



ARTÍCULO ORIGINAL / ORIGINAL ARTICLE

IMPACTO AMBIENTAL EN LA PROPORCIÓN DE ESPECÍMENES
MACHOS EN POBLACIONES PARTENOGENÉTICAS DE
MELANOIDES TUBERCULATA (MULLER 1774) (PROSOBRANCHIA:
THIARIDAE) EN EL PERÚ.ENVIRONMENTAL IMPACT ON THE PROPORTION OF MALE
SPECIMENS IN PARTHENOGENETIC POPULATION OF
MELANOIDES TUBERCULATA (MULLER 1774) (PROSOBRANCHIA:
THIARIDAE) IN PERU.José Pino^{1,2}, Felicia López¹ & José Iannacone^{3,4}

¹ Laboratorio de Reproducción y Biología del Desarrollo, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. Casilla 11-058, Lima 11, Perú. Tel.: +51 6 197000 – 1529; fax: +51 6 197000 – 1509. ²jpino@unmsm.edu.pe

³ Laboratorio de Ecofisiología Animal. Facultad de Ciencias Naturales y Matemática. Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima – Perú.

⁴joseiannacone@gmail.com

The Biologist (Lima) 8: 139-149.

ABSTRACT

Melanoides tuberculata (Muller 1774) (Prosobranchia: Thiariidae) is widely distributed throughout the world, especially in Asia where it seems to be native; it also has been described in America and in recent decades in Peru. It is widely recognized that its reproduction is parthenogenetic, with males usually not found or, if they exist, sterile. The aim of this study was to evaluate the environmental impact of endoparasitic infection with flukes (trematodes) and habitat stability on the proportion of male *M. tuberculata*, performing six monthly sampling from March to August 1999 in Rio Lurin, Lima, Peru. We collected specimens of *M. tuberculata* in branches of Lurin River, Cieneguilla district 25 km east of Lima, Peru. In the laboratory, individuals were measured and dissected. The average occurrence of males was 1.3% with the highest value in June (3.75%), which is characterized by reddish discoloration of the gonad over the digestive gland. The gonad was fixed in 10% formol saline and dehydrated in increasing alcohol baths. Successive sections were made to 8 µm thick and subsequently stained with hematoxylin and eosin. There was no correlation between the percentage of males and the presence of trematode parasitism in *M. tuberculata*. However, none of the males showed parasitism. The stability of environment also did not influence the percentage of males found in *M. tuberculata*. However, no male was found in a stream in which could be seen the bottom with high transparency (stable). Thus, a deeper analysis is required of abiotic and biotic factors not considered in this study that may influence sexual reproduction and the appearance of males in the population of *M. tuberculata*.

Key words: males, *Melanoides tuberculata*, parthenogenesis, prosobranchia, reproduction, thiariidae.

RESUMEN

Melanoides tuberculata (Muller 1774) (Prosobranchia: Thiariidae) se encuentra ampliamente distribuido en el mundo, sobre todo en Asia de donde parece ser originaria; se le ha descrito en América y en las últimas décadas en el Perú. Es reconocido ampliamente que su reproducción es partenogenética, no encontrándose usualmente machos, o si existen, estos son estériles. El objetivo del presente trabajo fue evaluar la influencia ambiental en base al endoparasitismo por trematodos digeneos y la estabilidad del hábitat en el porcentaje de presencia de machos de *M. tuberculata* durante seis muestreos mensuales de marzo a agosto de 1999 en el río Lurín, Lima, Perú. Se colectaron especímenes de *M. tuberculata* de ramales del río Lurín del distrito de Cieneguilla a 25 km al este de Lima, Perú. En el laboratorio los individuos fueron medidos y disectados. La ocurrencia promedio de machos fue de 1,3%, presentando el valor más alto en junio (3,75%), los que se caracterizaron por la coloración rojiza de la gónada sobre la glándula digestiva. La gónada fue fijada en formol salino al 10% y deshidratada en baños crecientes de alcohol. Se realizaron cortes sucesivos a 8 µm de grosor, coloreándose posteriormente con Hematoxina Eosina. No se encontró correlación entre el porcentaje de presencia de machos y el parasitismo por trematodos en *M. tuberculata*. Sin embargo, ninguno de los machos presentó parasitismo. La estabilidad de ambiente tampoco influyó en el porcentaje de presencia de machos en *M. tuberculata*. Sin embargo, ningún macho se encontró en corrientes de agua donde se podía observar el fondo, alta transparencia (estable). Se requiere un profundo análisis de otros factores abióticos y bióticos no considerados en el presente estudio que pudieran influenciar a la reproducción sexual y la aparición de machos en la población de *M. tuberculata*.

Palabras clave: machos, *Melanoides tuberculata*, partenogénesis, prosobranquios, reproducción, thiariidae.

INTRODUCCIÓN

Mundialmente existen alrededor de 5 000 especies de moluscos que viven en los ambientes lóticos y lénticos. La mayoría de ellos son de la subclase Pulmonata y el resto son Prosobranquios. Ambas subclases pertenecen a la clase Gastropoda (Supian & Ikhwanuddin 2002). Los gasterópodos son importantes desde un punto de vista de Salud Pública, Veterinaria y Medica (Ben-Ami & Heller 2005). Muchas especies de gasterópodos de agua dulce están registrados como primeros hospederos intermediarios de formas larvianas de trematodos (Leteliel et al. 2007, Yousif et al. 2010).

Los Gasterópodos prosobranquios se distinguen por poseer un opérculo que obtura la abertura de la concha y branquias verdaderas en la cavidad del manto; comprenden en las especies de agua dulce, principalmente a cinco familias: Viviparidae, Ampullaridae, Bithyniidae, Thiaridae y Buccinidae (Supian & Ikhwanuddin 2002). Según Michel (1994), los prosobranquios poseen muchas estrategias involucradas en su habilidad de dispersión, una de ellas son las estrategias reproductivas. Entre los gasterópodos prosobranquios existen tres modalidades de reproducción (ovoviviparidad, ovíparidad y partenogenicidad). La partenogénesis ha sido reportada en tres familias y en solo 14 (de aproximadamente 2 120) géneros (Heller 1993, Brande et al. 1996), y entre ellos, encontramos a los gasterópodos thiaridos.

El gasterópodo prosobranquio *Melanoides tuberculata* (Muller 1774) (Thiaridae), actualmente de distribución cosmopolita y con énfasis en el ámbito tropical, es considerado como una especie partenogenética y ovovivípara (Berry & Kaohi 1974, Heller & Farstey 1990, Nieto 1993, 1996, Ismail & Arif 1993, Pontier et al. 1993). Sin embargo, se han

encontrado poblaciones bisexuales principalmente en Israel y en Sinaí, Egipto (Livshits et al. 1984, Fishelson 1983, Heller & Farstey 1989 1990, Hodgson & Heller 1990).

Melanoides tuberculata proviene del sur de China, de Taiwan, Filipinas e Indias Orientales (Malek 1962) y del este de África (Facon et al. 2003); debido a causas humanas, principalmente por intercambio comercial (Facon et al. 2003), se han establecido poblaciones en Norte América y en Sud América (Pointier et al. 1994; Albarran-Melze et al. 2009). En Sudamérica se le encuentra en cuerpos de agua en regiones tropicales, subtropicales y templadas (Livshits & Fishelson 1983). Esta especie presenta una alta importancia ecológica como invasora por su impacto sobre la diversidad de caracoles nativos (Cruz-Ascencio et al. 2003, Facon et al. 2005), ya que desplaza y amenaza con desaparecer o por lo menos decrecer las poblaciones de moluscos nativos, debido a su alto potencial biótico, ser prolífica y a su tasa reproductiva alta. También presenta una longevidad entre cuatro y cinco años (Albarran-Melze et al. 2009). Es considerada en México como un contaminante biológico (Naranjo-Díaz 2003). Tiene importancia en Salud Pública debido a que es hospedero intermediario de digeneos zoonóticos como *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875), *Paragonimus westermani* (Kerbert, 1878), *Heterophyes heterophyes* Cobbold, 1865 y *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) que son parásitos que pudieran afectar al hombre, los tres primeros y de recursos ícticos de importancia comercial, el cuarto, respectivamente (Paz et al. 1995, Leteliel et al. 2007, Reeves et al. 2008, Pinto & Melo 2010).

Se ha registrado en este caracol a *Philophthalmus* sp. Looss, 1899 como un parásito ocular de aves (Leteliel et al. 2007). En adición, es considerado de importancia ecológica como un agente competidor en el control biológico contra los hospederos

intermediarios de *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907, los cuales involucran a diferentes especies de la familia Planorbidae, del género *Biomphalaria* (Albarran-Melze *et al.* 2009).

Su presencia en el Perú tiene diversos registros en la literatura: Iannacone (2006) indica que en la década de los 70 fue introducida a través de los acuarios, Nieto (1993, 1996) afirma que fue introducida a través de las plantas exóticas del parque Japonés, Lima, Perú a mediados de 1984. Vivar *et al.* (1990) lo registran en casi todas las lagunas de la zona de Lima y de la costa central y norte del Perú y, Ramírez *et al.* (2003) señalan que su distribución incluye la vertiente oriental de la cordillera de los andes y en la amazonía peruana.

Pace (1973) en estudios con *Thiara granifera* (Lamarck, 1822), género de la misma familia que *Melanoides*, concluyó que la presencia de machos en una población natural, era muy rara, y cuando existen son completamente estériles, al carecer de la existencia de espermios viables. Este autor sugirió que *T. granifera* se reproducía por partenogénesis apomíctica. Igualmente, Jacob (1957) indicó que la raza poliploide de *M. tuberculata* ocurre excepcionalmente, con un porcentaje cerca al 3% de la población. Houbrick (1988) señaló que la presencia de machos en el género *Melanoides* no era común. Heller & Farstey (1990) al estudiar treinticuatro poblaciones de *M. tuberculata* en Israel, encontró siete poblaciones donde no habían machos, quince con menos de 10 %, diez con 10 – 36 %, uno con 46 % y otro con 66 % de machos, Ben Ami & Heller (2005) encontraron un promedio de 34,5 % de presencia de machos estudiando siete poblaciones de *Melanoides* en Israel.

La presencia de caracoles machos de *M. tuberculata* en el Perú es reportada por primera vez por Nieto (1996) en poblaciones mantenidas en cautiverio. Una característica de dichos machos es la ausencia de pene (Nieto

1996), un cuerpo más estrecho y alargado (Heller & Farstey 1989) y la coloración rojiza de la gónada masculina que solo se aprecia a través de una fuente de luz intensa (Heller & Farstey 1989 1990, Nieto 1996).

Elkarmi & Ismail (2007) han encontrado en *M. tuberculata* diferencias en el crecimiento, en la edad, en la longitud de la conchilla, en la longitud de la apertura, en el peso de la conchilla y en el peso corporal de dos poblaciones bajo dos diferentes condiciones ambientales de temperatura. De igual forma, Kock & Wolmarans (2009) han evaluado el efecto de la temperatura, altitud y el tipo de sustrato en *M. tuberculata* para establecer su distribución geográfica, y analizan las repercusiones del cambio climático y del calentamiento global en su dinámica poblacional.

Genner *et al.* (2008) señalan que las infecciones helmínticas pueden influenciar en la abundancia poblacional del hospedero. En especial el sistema gasterópodo-trematode ha sido usado como un modelo para analizar los beneficios, costos y mecanismos coevolutivos entre los parásitos y los hospederos. Los trematodos pueden afectar a los gasterópodos en su supervivencia, fecundidad, tasa de crecimiento, morfología y comportamiento. En *M. tuberculata* se han observado efectos de castración, gigantismo y retraso en la reproducción por la acción de las formas larvarias de tremátodos (Genner *et al.* 2008, Escobar *et al.* 2009).

Sin embargo, a la fecha en *M. tuberculata* no se tiene información de la influencia del endoparasitismo por tremátodos digeneos (factor biótico) y estabilidad del hábitat (factor abiótico) en el porcentaje de presencia de machos en la población.

Por ende, el objetivo del presente trabajo fue evaluar la influencia del endoparasitismo por tremátodos digeneos y la estabilidad del

hábitat en el porcentaje de presencia de machos de *M. tuberculata* durante seis muestreos mensuales de marzo a agosto de 1999 en el río Lurín, Lima, Perú.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se analizó el ramal del río Lurín de la zona urbana del distrito de Cieneguilla, ubicado a 25 km al este de la ciudad de Lima, Perú (Fig. 1).

Colecta

Los caracoles de *M. tuberculata* fueron colectados durante los meses de marzo – agosto de 1999 mediante una malla con una cocada aproximada de 1 mm. En cada muestreo se capturó un número de especímenes, no menor a 60 individuos. Como no presentan un dimorfismo sexual evidente, la colecta fue en forma aleatoria. La estabilidad de la zona de colecta fue establecida según el siguiente criterio: 1) corriente de agua donde se podía observar el fondo, alta transparencia (estable) y 2) corriente de agua donde no se podía ver el fondo, baja transparencia (no estable).

Laboratorio

En el laboratorio, los caracoles fueron separados por rango de tallas y colocados en acuarios circulares en una concentración de un espécimen cada 5 cm². Se les alimentó diariamente con hojas de espinaca previamente hervidas. Al momento de procesarlos, se les tomó la conchometría con ayuda de un vernier (0,01 mm) y se obtuvieron datos como: largo y diámetro total de la concha, altura y diámetro de la abertura. Luego, se les desconchaba siguiendo el protocolo propuesto por Nieto (1996). La identificación como *M. tuberculata* (Fig. 2) se hizo empleando el análisis conquiológico y el

sistema reproductivo (Nieto, 1996, Dechruksa et al. 2007). Para el análisis parasitológico en el laboratorio y examinar la presencia de larvas o estados intramoluscos de trematodos (redias, esporoquistes y cercarias) se empleó el método de la disección bajo el microscopio estereoscópico (Vergara & Velásquez 2009). Cada caracol fue individualizado, y con ayuda de pinzas y estiletes finos, se buscó la presencia de parásitos empleando como colorante vital al rojo neutro al 0,5% (Scholz et al. 2000). Evaluado el rubro parasitológico, se les colocó en formol salino al 10% para posteriormente procesarlos con el protocolo de histología de rutina.

Histología

Los especímenes fueron deshidratados en baños sucesivos y crecientes de alcohol etílico, aclarados en xileno, embebidos e incluidos en Paraplast® y cortados en forma seriada con ayuda de un micrótopo rotativo Spencer tipo Minot (American Optical). Los cortes fueron teñidos mediante el protocolo de Hematoxilina-Eosina (HE) y las láminas posteriormente se evaluaron en un microscopio Carl Zeiss Jena.

Análisis de datos

Para la determinación de los estadísticos descriptivos e inferenciales (correlación de Pearson y t de Student) se empleó el paquete estadístico SPSS versión 15,0.

RESULTADOS

En la Tabla 1 se aprecia el parámetro abiótico y biótico observado al coleccionar los especímenes de *M. tuberculata*. En la Tabla 1, se nota la discontinuidad del número de individuos colectados por mes. Se coleccionaron un total de 415 especímenes durante el periodo de muestreo; el número total de

machos hallados fue de 6. La frecuencia de machos de *M. tuberculata* en el área de colecta varió de 0 % en los meses de marzo a abril a un máximo de 3 individuos en el mes de junio (3,75 %) (Tabla 1).

En la Tabla 2 se aprecia que no existieron diferencias en los cuatro parámetros biométricos evaluados: el promedio del largo total de la concha, el diámetro total de la concha, la abertura de la altura y el diámetro de la altura de la abertura de la concha entre hembras y machos de *M. tuberculata*. Pero si cierta tendencia no significativa con valores mayores para los machos (Tabla 2).

La presencia de machos fue evidenciada al momento de la disección, con la observación de la tonalidad rojiza en la superficie de la glándula digestiva (Fig. 3a,b), esto fue demostrado fehacientemente por los cortes histológicos (Fig. 3c,d).

No encontramos relación entre el número de individuos de ambos sexos colectados y el número de macho ($r = 0,55$; $P = 0,25$), debido que encontramos machos cuando la colecta fue menor de 60 especímenes que cuando fue mayor a 80 individuos. La diversidad malacológica acompañante solo incluyó al

gasterópodo *Physa* sp., ambos comparten diferentes estratos ecológicos, mientras *Melanoides* se le encontró en el fondo suave, es detritívoro o se alimenta de plantas sumergidas, a *Physa* se le ubicó mayormente sobre las rocas.

La estabilidad del caudal del canal, varió de un mes a otro, estando menos estable en los meses de mayo a julio-99 que en los meses anteriores (Tabla 1). La estabilidad del ambiente no influyó en el parasitismo por tremátodos en *M. tuberculata* (Prueba de Levene $F = 0,80$, $Sig = 0,42$; $t = 0,81$, $Sig = 0,46$). No se encontró correlación entre el porcentaje de presencia de machos y el parasitismo por trematodos en *M. tuberculata* ($r = 0,48$; $Sig = 0,33$). Sin embargo, ninguno de los machos presentaron parasitismo (Tabla 1), a diferencia de las hembras, que presentan una frecuencia entre 42,22 % (marzo-99) a 79,31 % (agosto-99). La estabilidad del ambiente tampoco influyó en el porcentaje de presencia de machos en *M. tuberculata* (Prueba de Levene $F = 2,39$, $Sig = 0,19$; $t = 1,66$, $Sig = 0,17$). Sin embargo, ningún macho se encontró en corrientes de agua donde se podía observar el fondo, alta transparencia (estable).

Tabla 1. Parámetro abiótico (estabilidad del hábitat) y biótico (parasitismo por tremátodos) en relación a la presencia de machos de *M. tuberculata* en el río Turín, Lima, Perú.

| Meses | N | Machos | | Hembras | | Individuos parasitados | | | | Estabilidad del hábitat |
|--------------|-----|--------|------|---------|-------|------------------------|---|---------|-------|-------------------------|
| | | N | % | N | % | machos | | hembras | | |
| | | | | | | N | % | N | % | |
| marzo | 45 | 0 | 0 | 45 | 100 | 0 | 0 | 19 | 42,22 | Si |
| abril | 62 | 0 | 0 | 62 | 100 | 0 | 0 | 42 | 67,74 | Si |
| mayo | 88 | 2 | 2,27 | 86 | 97,72 | 0 | 0 | 54 | 61,36 | No |
| junio | 80 | 3 | 3,75 | 77 | 96,25 | 0 | 0 | 56 | 66,25 | No |
| julio | 82 | 0 | 0 | 82 | 100 | 0 | 0 | 42 | 51,21 | No |
| agosto | 58 | 1 | 1,72 | 57 | 98,27 | 0 | 0 | 47 | 79,31 | No |
| Total | 415 | 06 | 1,30 | 409 | 98,7 | 0 | 0 | 260 | 61,35 | |

Tabla 2. Biometría promedio (mm) de hembras y machos de *M. tuberculata* procedentes del río Lurín, Lima, Perú.

| Largo total | | Diámetro total | | Altura de la abertura | | Diámetro de la abertura | |
|-------------|---------|----------------|---------|-----------------------|---------|-------------------------|---------|
| machos | hembras | machos | hembras | machos | hembras | machos | hembras |
| 2,14 | 2,09 | 0,67 | 0,65 | 0,68 | 0,55 | 0,39 | 0,37 |

DISCUSIÓN

El planteamiento de Heller & Farstey (1989), que los machos tienden a tener conchas mas estrechas y alargadas, y de Iannacone & Alvariño (2002) quien colectó especímenes de *M. tuberculata* de la laguna de La Molina; Lima, Perú que indican que los machos tienden a ser mas grandes que las hembras no fue observado significativamente en esta investigación, debido a que los cuatro parámetros de biometría se traslapan entre sí. Aunque como se ha indicado existió una tendencia no significativa de mayor tamaño en los machos (Tabla 2)

Se observó que las hembras parasitadas mayormente no presentaban embriones, esto explicaría la estrechez de dichas conchas, confundiénolas con las de los machos, lo cual concuerda con Genner *et al.* (2008) y Escobar *et al.* (2009) que señalan efectos de esterilidad y gigantismo por la acción de las formas larvianas de tremátodos.

El color de la gónada masculina fue reportado por Heller & Farstey (1989, 1990) y Nieto (1996) como un indicativo para diferenciar hembras de machos en el campo, nosotros solo hemos podido evidenciar esto, cuando hicimos la disección en el laboratorio, ya que en forma natural, la superficie de las conchas esta cubierta por fango difícil de eliminar manualmente, teniendo que realizarse solo con ayuda del microscopio de disección y con instrumental apropiado.

Es ampliamente reconocido que las invasiones biológicas constituyen una de las más serias amenazas para la biodiversidad (Everett 2000). *M. tuberculata* es un interesante modelo para seguir la genealogía de los invasores y también comparar los niveles de divergencia genética entre las áreas nativas y colonizadas, considerando que principalmente se reproduce clonalmente (Jacob 1957), y que hay registros de la aparición esporádica de machos en poblaciones naturales (Livshits *et al.* 1984).

Entre las poblaciones muestreadas en el periodo de colecta, los machos no son comunes, y su frecuencia es mínima (Tabla 1). La pregunta es: Es un factor abiótico o biótico el determinante para su aparición y distribución?.

En el área estudiada, la población de machos estaba mayormente esparcida uniformemente; con excepción de los meses de abril-99 a julio-99 en donde se encontró con cierto grado de conglomeración. Sin embargo, esto aún no esta claro, pero es coincidente con la proliferación de la flora acuática existente. Otra posible explicación de la escasez de individuos puede ser la depredación realizada por peces o aves, que seleccionan para su alimentación los caracoles de mayor tamaño, que tienden a ser especímenes machos.

Heller & Farstey (1990) mencionan que si bien ellos encuentran machos, esto no significa necesariamente que exista una reproducción sexual, ya que *M. tuberculata* se moviliza muy lentamente en el fango, además debido a su

baja frecuencia es poco probable que un macho insemine a varias hembras. A fin de descartar la posibilidad de reproducción sexual en poblaciones de *Melanoides*, se tendría que hacer análisis electroforéticos en caracolillos y en los machos, a fin de encontrar electromorfos comunes.

La frecuencia de machos encontrados oscila entre 0 % y 3,75 %, este resultado concuerda con autores como Heller & Farstey (1990) quienes encuentran rangos de presencia de machos entre 0 % y 1,5 % en Israel, pero no concuerda con Livshits & Fishelson (1983) quienes encuentran un porcentaje de 20 – 33 % en la misma zona.

En cuanto a la estabilidad del hábitat, de acuerdo a la hipótesis de variación temporal la presencia de poblaciones bisexuales es positivamente propiciada en hábitats estables (Heller & Farstey 1990), y las partenogenéticas por hábitats alterados (Ben-Ami & Heller 2007), y coincide con el hallazgo de Nieto (1993), quien reporta machos cuando las condiciones del acuario eran estresantes. En nuestro caso, no se encontró ninguna diferencia entre el porcentaje de presencia de machos en la población de *M. tuberculata* con relación a la estabilidad del hábitat. Más bien opuestamente, se observó una tendencia no significativa a la presencia de machos en ambientes inestables (factor abiótico) (Tabla 1).

En cuanto a la relación parasitismo y presencia de machos, Ben-Ami & Heller (2008) postulan que a mayor población de caracoles, un mayor parasitismo y una mayor posibilidad de reproducción sexual (Hipótesis de la Reina Roja o Red Queen hypothesis). Sin embargo, los resultados de estos autores no son concluyentes. Contrariamente no encontramos relación entre el porcentaje de presencia de machos y la prevalencia del parasitismo en *M. tuberculata* (factor biótico). Sin embargo, ningún macho estuvo parasitado.



Figura 1. Ubicación del área de colecta (Flecha).



Figura 2. Morfotipo de *M. tuberculata* del área de Cieneguilla, Lurín, Lima, Perú. 3X.

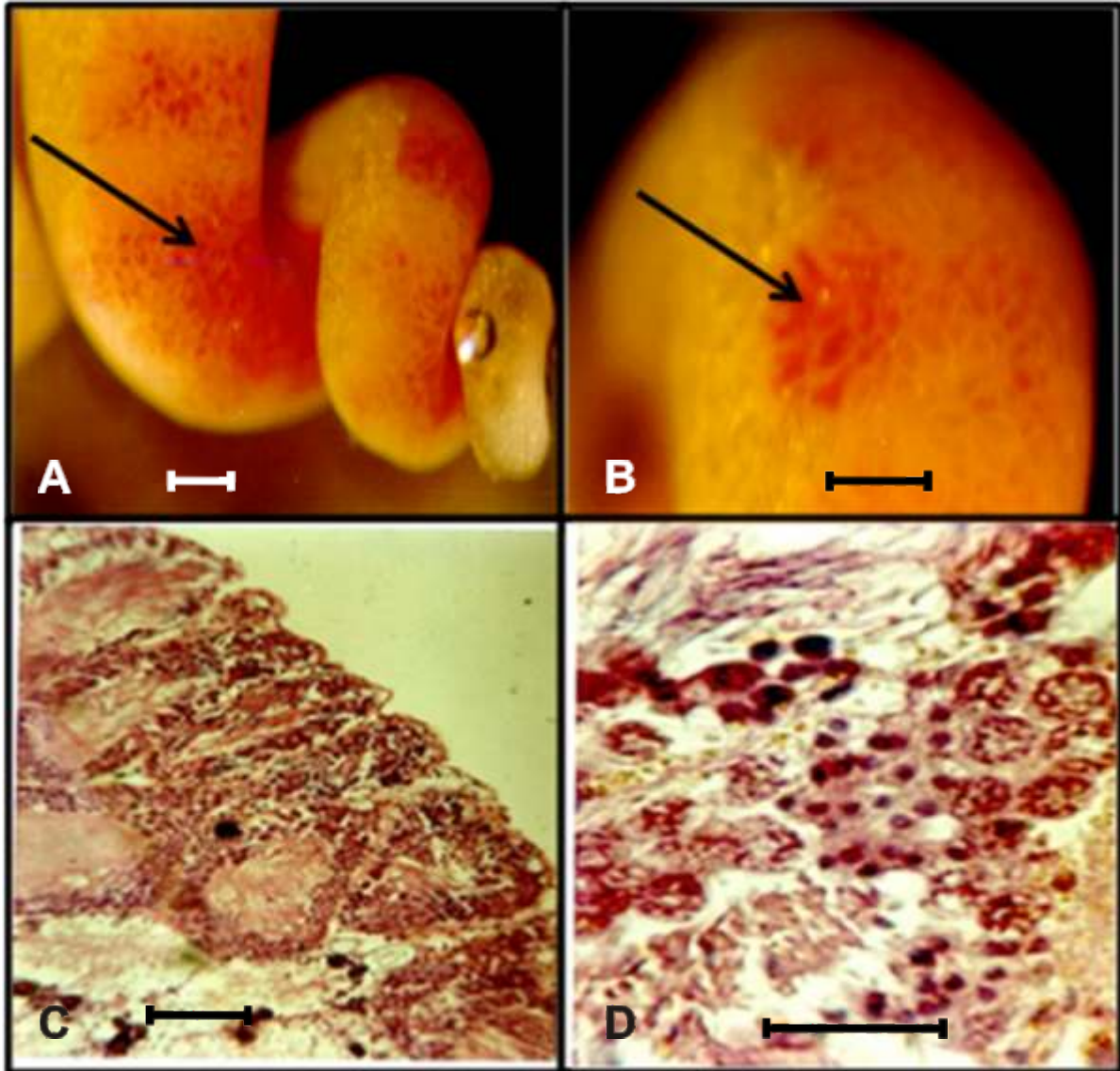


Figura 3. Presencia de especímenes machos de *M. tuberculata* en una población natural. **A.** Coloración típica de la gónada masculina (flecha) sobre la glándula digestiva. Barra = 0,125 mm. **B.** Detalle (flecha) de la Fig. 2A, Barra=0,1 mm. **C.** Vista panorámica de corte histológico del testículo, Col. H.E. Barra = 50 μ m, **D.** Detalle de Fig. 2C note los diferentes estadios de la espermatogénesis, Col. H.E. Barra = 10 μ m.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ben-Ami, F. & Heller, J. 2005. Spatial and temporal patterns of parthenogenesis and parasitism in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*. *Journal of Evolution Biology*, 18: 138–146.
- Ben-Ami, F. & Heller, J. 2007. Temporal patterns of geographic parthenogenesis in a freshwater snail. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 711–718.
- Ben-Ami, F. & Heller, J. 2008. Sex versus parasitism versus density. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93: 537–544.
- Berry, A. & Kadri, R. 1974. Reproductive condition in two Malayan freshwater viviparid gastropods. *Journal of Zoology London*, 174: 357–367.
- Brande, S.; Turner, M. & Heller, J. 1996. Statistical discrimination of sex in *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Thiaridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 59: 87–112.
- Cruz-Ascencio, M.; Florido, R.; Contreras-Arquieta, A. & Sánchez, A.J. 2003. Registro del caracol exótico *Thiara (Melanoides) tuberculata* (Müller, 1774) (Gastropoda: Thiaridae) em La Reserva de la Biosfera Pântanos de Centla. *Universidad y Ciencia*, 19: 101–103.
- Dechruksa, W.; Krailas, D.; Ukong, S.; Inkapatankul, W. & Koonchornboon, T. 2007. Trematode infections of the freshwater snail family thiaridae in the Khek river, Thailand. *The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 38: 1016–1028.
- Elkarmi, A.Z. & Ismail, N.S. 2007. Growth models and shell morphometrics of two populations of *Melanoides tuberculata* (Thiaridae) living in hot springs and freshwater pools. *Journal of Limnology*, 66: 90–96.
- Everett, R.A. 2000. Patterns and pathways of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 177–178.
- Escobar, J. S.; Correa, A.C. & David, P. 2009. Did life history evolve in response to parasites in invasive populations of *Melanoides tuberculata*?. *Acta Oecologica*, 35: 639–644.
- Facon, B.; Pointier, J.P.; Glaubrecht, M.; Poux, C.; Jarne, P. & David, P. 2003. A molecular phylogeography approach to biological invasions of the new world by parthenogenetic thiarid snails. *Molecular Ecology*, 12: 3027–3039.
- Facon, B.; Jarne, P.; Pointier, J.P. & David, P. 2005. Hybridization and invasiveness in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*: hybrid vigour is more important than increase in genetic variante. *Journal of Evolution Biology*, 18: 524–535.
- Genner, M.J.; Michel, E. & Todd, J.A. 2008. Resistance of an invasive gastropod to an indigenous trematode parasite in Lake Malawi. *Biological Invasions*, 10: 41–49.
- Heller, J. & Farstey, V. 1989. A field method to separate males and females of the freshwater snail *Melanoides tuberculata*. *Journal of Molluscan Studies*, 55: 427–429.
- Heller, J. & Farstey, V. 1990. Sexual and parthenogenetics population of the freshwater snail *Melanoides tuberculata* in Israel. *Israel Journal of Zoology*, 37: 75–87.
- Heller, J. 1993. Hermaphroditism in mollusks. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48: 19–42.
- Hodgson, A. & Heller, J. 1990. Spermatogenesis and sperm structure of the normally parthenogenetic freshwater snail *Melanoides tuberculata*. *Israel Journal of Zoology*, 37: 31–50.
- Houbriek, R.S. 1988. Cerithioidean Phylogeny. *Malacological Review*, Suppl.4: 88–128.
- Iannacone, J. & Alvariano, L. 2002. Efecto del detergente doméstico Alquil Aril

- Sulfonato de Sodio Lineal (LAS) sobre la mortalidad de tres caracoles dulceacuícolas en el Perú. *Ecología aplicada*, 1: 81-87.
- Iannacone, J. 2006. Dos casos de especies exóticas invasoras en el Perú. *The Biologist* (Lima), 4: 18-19.
- Ismail, N.S. & Arif, A. M.S. 1993. Population dynamics of *Melanooides tuberculata* (Thiaridae) snails in a desert spring, United Arab Emirates and infection with larval trematodes. *Hidrobiologia*, 257: 57-64.
- Jacob, J. 1957. Cytological studies of Melaniidae (Mollusca) with special reference to parthenogenesis and polyploidy. I. Oögenesis of the parthenogenetic species of *Melanooides* (Prosobranchia-Gastropoda). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 63: 341-352.
- Kock, K.N. de & Wolmarans, C.T. 2009. Distribution and habitats of *Melanooides tuberculata* (Müller, 1774) and *M. victoriae* (Dohrn, 1865) (Mollusca: Prosobranchia: Thiaridae) in South Africa. *Water SA* (Online), 35: 713-720.
- Letelier, S.V.; Ramos L.A.M. & Huaquín, M.L.G. 2007. Moluscos dulceacuícolas exóticos en Chile. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 9S- 13S.
- Livshits, G. & Fishelson L. 1983. Biology and reproduction of the freshwater snail *Melanooides tuberculata* (Gastropoda: Prosobranchia) in Israel. *Israel Journal of Zoology*, 32: 21-35.
- Livshits, G.; Fishelson, L. & Wise, G.S. 1984. Genetic similarity and diversity of parthenogenetic and bisexual populations of the freshwater snail *Melanooides tuberculata* (Gastropoda: Prosobranchia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 23: 41-54.
- Malek, E. 1962. *A Laboratory Guide and notes for Medical Malacology*. Burgess Publishing Co. Minneapolis.
- Michel, E. 1994. Why snails radiate: A review of gastropod evolution in long-lived lakes, both recent and fossil. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 44: 285-317.
- Naranjo-García, E. 2003. Moluscos continentales de México: dulceacuícolas. *Revista de Biología Tropical*, 51: 495-505.
- Nieto, M. 1993. *Melanooides tuberculata*, Müller 1774 (Mollusca: Gastropoda). *Bolsa incubatriz o bolsa clonogénica*. Tesis para Optar el Grado de Maestro en Ciencias con Mención en Biología. Universidad Peruana Cayetano Heredia.
- Nieto, M. 1996. *Aspectos reproductivos en el género Melanooides (Thiaridae, Gastropoda): Alternancia de generaciones*. Tesis para Optar el Grado de Doctor en Ciencias con Mención en Biología. Universidad Peruana Cayetano Heredia.
- Pace, G.L. 1973. The freshwater snails of Taiwan (Formosa). *Malacological Review*, 51: 118p.
- Paz, R.J.; Watanabe, T.; Dijck, M.P.M & Abílio, F.J.P. 1995. First record of *Melanooides tuberculata* (Müller, 1774) (Gastropoda: Prosobranchia: Thiaridae) in the state of Paraíba (Brazil) and its possible ecological implications. *Revista Nordestina de Biologia*, 10: 79-84.
- Pinto, H.A. & de Melo, A.L. 2010. *Melanooides tuberculata* (Mollusca: Thiaridae) as an intermediate host of *Centrocestus formosanus* (Trematoda: Heterophyidae) in Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo*, 52: 207-210.
- Pointier, J.P.; Thaler, L.; Pernot, A. & Delay, B. 1993. Invasion of the Martinique island by the parthenogenetic snail *Melanooides tuberculata* and the succession of morphs. *Acta Oecologica*, 14: 33-42.
- Pointier, J.P.; Incani, R.N.; Balzan, C.; Chrosiecowski, P. & Prypchan, S. 1994. Invasion of the rivers of the littoral central region of Venezuela by *Thiara*

- granifera* and *Melanoides tuberculata* (Mollusca: Prosobranchia: Thiaridae) and the absence of *Biomphalaria glabrata*, snail host of *Schistosoma mansoni*. The Nautilus, 107: 124–128.
- Ramírez, R.; Paredes, C. & Arenas, A. 2003. Moluscos del Perú. Revista de Biología Tropical, 51 (Suppl. 3): 225-284.
- Reeves, W.K.; Dillon, Jr., R.T. & Dasch, G.A. 2008. Freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) from the commonwealth of Dominica with a discussion of their roles in the transmission of parasites. American Malacological Bulletin, 24: 59-63.
- Scholz, T. 2000. Larval stages of trematodes in Mexican freshwater molluscs: a review of present state and methodology for future research. pp 77-100. In: Salgado-Maldonado, G.; García, A.A.N. & Vidal-Martínez, V.M. (Eds). Metazoan parasites in the neotropics: A systematic and ecological perspective. Instituto de Biología, UNAM. Mexico. D.F.
- Supian, Z. & Ikhwanuddin, A.M. 2002. Population dynamics of freshwater molluscs (Gastropod: *Melanoides tuberculata*) in Crocker Range Park, Sabah. ASEAN Review of Biodiversity and Environmental Conservation en <http://www.arbec.com.my/pdf/art13julysep02.pdf> leído el 10 de Julio del 2010.
- Yousif, F.; Ibrahim, A.; El Bardicy, S.; Sleem, S. & Ayoub, M. 2010. Morphology of new eleven cercariae procured from *Melanoides tuberculata* snails in Egypt. Australian Journal of Basic and Applied Sciences, 4: 1482-1494.
- Vergara, D. & Velasquez, L.E. 2009. Larvas de digenea en *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Thiaridae) en Medellín, Colombia. Acta Biológica Colombiana, 14: 135-142.
- Vivar, G.; Larrea, C. & Huamán, P. 1990. Un gasterópodo de la familia Thiaridae en el Perú: *Melanoides tuberculata*, Müller 1774. Boletín de Lima (Perú), 69: 33-34.

Fecha de recepción: 15 de julio del 2010.
 Fecha de aceptación: 25 de noviembre del 2010.