo al único género de Physidae restringido a Sudamérica. El autor considera además, que la característica de presentar el poro del canal peniano lateralmente los hace el grupo más derivado dentro de Physidae. Por otra parte, postula que si bien *Stenophysa marmorata* ha sido repetidamente registrada para Brasil, no hay confirmación morfológica de que estos registros se refieran efectivamente a esta especie.

En 2005, Paraense cita a *P. acuta* para canales de las localidades de Corrientes y Mendoza y para la represa El Carrizal en la provincia de Mendoza. También cita a *Physa marmorata* en lagunas de Resistencia (Chaco), canales de Corrientes (Corrientes), pantanos de Campana y Tigre, canales entre Ensenada y La Plata y lagunas de Vuelta de Obligado (Buenos Aires).

Teniendo en cuenta la confusa situación taxonómica que aún hoy persiste en las entidades de la familia Physidae presentes en la Argentina, se abordó el estudio poblacional de las dos especies mejor representadas en el país, *Stenophysa marmorata* y *Physella cubensis*, presentando primero una breve reseña taxonómica así como una redescrición de las mismas para confirmar su estatus taxonómico.

CAPITULO 1 "Descripción Morfo-anatómica"

INTRODUCCIÓN

Las dos especies de hallazgo más frecuente en el país son las hasta el momento citadas como *Stenophysa marmorata* y *Physella cubensis*. Las mismas presentan, igualmente, una confusa situación taxonómica, propia de la mayoría de las especies de esta familia.

Stenophysa marmorata (Guilding, 1828)

Limnaea (Physa) rivalis Sowerby, 1822, Genera of recent and fossils shells fig.9 (Guadalupe); *non* *Bulla rivalis* Turton, 1807; *nec* *Bulla rivalis* Maton & Racket, 1807.

Physa marmorata Guilding, 1828, Zool. J. 3: 534; Paraense, 1986, Mem. Inst. O. Cruz, 81: 459-469, figs. 1-33 (St. Vincent).

Physa sowerbyana d'Orbigny, 1841, Sagra, Hist....Cuba Moll. I: 190, pl. 13, figs. 11-13 (Martinica y Cuba).

Physa jamaicensis Adams C. B., 1851, Contribution to conchology I, 9: 174.

Physa brasiliensis "Kock" Küster, 1853, Conch. Cab. (2) pt.17: 10, pl. 1, fig. 8 (Brasil).

Physa salleana Dunker, 1853, Proc. Zool. Soc. London: 53 (Sto. Domingo).

Physa acuminata "Gray" Sowerby G., 1873, Conch. Icon. XIX: pl. 3, fig. 23 (St. Thomas).

Physa ventricosa "Guilding" Sowerby G., 1873, Conch. Icon. XIX: pl. 9, fig. 74 (St. Vincent).

Physa margaritacea "Shuttleworth" Martens, 1873, Festschr. Feier hundertjährig. Besteh. Gesellsch. Naturforsch. Fr. Berlin:199. (Antigua)

Physa sowerbyana, Sowerby, 1874, Conch. Icon. XIX: pl. 6, fig. 47 (Jamaica).

Physa salleana, Sowerby, 1874, Conch. Icon. XIX: pl. 3, fig. 22 (Sto. Domingo).

Physa sowerbyana Arango, 1879, Fauna malacológica cubana: 136 (Cuba).

Physa sowerbyana Gibbons, 1879, Journ. de Conch. II: 129-134 (Habana, Cuba).

Physa guadaloupensis "Grateloup" Clessin, 1885, Syst. Conch. Cab., ed. 2. 336: 291 pl.42, fig. 12. (Guadalupe)

Aplecta sowerbyana Crosse, 1890 Journ. de conch. XXXVIII: 263.

Aplexa marmorata Clench, W. 1936, Men. Soc. Cub. de Hist. Nat. X, 5: 337, pl. 25, fig. 6.

Aplexa (Stenophysa) marmorata Aguayo, C. G., 1938, Mem. Soc. Cub. De Hist. Nat. XII, 4: 269, pl. 18 fig. 5 (Cuba); Fernandez, 1981, Fauna de agua dulce de la Rep. Arg. XV: 89 fig. 1 (Corrientes, Arg.)

Aplexa marmorata Richards, 1964, U. S. Publ. Hlth. Rep., 79: 1025-1029, figs. 2-6 y 10-15 (Puerto Rico e Islas Vírgenes).

Diagnosis original

"Testa tenuis, ovato-oblonga, flavescenti-fluscascens, diaphana, nitida, longitudinaliter obscurè plicata; columellari lato, pallido; peritremate saepe purpurascens; spirá exsertá, acutá; anfractibus sex"

Observaciones taxonómicas

La descripción original de esta especie no hace referencia al tamaño ni presenta figuras. Smith (1895) señala que la colección de Guilding habría sido adquirida por el Museo Británico, pero el tipo de *S. marmorata* no se encuentra allí.

Esta especie ha sido asignada al género *Physa* Draparnaud, 1801 cuya especie tipo es *Physa fontinalis*. La misma presenta proyecciones largas y finas en el borde del manto, glándula en el prepucio y pene con abertura terminal (Slugocka, 1913; Duncan 1958). Ninguna de estas características está presente en *S. marmorata*.

También se la ha ubicado en el género *Aplexa* Fleming, 1820, siendo *Physa hypnorum* la especie tipo, la cual presenta el borde del manto liso y como muestra Slugocka (1913) el canal peneano con poro terminal. Estas dos características excluyen a *S. marmorata*.

Otro género propuesto para esta especie ha sido *Stenophysa* Martens, 1898. *Physa sowerbyana*, su especie tipo, es un nuevo nombre dado a *Physa rivalis*, adoptada por d'Orbigny para las especies sudamericanas. D'Orbigny (1841) realiza este reemplazo de nombre luego de comprender que *P. rivalis* había sido dado a *Physa fontinalis*. *Physa sowerbyana* trae entonces toda la confusión que envuelve a *P. rivalis* (Clench 1930, Parodiz 1956). Paraense (1987) además considera que la conchilla de *P. sowerbyana* pintada en d'Orbigny (1841) muestra un mayor grado de similitud con *P. cubensis* que con *P. marmorata*. Recién Taylor (2003) define *Stenophysa* sobre la base de caracteres anatómicos, principalmente la presencia de una vaina del pene con una porción proximal muscular y una porción distal glandular y pene con poro lateral.

***Physella cubensis* (Pfeiffer, 1839)**

Physa cubensis Pfeiffer, 1839, Wieg. Arch. F. Naturg., 5 (1): 354 (Cuba); Baker, H. B., 1930, Occ Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. VI: 42 (Venezuela); Clench, W. 1936, Men. Soc. Cub. de Hist. Nat. X, 5: 339, pl. 25, fig. 2; Richards, 1964, U. S. Publ. Hlth. Rep., 79: 1025-1029, figs. 1, 7-9, 16 (Puerto Rico e Islas Vírgenes). Leme, J. L. M., 1966, Papéis Avulsos Dep. Zool. 19: 269, fig. 1, 4 y 7. Paraense 1987, Mem. Inst. O. Cruz: 15-20, figs. 1-7;

Physa acuta d' Orbigny, 1841, Sagra, Hist.....Cuba Moll. I: 191 (Cuba); *non* Draparnaud 1805.

Physa granulata Souttleworth Sowerby G., 1874, Conch. Icon. XIX: pl. 5, fig. 39 (Barbados).

Aplecta orbigny Mazé, 1883, J. Conchyl. 31: 31. (Cuba)

Haitia cubensis Taylor, D. W., 2003, Rev. Biol. Trop. 51: 137, figs. 131-134, pl. 6 fig. 5.

Diagnosis original

"Testa sinistrorsa ovali, solidula fusco-cornea; anfract. 5 striatis, interdum subvaricosis, ultimo inflato; columella callosa, torta; apertura ovato-oblonga. Long. 6, diam. 3 ¾"

Observaciones taxonómicas

Paraense & Pointier (2003) comparan los caracteres observados en ejemplares cubanos (Paraense, 1987) con ejemplares colectados en la localidad tipo de *Physa acuta* y concluyen que son indistinguibles y por lo tanto se trata de la misma especie. Además, los autores señalan que Pfeiffer en su descripción de *P. cubensis* ya menciona la similitud de la misma con *P. acuta*. El mismo resultado es obtenido por Wethington y Liderad (2007) en su estudio de filogenia molecular. *Physa acuta* fue descrita por Draparnaud en 1805 con localidad tipo en Garona, Francia y en 1913 Slugocka publica la primera descripción anatómica de esta especie, fundamentalmente del aparato genital, sobre la base de ejemplares colectados en Francia.

A pesar de los distintos trabajos que abordan de diferentes ópticas la sistemática de la familia Physidae, es evidente la confusa situación taxonómica de estas dos especies. De manera que, se hace necesaria una actualización de la descripción de las mismas para su correcta identificación.

METODOLOGÍA

Área y material de estudio

El material sujeto de estudios morfo-anatómicos estuvo compuesto por ejemplares de las dos especies mejor representadas en el país y citadas al momento de presentar el plan de tesis como *Stenophysa marmorata* y *Physella cubensis*. Los lotes estudiados fueron recolectados por el grupo de trabajo del cual formo parte. El mismo realiza investigaciones sobre gasterópodos limnícolas de la Argentina en la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata, bajo la dirección de la Dra. A. Rumi. El sistema de colección implementado y la metodología empleada en el procesamiento del material facilitan la disección y permiten analizar los individuos completos.

El material analizado de *Stenophysa marmorata* estuvo constituido por ejemplares de la Isla Martín García (34° 11'S – 58° 16'O), La Balandra (34° 55'S – 57° 43'O), Punta Lara (34° 49'S – 57° 59'O), Atalaya (35° 09'S – 57° 32'O) en la provincia de Buenos Aires, y bajos a los lados del Sendero Macuco, Parque Nacional Iguazú (25° 41'S - 54° 27'O) en la provincia de Misiones.

Los ejemplares analizados de *Physella cubensis* provenían del Río San Roque, provincia de Córdoba (31° 25'S - 64° 31'O), Laguna El Comedero, Parque Provincial Lagunas de Yala, provincia de Jujuy (24° 07'S - 65° 23'O), Parque Saavedra, ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires (34° 55'S - 57° 56'O), Potrerò de los Funes, provincia de San Luís (33° 14'S - 66° 14'O) y Paso de la Patria, provincia de Corrientes (27° 20'S - 58° 36'O).

Estrategia de muestreo y procesamiento del material malacológico

Los ejemplares fueron capturados con el auxilio de copos de aproximadamente 15cm de diámetro y 1,5mm de apertura de malla. Posteriormente fueron mantenidos en agua con cristales de mentol por un lapso aproximado de entre 6 a 8 horas para lograr su relajación, luego de lo cual se los sumergió en agua a 70° C, por aproximadamente 35 segundos. Las partes blandas fueron extraídas de las conchillas y fijadas en solución de Railliet-Henry modificada para organismos de agua dulce (agua destilada 93%, ácido acético 2%, formol 5% y 6 gr. de ClNa por litro de solución). Para la obtención y preparación de las rádulas se extrajeron, tres bulbos faríngeos de cada población y fueron colocados en solución de hipoclorito de sodio, el cual degrada los tejidos blandos dejando las rádulas libres y limpias. Las mismas fueron posteriormente enjuagadas con agua destilada y montadas en tacos con cinta adhesiva bifaz.

Para la observación del material se empleó un microscopio binocular estereoscópico (LEICA MZ6) con cámara clara de dibujo y pastilla de medición, además de un microscopio óptico (LEICA DMLS) para la descripción del pene y el microscopio electrónico de barrido (SCANNING JEOL 6360) del Museo de La Plata FCNyM-UNLP, para la observación de las rádulas.

Análisis de caracteres diagnósticos

Caracteres externos

- Conchilla: fueron medidas en microscopio binocular estereoscópico (LEICA MZ6). Se midieron 200 ejemplares de *Stenophysa marmorata*, 40 provenientes de la Isla Martín García, 53 de La Balandra, 22 de Punta Lara, 40 de Atalaya y 45 del Parque Nacional Iguazú. El número total de ejemplares analizados de *Physella cubensis* fue de 230, 50 provenientes del Río San Roque, 50 del Parque Provincial Lagunas de Yala, 35 de la ciudad de La Plata, 45 de Potrero de los Funes y 50 de Paso de la Patria.

Las medidas consideradas fueron: longitud total de la conchilla (LT); longitud de la espira (E); longitud de la abertura (LA); longitud del último anfracto (UA); ancho total o ancho máximo (AT); ancho de la abertura, medida paralelamente a la base desde el labio externo hasta el punto de inicio del pliegue columelar (AA); proyección de la abertura (PA); ancho del penúltimo anfracto, que es el ancho medio del anfracto basal de la espira (AP); base de la espira, que es la distancia existente entre los extremos de la sutura del anfracto basal de la espira medida paralelamente a la línea de base (BE); y ancho superior (AS), medido paralelamente a la base e inmediatamente por encima de la abertura (Fig. 1.1). Luego se calcularon las medias, su desvío estándar (DE) y los índices AT/LT, E/LT, LA/LT, AA/LA, BE/UA, PA/AT, AP/AT y $(AS - BE)/AS$. Se calcularon para cada uno de estos índices sus rectas de regresión y su coeficiente de determinación (R^2).

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante la utilización del programa xlstat-Pro. Previo al análisis de los datos se verificó que los mismos presentaran una distribución normal mediante la prueba de Shapiro-Wilk. De esta manera se evaluaba la posibilidad de utilizar métodos estadísticos paramétricos o si era necesaria la transformación de los datos.

Luego se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para resumir la estructura de los datos, descrita por varias variables cuantitativas, en factores no correlacionados entre sí. Estos factores pueden usarse como nuevas variables en un análisis factorial discriminante (AFD), el cual requiere de variables no correlacionadas. El AFD permite clasificar en grupos las observaciones descritas por los factores y analizar cómo dichos factores contribuyen a la composición de los grupos.

Posteriormente, sobre los factores resultantes del ACP, se practicó un ANOVA, con un test de comparación múltiple (Tukey), que permitió identificar los agrupamientos definidos por los dos factores que más aportan a la varianza, en un intervalo de confianza del 95%.

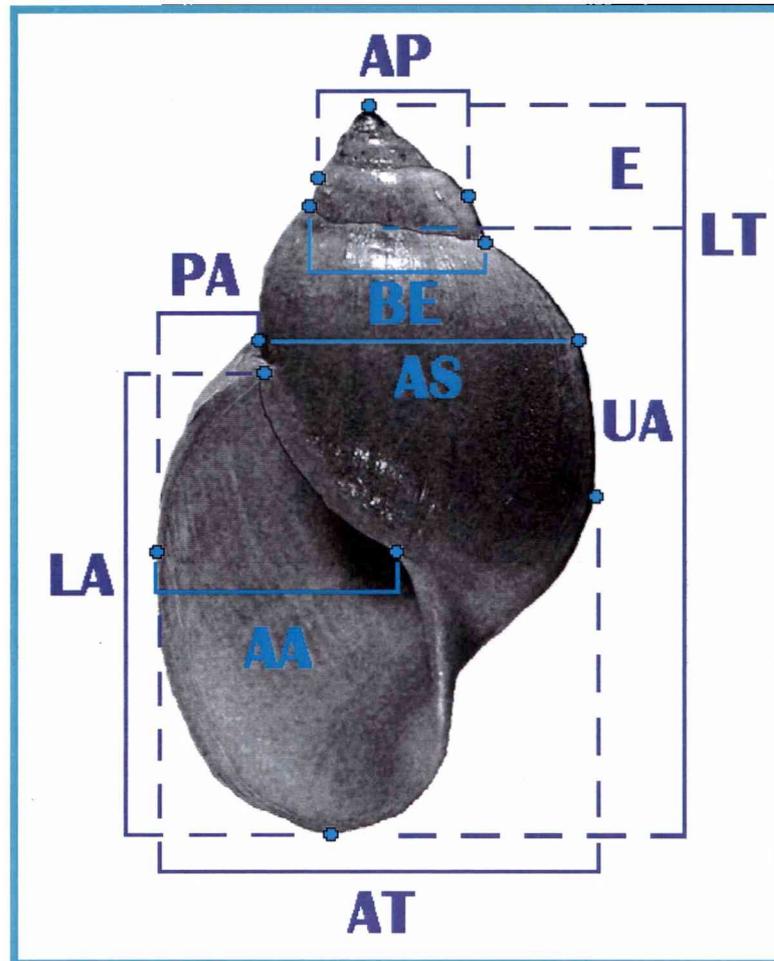


Fig. 1.1. Medidas consideradas en la descripción de la conchilla: Longitud total (LT), longitud de la espiro (E), longitud de la abertura (LA), longitud del último anfracto (UA), ancho total (AT), ancho de la abertura (AA), proyección de la abertura (PA), ancho del penúltimo anfracto (AP), base de la espiro (BE) y ancho superior o ancho medio del anfracto basal de la espiro (AS).

Partes blandas: se observó el patrón de pigmentación, la forma del pie, la presencia de papila genital femenina y la morfología del manto, teniendo en cuenta si se expande sobre la conchilla y el número y forma de las proyecciones del mismo.

Caracteres internos

- Rádula: fue descripta en función de la morfología de los distintos dientes y el número de los mismos por fila. Las fórmulas radulares son expresadas de la siguiente manera:

[Variación del número de laterales por hemifila/(variación del número de cúspides) + número de centrales/variación del número de cúspides]número máximo de hileras transversales (Castellanos & Gaillard, 1981).

En *S. marmorata* sobre un total de 15 rádulas observadas se descartaron seis en las que no se pudo contar el número de dientes por hilera, mientras que en *P. acuta*, de las 15 rádulas montadas se consideraron once.

- Sistema reproductor: se tomó en cuenta principalmente la anatomía e histología del complejo peniano, siguiendo a Taylor (2003), para lo cual se midieron en microscopio binocular estereoscópico (LEICA MZ6) los distintos órganos. Se realizaron cortes histológicos del complejo peniano en 4 ejemplares de cada especie siguiendo la metodología tradicional con tinción en hematoxilina y eosina.

Finalmente se reunieron las medidas de 40 ejemplares de *Stenophysa marmorata* (7 de la Isla Martín García, 9 de La Balandra, 9 de Punta Lara, 6 de Atalaya y 9 del Parque Nacional Iguazú) y 41 de *Physella cubensis* (18 del Río San Roque, 5 del Parque Provincial Lagunas de Yala, 7 de la ciudad de La Plata, 6 de Potrero de los Funes y 5 de Paso de la Patria). Sobre la base de las medidas tomadas se calcularon las medias con su desvío estándar y las siguientes relaciones: largo/ancho máximo del pie (Pie), largo del prepucio/largo de la vaina del pene (PP/V), largo del prepucio/longitud del deferente distal desde el ángulo paragonoporal (PP/DD), longitud de la vaina del pene/longitud del deferente distal (V/DD), longitud de la vaina no glandular/longitud del deferente distal (VNG/DD), longitud de la vaina glandular/longitud de la vaina no glandular (VG/VNG) y ancho/largo de espermateca (Esp) (Fig. 1.2).

Debido a que los datos no presentaron una distribución normal, se utilizó el logaritmo de los mismos, permitiendo de esta manera el empleo de test paramétricos. Se realizó un análisis de componentes principales, y posteriormente un análisis factorial discriminante, un ANOVA y un test de Tukey.

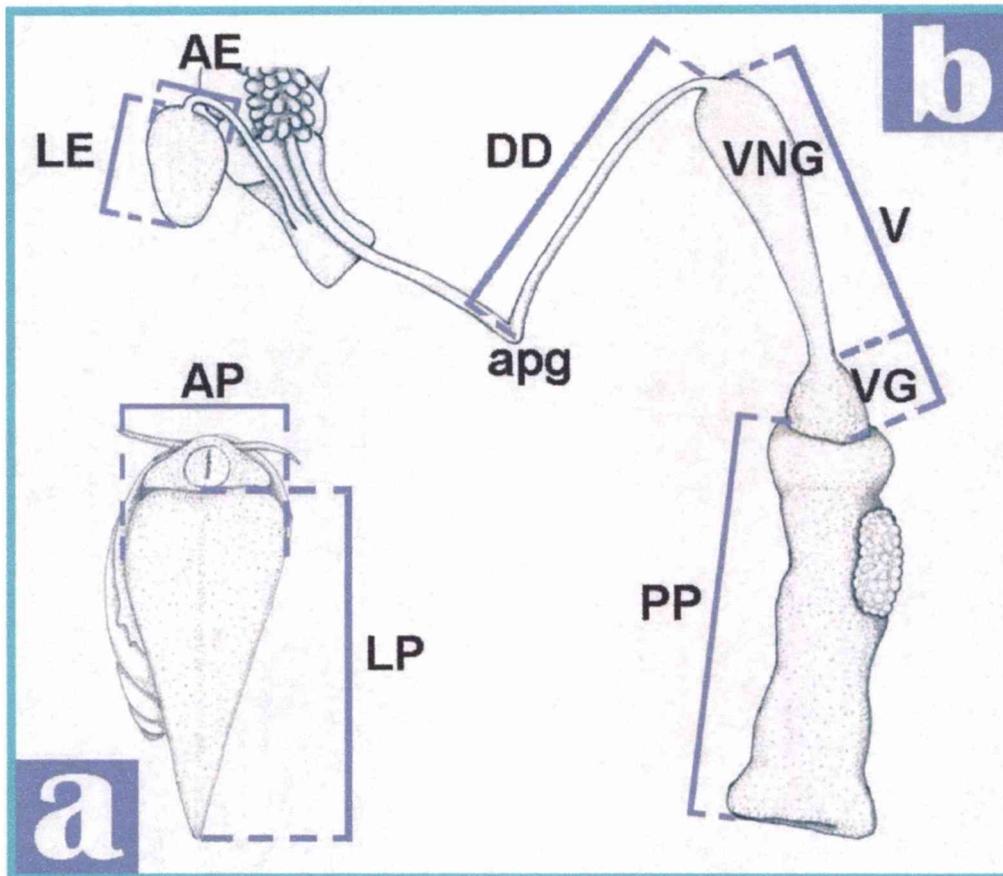


Fig. 1.2. Medidas consideradas en el análisis de las partes blandas. **a.** Pie: AP (ancho máximo del pie), LP (largo del pie). **b.** Parte distal del sistema reproductor: AE (ancho de la espermateca), apg (ángulo paragonoporal), DD (longitud del deferente distal), LE (largo de la espermateca), PP (largo del prepucio), V (longitud total de la vaina del pene), VG (longitud de la parte glandular de la vaina del pene), VNG (longitud de la parte no glandular de la vaina del pene).

RESULTADOS

Análisis estadísticos de caracteres diagnósticos

Conchilla:

La relación entre la proyección de la abertura y el ancho total y entre la base y el alto de la espira no se consideraron en los análisis estadísticos por no presentar una distribución normal.

En el análisis de componentes principales (ACP) realizado sobre la base de las relaciones de medidas de conchilla se observa que los dos primeros ejes o factores (F) explican el 78,808% de la varianza (Tabla 1.1). En el primero de los factores la variable que más información aporta es BE/UA, seguida por LA/LT, E/LT y AA/LA, mientras que en el segundo predominan (AS - BE)/AS, AP/AT y AT/LT. En las primeras influyen fundamentalmente las medidas tomadas en el eje vertical (largo) mientras que en las segundas lo hacen las medidas tomadas en el eje horizontal (ancho).

Tabla 1.1. Resultados del ACP sobre la base de caracteres de la conchilla.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valor propio	3,218	2,299	0,588	0,402	0,264	0,171	0,059
% varianza	45,966	32,842	8,398	5,740	3,777	2,439	0,838
% acumulado	45,966	78,808	87,207	92,947	96,723	99,162	100,00
Coordenadas de las variables:							
E/LT	0,796	-0,356	0,125	-0,328	0,338	-0,043	0,027
LA/LT	-0,820	0,163	-0,426	0,104	0,321	-0,055	-0,045
AT/LT	0,546	0,773	-0,260	0,054	-0,011	-0,079	0,169
AA/LA	0,756	0,557	-0,116	0,066	0,071	0,299	-0,081
BE/UA	0,933	-0,019	-0,185	0,114	-0,083	-0,241	-0,126
(AS - BE)/AS	-0,130	0,799	0,522	0,197	0,151	-0,099	-0,028
AP/AT	0,392	-0,775	0,053	0,474	0,111	0,048	0,063
Contribuciones de las variables (%):							
E/LT	19,702	5,504	2,654	26,719	43,106	1,105	1,210
LA/LT	20,903	1,155	30,915	2,698	39,031	1,790	3,508
AT/LT	9,249	25,966	11,489	0,718	0,042	3,669	48,867
AA/LA	17,756	13,486	2,275	1,095	1,904	52,283	11,200
BE/UA	27,081	0,015	5,831	3,248	2,580	34,098	27,146
(AS - BE)/AS	0,528	27,768	46,349	9,643	8,665	5,684	1,363
AP/AT	4,781	26,106	0,487	55,879	4,673	1,370	6,705

Al graficar los datos en función de los dos primeros factores (Fig. 1.3) se puede observar que las distintas poblaciones de *S. marmorata* se ubican en el cuadrante inferior izquierdo mientras que las de *P. cubensis* lo hacen fundamentalmente en el cuadrante superior derecho, existiendo cierto solapamiento en el centro. Esto demuestra en

principio la gran variabilidad mostrada por ambas especies pero igualmente una diferencia entre ellas sobre la base de los caracteres de la conchilla.

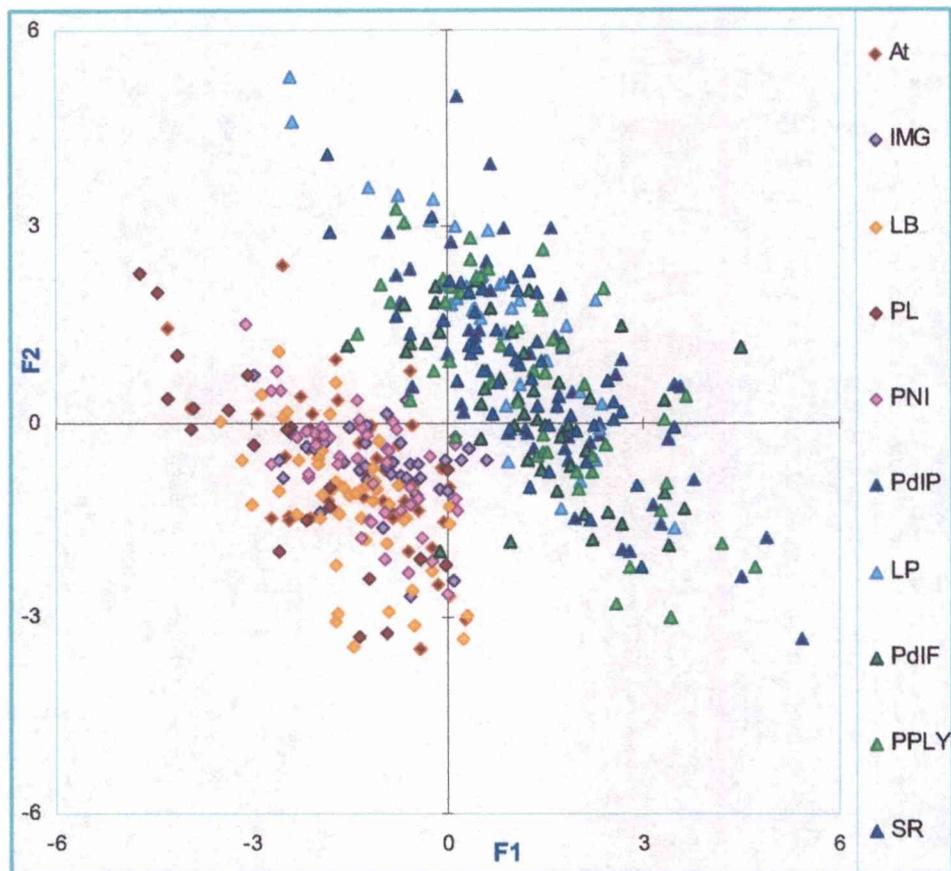


Fig. 1.3. Distribución de las poblaciones medidas de cada especie en función de los dos primeros factores del ACP realizado sobre la base de caracteres de la conchilla. Poblaciones de *S.marmorata*: Atalaya (At), isla Martín García (IMG), La Balandra (LB), Punta Lara (PL) y Parque Nacional Iguazú (PNI). Poblaciones de *P. cubensis*: Paso de la Patria (PdIP), La Plata (LP), Potrero de los Funes (PdIF), Parque Provincial Lagunas de Yala (PPLY) y río San Roque (SR).

Sin embargo, al realizar el análisis factorial discriminante (AFD), a partir de los factores obtenidos en el ACP, se observa que las únicas poblaciones que no presentan diferencias significativas son las de *Physella cubensis* del Parque Provincial Lagunas de Yala, Jujuy y de Potrero de los Funes en San Luis (Tabla 1.2). No obstante, los valores de F de Fisher son siempre menores entre las poblaciones de una misma especie que entre especies diferentes, afirmando lo dicho anteriormente referido a la existencia de una gran variabilidad dentro de cada especie pero con diferencias aún más notables entre las especies. En el gráfico se puede observar que el primer eje, que aporta el

80,62% de la información, divide claramente a ambas especies, mientras que el segundo, que representa apenas el 11,25% de la información, evidencia la variación entre las poblaciones de *S. marmorata* con respecto a las características de la conchilla (Fig. 1.4).

Tabla 1.2. Valor del F de Fisher asociados a los cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos obtenidos del AFD (abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3). En negrita, valores no significativos al umbral alfa=0,05 (prueba unilateral).

	At	SR	IMG	LB	PL	PNI	PdIP	LP	PdIF	PPLY
At	0									
SR	56,83	0								
IMG	11,81	58,68	0							
LB	4,98	87,38	14,45	0						
PL	8,36	67,74	23,95	6,49	0					
PNI	12,42	60,21	36,60	25,59	14,29	0				
PdIP	76,21	8,99	59,45	110,07	90,82	87,68	0			
LP	66,60	13,37	61,04	105,02	82,47	66,71	10,31	0		
PdIF	48,80	2,83	42,63	72,07	62,44	57,66	4,80	14,98	0	
PPLY	64,62	2,74	59,52	95,08	75,07	68,01	5,09	12,85	1,93	0

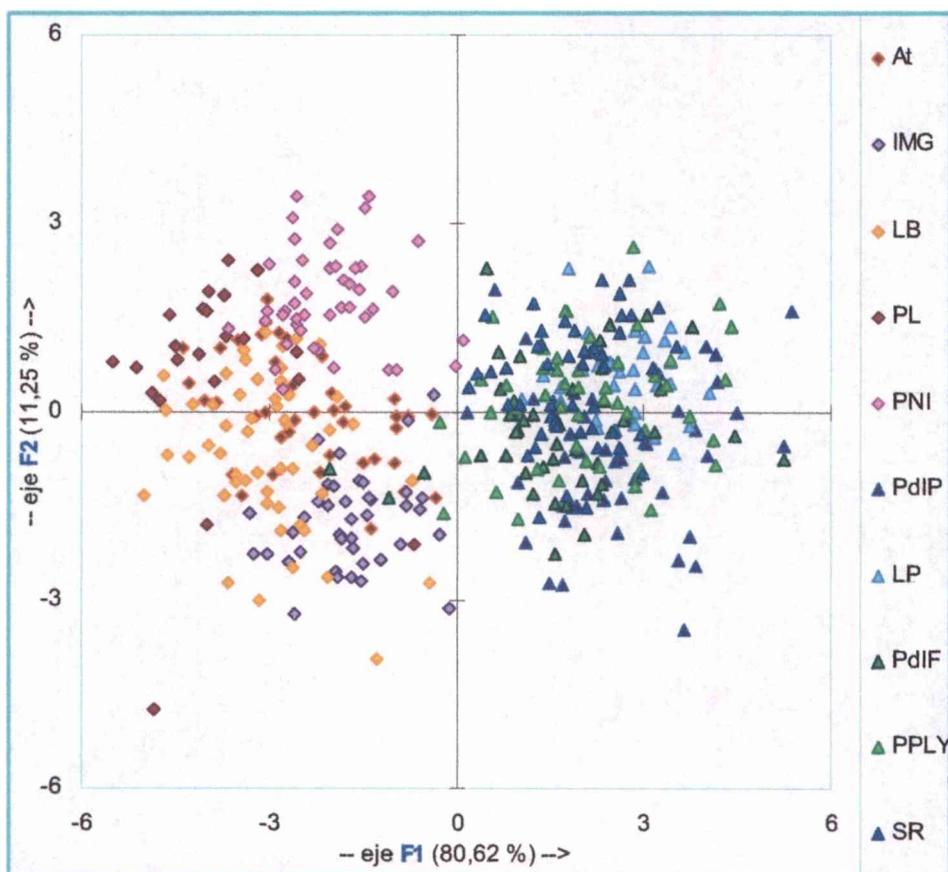


Fig. 1.4. Distribución de las observaciones resultado del AFD en función de los dos primeros factores los cuales explican el 91,87 %. Abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3.

Las pruebas de comparaciones múltiples posteriores al ANOVA mostraron que el primer factor, que representa el 45,966% de la varianza, define dos grupos superpuestos de *P. cubensis* y dos grupos separados de *S. marmorata* quedando la población de Punta Lara separada del resto. Sin embargo el segundo factor, que explica el 32,842% de la varianza, define cuatro grupos superpuestos donde uno de ellos está representado por las cinco poblaciones de *S. marmorata* y la población de *P. cubensis* de Potrero de los Funes se agrupa tanto con poblaciones de *S. marmorata* como de *P. cubensis* (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Análisis de las diferencias entre grupos (test de Tukey) con ordenación y agrupamientos de los grupos no significativamente diferentes a un intervalo de confianza de 95,00 %. Abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3.

F1 (45,966%)			
Categorías	Media	Agrupamientos	
PdIP	1,623	A	
PdIF	1,310	A	B
PPLY	1,291	A	B
SR	1,069	A	B
LP	0,756		B
IMG	-1,068		C
PNI	-1,252		C
At	-1,388		C
LB	-1,434		C
PL	-2,454		D

F2 (32,842%)			
Categorías	Media	Agrupamientos	
LP	1,582	A	
SR	0,852	A	B
PPLY	0,632		B
PdIP	0,542		B
PdIF	0,209		B
PL	-0,618		C
IMG	-0,661		C
PNI	-0,665		C
At	-0,719		C
LB	-1,269		C

Partes blandas:

En el análisis de componentes principales realizado sobre la base de las relaciones de medidas de partes blandas detalladas en metodología se observa que los dos primeros factores explican el 72,957% de la varianza (Tabla 1.4). En el primero de los factores las variables que más información aportan son las que describen la relación en longitud de la vaina del pene y el deferente distal, seguidas por las relaciones entre el prepucio y la vaina y entre las partes glandular y no glandular de la vaina. Es decir que este primer factor, que aporta más del 50% de la información, está definido fundamentalmente por las características de la vaina del pene. En el segundo factor la relación entre el prepucio y el deferente distal aporta más del 60% de la información.

Tabla 1.4. Resultados del ACP sobre la base de caracteres de partes blandas.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valor propio	3,667	1,440	0,904	0,476	0,401	0,091	0,021
% varianza	52,390	20,567	12,910	6,805	5,731	1,295	0,301
% acumulado	52,390	72,957	85,867	92,672	98,404	99,699	100,000
Coordenadas de las variables:							
Pie	6,368	4,095	66,523	20,992	1,493	0,347	0,182
PP/V	18,635	15,971	3,408	0,001	0,025	61,342	0,618
V/DD	22,499	4,697	2,921	0,660	16,317	1,632	51,275
VG/VNG	17,045	5,760	5,137	4,786	52,172	14,749	0,351
Esp	13,984	1,507	15,437	65,865	3,000	0,199	0,009
VNG/DD	21,121	7,780	5,242	0,835	11,653	5,827	47,541
PP/DD	0,348	60,189	1,332	6,860	15,340	15,904	0,026
Contribuciones de las variables (%):							
Pie	6,368	4,095	66,523	20,992	1,493	0,347	0,182
PP/V	18,635	15,971	3,408	0,001	0,025	61,342	0,618
V/DD	22,499	4,697	2,921	0,660	16,317	1,632	51,275
VG/VNG	17,045	5,760	5,137	4,786	52,172	14,749	0,351
Esp	13,984	1,507	15,437	65,865	3,000	0,199	0,009
VNG/DD	21,121	7,780	5,242	0,835	11,653	5,827	47,541
PP/DD	0,348	60,189	1,332	6,860	15,340	15,904	0,026

Al graficar los datos en función de los dos primeros factores (Fig. 1.5) se puede observar que las distintas poblaciones de *S. marmorata* se ubican fundamentalmente en la mitad inferior derecha mientras que las de *P. cubensis* lo hacen principalmente en la mitad superior izquierda del gráfico. De esta manera, ambas especies se sitúan una a cada lado de una diagonal que va del cuadrante superior derecho al inferior izquierdo, quedando *S. marmorata* a la derecha y *P. cubensis* a la izquierda de dicha diagonal, como imágenes especulares, sin superposición aparente entre ambas. Esto demuestra una clara separación entre las especies sobre la base de caracteres de las partes blandas, más notable que las halladas sobre la base de los caracteres de la conchilla.

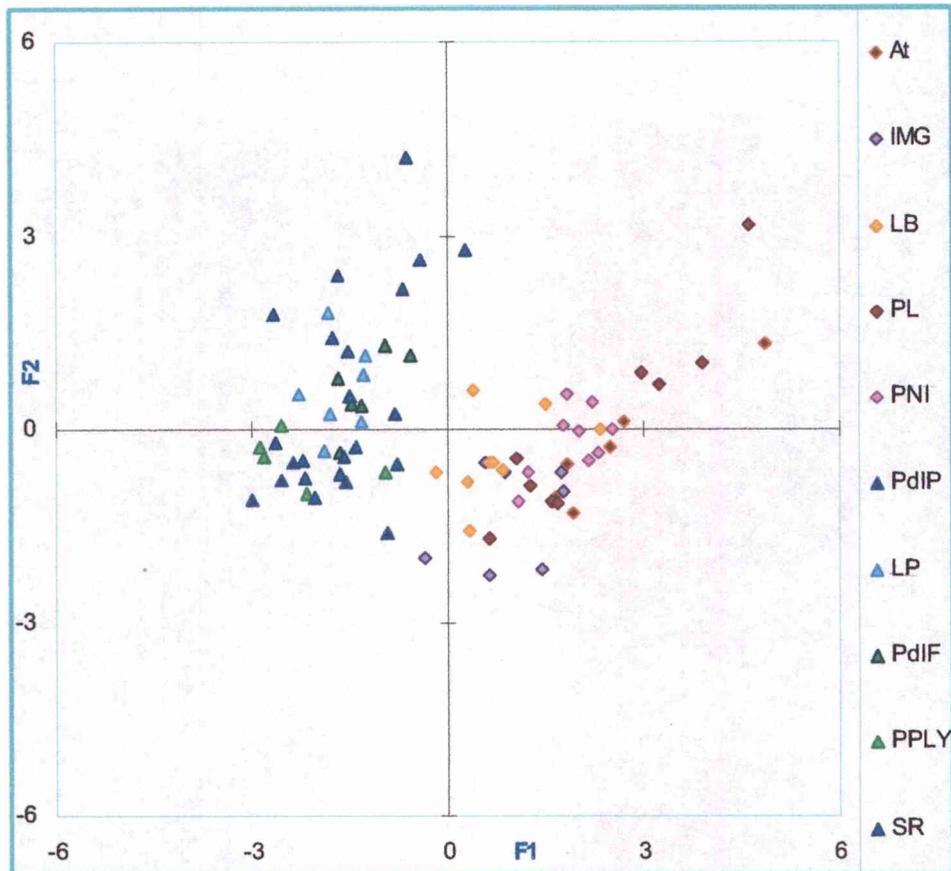


Fig. 1.5. Distribución de las poblaciones medidas de cada especie en función de los dos primeros factores del ACP realizado sobre la base de medidas de las partes blandas. Abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3.

Al realizar el análisis factorial discriminante (AFD), a partir de los factores obtenidos en el ACP, se observa que las poblaciones de *S. marmorata* no muestran diferencias significativas entre ellas pero sí se diferencian significativamente de las poblaciones de *Physella cubensis*. Mientras que dentro de estas últimas las únicas que presentan diferencias significativas entre ellas son las del Parque Saavedra en La Plata y las del río San Roque en Córdoba, pero con un valor F de Fisher muy inferior al que muestran con respecto a las poblaciones de *S. marmorata* (Tabla 1.5 y Fig. 1.6).

Tabla 1.5. Valor del F de Fisher asociados a los cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos obtenidos del AFD (abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3). En negrita, valores no significativos al umbral alfa=0,05 (prueba unilateral).

	At	SR	IMG	LB	PL	PNI	PdIP	LP	PdIF	PPLY
At	0									
SR	37,26	0								
IMG	2,76	24,99	0							
LB	3,28	24,57	0,96	0						
PL	1,41	43,29	2,53	3,13	0					
PNI	1,23	37,49	3,10	2,48	2,87	0				
PdIP	9,38	1,96	6,78	7,81	14,85	11,39	0			
LP	16,24	3,51	12,78	13,76	22,48	18,79	1,06	0		
PdIF	14,09	1,38	10,67	11,92	19,42	15,89	0,55	1,24	0	
PPLY	9,74	2,18	8,25	8,96	15,98	12,46	0,24	0,71	0,81	0

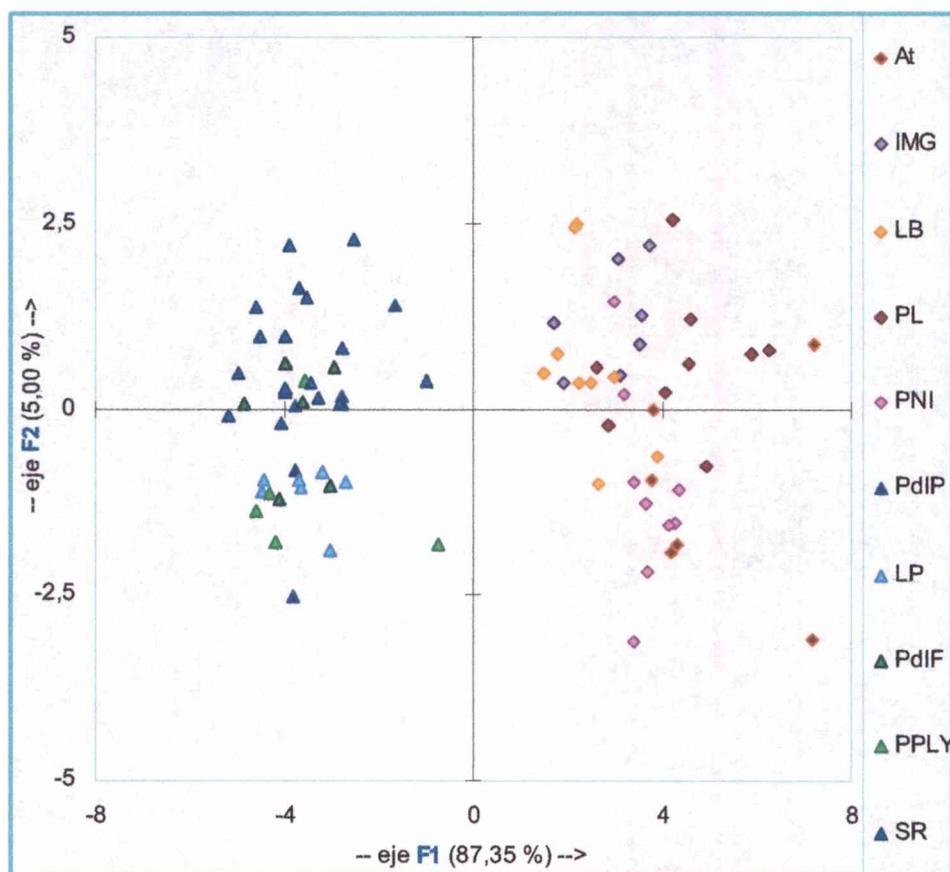


Fig. 1.6. Distribución de las observaciones resultado del AFD en función de los dos primeros factores los cuales explican el 92,35 %. Abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3.

Las pruebas de comparaciones múltiples posteriores al ANOVA mostraron que el primer factor, que representa el 52,39% de la varianza, define tres grupos superpuestos de *S. marmorata* y un grupo compuesto por las cinco poblaciones de *P. cubensis*. Sin embargo el segundo factor, que explica el 20,57% de la varianza no define grupos precisos, por lo que la vaina del pene aportaría mayor información para separar estas especies (Tabla 1.6).

Tabla 1.6. Análisis de las diferencias entre grupos (test de Tukey) con ordenación y agrupamientos de los grupos no significativamente diferentes a un intervalo de confianza de 95,00 %. Abreviaturas iguales a las ya explicadas en la Fig. 1.3.

F1 (52,39%)				
Categorías	Media	Agrupamientos		
At	2,577	A		
PL	2,326	A	B	
PNI	1,902	A	B	C
IMG	0,953		B	C
LB	0,758			C
PdIF	-1,275			D
SR	-1,442			D
LP	-1,667			D
PdIP	-2,075			D
PPLY	-2,272			D
F2 (20,57%)				
Categorías	Media	Agrupamientos		
SR	0,828	A		
LP	0,624	A	B	
PdIF	0,601	A	B	
PL	0,053	A	B	C
PNI	-0,182	A	B	C
At	-0,284	A	B	C
LB	-0,409	A	B	C
PPLY	-0,452	A	B	C
PdIP	-0,960		B	C
IMG	-1,325			C

Cabe destacar que en estos análisis no se consideraron los caracteres cualitativos como son la presencia de glándula en el prepucio, la forma de la vaina del pene y del pene, la forma de las proyecciones del manto, la extensión o no del mismo sobre la conchilla, la presencia de papila externa en el poro genital femenino, entre otras. Todas estas características se presentan de manera uniforme dentro de cada especie pero difieren entre ellas. Tampoco se incluyeron aquellas variables que no presentaron distribución normal como la relación entre la longitud del pene y la vaina del mismo, la

relación entre el prepucio y la vaina no glandular o la distancia del poro peniano al extremo distal del pene.

Los análisis estadísticos confirman la dificultad que pueden presentar estas especies para diferenciarlas sólo por conchilla debido a la gran variabilidad que estas presentan, mientras que es notoria su diferencia si se consideran las partes blandas.

Stenophysa marmorata

Caracteres externos

Conchilla frágil, de superficie lisa, generalmente delgada, brillante y translúcida (Fig. 1.7). De forma alargada (con marcado predominio del eje longitudinal sobre el transversal), sin hombros marcados, presenta una banda muy fina de un castaño más oscuro inmediatamente por debajo de la sutura (línea subsutural). El rango de longitud del material analizado fue de 6,75 a 16,3 mm con 4 a 6 anfractos, alcanzando una longitud media de 11,37 mm (DE: 1,98) y un ancho promedio de 5,9 mm (DE: 1,01). La espira representa el 13,67% (DE: 1,50) de la longitud total. El ápex es puntiagudo y los anfractos medianamente altos, poco convexos y con sutura superficial. La relación entre el ancho y longitud total de 0,52 (DE: 0,02). La abertura es alta y ocupa el 72,36% (DE: 2,70) de la longitud total, presentando una proyección del 29,58% (DE: 3,60) del ancho total. El labio externo es afilado y el callo parietal generalmente blanquecino, de regular a ancho, con un suave pliegue columelar longitudinal. Las relaciones descritas en metodología se grafican en la figura 1.8 y los coeficientes de correlación y determinación de cada una de ellas se detallan en la tabla 1.7.

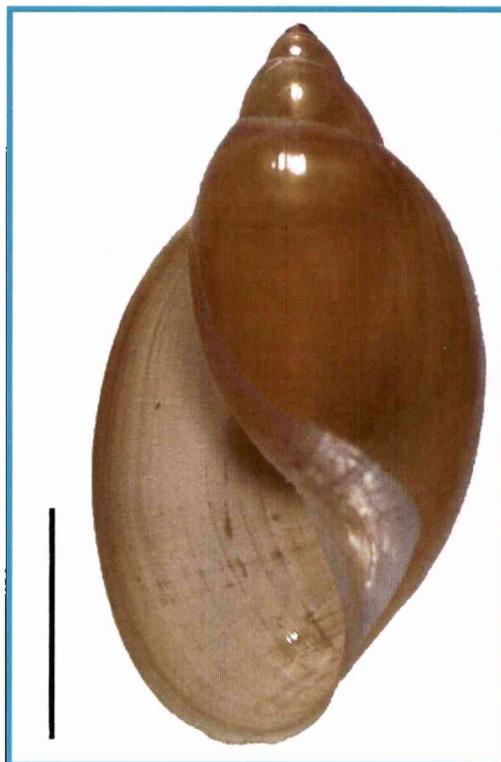


Fig. 1.7. Conchilla de *Stenophysa marmorata* (barra = 5mm).

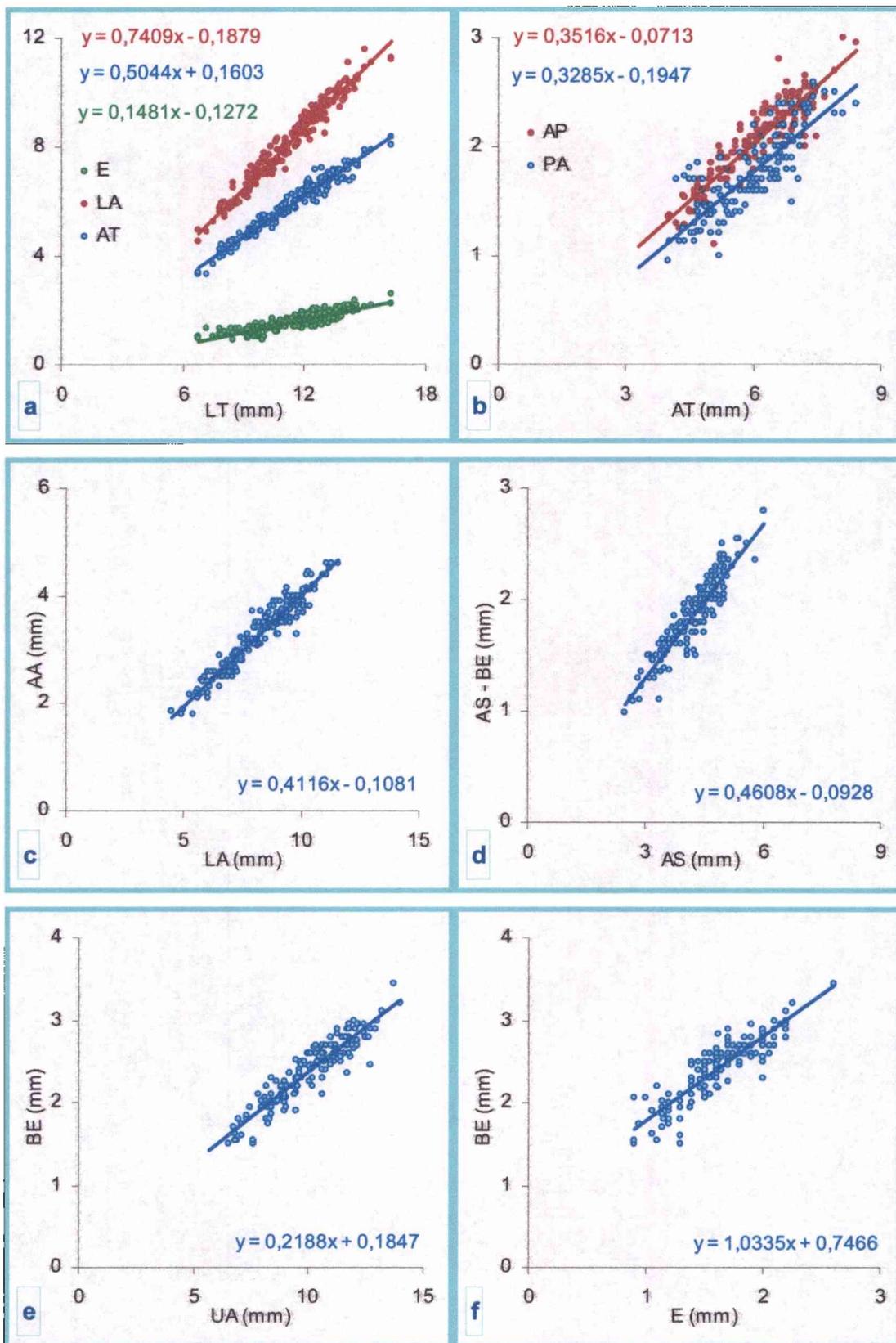


Fig. 1.8. Relaciones entre las medidas de conchilla de *S. marmorata*. **a:** de E, LA y AT con respecto a LT; **b:** de AP y PA con respecto a AT; **c:** entre AA y UA; **d:** entre la resta AS - BE y AS; **e:** entre BE y UA; **f:** entre BE y E.

Tabla 1.7. Valores de los coeficientes de correlación (R) y determinación (R²) de las relaciones descritas en metodología para las medidas de conchilla de *S. marmorata*.

	E/LT	L/LT	AT/LT	AA/LA	BE/UA	(AS - BE)/AS	AP/AT	PA/AT	BE/E
R	0,873	0,981	0,977	0,962	0,922	0,924	0,907	0,829	0,893
R ²	0,762	0,961	0,955	0,925	0,851	0,855	0,823	0,687	0,797

El collar del manto llega hasta el borde de la conchilla y no se extiende sobre la misma. Sin embargo, el manto presenta una prolongación que emerge por debajo del collar y se repliega sobre la conchilla en dos lóbulos (derecho e izquierdo) separados por un segmento angosto en la región frontal. El lóbulo derecho es más corto, mientras que el izquierdo alcanza la base de la espira. Ambos lóbulos presentan cortas proyecciones semicirculares en número que varía entre 6 y 9 en el lóbulo derecho y entre 4 y 6 en el lóbulo izquierdo. Esta prolongación del manto es de un gris con venaciones ramificadas gris oscuro que se dirigen hacia las proyecciones, las cuales presentan una mancha más oscura en su ápice. El resto del manto es más oscuro pero con numerosas manchas claras. La cabeza es de un gris más claro, con manchas oscuras y los tentáculos también de un gris más oscuro (Fig. 1.9).

El pie es largo, afinado gris con una línea media más oscura en su ¼ posterior (Fig. 1.9). La relación promedio entre el largo y el ancho del pie es de 3,06 con un desvío estándar de 0,42. La glándula pedia secreta mucus con una sustancia amarilla.

Por debajo y detrás del neumoporo se encuentra la papila genital femenina de color blanquecino (Fig. 1.10).

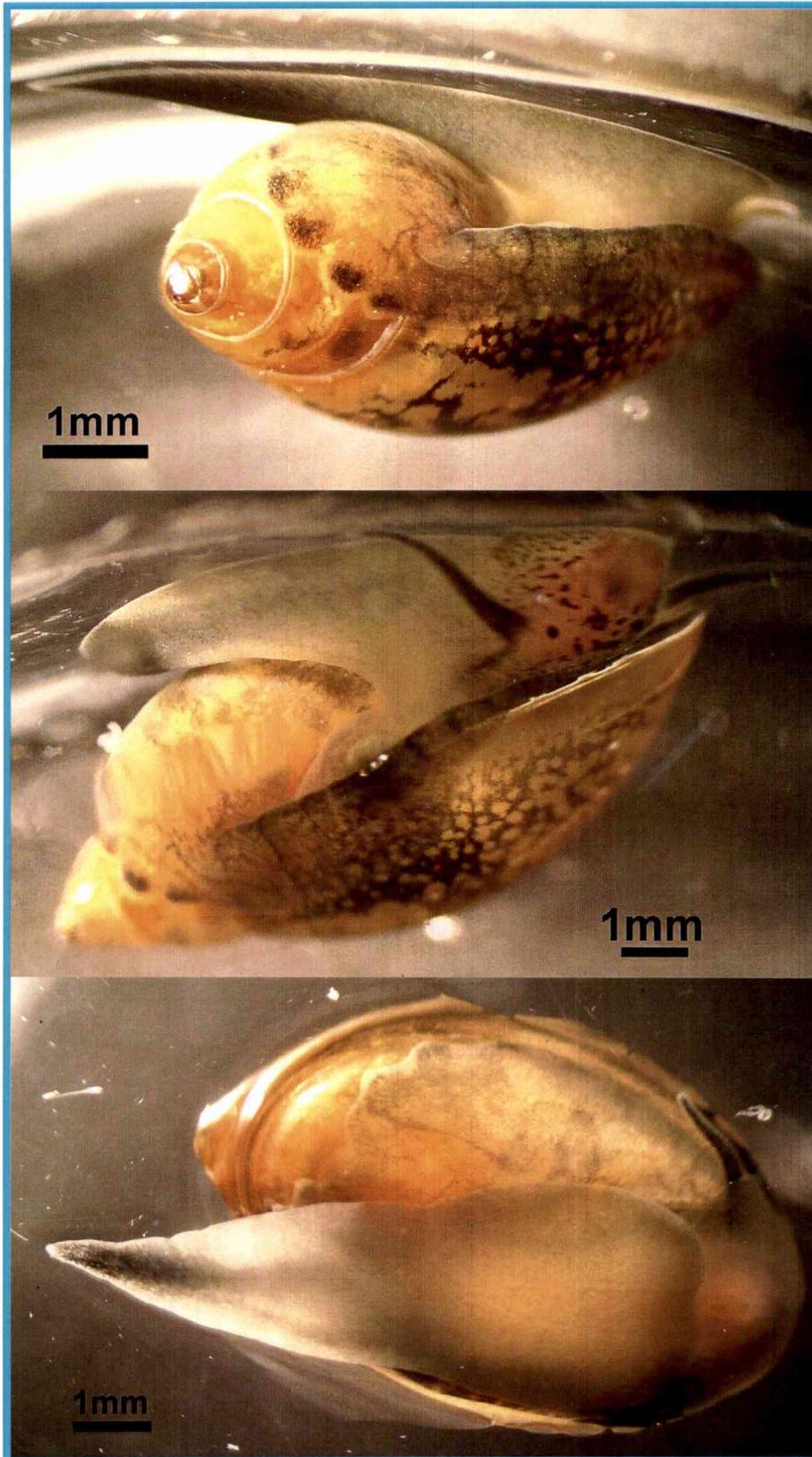


Fig. 1.9. Ejemplares adultos de *Stenophysa marmorata* donde se observa el borde del manto y el patrón de pigmentación.

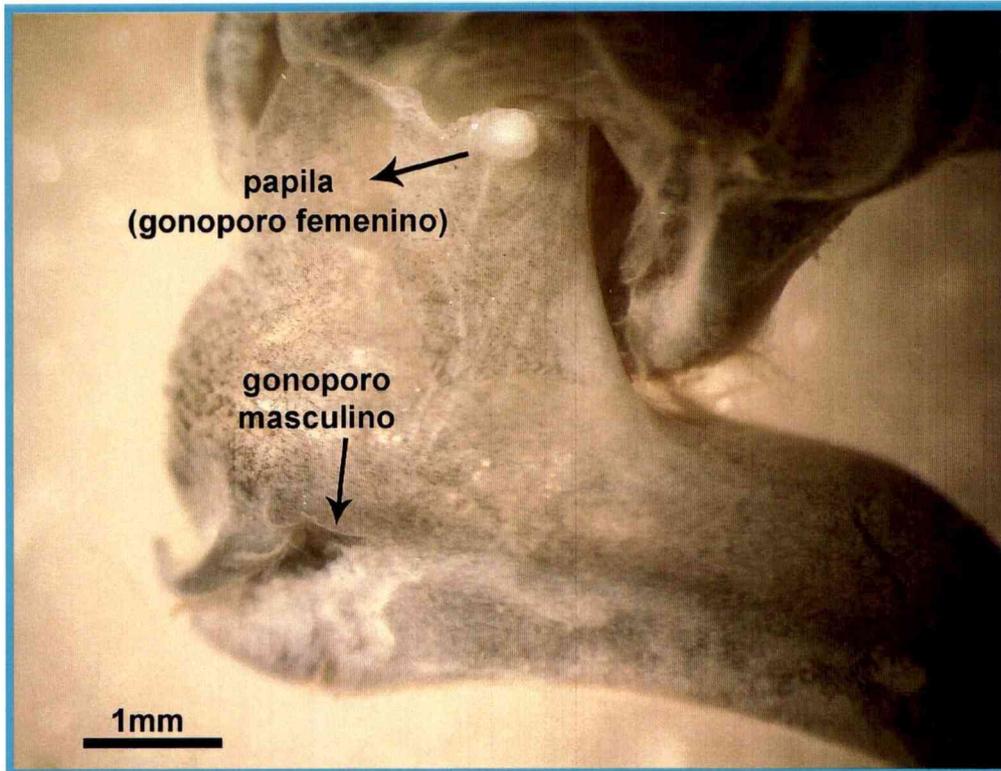


Fig. 1.10. Papila genital femenina externa de *S. marmorata*.

Rádula

Sobre la base de las nueve rádulas consideradas para el análisis se describe la siguiente fórmula: $[206/(10-20)+1/6-8]69$.

El diente central es pequeño, generalmente más alto que ancho y "asimétrico", con 1 mesocono biscúspide con la cúspide izquierda más desarrollada, 3 conos a cada lado de desarrollo variable. Presenta procesos anteriores y posteriores (Fig. 1.11).

Los dientes laterales son pectiniformes, con numerosas cúspides intercaladas grandes y pequeñas. Están inclinados oblicuamente y presentan un proceso particular en su ángulo externo. El 1º lateral es un poco más pequeño con 10 a 14 cúspides, luego incrementan su tamaño con un número medio de cúspides de 20, con 7 mayores intercaladas con menores y, en algunos casos, con cúspides más pequeñas entre ellas (Fig. 1.12).

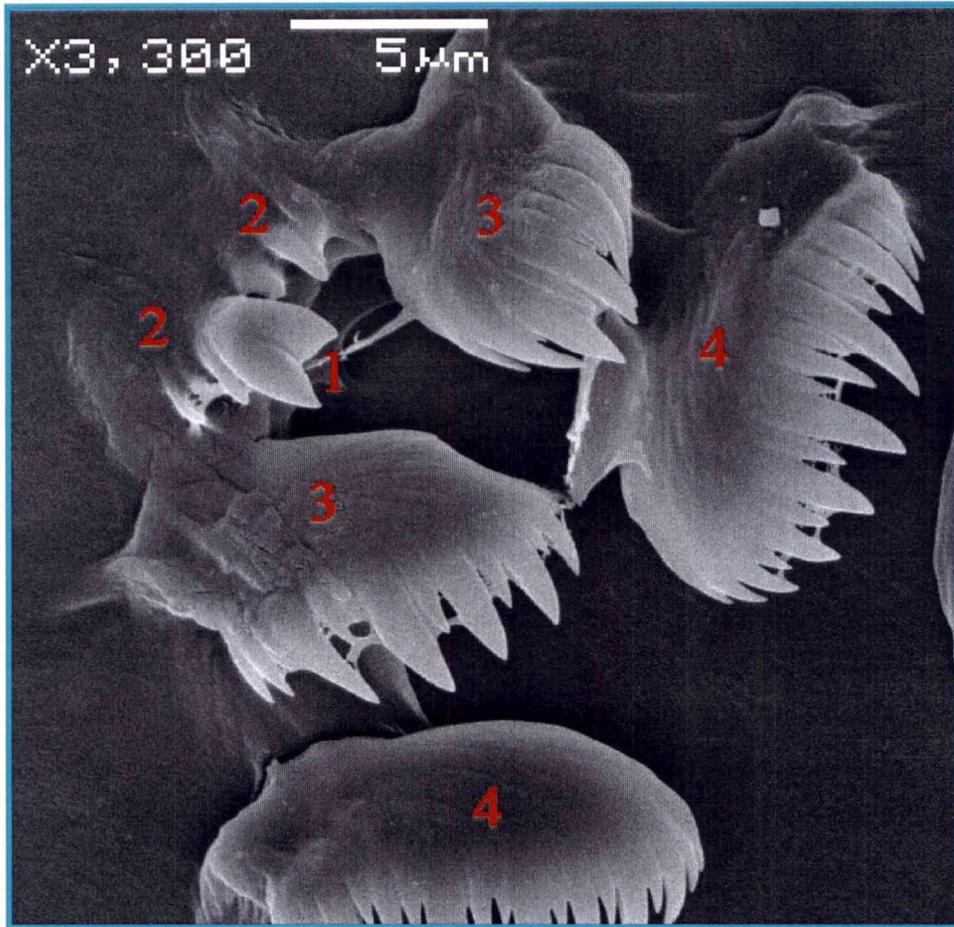


Fig. 1.11. Morfología del diente central de la rádula de *Stenophysa marmorata*, con su mesocono bicuspídeo (1) y tres conos laterales a cada lado (2), primer (3) y segundo (4) par de dientes laterales.

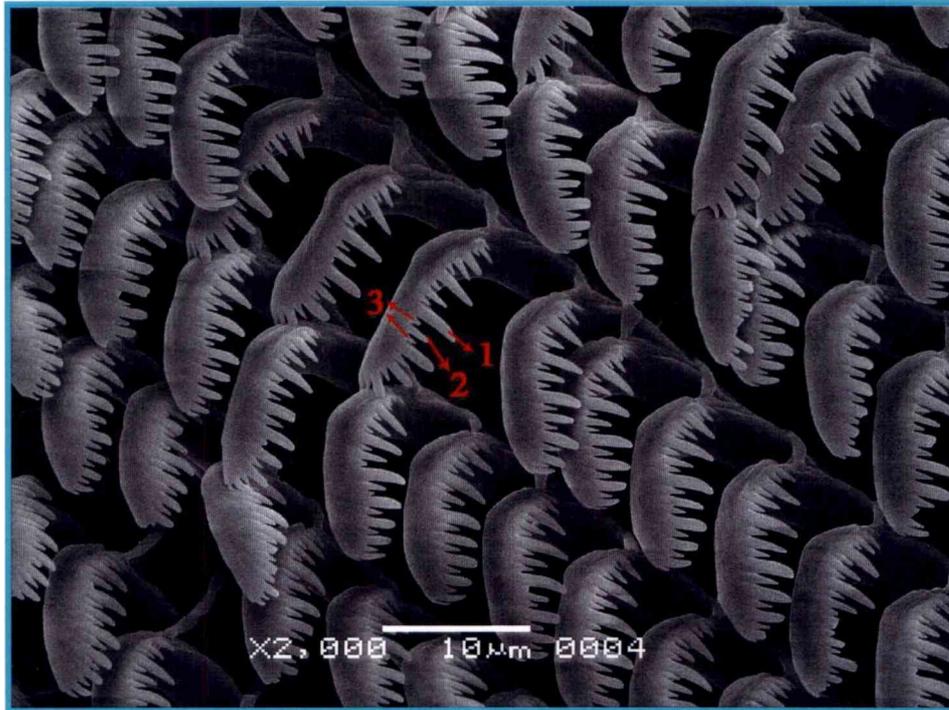


Fig. 1.12. Morfología de los dientes laterales de la rádula de *Stenophysa marmorata* con cúspides principales (1), menores (2) y pequeñas (3) entre ellas.

Sistema reproductor

La ovotestis es difícil de distinguir y extraer completa por estar embebida en la glándula digestiva. El conducto hermafrodita presenta, en su porción media, vesículas seminales que en esta especie son anchas y bajas (Fig. 1.13a), distalmente desemboca en el carrefour (entrecruzamiento), el cual está parcialmente rodeado por la glándula del albumen. El conducto hermafrodita se une primero a la porción proximal del deferente y se continúa con la porción proximal del oviducto, luego de recibir el conducto de la glándula del albumen. No se observó la presencia de ciegos a nivel del carrefour. El oviducto presenta una porción proximal muy enrollada. El útero es ancho proximalmente y se afina dando lugar a la vagina, la cual desemboca en una papila genital externa (Fig. 1.13a). El conducto de la espermateca nace en la vagina, próxima a la base de la papila genital femenina.

La porción proximal del deferente corre apoyada sobre el oviducto y lleva la glándula prostática formada por divertículos largos y estrechos (Fig. 1.13a).

A la altura de la vagina el vaso deferente, ya sin divertículos prostáticos, desciende hasta la altura del gonoporo masculino y vuelve a ascender para unirse al pene, formando el ángulo paragonoporal. La vaina del pene, no pigmentada, presenta una porción proximal "no-glandular" larga y tubular (más de 3/4 de la longitud total de la vaina)

de paredes finas y el extremo distal "glandular" ligeramente abultado terminando en un sarcobelo cónico (Fig. 1.13a). La longitud del vaso deferente, entre el ángulo paragonoporal y la vaina, es menor que la porción "no-glandular" de la vaina. La rama descendente es apenas menor a la ascendente que se une al pene. Este último es de forma tubular y casi tan largo como su vaina, presenta paredes delgadas en su porción proximal, las cuales se engrosan en el extremo distal dificultando la observación de la desembocadura del canal peniano, el cual no es terminal. El poro del canal peneal abre lateralmente aproximadamente en el 80% del largo del pene. Además exhibe una papila terminal de desarrollo variable (Fig. 1.13b).

Presenta un prepucio grueso y pigmentado sin glándula, con aproximadamente la mitad del largo de la vaina (DE 0,11).

En cortes histológicos se puede observar la ausencia de glándula en el prepucio (Fig. 1.14a), una vaina del pene con una porción distal glandular con epitelio secretor alto y una porción proximal de paredes finas en donde se encuentra el pene (Fig. 14 b y c). Este último es de paredes delgadas y en su porción distal no presenta canal peniano (Fig. 1.14b), mientras que en su porción proximal puede observarse el mismo (Fig. 1.14c).

El músculo conectivo vaina-prepucio se origina en el extremo proximal de la vaina y se inserta en la parte distal del prepucio provocando la curvatura de la vaina aproximadamente en su parte media. El músculo retractor distal del complejo peniano surge como una lámina gruesa del extremo superior de la porción "glandular" de la vaina, mientras que el retractor proximal, más fino, se inserta en el extremo proximal de la vaina. Ambos discurren juntos hacia el músculo columelar, causando una curvatura en el recorrido del deferente, previo a su unión a la vaina.

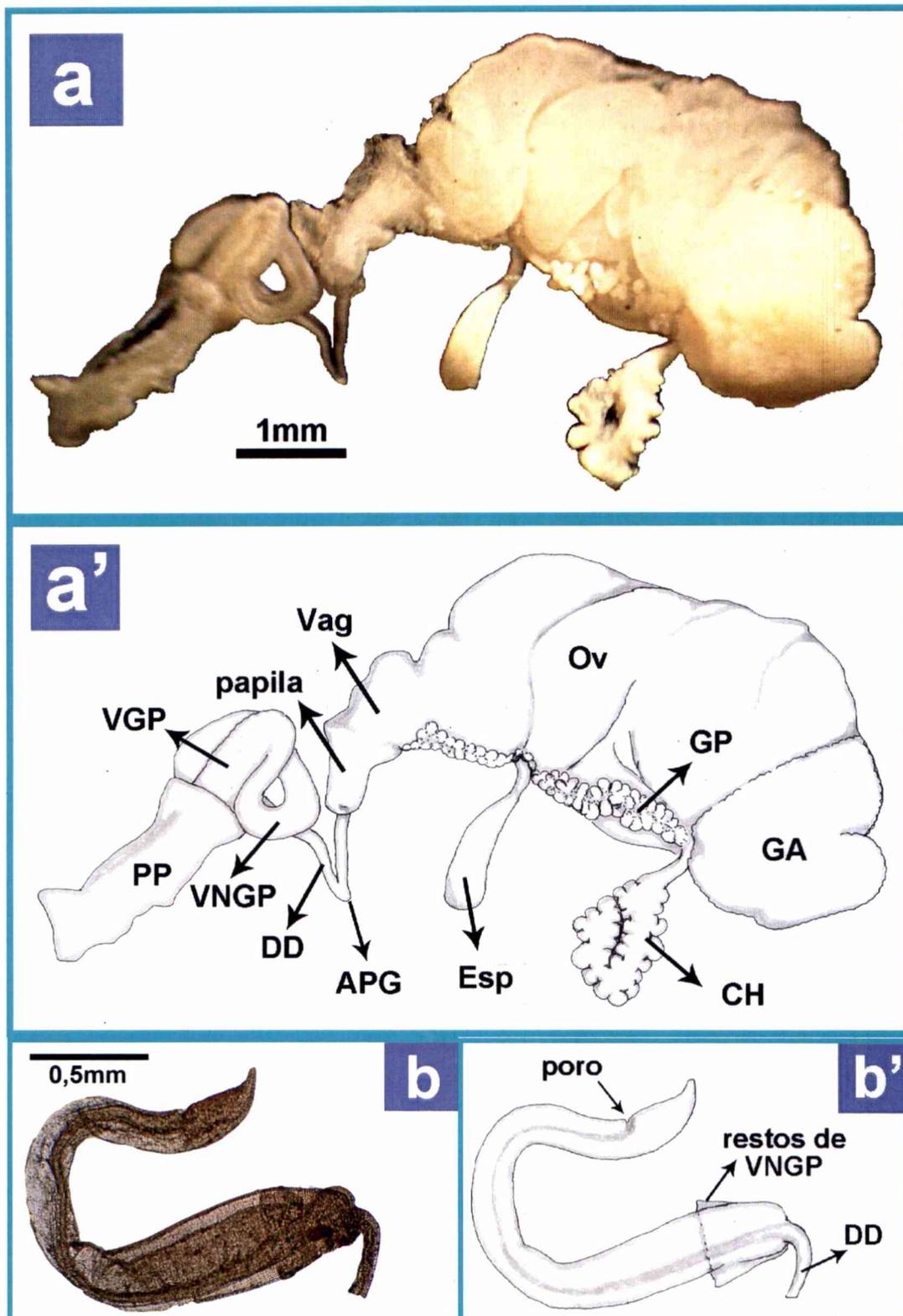


Fig. 1.13. Foto y esquema del sistema reproductor (a y a' respectivamente) y del pene (b y b') de *S. marmorata*. APG: ángulo paragonoporal; CH: conducto hermafrodita; DD: conducto deferente distal; Esp: espermateca; GA: glándula del albumen; GP: glándula prostática; Ov: oviducto; PP: prepucio; Vag: vagina; VGP: vaina glandular del pene; VNGP: vaina no glandular del pene.

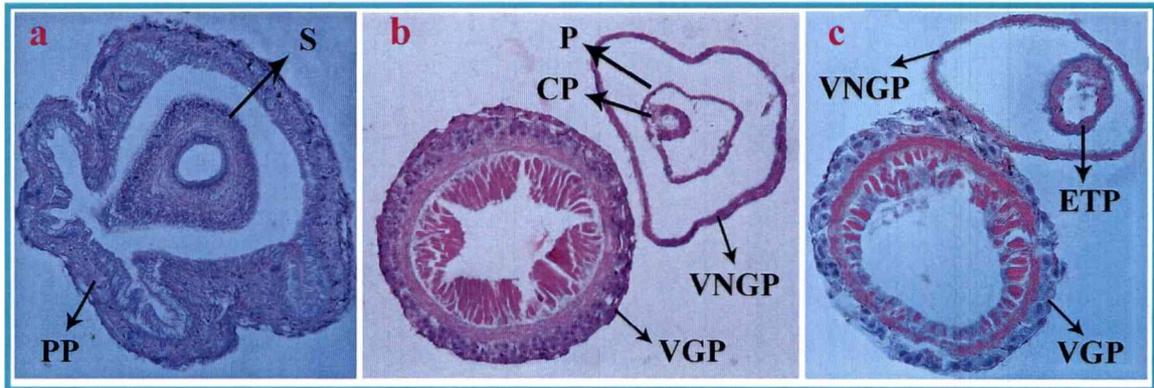


Fig. 1.14. Cortes histológicos del complejo peniano de *S. marmorata*, a nivel del prepucio (a), parte media del pene (b) y parte distal del pene (c). CP: canal del pene; ETP: extremo terminal del pene; P: pene; PP: prepucio; S: sarcobelo; VGP: vaina glandular del pene; VNGP: vaina no glandular del pene.

Physella cubensis

Caracteres externos

Presentan la conchilla generalmente fina de superficie opaca a sedosa, pero nunca brillante, a veces corroída (Fig. 1.15). Las líneas de crecimiento pueden formar finas estriaciones más marcadas en la proximidad de la sutura. Algunos ejemplares presentan finas bandas longitudinales más claras. Generalmente, con hombros salientes y suturas profundas. La abertura presenta un amplio y redondeado extremo anterior y el labio externo afilado. El callo parietal es blanquecino y de ancho regular, con un tenue pliegue columelar longitudinal. Las conchillas medidas presentaron un rango de longitud total de 5,51 a 13,9mm, con una media de 9,15 mm (DE: 1,64) y un ancho promedio de 5,41 mm (DE: 1,01), presentando de cuatro y medio a seis anfractos, convexos y redondeados que dan a la conchilla un aspecto globoso. La relación entre ancho y longitud de la conchilla fue de 0,47 (DE: 0,02). La espira es alta y constituye el 15,31% de la longitud total (DE: 2,17). La relación entre la abertura y la longitud total es de 0,69 (DE: 0,03), con una proyección de la abertura que representa el 27,62% del ancho total (DE: 3,37). Las relaciones entre las medidas de la conchilla descritas en metodología se grafican en la figura 1.16 y los coeficientes de correlación y determinación se detallan en la tabla 1.8.

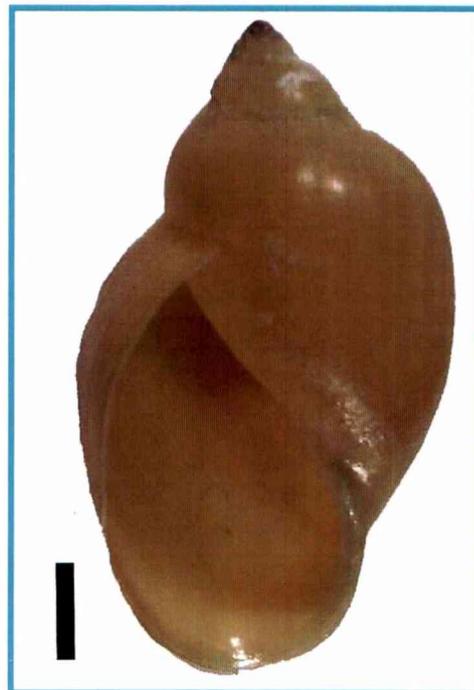


Fig. 1.15. Conchilla de *Physella cubensis* (barra = 1mm).

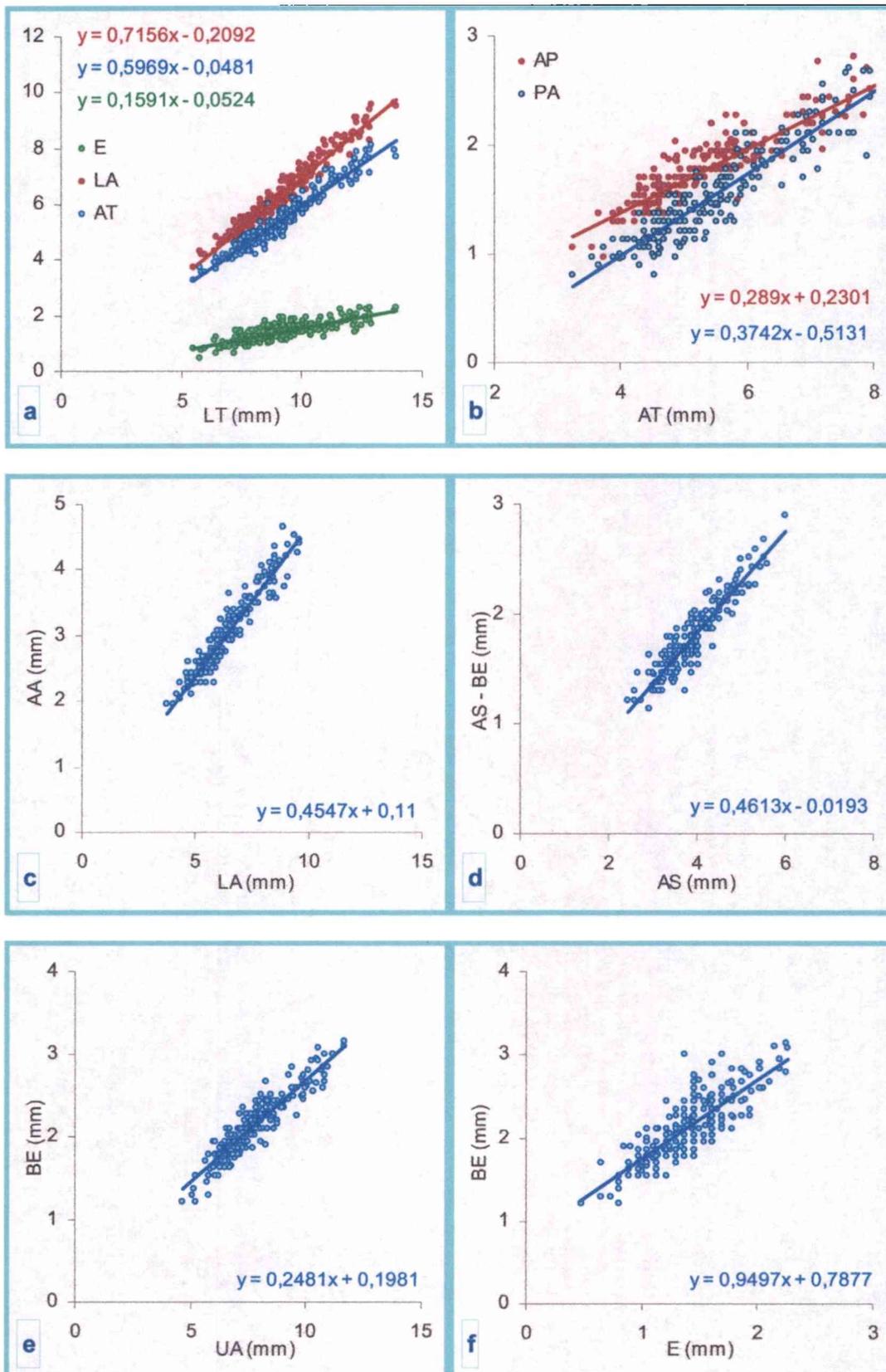


Fig. 1.16. Relaciones entre las medidas de conchilla de *P. cubensis*. **a:** de E, LA y AT con respecto a LT; **b:** de AP y PA con respecto a AT; **c:** entre AA y UA; **d:** entre la resta AS - BE y AS; **e:** entre BE y UA; **f:** entre BE y E.

Tabla 1.8. Valores de los coeficientes de correlación (R) y determinación (R²) de las relaciones descritas en metodología para las medidas de conchilla de *P. cubensis*.

	E/LT	LA/LT	AT/LT	AA/LA	BE/UA	(AS - BE)/AS	AP/AT	PA/AT	BE/E
R	0,805	0,975	0,970	0,960	0,932	0,931	0,894	0,563	0,824
R ²	0,647	0,951	0,941	0,922	0,869	0,866	0,799	0,317	0,678

El manto no se repliega sobre la conchilla, y el borde presenta proyecciones triangulares poco pigmentadas de número variable (3 a 4 del lado izquierdo y 6 a 10 del lado derecho). La pigmentación es más clara que en *S. marmorata* y sin línea oscura en el pie (Fig. 1.17). La relación entre el largo y el ancho del pie es de 2,4 con un desvío estándar de 0,41.

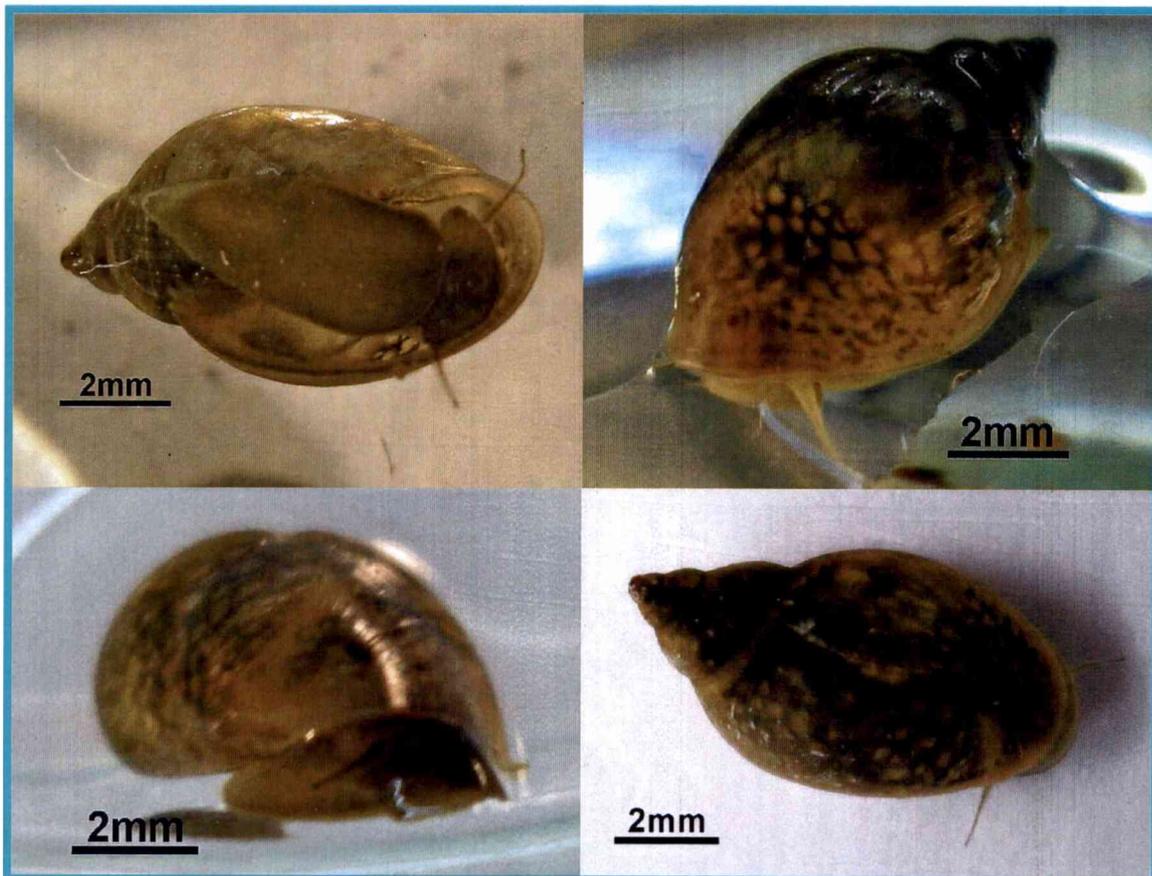


Fig. 1.17. Ejemplar adulto de *Physella cubensis* donde se observa el borde del manto y el patrón de pigmentación.

Rádula

Se analizaron once rádulas en las que se pudo observar la totalidad de las hileras para obtener la siguiente fórmula: $[33-37/(10-20)+1/5-8]62$.

El diente central es pequeño, ancho y simétrico, con 1 a 2 mesoconos y 2 a 4 conos laterales. Los dientes laterales son pectiniformes, con cinco cúspides principales y cúspides menores intercaladas. En algunos casos se observan cúspides más pequeñas entre las menores y las principales. El 1º lateral es un poco más pequeño y corto que el resto (Fig. 1.18).

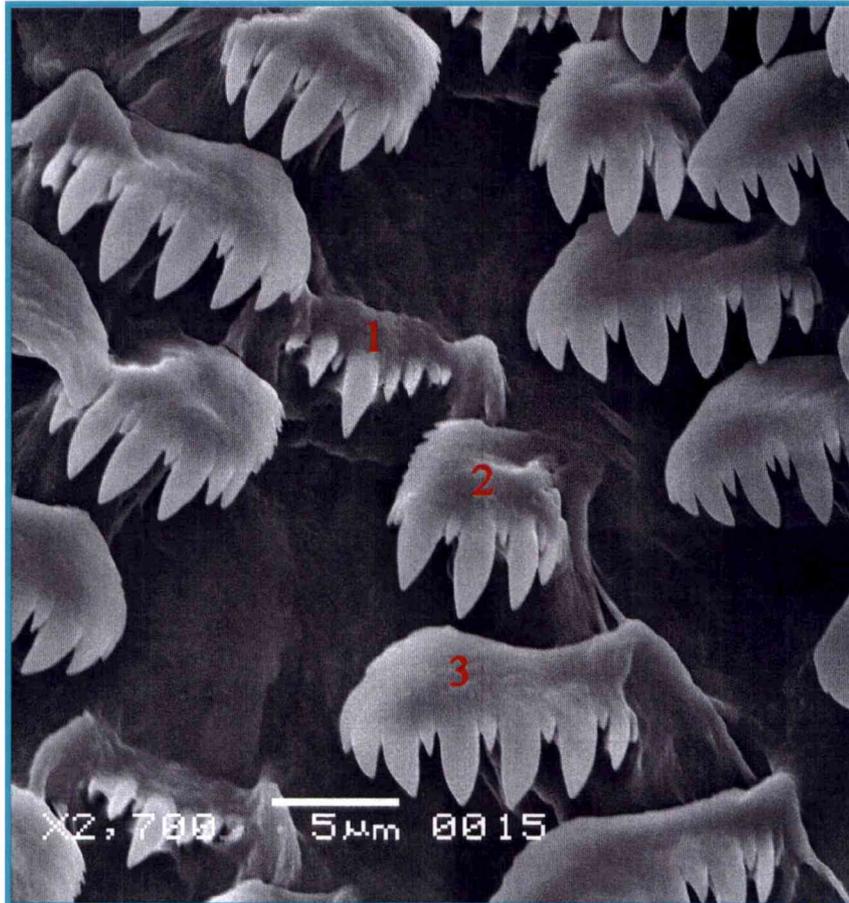


Fig. 1.18. Morfología del diente central (1) y de los primeros (2) y segundos (3) dientes laterales de la rádula de *P. cubensis*.

Sistema reproductor

La primera parte del sistema reproductor no presenta diferencias con respecto a *S. marmorata*. Se observa la presencia de un ciego en la parte superior del oviducto, próximo al carrefour. El desarrollo del oviducto varía enormemente de acuerdo a la etapa reproductiva del animal. El conducto de la espermateca nace en la parte distal de la vagina y no se observa papila genital femenina externa (Fig. 1.19).

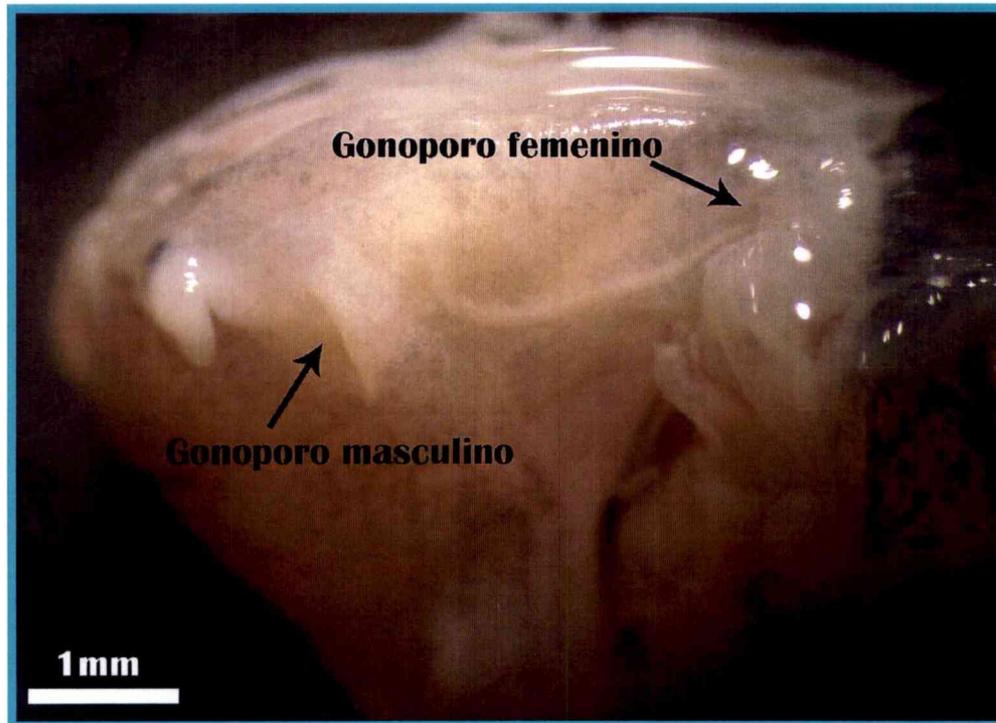


Fig. 1.19. Lado izquierdo de *P. cubensis* donde se observan los gonoporos y la ausencia de papila genital femenina externa.

La rama descendente del deferente equivale aproximadamente a dos tercios de la ascendente que se une al pene. El vaso deferente, entre el ángulo paragonoporal y la vaina del pene, tiene una longitud apenas menor que la del prepucio (Fig 1.20a).

La vaina es apigmentada, de paredes finas y su diámetro va disminuyendo desde un amplio extremo proximal hasta el estrecho extremo distal (Fig 1.20a). Previamente a la unión con el prepucio, la vaina del pene, se ensancha levemente y presenta un aspecto glandular terminando en un sarcobelo, aproximadamente triangular y levemente más ancho que largo. El pene, de pared muscular gruesa, presenta la misma forma que su vaina y es apenas más corto que ésta, con punta simple y poro terminal (Fig 1.20b).

El prepucio, grueso y pigmentado, presenta una glándula (menos pigmentada) en su tercio proximal, y tiene una longitud apenas mayor que la vaina del pene (Fig 1.20a).

Los músculos asociados al complejo peniano tienen la misma disposición que en *S. marmorata*.

En cortes histológicos se puede observar la presencia de glándula en el prepucio, una vaina del pene mayormente no glandular de paredes delgadas y un pene de paredes gruesas (Fig. 1.21).

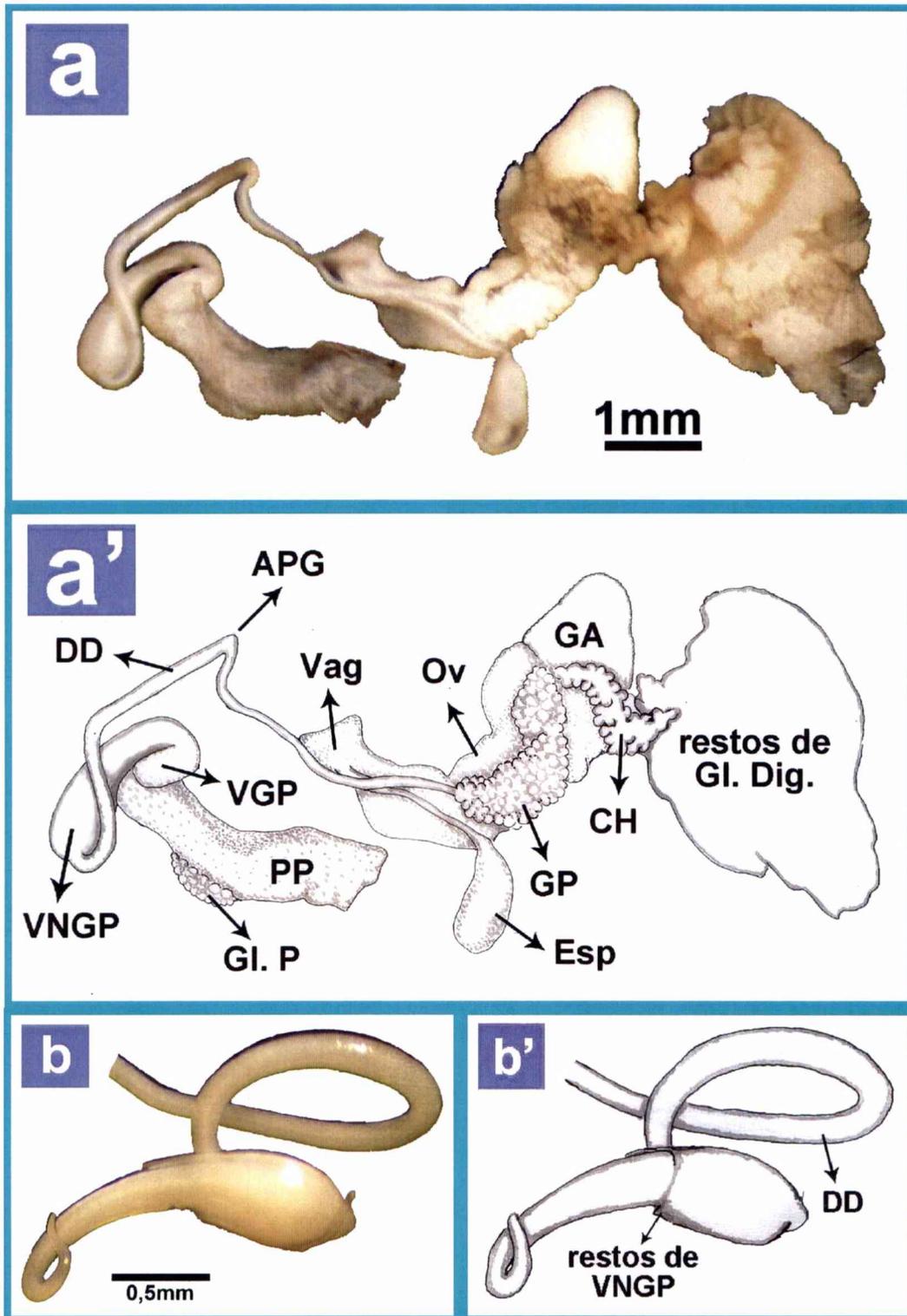


Fig. 1.20. Foto y esquema del sistema reproductor (a y a' respectivamente) y pene (b y b') de *P. cubensis*. APG: ángulo paragonoporal; CH: conducto hermafrodita; DD: conducto deferente distal; Esp: espermateca; GA: glándula del albumen; Gl Dig: glándula digestiva; Gl P: glándula del prepucio; GP: glándula prostática; Ov: oviducto; PP: prepucio; Vag: vagina; VGP: vaina glandular del pene; VNGP: vaina no glandular del pene.

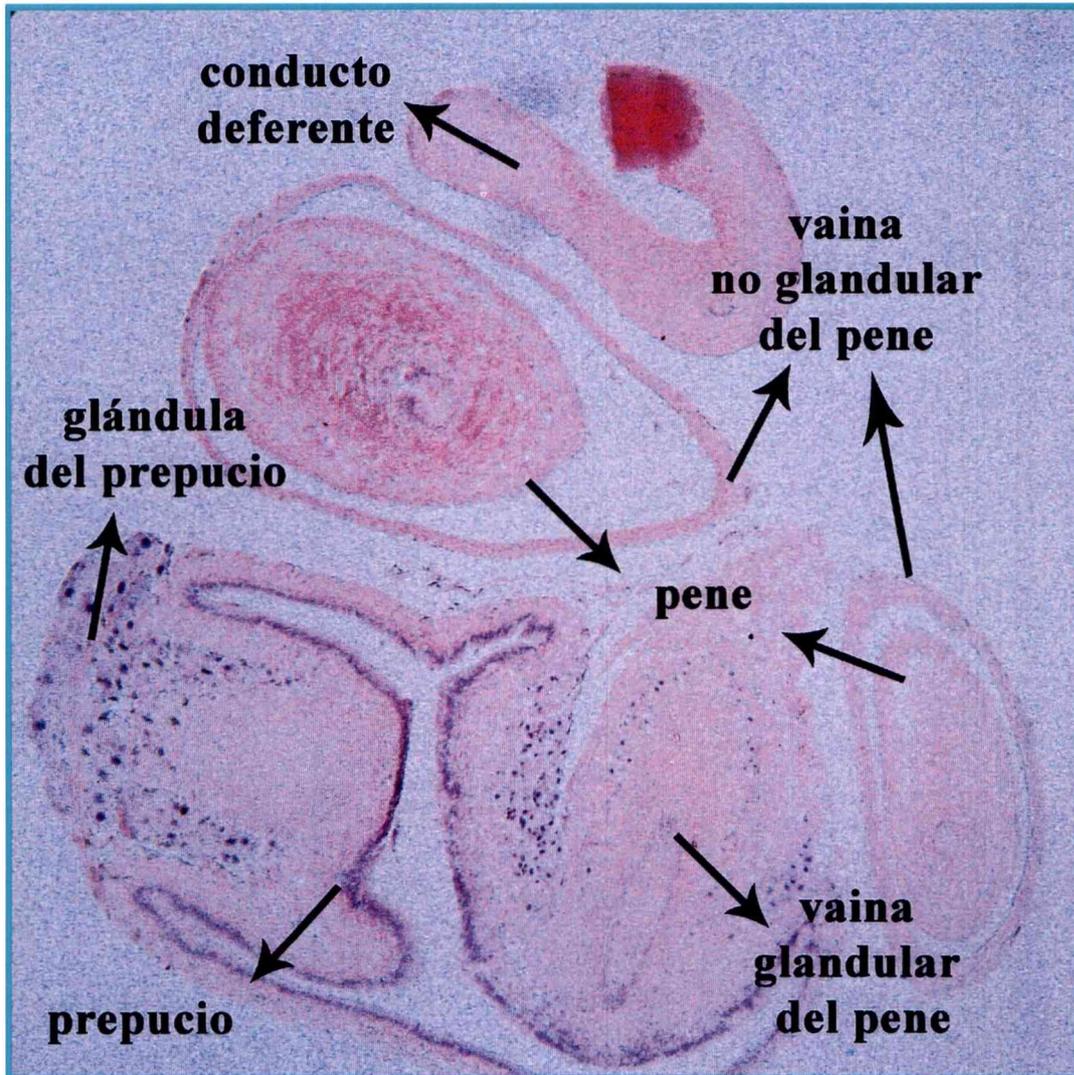


Fig. 1.21. Corte histológico del complejo peniano de *P. cubensis*.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Los caracteres observados en su conjunto permitieron determinar que la especie aquí descrita como *Stenophysa marmorata* se corresponde con la presentada por Paraense (1986) como *Physa marmorata*, para ejemplares de Saint Vincent. En dicho trabajo, el autor considera que, si bien las diferencias observadas en esta especie la ubican dentro de un género distinto a *Physa*, los géneros a los cuales se la había adjudicado, o bien no representaban sus características (*Aplexa*) o estaban descritos de manera incompleta (*Stenophysa*). Taylor (2003) presenta una descripción detallada del género *Stenophysa*, y acepta la descripción dada por Paraense como *Stenophysa marmorata*, por lo tanto, éste es el nombre genérico que se adopta en esta tesis. Si bien, en la descripción que hace Taylor (2003) del género *Stenophysa* el prepucio tiene aproximadamente la misma longitud que la vaina del pene, Paraense (1986) indica que la longitud de la vaina es casi dos veces la del prepucio, proporción similar a la observada en los ejemplares estudiados de la Argentina. La relación entre el ancho y la longitud de la conchilla ($0,52 \pm 0,02$) resultó más acorde a la presentada por Taylor (*op.cit.*) (entre 0,49 y 0,58) que a la descrita por Paraense (*op. cit.*) (0,44 a 0,52), pero dentro de ese rango.

La sustancia amarilla secretada por el pie de *S. marmorata* es mencionada por Richards (1964). El resto de los caracteres externos son coincidentes con las descripciones de Paraense (1986), a excepción de la no mención de la papila genital femenina, que por otra parte, según Taylor (2003) sólo está presente en el género *Sibirenauta* Starobogatov & Streletkaya, 1967.

Si bien no existen muchos trabajos que hagan referencia a la rádula, los que hay (Aguayo, 1936; Fernández 1981, entre otros) no presentan fotos ni aclaran el número de rádulas estudiado y las observaciones parecen haber sido realizadas en microscopio óptico. De todas maneras, dichos trabajos describen un central simétrico, mientras que en las rádulas aquí observadas se evidencia una tendencia hacia la asimetría.

Wethington & Liderard (2007) mantienen a *S. marmorata* dentro del género *Physa*, aunque bien segregada del resto de las especies, sin embargo en la descripción que hacen de su complejo peniano refieren a la vaina del pene sin parte glandular, lo cual es incorrecto, como se demostró en este trabajo.

Por otra parte, las características observadas en *Physella cubensis* coinciden con las descripciones de Paraense (1987), Paraense y Pointier (2003) y Taylor (2003) de *Physa acuta*, la cual Taylor (*op. cit.*) sitúa dentro del género *Haitia* (Clench & Aguayo, 1932) por la ausencia de tejido glandular en la vaina del pene, además del manto no

reflejado y el pene sin estilete. Sin embargo, si tomamos en cuenta la descripción dada por Te (1975) a los términos glandular y no-glandular, éstos refieren a la observación externa, es decir, a la apariencia de la vaina del pene, ya que cortes histológicos muestran que aún en la parte no-glandular existen células glandulares pero menos desarrolladas y dispuestas de manera dispersa. Igualmente, el extremo distal de la vaina usualmente presenta un leve ensanchamiento con apariencia glandular. Por otra parte, Paraense (1987) señala que la histología de la vaina en *P. cubensis* (= *P. acuta*) es igual a la observada en *Stenophysa marmorata*, por lo tanto, tendría también un componente glandular.

Si bien Paraense y Pointier (*op. cit.*) señalan a *P. cubensis* como sinónimo de *P. acuta*, Taylor (*op. cit.*) mantiene estas dos entidades por no haber observado las características del sarcobelo en *P. cubensis*, carácter que él considera específico dentro del género *Haitia*. De todas maneras, las características observadas sobre este carácter, en este trabajo de tesis, se ajustan con las descritas para *P. acuta*. Por lo tanto, se adopta en adelante esta denominación para la especie aquí estudiada, en lugar de *P. cubensis*.

Finalmente, las diferencias notorias que estas dos especies presentan, fundamentalmente en lo que respecta al complejo peniano, ameritan o justifican la ubicación de ambas en géneros diferentes, a diferencia de lo planteado por Wethington & Liderad (2007). Por otra parte, cabe remarcar que las dificultades taxonómicas que se han planteado a lo largo de la historia y que fueron resumidas en la introducción, parten de la identificación puramente basada en caracteres de la conchilla. Aguayo (1938) menciona que el tamaño y la forma de las conchillas de las especies de Physidae están relacionados con el tipo de ambientes que éstas habitan. Si bien existen diferencias conquiológicas entre las especies aquí estudiadas, queda demostrado que las conchillas presentan gran variabilidad por lo cual, al igual que para otros Gastropoda de agua dulce, es necesario la observación de las partes blandas para una correcta determinación.

De esta manera, se concluye que para las especies aquí estudiadas se sostiene la siguiente nomenclatura, la cual será empleada en los restantes capítulos de esta tesis:

- *Stenophysa marmorata*, ratificando esta denominación;
- *Physa acuta*, en reemplazo de *Physella cubensis*, nombre propuesto originalmente en el plan de trabajo y que no se revalida para las poblaciones estudiadas de la Argentina.

CAPITULO 2 "Estudios Poblacionales"

INTRODUCCIÓN

Estudios de crecimiento, reproducción y ciclo de vida han sido realizados en diferentes especies de Physidae. Entre ellas se encuentran *Physa acuta* (Duncan, 1959), *P. anatina* (Brown, 1937), *P. gyrina* (De Witt 1954 y 1955), *P. fontinalis* (De Witt, 1955; Duncan, 1958 y 1959; Russell-Hunter, 1961), *P. virgata* (Mc Mahon, 1975) y *P. heterostropha* (Herrmann & Harman, 1975), entre otras.

La mayoría de los estudios realizados en campo se llevaron a cabo en ambientes templados a fríos con estacionalidad bien marcada, e incluso con congelamiento de agua durante el período invernal en algunos ellos. En todos los casos se evidenció la existencia de una a tres generaciones por año en estrecha relación a la temperatura del agua, de manera que, se manifiestan más eventos reproductivos cuanto más elevadas y constantes son las temperaturas. Tal es el caso de *P. gyrina*, cuya reproducción en condiciones naturales está directamente relacionada con la temperatura (De Witt, 1955). Poblaciones de localidades más frías presentan el inicio de la estación reproductiva tres o cuatro semanas más tarde que aquellas de localidades más cálidas. En condiciones naturales la puesta de huevos está inhibida en invierno por las bajas temperaturas, a pesar de que los ejemplares son sexualmente maduros. Esta periodicidad estacional de la oviposición desaparece cuando se mantienen en condiciones estables de temperatura en laboratorio, ya que comienza cuando alcanzan madurez sexual. Lo mismo ocurre en ambientes cálidos donde la oviposición es continua (De Witt, *op. cit.*) o en poblaciones de ambientes contaminados con temperaturas entre 28° y 35°C donde se desarrollan rápidamente y se reproducen durante todo el año (Duncan, 1959).

Si bien para *P. gyrina* el agua debe alcanzar los 8° a 10°C para iniciar la actividad reproductiva, ejemplares de *P. fontinalis* colectados en invierno y llevados al laboratorio con 18°C no copulan y ponen huevos sólo durante su periodo natural de actividad reproductiva, por lo que la temperatura no sería el único factor que influye en el ciclo en esta especie. Distinto es el caso de *P. acuta* que en condiciones de laboratorio se reproduce todo el año (Duncan, 1959). Lo mismo ocurre con *P. anatina* en la cual no se encontró estacionalidad en las oviposiciones bajo condiciones de laboratorio (Brown, 1937).

Según Duncan (1959) *P. acuta* se reproduce mucho más fácilmente que *P. fontinalis* en cautiverio. Ejemplares de *P. acuta* capturados en cualquier época del año se desarrollan rápidamente en condiciones de laboratorio y consecuentemente ponen

huevos, por lo que poseen un ciclo de vida mucho más plástico y suele detectarse en las muestras de campo un amplio rango de tamaño de los especímenes.

En la población de *Physella venustula*, del arroyo Napostá Grande de Bahía Blanca, estudiada por Martín (2001), se registraron juveniles recién nacidos durante todo el año, con mayor intensidad a fines del otoño pero sin diferencia significativa entre las distintas estaciones. El mismo patrón mostró la densidad de oviposiciones. Este arroyo presenta un rango aproximado de temperatura de agua anual de 7° a 25°C. Según Martín (2001), el ciclo de vida de esta especie es semélaparo subanual, con oviposición y reclutamientos continuos, resultando en dos o tres cohortes pobremente definidas por año. La primera cohorte, de crecimiento rápido, se origina a fines del verano y se reproduce a comienzos del otoño dando lugar a la segunda cohorte. Ésta presenta un crecimiento lento que, según el autor, podría deberse a las bajas temperaturas o al continuo reclutamiento (aumenta la densidad y baja la biomasa). El prolongado reclutamiento produce una "segunda moda" de esta cohorte, de rápido crecimiento en primavera. Un nuevo reclutamiento aparece a fines de la primavera (tercera cohorte).

Por otra parte, se ha demostrado que la temperatura está directamente correlacionada con la tasa de crecimiento en muchos gasterópodos de agua dulce (De Witt, 1955; Russel Hunter, 1961, entre otros). En general, la tasa de crecimiento aumenta con la temperatura hasta una temperatura crítica, por encima de la cual la tasa decrece rápidamente. Según Russel Hunter (1961), aún en poblaciones estables el tamaño medio de los adultos al comienzo de su etapa reproductiva varía cada año, y esto probablemente esté relacionado con la mayor o menor severidad del invierno.

En *P. fortinalis* el crecimiento cesa y las tallas se mantienen constantes hasta la primavera siguiente, cuando comienza a registrarse un crecimiento con el aumento de temperatura (Duncan, 1958). En *P. gyrina* el crecimiento cesa a menos de 7° o 12°C.

A diferencia de la cópula, la oviposición depende de la completa madurez sexual que no siempre se correlaciona con la talla. La temperatura es entonces un factor indirecto de la oviposición ya que de ella depende la tasa de crecimiento y el desarrollo para alcanzar madurez sexual. Además, influye directamente pues, según Duncan (1959), por debajo de determinada temperatura no existe oviposición.

Thomas & McClintock (1990), demuestran la influencia de la temperatura no sólo en el crecimiento y maduración sino también en la embriogénesis de *Physella cubensis* (= *Physa acuta*). Ejemplares de esta especie mantenidos a mayor temperatura no sólo maduran sexualmente y se reproducen antes y a una talla menor, sino que también sus huevos eclosionan en menor tiempo.

En general, el ciclo de vida se puede clasificar en tres períodos: de desarrollo (desde eclosión hasta la producción de gametas), reproducción y de post-reproducción, la proporción relativa de estos tiempos también se relaciona con las condiciones físicas del ambiente (De Witt, 1954). En campo el período reproductivo se retrasa por bajas temperaturas, de manera que el período de desarrollo es el más largo y el post-reproductivo el más corto, así como también se acorta el ciclo de vida. Sin embargo, en *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (Basommatophora: Lymnaeidae) el ciclo de vida se acorta en laboratorio y se postula que esto se debe a un alto metabolismo continuo (De Witt, 1954). Por otra parte, en gasterópodos criados en laboratorio el período post-reproductivo puede ser mayor que el tiempo requerido para el desarrollo y la reproducción. En otros casos, el período de desarrollo puede ser el más largo pero el reproductivo el más corto.

El estudio de la reproducción en condiciones de laboratorio es más efectivo, ya que hay varios factores que no se pueden controlar en condiciones naturales. En condiciones experimentales, en cambio, a todos los ejemplares se les suministra igual dieta, luz y temperatura constante y no existe riesgo de infección por parásitos. Además, es posible registrar con mayor precisión la longitud de la vida del individuo y su fecundidad (De Witt 1954).

Teniendo en cuenta la diferencia que se registran en los ciclos de vida dependiendo del sitio en donde se encuentra la población estudiada, por la influencia que la temperatura tiene sobre las mismas, se decidió estudiar poblaciones contiguas de *Stenophysa marmorata* y *Physa acuta*. De esta manera se minimizan las diferencias ambientales, sobre todo en cuanto a la temperatura, para verificar si existen diferencias en el ciclo de vida de estas dos especies. Además, para extremar la uniformidad de condiciones se realizó el estudio en condiciones de laboratorio para ambas especies.

Finalmente, se realizaron ensayos en laboratorio para verificar en qué grado la temperatura y la desecación inciden sobre las estrategias demográficas de estas dos especies.

2.1 “Estudios poblacionales en condiciones naturales”

METODOLOGÍA

Área y material de estudio

Los estudios en campo se realizaron en el Balneario “La Balandra” del partido de Berisso (34° 55’S - 57° 43’O) (Fig. 2.1.1).

El sitio de muestreo utilizado para el seguimiento de una población de *Stenophysa marmorata* fue en una primera etapa, un canal que corre paralelo al río, sin conexión directa con el mismo pero igualmente afectado por las crecidas. El canal presentaba escasa vegetación, compuesta fundamentalmente por *Elodea sp.* En una segunda etapa se realizó el seguimiento de esta especie en el bajo alledaño a dicho canal, afectado directamente por las crecidas del Río de la Plata, que sufría periodos de sequía y cuya especie vegetal predominante era *Iris pseudacorus* (lirio amarillo). Se realizaron 19 muestreos en total, 12 sobre el canal, entre diciembre de 2000 y diciembre de 2001, y siete en el bajo alledaño al canal, entre marzo de 2003 y abril de 2004.

La población de *Physa acuta* se encontraba en un pequeño canal artificial, perpendicular a la costa del río, con profundidad media de 50 cm y 60 cm de ancho, establecido a los fines de drenar los terrenos bajos del balneario ya sea hacia la costa o hacia el canal principal. El sitio específico de muestreo se encontraba cerca de la desembocadura del canal hacia el canal principal paralelo al Río de la Plata, donde era un poco más profundo y siempre permanecía un remanente de agua en periodos secos. Se realizaron 11 muestreos en entre junio de 2002 y septiembre de 2003.

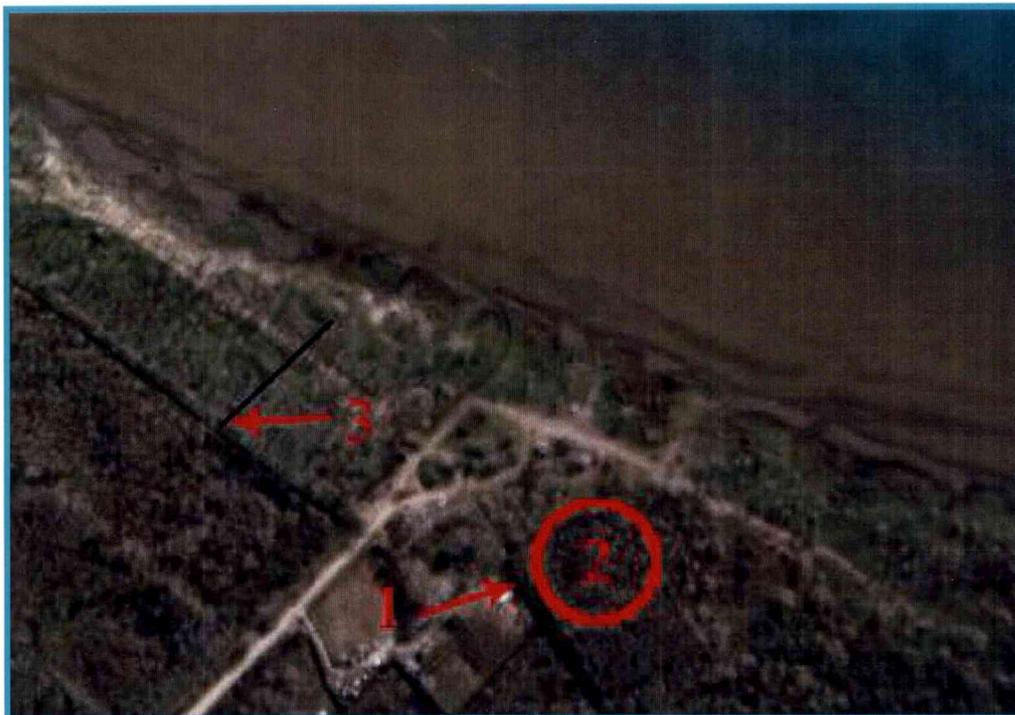


Fig. 2.1.1. Plano del balneario "La Balandra". 1: primer sitio de muestreo de *Stenophysa marmorata* sobre el canal; 2: segundo sitio de muestreo en el bajo y 3: sitio de muestreo de *Physa acuta* sobre un canal menor (señalado con una barra negra).

Estrategia de muestreo

Se capturaron tanto los ejemplares vinculados al fondo o a la vegetación, como aquellos que se encontraban moviéndose libremente en el agua. Los mismos fueron extraídos con el auxilio de un copo de aproximadamente 15 cm de diámetro y 1,5 mm de apertura de malla, el cual fue considerado como unidad de muestreo. En cada muestreo se tomaron datos de parámetros ambientales y químicos en ambos cuerpos de agua, a saber, temperatura del agua (°C), conductividad (μS) y total de sólidos disueltos (TDS) (mg/l), utilizando un electrodo CORNING Checkmate 90; pH, utilizando un pHmetro Hanna; Oxígeno disuelto (mg/l) y saturación del mismo (%), con un Oxímetro CRISON Oxi 330/CellOx 325. La dureza del agua, expresada en grado francés (°f), fue calculada dividiendo la conductividad por 20, calificando las aguas en muy blandas (0 a 7°), blandas (7 a 15°), ligeramente duras (15 a 25°), moderadamente duras (25 a 32°), duras (32 a 42°) y muy duras (más de 42°).

Se evaluó la existencia de correlación entre los valores de los parámetros ambientales y el número de individuos (N), empleando el coeficiente de Spearman. Se escogió un test no paramétrico debido a que los valores de N no presentaron distribución normal.

Se realizaron al menos dos muestreos sin reposición por estación climática. Primeramente, se determinó el número mínimo de unidades de muestreo a los efectos de que la estructura de edades relativas al tamaño y la curva del crecimiento individual fueran representativas de la población. Con este fin, se empleó el Índice de Shannon (1948) y el método de las medias acumuladas.

El primero consiste en calcular para cada unidad de muestreo $H = (3,3219/N) \cdot (N \cdot \text{Log} N - \sum n_i \cdot \text{Log} n_i)$, donde n_i es igual al número de ejemplares acumulados de cada clase de edad y N es el número total de ejemplares. De manera que, el número mínimo de unidades de muestreo será aquel a partir del cual el valor de H deja de aumentar y se mantiene relativamente constante.

El segundo método consiste en calcular la media acumulada de ejemplares por unidad de muestreo, de manera que, el número mínimo de éstas es aquel a partir del cual la media acumulada se mantiene relativamente constante.

Análisis teórico del crecimiento individual

En los ejemplares recolectados se midió la longitud total de la conchilla, con calibre (precisión 0,02 mm). Las medidas de longitud fueron agrupadas en clases de edad de 0,5 cm. Para obtener el peso húmedo del animal completo, los ejemplares fueron escurridos durante 3 minutos en papel absorbente y posteriormente pesados en una balanza electrónica digital (OHAUS Explorer de 0,0001gr de precisión).

Para el análisis del crecimiento individual se empleó el modelo de Von Bertalanffy (1938), siguiendo fundamentalmente la estrategia de Basso & Kehr (1991). Este modelo se adecua a otras especies de gasterópodos (Baluku & Loreau, 1989; Ituarte, 1989; Perera de Puga *et al.*, 1991; Rumi *et al.*, 2007). El mismo se aplica sobre la media de la longitud total la conchilla de los ejemplares recolectados pertenecientes a una misma cohorte, previa separación y normalización de las mismas (descomposición polimodal). Para cada moda se calculó entonces la media y el desvío estándar (DE).

$$\text{Este modelo postula: } L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (1)$$

donde L_∞ = máxima longitud individual; L_t = longitud al tiempo t ; t_0 = tiempo hipotético donde la longitud es igual a 0; t = tiempo; k = tasa constante de crecimiento y e = base del logaritmo natural.

A partir de la transformación lineal de la ecuación logarítmica (1), se obtiene:

$$\text{Ln } (1 - L_t/L_\infty) = -k t + k t_0 \quad (2)$$

$k t_0$ es equivalente a la ordenada al origen (a), $t_0 = a/k$ y la pendiente (b) es igual a $-k$.

El tiempo correspondiente a cada muestreo se obtuvo a partir de la ecuación:

$$T = \{[(m - 1) 30 + d]/360\} * A$$
 (m= mes, d= día del muestreo y A= año de muestreo considerando al primero como cero). De esta manera un $t = 0,0028$ corresponde al 1 de enero del primer año de muestreo, mientras que un $t = 1,5417$ corresponde al 15 de julio del segundo año de muestreo.

La longitud máxima poblacional se obtuvo promediando los valores máximos observados (de las últimas 5 clases de edad) a lo largo del seguimiento. Por otro lado, las mediciones realizadas permitieron ordenar las estructuras de tallas, e identificar las estaciones climáticas de mayor reclutamiento.

Se analizó también la tasa de crecimiento en biomasa, empleando el peso húmedo de los ejemplares (Rodríguez Capítulo y Freyre, 1989).

Se estimó el peso en todas las medias de cada muestreo, utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{Peso (W)} = c L^n;$$

donde c y n son constantes de proporcionalidad de la recta en su forma exponencial y L la longitud. A su vez se estimó el crecimiento en biomasa utilizando una transformación de la ecuación de Von Bertalanffy:

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

Las curvas teóricas obtenidas para cada población fueron contrastadas con los valores observados en los muestreos a los efectos de verificar el ajuste de las cohortes al modelo propuesto. Para esto se aplicaron test paramétricos (χ^2) y no paramétricos (Kolmogorov-Smirnov), calculando también los coeficientes de correlación (R) y de determinación (R^2) a través del análisis de la regresión lineal.

RESULTADOS

Stenophysa marmorata

El número mínimo de unidades de muestreo, calculado por los métodos de Shannon y el de medias acumuladas, resultó igual a trece (Fig. 2.1.2).

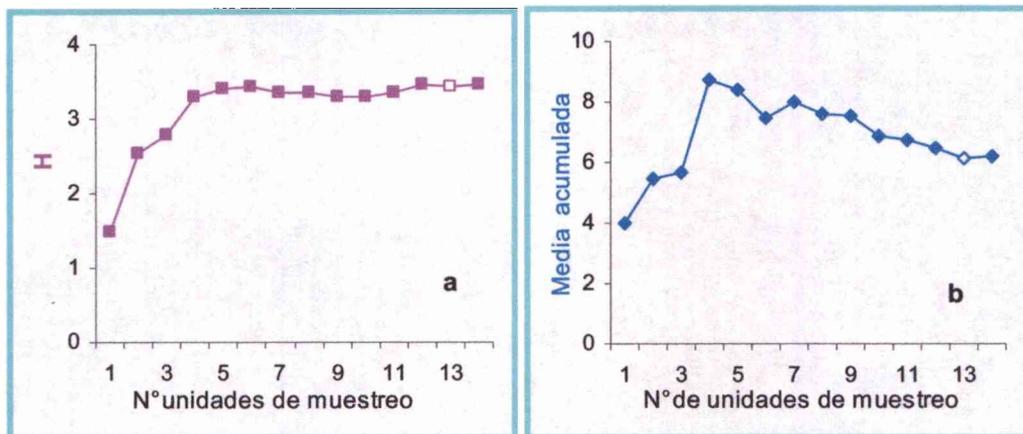


Fig. 2.1.2 a. Valores del índice de Shannon (H) para un número creciente de unidades de muestreo. b. Media acumulada de ejemplares por unidad de muestreo.

En el primer ambiente se registró la presencia de los gasterópodos *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Ampullariidae), *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835) y *B. tenagophila* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae), mientras que en el segundo, también se encontraron ejemplares de *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Cochliopidae), *Drepanotrema kermatoides* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae), *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835) y *Hebetancylus moricandi* (d'Orbigny, 1837) (Ancyliidae) (Fig. 2.1.3).

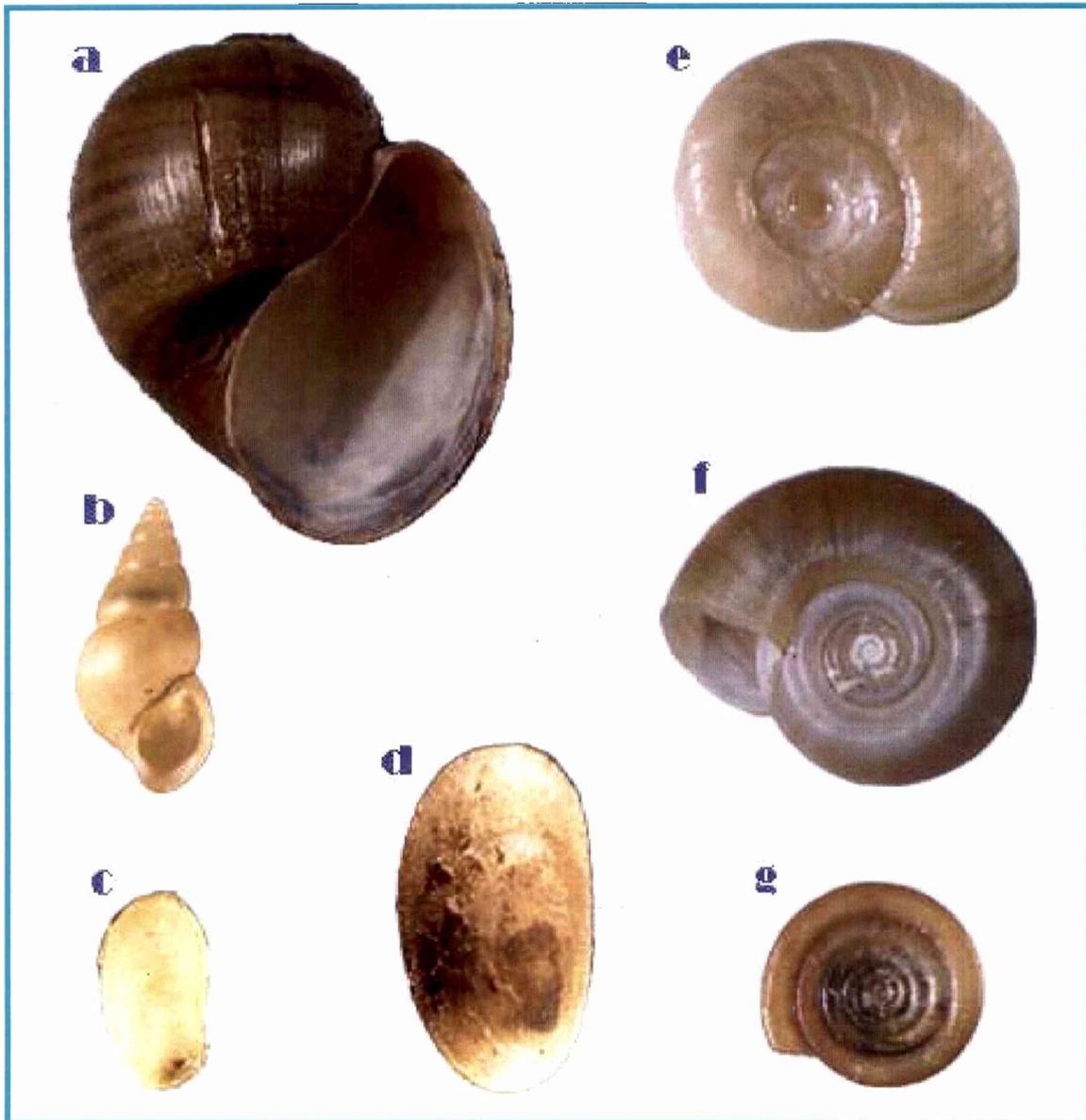


Fig. 2.1.3. Gasterópodos registrados junto a *S. marmorata*: **a** *Pomacea canaliculata*; **b** - *Heleobia parchappii*; **c** - *Uncancylus concentricus*; **d** - *Hebetancylus moricandi*; **e** - *Biomphalaria peregrina*; **f** - *B. tenagophila* y **g** - *Drepanotrema kermatoides*.

Se recolectaron 836 ejemplares de *S.marmorata*, con un máximo de 139 (julio de 2001) y un mínimo de 0 (febrero y diciembre de 2001 y diciembre de 2003). El número medio de individuos por unidad de muestreo resultó de 2 (DE: 2,7).

En la tabla 2.1.1 se detallan los valores de los parámetros ambientales medidos. En la misma se observa la ausencia de determinadas medidas debido a problemas de muestreo.

El oxígeno fue medido sólo en el segundo sitio de muestreo (bajo de los lirios), arrojando un valor promedio de 1,9 mg/l (DE: 1,86) con un porcentaje medio de saturación de 10,76 (DE: 12,46). El valor mínimo se registró en junio de 2003 con 0,47 mg/l y 4,2% de saturación, el máximo fue de 4,12 mg/l en marzo del mismo año, mientras que el porcentaje máximo de saturación fue de 33% en septiembre de 2003.

El resto de los parámetros ambientales se midieron en ambos ambientes, y los valores de los mismos no presentaron diferencias significativas a excepción de la conductividad que resultó ser mayor en el canal ($p= 0,037$ de acuerdo a la prueba de Mann-Whitney).

El valor medio de conductividad del agua en el primer ambiente fue de 661,2 $\mu\text{S/cm}$ (DE: 203), siendo el máximo de 953 $\mu\text{S/cm}$ en mayo de 2001 y el mínimo de 306 $\mu\text{S/cm}$ en agosto de 2001. En el segundo ambiente la conductividad media fue de 395,2 $\mu\text{S/cm}$ (DE: 113,8), con un máximo de 493 $\mu\text{S/cm}$ en marzo de 2003 y un mínimo de 203 $\mu\text{S/cm}$ en septiembre de ese año. La dureza promedio del agua fue de 26,7° (DE: 13,3) para el primer ambiente y de 22° (DE: 10,15) para el segundo, calificando a este tipo de aguas como ligera a moderadamente duras.

El total de sólidos disueltos (TDS), presentó un valor medio de 277,1 mg/l (DE: 108,5), con un máximo en mayo de 2001 con 477 mg/l, y un mínimo de 103 mg/l en septiembre de 2003.

Los valores máximo y mínimo de temperatura del agua registrados fueron de 30,9°C (febrero de 2001) y 10,8°C (julio de 2001).

El agua presentó un pH ácido, con un valor medio de 6,3 (DE: 0,4), siendo el valor más alto registrado de 6,98 en diciembre de 2000 y el más bajo de 5,39 en diciembre de 2001.

Durante el seguimiento de esta población, se observó que el número de ejemplares de *S. marmorata* sólo mostró correlación significativa con la temperatura y, en menor medida, con la concentración de TDS. Ambas variables presentaron correlaciones negativas respecto al número de individuos (Tabla 2.1.2, Figs. 2.1.4 y 2.1.5).

Tabla 2.1.1. Valor de los parámetros ambientales medidos en cada sitio de muestreo de *S. marmorata* por fecha.

	Fecha	Conductividad (µS)	TDS (mg/l)	Temperatura del agua (°C)	pH	O ₂ (mg/l)	O ₂ (% de saturación)
Ambiente 1	04/12/2000	585,6	354,3	25,5	6,98		
	11/01/2001	488,0	233,3	26,6	6,02		
	09/02/2001	717,0	360	30,9	6,74		
	06/03/2001	720,0	372	26,8			
	10/04/2001	776,0	392	25,1	6,82		
	07/05/2001	953,0	477	16,2	6,42		
	07/06/2001	836,5	412	17,1	6,385		
	06/07/2001	801,0	191	10,8	6,28		
	09/08/2001	306,0	153		5,83		
	05/09/2001			13			
	05/11/2001			21			
	03/12/2001	429,0	211	16,9	5,39		
	Ambiente 2	21/03/2003	493,0	247	20,85	6,7	4,12
29/04/2003		436,0	220	14,2	5,97	0,55	6,1
18/06/2003		455,0	232	11,2	6,20	0,47	4,2
15/08/2003							
10/09/2003		203,0	103	12,4	6,11	3,74	33
15/12/2003							
27/04/2004		389,0	199	18,2	6,79	0,60	6

Tabla 2.1.2. Valor del coeficiente de correlación de Spearman entre los diferentes parámetros ambientales y el número de ejemplares. En negrita se indican las variables que presentaron correlación significativa a un umbral de alfa de 0,05 y entre paréntesis la probabilidad (p).

Parámetros ambientales	Coefficiente de correlación
Conductividad (µS)	-0,263 (p= 0,344)
TDS (mg/l)	-0,558 (p= 0,031)
Temperatura (°C)	-0,646 (p= 0,007)
pH	-0,108 (p= 0,713)
O ₂ (mg/l)	0,371 (p= 0,468)
O ₂ % de saturación	0,2 (p= 0,747)

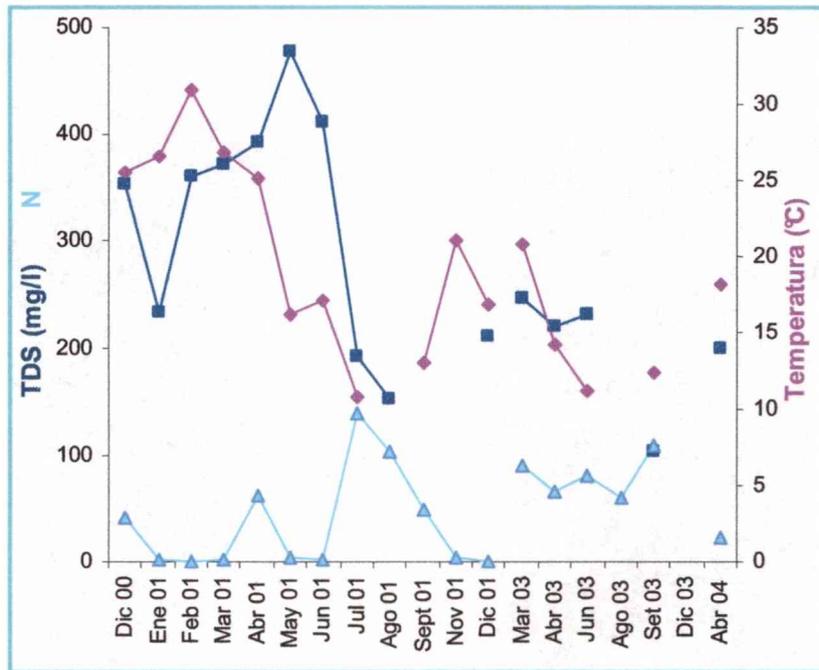


Fig. 2.1.4. Valores de Temperatura (rombos rosas), TDS (cuadrados azules) y número de individuos de *S. marmorata* (N) (triángulos celestes) por muestreo.

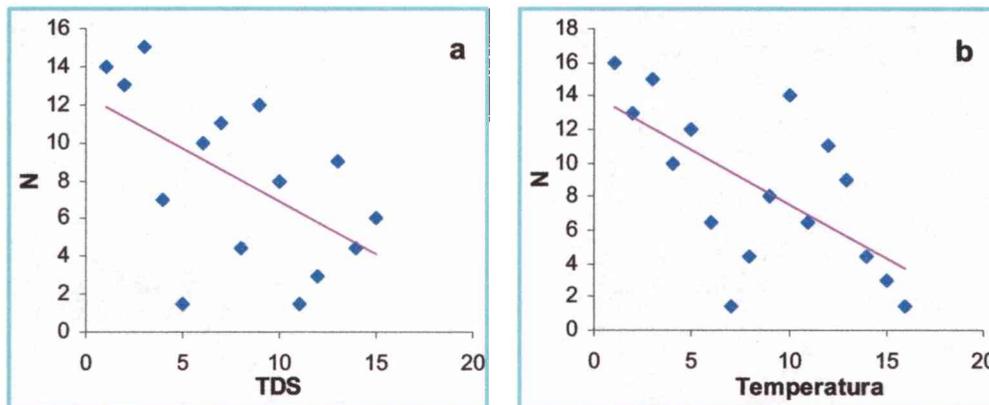


Fig. 2.1.5. Distribución de los rangos de los valores de las variables TDS (a) y Temperatura (b) en relación a los rangos del número de ejemplares de *S. marmorata* (N) y sus líneas de tendencia.

Luego de la descomposición de las distribuciones polimodales se obtuvo para cada muestreo el número de ejemplares (N), la media y desvío estándar de cada moda, valores que se detallan en la tabla 2.1.3. En la misma puede observarse que, además de los tres muestreos donde no se registraron ejemplares, otros cinco presentaron un bajo número, por lo que no fueron tenidos en cuenta para el análisis de crecimiento (enero de 2001 N= 2, marzo de 2001 N= 1, mayo de 2001 N= 4, junio de 2001 N= 2, noviembre de 2001 N= 4). Tampoco se consideraron las modas representadas por un N menor a cinco (diciembre de 2000 N= 4, abril de 2001 N= 1, julio de 2001 dos modas de N= 1, agosto de 2001 N= 4, septiembre de 2001 N= 1 y N= 3, marzo de 2003 N= 2 y N= 1, abril de 2003 N= 2 y N= 1, junio de 2003 N= 2, agosto de 2003 N= 2 y N= 1).

Las frecuencias observadas de las distintas clases de talla de *S. marmorata* en cada muestreo de ambos ambientes se expresan en la figura 2.1.6 y 2.1.7 como porcentaje del número total de ejemplares presentes en la muestra. En ellas puede observarse que los individuos menores a 4 mm sólo fueron predominantes en el muestreo de abril de 2004.

Tabla 2.1.3. Valores de longitud media (LM), desvío estándar (DE), y número de ejemplares (N) de cada moda para *Stenophysa marmorata*.

Fecha	LM	DE	N
04/12/2000	4,62	0,82	24
	7,26	0,48	14
	10,255	1,03	4
11/01/2001	3,14		1
	9,72		1
09/02/2001			0
06/03/2001	10,22		1
10/04/2001	6,2		1
	9,66	1,3	17
	11,75	0,9	42
07/05/2001	12,49	1,8	4
07/06/2001	13,74	0,37	2
06/07/2001	7,22	0,85	71
	8,99	1,13	66
	14,6		1
	16,86		1
09/08/2001	7,04	0,68	40
	9,36	1,16	59
	12,285	0,389	4
05/09/2001	7,96		1
	13,32	0,81	45
	16,58	0,38	3
05/11/2001	7,97	1	2
	12,76	0,13	2
03/12/2001			0
21/03/2003	4,37	0,49	2
	9,03	1,28	88
	14,39		1
29/04/2003	5,47	1,28	62
	12,14	0,01	2
	15,05		1
18/06/2003	3,61	0,18	2
	8,31	1,09	69
	11,58	0,35	9
15/08/2003	4,29	0,38	2
	9,74	1,13	57
	13,68		1
10/09/2003	8,98	0,91	39
	10,86	0,6	54
	12,98	0,42	16
15/12/2003			0
27/04/2004	2,83	0,66	23

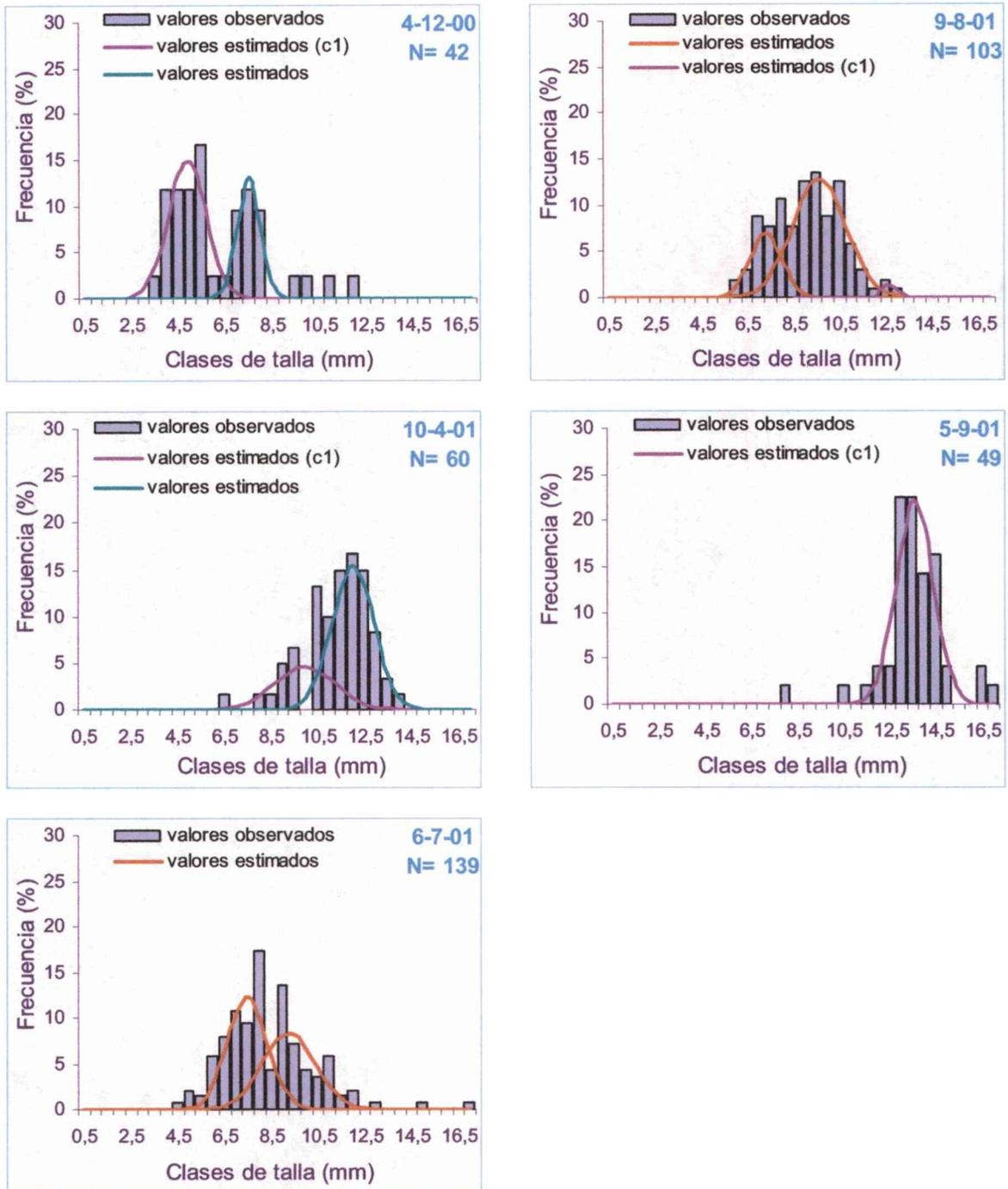


Fig. 2.1.6. Frecuencias observadas de las distintas clases de talla de *S. marmorata* en cada muestreo del primer ambiente (canal) expresadas como porcentaje del número total de individuos (N) de la muestra. Columnas: valores porcentuales observados. Líneas: curva normal estimada para cada moda que se corresponde a una cohorte determinada (c).

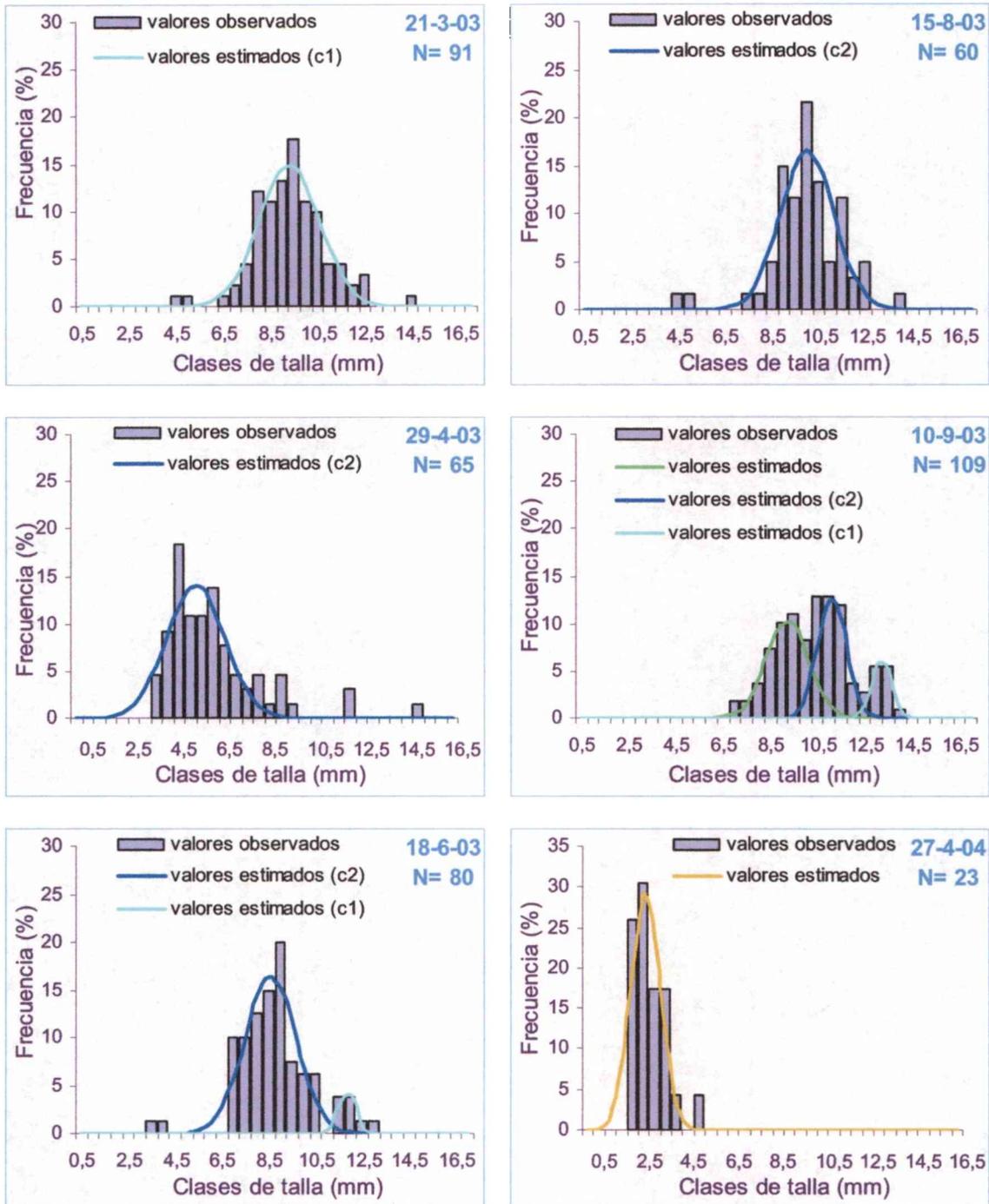


Fig. 2.1.7. Frecuencias observadas de las distintas clases de edad de *S. marmorata* en cada muestreo del segundo ambiente (bajo) expresadas como porcentaje del número total de individuos (N) de la muestrea. Columnas: valores porcentuales observados. Líneas: curva normal estimada para cada moda que se corresponde a una cohorte determinada (c).

A partir de las modas obtenidas se procedió al análisis de la curva teórica de crecimiento en longitud de *S. marmorata*. Las curvas teóricas obtenidas se esquematizan en la figura 2.1.8, donde se expresan además, los valores medios obtenidos para cada moda con su desvío estándar así como las modas representadas por un N inferior a cinco. De esta manera, en el canal, primer ambiente analizado, la discontinuidad en el N muestreado, aún aumentando el esfuerzo de muestreo en número de unidades de muestreo, no permitió un seguimiento adecuado de todas las cohortes. Sin embargo, fue posible evidenciar una cohorte con inicio en septiembre y deducir la presencia de otras dos o tres con posible inicio a fines de invierno y en la primera mitad del verano (señaladas con círculos verde oscuro y naranjas en la Fig. 2.1.8).

En el bajo de los lirios, segundo ambiente analizado, aún con un menor número de muestras, fue posible evidenciar dos cohortes. La primera con inicio en septiembre y la segunda en febrero (Fig. 2.1.8).

La longitud máxima observada para esta población fue de 17 mm, sobre un individuo correspondiente al muestreo de septiembre de 2001 (fines del invierno). La longitud máxima promedio resultó de 16,33 mm (DE: 0,77). La misma se calculó sobre cinco individuos, distribuidos en las últimas cinco clases de edad, registrados principalmente en invierno: uno de julio de 2001 (16,86 mm); tres de septiembre de 2001 (16,26, 16,48 y 17 mm) y uno de abril de 2003 (15,05 mm).

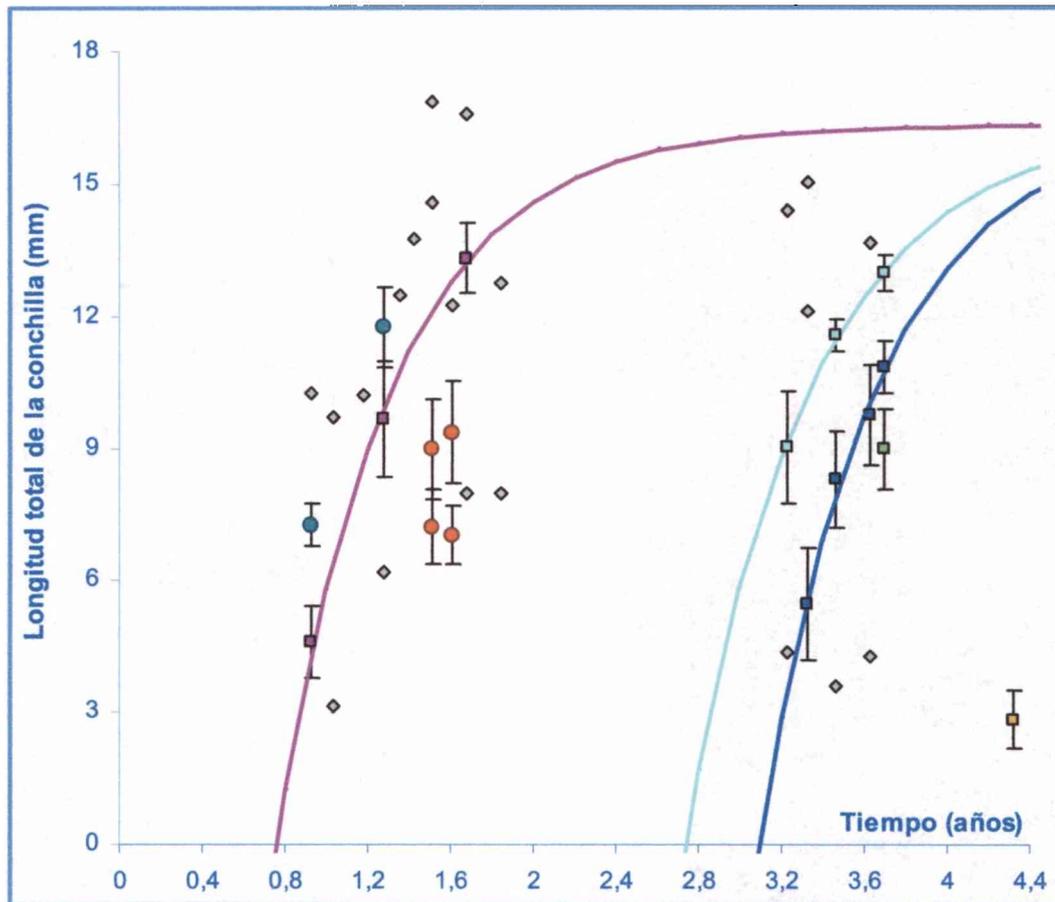


Fig. 2.1.8. Curvas de crecimiento de las cohortes analizadas en *Stenophysa marmorata*. Líneas: curva teórica de crecimiento (en rosa la cohorte observada en el primer ambiente; en celeste y azul las cohortes observadas en el segundo ambiente). Cuadrados: valores de longitud media observados. Barras: desvío estándar de los valores medios. Rombos: modas con $N < 5$.

La cohorte analizada en el canal, primer ambiente, posee una constante de crecimiento (k) de 1,8 y un t_0 de 0,757, que corresponde aproximadamente a principios de octubre. Las cohortes evidenciadas en el segundo ambiente, presentaron valores de k de 1,66 y 1,78, con t_0 igual a 2,734 y 3,091, que corresponden aproximadamente a fines de septiembre y principios de febrero, respectivamente.

Si bien los valores de longitud siguieron una distribución normal, debido al bajo número de grados de libertad, se optó por contrastar los valores observados con los teóricos tanto mediante test paramétricos como no paramétricos. En todos los casos, los valores observados no presentaron diferencias significativas con los esperados (de acuerdo a los test de χ^2 y de Kolmogorov-Smirnov y a un alfa de 0,05), además tanto el coeficiente de determinación (R^2) como el coeficiente de correlación (R) resultaron en

todos los casos superiores al 0,98 (Tabla 2.1.4). De esta manera se verifica que el crecimiento de esta especie se ajusta al modelo de Von Bertalanffy.

Tabla 2.1.4. Valores obtenidos en las pruebas de χ^2 , Kolmogorov-Smirnov (K-S) y regresión lineal en la comparación de la longitud observada con la estimada de cada cohorte. g.l.: grados de libertad; p: probabilidad; R^2 : coeficiente de determinación; R: coeficiente de correlación; b: pendiente de la recta que describe la relación entre los valores observados y los calculados.

	χ^2	g.l.	p K-S	R^2	R	b
Cohorte ambiente 1	0,029	2	0,975	0,997	0,998	1,03
Cohorte 1 ambiente 2	0,001	2	0,975	0,998	0,999	0,98
Cohorte 2 ambiente 2	0,031	3	0,997	0,985	0,992	0,97

Las ecuaciones de crecimiento obtenidas para cada cohorte son las siguientes:

$$\text{Cohorte de primavera, ambiente 1: } Lt = 16,33 \text{ mm } (1 - e^{(-1,8(t-0,757))})$$

$$\text{Cohorte de primavera, ambiente 2: } Lt = 16,33 \text{ mm } (1 - e^{(-1,88(t-2,734))})$$

$$\text{Cohorte de verano, ambiente 2: } Lt = 16,33 \text{ mm } (1 - e^{(-1,78(t-3,091))})$$

El análisis de las curvas de crecimiento permitió deducir la existencia de dos cohortes anuales, la primera con inicio principios de primavera y la segunda a mediados de verano. Al inicio de la segunda cohorte, los ejemplares de la cohorte de primavera que la originan presentan una longitud media estimada, de acuerdo a la ecuación anterior, de 7,3 mm. En cambio los adultos que se reproducen en primavera presentan una longitud media estimada de 11 mm.

Para que estos parámetros de crecimiento sean comparables con los de otras especies o ambientes se unificaron los datos llevando los t_0 a valor cero. En el primer año *S. marmorata* alcanza el 82% de su longitud máxima y el 96,7% en el segundo año (Fig. 2.1.9).

$$\text{Curva unificada: } Lt = 16,33 \text{ mm } (1 - e^{(-1,7t)})$$

Para esta curva el valor de χ^2 para nueve grados de libertad fue de 0,08, la probabilidad de que se cumpla la hipótesis de igualdad entre los datos observados y esperados de acuerdo a la prueba de Kolmogorov-Smirnov fue de 0,974, mientras que los valores obtenidos de R^2 y R fueron 0,991 y 0,995 respectivamente y la pendiente de la recta que describe la relación entre las variables fue igual a uno.

La longevidad aproximada de esta especie es de algo más de dos años y medio, calculando el tiempo t en el cual alcanza el 99% de su longitud máxima.

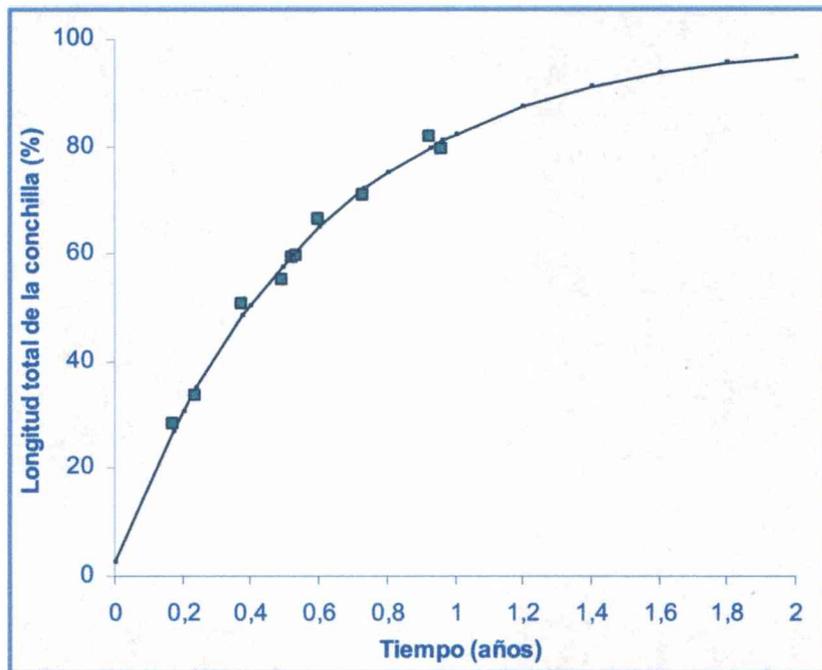


Fig. 2.1.9. Curva de crecimiento unificada de *Stenophysa marmorata* expresada en porcentaje de la longitud máxima. Línea: valores teóricos. Cuadrados: valores medios observados.

Para estimar la biomasa, de acuerdo a la metodología planteada, se pesaron 534 individuos de un rango de longitud de 2,3 mm a 15,05 mm.

Se realizó una transformación logarítmica (base 10) para obtener la ecuación de la recta (Fig. 2.1.10). La misma presentó un R² de 0,98

$$Y = 3,0359x - 4,0428$$

La transformación a la ecuación potencial permitió obtener la relación entre la longitud y el peso húmedo (Fig. 2.1.11):

$$\text{Peso} = 0,00009 \text{ Longitud}^{3,0359}$$

De esta manera, la ecuación de crecimiento en peso queda reflejada de la siguiente manera:

$$\text{Peso} = 436\text{mg} (1 - e^{-k(t-t_0)})^{3,0359}$$

A partir de la misma se obtuvieron las curvas de crecimiento en peso de cada una de las cohortes analizadas las cuales se grafican en la figura 2.1.12.

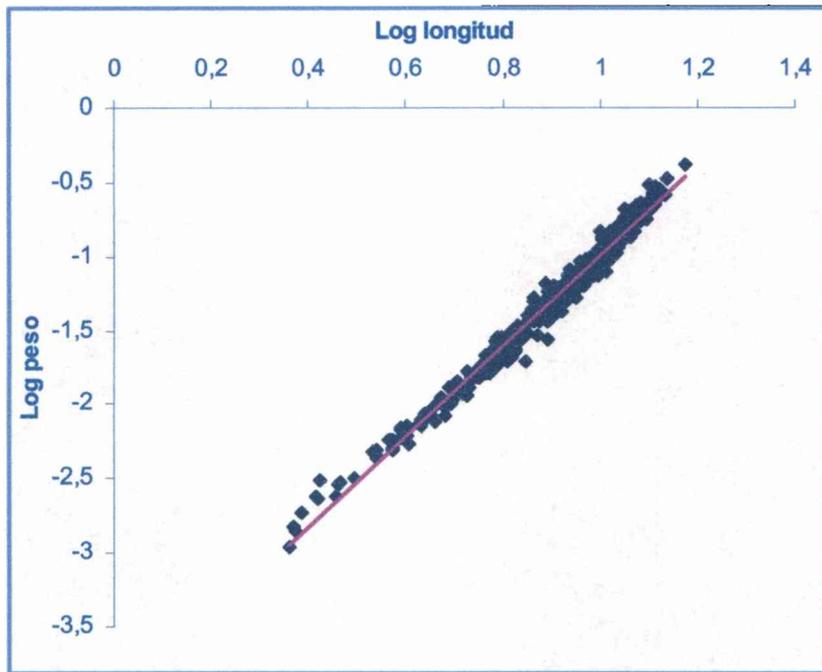


Fig. 2.1.10. Relación entre el logaritmo (en base 10) del peso húmedo y el logaritmo de la longitud total de la conchilla de *Stenophysa marmorata*.

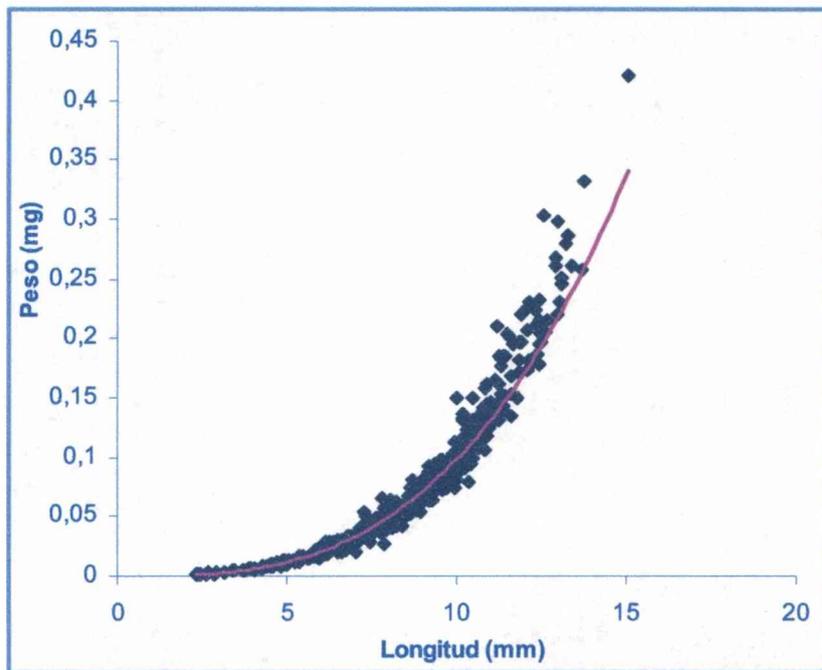


Fig. 2.1.11. Relación potencial entre el peso húmedo y la longitud total de la conchilla de *Stenophysa marmorata*.

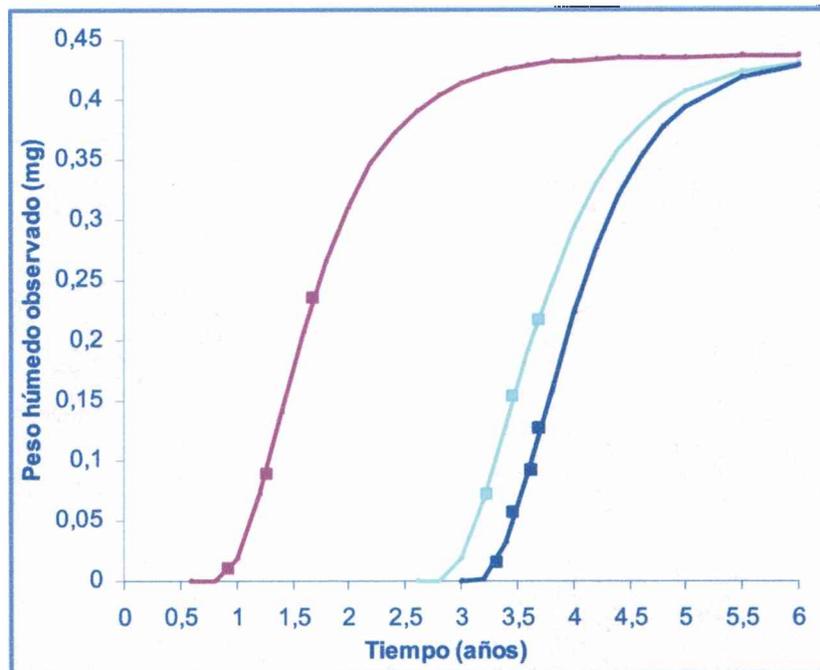


Fig. 2.1.12. Curvas de crecimiento en peso húmedo de las tres cohortes analizadas de *Stenophysa marmorata*. Cuadrados: pesos observados.

Al igual que las estimaciones en longitud, los valores de peso observados no presentaron diferencias con los teóricos a un umbral de significación de 0,05 (Tabla 2.1.5). De esta manera se verifica que el crecimiento en biomasa de esta especie también se ajusta al modelo de Von Bertalanffy.

Tabla 2.1.5. Valores obtenidos en las pruebas de χ^2 , Kolmogorov-Smirnov (K-S) y regresión lineal en la comparación entre el peso observado y estimado de cada cohorte. g.l. grados de libertad; p: probabilidad; R^2 : coeficiente de determinación; R: coeficiente de correlación; b: pendiente de la recta que describe la relación entre los valores observados y los calculados.

	χ^2	g.l.	p K-S	R^2	R	B
Cohorte ambiente 1	0,001	2	0,975	0,997	0,998	0,983
Cohorte 1 ambiente 2	0,0001	2	0,975	0,998	0,999	0,997
Cohorte 1 ambiente 2	0,002	3	0,997	0,981	0,990	0,994

***Physa acuta* (= *Physella cubensis*)**

Tanto el método de Shannon como el de las medias acumuladas estimó un valor de 10 unidades de muestreo mínimas necesarias para realizar el estudio poblacional (Fig. 2.1.13)

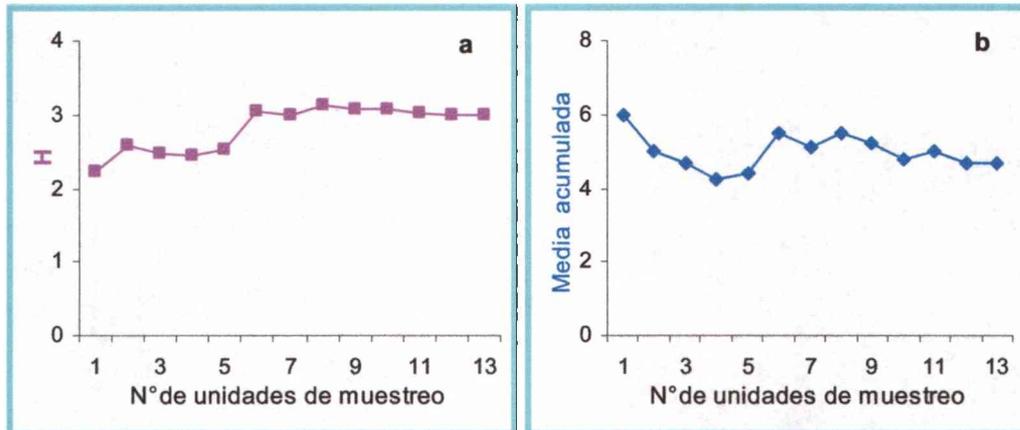


Fig. 2.1.13. a. Valores del índice de Shannon (H) para un número creciente de unidades de muestreo. b. Media acumulada de ejemplares de *Physa acuta* por unidad de muestreo.

En 11 muestreos se recolectaron 877 ejemplares de *P. acuta*, con un máximo de 304 (junio de 2002) y un mínimo de cero (diciembre de 2002). El número medio de individuos por unidad de muestreo resultó de 12,71, con un mínimo de cero (diciembre de 2002) y un máximo de 43 (junio de 2002) coincidiendo con una crecida que anegaba el terreno próximo al canal. El ambiente muestreado presentaba otras especies de gasterópodos: *Heleobia parchappii* (Cochliopidae), *Uncancylus concentricus* (Ancyliidae) y *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae). En varios muestreos no se pudieron medir todos los parámetros ambientales debido a la poca profundidad del cuerpo de agua (Tabla 2.1.6).

La temperatura varió entre un mínimo de 10°C en junio de 2002 y 30,3°C en diciembre del 2002. El pH del agua presentó un valor medio de 7,02 (DE: 0,32), con el valor más alcalino en octubre de 2002 y abril de 2003 (7,47), y el más ácido en agosto de 2002 con 6,66.

El promedio de sólidos disueltos totales (TDS) fue de 335,6 mg/l, (DE: 235,66). El valor máximo fue de 867 mg/l y el mínimo de 114 mg/l (registrados en octubre de 2002 y en febrero de 2003 respectivamente). El valor más alto de conductividad del agua se registró en octubre de 2002 (1729 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y el más bajo en febrero de 2003 (226 $\mu\text{S}/\text{cm}$),

siendo el valor promedio de 667,4 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (DE: 470,31). La dureza promedio del agua fue de 33,37°, calificando a este tipo de aguas como du ras.

El oxígeno disuelto promedio fue de 6,02 (DE: 3,08), con un valor máximo de 10,27mg/l en diciembre de 2002, y un valor mínimo de 0,99 en agosto de 2002. La saturación del mismo arroyo un promedio del 64,99% (DE: 39,51).

Tabla 2.1.6. Valor de los parámetros ambientales medidos en el sitio de muestreo de *P. acuta* por fecha.

Fecha	Conductividad (μS)	TDS (mg/l)	Temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$)	pH	O ₂ (mg/l)	O ₂ (% de saturación)
25/06/2002	327,00	166,00	10,00	7,10		
30/08/2002	480,00	229,00	14,10	6,66	0,99	9,50
02/10/2002	1729,00	867,00	18,90	7,47	5,92	63,00
29/10/2002	736,00	370,00	19,20	7,01	3,25	34,30
16/12/2002	788,00	393,00	30,30	7,35	10,27	137,00
21/02/2003	226,00	114,00	23,40	6,72		
21/03/2003	447,00	226,00	21,10	6,97	6,97	76,50
29/04/2003	377,00	201,00	16,50	7,47	9,70	98,70
18/06/2003	1194,00	603,00	11,70	6,73	5,15	47,00
15/08/2003						
10/09/2003	370,00	187,00	12,40	6,73	5,88	53,90

Durante el seguimiento de esta población de *P. acuta*, se observó que el número de ejemplares solo mostró correlación significativa con la concentración de oxígeno disuelto y su porcentaje de saturación. Ambas correlaciones resultaron negativas (Tabla 2.1.7 y Figs. 2.1.14 y 2.1.15).

Tabla 2.1.7. Valor del coeficiente de correlación de Spearman entre los diferentes parámetros ambientales y el número de ejemplares. En negrita se indican las variables que presentaron correlación significativa a un umbral de alfa de 0,05 y entre paréntesis la probabilidad (p).

Parámetros ambientales	Coefficiente de correlación
Conductividad (μS)	-0,164 ($p= 0,651$)
TDS (mg/l)	-0,164 ($p= 0,651$)
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	-0,418 ($p= 0,229$)
pH	-0,189 ($p= 0,601$)
O₂ (mg/l)	-0,738 ($p= 0,037$)
O₂ % de saturación	-0,738 ($p= 0,037$)

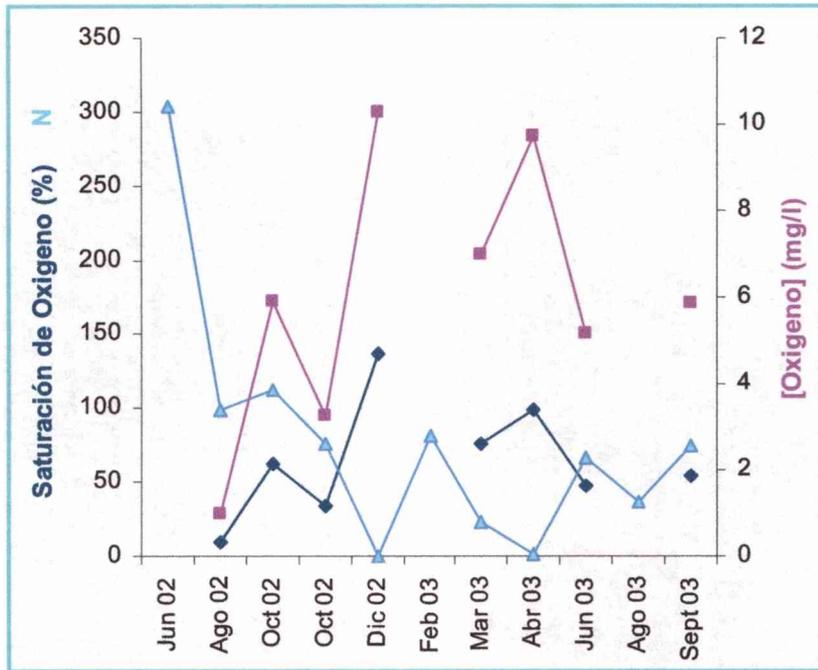


Fig. 2.1.14. Valores de concentración de oxígeno disuelto (cuadrados rosas), porcentaje de saturación del mismo (rombos azules) y número de individuos de *Physa acuta* (triángulos celestes) por muestreo.

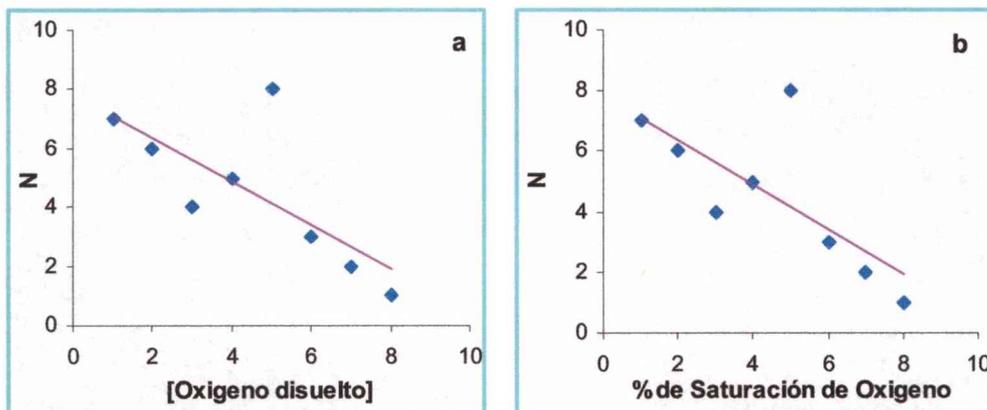


Fig. 2.1.15. Distribución de los rangos de los valores de concentración de oxígeno disuelto (a) y porcentaje de saturación de oxígeno (b) en relación a los rangos del número de ejemplares de *Physa acuta* (N) y sus líneas de tendencia.

Los valores de los parámetros medidos en este ambiente fueron comparados con los observados en los dos ambientes estudiados para *S. marmorata*. Los mismos no presentaron diferencias significativas en temperatura y TDS (con probabilidades de 0,580 y 1 respectivamente, de acuerdo a la prueba de Mann-Whitney) así como tampoco en conductividad ($p= 0,45$ con respecto al primer ambiente y $p= 0,462$ con respecto al segundo). En cambio, los valores observados en pH, oxígeno disuelto y porcentaje de saturación del mismo, resultaron significativamente menores en los ambientes habitados por *S. marmorata* ($p= 0,002$, $p= 0,019$ y $p= 0,005$ respectivamente). El ambiente habitado por *P. acuta* presentó valores de pH cercanos a 7, mientras que los ambientes habitados por *S. marmorata* presentaron valores ácidos.

Luego de la descomposición polimodal se obtuvieron los valores medios de longitud, su desvío estándar y el número de ejemplares de *Physa acuta* por moda de cada muestreo, los cuales se expresan en la tabla 2.1.8. En la misma puede observarse que en el muestreo de diciembre de 2002 no se registraron ejemplares, mientras que en el de abril de 2003 sólo se registraron dos individuos. Este último no fue tomado en cuenta para el análisis del crecimiento individual. También fueron descartadas las modas representadas por un número inferior a cinco ejemplares, a saber: la tercera de junio de 2002, la tercera y cuarta de agosto de 2002, la tercera del 2 de octubre de 2002, la cuarta del 29 de octubre de 2002, la primera de marzo de 2003 y la última de agosto de 2003, todas representadas por un solo ejemplar. Además de la segunda moda del 2 de octubre de 2002 y la primera del 29 de octubre de 2002 con $N= 4$, la segunda y tercera de marzo de 2003 con $N= 2$ y 3 respectivamente, la tercera de agosto de 2003 y la tercera de septiembre de 2003 con $N= 2$. Las frecuencias observadas de cada clase de talla, expresadas como porcentaje del N total de cada muestra con las modas identificadas se grafican en la figura 2.1.16. La descomposición de las distribuciones polimodales de esta especie no resultó sencilla ya que, en casi todos los muestreos, se observó un amplio rango de tallas.

Tabla 2.1.8. Valores de longitud media (LM), desvío estándar (DE), y número de ejemplares (N) de cada moda.

Fecha	LM	DE	N
25/06/2002	3,32	0,72	246
	6,32	1,18	57
	11,42		1
30/08/2002	4,05	0,81	90
	6,33	9,75	9
	12,91		1
	13,07		1
02/10/2002	2,43	0,46	106
	6,85	1,11	4
	10,3		1
29/10/2002	2,33	0,29	4
	4,8	0,61	62
	6,84	0,35	9
	9,44		1
16/12/2002			0
21/02/2003	3,01	0,49	18
	5,17	0,7	31
	6,58	0,2	19
	7,76	0,32	14
21/03/2003	1,45		1
	2,4	0,28	2
	3,59	0,08	3
	5,87	0,32	5
	7,07	0,37	12
29/04/2003	2,68		1
	6,04		1
18/06/2003	3,27	0,68	19
	4,65	0,33	13
	5,98	0,42	16
	7,41	0,2	12
	8,49	1,84	6
15/08/2003	4,81	0,33	11
	6,76	0,37	14
	8,11	0,07	2
	8,77	0,97	9
	10,31		1
10/09/2003	3,9	0,78	18
	6,72	0,95	51
	8,86	0,29	4
	10,31	0,04	2

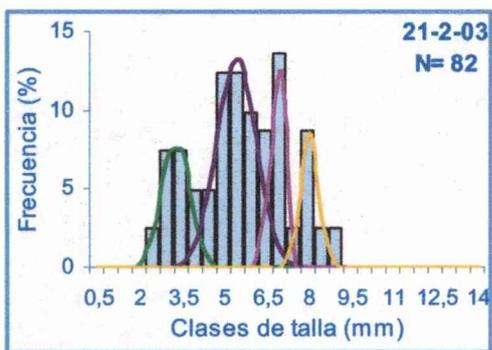
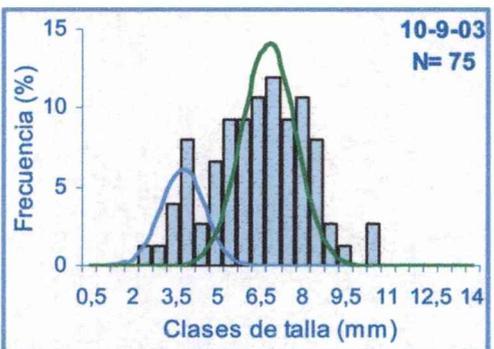
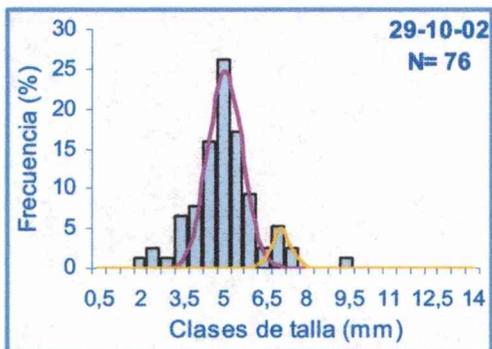
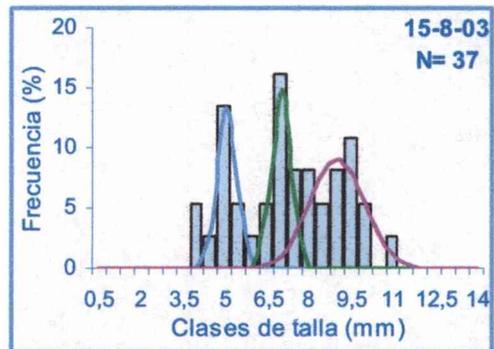
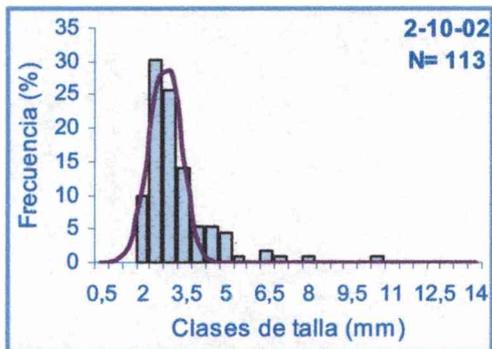
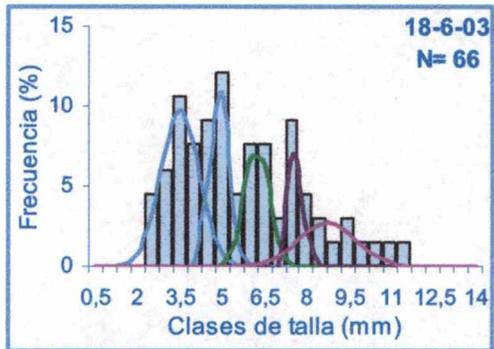
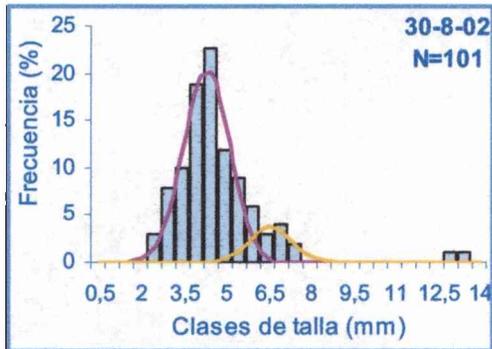
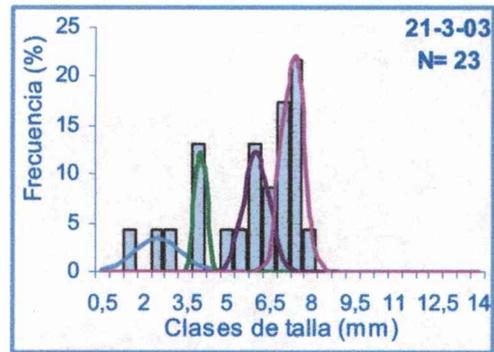
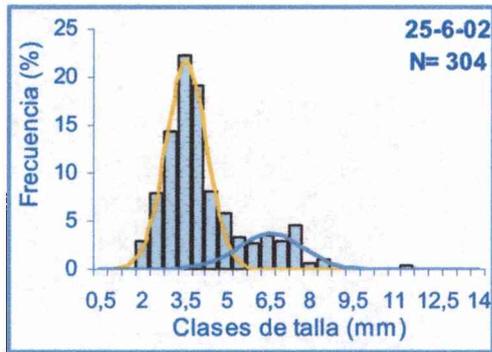


Fig. 2.1.16. Frecuencias observadas de las clases de talla de *P. acuta* expresadas como porcentaje del N total de cada muestreo (columnas) y curvas normales calculadas para cada moda (Líneas: amarillas de la cohorte 1, rosas de la 2, violetas de la 3, verdes de la 4 y celestes de cohortes no consideradas en el análisis).

La longitud máxima promedio, calculada sobre las longitudes pertenecientes a las últimas cinco clases de edad halladas, resultó de 12,22 mm (DE 0,89). Las medidas promediadas pertenecían a cuatro individuos, registrados principalmente en invierno: uno de junio de 2002 (11,42 mm), dos de agosto de 2002 (12,91 y 13,07 mm) y uno de junio de 2003 (11,50 mm).

De esta manera se pudieron identificar cuatro cohortes a lo largo del período de muestreo, a pesar de no todas se hicieron evidentes en cada muestreo (Fig. 2.1.17).

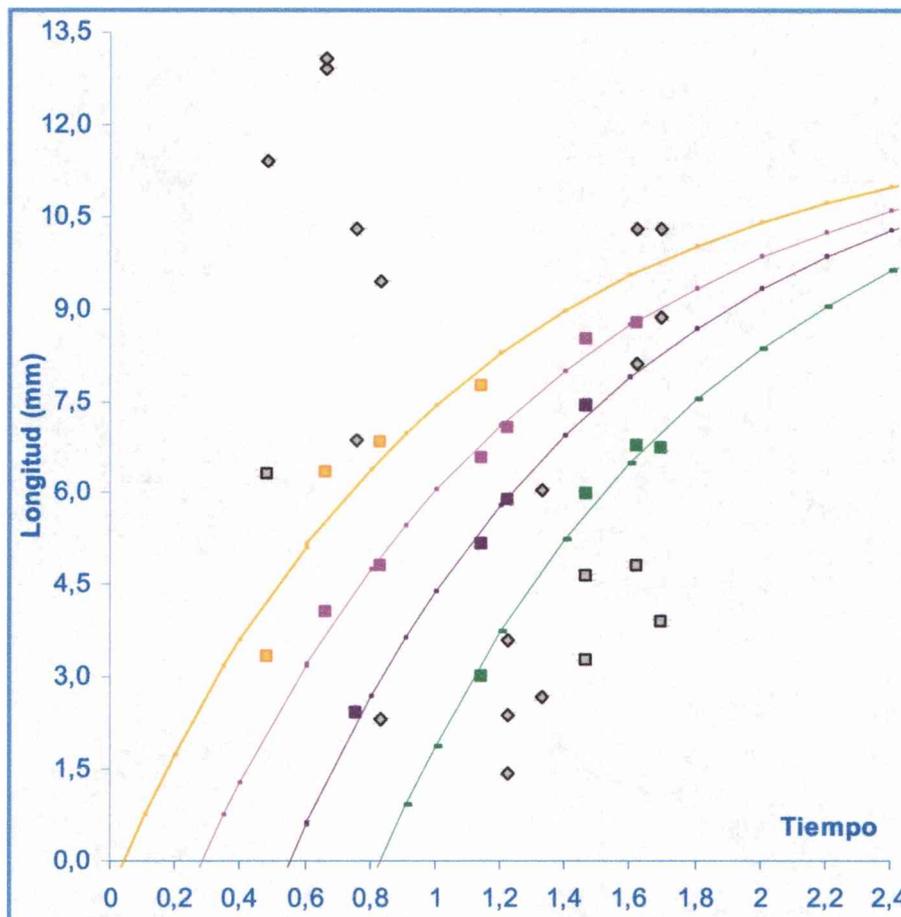


Fig. 2.1.17. Curvas de crecimiento de las cohortes analizadas para *Physa acuta*. Líneas: curva teórica de crecimiento. Cuadrados: valores de longitud media observados. Rombos: modas con $N < 5$.

La primera cohorte, con inicio en mediados de enero ($t_0 = 0,043$) presenta una constante de crecimiento (k) de 0,97. La segunda, se inicia a mediados de abril ($t_0 = 0,284$) con $k = 0,95$. Las dos últimas cohortes se inician a mediados de julio ($t_0 = 0,551$) y fines de octubre ($t_0 = 0,830$), con valores de k de 0,99 y 0,98, respectivamente.

El crecimiento de *P. acuta* se ajusta al modelo de Von Bertalanffy, ya que las diferencias entre los valores observados y esperados no fueron significativas (para un alfa de 0,05) en ninguno de los casos, mientras que los coeficientes de determinación y correlación fueron superiores a 0,85 en todas las cohortes (Tabla 2.1.9).

De esta manera las ecuaciones de crecimiento para cada cohorte son las siguientes:

Cohorte 1 (verano): $L_t = 12,225 \text{ mm} (1 - e^{(-0,97(t-0,043))})$ número de modas: 4

Cohorte 2 (otoño): $L_t = 12,225 \text{ mm} (1 - e^{(-0,95(t-0,284))})$ número de modas: 6

Cohorte 3 (invierno): $L_t = 12,225 \text{ mm} (1 - e^{(-0,99(t-0,551))})$ número de modas: 4

Cohorte 4 (primavera): $L_t = 12,225 \text{ mm} (1 - e^{(-0,98(t-0,830))})$ número de modas: 5

Tabla 2.1.9. Valores obtenidos en las pruebas de χ^2 , Kolmogorov-Smirnov (K-S) y regresión lineal en la comparación de la longitud observada y estimada de cada cohorte. g.l.: grados de libertad; p: probabilidad; R^2 : coeficiente de determinación; R: coeficiente de correlación; b: pendiente de la recta que describe la relación entre los valores observados y teóricos.

	χ^2	g.l.	p K-S	R^2	R	b
Cohorte 1	0,344	3	0,997	0,860	0,928	0,76
Cohorte 2	0,051	5	1	0,986	0,993	1,01
Cohorte 3	0,030	3	0,997	0,992	0,996	1,02
Cohorte 4	0,043	3	0,997	0,997	0,988	0,95

El análisis de las curvas de crecimiento permitió concluir que las épocas de reclutamiento ocurren aproximadamente cada tres meses (92 días, DE: 10,6), una en cada estación climática. Las constantes de crecimiento resultaron muy similares, siendo sólo apenas menor en la cohorte de otoño. Los resultados obtenidos durante el seguimiento de esta población permiten deducir que no existe una estación reproductiva marcada, sino que se reproducen durante todo el año. Asimismo, a excepción del muestreo de agosto de 2003, siempre se registraron individuos menores a 3 mm, inclusive en agosto de 2002, por lo que se encontraron ejemplares de esas tallas a lo largo de todo el año.

De acuerdo a las ecuaciones de crecimiento para cada cohorte, al momento de iniciarse la siguiente, la longitud promedio es de 2,64 mm (DE: 0,27). Es decir que, los ejemplares comienzan a oviponer aproximadamente a las 12 o 14 semanas a una longitud inferior a los 3mm.

Como las cohortes presentaron constantes de crecimiento similares, a pesar de iniciarse en épocas del año diferentes, al tiempo t correspondiente a cada moda se le restó el t_0 de la cohorte a la cual pertenece, de manera de llevar el inicio de todas las cohortes a tiempo cero. De este modo se agruparon todos los datos de las descomposiciones con la finalidad de estimar el ritmo de crecimiento independientemente del momento de inicio de cada cohorte, con lo cual se obtuvo una curva de crecimiento unificada que presentó una constante de crecimiento (k) de 0,95 (Fig. 2.1.18). Esta curva teórica unificada se comparó con los valores de longitud observados y se obtuvo un χ^2 de 0,48 (17 g.l.), y una probabilidad de igualdad entre ambos valores de 0,944 de acuerdo al test de Kolmogorov-Smirnov, de manera que no existen diferencias significativas (a un alfa de 0,05). Se obtuvo además un valor de R de 0,979, un R^2 de 0,959 y una pendiente de 0,946. Los datos expresados de esta manera permiten la comparación con otras especies o con la misma para otro ambiente. Si se calcula el crecimiento en porcentaje de la longitud máxima se observa que *P. acuta* alcanza un 62% de su talla máxima al año de vida y un 85% a los dos años (Fig. 2.1.19). Se estimó, de acuerdo a los muestreos, que la longevidad de esta especie es cercana a los cuatro años.

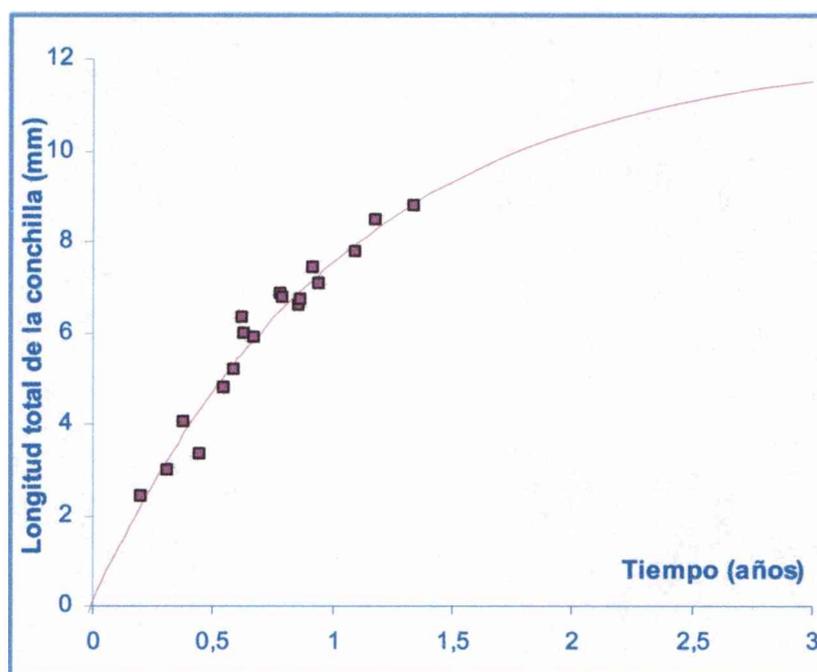


Fig. 2.1.18. Curva de Curva de crecimiento de *Physa acuta* unificada expresada en longitud total de la conchilla (mm). Línea: valores teóricos. Cuadrados: valores medios observados.

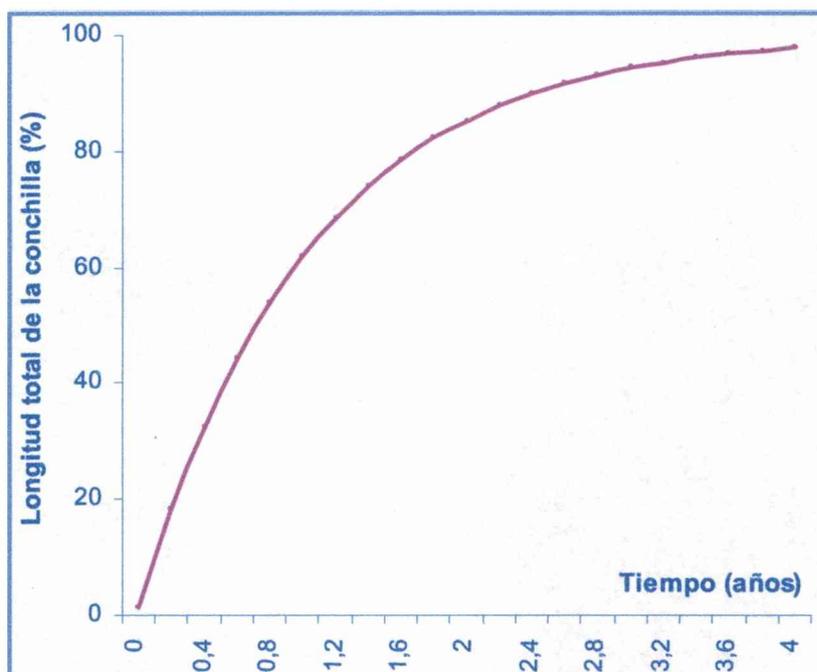


Fig. 2.1.19. Curva de crecimiento de *Physa acuta* unificada expresada en porcentaje de la longitud máxima.

Para estimar la biomasa, se pesaron 207 individuos con un rango de longitud entre 1,47 y 13,07 mm. Se realizó una transformación logarítmica (base 10) para obtener la ecuación que describe la relación lineal (Fig. 2.1.20). Esta transformación tuvo un R^2 muy alto (0,988) y arrojó la siguiente ecuación:

$$Y = 2,8104x - 3,8311$$

De la transformación a la ecuación potencial se obtuvo la relación entre la longitud y el peso expresada como:

$$\text{Peso} = 0,0001 \text{ Longitud}^{2,8104} \text{ (Fig. 2.1.21).}$$

De esta manera, la ecuación de crecimiento en peso quedaría reflejada de la siguiente manera:

$$\text{Peso} = 167,7\text{mg} (1 - e^{-(k(t-t_0))})^{2,8104}$$

Las curvas de crecimiento en peso de las cuatro cohortes analizadas se grafican en la Fig. 2.1.22. En todas las cohortes se confirmó la correspondencia entre los valores observados y los esperados (Tabla 2.1.10), por lo que el crecimiento en peso de esta especie responde al modelo de Von Bertalanffy.

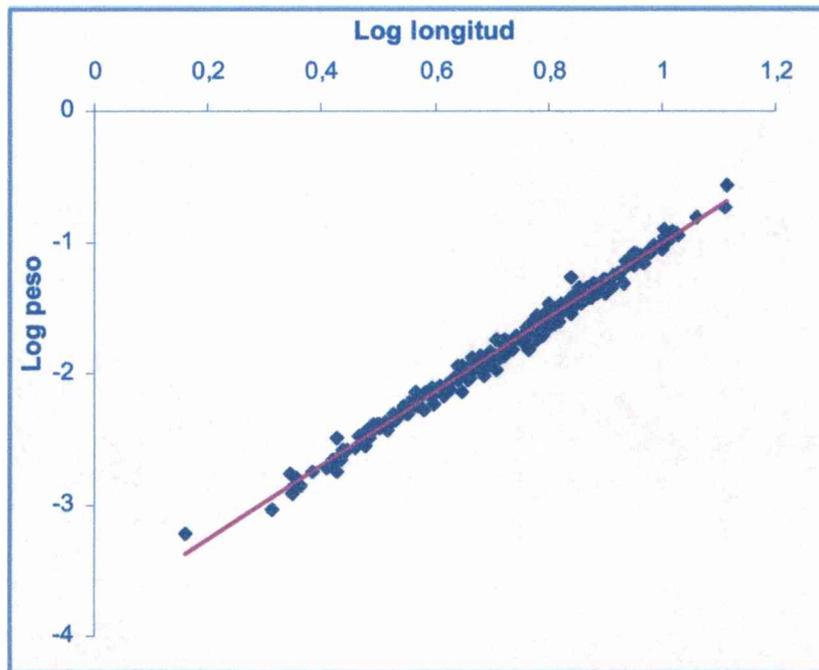


Fig. 2.1.20. Relación entre el logaritmo (en base 10) del peso húmedo y el logaritmo de la longitud total de la conchilla de *Physa acuta*.

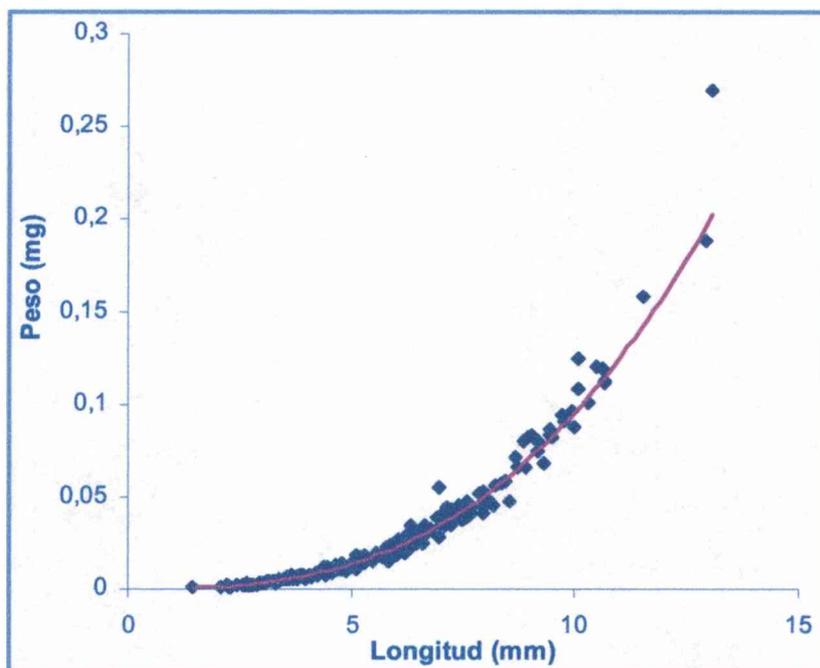


Fig. 2.1.21. Relación potencial entre el peso húmedo y la longitud total de la conchilla de *Physa acuta*.

Tabla 2.1.10. Valores obtenidos en las pruebas de χ^2 , Kolmogorov-Smirnov (K-S) y regresión lineal en la comparación de la longitud observada con la estimada de cada cohorte. g.l.: grados de libertad; p: probabilidad; R^2 : coeficiente de determinación; R: coeficiente de correlación; b: pendiente de la recta que describe la relación entre los valores observados y los calculados.

	χ^2	g.l.	p K-S	R^2	R	b
Cohorte 1	0,0068	3	0,997	0,882	0,939	0,97
Cohorte 2	0,0013	5	1	0,987	0,993	0,97
Cohorte 3	0,0004	3	0,997	0,991	0,995	0,93
Cohorte 4	0,0012	3	0,997	0,954	0,977	0,96

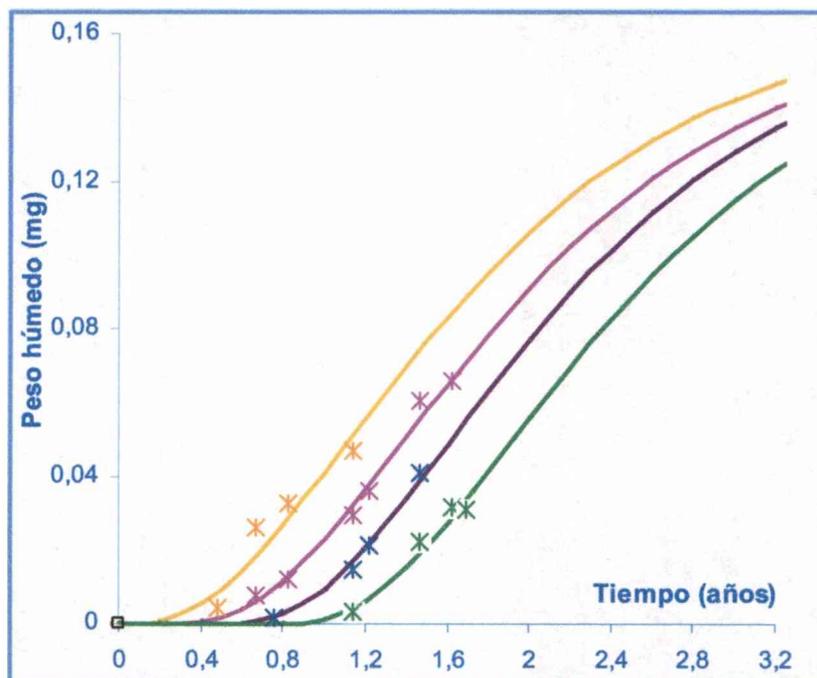


Fig. 2.1.22. Curvas teóricas de crecimiento en peso húmedo de las cuatro cohortes analizadas de *Physa acuta*. Asteriscos: pesos observados.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

En la población de *S. marmorata* analizada en el canal, además de la cohorte con inicio en septiembre se observaron modas pertenecientes a otras cohortes con posible inicio en invierno y verano. Sin embargo, en la población del bajo aledaño, se confirmó sólo la existencia de una segunda cohorte con inicio en febrero, pero no se comprobó la presencia de otra cohorte con inicio en invierno, de manera que lo observado en el primer ambiente posiblemente se deba a un crecimiento diferencial de ejemplares de la misma cohorte de primavera. Por otra parte, en el canal, en algunas ocasiones pudo observarse el ingreso de ejemplares desde el bajo aledaño cuando éste se encontraba con alto nivel de agua, pudiendo ser otra de las causas de la aparición de esas modas.

Stenophysa marmorata mostró un ciclo de vida similar a los descritos para algunas poblaciones de *P. gyrina* y *P. fontinalis* (De Witt, 1955, Duncan, 1959), con dos eventos reproductivos, uno en primavera y otro en verano. Los ejemplares que se reproducen en verano resultan ser mucho más pequeños que los que se reproducen en primavera. Asimismo, en *P. fontinalis* la cohorte de primavera alcanza la madurez sexual a menor tamaño, ya que el aumento de la temperatura produciría un aumento en la actividad metabólica permitiendo la reproducción y oviposición más tempranas (Duncan, 1959). En *P. gyrina*, en cambio, el crecimiento rápido que sufre la cohorte de primavera produce grandes diferencias de tamaño entre individuos nacidos en ese mismo evento reproductivo (De Witt, 1955).

Physa acuta en cambio presenta un ciclo de vida con reproducción continua y superposición de cohortes, similar a lo observado por Mc Mahon (1975) en *P. virgata* y por Martín (2001) en *Physella venustula*. *Physa acuta* mostró cuatro cohortes y comenzó a reproducirse aproximadamente luego de tres meses con una longitud algo menor a 3 mm. *Physa virgata* muestra tres eventos reproductivos principales en el año y se reproduce a una longitud mínima de 3 mm, la cual es alcanzada en aproximadamente dos meses. En *P. venustula* se registran juveniles recién nacidos durante todo el año sin diferencia significativa entre las distintas estaciones. Esto es característico de un ciclo con oviposición y reclutamiento continuos que, en el caso de *P. venustula*, resulta en dos o tres cohortes pobremente definidas por año. La primera cohorte tiene origen a fines del verano, presenta crecimiento rápido y probablemente se reproduce a comienzos del otoño (aproximadamente luego de dos meses y medio) dando lugar a la segunda que tiene un crecimiento lento. Martín (2001) describe un desdoblamiento de esta segunda cohorte y nuevo reclutamiento (tercera cohorte) a fines de la primavera (luego de casi siete meses). En este caso el autor sólo hace referencia a la longitud que presentan los

caracoles en el momento de máxima producción de huevos que es de 6 mm. Sin embargo, a partir del gráfico de dicha publicación (Martín 2001, fig. 2, p. 96) se puede deducir que la longitud media aproximada de los gasterópodos al inicio de una nueva cohorte es de aproximadamente 3 mm.

Este tipo de ciclo se ha descrito también en poblaciones de *P. gyrina* de ambientes contaminados, los cuales presentan altas temperaturas de manera que los ejemplares se desarrollan rápidamente y se reproducen todo el año (Duncan, 1959).

Poblaciones de *P. acuta* estudiadas por Duncan (1959) en Gran Bretaña presentan ciclos de vida más similares a lo observado aquí en *S. marmorata*. Sin embargo, el mismo autor concluye que esta especie posee un ciclo de vida muy plástico y en las muestras siempre se encuentran ejemplares con amplio rango de tamaño.

Todos los autores arriba mencionados concluyen que la temperatura es el factor más influyente sobre el ciclo de vida. Teniendo en cuenta que las poblaciones aquí estudiadas estuvieron expuestas a temperaturas similares, las diferencias observadas entre *S. marmorata* y *P. acuta* probablemente se deban a que la primera es originaria de ambientes tropicales, con lo cual el ambiente estudiado le sería más desfavorable con respecto al de su origen, mientras que la segunda es nativa de ambientes templados a fríos, por lo que este ambiente le es más favorable. Sin embargo, si bien la temperatura influye positivamente en el desarrollo, presentó una relación inversa con el número de ejemplares observados en ambas especies. Por lo tanto, el aumento de temperatura podría traducirse también en una disminución de la densidad y en consecuencia de la competencia intraespecífica por el recurso alimentario, aumentando de esta manera la disponibilidad del mismo y por ende, el crecimiento.

2.2 “Estudios poblacionales en condiciones de laboratorio”

METODOLOGÍA

Áreas de origen del material experimental y método de recolección

Los ejemplares de ambas especies fueron capturados el 10 de marzo de 2006 con copos de 15 cm de diámetro y 1,5 mm de apertura de malla. *Physa acuta* fue recolectada en el lago artificial del Parque Saavedra de la ciudad de La Plata (34°55'S - 57°56'O) y *Stenophysa marmorata* en áreas de inundación del Río de la Plata en el balneario Atalaya (35°02'S - 57°32'O), partido de Magdalena.

Condiciones de mantenimiento de las poblaciones experimentales

De los gasterópodos recolectados se utilizaron 11 ejemplares de *S. marmorata* con una longitud media de 10,92 mm (DE: 2,35) y 15 de *P. acuta* de 4,85 mm (DE: 0,55). Los mismos fueron separados por especie y colocados en acuarios de 570 cm³ con agua corriente previamente tratada con anticloro. Se los alimentó con lechuga (*ad livitum*) y se los mantuvo a temperatura controlada (en valores próximos a 24°C y cuyas variaciones fueron registradas con termómetro de máxima y mínima) y fotoperíodo programado en 12 horas de luz artificial y 12 horas de oscuridad. Los acuarios fueron revisados diariamente durante un mes para detectar las oviposiciones, las cuales eran removidas a un nuevo recipiente rotulado para ser contabilizadas y revisadas diariamente hasta la eclosión o detención del desarrollo de los embriones. Para el seguimiento de las cohortes y desarrollo de tablas de vida, se trabajó con las oviposiciones relevadas durante el primer mes posterior a la captura de los ejemplares. De las mismas se fueron separando los ejemplares nacidos un mismo día (un máximo de cuatro ejemplares por recipiente de 20 cm³), los cuales fueron mantenidos en iguales condiciones a las descritas anteriormente y revisados semanalmente hasta la muerte de la totalidad de los ejemplares.

Relevamiento prenatal

Para caracterizar las oviposiciones de cada especie, se realizó el seguimiento de las mismas correspondientes a los ejemplares colectados en campo durante el primer mes posterior a la captura y de la totalidad de las oviposiciones producidas a lo largo del desarrollo de las tablas de vida. Las mismas se revisaron diariamente, contabilizando el número de huevos por oviposición, el tiempo total de desarrollo (desde la oviposición hasta la eclosión), el número de embriones por huevo y la proporción de huevos eclosionados en relación con el número total de huevos por oviposición. También se tomó

en cuenta la aparición de malformaciones embrionarias y el grado de desarrollo alcanzado por los embriones en el caso en que éstos no lograban eclosionar. De esta manera se clasificó a los huevos en:

- huevos cuyos embriones presentaron un desarrollo completo, normal y lograron eclosionar (HEE) (Fig. 2.2.1);

- huevos con embriones que presentaron un desarrollo completo y normal pero que no lograron eclosionar (HENE);

- huevos con embriones parcialmente desarrollados (HEPD);

- huevos con embriones no desarrollados (HEND), es decir, aquellos embriones que abortaron tempranamente y no continuaron su crecimiento luego de la oviposición (Fig. 2.2.2).

- huevos con embriones malformados (HEM), embriones que presentaron un desarrollo completo pero con alguna anomalía;

- huevos anembrionados (HA);

- huevos con dos embriones (HDE) (Fig. 2.2.3).

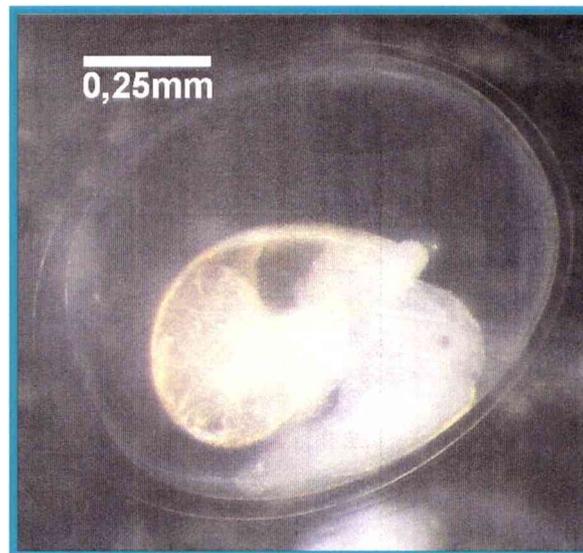


Fig. 2.2.1. Huevo cuyo embrión presenta un desarrollo normal.

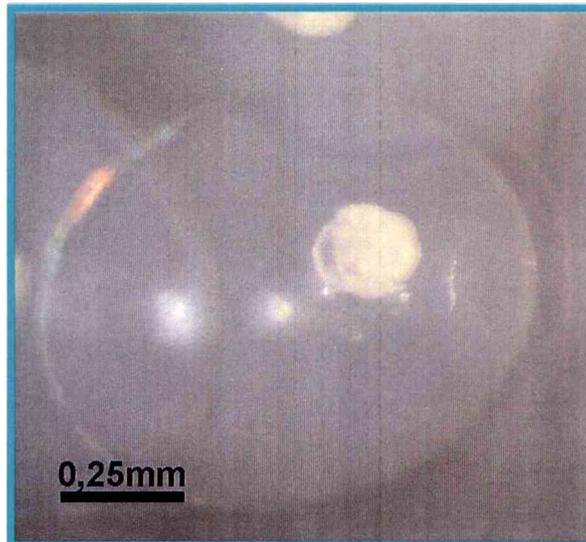


Fig. 2.2.2. Huevo con embrión no desarrollado (HEND), es decir, aborta tempranamente y no continúa su crecimiento luego de la oviposición.

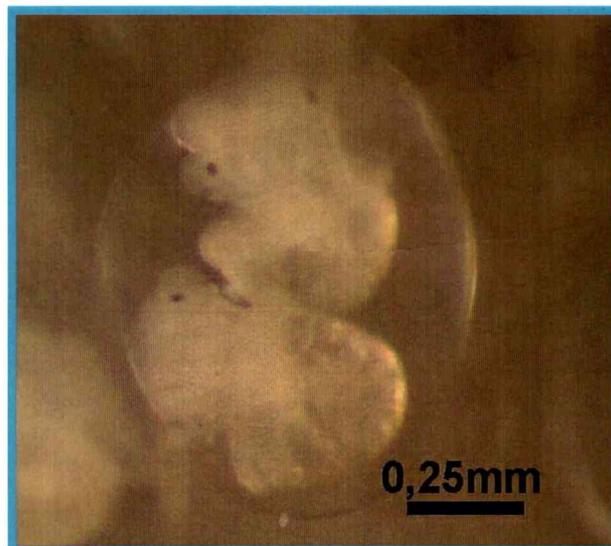


Fig. 2.2.3. Huevo con dos embriones (HDE).

Tablas de vida horizontales

El seguimiento del ciclo vital se realizó por medio de la implementación de tablas de vida horizontales (Rabinovich, 1972; Begon *et al.*, 1988; Rumi, 1993), considerando día cero a aquel en el cual los juveniles nacían y agrupando los datos de número de sobrevivientes y número de huevos en clases de edad (x) de 7 días. De esta manera se obtuvieron los valores de talla promedio, supervivencia, mortalidad, tasa de mortalidad, fuerza de mortalidad, fecundidad, expectativa de vida y valor reproductivo específicos por edad. También se calculó la tasa básica de reproducción, el tiempo generacional y la tasa intrínseca de crecimiento natural.

N_0 = número inicial de individuos.

x = edad.

N_x = número de individuos llevados a 1000.

l_x = supervivencia específica por edad (N_x/N_0). Proporción de sobrevivientes a la edad x .

d_x = mortalidad ($N_{(x+1)} - N_x$). Número de individuos que mueren entre las edades $x+1$ y x .

q_x = tasa de mortalidad específica por edad (d_x/N_x). Probabilidad de morir entre las edades $x-1$ y x .

k_x = fuerza de mortalidad específica por edad ($\log(N_x / N_{x-1})$).

m_x = fecundidad específica por edad. Es el número medio de huevos por hembra, que en este caso, por tratarse de individuos hermafroditas, todos ellos son considerados hembras.

e_x = indica cuánto vivirá en promedio un individuo de la edad x .

$$e_x = \left(\sum_{y=x}^{\infty} l_y \right) / l_x$$

V_x = es el valor de un individuo en términos del número de descendientes con que contribuirá a la población de la próxima generación.

$$V_x = (e^x / l_x) \sum_{y=x}^{\infty} e^{-y} \cdot l_y \cdot m_y$$

R_0 = tasa básica de reproducción, es la media de descendientes producidos por cada individuo original al final de la cohorte.

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x \cdot m_x$$

T = tiempo generacional promedio es el que transcurre entre dos generaciones sucesivas.

$$T = \left(\sum_{x=0}^{\infty} x \cdot l_x \cdot m_x \right) / R_0$$

r = tasa intrínseca de crecimiento natural ($r = \ln R_0 / T$), es la tasa con que la población aumenta de tamaño, es decir, el cambio del tamaño de la población por individuo y por unidad de tiempo.

Para evaluar las diferencias observadas entre los valores de I_x y e_x de ambas especies se realizó el test de χ^2 , mientras que los valores de m_x y V_x fueron testeados mediante la prueba de Mann Whitney. Por otra parte, se emplearon tablas de contingencia para comparar los valores de R_0 , T y r así como para las proporciones de huevos eclosionados observados en cada especie. Las posibles correlaciones entre el tamaño de las oviposiciones o el número medio de huevos por individuo y el tamaño de los ejemplares se evaluaron mediante el coeficiente de Spearman.

Crecimiento individual

Para la obtención de la distribución de tallas, a lo largo de la experiencia, los ejemplares fueron medidos (largo total de conchilla) semanalmente en microscopio estereoscópico binocular (Leica MZ6) con ocular micrométrico hasta que alcanzaron los 4 mm y con calibre manual de 0,01 mm de precisión, una vez superado ese tamaño. Los datos de longitud fueron agrupados en clases de edad de 7 días. Se calculó la longitud promedio inicial, es decir, la longitud que presentaban los juveniles al nacer (día cero), y los promedios de las longitudes obtenidas para una misma clase de edad. Una vez concluida esta etapa se evaluó el ajuste de las distribuciones de tallas al modelo de crecimiento individual de Von Bertalanffy (1938) ya empleado en el seguimiento de las poblaciones de ambientes naturales y que postula:

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-kt}).$$

La longitud máxima poblacional (L_∞) se obtuvo empleando el método de Walford (1946) que consiste en graficar la longitud en el tiempo $t+1$ en función de la longitud en el tiempo t , siendo L_∞ igual al valor de ordenada en el cual intersectan la recta y la bisectriz ($L_{t+1} = L_t = L_\infty$). Para este caso se tomaron en cuenta sólo los datos con un N superior a 1.

El tiempo se calculó de acuerdo a la ecuación: $t = [(m - 1) 30 + d]/360$

(m = mes y d = día) de donde se deduce que 1 día equivale a 1/360, por lo tanto una semana es igual a 7/360.

Las curvas teóricas obtenidas para cada especie fueron contrastadas con los valores observados en laboratorio, mediante la aplicación del test no paramétrico de Wilcoxon, ya que los datos no siguieron una distribución normal.

La tasa de crecimiento en biomasa se estimó empleando el peso húmedo de los ejemplares (Rodríguez Capítulo y Freyre, 1989). Esporádicamente algunos caracoles fueron pesados, luego de ser medidos, con una balanza OHAUS modelo EXPLORER EO 1140 (precisión 0,001 gramos). Al igual que en el estudio en ambientes naturales se

obtuvo la ecuación que describe la relación entre peso y longitud y se estimó el crecimiento en biomasa utilizando una transformación de la ecuación de Von Bertalanffy:

$$W_t = W_{m\acute{a}x} (1 - e^{-k(t-t_0)})^n$$

La verificación de la correspondencia entre los datos observados y calculados se realizó de igual modo que para el crecimiento en longitud.

RESULTADOS

Relevamiento prenatal

En ambas especies se observó que la oviposición se producía durante la noche, en concordancia con lo registrado por Monge-Nájera (1984) para *Aplexa fuliginea* Morelet, 1851, y por Duncan (1959) para *Physa fontinalis*. Por otra parte, algunas oviposiciones eran colocadas por encima de la línea de agua, por lo que al realizar el relevamiento al día siguiente muchas de ellas ya estaban secas. De manera que, estas oviposiciones no se tuvieron en cuenta al momento de calcular los porcentajes de huevos eclosionados, y no eclosionados.

Durante el primer mes posterior a la colecta, los ejemplares de *Stenophysa marmorata* produjeron 58 oviposiciones con un total de 1271 huevos, de las cuales 13 con 244 huevos se secaron (cerca del 20%). Las oviposiciones presentaron un número medio de 21,91 huevos (DE: 9,74) alcanzando un máximo de 49 y un mínimo de 7. En relevamientos previos en campo (1999-2000), en poblaciones de *S. marmorata* del balneario de Atalaya (35° 09'S – 57° 32'O) en baj os cercanos al Río de la Plata, se habían llegado a detectar oviposiciones con un máximo de 73 huevos.

Las 22 oviposiciones obtenidas de *Physa acuta*, en cambio, resultaron más chicas, con un número total de 170 huevos y una media de 8,9 huevos por oviposición (DE: 4) y con un máximo observado de 20 y un mínimo de 3. Se han observado oviposiciones de esta especie en campo con un máximo de 38 huevos. Sin embargo, este resultado pudo estar afectado por la diferencia de tamaños que presentaron ambas especies al momento de colectarlas, estando la primera en plena etapa reproductiva o al fin de la misma mientras que, *P. acuta* se encontraba al inicio de su etapa reproductiva (ver tamaños en Metodología).

El porcentaje de huevos inviábiles, es decir, que no llegaron a eclosionar resultó semejante en ambas especies (20,25% en *S. marmorata* y 16,84% en *P. acuta*), sin presentar diferencias significativas ($\chi^2= 0,008$; $p= 0,315$). Sin embargo, se observó diferencia significativa en el grado de desarrollo alcanzado por los mismos ($\chi^2= 6,273$; $p= 0,043$), ya que, en *S. marmorata* cerca de la mitad de los embriones que no eclosionaron lograban un desarrollo casi completo (Fig. 2.2.4), mientras que en *P. acuta* aproximadamente dos tercios de éstos no continuaron su desarrollo luego de la oviposición (Fig. 2.2.4).

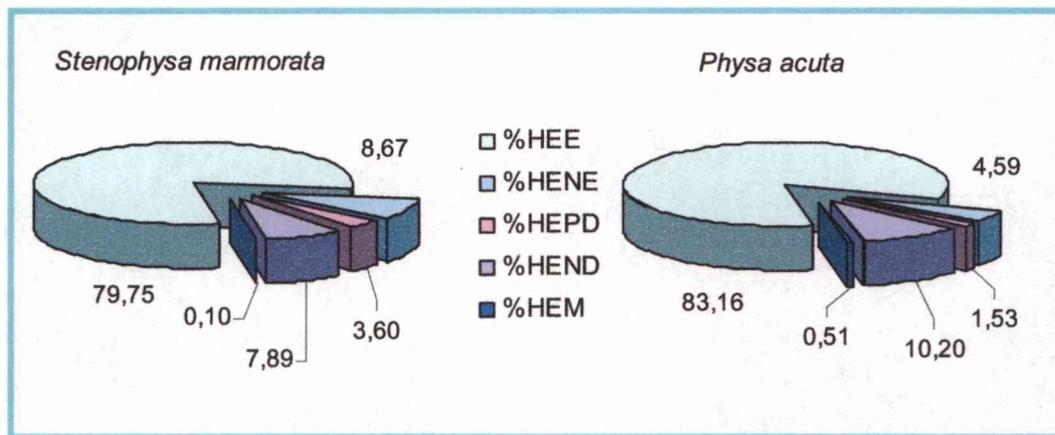


Fig. 2.2.4. Porcentajes de huevos eclosionados (HEE), huevos no eclosionados pero con desarrollo completo (HENE), huevos con embriones poco desarrollados (HEPD), huevos con embriones que no continuaron su desarrollo luego de la oviposición (HEND) y huevos con embriones malformados (HEM) del total de huevos puestos por *Stenophysa marmorata* y *Physa acuta* por debajo de la línea de agua.

El tiempo medio que tardaron en eclosionar los huevos de *S. marmorata* fue de 11 días (DE: 3) con un mínimo de 8 y un máximo de 19 días. En *P. acuta* se observó el mismo tiempo medio de eclosión de 11 días (DE: 2), pero con un mínimo de 7 días y un máximo de 16.

En ambas especies se observó un embrión malformado, en el caso de *S. marmorata* el mismo presentó una deformación cefálica, mientras que el embrión de *P. acuta* poseía tres ojos.

Durante el seguimiento de la tabla de vida de *S. marmorata* se obtuvo la segunda generación de huevos, con un número total de 466 oviposiciones con 2434 huevos. Ochenta y tres de estas oviposiciones, con 377 huevos, fueron puestas por encima de la línea de agua y se secaron (aproximadamente un 15%). El número medio de huevos por oviposición fue de 5,17 (DE: 2,37) con un máximo de 17 y un mínimo de 1. Menos de un tercio de estos huevos lograron eclosionar mientras que, más de la mitad los embriones no se desarrollaron (Fig. 2.2.5). Asimismo, se observaron 103 huevos anembrionados y otros dos presentaron dos embriones. Un embrión presentó una malformación cefálica letal y otro eclosionó sin conchilla. El tiempo medio que tardaron en eclosionar resultó de 17 días (DE: 7,32).

En *P. acuta* se observaron 855 oviposiciones con un total de 8203 huevos, dos de los cuales no tenían embrión y otros dos presentaban dos embriones. Unas 175 oviposiciones con 1789 huevos puestas fuera del agua se secaron (cerca del 20%). La media de huevos por oviposición fue de 9,58 (DE: 6,35), con un máximo de 50 y un

mínimo de 1. Cerca de la mitad de los huevos llegaron a eclosionar mientras que un tercio no continuaron su desarrollo (Fig. 2.2.5). Dos embriones presentaron malformaciones cefálicas y no eclosionaron y un tercero nació sin conchilla. El tiempo medio de eclosión fue de 14 días (DE: 7).

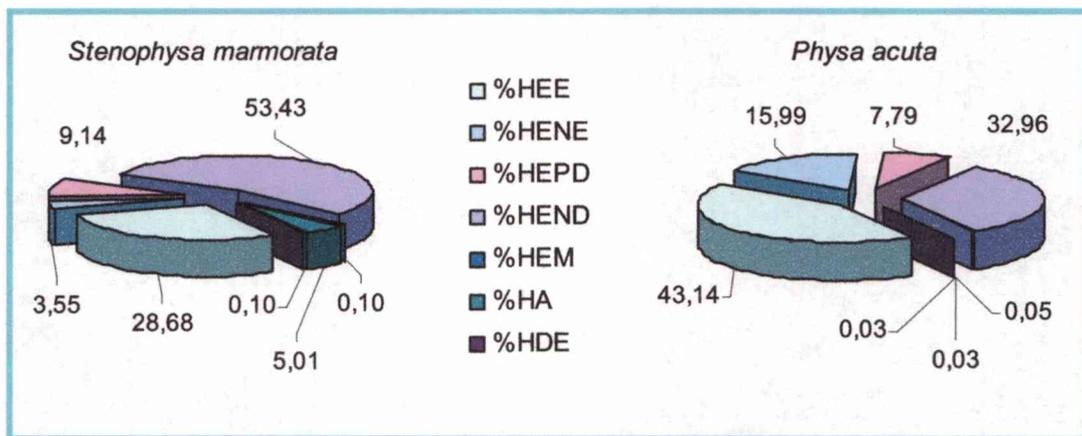


Fig. 2.2.5. Porcentajes de huevos eclosionados (HEE), huevos no eclosionados pero con desarrollo completo (HENE), huevos con embriones poco desarrollados (HEPD), huevos con embriones que no continuaron su desarrollo luego de la oviposición (HEND), huevos con embriones malformados (HEM), huevos con dos embriones (HDE) y de huevos anembrionados (HA), del total de huevos puestos por los ejemplares de *Stenophysa marmorata* y *Physa acuta* nacidos en laboratorio.

El número de huevos por oviposición observado en la segunda generación de *S. marmorata* resultó significativamente menor que en *P. acuta* ($p < 0,0001$), mientras que no se observaron diferencias significativas en el número de oviposiciones puestas por individuo de cada especie ($p = 0,329$).

La proporción de huevos que logró eclosionar en cada especie presentó diferencias significativas, ya sea considerando la totalidad de los huevos puestos o sólo los embrionados ($\chi^2 = 135,201$ y $102,172$ respectivamente, en ambos casos con $p < 0,0001$). Lo mismo ocurrió con las proporciones de los huevos cuyos embriones alcanzaron un desarrollo completo pero no lograron eclosionar (HENE), los que detuvieron su desarrollo (HEPD) y los que no se desarrollaron (HEND) en cada especie, presentaron diferencias significativas ($\chi^2 = 767,763$ cuando se consideran todos los huevos y $446,873$ cuando se toman en cuenta sólo los embrionados, en ambos casos con $p < 0,0001$).

En ambas especies se observó un incremento en el número medio de huevos por oviposición a medida que los ejemplares crecían en longitud (Figs. 2.2.6 y 2.2.7), evidenciándose una correlación significativa entre el tamaño de los ejemplares y el

tamaño de las oviposiciones (Tabla 2.2.1, Figs. 2.2.8a y 9a). El número medio de oviposiciones y de huevos por individuo también se incrementó con el tamaño medio en ambas especies (Figs. 2.2.6 y 10 y 2.2.7 y 11), emergiendo una mayor correlación en *S. marmorata* (Figs. 2.2.8 y 9). Al considerar solamente los huevos eclosionados por individuo, se observó una fuerte correlación positiva con la longitud en *S. marmorata*, en cambio no se observó correlación en *P. acuta* (Tabla 2.2.1 y Figs. 2.2.8b y 9b). Esto se debe a que la proporción de huevos que lograron eclosionar tiende a aumentar con la edad en *S. marmorata*, presentando un valor de coeficiente de correlación de Spearman (CCS) de 0,405 ($p=0,021$), mientras que en *P. acuta* ocurrió lo contrario (CCS= -0,315, $p=0,012$), es decir, bajó la viabilidad de los huevos con la edad de los progenitores (Fig. 2.2.12 y 13).

Tabla 2.2.1. Valores del Coeficiente de correlación de Spearman entre la longitud y el número medio de huevos por oviposición (N°huevos/oviposición), el número medio de oviposiciones por ejemplar (N°oviposiciones/N), el número medio de huevos por ejemplar (N°huevos/N) y el número medio de huevos eclosionados por ejemplar (N°HEE/N) en cada especie. En negrita las correlaciones significativas para $\alpha=0,05$ y entre paréntesis la probabilidad de obtener el valor observado en los extremos de la distribución.

Coeficiente Correlación	<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Physa acuta</i>
	Longitud	Longitud
N°huevos/oviposición	0,391 ($p=0,022$)	0,339 ($p=0,006$)
N°oviposiciones/N	0,718 ($p<0,0001$)	0,42 ($p=0$)
N°huevos/N	0,761 ($p<0,0001$)	0,515 ($p<0,0001$)
N°HEE/N	0,721 ($p<0,0001$)	0,147 ($p=0,242$)

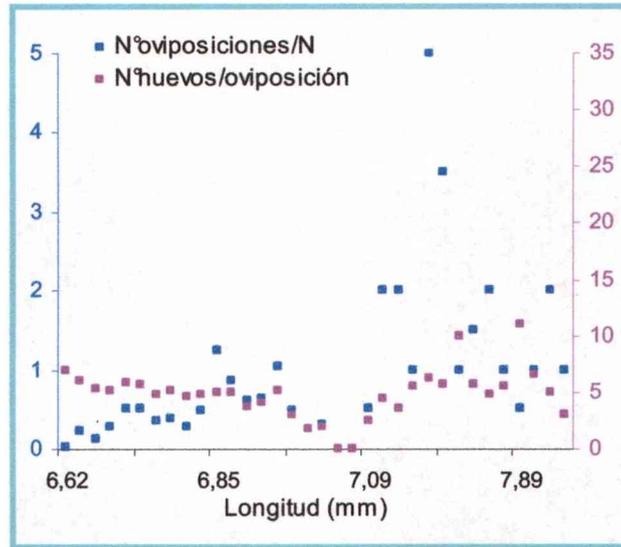
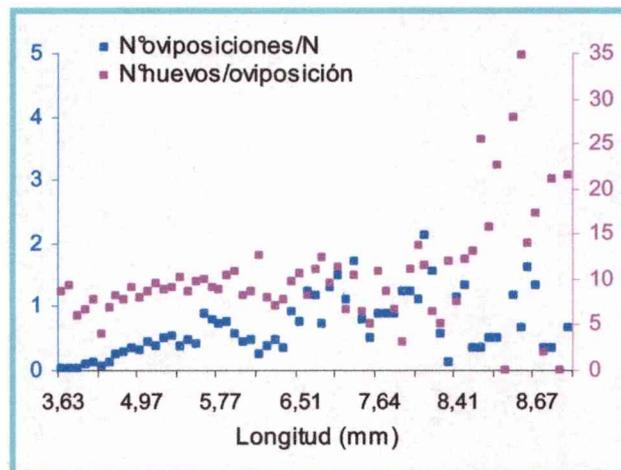


Fig. 2.2.6. Número medio de oviposiciones por ejemplar (Nºoviposiciones/N) y número medio de huevos por oviposición (Nºhuevos/ov iposición) de *Stenophysa marmorata* en cada clase de edad expresada en longitud promedio.



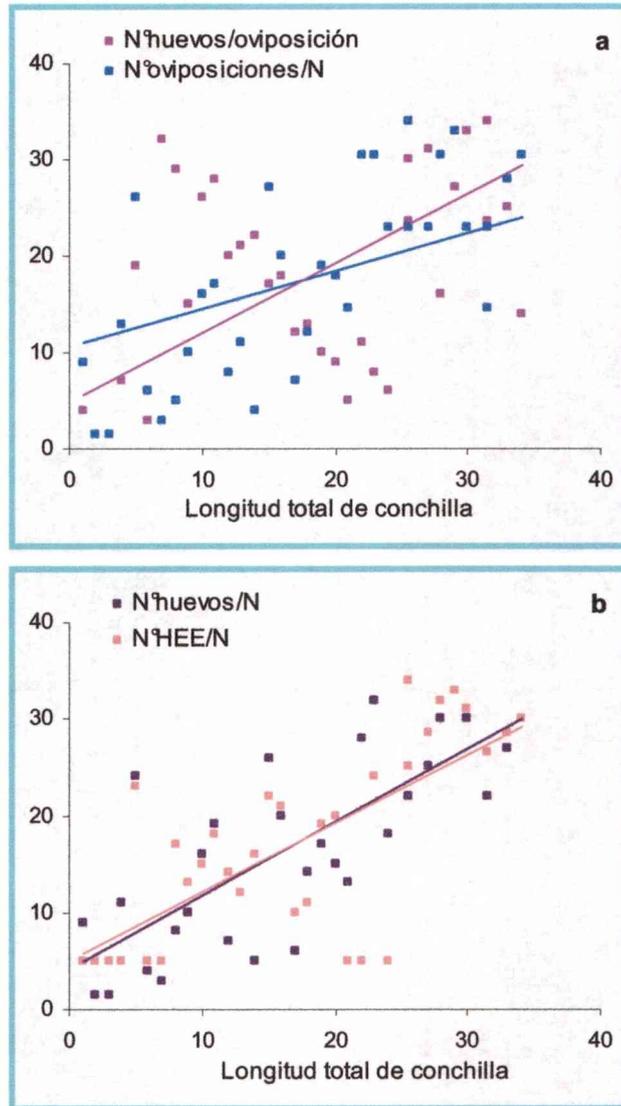


Fig. 2.2.8. Dispersión de los rangos de los valores de: (a) número de huevos por oviposición (N° huevos/oviposición) y número de oviposiciones por ejemplar (N° oviposiciones/N) y (b) número de huevos por ejemplar (N° huevos/N) y número de huevos eclosionados por ejemplar (N° HEE/N), de *S. marmorata* en función de los rangos de valores de longitud total de conchilla, con sus respectivas líneas de tendencia.

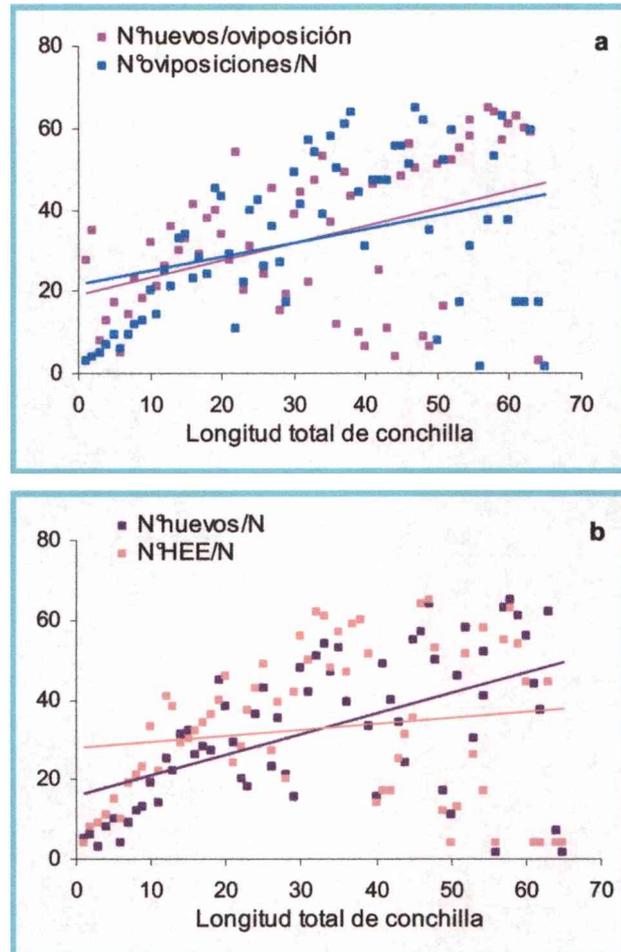


Fig. 2.2.9. Dispersión de los rangos de los valores de: (a) número de huevos por oviposición (N° huevos/oviposición) y número de oviposiciones por ejemplar (N° oviposiciones/N) y (b) número de huevos por ejemplar (N° huevos/N) y número de huevos eclosionados por ejemplar (N° HEE/N) en función de los rangos de valores de la longitud total de la conchilla de *P. acuta*, con sus respectivas líneas de tendencia.

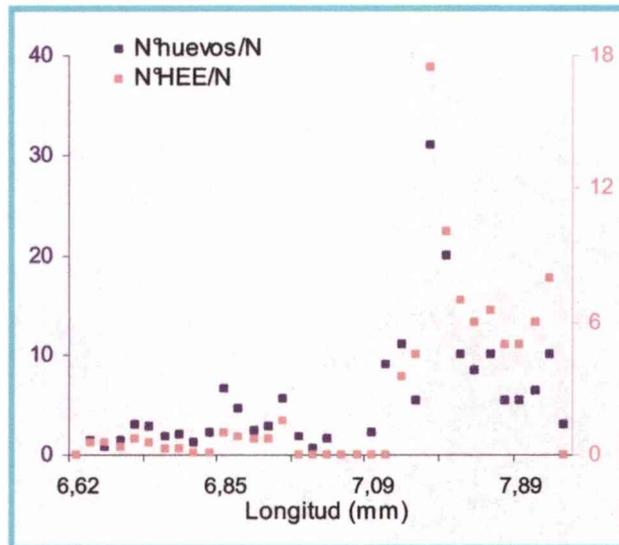


Fig. 2.2.10. Número medio de huevos puestos y número medio de huevos eclosionados por ejemplar de *Stenophysa marmorata* (Nhuevos/N y NHEE/N respectivamente) en cada clase de edad expresada en longitud promedio.

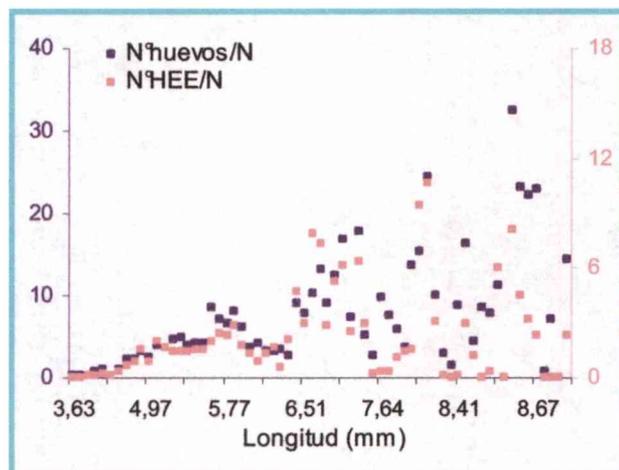


Fig. 2.2.11. Número medio de huevos puestos y número medio de huevos eclosionados por ejemplar de *Physa acuta* (Nhuevos/N y NHEE/N respectivamente) en cada clase de edad expresada en longitud promedio.

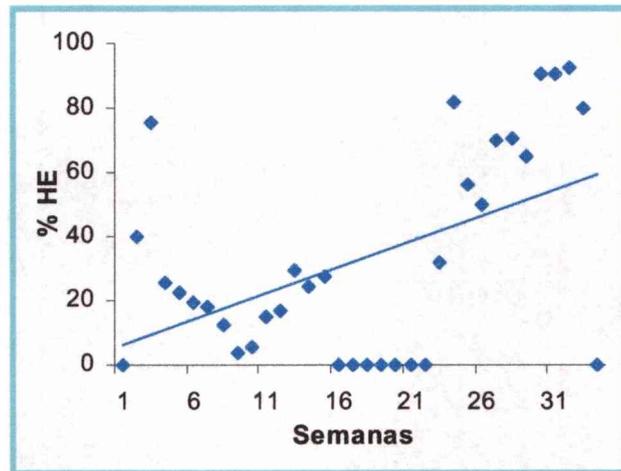


Fig. 2.2.12. Porcentaje de huevos de *S. marmorata* que logran eclosionar (%HE) a lo largo del período reproductivo.

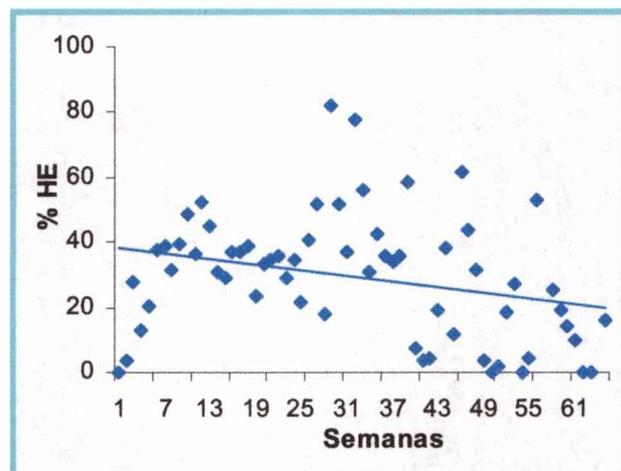


Fig. 2.2.13. Porcentaje de huevos de *P. acuta* que logran eclosionar (%HE) a lo largo del período reproductivo.

Tablas de vida horizontales de supervivencia

Stenophysa marmorata ($N_0 = 202$) presentó una curva de supervivencia levemente cóncava (tipo III, según Begon *et al.*, 1988) (Fig. 2.2.14 a 16, Tabla 2.2.2), la mortalidad máxima se registró en la semana 15 donde la población se reduce a menos del 50% y solamente alcanzaron la semana 60 con una longitud media de 7,56 mm, menos de la mitad del tamaño máximo registrado en poblaciones naturales (17 mm). Si bien, los picos de mortalidad (d_x) se registran durante las primeras 20 semanas, la tasa de mortalidad (q_x) aumenta a partir de la semana 40. La fuerza de mortalidad (k_x) del periodo pre-reproductivo resultó menor (0,43) a la observada en los dos esfuerzos reproductivos (1,27 y 0,6).

Phylla acuta ($N_0 = 208$) también exhibió una curva de supervivencia cóncava (tipo III) (Fig. 2.2.14, 2.2.17 y 18, Tabla 2.2.3), aún más marcada que en *S. marmorata*, debido a que presentó su pico máximo de mortalidad en la primera semana, manteniendo valores altos hasta la semana 16. La tasa de mortalidad es alta en esas primeras semanas pero sufre un incremento aún mayor entre las semanas 37 y 42 y nuevamente entre las semanas 72 y 80. Esta especie sobrevivió hasta la semana 88 alcanzando una longitud media de 9,08 mm siendo 13,07 mm el tamaño máximo encontrado en poblaciones naturales. La fuerza de mortalidad del periodo pre-reproductivo resultó igual a la observada en el periodo post-reproductivo (0,3), mientras que en el periodo reproductivo alcanzó el valor más alto (1,7).

Para comparar los valores observados para cada edad en ambas poblaciones se utilizó el test de χ^2 , considerando sólo las primeras 60 semanas que es el tiempo de supervivencia máximo observado en *S. marmorata*. Las diferencias observadas en l_x no resultaron significativas a un límite de significación de $\alpha = 0,05$ ($\chi^2 = 4,19$ para 59 g.l.).

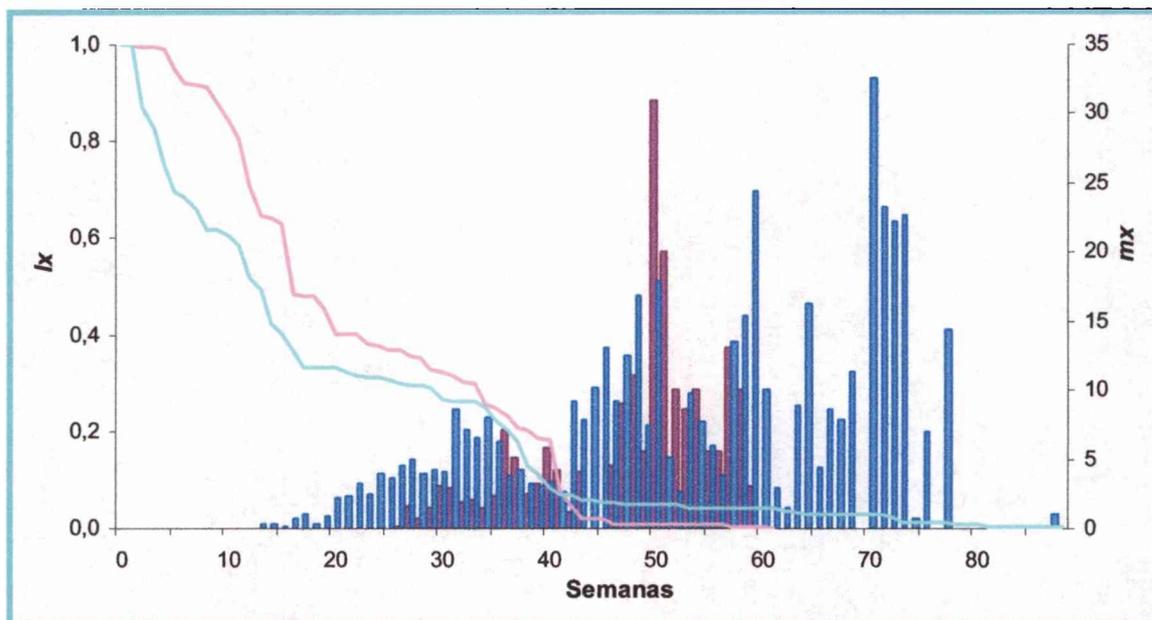


Fig. 2.2.14. Curvas de supervivencia (l_x) y valores de fecundidad por edad (m_x) de *Stenophysa marmorata* (líneas y barras rosas respectivamente) y *Physa acuta* (líneas y barras celestes respectivamente).

Tabla 2.2.2. Tabla de vida horizontal de *Stenophysa marmorata*. Donde, x : edad representada en semanas; $Nx1000$: número de individuos llevados a mil de la edad x ; d_x : mortalidad; q_x : tasa de mortalidad; k_x : fuerza de la mortalidad; l_x : supervivencia; m_x : fecundidad; e_x : expectativa de vida y V_x : valor reproductivo, en la edad x .

x	$Nx1000$	d_x	q_x	K_x	l_x	m_x	e_x	V_x
0	1000	0	0	0	1		22,55	1,09
1	1000	4,95	0	0	1		21,55	1,17
2	995,05	0,00	0,00	0,00	1,00		20,65	1,26
3	995,05	4,95	0,00	0,00	1,00		19,65	1,35
4	990,10	39,60	0,04	0,02	0,99		18,75	1,45
5	950,50	29,70	0,03	0,01	0,95		18,48	1,62
6	920,79	4,95	0,01	0,00	0,92		18,05	1,79
7	915,84	4,95	0,01	0,00	0,92		17,14	1,92
8	910,89	29,70	0,03	0,01	0,91		16,23	2,07
9	881,19	39,60	0,04	0,02	0,88		15,74	2,29
10	841,58	34,65	0,04	0,02	0,84		15,44	2,57
11	806,93	99,01	0,12	0,06	0,81		15,06	2,87
12	707,92	59,41	0,08	0,04	0,71		16,02	3,51
13	648,51	4,95	0,01	0,00	0,65		16,40	4,10
14	643,56	14,85	0,02	0,01	0,64		15,52	4,42
15	628,71	143,56	0,23	0,11	0,63		14,86	4,85
16	485,15	4,95	0,01	0,00	0,49		17,96	6,73
17	480,20	0,00	0,00	0,00	0,48		17,13	7,28
18	480,20	24,75	0,05	0,02	0,48		16,13	7,79
19	455,45	54,46	0,12	0,06	0,46		15,96	8,80

Continuación de Tabla 2.2.2.

x	$Nx1000$	d_x	q_x	K_x	l_x	m_x	e_x	V_x
20	400,99	0,00	0,00	0,00	0,40		16,99	10,70
21	400,99	0,00	0,00	0,00	0,40		15,99	11,46
22	400,99	19,80	0,05	0,02	0,40		14,99	12,27
23	381,19	4,95	0,01	0,01	0,38		14,71	13,83
24	376,24	4,95	0,01	0,01	0,38		13,89	15,00
25	371,29	0,00	0,00	0,00	0,37		13,07	16,28
26	371,29	14,85	0,04	0,02	0,37	0,09	12,07	17,43
27	356,44	4,95	0,01	0,01	0,36	1,53	11,53	19,34
28	351,49	24,75	0,07	0,03	0,35	0,75	10,68	19,34
29	326,73	4,95	0,02	0,01	0,33	1,48	10,41	21,42
30	321,78	4,95	0,02	0,01	0,32	3,11	9,55	21,68
31	316,83	14,85	0,05	0,02	0,32	2,94	8,69	20,19
32	301,98	4,95	0,02	0,01	0,30	1,84	8,07	19,39
33	297,03	39,60	0,13	0,06	0,30	2,02	7,18	19,11
34	257,43	9,90	0,04	0,02	0,26	1,46	7,13	21,12
35	247,52	14,85	0,06	0,03	0,25	2,36	6,38	21,89
36	232,67	24,75	0,11	0,05	0,23	7,06	5,72	22,25
37	207,92	4,95	0,02	0,01	0,21	5,14	5,29	18,20
38	202,97	14,85	0,07	0,03	0,20	2,51	4,39	14,32
39	188,12	4,95	0,03	0,01	0,19	3,13	3,66	13,65
40	183,17	103,96	0,57	0,36	0,18	5,86	2,73	11,56
41	79,21	29,70	0,38	0,20	0,08	4,25	4,00	14,11
42	49,50	29,70	0,60	0,40	0,05	1,10	4,80	16,90
43	19,80	0,00	0,00	0,00	0,02	4,00	9,50	42,30
44	19,80	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	8,50	41,01
45	19,80	9,90	0,50	0,30	0,02	0,00	7,50	43,92
46	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	4,50	13,00	94,06
47	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	9,00	12,00	95,90
48	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	11,00	11,00	93,06
49	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	5,50	10,00	87,87
50	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	31,00	9,00	88,21
51	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	20,00	8,00	61,26
52	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	10,00	7,00	44,18
53	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	8,50	6,00	36,60
54	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	10,00	5,00	30,09
55	9,90	0,00	0,00	0,00	0,01	5,50	4,00	21,52
56	9,90	4,95	0,50	0,30	0,01	5,50	3,00	17,15
57	4,95	0,00	0,00	0,00	0,00	13,00	4,00	24,95
58	4,95	0,00	0,00	0,00	0,00	10,00	3,00	12,80
59	4,95	0,00	0,00	0,00	0,00	3,00	2,00	3,00
60	4,95	4,95	1,00		0,00	0,00	1,00	0,00
61	0,00	0,00			0,00			

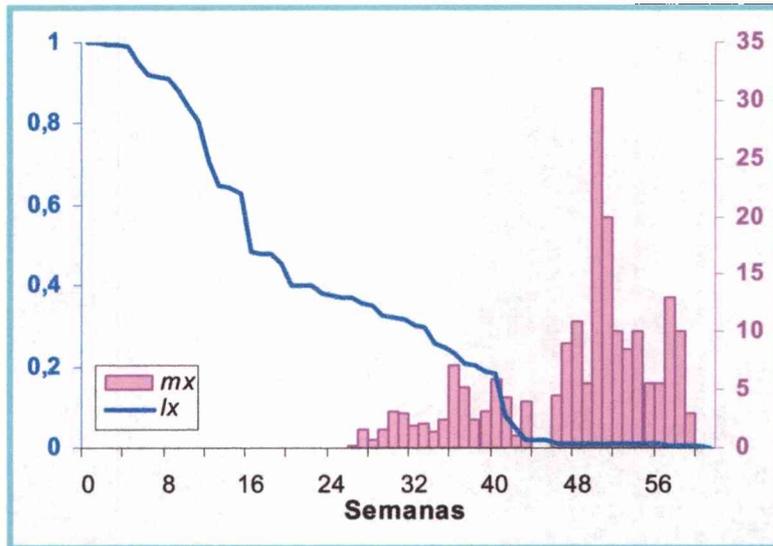


Fig. 2.2.15. Curvas de supervivencia (l_x) y valores de fecundidad por edad (m_x) de *Stenophysa marmorata*.

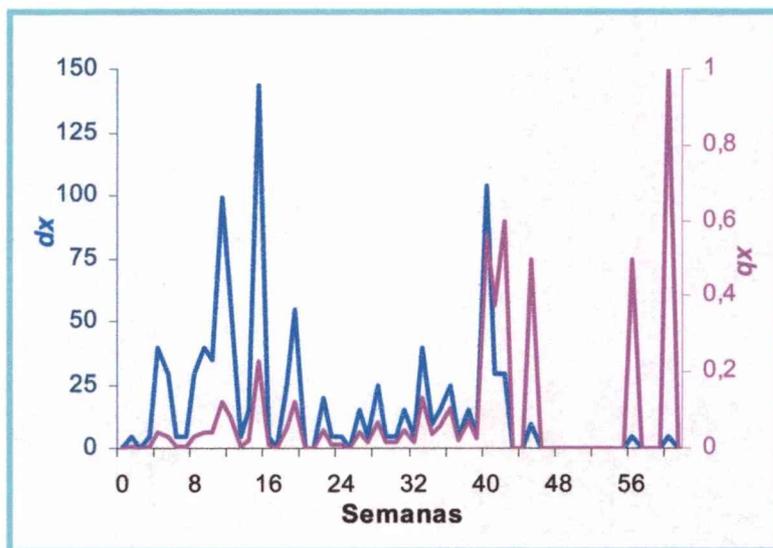


Fig. 2.2.16. Valores de mortalidad (d_x) y tasa de mortalidad (q_x) por edad en *S. marmorata*.

Tabla 2.2.3. Tabla de vida horizontal de *Physa acuta*. Donde, x : edad representada en semanas; $Nx1000$: número de individuos llevados a mil de la edad x ; d_x : mortalidad; q_x : tasa de mortalidad; k_x : fuerza de la mortalidad; l_x : supervivencia; m_x : fecundidad; e_x : expectativa de vida y V_x : valor reproductivo, en la edad x .

X	$Nx1000$	d_x	q_x	K_x	l_x	m_x	e_x	V_x
0	1000,000	0,000	0,000	0,000	1,000		18,928	2,013
1	1000,000	129,808	0,130	0,060	1,000		17,928	2,211
2	870,192	43,269	0,050	0,022	0,870		19,453	2,791
3	826,923	76,923	0,093	0,042	0,827		19,419	3,226
4	750,000	52,885	0,071	0,032	0,750		20,308	3,907
5	697,115	14,423	0,021	0,009	0,697		20,772	4,618
6	682,692	24,038	0,035	0,016	0,683		20,190	5,179
7	658,654	38,462	0,058	0,026	0,659		19,891	5,897
8	620,192	0,000	0,000	0,000	0,620		20,062	6,879
9	620,192	14,423	0,023	0,010	0,620		19,062	7,556
10	605,769	19,231	0,032	0,014	0,606		18,492	8,497
11	586,538	67,308	0,115	0,053	0,587		18,066	9,639
12	519,231	24,038	0,046	0,021	0,519		19,278	11,960
13	495,192	72,115	0,146	0,068	0,495	0,252	19,165	13,775
14	423,077	19,231	0,045	0,020	0,423	0,318	21,261	17,386
15	403,846	38,462	0,095	0,043	0,404	0,214	21,226	19,640
16	365,385	33,654	0,092	0,042	0,365	0,711	22,355	23,583
17	331,731	0,000	0,000	0,000	0,332	1,000	23,522	27,673
18	331,731	0,000	0,000	0,000	0,332	0,232	22,522	29,298
19	331,731	0,000	0,000	0,000	0,332	0,899	21,522	31,927
20	331,731	9,615	0,029	0,013	0,332	2,130	20,522	34,082
21	322,115	4,808	0,015	0,007	0,322	2,313	20,104	36,144
22	317,308	4,808	0,015	0,007	0,317	3,136	19,394	37,723
23	312,500	0,000	0,000	0,000	0,313	2,462	18,677	38,576
24	312,500	4,808	0,015	0,007	0,313	3,862	17,677	39,668
25	307,692	9,615	0,031	0,014	0,308	3,688	16,938	39,945
26	298,077	4,808	0,016	0,007	0,298	4,532	16,452	41,111
27	293,269	0,000	0,000	0,000	0,293	4,885	15,705	40,838
28	293,269	4,808	0,016	0,007	0,293	3,984	14,705	39,491
29	288,462	24,038	0,083	0,038	0,288	4,200	13,933	39,652
30	264,423	4,808	0,018	0,008	0,264	4,036	14,109	42,481
31	259,615	0,000	0,000	0,000	0,260	8,593	13,352	43,011
32	259,615	0,000	0,000	0,000	0,260	7,130	12,352	37,806
33	259,615	9,615	0,037	0,016	0,260	6,593	11,352	33,695
34	250,000	24,038	0,096	0,044	0,250	7,962	10,750	30,915
35	225,962	24,038	0,106	0,049	0,226	6,191	10,787	27,895
36	201,923	24,038	0,119	0,055	0,202	3,714	10,952	26,677
37	177,885	48,077	0,270	0,137	0,178	4,216	11,297	28,631
38	129,808	19,231	0,148	0,070	0,130	3,259	14,111	36,751
39	110,577	28,846	0,261	0,131	0,111	3,087	15,391	43,186

Continuación de Tabla 2.2.2.

x	$Nx1000$	d_x	q_x	K_x	l_x	m_x	e_x	V_x
40	81,731	9,615	0,118	0,054	0,082	3,294	19,471	59,591
41	72,115	0,000	0,000	0,000	0,072	2,600	20,933	70,082
42	72,115	14,423	0,200	0,097	0,072	9,133	19,933	74,124
43	57,692	0,000	0,000	0,000	0,058	7,833	23,667	89,234
44	57,692	4,808	0,083	0,038	0,058	10,167	22,667	89,412
45	52,885	0,000	0,000	0,000	0,053	13,091	23,636	94,958
46	52,885	4,808	0,091	0,041	0,053	9,091	22,636	89,924
47	48,077	0,000	0,000	0,000	0,048	12,500	23,800	97,668
48	48,077	0,000	0,000	0,000	0,048	16,900	22,800	93,550
49	48,077	0,000	0,000	0,000	0,048	7,400	21,800	84,194
50	48,077	0,000	0,000	0,000	0,048	17,800	20,800	84,352
51	48,077	0,000	0,000	0,000	0,048	5,100	19,800	73,103
52	48,077	4,808	0,100	0,046	0,048	2,600	18,800	74,695
53	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	9,667	19,778	87,990
54	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	7,667	18,778	86,032
55	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	5,889	17,778	86,078
56	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	3,778	16,778	88,082
57	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	13,556	15,778	92,601
58	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	15,333	14,778	86,825
59	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	24,333	13,778	78,528
60	43,269	0,000	0,000	0,000	0,043	10,000	12,778	59,529
61	43,269	4,808	0,111	0,051	0,043	2,889	11,778	54,403
62	38,462	4,808	0,125	0,058	0,038	1,500	12,125	63,657
63	33,654	4,808	0,143	0,067	0,034	8,857	12,714	78,028
64	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	16,333	13,667	88,642
65	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	4,333	12,667	79,426
66	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	8,500	11,667	82,483
67	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	7,833	10,667	81,264
68	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	11,333	9,667	80,658
69	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	0,000	8,667	76,148
70	28,846	0,000	0,000	0,000	0,029	32,500	7,667	83,642
71	28,846	4,808	0,167	0,079	0,029	23,167	6,667	56,176
72	24,038	9,615	0,400	0,222	0,024	22,200	6,800	43,509
73	14,423	0,000	0,000	0,000	0,014	22,667	9,667	39,011
74	14,423	0,000	0,000	0,000	0,014	0,667	8,667	17,953
75	14,423	0,000	0,000	0,000	0,014	7,000	7,667	18,988
76	14,423	0,000	0,000	0,000	0,014	0,000	6,667	13,168
77	14,423	4,808	0,333	0,176	0,014	14,333	5,667	14,464
78	9,615	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	7,000	0,215
79	9,615	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	6,000	0,236
80	9,615	4,808	0,500	0,301	0,010	0,000	5,000	0,259
81	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	8,000	0,569
82	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	7,000	0,625
83	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	6,000	0,687
84	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	5,000	0,755
85	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	4,000	0,829
86	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	3,000	0,910
87	4,808	0,000	0,000	0,000	0,005	1,000	2,000	1,000
88	4,808	4,808	1,000		0,005	0,000	1,000	0,000
89	0,000	0,000			0,000			

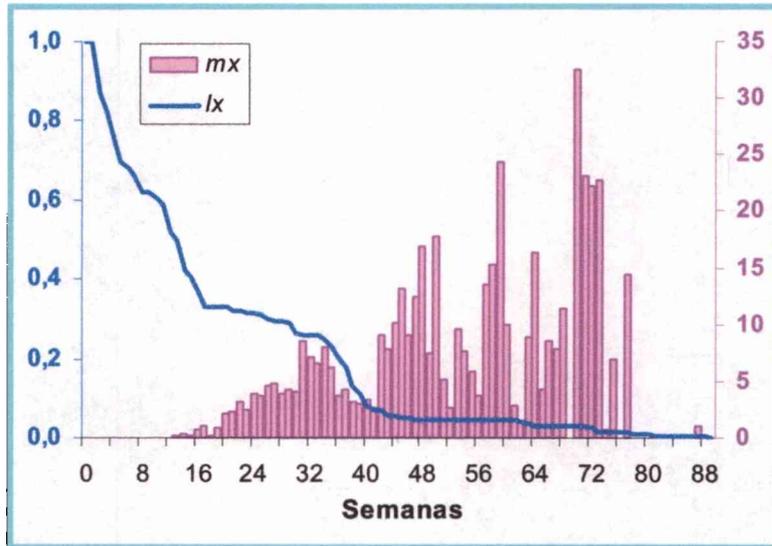


Fig. 2.2.17. Curvas de supervivencia (l_x) y valores de fecundidad por edad (m_x) de *Physa acuta*.

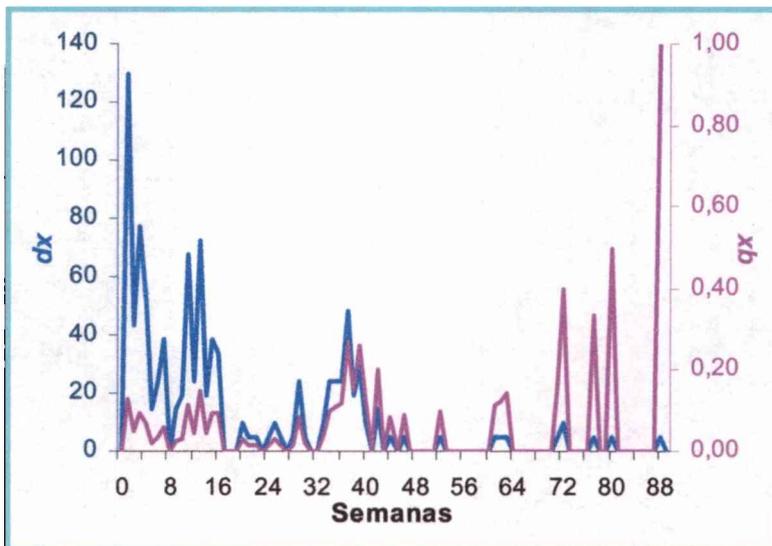


Fig. 2.2.18. Valores de mortalidad (d_x) y tasa de mortalidad (q_x) por edad en *P. acuta*.

Tablas de vida horizontales de fecundidad

En *Stenophysa marmorata* la primera oviposición ocurre en la semana 26 (aproximadamente 6 meses) a la cual llegan el 37,7% de los ejemplares, con una fecundidad específica de 0,09. La talla media de esta especie a esa edad es de 6,6 mm. Se evidencian dos esfuerzos reproductivos separados por apenas dos semanas. El primero, entre las semanas 26 y 43, presenta valores medios de fecundidad de 2,5 (DE: 1,8) y un máximo de 6,7 en la semana 37. El segundo, al cual llega sólo un 0,99% de los ejemplares, ocurre entre las semanas 46 y 59, con una extensión temporal menor al primero (un mes menos) pero con valores medios de 10 (DE: 7,5) y un máximo de 31 en la semana 50 (Fig. 2.2.15, tabla 2.2.2). Cabe destacar que la pausa en la oviposición se da luego de tres semanas con altas tasas de mortalidad (Tabla 2.2.2).

Physa acuta comienza a oviponer en la semana 13 con una fecundidad específica de 0,25. La longitud media observada a esa edad fue de 3,63 mm. Esta especie se reproduce de manera continua alcanzando un máximo de fecundidad de 32,5 en la semana 69. Luego de la semana 77 no se registran más oviposiciones salvo por una con sólo un huevo, en la semana 87, cuyo embrión no continuó su desarrollo. De esta manera, se puede hablar de un período postreproductivo que se extiende por 11 semanas (Fig. 2.2.17, tabla 2.2.3).

Si comparamos los valores de fecundidad (m_x) observados en cada especie, mediante la prueba unilateral de Mann Whitney a un nivel de significación de $\alpha = 0,1$, *P. acuta* presentó valores significativamente mayores a los obtenidos en *S. marmorata*, ya sea considerando a m_x como la totalidad de los huevos puestos por individuo ($p = 0,063$), como si consideramos sólo el número de huevos eclosionados por individuo ($p = 0,091$). Esto se debe a que *P. acuta* no sólo alcanza valores de fecundidad mucho más altos sino que presenta un período reproductivo mucho más prolongado. Si calculamos la totalidad de huevos puestos por individuos en toda la etapa reproductiva, como la sumatoria de los valores de m_x , obtenemos para *S. marmorata* 197,14 huevos por individuos, mientras que por cada individuo de *P. acuta* se obtuvo un total de 485,44 huevos.

Después de cada esfuerzo reproductivo aumenta la tasa de mortalidad en *Stenophysa marmorata*; ésto no se evidenció en *Physa acuta*. De manera que existe correlación negativa (estadísticamente significativa a un $\alpha = 0,05$), entre los valores de m_x y q_x (coeficiente de Spearman = -0,554 $p = 0,001$) y entre m_x y k_x (coeficiente de Spearman = -0,517 $p = 0,002$) de *S. marmorata*. En cambio, no se registró correlación significativa entre estas mismas variables de *P. acuta*.

El valor reproductivo (V_x) es una medida de los efectos combinados de la fecundidad y la supervivencia, y expresa la contribución proporcional de un individuo de

edad x a la próxima generación. En *S. marmorata* el valor reproductivo aumenta entre las semanas 43 y 54 aproximadamente, con valores que van de 30,1 a 95,9, es decir, son los individuos de esas edades los que más van a contribuir en términos de progeñie a la próxima generación y cuyas longitudes medias abarcan un rango de 6,38 y 7,94 mm (Fig. 2.2.19).

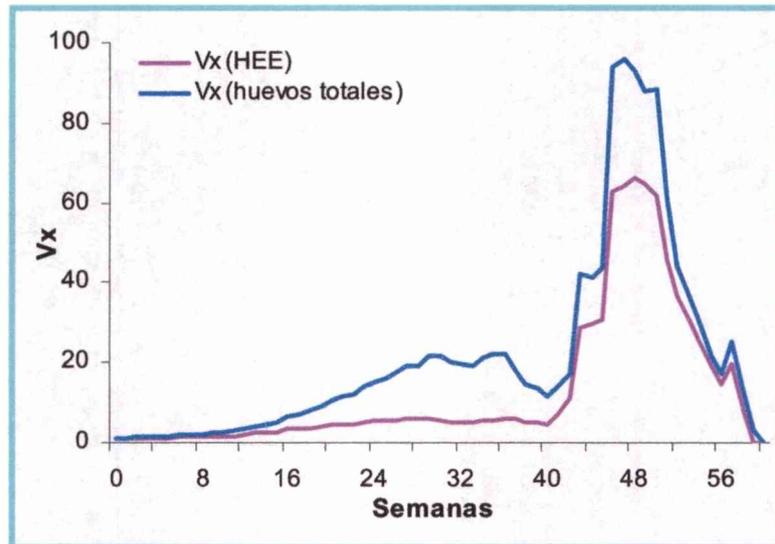


Fig. 2.2.19. Valor reproductivo por edad (V_x) de *S. marmorata* teniendo en cuenta el número total de huevos puestos (huevos totales) o sólo los que lograron eclosionar (HEE).

En *P. acuta*, los altos valores de V_x se extienden por más tiempo, aproximadamente entre las semanas 39 y 72, con valores de 43,2 a 97,7. El rango de longitud media en esas edades es de 5,73 a 8,59 mm (Fig. 2.2.20).

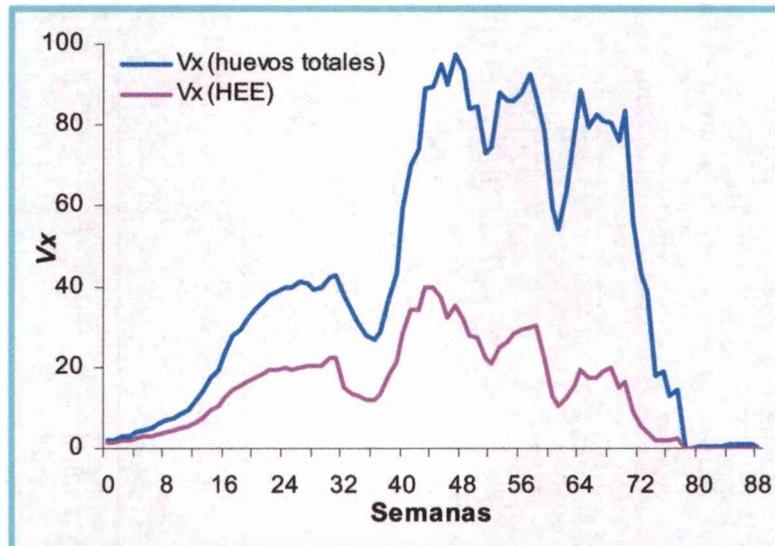


Fig. 2.2.20. Valor reproductivo por edad (V_x) de *P. acuta* teniendo en cuenta el número total de huevos puestos (huevos totales) o sólo los que lograron eclosionar (HEE).

Dado de que la longevidad de *P. acuta* fue mayor que en *S. marmorata*, fue posible comparar, mediante la prueba de χ^2 , los valores de V_x sólo hasta la semana 60 (máxima edad alcanzada por *S. marmorata*). Estos valores de V_x presentaron diferencias significativas entre ambas especies, lo mismo ocurrió al calcular V_x considerando sólo los huevos eclosionados (alfa= 0,05, $\chi^2= 917,6$ y $575,6$ respectivamente, para 59 g.l.). Si se considera la totalidad de las edades de *P. acuta* (tomando los valores de V_x como datos de dos muestras independientes y utilizando la prueba de Mann Whitney) los valores de *S. marmorata* resultaron significativamente menores a los observados en *P. acuta*, tanto considerando el número total de huevos ($p= 0$), como sólo los eclosionados ($p= 0,017$).

La expectativa de vida presentó un perfil similar en ambas especies pero con valores significativamente mayores en *P. acuta* ($\chi^2= 247,1$ para 59 g.l.) (Fig. 2.2.21). En ambos casos se observó una disminución en la expectativa de vida a partir de la semana 22 comenzando a aumentar nuevamente en la semana 40 aproximadamente. En *S. marmorata* alcanza un pico de 13 en la semana 46 pero que no es superior al de las primeras semanas (con un máximo de 22,55 en la semana 1). Mientras que *P. acuta* alcanza su máximo en la semana 47 con un valor de 23,8 antes de comenzar a disminuir nuevamente.

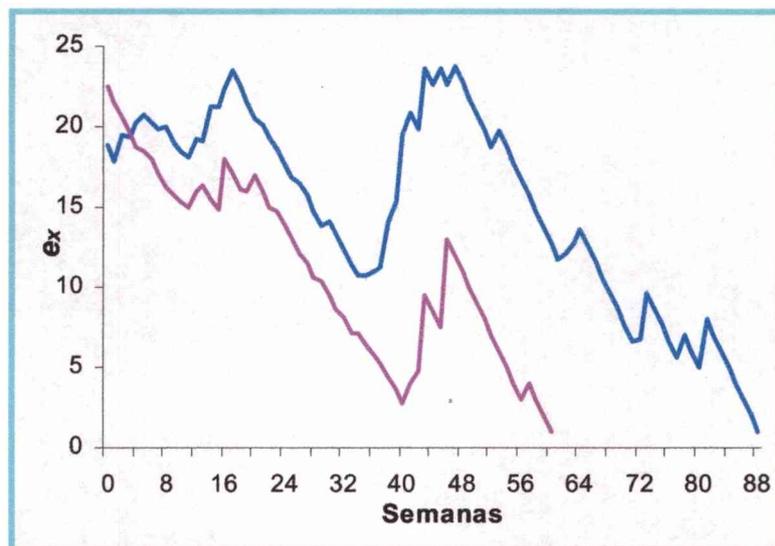


Fig. 2.2.21. Expectativa de vida (e_x) de *S. marmorata* (línea rosa) y *P. acuta* (línea azul).

La tasa neta de reproducción o tasa de reemplazo (R_0) refleja el número promedio de progenie que es capaz de producir cada individuo de la población durante toda su vida. Es la cantidad por la cual una población se incrementará en número en cada generación. La tasa de reemplazo resultó más baja en *S. marmorata*, apenas un tercio del valor resultante en *P. acuta* (Tabla 2.2.4).

Teniendo en cuenta que R_0 es igual a la sumatoria del producto $l_x m_x$, siendo l_x igual al número de individuos de edad x sobre el número inicial de individuos (N_0) y m_x el número de huevos puestos en la edad x sobre el número de individuos de esa edad, R_0 puede leerse también como la sumatoria de los huevos puestos sobre el número inicial de individuos. De manera que se construyó una tabla de contingencia, postulando como hipótesis nula que el número total de huevos puestos para un N_0 dado (R_0) es igual en ambas especies. Lo mismo se realizó considerando sólo los huevos que lograron eclosionar (HE). En ambos casos se comprobó que las diferencias observadas en ambas

especies son significativas a un umbral de significación alfa = 0,05. Los valores de χ^2 obtenidos al considerar la totalidad de los huevos fue de 150,061 ($p < 0,0001$) y de 218,75 ($p < 0,0001$) cuando se consideraron sólo los eclosionados.

El tiempo generacional (T), que representa el tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas (de huevo a huevo), resultó apenas menor en *S. marmorata* (Tabla 2.2.4).

El tiempo generacional es igual a la sumatoria de $x.l_x.m_x$ sobre R_0 . También puede leerse como la sumatoria del producto entre el número de huevos puestos en la edad x por la edad x dividido por el número total de huevos. De manera que se postuló como hipótesis nula que la sumatoria del producto entre el número de huevos puestos en la edad x y la edad x es, en relación al número total de huevos puestos, igual en ambas especies, y se construyó una tabla de contingencia para verificarla.

Mediante este método se comprobó que las diferencias observadas en ambas especies son significativas considerando la totalidad de los huevos (χ^2 9,64, $p = 0,002$ y alfa= 0,05), pero no existen diferencias significativas si consideramos sólo los huevos eclosionados (χ^2 0,25, $p = 0,614$ y alfa= 0,05).

La tasa intrínseca de crecimiento natural (r) es la tasa con que la población aumenta de tamaño, en este caso estaría indicando un crecimiento apenas mayor en *P. acuta* (Tabla 2.2.4). Se construyó una tabla de contingencia postulando como hipótesis nula que la relación existente entre $\ln R_0$ y T es igual en ambas especies, la cual no pudo rechazarse, ya sea cuando se consideraron la totalidad de los huevos (χ^2 0,002, $p = 0,963$ y alfa= 0,05), como cuando sólo se tomaron en cuenta los huevos eclosionados (χ^2 0,068, $p = 0,794$ y alfa= 0,05).

De manera que considerando sólo aquellos huevos que efectivamente lograron eclosionar en *Stenophysa marmorata* la fecundidad se reduce significativamente y el período de dos semanas entre los dos esfuerzos reproductivos antes mencionados se extiende a siete semanas (Fig. 2.2.22). Por otra parte, aumenta su tiempo generacional. Esto se traduce en una disminución en los valores reproductivos, y fundamentalmente en la tasa de reemplazo que disminuye a $\frac{1}{4}$. Sin embargo estas diferencias no se reflejan en la tasa intrínseca de crecimiento natural. (Tabla 2.2.4 y Fig. 2.2.19).

En *P. acuta* también se observan disminuciones en los valores de fecundidad, valor reproductivo, R_0 y r , pero en menor grado que en *S. marmorata*, y el tiempo generacional disminuye (Tabla 2.2.4 y Fig. 2.2.20 y 23).

Tabla 2.2.4. Valores de tasa de reemplazo (R_0), tasa intrínseca de crecimiento natural (r) y tiempo generacional (T) de *S. marmorata* y *P. acuta*, considerando el número total de huevos puestos y sólo los huevos eclosionados.

Especies	Huevos totales			Huevos eclosionados		
	R_0	r	T	R_0	r	T
<i>S. marmorata</i>	12,05	0,07	36,36	2,93	0,03	38,38
<i>P. acuta</i>	39,44	0,09	39,15	15,01	0,07	36,80

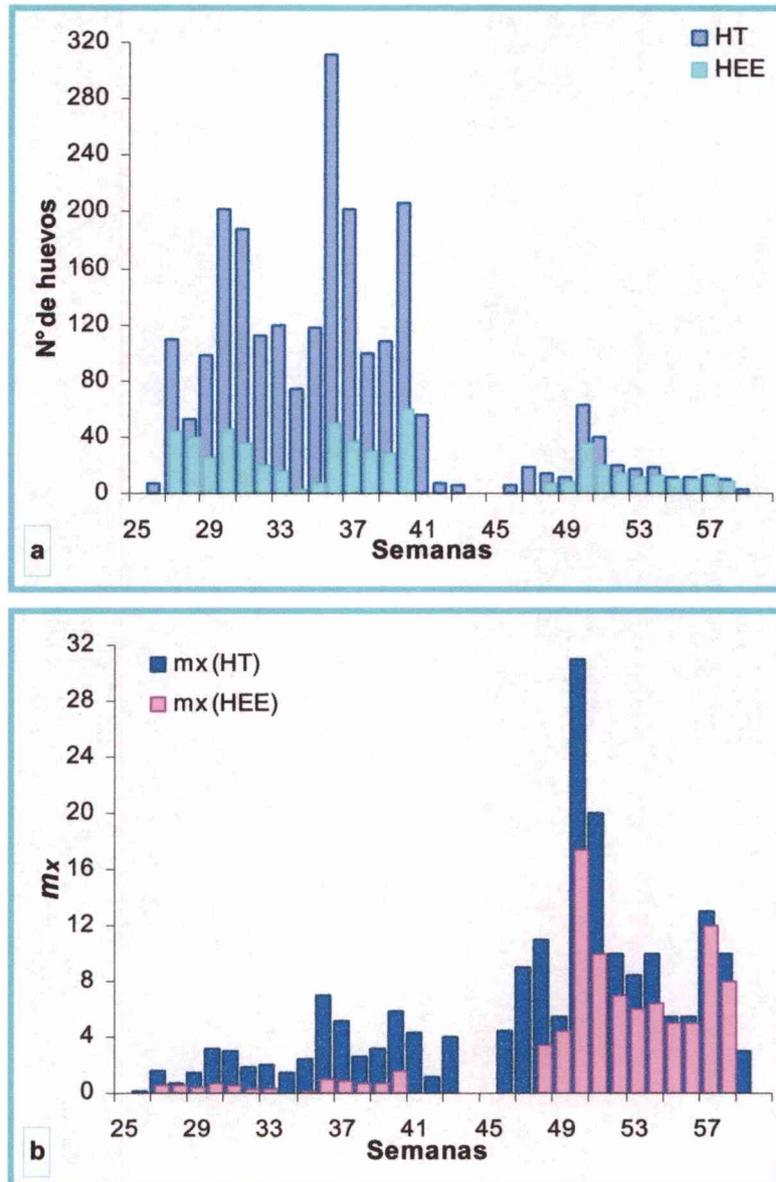


Fig. 2.2.22. a. Número de total de huevos puestos por *S. marmorata* (HT) y número de huevos eclosionados (HEE) en cada semana. b. Valores de fecundidad (m_x) de *S. marmorata* considerando el número total de huevos puestos (HT) y sólo los eclosionados (HEE).

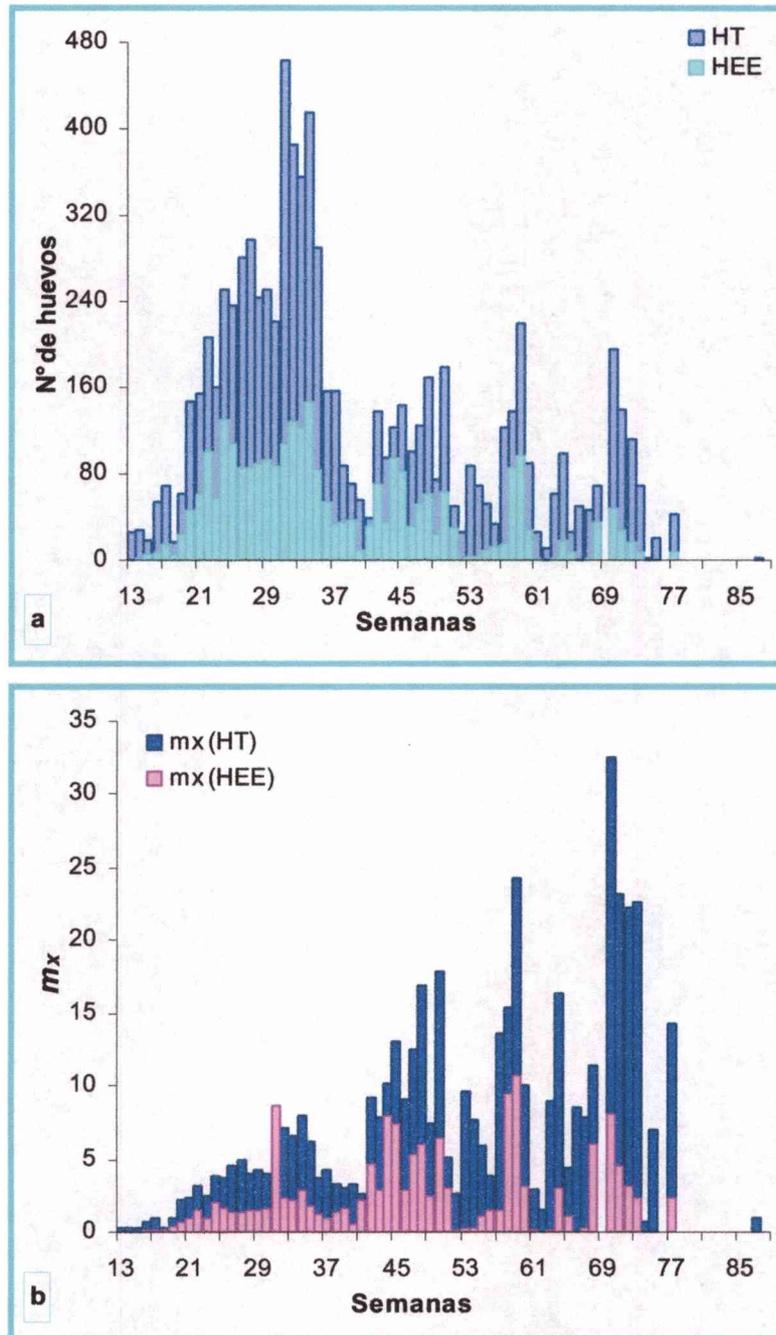


Fig. 2.2.23. a. Número de total de huevos puestos por *P. acuta* (HT) y número de huevos eclosionados (HEE) en cada semana. b. Valores de fecundidad (m_x) de *P. acuta* considerando el número total de huevos puestos (HT) y sólo los eclosionados (HEE).

Crecimiento individual

Siguiendo el método de Walford se obtuvo un valor de L_{∞} para *S. marmorata* igual a 8,72 mm (Fig. 2.2.24a), mientras que el máximo observado fue de 9,7 mm. La L_{∞} calculada para *P. acuta* resultó ser de 11,87 mm (Fig. 2.2.24b) y el máximo observado fue de 10,24 mm.

Los ejemplares de *S. marmorata* nacieron con una longitud media de 0,97 mm (DE: 0,1), mientras que en *P. acuta* lo hicieron con una longitud media de 0,74 mm (DE: 0,06). Hasta la semana 26 el crecimiento de *S. marmorata* fue más marcado que el de *P. acuta*, al presentar una mayor pendiente, pero se asintotiza a partir de la semana 27, mientras que *P. acuta* sigue creciendo a un ritmo constante. Como se observara en los resultados de tabla de vida, la edad 26 indica el comienzo de la edad reproductiva de *S. marmorata*. En cambio, el comienzo de la etapa reproductiva en *P. acuta* (semana 13) no afecta su crecimiento. Por otra parte, la curva de crecimiento de *S. marmorata* muestra una depresión entre las semanas 40 y 45, coincidiendo con un aumento en la tasa de mortalidad que evidentemente afectó a los ejemplares de mayor tamaño, provocando un descenso en el promedio de longitud (Fig. 2.2.25 y 26).

El crecimiento individual de ambas poblaciones responde al modelo de Bertalanffy, ya que no se encontraron diferencias significativas entre las longitudes observadas y las teóricas de acuerdo a la prueba de Wilcoxon. Para *S. marmorata* se obtuvo un valor de Z de -0,832 para un N de 60 ($p= 0,405$), mientras que en *P. acuta* el valor de Z fue de 0,312 para 88 pares de datos ($p= 0,755$).

Stenophysa marmorata mostró una tasa constante de crecimiento $k= 1,82$, mientras que en *P. acuta* se observa una $k= 0,85$.

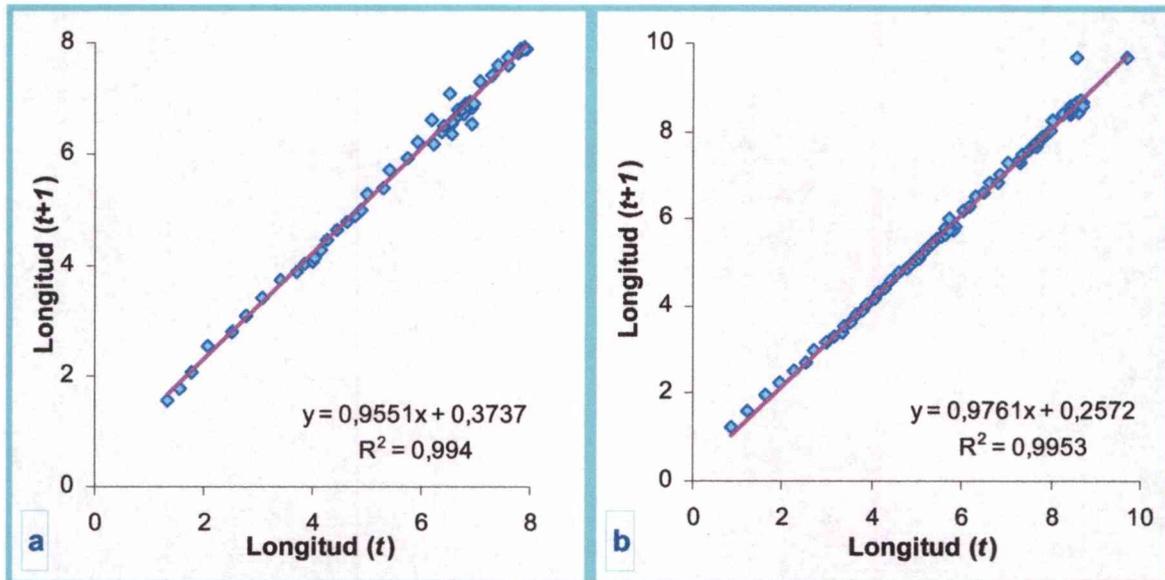


Fig. 2.2.24 Método gráfico de Walford para obtener el valor de L_{∞} para *S. marmorata* (a) y *P. acuta* (b). Relación lineal de la longitud total de la conchilla en el tiempo $t+1$ en función de dicha longitud en el tiempo t , siendo L_{∞} igual al valor de ordenada en el cual intersectan la recta obtenida y la bisectriz ($L_{t+1} = L_t = L_{\infty}$).

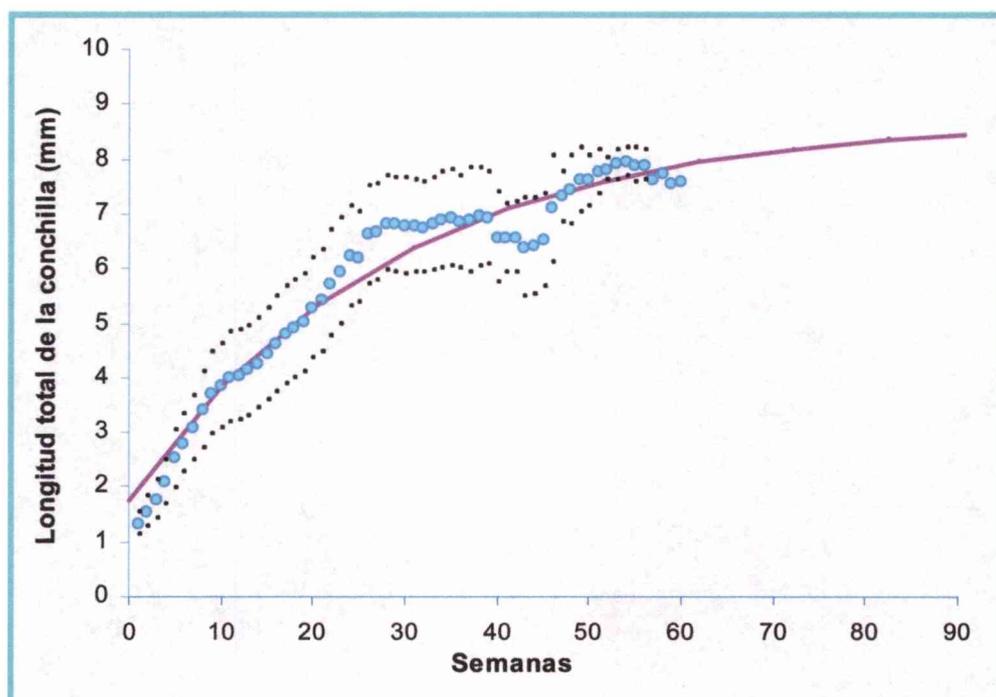


Fig. 2.2.25. Curva de crecimiento en longitud total de la conchilla de *S. marmorata*. Línea rosa: longitud esperada o estimada; puntos celestes: longitud media observada; puntos negros: longitud media \pm desvío estándar.

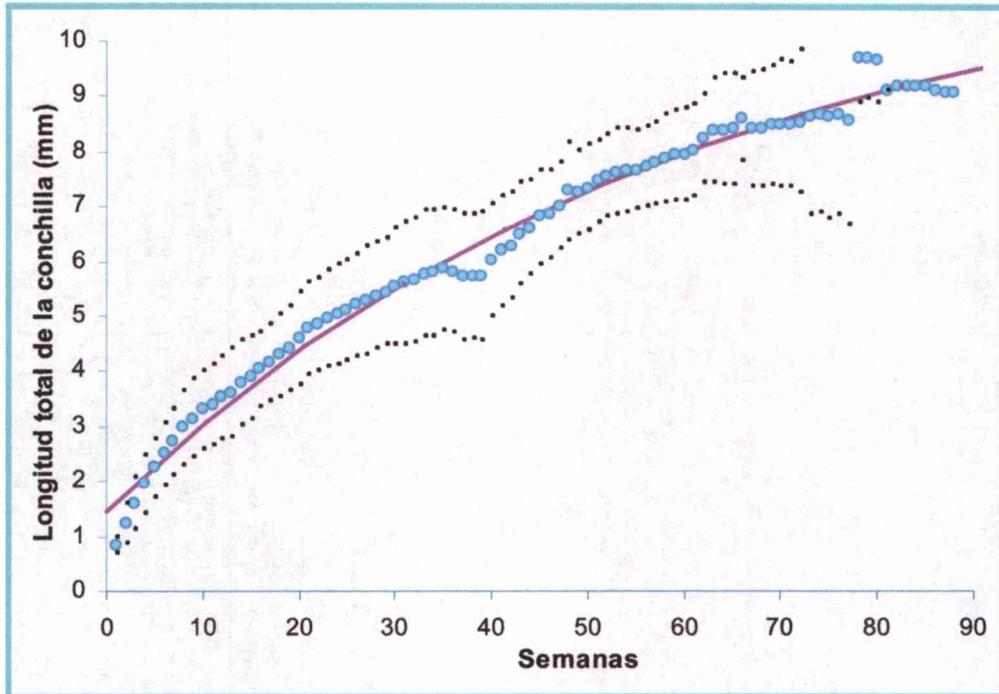


Fig. 2.2.26. Curva de crecimiento en longitud de *P. acuta*. Línea rosa: longitud esperada o estimada; puntos celestes: longitud media observada; puntos negros: longitud media \pm desvío estándar.

La biomasa de *Stenophysa marmorata* se estimó sobre la base del peso de 28 ejemplares que presentaban un rango de longitud de 0,8 a 8,54 mm. La transformación logarítmica (base 10) de los valores de longitud y peso permitieron calcular las constantes de la curva (Fig. 2.2.27). Esta transformación tuvo un R^2 muy alto (0,9878), un coeficiente de correlación (R) de 0,994 y arrojó la siguiente ecuación:

$$Y = 2,7207x - 4,9197$$

Su transformación a la ecuación potencial, dio la siguiente relación entre la longitud y el peso (Fig. 2.2.28):

$$\text{Peso} = 0,0001 \text{ Longitud}^{2,7207}$$

De esta manera, la ecuación de crecimiento en peso quedaría reflejada de la siguiente manera (Fig. 2.2.29):

$$\text{Peso} = 36\text{mg} (1 - e^{(-1,82(t + 0,125))})^{2,7096}$$

Al igual que para el crecimiento en longitud, se verificó por medio del test de Wilcoxon, que los valores observados se corresponden con los esperados ($p = 0,0808$), de manera que el crecimiento en biomasa de *Stenophysa marmorata* responde al modelo de Bertalanffy.

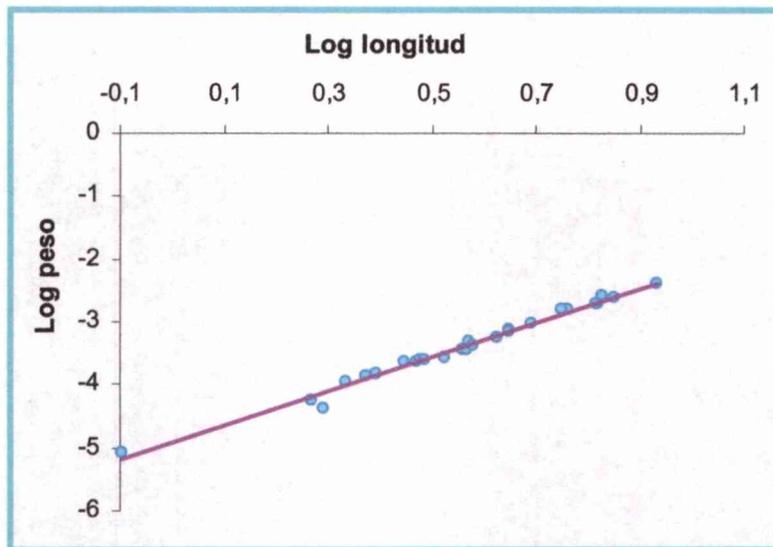


Fig. 2.2.27. Relación lineal entre el logaritmo en base 10 de la longitud total de la conchilla y el logaritmo del peso húmedo de *S. marmorata*.

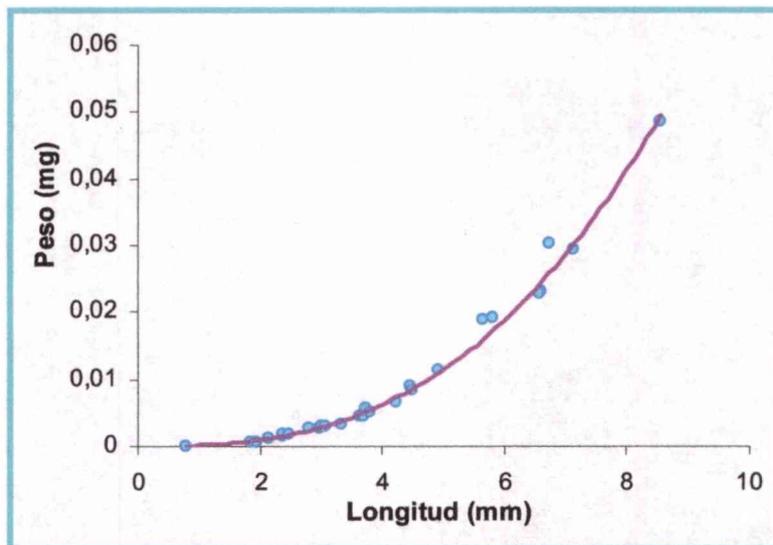


Fig. 2.2.28. Relación potencial entre la longitud total de la conchilla y el peso húmedo de *S. marmorata*.

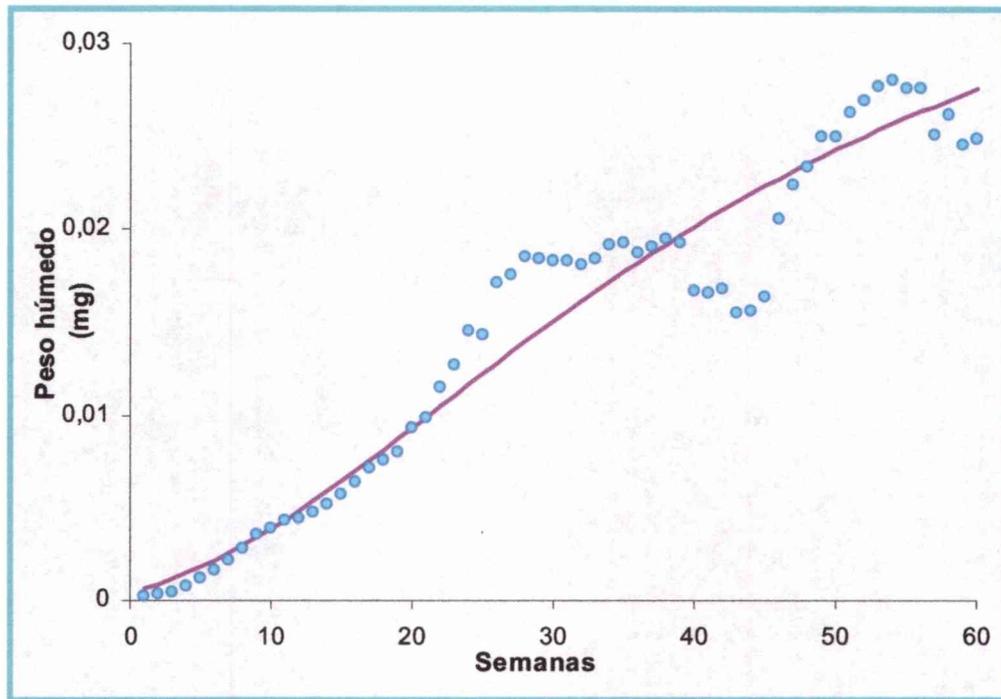


Fig. 2.2.29. Curva de crecimiento en peso de *S. marmorata*. Puntos celestes: peso observado; Línea rosa: peso estimado.

Para estimar la biomasa de *Physa acuta*, se pesaron 75 individuos en un rango de longitud de 1,22 a 9,1 mm. La transformación logarítmica (base 10) de los valores de longitud y peso permitieron calcular las constantes de la curva (Fig. 2.2.30). Esta transformación presentó altos valores de R^2 (0,9766) y R (0,988), describiendo la relación mediante la siguiente ecuación:

$$Y = 2,7696x - 3,7447$$

Su transformación a la ecuación potencial, dio la siguiente relación entre la longitud y el peso (Fig. 2.2.31):

$$\text{Peso} = 0,0002 \text{ Longitud}^{2,7696}$$

De esta manera, la ecuación de crecimiento en peso quedaría reflejada de la siguiente manera (Fig. 2.2.32):

$$\text{Peso} = 189\text{mg} (1 - e^{(-0,05(t + 0,15))})^{2,7696}$$

Mediante el test de Wilcoxon se comprobó que las diferencias entre los valores de peso observados y estimados no son significativas ($p = 0,746$), por lo que el crecimiento en biomasa de *P. acuta* responde al modelos de Bertalanffy.

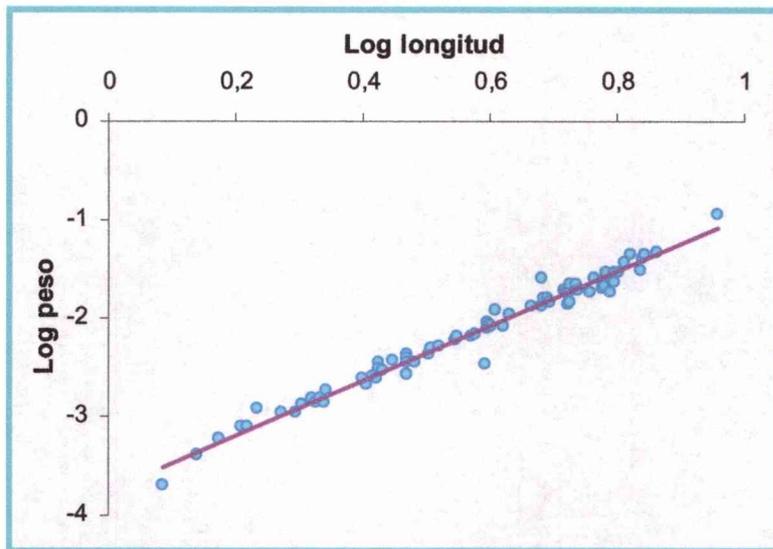


Fig. 2.2.30. Relación lineal entre el logaritmo en base 10 de la longitud total de la conchilla y el logaritmo del peso húmedo de *P. acuta*.

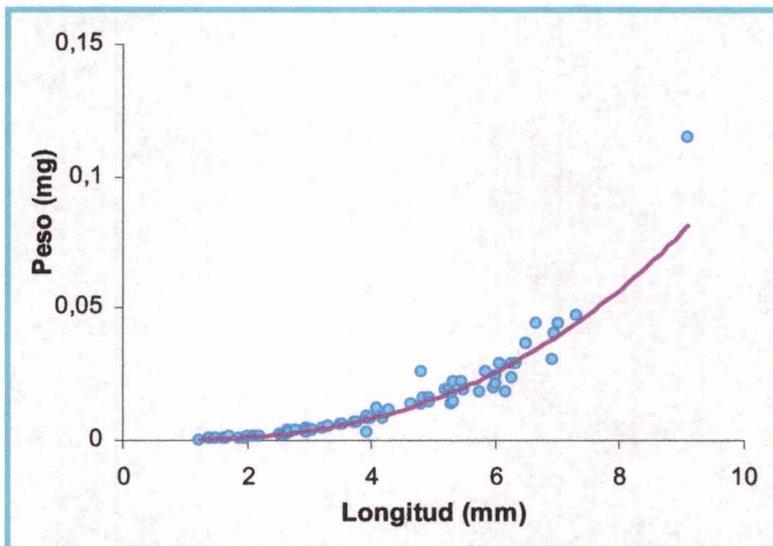


Fig. 2.2.31. Relación potencial entre la longitud total de la conchilla y el peso húmedo de *P. acuta*.

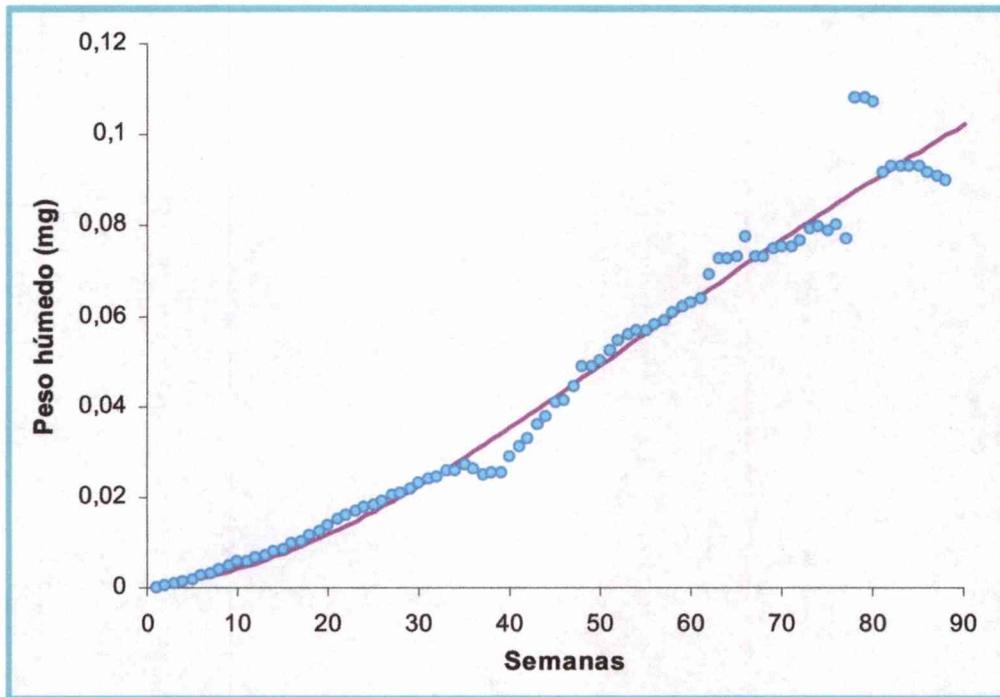


Fig. 2.2.32. Curva de crescimento em peso de *P. acuta*. Pontos celestes: peso observado; Linha rosa: peso estimado.

CONCLUSIONES Y DISCUSION

Tanto en *Stenophysa marmorata* como en *Physa acuta* la oviposición se producía durante la noche, coincidiendo con lo observado por Monge-Nájera (1984) en *Aplexa fuliginea*, y por Duncan (1959) en *Physa fontinalis*.

Al igual que en *Physa gyrina* y *Physa anatina* (De Witt, 1954; Brown, 1937), no se evidenció estacionalidad en condiciones de laboratorio en las especies estudiadas, salvo por la existencia de un lapso de dos semanas sin oviposición en *S. marmorata*, posiblemente debido a las altas tasas de mortalidad de las semanas previas que, como lo mostraron los valores observados en longitud y peso, afectó a los ejemplares de mayor tamaño.

Duncan (1959) concluye que *P. acuta* se reproduce fácilmente en cautiverio y poseen un ciclo de vida mucho más plástico en comparación con *P. fontinalis*. Esto mismo puede concluirse en comparación con *Stenophysa marmorata*, ya que esta última no sólo tuvo una longevidad menor, sino que alcanzó apenas algo más que la mitad de la talla máxima hallada en ambientes naturales y el tamaño de sus oviposiciones también resultaron menores a las observadas en campo.

Stenophysa marmorata sobrevivió 14 meses, apenas dos semanas menos que lo observado por De Witt (1954) para *P. gyrina*. Sin embargo, el mismo autor en 1955 amplía este valor para la misma especie a 22 meses. Este último valor es más similar al observado en *P. acuta*, la cual alcanzó los 20 meses y medio con tallas cercanas a las observadas en condiciones naturales.

Si bien ambas especies presentan alta mortalidad en las primeras semanas, tanto la tasa como la fuerza de mortalidad son mayores cerca de la semana 40 con lo que no se evidencia una curva pronunciadamente cóncava (típica curva III), típica de estrategias r, como la observada en *Biomphalaria peregrina* (Planorbidae) (Rumi, 1993). Monje Nájera (1984) describe a *Aplexa fuliginea* como estrategia r. Martín (2001) también describe para *Physella venustula* en condiciones naturales, una mayor mortalidad en juveniles que decrece luego de los 3,5 mm de longitud, de manera que el 95% muere en la etapa prereproductiva (hasta aproximadamente los 5 mm de longitud). Por el contrario, en este estudio, tanto en *P. acuta* como en *S. marmorata* la fuerza de mortalidad resultó mayor en los períodos reproductivos.

De acuerdo a las observaciones realizadas por De Witt (1955) *P. gyrina* no ovipone antes de los 7 mm, Martín (2001) observó en campo que la longitud media de *P. venustula* en el momento de mayor oviposición es de 6 mm, mientras que el tamaño mínimo reproductivo registrado en *Physa virgata* es de 3 mm (Mc Mahon, 1975). La talla

media observada en *S. marmorata* al comienzo de la oviposición fue de 6,6 mm, casi el doble de la mostrada por *P. acuta* (3,6 mm), pero en esta última, la etapa pre-reproductiva transcurre en la mitad del tiempo que en *S. marmorata*. Paraense (1986) observó, en cambio, un desarrollo muy rápido en *S. marmorata*, alcanzando la madurez con 5 mm. Por otra parte, Thomas & Mc Clintock (1990) observan que *Physella cubensis* (= *Physa acuta*) comienza a oviponer a los 62 días (nueve semanas), con 6 mm de longitud, cuando es mantenida a 20°C, y a los 35 días (cinco semanas), con 4,4 mm, si es mantenida a 30°C.

El intervalo de 250 días entre las cohortes de *P. venustula* observadas en campo (Martín, 2001) es similar al tiempo generacional de 36,36 semanas (254,52 días) calculado en laboratorio para *S. marmorata* y algo menor al de *P. acuta* (39,15 semanas = 274,05 días).

El tiempo medio de eclosión de los huevos puestos por ejemplares nacidos en laboratorio resultó similar (17 días en *S. marmorata* y 14 en *P. acuta*) al de *A. fuliginea* y *P. fontinalis* ambas con 17 (Monje Nájera, 1984; Duncan, 1959) pero muy superior a lo observado por Paraense (1986) para *S. marmorata* de 7 días a partir de ejemplares nacidos en campo. Thomas & Mc Clintock (1990) observan que en *P. acuta* la eclosión se produce a los 9, 13 y 36 días cuando los huevos son mantenidos a 30°C, 20°C y 10°C respectivamente.

Cabe destacar que los huevos puestos por los ejemplares nacidos en campo tardaron 11 días en eclosionar en ambas especies. Duncan (1959), sobre la base de observaciones en campo, y Thomas & Mc Clintock (1990), basándose en estudios en laboratorio, postulan que el tiempo que tardan en eclosionar está relacionado con la temperatura, sin embargo las diferencias observadas entre las oviposiciones de caracoles nacidos en campo y laboratorio no pueden atribuirse a este factor.

El tamaño medio de las oviposiciones depositadas por ejemplares de *S. marmorata* nacidos en campo fue de 21,9 huevos por oviposición (h/o), dentro del rango observado por Paraense (1986) para esta especie (10 a 29 h/o). Sin embargo, el tamaño de las oviposiciones depositadas por ejemplares nacidos en laboratorio resultó menor (5,17 h/o), posiblemente debido a que estos individuos alcanzaron tamaños menores al de los recolectados en campo. En *P. acuta*, el tamaño medio de las oviposiciones obtenidas a partir de ejemplares nacidos en campo (8,9 h/o) resultó algo menor a las obtenidas de ejemplares nacidos en laboratorio (9,58 h/o). Estos valores medios de h/o obtenidos en laboratorio para ambas especies resultaron muy inferiores a los observados en poblaciones naturales de *P. fontinalis* con 16 a 20 h/o, *Physa heterostropha* con 26 a 30

h/o, *P. gyrina* con 29,7 h/o, *P. viragata* con 11,3 h/o en ambientes más fríos y 17,4 h/o en ambientes más cálidos (Mc Mahon, 1975).

Se ha sugerido que el número de huevos por oviposición está directamente correlacionado con el tamaño en numerosos pulmonados. Esto se comprobó en *P. gyrina* (De Witt 1954) y *P. fontinalis* (Duncan, 1959; de Witt, 1955), sin embargo, no fue observado en *P. viragata* (Mc Mahon, 1975). La existencia de una correlación positiva entre el tamaño de las ovadas y el de los ejemplares que las producen fue evidenciada tanto en *S. marmorata* como en *P. acuta*. Lo mismo ocurre con el número medio de huevos y oviposiciones que aumenta con el crecimiento de los ejemplares de ambas especies. Sin embargo, en *P. acuta* la viabilidad de los huevos disminuye con la edad de los progenitores.

En ambas especies los huevos producidos por los ejemplares colectados en campo presentaron un porcentaje de eclosión cercano al 80%, menor al 89% mostrado por *P. gyrina* (De Witt 1954), la cual presentó un 7% de huevos no desarrollados (ND), más similar a lo observado en *S. marmorata* (7,9%) que en *P. acuta* (10,2%). De los huevos producidos por ejemplares nacidos en laboratorio el porcentaje de eclosión es muy inferior al 73% observado en *P. gyrina* (De Witt 1954) (28,68% en *S. marmorata* y 43,14% en *P. acuta*), mientras que el porcentaje de huevos ND es muy superior al 1% de esa misma especie (53,43% en *S. marmorata* y 32,96% en *P. acuta*).

El número medio de huevos producidos por individuo por estación reproductiva en condiciones naturales (capacidad reproductiva potencial) en *Ancylus fluviatilis* Mueller, 1774 (Ancyliidae) es de 47, en *Lymnaea peregra* (Müller, 1774) (Lymnaeidae) es 1400 y en *Physa fontinalis* es 174 (Russel Hunter, 1961). El número de huevos producidos por individuo en condiciones de laboratorio a lo largo de la experiencia, calculado como la sumatoria de los valores de fecundidad, fue de 197,14 para *S. marmorata* y de 485,44 para *P. acuta*. Por otra parte, se estimó el número promedio de prole que es capaz de producir cada individuo de la población durante toda su vida (tasa de reemplazo) en condiciones de laboratorio, que resultó de 12,05 en *S. marmorata* y de 39,44 en *P. acuta*.

A diferencia de lo observado por De Witt (1954) en *P. gyrina*, donde el período postreproductivo o en algunos casos el prereproductivo, era el más extenso, en ambas especies fue el período reproductivo el de mayor extensión, principalmente en *P. acuta*, mientras que el período postreproductivo corto observado es más típico de poblaciones naturales.

La expectativa de vida, el valor reproductivo y la tasa básica de reproducción resultaron mayores en *P. acuta*, sin embargo esto no se tradujo en una mayor tasa intrínseca de crecimiento natural, debido a que, si bien *P. acuta* pone más huevos, lo

hace en un período más prolongado. Esto demuestra una estrategia reproductiva diferente, ya observada en campo, donde *S. marmorata* concentra los esfuerzos reproductivos en determinada época, mientras que *P. acuta* se reproduce de manera continua.

Stenophysa marmorata presenta una mayor constante de crecimiento que *P. acuta* pero la oviposición se inicia más tardíamente y sobrevive mucho menos tiempo.

Si bien el ritmo de crecimiento está relacionado con la temperatura y la alimentación las diferencias entre las constantes de crecimiento de *S. marmorata* y *P. acuta* no pueden atribuirse a este factor.

Según Aguayo (1938) los huevos de Physidae de igual puesta, colocados en recipientes de diferente volumen, mantenidos en iguales condiciones de alimentación aireación y temperatura, producen individuos cuyo tamaño es proporcional a la masa acuosa de los recipientes. Asimismo, ejemplares de Physidae que habitan charcos pequeños o arroyos de escaso caudal tienen menor tamaño que aquellos de igual especie que habitan ríos caudalosos o lagunas, debido a una menor oferta alimentaria de los primeros. Por lo ante dicho, las diferencias de tamaño observadas entre los ejemplares criados en laboratorio (microambiente) y los encontrados en campo, podrían explicarse por la diferencia en el volumen de agua de ambos ambientes, sumado a la escasa variedad en la oferta alimentaria del primero.

2.3 “Ensayos de temperatura y desecación en condiciones de laboratorio”

METODOLOGÍA

Material experimental

Se utilizaron 35 ejemplares adultos y 60 juveniles de hasta cinco días de edad, nacidos en laboratorio, de cada especie. Los adultos de *Stenophysa marmorata* provenientes de la laguna Nahuel Ruca, provincia de Buenos Aires (37° 37'S - 57° 26'O), tenían una longitud media de 11,06 mm (DE: 1,49). *Physa acuta* fue recolectada en el lago artificial del Parque Saavedra de la ciudad de La Plata, y los adultos utilizados presentaron con una longitud media de 7,27 mm (DE: 1,05).

Diseño experimental repetido en cada especie

Los ejemplares adultos fueron separados al azar en siete grupos de cinco individuos. Cada grupo fue colocado en un acuario de aproximadamente 1000 cm³, con un fondo de tierra de 1 cm de alto y se los alimentó con lechuga (*ad vivitum*). Dos acuarios fueron mantenidos sólo con la tierra húmeda, el resto fue llenado con agua previamente tratada con anticloro. De estos cinco acuarios, dos fueron mantenidos en heladera (a 5°C), con puerta translúcida que permite el ingreso de luz, otros dos fueron mantenidos en cámara de cría a 31°C y el acuario restante se utilizó como control a 24°C, ambos con fotoperíodo controlado.

Se siguió prácticamente el mismo diseño para los juveniles que nacían de las oviposiciones de los adultos colectados. En este caso, los grupos, mantenidos en acuarios de 20ml, estaban conformados por seis juveniles y se realizaron tres réplicas en lugar de dos para los tratamientos a 5°C, 31°C y de secación.

En todos los casos se contabilizó diariamente el estado de los ejemplares por un período mínimo de 15 días.

Los resultados observados fueron analizados mediante la implementación de tablas de contingencia, las cuales fueron constituidas en función del número de ejemplares muertos cada 5 días hasta los 15 días y el número de sobrevivientes luego de los 15 días. Para evitar la eliminación de aquellas filas en las que el valor para ambas especies era cero, se realizó el análisis reemplazando, en esos casos, al cero por un valor de 0,1.

RESULTADOS

En ninguno de los casos se registraron diferencias significativas (a un alfa igual a 0,05) entre las réplicas de cada tratamiento. Los juveniles mantenidos a 24°C (control) de ambas especies no sufrieron mortalidad durante los 15 días de seguimiento, lo mismo ocurrió con los adultos de *P. acuta* mantenidos en iguales condiciones. En cambio, de los adultos de *S. marmorata* mantenidos como control, uno murió el día 14.

Juveniles:

Mantenidos a 31°C

Las réplicas de cada especie presentaron diferencias significativas con respecto al control de las mismas ($p= 0$ en *S. marmorata* y $p= 0,001$ en *P. acuta*). El número de juveniles muertos de cada especie durante los 15 días se volcaron a una tabla de contingencia para su análisis estadístico. En la última fila los ceros fueron reemplazados por 0,1 para realizar el análisis (2.3.1).

Tabla 2.3.1. Tabla de contingencia compuesta por el número de juveniles muertos por especie cada cinco días, y el número de sobrevivientes luego de 15 días mantenidos a 31°C.

Días	<i>S. marmorata</i>	<i>P. acuta</i>
1 a 5	16	11
6 a 10	2	4
11 a 15	0	3
sobrevivientes	0	0

Las diferencias observadas entre las especies resultó significativa ($p= 0,204$), de manera que si bien ambas especies se ven afectadas por la temperatura, *S. marmorata* sufre una mayor mortalidad en los primeros días (Fig. 2.3.1).

Los juveniles de *P. acuta* que sobrevivieron fueron retirados al mes de la cámara de cría.

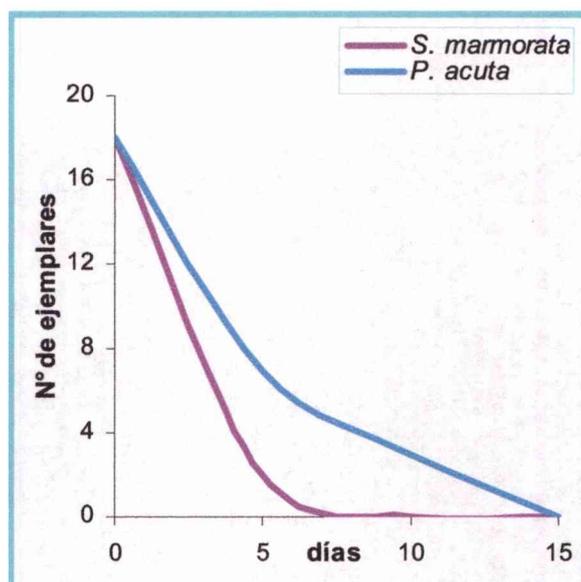


Fig. 2.3.1. Número de ejemplares juveniles de *S. marmorata* y *P. acuta* mantenidos a 31°C que sobreviven a lo largo de los 15 días de la experiencia.

Mantenidos a 5°C

Las réplicas de *S. marmorata* no presentaron diferencias significativas con respecto al control de las mismas ($p= 0,073$), sin embargo, las diferencias son significativas de acuerdo a la prueba de la razón de verosimilitud del chi-cuadrado (G^2 de Wilks, $p= 0,036$), esto se debe a un bajo valor de los grados de libertad. En cambio los juveniles de *P. acuta* mantenidos a 5°C no mostraron diferencias con los mantenidos a 24°C ($p= 0,536$). El número de juveniles muertos de cada especie durante los 15 días se volcaron a una tabla de contingencia para su análisis estadístico (2.3.2).

Tabla 2.3.2. Tabla de contingencia compuesta por el número de juveniles muertos por especie cada cinco días, y el número de sobrevivientes luego de 15 días mantenidos a 5°C.

Días	<i>S. marmorata</i>	<i>P. acuta</i>
1 a 5	12	0
6 a 10	2	2
11 a 15	4	0
sobrevivientes	0	16

Las diferencias observadas entre las especies resultó significativa ($p < 0,0001$), de manera que los juveniles de *S. marmorata* se ven más afectados por la baja temperatura, con alta mortalidad en los primeros 5 días (Fig. 2.3.2). El tiempo máximo de

supervivencia en juveniles de *P. acuta* fue de 45 días, mostrando una actividad menor a la observada en los juveniles mantenidos a mayor temperatura.

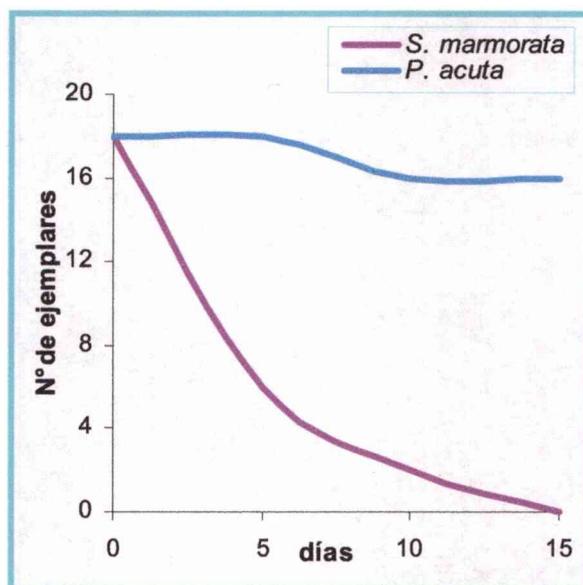


Fig. 2.3.2. Número de ejemplares juveniles de *S. marmorata* y *P. acuta* mantenidos a 5°C que sobreviven a lo largo de los 15 días de la experiencia.

Desecación

Las réplicas de ambas especies presentaron diferencias significativas con respecto su control ($p=0$ en ambos casos). De acuerdo al número total de juveniles muertos de las réplicas de cada especie, registrados cada cinco días y durante los 15 días en total se conformó una tabla de contingencia (2.3.3).

Tabla 2.3.3. Tabla de contingencia compuesta por el número de juveniles muertos por especie cada cinco días, y el número de sobrevivientes luego de 15 días mantenidos en tierra húmeda. En las dos últimas filas los ceros fueron reemplazados por 0,1 para realizar el análisis.

Días	<i>S. marmorata</i>	<i>P. acuta</i>
1 a 5	17	16
6 a 10	1	2
11 a 15	0	0
sobrevivientes	0	0

Las diferencias observadas entre las especies no resultó significativa ($p=0,948$), es decir, ambas se vieron afectadas de igual manera por la falta de agua y los juveniles no

resistieron más de una semana en esas condiciones (Fig. 2.3.3). No se registró en ningún ejemplar la reacción de enterrarse ni de secretar una capa mucosa protectora en la abertura y la mayoría no resistió más de un día en estas condiciones.

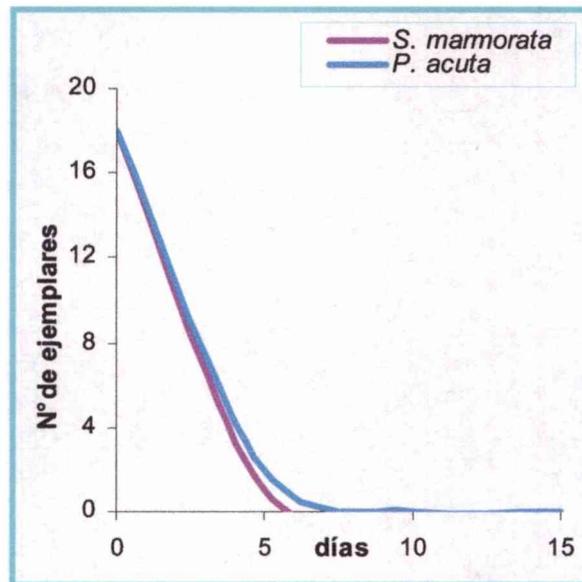


Fig. 2.3.3. Número de ejemplares juveniles de *S. marmorata* y *P. acuta* mantenidos en tierra húmeda que sobreviven a lo largo de los 15 días de la experiencia.

Adultos:

Mantenidos a 31°C

Tanto *S. marmorata* como *P. acuta* presentaron diferencias significativas con respecto a su control ($p= 0,547$ y 1 respectivamente). Se registró el número de ejemplares muertos de cada especie durante 15 días y el número de ejemplares que sobrevivieron a ese período para confeccionar la tabla de contingencia (Tabla 2.3.4).

Tabla 2.3.4. Tabla de contingencia compuesta por el número de adultos muertos por especie cada cinco días, y el número de sobrevivientes luego de 15 días, mantenidos a 31°C. En la primera fila los ceros fueron reemplazados por 0,1 para realizar el análisis.

Días	<i>S. marmorata</i>	<i>P. acuta</i>
1 a 5	0	0
6 a 10	1	0
11 a 15	4	0
Sobrevivientes	5	10

Las diferencias observadas entre las especies resultó significativa ($p= 0,083$). Es decir que, los adultos de *S. marmorata* son menos tolerantes a la alta temperatura (Fig. 2.3.5). Cabe destacar que los adultos de ambas especies mantenidos a esta temperatura ovipusieron durante la experiencia, mientras que no se observaron oviposiciones en el resto de los ejemplares. Los ejemplares fueron sacados al mes de la cámara de cría, hasta entonces se mostraron activos y con una alta tasa de consumo de alimento.

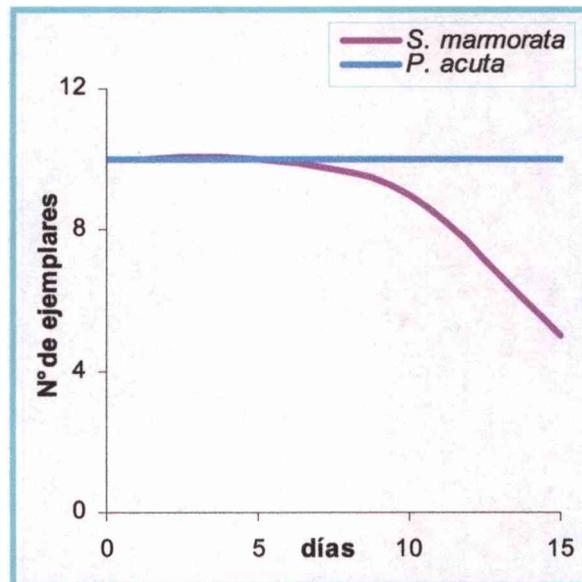


Fig. 2.3.4. Número de ejemplares adultos de *S. marmorata* y *P. acuta* mantenidos a 31°C que sobreviven a lo largo de los 15 días de la experiencia.

Mantenidos a 5°C

Las réplicas de *S. marmorata* presentaron diferencias con respecto al control ($p= 0,005$). En cambio, no se registraron diferencias significativas entre las réplicas y el control de *P. acuta* ($p= 0,343$). Para obtener la tabla de contingencia se registraron la totalidad de los adultos muertos de las réplicas de cada especie cada cinco días y los sobrevivientes luego de los 15 días (Tabla 2.3.5).

Tabla 2.3.5. Tabla de contingencia compuesta por el número de adultos muertos por especie cada cinco días, y el número de sobrevivientes luego de 15 días, mantenidos a 5°C. En la segunda fila los ceros fueron reemplazados por 0,1 para realizar el análisis.

Días	<i>S. marmorata</i>	<i>P. acuta</i>
1 a 5	10	0
6 a 10	0	0
11 a 15	0	1
sobrevivientes	0	9

Las diferencias observadas entre las especies resultó significativa ($p < 0,0001$). Es decir, que los adultos de *S. marmorata* se vieron afectados por las bajas temperaturas mostrando una mortalidad del 100%, mientras que no ocurrió lo mismo con los de *P. acuta* (Fig. 2.3.4), los cuales no presentaron diferencias con respecto a los mantenidos a 24°C. Uno de los adultos de *P. acuta* sobrevivió más de 240 días, pero se mantiene inactivo y pegado al vidrio del acuario.

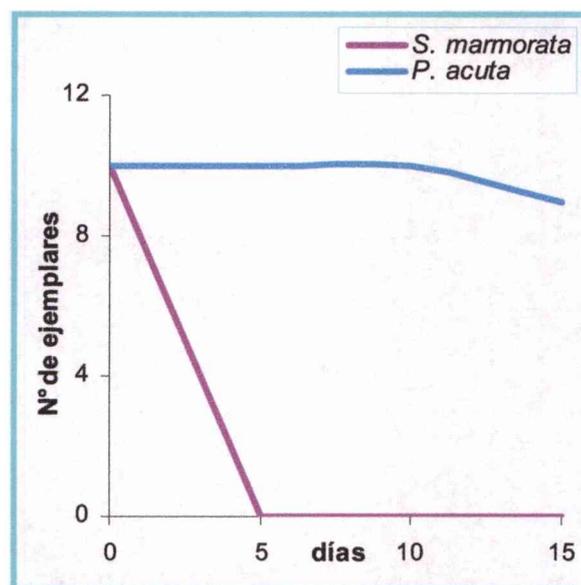


Fig. 2.3.5. Número de ejemplares adultos de *S. marmorata* y *P. acuta* mantenidos a 5°C que sobreviven a lo largo de los 15 días de la experiencia.

Desecación

En ambas especies las réplicas presentaron diferencias significativas con respecto a su control ($p = 0,011$ en *S. marmorata* y $p = 0,123$ en *P. acuta*). Para analizar las diferencias entre especies, se volcaron los datos de ejemplares muertos de cada una

durante 15 días y los sobrevivientes luego de ese período en una tabla de contingencia (Tabla 2.3.6).

Tabla 2.3.6. Tabla de contingencia compuesta por el número de adultos muertos por especie cada cinco días, y el número de sobrevivientes luego de 15 días, mantenidos en tierra húmeda.

Días	<i>S. marmorata</i>	<i>P. acuta</i>
1 a 5	9	0
6 a 10	1	3
11 a 15	0	4
Sobrevivientes	0	3

Las diferencias observadas entre las especies resultó significativa ($p < 0,0001$). Es decir que, *S. marmorata* se vio más afectada por la desecación que *P. acuta* (Fig. 2.3.6). Los ejemplares de esta última llegaron a sobrevivir 35 días, pero en ningún momento se observó un comportamiento de búsqueda de "refugio" ya sea enterrándose o ubicándose bajo la lechuga que era colocada en trozos grandes. En algunos ejemplares de esta especie se observó una secreción mucosa espesa cubriendo al animal retraído pero que no llegaba a constituir un epifragma, y posteriormente a ello el animal moría.

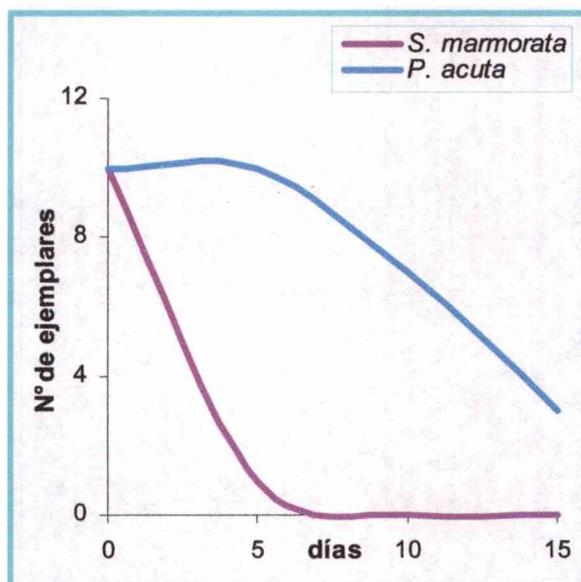


Fig. 2.3.6. Número de ejemplares adultos de *S. marmorata* y *P. acuta* mantenidos en tierra húmeda que sobreviven a lo largo de los 15 días de la experiencia.

CONCLUSIONES Y DISCUSION

Thomas & Mc Clintock (1990) señalan que en *P. acuta* la mortalidad es mayor cuando los gasterópodos son mantenidos a temperaturas más altas. Esto pudo observarse tanto en juveniles como en adultos mantenidos a 31°C pero no en los ejemplares mantenidos a 24°C que no mostraron diferencias significativas en la mortalidad con respecto a los mantenidos a 5°C.

De igual modo, *S. marmorata* mostró una mortalidad más elevada a 31°C, incluso en juveniles fue mayor a la observada en *P. acuta*. Sin embargo, tanto juveniles como adultos, mostraron alta mortalidad también a 5°C.

La inactividad observada en los adultos de *P. acuta* mantenidos a 5°C coincide con el comportamiento descrito por Mc Neil (1963) en *Physa propinqua* Tryon, 1865 (= *Physa gyrina*), durante el período invernal.

Por otra parte, el hecho de que en ambas especies sólo se hayan registrado oviposiciones en los acuarios con adultos mantenidos a 31°C concuerda con lo observado por Thomas & Mc Clintock (1990) en *P. acuta*, cuyos ejemplares mantenidos a mayor temperatura comienzan a oviponer más tempranamente.

Los juveniles de ambas especies se vieron afectados de igual manera por la falta de agua y no resistieron más de una semana en esas condiciones. No se registró en ningún ejemplar la reacción de enterrarse ni de secretar una capa mucosa protectora en la abertura. Los adultos de *S. marmorata*, en cambio, mostraron una mayor mortalidad que los de *P. acuta* en estas condiciones. Al igual que lo observado por De Witt (1955) y Mc Neil (1963) en *P. gyrina*, no se observó la formación de un epifragama ni en *P. acuta* ni en *S. marmorata*. Mc Neil (1963), entre otros, ha señalado la existencia de este comportamiento en *Lymnaea palustris* (Müller, 1774).

De Witt (1955) señala que los juveniles de *P. gyrina* se entierran en el fondo a medida que la charca que habitan comienza a secarse y ejemplares inmaduros fueron encontrados estivando en el fondo. Esta especie, no es capaz de sobrevivir sin agua cuando el sustrato es duro (Mc Neil, 1963). Por el contrario, ejemplares de *Aplexa fuliginea*, que habitan ambientes temporarios, no se entierran y mueren por desecación a las 74 horas (Monje Nájera, 1984), por lo que tiene una baja resistencia a la desecación. Monje Nájera (1984) señala que lo mismo ocurre con *Physa integra* y *Aplexa hypnorum*, las cuales no se entierran y permanecen en remanentes de agua con alta densidad y por lo tanto alta mortalidad. Esto coincide con lo observado tanto en juveniles como en adultos de *S. marmorata* y *P. acuta* que no se enterraron, resultando en una alta mortalidad, aunque los adultos de *P. acuta* resistieron más tiempo. Sin embargo, tanto *S.*

marmorata como *P. acuta* son capaces de habitar ambientes temporarios y no se debe a una resistencia a la desecación ya que la estrategia observada en campo consiste en permanecer en altas densidades en remanentes de agua. Si bien la mortalidad es alta, unos pocos ejemplares que sobrevivan restaurarán la población cuando se produzca la anegación del ambiente o el mismo se recolonizará por medio del transporte de oviposiciones pegadas a las patas de las aves.

Por otra parte, al igual que lo observado por Mc Neil (1963) en *P. gyrina* los ejemplares de mayor tamaño presentaron una mayor resistencia a las condiciones desfavorables, contrario a lo observado por De Witt (1955) en la misma especie, donde los juveniles son los que sobreviven a la estación seca.

CAPITULO 3 “Distribución”

INTRODUCCIÓN

En la Argentina los registros de Physidae no son numerosos si se los compara con los de otras familias de gasterópodos. A modo de ejemplo se puede mencionar que en la colección del Museo de La Plata se cuenta con 60 lotes de Physidae de localidades argentinas, mientras que hay 427 de Ampullariidae, 370 de Planorbidae, 244 de Chilidae, 237 de Cochliopidae, 200 de Lithoglyphidae, 166 de Lymnaeidae y 90 de Ancyliidae; sólo es inferior el número en Thiaridae (ocho lotes) y Glacidorbidae (dos lotes).

Physidae cuenta además con muy pocos estudios a nivel local, los cuales mencionan la presencia de cinco especies en territorio argentino. Por un lado, las especies aquí estudiadas, *Stenophysa marmorata* y *Physa acuta*, presentan la mayor cantidad de registros. También ha sido citada *Physella venustula* (Fig. 3.1a) la cual posee hasta el momento sólo tres registros en el país. Por último, *Physa aspii* (Fig. 3.1b) con localidad tipo en “Laguna de los murciélagos”, provincia de Formosa y *Physa loosi* (Fig. 3.1c) con localidad tipo en Santa Lucía, provincia de San Juan, fueron citadas luego por Fernández (1981) para las provincias de Salta y Chaco respectivamente, pero sin sitio específico. Estas dos especies sólo cuentan, después de un siglo, con las descripciones originales, basadas en caracteres de las conchillas.

Más allá de la identidad controversial de estas últimas tres especies, aquí se plantea realizar un análisis de la distribución de la familia, con mayor énfasis en *S. marmorata* y *P. acuta*.

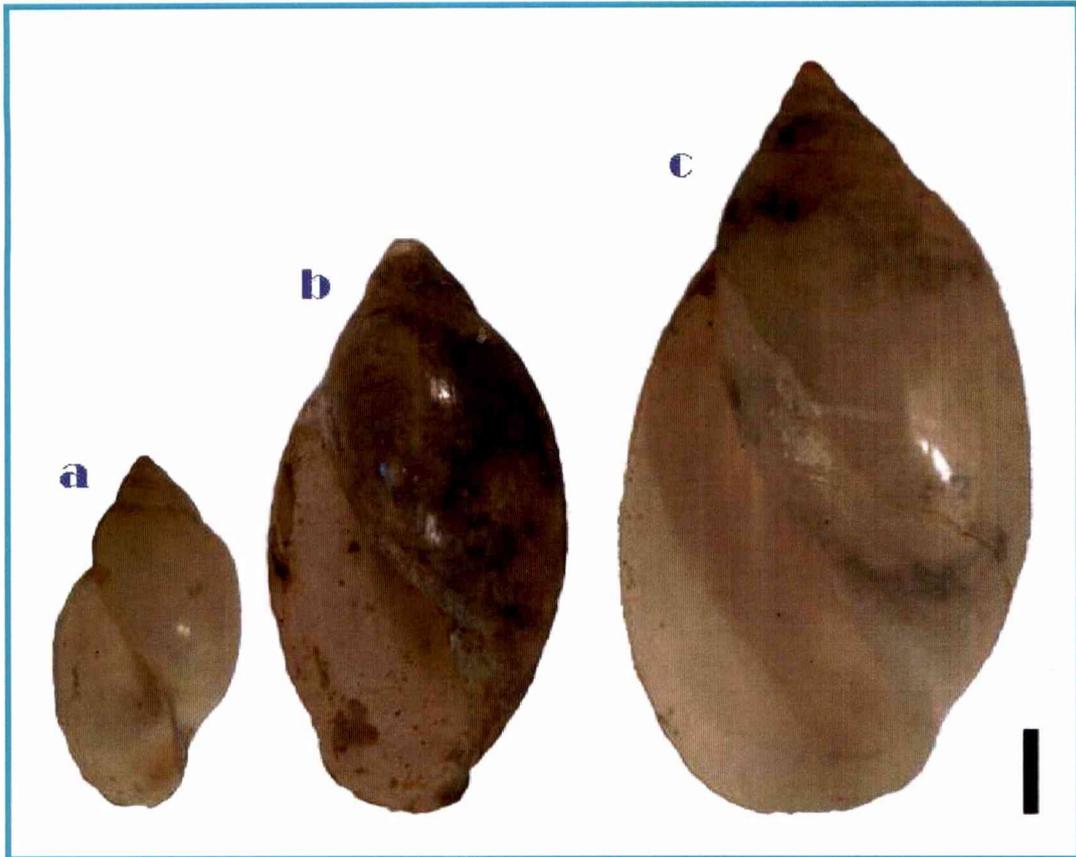


Fig. 3.1. Conchillas de *Aplexa nodulosa* (Biese, 1949) (= *Physella venustula*) (a), *Physa aspii* (b) y *Physa loosi* (c), lotes N° 8040, 1407 y 1404 respectivamente de la colección del MACN. Barra= 2 mm.

METODOLOGÍA

Material de estudio y análisis de distribución

Los análisis de distribución se realizaron sobre la base de lotes de colección, recolecciones propias y datos bibliográficos. Las colecciones revisadas fueron las pertenecientes al Museo de La Plata (MLP) y al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN). En la primera, se revisaron 75 lotes en total, 60 de localidades argentinas y 15 extranjeras, mientras que en la colección del MACN se revisaron 80 lotes, 48 de Argentina, 28 del exterior, y 4 sin procedencia. El material recolectado, en su mayoría fue posteriormente depositado en la Sección Malacología de la División Zoología Invertebrados del Museo de la Plata. En cuanto a los registros extraídos de la bibliografía, no son numerosos puesto que, son muy pocos los trabajos específicos sobre Physidae en la Argentina, entre los cuales puede mencionarse a Miquel (1985), Miquel & Parent (1996), Miquel & Zelaya (1999) y Paraense (2005).

El material de colección mayormente consiste sólo en conchillas, muchas veces rotas debido a su fragilidad. Los pocos lotes que incluyen partes blandas generalmente no han pasado por el proceso de relajación por lo que se encuentran retraídas en la conchilla, y mayormente han sido fijadas en alcohol, el cual endurece los tejidos. Este estado del material dificultó en muchos casos su correcta identificación. Por otra parte, algunos lotes no han podido ser geo-referenciados debido a que los datos de procedencia no están detallados (ejemplos: "Sierra de Córdoba" o "Valle del Río Primero, Córdoba").

Las colecciones personales de ejemplares de Physidae, fueron correctamente relajadas previamente a la fijación del mismo, por lo que se contó con partes blandas en buen estado para su adecuada determinación. Gran parte del material colectado, presentaba además, una correcta ubicación geográfica, ya que las coordenadas fueron obtenidas por G.P.S.

Finalmente, los datos fueron digitalizados y geo-referenciados para poder ser utilizados por sistemas de información geográfica. En este caso se empleó el programa de acceso libre DIVA-GIS 5.2 (www.diva-gis.org).

Análisis de cobertura

A efectos de estimar el grado de cobertura de la familia Physidae se tomaron en cuenta todos los registros geo-referenciados, algunos ingresados a la base de datos como indeterminados (25 registros), mientras que para estimar cobertura por especie se

consideraron fundamentalmente las colectas propias y aquellos lotes de colección mejor preservados.

Las estimaciones de cobertura de la familia y de las especies se realizaron siguiendo dos criterios. El primero de ellos, de acuerdo a la metodología utilizada por Rumi *et al.* (2006), plantea la superposición del mapa de la República Argentina con una cuadrícula compuesta por cuadrados de 10.000Km², considerados cada uno de ellos como una unidad de muestreo (UM). Finalmente se calculó el número de UM en los cuales se registraron ejemplares de Physidae y la proporción de esta superficie sobre la superficie de la totalidad de las UM de la Argentina.

Teniendo en cuenta que la familia estudiada habita ambientes de agua dulce, la segunda estrategia para estimar su cobertura consistió en considerar las cuencas hidrográficas como unidades geográficas, en lugar de emplear unidades de muestreo. Para esto se utilizó el mapa de cuencas del Sistema Nacional de Información Hídrica (2002), que divide el territorio argentino en 90 cuencas.

Co-ocurrencia de Physidae con otros Gastropoda

Se realizó un análisis de las asociaciones que se observan entre las especies de Physidae y otros Gastropoda de agua dulce, a los efectos de identificar las co-ocurrencias más frecuentes. Para esto último se utilizó la base de datos que fuera publicada por Rumi *et al.* (2006 y 2008). Esta base compila aproximadamente 4100 registros geo-referenciados provenientes de: colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires (MACN); Museo de La Plata, La Plata (MLP) y Fundación "Miguel Lillo", San Miguel de Tucumán (FML); citas bibliográficas además de las colecciones propias del equipo de trabajo.

Variables ambientales

Finalmente se compararon las variables climáticas (temperatura ambiental, máxima y mínima, y precipitación media anual y mínima mensual), juntamente con la altitud, de las localidades en las que se registraron ambas especies. Se realizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov en cada variable para evaluar la existencia de diferencias significativas entre las especies.

RESULTADOS

Distribución

La familia Physidae, de distribución cosmopolita, en la Argentina alcanza los 41° 10' de latitud sur, es decir, hasta la provincia de Río Negro. Al igual que en la mayoría de los Gastropoda, no existen registros para gran parte del territorio de Santiago del Estero y Oeste de Chaco, que se corresponden a la eco-región del Chaco Seco (Bertonatti & Corcuera, 2000), ni para la provincia de La Pampa en la eco-región del Espinal (Fig. 3.2 a y b). Tampoco se tienen registros de Physidae del NO, en las provincias de La Rioja y Catamarca.

Los registros más australes corresponden a la subfamilia Physinae, con un registro de *Physella venustula* para el Arroyo Ñireco en San Carlos de Bariloche (41° 09'S – 71° 18'O) (Miquel, 1985) y otro de *Physa acuta* para las cercanías de la localidad de Viedma (40° 40'S – 63° 14'O) (material colectado y donado por la Lic. A. Roche). *Stenophysa marmorata* (Aplexinae) alcanza su distribución más austral en la provincia de Buenos Aires en arroyos del este bonaerense (arroyo Los Cueros 37° 47'S - 57° 28'O) (material colectado y donado por la Lic. E. Tietze).

Stenophysa marmorata habita fundamentalmente ambientes lénticos, u ocasionalmente en arroyos bajos con vegetación o rocas que generen "refugios" donde la velocidad del agua se hace casi nula permitiendo el establecimiento de esta especie. *Physa acuta*, también es más frecuente en ambientes lénticos, sin embargo se la ha registrado además en cursos de agua con cierta corriente. Esta especie es frecuentemente registrada en ambientes de origen antrópico, como canales, acequias, lagunas artificiales, embalses, incluso muchos de ellos con cierto grado de contaminación como los receptores de desagües urbanos. En monitoreos realizados en lagunas artificiales del norte de la provincia de Buenos Aires *P. acuta* se encuentra entre las primeras especies en colonizar dicho ambiente junto con *Heleobia parchappi*, *Pomacea canaliculata* y en menor medida *Biomphalaria peregrina*.

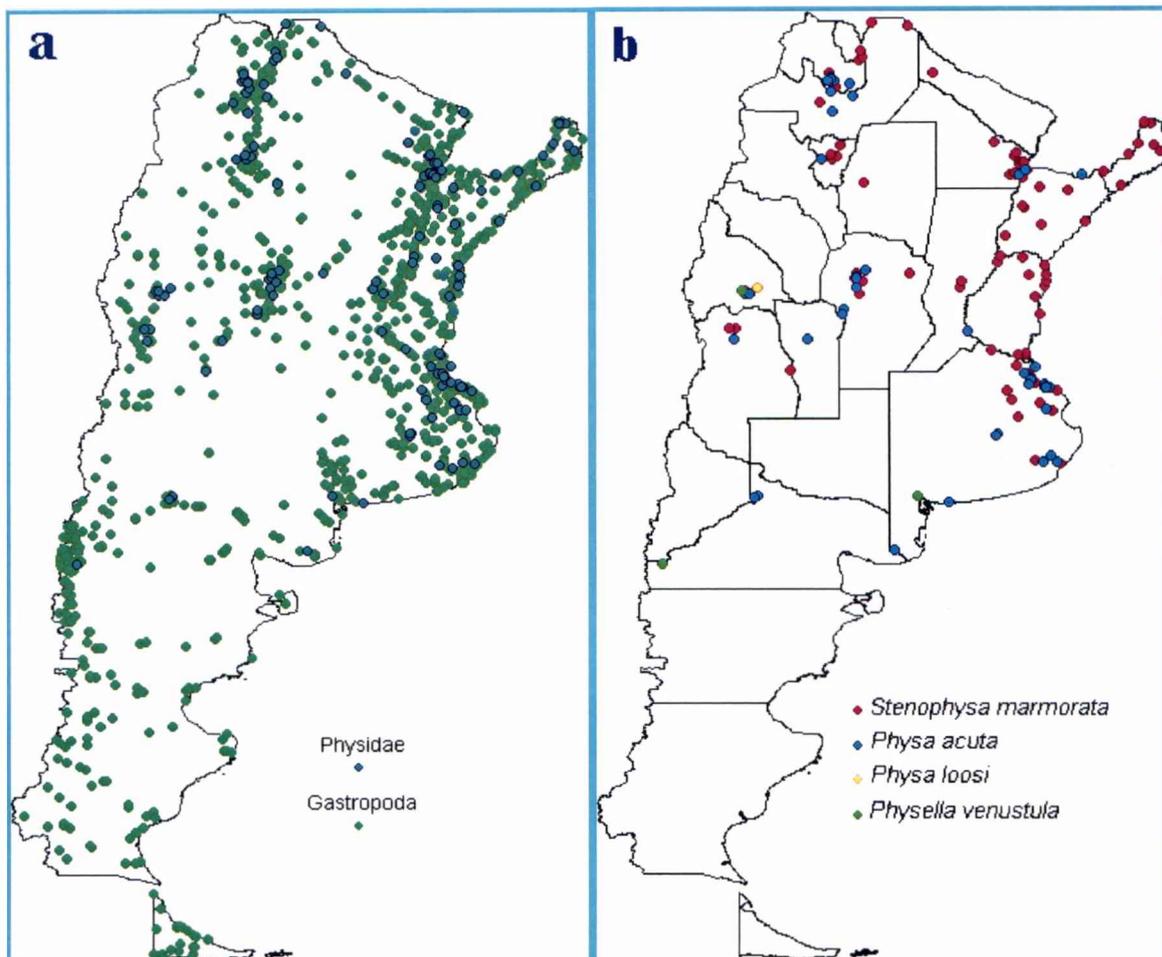


Fig. 3.2. a-Registros de gasterópodos de agua dulce en la República Argentina (puntos verdes) y de la familia Physidae (en azul). b- Registros de las especies de Physidae.

Análisis de Cobertura

Al superponer la cuadrícula descrita en metodología con el mapa de la Argentina, ésta queda cubierta por 349 UM (Fig. 3.3 a). Superponiéndola con los registros de Physidae se obtiene un total de 57 UM ocupadas por esta familia, que representan una cobertura del 16,33% de la superficie total del país. *Stenophysa marmorata* se encuentra en el 12,61% de las UM del país (44 UM), mientras que *P. acuta* sólo en el 7,16% (25 UM). Sin embargo, si tenemos en cuenta que de acuerdo a la base de datos de gasterópodos (Rumi et al. 2006) éstos ocupan en total sólo 228 UM, la familia Physidae presenta entonces una cobertura del 25% de esta superficie (Fig. 3.3 b), con una cobertura de 19,3% de *S. marmorata* y de 10,96% de *P. acuta* (Fig. 3.4 a y b).

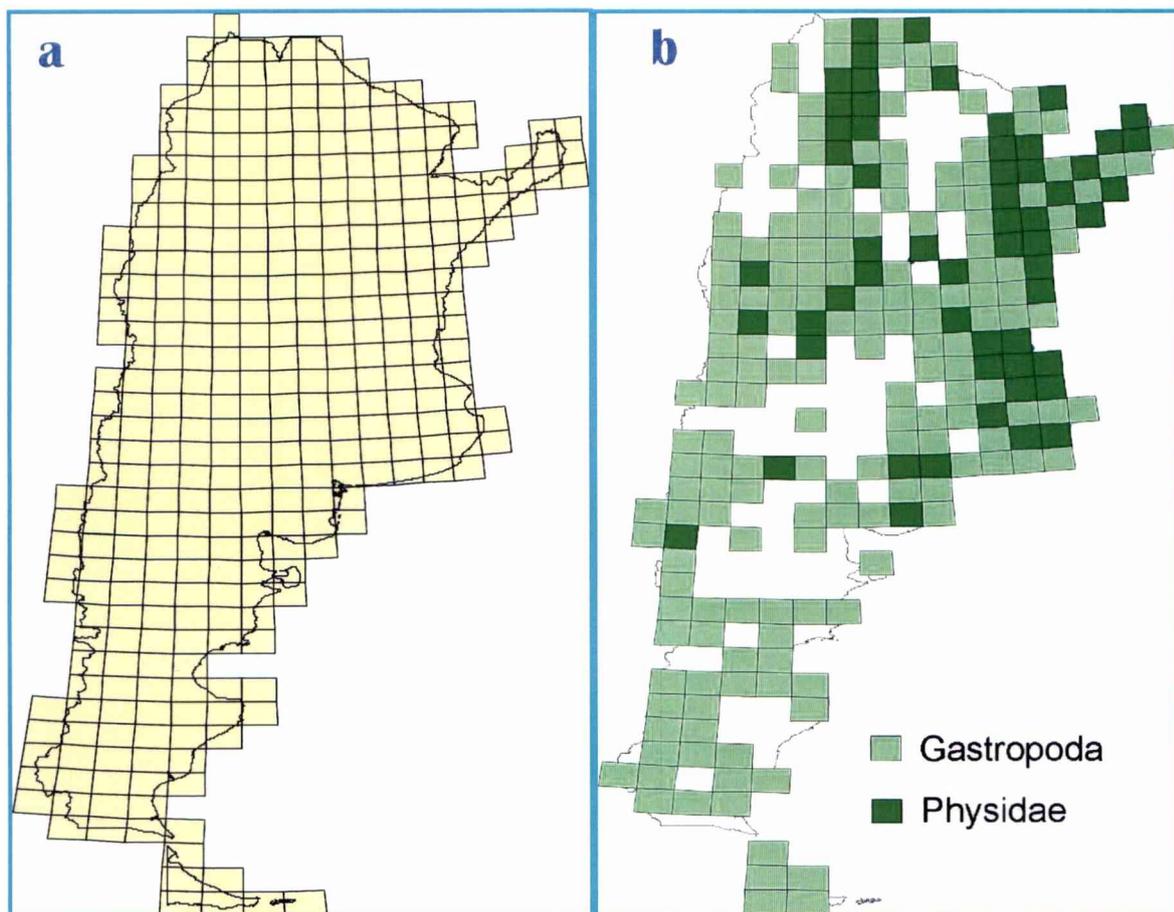


Fig. 3.3. a- Total de UM que cubren el territorio de la República Argentina, resultado de la superposición del mapa de ésta con la cuadrícula descrita en metodología. **b-** Total de UM de la Argentina ocupadas por gasterópodos de agua dulce y por la familia Physidae.

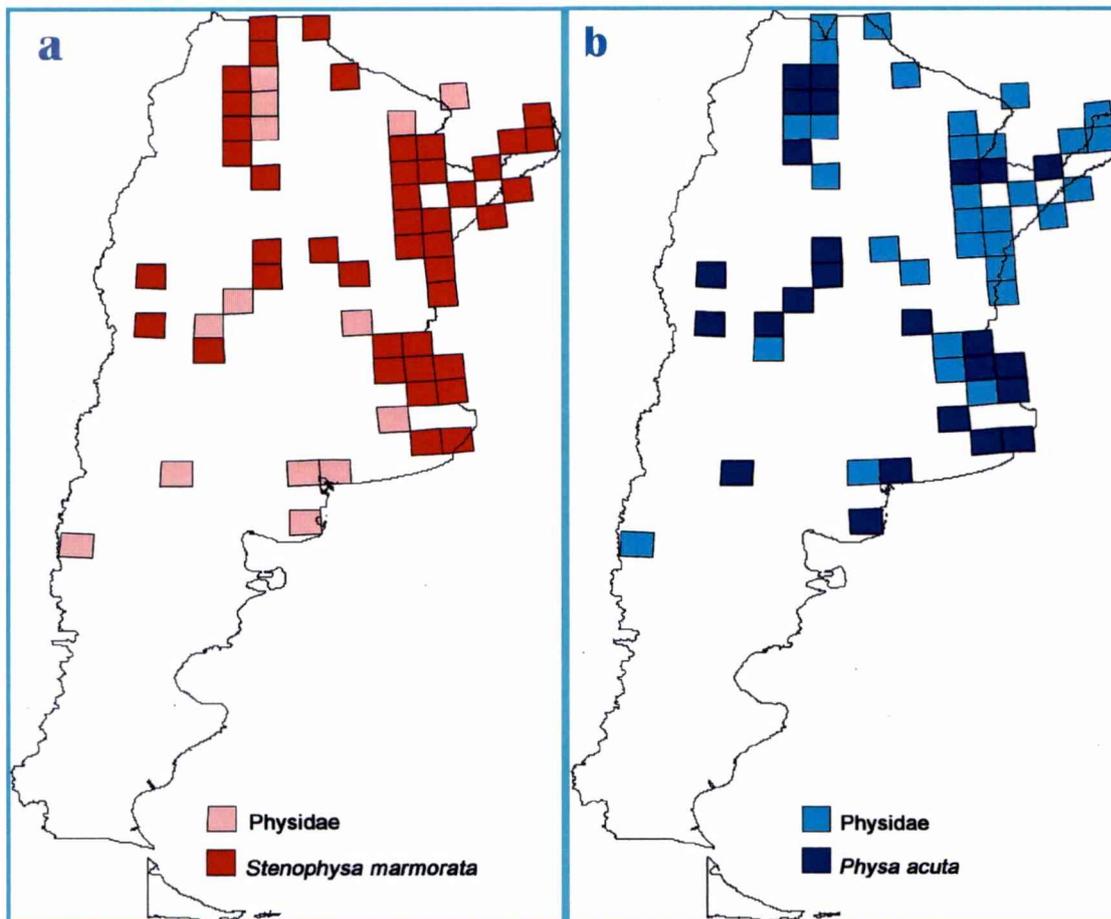


Fig. 3.4. UM ocupadas por Physidae en las que se encuentra *S. marmorata* (a) y *P. acuta* (b).

De las 90 cuencas hidrográficas descritas por el Sistema Nacional de información Hídrica la familia physidae se distribuye en 41 (45,55%), faltando no sólo en el sur sino también en un área que describe una diagonal desde el noroeste al centro-este (Fig. 3.5 a). Esta zona coincide con cuencas de características endorreicas, salinas, con cursos de agua temporarios, o de pobre drenaje, y algunos otros permanentes asociados al gradual deshielo de las altas cumbres.

Stenophysa marmorata se encuentra en 32 cuencas (35,55%), fundamentalmente del NE; es muy frecuente en las cuencas pertenecientes al Sistema del Plata (Fig. 3.5 b). *Physa acuta* se distribuye en 21 cuencas (23,33%), llegando al sur hasta las cuencas de los ríos Neuquén y Negro. Es notable su ausencia en el Río Uruguay y sus tributarios (Fig. 3.5 c). Por otra parte, cabe destacar que los primeros registros de esta especie en el Alto Paraná corresponden a un canal de desagüe de la ciudad de Paso de la Patria y al embalse de la represa hidroeléctrica de Yacretá, ambos ambientes productos de la obra humana.

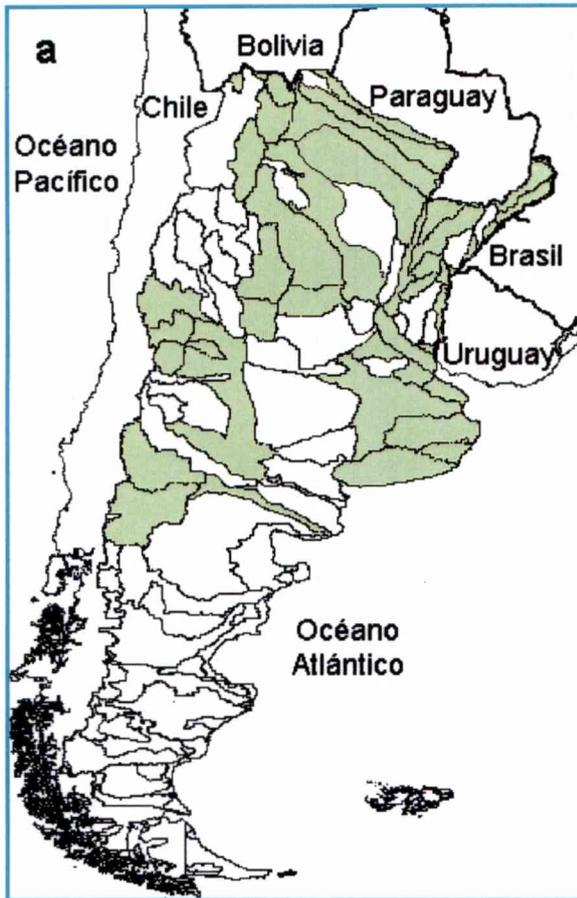
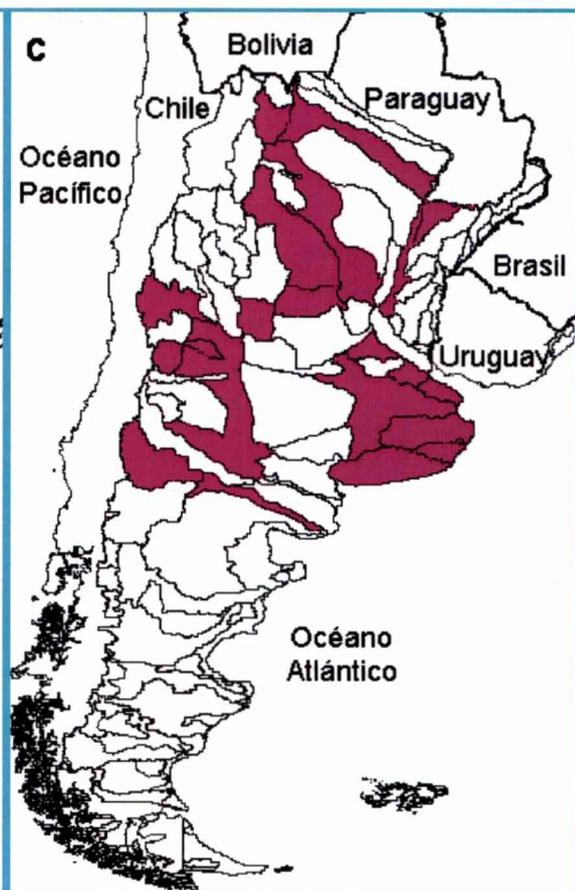
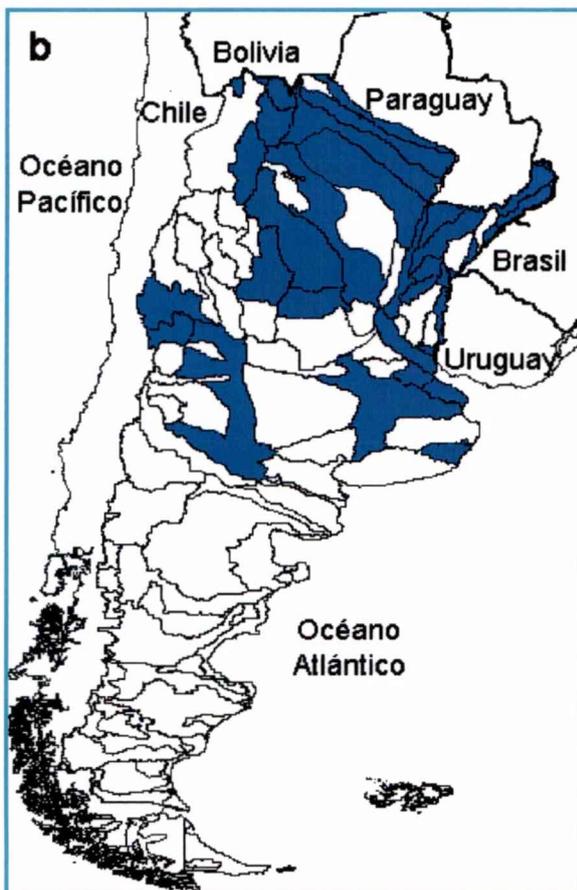


Fig. 3.5. Cuencas en donde se distribuye la familia Physidae (a), *S. marmorata* (b) y *P. acuta*(c).



Co-ocurrencia de Physidae con otros Gastropoda

Al intersepar los registros geo-referenciados de Physidae con la base de gasterópodos encontramos que, en sitios donde se ha registrado la presencia tanto de *S. marmorata* como de *P. acuta* se han encontrado además cinco especies de Ampullariidae, dos de Ancyliidae, cuatro de Cochliopidae, cinco de Chiliniidae, seis de Lithoglyphidae, dos de Lymnaeidae, once de Planorbidae y dos de Thiaridae (Tabla 3.1). Dos de estas especies son consideradas exóticas en la Argentina: *Lymnaea columella* (Say, 1817) (Lymnaeidae) de Norteamérica y *Melanoides tuberculatus* Müller, 1758 (Thiaridae) originaria del Sur de Asia, Australia y África (Rumi *et al.*, 2008).

Otras 19 especies sólo se han registrado junto a *S. marmorata* y sólo tres especies han sido citadas en sitios donde *P. acuta* es el único representante de la familia Physidae (Tabla 3.2). La mayoría de las especies que se han encontrado sólo con *S. marmorata* presentan una distribución que abarca fundamentalmente las cuencas de los ríos Paraná, Uruguay o Iguazú, mientras que las que se hallaron con *P. acuta* se distribuyen principalmente por el centro-oeste y sur del país.

Cabe destacar que muchas de estas especies, si bien se han registrado en el mismo sitio, no necesariamente lo hacen en igual ambiente. Es el caso de especies de Chiliniidae, Lithoglyphidae y Thiaridae que son registradas en saltos y correderas de los ríos Iguazú y Uruguay, mientras que *S. marmorata* se encuentra en los bajos alledaños. Lo mismo ocurre con la especie *Acorbis petricola* (Odhner, 1937) que habita en el Salto Arrechea, a escasos metros de una charca temporaria donde se encuentra *S. marmorata*.

Tabla 3.1. Especies registradas en los mismos sitios donde se encuentran tanto *S. marmorata* como de *P. acuta*.

Ampullariidae Gray, 1824

Asolene platae (Maton 1809)

A. pulchella (Anton, 1839)

Pomacea canaliculata

P. scalaris (d'Orbigny, 1835)

Pomella megastoma (Sowerby, 1825)

Cochliopidae Tryon, 1866

Heleobia castellanosae (Gaillard, 1974)

H. guaranítica (Doering, 1884)

H. parchappii

H. piscium (d'Orbigny, 1835)

Tabla 3.1. Continuación.

Ancylidae Rafinesque, 1815

Hebetancylus moricandi

Uncancylus concentricus

Chiliniidae Gray, 1828

Chilina fluminea (Maton, 1809)

C. gallardoi Castellanos & Gaillard, 1981

C. megastoma Hylton Scott, 1958

C. parchappei (d'Orbigny, 1835)

C. rushi Pilsbry, 1911

Lithoglyphidae Troschel, 1857

Potamolithus agapetus Pilsbry, 1911

P. buschii (Frauenfeld, 1865)

P. lapidum (d'Orbigny, 1835)

P. paranensis Pilsbry, 1911

P. peristomatus (d'Orbigny, 1835)

P. petitianus d'Orbigny, 1840

Lymnaeidae Rafinesque, 1815

Lymnaea columella

L. viatrix (d'Orbigny, 1835)

Planorbidae Rafinesque, 1815

Antillorbis nordestensis Harry & Hubendick, 1963

Biomphalaria orbignyi Paraense, 1975

B. peregrina

B. straminea (Dunker, 1848)

B. tenagophila

Drepanotrema anatinum (D'Orbigny, 1835)

D. cimex (Moricand, 1839)

D. depressissimum (Moricand, 1839)

D. heloicum (d'Orbigny, 1835)

D. kermatoides

D. lucidum (Pfeiffer, 1839)

Thiaridae Troschell, 1857

Aylacostoma stigmaticum Hylton Scott, 1954

Melanoides tuberculatus

Tabla 3.2. Especies registradas en los sitios donde la familia Physidae se encuentra representada sólo por *S. marmorata* o sólo por *P. acuta*.

Stenophysa marmorata	Ampullariidae
	<i>Asolene spixi</i> (d'Orbigny, 1835)
	<i>Felipponea elongata</i> (Dall, 1921)
	<i>F. iheringi</i> (Pilsbry, 1933)
	<i>F. neritiformis</i> (Dall, 1919)
	<i>Marisa planogyra</i> Pilsbry, 1933
	<i>Pomacea insularum</i> (d'Orbigny, 1835)
	<i>Pomella americanista</i> (Ihering, 1919)
	Cochliopidae
	<i>Heleobia montana</i> (Doering, 1884)
	<i>H. tucumana</i> (Gaillard, 1974)
	Chiliniidae
	<i>Chilina guaraniana</i> Castellanos & Miquel, 1980;
	Lithoglyphidae
	<i>Potamolithus doeringi</i> Pilsbry, 1911
	<i>P. hidalgoi</i> Pilsbry, 1896
	<i>P. iheringi</i> Pilsbry, 1896
	<i>P. orbignyi</i> Pilsbry, 1896
	<i>P. philipianus</i> Pilsbry, 1911
	<i>P. rushii</i> Pilsbry, 1896
Planorbidae	
<i>Acorbis petricola</i>	
<i>Biomphalaria intermedia</i> (Paraense & Deslandes, 1962)	
Thiaridae	
<i>Aylacostoma guaraniticum</i> (Hylton Scott, 1951)	
Physa acuta	<i>Anisancylus oblicuus</i> (Broderip & Sowerby, 1832)
	(Ancyliidae)
	<i>Heleobia hatcheri</i> (Pilsbry, 1911)
	(Cochliopidae)
	<i>Chilina gibbosa</i> Sowerby, 1841
(Chiliniidae)	

Al superponer las UM ocupadas por Physidae con las UM ocupadas por las restantes familias de gasterópodos de agua dulce presentes en la Argentina se obtiene que el mayor solapamiento se da con Planorbidae. En el 91,23% de las UM ocupadas por Physidae también se encuentran ejemplares de Planorbidae. Cabe destacar que esta familia es la de más amplia distribución en el país, de manera que esta superficie se corresponde sólo al 37,96% de la ocupada por Planorbidae (Fig. 3.6). En cambio, el 80,7% de la superficie ocupada por Physidae es coincidente con el 50% ocupado por Ampullariidae y el 66,67% es compartido con Ancyliidae que se corresponde al 54,29% de la superficie ocupada por esta familia. Cabe destacar que las 14 UM coincidentes con las ocupadas por Lithoglyphidae corresponden a sitios donde se registra *S. marmorata*, ya que con *P. acuta* sólo coinciden en 6 UM.

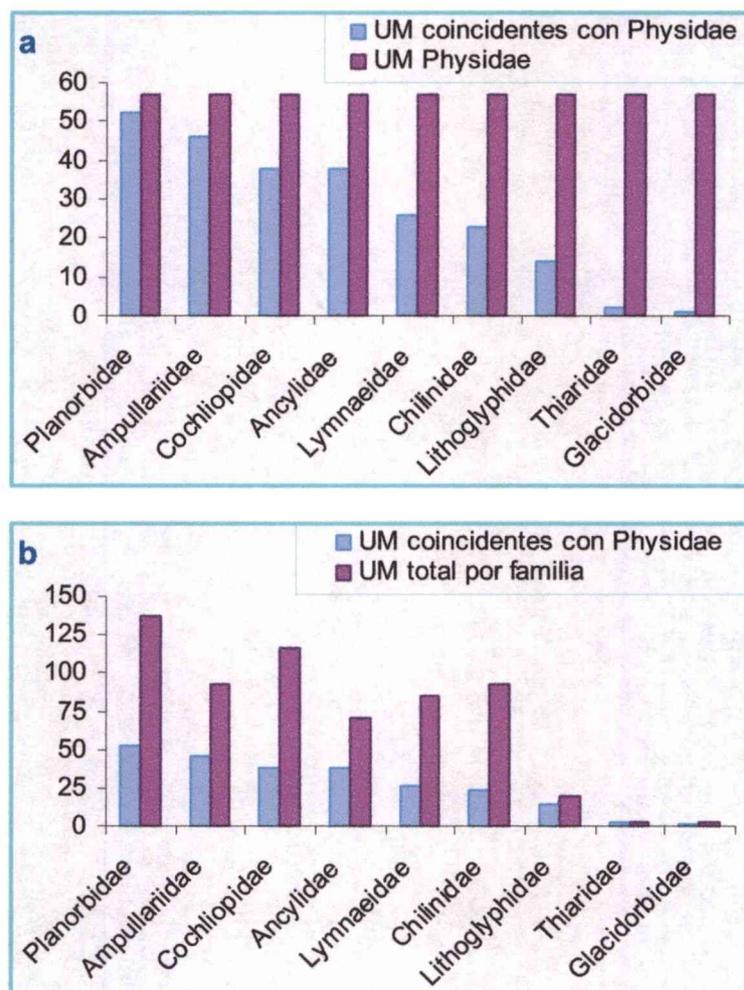


Fig. 3.6. a- Número de unidades de muestreo (UM) ocupadas por Physidae y número de estas UM que coinciden con las ocupadas por otras familias. b- Número total de UM ocupadas por cada familia de Gastropoda y número de esas UM que coinciden con las ocupadas por Physidae.

Distribución de *S. marmorata* y *P. acuta* y su relación con variables ambientales

Todas las variables ambientales consideradas presentaron diferencias significativas entre las especies a un umbral de significación alfa de 0,05. Ambas especies habitan desde los 2 m sobre el nivel del mar pero se han registrado ejemplares de *S. marmorata* a 3.012 m en El Manzano, Salta y a 2.453 m entre las localidades de Volcán y Tumbaya, Jujuy. En cambio, el registro a mayor altitud de *P. acuta* corresponde a Tafi del Valle, Tucumán a 2.262m de altitud.

Las localidades en donde se ha registrado a *S. marmorata* presentaron un mayor rango de temperaturas (Fig. 3.7 a), con un valor de temperatura mensual mínima de -3,9°C (en julio), coincidiendo con la localidad de mayor altitud antes mencionada, y un valor de temperatura máxima mensual de 35,4°C (en diciembre) en la provincia de Formosa. Mientras que el valor de temperatura mensual mínima registrada para *P. acuta* fue de -2,1°C (en julio) en las sierras de Córdoba, y un valor de temperatura máxima mensual de 34,1°C (en enero) en la provincia de San Juan. Si bien, el valor más extremo de temperatura mínima se ha registrado en sitios habitados por *S. marmorata*, los valores medios de temperatura mínima son menores en las localidades donde se halló a *P. acuta* (6,8°C y 3,4°C respectivamente).

Las temperaturas mínimas de los registros de *S. marmorata* están correlacionados con la latitud (coeficiente de Spearman= -0,44, $p < 0,0001$), mientras que en *P. acuta* se correlacionan con la altitud (coeficiente de Spearman= -0,72, $p < 0,0001$).

Ambas especies se encuentran en la provincia de San Juan donde se han registrado los valores más bajos de precipitación media anual (entre 8 y 9 mm). En localidades con valores de precipitación media anual por encima de los 100mm se encuentra principalmente a *S. marmorata* (Fig. 3.7 b).

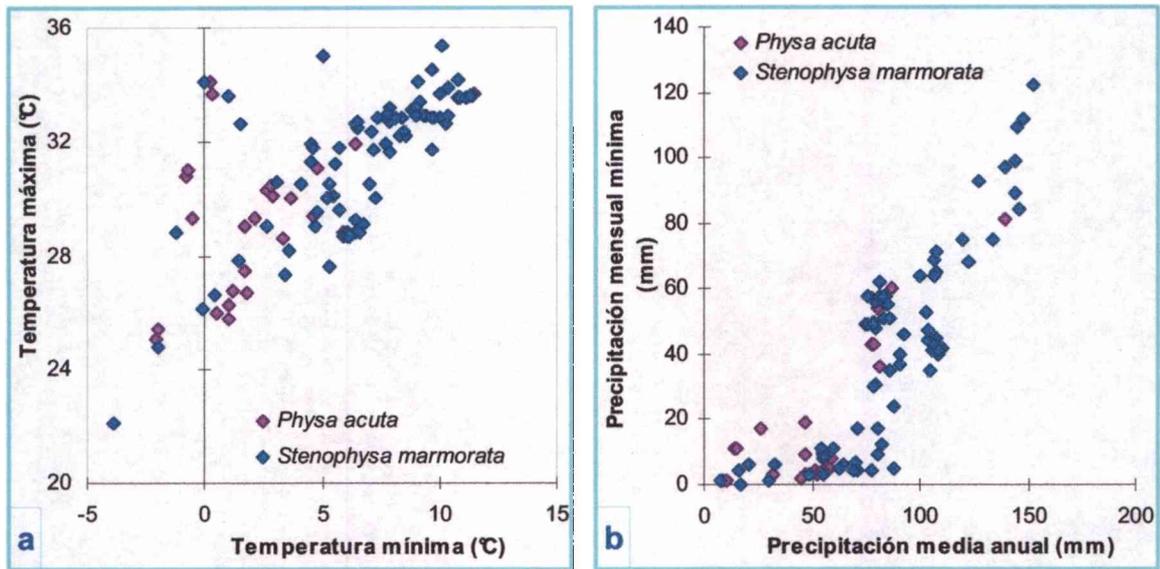


Fig. 3.7. a- Valores de temperatura ambiental máxima y mínima para cada registro de *S. marmorata* y *P. acuta*. **b-** Valores de precipitación mensual mínima y media anual para cada registro de *S. marmorata* y *P. acuta*.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

La familia Physidae, de amplia distribución, habita latitudes más altas que cualquier otro Gastropoda de agua dulce, siendo diversa tanto en los trópicos como en las regiones boreales. En el hemisferio norte, los registros con latitud más alta corresponden a especies de Aplexinae, *Sibirenauta depressior* (Middendorff, 1851) cercana a los 73°30'N en la Península Taimyr de Rusia y *S. pictus* (Krause, 1883) a 72°N en la isla Banks del archipiélago ártico de Canadá. Los registros septentrionales más extremos de Physinae corresponden a *Physa streletzkae* Starobogatov & Budnikova, 1976, a 64°53'N en Chukotsk, Siberia y a *P. skinneri* Taylor, 1954 a 69°21'N en Umiat, Alaska (Taylor, 2003).

En el hemisferio sur el rango es mucho menos extenso. Taylor (2003) señala que la subfamilia Aplexinae alcanza en Argentina los 35°S, mientras que el registro más austral de Physinae alcanza los 33°05'S en Valparaíso, Chile. Sin embargo, *Stenophysa marmorata* (Aplexinae) alcanza los 37°47'S en la provincia de Buenos Aires. Por otra parte, dentro de los Physinae, *Physa acuta* ha sido registrada en cercanías de la localidad de Viedma en Río Negro (40°40'S) y Miquel (1985) cita a *Physella venustula* para el Arroyo Ñireco en San Carlos de Bariloche, a una latitud de 41°09'.

Stenophysa marmorata presenta una mayor cobertura probablemente producto de un mayor número de lotes antiguos de esta especie, la cual ha sido registrada aproximadamente desde 1917 hasta el presente, mientras que los lotes más antiguos de *P. acuta* son de la década del 70.

El análisis de cobertura demuestra que Physidae presenta un patrón de distribución muy similar al de Ampullariidae, presentándose fundamentalmente en las cuencas del sistema del Plata y faltando en el extremo sur del país.

Los extremos en altitud hasta ahora registrados pertenecen a poblaciones de *Mayabina carolita* (Jousseau, 1887) situadas a 3200m en Huamachuco, Perú. En las montañas rocosas de los Estados Unidos de América, *Physa skinneri* alcanza los 2.908m y *Sibirenauta elongatus* (Say, 1821) se encuentra por encima de los 2.469m. *Haitia mexicana* (Philippi, 1841) ha sido registrada a 2.500m en la selva nublada de Sierra Juárez, Oaxaca, México (Taylor, 2003). De esta manera *S. marmorata* y *P. acuta* se encuentran entre las especies registradas a mayor altitud, encontrándose la primera de ellas a 3.012m (en la provincia de Salta) y la segunda a 2.262m (en la provincia de Tucumán).

Las fluctuaciones en la densidad de las poblaciones de Physidae, que muchas veces dificulta su hallazgo, probablemente sea uno de los motivos de la subestimación de su distribución en el país.

CONCLUSIONES FINALES

- Los caracteres morfológicos analizados permitieron confirmar la identidad de *Stenophysa marmorata* y reubicar taxonómicamente a "*Physella cubensis*" como *Physa acuta*. Se demostró que, si bien existen diferencias conchológicas entre estas especies, las conchillas presentan gran variabilidad por lo cual, al igual que para otros Gastropoda de agua dulce, es necesario la observación de las partes blandas para una correcta determinación. Como aporte original al conocimiento anatómico de estas especies se describieron las características de la rádulas basadas en la observación de las mismas bajo microscopio electrónico de barrido, donde se evidenció la asimetría del diente central de *S. marmorata* a diferencia del central simétrico de *P. acuta*. Asimismo, se observó la presencia de una papila genital femenina externa en *S. marmorata*, no mencionada anteriormente por otros autores y que no está presente en *P. acuta*.
- Tanto en campo como en condiciones de laboratorio se evidenció una mayor tasa de crecimiento en longitud y biomasa en *Stenophysa marmorata* respecto de *P. acuta*. Si bien, el ritmo de crecimiento está relacionado con la temperatura y la alimentación, en este caso, las diferencias observadas entre las constantes de crecimiento de *S. marmorata* y *P. acuta* no pueden atribuirse a estos factores, ya que en campo no se observaron diferencias significativas en la temperatura de los ambientes estudiados y en laboratorio ambas especies estuvieron sometidas a iguales condiciones de temperatura y alimento.
- En campo, se observaron para *S. marmorata*, dos épocas de reclutamiento, una en primavera y otra en verano. Los ejemplares de *S. marmorata* nacidos en primavera comienzan a oviponer aproximadamente a las 18 semanas, con una longitud media estimada de acuerdo a la curva de crecimiento, de 7,3 mm. En cambio, los ejemplares nacidos en verano retardan su madurez sexual pero no su crecimiento en longitud, comenzando a oviponer en aproximadamente 34 semanas, con una longitud media estimada de 11 mm. Esta especie en condiciones de laboratorio aumenta su tasa de crecimiento con respecto a lo observado en campo, sin embargo, alcanza un menor tamaño y acorta su tiempo de vida, sobreviviendo sólo 60 semanas mientras que de acuerdo a los resultados obtenidos en campo se puede estimar que viviría más del doble de tiempo. Por otra parte, produce oviposiciones con menor número de huevos que las observadas en ambientes naturales. La primera oviposición de *S. marmorata* en condiciones de laboratorio sucede en la semana 26, a la cual llegan con una talla media de 6,6mm.

- En campo, *P. acuta* no presentó estacionalidad reproductiva. Tampoco se observaron grandes diferencias en el ritmo de crecimiento de las diferentes cohortes, ya que, presentaron constantes de crecimiento similares, apenas menor en otoño. *Physa acuta* en condiciones de laboratorio crece a un ritmo más lento, sin embargo, logra tamaños similares a los encontrados en campo, a pesar de sobrevivir sólo 88 semanas mientras que, en campo se estima una longevidad de más del doble de ese tiempo. El inicio de la oviposición en *P. acuta*, en condiciones de laboratorio, ocurre en la semana 13, coincidiendo con el período de tiempo existente entre las épocas de reclutamiento observadas en campo, de aproximadamente 12 a 14 semanas. La longitud observada al comienzo de etapa reproductiva en condiciones de laboratorio fue de 3,6 mm, mientras que, la media estimada en campo fue de 2,64 mm.
- El número de oviposiciones puestas por individuo no difiere entre las especies, sin embargo en *P. acuta* el número medio de huevos por oviposición es mayor, de manera que la fecundidad es mayor, al igual que el porcentaje de huevos que logra eclosionar. Cabe destacar que este porcentaje disminuye con la edad en *P. acuta*, no ocurriendo lo mismo en *S. marmorata*. También se evidenció, en ambas especies, la existencia de una correlación positiva entre el tamaño de las ovadas y el de los ejemplares que las producen. Lo mismo ocurre con el número medio de huevos y oviposiciones que aumenta con el crecimiento de los ejemplares.
- La expectativa de vida, el valor reproductivo y la tasa básica de reproducción resultaron mayores en *P. acuta*, sin embargo esto no se tradujo en una mayor tasa intrínseca de crecimiento natural, la cual no mostró diferencias entre ambas especies. Esto se debe a que si bien *P. acuta* pone más huevos, lo hace en un período más prolongado.
- La longevidad fue mayor en *P. acuta* tanto por lo evidenciado en laboratorio como por lo estimado en campo. Por otra parte, en *S. marmorata*, los picos de fecundidad afectan la supervivencia y el crecimiento, lo cual no ocurre en *P. acuta*.
- En *S. marmorata* el número de individuos en condiciones naturales disminuyó con el aumento de la temperatura, mientras que, en condiciones de laboratorio, su mortalidad aumentó tanto a temperaturas bajas como altas. *Physa acuta* fue más resistente que *S. marmorata* tanto a las bajas temperaturas como a las altas. El aumento de temperatura en el laboratorio provocó en ambas especies oviposiciones más tempranas y una mayor mortalidad probablemente debido a un aumento en el metabolismo. El número de ejemplares de *S. marmorata* en campo, también disminuyó con el aumento de TDS, mientras que la abundancia de *P. acuta*

se vio afectada por el aumento en la concentración de oxígeno. De acuerdo a los ensayos realizados respecto a la tolerancia a la desecación, tanto *S. marmorata* como *P. acuta* no sobreviven mucho tiempo sin agua, tampoco fueron capaces de enterrarse ni de generar algún tipo de cubierta protectora en la abertura.

- En la Argentina, *P. acuta* presenta una menor cobertura espacial y registro temporal que *S. marmorata*, sin embargo, alcanza mayores latitudes. *Physa acuta* presenta una distribución en parches y se la encuentra fundamentalmente asociada a ambientes de origen antrópico, como lo son diques y acequias.
- La falta de registros de *P. acuta* en territorio argentino previos a la década del setenta, a pesar de las ventajas reproductivas y de tolerancia al stress que presentó con respecto a la especie autóctona *S. marmorata*, corroboraría su condición de exótica. Asimismo, de acuerdo con Morton (1996), *P. acuta* cumple con varias de las cualidades de una especie invasora, como son: la rápida madurez sexual, la alta fecundidad, un lapso de vida corto, poseer amplia tolerancia fisiológica y la habilidad de colonizar distintos tipos del habitats, fundamentalmente artificiales.

Finalmente, el hecho de que ambas especies se hayan estudiado en iguales condiciones de laboratorio y en situaciones similares en campo, permite concluir que las diferencias observadas en tasas de crecimiento, longevidad, número de eventos reproductivos y fecundidad, se deben fundamentalmente a diferencias fisiológicas de las mismas. Los resultados obtenidos en campo muestran una estrategia reproductiva más exitosa en *P. acuta*, que no presenta estacionalidad y se reproduce todo el año. Además de iniciar su etapa reproductiva en menor tiempo y presentar una mayor longevidad. Esto también pudo corroborarse en condiciones de laboratorio donde esta especie mostró mayores valores de fecundidad y porcentaje de huevos viables además de un período reproductivo constante y más prolongado. Tanto en campo como en laboratorio, *S. marmorata* presentó tasas de crecimientos mayores a las observadas en *P. acuta*. Seguramente el mayor gasto energético invertido en el crecimiento va en detrimento de su longevidad y fecundidad.

La mayor sensibilidad de *S. marmorata* a las bajas temperaturas explicaría su ausencia en altas latitudes donde sí se encuentra *P. acuta*. Si bien, ambas especies son capaces de habitar ambientes temporarios, ninguna de ellas sobreviven mucho tiempo sin agua, tampoco son capaces de enterrarse ni de generar algún tipo de cubierta protectora en la abertura. Sin embargo, la maduración sexual más temprana de *P. acuta* le permitiría repoblar un ambiente, o colonizar nuevos, más fácilmente que *S. marmorata*.

De este modo, el alto grado de dispersión demostrado por *P. acuta*, en un tiempo menor al registrado para *S. marmorata*, podría ser explicado por una maduración sexual más temprana, el desarrollo de un mayor número de generaciones por año, mayores potenciales reproductivos y longevidad, verificados tanto en campo como en condiciones de laboratorio, sumado a una mayor tolerancia a stress hídrico y térmico.

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized name and a smaller signature below it.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUAYO, C. G., 1938, Los moluscos fluviátiles Cubanos. *Mem. Soc. Cub. Hist. Nat.*, 12: 203-242, 253-276.
- ARAMAYO, S. A., B. GUTIÉRREZ TÉLLEZ & R. A. SCHILLIZZI, 2005, Sedimentologic and paleontologic study of the southeast coast of Buenos Aires province, Argentina: A late Pleistocene–Holocene paleoenvironmental reconstruction. *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 65-71.
- BAKER, F. C., 1926, Nomenclatural notes on American freshwater Mollusca. *Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Lett.*, 22: 193-205.
- BAKER, H. B., 1930, The Mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela, Part VI. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 210: 1-94.
- BALUKU, B. & M. LOREAU, 1989, Étude comparative de la dynamique des populations de *Biomphalaria pfeifferi* (Gastropoda, Planorbidae) dans deux cours d'eau du Zaïre oriental. *Revue de Zoologie Africaine- Journal of African Zoology*, 103: 311-325.
- BASSO, N. G. & A. I. KEHR, 1991, Postmetamorphic growth and population structure of the frog *Leptodactylus latinasus* (Anura: Leptodactylidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26(1): 39-44.
- BEGON, M.; J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND, 1988, *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega, Barcelona: 886 pp.
- BERTALANFFY, L. VON, 1938, A Quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10(2): 181-213.
- BERTONATTI, C. & J. CORCUERA, 2000, *Situación Ambiental Argentina 2000*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires: 440 pp.
- BROWN, T. F., 1937, The biology of *Physa anatina* Lea, a snail living in a sewage treatment plant. *Amer. Midl. Nat.*, 18: 251-259.
- CASTELLANOS, Z. A. de & M. C. GAILLARD, 1981, Mollusca, Gasteropoda, Chilinidae. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, PROFADU (CONICET), Buenos Aires, 15(4): 23-51.
- CHENG, T. C., 1978, *Parasitología General. IV. Platyhelminthes*. Ed. AC, Madrid: 370-464.
- CLENCH, W. J., 1930, Notes on Physidae with descriptions of new species. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5: 301-315.
- D'ORBIGNY, A., 1835, Sinopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum, in suo per American Meridionalem itinere collectorum. *Mag Zool.*, 5, Cl. 5 (61-62): 1-44.

- D' ORBIGNY, A., 1841, 1. Mollusques, en: Ramon de la Sagra, ed., *Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba*. A. Bertrand, Paris.
- DE FRANCESCO C. G. & S. DIEGUEZ, 2006, Paleoambientes del cuaternario tardío del sur de Mendoza: estado del conocimiento, problemas y perspectivas. Pp. 69-80, en: DURÁN, V. & V. CORTEGOSO, eds., *Arqueología y ambiente de áreas naturales protegidas de la provincia de Mendoza*. Anales de Arqueología y Etnología, Volumen especial N° 61, Mendoza.
- DE FRANCESCO C. G., M. A. ZÁRATE & S. E. MIQUEL, 2007, Late Pleistocene mollusc assemblages and inferred paleoenvironments from the Andean piedmont of Mendoza, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251: 461-469.
- DE WITT, R. M., 1954, Reproductive capacity in a pulmonate snail (*Physa gyrina* Say). *Amer. Nat.*, 88: 159-164.
- DE WITT, R. M., 1955, The ecology and life history of the pond snail *Physa gyrina*. *Ecology*, 36: 40-44.
- DILLON, R. T. Jr., J. D. ROBINSON, T. P. SMITH & A. R. WETHINGTON, 2005, No reproductive isolation between the freshwater pulmonate snails *Physa virgata* and *Physa acuta*. *Southwestern Naturalist*, 50: 415-422.
- DILLON, R. T. Jr., A. R. WETHINGTON, J. M. RHETT & T. P. SMITH, 2002, Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra*. *Invertebrate Biology*, 121(3): 226-234.
- DUNCAN, C. J., 1958, The anatomy and physiology of the reproductive system of the freshwater snail *Physa fontinalis* (L.). *Proc. Zool. Soc. London*, 131: 55-84.
- DUNCAN, C. J., 1959, The life cycle and ecology of the freshwater snail *Physa fontinalis* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 28: 97-117.
- FERNÁNDEZ, D., 1981, Mollusca, Gasteropoda, Physidae. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, PROFADU (CONICET), Buenos Aires, 15(6): 83-98.
- HERRMANN, S. A. & W. N. HARMAN, 1975, Comparative studies on the life cycle and ecology of two populations of *Physa heterostropha* (Say) (Gastropoda: Pulmonata). *Ohio J. Sci.*, 75(2): 85-95.
- HOLMBERG, E., 1909, Apuntes de Historia Natural I (2): 28.
- HSIU-PING, L., 1993, Diagnostic genetic loci for species in the genus *Physella*. *Malacological Review*, 26: 1-8.
- HYLTON SCOTT, M. I., 1963. Moluscos terrestres y de agua dulce de la Patagonia. *Biol. de l'Amérique Australe* II: 385-397

- HYLTON SCOTT, M. I., 1968. Repartition et biogéographie des mollusques de la Patagonie. *Biol. de l'Amérique Australe* IV: 269-273.
- IANNACONE, J., & L. ALVARIÑO, 1999, Ecotoxicidad aguda de metales pesados empleando juveniles del caracol de agua dulce *Physa venustula* (Gould, 1847) (Mollusca). *Gayana*, 63:101-110.
- IANNACONE, J., C. CABALLERO, & L. ALVARIÑO, 2002, Empleo del caracol de agua dulce *Physa venustula* Gould como herramienta ecotoxicológica para la evaluación de riesgos ambientales de plaguicidas. *Agric. Téc. (Chile)*, 62: 212-225.
- ITUARTE, C. F., 1989, Growth dynamics in a natural population of *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848) from Bella Unión, Artigas, Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24(1): 35-40.
- JOHNSON, R. K., T. WIEDDERHOLM & D. M. ROSENBERG, 1993, 4. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. Pp. 40-158, en: D. M. ROSENBERG & V. H. RESH, eds., *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York: 488pp.
- KENNARD, A. S. & B. B. WOODWARD, 1926, *Synonymy of the British non-marine Mollusca*, British Museum, London: 447p. En CLENCH, W. J., 1930, Notes on Physidae with descriptions of new species. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5: 301-315.
- MARTIN, P. R., 2001, Life cycle and production of the exotic snail *Physa venustula* (Pulmonata: Physidae) in the Napostá Grande stream, Southern pampas, Argentina. *Journal of Freshwater Ecology*, 16(1): 93-104.
- MATON, W. G. & T. RACKET, 1807, A descriptive catalogue of the British testacea. *Trans. Linn. Soc.*, 8(1): 17-250. En CLENCH, W. J., 1930, Notes on Physidae with descriptions of new species. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5: 301-315.
- Mc MAHON, R. F., 1975, Effects of artificially elevated water temperatures on the growth, reproduction and life cycle of a natural population of *Physa virgata* Gould. *Ecology*, 56: 1167-1175.
- Mc NEIL, C. W., 1963, Winter survival of *Stagnicola palustris nuttalliana* and *Physa propinqua*. *Ecology*, 44(1): 187-191.
- MIQUEL, S. E., 1983, Sobre la identidad genérica de Physidae argentinos (Mollusca Pulmonada). *Neotrópica*, 29(81): 96.
- MIQUEL, S. E., 1985, Presencia del género *Physella* Haldeman, 1842 en la República Argentina (Mollusca Pulmonada Physidae). *Neotrópica*, 31(85): 38.

- MIQUEL, S. E., 1986, Microanatomía e histología del complejo peniano de *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828) (Gastropoda Basommatophora Physidae). *Rev. Asoc. Ci. Nat. Lit.*, 17(2): 175-181.
- MIQUEL, S. E. & H. PARENT, 1996, Moluscos gasterópodos de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Malacological Review*, Ann. Arbor., 29: 107-181.
- MIQUEL, S. E. & D. G. ZELAYA, 1999, Nuevos hallazgos de *Physella cubensis* y *P. venustula* en la Argentina (Mollusca: Physidae). *Physis* (Bs. As.), secc. B, 57(132-133): 9-10.
- MONGE-NÁJERA, J., 1984, Preliminary observations on the ecology and behavior of *Aplexa fuliginea* (Pulmonata: physidae) in Costa Rica. *Brenesia*, 22: 69-83.
- MORTON, B., 1996, 1. The aquatic nuisance species problem : a global perspective and review. Pp. 1-54, en: FRANK D'ITRI, ed., *Zebra Mussels and Other Aquatic Nuisance Species*. Ann Arbor Press, Michigan.
- NEBEKER, A. & G. SCHUYTEMA, 1998, Chronic effects of the herbicide diuron on freshwater cladocerans, amphipods, midges, minnows, worms and snails. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 35: 441-446.
- NÚÑEZ, V. & P. E. PELICHOTTI, 2003, Sinopsis y nuevas citas para la distribución de la familia Physidae en la Argentina (Gastropoda: Basommatophora). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 8(80-81): 259-261.
- OLSEN, O. W., 1977, *Parasitología animal. II. Platelminfos acantocéfalos y nematelmintos*. Ed. AEDOS, Barcelona: 305-531.
- OSTROWSKI de NÚÑEZ, M., 1992, Trematoda. Familias Strigeidae, Diplostomidae Schistosomatidae, Spirorchiidae y Bucephalidae. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, PROFADU (CONICET), Buenos Aires, 9(1): 5-55.
- PARAENSE, W. L., 1986, *Physa marmorata* Guilding, 1828 (Pulmonata: Physidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 81(4): 459-469.
- PARAENSE, W. L., 1987, *Physa cubensis* Pfeiffer, 1839 (Pulmonata: Physidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 82(1): 15-20.
- PARAENSE, W. L., 2005, Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Argentina (Mollusca: Basommatophora). *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 100(5): 491-493.
- PARAENSE, W. L. & J. P. POINTIER, 2003, *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic specimens. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 98: 513-517.
- PARODIZ, J. J., 1956, Notas sobre *Physa* (Gastr. Pulm. Basom.). *Neotrópica*, 2: 19-21.
- PARODIZ, J. J., 1961, New and little known *Physa* from the paleocene of Patagonia. *Annals of Carnegie Museum*, 36: 1-4.

- PERERA de PUGA, G., J. P. POINTER, M. YONG CONG & J. L. FERRER LÓPEZ, 1991, Comparación del crecimiento de 2 especies de *Pomacœa* del área antillana, útiles como agente de control de enfermedades tropicales. *Revista Cubana Medicina Tropical*, 43(1): 36-38.
- PILSBRY, H. A., 1911, Non-marine mollusca of Patagonia. Princeton Univ. Exped. Patagonia. 1896-1899. 3 (5): 513-633.
- RABINOVICH J. E., 1972, Valor reproductivo: un parámetro poblacional útil en el control de insectos perjudiciales. *Acta Biol. Venez.*, 8(1): 23-34.
- RICHARDS, C. S., 1964, Studies on Puerto Rican Physidae. *U. S. Publ. Hlth. Rep.*, 79: 1025-1029.
- RINGUELET, R. A., 1981, Novedades sobre Physidae de América Austral (Basommatophora Pulmonata). *Neotrópica*, 27(78): 132.
- RODRIGUES CAPITULO, A. & L. C. FREYRE, 1989, Demografía de *Paleomonetes* (*Paleomonetes*) *argentinus* Nobili (Decapoda Natantia). I. Crecimiento. *Limnobiós*, 2(10): 744-756.
- RUMI, A., 1993, Radular variability and life tables of two morphs of *Biomphalaria peregrina* (Pulmonata, Planorbidae). *J. Med. & Appl. Malacol.*, 5: 21-30.
- RUMI, A., D. E. GUTIÉRREZ GREGORIC, V. NÚÑEZ, I. I. CESAR, M. A. ROCHE, M. P. TASSARA, S. M. MARTÍN & M. F. LÓPEZ ARMENGOL, 2006, Freshwater Gastropoda from Argentina: species richness, distribution patterns, and an evaluation of endangered species. *Malacologia*, 49:189-208.
- RUMI, A., D. E. GUTIÉRREZ GREGORIC & A. ROCHE, 2007, Growth rates fitting using the von Bertalanffy model: an analysis in natural populations of *Drepanotrema* spp. (Gastropoda: Planorbidae). *Rev. Biología Tropical*, 55(2): 559-567.
- RUMI, A., D. E. GUTIÉRREZ GREGORIC, V. NÚÑEZ & G. A. DARRIGRAN, 2008, Malacología latinoamericana. Moluscos de agua dulce de la República Argentina. *Rev Biol Trop*, 56(1): 77-111.
- RUSSELL HUNTER, W., 1961, Annual variations in growth and density in natural populations of freshwater snails in the west of Scotland. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 136: 219-253.
- SHANNON, C., 1948, A mathematical theory of communications. *Bell Sistem Technical Journal*, 27: 379-423, 623-656.
- SISTEMA NACIONAL DE INFORMACIÓN HÍDRICA, 2002, *Atlas digital de los recursos hídricos superficiales de la República Argentina*. Subsecretaría de Recursos Hídricos, Instituto Nacional del Agua. Citado 1 marzo de 2008. <http://www.hidricosargentina.gov.ar/MapaCuencas.html>.

- SLUGOCKA, M., 1913, Recherches sur l'appareil genital des gastéropodes pulmonés du genre *Physa*. *Rev. Suisse Zool.*, 21: 75-109.
- SMITH, E. A., 1895, Report on the land and freshwater shells collected by Mr. Herbert II. Smith at St. Vincent, Grenada, and other neighbouring islands. *Proc. Malacol. Soc. London*, 1: 300-322.
- SOWERBY, G. B. I., 1822, *The genera of recent and fossil shells*, London, 2 vols. En CLENCH, W. J., 1930, Notes on Physidae with descriptions of new species. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5: 301-315.
- STAROBOGATOV, Y. I., 1967, On the systematization of freshwater pulmonate molluscs. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Leningrad*, 42: 280-304.
- TAKIMOTO, Y., M. OHSHIMA, & J. MIYAMOTO, 1987, Comparative metabolism of fenitrothion in aquatic organisms. II. Metabolism in the freshwater snails, *Cipangopaludina japonica* and *Physa acuta*. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 13: 118-125.
- TAYLOR, D. W., 2003, Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila) biogeography, classification, morphology. *Revista de Biología Tropical*, 51 Suppl. 1: 1-287.
- TAYLOR, D. W., 2004, Revisión Morfológica de caracoles dulceacuícolas, familia Physidae. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 8(82-83): 279-282.
- TE, G. A., 1973, Studies on Physidae (Pulmonata: Basommatophora) I. penial complex morphological groupings. Mollusk Seminar, Ann Arbor. *Malacological Review*, 7: 43-44.
- TE, G. A., 1975, Michigan Physidae, with systematic notes on *Physella* and *Physodon* (Basommatophora: Pulmonata). *Malacological Review*, 8: 7-30.
- TE, G. A., 1978, The systematics of the family Physidae (Basommatophora: Pulmonata). *Ph. D. Dissertation. University of Michigan*.
- TE, G. A., 1980, New classification system for the family Physidae (Pulmonata: Basommatophora). *Arch. Moll.*, 110: 179-184.
- THIELE, J., 1931, *Hanbuch der Systematischen Weichtierkund*, Band I. Gustav Fischer, Jena: 1-778.
- THOMAS, D. L. & J. B. Mc CLINTOCK, 1990, Embryogenesis and the effects of temperature on embryonic development, juvenile growth rates, and the onset of oviposition in the fresh-water pulmonate gastropod *Physella cubensis*. *Invertebrate Reproduction and Development*, 17(1): 65-71.
- TURTON, W. 1807, *British fauna*. J. Evens, London: 230pp. En CLENCH, W. J., 1930, Notes on Physidae with descriptions of new species. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5: 301-315.

- WALFORD, L. A., 1946, A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin (Woods Hole)*, 90: 141-147.
- WALKER, B., 1918, A synopsis of the classification of the fresh-water Mollusca of North America, North of Mexico, and a catalogue of the more recently described species, with notes. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 6: 1-213.
- WETHINGTON, E. R. & C. LIDERAD, 2007, A molecular phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences. *Journal of Molluscan studies*, 73: 241-257.