

Ecología de ampuláridos (Mollusca: Gastropoda) y su infección por *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda) en tres hábitats del occidente de Cuba

**Tesis para optar por el grado de Máster en
Entomología Médica y Control de Vectores**

Autor: Lic. Gisel Morejón Martínez

**Tutores: DrC. Antonio A. Vázquez Perera
DrC. Annia Alba Menéndez**

Asesor: Msc. Jorge Sánchez Noda



Ecología de ampuláridos (Mollusca: Gastropoda) y su infección por *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda) en tres hábitats del occidente de Cuba

**Tesis para optar por el grado de Máster en
Entomología Médica y Control de Vectores**

Autor: Lic. Gisel Morejón Martínez

**Tutores: DrC. Antonio A. Vázquez Perera
DrC. Annia Alba Menéndez**

Asesor: Msc. Jorge Sánchez Noda

Índice

Agradecimientos.....	i
Resumen.....	ii
Abstract.....	iii
INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis.....	2
Objetivos general y específicos.....	3
1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	4
1.1. Los moluscos y la Malacología Médica.....	4
1.2. Moluscos fluviales cubanos de importancia médica.....	5
1.3. Familia Ampullariidae.....	6
1.3.1. Taxonomía y distribución mundial.....	6
1.3.2. Aspectos generales de la biología reproductiva.....	8
1.3.3. Ampuláridos en la transmisión de <i>Angiostrongylus cantonensis</i> ...	10
1.3.4. Ampuláridos en Cuba: generalidades e importancia médica.....	13
1.3.5. Aspectos ecológicos de la familia Ampullariidae.....	16
1.3.5.1. Influencia de factores bióticos: vegetación acuática.....	16
1.3.5.2. Influencia de factores abióticos: parámetros químicos del agua.....	17
1.3.5.3. Relaciones interespecíficas: competencia interespecífica, depredación y parasitismo.....	18
1.3.5.4. Estudios ecológicos: diversidad e índices de diversidad, estudios morfométricos y ecología parasitaria.....	19
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
2.1. Descripción de las áreas de estudio.....	23
2.2. Muestreos malacológicos, variables ecológicas e identificación de moluscos.....	24
2.3. Procesamiento de ampuláridos: mediciones morfométricas y detección e identificación de parásitos helmintos.....	25

2.4. Procesamiento y análisis de los datos.....	26
2.5. Consideraciones éticas y de bioseguridad.....	28
3. RESULTADOS.....	29
3.1. Especies de moluscos colectadas	29
3.2. Estructura, diversidad y dinámica de la comunidad de moluscos en los diferentes sitios estudiados.....	30
3.2.1 Relación entre las especies de moluscos y los factores ecológicos en los sitios estudiados.....	34
3.3. Dinámica poblacional de ampuláridos en los sitios estudiados de acuerdo a la morfometría	36
3.4. Infección por <i>Angiostrongylus cantonensis</i> en las poblaciones de ampuláridos estudiadas.....	38
4. DISCUSIÓN.....	42
4.1. Especies de moluscos colectadas.....	42
4.2. Estructura, diversidad y dinámica de la comunidad de moluscos en los diferentes ecosistemas estudiados.....	42
4.3. Relación entre las especies de molusco y los factores ecológicos.....	46
4.4. Dinámica poblacional de ampuláridos en los sitios estudiados de acuerdo a la morfometría.....	48
4.5. Dinámica de infección por <i>Angiostrongylus cantonensis</i> en las poblaciones de <i>Marisa cornuarietis</i>	50
CONCLUSIONES.....	53
RECOMENDACIONES.....	54
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	55

Agradecimientos

Es difícil encontrar las palabras apropiadas para agradecer a todas las personas que me han apoyado en estos últimos años, pero aún más, a aquellas que siempre han estado presentes en mi vida cuando las he necesitado.

Primeramente, quisiera agradecer a mi mamá, por siempre estar a mi lado sirviéndome de ejemplo y de motor impulsor para cada día aprender un poco más, y a mi hermano por ayudarme cada vez que lo he necesitado. A mi primo Ale que, a pesar de la distancia y de ser un profesional muy ocupado, ha estado pendiente de mis estudios, teniendo siempre las palabras adecuadas en cada momento.

A mi tutor, el DrC. Antonio A. Vázquez Perera y mi tutora la DraC. Annia Alba Menéndez por proponerme este tema de tesis y por todo el tiempo invertido (que no ha sido poco) en revisar cada una de las copias, en aras de que este documento tuviese la mayor calidad posible. A mi asesor Jorge Sánchez por su apoyo con las colectas y el trabajo de laboratorio. A mis compañeros de departamento que me ayudaron y acompañaron en las colectas, muchas veces hasta sin transporte.

A Maureen, por impulsarme a continuar mi superación una vez iniciado mi recorrido como trabajadora del centro. A Mari, por estar siempre presente y ayudarme cada vez que he necesitado de ella.

A los profesores que impartieron las clases de la maestría por contribuir a mi formación durante este periodo y aportar sus conocimientos y experiencias.

A todos, tengan mi más sincero agradecimiento.

Resumen: La familia Ampullariidae está ampliamente distribuida en los ecosistemas tropicales y subtropicales de África, América y Asia, incluye a los moluscos fluviales de mayor tamaño, y agrupa algunas especies que transmiten patógenos de importancia para la salud pública y veterinaria. En particular, la meningoencefalitis eosinofílica ocasionada por el nematodo *Angiostrongylus cantonensis* es una de las enfermedades transmitidas por estos moluscos que se encuentra actualmente en emergencia mundial. En Cuba, las investigaciones sobre la ecología de ampuláridos y su relación con la transmisión de *A. cantonensis* son escasas y desactualizadas, sin embargo, permitirían conocer qué sucede hoy en el escenario epidemiológico cubano. En este sentido, la caracterización de la dinámica poblacional y de los patrones ecológicos de las especies de ampuláridos cubanas en el terreno y su estado de infección por *A. cantonensis*, resulta crucial para entender la transmisión y trazar estrategias de control. Con este fin, se realizaron muestreos malacológicos mensuales, durante un año, en tres sitios de las provincias La Habana y Artemisa con características ecológicas diferentes (ecosistemas de río, zanja y presa), donde se verificó la presencia de al menos una de las cuatro especies de ampuláridos descritas en Cuba y se determinó la dinámica poblacional de cada una de ellas. Los ampuláridos colectados en cada muestreo se procesaron para detectar infección por estadios intramoluscares de nematodos. *Marisa cornuarietis* resultó la especie de ampulárido dominante, con poblaciones heterogéneas y más estables durante el periodo estudiado respecto al resto de los ampuláridos por lo que parece desempeñar importantes funciones ecológicas en las comunidades donde habita. Cada sitio presentó sus propias características ecológicas en asociación con las especies de ampuláridos presentes, lo que demuestra que cada una tiene sus propios requerimientos ecológicos. Se verificó la infección por *A. cantonensis* en los ampuláridos *P. poeyana*, *P. diffusa* y *M. cornuarietis*, en esta última se encontraron las mayores prevalencias e intensidades parasitarias. El hallazgo de *M. cornuarietis* infectada por este nematodo, constituye el primer reporte de infección natural en esta especie y señala el riesgo epidemiológico asociado a ella e incrementa el número de moluscos fluviales transmisores de *A. cantonensis* en las condiciones de Cuba.

Palabras claves: Ampullariidae, *Pomacea poeyana*, *Pomacea diffusa*, *Pomacea paludosa*, *Marisa cornuarietis*, *Angiostrongylus cantonensis*, Ecología, Parasitología.

Abstract: The family Ampullariidae is widely distributed in the freshwater tropical and subtropical ecosystems of Africa, America and Asia. The family includes the biggest freshwater snails described grouping species able to transmit relevant pathogens. Particularly, eosinophilic meningoencephalitis caused by the nematode *Angiostrongylus cantonensis* is one of the diseases transmitted by these snails that is currently emerging in the world. In Cuba, research on the ecology of ampullariid snails and its association with the transmission of *A. cantonensis* is scarce and outdated although they could allow to know what is happening in the current Cuban epidemiological scenario. In this sense, the characterization of the population dynamics and the ecological patterns of Cuban ampullariid species in the field and their infection status by *A. cantonensis* is crucial to understand the transmission and to design control strategies. To this end, monthly malacological samplings were carried out during one-year period in three sites in Havana and Artemisa provinces showing different ecological features (river, ditch and dam), and where the presence of at least one of the four ampullariid species described in Cuba was recorded. The ampullariid snails collected at each sampling were processed to detect intramolluscan stages of nematodes. *Marisa cornuarietis* was the dominant ampullariid species with heterogeneous and more stable populations during the studied period compared to the rest of the ampullariid snails, indicating significant ecological role for this species in the communities where it lives. Each site presented its own ecological characteristics in association with the ampullariid species present, suggesting that there are different ecological requirements associated to each one of them. Infection by *A. cantonensis* was verified in the ampullariid snails *P. poeyana*, *P. diffusa* and *M. cornuarietis*; with the highest prevalence and intensity of infection found in the latter. The record of *M. cornuarietis* infected by *A. cantonensis* constitutes the first report of this species in the wild and points out the epidemiological associated risk, also increasing the number of freshwater snails transmitting *A. cantonensis* in Cuba.

Keywords: Ampullariidae, *Pomacea poeyana*, *Pomacea diffusa*, *Pomacea paludosa*, *Marisa cornuarietis*, *Angiostrongylus cantonensis*, Ecology, Parasitology.

INTRODUCCIÓN

El phylum Mollusca comprende alrededor de 80 000 especies vivientes (Appeltans *et al.*, 2012; Rosenberg, 2014) y 60 000 especies fósiles (Taylor y Lewis, 2007) que se caracterizan por presentar simetría bilateral, un cuerpo blando y un manto que forma una cavidad (la cavidad del manto) donde se localizan los órganos internos (Brusca y Brusca, 2003). Estos animales tienen roles fundamentales en la dinámica de los ecosistemas donde habitan y funciones claves en el reciclaje de nutrientes y desechos biológicos. Otro nicho ecológico importante de los moluscos se relaciona con su papel como hospederos o vectores de un gran número y diversidad de patógenos como bacterias (López, 2015), trematodos (Vázquez *et al.*, 2015; Alba *et al.*, 2016) y nematodos, algunos de los cuales presentan importancia médica o veterinaria (Song *et al.*, 2016). Esto último, unido al carácter tóxico o venenoso de algunas especies (Corrales, 2015), los hace objeto de estudio desde una disciplina que se conoce como Malacología Médica (Wong *et al.*, 2010).

Los moluscos constituyen un eslabón determinante en el ciclo de vida de los parásitos a los que sirven como hospederos y en muchos casos determinan el rango de distribución de los patógenos que transmiten (Stockdale *et al.*, 2017) e influyen significativamente en su epidemiología y, por ende, en su control (Adema *et al.*, 2012). Existen diversos factores que contribuyen al establecimiento, la distribución y la abundancia de las poblaciones de moluscos, incluyendo aquellos de importancia médica, y con ello, en la riqueza de especies, tanto de parásitos como hospederos, en la comunidad (Begon *et al.*, 2006). Entre estos factores; el disturbio físico (natural o artificial), las condiciones físico-químicas del medio y las interacciones bióticas (e.g. competencia intra e interespecífica, depredación, parasitismo) son determinantes importantes que pueden ser abordados desde la ecología (Perera y Yong, 1984; Begon *et al.*, 2006; Vázquez *et al.*, 2010). Por ello, las investigaciones que integren aspectos ecológicos de los moluscos hospederos en relación con estudios parasitológicos son imprescindibles para entender la transmisión de patógenos asociados a ellos y desarrollar estrategias de control efectivas y sostenibles (Adema *et al.*, 2012).

Varios parásitos transmitidos por moluscos de significación para la salud pública están asociados a los sistemas fluviales (Krailas *et al.*, 2014; Song *et al.*, 2016; Lee

et al., 2017). En particular, la Meningoencefalitis Eosinofílica provocada por el nematodo *Angiostrongylus cantonensis* (Chen, 1935), puede incluir escenarios de transmisión tanto terrestres como fluviales, en dependencia de la especie de molusco que participe en el ciclo parasitario, como hospedero intermediario (Perera *et al.*, 1983; Song *et al.*, 2016). Notablemente, este nematodo puede infectar y desarrollarse en una gran variedad de moluscos terrestres (Vázquez y Sánchez, 2015; Stockdale *et al.*, 2017) y en algunos fluviales, fundamentalmente de la familia Ampullariidae (Lv *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2016). Esta familia de moluscos, cuya distribución incluye a la región de América Central y el Caribe, (Hayes *et al.*, 2012) se señala como importante en la transmisión de *A. cantonensis* en varios países de la región donde algunas de estas especies se consumen crudas como parte de platos tradicionales (e.g. sebiche). En Cuba, en el pasado siglo, el consumo crudo de caracoles del género *Pomacea* infectados con *A. cantonensis* se relacionó con varios casos de Meningoencefalitis Eosinofílica en humanos, algunos con desenlaces fatales (Aguiar *et al.*, 1981; Pascual *et al.*, 1981).

En Cuba, están descritas y aceptadas cuatro especies pertenecientes a la familia Ampullariidae (Vázquez y Sánchez, 2015): *Pomacea paludosa* (Say, 1829), *Pomacea poeyana* (Pilsbry, 1927), *Pomacea diffusa* (Blume, 1957) y *Marisa cornuarietis* (Linnaeus, 1758) (Perera y Pointier, 1995; Perera y Walls, 1996). De ellas, las especies *P. paludosa* y *P. poeyana* se reportan entre las principales transmisoras de *A. cantonensis* (Perera y Wall, 1996; Bouza *et al.*, 1998). No obstante, los estudios ecológicos en Cuba sobre esta familia de moluscos y su papel en la transmisión de parásitos, en particular *A. cantonensis*, son escasos y desactualizados. Por ello, es necesario realizar estudios que abarquen la ecología de estas especies y que actualicen el escenario epidemiológico cubano de la transmisión de *A. cantonensis* por ampuláridos, para lo cual se plantearon la siguiente hipótesis y objetivos:

Hipótesis:

Los ampuláridos de Cuba constituyen importantes hospederos de *A. cantonensis* y la abundancia y distribución de sus poblaciones difieren según la especie en función de las características ecológicas.

Objetivo general:

Caracterizar la ecología poblacional de los ampuláridos cubanos y su infección por *A. cantonensis* en diferentes hábitats.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar la abundancia de las especies de ampuláridos y su dinámica en relación a la estructura y composición de las comunidades de moluscos fluviales.
2. Determinar los principales factores bióticos y abióticos que afectan las poblaciones de ampuláridos.
3. Caracterizar la dinámica poblacional de ampuláridos según la composición etaria.
4. Caracterizar la dinámica de infección temporal por *A. cantonensis* en las poblaciones de ampuláridos según la prevalencia e intensidad parasitarias.

1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

1.1. Los moluscos y la Malacología Médica

Dentro del reino Animalia, el phylum Mollusca es uno de los grupos más numerosos después de Arthropoda (Hickman, 2001). Este phylum incluye alrededor de 80 000 especies vivientes (Appeltans *et al.*, 2012; Rosenberg, 2014) y 60 000 especies fósiles (Taylor y Lewis, 2007). Actualmente, este phylum comprende ocho clases: Caudofoveata, Solenogastres, Monoplacophora, Polyplacophora, Scaphopoda, Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda (Sigwart y Lindberg, 2015) (Figura 1).

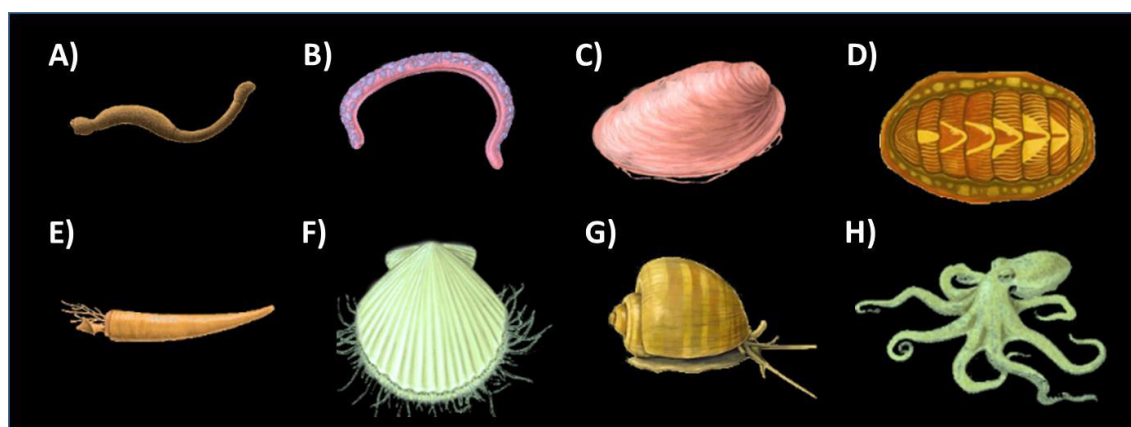


Figura 1. Representación de las ocho clases del phylum Mollusca (A: Caudofoveata, B: Solenogastres, C: Monoplacophora, D: Polyplacophora, E: Scaphopoda, F: Bivalvia, G: Gastropoda y H: Cephalopoda) (Sigwart y Lindberg, 2015).

Los moluscos presentan una gran diversidad de formas, tamaños y modos de vida que le permiten colonizar diferentes hábitats, fundamentalmente marinos, pero también fluviales (Bivalvia y Gastropoda) y terrestres (Gastropoda) (Parkhaev, 2017). Sin embargo, en general, estos animales se caracterizan por tener simetría bilateral, ser protostomados celomados, y tener un cuerpo blando dividido en cabeza y tronco. Presentan, además, todos los sistemas de órganos bien desarrollados. En los moluscos, el manto forma una cavidad (la cavidad del manto) donde se localizan los órganos internos y las glándulas especializadas en la secreción de espículas, placas calcáreas o la concha, en dependencia de la clase y la especie. La cavidad bucal está provista de una estructura llamada rádula que participa en la nutrición y que puede estar modificada o ausente (como en bivalvos). Los moluscos, además, tienen un pie ventral musculoso, que es utilizado en la

locomoción, aunque puede estar ausente, reducido o modificado para la realización de otras funciones como la adhesión o la excavación de sedimento (Brusca y Brusca, 2003).

La rama de la Zoología que se encarga del estudio del phylum Mollusca se denomina Malacología (Vinarski, 2014) y comprende varias disciplinas, entre las que se destaca la Malacología Médica por su impacto en la salud pública y veterinaria. Esta última se define como el estudio de los moluscos de importancia médica y de su papel en la transmisión de enfermedades de significación para el hombre, ya sea porque participen como vectores, reservorios u hospederos de patógenos o porque actúen como control biológico de especies transmisoras (Pointier, 2001). Al igual que otras ramas de la Malacología, la Malacología Médica, abarca diferentes campos de investigación, como la Ecología (Zimmermann *et al.*, 2017), la Taxonomía (Correa *et al.*, 2011) y la Evolución (Blair *et al.*, 2001). La aplicación de estas disciplinas al estudio de los moluscos de importancia médica aporta conocimientos significativos para las políticas de salud pública y veterinaria (Adema *et al.*, 2012), y para el manejo de las actividades agropecuarias (Lovatelli *et al.*, 2008). Las clases Gastropoda y Bivalvia, esta última en menor medida, son las más estudiadas debido al rol que juegan muchas especies como vectores de virus o bacterias (López, 2015) u hospederos intermediarios de trematodos digeneos y nematodos metastrongylideos (Cribb *et al.*, 2003; Lv *et al.*, 2009; 2018).

1.2. Moluscos fluviales cubanos de importancia médica

El agua es un medio fundamental en la transmisión de un sinnúmero de patógenos, algunos de los cuales se relacionan estrechamente a los moluscos fluviales. En Cuba, a diferencia de los moluscos terrestres y marinos, la riqueza de especies de moluscos fluviales es considerablemente menor (Perera, 1996), con un total de 45 especies descritas (36 gastrópodos y 9 bivalvos), muchas de las cuales son tema de estudio dentro de la Malacología Médica (Pointier *et al.*, 2005; Vázquez y Sánchez, 2015).

Desde su fundación en 1979, el Laboratorio de Malacología del Instituto Pedro Kourí, se dedica a estudiar aspectos biológicos y ecológicos de moluscos de importancia médica en aras de prevenir la entrada en el país de enfermedades exóticas transmitidas por moluscos, entender la epidemiología de la transmisión de

las ya existentes en Cuba y ofrecer alternativas sostenibles de control (Perera *et al.*, 1988). Así, se han incrementado considerablemente los estudios de Malacología Médica en Cuba, tanto básicos (e.g. Perera, 1996; Gutiérrez *et al.*, 2011; Vázquez *et al.*, 2010) como aplicados (e.g. Alba *et al.*, 2016), fundamentalmente enfocados a las familias de moluscos fluviales Lymnaeidae, Planorbidae, Ampullariidae y Thiariidae por ser de los moluscos transmisores de parásitos o biocontroladores más representativos (Vázquez y Sánchez, 2015; Vázquez *et al.*, 2015).

En particular, la familia Ampullariidae es de los ejemplos más significativos pues se conoce que algunos miembros del género *Pomacea* y *Pila*, actúan como hospederos intermediarios de varias especies de trematodos schistomátidos y echinostomátidos, y del nematodo zoonótico *A. cantonensis*, en tanto otros, pueden potencialmente ser controladores de especies transmisoras (Hayes *et al.*, 2015). Especies cubanas de *Pomacea* se han relacionado con casos de *A. cantonensis* en humanos (Vázquez, 2016), mientras que la especie *M. cornuarietis* (descrita como *Helix cornuarietis*) actúa como control biológico de *Biomphalaria glabrata*, principal hospedero del trematodo *Schistosoma mansoni* en América (Ferrer *et al.*, 1991).

1.3. Familia Ampullariidae

1.3.1. Taxonomía y distribución mundial

La familia Ampullariidae se ubica en la clase Gastropoda, subclase Caenogastropoda y superfamilia Ampullarioidea (Tripathy *et al.*, 2020) e incluye a los moluscos fluviales de mayor tamaño (Vázquez y Sánchez, 2015), conocidos comúnmente como caracoles manzana por presentar una concha grande y redondeada (Hayes *et al.*, 2015). La taxonomía de esta familia es confusa debido a que la mayoría de las especies identificadas se describieron de acuerdo a caracteres morfológicos de la concha (Cowie *et al.*, 2015) que son altamente variables incluso dentro de una misma especie (Thiengo *et al.*, 2017). En la actualidad, agrupa a 9 géneros: *Afropomus*, *Asolene*, *Felipponea*, *Forbesopomus*, *Lanistes*, *Marisa*, *Pila*, *Pomacea* y *Saulea*, que incluyen unas 186 especies válidas (Cowie *et al.*, 2015; Hayes *et al.*, 2015; Tabla I). Esta familia habita ecosistemas tropicales húmedos y subtropicales de África, América y Asia (Hayes *et al.*, 2015) donde los moluscos se encuentran frecuentemente en ríos, arroyos, lagos, estanques y pantanos (Van Bocxlaer, 2017). Existe, sin embargo, un reporte de

introducción de *M. cornuarietis* en la región norte de España, aunque bien localizado y, por el momento, considerado de poco peligro invasivo (Arias y Torralba, 2014).

Tabla I. Distribución y número de especies por géneros de la familia Ampullariidae; subespecies y sinonimias (Hayes *et al.*, 2015).

Géneros	Distribución	Especies válidas	Subespecies	Sinonimias
<i>Afropomus</i>	África	1	1	-
<i>Asolene</i>	Sur de África	8	2	14
<i>Felipponea</i>	América del Sur	3	-	-
<i>Forbesopomus</i>	Asia	1	-	-
<i>Lanistes</i>	África	43	16	34
<i>Marisa</i>	Europa, América del Sur y el Caribe	2	-	6
<i>Pila</i>	África y Asia	29	16	84
<i>Pomacea</i>	Las Américas y el Caribe	96	22	112
<i>Saulea</i>	África	1	-	-
Total		186	57	250

Entre las características de la familia Ampullariidae se destaca la presencia de una concha globosa con bandas en espiral, excepto en el género *Marisa* que tiene la concha discoidal (Cowie y Héros, 2012) (Figura 2 A). Estas especies presentan también un opérculo que bloquea la abertura de la concha al retraerse el animal y que, en el caso de las especies americanas, es córneo y concéntrico (Perera y Wall, 1996; Pointier *et al.*, 2005). En los ampuláridos, los tentáculos son cefálicos, largos y filiformes y algunas especies tienen los ojos situados en un pedúnculo corto en la base de cada tentáculo. La cavidad del manto en estos moluscos está dividida en dos cámaras de acuerdo a la función respiratoria: una cámara derecha que funciona similar a un pulmón y permite al molusco respirar aire atmosférico, y una cámara izquierda que contiene las branquias. Además, estos moluscos presentan un sifón muy largo que se extiende por el lado izquierdo y le permite al animal bombear aire desde el exterior de la superficie hacia la cavidad pulmonar mientras permanece sumergido (Pointier y Perera, 1995). En las especies del género *Pomacea*, el sifón

es muy largo mientras que en las del género *Marisa*, el sifón es corto (Perera y Walls, 1996) (Figura 2 B, C, D).

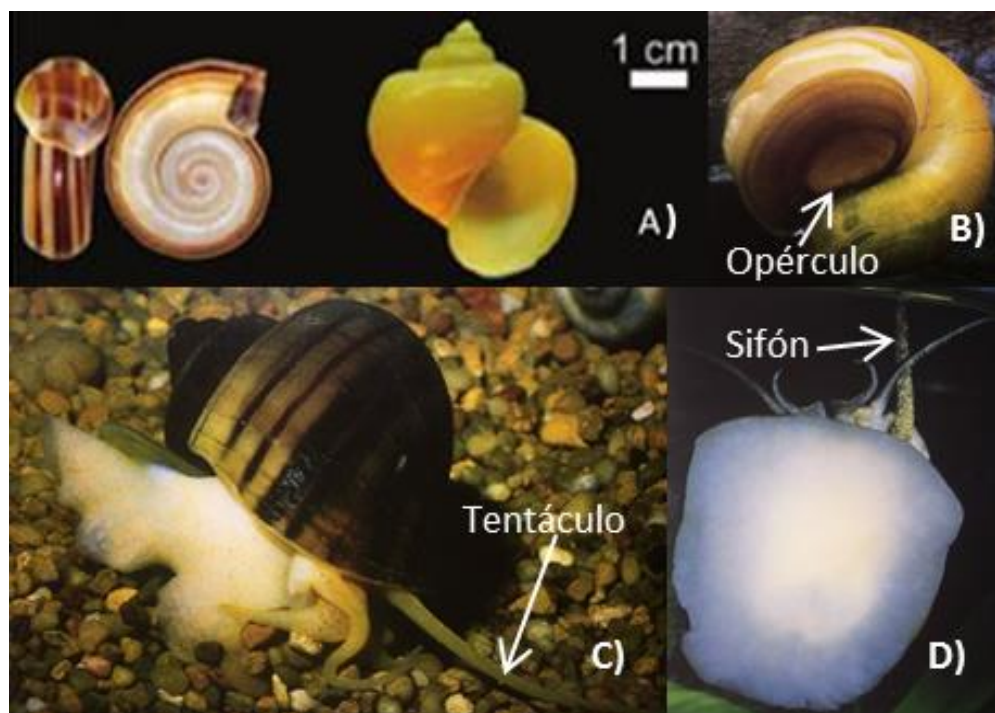


Figura 2. A: Morfología de la concha en los géneros *Marisa* y *Pomacea* respectivamente (Modificado de Cowie y Héros, 2012); B: El opérculo en los ampuláridos usualmente es grande, plano y concéntrico; C: Segundo par de tentáculos o palpos labiales proyectados a cada lado de la cabeza; D: Sifón en *Pomacea diffusa* (B, C y D: modificado de Perera y Walls, 1996).

1.3.2. Aspectos generales de la biología reproductiva

Los moluscos de la familia Ampullariidae son dioicos (sexos separados) y, en algunas especies, los machos y las hembras pueden ser identificados por la forma de la abertura de la concha y el opérculo (Gutiérrez *et al.*, 1994; Correoso, 2008). Este es el caso de *M. cornuarietis* y de varias especies del género *Pomacea*; por ejemplo, los machos de *P. poeyana* tienen la abertura y el opérculo más redondeado que las hembras (Pointier y Perera, 1995; Perera y Wall, 1996). La cópula transcurre aproximadamente en dos horas durante las cuales el macho deposita la esperma en la hembra para la posterior oviposición. El periodo de incubación de los huevos se estima que sea de 15 a 20 días (Cowie, 2002; Estebenet *et al.*, 2006). Algunas pomáceas pueden cambiar su sexo de macho a hembra, y esto puede ocurrir en la temporada de estivación o cuando el animal está

activo. En este proceso los testis se vuelven rudimentarios y cambian de color (Perera y Wall, 1996).

En algunos ampuláridos el desove de las hembras puede ocurrir repetidamente sin que exista un nuevo contacto con el macho, como ocurre en *M. cornuarietis*, *P. paludosa* y *Pomacea canaliculata*. En las especies del género *Pomacea* el desove ocurre fuera del agua sobre la vegetación emergente, puentes, o en alguna superficie dura (Perera y Wall, 1996; Hayes *et al.*, 2009). Esta conducta brinda cierta protección a los huevos contra la depredación por peces u otros animales acuáticos, pero los hace susceptibles a los depredadores terrestres (Mochida, 1991; Wu *et al.*, 2011). En cambio, el género *Marisa* deposita las masas de huevos debajo del agua (Pointier *et al.*, 2005). El tamaño, el color, el número de huevos, la forma de las masas de huevos y la época de mayor reproducción varían según la especie (Pointier y Perera, 1995; Cowie y Héros, 2012) (Figura 3). En Cuba, por ejemplo, la oviposición de *P. paludosa* y *P. poeyana* presenta picos reproductivos que usualmente aparecen en los meses de menos calor (Perera y Wall, 1996).

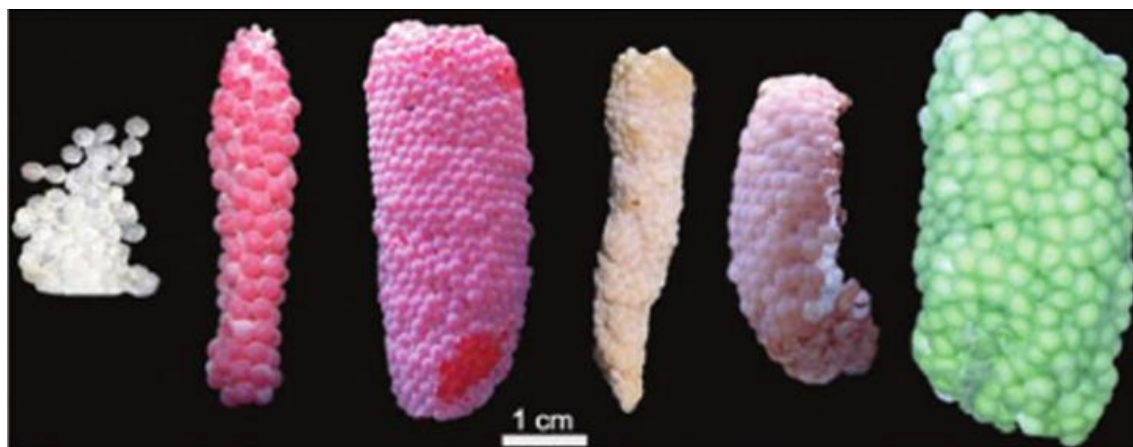


Figura 3. Morfología de las masas de huevos de diferentes especies de ampuláridos. De izquierda a derecha: *Marisa cornuarietis*, *Pomacea canaliculata*, *Pomacea insularum*, *Pomacea diffusa*, *Pomacea scalaris* y *Pomacea haustum* (Tomado de Cowie y Héros, 2012).

1.3.3. Ampuláridos en la transmisión de *Angiostrongylus cantonensis*

Angiostrongylus cantonensis es una de las 20 especies de helmintos identificadas dentro del género *Angiostrongylus* y se describió por primera vez en 1935 en los pulmones de *Rattus rattus* y *Rattus norvegicus*, capturadas en Cantón, China (Solórzano *et al.*, 2018; Cowie, 2019) bajo el nombre de *Pulmonema cantonensis* (Chen, 1935). Es el agente etiológico más frecuente de Meningoencefalitis Eosinofílica en humanos (Martini y Dorta, 2016), una enfermedad emergente que ya se informa en más de 30 países de todos los continentes (Wang *et al.*, 2012). Como otros nematodos metastrongylidos, *A. cantonensis* utiliza moluscos, fundamentalmente terrestres, pero también fluviales, como hospederos intermediarios.

En el ciclo de vida de *A. cantonensis*, la transmisión de las larvas (L₁) de *A. cantonensis* desde las ratas (hospederos definitivos) hasta los moluscos (hospederos intermediarios) ocurre a través de las heces de las ratas infectadas. Las heces contaminadas con el parásito son ingeridas por los moluscos y, en el interior de estos, las larvas de *A. cantonensis* pasan del estadio L₁ a L₃ en un periodo aproximado de dos semanas. Esta última constituye el estadio infectante para el hospedero definitivo que se infectan al ingerir las larvas L₃ excretadas o contenidas en los moluscos hospederos. Una vez en el interior de las ratas, las larvas L₃ migran hasta el encéfalo de las mismas donde realizan dos mudas sucesivas hasta la fase L₅ y, posteriormente, regresan al sistema venoso hasta llegar a las arterias pulmonares. En las arterias pulmonares de las ratas las larvas de *A. cantonensis* alcanzan la adultez y la madurez sexual, produciendo un gran número de huevos que eclosionan en los alveolos y dan lugar a las larvas L₁. El ciclo empieza nuevamente cuando las larvas L₁ ascienden a la faringe con el mucus para ser tragadas y expulsadas con las heces de las ratas que serán ingeridas por los moluscos hospederos (Federspiel *et al.*, 2020) (Figura 4).

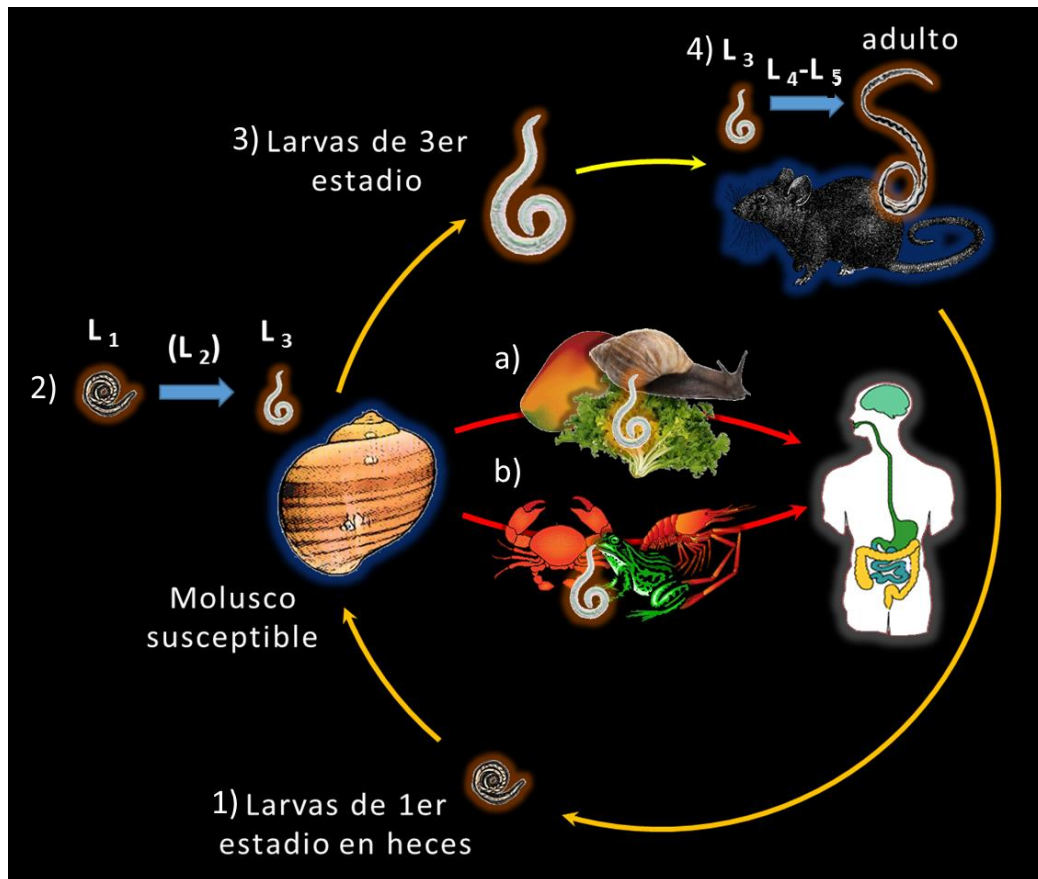


Figura 4. Ciclo de vida de *A. cantonensis* (Federspiel *et al.*, 2020). Se incluye las posibles vías de infección al hombre que no constituye un hospedero definitivo del parásito.

Los humanos se infectan, de manera similar a las ratas, tras la ingesta accidental de larvas de *A. cantonensis* de estadio L_3 (estadio infectante de ratas y humanos), fundamentalmente asociadas a los moluscos hospederos: (i) a través de la ingesta de caracoles comestibles infectados crudos o mal cocidos, (ii) por la ingestión accidental de mucus (baba) de caracoles infectados que contienen las larvas como consecuencia de un mal lavado de manos tras manipular caracoles (usual en niños), o de frutas y verduras contaminadas por los caracoles e incorrectamente lavadas (Wang *et al.*, 2012). Otra forma de infección en humanos, menos frecuente, (iii) es el consumo de hospederos paraténicos (e.g. mariscos) crudos o mal cocidos contaminados con larvas L_3 tras la ingestión de moluscos infectados (Eamsobhana, 2014) (ver Figura 4).

En humanos, las larvas L_3 ingeridas atraviesan la pared intestinal, ascienden por los vasos mesentéricos y conductos linfáticos hasta el corazón y de ahí, a través de la

circulación pulmonar y arterial, se establecen en la región encefalomeningea en pocas horas o días después de la infección. Las larvas mudan hasta L₅ pero no migran a pulmones ni alcanzan la adultez en la región encefálica por lo que el parásito no logra completar el ciclo. En cambio, la infección usualmente produce una fuerte respuesta inflamatoria que puede conllevar a la muerte (Martini y Dorta, 2016; Barrat *et al.*, 2016; Federspiel *et al.*, 2020).

Diferentes especies de moluscos se informan como hospederos intermediarios naturales de *A. cantonensis*, muchos de ellos terrestres, *e.g.* *Bradybaena similaris*, *Subulina octona*, *Zachrysia provisoria*, *Alcadia striata* y *Achatina fulica*, esta última considerada como el principal vector de *A. cantonensis* en el mundo (Caldeira *et al.*, 2007; Song *et al.*, 2016; Stockdale *et al.*, 2017). Sin embargo, la transmisión de este parásito por moluscos fluviales, fundamentalmente de la familia Ampullariidae, es igualmente reconocida, (Eamsobhana, 2014; Hayes *et al.*, 2015; Dumidae *et al.*, 2021). En este sentido, el hecho de que varias especies de ampuláridos forman parte de la dieta en distintos países conlleva a que su consumo represente un alto riesgo epidemiológico como fuente potencial de *A. cantonensis* (Eamsobhana, 2014). Por ello, en países como China, Laos, Cambodia y Viet Nam algunas especies de *Pomacea* se informan como las principales hospederas de *A. cantonensis* (Lv *et al.*, 2018; 2020). En América del Sur, *P. canaliculata*, juega un papel fundamental en la transmisión de este nematodo, sobre todo en regiones donde habitualmente se consume esta especie en platos locales como el sebiche (Correoso *et al.*, 2018). Alrededor del 75% de los casos humanos de Meningoencefalitis Eosinofílica informados en el mundo se relacionan específicamente con *A. fulica* y con *P. canaliculata* (Eamsobhana, 2014). En Tailandia, el plato local 'koi-hoi' incorpora usualmente carne cruda y picada de ampuláridos del género *Pila* y se asocia a la mayoría de los casos clínicos en ese país (Eamsobhana, 2014). En este sentido, infecciones experimentales en el ampulárido *Pila polita* con *A. cantonensis* demostraron una mayor producción larval comparada con combinaciones *P. canaliculata* - parásito (Tesana *et al.*, 2008).

1.3.4. Ampuláridos en Cuba: generalidades e importancia médica

En Cuba, la familia Ampullariidae está representada solo por dos géneros (*Pomacea* y *Marisa*) y cuatro especies (Figura 5): *P. poeyana*, *P. diffusa*, *P. paludosa* y *M. cornuarietis* (Vázquez y Sánchez, 2015).

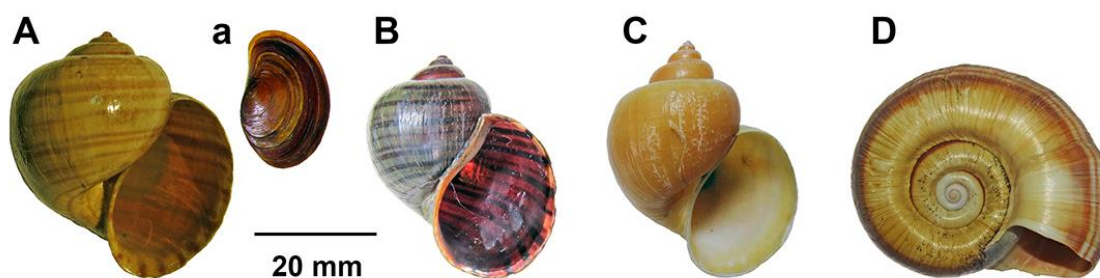


Figura 5. Especies de la familia Ampullariidae (A: *Pomacea paludosa*, a: opérculo; B: *Pomacea poeyana*; C: *Pomacea diffusa*; D: *Marisa cornuarietis*) presentes en Cuba según Vázquez y Sánchez (2015) (fotos: Dr. Antonio A. Vázquez).

***Pomacea poeyana*:** Su localidad tipo es el municipio de Güines, provincia Mayabeque, Cuba (Pointier *et al.*, 2005). Esta especie fue descrita por Pilsbry (1927) como corrección a los ampuláridos descritos en la isla por Philippi (*Ampullaria teres*) y Reeve (*Ampullaria cubensis*). Aunque se acepta Güines como localidad tipo, Pilsbry reporta haber utilizado también material tipo colectado por Poey de la localidad de Mariel en Artemisa (Pilsbry, 1927). Esta especie es comúnmente encontrada en aguas poco profundas con fondos fangosos, tales como arrozales y cultivos de berros (Perera y Wall, 1996). *Pomacea poeyana* es una especie endémica sin grado de amenaza y presenta un amplio rango de distribución y tolerancia ecológica a factores ambientales (Perera, 1996).

Los adultos de *P. poeyana* tienen tallas de alrededor de 40 mm. Las conchas en esta especie son abruptamente cónicas, con la espira ligeramente elevada y un ombligo ampliamente abierto. La abertura de la concha es oval y el labio está fuertemente expandido con un borde amarillo pálido. El margen superior es redondeado y el opérculo es concéntrico. El color de la concha es variable, aunque es predominantemente blanquecina con un periostraco de color crema y con numerosas bandas oscuras que varían en anchura y usualmente son pardas.

El dimorfismo sexual en *P. poeyana* es evidente y puede ser observado en la forma de la abertura, opérculo, y talla en general (más redondeado y más pequeño en el macho) (Perera y Wall, 1996; Pointier *et al.*, 2005).

***Pomacea paludosa*:** Es el mayor de los moluscos fluviales de la Florida y de Cuba y es una especie localmente distribuida, fundamentalmente en la Florida. Es conocida comúnmente como Caracol manzana de la Florida (Perera, y Wall, 1996). *Pomacea paludosa* puede ser encontrada en cuerpos de agua de diferentes tipos, especialmente en los permanentes con abundante vegetación y de aguas preferiblemente profundas (Pointier *et al.*, 2005).

Los adultos de *P. paludosa* presentan medidas de entre 40 a 70 mm de longitud. La concha en esta especie generalmente es delgada y de color verde olivo, aunque puede variar desde amarillo claro a oscuro, con bandas en espiral oscuras, que varían desde carmelitas a rojizas. La última vuelta es muy ancha y la espira es muy corta, incluso en algunas poblaciones casi no sobresale. La abertura de la concha es ovalada y se ensancha hacia la parte anterior para estrecharse posteriormente. El pie en *P. paludosa* presenta una fuerte masa muscular y el opérculo es concéntrico, fino y córneo (Perera y Wall, 1996).

***Pomacea diffusa*:** Su localidad tipo se ubica en Río Grande, Santa Cruz, Bolivia, aunque se ha extendido por el Amazonas (Rawlings *et al.*, 2007). *Pomacea diffusa* se introdujo en Cuba con el trasiego de plantas acuáticas ornamentales y, aunque su distribución es aún puntual a lo largo de la isla, presenta una alta capacidad de desplazar especies nativas (Vázquez y Perera, 2010; Vázquez y Sánchez, 2015).

Originalmente *P. diffusa* fue incorrectamente identificada como *Pomacea bridgesii* (Cowie y Holland, 2006), motivo que justifica que en algunos textos aparezca con este nombre. Aunque la talla de los adultos de *P. diffusa* rara vez excede los 50 mm, se considera que estos pueden variar de 40 a 65 mm de longitud. En esta especie la concha es globosa con un ápice filoso, las vueltas son ligeramente escalonadas con una profunda sutura y el color de la concha puede variar desde amarillo hasta verde olivo. El ombligo es profundo y estrecho y la abertura es acampanada anteriormente y algo estrecha posteriormente. El opérculo es concéntrico (Perera y Wall, 1996; Pointier *et al.*, 2005). Las masas de huevo de *P.*

diffusa tienen una apariencia irregular en forma de panal, son de color rosa y cuentan con una protección calcárea (Rawlings *et al.*, 2007).

***Marisa cornuarietis*:** Es una especie oriunda de Venezuela e introducida en Cuba en la década de 1950 (Aguayo y Jaume, 1954). *Marisa cornuarietis* presenta escasas poblaciones a lo largo de la isla (Vázquez y Perera, 2010), y fue encontrada en regiones de La Habana y del centro del país. Además, se extiende por algunos países de América Central y del Sur y al Sur de los Estados Unidos, donde se introdujo en los años 50 como especie ornamental de acuarios y jardines (Pointier *et al.*, 2005). En cambio, *M. cornuarietis* fue encontrada por primera vez en Europa en el año 2012, al norte de España (Arias y Torralba, 2014).

La concha de *M. cornuarietis* mide entre 35 y 50 mm de diámetro (Perera, 1996), es discoidal, dextrógira y umbilicada; con bandas rojizas y blancas. La concha en las hembras es ligeramente mayor que en los machos y la abertura es mucho menos redondeada. En esta especie el opérculo es córneo y concéntrico (Pointier *et al.*, 2005).

Las especies de ampuláridos *P. paludosa* y *P. poeyana* se reportan en Cuba entre las principales transmisoras de *A. cantonensis* (Perera y Wall, 1996; Bouza *et al.*, 1998) y, debido a que en algunas regiones del país son ocasionalmente parte de la dieta (Perera y Yong, 1991), se asocian a varios casos de infección en humanos (Vázquez, 2016). La especie *M. cornuarietis*, aunque es una especie comestible, no se ha encontrado, hasta el momento, infectada de manera natural con *A. cantonensis*. No obstante, puede constituir plaga de cultivos acuáticos y es utilizada como agente de control biológico de moluscos hospederos de trematodos (Vázquez y Sánchez, 2015), por ejemplo, de *Schistosoma mansoni* (Cowie, 2001).

En las últimas décadas se constata una disminución de los estudios sobre la transmisión de *A. cantonensis* por moluscos cubanos (Dorta *et al.*, 2007). Tras la emergencia de Meningoencefalitis Eosinofílica en la región de Las Américas en los 2000' (Morassutti *et al.*, 2014; Solórzano *et al.*, 2019) y con la reciente introducción en Cuba de *A. fulica*, principal molusco vector de este parásito (Vázquez y Sánchez, 2015), estudios actuales sobre la circulación de este nematodo en Cuba son necesarios. Debido al papel tradicional de los ampuláridos como fuente de infección

a humanos, particularmente en Cuba, es importante indagar sobre aspectos de su ecología y ponerlos en relación con su estado de infección por *A. cantonensis*, como único camino para entender la transmisión y predecir los riesgos asociados a cada una de estas especies.

1.3.5. Aspectos ecológicos de la familia Ampullariidae

La ecología estudia las relaciones que se establecen entre las distintas especies y el medio que las rodea (Moran y Alexander, 2014) y resulta de vital importancia para comprender y controlar la propagación de enfermedades, especialmente aquellas transmitidas por vectores/hospederos como los moluscos (Vázquez y Gutiérrez, 2007). Muchos son los factores bióticos y abióticos que pueden influir en la presencia y abundancia de una especie, en las relaciones que se establecen entre ellas y con el medio y, que en última instancia determinan la probabilidad de contacto e infección con los patógenos que las parasitan y su eventual transmisión (Perera, 1996; Vázquez, 2015). Por ello, existe un interés creciente en el estudio de la ecología de vectores/hospederos de importancia médica.

1.3.5.1. Influencia de factores bióticos: vegetación acuática

Las plantas acuáticas son frecuentemente empleadas por los moluscos como sustrato o refugio (Perera *et al.*, 1989), son fundamentales en los procesos de oviposición y alimentación de moluscos fluviales y se informan como factores particularmente importantes en relación a la presencia de especies de ampuláridos (Perera y Walls, 1996). Un estudio realizado por Dharmawati y Firahmi (2017) mostró que *P. canaliculata* y *Pomacea glauca* tuvieron preferencias alimentarias por la lenteja de agua y mostraron mayor crecimiento, fecundidad, diámetro y porcentaje de eclosión de los huevos. En un estudio realizado por Bombino (1995), sobre las relaciones bióticas de los moluscos fluviales de interés médico veterinario, en la provincia de Camagüey, el autor plantea que la distribución de algunos moluscos puede variar entre distintas áreas de acuerdo a las plantas presentes, y entre las distintas partes de una misma planta en función de la disponibilidad de nutrientes y de la turbulencia o perturbación de las olas. Vázquez y Gutiérrez (2007) informaron sobre una fuerte relación entre la presencia de *P. paludosa* y *M. cornuarietis* con las plantas acuáticas *Eichhornia crassipes* y *Sagittaria* sp., en tres localidades de La

Habana, probablemente vinculada a una mayor resistencia de estas especies al peso de estos grandes moluscos.

1.3.5.2. Influencia de factores abióticos: parámetros químicos del agua

Los factores abióticos son otro de los parámetros que ejercen gran influencia sobre las poblaciones de moluscos fluviales y son determinantes en su distribución y abundancia (Perera *et al.*, 1995). Según un estudio realizado en Cuba por Perera (1996), los principales factores que regulan las poblaciones de moluscos fluviales son la luz, la temperatura, el pH, la dureza total y los iones cloruro, nitrito, nitrato, fosfato, sulfato, amonio y cobre, así como las concentraciones de oxígeno en el agua. Una investigación realizada por Vázquez y Gutiérrez (2007) en varias localidades de La Habana mostró, además, que factores abióticos como dureza total, salinidad, acidez, alcalinidad y concentración de CO₂, son capaces de regular las poblaciones de moluscos fluviales, y hacen que sus densidades fluctúen en dependencia de sus valores.

En el caso de los ampuláridos, según Okoye *et al.* (2019) la concentración de oxígeno disuelto en el agua es un factor fuertemente asociado a la presencia de *Pomacea maculata*. Perera y Yong (1984), por su parte, informaron de la influencia del pH en la distribución de moluscos de agua dulce en diferentes sitios de la Isla de la Juventud, encontrando *P. paludosa*, como especie única, en lugares donde los valores de pH del agua oscilaban entre 6 y 7. Además, en este estudio los autores plantean que las concentraciones de cloruro tuvieron una fuerte influencia en la distribución de moluscos pulmonados, pero no así en *P. paludosa* que demostró ser también resistente a altas concentraciones de cloruro.

La concentración de nitrato es otro de los factores que intervienen en las poblaciones de moluscos fluviales. Sin embargo, aunque se plantea que la contaminación por nitrato en manantiales de la Florida es una razón para que disminuyan las poblaciones de *P. paludosa*, en una investigación realizada por Myers *et al.* (2006) no se encontró una variación significativa en la respuesta de esta especie a las concentraciones de nitrato evaluadas.

1.3.5.3. Relaciones interespecíficas: competencia interespecífica, depredación y parasitismo

En la competencia interespecífica dentro de una comunidad, los individuos de ambas especies se afectan, lo que repercute en la fecundidad, crecimiento o supervivencia de ambas entidades como resultado de la explotación de recursos o de la interferencia que ejerce una especie sobre la otra. El resultado puede ser la exclusión de una de las especies competidoras del hábitat en cuestión, o la coexistencia a partir del establecimiento de algún tipo de equilibrio (Miller y Spoolman, 2009).

Los ampuláridos presentan características biológicas respecto a los pulmonados que les ofrecen ventajas competitivas como, por ejemplo; altas tasas reproductivas, mayor tiempo generacional y bajas tasas de mortalidad a edades tempranas (Vargas *et al.*, 1991). Estudios demográficos de *P. paludosa* y *P. glauca* en comparación con algunas especies de pulmonados como *Biomphalaria* demuestran diferencias en cuanto al crecimiento y la dinámica poblacional que se asocian a la presencia y abundancia de las primeras en cuerpos de agua permanentes, y a su uso potencial en programas de control biológico de moluscos hospederos pulmonados (Perera *et al.*, 1991).

Por otra parte, en los hábitats naturales existe una variedad de organismos que actúan como depredadores de moluscos. El gran tamaño y las características nutricionales de los ampuláridos favorecen su inclusión como elemento importante en la dieta de varias especies de animales como el caimán *Dracaena guianensis* del Sur de América, que se alimenta exclusivamente de *Pomacea* (Thiengo *et al.*, 2017) y algunas especies de aves como el gavián caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) y el guareao (*Aramus guarauna*), consideradas enemigos naturales de los ampuláridos. Este último se considera el mayor depredador de estos moluscos desde el sureste de la Florida hasta las Antillas y las regiones tropicales de América (Perera y Wall, 1996).

En las relaciones de parasitismo, el parásito se beneficia del hospedero y obtiene de éste la energía necesaria para realizar sus funciones, en una relación interespecífica que afecta diferentes parámetros de la demografía poblacional del hospedero: crecimiento, mortalidad y reproducción, etc. (Hickman, 2001; Dillon, 2004). Aunque

no existen abundantes estudios relacionados con la interacción hospedero – parásito y con los efectos del parasitismo en ampuláridos, algunos trabajos muestran, por ejemplo, la transmisión de especies parásitas por estos moluscos hospederos. Este es el caso de *P. paludosa* (Aguiar *et al.*, 1981) y *Pomacea canaliculata* como transmisores del nematodo *A. cantonensis* (Song *et al.*, 2016). En China, por ejemplo, se reporta a *P. canaliculata* como un hospedero significativo de este nematodo y se predice que para 2030 se duplicará el área de transmisión endémica de *A. cantonensis* en relación a la actualidad (Lv *et al.*, 2011).

1.3.5.4. Estudios ecológicos: diversidad e índices de diversidad, estudios morfométricos y ecología parasitaria

La diversidad de especies indica cómo los elementos de un conjunto (comunidad) se distribuyen en diferentes subconjuntos (especies) (Magurran, 2003), y es considerada como una expresión de la estructura que resulta de las formas de interacción entre los elementos de un sistema. Por ello, es muy sensible a los cambios ecológicos dentro de un ecosistema, al afectar éstos a las poblaciones que los componen (Margalef, 1986). La diversidad está compuesta por dos características intrínsecas que determinan su valor: riqueza de especies (número total de especies dentro de una comunidad) y equitatividad de especies (grado en que la dominancia está distribuida entre las especies de la comunidad).

Un aumento en la diversidad se manifiesta inmediatamente en un aumento en el número de relaciones interespecíficas dentro de la comunidad, ya sean de alimentación, parasitismo, simbiosis y competencia entre otras (Townsend *et al.*, 2002). Por ejemplo, ante un aumento desmedido en la abundancia de una de las especies de un ecosistema, si este aumento no influye de igual manera en el resto de las especies, posiblemente resulte en una disminución de la biodiversidad en ese sitio (Vázquez *et al.*, 2008). En el caso de las comunidades de moluscos fluviales la diversidad puede afectarse mayormente por cambios en la vegetación acuática y en algunos factores físico– químicos del agua (Vázquez y Gutiérrez, 2007), aunque también pueden influir otros factores más globales como el cambio climático (Okoye *et al.*, 2019).

Existen diferentes índices de diversidad que se basan en la distribución de organismos por especies, pueden aplicarse tanto a animales como a plantas, pero

requieren de conocimientos de sistemática que posibiliten la correcta identificación de las especies (Magurran, 2003). Un índice de diversidad puede ser cualquier función monótona cuyo valor mínimo está dado en el punto en que todos los elementos pertenecen a una misma especie y el máximo, cuando cada elemento pertenece a especies distintas (Margalef, 1986).

La selección del mejor índice de diversidad depende del tipo de estudio y puede tener implicaciones importantes en los resultados. El uso de más de un índice de diversidad puede ser útil a la hora de discernir las relaciones entre la diversidad de especies y los factores ambientales (Magurran, 2004; Ma, 2005). Además, es sumamente importante para evaluar los mecanismos que controlan la diversidad de especies a diferentes escalas espaciales y temporales. Por tales motivos, la determinación de la β diversidad es sugerida siempre que se pretenda obtener una visión lo más abarcadora posible de la diversidad y los patrones de su variación (González *et al.*, 2007). La diversidad beta (β) es una medida de cómo difieren muestras comunitarias que se encuentran en un área o a lo largo de un gradiente (físico, químico, temporal, etc.) (Ellison, 2010; Krebs, 2014). Mientras que la gamma (γ) diversidad, es la diversidad regional total de un área grande que contiene varias comunidades (Krebs, 2014).

Índices de Simpson y de Shannon: Constituyen los índices más utilizados actualmente en los trabajos de ecología (Magurran y McGill, 2010). El índice de Simpson (Bouza y Covarrubias, 2005), mide la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar dentro de una muestra pertenezcan a la misma especie. Con ello puede calcularse la Alfa diversidad (α) que se corresponde con la diversidad local de un área particular o ecosistema (Meffe *et al.*, 2002). Por otra parte, el índice de Shannon asume que la población es infinitamente grande y que todos los individuos son muestreados aleatoriamente. En este sentido, mide la diversidad de especies considerando la uniformidad de las mismas.

Curvas de Rangos de Abundancia: Según Feinsinger (2001), el uso de las Curvas de Rangos de Abundancia es una herramienta muy útil para los estudios de campo en ecología, ya que a través de estas se puede determinar la diversidad. Además, posibilita registrar, de manera más sencilla, las

especies que dominan en el ecosistema y las que son consideradas raras producto de sus densidades. Este análisis también permite conocer la equitatividad entre las especies dentro de una comunidad al comparar la pendiente y distancia entre cada uno de los puntos que corresponden a especies distintas.

Probabilidad de Encuentro Interespecífico: Algunos autores (Dangles y Malmqvist, 2004), prefieren calcular índices como el de Probabilidad de Encuentro Interespecífico (PEI), ya que puede estimar la equitatividad entre las especies dentro de una comunidad, y permite que la información sobre el funcionamiento de la comunidad sea más real y sea más fácil la interpretación de los resultados. Además, puede utilizarse con tamaños de muestra pequeños sin que se vea afectado su resultado.

En cuanto a los estudios morfométricos, estos permiten describir cuantitativamente, y analizar e interpretar la forma o estructura de un organismo y su variación biológica, ya sea entre individuos o grupos de individuos a lo largo del tiempo (Rohlf, 1990; Abdullahi *et al.*, 2021). Este tipo de estudios sirven, además, para visualizar el estado de las poblaciones de una determinada especie en un hábitat en específico y sus tendencias de crecimiento y ganancia de peso. Estos estudios, aplicados a los moluscos, podrían usarse como herramientas importantes para establecer estrategias de control y manejo de plagas y vectores que sean sostenibles y no afecten a la fauna acompañante (De Winter, 1989; Albuquerque *et al.*, 2008).

En el caso de los moluscos fluviales los estudios morfométricos son empleados en análisis de supervivencia y del riesgo de transmisión de parásitos en determinados ecosistemas (Qin *et al.*, 2020). De acuerdo con un estudio realizado por Graham (2003), la intensidad de la infección en moluscos por algunos parásitos se relaciona de manera positiva con el tamaño del animal; así, moluscos de diferentes tamaños pueden tener diferentes cargas parasitarias y desarrollar la infección de diferentes formas.

Por otra parte, existen diferentes índices parasitológicos que permiten caracterizar los niveles de infección ya sea de una muestra o de una población y cada uno de ellos brinda nueva información. Dado que las distribuciones de parásitos a través de los hospederos son distribuciones agregadas y no pueden describirse

adecuadamente mediante una sola medición o parámetro de infección, se sugiere la utilización de varios índices parasitológicos que permitan obtener interpretaciones biológicas claras de los resultados, según el propósito del estudio. Entre los índices parasitológicos más utilizados se destacan el índice de prevalencia y de intensidad (Reiczigel *et al.*, 2019).

Prevalencia: Brinda información directa de la muestra al indicar la proporción de individuos infectados dentro de la muestra. Este índice puede acompañarse de un intervalo de confianza del 95% para expresar la incertidumbre de la prevalencia de la muestra como una estimación de la prevalencia de la población.

Intensidad: Se define como el número de individuos de una especie de parásito por cada individuo hospedero. Se calcula la intensidad media para una muestra excluyendo los individuos no parasitados y es adecuada para describir el nivel “típico” de infección dentro de una muestra.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Descripción de las áreas de estudio

Se realizaron muestreos y colectas malacológicas una vez al mes durante un año (de julio 2018 a junio 2019), en tres sitios con características ecológicas diferentes (RAMSAR, 2006) y con presencia de ampuláridos según la base de datos del Laboratorio de Malacología del IPK: río (río Cristal), presa (presa Maurín) y zanja (zanja urbana en Lawton) (Figura 6).



Figura 6. Localización geográfica de los sitios seleccionados (Río Cristal, Presa Maurín y Zanja Lawton) para la caracterización ecológica y la colecta de moluscos ampuláridos en el occidente de Cuba.

Río Cristal (23,03316 N; 82,40102 O): Ubicado en el municipio Boyeros, La Habana, Cuba. Este hábitat lótico presenta fondo mayoritariamente fangoso y con abundantes desechos que, en ocasiones, son arrojados al río por motivos religiosos o como resultado de las actividades que se ejercen en el centro recreativo "Río Cristal". Contiene vegetación de borde caracterizada por árboles altos que contribuyen a que el sitio sea medianamente soleado. La vegetación acuática está compuesta por *Hydrocotyle ranunculoides*, *Eichhornia crassipes* y *Mayaca fluviatilis*. La profundidad máxima a la que se colectó fue de 50 cm.

Presa Maurín (23,01762 N; 82,54140 O): Ubicado en el municipio Bauta, Artemisa, Cuba. Presenta fondo rocoso y abundante vegetación acuática (*Eichhornia crassipes* y *Cabomba furcata*) en todo el borde de la presa que puede llegar a formar una franja de hasta 3 m de ancho. Se caracteriza por estar expuesta totalmente al sol y estar libre de desechos. La profundidad máxima a la que se colectó fue de 180 cm.

Zanja Lawton (23,08860 N; 82,34490 O): Localizada en el municipio Diez de Octubre, La Habana, Cuba. Este sitio se caracteriza por su alta exposición al sol y presenta fondo fangoso y abundante vegetación acuática (*Thalia geniculata*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Scirpus cubensis*) que cubre prácticamente toda el área de la zanja. La profundidad máxima del área de colecta fue de 30 cm. En el sitio se registra abundante presencia de desechos y en la zanja se vierten aguas contaminadas provenientes de fosas de los alrededores. Está ubicada a un lado de una línea de tren.

2.2. Muestreos malacológicos, variables ecológicas e identificación de moluscos

Se realizaron muestreos malacológicos utilizando el método de captura por unidad de esfuerzo durante 15 minutos (Perera, 1996), con la ayuda de pinzas suaves y coladores de 1 mm de malla que barrieron la vegetación acuática, semiacuática y parte del fondo. Los muestreos se realizaron siempre en el horario de 9:00 am – 12:00 m y cubrieron una distancia máxima de la orilla de hasta 1,8 m, siempre que fue posible. Los moluscos vivos que se capturaron con el colador, se colocaron en frascos plásticos debidamente identificados y se trasladaron al Laboratorio de Malacología del Instituto de Medicina Tropical "Pedro Kourí" (IPK).

Una vez en el laboratorio, se identificaron los ejemplares colectados hasta el nivel de especie (Vázquez y Sánchez, 2015) y se contabilizó la cantidad de individuos de cada especie para la estimación de las abundancias (cantidad de moluscos/15 minutos). Los moluscos que se identificaron como ampuláridos se separaron y se utilizaron para mediciones morfométricas y evaluación parasitológica.

En cada muestreo se midieron *in situ* diferentes variables abióticas y bióticas (tabla II) utilizadas comúnmente para la caracterización de las comunidades de moluscos fluviales (Perera, 1996).

Tabla II. Relación de los factores ecológicos estimados *in situ* durante los muestreos malacológicos realizados en Río Cristal, Presa Maurín y Zanja Lawton para el estudio de la familia Ampullariidae. Se incluye la herramienta utilizada para cada estimación.

Tipo de variable	Variable	Unidad de medida	Herramienta de medición
Abióticas	Nitrato	NO ₃ ⁻	mg/L
	Nitrito	NO ₂ ⁻	mg/L
	Cloruro	Cl ⁻	mg/L
	Dureza total	DT	°d
	Dureza de carbonatos	DC	°d
	pH	pH	-
	Salinidad	-	%
	Distancia de la orilla	DO	cm
Bióticas	Profundidad	Prof	cm
	Fauna malacológica	Especies de moluscos	Abundancia relativa de cada especie
	Vegetación acuática	Especies de plantas	Presencia/ausencia

2.3. Procesamiento de ampuláridos: mediciones morfométricas y detección e identificación de parásitos helmintos

Se le midió el largo de la concha (LC) a cada ampulárido colectado con un pie de rey ($\pm 0,01$ mm de precisión). El LC se utilizó para comparar la estructura por edades de cada población entre sitios. Adicionalmente, los individuos se pesaron con la concha en una balanza analítica (RADWAG, Polonia; ± 1 mg).

Se determinó el estado de infección por el nematodo *A. cantonensis* de los ampuláridos en cada sitio de colecta, luego de cada muestreo. El procesamiento

parasitológico se fijó en el 50% de los ampuláridos colectados en cada muestreo. Los individuos se seleccionaron al azar y se procesaron por el método de Baermann modificado (Gálvez, 1978). Brevemente, los ejemplares se maceraron en solución salina al 0,85%. Los individuos mayores de 10 mm se extrajeron previamente de sus conchas. El homogenato correspondiente a cada individuo macerado se colocó en embudos tamizados con mallas. Se dejó reposar durante dos horas, a 37°C, para permitir la decantación de la solución que contiene los parásitos y se centrifugó la fase decantada a 1500 xg por cinco minutos. Se eliminó el sobrenadante y se analizó el sedimento al microscopio óptico (Leica, Suiza) para la búsqueda de estadios intramoluscares de nematodos.

La identificación de los parásitos se realizó a partir de láminas sin teñir (permite identificar las especies de nematodos vivos y en movimiento), hasta el menor nivel taxonómico posible. Para ello, se utilizó la clave de Ash (1970) y las descripciones de Lv *et al.* (2009), Cowie (2013) y Martini *et al.* (2016). Para la identificación de las larvas L₃ de *A. cantonensis* se tuvieron en cuenta los siguientes aspectos morfológicos: el extremo anterior de una larva L₃ muestra una estructura central alargada, totalmente compacta y desarrollada, con su estructura interior en la que sobresalen el bulbo esofágico, intestino, ano, poro excretor y una cola característica en forma de flauta, y que presenta una gran movilidad con movimientos característicos en forma de “8” o en “Q”, (Lv *et al.*, 2009, Cowie, 2013; Martini *et al.*, 2016). Se registró también la presencia de otras especies de nematodos que se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible siguiendo las claves de Chávez *et al.* (2019) y Stachurska *et al.* (2016).

Una vez identificados los parásitos encontrados, se registró por mes y por especie de ampuláridos, el número de individuos parasitados con cada especie de parásito y el número de larvas de cada especie de parásito por caracol.

2.4. Procesamiento y análisis de los datos

Todas las variables fueron analizadas atendiendo a su naturaleza por diferentes métodos estadísticos. La homogeneidad de varianza y la normalidad de los datos continuos se comprobaron según la prueba de Levene y de Shapiro-Wilk, respectivamente. Se utilizó el programa Statistica v8.0 (StatSoft, 2008) y una significación estadística $P < 0,05$.

Se registró la riqueza (S; número de especies) de moluscos fluviales en cada sitio y se calcularon diferentes índices ecológicos en todos los sitios mensualmente. En el caso de la Alfa Diversidad, que corresponde a la diversidad en un área particular o ecosistema (Meffe *et al.*, 2002), se calcularon los índices de Simpson (1949) y de Shannon y Weaver (1949), por ser los más utilizados (Bouza y Covarrubias, 2005) y porque permiten analizar las variaciones en la diversidad, tanto a nivel local, como temporal.

$$H' = -\sum_i^S p_i \ln p_i \quad (\text{Shannon y Weaver})$$

$$D = 1 / \sum_i^S n_i(n_i - 1) / N(N - 1) \quad (\text{Simpson})$$

donde: H' y D = diversidad determinada según cada índice; n_i = número de individuos de una especie (i) en particular; N = número total de individuos de todas las especies

Para determinar qué especies de moluscos dominan en cada sitio de colecta y cuáles se pueden considerar raras según sus densidades se construyeron Curvas de Rangos de Abundancia (Feisinger, 2001). Se calculó el índice de Probabilidad de Encuentro Interspecífico (PEI) que permitió conocer la equitatividad entre las especies presentes:

$$PEI = (N/N - 1)(1 - \sum_i^S p_i^2)$$

donde: N = total de individuos; p_i = abundancia relativa de la especie i y S = riqueza de especies (Dangles y Malmqvist, 2004)

Todos los índices ecológicos fueron relacionados según sus valores mensuales por medio de una correlación no paramétrica de Spearman.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales para determinar las relaciones entre las especies de moluscos, los factores ambientales y la diversidad. Para este análisis los datos se organizaron teniendo en cuenta dos épocas del año; la época lluviosa (de mayo-octubre) y poco lluviosa (noviembre-abril) para estimar el efecto de este factor temporal en el resto de las variables medidas.

En el caso de la morfometría, se establecieron tres clases de largo (0-1,5 cm, 1,5-3 cm, 3-6 cm), en base a las mediciones realizadas a los ampuláridos. Se determinó la proporción de individuos distribuidos en cada clase de largo por mes y sitio de colecta.

Se calcularon la prevalencia de infección (porcentaje de individuos infectados) y la mediana de intensidad (mediana del número de larvas encontradas en los individuos infectados) para *A. cantonensis* por especie por sitio. Se determinó también el porcentaje de co-infección (número de individuos infectados con más de una especie de parásito/total individuos infectados) para cada especie de ampulárido. Se estimaron los intervalos de confianza (IC) al 95% por el método de Wilson. Las prevalencias se compararon por pares mediante Pruebas Exactas de Fisher. Se realizaron correlaciones entre el peso y la variable morfométrica LC con el número de larvas de *A. cantonensis* encontradas en cada individuo infectado para determinar posibles asociaciones. Solo en el caso de la especie *M. cornuarietis*, se calculó la prevalencia de infección por *A. cantonensis* por mes en cada sitio debido a que presentó una dinámica poblacional y de infección más estable.

2.5. Consideraciones éticas y de bioseguridad

La presente investigación, recogida en un proyecto institucional, fue aprobada por la Comisión de Ética del IPK (20003). Entre los aspectos éticos y de bioseguridad a destacar se pueden mencionar que las especies estudiadas no se encuentran bajo ninguna categoría de amenaza por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza en tanto, el método de muestreo empleado garantiza que no se afecte el tamaño poblacional efectivo ni se alteren significativamente los parámetros demográficos de las especies (Perera, 1996). Por otra parte, el desarrollo de la investigación no incidió ni vinculó directamente a la población humana aledaña a las zonas de colecta. La medición de las variables ecológicas no afectó la integridad del entorno. La manipulación de los moluscos, tanto en el terreno como en el laboratorio se realizó siempre en estricta vigilancia de las normas de bioseguridad. Se utilizó, en todo momento, guantes y se desinfectó constantemente el área de trabajo con agua jabonosa y etanol 70%.

3. RESULTADOS

3.1. Especies de moluscos colectadas

Las cuatro especies de ampuláridos informadas en Cuba (*P. poeyana*, *P. paludosa*, *P. diffusa* y *M. cornuarietis*) (Figura 7) se estudiaron teniendo en cuenta los tres sitios muestreados (Río Cristal, Presa Maurín y Lawton), con al menos una especie de ampulárido presente en cada sitio. Además, se colectaron otras 13 especies de moluscos (17 en total), distribuidas entre la clase Gastropoda (11; *Assiminea succinea*, *Pyrgophorus parvulus*, *Tarebia granifera*, *Melanoides tuberculata*, *Galba cubensis*, *Physa acuta*, *Biomphalaria helophila*, *Helisoma duryi*, *Drepanotrema anatinum*, *Drepanotrema cimex*, *Gundlachia radiata*) y la clase Bivalvia (2; *Eupera cubensis* y *Corbicula fluminea*) (Figura 8).

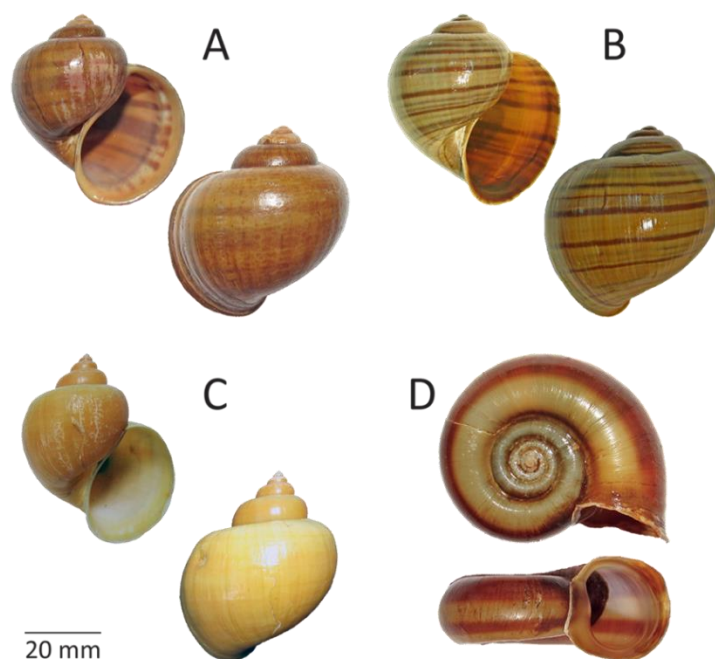


Figura 7. Especies de la familia Ampullariidae (A: *Pomacea poeyana*, B: *Pomacea paludosa*, C: *Pomacea diffusa* y D: *Marisa cornuarietis*) colectadas en las tres áreas de estudio (Río Cristal, Presa Maurín y Zanja Lawton).

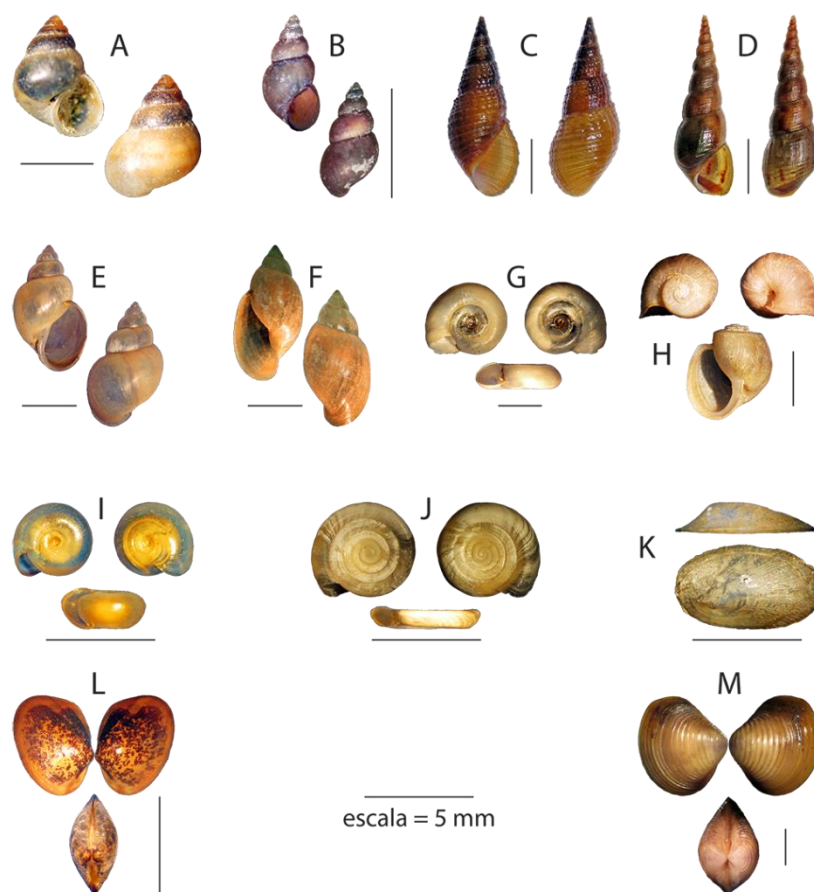


Figura 8. Especies de moluscos no ampuláridos (A: *Assimineea succinea*, B: *Pyrgophorus parvulus*, C: *Tarebia granifera*, D: *Melanoides tuberculata*, E: *Galba cubensis*, F: *Physa acuta*, G: *Biomphalaria helophila*, H: *Helisoma duryi*, I: *Drepanotrema anatinum*, J: *Drepanotrema cimex*, K: *Gundlachia radiata*, L: *Eupera cubensis* y M: *Corbicula fluminea*) colectadas en las tres áreas de estudio (Río Cristal, Presa Maurín y Zanja Lawton).

3.2. Estructura, diversidad y dinámica de la comunidad de moluscos en los diferentes sitios estudiados

La figura 9 muestra la estructura de la comunidad de moluscos fluviales de cada sitio muestreado según las Curvas de Rango de Abundancia. De forma global, los caenogastrópodos, principalmente tiáridos, hidróbidos y ampuláridos, fueron el grupo dominante en cada uno de los sitios estudiados, en tanto, los pulmonados permanecieron como especies de menor abundancia. En particular, en cada uno de los sitios, la dominancia en la comunidad de moluscos fluviales estuvo determinada por los tiáridos (*T. granifera* y *M. tuberculata*) y *P. acuta*/*P. parvulus*, siendo los

planorbidos, el limnéido encontrado y los bivalvos, los grupos que presentaron las abundancias más bajas. De todas las especies de moluscos colectados, solo *M. tuberculata* (Thiaridae), *P. parvulus* (Hydrobiidae) y *P. acuta* (Physidae) se encontraron en todos los sitios. *Physa acuta* dominó significativamente sobre las otras especies en zanja Lawton.

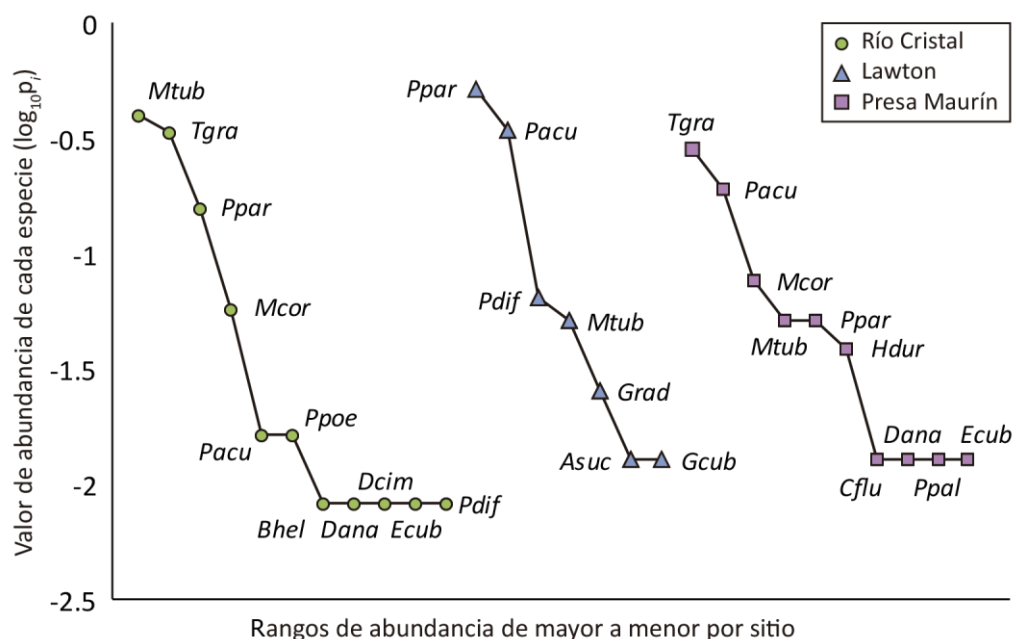


Figura 9. Curva de Rango de Abundancia de las especies de moluscos (*Asuc*: *Assimineia succinea*, *Bhel*: *Biomphalaria helophila*, *Cflu*: *Corbicula fluminea*, *Dana*: *Drepanotrema anatinum*, *Dcim*: *Drepanotrema cimex*, *Ecub*: *Eupera cubensis*, *Gcub*: *Galba cubensis*, *Grad*: *Gundlachia radiata*, *Hdur*: *Helisoma duryi*, *Mcor*: *Marisa cornuarietis*, *Mtub*: *Melanoides tuberculata*, *Pacu*: *Physa acuta*, *Pdif*: *Pomacea diffusa*, *Ppal*: *Pomacea paludosa*, *Ppoe*: *Pomacea poeyana*, *Ppar*: *Pyrgophorus parvulus*, *Tgra*: *Tarebia granifera*) en los sitios estudiados (Río Cristal, Presa Maurín y Zanja Lawton).

En el caso de los ampuláridos, estas especies presentaron una abundancia global entre media y rara en los tres sitios, sin llegar a ser dominantes en ninguno de ellos a lo largo del estudio. Sin embargo, *M. cornuarietis* dominó en los sitios donde estuvo presente sobre las especies de *Pomacea*. Entre estas últimas, el caso de *P. diffusa* destaca por su cambio de rol en el ecosistema; de especie rara en Río Cristal a medianamente dominante en Zanja Lawton. Las otras dos especies de *Pomacea* mantuvieron poblaciones relativamente bajas durante el estudio, tanto en Río Cristal (*P. poeyana*) como en Presa Maurín (*P. paludosa*) (ver Figura 9).

A pesar de que no se observó una diversidad muy elevada en las Curvas de Rango de Abundancia (alta dominancia por muy pocas especies en todos los sitios), se observa, en Presa Maurín, una menor pendiente con más puntos de quiebre, a diferencia de Río Cristal y Lawton que mostraron una elevada pendiente negativa. Esto apunta a que este sitio es el de mayor diversidad global, con poblaciones repartidas de forma más equitativa. Sin embargo, Río Cristal presentó la mayor riqueza global ($S=11$) y de ampuláridos, seguido en orden decreciente por Presa Maurín y Zanja Lawton (ver Figura 9).

Las variaciones estacionales a lo largo del estudio en cada uno de los sitios se reflejan en la figura 10, a partir de los índices de diversidad y la riqueza de especies. Los picos de riqueza (S) no fueron iguales en los tres sitios y aparecieron tanto en los meses de agosto-septiembre como mayo-junio. Los mínimos referidos a esta variable se registraron, generalmente, entre enero-marzo. En Río Cristal, los valores de diversidad de los índices de Simpson y Shannon presentaron una fuerte asociación positiva (correlación de rangos de Spearman, $R = 0,96$ y $P = 0,000007$), mientras que entre la equitatividad y la riqueza a pesar de existir relación positiva la ausencia de esta tendencia en los meses de octubre, diciembre, febrero y marzo arrojaron valores de correlación no significativa ($R = 0,4$) (Figura 10). De manera similar, en Zanja Lawton los índices de diversidad presentaron una correlación positiva ($R = 0,93$ y $P = 0,000022$) con un máximo de diversidad en diciembre. En este sitio, el número de especies y la equitatividad entre ellas no presentaron asociaciones significativas ($P = 0,46$). En el caso de Presa Maurín, los índices de Simpson y Shannon presentaron una correlación general positiva ($R = 0,81$ y $P = 0,002$) aunque menor que en los sitios anteriores, y una asociación negativa ($R = -0,17$) no significativa ($P = 0,62$) entre riqueza y equitatividad.

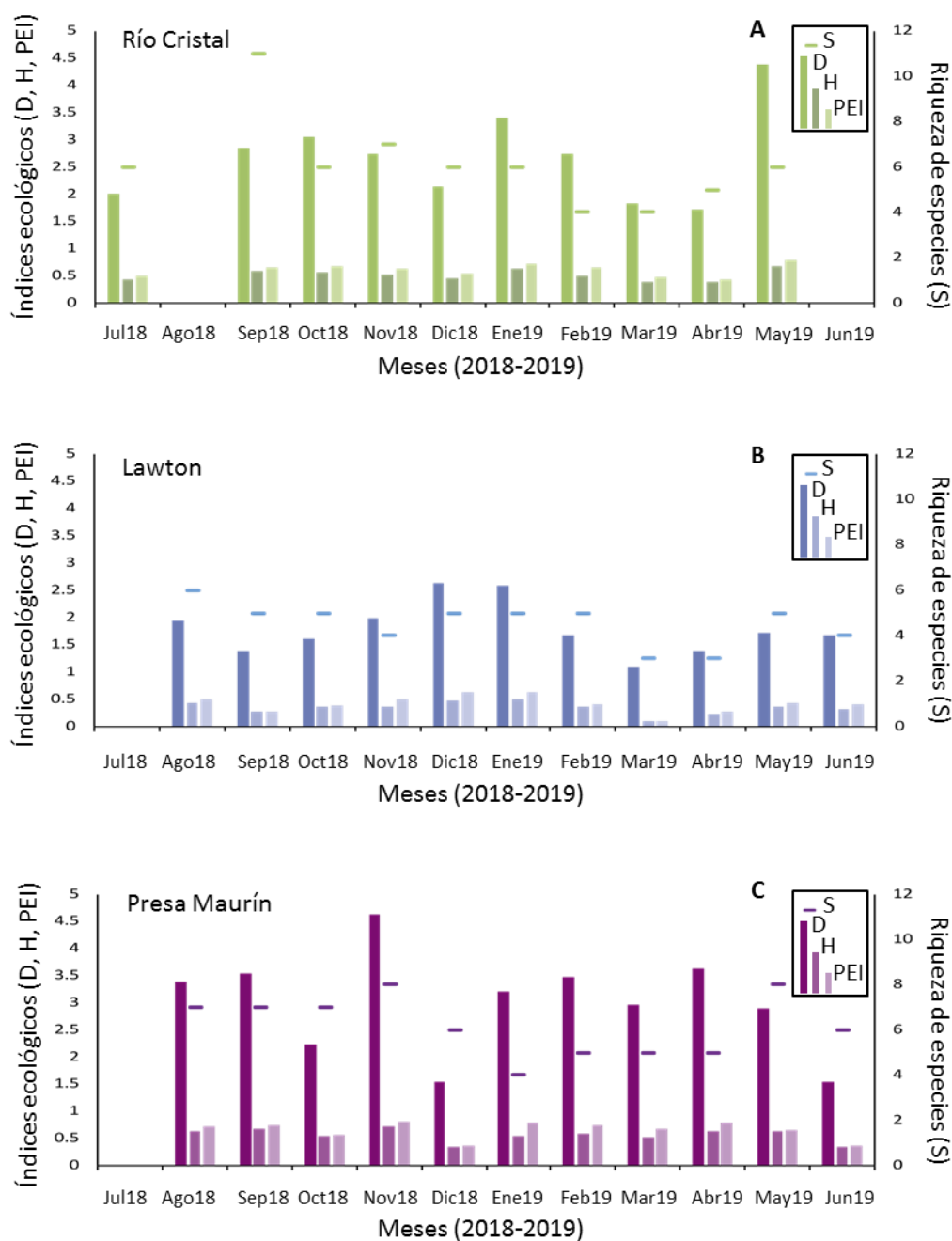


Figura 10. Índices de diversidad (D: Simpson, H: Shannon, PEI: Hurlbert, equitatividad) y riqueza de especies (S) por meses en los tres sitios estudiados (A: Río Cristal, B: Zanja Lawton, C: Presa Maurín).

3.2.1. Relación entre las especies de moluscos y los factores ecológicos en los sitios estudiados

La figura 11 muestra las relaciones más comunes entre las especies de moluscos y los factores ecológicos en los tres sitios estudiados según el Análisis de Componentes Principales. Entre los factores abióticos de mayor relación con las especies, la profundidad presenta una fuerte asociación positiva con las abundancias de *P. paludosa*, *C. fluminea* y *H. duryi*. Estas especies a su vez, mostraron asociaciones negativas con la mayoría de las variables abióticas medidas (Cl^- , pH, DC, DT, NO_2^- y NO_3^-). La variable DO mostró asociación positiva con las especies *M. cornuarietis* y *E. cubensis*, y asociación negativa con *P. diffusa*, *A. succinea*, *G. radiata*, *G. cubensis*, *P. acuta* y *P. parvulus*. La DC mostró mayor relación con *P. parvulus* que con el resto de las especies encontradas en Zanja Lawton. Las concentraciones de Cl^- no mostraron asociación alguna al registrarse concentraciones nulas durante casi todo el periodo de muestreo. Las especies *P. diffusa*, *A. succinea*, *G. radiata*, *G. cubensis*, *P. acuta* y *P. parvulus* se asociaron negativamente con los índices ecológicos (PEI, S y D). No se observaron relaciones importantes entre las abundancias de las especies y las épocas lluviosa (mayo-octubre) y poco lluviosa (noviembre-abril).

En la localidad Zanja Lawton las plantas encontradas fueron *Thalia geniculata* (Marantaceae), *Hydrocotyle ranunculoides* (Apiaceae) y *Scirpus cubensis* (Cyperaceae) y estas dos últimas fueron las que mayor relación tuvieron con las especies muestreadas, aunque en mayor medida con *P. diffusa*. En la localidad de Río Cristal, *Hydrocotyle ranunculoides* (Apiaceae), *Eichhornia crassipes* (Pontederaceae) y *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae), fueron las plantas identificadas, siendo *Mayaca fluviatilis* la más asociada a las especies de moluscos de esta zona, principalmente a los planórbidos *D. cimex* y *D. anatinum*. Por su parte en Presa Maurín se identificaron *Eichhornia crassipes* (Pontederaceae) y *Cabomba furcata* (Cabombaceae), esta última mostró asociación positiva con *H. duryi* y *P. paludosa* (Figura 11).

Cada sitio estudiado presentó sus propias características y asociaciones con las especies de ampuláridos presentes, fundamentalmente con las especies de pomáceas, y en menor medida con *M. cornuarietis*.

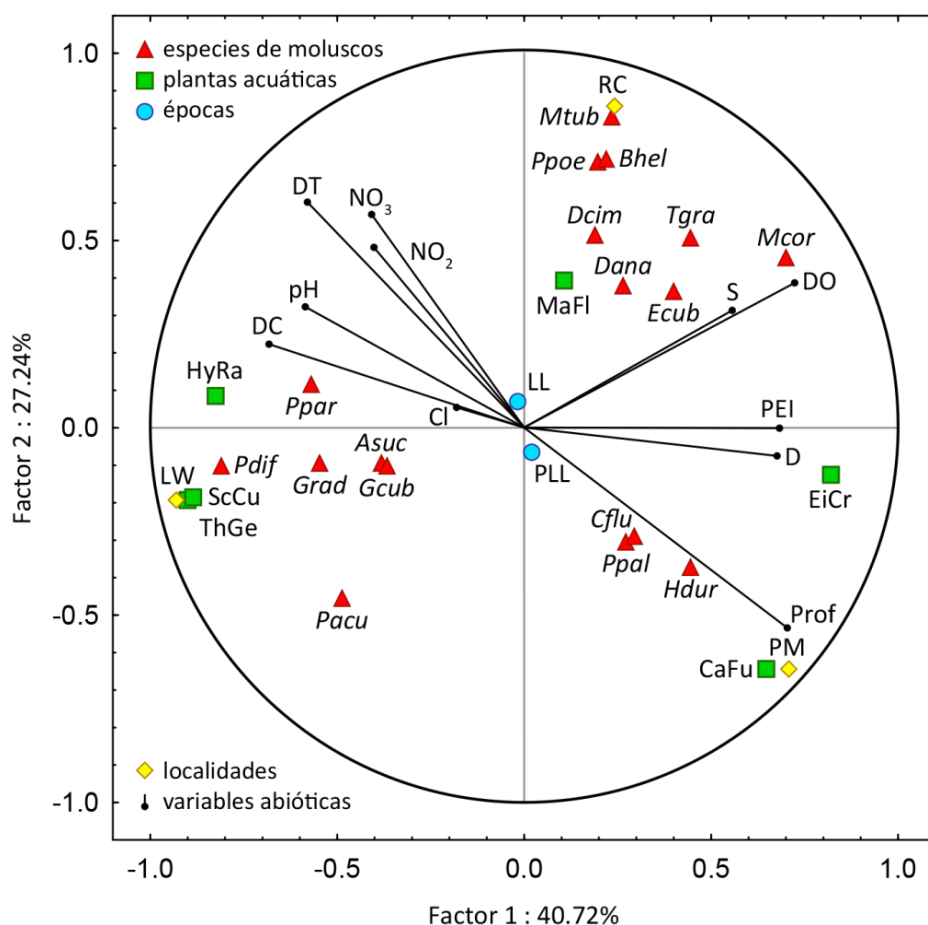


Figura 11. Diagrama de dispersión del Análisis de Componentes Principales que muestra las relaciones entre las especies de moluscos (*Asuc*: *Assiminea succinea*, *Bhel*: *Biomphalaria helophila*, *Cflu*: *Corbicula fluminea*, *Dana*: *Drepanotrema anatinum*, *Dcim*: *Drepanotrema cimex*, *Ecub*: *Eupera cubensis*, *Gcub*: *Galba cubensis*, *Grad*: *Gundlachia radiata*, *Hdur*: *Helisoma duryi*, *Mcor*: *Marisa cornuarietis*, *Mtub*: *Melanoides tuberculata*, *Pacu*: *Physa acuta*, *Pdif*: *Pomacea diffusa*, *Ppal*: *Pomacea paludosa*, *Ppoe*: *Pomacea poeyana*, *Ppar*: *Pyrgophorus parvulus*, *Tgra*: *Tarebia granifera*) y las variables ecológicas plantas acuáticas (*CaFu*: *Cabomba furcata*, *EiCr*: *Eichhornia crassipes*, *HyRa*: *Hydrocotyle ranunculoides*, *MaFl*: *Mayaca fluviatilis*, *ScCu*: *Scirpus cubensis*, *ThGe*: *Thalia geniculata*), épocas del año (*LL*: lluviosa, *PLL*: poco lluviosa), sitios (*RC*: Río Cristal, *LW*: Lawton, *PM*: Presa Maurín), factores abióticos (*Cl*: cloruro, *pH*, *DC*: dureza de carbonatos, *DT*: dureza total, *NO₂⁻*, *NO₃⁻*, *DO*: distancia de la orilla, *Prof*: profundidad) y los índices ecológicos (*PEI*, *S*, *D*).

3.3. Dinámica poblacional de ampuláridos en los sitios estudiados de acuerdo a la morfometría

En las figuras 12, 13 y 14 se muestra la proporción de ampuláridos correspondiente a cada clase de largo (0-1,5 cm, 1,5-3 cm, 3-6 cm) teniendo en cuenta la especie, los meses de colecta y el sitio de muestreo. En Río Cristal, *P. poeyana* mostró las mayores tallas en los meses de julio y noviembre, y las menores en octubre y abril (Figura 12A). Por su parte, la especie *M. cornuarietis* presentó, en Río Cristal, una gran variabilidad en todos los meses de colecta, con individuos de varias clases de largo repartidos en un mismo mes (Figura 12B). En la localidad Zanja Lawton en casi todos los meses hubo individuos de *P. diffusa* dentro de la mayor talla (3-6 cm), sin embargo, la clase de largo menor (0-1,5 cm) se mostró dominante en los meses de diciembre a junio, y la clase media, de 1,5-3 cm dominó de agosto a febrero (Figura 13). En Presa Maurín *P. paludosa* presentó la mayor clase de largo en los meses de septiembre, octubre y febrero (Figura 14A). Mientras *M. cornuarietis* mostró gran variabilidad por mes, con dominancia de las clases de largo 1,5-3 cm y 3-6 cm (Figura 14B). En el mes de octubre tanto *P. paludosa* como *M. cornuarietis*, presentaron individuos con tallas pequeñas. De modo que cada especie de ampulárido colectada, presentó sus propios patrones en cuanto a las fluctuaciones de las tallas de los individuos a lo largo del estudio.

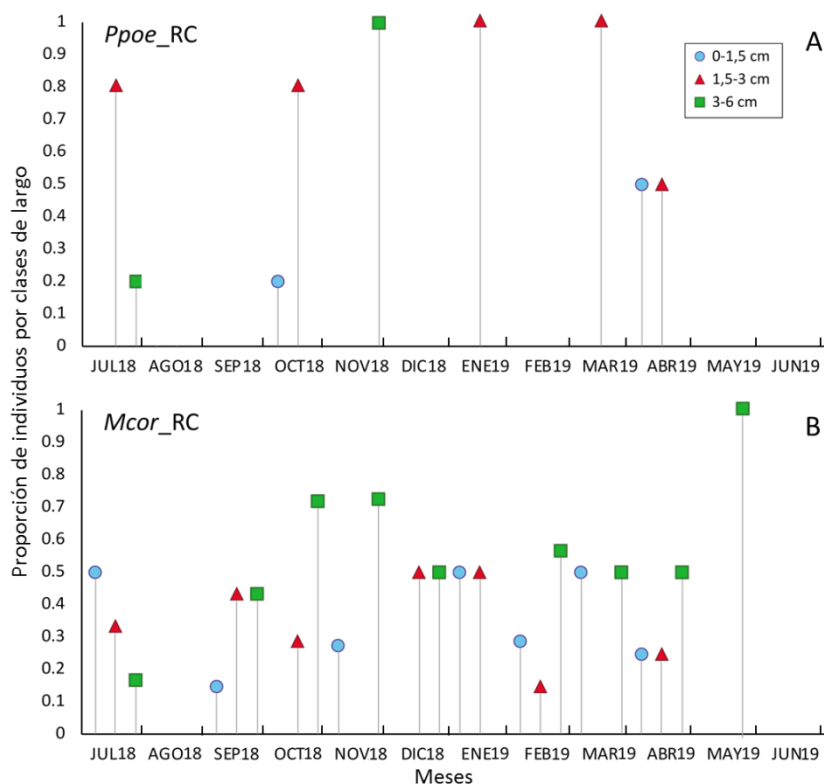


Figura 12. Proporción de individuos (A: *Pomacea poeyana*, B: *Marisa cornuarietis*) por clases de largo (0-1,5 cm, 1,5-3 cm, 3-6 cm) en los diferentes meses del año (2018-2019) en el área de muestreo Río Cristal.

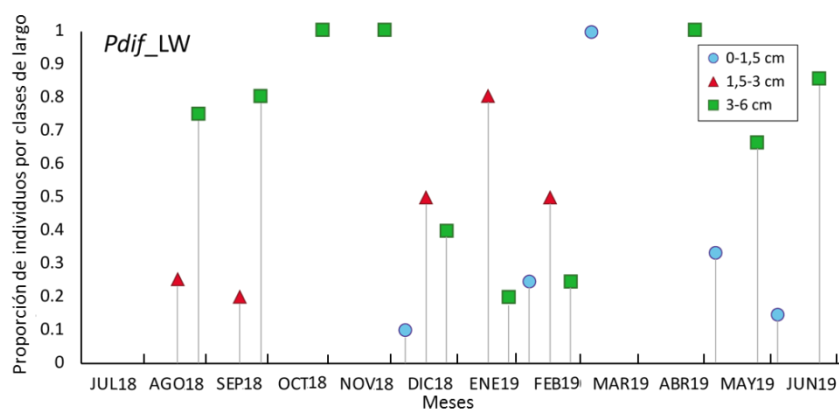


Figura 13. Proporción de individuos de *Pomacea diffusa* por clases de largo (0-1,5 cm, 1,5-3 cm, 3-6 cm) en los diferentes meses del año (2018-2019) en el área de muestreo de Zanja Lawton.

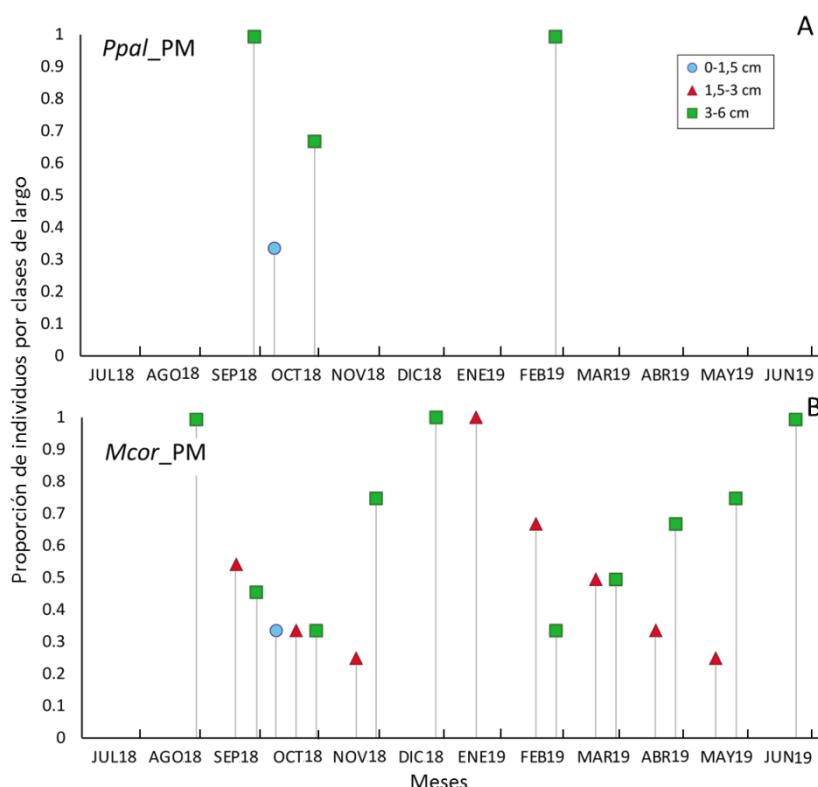


Figura 14. Proporción de individuos (A: *Pomacea paludosa*, B: *Marisa cornuarietis*) por clases de largo (0-1,5 cm, 1,5-3 cm, 3-6 cm) en los diferentes meses del año (2018-2019) en el área de muestreo Presa Maurín.

3.4. Infección por *A. cantonensis* en las poblaciones de ampuláridos estudiadas

El estudio parasitológico realizado verificó la infección por *A. cantonensis* (Figura 15A) en tres de las cuatro especies de ampuláridos de Cuba y en los tres sitios estudiados (Tabla III). Solo en la especie *P. paludosa* no se comprobó infección por *A. cantonensis*. Individuos de *P. poeyana* y *M. cornuarietis* de Río Cristal se encontraron, además, infectados con otros nematodos (al menos 2 especies), uno de los cuales pertenece al género *Rhabditis* (Rhabditida: Rhabditidae) (Figura 15 B), con prevalencias de 8,3 (IC 95%: 0,21% - 38,5%) y 16,3 (IC 95%: 6% - 32%) en *P. poeyana* y *M. cornuarietis*, respectivamente. En el caso de *M. cornuarietis*, dos de los individuos infectados con *A. cantonensis* en este sitio (33%) se hallaron co-infectados con *Rhabditis* sp. y con otros nematodos pendientes de identificación. De manera global, la especie *M. cornuarietis* mostró las mayores prevalencias e intensidades de *A. cantonensis*. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la prevalencia de *M. cornuarietis* y la observada en *P.*

poeyana en Río Cristal (Prueba Exacta de Fisher, $P = 0,665$). Cabe destacar que las intensidades de *A. cantonensis* registradas en este estudio son discretas, encontrándose un máximo de 7 larvas en un único individuo de *M. cornuarietis* de Río Cristal. No se encontró correlación entre el largo de la concha y la intensidad de la infección por *A. cantonensis* ($r = -0,154$) ni entre el peso y la intensidad de larvas del nematodo ($r = -0,132$).

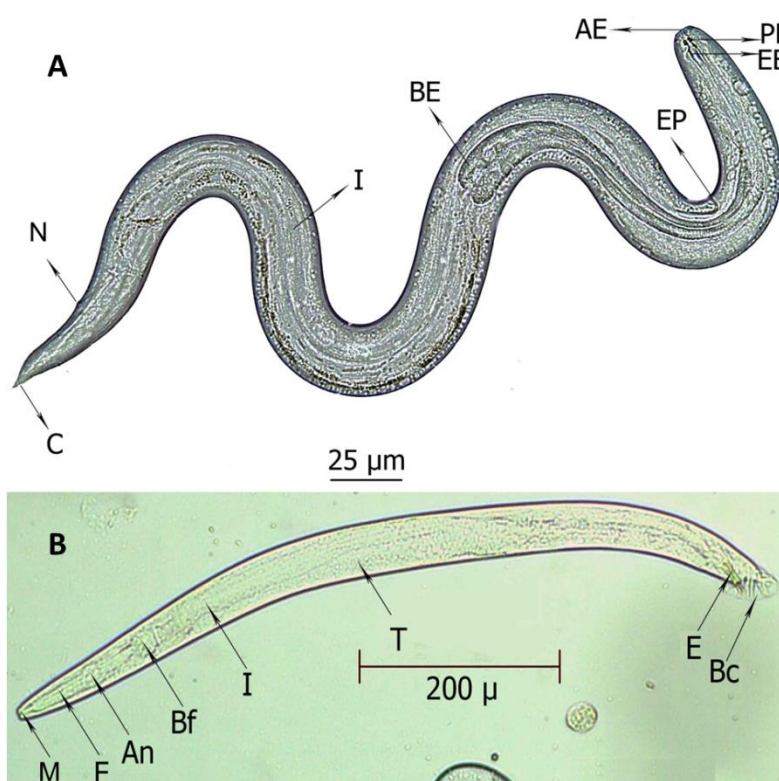


Figura 15. Estructuras de la anatomía interna que permiten la identificación taxonómica de A: Larva L₃ de *Angiostrongylus cantonensis* (C: cola, N: ano, I: intestino, BE: bulbo esofágico, EP: poro excretor, EB: Estructura en forma de varilla, PP: punta cubierta prominente, AE: Abertura embolsada) y B: *Rhabditis* sp. (M: boca, F: faringe, An: anillo nervioso, Bf: bulbo faríngeo, I: intestino, T: testículos, E: espícula, Bc: Bolsa copulatriz). Magnificación: 40X.

Tabla III. Datos parasitológicos globales de la infección por *A. cantonensis* por sitio (Río Cristal, Zanja Lawton y Presa Maurín) y especie (*Marisa cornuarietis*, *Pomacea diffusa* y *Pomacea poeyana*) de ampulárido tras un año de estudio (2018-2019).

Sitio estudiado	Índices parasitológicos	<i>Marisa cornuarietis</i>	<i>Pomacea diffusa</i>	<i>Pomacea poeyana</i>
Río Cristal	Prevalencia (%) (IC 95%)	16 (6 - 32)	0	8,3 (0,21 - 38)
	Mediana de la intensidad	2	0	1
Zanja Lawton	Prevalencia (%) (IC 95%)	-	6,3 (0,77 - 21)	-
	Mediana de la intensidad	-	2	-
Presa Maurín	Prevalencia (%) (IC 95%)	30 (16 - 49)	-	-
	Mediana de la intensidad	2	-	-

IC: intervalo de confianza

El análisis de la dinámica de la infección de *A. cantonensis* en el tiempo sólo pudo realizarse en la especie *M. cornuarietis* pues mostró una dinámica poblacional más estable en el tiempo respecto a los otros ampuláridos en los dos sitios donde se encontró (Río Cristal y Presa Maurín) (Figura 16). En ambos sitios se observa un aumento de la prevalencia e intensidad de infección en los meses de marzo a junio con máximos en marzo-mayo en Río Cristal y en mayo-junio en Presa Maurín. En este último, se observó igualmente un incremento en la prevalencia de la infección en el mes de diciembre y en Río Cristal la mayor intensidad se registró en el mes de febrero (máx: 7 L₃/ind) (Figura 16).

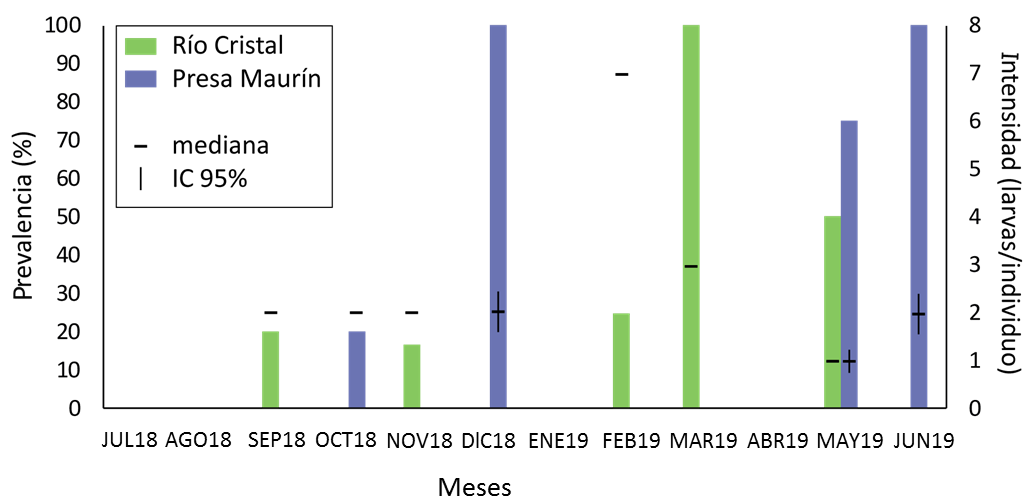


Figura 16. Prevalencia (barras) e intensidad de larvas de *Angiostrongylus cantonensis* (líneas horizontales) en individuos de la especie *Marisa cornuarietis* en los meses muestreados en Río Cristal y Presa Maurín.

4. DISCUSIÓN

4.1. Especies de moluscos colectadas

Las especies de moluscos fluviales colectadas en las tres áreas de estudio, coincidieron con las especies descritas por otros autores para sitios con características ecológicas similares. Por ejemplo, Cañete *et al.* (2002) en su estudio ecológico en los ecosistemas de charca, río y zanja, encontraron las especies *T. granifera*, *P. acuta*, *G. cubensis*, *P. paludosa* y *C. fluminea* viviendo en simpatria. Algo similar describieron Vázquez *et al.* (2008) en tres ecosistemas lénticos (presa, charca estacionaria y terreno inundado) y uno lótico (cañada) de La Habana y Mayabeque con hasta un 38% de correspondencia en la composición de la comunidad de moluscos. A pesar de que la malacofauna fluvial cubana está compuesta por más de 40 especies (Vázquez y Sánchez, 2015), las encontradas en el presente estudio constituyen las más comunes en los ecosistemas acuáticos, al menos de la región occidental de Cuba (Vázquez y Perera, 2010).

4.2. Estructura, diversidad y dinámica de la comunidad de moluscos en los diferentes ecosistemas estudiados

De forma global, los caenogastrópodos fueron el grupo dominante en cada uno de los sitios estudiados mientras los pulmonados permanecieron como especies menos abundantes. Las especies *M. tuberculata* (Thiaridae), *P. parvulus* (Hydrobiidae) y *P. acuta* (Physidae) se encontraron en todos los sitios de muestreo con abundancias significativas lo que demuestra su alta plasticidad ecológica (Vázquez *et al.*, 2011). En el caso particular de *M. tuberculata*, es una especie con amplia distribución en Cuba y con carácter invasivo (Vázquez y Perera, 2010).

Las especies de ampuláridos presentaron una tendencia global a comportarse entre medianamente abundantes y raras en los tres sitios de estudio. Es posible que la acción ejercida por las especies dominantes, fundamentalmente tiáridos (*T. granifera* y *M. tuberculata*), además de *P. acuta* y *P. parvulus*, imposibiliten un aumento efectivo de sus poblaciones, (Perera *et al.*, 1995; Gutiérrez *et al.*, 1997; Vázquez *et al.*, 2008) al menos en las condiciones estudiadas. De manera similar, un estudio ecológico realizado en cuerpos de agua dulce de la provincia de Santiago de Cuba mostró una mayor representación de tiáridos, *P. acuta* y *P. parvulus* en comparación con el ampulárido *P. poeyana* (Vázquez *et al.*, 2011).

De hecho, en los sitios donde los tiáridos se mostraron dominantes (Río Cristal y Presa Maurín), los ampuláridos del género *Pomacea* se mostraron como especies (medianamente) raras lo que pudiera atribuirse a una acción competitiva significativa ejercida por *T. granifera* y *M. tuberculata* (López *et al.*, 2019; Rico *et al.*, 2020). Los tiáridos son especies típicas de hábitats estables (charcas permanentes, ríos, presas), en donde llegan a alcanzar altas densidades poblacionales y ejercen una competencia por interferencia muy fuerte sobre el resto de las especies (Perera, 1996; Vázquez, 2008). Sin embargo, en sitios inestables o donde ocurren sucesiones ecológicas constantes (zanjas, arroyos, charcas estacionales), pueden verse desplazados por especies que experimentan explosiones demográficas como los pulmonados o algunos caenogastrópodos con ventajas reproductivas como la puesta de huevos protegida de la desecación (ampuláridos). En este sentido, es interesante destacar que la transición de *P. diffusa* de especie rara en Río Cristal a medianamente dominante en Zanja Lawton estuvo también acompañada por el cambio en la dominancia de *P. acuta*, incluso sobre el tiárido *M. tuberculata*. Este cambio en los patrones de dominancia en Zanja Lawton, probablemente esté relacionado con las características propias de este sitio que mostró un alto grado de antropización y donde la acumulación de desechos y el vertimiento de aguas residuales podrían establecer condiciones particulares en el mismo, de modo que el grado de tolerancia y la competencia por los recursos por parte de las especies que ahí habitan sea determinante para su supervivencia, y puede ser la causa de que sea este el sitio de menor riqueza y distribución menos equitativa de especies (Perera, 1996; Yong, 1998).

Entre los ampuláridos, la especie *M. cornuarietis* mostró las mayores abundancias relativas, incluso tratándose de sitios dominados por los tiáridos. Esta especie es reconocida por su alta capacidad competitiva y gran plasticidad ecológica al tolerar fluctuaciones significativas en los factores abióticos (Ferrer *et al.*, 1986), características típicas de especies invasivas (Monette *et al.*, 2017). Contrastantemente, las especies *P. paludosa* (Presa Maurín) y *P. poeyana* (Río Cristal) mantuvieron siempre poblaciones relativamente poco abundantes durante el estudio posiblemente asociadas a la dominancia en estos sitios de la especie *T. granifera* (Gutiérrez *et al.*, 1997).

De los sitios estudiados, Presa Maurín fue el de mayor diversidad global con poblaciones distribuidas más equitativamente, mientras, Río Cristal y Zanja Lawton mostraron curvas con pendientes negativas más elevadas, típicas de series geométricas o logarítmicas, que son características de sitios menos diversos. Sin embargo, Río Cristal presentó la mayor riqueza global y de ampuláridos, seguido en orden decreciente por Presa Maurín y Zanja Lawton. Vázquez *et al.* (2011) encontraron que los ríos son los hábitats que soportan la mayor riqueza de especies de moluscos. No obstante, es de destacar que la diversidad no fue muy elevada en ningún sitio debido a la alta dominancia de ciertas especies. Algunos autores plantean que en los sitios donde se logran establecer especies muy dominantes como *T. granifera* y *M. cornuarietis* la diversidad disminuye de manera considerable, como resultado de una reducción en la equitatividad y no en la riqueza (Perera, 1996; Vázquez *et al.*, 2008). Las variaciones de la abundancia total de organismos entre sitios se pueden deber a variaciones en las características del hábitat, como son la disponibilidad de nutrientes, profundidad, abundancia y tipo de vegetación (que además de brindar alimento constituye refugio para muchas especies) (da Silva *et al.*, 2017), clima y tipo de sustrato.

Aunque los tres sitios mostraron valores diferentes de diversidad, los componentes que tributan a esta variable (riqueza y equitatividad) presentaron variaciones estacionales a lo largo del estudio en cada sitio. Uno de los factores causantes puede ser que muchas plantas son desplazadas del lugar por los vientos, generalmente las flotantes en el ecosistema de presa que es más amplio, y con ello podría ocurrir un desplazamiento de los individuos que están adheridos a ellas a partir del sitio de muestreo. Mientras en el ecosistema de río y zanja, pudo verse afectado por el disturbio físico, típico de las áreas en que se encuentran ubicados. Además, estos dos ecosistemas se caracterizan por la presencia de desechos, producto de la actividad humana, que en el caso de Zanja Lawton es mayor debido a su cercanía a los pobladores, igualmente, el poco caudal de la zanja unido a su tamaño estrecho la hace más propensa a la acumulación de desechos y por ende a la contaminación. El hecho de que los valores máximos y mínimos de riqueza (S) no fueran iguales en los tres sitios en las mismas épocas del año puede deberse a variaciones en las condiciones del hábitat (e.g. nivel de contaminación, profundidad, grado de iluminación, tipo de suelo, espacio y disturbios periódicos). Sin embargo, es importante mencionar que los mínimos en los valores de riqueza, al menos en

Presa Maurín coinciden con la aparición de grandes cantidades de conchas rotas de *P. paludosa* en la orilla de la presa y con una disminución del nivel de agua en los meses de enero-marzo; aparejado de una disminución en la densidad de plantas en la orilla, muchas de las cuales se encontraban secas o en proceso de secado. Vázquez *et al.* (2008) plantean en su estudio que, la diversidad aumentó en los sitios que presentaban un mayor recubrimiento de vegetación acuática, capaces de soportar un mayor número de especies y abundancias de cada una de ellas. Sin embargo, en el presente estudio encontramos que en el sitio de mayor cubrimiento de vegetación (Zanja Lawton) la diversidad fue menor. Esto puede deberse a que las condiciones de este sitio sean menos favorables, como se mencionó anteriormente, (hábitat altamente antropizado e inestable) y/o a que el tamaño del sitio es considerablemente menor respecto a las otras dos áreas. Además, la dominancia de *P. parvulus* y *P. acuta* fue elevada comparada con la densidad del resto de las especies, lo que las posiciona como especies altamente dominantes en la comunidad y esto hace que disminuya la diversidad del lugar con un descenso en la abundancia del resto de las especies. De acuerdo con Vázquez *et al.* (2008) los cambios de la diversidad son tan importantes como las fluctuaciones de los factores ambientales y muchas veces con incidencias más marcadas sobre la dinámica de las comunidades de especies hospederas intermediarias debido a la posible existencia de competencia interespecífica.

La asociación negativa existente entre la equitatividad (PEI) y la riqueza de especies (S) en algunos meses en las tres áreas de estudio, puede deberse a las relaciones interespecíficas dentro de cada comunidad y a la dinámica poblacional de cada especie, como puede ser su época reproductiva. Por ejemplo, en la especie *P. paludosa*, Perera y Yong (1991) argumentan que los picos reproductivos no aparecen con una frecuencia regular.

La fuerte asociación positiva obtenida entre los índices de Simpson y Shannon en las localidades muestreadas, indica que los cambios de la diversidad en estos sitios son el resultado de cambios entre las especies raras y dominantes (Margalef, 1986). Estos sitios se caracterizan por la presencia de especies dominantes en la comunidad como es el caso de *M. cornuarietis* sobre *P. poeyana* en Río Cristal y sobre *P. paludosa* en Presa Maurín. Sin embargo, en general, las especies dominantes en Río Cristal, Zanja Lawton y Presa Maurín fueron *T. granífera*, *M.*

tuberculata, *P. parvulus* y *P. acuta*, que en el caso de Zanja Lawton pueden ser las responsables del comportamiento de *P. diffusa* como especie rara en la comunidad. Por tanto, la dominancia de estas especies sobre los ampuláridos puede ser una de las causas que justifique sus menores abundancias. Lo mismo sucede con *M. cornuarietis* sobre las demás especies de ampuláridos, pudiendo establecerse relaciones de competencia interespecífica entre las mismas (Begon *et al.*, 2006). Por otra parte, aunque resultó positiva la relación entre la equitatividad y la riqueza en Río Cristal y Zanja Lawton, y negativa en Presa Maurín, los valores de correlación no fueron significativos, de modo que no se puede establecer una relación lineal entre ambos índices. No obstante, se conoce que, si disminuye la equitatividad en una comunidad, indica que una de las especies esta dominando sobre las otras, independientemente de que los valores de riqueza de especies no varíen. Este fenómeno igualmente afectaría a las poblaciones de ampuláridos en cada comunidad estudiada (Miller y Spoolman, 2009; Krebs, 2014).

4.3. Relación entre las especies de moluscos y los factores ecológicos

Un estudio realizado por Marques *et al.* (2017) en la cuenca del Amazonas, plantea que la variación periódica del nivel del agua es el principal factor que determina la composición de la comunidad de organismos acuáticos debido a los cambios cíclicos. Los autores probaron que los períodos secos prolongados pueden afectar a las poblaciones de *Pomacea*, en este caso, *P. diffusa* y *Pomacea dolioides*, con respuestas que incluyeron el auto-enterramiento, la interrupción de la actividad, afectaciones en el crecimiento de los individuos y aumento de la tasa de mortalidad, resultados que fueron también corroborados por Tadashi *et al.* (2015). Esto coincide en el presente estudio, con las abundancias de algunas especies como *P. paludosa*, *C. fluminea* y *H. duryi* que mostraron una fuerte asociación positiva con la profundidad del agua. En el caso de *P. paludosa*, este resultado es similar, además, al obtenido por Perera *et al.* (1989; 1995) en diferentes sitios. Mientras Fortes y Denis (2013), también argumentan que la profundidad es un factor fundamental para *Pomacea* spp. por sus hábitos de depositar sus huevos por encima del nivel del agua en los tallos de las plantas, de modo que, con un aumento del nivel del agua, pueden asfixiarse los huevos o en caso contrario, si disminuye demasiado el nivel del agua, se interrumpe la oviposición y aumenta la mortalidad de los neonatos.

Las variables Cl^- , pH, dureza de carbonatos, dureza total, NO_2^- y NO_3^- se relacionaron negativamente con *P. paludosa*, *C. fluminea* y *H. duryi*. Mientras, Perera y Yong (1984) encontraron en la Isla de la Juventud que la única especie que toleró los bajos valores de pH fue *P. paludosa*, ya que la mayoría de las especies de moluscos fluviales se vieron limitadas por la acidificación. Tolerancias a pH entre 7 y 8 en *P. paludosa*, *G. cubensis*, *T. granifera*, *P. poeyana*, *M. cornuarietis*, *P. acuta* y *H. duryi* han sido demostradas por Perera *et al.* (1981; 1995) y coinciden con el rango de valores de pH (7-8) encontrados en el presente estudio. Sin embargo, aunque valores de pH < 6 son suficientes para limitar el establecimiento de la mayoría de las especies de moluscos pulmonados (Perera *et al.*, 1989), existen evidencias que demuestran la capacidad de *P. paludosa* de soportar valores extremos de hasta pH = 5,1 (Perera y Yong, 1991).

Algunos autores plantean que las concentraciones de calcio, pH y dureza total son otros de los factores químicos del agua que rigen la distribución de moluscos fluviales (Dussart, 1976). De acuerdo con Gutiérrez *et al.* (1997), estos fueron los factores más importantes que regularon la abundancia de *T. granifera*, que a su vez desplazó a las demás especies incluyendo a los ampuláridos en hábitats de presa y río.

La variable distancia de la orilla (DO) mostró asociación positiva con las especies *M. cornuarietis* y *E. cubensis*, y asociación negativa con *P. diffusa*, *A. succinea*, *G. radiata*, *G. cubensis*, *P. acuta* y *P. parvulus*. En el caso de los ampuláridos esto puede estar relacionado con la capacidad de cada especie de camuflarse en el entorno. Por ejemplo, la coloración de *M. cornuarietis* le permite camuflarse en el fondo más fácilmente que *P. diffusa* que necesita de las plantas que habitualmente se encuentran en la orilla para refugiarse de los depredadores (Fortes y Denis, 2013).

La asociación negativa de *P. diffusa*, *A. succinea*, *G. radiata*, *G. cubensis*, *P. acuta* y *P. parvulus* con los índices ecológicos (PEI, S y D) puede ser el resultado de diferentes tipos de relaciones interespecíficas como la competencia. En este caso, pueden existir especies que disminuyen sus abundancias por un aumento de la diversidad total (e.g. *G. cubensis*, *A. succinea*; ver Vázquez y Gutiérrez (2007)), o porque ejercen un efecto negativo mediante la utilización de recursos (competencia

por explotación) o el sobrepoblamiento (competencia por interferencia) que puede ocurrir en diferentes momentos del año. Sin embargo, no se observaron relaciones importantes entre las abundancias de las especies y las épocas lluviosa y poco lluviosa en el presente estudio.

Perera *et al.* (1989) plantean que algunas funciones esenciales de los moluscos están íntimamente vinculadas con la vegetación, entre ellas la alimentación, la oviposición y el sustrato de apoyo. Por ejemplo, los ampuláridos se alimentan principalmente de plantas acuáticas y algunas especies como *M. cornuarietis* (Perera y Walls, 1996) y *P. maculata* (Monette *et al.*, 2017) son extremadamente voraces. En el presente estudio las especies de plantas *Thalia geniculata*, *Hydrocotyle ranunculoides* y *Scirpus cubensis* fueron las representadas en la localidad de Lawton, mostrando las dos últimas mayor asociación con las especies muestreadas, aunque en mayor medida con *P. diffusa*. Sin embargo, Morrison y Hay (2011) plantean que *P. diffusa* no tiene grandes preferencias alimentarias por macrófitas, de modo que pudiera emplearlas en otras funciones como refugio, oviposición, etc. En Río Cristal las plantas presentes fueron *H. ranunculoides*, *Eichhornia crassipes* y *Mayaca fluviatilis* que fue la más asociada a las especies de moluscos de esta zona, principalmente a los planórbidos *D. cimex* y *D. anatinum*, probablemente porque las utilizan como refugio. Mientras en Presa Maurín *E. crassipes* y *Cabomba furcata* mostraron asociación positiva con *H. duryi* y *P. paludosa*. Esto puede deberse a que emplean estas plantas en la oviposición, como ocurre frecuentemente con la especie de planta *Tipha dominguensis*, y/o en otras funciones.

En general, cada sitio estudiado presentó sus propias características y asociaciones con las especies de ampuláridos presentes, principalmente con las especies del género Pomacea, y en menor medida con *M. cornuarietis*. Dado probablemente a la gran plasticidad ecológica de esta especie al tolerar variaciones ecológicas en las condiciones del hábitat (Ferrer *et al.*, 1986).

4.4. Dinámica poblacional de ampuláridos en los sitios estudiados de acuerdo a la morfometría

Los resultados obtenidos de la proporción de individuos de *M. cornuarietis* por clases de largo (0-1,5 cm, 1,5-3 cm, 3-6 cm) en los meses de colecta tanto en Río

Cristal como en Presa Maurín, indican que esta especie tiene mayor tasa y frecuencia de reproducción respecto al resto de las especies de ampuláridos en simpatria y, por tanto, mayor éxito reproductivo. Este resultado sugiere una ventaja en la competencia por interferencia en *M. cornuarietis* en relación a las otras especies de ampuláridos con las que coexiste.

Un estudio realizado por O'Hare (2010) plantea que los picos reproductivos en *P. paludosa* tienen lugar frecuentemente con el inicio de la temporada lluviosa, y luego disminuyen aproximadamente dos meses después incluso aunque los niveles de agua del lugar se mantengan, de modo que la frecuencia de reproducción es menor y fluctúan las tallas de los individuos a lo largo del año. Además, en hábitats con condiciones hídricas más estables, funciones como la reproducción, puesta de huevos, y eclosión de los mismos se ve favorecida en dicha especie, la cual tiene preferencia por zonas poco profundas y de abundante vegetación (O'Hare, 2010). Sin embargo, en el presente estudio a pesar de que el sitio de colecta fue un hábitat estable (Presa Maurín), no se pudo evidenciar un comportamiento reproductivo similar al planteado por el autor, debido probablemente a que el tamaño poblacional de *P. paludosa* fue muy pequeño.

Da Silva *et al.* (2017) en un estudio realizado en tres hábitats con diferentes niveles de antropización, encontraron que en el sitio más antropizado *P. diffusa* presentó las menores tasas reproductivas, generándose un menor potencial reproductivo. Sin embargo, en el presente estudio a pesar de que *P. diffusa* se ubicó en un hábitat altamente antropizado y poco estable (Zanja Lawton), esta especie mostró poblaciones bastante estables con individuos adultos durante la mayor parte del año y meses de aumento de tallas más pequeñas. Esto pudo deberse a que los sitios evaluados por Da Silva *et al.* (2017) estuvieron más antropizados y contaminados que Zanja Lawton.

De acuerdo con un estudio realizado por Ramírez *et al.* (2017), algunas especies del género *Pomacea* son depredadas por aves como el Gavilán Caracolero (Carmona *et al.*, 2012) y el Guareao (Rodríguez y Acosta, 2007; Correa y García, 2018), y este fenómeno hace que varíe la estructura de edades de las poblaciones depredadas. Dado que estas aves se alimentan de individuos con tallas diferentes se genera una variabilidad en la población en cuanto a la dominancia de ciertas tallas dependiendo

del depredador que predomine en determinado momento (Fortes y Denis, 2013). En el caso de las poblaciones de *Pomacea* del presente estudio las variaciones en las tallas que dominaron en ciertos meses del año pudo deberse a la presencia de alguna de estas aves y/o a los meses donde las condiciones ambientales como grado de iluminación, temperatura y profundidad fueron más favorables para su reproducción (Perera, 1996; Fortes y Denis, 2013).

No obstante, otra de las causas que puede justificar las variaciones en las tallas de los individuos de una misma especie por mes puede ser la composición por sexos de las poblaciones debido a la marcada diferencia sexual con una mayor abertura en machos y por tanto del tamaño total de la concha (Gutiérrez *et al.*, 1994). Sin embargo, el comportamiento variable de las tallas de los individuos de cada especie de ampulárido colectada a lo largo del estudio, probablemente se deba a que cada especie presenta sus propios patrones reproductivos, que además se pueden modificar en dependencia de las condiciones del hábitat (Da Silva *et al.*, 2017).

4.5. Dinámica de infección por *A. cantonensis* en las poblaciones de *M. cornuarietis*

Dado que algunos moluscos juegan un papel importante en la transmisión de enfermedades, ya sea actuando como hospederos intermediarios o como controles biológicos (por competencia, depredación o ambas) es importante conocer las zonas que pueden ser de interés epidemiológico y las especies que ahí habitan (Perera *et al.*, 1981). El éxito de los programas de control de moluscos transmisores de enfermedades tropicales, dependerá en gran medida de los conocimientos que se posean sobre la biología y la ecología de estas especies y de sus controladoras (Soto y Perera, 1993).

De las cuatro especies de ampuláridos de Cuba, tres se encontraron infectadas con *A. cantonensis* en los sitios muestreados. La única especie en la que no se observó infección con *A. cantonensis* fue *P. paludosa*, sin embargo, algunos trabajos advierten su capacidad como transmisora del parásito en Cuba (Aguilar *et al.*, 1981). No obstante, al tener en cuenta que la transmisión de cualquier patógeno es un evento altamente probabilístico (Vázquez *et al.*, 2015) y que la abundancia de *P. paludosa* fue muy baja durante el periodo de estudio en el sitio donde fue colectada (Presa Maurín), es probable que no se encuentre infección en los individuos

colectados de esta especie, pues la probabilidad de encuentro interespecífico entre el nematodo *A. cantonensis* y la especie de ampulárido *P. paludosa* es muy baja.

Estudios realizados en otras partes del mundo, por ejemplo en Australia informan valores de prevalencia de 4,5% en *Cornu aspersum* y 10% en *Bradybaenia similares* (Chan *et al.*, 2015), mientras en Egipto, *M. tuberculata* presentó una prevalencia de 0.63% y el ampulárido *Lanistes carinatus* de 2,24% (Ibrahim, 2007). Sin embargo, los mayores valores de prevalencia se reportan en China en el principal hospedero de *A. cantonensis*, *A. fulica* (41,9%) y en el ampulárido *P. canaliculata* (31,5%) (Song *et al.*, 2016), hallándose similitud entre estos valores y los encontrados en el presente estudio en *M. cornuarietis* (30% en Presa Maurín y 16% en Río Cristal), que fue el ampulárido que mostró las mayores prevalencias.

El aumento de la prevalencia e intensidad de infección de *A. cantonensis* en las poblaciones de *M. cornuarietis* en los meses de marzo-mayo en Río Cristal y mayo-junio en Presa Maurín, puede relacionarse con la dinámica poblacional de esta especie, al mostrar mayor éxito reproductivo y dominancia respecto al resto de los ampuláridos con que habita en cada sitio y además en esos meses la equitatividad de esos sitios osciló entre las más bajas durante el periodo de estudio. Dada su capacidad de adaptarse a diferentes condiciones del hábitat, le es fácil dispersar el nematodo. Igualmente, en estos meses pudo ocurrir una proliferación de roedores en estas áreas y por tanto una mayor probabilidad de infección de los moluscos (Lv *et al.*, 2018). Un estudio realizado por Companioni *et al.* (2019) mostró un predominio de infección de roedores con *A. cantonensis* en las épocas lluviosas, lo que aumentaría la probabilidad de encuentro entre los hospederos que participan en la cadena de transmisión del nematodo. En cualquier caso, los resultados del presente estudio indican la importancia de *M. cornuarietis* como hospedera de *A. cantonensis* en condiciones naturales. La capacidad de introducción de *M. cornuarietis* a través del comercio de plantas y mascotas acuáticas (Perera y Walls 1996; Arias y Torralba, 2014), puede constituir un riesgo de transmisión en los sitios donde se establece a partir de su capacidad de insertarse en los ciclos de transmisión autóctonos y amplificar la prevalencia global del parásito (“*parasite spill-back*”). Sin embargo, pocos han sido los estudios dirigidos a la ecología y transmisión de *A. cantonensis* por ampuláridos, con especial atención en *M. cornuarietis*, especie que hasta ahora, carecía de estudios que demostraran su

capacidad como hospedero intermediario del nematodo en condiciones naturales. Estos resultados, sin embargo, alertan sobre la existencia de una especie hasta ahora ignorada en la epidemiología de *A. cantonensis* asociada a ecosistemas fluviales.

En el presente estudio no se encontró correlación entre el largo de la concha o el peso y la intensidad de la infección por *A. cantonensis*. Esto no es indicativo de que no exista correlación entre estos parámetros medidos en estas especies y el nematodo, ya que pudo ocurrir que el tamaño de muestra no fuera el adecuado. Por otra parte, los meses de mayores prevalencia e intensidad se corresponden con periodos en que predominó alguna clase de largo por encima de otras lo que puede también sesgar la representatividad de las distintas tallas en el análisis de la infección. Por su parte Martini *et al.* (2016) encontraron en *Pomacea lineata* un bajo índice de infección y los individuos infectados mostraron un mayor valor del índice largo/ancho de la concha, con conchas mucho más globosas que en los individuos no infectados.

Individuos de *P. poeyana* y *M. cornuarietis* de Río Cristal se encontraron además infectados con nematodos del género *Rhabditis*, causante de enfermedades en animales como los bovinos (Calderón *et al.*, 2016), lo que sitúa a estos moluscos como especies con características fisiológicas favorables para la transmisión de otros parásitos en nuestras condiciones. Lv *et al.* (2018) en su estudio realizado a lo largo del río Mekong y la costa este de Vietnam, abordan la importancia de los moluscos del género *Pomacea* como hospederos intermediarios de *A. cantonensis*, y la posibilidad de usarlos en la vigilancia para prevenir brotes de meningitis. Como planteó Soto y Perera (1993), la lucha biológica contra los moluscos hospederos intermediarios es un componente importante en el control de enfermedades tropicales. En el presente estudio quedó demostrada la capacidad que tienen *P. poeyana*, *P. diffusa* y *M. cornuarietis* en Cuba de portar el nematodo *A. cantonensis*. En el caso de *M. cornuarietis* la infección en la naturaleza se reporta por primera vez para Cuba.

CONCLUSIONES

- Los sitios estudiados presentaron comunidades estructuradas por pocas especies dominantes, donde los ampuláridos se mantuvieron con abundancias medias estables, con *M. cornuarietis* dominando en simpatría sobre las otras, y con *P. paludosa* comportándose como una especie rara, lo que indica que juegan un papel importante dentro de las relaciones ecológicas de los sitios donde habitan.
- Se detectaron asociaciones específicas entre las especies de ampuláridos presentes y la mayoría de los factores, lo que sugiere una relación estrecha especie – tipo de hábitat en ampuláridos cubanos, fundamentalmente referida a las especies del género *Pomacea*.
- Se encontraron patrones diferentes según la especie de ampulárido en cuanto a la dinámica poblacional con aumento de juveniles en meses diferentes a excepción de *M. cornuarietis* que presentó poblaciones heterogéneas en cada mes muestreado. Estos resultados sugieren una mayor frecuencia de reproducción en esta especie y por tanto poblaciones más estables.
- Se encontró infección por *A. cantonensis* en tres especies de ampuláridos de las cuales *M. cornuarietis* se informa por primera vez en Cuba infectada en la naturaleza. Así se evidencia la circulación parasitaria del nematodo en el terreno asociado a moluscos fluviales de esta familia en tanto, los mayores valores encontrados en *M. cornuarietis* sugieren un mayor riesgo epidemiológico asociado a esta especie que debe ser estrechamente monitoreado en las zonas donde se ha introducido.

RECOMENDACIONES

- Extender este tipo de estudio a otras áreas con características ecológicas diferentes y a otras localidades del país de modo que puedan conocerse los patrones ecológicos de los ampuláridos y de otras especies de moluscos y su rol en la transmisión *A. cantonensis* y otros parásitos.
- Aumentar los estudios que caractericen la infección de *M. cornuarietis* con *A. cantonensis* de forma natural y experimental, para comprobar si esta especie puede presentar mayores valores de infección en la naturaleza y si se comporta como transmisora del nematodo en otros sitios.
- Valorar la inclusión de *M. cornuarietis* dentro de la lista de especies de moluscos fluviales de Cuba a monitorear por los programas de vigilancia y rechazar su introducción como agente de control biológico de especies de planórbidos.
- Avanzar en la identificación de las otras especies de nematodos encontradas a partir de la incorporación de técnicas moleculares.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- **Abdullahi G, Muhamad R, Manjeri G, Sule H.** Morphometry of the invasive *Pomacea* spp (Gastropoda: Ampullariidae) from rice field of Peninsular Malaysia. *Acta Entomology and Zoology*. **2021**, 2(1): 55-60.
- **Adema CM, Bayne CJ, Bridger JM, Knight M, Loker ES, Yoshino TP, et al.** Will all scientists working on snails and the diseases they transmit please stand up? *PLoS Neglected Tropical Diseases*. **2012**, 6: 1835. doi: 10.1371/journal.pntd.0001835.
- **Aguayo C, Jaime M.** Catálogo de los moluscos cubanos. Edición mimeografiada. **1954**, 725.
- **Aguar P, Morera P, Pascual J.** First record of *Angiostrongylus cantonensis* in Cuba. *American Journal of Tropical Medicine of Hygiene*. **1981**, 30(5): 963-965.
- **Alba A, Vázquez A, Sánchez J, Fraga J, Hernández H, Martínez E, et al.** Assessment of the FasciMol-ELISA in the detection of the trematode *Fasciola hepatica* in field-collected *Galba cubensis*: a novel tool for the malacological survey of fasciolosis transmission. *Parasites and Vectors*. **2016**, 9: 22.
- **Albuquerque F, Aguiar M, Albuquerque M.** Distribution, feeding behavior and control strategies of the exotic land snail *Achatina fulica* (Gastropoda: Pulmonata) in the northeast of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. **2008**, 68: 837–842.
- **Appeltans W, Ah Yong S, Anderson G, Angel M, Artois T, Bailly N.** The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology*. **2012**, 22(23): 2189–2202.
- **Arias A, Torralba A.** First European record of the giant ramshorn snail *Marisa cornuarietis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Ampullariidae) from northern Spain. *Limnetica*. **2014**, 33(1): 65-72.
- **Ash LR.** Diagnostic morphology of the third-stage larvae of *Angiostrongylus cantonensis*, *Angiostrongylus vasorum*, *Aelurostrongylus abstrusus* and *Anafilaroides rostratus* (Nematoda: Metastrongyloidea). *Journal Parasitology*. **1970**, 56(2): 249-253.

- **Barrat J, Chan D, Sandaradura I, Malik R, Spielman D, Lee R, et al.** *Angiostrongylus cantonensis*: a review of its distribution, molecular biology and clinical significance as a human pathogen. *Parasitology*. **2016**.
- **Begon M, Townsend C, Harper J.** *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing; **2006**.
- **Blair D, Davis G, Wu B.** Evolutionary relationships between trematodes and snails emphasizing schistosomes and paragonimids. *Parasitology*. **2001**, 123: 229-243. doi:10.1017/S003118200100837X.
- **Bombino L.** Las relaciones bióticas de los moluscos fluviátiles de interés médico en la provincia de Camagüey. Tesis de Maestría, Instituto de Medicina Tropical "Pedro Kourí", **1995**.
- **Bouza C, Covarrubias D.** Estimación del índice de diversidad de Simpson en n sitios de muestreos. *Revista de Investigación Operacional*. **2005**, 26(2): 1185.
- **Bouza M, Perera G, Dumenigo B.** *Angiostrongylus cantonensis* in Cuba: past experiences and future prospects. Chiba. **1998**.
- **Brusca R, Brusca G.** *Invertebrates*. 2 ed. Sinauer Associates Inc Publisher; **2003**.
- **Caldeira R, Mendonça C, Oliveira C, Lenzi HL, Graeff C, Lima W, et al.** First record of molluscs naturally infected with *Angiostrongylus cantonensis* (Chen, 1935) (Nematoda: Metastrongylidae) in Brazil. *Mémoires do Instituto Oswaldo Cruz*. **2007**, 102(7): 887-889.
- **Calderón A, Cardona J, Vargas M.** Prevalencia de otitis parasitaria por *Rhabditis* sp. en empresas ganaderas Gyr en Córdoba (Colombia). *Revista U.D.C.A Actualidad y Divulgación Científica*. **2016**, 19(1): 149-154.
- **Cañete R, Gutiérrez A, Sánchez J.** Distribución y diversidad de moluscos fluviales en un área rural con incidencia de fasciolosis del municipio San Juan y Martínez, Pinar del Río, Cuba. *Journal of Medical and Applied Malacology*. **2002**, 11: 1-6.
- **Carmona R, Mendoza L, Molina D, Martínez P, Vargas J, Cruz M.** Presencia espacial y temporal de *Aramus guarauna* (Gruiformes: Aramidae) y de *Rostrhamus sociabilis* (Accipitriformes: Accipitridae) en la Reserva de la Biosfera Marismas Nacionales, Nayarit, México. *Research Journal of the Costa Rican Distance Education University*. **2012**, 5 (1): 129-135.

- **Chan D, Barratt J, Roberts T, Lee R, Shea M, Marriott D, et al.** The prevalence of *Angiostrongylus cantonensis*/mackerrasae complex in molluscs from the Sydney Region. Plos One. **2015**; 10(5): 1-14.
- **Chávez E, Echeverría M, Álvarez H, Salas A.** Clave para determinar géneros de nematodos del suelo de la República de Argentina. 1ed. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Universidad Maimónides; **2019**. 107pp.
- **Chen HT.** A new pulmonary nematode of rats, *Pulmonema cantonensis* ng, nsp from Canton. Annales de Parasitologie Humaine et Compare. **1935**, 13: 312–317.
- **Chen R, Tong Q, Zhang Y, Lou D, Kong Q, Lv S, et al.** Loop-mediated isothermal amplification: rapid detection of *Angiostrongylus cantonensis* infection in *Pomacea canaliculata*. Parasites and Vectors. **2011**, 4: 204.
- **Companioni A, Peraza J, Menéndez Z, González A, López LX, Rodríguez AE, et al.** Infección por *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda: Metastrongylidae) en *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae) en una localidad de La Habana, Cuba. Revista Habanera de Ciencias Médicas. **2019**, 18(2): 298-307.
- **Corrales M.** Acumulación de metales pesados en bivalvos y sus efectos tóxicos en la salud humana: Perspectivas para el estudio en Costa Rica. Revista Pensamiento Actual. **2015**, 15(25): 173-181.
- **Correa A, Escobar J, Noya O, Velázquez L, González C, Hurtrez S, et al.** Morphological and molecular characterization of Neotropic Lymnaeidae (Gastropoda: Lymnaeoidea), vectors of fasciolosis. Infection, Genetics and Evolution. **2011**, 11: 1978-1988.
- **Correa J, García X.** Distribución y abundancia del gavián caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) y la correa (*Aramus guarauna*), y su interacción con la chivita (*Pomacea flagellata*) en la Laguna de Bacalar, Quintana Roo, México. Huitzil. **2018**, 20(1): 45-47. doi: 10.28947/hrmo.2019.20.1.395.
- **Correoso M, Espinosa E, Coello M.** *Pomacea canaliculata* in Ecuador: a recent pest with multiple implications; **2018**. 257-291.
- **Correoso R.** Los Moluscos Terrestres y Fluviales del Ecuador Continental: La biodiversidad desconocida. Editorial SIMBIOE, Quito; **2008**.1-179.

- **Cowie R y Holland B.** Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*. **2006**, 33: 193-198. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01383.x.
- **Cowie R, Hayes K, Strong E.** Types of Ampullariidae (Mollusca: Gastropoda) in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, with Lectotype Designations. *Smithsonian Contributions to Zoology*. **2015**, 645: 1-13.
- **Cowie R, Héros V.** Annotated catalogue of the types of Ampullariidae (Mollusca, Gastropoda) in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, with lectotype designations. *Zoosystema*. **2012**, 34(4): 793-824.
- **Cowie R.** Annotated catalogue of species of *Angiostrongylus* and the related genera *Gallegostrongylus*, *Rodentocaulus* and *Stefanskostrongylus* (Nematoda: Metastrongyloidea, Angiostrongylidae). *Journal of Herminthology*. **2019**, 93(4): 389-423.
- **Cowie R.** Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. In: G.M. Barker (Ed.). *Molluscs as crop pests*. Wallingford, Reino Unido: CABI; **2002**. 145-192.
- **Cowie R.** Biology, systematics, life cycle, and distribution of *Angiostrongylus cantonensis*, the cause of rat lungworm disease. *Journal of Medicine and Public Health*. **2013**, 72(2): 6.
- **Cowie RH.** Can snails ever be effective and safe biocontrol agents? *International Journal of Pest Management*. **2001**, 47(1): 23-40.
- **Cribb T, Bray R, Olson P, Littlewood T.** Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from Phylogeny. *Advances in Parasitology*. **2003**, 54: 197-254.
- **Da Silva K, Yomar G, Sampairo B.** Fecundity of the gastropod *Pomacea diffusa* (Blume, 1957) in the Amazon region. In: Sant'Anna BS y Hattori GY (Ed.). *Amazonian Apple Snails*. Nova Science Publishers Inc; **2017**. 109-126.
- **Dangles O, Malmqvist B.** Species richness decomposition relationships depend on species dominance. *Ecology Letters*. **2004**, 7(5): 395-402.
- **De Winter AJ.** New records of *Achatina fulica* Bowdich from the Côte d'Ivoire. *Basteria*. **1989**, 53: 71-72.

- **Dharmawati S, Firahmi N.** Comparative performans studies of *Pomacea glauca* and *Pomacea canaliculata* different on Macrophyte. International Journal of Biosciences. **2017**, 11(1): 165-175.
- **Dillon RT.** The Ecology of Freshwater Snails. Cambridge University Press; **2004**.
- **Dorta A, Núñez F, Pérez O, Lastre M, Magraner M, Bu R, et al.** Peculiaridades de la Meningoencefalitis por *Angiostrongylus cantonensis* en América. Revista de Neurología. **2007**, 45: 755-763.
- **Dumidae A, Janthu P, Subkrasae C, Polseela R, Mangkit B, Thanwisai, et al.** Population genetics analysis of a *Pomacea* snail (Gastropoda: Ampullariidae) in Thailand and its low infection by *Angiostrongylus cantonensis*. Zoological Studies. **2021**, 60(31): 1-13.
- **Dusart G.** The ecology of freshwater molluscs in northwest England in relation to water chemistry. Journal of Molluscan Studies. **1976**, 42: 181-188.
- **Eamsobhana P.** Eosinophilic meningitis caused by *Angiostrongylus cantonensis* a neglected disease with escalating importance. Tropical Biomedicine. **2014**, 31(4): 569–578.
- **Ellison A.** Partitioning diversity. Ecology. **2010**, 91(7): 1962-1963. doi:10.1890/09-1692.1.
- **Estebenet A, Martin P, Burela S.** Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa). Biocell. **2006**, 30: 329-335.
- **Federspiel F, Skovmand S, Skarphedinsson S.** Eosinophilic meningitis due to *Angiostrongylus cantonensis* in Europe. International Journal of Infectious Diseases. **2020**, 93: 28– 39.
- **Feisinger P.** Design field studies for biodiversity conservation. USA: The Nature Conservancy Island Press; **2001**.
- **Ferrer J, Perera G, Yong M.** Estudio de la morfometría de los juveniles de cuatro poblaciones de *Tarebia granifera* en condiciones de laboratorio. Revista Cubana de Medicina Tropical. **1991**, 43(1): 26-30.
- **Ferrer J, Sánchez R, Amador O.** Comportamiento del largo y el peso de *Marisa cornuarietis* (Mollusca: Prosobranchia) en condiciones seminaturales. Revista Cubana de Medicina Tropical. **1986**, 38(1): 27-31.

- **Fortes H, Denis D.** Tamaños de los moluscos consumidos por el gavilán caracolero (*Rhostramus sociabilis*) en el gran humedal del norte de Ciego de Ávila, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology*. **2013**, 26: 8–11.
- **Gálvez D.** Preparación de muestras para la observación microscópica. Información Corriente, Ministerio de Salud Pública, Habana. **1978**, 13(11): 1-6.
- **González A, Gómez J, Sánchez F.** Diversity habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography*. **2007**, 30: 31-41. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04867.x.
- **Graham A.** Effects of snail size and age on the prevalence and intensity of avian schistosome infection: relating laboratory to field studies. *Journal of Parasitology*. **2003**, 89(3): 458-463.
- **Gutiérrez A, Perera G, Yong M, Fernández J.** Relationships of the prosobranch snails *Pomacea paludosa*, *Tarebia granifera* and *Melanoides tuberculata* with the abiotic environment and freshwater snail diversity in the central region of Cuba. *Malacological Review*. **1997**, 30: 39-44.
- **Gutiérrez A, Perera G, Yong M, Sánchez J.** Estudio morfométrico en dos poblaciones del género *Pomacea* (Prosobranchia: Ampullariidae) de Cuba. *Walkerana*. **1994**, 7(17-18): 15-22.
- **Gutiérrez D, Núñez V, Vogler R, Rumi A.** Invasion of the Argentinean Paranense rainforest by the giant African snail *Achatina fulica*. *American Malacological Bulletin*. **2011**, 29: 135-137.
- **Hayes K, Burks R, Castro A, Darby P, Heras H, Martin P, et al.** Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacología*. **2015**, 58(1-2): 245-302.
- **Hayes K, Cowie R, Jorgensen A, Schultheifs R, Albrecht C, Thiengo S.** Molluscan models in evolutionary biology: Apple snails (Gastropoda: Ampullariidae) as a system for addressing fundamental questions. *American Malacological Bulletin*. **2009**, 27(1-2): 47-58.
- **Hayes K, Cowie R, Thiengo S, Strong E.** Comparing apples with apples: clarifying the identities of two highly invasive Neotropical Ampullariidae (Caenogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*. **2012**, 166: 723–753.

- **Hickman C, Roberts L, Larson A.** Integrated Principles of Zoology. 11 ed. New York: McGraw-Hill; **2001**.
- **Ibrahim M.** Prevalence and intensity of *Angiostrongylus cantonensis* in freshwater snails in relation to some ecological and biological factors. Parasite. **2007**, 14: 61-70.
- **Krailas D, Namchote S, Koonchornboon T, Dechruksa W, Boonmekam D.** Trematodes obtained from the thiarid freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774) as vector of human infections in Thailand. Zoosystematics and Evolution. **2014**, 90(1): 57–86.
- **Krebs C.** Ecological methodology. 2ed. **2014**.
- **Lee JH, Quan JH, Choi IW, Park GM, Cha GH, Kim HJ, et al.** *Fasciola hepatica*: Infection status of freshwater snails collected from Gangwondo (Province), Korea. Korean Journal Parasitology. **2017**, 55(1): 95-98.
- **López E, Garrido L, Benavides F, Blanco Z, Pérez R, Sánchez J, et al.** New records of invasive molluscs *Corbicula fluminea* (Muller, 1774), *Melanoides tuberculata* (Muller, 1774) and *Tarebia granifera* (Lamarck, 1816) in de Vicente Guerrero reservoir, México. BioInvasions Records. **2019**, 8(3): 640-652.
- **López J.** Prevalences of pathogenic and non-pathogenic *Vibrio parahaemolyticus* in molluscs from the Spanish Mediterranean Coast. Frontiers Microbiology. **2015**. doi: [10.3389/fmicb.2015.00736](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00736).
- **Lovatelli A, Farías A, Uriarte I.** Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Actas de Pesca y Acuicultura. **2008**, 12: 359.
- **Lv S, Guo Y, Nguyen H, Sinuon M, Sayasone S, Lo N, et al.** Invasive *Pomacea* snails as important intermediated hosts of *Angiostrongylus cantonensis* in Laos, Cambodia and Vietnam: implications for outbreaks of Eosinophilic Meningitis. Acta Tropical. **2018**, 183: 32-35.
- **Lv S, Guo Y, Wei F, Zhang Y, Xiao N, Zhou X.** Control of Eosinophilic Meningitis caused by *Angiostrongylus cantonensis* in China. Advances in Parasitology. **2020**, 110: 269-288.
- **Lv S, Zhang Y, Liu HX, Zhang C, Steinmann P, Zhou X, et al.** *Angiostrongylus cantonensis*: morphological and behavioral investigation

within the freshwater snail *Pomacea canaliculata*. Parasitology Research. **2009**, 104: 1351– 1359. doi: 10.1007/s00436-009-1334-z.

- **Lv S, Zhang Y, Steinmann P, Yang G, Yang K, Zhou X, et al.** The emergence of angiostrongyliasis in the People's Republic of China: the interplay between invasive snails, climate change and transmission dynamics. Freshwater Biology. **2011**, 56 (4): 717-734
- **Ma M.** Species richness vs. evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors. Oikos. **2005**, 111: 192-198.
- **Magurran A.** Measuring Biological Diversity. Malden MA: Balckwell Pub; **2004**.
- **Magurran A.** Measuring biological diversity. New York: Blackwell Pub; **2003**.
- **Magurran A, McGill BJ.** Biological diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford University Press; **2010**. 250 pp.
- **Margalef R.** Ecología. Barcelona: Ediciones Omega; **1986**.
- **Marques A, Tadashi T, Yomar G, Sampaio B.** Effects of the dry season on two apple snails of the amazon. In: Sant'Anna BS and Hattori GY (ed.). Amazonian Apple Snails. Nova Science Publishers Inc; **2017**.156-175.
- **Martini L, Dorta A.** *Angiostrongylus cantonensis*. Emergencia en América. Ecuador: Academia; **2016**. 281-289.
- **Martini L, Muzzio J, Díaz L, Amano Y, Narváez A.** Caracterización morfológica y ciclo evolutivo del *Angiostrongylus cantonensis* en huésped intermediario *Lissachatina fulica* y huésped definitivo *Rattus norvegicus*. En: Martini L and Dorta A. (ed.). *Angiostrongylus cantonensis*, emergencia en América. Editorial Academia; **2016**. 57-82.
- **Meffe G, Nielsen L, Knight R, Schenborn D.** Ecosystem management: adaptive, community based conservation. Island Press; **2002**.
- **Miller L, Spoolman O.** Essentials of Ecology. 5 ed; **2009**.
- **Mochida O.** Spread of freshwater *Pomacea* snail (Pilidae, Mollusca) from Argentina to Asia. Micronesica. **1991**, 3: 51-62.
- **Monette D, Ewe S, Dinkins J.** Interactions of exotic and native *Pomacea* with wetland vegetation structure in the Greater Everglades, Florida. USA. Fundamental and Applied Limnology. **2017**. doi: 10.1127/fal/2017/0970.

- **Moran E, Alexander J.** Evolutionary responses to global change: lessons from invasive species. *Ecology Letters*. **2014**, 17: 637–649.
- **Morassutti A, Thiengo S, Fernández M, Sawanyawisuth K, Teixeira C.** Eosinophilic meningitis caused by *Angiostrongylus cantonensis*: an emergent disease in Brazil. *Mémorias do Instituto Oswaldo Cruz*. **2014**, 109: 4.
- **Morrison W, Mark E.** Hay Feeding and growth of native, invasive and non-invasive alien apple snails (Ampullariidae) in the United States. Invasives eat more and grow more. *Biological Invasions*. **2011**, 13: 945–955. doi: 10.1007/s10530-010-9881-x.
- **Myers N, Darby P, Pomory C.** Nitrate impacts on the Florida apple snail, *Pomacea paludosa*. *Hydrobiologia*. **2006**, 568: 135-143.
- **O'Hare N.** *Pomacea paludosa* (Florida Apple Snail) reproduction in restored and natural seasonal wetlands in the Everglades. *Wetlands*. **2010**, 30(6): 1045-1052.
- **Okoye C, Obinwanne, Jian J.** Ecology of freshwater snail in response to environmental change. *Molluscan Ecology of Anambra River*. **2019**.
- **Parkhaev P.** Origin and the early evolution of the phylum Mollusca. *Paleontological Journal*. **2017**, 51(6): 663–686. doi: [10.1134/S003103011706003X](https://doi.org/10.1134/S003103011706003X).
- **Pascual J, Bouli RP, Aguiar H.** Eosinophilic meningoencephalitis in Cuba, caused by *Angiostrongylus cantonensis*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. **1981**, 30: 960-962.
- **Perera G, Yong M, Ferrer J.** Influencia de la vegetación acuática en la distribución de los moluscos fluviales de la Isla de la Juventud. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **1989**, 41: 182-191.
- **Perera G, Pointier J, Yong M, Ferrer R.** Comparación del crecimiento de 2 especies de pomáceas del área antillana, útiles como agente de control de enfermedades tropicales. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **1991**, 43(1): 36-38.
- **Perera G, Pointier JP.** Ampullarid snails: forgotten creatures of the freshwater world. *Tropical Fish Hobbyist*. **1995**, 43(10): 234-242.
- **Perera G, Walls J.** Apple snails in the aquarium. New Jersey: T.F.H. Publications Inc; **1996**.

- **Perera G, Yong M, Ferrer J, Arrinda C, Amador O.** Estudios malacológicos del Instituto de Medicina Tropical “Pedro Kouri”. **1988**, 40 (2): 103-108.
- **Perera G, Yong M, Ferrer J, Gutiérrez A, Sánchez J.** Ecological structure and factors regulating the population dynamics of the freshwater snail populations in Hanabanilla lake, Cuba. *Malacological Review*. **1995**, 28: 63-69.
- **Perera G, Yong M, Jaume M.** Moluscos fluviátiles de Santa Clara y su importancia médica. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **1981**, 33(2): 110-113.
- **Perera G, Yong M, Rodríguez J, Gálvez D.** Cuban endemic molluscs infected with *Angiostrongylus cantonensis*. *Malacological Review*. **1983**, 16: 87-88.
- **Perera G, Yong M.** Seasonal studies on *Pomacea paludosa* in Cuba. *Walkerana*. **1991**, 5(13): 19-23.
- **Perera G, Yong M.** The influence of some abiotic factors on the distribution of freshwater molluscs on the Isle of Youth (Isle of Pines), Cuba. *Walkerana*. **1984**, 2(7): 131-139.
- **Perera G.** Ecologie des mollusques d’eau douce d’intérêt médical et vétérinaire à Cuba. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, **1996**.
- **Pointier J, Perera G.** Ampullarid snails from the caribbean area. *Xenophora*. **1995**, 72: 14-16.
- **Pointier J, Yong M, Gutiérrez A.** Guide to the freshwater molluscs of Cuba. *Conchbooks*; **2005**.
- **Pointier J.** Invading Freshwater Snails and Biological Control in Martinique Island, French West Indies. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. **2001**, 96: 67-74.
- **Qin Z, Wu R, Zhang J, Deng Z, Zhang C, Guo J.** Survivorship of geographic *Pomacea canaliculata* populations in responses to cold acclimation. *Ecology and Evolution*. **2020**, 1–12.
- **Ramírez C, García S, Viera J.** Control agroecológico del caracol manzana (*Pomacea canaliculata*) mediante la implementación de un sistema de comederos para el gavián caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) con pequeños

- agricultores arroceros del cantón Daule, Provincia del Guayas, Ecuador. Agricultura Orgánica. **2017**, 13(1): 1-7.
- **RAMSAR**. Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971). 4 ed. Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland (Suiza); **2006**.
 - **Rawlings T, Hayes K, Cowie R, Collins T**. The identity, distribution, and impacts of non-native apple snails in the continental United States. Evolutionary Biology. **2007**, 7: 97.
 - **Reiczigel S**. Biostatistics for parasitologists. A primer to quantitative parasitology. CellPress Reviews; **2019**.
 - **Rico A, Sundermann A, López E, Torres M, Mueller S, Haubrock P**. Biological diversity in protected areas: Not yet known but already threatened. Global Ecology and Conservation. **2020**, 22: 1-9.
 - **Rodríguez A, Acosta M**. Morfometría y dieta del Guarea (*Aramus Guarauna*) en dos zonas arroceras de Cuba. Journal of Caribbean Ornithology. **2007**, 20(1): 40-44.
 - **Rohlf F**. Applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogen. Systematic Biology. **1990**, 47: 147–215.
 - **Rosenberg G**. A new critical estimate of named species-level diversity of the recent Mollusca. American Malacological Bulletin. **2014**, 32 (2): 308-322.
 - **Sigwart J, Lindberg D**. Consensus and confusion in molluscan trees: evaluating morphological and molecular phylogenies. Systematic Biology. **2015**, 64(3): 384-395. doi: 10.1093/sysbio/syu105.
 - **Solórzano L, Narváez Y, Sánchez F, Ortiz J**. Alteraciones histopatológicas y microorganismos hallados en *Rattus norvegicus* infectadas con *Angiostrongylus cantonensis*. Revista de investigaciones de Perú. **2018**, 29(2): 472-478.
 - **Solórzano L, Sánchez F, Valverde T**. *Angiostrongylus* (*Parastrongylus*) *cantonensis* en huéspedes intermediarios y definitivos en Ecuador, 2014-2017. Biomédica. **2019**, 39: 2.
 - **Song L, Wang X, Yang Z, Lv Z, Wu Z**. *Angiostrongylus cantonensis* in the vector snails *Pomacea canaliculata* and *Achatina fulica* in China: a meta-analysis. Parasitology Research. **2016**, 115: 913–923.

- **Soto V, Perera G.** Control biológico de moluscos hospederos intermediarios de enfermedades tropicales. Revisión de los diferentes mecanismos. Revista Cubana de Medicina Tropical. **1993**, 45(2): 91-96.
- **Stachurska T, Harald O, Robertson L.** Non-*Strongyloides rhabditida* identified in fecal samples-two case report: lessons learned from morphological and molecular diagnostic approaches. Parasitology Open. **2016**, 2(14): 1-8.
- **Stockdale H, Slapcinsky J, Roff S, Mendieta J, Diaz G, Stern J.** Geographic distribution of *Angiostrongylus cantonensis* in wild rats (*Rattus rattus*) and terrestrial snails in Florida, USA. Plos One. **2017**; 12(5).
- **Tadashi I, Yomar G, Sampaio B.** Activity, substrate selection, and effect of assimilated Amazon flood regime on the behavior of the apple snail, *Pomacea bridges*. Journal compilation CSIRO; **2015**.
- **Taylor P, Lewis D.** Fossil invertebrates. Harvard University Press; **2007**.
- **Tesana S, Srisawangwong T, Sithithaworn P, Laha T.** *Angiostrongylus cantonensis*: experimental study on the susceptibility of apple snail, *Pomacea canaliculata* compared to *Pila polita*. Experimental parasitology. **2008**, 118(4): 531-535.
- **Thiengo S, Fernández M, Pimpao D.** Diversity of Amazon Ampullariidae Mollusca, Caenogastropoda. En: Amazonian Apple snails. **2017**. Cap 1.
- **Townsend C, Begon M, Harper J.** Essentials of Ecology. 2 ed. Blackwell Publishers; **2002**. 69-72.
- **Tripathy B, Sajan S, Cowie R.** Illustrated catalogue of types of Ampullariidae Gray, 1824 (Mollusca, Gastropoda) in the National Zoological Collection of the Zoological Survey of India, with lectotype designations. Zoosystematics and Evolution. **2020**, 96(1): 1–23.
- **Van Bocxlaer B.** Hierarchical structure of ecological and non-ecological processes of differentiation shaped ongoing gastropod radiation in the Malawi Basin. Proceedings of the Royal Society of London. **2017**, 284: 2017-1494.
- **Vargas M, Gómez J, Perera G.** Geographic expansion of *Marisa cornuarietis* and *Tarebia granifera* in the Dominican Republic. Journal of Medical and Applied Malacology. **1991**, 3: 69-72.

- **Vázquez A, González C, Sánchez J, Alba A.** Distribución y características ecológicas de moluscos fluviales de interés médico en la provincia Santiago de Cuba. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **2011**, 63(1): 58-63.
- **Vázquez A, Gutiérrez A, Sánchez J.** Estudios de diversidad en comunidades de moluscos fluviales de importancia médica. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **2008**, 60(2): 159-161.
- **Vázquez A, Gutiérrez A.** Ecología de moluscos fluviales de importancia médica y veterinaria en 3 localidades de La Habana. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **2007**, 59(2): 149-153.
- **Vázquez A, Perera S.** Endemic Freshwater molluscs of Cuba and their conservation status. *Tropical Conservation Science*. **2010**, 3(2): 190-199.
- **Vázquez A, Sánchez J, Alba A, Pointier J, Hurtrez S.** Natural prevalence in Cuban populations of the lymnaeid snail *Galba cubensis* infected with the liver fluke *Fasciola hepatica*: small values do matter. *Parasitology Research*. **2015**, 114: 4205-4210.
- **Vázquez A, Sánchez J, Hevia Y.** Distribution and habitat preferences of the genus *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae) in Cuba. *Mémoires do Instituto Oswaldo Cruz*. **2010**, 105(1): 41-44.
- **Vázquez A, Sánchez J.** Clave ilustrada y comentada para la identificación de moluscos gastrópodos fluviales de Cuba. *Revista Cubana de Medicina Tropical*. **2015**, 67(2): 231-243.
- **Vázquez A.** Estudios ecológicos en comunidades de moluscos de importancia médica de la Presa Hanabanilla. Tesis de Maestría, Instituto de Medicina Tropical "Pedro Kourí", **2008**.
- **Vázquez A.** Intéraction hôte-parasite en contexte insulaire: relations entre *Fasciola hepatica* et les mollusques *Galba cubensis* et *Pseudosuccinea columella* (Gastropoda) sur l'île de Cuba. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, **2015**.
- **Vázquez A.** Los moluscos: hospederos intermediarios de nematodos en Cuba. En: Martini L y Dorta A (ed). *Angiostrongylus cantonensis*: Emergencia en América. La Habana: Academia; **2016**. 193-201.
- **Vinarski M.** The birth of malacology. When and how? *Zoosystems Evolution*. **2014**, 90(1): 1-5. doi: 10.3897/zse.90.7008.

- **Wang Q, Wu Z, Wei J, Owen R, Lun Z.** Human A. cantonensis: An update. European Journal of Clinical Microbiology and Infectious Diseases. **2012**, 31: 389-395. doi 10.1007/s10096-011-1328-5.
- **Wong L, Vázquez A, Quesada M, Sánchez J, Hevia Y, Fuentes J, et al.** Estudios ecológicos en moluscos de importancia médico-veterinaria en la granja de desarrollo La Coca. Revista Cubana de Medicina Tropical. **2010**, 62(1): 16-20.
- **Wu J, Wu Y, Li M, Chiu Y, Liu M, Liun L.** Reproduction and juvenile growth of the invasive apple snails *Pomacea canaliculata* and *Pomacea scalaris* (Gastropoda: Ampullariidae) in Taiwan. Zoological Studies. **2011**, 50(1): 61-68.
- **Yong M.** Biosynthétique des mollusques d'eau douce d'intérêt médical et vétérinaire a Cuba. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, **1998**.
- **Zimmermann M, Luth K, Esch G.** Snail species diversity impacts the infection patterns of *Echinostoma* spp.: Examples from field collected data. Acta Parasitológica. **2017**, 62(3): 493-501. doi: 10.1515/ap-2017-0059.