

Capítulo colectivo

El género *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur*

The genus *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) in South America

Contenido

1. <i>Heleobia</i> Stimpson, 1865: Taxonomía	12
Néstor J. Cazzaniga	
2. El género <i>Heleobia</i> en el registro fósil	17
Sergio A. Martínez y Claudio G. De Francesco	
3. Los Cochliopidae de Chile	19
Gonzalo Collado	
4. Diversidad, biología y ecología de especies del género <i>Heleobia</i> de la Provincia Malacológica de Cuyo, Argentina	20
Néstor F. Ciocco	
5. El género <i>Heleobia</i> en el noroeste argentino	22
Ximena M. C. Ovando y Claudio G. De Francesco	
6. Notas autoecológicas sobre <i>Heleobia parchappii</i>	26
Néstor J. Cazzaniga	
7. Estado actual del conocimiento sobre <i>Heleobia australis</i> y perspectivas futuras	28
Sandra M. Fiori y María Cecilia Carcedo	
8. Variación morfométrica en <i>Heleobia australis</i> causada por parásitos trematodes y factores ambientales.....	30
Pilar Alda, Nicolás Bonel, Néstor J. Cazzaniga y Sergio R. Martorelli	
9. Estudios poblacionales, reproductivos y de parásitos gonadales en especies de <i>Heleobia</i> de la Cuenca del Plata	32
Stella Maris Martín	
10. <i>Heleobia conexa</i> y <i>H. australis</i> como bioindicadores de fauna y de fluctuaciones ambientales en la laguna Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina).....	33
Jorge A. Etchegoin y Matías J. Merlo	
11. Cuestiones de nomenclatura	36
Néstor J. Cazzaniga	
Referencias bibliográficas	38

* Se sugiere citar cada parte de este capítulo identificando autores y título “En: Cazzaniga, N.J. (Ed.). El género *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. *Amici Molluscarum, Número especial*”, más las páginas correspondientes.

Las especies de *Heleobia* Stimpson, 1865 tienen una distribución conocida muy amplia en el sur de América del Sur (Fig. 1). Son caracoles abundantes, numéricamente dominantes en muchas comunidades bentónicas actuales y en depósitos fósiles cuaternarios; intervienen en ciclos de vida

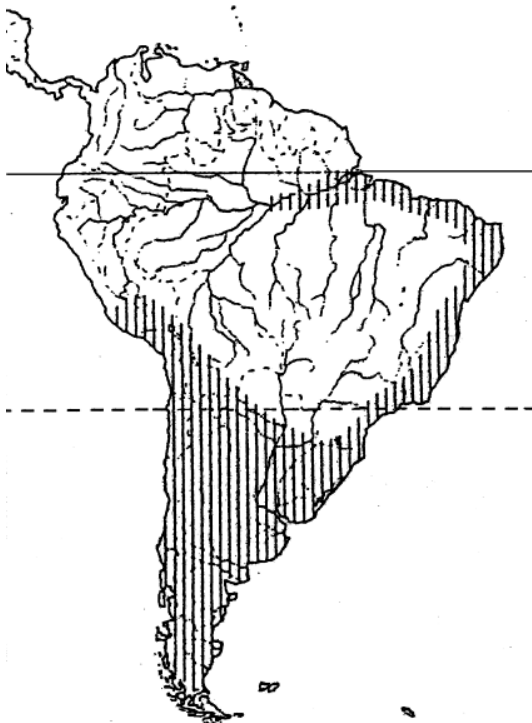


Figura 1. Distribución del género *Heleobia* en América del Sur. Modificado de Hershler y Thompson (1992).

de parásitos; sirven como bioindicadores, y –en la medida en que se estudian localmente– se refuerza la idea de su importancia o utilidad.

En las últimas décadas creció el número de investigaciones sudamericanas sobre ecología y parasitología de *Heleobia*, dejando un poco de lado el foco taxonómico que había prevalecido antes. Pero ampliar el espectro temático no es un avance absoluto, porque no significa que la taxonomía haya llegado a una situación satisfactoria, y con sus deficiencias puede sesgar las conclusiones de otras áreas. Hubo pocos aportes que incorporaran criterios taxonómicos posteriores a lo que era usual en la década de 1980.

Catorce autores de Chile, la Argentina y el Uruguay hemos contribuido a redactar este capítulo colectivo, con exposiciones breves sobre once temas elegidos libremente. Aunque las más de 200 referencias bibliográficas muestran que el conocimiento actual sobre estos gasterópodos es amplio y diverso, al mismo tiempo se señalan en cada caso deficiencias y problemas que aún deben resolverse.

Es significativo el esfuerzo hecho en estas latitudes por conocer mejor al género *Heleobia*, pero la lectura de este capítulo deja a las claras cuán fraccionario y preliminar es aún lo que se ha logrado.

N.J.C.

1. *Heleobia* Stimpson, 1865: Taxonomía

Néstor J. Cazzaniga

Universidad Nacional del Sur, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia. San Juan 670, B8000ICN Bahía Blanca, Argentina. E-mail: ficazzan@criba.edu.ar

Desde la publicación de las primeras cinco especies, en la *Synopsis* de d'Orbigny (1835) (bajo el género *Paludina* Férussac, 1812), el género *Heleo-*

bia Stimpson, 1865 pasó a incluir poco más de cien *taxa* nominales (Hershler y Thompson, 1992), de los cuales noventa son sudamericanos.

La descripción de nuevos *taxa* fue ocurriendo por pulsos, debidos al trabajo de pocos autores (Fig. 2). Solo las últimas ocho especies (descritas entre 1963 y 2004) contaron originalmente con algún dato anatómico de partes blandas.

Durante la mayor parte del siglo XX, las *Heleobia* sudamericanas se asignaban sobre todo al género *Littoridina* Souleyet, 1852, aunque su anatomía se mantenía en gran medida desconocida. Pilsbry (1911) lo justificó así: “*Provisionally, therefore, we refer to Littoridina all of the smooth, slender and thin oviparous Amnicolinae of South America, having the lip simple*”.

Esa situación provisional no se modificó de inmediato con la incorporación de los datos anatómicos que aportó Hubendick (1955). Si bien esto fue un gran avance cualitativo, no logró superar los criterios conquiliológicos que aún sostuvieron Haas (1955), Weyrauch (1963) y otros autores.

Los mejores caracteres para distinguir especies de *Heleobia* eran, según Hubendick (1955: 320), la rádula, el pene, la pigmentación y –con dudas– también las láminas branquiales.

Gaillard (1973a, 1974a, 1974b, 1974c) usó esos caracteres (excepto la branquia) en varios trabajos que confluyeron en una monografía muy influyente en América del Sur (Gaillard y Castellanos, 1976), que a su vez guió trabajos posteriores, como los de Cazzaniga (1980, 1981a, 1981b, 1982a, 1982b) y otros más recientes. Ese criterio fue superado cuando se incorporaron más caracteres, en especial los del sistema genital femenino, en un contexto filogenético.

En realidad no fueron los caracteres, sino el cambio de marco teórico lo que produjo el avance. El cliché de que el estudio de las conchas es insuficiente en taxonomía y se debe complementar con datos de anatomía interna es una obviedad o un error, según el objetivo que se persiga.

La sola producción de información anatómica no garantiza conclusiones más profundas que la comparación de conchas, si no está contenida en un análisis formal de variabilidad de las especies y de consistencia filogenética o biogeográfica, con el planteo de algún proceso explicativo.

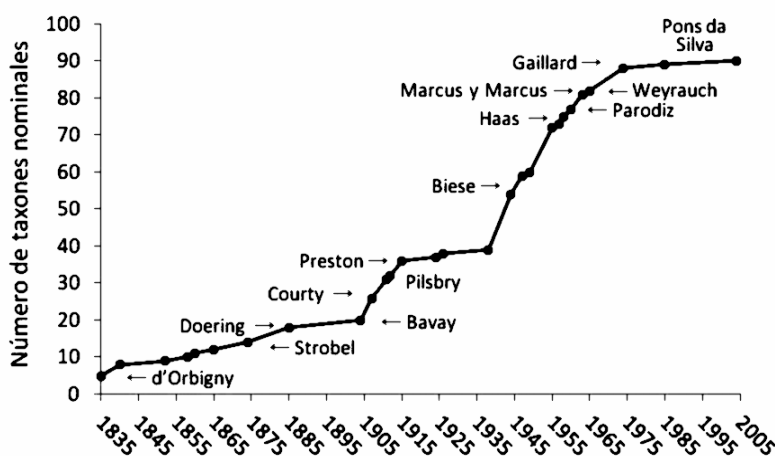


Figura 2. Curva acumulativa de *taxa* nominales del género *Heleobia* descritos en o del sur de América del Sur.

Schander y Sundberg (2001) compararon formalmente cladogramas de moluscos establecidos en forma separada con datos de conchas o de anatomía interna, llegando a una conclusión que puede sorprender a algunos. Aún eran muy influyentes opiniones como la de Davis (1979) –entre otros– quien había afirmado que debía evitarse el uso de caracteres de concha en el análisis filogenético, por ser más propensos a procesos selectivos y, por lo tanto, más homoplásicos que otros. La experiencia demostró que eso no es necesariamente cierto.

Para investigar si había razones objetivas para considerar *a priori* que esos caracteres son menos confiables, Schander y Sundberg (2001) reanalizaron la información de 28 publicaciones y evaluaron el grado de homoplasia mediante los índices habituales de consistencia (CI) y retención (RI). Los dos índices fueron iguales, en promedio, para ambos tipos de caracteres, y aun CI fue ligeramente superior para los datos de concha. Por lo tanto, la evidencia empírica no apoya el desprecio que se ve a veces por los caracteres externos.

Un buen ejemplo de evolución de este criterio es el trabajo sobre variabilidad de especies crípticas en el que Wilke *et al.* (2002) describieron la nueva especie *Hydrobia djerbaensis* Wilke, Pfenninger y Davis, 2002. Para ello analizaron datos anatómicos de distintas poblaciones identificables como de cuatro *taxa* y los compararon con datos genéticos, para detectar si había diferencias anatómicas discretas o si era posible definir caracteres que los discriminaran estadísticamente. De los análisis cuantitativos multivariados de datos anatómicos no surgió ningún carácter que sirviera para esos objetivos. Sin embargo, el análisis molecular indicaba que había más de una especie involucrada. Cuando los datos de mtDNA se usaron como variable de agrupamiento, el análisis discriminante entregó modelos de discriminación que retuvieron hasta 16 variables morfológicas y seis de ellas mostraron diferencias significativas entre linajes. En general, en esos análisis, los caracteres de conchas tuvieron un comportamiento más confiable que los de las partes blandas, ya que la anatomía interna mostró alta variabilidad intraespecífica. Por lo tanto, hallar alguna diferencia anatómica a partir de unas pocas disecciones tampoco garantiza que se trate de una especie diferente.

En otros casos, por supuesto, una prueba semejante conduce a descartar especies morfológicas y se demuestra que la variabilidad es extrínseca (Wilke y Falniowski, 2001).

La discusión sobre *Heleobia* se aclaró en gran parte con el trabajo de Davis *et al.* (1982). El análisis anatómico que acompañó la descripción original de *Littoridina gaudichaudii* Souleyet, 1852 –especie tipo del género, actualmente extinguida (Bouchet, 1996)– y otros estudios anatómicos de especies de América Central y del Norte (*vide* Hershler y Thompson, 1992) no dejan dudas de que las formas sudamericanas australes de las que se conoce la anatomía no pertenecen al género *Littoridina*. El siguiente nombre disponible para ellas era *Heleobia* Stimpson, 1865, cuya especie tipo es *Paludina (Paludestrina) culminea* d'Orbigny, 1840 (en 1834–1847).

Davis *et al.* (1982) dieron el paso necesario de distinguir formalmente las especies del sur, separándolas de *Littoridina*. Para eso apelaron a los datos anatómicos de los trabajos de Hubendick (1955) y los citados de Gaillard, agregando observaciones personales de Davis sobre *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835), coincidentes con las de Marcus y Marcus (1963). Por lo tanto, con mejor base que Pilsbry (1911), Davis *et al.* (1982: 169) dijeron: “*On the basis of detailed penial mor-*

phology and radula we provisionally place these species in Heleobia”.

Hershler y Thompson (1992) dieron una extensa diagnosis del género *Heleobia*, con datos de concha, rádula y anatomía –paleal y genital, masculina y femenina– antes de citar los más de cien *taxa* nominales disponibles del grupo especie, aunque bajo la advertencia general (p. 4) de que “*While we have compiled lists of species included in each genus [...] many of these allocations are tentative because of lack of anatomical material*”. La aceptación de tales asignaciones provisionarias o tentativas es metodológicamente necesaria, porque reposa en el compromiso ontológico de la parsimonia, pero no se debe olvidar que la base empírica sigue siendo muy débil.

Unificar muchas especies en un solo género sin tener la información necesaria es una decisión con cierto grado de arbitrariedad, que lleva a admitir una subjetividad ajena, por respeto a la autoridad (Cazzaniga, 2002). Pasar a sinonimia un género produce un rudimentario orden aparente, que solo anuncia que los criterios con los que fue creado ese taxón nominal ya no son convincentes, pero no provee mayor certeza sobre las afinidades de las especies que este contenía.

Pons da Silva (2003) resumió el estado de conocimiento de las especies neotropicales de *Heleobia* y a ella se deben los datos anatómicos más completos generados en América del Sur.

Este género se ubicó generalmente en la familia Hydrobiidae Troschel, 1857, que tuvo una extensión mayor o menor a lo largo del tiempo (Kabat y Hershler, 1993). Los esquemas clasificatorios previos a la diferenciación definitiva de *Littoridina* y *Heleobia* (Davis *et al.*, 1982), han perdido gran parte de su valor. Taylor (1966) incluyó Cochliopinae Tryon, 1866 como subfamilia de Hydrobiidae, pero Wilke *et al.* (2001) dieron argumentos para reconocer anatómica y molecularmente que Hydrobiidae y Cochliopidae son familias distintas, como aceptan Bouchet y Rocroi (2005).

Los seis géneros del lago Titicaca descritos por Haas (1955, 1957) fueron sinonimizados con *Heleobia* por Hershler y Thompson (1992), sin ningún comentario. Informalmente esta sinonimia fue sugerida por Hubendick (1955), al no hallar diferencias en la anatomía interna de los órganos que estudió. Solo algunos caracteres de la concha y, sobre todo, del opérculo le merecían alguna consideración a este último autor.

Ecpomastrum Haas, 1957 es un sinónimo de *Heleobia* según Hershler y Thompson (1992). Esta

opinión se ve apoyada por el casi desconocido estudio de Dejoux y Mourguiart (1991) sobre más de 150 ejemplares de *Ecpomastrum mirum* Haas, 1957 (= *Heleobia mira*), especie tipo del género por monotipia (la especie y el género habían sido establecidos con un solo ejemplar vacío y sin opérculo). Además de describir una gradación insensible desde la forma *Ecpomastrum* con espira desenrollada hasta típicas *Heleobia orstoni* (Pilsbry, 1924) (especie tipo de *Strombopoma* Haas, 1955), Dejoux y Mourguiart (1991) señalaron que el opérculo de *H. mira* es multiespiral, con un saliente espiralado en forma de tirabuzón, como el de *H. orstoni*. Mencionaron también ejemplares de las dos especies con opérculos menos prominentes y aun con opérculos planos pauciespirales –como es más habitual en *Heleobia*– de modo que estas parecen ser solo variaciones individuales, sin el peso taxonómico que se atribuyó inicialmente al opérculo (Haas, 1955; Hubendick, 1955). El estudio de la variabilidad local con muestras numerosas no debe ser subestimado.

El género *Lyrodes* Doering, 1885 fue discutido durante décadas. En uno de sus primeros trabajos, Pilsbry (1887) planteó la similitud externa con *Potamopyrgus* Stimpson, 1865; más de medio siglo después, Pilsbry (1944: 144) lo reconocía como un género distinto, pero aun más tarde, Pilsbry (1952: 51) seguía considerando que eran caracoles vivíparos. Weyrauch (1963) mantenía esa duda. Gaillard (1973a: 59 y lámina 9), en la parte inédita de su tesis doctoral, confirmó que "*Littoridina*" *guaranitica* (Doering, 1885) (especie tipo de *Lyrodes*) es ovípara y adhiere a las conchas de sus congéneres cápsulas de huevos enteramente similares a las de *Heleobia*. Gaillard y Castellanos (1976) describieron pene y rádula de esa especie, muy similares a los de *Heleobia piscium* (d'Orbigny, 1835). La sinonimia entre *Lyrodes* y *Heleobia* tiene, pues, mucho más fundamento que otras.

Hershler y Thompson (1992) afirmaron que *Strobeliella* Cazzaniga, 1981, "which was based on gerontic specimens having degenerate penes, is placed in synonymy with *Heleobia* on the basis of shell features". Más allá de otras deficiencias de la descripción dada por Cazzaniga (1981a), la interpretación de que se trataba de ejemplares gerónticos fue pura especulación. Martín (2002) demostró que *Heleobia hatcheri* (Pilsbry, 1911) (especie tipo de *Strobeliella*) es partenogenética, con pseudohermafroditismo (*imposex* natural) y –a diferencia de otros risooideos partenogenéticos, como *Potamopyrgus*– es ovípara.

El gonocorismo es casi universal entre los Cochliopidae (Falniowski, 1987) y la papila nucal de estas hembras –que Gaillard y Castellanos (1976) y Cazzaniga (1981a) interpretaron como un pequeño pene– es un carácter casi desconocido entre los Hydrobiidae *sensu lato* como elemento regular y espontáneo (Hershler y Ponder, 1998).

La condición reproductiva de *H. hatcheri* (partenogenética y, al mismo tiempo, ovípara) es única entre los Cochliopidae (Arconada y Ramos, 2002; Martín, 2002). Esto, sumado a la presencia de dos o tres dentículos en la base del diente raquídeo de la rádula y a algunas características de la concha descritas por Cazzaniga (1981a) y confirmadas por Martín (2002), sostienen la probabilidad de que, después de todo, no pertenezca al género *Heleobia*, sino a uno distinto que, de cualquier modo, no puede llamarse *Strobeliella* (vide sección "Cuestiones de nomenclatura", en este mismo capítulo, p. 35–37).

Diversidad de *Heleobia* en Sudamérica

De la mayoría de los 90 *taxa* nominales de *Heleobia* de América del Sur solo se conocen las descripciones originales basadas en conchas y posteriores citas en catálogos o identificaciones no siempre justificadas en el texto, o acompañadas de descripciones o ilustraciones.

Brasil.– La distribución conocida de *Heleobia* se limita al sur de este país, una franja costera hasta el Ecuador y el curso inferior del Amazonas (Fig. 1; Hershler y Thompson, 1992). No hay registros de toda la región central del país por encima de los 400–1000 m snm, aunque no sería extraño que en el interior brasileño se descubrieran otras poblaciones o especies nuevas, sobre todo si se tiene en cuenta que, por ejemplo, se registra como disyunta –en regiones biogeográficas muy distintas– *Heleobia cuzcoensis* (Pilsbry, 1911) del Cuzco (Perú), a más de 3.000 m snm, y del Bahado Grande, en Rio Grande do Sul (Veitenheimer-Mendes *et al.*, 1993). Según Pons da Silva (2003), esta disyunción podría deberse a una migración a través de una ruta centro-litoral propuesta por Lanzer (2001). De ser así, sería de esperar que afectara a algunas otras de las 24 especies citadas para el Perú.¹

¹ También es intrigante la inclusión en la lista de especies peruanas (Ramírez *et al.*, 2003) de *Heleobia piscium subgradata*, descrita originalmente por Haas (1952) para el Brasil (localidad tipo: Cacaual Grande, Pará, en mádrejones del río Amazonas), considerada por Weyrauch (1963) como subespecie de *H. piscium*.

Algunas especies brasileñas cuentan con la mejor información anatómica publicada hasta hoy en América del Sur, en los trabajos de Marcus y Marcus (1963, 1965), Pons da Silva (1993, 2003), Pons da Silva y Thomé (1985) y Pons da Silva y Veitenherimer-Mendes (2004).

Simone (2006) citó e ilustró las conchas de 19 especies de Cochliopidae actuales del Brasil, asignándolas aún a *Littoridina* y *Lyrodes*; de ellas, al menos tres no corresponden a *Heleobia* (fide Hershler y Thompson, 1992) y –sin justificar sus actos nomenclaturales– modificó algunos de los conceptos taxonómicos de Pons da Silva (2003).

Brasil y Argentina –con mil kilómetros de frontera fluvial en común– comparten solo tres especies de *Heleobia* de agua dulce (*H. parchappii*, *H. piscium* y *H. guaranitica*), sobre un total de 28, lo que sugiere una posible regionalización de la nomenclatura más que una diferencia biogeográfica radical.

Paraguay.– La diversidad de *Heleobia* parece muy subestimada en este país, que posee una extensa red fluvial y grandes áreas de esteros y bañados, sobre todo en la Región Oriental. El catálogo de Quintana (1982) cita solo tres especies y no hubo, hasta donde sé, nuevos estudios malacológicos que analizaran este género.

Argentina.– Se mencionan 18 *taxa* del grupo especie. Gaillard y Castellanos (1976) citan 16, a los que se suma *Heleobia isabelleana* (d'Orbigny, 1835) en las listas de Rumi *et al.* (2006, 2008). *Heleobia scottii delticola* (Doello Jurado, 1916) no fue incluida en esos trabajos ni en la sinopsis de Hershler y Thompson (1992), pero Pons da Silva (2003) la comenta brevemente.

Pons da Silva y Davis (1983) no aceptaron la sinonimia *junior* de *H. charruana* (d'Orbigny, 1840) con *H. piscium*. Pons da Silva y Thomé (1981) confirmaron la presencia de esta última en el sur del Brasil, mientras que algunas confusiones con *H. charruana* se aclararon al describirse *H. robusta* Pons da Silva y Veitenherimer-Mendes, 2004. También Pons da Silva (2003) cuestionó la sinonimia de *H. scottii* (Pilsbry, 1911) y *H. bertoniana* (Pilsbry, 1911) con *H. guaranitica*.

De esta última especie se demostró su amplia distribución y variabilidad. Martín y Negrete (2006) recopilaron los antecedentes que aportaron Parodiz (1960a) y Hylton Scott (1970), y dieron una nueva localidad en el Río de la Plata, a la que se agrega otra más en el noreste argentino (Gutiérrez Grégoric *et al.*, 2006). En tanto, la única des-

cripción de partes blandas sigue siendo la publicada por Gaillard y Castellanos (1976).

Amplias zonas de la Argentina están poco representadas en muestreos de *Heleobia*, por lo que es estratégicamente adecuado diseñar búsquedas intensivas en áreas acotadas o por provincias malacológicas (Núñez *et al.*, 2010). Las *Heleobia* de la región de Cuyo son analizadas dentro de este capítulo por Néstor Ciocco, mientras que Ximena Ovando y Claudio De Francesco aportan datos de las especies del noroeste argentino, con información anatómica original.

La taxonomía de *Heleobia* en la Patagonia argentina sigue siendo la que estableció hace un siglo Pilsbry (1911). Hylton Scott (1963: 390) afirmó que –según sus hallazgos personales– hay varias especies aún no descritas, que nunca se publicaron.

Uruguay.– Se conocían diez especies, catalogadas por Scarabino (2004a, 2004b), a las que se suma una más, hallada por Clavijo *et al.* (2011).

Dos de esas especies se registraron únicamente en el Uruguay –*Heleobia adamsi* (Preston, 1912) y *H. uruguayana* (Pilsbry, 1924)–, tres se distribuyen también en la Argentina y el Brasil; tres especies son compartidas solo con el Brasil, y las otras dos solo con la Argentina.

Bolivia.– Las especies y subespecies nominales suman 14, la mayoría de ellas del lago Titicaca. El catálogo de Zischka (1953) solo mencionaba tres –*H. andicola* (d'Orbigny, 1835), *H. culminea* (d'Orbigny, 1840) y *H. berryi* (Pilsbry, 1924)–, desconociendo las dos especies descritas por Bavay (1904), *H. glabra* (Tryon, 1865) y *H. ortonii schindleri* (Pilsbry, 1924). Haas (1955, 1957) agregó cuatro especies más y Blume (1958) otras dos. Dejoux y Mourguiart (1991) aportaron localidades del lado boliviano del lago Titicaca para *Heleobia mira*, cuya localidad tipo y única conocida era Puno, del lado peruano. La revisión de Dejoux (1992) no aportó novedades taxonómicas.

Chile.– Se citan 28 formas nominales, debidas en su mayoría a Biese (1944, 1947) y Courty (1907). Son analizadas por Gonzalo Collado en este mismo capítulo y por Collado *et al.* (2011), incorporando por primera vez datos de anatomía interna de algunas de ellas.

Perú.– Ramírez *et al.* (2003) catalogaron 24 especies nominales de *Heleobia* (si se cuentan como sinónimos los géneros *Brachypyrghulina* Haas, 1955, *Heligmopoma* Haas, 1955, *Rhamphopoma* Haas, 1955 y *Strombopoma* Haas, 1955). A ellas se debe sumar *Heleobia mira* (localidad tipo: Puno por de-

signación original de Haas, 1957). Se citan ejemplares de *Heleobia* procedentes de la zona costera del Pacífico, la Puna y la Vertiente Oriental de los Andes (de 3.500 a 500 m snm), pero no de la Amazonía peruana (< 500 m), lo que puede reflejar tanto una condición de aislamiento que causaría una desconexión faunística con la Amazonía brasileña, como la escasez de muestreo en un territorio tan amplio.

Perspectivas

La taxonomía tiene objetivos propios, fundamentalmente ligados a la evolución de las especies, que justifican de por sí su existencia. Pero también su importancia trasciende a otras disciplinas y aplicaciones, que pierden calidad cuando se apoyan en una taxonomía mediocre.

Hay problemas en la taxonomía de *Heleobia* que se prolongan por más tiempo del deseable. Por ejemplo, Pons da Silva y Davis (1983) cuestionaron –entre otras cosas– que fueran de una sola especie las conchas que d’Orbigny (1835, 1840) describió como *Heleobia australis* de Montevideo y de la costa patagónica. Afirmaron también que lo ilustrado por Gaillard y Castellanos (1976) como *H. australis* no corresponde a ese taxón. Casi 30 años después, el tema no se volvió a discutir. Si hubiera más de una especie bajo el nombre *australis*, se debería evaluar qué grado de generalidad se puede atribuir a conclusiones ecológicas extraídas de poblaciones argentinas, uruguayas o brasileñas.

Es difícil aceptar, por otra parte, teorías sobre especiación en grandes lagos del mundo aplicadas al Lago Titicaca como centro sudamericano

de diversificación de *Heleobia*, cuando la base es el gran número de especies nominales creadas con criterios solo conchiliológicos y en su mayoría por un solo autor (Haas, 1955). Más aun cuando al mismo tiempo Hubendick (1955) concluía que no hay entre esas especies caracteres anatómicos que las diferencien. Hay pocos datos sobre su variabilidad; nunca se estudiaron otros sistemas de órganos que ahora se consideran importantes (e.g., genital femenino), ni se hicieron estudios moleculares que permitan decir cuánta de esa diversidad corresponde a especies bajo nuevos conceptos.

Del mismo modo, el análisis de endemismo que elaboraron Fuentealba *et al.* (2010) para Chile incluye una lista de 21 especies del género *Littoridina* descritas conchiliológicamente por Biese (1944, 1947), y podría verse afectado por una reevaluación taxonómica que incorpore otros elementos de juicio.

Bortolus (2008) preguntó acertadamente por qué los ecólogos (y otros investigadores) parecen subestimar las consecuencias de usar una mala taxonomía y explicó cómo pueden conducir a “cascadas de errores”, desde triviales hasta severos, tanto teóricos como prácticos. De Francesco (2007) detalló los problemas que surgen al usar fósiles de *Heleobia* en reconstrucciones paleoambientales.

Antecedentes como la revisión de caracteres útiles para la taxonomía de hidróbidos *sensu lato* de Hershler y Ponder (1998), la compilación de *taxa* nominales de Hershler y Thompson (1992) y los trabajos citados de Pons da Silva, entre otros, dan un buen marco para ingresar a una etapa que recién comienza a transitarse en América del Sur.

2. El género *Heleobia* en el registro fósil

Sergio A. Martínez*¹ y Claudio G. De Francesco²

¹Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. *Autor corresponsal, e-mail: smart@fcien.edu.uy

²Grupo de Ecología y Paleocología de Ambientes Acuáticos Continentales, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Juan B. Justo 2550, 1° piso, B7608FBY Mar del Plata, Argentina. E-mail: cgdefrancesco@conicet.gov.ar

Se conocen fósiles sudamericanos de *Heleobia* Stimpson, 1865 a partir del Mioceno Medio-

Tardío, es decir de unos 16 millones de años de antigüedad como máximo. Los registros para ese

momento corresponden a moldes internos y fragmentos, que en algunos casos no se pueden asignar específicamente.

En el noroeste de la Argentina se describieron *Heleobia zabertiana* (Morton, 1986), *H. naomiae* (Alonso y Wayne, 1992), *H. bossii* (Morton, en Morton y Herbst, 2003) y *H. gavrilloffi* (Morton, en Morton y Herbst, 2003), ninguna de ellas viviente en la actualidad.

Para Bolivia se mencionó *Heleobia* sp. (Nicolaidis y Coimbra, 2008) y para Ecuador se han reportado posibles representantes del género (Wesselingh y Ramos, 2010). También hay menciones de conchas asignables a *Heleobia* para el Eoceno de la Antártida (Taylor *et al.*, 2008) que –de confirmarse– constituirían el registro más antiguo. No existe registro fósil de *Heleobia* en otros continentes, lo que avalaría la hipótesis de un origen en el relicto oeste de Gondwana (Antártida-América del Sur).

El género se encuentra bien representado a partir del Cuaternario, como componente abundante y a veces casi exclusivo de las malacofaunas estuarinas y de agua dulce de la Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Las especies registradas para este período son las mismas que se encuentran vivas actualmente, con la excepción de *H. ameghini* (Doering, 1885), una especie fósil solo presente en depósitos del Pleistoceno Tardío (ca. 40.000 años A.P.) del norte de la provincia de Buenos Aires. Es de destacar la semejanza entre esta especie y la actual *H. piscium* (d'Orbigny, 1835), tanto morfológica (Doering, 1885) como ecológicamente (De Francesco y Blasi, 2011), lo que revalidaría la propuesta de Doering (1885) de su parentesco cercano.

Existe una importante limitación para reconocer especies a partir de caracteres de la concha solamente, debido a que la discriminación específica se basa sobre todo en caracteres anatómicos blandos, no preservables (De Francesco, 2007). Esto se evidencia en que, de las aproximadamente 80 especies vivientes descritas para el sur de Sudamérica (Argentina, Chile, sur de Brasil y Uruguay), solo se ha reconocido hasta el momento un total de seis especies fósiles para el Cuaternario.

Los registros cuaternarios más antiguos (Pleistoceno Tardío) son de la Argentina y el Uru-

guay, identificados como *H. australis* (d'Orbigny, 1835) y *Heleobia* sp. Corresponden a estuarios del último interglacial, probable piso isotópico 5e, ca. 125.000 años A.P. (Aguirre y Fucks, 2004; Chaar y Farinati, 1988; Fucks *et al.*, 2010; González y Ravizza, 1987; Martínez *et al.*, 2001).

En el ámbito continental se encuentran *H. piscium* y *Heleobia* sp. en el Pleistoceno Tardío (ca. 50.000 años A.P.) del norte del Uruguay (Martínez y Rojas, 2004) y *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835) en la región central de la Argentina desde ca. 35.000 años A.P., de manera casi continua hasta la actualidad (*e.g.*, Bonadonna *et al.*, 1999; Fontana, 2007; González, 1994; Prieto *et al.*, 2004). En el Uruguay se registra *H. piscium* en el límite Pleistoceno-Holoceno (Martínez y Rojas, 2004).

La máxima diversidad se halló en el Holoceno (últimos 11.700 años), para el que se registran, además de las especies mencionadas (*e.g.*, Camacho, 1966; Frenguelli, 1945; Ihering, 1907), *Heleobia cf. kuesteri* (Strobel, 1874) en el sur de Mendoza (De Francesco, 2010), *H. conexa* (Gaillard, 1974) en la zona costera de la provincia de Buenos Aires (Violante, 1992; Violante y Parker, 1992) y *H. charruana* (d'Orbigny, 1840) en la costa uruguaya (Frenguelli, 1930; Martínez *et al.*, 2006).

Su alta diversidad y plasticidad ecológica los convierte en organismos clave como indicadores paleoambientales. Sin embargo, se debe tener precaución al identificar las especies. Los pocos estudios poblacionales que intentaron correlacionar caracteres anatómicos con los de la concha han mostrado que, por un lado, existen variadas morfologías externas asociadas a un mismo tipo de pene y que, a su vez, diferentes especies pueden converger en cuanto a características conchiliológicas (De Francesco, 2007).

Es necesario profundizar este tipo de estudios sobre poblaciones actuales, con el objetivo de hallar algún carácter morfológico o una relación morfométrica que pueda corresponderse con las especies biológicas. Hasta ese momento, gran parte de los materiales fósiles de *Heleobia* permanecerán con un estatus taxonómico incierto y habrá que actuar con mucha mesura al evaluarlos como argumento para reconstrucciones paleoecológicas.

3. Los Cochliopidae de Chile

Gonzalo Collado

Laboratorio de Genética y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Las Palmeras 3425, Ñuñoa; Santiago, Chile. E-mail: g.collado@eudoramail.com

En Chile, el género *Heleobia* Stimpson, 1865 está representado por una gran variedad de formas endémicas, muchas de ellas solo conocidas de su localidad tipo (Collado *et al.*, 2011).

La clasificación de estos caracoles en el país ha sido controversial tanto a nivel de género como en categorías taxonómicas superiores. Fueron asignados a las familias Amnicolidae Martens, 1858 (Biese, 1944, 1947; Sielfel, 2001; Valdovinos, 1999), Hydrobiidae Troschel, 1857 (Valdovinos 2006, 2008) y Littoridinidae Thiele, 1928 (Figuroa *et al.*, 1999). Wilke *et al.* (2001), mediante caracteres moleculares y morfológicos, asignaron este género a la familia Cochliopidae Tryon, 1866.

A nivel de género, la controversia taxonómica persiste, principalmente acerca de si los cocliópodos chilenos pertenecen a *Littoridina* Souleyet, 1852, a *Heleobia* o a otros géneros. Davis *et al.* (1982), aunque no examinaron material típico de Chile, transfirieron la mayoría de las especies sudamericanas –que se asignaban mayoritariamente a *Littoridina*– al género *Heleobia*, lo cual fue mantenido por otros autores (Hershler y Thompson, 1992; Kabat y Hershler, 1993). Sin embargo, los principales trabajos que incluyen listados de especies citadas para Chile han utilizado la denominación clásica de *Littoridina* (Sielfel, 2001; Stuardo, 1961; Valdovinos, 1999, 2008), lo que continuaron otros autores (Figuroa *et al.*, 1999; Oyanedel *et al.*, 2008; Valdovinos *et al.*, 2004).

En el país se han descrito formalmente 27 especies actuales del grupo y una especie fósil bajo los géneros *Palustrina* d'Orbigny, 1840, *Paludina* Férussac, 1812 o *Littoridina* (Biese, 1944, 1947, 1961; Courty, 1907; Philippi, 1860; Preston, 1915), siendo este último taxón el que ha congregado el mayor número de especies nominales. Al interior de estas especies, se han nombrado diez subespecies (Collado *et al.*, 2011).

Todas las descripciones originales de especies chilenas se han basado exclusivamente en la morfología de la concha. La única especie chilena que ha sido reconocida a través de un examen de la

morfología peniana fue *Heleobia chimbaensis* (Biese, 1944), cuya localidad tipo es la quebrada La Chimba, Antofagasta (Hubendick, 1955).

Perspectivas

Los cocliópodos chilenos están pobremente estudiados. Las investigaciones realizadas hasta ahora prácticamente se reducen a las descripciones originales basadas en el concepto tipológico de especie. Estudios en ecología, desarrollo, fisiología o de cualquier otra área distinta a la taxonomía básica, que aún es limitada, están ausentes.

En este contexto, las perspectivas se dirigirán a aspectos básicos del conocimiento. Por ejemplo, las especies chilenas que tradicionalmente se asignan a *Littoridina* ¿pertenecen a este género, a *Heleobia* o a otro grupo? En un artículo que aparece en este número, Collado *et al.* (2011) estudiaron la morfología peniana de especies chilenas, sobre material topotipo, y confirmaron que algunas de ellas se pueden adscribir inequívocamente al género *Heleobia*. Sin embargo, otros *taxa* no pudieron serlo. De algunas especies no se encontraron machos, por lo que no se pudo utilizar este criterio. Del mismo modo, algunas poblaciones no descritas presentaban una morfología peniana que no las acerca ni a *Littoridina* ni a *Heleobia*.

El rango de distribución de las especies de Cochliopidae en Chile abarca desde la Región de Antofagasta hasta la de Magallanes, pero entre estos dos extremos hay amplias zonas no estudiadas que podrían aumentar el número de especies del grupo o extender el rango de distribución de las ya conocidas. Por ejemplo, desde la cuenca hidrográfica del río Maipo, Región Metropolitana, donde se encuentra una población de *Littoridina santiagensis* Biese, 1944, hasta la cuenca del río Damas, Osorno, Región de Los Lagos, donde habita *Littoridina cumingii* (d'Orbigny 1835) (Figuroa *et al.*, 1999), prácticamente no hay especies descritas ni reconocidas de esta familia. Del mismo modo, entre el Río Puelo, sur de Chile, donde se han

descrito cinco especies de *Littoridina* (Biese, 1944, 1947), al Estrecho de Magallanes, donde también se reconocen cinco especies del género (Biese, 1944, 1947; Preston 1915), solo se ha registrado *L. cumingii* en el Río Riesco, cuenca del río Aysén (Oyanedel *et al.*, 2008). Ambas áreas no estudiadas abarcan miles de kilómetros cuadrados, con una gran variedad de sistemas hidrológicos que podrían contener poblaciones de estos gasterópodos.

Evaluar distribuciones simpátricas y alopatricas es una tarea crucial. Por ejemplo, en el río Chalinga, Región de Coquimbo, se han descrito tres especies tipológicas y dos subespecies. ¿Todas ellas constituyen distintos *taxa*? Las poblaciones del sur de Chile asignadas a *L. cumingii* ¿corresponden en realidad a ese taxón? La localidad tipo de *L. cumingii* fue restringida a El Callao, Perú, por Weyrauch (1963) (*vide* Hershler y Thompson, 1992). También fue citada para Chile, en Valparaíso, por d'Orbigny (1835) y con material del río Aconcagua, Región de Valparaíso, por Hupé (1854), aunque posteriormente fue puesta en duda por Biese (1944, 1947). El análisis molecular puede ayudar a resolver si estas poblaciones son alopatricas o pueden haber sido mal identificadas por caracteres convergentes de la concha, un fenómeno común en gasterópodos.

Aunque la variación en estos caracoles es continua, se han descrito dos grupos morfológicos que contienen tanto especies chilenas como el resto de las especies sudamericanas (Biese, 1944): el grupo de *Heleobia hatcheri* (Pilsbry, 1911), que incluye formas pequeñas, y el de *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835), que incluye formas más grandes. Estas agrupaciones morfológicas ¿constituyen grupos monofiléticos? Un análisis filogenético debería aproximar una respuesta.

Según los criterios de clasificación de moluscos dulceacuícolas en las categorías de conservación propuestas por The International Union for Conservation of Nature (IUCN, 1994) e incorporadas al artículo 37 de la Ley N° 19.300 sobre Bases Generales del Medio Ambiente en Chile (Valdivinos, 2006, 2008), Valdivinos *et al.* (2004) consideraron en la categoría de “menor riesgo” a *Littoridina cumingii* y en la categoría de “datos insuficientes” a *Littoridina pachispira* Biese, 1944. La distribución restringida de las especies del grupo en Chile y la alta proporción de formas endémicas hacen urgente la categorización de las especies para proteger la biodiversidad y conservar el patrimonio natural del país.

4. Diversidad, biología y ecología de especies del género *Heleobia* de la Provincia Malacológica de Cuyo, Argentina

Néstor F. Ciocco

IADIZA (Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas), CCT CONICET Mendoza; ICB-UNCuyo. Av. A. Ruiz Leal s/nº, Parque Gral. San Martín, M5500WAF Mendoza, Argentina. E-mail: nciocco@mendoza-conicet.gov.ar

La Provincia Malacológica de Cuyo (PMC), en el centro-oeste de la Argentina, comprende básicamente las cuencas de los ríos Jáchal, San Juan, Desaguadero, Mendoza, Tunuyán, Diamante, Atuel y laguna Llanquanelo, abarcando principalmente las provincias de Mendoza y San Juan, parte de San Luis y de La Rioja. Incluida en las provincias fitogeográficas del monte, andina, prepuneña y puneña, la PMC es una de las de menor riqueza y diversidad del país. Esto puede atribuirse a que las con-

diciones de sus limnotopos (frecuentemente salinizados e hidrológicamente inestables debido al clima desértico y semidesértico de la región) son muy restrictivas. Sin embargo, el conocimiento de la distribución de las especies cuyanas de *Heleobia* Stimpson, 1865 y de los factores ambientales a los que se asocian es geográficamente heterogéneo. La mayor información proviene de la provincia de Mendoza, mientras que el resto del área incluye extensas regiones inexploradas.

De las 16 especies de gasterópodos citadas para la PMC (Núñez *et al.*, 2010), cinco pertenecen al género *Heleobia*: *H. hatcheri* (Pilsbry, 1911), *H. kuesteri* (Strobel, 1874), *H. occidentalis* (Doering, 1885), *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835) y *H. vianai* (Parodiz, 1960).

Se propuso que *H. vianai* (citada en la PMC para La Rioja y San Juan, por Rumi *et al.*, 2008) se considerara sinónimo de *H. occidentalis* (como *Littoridina occidentalis*; Cazzaniga, 1980). Recientemente se comunicaron diferencias radulares entre *H. vianai* y *H. parchappii* (Martín y Ciocco, 2011). Según Gaillard y Castellanos (1976), *H. occidentalis* podría ser una variedad geográfica de *H. parchappii* de aguas salinas y Cazzaniga (1980) la consideró especie válida a partir de morfología peniana. De Francesco (2007) volvió a sugerir que *H. occidentalis* sería sinónimo de *H. parchappii*, criterio adoptado en estudios ecológicos recientes de áreas salinas de las cuencas Desaguadero y Llananelo (De Francesco y Hassan, 2009; Ciocco y Scheibler, 2008a, 2008b, 2011).

Heleobia kuesteri fue enigmática por mucho tiempo. Gaillard (1973a) la consideró afín al “grupo *parchappii*” y Cazzaniga (1981a), *species inquirenda*, refiriéndose a la forma típica de Strobel (1874). Estudios recientes sugieren que *H. kuesteri* es una especie válida afín al “grupo *parchappii*” (Martín y Ciocco, 2011).

Heleobia hatcheri, del dominio patagónico, se aparta del resto de las especies citadas en Cuyo –entre otros caracteres– por la “papila nucal” que poseen las hembras (pseudohermafroditismo o *imposex* natural; Martín, 2002), único sexo reportado en poblaciones cuyanas donde se exploró proporción sexual (arroyo Uspallata; Martín, 2002; Masi y Ciocco, 2010a). Este órgano había sido interpretado como un pene reducido y funcional de hipotéticos machos de *H. hatcheri* (Cazzaniga, 1981a; Gaillard, 1973a), lo que llevó a proponer el género *Strobeliella* Cazzaniga, 1981 –que no prosperó– para las especies que compartían ese rasgo, incluyendo la variedad *cordillerae* de *H. kuesteri* descrita por Strobel (1874) para localidades de Mendoza.

Las localidades originales de la forma típica de *H. kuesteri* son San Carlos y Aguanda (provincia de Mendoza; Strobel, 1874). Fue citada también para San Juan (Gaillard, 1973a) y es endémica de Cuyo (Núñez *et al.*, 2010).

Si se asume que la *H. aff. parchappii* que se reportó para las cuencas Tunuyán, Diamante y Atuel (De Francesco y Hassan, 2009) es *H. kuesteri* –como sugieren la notable similitud de sus con-

chas, el hallazgo de esta última en la cuenca del río Mendoza (Martín y Ciocco, 2011; Masi y Ciocco, 2008) y la mención de *H. kuesteri* como alternativa para la identidad de *H. aff. parchappii* (De Francesco y Hassan, 2009)– se concluye que *H. kuesteri*, registrada al menos desde el Holoceno en la PMC, es frecuente y abundante en las cuencas mencionadas, donde se asocia a los gasterópodos *H. hatcheri* y *Chilina mendozana* Strobel, 1874, y al bivalvo *Pisidium chiquitanum* Ituarte, 2001, en ambientes lóticos moderadamente vegetados, con rangos de conductividad de 0,5–1,2 mS cm⁻¹ y temperatura del agua de 14,3 a 19°C (De Francesco y Hassan, 2009). *Heleobia kuesteri* fue reportada también para la cuenca del río Mendoza (desembocadura del arroyo Uspallata; 1.715 m snm), asociada a la malacofauna citada y a *Hyalella* sp., *Aegla* sp., ninfas de *Aeshna* sp. y larvas de *Cricotopus* sp. (Ciocco, 2008; Masi y Ciocco, 2008). Allí *H. kuesteri* es muy abundante todo el año, asociada a *Hydrocotyle ranunculoides* L. y *Rorippa nasturtium-aquaticum* L., macrófitas dominantes en las aguas neutras (pH medio: 7,4) y relativamente blandas (conductividad < 0,7 mS cm⁻¹) de las márgenes del arroyo (Masi y Ciocco, 2008).

Heleobia hatcheri (sin registro fósil en la región; De Francesco y Hassan, 2009) se reportó en Cuyo desde las cuencas del río Mendoza al Atuel, asociada a condiciones ambientales similares a las de *H. kuesteri*. Altitudinalmente, *H. hatcheri* y *H. kuesteri* (como *Heleobia* sp.) se asociaron a los tramos medios bajos de la cuenca del río Mendoza (1000–2000 m snm; Masi y Ciocco, 2010b), donde predominan valores moderados de conductividad y temperatura del agua, con porcentajes altos de cobertura vegetal (Masi y Ciocco, 2010c). *Heleobia hatcheri* se halló también en el sur de Mendoza (cuencas del río Grande y Llananelo; De Francesco y Hassan, 2009). Ciocco y Scheibler (2008a, 2008b, 2011) la reportaron para el Bañado Carilauquen, humedal salino de la cuenca Llananelo donde abunda *H. parchappii*.

Heleobia hatcheri se halló casi exclusivamente en las aguas comparativamente blandas de las cabeceras del Bañado (densidad media anual: 7,1 ind. m⁻²); la ausencia de ejemplares aguas abajo sugiere que *H. hatcheri* no toleraría niveles de conductividad >1 mS cm⁻¹. La especie fue citada también para San Juan (Rumi *et al.*, 2008).

Heleobia parchappii fue reportada (al menos desde el Holoceno en Cuyo; De Francesco y Hassan, 2009) para la laguna del Bebedero (límite San Luis–Mendoza), laguna Llananelo y Bañado

Carilauquen (sur de Mendoza), siempre asociada a alta conductividad (Ciocco y Scheibler, 2008a, 2008b, 2011; De Francesco y Hassan, 2009).

Heleobia parchappii fue la especie más frecuente y abundante durante todo el año a lo largo del gradiente creciente de conductividad desde las cabeceras a la desembocadura del Bañado Carilauquen [densidad media anual: 484,66 ind. m⁻²; rango: 0–2188; largo de la concha en las cabeceras mayor que en el resto del Bañado; Ciocco y Scheibler, 2011).

Heleobia parchappii fue inicialmente descrita como de aguas blandas (salinidad <1 ‰), sin poblaciones permanentes en ambientes mesohalinos (Cazzaniga, 1982a). Luego se halló en estuarios del litoral atlántico argentino (salinidad media: 17 a 23 ‰; De Francesco e Isla, 2004a). Los datos de conductividad de Ciocco y Scheibler (2008b, 2011) sugieren que *H. parchappii* toleraría también aguas continentales salinas de hasta 7,2 ‰, aunque con alta mortalidad, fluctuaciones poblacionales elevadas y crecimiento individual menor que en ambientes favorables. Si se acepta que *H. occidentalis* es sinónimo de *H. parchappii*, la especie fue

citada para aguas salinas de las cuatro provincias de la PMC (Castellanos y Landoni, 1995).

Mientras *H. parchappii* es gonocórica, *H. hatcheri* fue reportada como partenogénica a partir de estudios parcialmente efectuados en el arroyo Uspallata en los que se demostró que la papila nucal, originalmente interpretada como un pene, no es un órgano funcional masculino y solo está presente en las hembras, que representaron el 100 % de las poblaciones estudiadas (Martín, 2002). Al igual que *H. parchappii* (Cazzaniga, 1982b), *H. hatcheri* es ovípara, con desarrollo directo; sus cápsulas son simples, de contorno circular y forma lenticular, contienen un solo huevo y son generalmente más grandes que las de especies congéneres; en esta especie no parece frecuente el hábito de oviponer sobre valvas conespecíficas como en otros Cochliopidae (Martín, 2002). Estudios recientes de frecuencia estacional de puestas y proporción sexual confirmaron la ausencia de machos en *H. hatcheri* y reportaron una frecuencia media anual de conchillas con puestas < 0,15 % (número máximo de puestas/caracol = 7; desembocadura del arroyo Uspallata; Masi y Ciocco, 2010a).

5. El género *Heleobia* en el noroeste argentino

Ximena M. C. Ovando*¹ y Claudio G. De Francesco²

¹Instituto de Biodiversidad Neotropical, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 205, T4000JFF San Miguel de Tucumán, Argentina. *Autor corresponsal, e-mail: xco1303@hotmail.com

²Grupo de Ecología y Paleoecología de Ambientes Acuáticos Continentales, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Juan B. Justo 2550, 1° piso, B7608FBY Mar del Plata, Argentina. E-mail: cgdefrancesco@conicet.gov.ar

Diez de las 16 especies nominales del género *Heleobia* Stimpson, 1865 conocidas para aguas continentales de la Argentina, se consideran endémicas (Rumi *et al.*, 2008). Dada la variabilidad morfológica de las conchillas de algunas poblaciones y la similitud que exhiben algunas especies, los caracteres de conchilla (únicos disponibles en muchas de ellas) se vuelven inconsistentes para identificar y caracterizar *taxa* del grupo especie.

De solo cuatro de ellas se han descrito caracteres anatómicos (solo morfología peniana y rádula; Gaillard, 1974a, 1974b, 1974c; Gaillard y

Castellanos, 1976), de modo que el estatus de algunas especies de este grupo aún es confuso.

El conocimiento taxonómico de este género es fragmentario o limitado a registros puntuales en las regiones patagónica y parano-platense; la mayoría de los trabajos focalizó, en cambio, aspectos ecológicos y paleontológicos (Alda *et al.*, 2010; Canepuccia *et al.*, 2007; Cazzaniga y Fiori, 2006; Darrigran, 1995; De Francesco, 2007; De Francesco e Isla, 2003, 2004a, 2004b; Martín, 2002; Martín, 2008; Martín y Negrete, 2006).

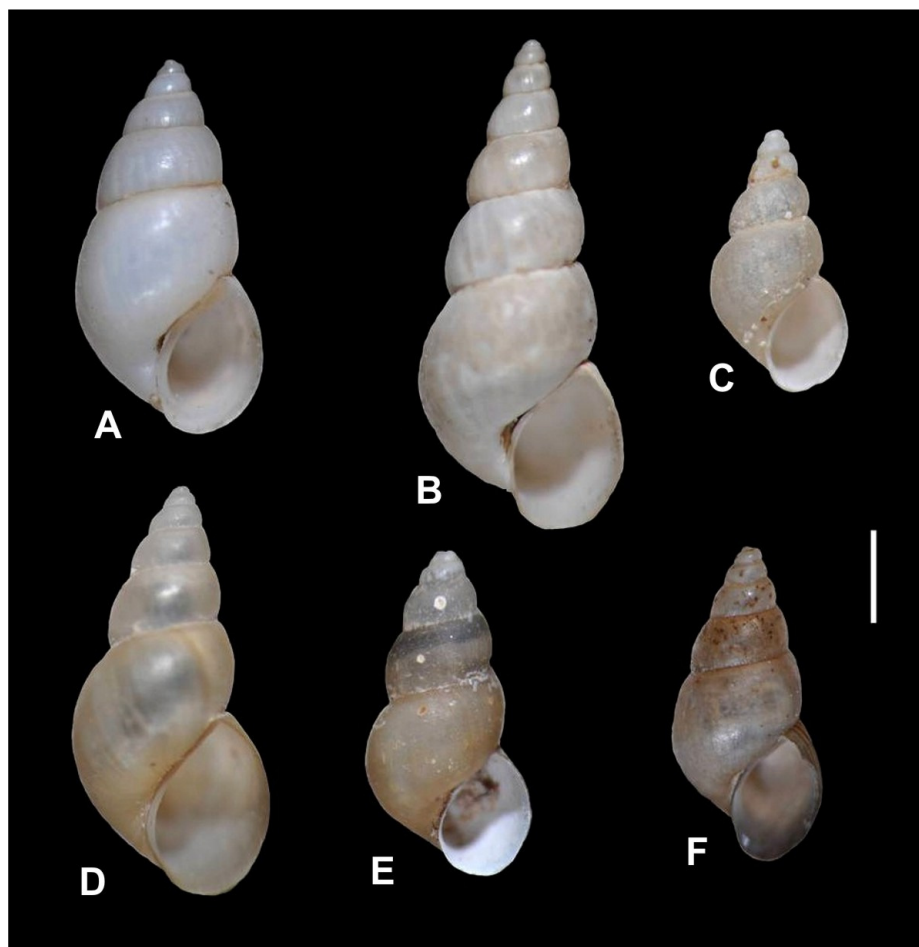


Figura 3. A. *Heleobia peiranoi* (Weyrauch, 1963), holotipo B. *H. peiranoi*, paratipo (serranías del Timbó, Tucumán). C. *H. vianai* (Parodiz, 1960) (laguna La Brea, Jujuy). D. *H. tucumana* (Gaillard, 1974) (arroyo India Muerta, Tucumán). E. *Heleobia* sp. 1 (Aguas Calientes, Jujuy). F. *Heleobia* sp. 2 (Pozo del Pescado, Tucumán). Escala: 1 mm.

La región del NOA abarca una superficie de aproximadamente 470.000 km², en la que se distinguen dos ecorregiones con alto valor de endemismos: las Yungas y el Chaco. Asimismo la ubicación latitudinal, el relieve y las condiciones climáticas de la región propician el desarrollo de ecosistemas acuáticos heterogéneos, que alojan una fauna de gasterópodos dulceacuícolas poco estudiada hasta el momento (Fernández y Rumi, 1984).

En esta región se registraron cuatro especies de *Heleobia* (Gaillard y Castellanos, 1976; Rumi *et al.*, 2008): *H. tucumana* (Gaillard, 1974), *H. vianai* (Parodiz, 1960), *H. peiranoi* (Weyrauch, 1963) y *H. occidentalis* (Doering, 1885).

Heleobia peiranoi (Fig. 3A–B), descrita a partir de conchillas subfósiles en la serranía del Timbó (provincia de Tucumán), carece hasta el momento de toda información anatómica.

Heleobia vianai (Fig. 3C), registrada por Gaillard y Castellanos (1976) en la provincia de Jujuy (laguna La Brea), fue descrita originalmente de un ambiente salino de la provincia de La Rioja. Fue considerada como sinónimo de *H. occidentalis* por Cazzaniga (1980).

Heleobia tucumana (Fig. 3D) solo cuenta con dos registros para la región: el arroyo Hornillo (afluente del río Salí) en la provincia de Tucumán (localidad tipo) y el arroyo Tala en la provincia de Salta (Gaillard, 1974c).

Heleobia occidentalis, mencionada para las provincias de Tucumán (serranía del Timbó), Santiago del Estero, San Juan, San Luis y Mendoza, fue considerada por algunos autores (Doering, 1885; Weyrauch, 1963) como una subespecie de *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835).

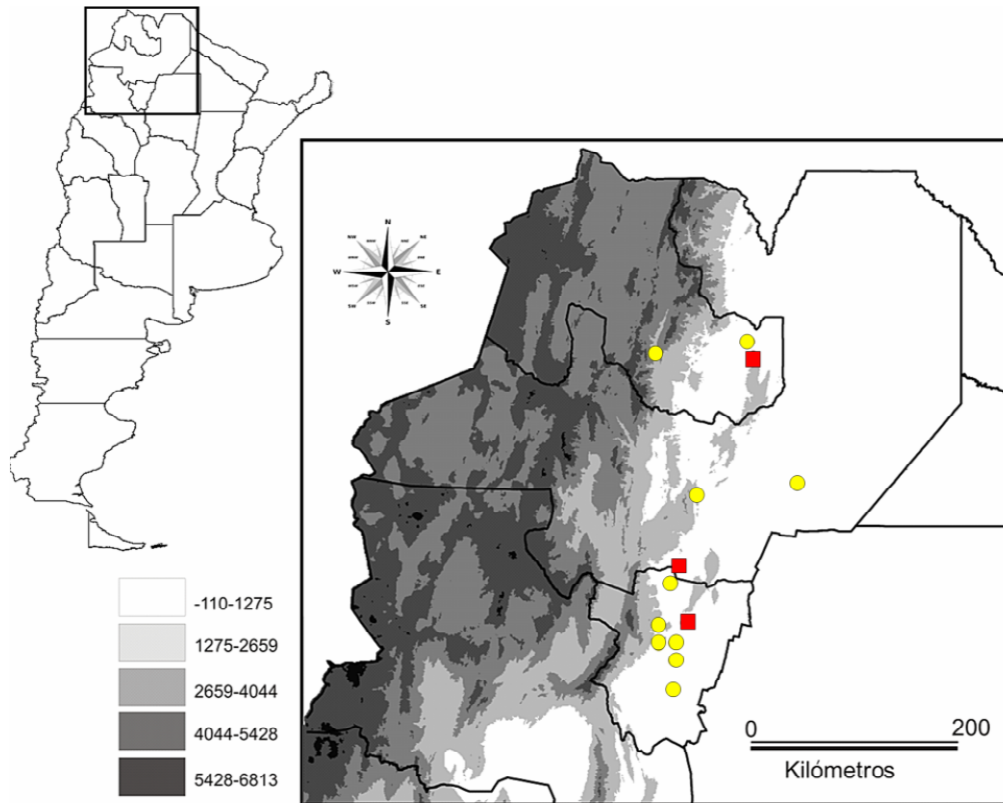


Figura 4. Mapa de distribución del género *Heleobia* en el noroeste argentino. Se muestran las localidades previamente conocidas (cuadrados rojos) y los nuevos registros (círculos amarillos).

Para ampliar el conocimiento de este género en el NOA, se hicieron muestreos en distintos ambientes acuáticos. Los datos geográficos registrados en el campo junto a las localidades ya consignadas en la bibliografía se reunieron en un mapa actualizado de distribución del género (Fig. 4).

Se hicieron disecciones de los especímenes recolectados, siguiendo las técnicas de Hershler y Ponder (1998) y analizando principalmente caracteres morfológicos del cefalopíe, la forma del ctenidio y del osfradio, y la morfología del pene.

De las 35 localidades muestreadas, solo diez produjeron registros de *Heleobia*. Estos sitios eran ambientes lóticos con sustratos arenosos o arenoso-pedregosos. Se identificaron tres entidades de *Heleobia*: *H. tucumana*, *Heleobia* sp. 1 y *Heleobia* sp. 2 (Fig. 3E, F).

En *H. tucumana* la superficie dorsal cefálica está pigmentada de forma difusa, de color pardo oscuro; los tentáculos son cilíndricos, alargados, pigmentados en la porción basal y alrededor de los ojos; la probóscide es rectangular, más ancha que larga, fuertemente pigmentada salvo en las porciones distal y ventral. Porción distal de la probóscide

con indentación profunda que forma dos lóbulos. Borde anterior del pie indentado y con procesos laterales que forman dos lóbulos subrectangulares. En *Heleobia* sp.1, la zona cefálica es grisácea, con pigmento difuso; los tentáculos son cilíndricos con escasa pigmentación concentrada en la parte media y en la base; la probóscide es rectangular, más larga que ancha, con escasa pigmentación sobre los pliegues de la probóscide y en los márgenes laterales; porción distal de la probóscide con fuerte lobulación. Borde anterior del pie con procesos laterales bien desarrollados.

La morfología del pene de *H. tucumana* coincidió con la detallada por Gaillard (1974c), salvo en el número de glándulas penianas, que en nuestro material fue de cinco (Fig. 5A). En *Heleobia* sp. 1 el glande es delgado, de extremo terminal redondeado, $\frac{1}{2}$ de la longitud de la base del pene; el número de glándulas varió de 4 a 6, y su forma era redondeada, sin base diferenciada (Fig. 5B). En *Heleobia* sp. 2 la longitud del glande fue $\frac{1}{3}$ de la base, mientras que las glándulas, redondeadas, estaban ubicadas en la porción proximal de la base del pene (Fig. 5C).

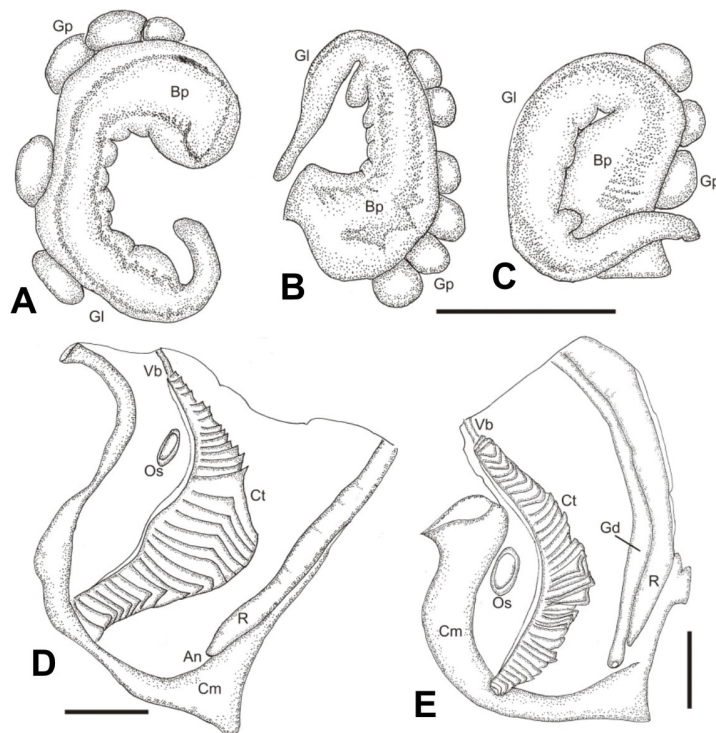


Figura 5. Morfología interna de especies de *Helicoboa* del noroeste argentino. A, morfología del pene de *H. tucumana*. B, morfología del pene de *Helicoboa* sp. 1. C, morfología del pene de *Helicoboa* sp. 2. D, E, porción de la cavidad paleal de *H. tucumana* y *Helicoboa* sp. 1, respectivamente, en la que se muestra la disposición y forma del ctenidio y del osradio. Abreviaturas: An: ano; Bp: base del pene; Cm: collar del manto; Ct: ctenidio; Gd: gonoducto; Gl: glándula; Gp: glándula peniana; Os: osradio; R: recto; Vb: vena branquial. Escala: 0,5 mm.

Los filamentos ctenidiales de *H. tucumana* son triangulares, más anchos que largos, casi de un mismo tamaño hasta la mitad de la longitud del ctenidio; hacia la porción distal, los filamentos se reducen en tamaño (Fig. 5D). En *Helicoboa* sp. 1 también son triangulares, pero de base y altura similares, dando al ctenidio una forma general alargada; a partir de su porción media, en dirección a la vena branquial, los filamentos se angostan ligeramente (Fig. 5E).

En *H. tucumana* el osradio es alargado y se encuentra situado en una posición opuesta a la porción posterior del ctenidio. Por el contrario, en *Helicoboa* sp. 1 el osradio se ubica de forma opuesta a la parte anterior del ctenidio, cercano al borde del collar del manto (Fig. 5 D, E).

Con los resultados obtenidos solo es posible confirmar hasta el momento la presencia de *H. tucumana* en el NOA. Estudios taxonómicos que actualmente se llevan a cabo permitirán confirmar si *Helicoboa* sp. 1 y *Helicoboa* sp. 2 corresponden a alguna/s de las especies citadas previamente para la

región (*H. occidentalis*, *H. peiranoi*) o, eventualmente, a nuevas entidades.

Helicoboa peiranoi y *H. occidentalis* fueron citadas para la misma localidad en la provincia de Tucumán (serranías del Timbó). Por falta de información anatómica y dada la controversia sobre la validez de *H. occidentalis*, no es posible dar al presente una nueva interpretación. Según Doering (1885) esta especie tiene gran similitud con *H. parchappii* (una especie común en la región central y noreste del país). Cazzaniga (1980) propuso mantener su estatus de especie diferente a partir del análisis de la morfología peniana.

Estudios ecológicos recientes en la misma localidad analizada por Cazzaniga (1980) (De Francesco y Hassan, 2009) y en Mendoza (Ciocco y Scheibler, 2008b) solo constataron la presencia de *H. parchappii*, volviendo a generar dudas acerca de la validez de *H. occidentalis* como especie.

Es importante continuar y profundizar los estudios anatómicos en la región para contribuir a esclarecer el estatus taxonómico que mantienen muchas de las especies de este género.

6. Notas autoecológicas sobre *Heleobia parchappii*

Néstor J. Cazzaniga

Universidad Nacional del Sur, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia. San Juan 670, B8000ICN Bahía Blanca, Argentina. E-mail: ficazzan@criba.edu.ar

La disciplina tradicionalmente llamada autoecología, con raíces en la “historia natural” narrativa, cayó en relativo descrédito con el advenimiento de enfoques experimentales, que tienden a establecer modelos matemáticos, sobre hipótesis explícitas de corte popperiano. Con todo el beneficio que esto significa para el desarrollo de la ecología como ciencia, se llega a casos extremos en los que un investigador nunca vio vivos a los ejemplares que estudia e ignora, luego de años de trabajar con una especie, cómo se mueven, qué comen o cómo se relacionan esos individuos.

Una afirmación como la que antecede se podría confundir con un reclamo nostálgico de viejos naturalistas, pero –como bien aclara Boero (2009)– revalorizar la autoecología no significa volver al pasado, porque ahora se le puede dar un enfoque estadístico y formalizar rigurosamente las observaciones. Responde más bien a una necesidad práctica de integrar elementos de la historia de vida de los organismos a modelos de funcionamiento de la biodiversidad, para comprender mejor los procesos y tomar con más fundamento las decisiones de manejo (May y McLean, 2007).

Como en tantos otros temas, el aporte local sobre autoecología de *Heleobia* Stimson, 1865 es limitado. Hay, por supuesto, datos dispersos en trabajos descriptivos, que aportan observaciones aisladas. En esta nota reúno datos sobre tres aspectos de los hábitos y forma de vida de *Heleobia parchappii* (d’Orbigny, 1835) en cuyo estudio participé y uno más que aportaron Rossi y Gaillard (1979), con material del mismo ambiente y tiempo de los muestreos que dieron origen al trabajo de Cazzaniga (1982b).

Actividad circadiana

Heleobia parchappii –con desarrollo directo, sin fase larval libre– es capaz de dispersarse mediante flotación de juveniles y adultos, que adhieren el pie a la película superficial del agua, especialmente

cuando se producen picos de densidad (Cazzaniga, 1982b).

Cazzaniga y Fiori (2006) estudiaron la actividad diaria de esa especie en el laboratorio, demostrando un patrón cíclico circadiano de flotación, con un máximo cerca de la caída del sol y un mínimo poco después del amanecer. Este ritmo de actividad, en acuarios en los que no hubo ningún efecto por variaciones de nivel de agua, luz o temperatura que lo indujera– es de origen endógeno y coincide con el patrón más común en invertebrados que integran la deriva (*drift*) de animales bentónicos (Brittain y Eikeland, 1988; Smock, 2007). Los juveniles usan más frecuentemente la flotación que los adultos.

La velocidad de reptación sobre el sedimento no difiere en promedio entre machos y hembras, y oscila entre 1,4 y 2,1 cm min⁻¹. Sin embargo, los machos muestran una frecuencia de reptación nocturna significativamente mayor que las hembras. Este resultado es compatible con el planteo teórico de que el éxito reproductivo de las hembras está más limitado por su volumen corporal, mientras que el de los machos es una función del número de cópulas (Ribi y Arter, 1989). Este, a su vez, depende de la frecuencia de encuentros, que está en función de la velocidad o del tiempo de locomoción, y predice que los machos sean más móviles.

Refutación de un posible depredador

Las planarias de agua dulce (Platyhelminthes: Seriata) son animales carnívoros, que depredan principalmente sobre invertebrados vivos, heridos o recién muertos. Los ensayos experimentales de alimentación se han hecho casi siempre en el hemisferio norte (Reynoldson, 1983). *Girardia tigrina* (Girard, 1850) –una de las planarias más conocidas del mundo como modelo didáctico– incluye hasta un 10 % de gasterópodos en su dieta y, aunque los caracoles con opérculo escapan fácilmente a la depredación, las atraen positivamente, sobre todo si están heridos o moribundos (Pickavance, 1971).

Girardia anceps (Kenk, 1930) –morfológicamente afín a *G. tigrina* (Cazzaniga y Curino, 1987)– es un componente habitual del bentos de los arroyos del sur de la provincia de Buenos Aires, donde convive con *H. parchappii*. Se intentó caracterizar su espectro trófico a través de ensayos de laboratorio de oferta de presas y detección de presas a distancia (Cazzaniga *et al.*, 2002).

La planaria argentina se mostró mucho menos atraída por los caracoles que lo esperado. Ningún ejemplar intacto de *H. parchappii* fue atacado; solo lo fueron el 2 % de los ejemplares muertos y el 3 % de los heridos experimentalmente con una aguja. La dieta normal de este platelminto se centra en oligoquetos y larvas de insectos acuáticos.

Alimentación

En otros grupos zoológicos (*e.g.*, aves, peces) es común que se averigüen sus dietas por observación directa del contenido estomacal, pero este tipo de estudios es muy escaso en gasterópodos de agua dulce (Estebenet *et al.*, 2002).

Heleobia se asigna usualmente al gremio trófico de los alimentadores de depósito, básicamente detritívoros (Pereira *et al.*, 2011), pero no son frecuentes las observaciones directas de su comportamiento alimentario.

Según observaciones de Cazzaniga (1981c), *Heleobia parchappii* es un omnívoro poco selectivo, preferentemente raspador de perifiton, micro-animalívoro y necrófago. En sus heces se observan numerosos frústulos de diatomeas. Se la observó alimentándose sobre cadáveres de ostrácodos e ingiriendo rotíferos Bdelloidea vivos, cilióforos hipotricos y larvas de Chironomidae. El marcado tropismo de *H. parchappii* por permanecer casi permanentemente sobre la concha de *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Ampullariidae), cuando conviven en acuarios, parece estar relacionado con la frondosa comunidad epibionte que llevan esos grandes caracoles (*vide* Di Persia y Radici de Cura, 1972).

Para detectar una posible herbivoría sobre tejidos vivos de las plantas, se colocaron lotes de 500 ejemplares de *H. parchappii* en cristalizadores de 15 cm de diámetro con unas pocas hojas de *Potamogeton striatus* o verticilos de *Chara* sp. (las dos malezas acuáticas más abundantes en el ambiente de origen), con cambios diarios de agua y observaciones bajo microscopio estereoscópico. Al cabo de una semana, los caracoles mantenían una intensa actividad y un incesante movimiento radu-

lar sobre las plantas, pero no se detectó en estas ningún signo de daño. La base –o al menos una parte muy importante– de la alimentación de *H. parchappii* es el raspado de perifiton.

Epibiosis

Rossi y Gaillard (1979) describieron una epibiosis de diatomeas del género *Hyalodiscus* Ehrenberg, 1845 sobre *H. parchappii* en canales de drenaje de campos del sur de la provincia de Buenos Aires. Es un género de algas mayoritariamente marino, con algunas especies en aguas continentales salobres.

La salinidad del agua de esos canales aumenta gradualmente hacia la desembocadura en el mar (Cazzaniga, 1981c). *Heleobia parchappii* desarrolla allí poblaciones en aguas oligo- y mesohalinas. La intensidad de epibiosis por *Hyalodiscus* es mucho mayor en el sector de aguas más salobres (Rossi y Gaillard, 1979).

La diatomea cubre 0–10 % de la superficie de la concha en aguas con una salinidad de 3,38 g L⁻¹ y hasta 80–90 % cuando la salinidad llega a 6,45 g L⁻¹. La talla de los caracoles tiene una relación inversa con la salinidad y con la intensidad de la epibiosis (Fig. 6).

Los efectos de ambos factores (salinidad y epibiosis) no pueden discriminarse con base en estos datos, pero es probable que ambos combinados estén relacionados con las grandes fluctuaciones poblacionales que registró Cazzaniga (1982b) con sus muestreos en la sección mesohalina de esos ambientes.

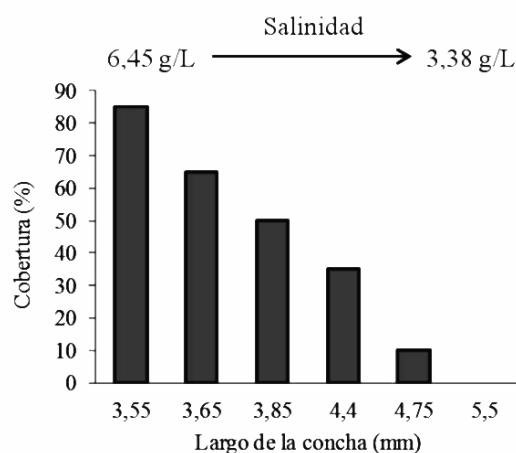


Figura 6. Epibiosis de diatomeas *Hyalodiscus* sp. sobre *Heleobia parchappii* en canales de drenaje del sur de la provincia de Buenos Aires. Datos de Rossi y Gaillard (1979), reelaborados.

Además de reducir el tamaño final de los caracoles, Rossi y Gaillard (1979) destacaron la dificultad que enfrentan las hembras de *H. par-chappii* para adherir cápsulas de huevos al

periostraco de las conchas de sus congéneres cuando las diatomeas cubren gran parte de su superficie. Esto provoca una alta proporción de huevos destruidos.

7. Estado actual del conocimiento sobre *Heleobia australis* y perspectivas futuras

Sandra M. Fiori^{*1,2} y María Cecilia Carcedo¹

¹Instituto Argentino de Oceanografía. Florida 8000 (Camino La Carrindanga km 7,5), Complejo CCT CONICET Bahía Blanca, Edificio E1. C.C. 804. B8000FWB Bahía Blanca, Argentina. *Autor corresponsal, e-mail: sfiori@criba.edu.ar

²Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur. San Juan 670, B8000ICN Bahía Blanca, Argentina.

Heleobia australis (d'Orbigny, 1835) es un gasterópodo intermareal característico de los ambientes protegidos de la acción directa del mar, como estuarios y lagunas costeras. Se distribuye desde Río de Janeiro (Brasil, 22°S) hasta el noreste de la Patagonia Argentina (40° S) (Gaillard y Castellanos, 1976).

Los depósitos fósiles de esta especie dan cuenta de su amplia distribución y abundancia en el cuaternario, desde Surinam hasta la Argentina, razón por la que es utilizada en la reconstrucción de paleoambientes costeros y como indicadora de cambios del nivel del mar (Aguirre y Farinati, 2000; Aguirre y Urrutia, 2002).

La densidad de *H. australis* declina en el centro de su rango de distribución geográfica y se incrementa hacia los límites norte y sur, conformando un diseño macroecológico de variación con concentración de la densidad en los límites del rango de distribución de la especie, similar al modelo descrito por Sagarin y Gaines (2002) (Tabla 1; Fig. 7). Si bien este patrón podría explicarse por variaciones de las condiciones ambientales, principalmente salinidad, ocurridas durante la última transgresión marina (Aguirre y Farinati, 2002), es necesario clarificar el rol de las variables ambientales que operan actualmente y que pueden condicionar la distribución espacial descrita.

Heleobia australis exhibe una gran plasticidad fenotípica, ajustando sus características vitales a las condiciones ambientales en las que se desarrollan sus poblaciones.

La temperatura parece ser el factor clave que gobierna el patrón latitudinal de esta especie, caracterizado por una disminución de las tasas de crecimiento individual y un alargamiento del ciclo de vida de norte a sur.

La población de *H. australis* del estuario de Bahía Blanca (39° S) tiene un ciclo de vida de casi tres años, con un único período de reclutamiento durante la época estival. Esto se contrasta con lo reportado para localidades ubicadas más al norte, como la laguna Imboassica en Río de Janeiro (22° S), donde su ciclo biológico es menos extendido (un año), los reclutamientos son más abundantes y las tasas de crecimiento mayores (De Francesco e Isla, 2003; Figueiredo-Barros *et al.*, 2006). Para elucidar el patrón descrito, es recomendable realizar estudios a distintas escalas espaciales con métodos similares y que incluyan una serie temporal significativa (estudio de más de un año de duración).

Heleobia australis genera un interés adicional por su uso potencial como bioindicador, ya que algunos cambios de sus parámetros poblacionales y rasgos biológicos (*e.g.*, la talla máxima) pueden ser provocados por alteración de los factores bióticos y abióticos de los eco-

sistemas acuáticos donde habita (Alda *et al.*, 2010; Figueredo-Barros *et al.*, 2006).

Futuros estudios a desarrollar en el estuario de Bahía Blanca pretenden comprender cómo

son afectadas las características morfológicas y la densidad poblacional de *H. australis* debido a la concentración de metales pesados en distintos hábitats.

Tabla 1. Fuentes de datos utilizados para inferir el patrón de distribución de la densidad promedio de *Heleobia australis* a lo largo de su rango de distribución geográfica.

Región	Localidad	Latitud	Longitud	ind. m ⁻²	Bibliografía
Río de Janeiro	Laguna Imboassica	22° S	42° O	60.033	Figueredo-Barros <i>et al.</i> (2006)
Río Grande Sul	Laguna Los Patos	32° S	52° O	25.890	Bemvenuti <i>et al.</i> (2003)
Buenos Aires	Río de la Plata	34° S	58° O	5.744	Giberto (2008)
Uruguay	Arroyo Pando	34° S	55° O	550	Passadore <i>et al.</i> (2007)
Buenos Aires	Laguna Mar Chiquita	37° S	57° O	630	De Francesco e Isla (2003)
Buenos Aires	Río Quequén Grande	38° S	58° O	177	De Francesco e Isla (2003)
Buenos Aires	Bahía Blanca	39° S	62° O	7.829	Carcedo, inédito
Buenos Aires	Bahía Anegada	40° S	62° O	10.500	Canepuccia <i>et al.</i> (2007)
Río Negro	Bahía San Antonio	40° S	64° O	300	Martinetto <i>et al.</i> (2010)
Río Negro	Caleta de los Loros	41° S	64° O	34.000	Canepuccia <i>et al.</i> (2007)

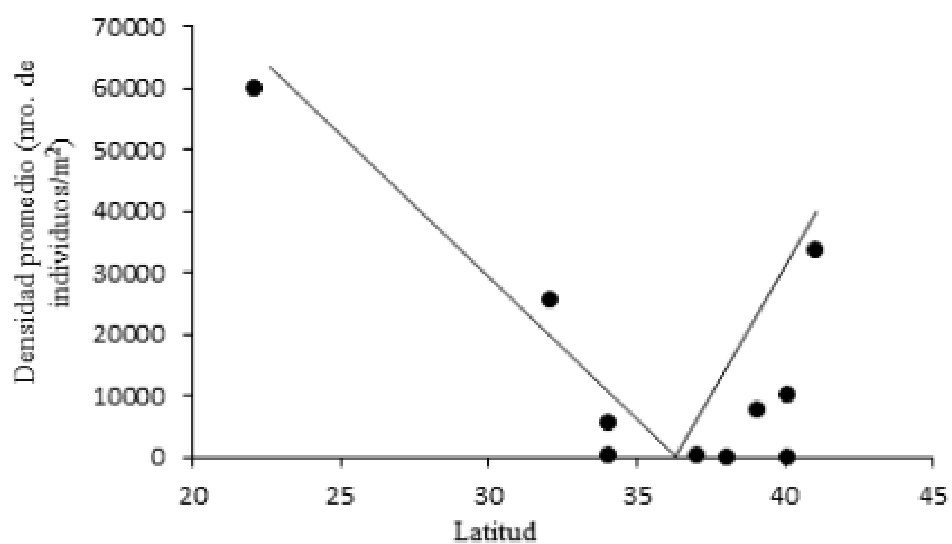


Figura 7. Densidades promedio de *Heleobia australis* para diez localidades a lo largo de su rango de distribución.

8. Variación morfométrica en *Heleobia australis* causada por parásitos trematodes y factores ambientales

Pilar Alda*¹, Nicolás Bonel², Néstor J. Cazzaniga² y Sergio R. Martorelli¹

¹Centro de Estudios Parasitológicos y Vectores, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de La Plata (CCT-La Plata-CONICET-UNLP). Calle 2 N° 584, B1902CHX La Plata, Argentina.

*Autor corresponsal, e-mail: pilaralda@fncym.unlp.edu.ar (PA), sergio@cepave.edu.ar (SRM)

²Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur. San Juan 670, B8000ICN Bahía Blanca, Argentina. E-mail: nbonel@criba.edu.ar (NB), ficazzan@criba.edu.ar (NJC)

Heleobia australis (d'Orbigny 1835) es uno de los componentes principales del bentos litoral atlántico de América del Sur (De Francesco e Isla, 2003) y el único coelópido que habita el estuario de Bahía Blanca (Elías *et al.*, 2004).

Es hospedador intermediario de digeneos como *Maritrema bonaerense* Etchegoin y Martorelli, 1997 (Microphallidae), *Ascocotyle longa* Ransom, 1920 (Heterophyidae) (Simões *et al.*, 2010), *Pygidiopsis macrostomum* Travassos, 1928 (Heterophyidae), *Acanthocollaritrema umbilicatum* Travassos *et al.*, 1965 (Cryptogonimidae) (Simões *et al.*, 2008, 2009) y *Microphallus simillimus* (Travassos, 1920) (Microphallidae) (Alda *et al.*, 2010).

El ciclo de vida de *M. simillimus* es abreviado, con solo dos hospedadores (Martorelli, 1991). La metacercaria enquistada dentro del esporocisto, que ocupa la gónada y la glándula digestiva del caracol, produciendo castración de individuos infestados (Fig. 8). El adulto se desarrolla en el intestino de aves que ingieren caracoles infestados.

Martorelli (1991) encontró adultos en el tero real *Himantopus melanurus* Vieillot, 1817 (Recurvirostridae), pero podrían existir otros hospedadores definitivos, como roedores y aves migratorias.

Figueiredo-Barros *et al.* (2006) reportaron diferencias morfométricas en conchas de *H. australis* de ambientes costeros del Brasil, con condiciones abióticas diferentes. Alda *et al.* (2010) también vieron diferencias de tamaño de las conchas de ejemplares de *H. australis* establecidos en dos ambientes diferentes del estuario de Bahía Blanca (Argentina). Allí, los individuos asentados en el sitio 2 (Villa del Mar), donde hay más depredadores (e.g., *H. melanurus*), mayor prevalencia de parásitos castradores (*M. simillimus*), mayor oleaje y más exposición a factores antropogénicos tuvieron un largo y ancho total de la concha significativamente menor que los del sitio 1 (Puerto Cuatre-

ros), comparativamente más protegido, calmo y no tan afectado por la actividad humana (Fig. 9, 10).

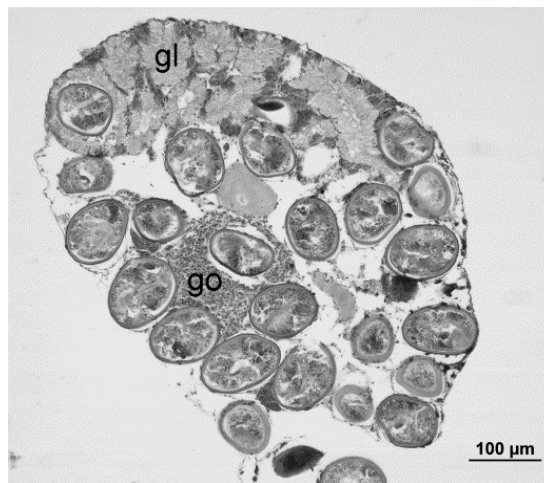


Figura 8. Gónada (go) y glándula digestiva (gl) de un ejemplar de *Heleobia australis* parasitado por *Microphallus simillimus*.

La tasa de mortalidad de una población es mayor si aumenta la cantidad de depredadores (Crowl y Covich, 1990) y parásitos castradores (Lafferty, 1993). En caracoles, esta mortalidad extrínseca influye en la asignación de energía para crecimiento o reproducción. Al aumentar la mortalidad extrínseca, los caracoles alcanzan madurez reproductiva con una talla menor y esto podría estar ocurriendo en las poblaciones de *H. australis* del estuario de Bahía Blanca.

La talla de los caracoles también es afectada por el grado de exposición a las olas y por acción antropogénica. Ambos factores aumentarían el stress

fisiológico, provocando un estancamiento del crecimiento somático. Ese *stress* también deprimiría las defensas inmunológicas del caracol, aumentando la probabilidad de infestación por parásitos. Los Caenogastropoda marinos tienden a ser más pequeños en zonas expuestas al oleaje que los que habitan zonas protegidas (Boulding, 1990), probablemente por la menor calidad y cantidad de alimento disponible (Kitching y Lockwood, 1974). En línea con esto, Alda *et al.* (2010) encontraron diferencias morfológicas a nivel individual. Los ejemplares parasitados tuvieron tamaños totales de la concha significativamente menores que los no parasitados.

Algunas especies de *Microphallus* causan gigantismo en caracoles de ciclo de vida corto (Levri *et al.*, 2005). Sin embargo, *M. simillimus* provocaría una reasignación de energía que, al restar crecimiento, elevaría la probabilidad de éxito reproductivo de los caracoles infestados (Fig. 11). En consecuencia, los individuos de *H. australis* parasitados se reproducirían a tallas menores que los no parasitados, como describió Lafferty (1993) para *Cerithidea californica* (Haldeman, 1840).

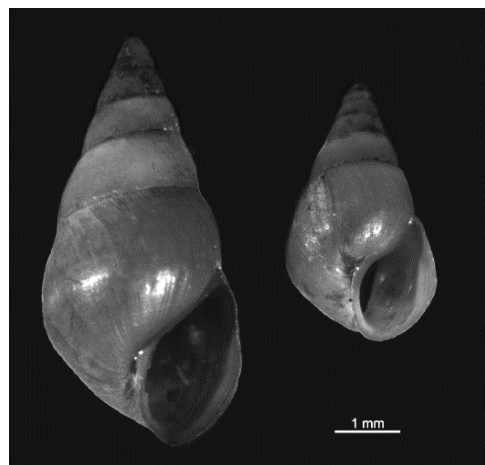


Figura 9. Ejemplares adultos no parasitados de *Heleobia australis* de Bahía Blanca. El de la izquierda proviene de un ambiente protegido, poco afectado por alteraciones antrópicas; el de la derecha es representativo de una localidad cercana a los puertos, con más densidad de depredadores y mayor energía de olas (Modificado de Alda *et al.*, 2010).

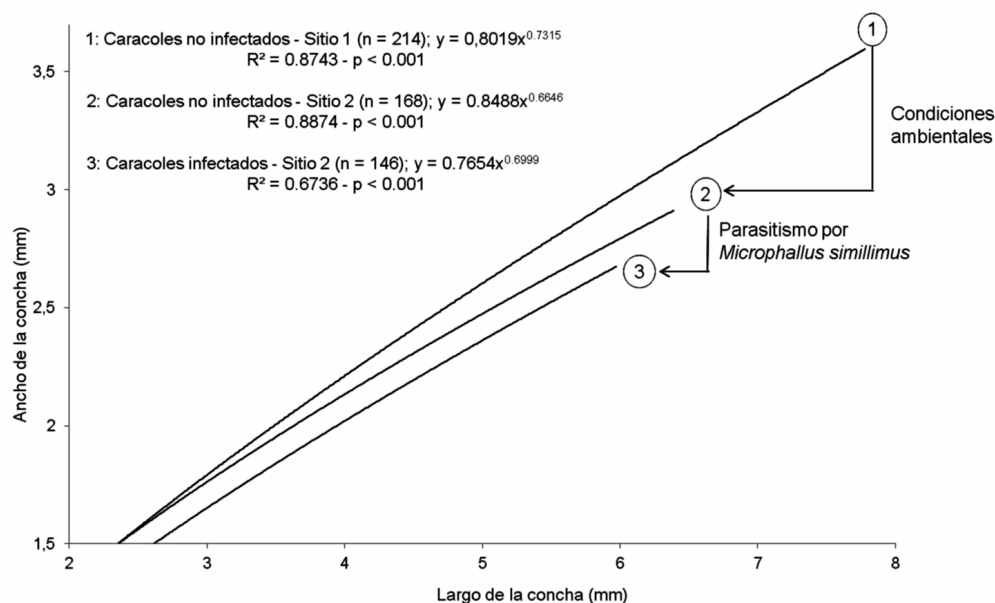


Figura 10. Curvas alométricas de la relación largo total y ancho total para los individuos no infestados del Sitio 1 e infestados y no infestados del Sitio 2 (Modificado de Alda *et al.*, 2010).

En estudios ecológicos es difícil identificar una variable como único factor responsable de los cambios fisiológicos o demográficos, ya que existen otros factores, bióticos o abióticos, que tienden a coincidir o a superponerse en el tiempo y el espa-

cio. En la figura 11 se resumen esquemáticamente algunos factores que podrían ser responsables, en mayor o menor grado, de las variaciones morfométricas de la concha de *H. australis* registradas en el estuario de Bahía Blanca.

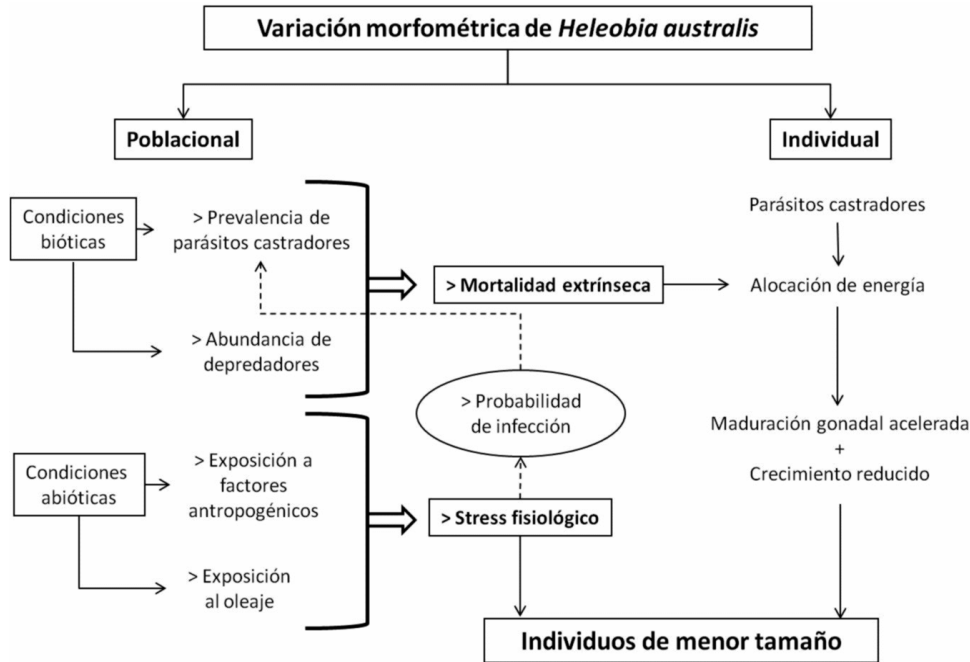


Figura 11. Condiciones bióticas y abióticas que generan diferencias morfométricas en la concha de *Heleobia australis* a nivel poblacional e individual en el estuario de Bahía Blanca.

9. Estudios poblacionales, reproductivos y de parásitos gonadales en especies de *Heleobia* de la Cuenca del Plata

Stella Maris Martín

División Zoología Invertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n. B1900FWA La Plata, Argentina. E-mail: smartin@fcnym.unlp.edu.ar
Investigadora de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.

Los estudios sobre crecimiento poblacional y estructura de tallas en poblaciones del género *Heleobia* Stimpson, 1865 de la Cuenca del Plata son muy escasos.

Se investigó una población de *Heleobia piscium* (d'Orbigny, 1835) de la Reserva Natural de Usos Múltiples Isla Martín García (34° 11' 25" S; 58° 15' 38" O, provincia de Buenos Aires) (Martín, 2008), pero aún no se cuenta con información demográfica de *Heleobia guaranitica* (Doering, 1885), que es otra especie del mismo grupo que habita en la misma localidad, aunque en muy bajo número de individuos (Martín y Negrete, 2006).

Tampoco se estudiaron poblaciones de *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) de esta región.

Heleobia piscium es una especie muy variable, que muestra diferencias de talla y morfología según el tipo de ambientes en que se desarrolle (Gaillard, 1973b). Se analizó su crecimiento individual en las condiciones naturales de pozas costeras de la Isla Martín García. La población exhibió una compleja y dinámica estructura de tallas a lo largo de un ciclo anual. Se detectaron dos cohortes, a las que se les aplicó la ecuación de von Bertalanffy. La temporada reproductiva va desde principio del verano hasta entrado el período otoñal (Martín y Díaz, 2011).

Antes de este trabajo no se habían estudiado la dinámica de poblaciones ni el patrón de crecimiento de especies de *Heleobia* en la Cuenca del Plata, por lo que las eventuales comparaciones solo podían hacerse con los estudios demográficos realizados por Cazzaniga (1982b) en poblaciones australes de *H. parchappii*, y por De Francesco e Isla (2004a), quienes analizaron el período reproductivo y el rango de crecimiento de *H. parchappii* en canales de drenaje del sur de la provincia de Buenos Aires y en ambientes salobres de la laguna costera Mar Chiquita, Buenos Aires, respectivamente.

El largo pico anual de puestas de huevos detectado para *H. piscium* en el Río de la Plata (desde el verano hasta mediados del otoño) difiere de los dos picos de reclutamiento –uno en primavera y otro en otoño– señalados para *H. parchappii* tanto por Cazzaniga (1982) como por De Francesco e Isla (2004a). La temperatura sería el principal factor regulador del patrón de crecimiento de *H. piscium*. La renovación de la estructura de tallas de la población estudiada coincide con los mayores valores observados de temperatura del agua, de diciembre a marzo. Esta variable parece ser un importante factor de mortalidad, particularmente para las clases de mayor tamaño.

Para analizar la incidencia de larvas de Digenea en gónadas femeninas y masculinas, se estudió una población de *H. parchappii* de una laguna artificial del partido de Tigre, provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2010), con recolecciones mensuales de mayo 2005 a mayo 2006 y se analizaron 639 ejemplares.

Se estudiaron histológicamente los estados de desarrollo de las gónadas, en relación a la presencia de larvas y a los efectos que estas pueden producir en el tejido gonadal. La mayor prevalencia parasitaria ocurrió en julio de 2005, con el 55 % de los gasterópodos infestados. En algunas etapas del desarrollo gonadal, las células de la serie gametogénica fueron parcialmente reemplazadas por los diferentes estadios larvales de los digeneos.

El mayor porcentaje de ocupación del tejido gonadal por parte de parásitos se vio en ejemplares recolectados en mayo y agosto de 2005 (otoño-invierno). En estos se observó que aproximadamente el 75 % de la gónada estaba afectada en las hembras, mientras que en los machos los folículos estaban afectados en un 50 %. Hembras y machos de esta población, que se encontraron en etapas de maduración total y evacuación de las gametas, respectivamente, tenían la mayor cantidad de larvas de Digenea. Esta condición puede causar castración o vaciamiento parcial de los folículos gonádicos y, por lo tanto, inferimos que la alta prevalencia de dichas larvas en los ejemplares de mayor tamaño se relacionaría con su madurez sexual.

La presencia de larvas de Digenea a lo largo del año en *H. parchappii* indicaría que los parásitos encuentran en los ambientes artificiales antropizados un lugar propicio para completar sus ciclos de vida, pudiendo afectar a la fauna autóctona, mascotas e inclusive al hombre (Ostrowski de Núñez, 1975).

10. *Heleobia conexa* y *H. australis* como bioindicadores de fauna y de fluctuaciones ambientales en la laguna Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina)

Jorge A. Etchegoin* y Matías J. Merlo

Laboratorio de Parasitología, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC, CONICET-UNMDP), Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3350, B7602AYL Mar del Plata, Argentina. *Autor corresponsal, e-mail: jetchego@mdp.edu.ar (JAE), mjmerlo@mdp.edu.ar (MJM)

La necesidad de conservar o restaurar ambientes en el marco del cambio climático global, derivó en un incremento notable de estudios recientes sobre

diversidad biológica. Investigaciones recientes valorizaron el estudio de los parásitos con ciclos de vida complejos como herramientas para estudiar

comunidades bióticas y como bioindicadores de fluctuaciones ambientales, dada su importancia numérica, ecológica, económica y médica (Bartoli y Boudouresque, 2007; de Meeûs y Renaud, 2002; de Meeûs *et al.* 2003; Loreau *et al.*, 2005; Poulin y Morand, 2004).

Los parásitos que requieren varios hospedadores para completar sus ciclos de vida podrían detectar disturbios e impactos que interfieren con la eficiencia de transmisión de un hospedador a otro. Entre los parásitos con ciclos de vida complejos, los trematodos digeneos fueron señalados como los marcadores biológicos más eficientes.

Los digeneos utilizan las redes tróficas para completar sus ciclos de vida, permitiendo inferir ciertas relaciones tróficas que funcionan dentro de un ecosistema (Marcogliese, 2001). Así, los digeneos larvales en hospedadores intermediarios primarios son, por lo tanto, indicadores positivos de las comunidades de hospedadores y sus relaciones tróficas (Huspeni *et al.*, 2005; Lafferty, 1997; Lafferty *et al.*, 2006; Marcogliese, 2005).

El estudio de digeneos larvales en moluscos da información significativa sobre las comunidades locales con un esfuerzo relativamente menor y podría ser una prioridad cuando se cuenta con recursos limitados para monitorear un ecosistema (Huspeni *et al.*, 2005). Identificando las cercarias a nivel de familia, es posible acceder a información sobre la diversidad faunística de un área y tipificar los hospedadores intermediarios secundarios (crustáceos, peces, etc.) y definitivos (aves, peces, reptiles, anfibios o mamíferos) que utilizan esos digeneos para completar sus ciclos de vida.

Generalmente, los indicadores ecológicos se basan en que las condiciones favorables a determinado organismo deben serlo también para otros miembros de la comunidad. En cambio, al considerar a los digeneos larvales como indicadores, las “condiciones favorables” son, básicamente, los organismos (Huspeni *et al.*, 2005). Como el ciclo de vida de cada especie de digeneos depende de varios animales de vida libre que interactúan, un ecosistema con una rica cadena trófica de peces, aves e invertebrados suele originar una abundante comunidad de digeneos larvales. Esta comunidad, entonces, provee una historia integrada de los animales de vida libre que han usado el área bajo estudio en la escala de tiempo comprendida por la vida del caracol y sus digeneos (de uno a 15 años) (Lafferty, 2005).

El estudio de comunidades de digeneos larvales en moluscos se aplica también para evaluar la

presión antrópica sobre el ambiente, que se traduce en polución por eliminación de sustancias o desechos químicos (acción directa) o en disturbios derivados de la presencia humana (indirecta) (Lafferty, 1997). Además, el cambio climático global se indicó como causa potencial de fluctuaciones en poblaciones parasitarias (Poulin y Mouritsen, 2006).

Heleobia conexa (Gaillard, 1974) y *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835) son muy abundantes en la laguna Mar Chiquita (37° 32' S; 57° 19' O). *Heleobia conexa* se localiza usualmente en la zona media del cuerpo principal de la laguna, solo en los agregados calcáreos (bochones) que construye el poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus* Fauvel, 1923 (Serpulidae) (Bruschetti *et al.*, 2009; De Francesco e Isla 2003). *Heleobia australis*, en cambio, habita áreas con influencia marina en los estuarios y, específicamente en la laguna Mar Chiquita, se encuentra en el fango del lecho de los arroyos, en los sedimentos de la laguna, en bochones de *F. enigmaticus* y bajo piedras u objetos artificiales (De Francesco e Isla, 2003; Parietti, 2011).

En cuatro sitios de muestreo en la laguna, ambas especies de *Heleobia* Stimpson, 1865 actúan como primeros hospedadores intermediarios de al menos 24 especies de digeneos (Etchegoin, 1997; Merlo, 2009; Merlo y Etchegoin, 2011; Parietti, 2011). La estructura de las comunidades parasitarias de los dos hospedadores resulta de la influencia de la heterogeneidad temporal y espacial, así como de la distribución de los hospedadores definitivos en el área (Etchegoin, 1997, 2001; Merlo, 2009; Merlo y Etchegoin, 2011; Parietti, 2011).

En el patrón de heterogeneidad temporal de las comunidades de digeneos de *Heleobia* se pueden incluir las fluctuaciones de los factores abióticos (principalmente las estacionales de temperatura, que afectan la transmisión de los estadios de vida libre de los digeneos) y la coincidencia estacional en la distribución de los hospedadores intermediarios y definitivos de cada ciclo de vida (sobre todo la abundancia notoria de aves migratorias durante la primavera y el verano).

La heterogeneidad espacial resulta, principalmente, de las diferentes características topográficas e hidrológicas de los sitios de muestreo considerados. Los recreos Juan y Juan y San Gabriel, en comparación con los arroyos Cangrejo y Cangrejito, presentan áreas de playas más amplias, menos expuestas a variaciones bruscas de las corrientes de agua, con zonas fangosas que quedan expuestas por la acción de los vientos o por el descenso en el nivel de las aguas. Estas zonas son utilizadas por

las aves como áreas de alimentación, “dormideros” o áreas de descanso y, asimismo, presentan una ictiofauna más diversa (con peces dulceacuólicas, estuariales y marinos estuario-dependientes).

Otra característica ambiental importante es la presencia de bochones calcáreos de *F. enigmaticus*, que incrementan la complejidad topográfica y la diversidad bentónica de la laguna (Schwindt *et al.*, 2001), y albergan distintas especies de cangrejos, poliquetos, anfípodos y moluscos (Bruschetti *et al.*, 2009; Luppi y Bas, 2002; Obenat *et al.*, 2006; Schwindt *et al.*, 2001). Asimismo, los bochones son utilizados como áreas de alimentación y descanso por distintas especies de aves acuáticas y costeras (Bruschetti *et al.*, 2009). La concentración de invertebrados y vertebrados favorece, por lo tanto, el contacto de los distintos hospedadores de los ciclos de vida de los digeneos, transformando a los bochones en potenciales focos de transmisión de estos parásitos (Merlo y Etchegoin, 2011).

La identificación de tipos morfológicos de cercarias y su asignación a las distintas familias de digeneos, permitió hipotetizar qué hospedadores definitivos (vertebrados) contribuirían a conformar las comunidades de digeneos larvales en las dos especies de *Heleobia*. En primer lugar aparecen las aves, seguidas por los peces y, en último lugar, reptiles y anfibios (Etchegoin, 1997; Merlo, 2009; Parietti, 2011).

El esquema de presencia de vertebrados obtenido a partir del análisis parasitológico de los gasterópodos, coincidió con estudios de los especialistas en vertebrados. De hecho, las aves pueden considerarse uno de los grupos de vertebrados más diversos y abundantes en la laguna, ya que la zona funciona como sitio de concentración de aves locales y migratorias (Ferrero, 2001). En general, los valores más altos de presencia y abundancia de digeneos larvales en los moluscos también coincidió con las áreas de descanso y alimentación de las aves (incluidos los bochones de *F. enigmaticus*).

Identificar los digeneos larvales de *H. conexa* y *H. australis* permitió, entonces, establecer un esquema de distribución y abundancia de los distintos grupos de vertebrados, por lo que las

comunidades de digeneos larvales pueden considerarse potenciales bioindicadores de diversidad y abundancia faunística (Merlo y Etchegoin, 2011).

El estudio de comunidades de digeneos larvales también sirvió para detectar fluctuaciones ambientales de origen antrópico. El primer caso se refiere a una comparación entre la presencia y abundancia de digeneos larvales en *H. australis* del arroyo Cangrejito y en *H. conexa* de los recreos Juan y Juan y San Gabriel (Etchegoin, 1997). La comunidad de digeneos larvales de *H. australis* fue menos diversa y abundante, dominada por tipos morfológicos de cercarias que culminan sus ciclos de vida en peces. El arroyo Cangrejito está sobre la ruta de ingreso a la villa de Mar Chiquita y es muy utilizada como sitio de recreación y pesca. La presencia humana, sumada a la eliminación progresiva de los bochones de *F. enigmaticus*, dificultan el uso del arroyo como zona de descanso y alimentación de las aves, determinando un descenso notorio en la riqueza de la comunidad de digeneos larvales en el arroyo.

El segundo caso fue detectado en el recreo Juan y Juan en 1999, cuando reabrió al público luego de varios años. Los dueños del recreo habían eliminado la mayoría de los bochones de *F. enigmaticus* y se observó un descenso drástico e inmediato en la riqueza y abundancia de la comunidad de digeneos larvales de *H. conexa* (atribuible al desplazamiento de las aves hacia otras áreas de alimentación y descanso). Con la progresiva recolonización del poliqueto y el regreso de las aves a la zona, la comunidad de digeneos larvales se restableció lentamente (Merlo, 2009; Merlo y Etchegoin, 2011).

Se puede concluir que las comunidades de digeneos larvales se restablecen en las dos especies de *Heleobia* de la laguna Mar Chiquita siguiendo el ciclo de vida de los moluscos y la presencia de hospedadores definitivos en la zona. Esto les confiere una rápida y eficiente respuesta a los factores bióticos y abióticos y a las fluctuaciones ambientales por influencia antrópica. Son, entonces, bioindicadores confiables y efectivos de fluctuaciones ambientales, así como de abundancia y diversidad de fauna.

11. Cuestiones de nomenclatura

Néstor J. Cazzaniga

Universidad Nacional del Sur, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia. San Juan 670, B8000ICN Bahía Blanca, Argentina. E-mail: ficazzan@criba.edu.ar

La mayoría de las dudas y conflictos que surgen de las publicaciones sobre Cochliopidae Tryon, 1866 sudamericanos son de naturaleza taxonómica más que de nomenclatura. Sin embargo, algunas variantes incorrectas persisten todavía y –a partir de las consultas recibidas de distintos colegas– parece conveniente resumir lo fundamental de la historia nomenclatural del género *Heleobia* Stimpson, 1865 y mencionar los artículos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999) que justifican o no las variaciones advertidas. Mucho de lo que se comenta aquí ya fue aclarado hace tiempo en distintas publicaciones.

Grupo familia

Se acepta en forma creciente el rango de familia atribuido a Cochliopidae en el nomenclador de Bouchet y Rocroi (2005) (género tipo: *Cochliopa* Stimpson, 1865), que se basa en los trabajos de Liu *et al.* (2001) y Wilke *et al.* (2001). Sin embargo, aún es frecuente que se trate a Cochliopinae Tryon, 1866 como una subfamilia de Hydrobiidae Troschel, 1857 (género tipo: *Hydrobia* Hartmann, 1821). Por el principio de coordinación (artículo 36.1 del Código), el nombre de esta familia era un homónimo de la subtribu Hydrobina Mulsant, 1844 (género tipo: *Hydrobius* Leach, 1815; Coleoptera). En concordancia con el artículo 55.5 del Código y para evitar la homonimia, la Comisión Internacional resolvió que la subtribu de coleópteros se llamara Hydrobiusina Mulsant, 1844 e incorporó Hydrobiidae Troschel, 1857 (Gastropoda) a la Lista Oficial de Nombres (ICZN, 2003).

Dentro de Cochliopidae se identifican tres clados que tendrían categoría de subfamilias (Bouchet y Rocroi, 2005): Cochliopinae; Littoridininae Thiele, 1928 y Semisalsinae Giusti y Pezzoli, 1980. La sinonimia subjetiva *junior* de *Semisalsa* Radoman, 1974 con *Heleobia* Stimpson, 1865, establecida por Davis *et al.* (1982), no obliga a invalidar el nombre Semisalsinae Giusti y Pezzoli, 1980, que tiene prioridad frente a Heleobiini (o Heleobiinae) Bernasconi, 1991 (artículo 40.1 del Código). Por lo

tanto, *Heleobia* debe clasificarse en la subfamilia Semisalsinae, salvo que surja alguna iniciativa para que la Comisión Internacional resuelva en contrario.

Grupo género

En este nivel hay ya pocas imprecisiones de nomenclatura (aunque muchas de taxonomía). Las primeras cinco especies que reconoció d'Orbigny (1835) fueron asignadas al género *Paludina* Férussac, 1812. Junto con la descripción detallada de esas especies, d'Orbigny (1840, en: 1834–1847) (*vide* Sherborn y Griffin, 1934) creó el subgénero *Paludestrina*, de modo que –más allá del uso binomial que se daba a los subgéneros en aquella época– los nombres originales de las tres especies nuevas que agregó d'Orbigny (1840) también deberían citarse como integrantes de *Paludina*, mencionando o no el subgénero, cuyo uso es optativo (artículos 4.2 y 6.1): *Paludina charruana*, *Paludina isabelleana* y *Paludina culminea* (como la citó Philippi, 1860), o bien *Paludina (Paludestrina) charruana*, *Paludina (Paludestrina) isabelleana* y *Paludina (Paludestrina) culminea*.

Paludestrina es un sinónimo objetivo *junior* de *Hydrobia* Hartmann, 1921 (especie tipo: *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805; ICZN, 2003), como expusieron claramente Frauenfeld (1864) y autores posteriores. Por eso, en la segunda mitad del siglo XIX, las especies que hoy pertenecen a *Heleobia* se incluyeron en el género *Hydrobia*, por ejemplo, en los trabajos de Martens (1868), Strobel (1874) y Doering (1885). Pese a los esfuerzos de Ihering (1895) y Parodiz (1955) por revalidar *Paludestrina* –contestados, respectivamente, por Pilsbry (H.A.P., 1896) y por Pilsbry [ya fallecido] y Baker (H.A.P. y B.B., 1958)– la sinonimia objetiva no está sujeta a opinión, sino que surge de la letra misma del trabajo original de d'Orbigny (1840, en 1834–1847).

El género *Littoridina* fue descrito por Souleyet (1852) en la última parte de una obra proyecta-

da por Eydoux y Souleyet, que se publicó de 1841 a 1852. Aunque Fortuné Eydoux falleció en 1841, su nombre figuró hasta el final como primer autor de la obra. El prefacio aclara, sin embargo, que la redacción es solo de Souleyet. Frecuentemente los zoólogos no leen el prólogo de estas obras, aunque a veces es necesario para entender su contenido (Cowie *et al.*, 2004). En particular, la portada de la parte referida a moluscos menciona a Souleyet como único autor. Las antiguas atribuciones del género *Littoridina* a ambos como coautores del nombre (Dollfus, 1911; Kobelt, 1883; Pilsbry, 1896; Stimpson, 1865) fueron rectificadas por Pilsbry (1911) y autores posteriores. Sin embargo, ocasionalmente reaparece el mismo error (Simone, 2006).

Stimpson (1865) sostuvo que *Littoridina* era un sinónimo *junior* de *Hydrobia* y propuso tentativamente el nombre *Heleobia* para las formas sudamericanas afines a *Paludina culminea* d'Orbigny, 1840, que se acepta como su especie tipo (Davis *et al.*, 1982). La disponibilidad del nombre *Heleobia* no se ve afectada porque haya sido propuesto condicionalmente, porque esto ocurrió antes de 1961 (artículo 15.1 del Código).

El género *Lyrodes* Doering fue establecido en 1885 y no en 1884 como figura en muchas de las publicaciones que lo citan. Si bien el volumen 7 del *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* comenzó a publicarse en 1884, el trabajo de Doering (pp. 457–474) apareció en la cuarta entrega, cuya portada dice “1885” al pie. En muchas bibliotecas, al encuadernar en un solo volumen esas entregas, se descartaron las tapas, originando este tipo de confusiones. Parodiz (1960a) fue tal vez el primer autor que dio la fecha correcta.

No hubo más descripciones de géneros hasta que Haas (1955, 1957) aportó seis nuevos nombres. Todos ellos figuran como sinónimos subjetivos *junior* de *Heleobia* en Hershler y Thompson (1992).

Por fin, *Strobiliella* Cazzaniga, 1981 –que también se incluyó como sinónimo subjetivo de *Heleobia* en Hershler y Thompson (1992) y Kabat y Hershler (1993)– es un homónimo *junior* del subgénero *Clausilia* (*Strobiliella*) Nordsieck, 1977. Por lo tanto, en caso de que taxonómicamente corresponda separarlo de *Heleobia*, requerirá de un nombre de reemplazo.

Grupo especie

Los nombres específicos originales de las primeras cinco especies descritas por d'Orbigny son los que

figuran en su *Synopsis* de 1835: *Paludina andicola*, *P. cumingii*, *P. piscium*, *P. parchappii* y *P. australis*, en ese orden. El autor modificó luego el nombre original *andicola* por *andecola* (p. 385 del *Voyage*), pero dado que, al hacerlo, citó en forma inexacta el nombre original como *andecola*, no se considera una enmienda, sino una ortografía subsecuente incorrecta (artículos 33.2.1 y 33.3) que no tiene disponibilidad, aunque la ortografía subsecuente haya sido usada por algunos autores posteriores (e.g., Blume, 1958; Haas, 1955; Pilsbry, 1924; Ramírez *et al.*, 2003).

Los genitivos terminados en *-ii* derivados de nombres latinizados de personas deben conservar esas dos letras si estaban en la ortografía original (artículo 32.3 del Código). Figueiras (1964) cambió en forma intencional el nombre *parchappii* (dedicado al agrimensor Narcise Parchappe) por *parchappei*. Para hacerlo citó el nombre original seguido de la frase “debe decirse *parchappei*”, lo que encuadra concretamente ese acto nomenclatural en el artículo 33.2.1 del Código. Por lo tanto, *Littoridina parchappei* Figueiras, 1964 es un nombre disponible, pero inválido por ser un sinónimo objetivo *junior* de *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835). La forma incorrecta *parchappei* fue usada después por Gaillard y Castellanos (1976), Pons da Silva (1993, 2003) y Simone (2006), entre otros.

En cambio, el nombre *parchappi* que utilizaron, por ejemplo, Biese (1944) y Hershler y Thompson (1992: 55) es una ortografía subsecuente incorrecta, haya sido voluntaria o no esa variación (artículo 33.4). Lo mismo vale para el uso de *cumingi* en lugar de *cumingii*. El nombre *parchappii* que introdujeron Barattini y Ureta (1960) es una ortografía subsecuente incorrecta, no disponible. Lo mismo sucede con *cuminggi*, usado cinco veces en el trabajo de Ramírez *et al.* (2003) sin mencionar nunca el original *cumingii* (artículo 33.3).

Heleobia culminea (d'Orbigny, 1840) es la especie tipo del género (Davis *et al.*, 1982). Su asignación como sinónimo *junior*, forma o subespecie de *H. andicola* (Bavay, 1904; Haas, 1955; Pilsbry, 1911 y autores posteriores) no modifica su condición; el sinónimo subjetivo *senior* *H. andicola* no es la especie tipo (artículo 67.1.2).

El nombre *piscium* es el genitivo plural de *piscis* ('pez') y su significado fue además aclarado por d'Orbigny (1840: 383) al traducirlo como “*Paludestrine des poissons*”. La forma *piscium* empleada por Pilsbry (1911), Weyrauch (1963) y Ramírez *et al.* (2003) es una ortografía subsecuente incorrecta.

Strobel (1874) dedicó su *Hydrobia küsteri* al malacólogo alemán Heinrich C. Küster. Un nombre científico publicado con *ü* antes de 1985, basado en un nombre propio de origen alemán, debe cambiar esa vocal por el dígrafo *ue* (artículo 32.5.2.1). Por lo tanto es correcta la ortografía *kuesteri* adoptada por Doering (1885) y Pilsbry (1911), entre otros, y son incorrectas *kusteri* en Pons da Silva y Davis (1983) y *küsteri* en Hershler y Thompson (1992).

La fecha de descripción de *Heleobia ameighini* (Doering), *H. guaranítica* (Doering), *H. montana* (Doering) y *H. occidentalis* (Doering) es 1885 y no 1884, como figura generalmente. Parodiz (1960a), Quintana (1982) y Pons da Silva y Davis (1983) fueron de los pocos autores que dieron la fecha correcta.

Heleobia haasi Hershler y Thompson, 1992 reemplazó a *H. gracilis* Haas, 1955 (originalmente descrita como *Strombopoma gracile*) por ser un homónimo secundario *junior* de *Heleobia gracilis* (Biese, 1944). De igual modo, *Heleobia oblonga biesei* Hershler y Thompson, 1992 reemplazó justificadamente a *Littoridina oblonga minor* Biese, 1944, homónimo *junior* de *L. choapaensis minor* Biese, 1944 (artículo 46.1 del Código; ICZN, 1999).

En *Ecpomastrum mirum* Haas, 1957, el nombre específico es el adjetivo latino, variable, *mirus -a -um* ('admirable; notable; extraordinario'). Al no haber posibilidad de interpretarlo como un sustantivo (artículo 31.2.2), si la especie se incluye en el género *Heleobia* (nombre femenino), su nombre correcto es *H. mira* (no *H. mirum* como aparece en Hershler y Thompson, 1992; Kabat y Hershler, 1992 y Pons da Silva, 2003).

Referencias bibliográficas

Se reúne a continuación toda la bibliografía citada en el capítulo y se indica, entre corchetes, en qué partes se cita cada referencia.

- Aguirre, M.L. y E.A. Farinati. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (d'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33: 569–597. [7]
- Aguirre, M.L. y E. Fucks. 2004. Moluscos y paleoambientes del Cuaternario marino en el sur de Entre Ríos y litoral bonaerense. En: Aceñolaza, F. (Ed.), *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino*. INSUGEO, Miscelánea 12: 55–70. [2]
- Aguirre, M.L. y M.I. Urrutia. 2002. Morphological variability of *Littoridina australis* (d'Orbigny, 1835) (Hydrobiidae) in the Bonaerensian marine Holocene (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183: 1–23. [7]
- Alda, P., N. Bonel, N.J. Cazzaniga, S.R. Martorelli. 2010. Effects of parasitism and environment on shell size of the South American intertidal mud snail *Heleobia australis* (Gastropoda). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 305–310. [5, 7, 8]
- Alonso, R.N. y W.J. Wayne. 1992. Hallazgo de gasterópodos en la Formación Sijes (Mioceno Superior) Salta, República Argentina. *Estudios Geológicos* 48: 179–186. [2]
- Arconada, B. y M.A. Ramos. 2002. *Spathogyna*, a new genus for *Valvata* (? *Tropidina*) *fezi* Altimira 1960 from eastern Spain: A second case of pseudohermaphroditism in a Hydrobiidae species (Mollusca: Prosobranchia). *Journal of Molluscan Studies* 68: 319–327. [1]
- Barattini, L.P. y E.H. Ureta. 1961 [“1960”]. La fauna de las costas uruguayas del este (Invertebrados). Montevideo: Museo Dámaso Antonio Larrañaga. 205 pp. [11]
- Bartoli, P. y C.F. Boudouresque. 2007. Effect of the digenean parasites of fish on the fauna of Mediterranean lagoons. *Parassitologia* 49: 111–117. [10]
- Bavay, A. 1904. Mission de Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange en Amérique du Sud. Mollusques terrestres et fluviatiles récoltés par le Dr Neveu-Lemaire. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 29: 152–156. [1, 11]
- Bemvenuti, C.E., J.S. Rosa-Filho y M. Elliott. 2003. Changes in soft-bottom macrobenthic assemblages after a sulphuric acid spill in the Rio Grande Harbor (RS, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 63(2): 183–194. [7]

- Biese, W.A. 1944. Revisión de los moluscos terrestres y de agua dulce provistos de concha de Chile. Parte I, Familia Amnicolidae. Boletín del Museo de Historia Natural, Chile 22: 169–190. [1, 3, 11]
- Biese, W.A. 1947. Revisión de los moluscos terrestres y de agua dulce provistos de concha de Chile. Parte II, Familia Amnicolidae (continuación). Boletín del Museo de Historia Natural, Chile 23: 63–77. [1, 3]
- Biese, W.A. 1961. El Jurásico de Cerritos Bayos. Instituto Geológico de la Universidad de Chile, 19: 1–61. [3]
- Blume, W. 1958. Littoridinen aus dem Titicacasee (Mollusca). Opuscula Zoologica 25: 1–8. [1, 11]
- Boero, F. 2009. Recent innovations in marine biology. *Marine Ecology* 30(Suppl. 1): 1–12. [6]
- Bonadonna, F.P., G. Leone y G. Zanchetta. 1999. Stable isotope analyses on the last 30 ka molluscan fauna from Pampa grassland, Bonaerense region, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 153: 289–308. [2]
- Bortolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: The unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio* 37(2): 114–118. [1]
- Bouchet, P. 1996. *Littoridina gaudichaudii*. En: IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. Version 2011.2. Última consulta: 20 de octubre de 2011. [1]
- Bouchet, P. y J.-P. Rocroi (Eds.). 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia* 47(1–2): 1–397. [1, 11]
- Boulding, E.G. 1990. Are the opposing selection pressures on exposed and sheltered shores sufficient to maintain genetic differentiation between gastropod populations with high intermigration rates? *Hydrobiologia* 193: 41–52. [8]
- Brittain, J.E. y T.J. Eikeland. 1988. Invertebrate drift – A review. *Hydrobiologia* 166: 77–93. [6]
- Bruschetti, M., C. Bazterrica, T.A. Luppi y O.O. Iribarne. 2009. An invasive intertidal reef-forming polychaete affect habitat use and feeding behavior of migratory and locals birds in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375: 76–93. [10]
- Camacho, H. 1966. Invertebrados. En: Borrello, A.V. (Ed.), *Paleontografía Bonaerense*, vol. 3. La Plata: Comisión de Investigaciones Científicas. 159 pp. [2]
- Canepuccia, A.D., M. Escapa, P. Daleo, J. Alberti, F. Botto y O.O. Iribarne. 2007. Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in South Western Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353: 180–190. [5, 7]
- Carcedo, C. 2009. Estudio poblacional del caracol *Heleobia australis* en Villa del Mar (Estuario de Bahía Blanca). Tesina presentada para obtener el grado de Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur. 32 pp. [7]
- Castellanos, Z.J.A. de y N. Landoni. 1995. Moluscos Pelecypoda y Gastropoda. En: Lopretto, E. y G. Tell (Eds.), *Ecosistemas de aguas continentales. Metodología para su estudio*, 2: 759–801. La Plata: Ediciones Sur. [4]
- Cazzaniga, N.J. 1980. Notas sobre hidróbidos argentinos (Gastropoda Rissoidea). I. Acerca de *Littoridina occidentalis* (Doering, 1884). *Neotropica* 26(76): 187–191. [1, 4, 5]
- Cazzaniga, N.J. 1981a. Notas sobre hidróbidos argentinos (Gastropoda Rissoidea). III. *Strobiliella*, un nuevo género de la Patagonia. *Neotropica* 27(77): 3–10. [1, 4, 11]
- Cazzaniga, N.J. 1981b. [Notas sobre hidróbidos argentinos (Gastropoda Rissoidea). IV.] Sobre la identidad de *Littoridina vianai* Parodiz, 1960 (Gastropoda, Hydrobiidae). *Neotropica* 27(78): 178. [1, 4, 5]
- Cazzaniga, N.J. 1981c. Caracterización química y faunística de canales de drenaje del Valle Inferior del Río Colorado (Partidos de Villarino y Patagones, Provincia de Buenos Aires). *Ecosur* 8(15): 25–46. [6]
- Cazzaniga, N.J. 1982a [“1980”]. Notas sobre hidróbidos argentinos (Gastropoda Rissoidea). II. Una *Littoridina* del grupo *parchappii* en Península Valdés (Chubut). *Revista del Museo de La Plata, n.s., Zoología* 13(129): 11–16. [1, 4]
- Cazzaniga, N.J. 1982b. Notas sobre hidróbidos argentinos (Gastropoda Rissoidea). 5. Conquiliometría de *Littoridina parchappii* (D'Orbigny, 1835) referida a su ciclo de vida en poblaciones australes. *Iheringia, série Zoologia* 61: 97–118. [1, 4, 6, 9]
- Cazzaniga, N.J. 2002. Old species and new concepts in the taxonomy of *Pomacea* (Gastropoda: Ampullariidae). *Biocell* 26(1): 71–81. [1]
- Cazzaniga, N.J. 2011. Cuestiones de nomenclatura. En Cazzaniga, N.J. (Ed.), *Capítulo colectivo: El género Heleobia (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. Amici Molluscarum*, Número especial: 35–37. [1]

- Cazzaniga, N.J. y A.C. Curino. 1987. On *Dugesia anceps* (Kenk, 1930) (Turbellaria Tricladida) from Argentina. *Bollettino di Zoologia* 54(2): 141–146. [6]
- Cazzaniga, N.J. y S.M. Fiori. 2006. Daily activity pattern of *Heleobia parchappii* (Gastropoda: Hydrobiidae) under laboratory conditions. *Journal of Freshwater Ecology* 21: 65–70. [5, 6]
- Cazzaniga, N.J., N. Tamburi, M. Carrizo y G.F. Ponce. 2002. Feeding *Girardia anceps* (Platyhelminthes: Tricladida) in the laboratory. *Journal of Freshwater Ecology* 17(1): 93–98. [6]
- Chaar, E. y E. Farinati. 1988. Evidencias paleontológicas y sedimentológicas de un nivel marino pleistocénico en Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Segundas Jornadas de Geología Bonaerense*, Actas: 47–54. Bahía Blanca. [2]
- Ciocco, N.F. 2008. Primer hallazgo de *Pisidium chiquitanum* Ituarte, 2001 (Bivalvia, Sphaeriidae) en el Centro-Oeste de Argentina. IV Congreso Argentino de Limnología. 26–30 de octubre de 2008, San Carlos de Bariloche. Libro de resúmenes: 90. [4]
- Ciocco, N.F. y E.E. Scheibler. 2008a. Malacofauna del bentos litoral del Bañado del Carilauquen, Cuenca del Llanquanelo (Mendoza, Argentina). IV Congreso Argentino de Limnología. 26–30 de octubre de 2008, San Carlos de Bariloche. Libro de resúmenes: 41. [4]
- Ciocco, N.F. y E.E. Scheibler. 2008b. Malacofauna of the littoral benthos of a saline lake in southern Mendoza, Argentina. *Fundamental and Applied Limnology* 172(2): 87–98. [4, 5]
- Ciocco, N.F. y E.E. Scheibler. 2011. Distribución de especies del género *Heleobia* (Gastropoda: Cochliopidae) en un gradiente salino del Centro-Oeste de Argentina. VIII Congreso Latinoamericano de Malacología (Simposio sobre gasterópodos del género *Heleobia*: bases para un abordaje interdisciplinario de su conocimiento). 12–17 de junio, Puerto Madryn, Argentina. Resúmenes: p. 22. [4]
- Clavijo, C., F. Scarabino y M.C. Pons da Silva. 2011. Primer registro de *Heleobia robusta* Pons da Silva y Veitenheimer-Mendes, 2004 (Caenogastropoda: Cochliopidae) para Uruguay. *Amici Molluscarum*, Número especial: 77–79. [1]
- Collado, G.A., M.A. Méndez, S.L. Letelier, D. Véliz y M.C. Sabando. 2011. Morfología peniana y taxonomía de especies chilenas del género *Heleobia* Stimpson, 1865 (Caenogastropoda: Cochliopidae) junto a una revisión de los ejemplares tipo del Museo Nacional de Historia Natural de Chile. *Amici Molluscarum*, Número especial: pp. 49–57. [1, 3]
- Courty, G. 1907. Explorations géologiques dans l'Amerique du Sud. En: *Mission Scientifique de G. de Crèqui Montfort et E. Sénéchal de la Grange*, Vol. 14: 1–208. Paris: Imprimerie Nationale. [1, 3]
- Cowie, R.H., N.J. Cazzaniga y M. Glaubrecht. 2004. The South American Mollusca of Johann Baptiste Ritter Spix and their publication by Johann Andreas Wagner. *The Nautilus* 118(2): 71–87. [11]
- Crowl, T.A. y A.P. Covich. 1990. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. *Science* 247: 949–951. [8]
- d'Orbigny, A.D. 1834–1847. *Voyage dans l'Amérique Méridionale (le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la république Argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivie, la république du Pérou)*, exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832, et 1833. Tome 5, 3^e partie. Mollusques. Paris: P. Bertrand / Strasbourg: V^e Levrault. 758 pp. [1, 11]
- d'Orbigny, A.D. 1835. *Synopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum in suo per Americam Meridionalem itinere collectorum*. *Magasin de zoologie, d'anatomie comparée et de palaeontologie* 5(61–62): 1–44. [1, 11]
- Darrigran, G.A. 1995. Distribución de tres especies del género *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda: Hydrobiidae) en el litoral argentino del Río de La Plata y arroyos afluentes. *Iheringia, Série Zoologia* 78: 3–8. [5]
- Davis, G.M. 1979. The origin and evolution of the gastropod family Pomatopsidae, with emphasis on the Mekong River Triculinae. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia Monographs* 20: 1–120. [1]
- Davis, G.M., M. Mazurkiewicz y M. Mandracchia. 1982. *Spurwinkia*: Morphology, systematics, and ecology of a new genus of North American marshland Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 134: 143–177. [1, 11]
- De Francesco, C.G. 2007. Las limitaciones a la identificación de especies de *Heleobia* Stimpson, 1856 (Gastropoda, Risssooidea) en el registro fósil del Cuaternario Tardío y sus implicancias paleoambientales. *Ameghiana*. 44(3): 631–635. [1, 2, 4, 5]
- De Francesco, C.G. 2010. Moluscos y paleoambientes del centro-oeste de Argentina duran-

- te el Cuaternario. En: Zárate, M.A., A.F. Gil y G.A. Neme (Eds.), Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología, pp. 151–174. [2]
- De Francesco, C.G. y A.M. Blasi. 2011. Redescrición y significado paleoambiental de *Heleobia ameghini* (Doering, 1884) (Gastropoda: Rissooidea) en el Pleistoceno Tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* (en prensa). [2]
- De Francesco, C.G. y G.S. Hassan. 2009. The significance of molluscs as paleoecological indicators of freshwater systems in central-western Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274: 105–113. [4, 5]
- De Francesco C.G. y F.I. Isla. 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 26(3): 790–797. [5, 8, 10]
- De Francesco, C.G. y F.I. Isla. 2004a. Reproductive period and growth rate of the freshwater snail *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda: Rissooidea) in a shallow brackish habitat (Buenos Aires Province, Argentina). *Malacologia* 45: 443–450. [4, 5, 8, 9]
- De Francesco, C.G. y F.I. Isla. 2004b. The life cycle and growth of *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835) and *H. conexa* (Gaillard, 1974) (Gastropoda: Rissooidea) in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina). *Journal of Molluscan Studies* 70: 173–178. [5, 8, 9]
- de Meeûs T. y F. Renaud. 2002. Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in Parasitology* 18: 247–251. [10]
- de Meeûs, T., P. Durand y F. Renaud. 2003. Species concepts: what for? *Trends in Parasitology* 19: 425–427. [10]
- Dejoux, C. 1992. Los moluscos. Pp. 321–343 en: Dejoux, C. y A. Iltis (Eds.), *El lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual*. París: ORSTOM. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Cooperation. Mission ORSTOM en Bolivie; y La Paz: HISBOL, Instituto de Historia Social Boliviana. 584 pp. [1]
- Dejoux, C. y P. Mourguiart. 1991. *Ecpomastrum mirum* Haas, 1957 (Mollusque Hydrobiidae) du Lac Titicaca. Un problème de taxinomie. París: ORSTOM. 8 pp. [1]
- Di Persia, D. y M.S. Radici de Cura. 1972. Algunas consideraciones acerca de los organismos epibiontes desarrollados sobre ampularias. *Physis*, Sección B 32(85): 309–319. [6]
- Doello Jurado, M. 1916. Una nueva variedad de *Potamopyrgus*: *Potamopyrgus scottii* Pilsbr. var. *delticola*, n. var. *Physis* 2: 178. [1]
- Doering, A. 1884. Informe sobre un sedimento lacustre fosilífero encontrado en la perforación del Desaguadero (Ferro-Carril Andino). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 18: 5–25. [5]
- Doering, A. 1885. Apuntes sobre la fauna de moluscos de la República Argentina. 5ª entrega. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 7(4): 457–474. [2, 5, 11]
- Dollfus, G.F. 1911. Recherches critiques sur quelques genres et species d'*Hydrobia* vivants ou fossiles. *Journal de Conchyliologie* 59 (3): 179–270, pl. 4–6. [11]
- Echeverría, C.A., R.A.F. Neves, L.A. Pessoa y P.C. Paiva. 2010. Spatial and temporal distribution of the gastropod *Heleobia australis* in an eutrophic estuarine system suggests a metapopulation dynamics. *Natural Science* 2(8): 860–867. [7]
- Elías, R., O. Iribarne, C.S. Bremec y D.E. Martínez. 2004. Comunidades bentónicas de fondos blandos. En: Piccolo, M.C. y M.S. Hoffmeyer (Eds.), *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Bahía Blanca: Instituto Argentino de Oceanografía, pp. 179–190. [8]
- Estebenet, A.L., N.J. Cazzaniga y N.V. Pizani. 2002. The natural diet of thre Argentinean endemic snail *Chilina parchappii* (Basomatophora: Chilinidae) and two other coexisting pulmonate gastropods. *The Veliger* 45(1): 71–78. [6]
- Etchegoin, J.A. 1997. Sistemas parasitarios presentes en la albufera Mar Chiquita. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. [10]
- Etchegoin, J.A. 2001. Dinámica de los sistemas parasitarios. En: Iribarne, O. (Ed.). *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Mar del Plata: Ed. Martín, pp.171–185. [10]
- Etchegoin, J.A. y S.R. Martorelli. 1997. Description of a new species of *Maritrema* (Digenea: Microphallidae) from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina) with notes on its life cycle. *Journal of Parasitology* 83: 709–713. [8]
- Falniowski, A. 1987. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda). *Folia Malacologica* 1: 1–122. [1]
- Fernández, D. y A. Rumi. 1984. Contribución al conocimiento de la malacofauna del Parque Nacional El Rey Prov. de Salta República

- Argentina I (En especial del Cerro Maldonado). Revista del Museo de La Plata, Zoología, 23 (141): 211–221. [5]
- Ferrero, L. 2001. La avifauna de Mar Chiquita. Síntesis de la tesis Doctoral de M.M. Martínez. En: Iribarne, O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Mar del Plata: Ed. Martín, pp. 227–250. [10]
- Figueiras, A. 1964. La malacofauna dulceacuícola del Uruguay. Ensayo de catálogo sistemático y sinonímico. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 1(7): 161–202. [11]
- Figueiredo-Barros, M.P., J.J.F. Leal, F. de A. Esteves, A. de M. Rocha y R.L. Bozelli. 2006. Life cycle, secondary production and nutrient stock in *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) (Gastropoda: Hydrobiidae) in a tropical coastal lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science 69: 87–95. [7, 8]
- Figuerola, R., Araya, E., Parra, C. y Valdovinos, C. 1999. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua. VI Jornadas del CONAPHI–CHILE. 24 pp. [3]
- Fontana, S. 2007. Radiocarbon chronologies of Holocene lacustrine sediments from the southern coast of Buenos Aires Province, Argentina. Radiocarbon 49(1): 103–116. [2]
- Frauenfeld, G.R. von. 1864. Verzeichniss der Namen der fossilen und lebenden Arten der Gattung Paludina Lam. nebst jenen der nächststehenden und Einreihung derselben in die verschiedenen neueren Gattungen. Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien 14: 561–672. [11]
- Frenguelli, J. 1930. Apuntes de Geología uruguaya. Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones 11: 1–47. [2]
- Frenguelli, J. 1945. El piso Platense. Revista del Museo de La Plata, Geol. 2: 287–311. [2]
- Fucks, E.E., E.J. Schnack y M.L. Aguirre. 2010. Nuevo ordenamiento estratigráfico de las secuencias marinas del sector continental de la bahía Samborombón, provincia de Buenos Aires. Revista de la Asociación Geológica Argentina 67(1): 27–39. [2]
- Fuentealba, C., R. Figuerola y J.J. Morrone. 2010. Análisis de endemismo de moluscos dulceacuícolas de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 83: 289–298. [1]
- Gaillard, M.C. 1973a. Contribución al conocimiento del género *Littoridina* Souyelet 1852 en Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 119 pp. [1, 4]
- Gaillard, M.C. 1973b. Las formas ecológicas de *Littoridina piscium* (d'Orbigny, 1835) (Moll. Hydrobiidae). Neotropica 19(60): 147–151. [1]
- Gaillard, M.C. 1974a. Una nueva especie de *Littoridina* de Valcheta, Río Negro (Gastr. Prosobr.). Neotropica 20(61): 7–8. [1, 5]
- Gaillard, M.C. 1974b. Una nueva *Littoridina* de albufera (Moll.: Hydrobiidae). Neotropica 20(62): 104–106. [1, 5]
- Gaillard, M.C. 1974c. Sobre nuevas *Littoridina* de la República Argentina (Moll. Hydrobiidae). Neotropica 20(63): 140–143. [1, 5]
- Gaillard, M.C. y Z.A. de Castellanos. 1976. Mollusca, Gasteropoda, Hydrobiidae. En: Ringuelet, R.A. (Dir), Fauna de agua dulce de la República Argentina, 15(2): 1–39. Buenos Aires: Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura (FECIC). [1, 4, 5, 7, 11]
- Giberto, D. 2008. Estructura de la comunidad bentónica y ecología trófica de Sciaenidae (Pisces: Osteichthyes) en el estuario del Río de la Plata. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Comahue. 227 pp. [7]
- González, M.A. 1994. Salinas del Bebedero Basin (República Argentina). In: Gierlowski-Cordes E. y K. Kelts (Eds.), Global Geological Records of Lake Basins. Cambridge University Press, pp. 381–386. [2]
- González, M.A. y G. Ravizza. 1987. Sedimentos estuáricos del Pleistoceno Tardío y Holoceno en la isla Martín García, Río de la Plata. Revista de la Asociación Geológica Argentina 42(3–4): 231–243. [2]
- Gutiérrez Grégoric, D.E., V. Núñez, A. Rumi y M.A. Roche. 2006. Freshwater gastropods from del Plata Basin, Argentina. Checklist and new locality records. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 9(89): 51–60. [1]
- H.A.P.[Henry A. Pilsbry]. 1896. Note on the genera of S. American Amnicolidae. The Nautilus 10(10): 119. [11]
- H.A.P. and H.B.B.[Henry A. Pilsbry y Horace Burrington Baker]. 1958. Type of *Paludestrina*. The Nautilus 71(3): 116. [11]
- Haas, F. 1952. South American non-marine shells: Further remarks and descriptions. Fieldiana Zoology 34(9): 107–132. [1]
- Haas, F. 1955. XVII. Mollusca: Gastropoda. En: The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. Transactions of the Lin-

- nean Society, London, series 3, 1(3): 275–308. [1, 11]
- Haas, F. 1957. Eine neue endemische Schnecke aus dem Titikaka-See. *Archiv für Molluskenkunde* 86(4–6): 137–139. [1, 11]
- Hershler, R. y W.F. Ponder. 1998. A review of morphological characters of hydrobioid snails. *Smithsonian Contributions to Zoology* 600: 1–55. [1, 5]
- Hershler, R. y F. G. Thompson. 1992. A Review of the aquatic gastropod subfamily Cochliopinae (Prosobranchia: Hydrobiidae). *Malacological Review*, Suppl. 5: 1–140. [1, 3, 11]
- Hubendick, B. 1955. XVIII. The anatomy of the Gastropoda. En: *The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937*. *Transactions of the Linnean Society, London*, series 3, 1(3): 309–327. [1, 3, 11]
- Hupé, L.H. 1854. Fauna chilena. Moluscos. En: Gay, C., *Historia física y política de Chile, Zoología*, tomo 8: 1–407. París: Casa del autor, y Santiago: Museo de Historia Natural. 499 pp. [3]
- Huspeni, T.C., R.F. Hechinger y K.D. Lafferty. 2005. Trematodes parasites as estuarine indicators: opportunities, applications, and comparisons with conventional community approaches. En: Bortone, S. (Ed.). *Estuarine indicators*. CRC Press. Boca Raton, USA. pp. 297–314. [10]
- Hylton Scott, M.I. 1963. Moluscos terrestres y de agua dulce de la Patagonia. En: Delamare Deboutteville, C. y E. Rapoport (Dir.). *Biologie de l'Amérique Australe*. Vol. 2. *Études sur la faune du sol*, pp. 385–398. París: Centre National de la Recherche Scientifique. [1]
- Hylton Scott, M.I. 1970. Sobre *Lyrodes guaranitica* Doering. *Neotropica* 16(50): 87–88. [1]
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. London: International Trust for Zoological Nomenclature. xxix + 306 pp. [11]
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 2003. *Hydrobia* Hartmann, 1821: conserved by replacement of the lectotype of *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805 (currently *Hydrobia acuta*; Mollusca, Gastropoda) with a neotype; *Ventrosia* Radoman, 1977: *Turbo ventrosus* Montagu, 1803 designated as the type species; and *Hydrobiina* Mulsant, 1844 (Coleoptera): spelling emended to *Hydrobyusina*, so removing the homonymy with *Hydrobiidae* Troschel, 1857 (Gastropoda). *Bulletin of Zoological Nomenclature* 60(2): 152–154. [11]
- Ihering, H. von. 1895. Die Gattung *Paludestrina*. *Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft* 27: 122–128. [11]
- Ihering, H. von. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, serie 3, 7: 1–611. [2]
- Kabat, A.R. y R. Hershler. 1993. The prosobranch snail family Hydrobiidae (Gastropoda: Rissosoidea): Review of classification and supraspecific taxa. *Smithsonian Contributions to Zoology* 547: 1–94, 4 tables. [1, 3, 11]
- Kitching, J.A. y J. Lockwood. 1974. Observations on shell form and its ecological significance in thaisid gastropods of the genus *Lepsiella* in New Zealand. *Marine Biology* 28, 131–144. [8]
- Kobelt, W. 1883. Erster Nachtrag zur zweiten Auflage des Catalogs der im europäischen Faunengebiet lebenden Binnenconcliilien. *Nachrichtsblatt der deutschen Malakozoologischen Gesellschaft* 1(2): 1–25. [11]
- Lafferty, K.D. 1993. The marine snail, *Cerithidea californica*, matures at smaller sizes where parasitism is high. *Oikos* 68, 3–11. [8]
- Lafferty, K.D. 1997. Environmental Parasitology: what can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today* 13: 251–255. [10]
- Lafferty, K.D. 2005. Assessing estuarine biota in Southern California. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR 195*: 1–15. [10]
- Lafferty, K. D., R. F. Hechinger, J.C. Shaw, K. Whitney y A.M. Kuris. 2006. Food webs and parasites in a salt marsh ecosystem. En: Collinge, S.K. y C. Ray (Eds.) *Diseases ecology: community structure and pathogen dynamics*. Oxford: Oxford University Press, pp. 119–134. [10]
- Lanzer, R. 2001. Distribuição, fatores históricos e dispersão de moluscos límnicos em lagoas do sul do Brasil. *Biociências*, Porto Alegre, 9(2): 63–68. [1]
- Levri, E.P., J. Dillard y T. Martin. 2005. Trematode infection correlates with shell shape and defence morphology in a freshwater snail. *Parasitology* 130: 699–708. [8]
- Little, C. y W. Nix. 1976. The burrowing and floating behavior of the gastropod *Hydrobia ulvae*. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 4(5): 537–544. [7]
- Liu, H.-R., R. Hershler y R.G. Thompson. 2001. Phylogenetic relationships of the Cochliopinae (Rissosoidea: Hydrobiidae): an enig-

- matic group of aquatic gastropods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21(1): 17–25. [11]
- Loreau, M., J. Roy y D. Tilman. 2005. Linking ecosystem and parasite ecology. En: Thomas, F., F. Renaud y J-F. Guégan (Eds.). *Parasitism and ecosystems*. Oxford: Oxford University Press, pp. 13–21. [10]
- Luppi, T.A. y C.C. Bas. 2002. The role of invasive polychaete *Ficopomatus enigmatus* Fauvel 1923 (Polychaeta: Serpulidae) reefs in the recruitment of *Cyrtograpsus angulatus* Dana 1851 (Brachyura: Grapsidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Ciencias Marinas* 28: 319–330. [10]
- Marcogliese, D.J. 2001. Pursuing parasites up the food chain: implications of food web structure and function on parasite communities in aquatic systems. *Acta Parasitologica* 46: 82–93. [10]
- Marcogliese, D.J. 2005. Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology* 35: 705–716. [10]
- Marcus E. y E. Marcus 1963. Mesogastropoden von der Küste São Paulos. *Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse. Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz* 1: 32–105. [1]
- Marcus E. y E. Marcus 1965. On Brazilian supratidal and estuarine snails. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo. Zoologia* 25: 18–103. [1]
- Martens, E. von. 1868. Ueber südbrasilische Land- und Süswassermollusken. *Malakozoologische Blätter* 15: 169–217. [11]
- Martín, P.R. 2002. Evidence for parthenogenesis and natural imosex in the Patagonian freshwater snail *Heleobia hatcheri* (Gastropoda: Hydrobiidae). *Journal of Molluscan Studies* 68: 291–295. [1, 4, 5]
- Martín, S.M. 2008. Individual growth of *Heleobia piscium* in natural populations (Gastropoda: Cochliopidae) from the multiple use natural Reserve Isla Martín García, Buenos Aires, Argentina. *Brazilian Journal of Biology* 68(3): 617–621. [5, 9]
- Martín, S.M. y N.F. Ciocco. 2011. Revisión morfoanatômica de *Heleobia* (Gastropoda: Cochliopidae) en Argentina, con especial énfasis en las especies con problemática taxonômica. VIII Congreso Latinoamericano de Malacología (Simposio sobre gasterópodos del género *Heleobia*: bases para un abordaje interdisciplinario de su conocimiento). Puerto Madryn, Argentina, 12 al 17 de junio. Resúmenes, p. 24. [4]
- Martín S.M. y A.C. Díaz. 2011. Ciclo reproductor de *Heleobia piscium* (Cochliopidae) en la Reserva de Usos Múltiples “Isla Martín García”, Buenos Aires, Argentina. VIII Congreso Latinoamericano de Malacología (CLAMA) Puerto Madryn, Chubut. Argentina. Libro de Resúmenes (CD). [9]
- Martín, S.M. y L.H.L. Negrete. 2006. Primer registro de *Heleobia guaranitica* (Doering, 1884) (Gastropoda: Cochliopidae) en la Reserva Natural de Usos Múltiples “Isla Martín García”. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 9(89): 71–73. [1, 5, 9]
- Martín, S.M., M.V. Núñez, D.E. Gutiérrez Gregoric y A. Rumi. 2010. Incidencia de larvas de Digenea en las gónadas femeninas y masculinas de una población de *Heleobia par-chappii* (d’Orb.1835) (Cochliopidae) en una laguna artificial del partido de Tigre, Buenos Aires, Argentina. I Congreso Uruguayo de Zoología – X Jornadas de Zoología del Uruguay. Libro de Resúmenes, pp. 221. [9]
- Martinetto P., P. Daleo, M. Escapa, J. Alberti, J.P. Isacch, E. Fanjul, F. Botto, M.L. Piriz, G. Ponce, G. Casas y O.O. Iribarne. 2010. High abundance and diversity of consumers associated with eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88: 357–364. [7]
- Martínez, S. y A. Rojas. 2004. Quaternary continental molluscs from Northern Uruguay: distribution and paleoecology. *Quaternary International* 114: 123–128. [2]
- Martínez, S., M. Ubilla, M. Verde, D. Perea, A. Rojas, R. Guèrèquiz y G. Piñeiro. 2001. Paleocology and Geochronology of Uruguayan Coastal Marine Pleistocene Deposits. *Quaternary Research* 55 (2): 246–254. [2]
- Martínez, S., A. Rojas, M. Ubilla, M. Verde, D. Perea y G. Piñeiro. 2006. Molluscan assemblages from the marine Holocene of Uruguay: composition, geochronology and paleoenvironmental signals. *Ameghiniana* 43(2): 385–398. [2]
- Martorelli, S.R. 1991. El ciclo biológico abreviado de *Microphallus simillimus* (Travassos, 1920), comb. n. (Digenea: Microphallidae), parásito de *Heleobia conexa* (Mollusca, Hydrobiidae) y de *Himantopus melanurus* (Aves, Recurvirostridae) en Argentina. *Iheringia, Série Zoologia* 71, 91–98. [8]
- Masi, C.I. y N.F. Ciocco. 2008. Moluscos de la desembocadura del arroyo Uspallata, Men-

- doza, Argentina. IV Congreso Argentino de Limnología. San Carlos de Bariloche, 26–30 de octubre de 2008. Libro de resúmenes, p. 101. [4]
- Masi, C.I. y N.F. Ciocco. 2010a. Proporción de sexos, frecuencia de puestas y estructura de tallas y anfractos en una población de *Heleobia hatcheri* del arroyo Uspallata. IV Reunión Binacional de Ecología. Buenos Aires, 8–13 agosto de 2010. CD Resúmenes, p. 316. [4]
- Masi, C.I. y N.F. Ciocco. 2010b. Altitudinal distribution patterns in the lentic malacofauna of northern Mendoza Province. *Biocell (Abstracts)* 34(1): A56–112. [4]
- Masi, C.I. y N.F. Ciocco. 2010c. Environmental factors affecting lentic mollusk distribution in northern Mendoza Province. *Biocell (Abstracts)* 34(1): A56–111. [4]
- May, R. y A. McLean. 2007. *Theoretical ecology. Principles and applications*. 3rd edition. Oxford: Oxford University Press. 257 pp. [6]
- Merlo, M.J. 2009. Los sistemas molusco-trematode como indicadores ambientales en la laguna Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. [10]
- Merlo, M.J. y J.A. Etchegoin. 2011. Testing temporal stability of the larval digenean community in *Heleobia conexa* (Mollusca: Cochliopidae) and its possible use as an indicator of environmental fluctuations. *Parasitology* 138: 249–256. [10]
- Morton, L.S. 1986. Gastrópodos de las formaciones San José y Chiquimil (Mioceno tardío) Catamarca y Tucumán, Argentina. *Ameghiniana* 23(3–4): 203–211. [2]
- Morton, L.S. y R. Herbst. 2003. Moluscos dulceacuícolas de las Formaciones San José y Chiquimil (Mioceno) del Valle de Santa María (Catamarca y Tucumán), Argentina. *Ameghiniana* 40(2): 205–216. [2]
- Nicolaidis, D.D. y J.C. Coimbra. 2008. *Perissocytheridea carrenoa* sp. nov. (Crustacea, Ostracoda) and associated calcareous microfauna from Yecua Formation (Miocene), Bolivia. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11(3): 179–186. [2]
- Nordsieck, H. 1977. On the anatomy and systematics of the clausilians. Part 18. New taxa of Recent clausilians. *Archiv für Molluskenkunde* 108(1–3): 73–108. [11]
- Núñez, V., D. Gutiérrez Gregoric y A. Rumi. 2010. Freshwater gastropod provinces from Argentina. *Malacologia* 53(1): 47–60. [1, 4]
- Obenat, S., E. Spivak y L. Garrido. 2006. Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Melita palmata* (Amphipoda: Melitidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86: 1381–1387. [10]
- Ostrowski de Núñez, M., 1975. Fauna de agua dulce de la República Argentina. IV. Cercarias (Trematoda) de *Littoridina piscium*. *Physis, Sección B* 34(88): 63–98. [9]
- Ovando, X.M.C., L.E. Macedo de Lacerda y S.B. Santos. 2011. Mollusca, Heterobranchia, Ancyliidae, *Gundlachia radiata* (Guilding, 1828): first record of occurrence for the northwestern region of Argentina. *Checklist journal of species lists and Distribution*, 7 (3): 263–266. [5]
- Oyanedel, A., C. Valdovinos, M. Azócar, C. Moya, G. Mancilla, P. Pedreros y R. Figueroa. 2008. Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysén (Patagonia chilena). *Gayana* 72(2): 241–257. [3]
- Parietti, M. 2011. Distribución espacial y estabilidad temporal de la comunidad de digeneos larvales que parasitan a *Heleobia australis* (Mollusca: Cochliopidae) en la laguna Mar Chiquita. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. [10]
- Parodiz, J.J. 1955. La validez del nombre *Paludestrina* d'Orbigny, 1839 (Mold. [sic] Gastr.). *Neotropica* 1(6): 94–95. [5]
- Parodiz, J.J. 1960a. Neotype for *Lyrodes guaranítica* Doering and description of a new species. *The Nautilus* 74(1): 23–27, pl. 3. [1, 11]
- Parodiz, J.J. 1960b. Una nueva especie de *Littoridina* (Gastr. Prosobr.) en agua salada de La Rioja. *Neotropica* 6(21): 89–90. [5]
- Passadore, C., L. Giménez y A. Acuña. 2007. Composition and intra-annual variation of the macroinfauna in the estuarine zone of the Pando Stream (Uruguay). *Brazilian Journal of Biology* 67(2):197–202. [7]
- Pereira, D., J. Oliveira Arruda, R. Menegat, M.L. Porto, A. Schwarzbald y S.M. Hartz. 2011. Guildas tróficas, composição e distribuição de espécies de moluscos límnicos no gradiente fluvial de um riacho subtropical brasileiro. *Biotemas* 24(1): 21–36. [6]
- Philippi, R.A. 1860. *Reise durch die Wueste Atacama auf Befehl der chilenischen Regierung im Sommer 1853–54*. Halle: E. Anton. 192 + 62 pp., 28 láminas. [3, 11]

- Pickavance, J.R. 1971. The diet of the immigrant planarian *Dugesia tigrina* (Girard). I. Feeding in the laboratory. *Journal of Animal Ecology* 40(3): 623–635. [6]
- Pilsbry, H.A.: *item vide* H.A.P.
- Pilsbry, H.A. 1887. Description of a new *Hydrobia*, with notes on other Rissoidae. *Proceedings of the Davenport Academy of Natural Sciences* 5: 33–34. [1]
- Pilsbry, H.A. 1896. Notes on new species of Amnicolidae collected by Dr. Rush in Uruguay. *The Nautilus* 10(8): 86–89. [11]
- Pilsbry, H.A. 1911. Non-marine Mollusca of Patagonia. En: Scott, W. B. (Ed.), *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896–1899. Part 5, Zoology*: 513–633, pls. 38–47 + 5. Princeton: The University, y Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagshandlung. [1, 5, 11]
- Pilsbry, H.A. 1924. South American land and fresh-water mollusks: Notes and descriptions. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 76: 49–66. [11]
- Pilsbry, H.A. 1944. Molluscan fossils from the Río Pachitea and vicinity in eastern Peru. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 96: 137–153, pl. 10–11. [1]
- Pilsbry, H.A. 1952. *Littoridina tenuipes* (Couper). *The Nautilus* 66(2): 50–54. [1]
- Pons da Silva, M.C. 1993. Dados morfológicos de *Heleobia parchappei* (Orbigny, 1835) (Prosobranchia, Hydrobiidae, Littoridininae). *Iheringia, Série Zoologia* 75: 81–87. [11]
- Pons da Silva, M.C. 2003. Hydrobiidae (Gastropoda: Neotaenioglossa: Rissoidea) da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 382 pp. www.lume.ufrgs.br/handle/10183/3446. [1, 11]
- Pons da Silva, M.C. y G.M. Davis. 1983. d'Orbigny's type specimens of *Paludestrina* (Gastropoda: Prosobranchia) from Southern South America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 135: 128–146. [1, 11]
- Pons da Silva, M.C. y J.W. Thomé. 1981. Primeiro registro de *Littoridina piscium* (d'Orbigny, 1835) (Prosobranchia, Hydrobiidae [sic]) para o Rio Guaíba e Delta do Jacuí, Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Zoologia* 59: 77–88. [1]
- Pons da Silva, M.C. y J.W. Thomé. 1985. Uma nova *Heleobia* (Prosobranchia, Hydrobiidae) do “rio” Guaíba, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia* 45(4): 515–534. [1]
- Pons da Silva, M.C. e I.L. Veitheimer-Mendes. 2004. Nova espécie de *Heleobia* (Rissoidea, Hydrobiidae) da planície costeira do sul do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 94(1): 89–94. [1]
- Poulin, R. y S. Morand. 2004. *Parasite biodiversity*. Washington: Smithsonian Institution Books. 216 pp. [10]
- Poulin, R. y K.N. Mouritsen. 2006. Climate change, parasitism and the structure of intertidal ecosystems. *Journal of Helminthology* 80: 183–191. [10]
- Preston, H.B. 1915. List of the Mollusca, with descriptions of six new species. Pp. 347–352. En: Adams, L.E. *Conchological notes from Chile and Brazil*. *Journal of Conchology* 14(10). [3]
- Prieto, A.R., A.M. Blasi, C.G. De Francesco y C. Fernández. 2004. Environmental history since 11,000 14C yr B.P. of the northeastern Pampas, Argentina, from alluvial sequences of the Luján River. *Quaternary Research* 62: 146–161. [2]
- Quintana, M.G. 1982. Catálogo preliminar de la malacofauna del Paraguay. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, Zool. 11(3): 61–158. [1, 11]
- Ramírez, R., C. Paredes y J. Arenas. 2003. Moluscos del Perú. *Revista de Biología Tropical* 51(Supl. 3): 225–284. [1, 11]
- Reynoldson, T.B. 1983. The population biology of Turbellaria with special reference to the freshwater triclads of the British Isles. En: MacFadyen, A. y E.D. Ford (eds.), *Advances in Ecological Research* 13: 235–326. Londres: Academic Press. [6]
- Ribi, G. y H. Arter. 1986. Sex related difference of movement speed in the freshwater snail *Viviparus ater*. *Journal of Molluscan Studies* 52: 91–96. [6]
- Rosa, L.C. y C.E. Bemvenuti. 2006. Temporal variability of the estuarine macrofauna of the Patos Lagoon, Brazil. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 41(1): 1–9. [7]
- Rossi, J.B. y M.C. Gaillard. 1979. Epibiosis de diatomeas sobre littoridinas (Gastropoda Hydrobiidae). *Limnobiología* 1(9): 333–336. [6]
- Rumi, A., D.E. Gutiérrez Gregoric, V. Núñez, I.I. César, M.A. Roche, M.P. Tassara, S.M. Martín y M.F. López Armengol. 2006. Freshwater Gastropoda from Argentina: Species richness, distribution patterns, and evaluation of endangered species. *Malacologia* 49(1): 189–208. [1]

- Rumi, A., D.E. Gutiérrez Gregoric, V. Núñez y G.A. Darrigran. 2008. Malacología Latinoamericana. Moluscos de agua dulce de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 56(1): 77–111. [1, 4, 5]
- Sagarin, R.D. y S.D. Gaines. 2002. Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography* 29, 985–997. [7]
- Scarabino, F. 2004a. Lista sistemática de los Gastropoda marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 8: 305–346. [1]
- Scarabino, F. 2004b. Lista sistemática de los Gastropoda dulciacuícolas vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 8: 347–356. [1]
- Schander, C. y P. Sundberg. 2001. Useful characters in gastropod phylogeny: Soft information or hard facts? *Systematic Biology* 50 (1): 136–141. [1]
- Schwindt, E., A. Bortolus y O.O. Iribarne. 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biological Invasions* 3: 137–149. [10]
- Sherborn, D. y F.J. Griffin, 1934. On the dates of publication of the natural history portions of Alcide d'Orbigny's "Voyage Amérique Méridionale". *Annals and Magazine of Natural History, series 10, 13*: 130–134. [11]
- Sielfeld, W. 2001. Phylum Mollusca. Guías de identificación y biodiversidad. *Fauna Chilena. Apuntes de Zoología*. Iquique: Universidad Arturo Prat. 15 pp. [3]
- Simões, S.B.E., R.F.C. Neves y C.P. Santos. 2008. Life history of *Acanthocollaritrema umbilicatum* Travassos, Freitas and Bührnheim, 1965 (Digenea: Cryptogonimidae). *Parasitology Research* 103, 523–528. [8]
- Simões, S.B.E., H.S. Barbosa y C.P. Santos. 2009. The life history of *Pygidiopsis macrostomum* Travassos, 1928 (Digenea: Heterophyidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 104: 106–111. [8]
- Simões, S.B., H.S. Barbosa & C.P. Santos, 2010. The life cycle of *Ascocotyle (Phagicola) longa* (Digenea: Heterophyidae), a causative agent of fish-borne trematodosis. *Acta Tropica* 113: 226–233.
- Simone, L.R.L. 2006. Land and freshwater molluscs of Brazil: An illustrated inventory on the Brazilian malacofauna, including neighbor regions of the South America, respect to the terrestrial and freshwater ecosystems. São Paulo: Femorale. 390 pp. [1, 11]
- Smock, L.A. 2007. Macroinvertebrate dispersal. Pp. 465–487 en: Hauer, F.R. y G.A. Lamberti (eds.), *Methods in stream ecology*. 2nd ed. San Diego: Academic Press. 877 pp. [6]
- Souleyet, [L.F.A.] 1852. Mollusques. En: Eydoux, [J.F.T.] y [L.F.A.] Souleyet. *Zoologie. Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite, commandée par M. Vaillant capitaine de vaisseau*. Tome Deuxième. Paris: Arthus Bertrand. 664 pp. [3, 11]
- Stimpson, W. 1865. Researches upon the Hydrobiinae and allied forms; chiefly made upon materials in the Museum of the Smithsonian Institution. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 201: 1–59. [3, 11]
- Strobel, P. 1874. *Materiali per una malacostatica di terra e d'acqua dolce dell'Argentina Meridionale*. Pisa: Biblioteca Malacologica 4: lxxx + 142 pp. + 4 folios de láminas. [4, 11]
- Taylor, P.D., S. Casadío y D.P. Gordon. 2008. A rare form of frontal shield development in the new cheilostome bryozoan genus *Uharella* from the Eocene of Antarctica. *Paläontologische Zeitschrift* 82 (3): 262–268. [2]
- Taylor, D.W. 1966. A remarkable snail fauna from Coahuila. Mexico. *The Veliger* 9(2): 152–228, pl. 8–19. [1]
- Valdovinos, C. 1999. Biodiversidad de moluscos chilenos: Base de datos taxonómica y distribucional. *Gayana* 63(2): 111–164. [3]
- Valdovinos, C. 2006. Estado de conocimiento de los gastrópodos dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70(1): 88–95. [3]
- Valdovinos, C. 2008. Invertebrados dulceacuícolas. En: CONAMA. *Biodiversidad de Chile, Patrimonio y desafíos*: 201–225. Santiago (Chile): Ocho Libros Editores. 640 pp. [3]
- Valdovinos, C., C. Moya y V. Olmos. 2004. Biodiversidad de moluscos terrestres en la Ecorregión Valdiviana (Chile). En: *Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa* (Eds. C. Smith, J. Armesto y C. Valdovinos), pp. 292–306. Editorial Universitaria, Chile. [3]
- Veitenheimer-Mendes, I.L., V.L. Lopes-Pitoni, M. C. Pons da Silva, J.E. de Almeida-Caon y N.T. Schröder-Pfeifer. 1993. Moluscos (Gastropoda e Bivalvia) ocorrentes nas nascentes do rio Gravataí, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série Zoologia* 63: 69–73. [1]
- Violante, R.A. 1992. Ambientes sedimentarios asociados a un sistema de barrera litoral del Holoceno en la llanura costera al sur de

- Villa Gesell, Provincia de Buenos Aires. Revista de la Asociación Geológica Argentina 47(2): 201–214. [2]
- Violante, R.A. y G. Parker. 1992. Estratigrafía y rasgos evolutivos del Pleistoceno medio a superior-Holoceno en la llanura costera de la región de Faro Querandí (Provincia de Buenos Aires). Revista de la Asociación Geológica Argentina 47(2): 215–227. [2]
- Wesselingh, F.P. y M-I. F. Ramos. 2010. Amazonian aquatic invertebrate faunas (Mollusca, Ostracoda) and their development over the past 30 million years. In: Hoorn, C. y F. Wesselingh (Eds.), Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past: 302–316. Wiley-Blackwell. [2]
- Weyrauch, W.K. 1963. Cuatro nuevas especies de Hydrobiidae de Argentina y Perú (Gastropoda, Prosobranchia). Acta Zoologica Lilloana 19: 243–261. [1, 5, 11]
- Wilke T. y A. Falniowski. 2001. The genus *Adriohydrobia* (Hydrobiidae: Gastropoda): polytypic species or polymorphic populations? Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 39: 227–234. [1]
- Wilke, T., G.M. Davis, A. Falniowski, F. Giusti, M. Bodon y M. Szarowska. 2001. Molecular systematics of Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda: Risssooidea): testing monophyly and phylogenetic relationships. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 151: 1–21. [1, 3, 11]
- Wilke, T., M. Pfenninger y G.M. Davis. 2002. Anatomical variation in cryptic mudsnail species: Statistical discrimination and evolutionary significance. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 152: 45–66. [1]
- Zischka, R. 1953. Catálogo de las conchas y caracoles bolivianos. Folia Universitaria, Cochabamba 4(6): 69–85. [1]
- Recibido por partes: desde el 14 de julio hasta el 28 de octubre de 2011.
- Aceptado en su forma definitiva: 12 de diciembre de 2011.