

Los caracoles manzana (Ampullariidae; Gastropoda; Mollusca) en Uruguay: revisión y actualización de su distribución

Bach. Ana Elisa Röhrdanz Rosa

Orientador:

Dr. Alvar Carranza

Co-orientador:

Msc. Cristhian Clavijo

Laboratorios de ejecución: Centro Universitario Regional Este – CURE, Sede Maldonado, Universidad de la República; Área Biodiversidad y Conservación, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay

Tribunal: Sr. Fabrizio Scarabino, Dra. Mariana Meerhoff

Indice

RESUMEN	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
INTRODUCCIÓN	5
Distribución, ecología y conservación	6
OBJETIVO GENERAL.....	8
Objetivos Específicos.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS	9
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	10
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	31
BIBLIOGRAFÍA	33
ANEXO I	40
ANEXO II.....	40

RESUMEN

Los miembros de la familia Ampullariidae son los gasterópodos dulceacuícolas de mayor tamaño, siendo originarios de zonas tropicales y subtropicales de África, Sudamérica y América Central. Aunque para Uruguay se encuentran citadas diez especies nativas (3 géneros), siete de las cuales son consideradas especies prioritarias para su conservación, el estudio de esta familia en nuestro país es escaso. El presente trabajo cobra particular relevancia debido al interés creciente en el estudio de Ampullariidae. Este interés, tanto a nivel nacional como internacional, se basa en 1) el carácter invasor de algunas especies en Norteamérica, Europa y el sudeste asiático, afectando cultivos de arroz; 2) la existencia de especies exóticas pertenecientes a la misma familia con potencial invasor en Uruguay y que eventualmente pueden afectar a las especies nativas; 3) su interacción con especies incrustantes invasoras (i.e. *Limnoperna fortunei*), afectando potencialmente su conservación; 4) su rol como hospedadores intermediarios de parásitos que afectan al humano (e.g. *Angiostrongylus cantonensis*), y 5) su importancia en la dieta de vertebrados nativos de interés para la conservación. En este sentido, mediante revisión bibliográfica y análisis de colecciones nacionales presentes en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, así como de ejemplares provenientes de nuevas colectas (>150 jornadas de campo entre 2003 y 2014), se analizan aspectos básicos de la morfología y ecología de este grupo (e.g. tamaño de las conchillas, tipos de espira, etc., y preferencia de ambientes, interacciones interespecíficas, etc., respectivamente) y se confeccionan mapas de distribución actualizados para cada especie o género. Se analizaron un total de 691 lotes que totalizaron aproximadamente 2800 ejemplares. Se obtuvo un total de 631 registros correspondientes a 360 localidades, que cubren las principales cuencas del país. Las mismas se ubicaron mediante el uso de software de libre acceso y se mapearon utilizando el programa Diva-Gis 7.5.0. Los mapas de distribución fueron específicos en el caso de *Pomacea canaliculata*, *P. maculata*, *P. megastoma* y *P. scalaris*; *Asolene platae* y *A. spixii*, mientras que los registros del género *Felipponea* y la especie "*Asolene pulchella*" fueron agrupados debido a las incertidumbres taxonómicas existentes. Destacamos el rol de las colecciones biológicas para documentar cambios en la biodiversidad incluyendo el testeo de hipótesis biogeográficas existentes en la literatura.

AGRADECIMIENTOS

Es muy difícil agradecer de forma completa a todos, sin olvidar a nadie y detallar cada uno de los motivos por los cuáles uno da gracias... Pero bueno... hay que hacerlo. Espero que cada una de las personas que nombre acá, sepa reconocer exactamente el sentimiento con el que lo hago. En primer lugar agradezco a mis orientadores Alvar y Cristhian por todo el conocimiento compartido, pero principalmente por la paciencia y comprensión en todo momento. A Fabrizio Scarabino por las largas charlas telefónicas con explicaciones y correcciones, pero además con un plus de esos consejos personales que siempre llegaban en el momento preciso. A Wilson Sebastián Serra, por sus innumerables aportes, pero principalmente por aguantarme un domingo de Enero, en Montevideo, con 40° a la sombra. También agradecer a la ONG InvBiota por las oportunidades de crecimiento y en especial a todas las loquillas que fueron oídos y hombros en muchos momentos críticos, gracias Eli, Nati, Romi, Sabi, Sil, Tai, Valen. Gracias al grupete Subespacio, que se transformó en uno de los mejores grupos de amigos: Felo Montenegro, Flopito Clivio, Marian Pérez (Concu II), Mei Valdivia y Negrita Rodriguez. Gracias a todas esas personitas importantes que me acompañaron durante este trayecto en sus diferentes etapas: Ale Duarte, Fio Benvenuto, Gabi Marín, Fio Batallés, Bel Guidobono, Dieguito Barbitta, Clemen, Nati y Rafa, Moni Holcberg (Concu I), Nati Garrido, Carito Tosetto. Un gracias muy especial al Colo Martínez-Lanfranco y toda esa hermosa familia. Gracias a todos los que me alojaron cada vez que precisé ir a Montevideo (ya están todos nombrados arriba). Gracias por la oportunidad, la confianza y la enseñanza personal y profesional brindadas por el grupo de locos lindos paleontólogos: Ángeles Beri, Richard Fariña, Sebastián Tambusso. Gracias al proyecto AMPLIFIED, Romi Burks y Mariana Meerhoff, por permitirme formar parte del mismo. El presente trabajo se realizó en el marco del proyecto COLLABORATIVE RESEARCH: US-URUGUAY BRAZIL IRES AMPLIFIED: Ampullariidae Model using Phylogeography, Laboratory Integration with Field Investigations into Ecology and Diversity (financiación: National Science Foundation, Estados Unidos, responsable Dra. Romi L. Burks (Southwestern University, Georgetown, Texas) y co-responsable Dra. Mariana Meerhoff (CURE-Facultad de Ciencias, UDELAR)). El proyecto apunta a ampliar la información existente de la familia Ampullariidae en tres grandes áreas: su ecología (ecología trófica, funciones e interacciones), su diversidad (distribución, sistemática) y su importancia en el ámbito médico por su rol como vector biológico de ciertas enfermedades.

INTRODUCCIÓN

La familia Ampullariidae Gray, 1824 comprende a los gasterópodos dulceacuícolas de mayor tamaño. Su rango nativo de distribución incluye África, Asia y la Región Neotropical, donde esta familia alcanza su mayor diversidad (Castellanos & Fernández, 1976; Cowie & Thiengo, 2003; Hayes *et al.*, 2009; Cowie & Héros, 2012; Hayes *et al.*, 2015). Ampullariidae incluye los géneros *Asolene*, *Felipponea* y *Marisa*, nativos de Sudamérica, *Pomacea* nativo de Sudamérica, América Central y América del Norte, *Afropomus*, *Lanistes* y *Saulea*, nativos de África (Cowie, 2002) y *Pila*, nativo tanto de Asia como de África (Rawlings *et al.*, 2007). Para Uruguay se encuentran citados los géneros *Pomacea*, *Asolene* y *Felipponea*, conteniendo un total de diez especies nativas (Scarabino, 2004): *Pomacea maculata* (anteriormente *P. insularum*, Hayes *et al.*, 2012), *P. canaliculata*, *P. scalaris* y *P. megastoma* (esta última anteriormente incluida en el género *Pomella*, ver Hayes *et al.*, 2012), *Asolene spixii*, *A. platae*, *A. pulchella*, *Felipponea neritiniiformis*, *F. elongata* y *F. iheringi*.

Los integrantes de esta familia se caracterizan por tener una conchilla generalmente globosa y grande (tamaño adulto entre 4-15cm), características de las cuales deriva su denominación de “caracol manzana” (*Apple Snail*), así como también por el estilo de vida anfíbio que presentan algunas de las especies de la familia (Castellanos & Fernández, 1976; Hayes *et al.*, 2015). Todas las especies de Ampullariidae se encuentran dotadas de branquia y pulmón, lo que les permite respirar tanto oxígeno del agua como atmosférico (Hylton-Scott, 1957; Hayes, 2009). Esto les permite sobrevivir durante períodos importantes fuera del agua y favorece la dispersión a grandes distancias (Cowie, 2002).

Los Ampullariidae son uno de los principales componentes, en términos de biomasa, tanto de los sistemas lénticos como lóticos. Presentan un rol trófico intermedio, alimentándose principalmente de perifiton y macrófitas (Carlsson & Brönmark, 2006). Algunas especies son un importante ítem en la dieta de aves como el halcón caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) y el carao (*Aramus guarauna*) (Harper, 1936; Darby *et al.*, 1998; Bergmann *et al.*, 2013), ambas especies presentes en nuestro país. Cumplen un importante rol en los ecosistemas como vectores de enfermedades, pudiendo constituirse además en plagas para la agricultura. Su amplio rango de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales ha jugado un papel importante en los procesos de su diversificación, debido a lo cual presentan un gran potencial como modelos evolutivos, biogeográficos, de especiación y de diversificación (Hayes *et al.*, 2009). Adicionalmente, debido a recientes invasiones en diferentes partes del mundo, el interés en este grupo se ha incrementado

notablemente. Desde la década de los 90, Estados Unidos (incluyendo los territorios insulares de Hawái), España y Japón, entre otros, se han visto afectados por la introducción de especies invasoras pertenecientes a la familia Ampullariidae, afectando humedales y cursos de agua (Rawlings *et al.*, 2007). Su importancia también se relaciona con problemas sanitarios tanto para el ser humano como para el ganado. Algunas especies cumplen el papel de hospederos intermediarios de parásitos (platelmintos tremátodos y nemátodos) causantes de enfermedades humanas como la dermatitis cercárica, problemas intestinales causados por *Echinostoma* y meningitis eosinófila causada por *Angiostrongylus cantonensis* (Hollingsworth & Cowie, 2006). Otras especies han sido utilizadas como control biológico de parásitos humanos como *Schistosoma* (Trematoda: Digenea), mediante competencia con los gasterópodos hospederos (Pointier *et al.*, 1991, Pointier & David, 2004) o mediante la depredación de los mismos y sus huevos (Peebles *et al.*, 1972; Aditya & Raut, 2002). Sin embargo, y a pesar de su gran relevancia, la mayoría de los Ampullariidae están pobremente estudiados en nuestro país y los estudios para el resto de Sudamérica, Norteamérica y Asia, se han centrado principalmente en la ecología, fisiología y reproducción de las especies consideradas invasoras, *P. canaliculata* y *P. maculata* (Hayes *et al.* 2015), sin abordar aspectos de distribución.

Distribución, ecología y conservación

La distribución geográfica de un taxón es uno de los requisitos básicos necesarios para la evaluación del estado de conservación y la planificación de acciones de conservación (Mace & Lande, 1991). La información sobre demografía y ecología de los organismos es crítica para entender las necesidades de conservación y el impacto de los cambios medioambientales (Winston, 1999). En este sentido, sólo existen dos antecedentes de estudios iniciales sobre la distribución de Ampullariidae en Uruguay (*P. scalaris* y *P. maculata* en Olazarri, 1984; *P. megastoma* en Clavijo *et al.*, 2008), lo que hace necesaria la actualización de la misma. A su vez, los estudios sobre su ecología son escasos, generalmente publicados en revistas e informes científicos locales (literatura gris) (Barbitta *et al.*, 2012; Calvo, 2013; Röhrdanz *et al.*, 2013; Burks *et al.*, 2014; Calvo *et al.*, 2014; Röhrdanz *et al.*, 2014), o bien permanecen sin publicar.

Entre los factores que afectan la distribución de los moluscos dulceacuícolas, pueden mencionarse el tipo de curso de agua (lótico - léntico), la profundidad, la temperatura, la disponibilidad de oxígeno y las preferencias sobre diferentes tipos de

sustrato (Dillon, 2000; Seuffert & Martín, 2010; Seuffert *et al.*, 2010; Calvo 2013; Calvo *et al.*, 2014). La información sobre estas variables y sobre las interacciones interespecíficas conocidas (e.g. *P. maculata* - *Limnoperna fortunei*; *Rostramus sociabilis* - *P. canaliculata*), para cada una de las especies, puede permitir completar la identificación de las mismas en el campo.

Por último, la generación de conocimiento sobre este grupo es necesaria para la conservación de sus especies nativas, ya que siete de las 10 especies citadas para nuestro país se encuentran en la lista de especies prioritarias para la conservación en Uruguay (Clavijo & Scarabino, 2013). Además, algunas de las especies interactúan con especies invasoras incrustantes como *Limnoperna fortunei* (Scarabino, 2004), bivalvo invasor que ha sido encontrado adherido a las conchillas de estos gasterópodos (Eugui *et al.*, 2012). La utilización de especies exóticas de esta misma familia en el acuarismo, como es el caso de *Pomacea diffusa* en Uruguay (Scarabino *et al.*, 2012), eventualmente podrían perjudicar directamente a las especies nativas o al sistema al que sean liberadas. Esto evidencia la necesidad de generar un sistema de control de los medios por los cuales son introducidas especies potencialmente perjudiciales.

Debido a lo expuesto anteriormente, se considera particularmente relevante la actualización de la distribución de las especies de Ampullariidae en Uruguay, en el marco de una revisión actualizada del conocimiento sobre este grupo.

OBJETIVO GENERAL

Actualizar y discutir el conocimiento sobre la distribución y ecología general de los Ampullariidae en Uruguay, incluyendo la descripción de algunas características morfológicas básicas.

Objetivos Específicos

1. Actualización de la distribución en Uruguay y construcción de mapas de distribución específicos.
2. Análisis de caracteres ecológicos que aporten a la identificación de cada una de las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Metodología objetivo 1

Para determinar la distribución de las especies de la familia Ampullariidae, se incluyeron registros geo-referenciados identificados en la revisión bibliográfica, así como la información geográfica asociada a los ejemplares de la colección de malacología del MNHN y material inédito colectado durante diciembre de 2011, enero 2012-diciembre 2013 y enero 2014, en el marco del proyecto AMPLIFIED. Con dicha información se confeccionó una matriz de datos que incluye la determinación del ejemplar, localidad y coordenadas. En caso de no existir coordenadas geográficas precisas, cada localidad fue ubicada mediante el uso de las cartas geográficas del Servicio Geográfico Militar y del Google Earth. A partir de la misma se generaron mapas de distribución mediante el uso del programa Diva.Gis 7.5.0 (Hijmans *et al.*, 2001)

Metodología objetivo 2

Para definir los caracteres ecológicos, que pudieran aportar información adicional útil en la definición de especies, se compararon las áreas de distribución y los tipos de hábitat asociados a cada taxón (e.g., nombre de la cuenca, sistemas lóticos o lénticos, tipo de sustrato), así como las interacciones interespecíficas, en base a la bibliografía existente. En los casos en los que fue posible se recopilaron datos en los ambientes naturales y en laboratorio. Los análisis en laboratorio consistieron simplemente en la observación del comportamiento alimentario de la especie *Pomacea canaliculata*. Los individuos pertenecían a una puesta colectada en la Laguna Solís, que inicialmente fue asignada a otra especie (*P. scalaris*) y que, para corroborar su identidad, fueron mantenidos en peceras en la sección de Malacología del Museo Nacional de Historia Natural. Ecllosionaron más de 600 individuos, de los cuales sobrevivieron 13 en un período de 3 meses, y llegaron a su tamaño adulto 7 individuos que nunca lograron reproducirse. Los mismos fueron alimentados con lechuga ad libitum y las causas de la no supervivencia no fueron analizadas en este trabajo.

Nota: Todas las imágenes pertenecen a la autora de esta tesis, salvo los casos en los que se aclare lo contrario.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se analizaron un total de 691 lotes que totalizaron aproximadamente 2800 ejemplares, provenientes de las colecciones de O. E. Sicardi, O. de Mata y J. Olazarri, depositados en la colección de Malacología del Museo Nacional de Historia Natural. Las colecciones fueron depositadas durante un período de 110 años, comprendido entre 1905 y 2014.

Se obtuvieron un total de 670 registros y se eliminaron 39 según criterios usados por Clavijo (2009): 1- Registros con localidad de colecta inadecuadamente descrita: registros a nivel departamental o de ríos sin especificación del sitio de colecta cuando éste tiene más de 100 km de longitud (e.g. Maldonado; Río Cebollatí); 2- Registros con localidad no hallada: registros con especificaciones particulares que no fueron ubicados en las cartas geográficas del Servicio Geográfico Militar del Uruguay (e.g. Río Queguay, Estancia San Juan). En base a esto se obtuvieron realmente un total de 631 registros correspondientes a 360 localidades, identificadas en las cuencas del Río de la Plata, Río Uruguay, Río Negro, Laguna Merín y Atlántica. A pesar de esta presencia generalizada, pueden observarse vacíos en el departamento de Durazno, en su frontera con Cerro Largo y Treinta y Tres; en el noroeste de Rivera y en la cuchilla de Haedo que abarca los extremos Este de Salto y Paysandú (Figura 1). En este sentido se deberán reforzar los muestreos en esas zonas para confirmar si las ausencias se deben a la falta de colectas o a que no son ambientes propicios para ninguna de las especies. De todas formas esta información se considera base para continuar conociendo el rango nativo de estas especies, lo que aportaría a la generación de estrategias de conservación y de modelos de estudio para evaluar su potencial invasor.

Los mapas de distribución fueron específicos en el caso de *Pomacea canaliculata*, *P. maculata*, *P. megastoma* y *P. scalaris*; *Asolene platae* y *A. spixii*, presentándose un único mapa para *Felipponea spp.* y "*Asolene pulchella*", debido a la falta de información en la identificación de los lotes y a la falta de caracteres informativos diagnósticos que permitieran identificar correctamente a qué especie pertenecía realmente cada uno de los lotes no identificados o con información insuficiente (e.g. *Felipponea sp.*). De todas formas se incluyó un mapa de "*A. pulchella*" para comparar y analizar su distribución con la del género *Felipponea*. La distribución específica de "*A. pulchella*" se realizó en base a lotes identificados como dicha especie y a lotes sin identificación que, en base a sus caracteres conquiliológicos, se determinaron como dicha especie durante el presente estudio.

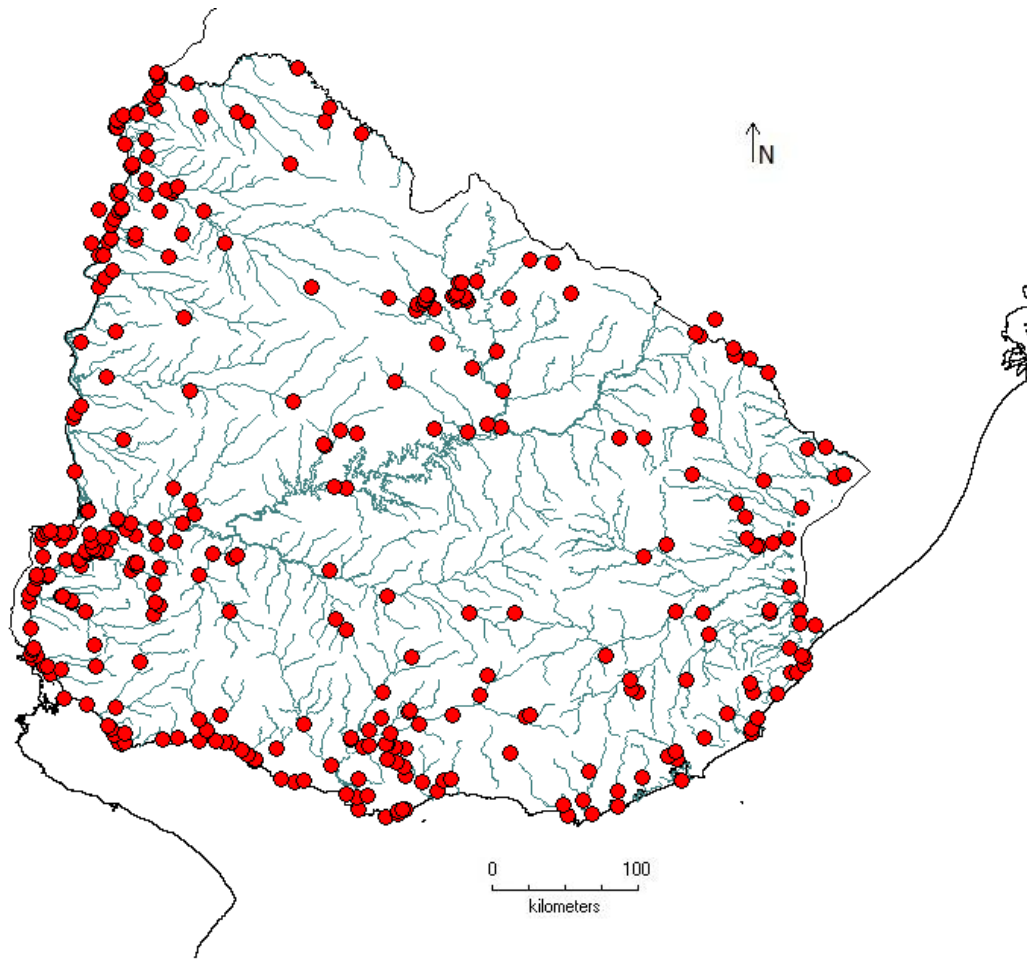


Figura 1. Mapa de distribución de todas las especies de la familia.

Siguiendo el orden taxonómico para la familia establecido por Scarabino (2004), a continuación se detalla para cada especie o grupo de especies, su distribución actualizada en base a la información geográficamente explícita arriba mencionada y datos ecológicos y morfológicos relevantes. Se presentan también datos del estado de conservación, de acuerdo a los criterios del listado de especies prioritarias del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (Clavijo & Scarabino, 2013).

CLASE GASTROPODA CUVIER, 1797

FAMILIA AMPULLARIIDAE GRAY, 1824

Género *Asolene* d'Orbigny, 1837

Asolene platae (Maton, 1809)

Asolene platae, uno de los integrantes más pequeños de la familia y que no presenta problemas de identificación (Fig. 2), obtuvo 32 registros correspondientes a 23 localidades. Las mismas corresponden al bajo río Uruguay, al bajo río Negro y al Río de la Plata interior, llegando en su límite de distribución Este al departamento de Colonia. Fue detectada siempre en ambientes lóticos, generalmente asociada a costas expuestas y sustratos firmes. Su presencia en este tipo de ambientes que probablemente tengan mayor concentración de oxígeno disuelto, pudo haber permitido un menor desarrollo del sifón y la adaptación para colocar los huevos debajo del agua, analizado ya por Hylton-Scott (1957). Debido a esto es posible hipotetizar que posiblemente utilice más la branquia que el pulmón para su respiración. Se observó coexistencia, en algunas localidades, con la especie exótica *Limnoperna fortunei* (con la que no se ha visto interacción directa), con *Pomacea megastoma* y con otros gasterópodos como *Chilina* spp. y *Potamolithus* spp.

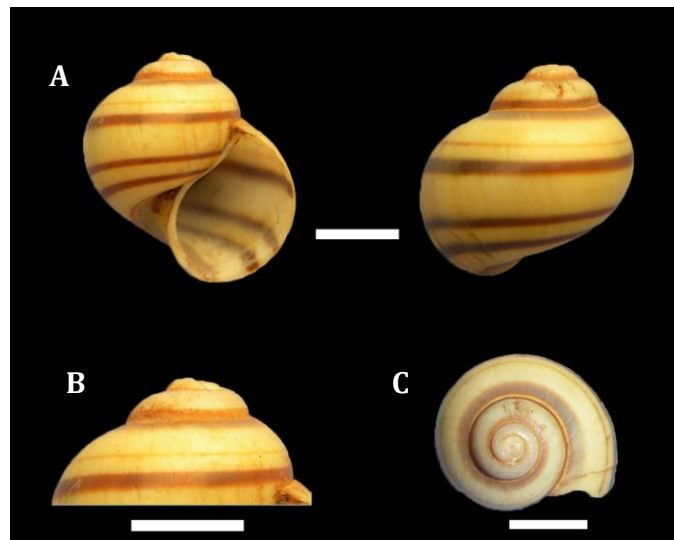


Figura 2. Morfología de la conchilla de *A. platae*. **A:** conchilla en vista ventral, mostrando la abertura en forma de gota, **B:** vista de la espira, alta, redondeada, con suturas planas, **C:** vista posterior mostrando la forma globosa.

Esta especie se encuentra incluida en la lista de especies prioritarias para la conservación (Clavijo & Scarabino, 2013), bajo los criterios 1, 4 y 8, en estado de afectación máxima. Ver criterios en Anexo I.

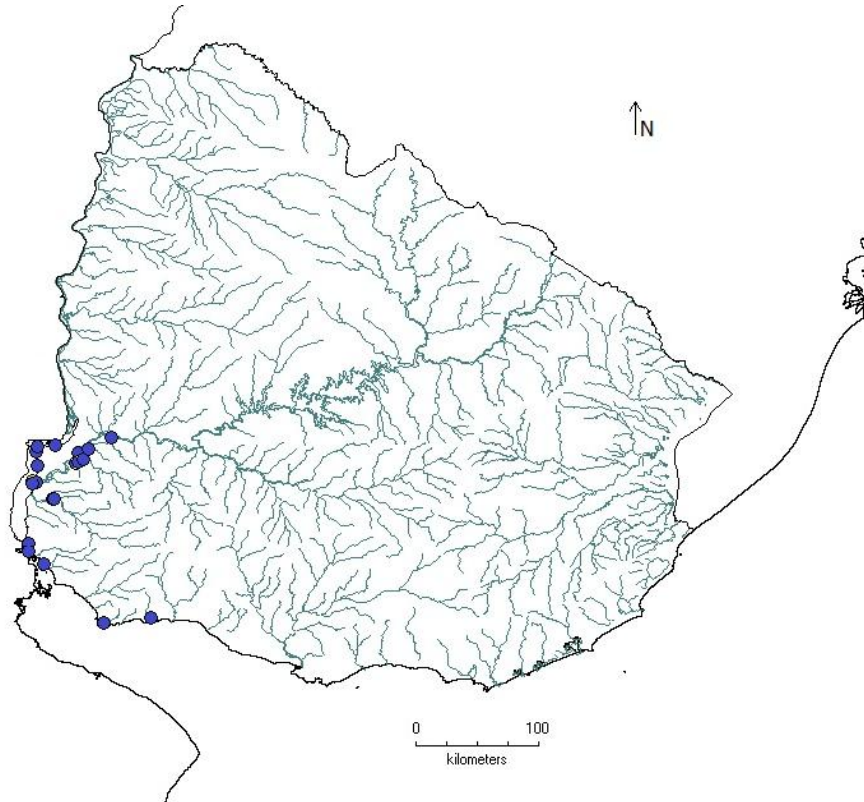


Figura 3. Mapa de distribución de *A. platae*, exclusiva del litoral suroeste de Uruguay. Los registros más al Este corresponden al Río de la Plata en Colonia del Sacramento y a la desembocadura del arroyo Rosario en la localidad de Juan Lacaze, Colonia.



Figura 4. Interacciones interespecíficas de *A. platae*. **A:** Roca en Punta Piedras, Carmelo, con la presencia de huevos de *A. platae*, *Limnoperna fortunei*, *Pomacea megastoma*; **B:** Aumento de una zona de la roca donde se aprecian otros gasterópodos como *Chilina* y *Potamolithus* y *Limnoperna fortunei*.

Asolene spixii (d'Orbigny, 1837)

Asolene spixii, especie fácilmente identificable (Fig. 5) pero con una gran variación intraespecífica en su coloración, mostró 25 registros en 20 localidades y se restringe a las fronteras norte y este del país y existe un único registro para la localidad de Kiyú en el departamento de San José (Fig. 6). Este último estaría asociado al arribo de camalotes que se ven arrastrados junto a corrientes provenientes del río Paraná. De hecho dicho registro corresponde al año 1992, año en el que se registró la segunda mayor inundación del río Paraná. Los principales hábitats en los que se encuentra son bañados, tajamares y arroyos, por lo cual estarían prefiriendo zonas de baja velocidad de corriente, con sustratos blandos.

Esta especie fue retirada de la lista de especies prioritarias para la conservación, dado que presenta gran tolerancia a disturbios antrópicos (Clavijo & Scarabino, 2013).

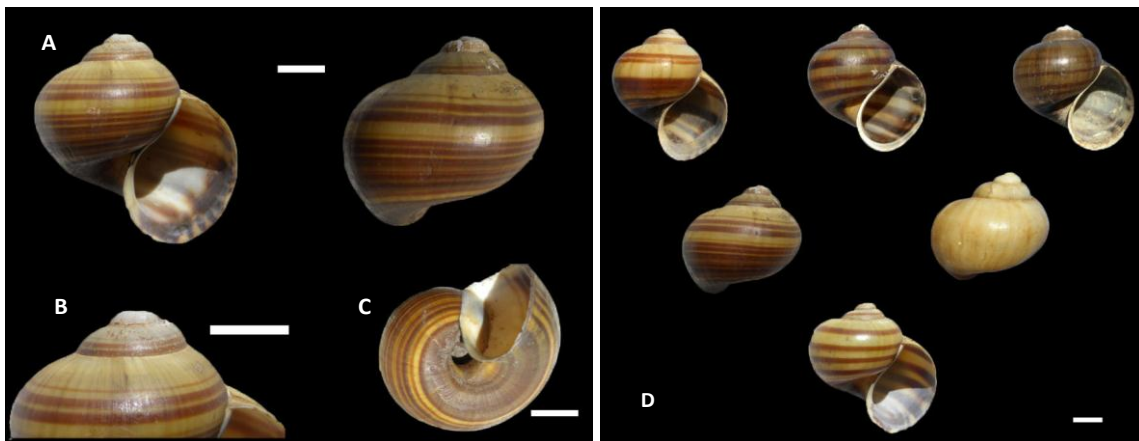


Figura 5. Morfología de la conchilla de *A. spixii* **A:** Vista de la abertura en forma de gota; **B:** Vista de la espira alta de ápice redondeado y las suturas planas; **C:** Ombligo abierto y que permite ver la penúltima vuelta; **D:** Variantes de coloración de *A. spixii*. Pueden apreciarse diferentes tipos de bandeado y hasta ejemplares albinos. Escalas 1cm.

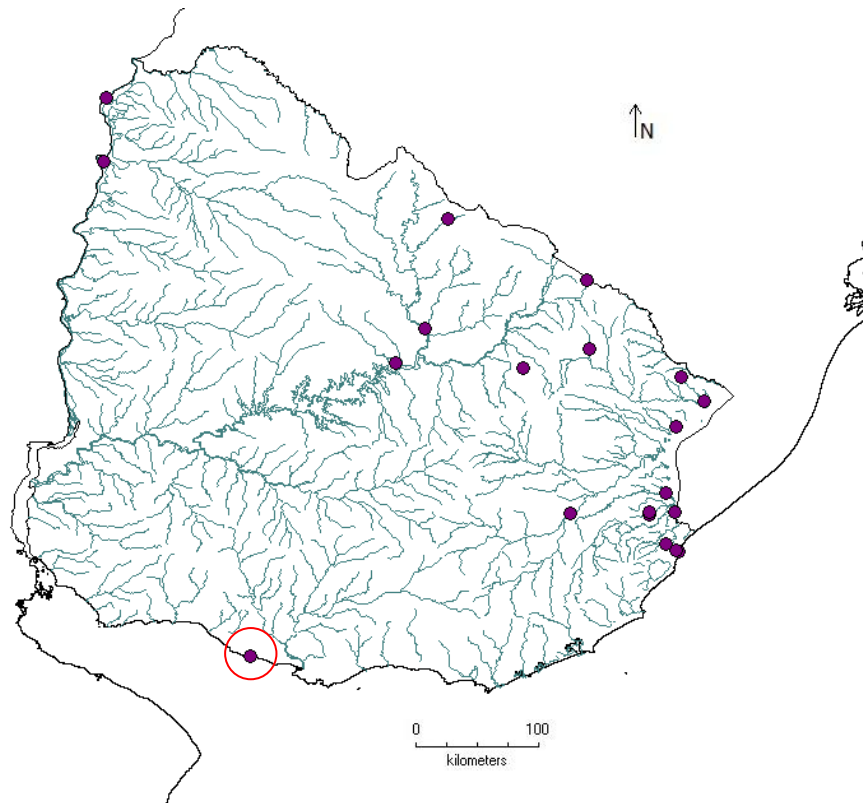


Figura 6. Mapa de distribución de *A. spixii*. El punto marcado con una elipse corresponde a la localidad de Kiyú en San José.

Género *Felipponea* Dall, 1919

Felipponea spp. y “*Asolene pulchella*” (Anton, 1839)

A lo largo de la historia se han considerado para el Uruguay tres especies del género *Felipponea*: *Felipponea neritirniiformis*, *F. iheringi* y *F. elongata* (Scarabino, 2004). Durante los análisis de las colecciones, no se encontraron lotes asociados a la especie *F. iheringi* en ninguna de las colecciones revisadas y la mayoría de los lotes se encuentran identificados como *F. neritiniiformis*, *Felipponea* spp., y *F. elongata*. A esto se le suma que en dichos lotes aparecen conchillas que podrían pertenecer a lo que es identificado como “*A. pulchella*”. Esta problemática se da debido a que las especies del género *Felipponea* son morfológicamente muy parecidas, las descripciones originales no son claras y no contienen ilustraciones que asistan la identificación. A esto se le suma que las características morfológicas de lo denominado como “*A. pulchella*” son más parecidas a las de las especies del género *Felipponea* que a las de su propio género. Por todo esto, se

tomaron en consideración solamente las especies *F. neritiniformis* y *F. elongata* y se decidió tratar a este grupo a nivel genérico, destacando características particulares que permiten diferenciar alguna de las especies (e.g. *F. elongata*) y se incluyó dentro de este grupo organismos con características morfológicas externas que corresponden a características típicas del género *Felipponea* (conchilla pequeña, oval, de color oliváceo, generalmente con espira erosionada), pero que se encuentran identificadas como "*Asolene pulchella*". Por otro lado, el gran problema taxonómico que hubo a lo largo de la historia con las descripciones e intercambio de nombres de las especies *Asolene platae* y "*Asolene pulchella*", hacen necesaria una revisión de la identidad genérica y específica de "*A. pulchella*" y restringir los conceptos de las especies del género *Felipponea*. Las figuras 7, 8 y 9 muestran varias conchillas que representan lo que sería el género *Felipponea* y "*Asolene pulchella*"

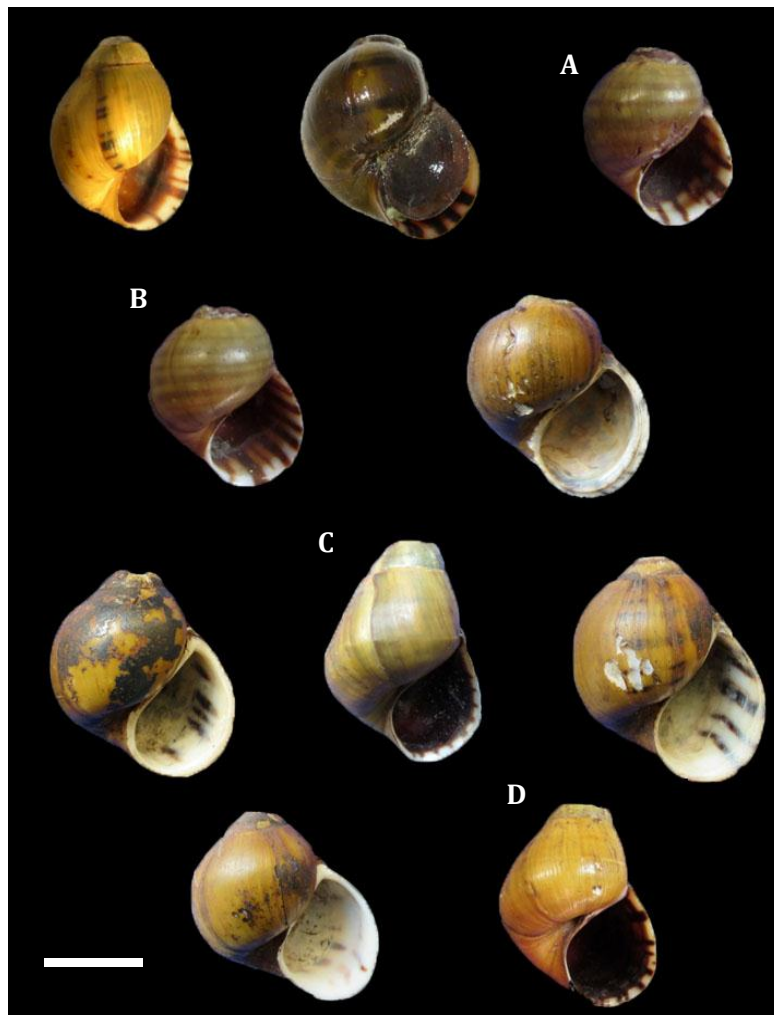


Figura 7. Similitud morfológica entre las diferentes especies del género *Felipponea* y "*Asolene pulchella*". **A** y **B**, muestran individuos con afinidad a "*A. pulchella*"; **C** y **D** muestran individuos con afinidad *F. elongata*.

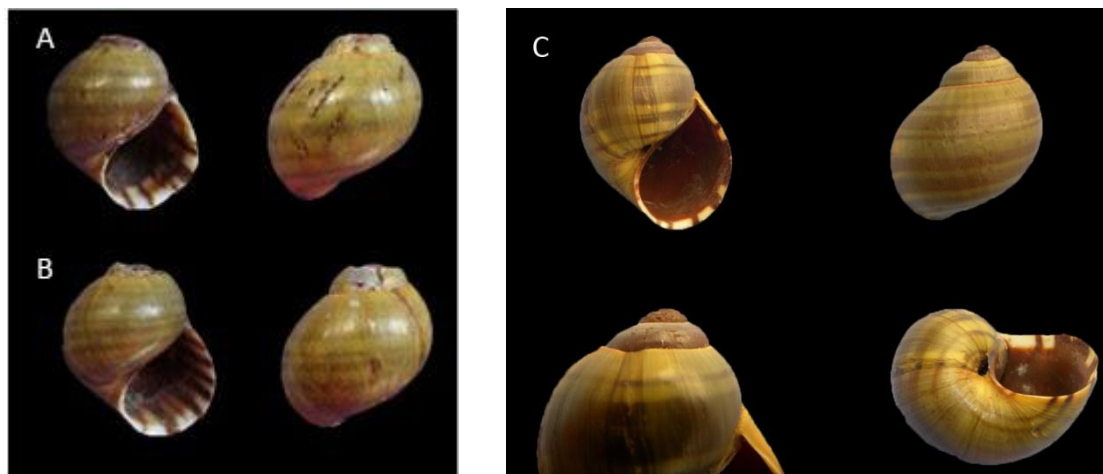


Figura 8.A: Ejemplares marcados A y B de la figura 6, con afinidad a "*A. pulchella*". C: Detalles de un ejemplar identificado en el material de colección como "*A. pulchella*". Escalas 1cm.



Figura 9. Morfología de *Felipponea elongata*. Conchilla de forma cónica característica de esta especie. Esta figura corresponde al ejemplar C de la figura 6.

Las especies de este género fueron agrupadas en un único mapa de distribución (Fig. 10) junto a la especie "*A. pulchella*" y se obtuvieron 87 registros en un total de 51 localidades comprendidas en las cuencas del río Uruguay, Del Plata y Río Negro. Las especies del género *Felipponea*, se distribuyen a lo largo de todo el río Uruguay y en algunos de sus afluentes en los departamentos de Artigas, Salto y Paysandú. A su vez existen registros para el bajo río Negro en el departamento de Soriano y se obtuvieron dos registros para el departamento de Cerro Largo en el río Yaguarón, durante las jornadas de campo realizadas en los años 2011 y 2014. *Felipponea* spp. habita cursos con hidrodinámica importante y sustratos rocosos. Si separamos del análisis lo que se consideró como "*A. pulchella*", los registros, (19 en un total de 10 localidades, representados en la figura 10), se encuentran en el río Uruguay, del río Negro hacia el Sur, principalmente en el departamento de Colonia. Cabe destacar que durante el análisis de

las colecciones revisadas, pudo constatar la presencia de lotes pertenecientes al río Uruguay, hacia el norte del río Negro, que contienen ejemplares con morfología muy similar a los identificados como *A. pulchella* (Fig. 8). En este caso, la distribución y la identidad de *A. pulchella* debería ser analizada nuevamente ya que considerando esos lotes, el rango de distribución de esta especie llegaría hasta el departamento de Salto.

Con respecto a los hábitos alimenticios y a las interacciones, *F. neritiformis* en acuario se alimenta de lechuga y de algas adheridas según lo reportado por Faraco *et al.* (2002). Olazarri (1961) analizó el contenido estomacal de 10 ejemplares de *Symbranchus marmoratus* (anguila común), pertenecientes a la localidad de Salto Grande, en el Departamento de Salto, y concluye que, entre otros moluscos ingeridos, habían ejemplares de *F. elongata* y de *F. neritiformis*. A su vez comenta que uno de los identificados como *F. neritiformis*, tiene coloración parecida a *F. iheringi*, algo que no pudo analizarse en el presente trabajo

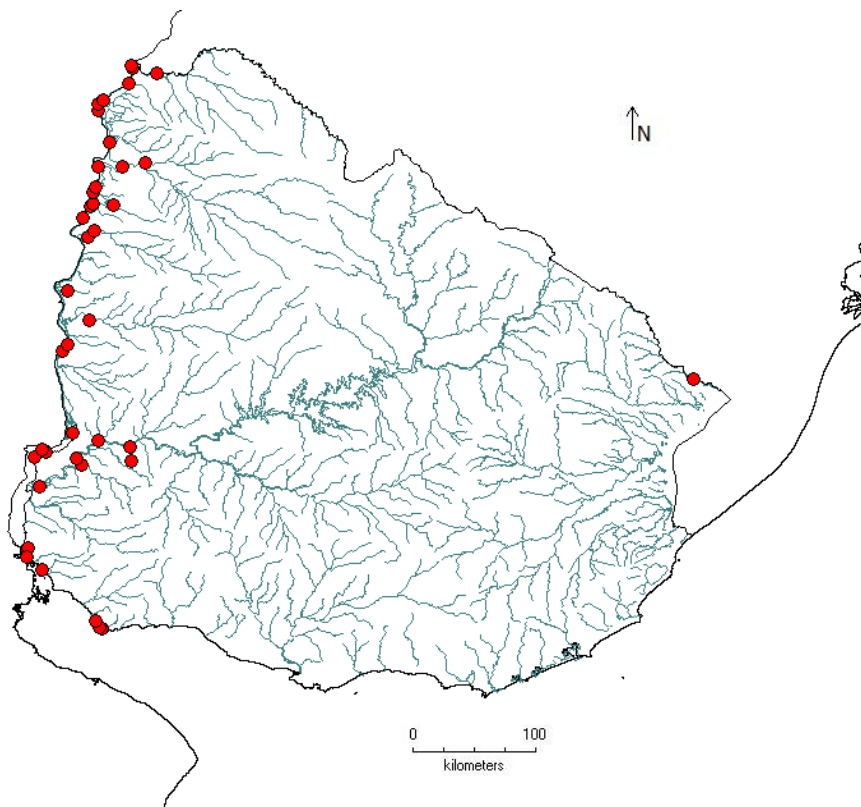


Figura 10. Mapa de distribución de las especies del género *Felipponea* y "*A. pulchella*".

Las especies del género *Felipponea* se encuentran incluidas en la lista de especies prioritarias para la conservación, bajo los criterios 1, 4, 6, 7 y 8, en estado de afectación máxima (Clavijo & Scarabino, 2013). "*Asolene pulchella*" fue considerada para la misma lista y se encuentra bajo los criterios 1, 4 y 8, también con un estado de afectación máxima. Ver criterios en Anexo I.

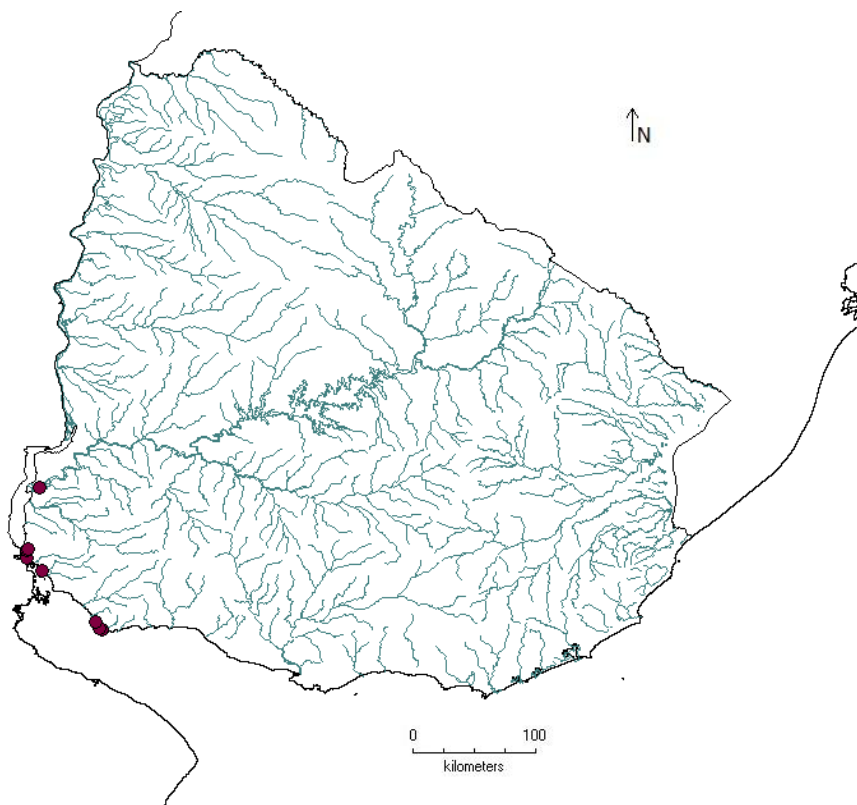


Figura 11. Mapa de distribución de "*A. pulchella*", confeccionada en base a los lotes identificados como la misma. Se la puede detectar en el río Uruguay, desde el río Negro hacia el Sur y en el Río de la Plata interior. La localidad más al Norte se encuentra en el departamento de Soriano.

Genero *Pomacea* Perry, 1811

Pomacea canaliculata (Lamarck, 1822)

Pomacea canaliculata (Fig.12) es una especie fácilmente identificable pero cabe destacar que no se consideró a la *Pomacea* sp.7 y que es una especie con una gran variación intraespecífica (Hayes, 2009), dada tanto por aspectos genéticos como ambientales (Estebenet & Martín, 2003). Se obtuvieron 348 registros en un total de 261 localidades que abarcan todas las cuencas incluidas en este análisis (Del Plata, Río

Uruguay, Río Negro, Merín y Atlántica). (Fig. 14). Sin embargo hay vacíos en el departamento de Durazno, en su frontera con Cerro Largo y Treinta y Tres, en el noroeste de Rivera y en la cuchilla de Haedo. Esto muestra la necesidad de analizar estas zonas y determinar causas (e. g. falta de colectas, ambientes no ideales). Es un habitante principalmente de sistemas lénticos como bañados, lagos, lagunas y arroyos de poca corriente. Tiene gran tolerancia a la contaminación de las aguas, e.g. lagos con un alto grado de eutrofización, como el lago Jover en la Ciudad de la Costa (-34° 51' 49,23" S, -56° 02' 37,20" W) (obs. pers.).

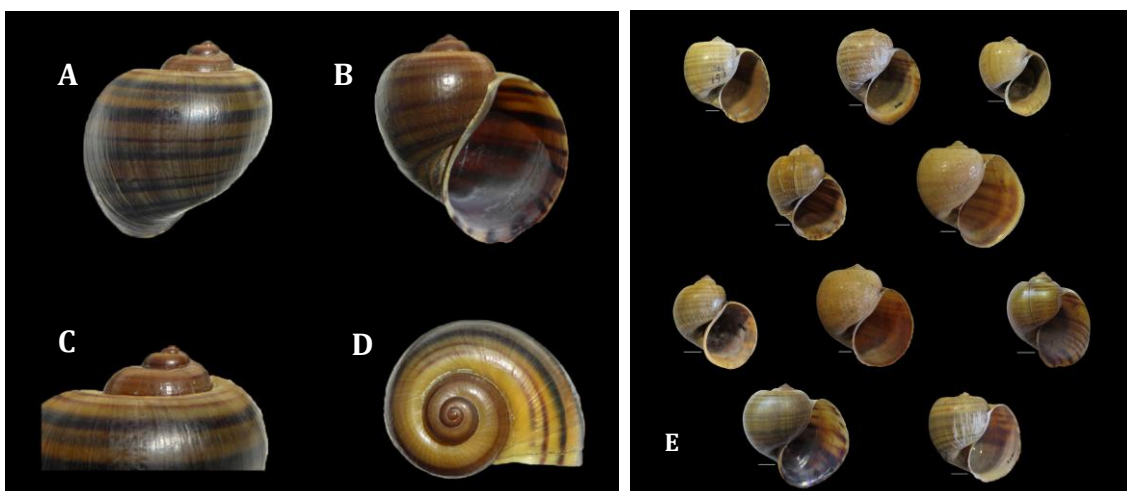


Figura 12. Morfología de la conchilla de *P. canaliculata*. **A:** Detalle del bandeado característico de la especie; **B:** Vista ventral donde se observa la abertura de forma oval y donde pueden apreciarse las bandas también desde el interior de la conchilla; **C:** Detalle de la espira alta y de las suturas acanaladas; **D:** Vista posterior, donde se observa el ápice intacto y se aprecia la forma “globosa” dada por un crecimiento mayor de la última vuelta.; **E:** Variación intraespecífica de *P. canaliculata*. Principalmente puede apreciarse en la espira (inmersa o no en la última vuelta), tamaño de la abertura y coloración. Escalas 1cm.

Es una especie polífaga que se alimenta principalmente de plantas acuáticas, perifiton y materia animal (Yang *et al.*, 2013, Calvo, 2016). En laboratorio es un gran consumidor de lechuga, prefiriendo las partes blandas (Bachman, 1960; obs. pers.) y existiendo diferencias entre juveniles y adultos en la preferencia sobre el tipo de alimento (Boland *et al.*, 2008, Calvo, 2016). A su vez existen algunos registros de consumo de carroña (Alonso & Castellanos, 1949). Mediante el mantenimiento de esta especie en laboratorio, se pudo observar diferentes métodos por los cuales obtiene su alimento. Los mismos consisten en triturado de las plantas o de fragmentos obtenidos del sedimento; raspado radular sobre las superficies de la pecera y de otros elementos rígidos del interior (rocas, ramas); y por medio del “ciliary feeding” (Jorgensen *et al.*, 1984) que consiste en la

generación corrientes ciliares, generadas por el movimiento del pie en la superficie del agua, con la producción de mucus para el aglutinamiento de partículas alimenticias, esto ya reportado por Cazzaniga & Estebenet (1984) y Saveanu & Martín (2013). Con respecto a las interacciones biológicas, se registró la presencia de *Limnoperna fortunei* (Mollusca:Bivalvia) adherido a las conchillas (Fig. 13) y es ampliamente conocido que *Pomacea* es el ítem principal en la dieta del halcón caracolero *Rostrhamus sociabilis* y del carao, *Aramus guarauna* (Harper, 1936; Vaz-Ferreira *et al.*, 1960; Darby *et al.*, 1998; Bergmann *et al.*, 2013).

Pomacea canaliculata no se encuentra dentro de las especies prioritarias para la conservación, debido a su alta tolerancia a condiciones adversas y a su potencial invasor en diferentes regiones (Clavijo & Scarabino, 2013). A pesar de su gran tolerancia y a que tiene una gran capacidad adaptativa a nuevos ambientes, dada por una alta plasticidad fenotípica (Estebenet & Martín, 2002) implicando invasiones de esta especie en varias partes del mundo, la interacción con *Limnoperna fortunei* merece atención, ya que podría disminuir su *fitness* y aumentar su vulnerabilidad frente a los depredadores. Como pudo observarse durante las jornadas de campo, los mejillones se adhieren a zonas en las que se les impide cerrar el opérculo, esto provoca que no puedan sellarse cuando las condiciones lo requieren (sequías, depredación). En este sentido, se hace necesario un abordaje más completo en los estudios limnológicos de nuestro país, ya que estas especies son generalmente sub-muestreadas lo que lleva a subestimar su representación y su importancia ecológica.



Figura 13. Mejillón dorado (*Limnoperna fortunei*) adherido en la zona del ombligo impidiendo que el animal cierre la abertura con el opérculo. Localidad: Río Cebollatí, Enero, 2012.

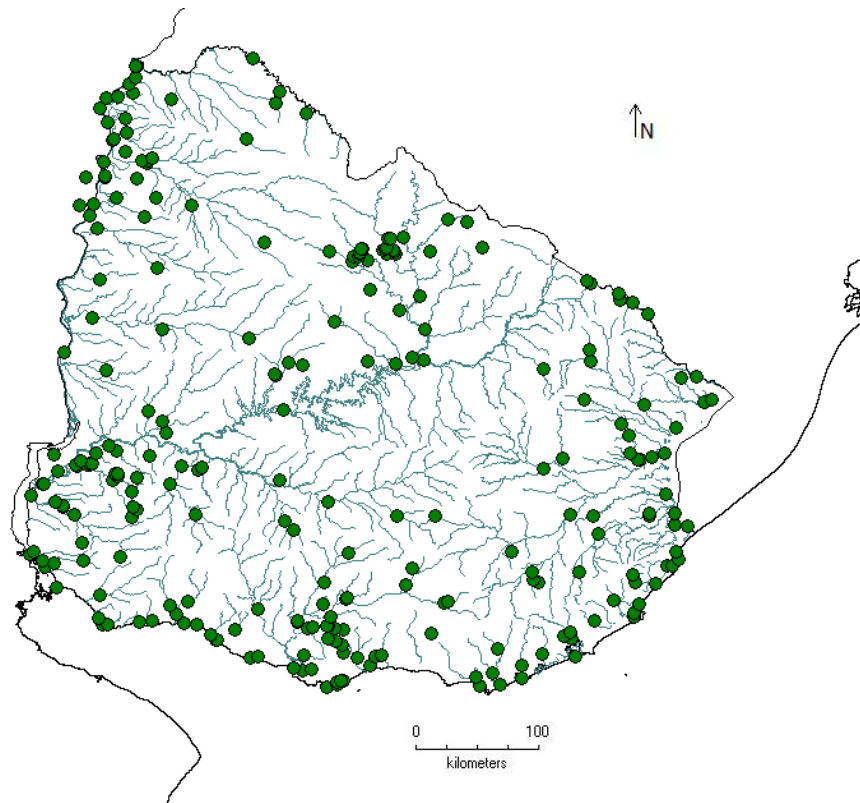


Figura 14. Mapa de Distribución de *P. canaliculata*. La misma se presenta en las principales cuencas del Uruguay consideradas para este trabajo: cuencas del Río de la Plata, del Río Uruguay, del Río Negro, Laguna Merín y Atlántica.

Pomacea maculata (Perry, 1810)

Pomacea maculata (anteriormente *Pomacea insularum*) es identificable con relativa facilidad, pero muchas veces confundida con *P. canaliculata*. En la figura 15, se detallan las características que permiten hacer una correcta identificación. Para la misma se detectaron 53 registros en 45 localidades del país (Fig. 16), habitando la parte baja del río Uruguay y en el Río de la Plata interior. Los puntos en color verde en el río Santa Lucía, corresponden a lotes con organismos que son difíciles de identificar ya que tienen características intermedias entre las especies *canaliculata* y *maculata*. Estos últimos lotes fueron identificados como *P. maculata* por Olazarri (1984). Por ello es necesario realizar análisis moleculares para comparar las poblaciones del río Santa Lucía, en las localidades que se encuentran ubicadas en los departamentos de San José, Canelones, Florida y Lavalleja con las del oeste del país y descartar o confirmar la hibridación con *P.*

canaliculata Con respecto a las preferencias de hábitat, a esta especie se la puede observar principalmente en sistemas lóticos como ríos y arroyos con mayor flujo de aguas corrientes que los ambientes que habita *P. canaliculata*. Sin embargo en Estados Unidos se ha dispersado principalmente en canales (Teem *et al.*, 2013) y humedales (Burks, 2014). La fecundidad de esta especie ha permitido que sea una gran colonizadora de nuevos ambientes (Keller *et al.*, 2007; Covich, 2010), por lo cual el potencial invasor de *P. maculata* se considera alto y es la especie que se encuentra en mayor número en Estados Unidos.

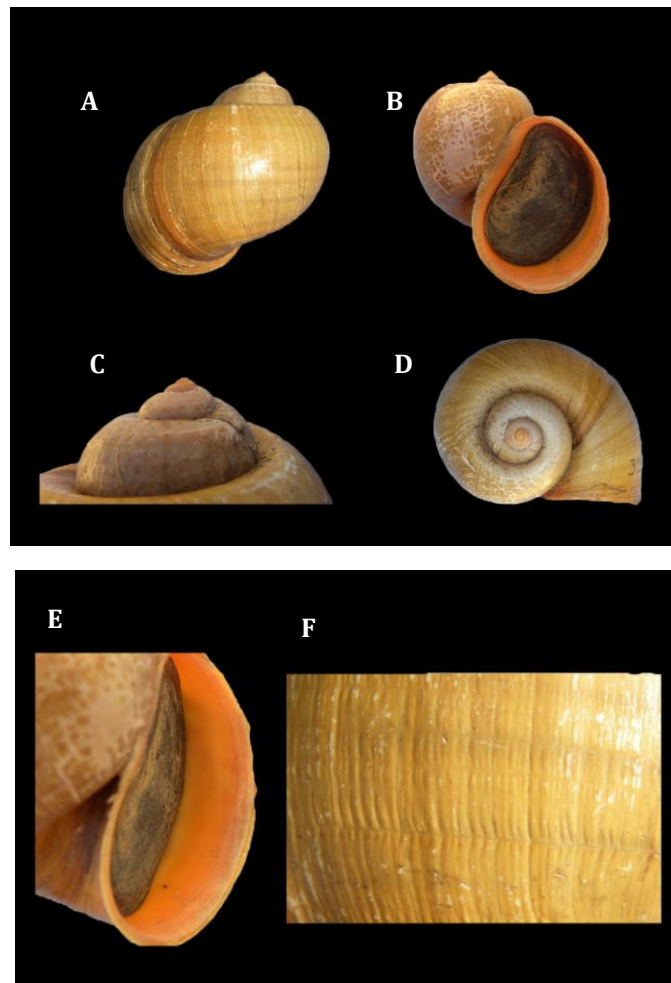


Figura 15. Morfología de la conchilla de *P. maculata*. **A:** Coloración con pequeñas bandas no contrastantes con el color de base; **B:** Abertura amplia, en forma de tuba, mostrando los labios de color anaranjado y el labio interno replegado sobre el ombligo; **C:** Muestra la espira alta y las suturas acanaladas; **D:** Vista posterior, donde se observa el ápice intacto y se aprecia la forma “globosa” dada por un crecimiento mayor de la última vuelta. Escalas 1cm. **E:** Detalle del labio externo de color anaranjado; **F:** Escultura rugosa que se repite a lo largo de la última vuelta, característica que permite diferenciarla de forma definitiva de *P. canaliculata*.

Las relaciones interespecíficas encontradas para esta especie, se dan principalmente con el mejillón dorado, *Limnoperna fortunei* (Mollusca:Bivalvia), organismo que se adhiere a las conchillas de los caracoles, sobre todo en las suturas y en la zona del ombligo (Fig. 16). Debido a esto, al igual que con *P. canaliculata*, es una interacción que merece atención ya que podría estar afectando el desarrollo de estos caracoles. También como *P. canaliculata*, esta especie es ingerida por el carao (*Aramus guarauna*) el cual agujerea la conchilla de forma particular (forma y ubicación del orificio) (Bourne, 1993; Palomera-García *et al.*, 2006; Tanaka *et al.*, 2006).

Al igual que *A. spixii*, *P. maculata* fue retirada de la lista de especies prioritarias para la conservación, dado que presenta gran tolerancia a disturbios antrópicos y se ha registrado como invasora fuera de su rango nativo (Clavijo & Scarabino, 2013).

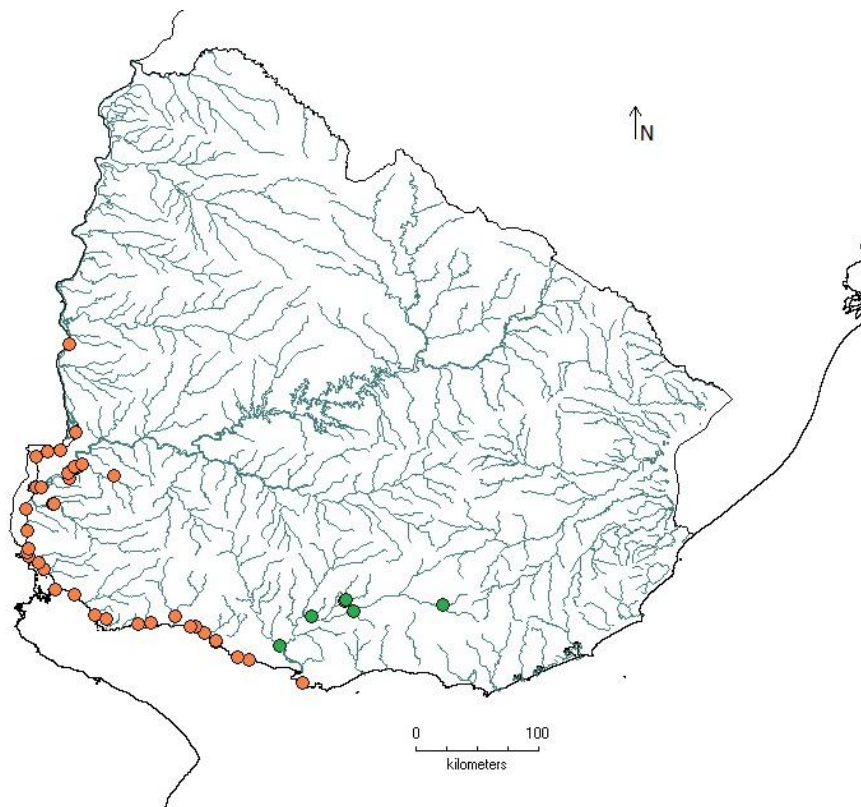


Figura 16. Mapa de distribución de *P. maculata*. Los puntos en verde, sobre el río Santa Lucía, son las poblaciones que poseen características intermedias entre esta especie y *P. canaliculata*.



Figura 17. Presencia de *Limnoperna fortunei* en las suturas y ombligo de *P. maculata*. Localidad: Punta Gorda, Colonia, Enero, 2012.

Pomacea megastoma (Hayes, 2012)

La morfología de *P. megastoma* (anteriormente *Pomella megastoma*), hace que sea muy fácil de identificar (Fig. 18). Es una especie endémica de la cual se obtuvieron 72 registros correspondientes a 49 localidades. La mayoría ubicadas en el río Uruguay y en el bajo río Negro, existiendo un solo registro para el río Negro medio (Fig. 19). Dicho registro merece atención y análisis ya que es un registro nuevo y no existían datos para esa zona. Debido al grado de endemidad de la especie y a la interacción que sufre con el mejillón invasor *Limnoperna fortunei* (Eugui, *et al.*, 2012), se la ha incluido dentro de la lista de especies prioritarias para la conservación en Uruguay (Clavijo & Scarabino, 2013).

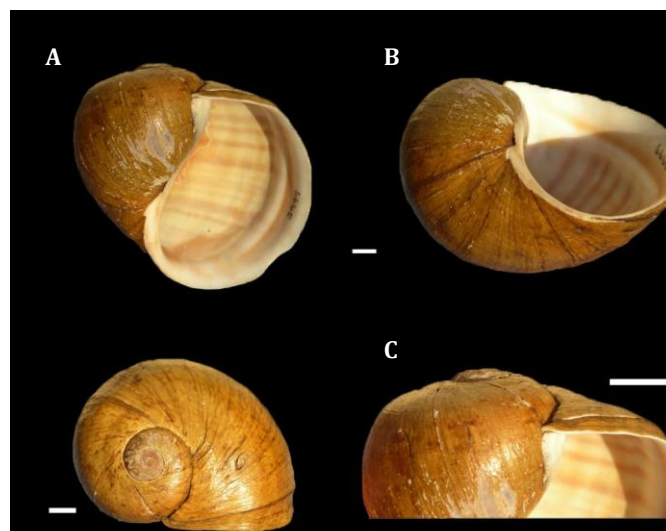


Figura 18. Morfología de la conchilla de *P. megastoma*. **A:** Vista de la amplia abertura; **B:** Vista del ombligo cerrado; **C:** Espira baja y de ápice muchas veces erosionado.

La preferencia de hábitat se da hacia cursos lóticos con mayor hidrodinámica, con sustratos rocosos a los que esta especie puede adherirse firmemente. Con respecto a su rol

trófico, de acuerdo a las características de su hábitat, seguramente sea principalmente un consumidor de perifiton mediante el raspado radular sobre las rocas, pero se ha registrado en laboratorio consumo de lechuga y algunas especies de macrófitas (Calvo, 2016; Pablo Martín com. pers.). A su vez, Olazarri (1961) registra el consumo de *P. megastoma* por parte de la anguila común (*Symbranchus marmoratus*). También fue registrada su co-existencia con otros Ampullariidae (e.g. *A. platae*), con gasterópodos de los géneros *Chilina* y *Potamolithus* y con *Limnoperna fortunei* (Fig. 4A). Si bien no se ha analizado competencia por espacio entre *L. fortunei* y *P. megastoma*, cabe destacar la gran densidad de poblaciones de mejillón dorado en las rocas que también son utilizadas por *P. megastoma* (Fig. 4B).

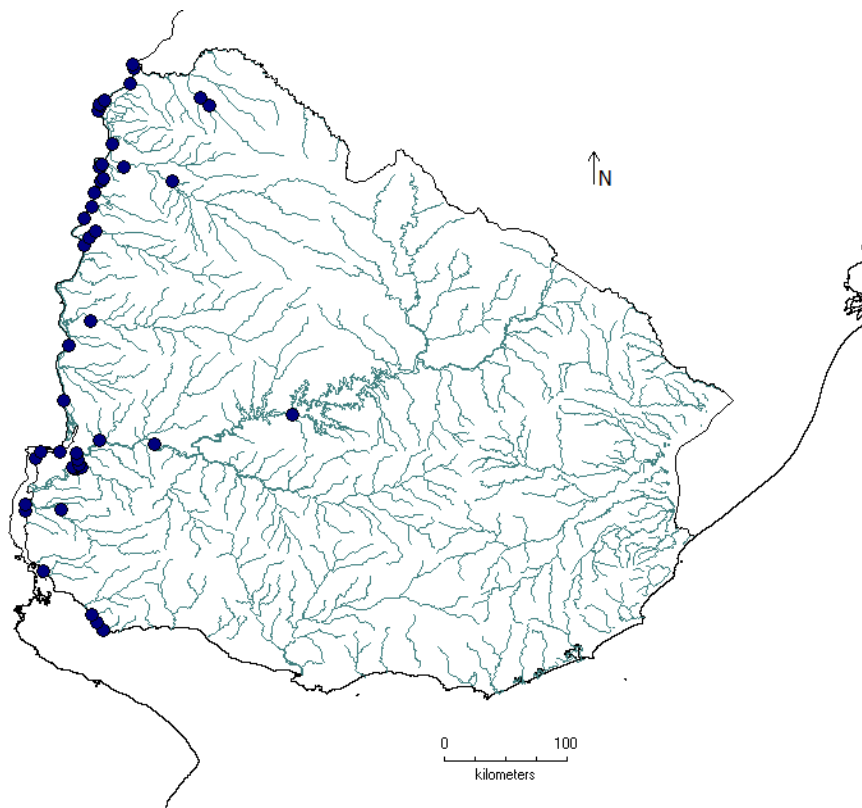


Figura 19. Mapa de distribución de *P. megastoma* a lo largo del río Uruguay y Río de la Plata interior, con un único registro para el medio río Negro.

Pomacea megastoma se encuentra incluida en la lista de especies prioritarias para la conservación, bajo los criterios 4, 6, 7 y 8, y en estado de afectación máxima. Ver Anexo I.

Pomacea scalaris (d'Orbigny, 1835)

Pomacea scalaris es fácilmente identificable (Fig. 20) pero sus poblaciones no son estables en nuestro país (Röhrdanz *et al.*, 2013). El primer registro para Uruguay data de 1927 reportado por Teisseire. Figueiras (1964) registra que los ejemplares encontrados son siempre en la desembocadura del río Uruguay frente a la desembocadura del río Paraná. Olazarri (1984) realiza un reporte de la presencia de la especie en Uruguay, donde destaca que todas las localidades son en el departamento de Colonia. También menciona una colecta en el departamento de San José, pero concluye que es una mezcla de etiquetas debido a que, a pesar de las variadas visitas al departamento, no se encontraron más ejemplares. Sin embargo, en 2007 se vuelve a encontrar un ejemplar en la localidad de Kiyú, San José.

Para esta especie se obtuvieron un total de 19 registros en ocho localidades, que cubren un total de aproximadamente 200km de la costa oriental del Río de la Plata, desde Nueva Palmira (Colonia) hasta la localidad de Kiyú (San José) (Fig. 21). La mayoría de las localidades son cursos de agua lénticos y se ubican frente a la desembocadura del río Paraná y los registros fuera de esta área son escasos. La única localidad en la cual se detectaron abundancias elevadas (decenas) y no ejemplares aislados es en la laguna Solís (Punta Gorda, Colonia), donde su presencia es intermitente. La misma se conecta al río Uruguay mediante un pequeño arroyo, es de fondo lodoso y tiene una importante presencia de macrófitas (Eugui y Clavijo, com. pers.). *Pomacea scalaris* se encuentra incluida en la lista de especies prioritarias para la conservación, bajo los criterios 4 y 8, y en estado de afectación máxima. Ver Anexo I.

En noviembre de 2012 se colectaron en la laguna Solís, ejemplares vivos de *P. scalaris* y puestas asignadas inicialmente a esta especie. Los huevos fueron mantenidos en laboratorio hasta su eclosión y se confirmó que pertenecían a *P. canaliculata*, especie que también se encuentra presente en la laguna. En enero del año 2013 se realiza otra búsqueda en la misma zona sin resultados positivos. En base a estos resultados, se analizaron los tamaños de las conchillas de los lotes con mayor cantidad de ejemplares, observándose que son todos individuos de tamaño adulto, consistente con las características de una población sumidero. Dichas poblaciones se caracterizan por necesitar un flujo constante de inmigrantes para poder persistir (Brown *et al.*, 1996) ya que en promedio tienen una baja tasa de producción de propágulos y una alta tasa de extinción (Marquet & Velasco-Hernandez, 1996). Esto muestra que probablemente estarían arribando con corrientes provenientes del río Paraná, ya en su estado adulto, sin llegar a formar una población estable y reproductiva en la zona. Los registros en la

localidad de Kiyú y en el arroyo Pereyra sobre la Ruta 1 (-34° 29' 07,6" S ; -56° 51' 46" W) son considerados como pertenecientes a arribos puntuales durante grandes lluvias. En base a esto, se considera que *P. scalaris* debería ser eliminada de la lista de especies prioritarias, ya que se trata de una población sumidero, no estable en Uruguay. Sin embargo debido al calentamiento global y a un posible aumento local de la temperatura, podría hipotetizarse el desarrollo de una población reproductiva ya que la laguna Solís presenta un menor flujo de agua corriente y una temperatura levemente mayor que la del río Uruguay (Eugui y Clavijo, com. pers.).

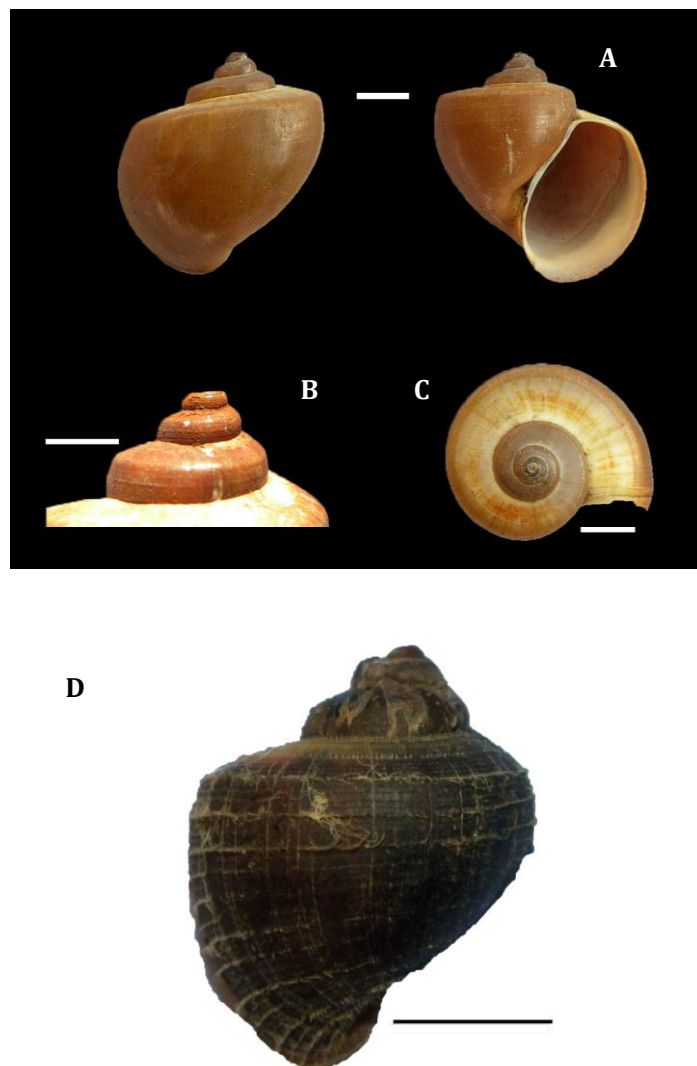


Figura 20. Morfología de la conchilla de *P. scalaris*. **A:** Vista de la abertura en forma oval y el interior blanquecino característico de la especie; **B:** vista de la espira alta, de anfractos angulosos lo que le da su forma escalariforme; **C:** vista de ápice intacto. **D:** Juvenil de *P. scalaris*, colectado en la laguna Solís. Son notorios los pelos periostracales. Escalas 1cm.

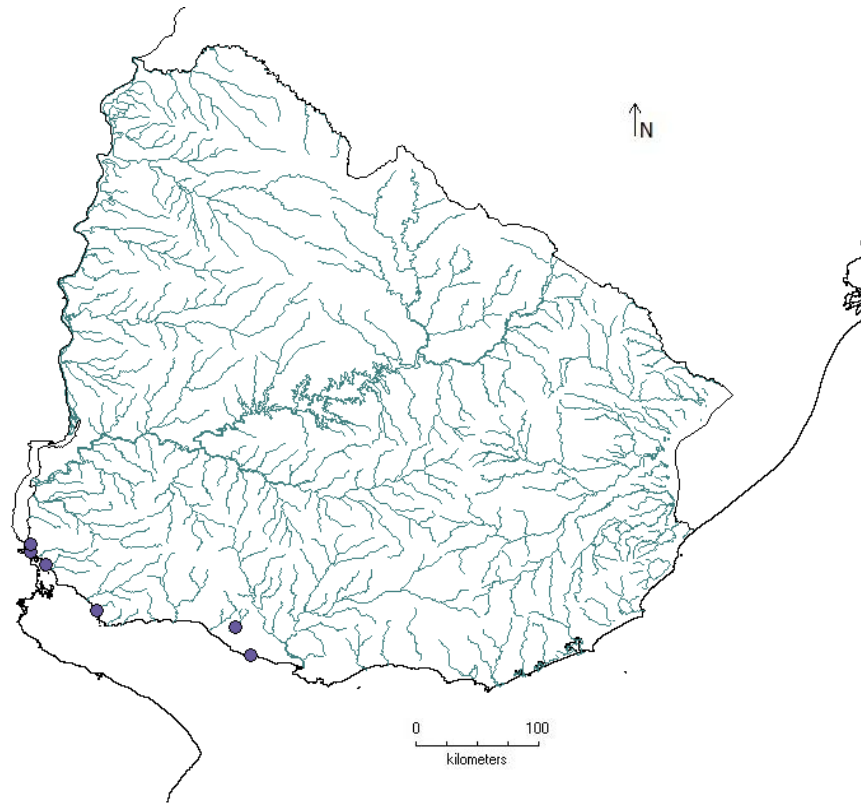


Figura 21. Mapa de distribución de *P. scalaris*. Los puntos más al Este, en el departamento de San José, corresponden a los registros en la localidad de Kiyú y arroyo Pereyra.

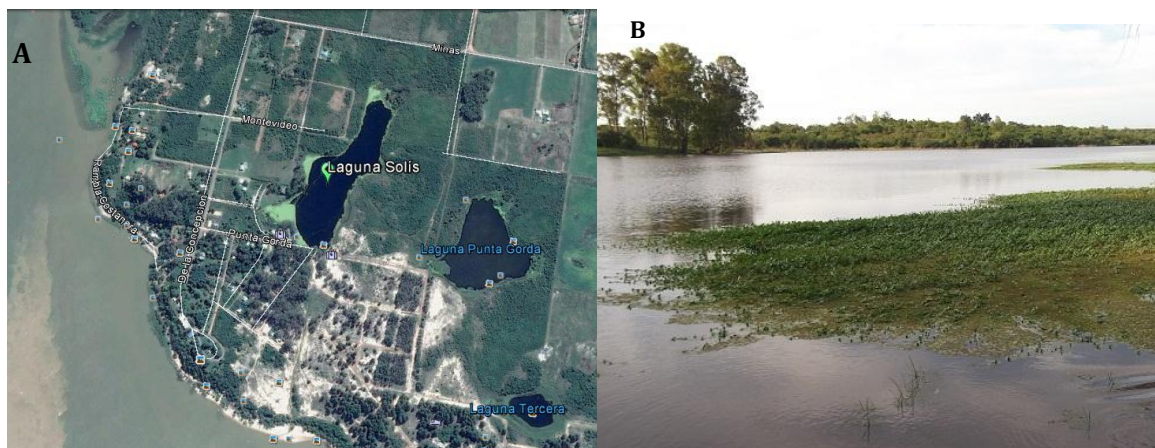


Figura 21. A: Vista aérea de la Laguna Solís en las inmediaciones de Nueva Palmira, Colonia. Imagen tomada de Google Earth (Versión 7.1.5.1557). **B:** Ambiente de la Laguna Solís. Laguna de poca profundidad, con sedimentos blandos y con alta presencia de macrófitas. Foto: Fernanda Eugui, Noviembre 2012.

Pomacea diffusa (Blume, 1957)

Debido a la presencia de *Pomacea diffusa* en acuarios de nuestro país y a su potencial liberación en ambientes naturales uruguayos (Scarabino *et al.*, 2012), se consideró importante la inclusión de ésta especie en el presente trabajo. *Pomacea diffusa* es una especie amazónica, muy utilizada como especie ornamental en acuarios. En nuestro país se ha detectado su presencia en acuarios en al menos ocho departamentos (Scarabino *et al.*, 2012), no habiéndose detectado aún esta especie en ambientes naturales.

En la figura 22 se presenta su morfología que se caracteriza por una conchilla globosa, de tamaño mediano para la familia, con una coloración generalmente amarilla (variedad "albina"), aunque en los acuarios se la encuentra en variedad de colores (Serra com. pers.). Presenta espira alta con ápice puntiagudo y los anfractos son más bien angulosos como los de *P. scalaris*. El ombligo se encuentra abierto, tiene una abertura de forma oval rodeada de labios interno y externo simples. Dentro de la colección del MNHN, se pudo encontrar un paratipo de esta especie (Fig. 22B).

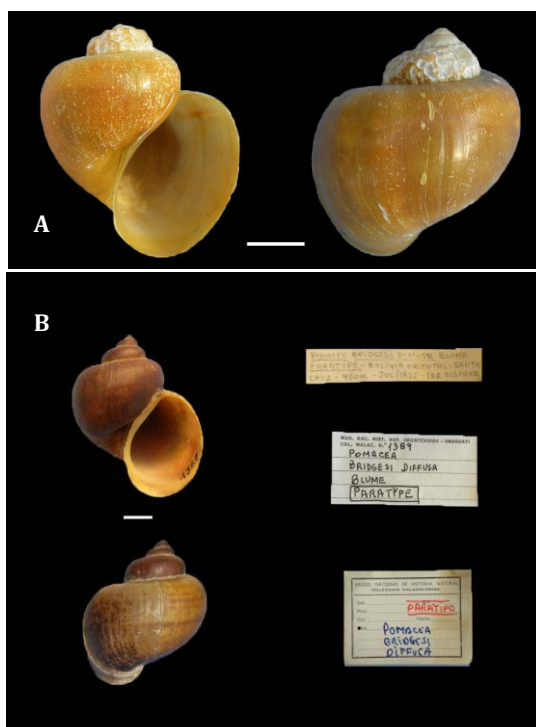


Figura 22. A: Morfología de la conchilla de *Pomacea diffusa*. Los ejemplares fueron obtenidos en la feria de Tristán Narvaja (Montevideo). **B:** Paratipo de *Pomacea diffusa* perteneciente a la colección de malacología del MNHN.

Se conoce que *Pomacea canaliculata* compite con *P. diffusa* y esta última es activamente depredada por hirudíneos y hemípteros (Adyta & Raut, 2001; Adyta & Raut, 2002; Adyta & Raut, 2005) lo cual puede limitar su supervivencia. A pesar de esto, no se debería descartar su ingreso y supervivencia en los ambientes naturales de nuestro país. En este sentido se hace necesario un estudio más a fondo de esta especie para detectar a tiempo su potencial invasor y aumentar los controles sobre las vías de introducción a nuestro país.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El presente trabajo logró recopilar y actualizar la información básica necesaria para el conocimiento de la familia Ampullariidae en Uruguay. El mapeo permitió explicitar las zonas donde se encuentran estas especies y a su vez reconocer zonas en las que no se han encontrado y zonas donde se hace necesario reforzar los muestreos en búsqueda de las mismas. Para la distribución general de la familia, se pudo observar un vacío en el departamento de Durazno, en su frontera con Cerro Largo y Treinta y Tres, en el noroeste de Rivera y en la cuchilla de Haedo. En este sentido se deberán reforzar los muestreos en esas zonas. De todas formas esta información se considera base para continuar conociendo el rango nativo de estas especies, lo que aportaría a la generación de estrategias de conservación y de modelos de estudio para evaluar su potencial invasor.

Se debe hacer hincapié en la necesidad de futuros análisis del género *Felipponea*, de la especie "*A. pulchella*" y de la capacidad de supervivencia y potencial invasor de las especies exóticas como *P. diffusa*. De acuerdo a esto sería de importancia incluir activamente el muestreo de este grupo en estudios de ecología acuática ya que la interfaz tierra-agua es muchas veces dejada de lado durante los estudios ecológicos, por lo cual estas especies se ven submuestreadas. Además se destaca el rol de las colecciones biológicas para documentar cambios en la biodiversidad incluyendo el testeado de hipótesis biogeográficas existentes en la literatura.

BIBLIOGRAFÍA

- Aditya, G. & Raut, S. K., 2001. "Predation of water bug *Sphaerodema rusticum* Fabricius on the snail *Pomacea bridgesi* (Reeve), introduced in India". *Current science*, 81(11): 1413-1414
- Aditya, G. & Raut, S. K., 2002. "Destruction of *Indoplanorbis exustus* (Planorbidae) eggs by *Pomacea bridgesi* (Ampullariidae)". *Molluscan Research*, 22(1): 87-90.
- Aditya, G. & Raut, S. K., 2005. "Feeding of the leech *Glossiphonia weberion* the introduced snail *Pomacea bridgesii* in India". *Aquatic Ecology*, 39(4): 465-471.
- Barbitta, D., Clavijo, C., Scarabino, F., Hayes, K., Cowie, R., Meerhoff, M., Burks, R. & Carranza, A. "Modelado de nicho de caracol manzana *Pomacea insularum* (Gastropoda: Ampullariidae) análisis global de ecorregiones potencialmente receptoras". P.53, en: Libro de resúmenes del II Congreso de Zoología del Uruguay. 9 a 14 de Diciembre de 2012. 292 pp.
- Bergmann, F. B., Amaral, H. L. C., Pinto, D. P., Chivittz, C. C., & Tozetti, A. M., 2013. "Foraging activity of the snail kite, *Rostrhamus sociabilis* (Aves: Accipitridae) in wetlands of southern Brazil". *Brazilian Journal of Biology*, 73(2): 245-252.
- Boland, B. B., Meerhoff, M., Fosalba, C., Mazzeo, N., Barnes, M. A., & Burks, R. L., 2008. "Juvenile snails, adult appetites: contrasting resource consumption between two species of applesnails (*Pomacea*)". *Journal of Molluscan Studies*, 74(1): 47-54.
- Bonetto, A. & Ezcurra-de-Drago, I., 1966.. "Moluscos paranaensis en aguas uruguayas y del sur de Brasil". *Notas Malacológicas IV. Physis*, 26, 121-124.
- Bonetto, A. & Tassara, M., 1987. "Notas sobre el conocimiento limnológico de los gasterópodos paranaenses y sus relaciones tróficas. I Ampullariidae". *Ecosur*, 14/15(25/26): 55-62.
- Bourne, G. R., 1993. "Differential snail-size predation by snail kites and limpkins". *Oikos*, 68(2): 217-223.
- Brown, J. H., Stevens, G. C., & Kaufman, D. M., 1996. "The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure". *Annual review of ecology and systematics*, 27(1): 597-623.
- Burks, R., Savrick, C., Cochran, A. D., Plantz, A. L. & Hayes, K. A., 2014. "Not all apple snails are invasive: fecundity, life history, identity and distribution of native *Pomacea megastoma*

(Ampullariidae) in Uruguay". P.54., en: Libro de resúmenes del III Congreso de Zoología del Uruguay. 7 al 12 de Diciembre de 2014. 315 pp.

Calvo, C., 2013. "Rol trófico de *Pomacea canaliculata* (Caracol Manzana) en arroyos subtropicales: efecto de la competencia y la temperatura". Tesina de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Febrero 2013. 51pp.

Calvo, C., Cochran, A., Burks, R. & Meerhoff, M., 2014. "Influencia de la temperatura sobre la *performance* individual y competencia entre neonatos de tres especies de *Pomacea* (*P. canaliculata*, *P. maculata*, *P. megastoma*) (Mollusca)". P.54., en: Libro de resúmenes del III Congreso de Zoología del Uruguay. 7 al 12 de Diciembre de 2014. 315 pp.

Calvo, C., 2016. "Influencia de la temperatura sobre el desempeño de *Pomacea canaliculata*: una aproximación experimental". Tesis de Maestría sub-área Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Abril, 2016. 87pp.

Carlsson, N. O. L. & Brönmark, C., 2006. "Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on macrophytes and periphyton in Asian wetlands". *Freshwater Biology*, 51(4): 695-704.

Castellanos, Z. & Fernández, D., 1976. "La familia Ampullariidae en la República Argentina. Fauna de agua dulce de La República Argentina". Ed. Ringuelet R. A., FECIC, Buenos Aires. 33 pp.

Cazzaniga, N.J. & Estebenet, A.L., 1984. Revisión y notas sobre los hábitos alimentarios de los Ampullariidae (Gastropoda). *Historia Natural*, 4(22): 213-224.

Cazzaniga N. J., 2002. Workshop: "Biology of Ampullariidae" Minireview. *Biocell*, 26(1): 71-81.

Clavijo, C., 2009. "Distribución del genero *Anodontites* (Mollusca: Bivalvia: Mycetopodidae) en Uruguay". *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 9(92): 201-210.

Clavijo, C., Carranza, A. & Scarabino, F., 2008. "Distribution of *Pomella megastoma* (Sowerby, 1825) (Gastropoda: Ampullariidae). P.251 en: Libro de resúmenes VII Congreso Latinoamericano de Malacología. Valdivia, Chile

- Clavijo, C. & Scarabino, F., 2013. "Moluscos continentales". Pp. 73-90, en: Soutullo A., Clavijo C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (eds.). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA Y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp.
- Covich, A. P., 2010. "Winning the biodiversity arms race among freshwater gastropods: competition and coexistence through shell variability and predator avoidance". Pp. 191-215, en: Naselli-Flores, L., Rossetti, G. (eds.). Fifty years after the "Homage to Santa Rosalia": Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems. Springer Netherlands.
- Cowie, R. H., 2002. "Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and control". Pp.: 145-192, in: Barker, G.M. (ed.) Molluscs as Crop Pests. CABI Publishing, Wallingford. 468 pp.
- Cowie, R. H. & Héros, V., 2012. "Annotated catalogue of the types of Ampullariidae (Mollusca, Gastropoda) in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, with lectotype designations". *Zoosystema*, 34(4): 793-824.
- Cowie, R. H. & Thiengo, S. C., 2003. "The apple snails of the Americas (Mollusca: Gastropoda: Ampullariidae: *Asolene*, *Felipponea*, *Marisa*, *Pomacea*, *Pomella*): a nomenclatural and type catalog". *Malacología*, 45(1): 41-100.
- Cuezzo, M. G., 2009. "Mollusca Gastropoda". Pp. 595-629, en: Dominguez, E. & Fernandez, H.R. (eds.). "Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología". Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 656 pp.
- Damborenea, C., Brusa, F. & Paola, A., 2006. "Variation in worm assemblages associated with *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae) in sites near the Río de la Plata estuary, Argentina". *Biocell*, 30(3): 457-468.
- Darby, Philip C., Valentine-Darby, Patricia L. & Percival, H. Franklin, 1998. "Assessing the impact of the Lake Kissimmee restoration on apple snails". Gainesville, FL, Florida Cooperative Fish and Wild life Research Unit.
- Dillon, R. T., 2000. "The ecology of freshwater mollusks". Cambridge University Press. 523 pp.

- Estebenet, A. L. & Martín, P. R., 2003. "Shell interpopulation variation and its origin in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from Southern Pampas, Argentina". *Journal of Molluscan Studies*, 69(4): 301-310.
- Estebenet, A. L., Martín, P. R. & Silvana, B., 2006. "Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa)". *Biocell*, 30(2): 329-335.
- Eugui, F., Clavijo, C., Röhrdanz, A., Calvo, C., Gibson, K., Plantz, A., Scarabino, F., Carranza, A., & Meerhoff, M., 2012. "Macrofouling del mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) sobre Ampullariidae (Gastropoda) en aguas continentales del Uruguay". P.69, en: Libro de resúmenes del II Congreso de Zoología del Uruguay. 9 a 14 de Diciembre de 2012. 292 pp.
- Faraco, F., Veitenheimer-Mendes, I.L. & Borges, E., 2002. "*Felipponea neritiformis* (Gastropoda, Ampullariidae): concha, rádula, complejo peniano e comportamiento reproductivo". *Biociências*, 10(2): p. 65-78.
- Figueiras, A., 1964. "La malacofauna dulceacuícola del Uruguay. Ensayo de catálogo sistemático y sinonímico". *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 1(7): 161-202.
- Glass, N. H. & Darby, P. C., 2009. "The effect of calcium and pH on Florida apple snail, *Pomacea paludosa* (Gastropoda: Ampullariidae), shell growth and crush weight." *Aquatic Ecology*, 43(4): 1085-1093.
- Harper, F., 1936. "The distribution of the limpkin and its staple food, *Pomacea*". *The Nautilus*, 50(2): 37-40.
- Hayes, K.A., 2009. "Evolution, molecular systematics and invasion biology of Ampullariidae". Tesis de doctorado, University of Hawaii. 213 pp.
- Hayes, K. A., Cowie, R.H., Jørgensen, A., Schultheiß, R., Albrecht, C., Thiengo, S.C., 2009. "Molluscan models in evolutionary biology: apple snails (Gastropoda: Ampullariidae) as a system for addressing fundamental questions". *American Malacological Bulletin*, 27(1/2): 47-58.

- Hayes, K. A., Cowie, R. H., Thiengo, S. C. & Strong, E. E., 2012. "Comparing apples with apples: clarifying the identities of two highly invasive Neotropical Ampullariidae (Caenogastropoda)". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(4): 723-753.
- Hayes, K. A., Burks, R. L., Castro-Vazquez, A., Darby, P. C., Heras, H., Martín, P. R. & Yusa, Y., 2015. "Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae)". *Malacologia*, 58(1-2): 245-302.
- Hijmans, R. J., Guarino, L., Cruz, M. & Rojas, E., 2001. "Computer for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA GIS". *Plant Genetic Resources Newsletter*, 2001, No. 127: 15 - 19.
- Hollingsworth, R. G. & Cowie, R. H., 2006. "Apple snails as disease vectors". Pp. 121-132, en: Joshi, R.C. & Sebastian, L.C. (eds.). *Global Advances in Ecology and Management of Golden Apple Snails*. Philippine Rice Research Institute, Muñoz, Nueva Ecija. 588 pp.
- Hylton-Scott, M., 1957. "Estudio morfológico y taxonómico de los Ampullariidae de La República Argentina". *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Ciencias Zoológicas*, 3(5): 233-333.
- Jorgensen, C. B., Kiorboe, T., Mohlenberg, F., & Riisgard, H. U., 1984. "Ciliary and mucus-net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics". *Marine Ecology, Progress Series*, 15(3): 283-292.
- Keller, R. P., Drake, J. M. & Lodge, D. M., 2007. "Fecundity as a basis for risk assessment of nonindigenous freshwater mollusks". *Conservation Biology*, 21(1): 191-200.
- Mace, G.M. & Lande, R., 1991. "Assessing extinction threats: toward a reevaluation of UICN threatened species categories". *Conservation Biology*, 5(2): 148-157.
- Marquet, P. A., & Velasco-Hernandez, J. X., 1996. "A Source-Sink Patch Occupancy Metapopulation Model. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70:371-380
- Martín, P. R., & Estebenet, A. L., 2002. "Interpopulation variation in life-history traits of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) in southwestern Buenos Aires Province, Argentina". *Malacología*, 44(1): 153-163.

- Olazarri, J., 1984. "*Pomacea insularum* y *Pomacea scalaris* (Mollusca:Gastropoda) en aguas de la República Oriental del Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 5(47): 215-223.
- Olazarri, J., 1961. "Sobre moluscos en el contenido estomacal de la anguila común *Symbranchus marmoratus*". Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 1(1): 9-10
- Palomera-García, C., Contreras-Martínez, S., Cruz-Rivera, B. Y., Villa Bonilla, B., & Gómez-Llamas, J. C., 2006. "Registros adicionales del Carrao (*Aramus guarauna*) en el Estado de Jalisco, México". Huitzil. Revista Mexicana de Ornitología, 7(1): 23-26
- Peebles, C. R., Oliver-González, J. & Ferguson, F. F., 1972. "Apparent adverse effect of *Marisa cornuarietis* upon *Lymnaea columella* and *Biomphalaria glabrata* in an ornamental pond in Puerto Rico". Proceedings, Hawaiian Entomological Society, 21: 247-256.
- Pointier, J. P., Théron, A., Imbert-Establet, D. & Borel, G., 1991. "Eradication of a sylvatic focus of *Schistosoma mansoni* using biological control by competitor snails". Biological Control 1(3): 244-247.
- Pointier, J. P. & David, P., 2004. "Biological control of *Biomphalaria glabrata*, the intermediate host of schistosomes, by *Marisa cornuarietis* in ponds of Guadeloupe: long-term impact on the local snail fauna and aquatic flora". Biological Control 29(1): 81-89.
- Rawlings, T. A., Hayes, K. A., Cowie, R. H. and Collins, T. M., 2007. "The identity, distribution, and impacts of non native apple snails in the continental United States". BMC Evolutionary Biology 7(1): 97.
- Röhrdanz, A.E., Clavijo, C. & Scarabino, F., 2013. "Actualización de la distribución y estudio de las poblaciones de *Pomacea scalaris* (Gastropoda: Ampullariidae) en Uruguay". P.127, en: Libro de resúmenes del I Congreso Argentino de Malacología. 18 al 20 de Setiembre de 2013. 202 pp.
- Röhrdanz, A.E., Clavijo, C. & Scarabino, F., 2014. "Revisión y actualización de la distribución de Ampullariidae (Mollusca: Gastropoda) en Uruguay. P.55, en: Libro de resúmenes del III Congreso de Zoología del Uruguay. 7 a 12 de Diciembre de 2014. 315 pp.

- Saveanu, L., & Martín, P. R., 2013. Pedal surface collecting as an alternative feeding mechanism of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Journal of Molluscan Studies*, 79(1): 11-18.
- Scarabino, F., 2004. "Lista sistemática de los Gastropoda dulceacuícolas vivientes de Uruguay". *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 8(84-85 / 86-87): 347-356.
- Scarabino, F., Serra, W. S., Laufer, G., Clavijo, C., Röhrdanz, A., Hayes, K., Thiengo, S., Cowie, R., Carranza, A., Meerhoff, M. & Burks, R., 2012. "Llegó y se puso a la venta: uso de *Pomacea diffusa* (Gastropoda: Ampullariidae) en el acuarismo uruguayo". P.101, en: Libro de resúmenes del II Congreso de Zoología del Uruguay. 9 a 14 de Diciembre de 2012. 292 pp.
- Seuffert, M. E. & Martín, P. R., 2009. "Influence of temperature, size and sex on aerial respiration of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from southern Pampas, Argentina". *Malacologia*, 51(1): 191-200.
- Seuffert, M. E., & Martín, P. R., 2010. "Dependence on aerial respiration and its influence on microdistribution in the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae)". *Biological Invasions*, 12(6): 1695-1708.
- Seuffert, M. E., Burela, S. & Martín, P. R., 2010. "Influence of water temperature on the activity of the freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) at its southernmost limit (Southern Pampas, Argentina)". *Journal of Thermal Biology*, 35(2): 77-84.
- Tanaka, M. O., Souza, A. L., & Módena, É. S., 2006. "Habitat structure effects on size selection of snail kites (*Rostrhamus sociabilis*) and limpkins (*Aramus guarauna*) when feeding on apple snails (*Pomacea* spp.)". *Acta Oecologica*, 30(1): 88-96.
- Teem, J. L., Qvarnstrom, Y., Bishop, H. S., da Silva, A. J., Carter, J., White-McLean, J. & Smith, T., 2013. "The occurrence of the rat lungworm, *Angiostrongylus cantonensis*, in nonindigenous snails in the Gulf of Mexico region of the United States". *Hawai'i Journal of Medicine & Public Health*, 72(6): 11.

Vaz-Ferreira Raimondi, R., Paulete, J., & Scaglia de Paulette, S., 1965. "Ecoetología alimentaria de *Rostrhamus sociabilis sociabilis* (Vieill)". Compilación de trabajos del Departamento de Zoología Vertebrados. Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias, 22: 191-202.

Winston, J. E., 1999. "Describing species: Practical taxonomic procedure for biologists". Columbia University Press, New York. 518 pp.

Yang, T. B., Wu, Z. D. & Lun, Z. R., 2013. "The apple snail *Pomacea canaliculata*, a novel vector of the rat lungworm, *Angiostrongylus cantonensis*: its introduction, spread, and control in China". Hawai'i Journal of Medicine & Public Health, 72(6): 23-25.

ANEXO I

Se presentan aquí los criterios por los cuales algunas especies fueron incluidas en la lista de especies prioritarias para la conservación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) (Clavijo & Scarabino, 2013).

Criterio 1: Especies con distribución geográfica restringida a Uruguay, o a un sector del continente americano que incluye parte del territorio nacional, pero cuyo tamaño no supera la superficie de Uruguay (<200.000 km²).

Criterio 4: Especies con un área de distribución en Uruguay inferior al 10% del territorio nacional (<20.000 km² u ocurrencia en <30 celdas de la grilla 1:50.000 del sgm).

Criterio 6: Especies identificadas como amenazadas en el país, por algún estudio previo.

Criterio 7: Especies singulares desde el punto de vista taxonómico o ecológico, incluyendo especies bioingenieras y especies clave.

Criterio 8: Especies de valor medicinal, cultural o económico, incluyendo especies con centro de diversidad en el país o variedades silvestres de especies domesticas o cultivadas. La inclusión de numerosas especies en este criterio responde a su interés comercial, pero desde el enfoque del impacto de este interés (extracción).

ANEXO II

Lotes de los ejemplares examinados. Referencias: J.O. –Colección José Olazarri; AMPLIFIED – Proyecto Ampullariidae (Ampullariidae Model using Phylogeography, Laboratory Integration with Field Investigations into Ecology and Diversity); Siccardi – Colección Siccardi.

Asolene platae: **Cuenca del Plata**: MNHN 2770, 2848, 5748, 5944, 11662; 1 lote MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca del Río Negro**: 4 lotes MNHN (J.O.) S/N. – **Cuenca del río Uruguay**: MNHN 1205, 2737, 5737, 5741, 5756, 8634; 10 lotes MNHN S/N.; 7 lotes MNHN (J.O.) S/N. Total: 95 ejemplares.

Asolene pulchella: **Cuenca del Plata**: MNHN 2770, 5735, 5744, 5747, 5767, 14685; 1 lote MNHN S/N. **Cuenca del Río Uruguay**: MNHN 1206, 2737, 3753, 5587, 5742, 5743, 5750, 5751, 5752, 5754, 5755, 5768, 8630. Total: 30 ejemplares.

Asolene spixii: **Cuenca Atlántica**: MNHN 3224, 5991, 14966; 1 lote MNHN S/N; 1 lote MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca Del Plata**: MNHN 14869; **Cuenca Laguna Merín**: MNHN 3101, 5988, 5989, 5990, 8632, 10423, 10559; 1 lote MNHN S/N; 1 lote MNHN (J.O.) S/N; 4 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Cuenca Río Negro**: 1 lote MNHN S/N; 1 lote MNHN (J.O.) S/N; 1 lote MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Cuenca del Río Uruguay**: MNHN 14384; 2 lotes MNHN (J.O.). Total: 73 ejemplares.

Felipponea spp.: **Cuenca del Plata**: MNHN 2770, 11653, 11662; 1 lote MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca del Río Negro**: 1 lote MNHN S/N; 5 lotes MNHN (J.O.) S/N; 2 lotes MNHN (AMPLIFIED). **Cuenca del río Uruguay**: MNHN 1205, 2849, 3512, 4063, 5741, 5756, 5927, 5943, 5945, 5947, 5950, 5951, 5953, 5955, 5956, 5958, 5959, 6842, 8626, 10933, 12270, 14386, 14493, 14605; 16 lotes MNHN S/N; 14 lotes MNHN (J. O.) S/N; 1 lote MNHN (Siccardi) S/N; 2 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Cuenca Merín**: 2 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Sin localidad**: MNHN 4936; 1 lote MNHN S/N; 1 lote MNHN (Siccardi) S/N; 1 lote MNHN (AMPLIFIED) S/N. Total: 547 ejemplares.

Pomacea canaliculata: **Cuenca Atlántica**: MNHN 2845, 3246, 5901, 5913, 5921, 14856; 14 lotes MNHN S/N; 2 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N; 17 lotes MNHN (J.O.) S/N; **Cuenca del Plata**: MNHN 1093, 1096, 1097, 1098, 1099, 1102, 2683, 2686, 2774, 2796, 2806, 2807, 3011, 5765, 5899, 5900, 5903, 5907, 5908, 5909, 5910, 5916, 5922, 5924, 5971, 5972, 5987, 10282, 10421, 10484, 11663, 11664; 44 lotes MNHN S/N; 21 lotes MNHN (J.O.) S/N; 2 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Cuenca Laguna Merín**: MNHN 1120, 2681, 2686, 2746, 2765, 3723, 5736, 5764, 5914, 5920, 10944; 9 lotes MNHN S/N; 5 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N; 8 lotes MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca del Río Negro**: MNHN 2636, 2678, 2680, 2694, 2748, 2750, 2751, 2753, 2754, 2755, 2764, 2766, 5753, 5762, 5915, 5918, 5919, 6242, 10349, 10536, 10558, 11665, 14194, 14195; 41 lotes MNHN S/N; 13 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N; 34 lotes MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca del Río Uruguay**: MNHN 2716, 2759, 5815, 5898, 5902, 5905, 5911, 5985, 10032, 10033, 10056, 10603, 10904,

11647, 14385; 20 lotes MNHN S/N; 2 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N; 49 lotes MNHN (J.O.) S/N. **Sin localidad:** MNHN 1095; 1 lote MNHN (AMPLIFIED). Total: 1715 ejemplares.

Pomacea maculata: **Cuenca del Plata:** MNHN 1107, 3294, 4877, 4879, 4880, 4941, 5987, 6011, 8633, 10484; 5 lotes MNHN S/N; 11 lotes MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca del río Negro:** MNHN 3512, 6010, 10482. 3 lotes MNHN S/N; 11 lotes MNHN (J.O.) S/N. **Cuenca del río Uruguay:** MNHN 5734, 5758, 5984, 5985, 5986, 5998; 4 lotes MNHN (J.O.) S/N. Total: 100 ejemplares.

Pomace megastoma: **Cuenca del Plata:** MNHN 2779, 10945; 2 lotes MNHN S/N; 1 lote MNHN (J.O.) S/N; 1 lote MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Cuenca del Río Negro:** MNHN 5993, 10841, 10842; 1 lote MNHN S/N; 10 lotes MNHN (J.O.) S/N; 1 lote MNHN (AMPLIFIED) S/N. **Cuenca del río Uruguay:** MNHN 2832, 3073, 3074, 3511, 3969, 4034, 4181, 4213, 5992, 5995, 5996, 5997, 6000, 6001, 6002, 6015, 6016, 6018, 6019, 6843, 10283, 10605, 10930, 11648, 14129, 14303, 14491, 14604, 14638; 6 lotes MNHN S/N; 17 lotes MNHN (J.O.) S/N; 2 lotes MNHN (AMPLIFIED) S/N. Total: 150 ejemplares.

Pomacea scalaris: **Cuenca del Plata:** MNHN 5963, 5965; 1 lote MNHN S/N. **Cuenca del Río Uruguay:** MNHN 1106, 1947, 2854; 2 lotes MNHN S/N; 3 lotes MNHN (J.O.) S/N. Total: 206 ejemplares.