



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Ecología del caracol invasivo *Tarebia granifera* (Mollusca:
Gastropoda) en el río Máquinas, Veracruz, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
Biólogo

P R E S E N T A :

José David Ramírez Capulín



DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. Gema Yolanda Armendáriz Ortega
Ciudad de México, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno.

Ramírez
Capulín
José David
5535132563
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
108002001

2. Datos del Asesor.

M. en C.
Armendáriz
Ortega
Gema Yolanda

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Alvarez
Noguera
Fernando

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Reguero
Reza
María Martha

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Naranjo
García
Edna

6. Datos del sinodal

M. en C.
Urbano
Alonso
Brian

7. Datos del trabajo escrito.

Ecología del caracol invasivo *Tarebia granifera* (Mollusca: Gastropoda) en el río Máquinas, Veracruz, México.

102 p.

2019

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por la oportunidad de formarme académica y personalmente.

Al Programa de Apoyo Nutricional de la Facultad de Ciencias, por aquellas buenas comidas.

Al Instituto de Biología y a la Colección Nacional de Crustáceos, por abrirme las puertas y permitirme realizar el presente trabajo.

A la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, por permitir el uso de sus instalaciones para cumplir los objetivos del presente estudio.

Al Taller de la Zona Costera y Arrecifal del golfo de México y a la clase de Posgrado “Especies Invasoras” por los conocimientos y experiencias adquiridas.

A la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos del Centro de Ciencias de la Atmosfera, UNAM, por proporcionar datos atmosféricos del Observatorio Atmosférico Los Tuxtlas.

Al Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) y a la Biól. Susana Guzmán Gómez por la capacitación y ayuda en el uso del microscopio de capas.

Al Dr. Fernando Alvarez Noguera, al Dr. José Luis Villalobos Hiriart, por sus historias, las experiencias, los consejos, los comentarios acertados, el apoyo, la confianza y por inculcarme pasión hacia los crustáceos.

Dra. María Martha Reguero Reza, por el interés, los comentarios y la gran disposición que tuvo al revisar la tesis. Además, por infundirme pasión hacia los moluscos.

A la Dra. Edna Naranjo García, por el tiempo, los comentarios, el interés y la paciencia que le dedicó a la revisión del trabajo.

M. en C. Brian Urbano Alonso, por el interés, la confianza, la amabilidad y los comentarios que ofreció para mejorar la tesis. Además, por guiarme en el mundo de los moluscos.

A la M. en C. Gema Yolanda Armendáriz Ortega, por ayudarme a ser más constante y puntual. Además, por todo el tiempo dedicado a esta investigación y por los conocimientos compartidos, que ayudó a la construcción del trabajo, gracias.

Al M. en C. Eric Guillermo Moreno Juárez, al Biól. Jasiel Bedolla, a Etel Sánchez y a Salvador Martínez, por sus consejos, comentarios y asesorías, que ayudaron en la elaboración de la tesis.

A toda mi familia, especialmente a Tanya Julieta Capulín Pozos, Francisco Javier Ramírez Pérez y Francisco Javier Ramírez Capulín, por su apoyo y cariño incondicional, a lo largo de mi formación académica ¡muchas gracias!

A mis amigos de la Escuela Nacional Preparatoria, de la Facultad de Ciencias y del Laboratorio de Malacología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Además, un gran agradecimiento a mis amigos de la Colección Nacional de Crustáceos, por su ayuda en los muestreos y camaradería durante la realización de este trabajo.

Índice

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Amenazas a la biodiversidad	2
Especies nativas e introducidas	2
Proceso de invasión	3
Phylum Mollusca.....	4
Clase Gastropoda.....	5
Características de <i>Tarebia granifera</i> (Lamarck, 1822).....	6
Diagnosís de <i>Tarebia granifera</i> (Lamarck, 1822)	7
ANTECEDENTES	10
OBJETIVOS	17
Objetivo General.....	17
Objetivos Particulares.....	17
ÁREA DE ESTUDIO	18
Características fisicoquímicas	18
Clima	18
Geología.....	19
Hidrografía.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS	22
Trabajo en el campo	22
Trabajo en el laboratorio	24
Análisis de datos	25
RESULTADOS	26
Abundancia	26
Densidad poblacional	29
Análisis de biomasa	35
Análisis de tallas.....	36
Análisis del grado de deterioro.....	47
Factores fisicoquímicos.....	52
Mapa de distribución.....	54

DISCUSIÓN	56
Abundancia	56
Densidad poblacional	61
Análisis de biomasa	62
Análisis de tallas.....	63
Análisis del grado de deterioro.....	65
Factores fisicoquímicos.....	66
Importancia de <i>T. granifera</i>	68
Recomendaciones.....	70
CONCLUSIONES	73
LITERATURA CITADA	74
GLOSARIO	85
APÉNDICE	94

RESUMEN

Tarebia granifera es un molusco gasterópodo dulceacuícola invasor, proveniente del sureste de Asia el cual, fue introducido por medio de la acuicultura y/o aves migratorias. En México *T. granifera* es una especie invasora muy competitiva por poseer características, tales como: capacidad partenogenética, ovovivipariedad, madurez sexual precoz y estrategia reproductiva *r*. Este estudio tiene como objetivos analizar la ecología de *T. granifera* en el río Máquinas, Los Tuxtlas, Veracruz, su abundancia, densidad poblacional, biomasa, composición de tallas, grado de deterioro y patrón de distribución; para lo cual se muestreó la zona alta, media y baja del río Máquinas, en junio 2017, agosto 2017, octubre 2017 y abril 2018, utilizando transectos de 20 m y cuadrantes de 20 x 20 cm colocados cada cinco metros. Los organismos se contaron y pesaron para calcular su densidad y biomasa; luego los datos se extrapolaron para estandarizar las unidades de medidas a 1 m². Además se midió el largo y se categorizaron las tallas obtenidas al igual que el grado de deterioro que presentaron las conchas y con ayuda de datos publicados se elaboró un mapa de los sitios donde se distribuye *T. granifera* en México. Como resultados se obtuvo un total de 6,425 organismos; el mes con mayor abundancia y biomasa fue junio, la zona más abundante y con mayor biomasa correspondió a la zona alta, la mayor densidad se registró en agosto, la zona con mayor densidad de organismos correspondió a la zona alta. La variación en tallas fue de 1.2 a 21.6 mm, registrándose la primer medida en junio en la zona alta y en la media; las tallas chicas fueron las más frecuentes durante los meses de muestreo. El grado de deterioro en las conchas fue de 82 – 87 % como altamente deteriorado, 8 – 17 % medianamente deteriorado y 1 – 8 % como no deteriorado. Respecto a las zonas del río, el deterioro fue del 90 % en la zona alta, 83 % en la zona media y 50 % en la zona baja. La distribución de *T. granifera* en México se restringe al sureste del país resaltando un registro al oeste del territorio. En el presente trabajo se mostró el grado de adaptación que puede tener *T. granifera* en un cuerpo de agua epicontinental, lo que podría dar lugar, haciendo un análisis comparativo, a encontrar más registros de esta especie en la República Mexicana. Se requieren acciones pertinentes para prevenir más introducciones, que propician la pérdida de biodiversidad, alteración de ecosistemas y desplazamiento o extinción de especies nativas.



INTRODUCCIÓN

Amenazas a la biodiversidad

La biodiversidad representa múltiples formas de vida y se expresa en distintos niveles de organización biológica, ésta resulta amenazada por diferentes factores, como: el cambio climático, contaminación o destrucción de hábitats naturales, la sobreexplotación de recursos y la introducción de especies exóticas. Estos factores propician afectación en la biota, en el ambiente y pérdida de la biodiversidad, alterando ecosistemas, comunidades, poblaciones e individuos, así como, especies nativas de una región (Martínez-Meyer *et al.*, 2014).

Especies nativas e introducidas

Las especies nativas o autóctonas se han adaptado y evolucionado en su lugar de origen, estableciendo un espacio con una distribución original, congruente con su potencial de dispersión natural y con sus propias interacciones ecológicas, las especies nativas pueden ser desplazadas por especies introducidas o exóticas (IUCN, 2000). La introducción de especies se refiere al transporte de organismos fuera de su área de distribución natural, por medios naturales o por actividades humanas (Kriesch, 2007). En el primer caso, tratándose de especies acuáticas la introducción puede originarse por vientos, huracanes, tormentas o corrientes marinas, entre otros medios naturales (Koleff *et al.*, 2010). El segundo caso se presenta por medio de dos fuentes derivadas de actividades humanas, siendo las situaciones más comunes y con más incidencias. La primera causa ocurre cuando la introducción es accidental, por medio del agua de lastre, organismos sintrópicos o adheridos a cualquier medio de transporte, tierra para jardinería, alimentos o el turismo. La segunda causa es la introducción intencional o deliberada, resultado del transporte, comercio, manejo y liberación de propágulos (Aguirre *et al.*, 2009; Koleff *et al.*, 2010, Koleff, 2011; Mendoza y Koleff, 2014).



Proceso de invasión

En el momento en que una especie introducida ha arribado y se ha establecido fuera de su área natural puede sobrevivir y reproducirse, resulta una amenaza para la diversidad biológica nativa, además de causar posibles daños a la economía y salud pública (Aguirre *et al.*, 2009; Koleff *et al.*, 2010). El proceso de invasión está mediado por distintas variables, las cuales se han dividido en tres etapas: 1) arribo, 2) establecimiento y 3) integración (Moyle y Light, 1996). El arribo se refiere a la cantidad de individuos que han llegado a la región receptora, las variables a considerar es la cantidad de propágulos que han arribado y el estado trófico del sitio. El establecimiento implica que la nueva población puede mantenerse a sí misma, las variables involucradas son las características reproductivas de la especie, el cuidado parental y el reclutamiento. La integración involucra a la especie invasora como un elemento más en el ecosistema donde está incidiendo, formando vínculos ecológicos con otras especies, donde las variables involucradas son, el tamaño máximo, tolerancia fisiológica y hábitos alimenticios (Vermeij, 1996; Koleff, 2011; Marchetti *et al.*, 2004; Aguirre *et al.*, 2009).

El establecimiento de una especie implica que ésta ha logrado superar distintos factores extrínsecos e intrínsecos. En el primer caso, se consideran las condiciones geológicas, climatológicas y fisicoquímicas del ecosistema, las cuales son parecidas al lugar donde provienen; no obstante, las condiciones bióticas del sitio receptor carece de un alto grado de competencia y depredación, permitiendo a este tipo de especies proliferar. En el segundo caso, se involucra el hábito alimenticio (generalistas), estrategia reproductiva (r), tipo de reproducción (partenogenética) y desarrollo embrionario (ovovipariedad), como algunos ejemplos de factores extrínsecos, ya que, estas características pueden ser muy reactivas si en el ecosistema no hay factores que mitiguen sus poblaciones (Lodge, 1993b; Moyle y Light, 1996; Williamson y Fitter, 1996).

Varios animales son catalogados como especies invasoras, tales como algunas especies de moluscos que han tenido repercusiones ecológicas (alteraciones y deterioro en



el ambiente) y económicas (afectaciones en servicios ecosistémicos) (CONANP, 2010). Para entender más sobre los organismos introducidos, se debe tener en cuenta la biología del individuo que se está estudiando, desde las características más generales que comprenden al grupo al que pertenece, hasta las características particulares que conforman a la especie en cuestión, para conocer sus hábitos, adaptaciones, comportamientos que los caracterizan y forman parte de su historia evolutiva.

Phylum Mollusca

Los moluscos son un filum de animales acuáticos y terrestres que se distinguen por las siguientes características: cuerpo blando no segmentado, cabeza, masa visceral, pie, celoma reducido, tegumento especializado denominado manto o palio que secreta espículas o una concha calcárea, cavidad bucal con una rádula que asemeja a una lengua especializada con diminutas hileras de dientes (Fernández y Rivas, 2007). El sistema nervioso está conformado por el ganglio cerebral, los viscerales y los pedales. El sistema excretor está constituido por metanefridios bien desarrollados y el intercambio gaseoso se lleva a cabo mediante branquias, ctenidios o cavidades vascularizadas en forma de pulmón (en el caso de caracoles terrestres). Los huevos de este grupo exhiben un tipo de segmentación en espiral, presentando un desarrollo directo o con larvas de tipo trocófora y véliger (Fernández y Rivas, 2007; Brusca *et al.*, 2016).

El phylum Mollusca es el segundo grupo más diverso del reino animal, con un aproximado de 117,358 especies descritas (Zhi-Qiang, 2011), que están distribuidas en ocho clases actuales: Solenogastres, Caudofoveata, Monoplacophora, Scaphopoda, Polyplacophora, Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda. Varios moluscos, como algunos quitones, almejas, caracoles marinos y terrestres, babosas marinas y terrestres, calamares y pulpos, suelen ser utilizados por el ser humano por su importancia científica, al ser buenos modelos experimentales, también, por su interés ornamental, gastronómico, económico y



ecológico (Castillo, 2014; Herrera y Urbano, 2014; Sánchez-Méndez *et al.*, 2015).

Clase Gastropoda

Los miembros de la clase Gastropoda se distinguen de las otras clases por presentar una cabeza bien definida con tentáculos y ojos, una concha levógira o dextrógira ornamentada (Fig. 1), puede o no presentar un opérculo y durante su desarrollo como larva, sufren un proceso llamado enrollamiento o torsión de 180° de la masa visceral, alojando a ésta, por encima de la cabeza. En este grupo se encuentran organismos terrestres, dulceacuícolas y marinos, los cuales pueden mostrar diferente morfología, distintos hábitos y una distribución amplia, por tales características, los gasterópodos son considerados como el grupo más diverso del phylum (Hickman *et al.*, 1998; Castillo, 2014; Herrera y Urbano, 2014, Brusca *et al.*, 2016).

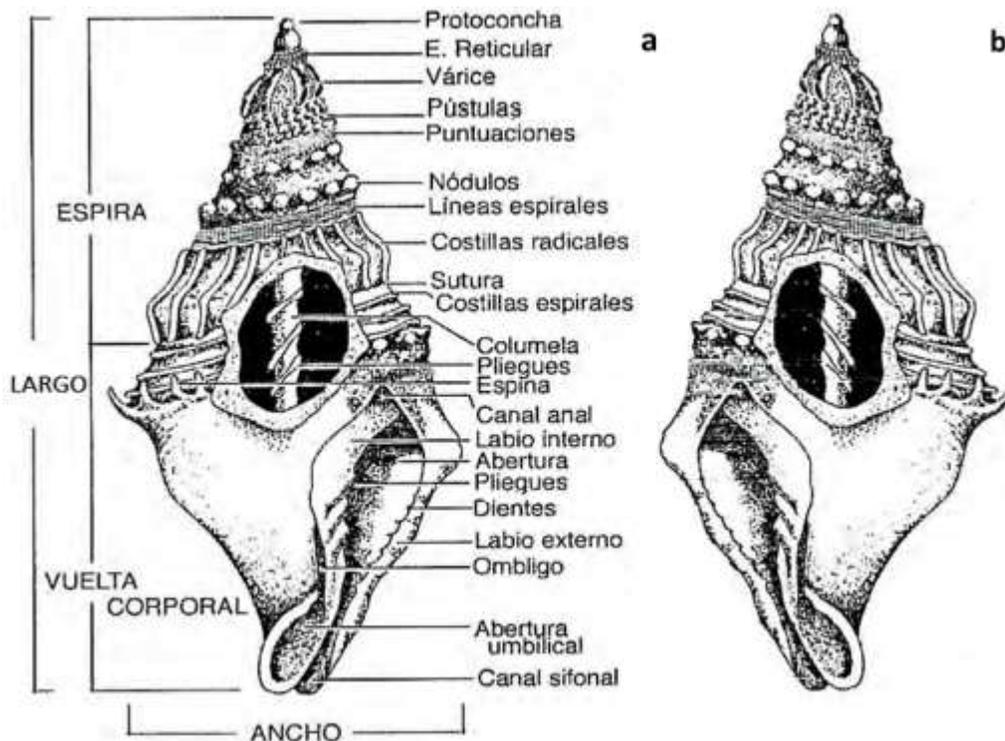


Figura 1. Morfología de la concha de la clase Gastropoda, a) Concha dextrógira y b) Concha levógira. Modificado de García-Cubas y Reguero (2004).



Características de *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822)

Tarebia granifera es un gasterópodo de la subclase Prosobranchia, del orden Neotaenioglossa de la familia Thiaridae, de hábitos dulceacuícolas, su fuente nativa es el sureste de Asia. Su introducción a los Estados Unidos se dió por el comercio de acuarios en el estado de Texas desde 1935 (Karatayev et al., 2009) y en Florida alrededor de 1945 (Abbott, 1956), pero en México se desconoce cómo fue introducido. Se ha considerado como una especie exótica invasora muy competitiva, por sus características reproductivas y de alimentación. Es una especie partenogenética, presenta oviviparidad, posee alta tasa reproductiva, tiene la capacidad de dispersarse ampliamente a través de los cursos del agua, tiene adaptación a hábitats modificados por el hombre y es muy longeva (Fig. 2). Estas características favorecen que sea un fuerte competidor en una gran variedad de condiciones, generando un colapso por invasión en ciertas regiones (López-López *et al.*, 2009; Barba *et al.*, 2014; Naranjo-García y Olivera-Carrasco, 2014; Thompson y Hanley, 1982).

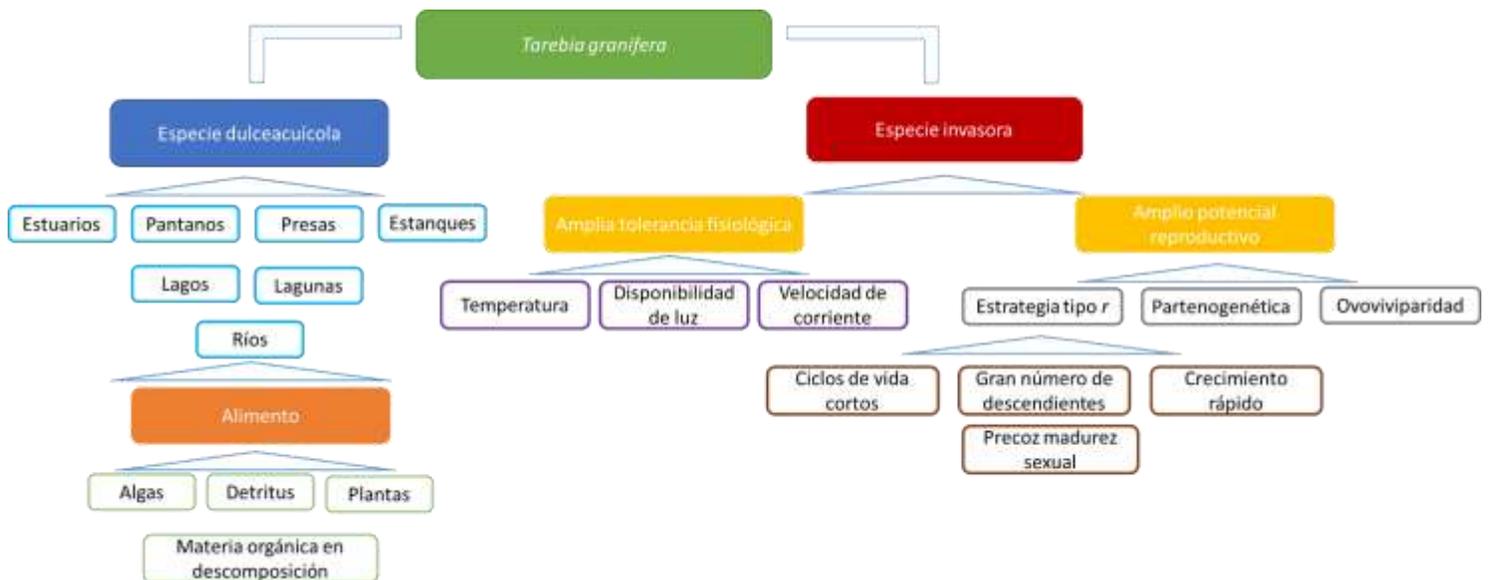


Figura 2. Características biológicas de *Tarebia granifera*.



Diagnosis de *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822)

Tarebia granifera es un gasterópodo de tamaño mediano, en el cual los adultos pueden variar en longitud de la concha de 6 a 40mm, aunque el tamaño más común es aproximadamente 25mm. La concha es alargada en forma de una espiral recta y puntiaguda. Está esculpida con varias hileras de espirales con cuentas o tubérculos robustos. La base de la concha es oblicuamente ovalada y con un labio estrecho de forma afilada. La concha y la delgada capa perostracal son generalmente de un color marrón claro a marrón amarillento, que a veces está moteado con pequeñas manchas oscuras de color marrón rojizo. El opérculo es paucispiral, oval, con un núcleo excéntrico, aproximadamente dos tercios del tamaño de la abertura, opaco, y coloreado de marrón oscuro a negro (Fig. 3). Cuando el organismo se extiende completamente, la cabeza y el pie se encuentran juntos, la probóscide es grande y aplanada, los dos tentáculos son redondos y delgados y se extienden ligeramente más allá de los límites anteriores de la probóscide. También en el manto se observa 3 o 4 papilas ventrales en el borde de la zona anal, el manto recubre las papilas interiores y puede verse proyectándose más allá del labio de la concha, además de una bolsa de crianza, presente detrás de la cabeza (Abbott, 1952).



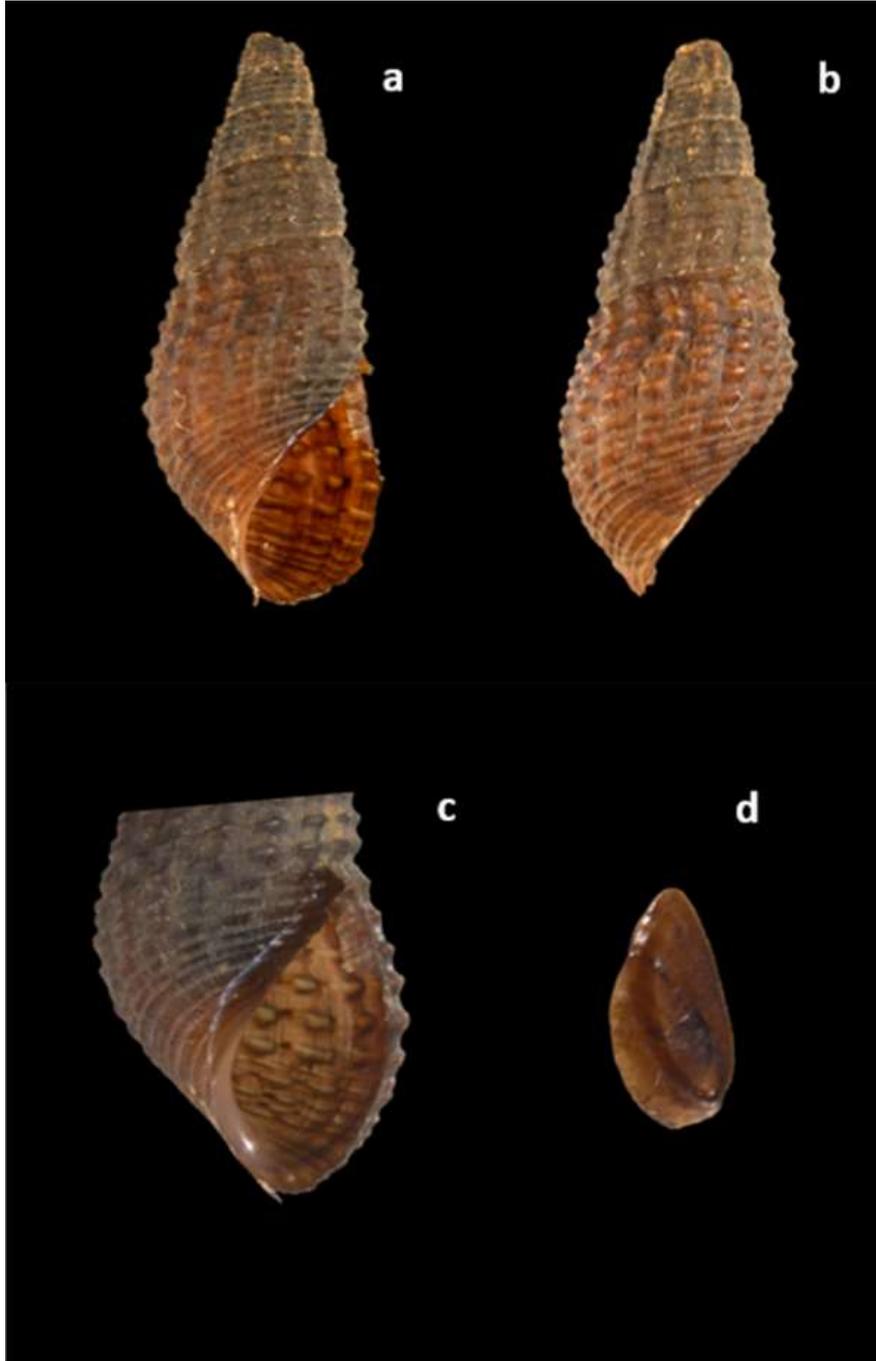


Figura 3. Concha de *T. granifera*: a) vista ventral, b) vista dorsal, c) ampliación en la zona de la vuelta corporal y d) vista externa del opérculo.



JUSTIFICACIÓN

En México, *Tarebia granifera* es una especie exótica invasora muy competitiva que se sabe puede llegar a desplazar a especies nativas (Prentice, 1983; Millán, 2012; Miranda y Perissinotto, 2014; Raw *et al.*, 2015), además, presenta un tipo de estrategia reproductiva tipo r, lo que implica que puede volverse una especie con gran potencial reproductivo y por lo tanto ocasionar daños ecológicos (Pointier *et al.*, 1998; Miranda *et al.*, 2011; Moslemi *et al.*, 2012; Hill *et al.*, 2015). Por ello, es importante dar a conocer aspectos de la biología y ecología de *T. granifera* para entender los posibles daños o consecuencias de esta especie en el río Máquinas, Los Tuxtlas, Veracruz, México. En este estudio se presenta un análisis de su abundancia, distribución, densidad, peso, tallas y grado de deterioro de las conchas de *T. granifera* ya que hasta el momento solamente se cuenta con los registros de distribución de la especie, sin datos sobre su variación poblacional.



ANTECEDENTES

Abbott (1952) realizó un estudio de *T. granifera* como huésped intermediario de un tremátodo pulmonar, llevando a cabo observaciones de campo y recolección en la isla de Guam, las Marianas y las islas de Filipinas en 1945 y 1946, además, realizó un estudio de campo en 1948 en Florida (Abbott, 1952) donde analizó varias colonias de esta especie. De esta manera describió su posición taxonómica, características generales, características ecológicas, morfología externa e interna, causas de su introducción junto con la parasitología en relación a esta especie.

Prentice (1983) realizó un estudio sobre el desplazamiento de *Biomphalaria glabrata* por *T. granifera* en cuerpos de agua de Santa Lucía en las Antillas, a partir de cuatro muestreos donde aparentemente *B. glabrata* fue eliminada de pantanos y arroyos, en un tiempo de 6 a 22 meses después de la introducción de *T. granifera*. Mostró ser una buena opción como un factor importante en la supresión de la esquistosomiasis en el Caribe pero no es apta para uso universal ya que es un huésped intermediario de *Paragonimus westermani*.

Ferrer *et al.* (1991) realizaron un estudio de la morfometría y la dinámica de la reproducción de las nuevas generaciones de *T. granifera* de cuatro poblaciones en condiciones de laboratorio, provenientes de distintos cuerpos de agua de La Habana, Cuba. Se registró que la población del arroyo Jibacoa presentó el mayor número de descendientes y la existencia de una alta diferencia significativa en la morfometría de los juveniles, lo que indica que éstos pueden ser los más adecuados como agente de control biológico de otros moluscos que son hospederos intermediarios de enfermedades parasitarias, tales como esquistosomiasis y fascioliasis.



Pointier *et al.* (1998) estudiaron la dinámica de introducción y propagación de *T. granifera* en la isla Martinica, en las Antillas francesas. A partir de muestreos anuales en varios sistemas fluviales se analizó la fauna malacológica, donde se registró una colonización con una velocidad superior a 1 km por año, probablemente como resultado de ambas formas de dispersión: activa y pasiva. Dentro de la malacofauna estudiada, *T. granifera* fue dominante incluso sobre el caracol invasor *Melanoides tuberculata*, sin embargo, el análisis no indicó ninguna incidencia significativa del aumento de *T. granifera* sobre la fauna local.

Appleton y Nadasan (2002) monitoreando la calidad de agua registraron a *T. granifera* en Mandeni, Sudáfrica, Africa; en septiembre de 1999. Posteriormente durante una serie de muestreos correspondientes a los años 2000 y 2001, registraron el promedio de las densidades de *T. granifera*, arrojando un máximo de 1,088 ind/m² y las tallas (longitud mm) exhibiendo tallas menores a 1 mm y talla mayores a 21 mm. Así mismo, se muestra la importancia médica que tiene esta especie por ser hospedera intermediaria de parásitos, considerando; además, que desplaza a especies nativas de los cuerpos de agua estudiados.

Rodríguez de la Vega *et al.* (2003) realizaron un estudio en Camagüey, Cuba, en 2000 y 2001 analizando la modificación del coeficiente peso/área del pie en relación con la agregación en *T. granifera*. Recolectaron individuos al igual que los sustratos donde estos fueron encontrados, adicionalmente evaluaron experimentalmente si los individuos con menor carga del pie tienen mayor persistencia en sustratos emergidos, así como la interacción entre dos grupos de clases de altura. Además ciertas estrategias favorecen el éxito de esta especie, tales como, modificación de la carga de pie en relación con el crecimiento y en dependencia de la densidad.

Naranjo-García *et al.* (2005) registraron a *T. granifera* por primera vez en México en el lago de Catemaco, Veracruz. Los muestreos de la abundancia en febrero y junio de 2005 sugirieron que habría llegado alrededor de dos o tres años antes.



Millán y Ojeda (2007) caracterizando la distribución de macroinvertebrados y peces del río Máquinas, Veracruz, México, para generar información base para la creación de un Índice de Integridad Biótico, registraron la presencia y dominancia del 97% de *T. granifera*, respecto a los moluscos recolectados; además, registraron una amplia distribución en el río, resultado de la actividad comercial y modificación del hábitat de la zona, implicando que esta especie determina la composición biológica de la parte alta del río, limitando, desplazando o eliminando a especies nativas.

Appleton *et al.* (2009) reportaron la colonización principalmente de *T. granifera* en ríos, lagos y canales registrando densidades superiores a 21,000 ind/m², dentro del Parque Nacional de Kruger y Swaziland, Sudáfrica, África. Reportaron una amplia distribución en distintos cuerpos de agua, su capacidad para migrar de forma activa en los sistemas de flujo ascendente, densidades promedio que superan los 20,764 ind/m², la capacidad de alcanzar la madurez sexual rápidamente, producir hasta 77 nuevos individuos y ser huésped intermediario para varias especies de trematodos de importancia económica.

López-López *et al.* (2009) caracterizaron en México los ríos Tuxpan y Tecolutla, Veracruz, tomando en cuenta características fisicoquímicas del agua, tipo de sustrato y la fauna de moluscos. Reportaron a *T. granifera* como una especie con altas densidades (en temporada de sequía), una amplia distribución en los ríos y su dominancia en la zona de agua dulce ya que presentó una alta abundancia, sin embargo, las densidades disminuyen durante las estaciones húmedas, los vientos del norte y las estaciones de huracanes, así, por ciertas características exhibidas, son un riesgo para la biodiversidad de moluscos nativos en los ríos estudiados.

Karatayev *et al.* (2009) examinaron la distribución, vectores de introducción e impactos ecológicos de gasterópodos dulceacuícolas exóticos en Texas, sugiriendo al comercio de acuarios y afines como factores por los cuales se efectuaron las introducciones en los últimos 45 años, de esta manera reportaron a *T. granifera* sólo en el río Comal Springs, San Marcos y San Antonio, atribuyendo su introducción a actividades asociadas con la acuicultura y el comercio ornamental. Además se le atribuye a éste caracol un amplio



rango de tolerancia a bajas temperaturas y a su capacidad de ser huésped intermediario de parásitos que afecta al humano.

Miranda *et al.* (2011), realizaron un estudio sobre la estructura poblacional de *T. granifera* en lagunas costeras y estuarios del noreste de KwaZulu-Natal, Sudafrica, África, tomaron en cuenta los factores ambientales clave que provocan un cambio en las comunidades de gasterópodos al igual que en sus densidades poblacionales.

Rangel *et al.* (2011) muestrearon en diferentes sitios de Tabasco, México durante un año, recolectaron en varios sitios a *T. granifera* en las lagunas de Pucte, Ceiba, Guanal, San Isidro, Viento, Larga, Tintal, Concepción, Loncho, Ismate Chilapilla y Chilapa. Los sitios que presentaron las máximas abundancias fueron: Tintal con un total de 7,944 individuos, Pucte con 7,048 individuos e Ismate Chilapilla con 1,268 individuos. Se comprobó la competencia de esta especie con *M. tuberculata* siendo dominante *T. granifera*.

Millán (2012) realizó un inventario de especies de moluscos dulceacuícolas, tanto nativas como introducidas, que reflejó el estado actual de su distribución a través de múltiples muestreos en distintos sitios de la región de Los Tuxtlas, Veracruz y la revisión del material depositado en la Colección Nacional de Moluscos (CNMO). Evaluó la riqueza de moluscos dulceacuícolas, tomó en cuenta características tanto biológicas como ecológicas, reportó 25 especies de moluscos, de las cuales se presentó *T. granifera* en el río Máquinas, en el Salto de Eyipantla y el lago de Catemaco, donde la calidad del agua, velocidad de corriente, profundidad y vegetación acuática, son los principales factores que influyeron en la distribución y abundancia de las poblaciones de moluscos dulceacuícolas. En el mismo año

Moslemi *et al.* (2012) examinaron la relación que hay entre la presencia de la cobertura ribereña intacta y el impacto de *T. granifera* sobre el ciclo del nitrógeno del caracol en sistemas acuáticos en la isla de Trinidad, registrando a su vez, la biomasa, el crecimiento y la excreción de nitrógeno en los lugares donde la vegetación ribereña estaba presente o se eliminó. Además, registraron un aumento en la biomasa y en las tasas de



excreción de nitrógeno en las zonas con dosel abierto, lo cual, sugiere que éste caracol altera el ciclo biogeoquímico del nitrógeno y que, la pérdida del dosel ripario mediada por el hombre puede generar puntos de acceso para *T. granifera* a lo largo de las redes de arroyos.

Miranda y Perissinotto (2014), estudiaron los conjuntos bentónicos en aguas poco profundas en humedales no invadidos e invadidos por *T. granifera* en el parque Isimangaliso Wetland, Sudáfrica, África. Observaron que las comunidades bentónicas nativas estaban más estrechamente asociado con las condiciones ambientales que con las densidades de *T. granifera*, considerando también que éste molusco tuvo una correlación negativa significativa entre la abundancia de *T. granifera* y la diversidad en dos de los lugares invadidos. Además éste molusco pudo expandirse del lago del Sur hasta Esengeni, después del ciclón Irina, por lo cual, destacan la importancia del monitoreo continuo y la recopilación de datos para mitigar los efectos negativos de *T. granifera*.

Barba *et al.* (2014) obtuvieron en el año 2011, nuevos registros de los gasterópodos *M. tuberculata* y *T. granifera* en las cuencas Grijalva, Usumacinta y Tonalá, Pajonal Machonal, Tabasco, México. A través de muestreos en 100 localidades en la época de lluvias, registrando a *T. granifera* con una máxima densidad de 1, 919.64 ind/m² en el municipio de Centro (río Carrizal), una amplia distribución en 44% de las localidades de monitoreo, las cuales tienen cercanía a comunidades urbanas y donde el ambiente ha sufrido afectaciones, lo cual, sugieren los autores la importancia de implementar evaluaciones integrales de estas especies invasoras.

Hill *et al.* (2015) determinaron la dieta de *T. granifera* y del pez *Pterygoplichthys disjunctivus* y realizaron comparaciones sobre la misma, en el río Nseleni en Sudáfrica, África. Las hojas del árbol *Barringtonia racemosa* contribuyen en mayor proporción a la dieta de *P. disjunctivus*, mientras que la dieta de *T. granifera* fue más variable con altas proporciones de detritus de la planta *Eichhornia crassipes* (jacinto de agua) y *Azolla filiculoides* (helecho de agua) así como detritus de hojas de *B. racemosa*. Además, se



considera que la abundancia de *T. granifera* probablemente restringe la energía disponible para los consumidores en la red trófica.

Raw *et al.* (2015) evaluaron las respuestas conductuales de los gasterópodos acuáticos invasores, nativos y exóticos respecto a las señales químicas lanzadas por competidores heteroespecíficos. Las respuestas conductuales se midieron utilizando un enfoque experimental tanto *in situ* como en el laboratorio, registrando así que el comportamiento de los gasterópodos fue similar para poblaciones de diferentes sitios, independientemente de su exposición previa a *T. granifera*. El comportamiento respecto a su movilidad de gasterópodos nativos solo fue diferente cuando se les expuso a señales químicas liberadas naturalmente por *T. granifera*. Adicionalmente, los gasterópodos nativos mantuvieron la conducta al quedar expuestos a las señales químicas del organismo exótico.

Jones *et al.* (2017), identificaron los principales factores abióticos detrás de los patrones de abundancia de *T. granifera* comparando la abundancia actual del caracol en tres regiones diferentes y en tres profundidades del río Nseleni en KwaZulu-Natal, Sudáfrica. Los muestreos se realizaron durante los meses de marzo de 2011 y marzo de 2012. Se registró a *T. granifera* establecida en todo el río Nseleni, presentando una alta fecundidad, una gran abundancia, amplios rangos de tolerancia (salinidad y temperatura), una preferencia por las aguas poco profundas, se desarrolla en ambientes perturbados y carece de depredadores naturales, se sugiere que se debe evitar la expansión de esta especie en sistemas de la región.

Delices (2018) efectuó un estudio en el que registró la variación en la tolerancia de los moluscos *T. granifera* y *M. tuberculata* a temperaturas mínimas, en ríos de distintas localidades del centro de Texas. Se comparó a ambas especies en ríos de distintas localidades. Se registró que las tolerancias de temperatura diferían significativamente entre los caracoles de diferentes ríos, aunque, no hubo resultados significativos en la diferencia en ambas especies respecto a la tolerancia a temperaturas bajas. No obstante, la supervivencia de *T. granifera* fue de 10 °C durante 72 hrs.



Fimia-Duarte *et al.* (2018) estudiaron la variación interanual y grado de repercusión de la malacofauna fluvial y terrestre en Santa Clara, Cuba, siendo *T. granifera* uno de los moluscos fluviales mejor representados con una abundancia total de 4,756 individuos, la cual, se le atribuye a su capacidad partenogenética, a su condición ovovivípara, presenta un desarrollo rápido y madurez precoz. Además, se registra a éste molusco como uno de los mejores distribuidos en éste estudio debido al comercio de peces de acuario y ornamentales.

Oleh *et al.* (2018) determinaron que poblaciones de *T. granifera* y *Melanoides tuberculata* se han adaptado a las condiciones que presenta la planta de energía nuclear de Zaporizhia, Ucrania, las cuales dieron como resultado un acelerado crecimiento en sus poblaciones, propiciando una amenaza para las estructuras hidráulicas del sitio de estudio. De esta manera realizaron una serie de experimentos con medidas de control biológico (*Clea helena* “caracol asesino”) y medios mecánicos (trampas) para controlar las poblaciones de estos moluscos donde, *C. helena* es efectiva sobre *T. granifera* y *M. tuberculata* sí no hay residuos orgánicos, aunque, las trampas recolectoras son más efectivas y viables con cebos económicos que contengan aceite de anís.

Naranjo-García (*com. pers.*), durante un estudio sobre la evaluación de la calidad del ambiente en México, reportó a *T. granifera* en los ríos Zimatán, Oaxaca y arroyo José tributario del río Lacatún en Reserva de Montes Azules, Chiapas, donde en la primera localidad se presentó una mayor abundancia en cierta época del año.



OBJETIVOS

Objetivo General

Analizar la ecología del caracol invasor *Tarebia granifera* (Mollusca: Gastropoda) en el río Máquinas, Los Tuxtlas, Veracruz, en tres zonas del río y a lo largo de un año de muestreo.

Objetivos Particulares

- ❖ Evaluar la abundancia y densidad poblacional de *T. granifera* bajo el marco espacio-temporal.
- ❖ Estimar la cantidad de biomasa de *T. granifera* en la localidad elegida.
- ❖ Determinar las tallas poblacionales de *T. granifera* recolectados y el grado de deterioro que presentan sus conchas a lo largo de un año de muestreo.
- ❖ Recolectar información geográfica sobre los sitios de distribución de *T. granifera* en México.



ÁREA DE ESTUDIO

El río Máquinas (Fig. 4) es un cuerpo de agua dulce que se ubica entre los $18^{\circ}35'53.32''\text{N}$ y $95^{\circ}06'01.52''\text{O}$ en Veracruz, México. El río se origina en el lago conocido localmente como "laguna Escondida". Ubicada en la zona sur ($18^{\circ}35'53.32''\text{N}$, $95^{\circ}06'01.52''\text{O}$) y su desembocadura se localiza en Montepío en la zona norte ($18^{\circ}38'32.8''\text{N}$, $95^{\circ}05'49.7''\text{O}$) (Torres-Orozco *et al.*, 1997; Millán, 2007).

Características fisicoquímicas

Se localiza a una altitud de 162.4 m registrada en la zona sur, con una pendiente que va de $10 - 35^{\circ}$ del terreno, formando a su vez una elevada fuerza de corriente con una velocidad máxima de 26.6 km/h, llevando el agua a lo largo de un cauce de 3 km aproximadamente. A lo largo de éste cuerpo de agua se distingue la variación en los parámetros fisicoquímicos, donde, la temperatura oscila entre $21 - 24.6^{\circ}\text{C}$, la salinidad fluctúa entre 0.1 – 0.24 ppm, el oxígeno disuelto oscila entre 61 – 74% de saturación. Su profundidad varía entre 0.30 – 0.50 m en las zonas someras, en las medias de 0.60 – 1.10 m y en los sitios profundos sobrepasa los 2 m. El sustrato del río, es rocoso, que va de grava a rocas de 30 – 80 cm de diámetro (Millán, 2007).

Clima

El clima en el área es cálido-húmedo con un promedio en la temperatura máxima de 27.3°C y el promedio de la temperatura mínima es 21.5°C , con una precipitación anual de más de 4,900 mm. Aunque en todo el año se registran lluvias, se distingue una disminución de estas de marzo a mayo, a este periodo se le denomina época de sequía, de junio a septiembre se considera época de lluvias por las constantes lluvias, en cambio, los vientos



invernales son registrados de octubre a marzo, a esta temporada se le denomina época de “nortes” (Torres-Orozco *et al.*, 1997; Guevara, *et al.*, 2004; Millán, 2007; Suárez-Caballero y Álvarez, 2018).

Geología

La región de Los Tuxtlas está casi totalmente cubierta por depósitos piroclásticos y derrames de lava. El sustrato geológico está constituido básicamente por rocas basálticas (abundantes en sitios con pendiente pronunciada con suelos someros) y andesíticas mezcladas de cenizas volcánicas, además los materiales volcánicos están compuestos por rocas de tipo calizas, arcillas y areniscas. La actividad tectónica-volcánica dio origen a distintos cuerpos de agua, entre ellos el lago Escondida, el cual a su vez originó el río Máquinas dado que, varios ríos fueron rellenados por lavas basálticas (Torres-Orozco *et al.*, 1997; Siemens, 2009).

Hidrografía

La región de Los Tuxtlas constituye una pequeña cadena montañosa rodeada por una gran llanura costera y el golfo de México. Representa el último reducto de la selva tropical lluviosa, aunado a que las zonas aluviales están formadas por las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, considerando además los aportes fluviales. El agua de la región de Los Tuxtlas esta llega al golfo de México por medio de diversos arroyos y ríos provenientes de varios lagos circundantes (Torres-Orozco *et al.*, 1997; Coll de Hurtado, 1970; Lot-Helgueras, 1976; Millán, 2007).





Figura 4. Ubicación del río Máquinas, Veracruz, México (Tomado y modificado de Millán, 2012).





Figura 5. Zona alta del río Máquinas.



Figura 6. Zona media del río Máquinas.



Figura 7. Zona baja del río Máquinas.



MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo en el campo

Para estimar la densidad poblacional de *T. granifera* se realizaron muestreos directos en junio, agosto y octubre de 2017 y abril de 2018, en el río Máquinas (Fig. 8). Se trazaron dos transectos perpendiculares a lo ancho del río y uno paralelo a lo largo de este, con una distancia de separación de cinco metros entre cada uno, siendo el transecto de 20m con divisiones cada 5m. En cada división, se colocó un cuadrante equidistantemente de 20 x 20 cm² con un área total de 400 cm² (Fig. 9). Para cada mes se recolectaron todos los organismos que se encontraron dentro de 15 cuadrantes en cada zona del río. Posteriormente a la recolección, se tomaron los parámetros físicoquímicos: temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, y el potencial de hidrógeno, utilizando un sensor multiparamétrico (YSI, 556 mps). Los caracoles recolectados se colocaron en frascos con sus respectivas etiquetas, para su traslado posterior a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, donde se cuantificó el número de ejemplares obtenidos, se relajaron en cloruro de magnesio por 20 min, en seguida los moluscos se colocaron en etanol al 70 %.



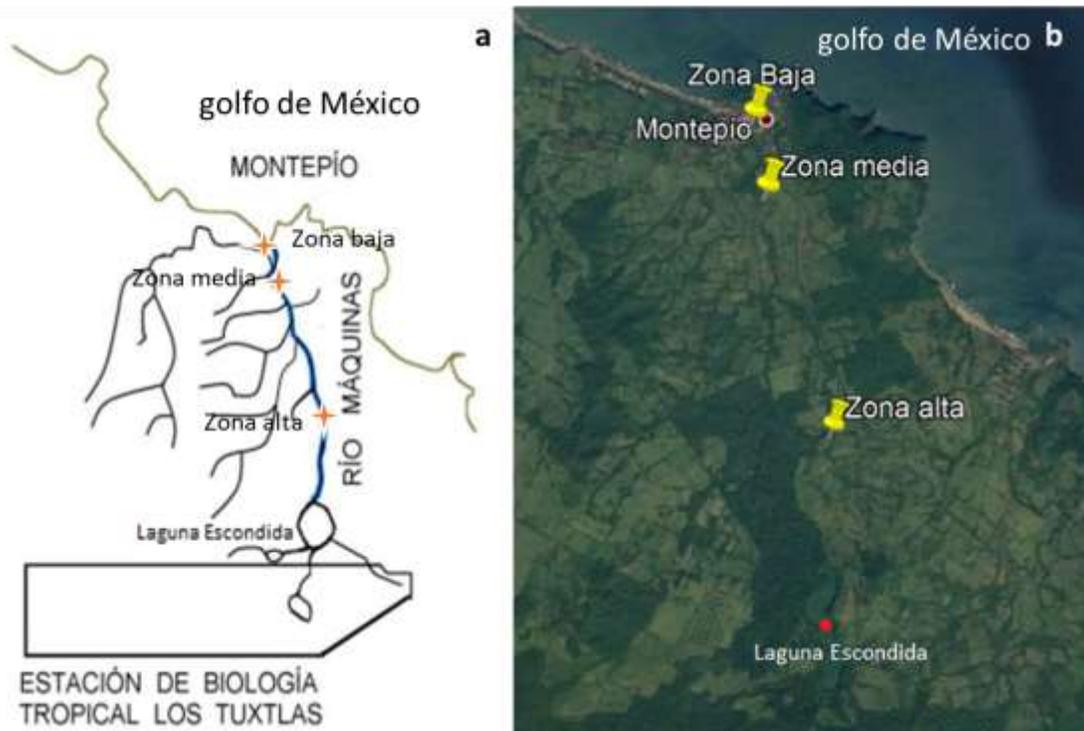


Figura 8. A) Esquema del río Máquinas en donde el cuerpo de agua se marca con una línea azul. B) Mapa del río Máquinas y sus respectivas zonas de muestreo (puntos de color amarillo): Zona alta, zona media y zona baja (Tomado y modificado de Millán, 2012).



Figura 9. Transecto perpendicular y paralelo de 20 m dividido cada 5 m. Cuadrantes (color naranja) de 20 x 20 cm² que cubre 400 cm² colocados equidistantemente.



Trabajo en el laboratorio

Con ayuda de literatura especializada (Abbott, 1974) se identificó a la especie *T. granifera*, recolectada en el presente estudio. Se midió el largo (mm) de las conchas con ayuda de un Vernier digital Toolmeter, para saber las tallas poblacionales que estos organismos podrían presentar y de esta manera, categorizar las poblaciones de este caracol por tallas: chica, mediana y grande. De igual manera, se categorizaron los individuos seleccionados con base en el grado de deterioro de su concha, siendo estas: no deteriorado, medianamente deteriorado y altamente deteriorado, posteriormente se fotografiaron algunos ejemplares en el Microscopio de capas Leica, DFC 490, del laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad II, en el Instituto de Biología de la UNAM (Fig. 10). Con el fin de saber qué factores influyen en el tipo de deterioro que presentan estos organismos.

Complementario a la investigación, se utilizaron dos muestras provenientes del lago de Catemaco, con el fin de contrastar las tallas de la concha que se presentan en éste sitio con las del río Máquinas.

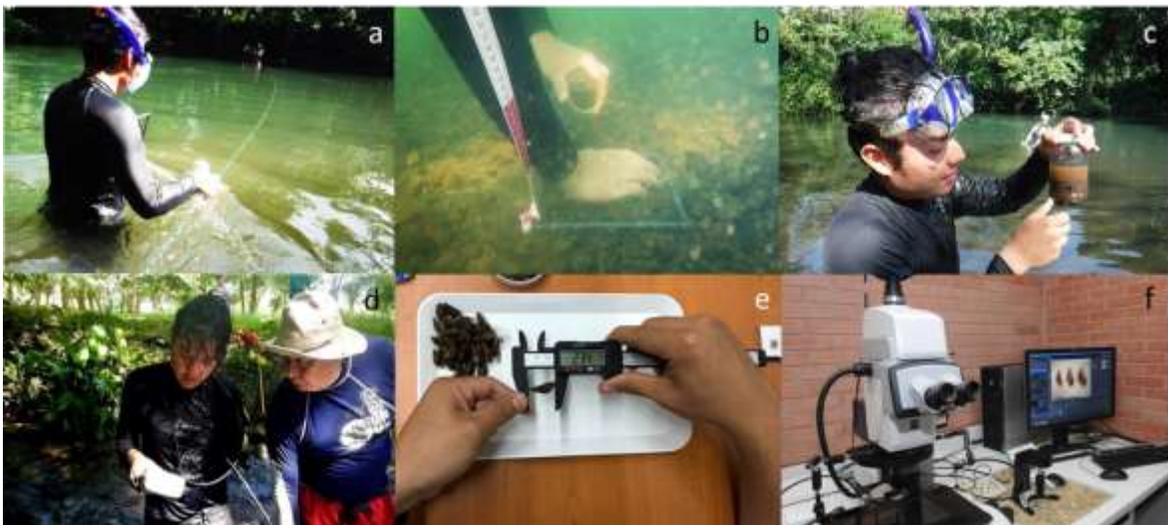


Figura 10. A) Transecto, B) Cuadrante, C) Individuos recolectados, D) Toma de datos físicoquímicos del río, E) Medición del largo de las conchas de *T. granifera*, F) Toma de fotografías de las conchas en el microscopio de capas.



Análisis de datos

El análisis estadístico y el procesamiento de los datos de abundancia, biomasa y tallas se llevó a cabo con el programa *GraphPad Prism 5.01* para *Windows*. Cabe señalar que se extrapolaron los datos de la densidad poblacional y biomasa a 1m^2 para estandarizar las unidades. El análisis de los factores fisicoquímicos del río, tallas y datos del grado de deterioro de los organismos, se llevó a cabo con la aplicación *Microsoft Office 2013*. Además se utilizó el programa *Q.GIS (2.3.2)* para elaborar mapas de los sitios en México donde se ha establecido *T. granifera* utilizando coordenadas publicadas y no registradas (Apéndice).

La unidad de muestra se tomó como el valor de densidad obtenido en cada cuadrante, de manera que para las comparaciones entre zonas por mes de muestreo se tendría un total de 45 cuadrantes: 15 en la zona alta, 15 en la zona media y 15 en la zona baja. De igual manera, para las comparaciones entre meses de muestreo se tendría un total de 60 cuadrantes: 15 para junio, 15 para agosto, 15 para octubre y 15 para abril. Las comparaciones se realizaron por medio de análisis de varianza de una y dos vías.



RESULTADOS

Abundancia

En el presente estudio se recolectó un total de 6,245 organismos de *T. granifera* en tres zonas del río Máquinas, durante cuatro muestreos, correspondientes a junio, agosto, octubre de 2017 y abril de 2018. El porcentaje de las abundancias registradas en las tres zonas de muestreo corresponde siendo, junio el mes con mayor porcentaje, 45 % derivado de un total de 2,828 individuos registrados, seguido de agosto con 44% y 2,767 individuos; en tanto que los meses con menor abundancia porcentual del gasterópodo *T. granifera*, fueron octubre con 7 % correspondiente a 442 ejemplares registrados y abril con un porcentaje de abundancia de 4 % y 208 individuos recolectados (Fig. 11).

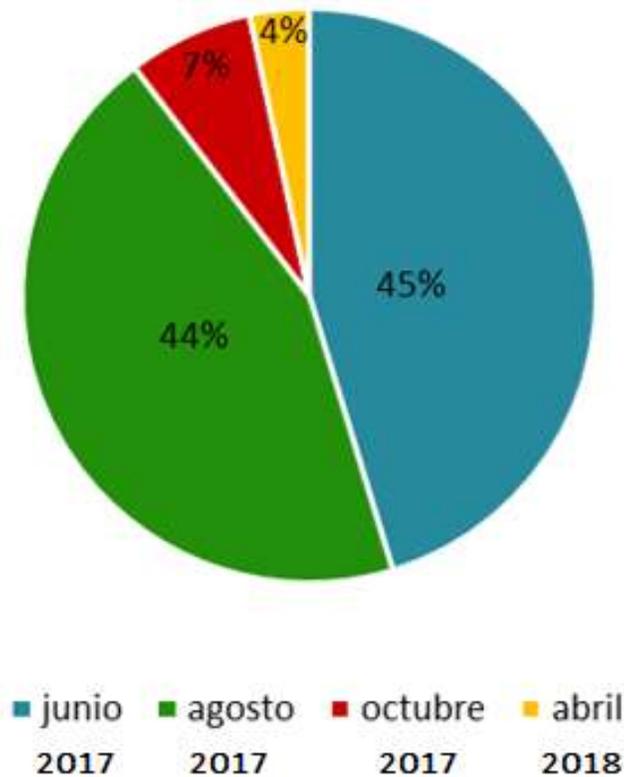


Figura 11. Porcentaje de abundancias de *T. granifera* en los meses de muestreo en el río Máquinas, Veracruz.



La zona alta del río Máquinas presentó las mayores abundancias en todo el muestreo, se tuvo un orden decreciente de abundancia que fue el mes de agosto, con 2,561 individuos, seguido de junio con 2,454 y octubre con 311, hasta el mes de abril con 193 individuos. En la zona media, la mayor abundancia de *T. granifera* se presentó en junio con 118 individuos, seguido de octubre con 107; mientras que los meses con menos abundancia del molusco fueron agosto con 86 individuos y abril con 15. En la zona baja del río, la mayor abundancia se presentó en junio con 256 individuos, seguido de agosto con 120, octubre con 24 individuos y abril no presentó organismos (Fig. 12).

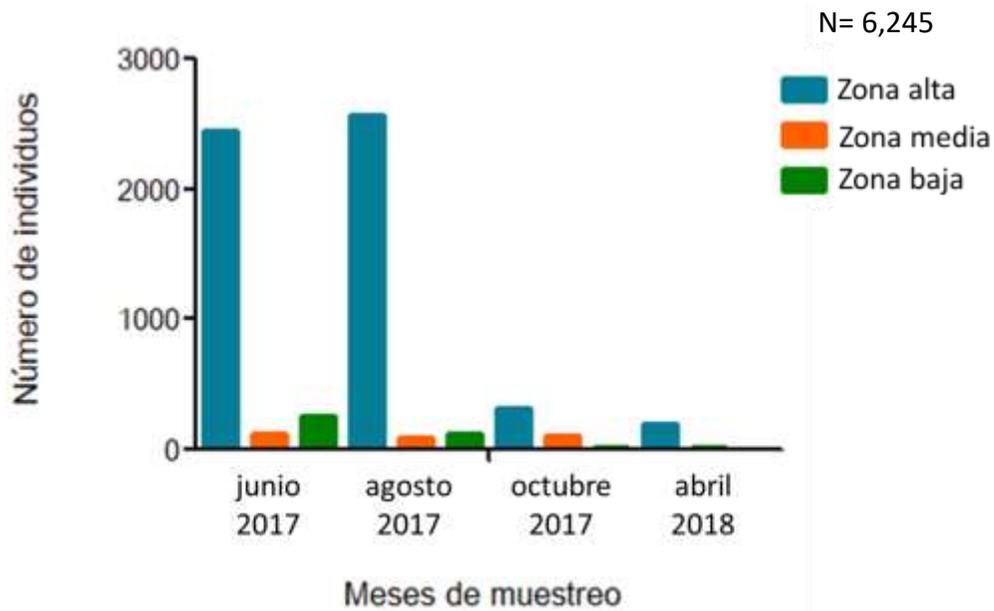


Figura 12. Número de individuos registrados en los meses de muestreo en las distintas zonas del río Máquinas, Veracruz.



El análisis de varianza de dos vías mostró que hubo diferencias significativas en la abundancia entre meses de muestreo, entre las zonas del río muestreadas y en la interacción mes•zona (ANOVA, $F_{(6, 3, \text{meses})} = 10.60$, $p = 0.0002$; $F_{(6, 2, \text{zonas})} = 3.258$, $p = 0.0295$; $F_{(\text{interacción})} = 2.481$, $p = 0.359$) (Fig. 13).

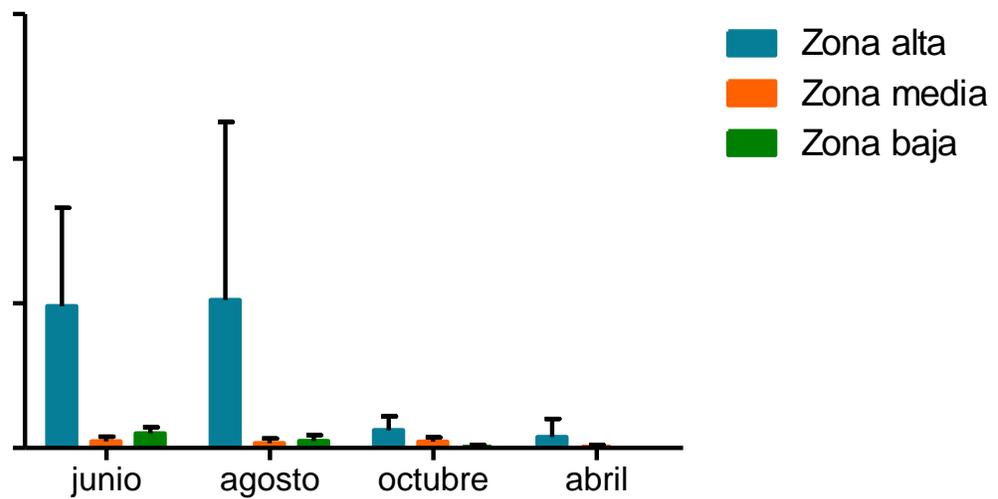


Figura 13. Promedios de individuos en los meses y en las distintas zonas de muestreo. Junio zona alta= 490.8; zona media= 23.6; zona baja= 51.2. Agosto zona alta= 512.2; zona media= 17.2; zona baja= 24. Octubre zona alta= 62.2; zona media= 21.4; zona baja= 11.4. Abril zona alta= 38.6 y zona media= 4.8.



Densidad poblacional

Para el estudio de densidad, se realizó una extrapolación de los resultados para ajustarlos a un área de 1 m^2 , ya que el área muestreada en el estudio fue de 400 cm^2 .

El número de individuos por m^2 en los meses de muestreo fue de la siguiente manera: agosto presentó la mayor densidad de individuos, con un máximo de $64,025 \text{ ind}/\text{m}^2$, seguido de junio con un máximo de $61,350 \text{ ind}/\text{m}^2$. Los meses que presentaron una menor densidad de individuos fueron octubre con un máximo de $7,775 \text{ ind}/\text{m}^2$, seguido de abril con un máximo de $4,825 \text{ ind}/\text{m}^2$. El número máximo de individuos por m^2 registrados en cada una de las zonas del río Máquinas fue, en la zona alta con $64,025 \text{ ind}/\text{m}^2$, seguida de la zona baja, la cual presentó un valor máximo de $6,400 \text{ ind}/\text{m}^2$, por último, la zona media con $2,950 \text{ ind}/\text{m}^2$, siendo la zona con la menor densidad de individuos por metro cuadrado (Fig. 14).

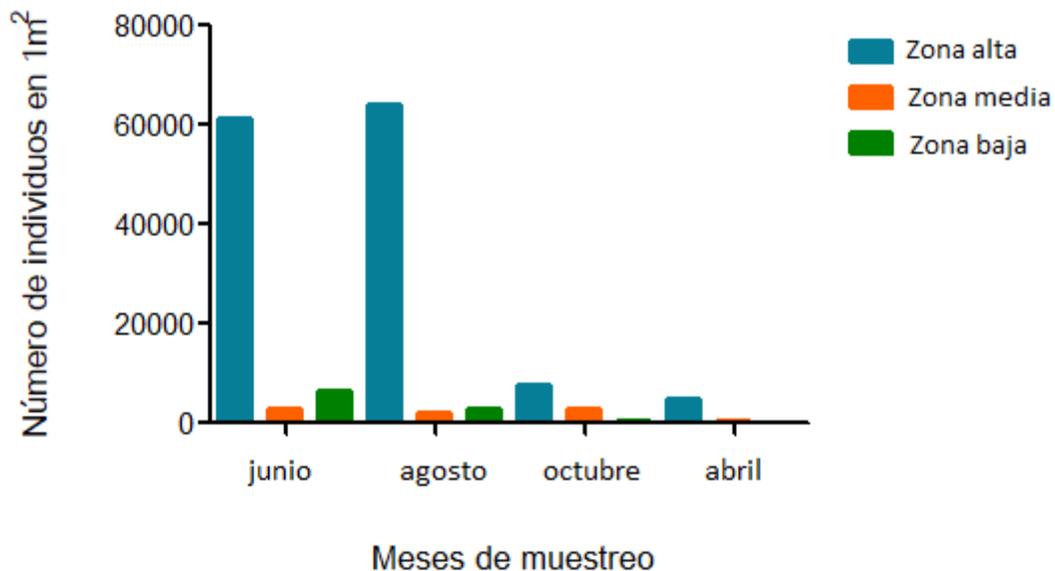


Figura 14. Número de individuos por m^2 durante los meses de muestreo en las distintas zonas del río Máquinas, Veracruz.



El análisis de varianza de dos vías mostró que hubo diferencias significativas en la densidad de individuos entre meses de muestreo, entre las zonas del río muestreadas y en la interacción mes•zona (ANOVA, $F_{(6, 3, \text{meses})} = 10.62, p = 0.0002$; $F_{(6, 2, \text{zonas})} = 3.271, p = 0.0290$; $F_{(\text{interacción})} = 2.476, p = 0.0363$) (Fig. 15).

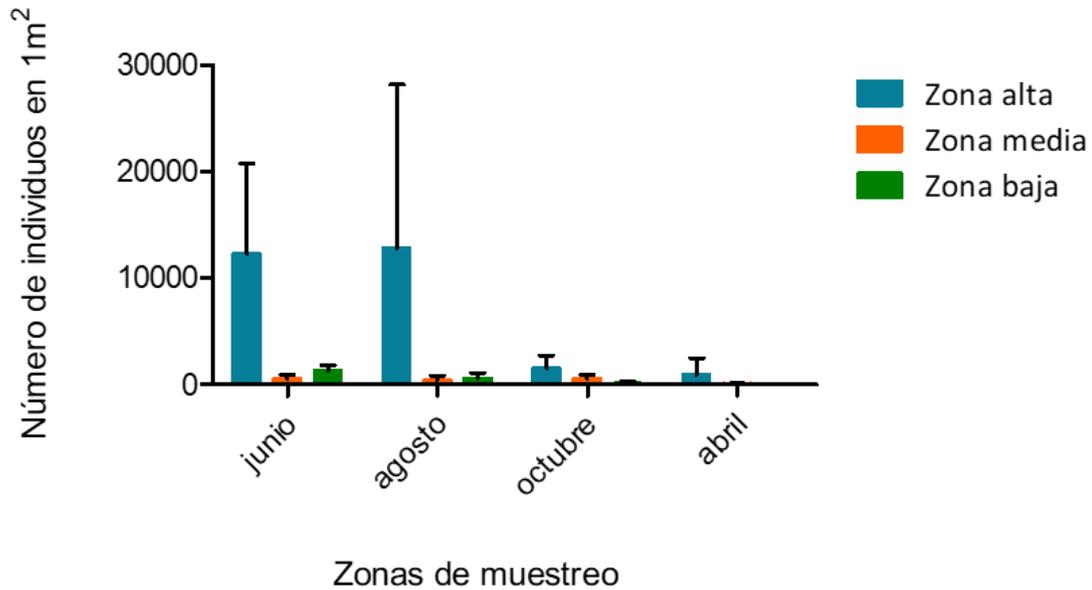


Figura 14. Densidad de individuos promedio por m² en los meses y en las distintas zonas de muestreo. Junio zona alta=12,270; zona media= 590; zona baja= 1,280. Agosto zona alta= 12,805; zona media= 430; zona baja= 600. Octubre zona alta= 1,555; zona media= 535; zona baja= 120. Abril zona alta= 965 y zona media= 75.



La densidad de ind/m² presentes en las tres zonas y por mes de muestreo se realizó por medio de un análisis de varianza de una vía, mostrando diferencias significativas en la densidad de individuos entre zonas del río. De manera general la zona alta siempre presentó la mayor densidad de organismos.

En junio, la zona alta registró la mayor densidad con un valor máximo de 18,675 ind/m², seguido de la zona baja con un valor máximo de 1,225 ind/m² y la zona media con un valor máximo de 950 ind/m², la cual fue la zona con la menor densidad de individuos ($F= 6.089, p= .0048$) (Fig. 16a).

Agosto tuvo también su mayor registro en la zona alta con un valor máximo de 25,750 ind/m², seguido de la zona baja con un valor máximo de 1,225 ind/m² y la zona media con un valor máximo de 900 ind/m², la cual fue la zona con la menor densidad de individuos ($F= 5.798, p= 0.0060$) (Fig. 16b).

Octubre no fue la excepción, la zona alta presentó la mayor densidad de organismos con un valor máximo de 2,475 ind/m², seguido de la zona media con un valor máximo de 875 ind/m² y la zona baja con un máximo de 300 ind/m², la cual fue la zona con la menor densidad de individuos ($F= 5.032, p= 0.0110$) (Fig. 16c).

Abril tuvo su mayor registro en la zona alta con un valor máximo de 3,475 ind/m², seguido de la zona media con un valor máximo de 150 ind/m², mientras que en la zona baja no se registró ningún individuo ($F= 2.720, p= 0.0775$) (Fig. 16d).



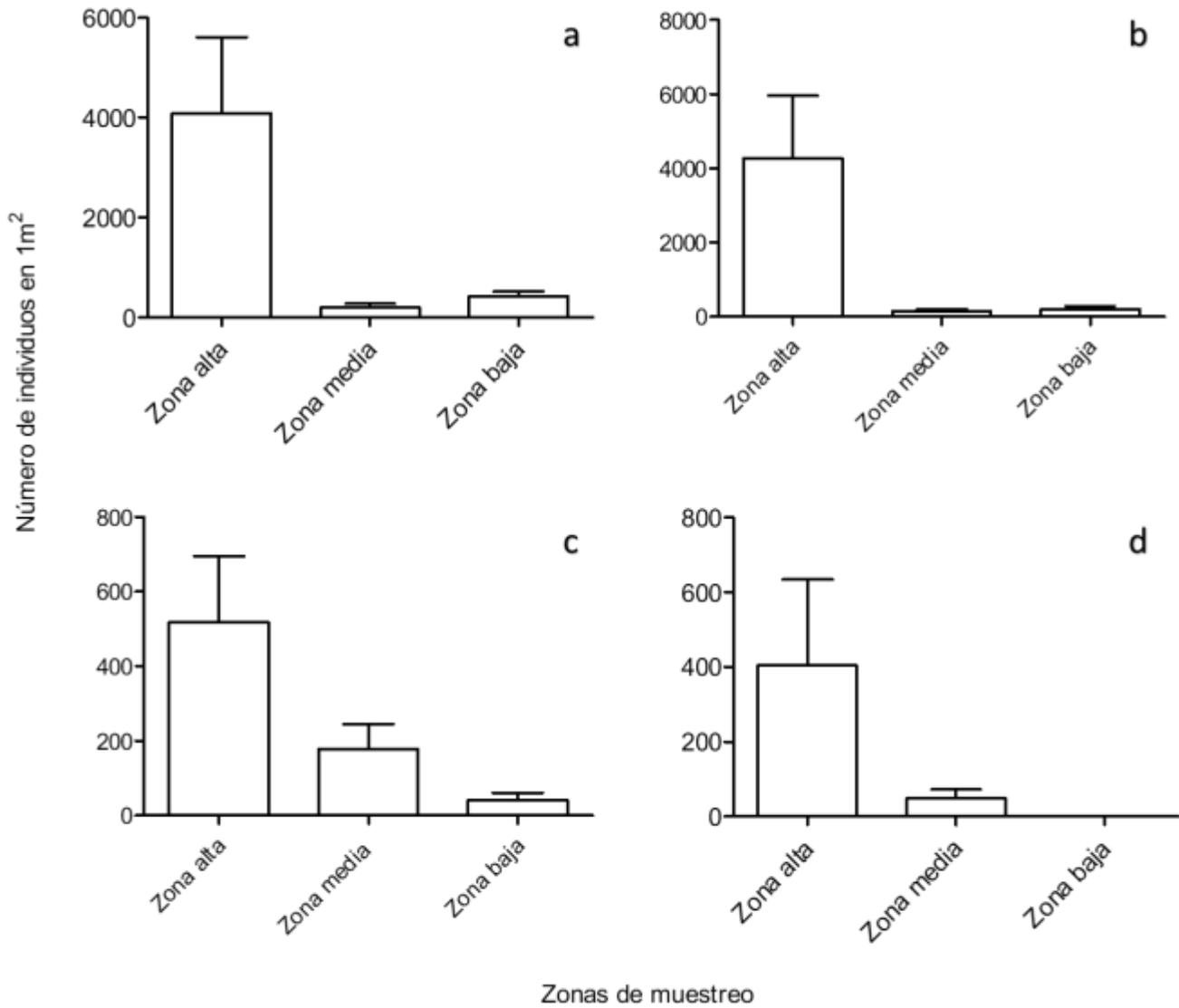


Figura 16. Promedios de las densidades de individuos por m^2 presentes en las tres zonas del río Máquinas. a) Junio 2017, zona alta= 4,090; zona media= 196.6; zona baja= 426.6, b) Agosto 2017, zona alta= 4268.3; zona media= 143.3; zona baja= 200, c) Octubre 2017, zona alta= 518.3; zona media= 178.3; zona baja= 40 y d) Abril 2018, zona alta= 403.3 y zona media= 48.3.



El análisis de los registros de la precipitación efectuados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos (RUOA) muestra un aumento en la precipitación de junio (2017) a septiembre (2017), correspondiente al inicio de la temporada de lluvias. De octubre (2017) a marzo (2018) se registran valores oscilantes que son originados por la temporada de vientos invernales. Respecto a la temporada de sequía (marzo – mayo), se muestra un declive en la precipitación a partir del inicio de esta temporada. No obstante los datos de la CONANP de agosto (2017) y noviembre (2017) están incompletos; por otro lado, los datos de la RUOA de julio (2017), agosto (2017) y noviembre (2017) están incompletos (Fig. 17).

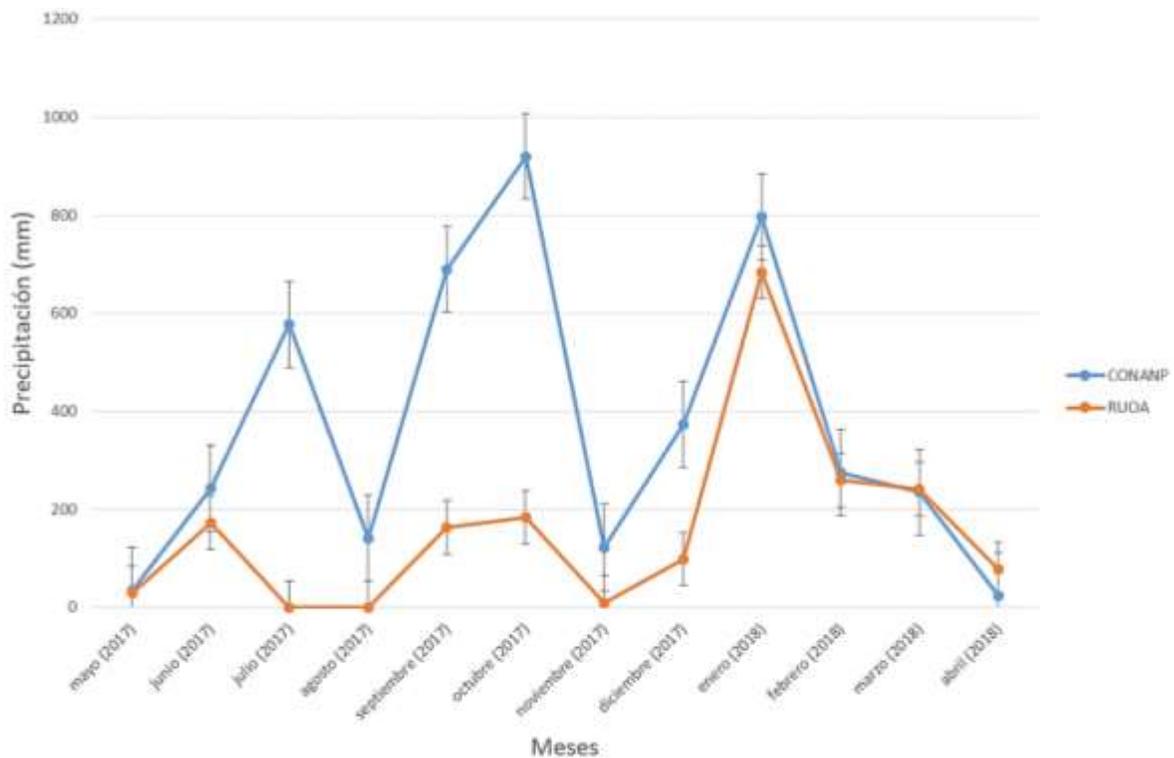


Figura 17. Precipitación (mm) durante mayo de 2017 a abril de 2018, de acuerdo con CONANP (azul) y RUOA (naranja).



La densidad poblacional máxima de *T. granifera* registrada en distintos trabajos, se comparó con datos del presente estudio. Abbott (1952) reportó 4,444 ind/m² en el río Lithia Spring, Appleton y Nadasan (2002) 2,496 ind/m² en un depósito de agua, Rodríguez *et al.*, (2003) 290 ind/m² en un embalse, Appleton *et al.*, (2009) 33,256 ind/m² en el río Nseleni, 6,038 ind/m² en el lago Santa Lucía, 6,660 ind/m² en el estuario Nhlabane y 4,884 ind/m² en el embalse de Sokhulu. Además, López-López *et al.* (2009) registraron 1,000 ind/m² en el río Tuxpan, Moslemi *et al.* (2012) 1,424 ind/m² en un conjunto de tres arroyos, Barba *et al.* (2014) 1,920 ind/m² en el río Carrizal y 292 ind/m² en la laguna El Guanal 2, Trinidad-Ocaña *et al.* (2017) 15,730 ind/m² en el río Carrizal, 41,013 en la laguna El Camarón y 7,125 ind/m² en el arroyo Dos Ceibas, mientras que Yakovenko *et al.* (2018) 1,480 ind/m² en una planta termoeléctrica y en el presente estudio se obtuvo un máximo de 64,025 ind/m² en el río Máquinas, Veracruz, México (Fig. 18).

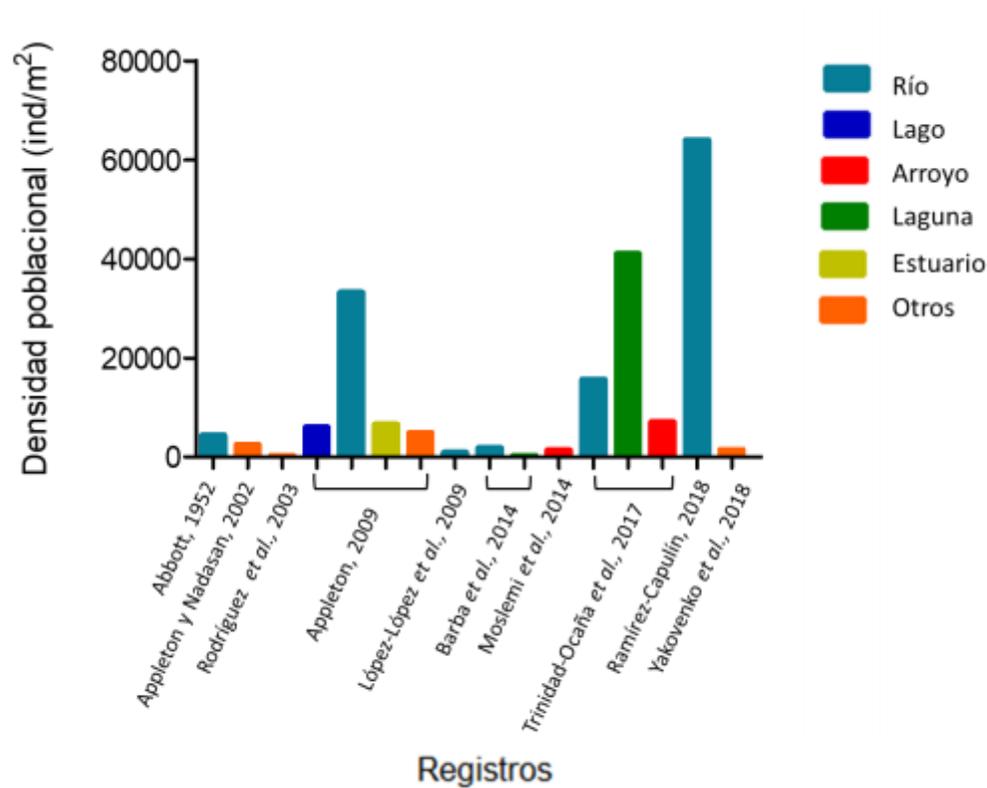


Figura 18. Densidad poblacional de *T. granifera* reportada en la literatura.



Análisis de biomasa

Peso (g) de todos los organismos que se encontraron en 1 m² en cada una de las tres zonas del río Máquinas durante los meses de muestreo se encontró distribuido de la siguiente manera: En la zona alta, la mayor biomasa promedio se presentó en junio con 1,106.5 g y agosto con 802.5 g; seguido de octubre con 177 g y abril con 76 g. Para la zona media, la mayor biomasa promedio correspondió en junio con 63 g y agosto con 37.5 g; seguido de octubre con 55.5 g y abril con 16.5 g. Respecto a la zona baja, la mayor biomasa promedio se presentó en junio con 257.5 g y agosto con 93 g; seguido de octubre con 30.5 g y abril, en el cual no se presentó organismos. Así, el registro de la biomasa promedio en junio fue de 475.6 g, en agosto de 311 g, en octubre de 87.6 y en abril de 30.8 g. Un análisis de varianza de dos vías mostró que hubo diferencias significativas en el peso de los individuos entre meses de muestreo, así como entre las zonas del río muestreadas y en la interacción mes•zona (ANOVA, $F_{(6, 3, \text{meses})} = 8.442$, $p = 0.0007$; $F_{(6, 2, \text{zonas})} = 3.581$, $p = 0.0204$; $F_{(\text{interacción})} = 1.871$, $p = .1053$ (Fig. 19).

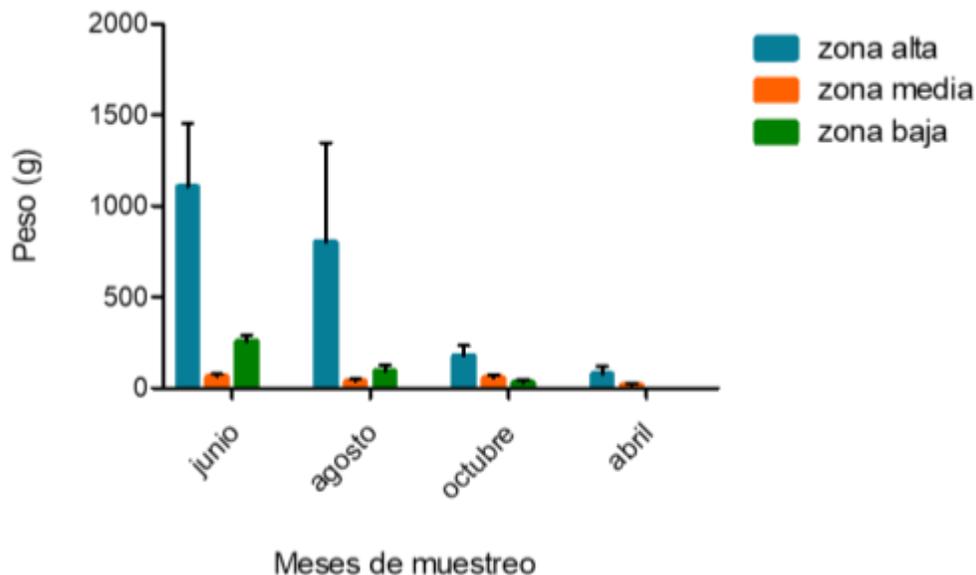


Figura 19. Promedio del peso (g) de los organismos recolectados por m² dentro de los meses de muestreo, en las distintas zonas del río Máquinas. Junio zona alta= 1,106.5; zona media= 63; zona baja= 257.5. Agosto zona alta= 802.5; zona media= 37.5; zona baja= 93. Octubre zona alta= 177; zona media= 55.5; zona baja= 30.5. Abril zona alta= 76 y zona media= 16.5.



Análisis de tallas

Las tallas de *T. granifera* que se registraron en los distintos meses de muestreo arrojaron un promedio para el mes de junio de 8.2 mm, con un largo de la concha máximo registrado de 20 mm y un mínimo de 1.2 mm; en agosto se presentó un promedio de 7.5 mm, con un largo de la concha máximo registrado de 18.7 mm y un mínimo de 1.3 mm; en octubre el promedio de talla fue de 8.7 mm, con un largo de la concha máximo registrado de 21.6 mm y un mínimo de 2.3 mm; para abril el promedio fue de 9.6 mm, con un largo de la concha máximo registrado de 16 mm y un mínimo de 3.5 mm (Fig. 20a).

Las tallas en las distintas zonas del río Máquinas, arrojaron un promedio de 7.8 mm en la zona alta, con una talla máxima registrada de 13.7 mm y una talla mínima de 1.2 mm. En la zona media, el promedio fue de 8 mm, con una talla máxima registrada de 20 mm y la talla mínima de 1.2 mm. En la zona baja el promedio fue de 11.2 mm con una talla máxima registrada de 21.6 mm y una talla mínima de 4 mm (Fig. 20b).



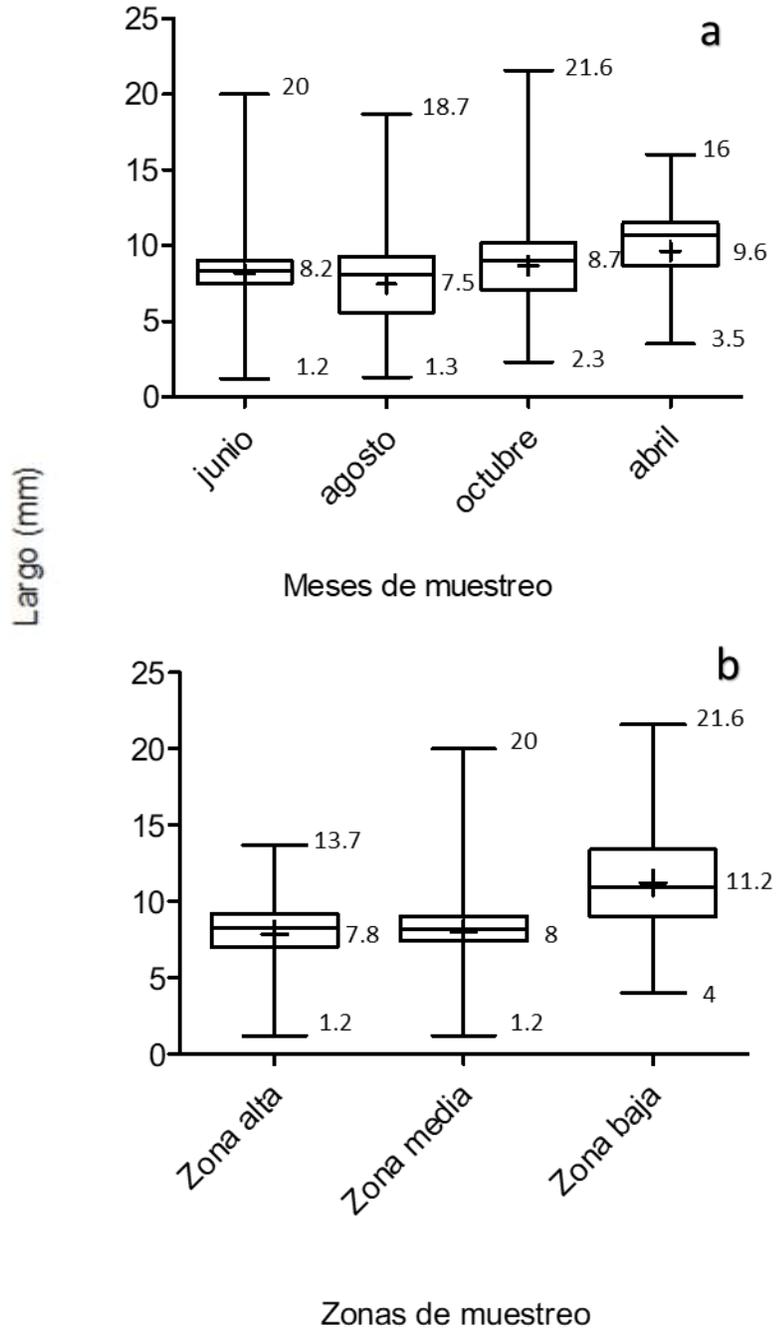


Figura 20. Talla de los organismos en: a) Los meses de muestreos y b) En las distintas zonas del río Máquinas. El diagrama de caja y bigote muestra los límites inferior y superior de cada caja siendo los cuartiles inferior y superior, respectivamente, la banda horizontal dentro de cada caja corresponde a la mediana, y el signo de mas al promedio.



En cuanto a las tallas de los organismos en los meses y en las tres zonas de muestreo, se encontró que, de manera general las zonas media y baja fueron las que presentaron las mayores tallas de la concha de *T. granifera* (Fig. 21).

El análisis de las tallas de *T. granifera* correspondientes a junio en las distintas zonas del río Máquinas, mostraron que, en la zona baja presentó los organismos con conchas más largas, teniendo un promedio de 11.4 mm, tomando en cuenta su valor máximo de 17.5 mm y un valor mínimo de 4.3 mm, seguido de la zona media con un promedio de 8.2 mm, con un valor máximo de 20 mm y un largo mínimo de 1.2 mm. Por otro lado, en la zona alta el gasterópodo presentó un promedio de 8.2 mm, con un largo máximo de 12.9 mm y un largo mínimo de 1.2 mm (Fig. 21a).

Las tallas de *T. granifera* correspondientes a agosto en las distintas zonas del río Máquinas, mostraron que en la zona baja se presentaron los organismos con concha más largas con un promedio de 10.7 mm, teniendo un valor máximo de 18.7 mm y un mínimo de 4 mm, seguida de la zona alta con un promedio de 7.3 mm donde su valor máximo fue de 13.4 mm y un mínimo de 1.3 mm; en tanto que la zona media presentó un promedio de tallas de 6.1 mm, con un valor máximo de 16.7 mm y un mínimo de 2.3 mm (Fig. 21b).

En octubre la distribución de tallas de *T. granifera* en las distintas zonas del río Máquinas, correspondió a los organismos más largos en la zona baja, con un promedio de 11.8 mm, teniendo un valor máximo de 21.6 mm y un mínimo de 7.1 mm, seguida de la zona alta con un promedio de 8.7 mm, teniendo un valor máximo de 13.7 mm y una talla mínima de 2.3 mm, mientras que la zona media presentó un promedio de 7.8 mm, con un valor máximo de 15 mm y un valor mínimo de 2.4 mm (Fig. 21c).

Las tallas de este molusco en las distintas zonas del río Máquinas para abril, tuvieron en la zona media el registro de los organismos más largos con un promedio de 9.7 mm, teniendo un valor máximo de 16 mm y un valor mínimo de 6 mm, seguida de la zona alta con un promedio de 9 mm, una talla máxima de 13.1 mm y una mínima de 3.5 mm; por otro lado la zona baja no presentó organismos (Fig. 21d).



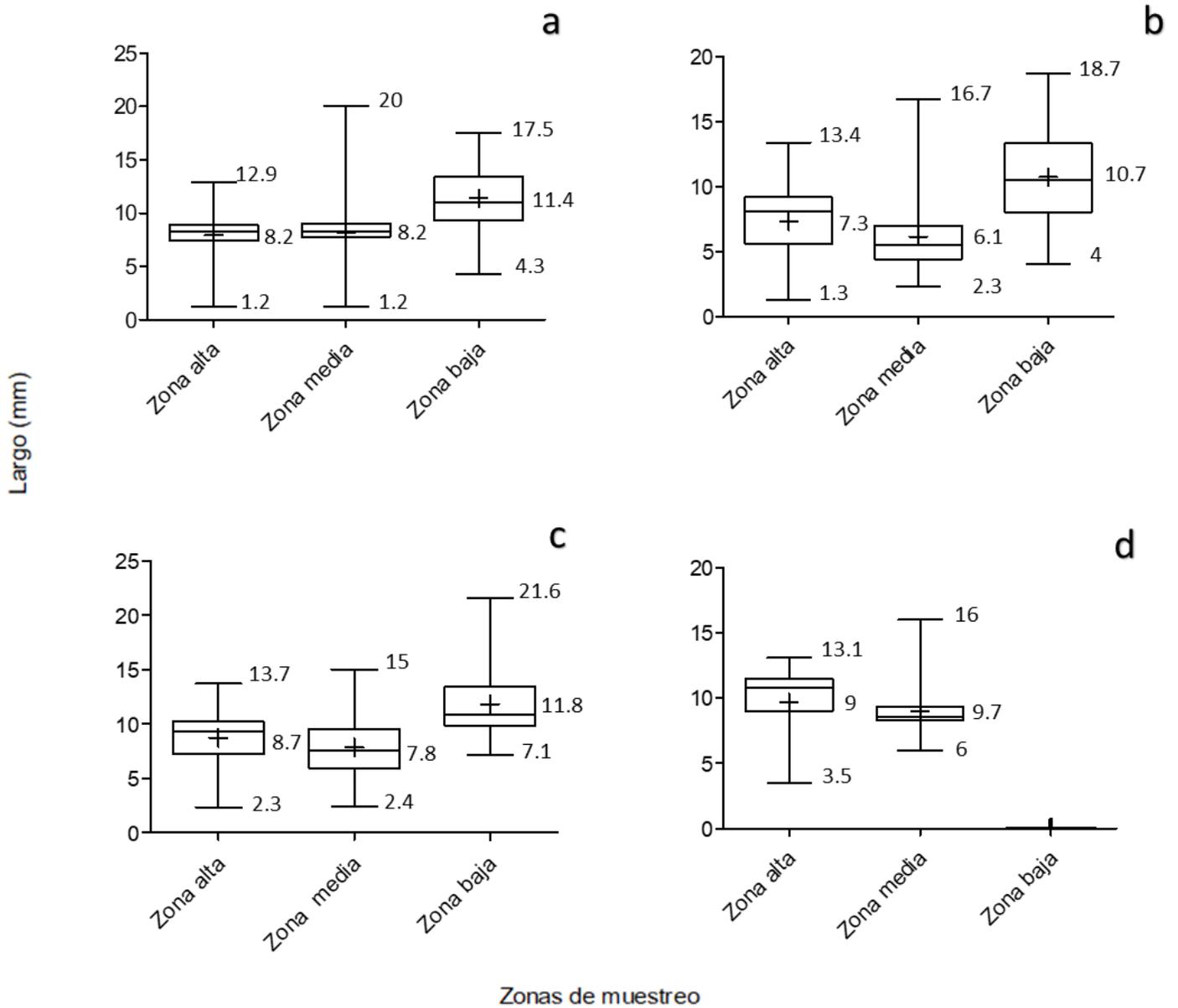


Figura 21. Tallas de los organismos en las tres zonas del río Máquinas en los meses de a) junio, b) agosto, c) octubre y d) abril. El diagrama de caja y bigotes muestra los límites inferior y superior de cada caja siendo los cuartiles inferior y superior, respectivamente, la banda horizontal dentro de cada caja corresponde a la mediana, y el signo de mas al promedio.



El análisis de las tallas promedio, máximas y mínimas de *T. granifera* en los distintos meses de muestreo en el río Máquinas y Lago de Catemaco arrojó los siguientes resultados: en el río Máquinas se presentó, en abril el promedio de tallas más alto registrado, siendo de 9.6 mm, seguido de octubre, con 8.7 mm. Los promedios más bajos correspondieron a junio y agosto con 8.2 mm y 7.5 mm, respectivamente. Las mayores tallas máximas se registraron en octubre, con 21.6 mm y junio, con 20 mm, seguida de las de agosto, con 18.7 mm y abril, con 16 mm. Las menores tallas alcanzadas correspondieron a los organismos recolectados en junio con 1.2 mm y agosto con 1.3 mm, seguido de octubre con 2.3 mm y abril con 3.5 mm. Respecto a los individuos recolectados en el lago de Catemaco, el mayor promedio de tallas registrado correspondió en julio con 23.6 mm (poco más del doble que en el río Máquinas), seguido de septiembre, con 20.8 mm. La mayor talla alcanzada correspondió a septiembre, con 37.5 mm (16 mm más grande que en el río Máquinas), seguida de la de julio, con 28.9 mm, mientras que la talla mínima registrada fue en septiembre, con 5.9 mm (4.7 mm más grande que la talla mínima encontrada en el río Máquinas) y julio, con 12 mm (Tabla 1). Por tanto *T. granifera* es una especie que presentó tallas más grandes en el lago de Catemaco en comparación con las halladas en el río Máquinas.

Tabla 1. Comparación de tallas (longitud en mm) promedio, máximas y mínimas de *T. granifera* en los distintos meses de muestreo en el río Máquinas y lago de Catemaco, Veracruz, México.

	Río Máquinas				Lago de Catemaco	
	junio 2017	agosto 2017	octubre 2017	abril 2018	julio 2017	septiembre 2017
Promedio	8.2 mm	7.5 mm	8.7 mm	9.6 mm	23.6 mm	20.8 mm
Máximo	20 mm	18.7 mm	21.6 mm	16 mm	28.9 mm	37.5 mm
Mínimo	1.2 mm	1.3 mm	2.3 mm	3.5 mm	12 mm	5.9 mm



Número de individuos encontrados en el estudio de acuerdo con una categorización de tallas (longitud de la concha), en pequeña (1.2 – 8 mm), mediana (8.1 – 14.8 mm) y grande (14.9 – 21.6 mm), y tomando en cuenta los meses de muestreo, fue de la siguiente manera: en junio, se registraron 2,561 individuos (60 %) con la talla pequeña, 1,639 individuos (39 %) con la talla mediana y 41 individuos (1 %) con la talla grande. En agosto se registraron 1,086 individuos (87 %) con la talla pequeña, 143 individuos (11 %) con la talla mediana y 19 individuos (2 %) con la talla grande. En octubre se encontraron 206 individuos (38 %) con la talla pequeña, 319 individuos (58 %) con la talla mediana y 22 individuos (4 %) con la talla grande; en abril, se presentaron 74 individuos (35 %) con la talla pequeña, 130 individuos (62 %) con la talla mediana y 5 individuos (2 %) con la talla grande (Fig. 22a).

El número de individuos encontrados de acuerdo con la categorización de tallas en pequeña, mediana y grande, en las distintas zonas del río Máquinas, fue así: en la zona alta se registraron 1,840 individuos (38 %) de talla pequeña, 2,993 individuos (62 %) de talla mediana, mientras que no se registraron individuos de talla grande. En la zona media se registraron 414 individuos (41 %) de talla pequeña, 573 individuos (57 %) de talla mediana y tres individuos (2 %) de talla grande. En la zona baja, se obtuvieron 55 individuos (14 %) de talla pequeña, 303 individuos (70%) de talla mediana y 64 individuos (16 %) de talla grande (Fig. 22b).



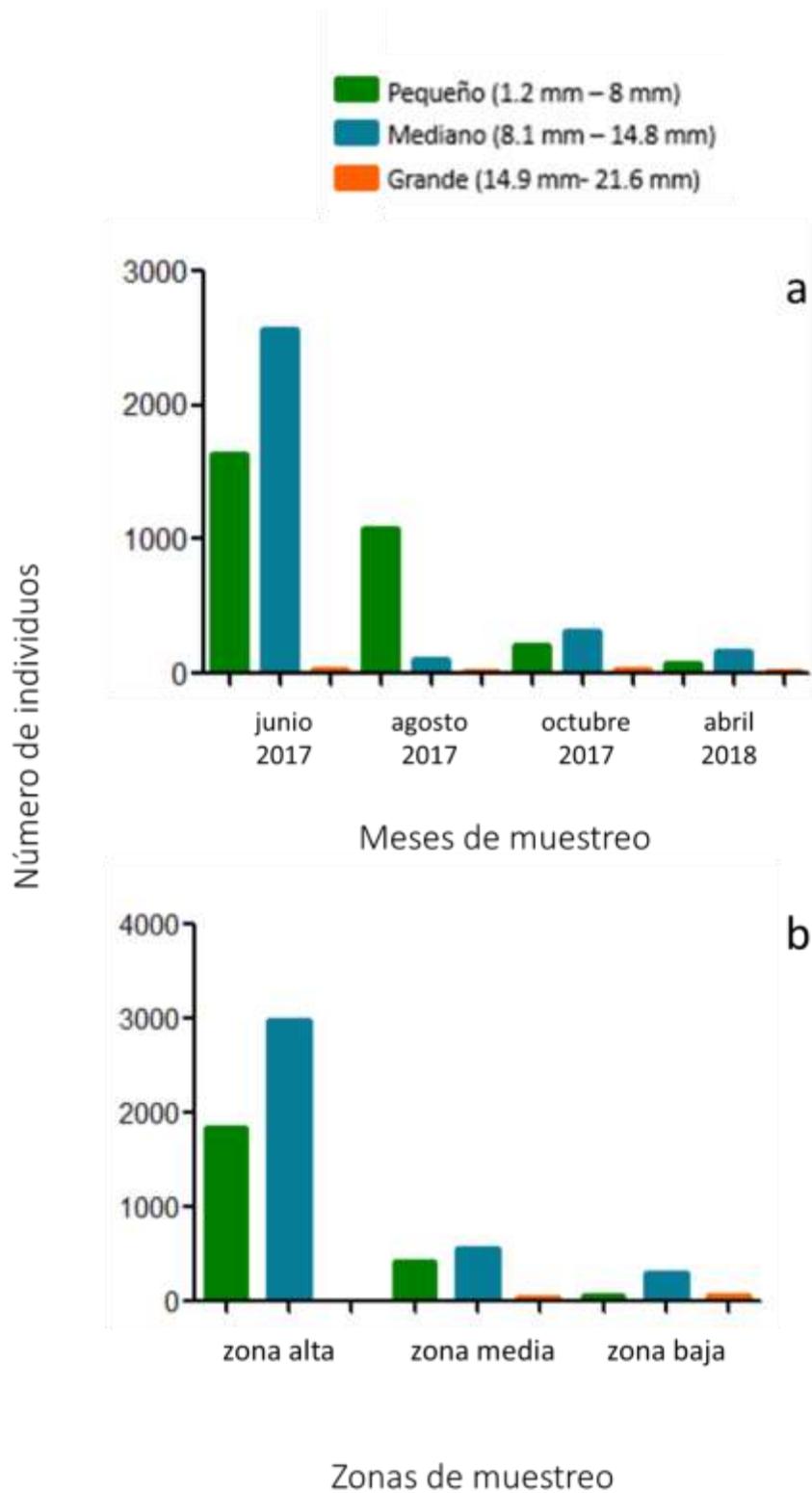


Figura 22. Número de individuos de acuerdo a la categorización de tallas de la concha. a) por meses de muestreo y b) por zonas de muestreo.



Número de individuos de talla pequeña, mediana y grande en las tres zonas del río Máquinas. En junio, la zona alta arrojó 1,349 individuos de talla pequeña, 1,853 individuos de talla mediana, no se encontraron individuos con talla grande. En la zona media, se presentaron 267 individuos de talla pequeña, 501 individuos de talla mediana, y no hubo registro de los individuos con la talla grande. En la zona baja, se presentaron 23 individuos de talla pequeña, 203 individuos de talla mediana y 35 individuos de talla grande (Fig. 23a).

En agosto en la zona alta, se registraron 313 individuos con concha pequeña, 728 individuos de talla mediana, no se registraron individuos de talla grande. En la zona media, se presentaron 76 individuos de talla pequeña, 10 individuos de talla mediana y un individuo de talla grande. En la zona baja se registraron 30 individuos de talla pequeña, 72 individuos de talla mediana y 18 individuos de talla grande (Fig. 23b).

En octubre, en la zona alta, se registraron 137 individuos de talla pequeña, 260 individuos de talla mediana, no se registraron individuos de talla grande. En la zona media se presentaron 67 individuos de talla pequeña, 51 individuos de talla median y solo se obtuvo un registro de talla grande. En la zona baja se presentaron dos individuos de talla pequeña, 28 individuos de talla mediana y 11 individuos de talla grande (Fig. 23c).

En abril, en la zona alta, se reportaron 41 individuos de talla pequeña, 152 individuos de talla mediana, no se registraron individuos de talla grande; en la zona media, se presentaron cuatro individuos de talla pequeña, 11 individuos de talla mediana y un individuo de talla grande; en la zona baja no se obtuvo registro de algún individuo (Fig. 23d).



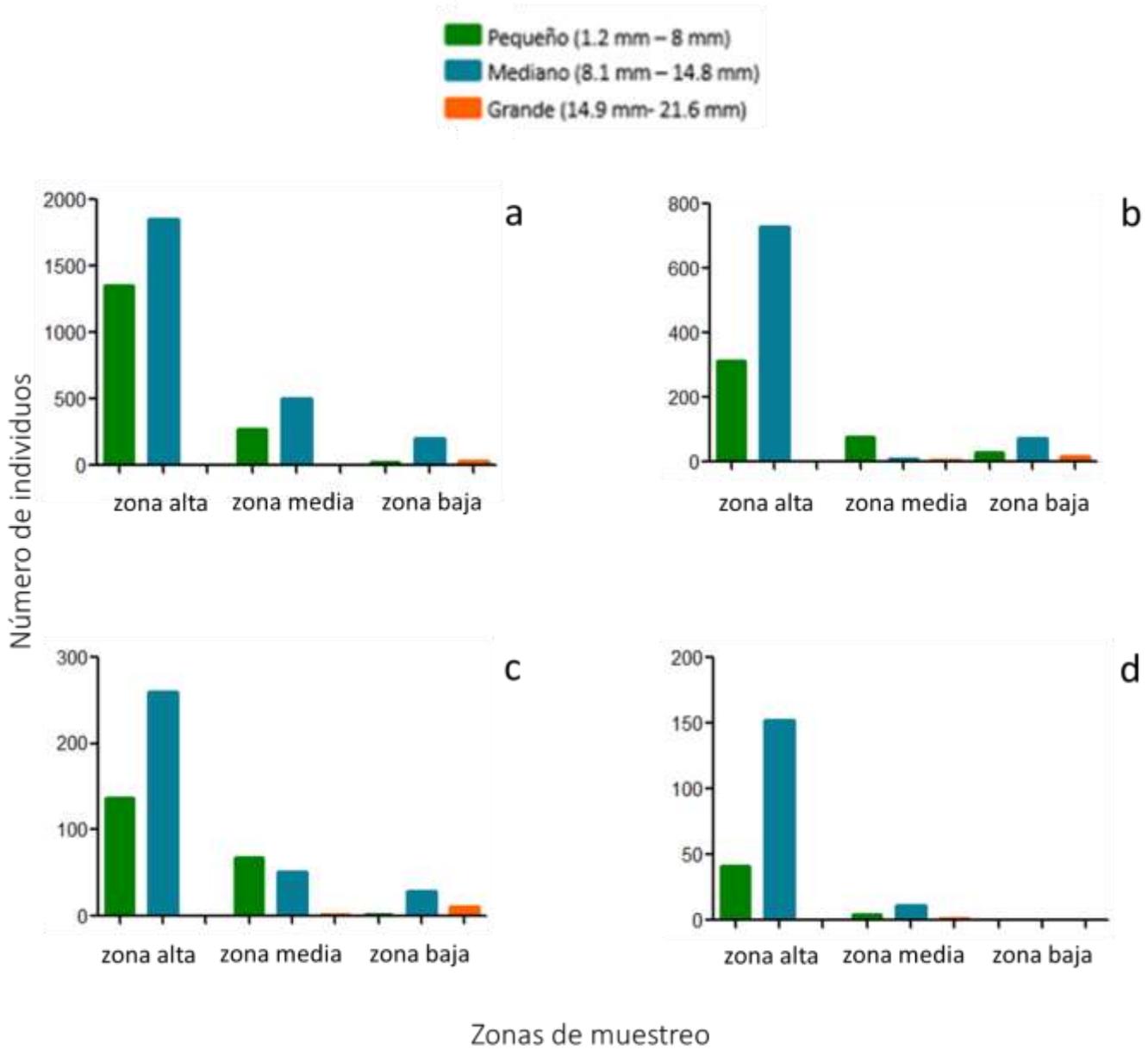


Figura 23. Número de individuos de acuerdo a la categorización de tallas de la concha: a) por meses de muestreo y b) por zonas de muestreo.



La comparación de las tallas (longitud en mm) de *T. granifera* en distintas investigaciones muestra el grado de cambio que tiene el molusco en distintas partes del mundo, con tallas chicas de 0.7 mm hasta tallas grandes de 29 mm. En este estudio se reporta en el río Máquinas los siguientes rangos: tallas chicas de, 1.2 – 8 mm, tallas medianas de, 8.1 – 14.8 mm y tallas grandes de, 14.9 – 21.6 mm; en el lago de Catemaco los siguientes rangos: tallas chicas de, 5.9 – 16.4 mm, tallas medianas de, 16.5 – 27 mm y tallas grandes, mayores a 27 mm. Cabe mencionar que los espacios en blanco presentes en la tabla representan la ausencia de datos en las tallas determinadas por cada autor (Tabla 2).

Tabla 2. Comparación de las tallas (longitud en mm) de *T. granifera* en distintas investigaciones.

	Localidad	Chica	Mediana	Grande
Abbott (1952)	Río Lithia Spring, condado de Hillsborough, Florida, E.U.A	-	-	10 – 15/20* mm
Appleton y Nadasan (2002)	Depósito de agua en KwaZulu-Natal, Sudáfrica, África	1 – 9.99 mm	10 – 13.9 mm	>14 mm
Rodríguez <i>et al.</i> (2003)	En la periferia de la ciudad de Camagüey, Cuba	<6 – 8.9 mm	9 – 14.9 mm	15 - >21 mm
Appleton <i>et al.</i> (2009)	Distintos cuerpos de agua en KwaZulu-Natal, Sudáfrica, África	0.7 – 4.9 mm	5 – 7.9 mm	8 – 12 mm
Millán (2012)	Lago de Catemaco y río Máquinas, Veracruz, México	12.5 mm**	19.2 mm**	29 mm**
Oleh <i>et al.</i> (2018)	Planta nuclear de Zaporizhia, Ucrania	≤10 mm*	10.1 – 15mm*	>15 mm*
Yakovenko <i>et al.</i> (2018)	Planta nuclear de Zaporizhia, Ucrania	1 – 5 mm	6 - 9	10 - 17 mm
Ramírez-Capulín (2018)	Río Máquinas, Veracruz, México	1.2 – 8 mm	8.1 – 14.8 mm	14.9 – 21.6 mm
Ramírez-Capulín (2018)	Lago de Catemaco, Veracruz, México	5.9 – 16.4 mm	16.5 – 27 mm	>27 mm

*Tallas registradas en condiciones de laboratorio.

**Tallas máximas



Representación en escala real de las tallas máximas (altura en mm) que se han registrado en distintos trabajos sobre *T. granifera*. Abbott (1952) reporta una altura de 15 mm, Appleton y Nadasan (2002) >14 mm, Rodríguez *et al.* (2003) >21 mm, Appleton *et al.* (2009) 12 mm, Millán (2012) 29 mm, Olehet *al.* (2018) >15 mm, Yakovenko *et al.* (2018) 17 mm y en éste trabajo se muestra una altura de 21.6 mm para el río Máquinas* y >27 mm para el lago de Catemaco** (Fig. 24).

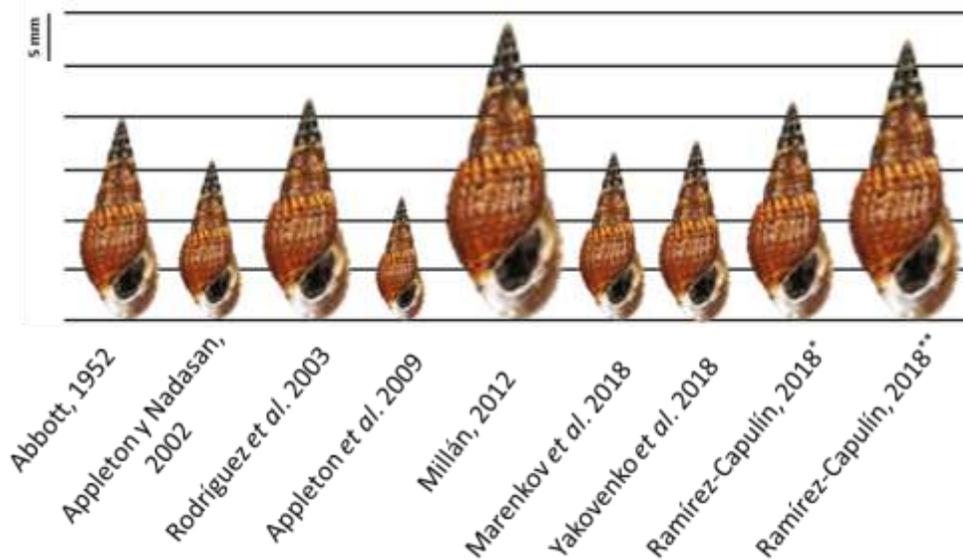


Figura 24. Tallas (largo en mm) de *T. granifera* reportadas según diversos autores en escala real. * En el río Máquinas, ** En el lago de Catemaco, Veracruz, México.



Análisis del grado de deterioro

El grado de deterioro que presentaron las conchas a través del estudio fue dividido en tres categorías: no deteriorado (ND), medianamente deteriorado (MD) y altamente deteriorado (AD). El grado de no deteriorado (ND) se les asignó a las conchas a las que se les podía observar claramente la ornamentación, la protoconcha o parte de esta y el labio externo sin ninguna alteración. El grado de medianamente deteriorado (MD) se les asignó a las conchas que no poseían protoconcha y la ornamentación se encontraba medianamente perturbada al igual que el labio externo. El grado de altamente deteriorado (AD) se les asignó a las conchas que no poseían protoconcha y presentaban cualquier tipo de perturbación en la concha, ya fuera desgaste total del periostraco, desgaste de la capa prismática o incluso de la nacarada (Fig. 25).



Figura 25. Grado de deterioro en *T. granifera*: ND (no deteriorado), MD (medianamente deteriorado), AD (altamente deteriorado).



El grado de deterioro que presentaron las conchas en las tres zonas del río Máquinas, se agrupó porcentualmente en orden creciente. Así, en el mes de junio, las conchas no deterioradas representaron un porcentaje de 5 %, seguido de las conchas medianamente deterioradas, con un porcentaje de 8 % y conchas altamente deterioradas, con un porcentaje de 87 % (Fig. 26a). En agosto, se obtuvieron valor porcentual de 8 %, seguido de las conchas medianamente deterioradas, con un porcentaje de 10 % y de las conchas altamente deterioradas, con un porcentaje de 82 % (Fig. 26b). En octubre, se cuantificaron conchas no deterioradas en un porcentaje de 1 %, seguido de conchas medianamente deterioradas, con un porcentaje de 17 % y de las conchas altamente deterioradas, con un porcentaje de 82 % (Fig. 26c). De igual manera en abril se obtuvieron conchas no deterioradas en un porcentaje de 7 %, seguido de las conchas medianamente deterioradas, con un valor porcentual de 11 % y de las conchas altamente deterioradas, con un porcentaje de 82 % (Fig. 26d).

De manera general, la población de *T. granifera* en el río Máquinas presentó un porcentaje de las conchas catalogadas como altamente deterioradas que fue entre 82 – 87 %. Por otro lado, el intervalo de medianamente deterioradas va de 8 – 17 % y finalmente, del 1 – 8 % de la población presentó una categoría de no deteriorado.



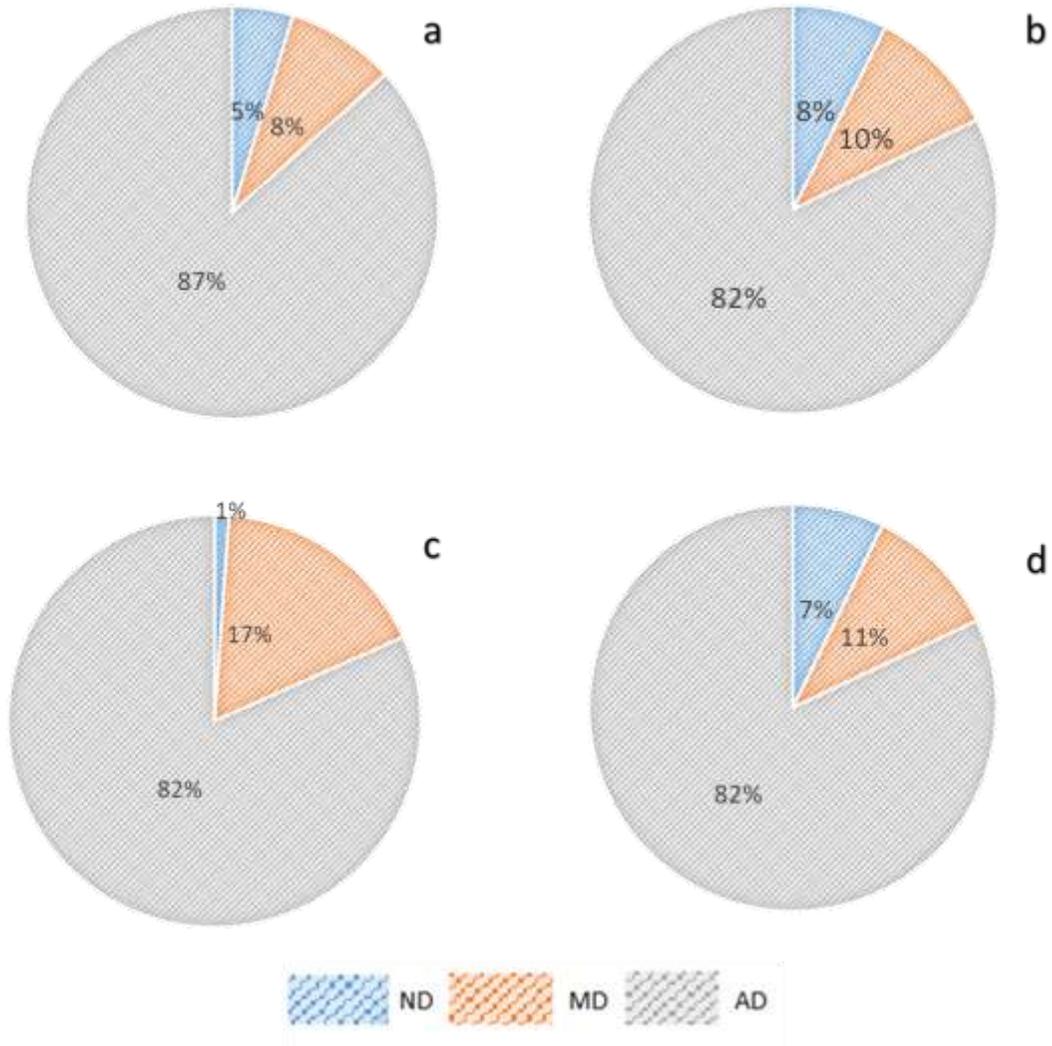


Figura 26. Porcentaje de individuos encontrados en las tres zonas del río Máquinas: no deteriorados (ND), medianamente deteriorado (MD) y altamente deteriorado (AD). En los meses de a) junio 2017, b) agosto 2017, c) octubre 2017 y d) abril 2018.



El grado de deterioro se analizó por categorías también en las tres zonas de muestreo (Fig. 27), encontrándose que en la zona alta se obtuvieron conchas no deterioradas en un porcentaje de 4 %, seguido de las conchas medianamente deterioradas con un representación porcentual de 6 % y de las conchas altamente deterioradas, con un porcentaje de 90 % (Fig. 27a), siendo esta zona la que presentó mayor grado de deterioro. En el caso de la zona media, se obtuvieron conchas no deterioradas con un porcentaje de 7%, seguido de las conchas medianamente deterioradas con un porcentaje de 10% y de las conchas altamente deterioradas con un porcentaje de 83 % (Fig. 27b). En la zona baja, las conchas no deterioradas arrojaron un porcentaje de 30 %, mientras que las conchas medianamente deterioradas se tuvieron en un porcentaje de 20 % y las conchas deterioradas se registraron un porcentaje de 50 % (Fig. 27c). En las zonas alta y media, los porcentajes fueron similares. Mientras que en la zona baja se presentó el menor porcentaje de deterioro, 50 % de las conchas se encontraron altamente deterioradas y el 30% medianamente deterioradas. La población de *T. granifera* en el río Máquinas presentó un porcentaje de deterioro en las tres zonas que se describe a continuación: el porcentaje de las conchas que se encontraron en un estado altamente deteriorado, se calculó entre 50 – 90 %, el de las medianamente deterioradas, entre 6 – 20 % y el de las no deterioradas, entre 4 – 30 %.



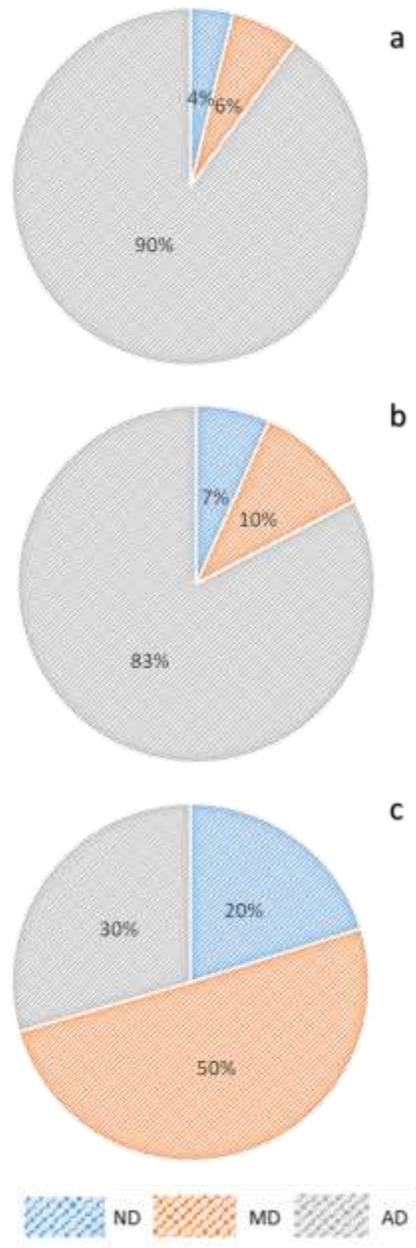


Figura 27. Porcentaje de individuos no deteriorados (ND), medianamente deteriorados (MD) y altamente deteriorados (AD), en las zonas de muestreo. a) Alta, b) Media y c) Baja.



Factores fisicoquímicos

Los registros de los factores fisicoquímicos (temperatura, salinidad, porcentaje de oxígeno disuelto y potencial de hidrógeno) del río Máquinas, durante los distintos muestreos en las tres zonas del río. De manera general no presentaron cambios en junio, agosto y octubre, en las tres zonas del río. Sin embargo, en abril en la zona baja, la temperatura, salinidad, y pH aumentaron varias unidades, aunque, el oxígeno disuelto disminuyó considerablemente (Tabla 3).

Tabla 3. Comparación de los factores fisicoquímicos registrados durante los distintos muestreos en las tres zonas del río Máquinas, Veracruz, México.

		Zona alta	Zona media	Zona baja
Junio 2017	T (°C)	25.12	26.53	24.66
	Salinidad	0.07	0.08	0.08
	OD (mg/L)	9.83	9.82	10.09
	DO%	120.3	126.7	136.3
	pH	8.19	8.32	8.19
Agosto 2017	T (°C)	24.9	25.73	24.87
	Salinidad	0.07	0.07	0.08
	OD (mg/L)	10.99	9.62	10.98
	DO%	139.8	120	130.2
	pH	8.34	7.72	8.34
Octubre 2017	T (°C)	21.3	24.6	24.01
	Salinidad	0.07	0.07	0.07
	OD (mg/L)	10.89	9.28	10.50
	DO%	130.7	112.3	126.4
	pH	8.2	8.41	8.3
Abril 2018	T (°C)	23.5	24.3	38
	Salinidad	0.06	0.07	35
	OD (mg/L)	10.6	9.37	8.4
	DO%	128.2	142.1	2
	pH	7.77	7.94	11.8



Profundidad promedio, máxima y mínima del río Máquinas, durante los distintos muestreos en las tres zonas del río. De manera general, el río presenta una profundidad oscilante entre 4 – 215 cm. En junio la profundidad va de 10.8 – 140.1 cm, en agosto de 5 – 145 cm, en octubre de 11 – 157 cm y en abril de 4 – 215 cm. La zona alta presenta una profundidad que va de 7 – 106 cm, en la zona media va de 4 – 215 cm y en la zona baja va de 5 – 107.5 cm. Cabe señalar que la mayor profundidad promedio registrada corresponde a junio en la zona media, con un valor de 98.6 cm (Fig. 28).

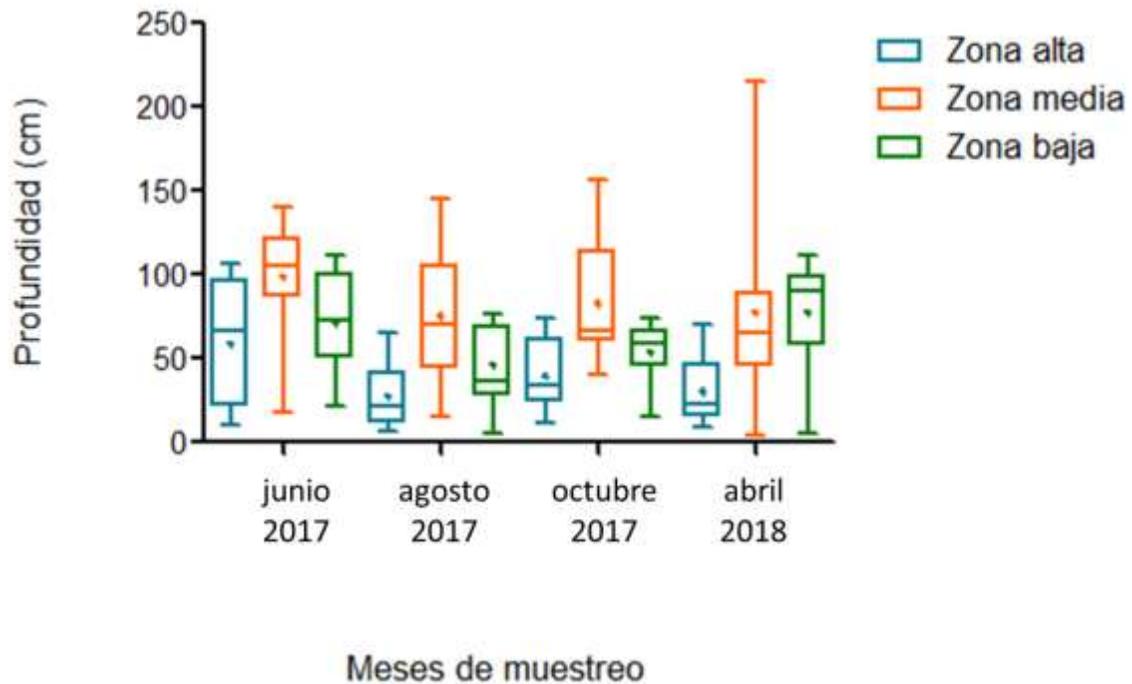


Figura 28. Comparación de la profundidad registrada durante los distintos muestreos en las tres zonas del río Máquinas, Veracruz, México. El diagrama de caja y bigotes, muestra los límites inferior y superior de cada caja siendo los cuartiles inferior y superior, respectivamente, la banda horizontal dentro de cada caja corresponde a la mediana, y el signo de mas al promedio.



Mapa de distribución

La distribución de la especie se analizó mediante la creación de un perfil topográfico del río incluyendo densidad poblacional (d), profundidad (P), altitud (msnm) y velocidad de corriente (VC) (Fig. 29). Debido a que los parámetros químicos no mostraron una variación importante durante los muestreos de este estudio, no fueron incluidos en la creación del mapa.

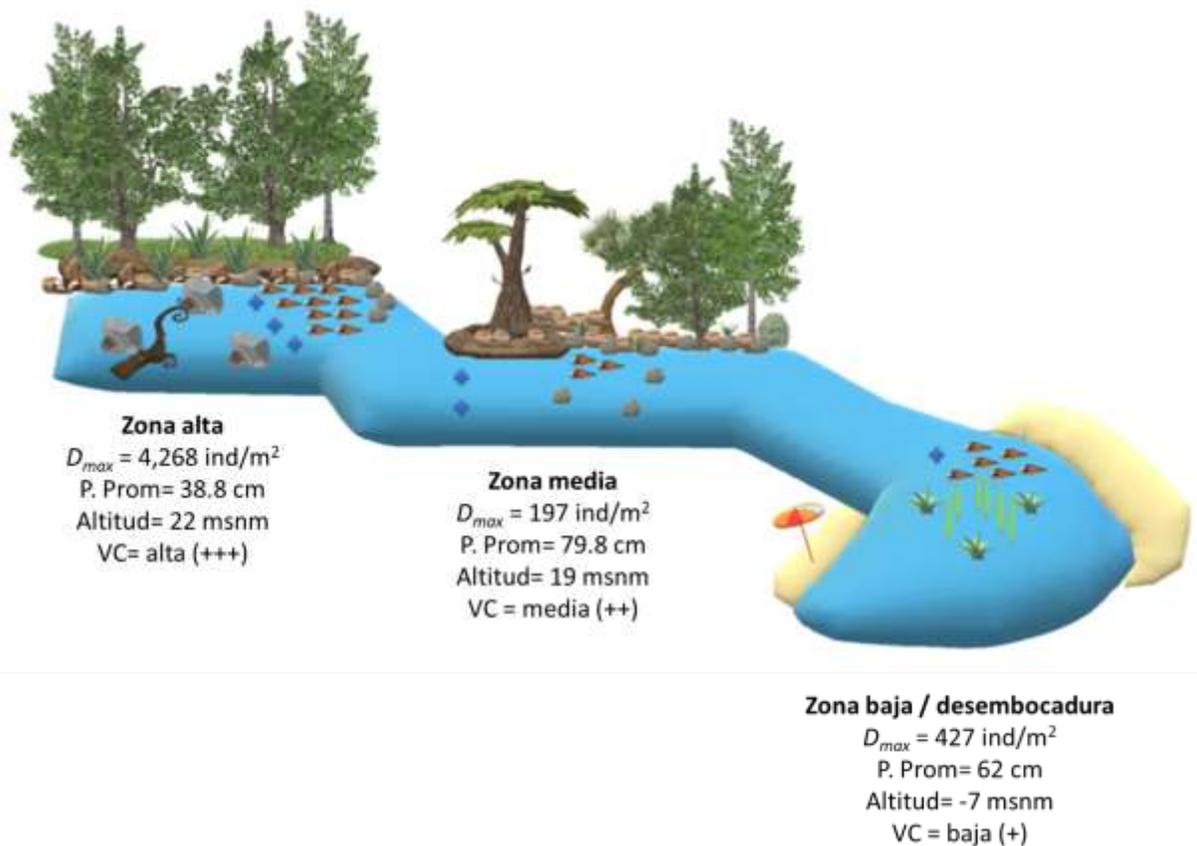


Figura 29. Mapa de distribución de *T. granifera* en el río Máquinas, Veracruz. Los parámetros utilizados son: densidad máxima (D_{max}), altitud (msnm), profundidad promedio (cm) y velocidad de corriente.



Con ayuda de datos publicados, se ubicó a esta especie en varios cuerpos de agua al sureste del territorio mexicano en los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas y Oaxaca, mostrando una cierta tendencia por seguir propagándose hacia esas direcciones sin importar el tipo de ecosistema epicontinental. Sin embargo, hay un registro apartado al suroeste, correspondiente al estado de Michoacán (Fig. 30).

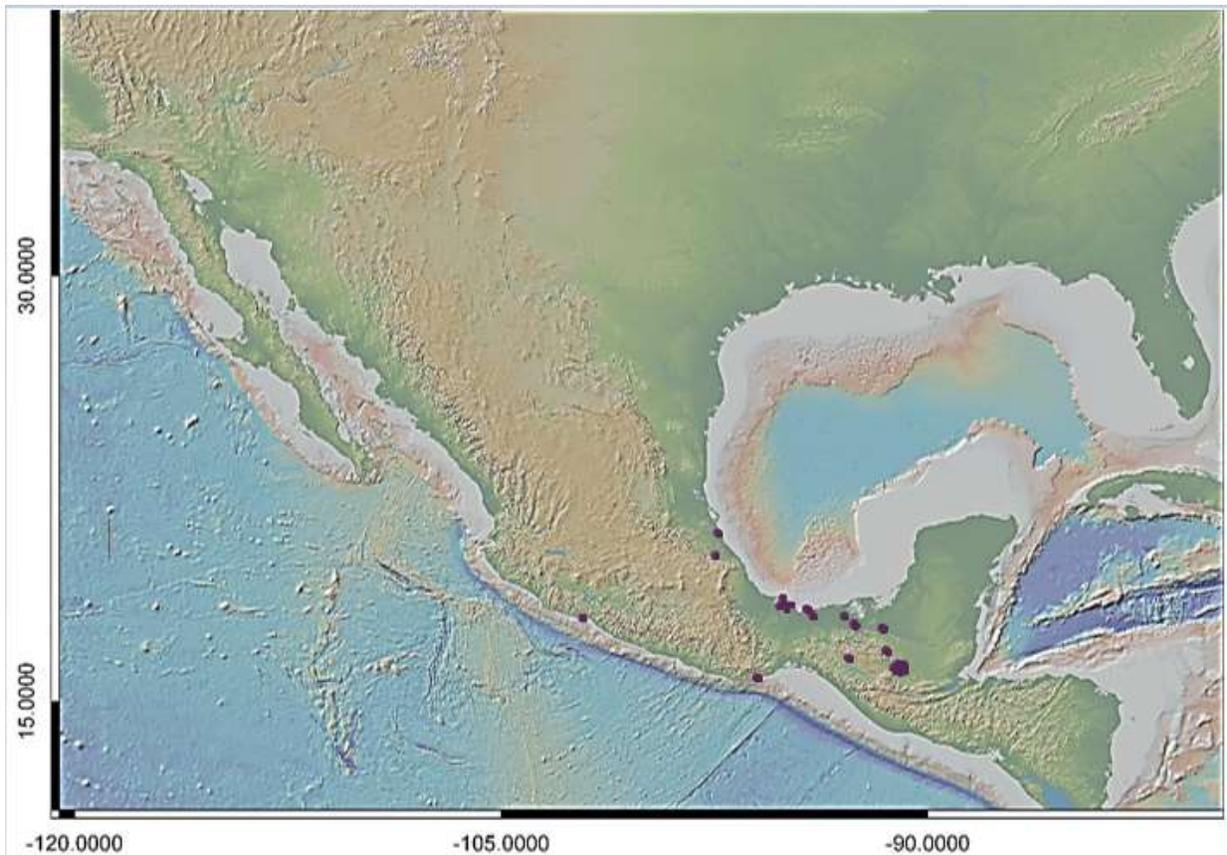


Figura 30. Distribución de *T. granifera* (●) en México.



DISCUSIÓN

Abundancia

En este trabajo se reportó una abundancia total de 6,245 organismos de *T. granifera* en las distintas zonas del río Máquinas durante los cuatro meses de muestreo (Fig. 11), lo cual muestra la gran incidencia del molusco en la localidad. Lo anterior se puede atribuir a diferentes factores tanto biológicos como fisicoquímicos. En el primer caso, al ser un organismo dulceacuícola éste tiene cierta preferencia sobre los cuerpos de agua lénticos y lóticos, aunque también se pueden encontrar en estuarios, pantanos, presas, estanques y hasta pozas dentro de plantas nucleares (Appleton *et al.*, 2009; Millán, 2012; Barba *et al.*, 2014; Trinidad-Ocaña, 2017; Yakovenko *et al.*, 2018). Su dieta basada en algas, detritus, plantas y restos de éstas, le permite aprovechar los recursos disponibles en cada cuerpo de agua (Prentice, 1983; Rodríguez de la Vega *et al.*, 2003; Appleton *et al.*, 2009; Hill *et al.*, 2015; Jones *et al.*, 2017). Su condición de especie exótica invasora refleja una amplia tolerancia fisiológica a variaciones ambientales, tanto en temperatura como salinidad (Appleton *et al.*, 2009; Karatayev *et al.*, 2009; Jones *et al.*, 2017; Tagliarolo *et al.*, 2018). Esta especie posee un alto potencial reproductivo, con un ciclo de vida corto y crecimiento rápido (Curtis *et al.*, 2008), igualmente puede reproducirse partenogenéticamente. Es una especie ovovivípara, que produce un gran número de descendientes en periodos de tiempo cortos debido a su acelerado crecimiento y a su corto tiempo de generación dada su madurez sexual precoz, logrando tener una fecundidad máxima de hasta 77 huevos y un aumento en su propagación. Hay que considerar que presenta una longevidad de más de un año y que puede reproducirse de manera en la que arroja a un recién nacido cada 12 horas (Abbott, 1952; Yong *et al.*, 1987; Yong *et al.*, 1986 en Appleton y Nadasan, 2002; Appleton *et al.*, 2009).



En el segundo caso, los factores fisicoquímicos como las bajas profundidades en los cuerpos de agua favorecen el desarrollo de esta especie facilitando la captación de alimento (Millán, 2012; Jones *et al.*, 2017). La velocidad de la corriente ya sea moderada o alta favorecen la difusión de gases y materia orgánica (Millán, 2012). Asimismo, una alta conductividad refleja la disponibilidad de detritus, siendo este material en descomposición una fuente más de alimento para el caracol (Jones *et al.*, 2017), conjuntamente, otro componente que beneficia a las poblaciones de esta especie son las altas concentraciones de calcio (Diéguez *et al.*, 1992 en Appleton *et al.*, 2009; Pointer *et al.*, 1998). En adición a lo anterior, el tipo de sustrato es importante porque determina la capacidad de sujeción y establecimiento (Rodríguez de la Vega *et al.*, 2003; Millán, 2012) siendo el sustrato rocoso que va de rocas a grava el que permite que el caracol pueda fijarse o desplazarse con facilidad (Millán, 2012).

En junio y agosto se presentaron las mayores abundancias resultado de las condiciones ambientales que se generan en la temporada de lluvias que van de junio a febrero (Torres-Orozco *et al.*, 1997; Hernández *et al.*, 2010). Las constantes precipitaciones ocurridas en estos meses forman una gran captación de agua en la localidad de estudio, esto ocasiona una gran descarga del fluido y por consiguiente generan corrientes con velocidades altas, las cuales, contribuyen a una eficiente distribución de luz, temperatura, materia orgánica y otros nutrientes, influyendo de esta manera en los requerimientos alimenticios y fisiológicos de *T. granifera*, considerando también la difusión de gases que intervienen en los requerimientos respiratorios del caracol (Millán, 2012). En contraste, el estado de Tabasco presenta lluvias todo el año con abundantes lluvias de monzón, se han registrado en alguno de sus ríos una buena concentración máxima de oxígeno disuelto, con 9.6 mg/L como valor máximo, también se registran como valores máximos de la conductividad con 276.5 mS cm⁻¹ y 3.5% de materia orgánica, factores que propician que *T. granifera* esté presente en los ríos con una densidad de 43,823 ind/m² (Trinidad-Ocaña, 2017). De igual manera, en estudios realizados en el estado de Veracruz en la localidad de Tuxpan, la cual presenta abundantes lluvias en todo el año, particularmente en verano, se registraron en los ríos Tecolutla y Tuxpan densidades medias, mayores a 100 ind/m² y 100



– 1,000 ind/m², observando que las densidades altas se presentaron en marzo y septiembre, respectivamente, que en parte son resultado de los altos niveles de nutrientes y materia orgánica de esos cuerpos de agua. Cabe resaltar que la alta densidad reportada en el río Tuxpan ocurrió en el mes de septiembre, lo cual permite inferir que se le atribuye a la temporada de lluvias en verano, que generan corrientes turbulentas y favorecen la óptima distribución de factores fisicoquímicos en el río, beneficiando de esta manera a la especie (López-López *et al.*, 2009). Lo anterior coincide con nuestros datos, en los cuales se refleja que tanto junio como septiembre fueron los meses en los que se encontró la mayor densidad de organismos (1,571 ind/m² y 700 ind/m², respectivamente).

Por otra parte, en este estudio se reporta una baja abundancia en el mes de octubre, el cual forma parte de la temporada de vientos invernales o “nortes” que va de octubre a marzo. En esta temporada ocurre un 15% de la precipitación total anual (Torres-Orozco *et al.*, 1997; Hernández *et al.*, 2010). Éste evento meteorológico proporciona grandes descargas de agua, dando lugar a agitadas corrientes que inciden sobre el establecimiento de *T. granifera* en el río Máquinas. De esta manera, las altas velocidades que alcanza la corriente por la gran cantidad de fluido que seprecipita, remueve parte de la población de este caracol que se encuentra en sitios poco adecuados. Según López—López *et al.* (2009), densidades bajas de *T. granifera* se reportaron en el mes de diciembre y enero en los ríos Tecolutla y Tuxpan, respectivamente, las cuales se les atribuyen a los vientos del norte que se generan en la estación de invierno; además de los valores altos en la velocidad de flujo, alcalinidad, oxígeno disuelto y materia orgánica. Cabe mencionar que en el mes de abril se obtuvo la menor abundancia y densidad, debido a la alta salinidad (35 unidades de salinidad), bajo porcentaje de oxígeno disuelto (2 %) y un norte fuera de temporada, dicho fenómeno restringió que *T. granifera* se recuperara de las secuelas de las condiciones ambientales de la temporada invernal.

Aunado a lo anterior, respecto a las abundancias obtenidas en las distintas zonas del río, la zona alta exhibió la mayor abundancia debido a distintos factores, siendo la velocidad de corriente alta un elemento distinguible de esa zona, mostrando un valor de 25.5 – 26.6



km/h registrado por Millán (2012). Esta propiedad conformada por la pendiente y las condiciones meteorológicas presentes en el sitio, facilita características fisicoquímicas que contribuyen a que estos caracoles puedan establecerse en grandes cantidades en este sitio, donde la distribución de nutrientes, temperatura y gases, por ejemplo, influyen en los requerimientos alimenticios y respiratorios de estos organismos. También se distinguen bajas profundidades que van de los 7 – 106 cm. Este factor tiene relación con la velocidad de corriente ya que, entre menos profundidad mayor será la velocidad del flujo que mantiene constante el caudal, siendo que, parte de la energía no se disipa por rozamiento sobre el fondo y no se utiliza en mover la mayoría del sustrato (Díaz, 1984), por el tamaño de las rocas que se encuentran en esta zona del río.

La zona media mostró la menor abundancia, debido a las altas profundidades que presentó este sitio exhibiendo valores que fueron de 4 – 215 cm, propiciando que las velocidades de corriente fueran moderadas, ya que al aumentar la profundidad disminuye la superficie de contacto que hay entre el fluido y el sustrato (Díaz, 1984), ocasionando a su vez que requerimientos alimenticios y respiratorios de *T. granifera* estén limitados. Contrastando con esto, se ha registrado en ríos de las Antillas francesas y de Sudáfrica una mayor colonización y densidad en aguas tranquilas río abajo, sugiriendo de esta manera que la velocidad del flujo juega un papel importante en la dispersión de esta especie (Pointer *et al.*, 1998; Appleton *et al.*, 2009). En el caso de la zona baja, ésta presentó una moderada abundancia, una profundidad variable con valores de 5 – 107.5 cm y una velocidad de corriente baja, al igual que un sustrato de tipo arenoso, siendo este factor importante para el establecimiento de los organismos, ya que Millán (2012) registró una preferencia de estos caracoles por los sustratos de tipo arenoso de grano medio y fino. Cabe destacar que, en la zona de estudio, se observó que los caracoles no estaban en movimiento o adheridos al sustrato, sino que estaban resguardados dentro de su concha. Otro grupo de caracoles estaban adheridos a la vegetación acuática del sitio, lo que podría indicar que los individuos que se hallaron en esa zona fueron arrastrados por las corrientes hasta la desembocadura del río. Lo anterior puede señalar la preferencia que tiene *T. granifera*



sobre la profundidad en los cuerpos de agua y la vegetación asociada, ya que estos elementos reflejan un aumento en la abundancia en la zona baja, respecto a la zona media.

Cabe mencionar que un factor que tiende a propiciar altas abundancias de moluscos en un ambiente, es la disponibilidad de carbonato de calcio o de sus precursores, tal es el caso del río Máquinas, el cual tuvo un origen de tipo tectónico-volcánico, donde la lava proveniente de este suceso, abrió paso hasta formar este río. Por la manera en que se formaron estos dos cuerpos de agua conectados, se registran en la “laguna Escondida” tanto bicarbonatos como bióxido de carbono libres y disueltos en el medio, siendo esto reflejado en su *pH* que oscila alrededor de la neutralidad; lo cual, se atribuye al tipo de sustrato que presenta la región, exhibiendo rocas basálticas y kársticas. En el primer caso, estas no solo contienen sílice sino un elevado contenido de calcio, hierro, y magnesio; mientras que en el segundo caso, son rocas carbonatadas acompañadas de sodio, potasio y magnesio, principalmente (Dercourt y Paquet, 1984; Torres-Orozco *et al.*, 1997; Pulido, 2014). Dichas condiciones son aprovechadas por la biota lugareña, al grado que *T. granifera* puede aprovecharlas también de dos maneras: 1) por ingesta, ya sea de la vegetación que esté dentro de su dieta, o 2) por difusión pasiva, donde ciertos precursores de la concha pasan a través de las paredes del cuerpo, siendo transportados por la hemolinfa y almacenados en el epitelio del manto calcificante (Marin *et al.*, 2012). Es importante tomar en cuenta éste aspecto para entender un poco más sobre la gran cantidad de éste molusco registrada en el río Máquinas.



Densidad poblacional

El análisis de los registros de precipitación efectuados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos (RUOA) para el periodo de mayo (2017) – abril (2018) en la región de los Tuxtlas, Veracruz (Fig. 26), con respecto a la densidad poblacional de *T. granifera*, permitió observar que en junio se registró una densidad máxima, de 61,350 ind/m², lo cual es explicable porque en este mes acontece el inicio de la temporada de lluvias, factor que promueve el desarrollo de *T. granifera*. Primordialmente esto ocurre en la zona alta, donde las condiciones ambientales proveen características óptimas para que el caracol mantenga una alta densidad, pese a que en esa zona tuvo también el registro más alto de la profundidad promedio, ya que los caracoles se encontraban en parches ubicados en la orilla del río, donde no incidía de manera considerable la corriente y la profundidad era baja. En el caso de la zona media la densidad máxima 2,950 ind/m², se considerada baja, el resultado se atribuye a que esa zona tuvo la mayor profundidad promedio registrada, en tanto que los caracoles mostraron preferencia por sitios con menor profundidad, de acuerdo con la recolección efectuada en este trabajo. En la zona baja, se presentó una densidad moderada, arrojando un valor máximo de 6,400 ind/m², un ambiente donde la profundidad promedio fue alta (71.2 cm), no obstante eso fue contrarrestado por la presencia de abundante vegetación en esta zona del río, que sobresalía del cuerpo de agua, lo cual pudo contribuir al establecimiento del molusco, ya que los caracoles observados en el sustrato arenoso estaban resguardados y/o enterrados.

En agosto, que es parte de la temporada de lluvias, se observó un incremento en la densidad de individuos en la zona alta a consecuencia de la posible disminución en la profundidad, considerando de esta manera que entre el primer muestreo y el segundo se presentó un aumento en la densidad de la población, lo que podría indicar una posible temporada reproductiva de la especie. En el caso de la zona baja no hubo un cambio significativo en la densidad de individuos, pese a la disminución en el valor promedio de la



profundidad. De igual manera, la zona media no presentó cambios significativos respecto a la densidad poblacional, pese a la disminución en la profundidad, aunque hubo una variación en la saturación de oxígeno disuelto que disminuyó a 120 %, limitando posiblemente los requerimientos respiratorios de *T. granifera* y esto, a su vez, la densidad poblacional de esta zona, dado que, de acuerdo con Vázquez y Gutiérrez (2007), los prosobranchios dependen de los niveles altos de saturación de oxígeno para su respiración.

Análisis de biomasa

Respecto a la biomasa, en junio se obtuvo la mayor biomasa promedio (368.8 g) y es el mes que contiene más organismos por 1 m², lo que podría indicar que esta especie presenta un comportamiento social reproductivo en junio y agosto, ya que, de acuerdo con la alta densidad registrada en los dos primeros meses de muestreo, hubo una gran biomasa generada por la acumulación de una gran cantidad de organismos en un espacio limitado. Adicionalmente, Moslemi *et al.* (2012), relacionaron la biomasa de *T. granifera* con la presencia/ausencia de cobertura ribereña arbórea en sistemas acuáticos en la isla de Trinidad, registrando una mayor biomasa en hábitats con dosel abierto, lo cual promueve la entrada de luz en la zona y esta a su vez genera la proliferación de algas, lo que les brinda a los caracoles más recursos alimenticios. Aunque en la zona alta se presentó una buena cobertura ribereña arbórea, éste sitio mostró la mayor biomasa promedio (180.1 g), posiblemente debido a que los grandes parches de *T. granifera* se localizaban a orillas del río, donde no incidía mucho la fuerza de corriente y estaba expuesta a una buena iluminación. En cambio, la zona media posee una gran área con dosel abierto; sin embargo, en esta área donde incide la luz, se encuentran los sitios con mayor profundidad, dando como resultado la menor biomasa promedio registrada (14.3 g). Por otro lado, la zona baja exhibe una completa área expuesta a la luz, elemento que es aprovechado por la vegetación local y a su vez por *T. granifera*, aunque la vegetación varía con los eventos meteorológicos, razón por la cual la biomasa promedio en la zona fue moderada (32.5 g).



Análisis de tallas

En éste estudio se obtuvo la talla mínima en junio y agosto, lo cual indica que la temporada de lluvias proporcionó condiciones óptimas para que estos organismos pudieran desarrollarse, lo cual, se observó en la presencia de juveniles del molusco siendo que en este periodo, estos moluscos no tienen tantas restricciones ambientales y biológicas, adicionalmente; en junio se reportan tallas grandes, lo que podría explicar la presencia de numerosos juveniles en este periodo. Por otro lado, en agosto, al presentarse una alta densidad poblacional, limitó a los organismos alcanzar una mayor talla debido a dos factores: a las condiciones del río y a los recursos limitados. En el primer caso, le proporciona a la especie hidrodinamismo ante las fuertes corrientes y en el segundo caso, le permite colonizar los escasos espacios idóneos de la zona alta del río. En el caso de octubre y abril, las tallas pequeñas superan por poco el rango del largo de los caracoles recién nacidos, sugiriendo que, este caracol se reproduce en cualquier temporada, aunque tienen cierta preferencia en temporada de lluvias. Cabe resaltar que, en octubre, pese a la temporada de “nortes” se obtuvo la talla máxima, debido posiblemente a un aumento en, la cantidad de oxígeno disuelto y recursos alimenticios. Por otro lado en abril, aunque se presentó un norte extratemperaneo, éste evento meteorológico no limitó que los organismos de mayor talla sobrevivieran.

En cambio, las tallas registradas en el lago de Catemaco superan las del río Máquinas, pese a las condiciones ambientales que presenta éste, por ejemplo: corrientes moderadas a bajas, la profundidad promedio de 11 m, con zonas someras de 0.5 m a 2 m y los distintos tipos de sedimentos que puede presentar este cuerpo de agua, los cuales llegan a ser ricos en materia orgánica, contemplando, además, el oxígeno disuelto siempre presente en toda la columna de agua, considerando también que los nutrimentos esenciales para la producción primaria fitoplanctónica se encuentra en elevadas concentraciones



(Torres-Orozco, 1997), siendo *T. granifera* una especie que puede alcanzar tallas superiores en hábitats que no representen estrés fisiológico y/o conductual.

Considerando lo anterior, conforme avanza el año se encuentran individuos de mayor talla, indicando que en temporada de lluvias al encontrarse más organismos, estos disponen de menos espacio y alimento, induciendo una disminución en su talla. En cambio, las temporadas en donde se encuentra menor número de organismos (octubre y abril), estos disponen de más espacio y alimento, dando como resultado un aumento en la talla de esta especie. Esta tendencia podría indicar que las poblaciones de *T. granifera* se encuentra limitada por el dinamismo del río, restringiendo a esta especie morfológica y fisiológicamente, de modo que sus poblaciones se pueden considerar como componentes adaptados a un medio con actividad variable (Margaleff, 1977).

Tomando en cuenta las tallas de los caracoles obtenidas en cada zona del río, la zona baja al presentar las mayores alturas registradas y que la mitad de los individuos recolectados en ese sitio están medianamente deteriorados, puede afirmarse que tal condición es resultado del depósito de organismos de grandes tallas provenientes de otras zonas del río Máquinas. Los organismos que logran establecerse en esta zona, consiguen alimentarse y sobrevivir gracias a la vegetación acuática que favorece la presencia de este tíarido. Entre otras especies que facilita a éste molusco, se encuentran: *Eichhornia crassipes* (lirio acuático), *Egeria densa* (elodea), *Najas guadalupensis* (bosque de agua), entre otras especies no identificadas, que de acuerdo con Bonilla-Barbosa y Santamaría (2013) estas especies invasoras tienen registros en el estado de Veracruz y son parte de ambientes lóticos. En el caso del género *Eichhornia* sp. se reporta la asociación que hay entre varios moluscos dulceacuícolas, incluyendo a *T. granifera* con esta macrófita flotante (Maiti y Bhattacharyya, 2018).

La gran talla que presentan estos organismos en la zona baja, les brinda una mayor capacidad para emigrar, ya que, como documentan Rodríguez *et al.* (2003), esta situación influye en que la carga del pie (relación entre el peso sobre el área del pie) de *T. granifera* se reduzca en organismos de tallas grandes. Así estos se vuelven relativamente más ligeros,



permitiéndoles desplazarse hacia sustratos de difícil conquista para caracoles de menor talla que están limitados por la acción mecánica del medio. Se considera también que esta reducción en la carga del pie está asociada a las condiciones de alta agregación de caracoles, lo cual influye de igual manera, en que los ejemplares de mayor talla emigren hacia lugares de difícil acceso para aquellos de tallas menores. Sin embargo, a caracoles de tallas grandes en esta zona de estudio, no se les observó desplazándose sobre el sustrato, posiblemente por la falta de acción mecánica sobre este tipo de sustrato arenoso.

En el caso de la zona media, retomando la relación que hay entre la talla (altura) y la reducción en la carga del pie, los organismos de altura moderada pueden sobrevivir en esta zona gracias a su capacidad de desplazamiento y su ligero peso, evitando así los sitios con mayor profundidad. En el caso de la zona alta, las tallas chicas que exhibe esta zona, sugieren que la elevada agregación de caracoles, induce modificaciones fenotípicas o genotípicas en esta especie, ya que a mayor cantidad de organismos, la disponibilidad de espacio es menor, dando como resultado una reducción en la talla y en la migración de individuos grandes que evitan la competencia por recursos (Rodríguez de la Vega *et al.*, 2003).

Análisis del grado de deterioro

El grado de deterioro que presentó *T. granifera*, es un reflejo de las condiciones del río y de la posible relación que hay entre la biomasa y el grado de deterioro. Por ello se reporta en junio, el mayor porcentaje de conchas altamente deterioradas (87 %), lo cual tiene cierta relación con la mayor biomasa obtenida en junio, aunado a que estos moluscos presentaron el mayor porcentaje de conchas altamente deterioradas (90 %) en la zona alta, siendo estos resultados evidencia de la competencia intraespecífica, dado que, observaciones en el área de estudio, sugieren que los sitios en donde se encontraron los parches de caracoles, era un punto idóneo donde la profundidad era mínima y no eran arrastrados por las fuertes corrientes, además, podían alimentarse de materia orgánica



varada en la orilla y de algas que crecían por la luz disponible que genera el dosel poco abierto de la vegetación local. De esta manera, al presentarse una gran cantidad de organismos en espacios reducidos, las conchas de estos moluscos resultan desgastadas no solo por la velocidad de corriente y el sustrato rocoso, sino, en gran parte por el contacto que hay entre ellas mismas.

Factores fisicoquímicos

El análisis de los resultados obtenidos por otros autores en distintos trabajos sobre *T. granifera*, y su comparación con datos del presente estudio, permite afirmar que los valores altos de abundancia y densidad registrados en junio y agosto, en la mayoría de las investigaciones sobre este molusco, fueron producto de las condiciones ambientales que imperaban en la zona durante esta temporada, los cuales, posiblemente promovieron la circulación de oxígeno y nutrientes a lo largo y ancho del río, permitiéndole a este caracol aprovecharlos desde cualquier punto del río; aunque la mayor abundancia se registró en la orilla del río. Durante el mes de agosto, la abundancia en distintos sitios del río disminuyó pese a la baja de la profundidad, excepto en la orilla, reflejando una distribución de tipo agregada, donde los individuos de esta especie se encontraron agrupados en parches, lo que podría ser resultado de la disposición espacial de recursos para alimentarse y asentarse e incluso un comportamiento social de reproducción (Curtis, 2008; Domic, 2011).

En octubre aconteció parte de la temporada de frentes fríos o “nortes”, lo cual, propició una disminución en la densidad de individuos, no obstante la zona alta continuó siendo la zona con mayor densidad, pese a las corrientes turbulentas que se observaron y al ligero aumento en la profundidad. En la zona media se registró una densidad moderada, pero de igual manera disminuyó, en contraste con el muestreo anterior, lo que se atribuye



al ligero aumento en la profundidad y a la velocidad de corriente, ya que son factores limitantes para la proliferación de *T. granifera* en esta zona. Respecto a la zona baja, los valores de profundidad disminuyeron, además de que las corrientes se apreciaron como ligeras y la vegetación acuática en esa zona era escasa, lo que incidió positivamente en las densidades de estos organismos.

En abril se presentó un norte extratemporal pese a que durante marzo – mayo acontece la temporada de sequía (Torrez-Orozco *et al.*, 1994; Vasallo *et al.*, 2014), logrando promover la proliferación de esta especie de gasterópodo en la zona alta, al haber una disminución en la profundidad y un aumento en la velocidad de la corriente, siendo estos factores precursores del aumento en la densidad. En la zona media, de igual manera, se percibió un aumento en la velocidad de corriente aunque la profundidad promedio fue de 63.2 cm. Además, durante este muestreo se distinguió una constante actividad turística, factores que posiblemente incidieron sobre el establecimiento de los organismos ya que, al remover el sustrato del río, los pocos organismos que se encontraban en esa zona no pudieron fijarse ni desarrollarse. En el caso de la zona baja, no se recolectaron organismos, ya que los pocos individuos que se hallaban en la zona, no cayeron dentro de los cuadrantes empleados para este estudio; aunque se asume que su baja densidad en esta zona se debió a la escasa vegetación acuática y a la actividad turística del sitio.

Es importante resaltar que los meses octubre y abril presentan las menores abundancias y densidades, situación que resultó ser producto de condiciones ambientales similares, ocasionadas por vientos invernales, lo que generó una gran descarga de agua debido a las precipitaciones y de esta manera originó un aumento en la creciente del río. Éste tipo de perturbación es un evento frecuente en estos ambientes, ya que arrastran gran parte de los organismos y dejan zonas libres, considerando que las variaciones de caudal determinan que las comunidades de organismos que habitan en épocas de nivel de agua alto no sean las mismas que se encuentran en situaciones de nivel de agua poco profunda (Elosegi, 2009).



Por lo tanto, la zona alta presentó la mayor densidad de caracoles de *T. granifera*, que cualquiera de las otras dos zonas, ya que este sitio confiere un espacio con características geológicas y climáticas, que determinan la densidad de organismos y tipo de vegetación, intemperismo y desarrollo de los suelos, pendiente de la cuenca y caudal circundante (Elosegi, 2009), lo que comprueba que esta zona es la que presenta las características abióticas y bióticas necesarias para el establecimiento y la permanencia de la especie, ya que estos organismos que viven en aguas rápidas y/o turbulentas poseen un mecanismo de sujeción aunado a que el sustrato rocoso de tipo grava ayuda a su adhesión, además disponen de elevadas concentraciones de oxígeno, de materiales disueltos y particulados, los cuales son renovados de manera continua (Elosegi, 2009).

Importancia de *T. granifera*

Los datos proporcionados en este estudio y en trabajos que engloban varios aspectos de *T. granifera*, brindan conjuntamente un espectro amplio sobre su proceso de invasión, el cual está compuesto por tres fases: arribo, establecimiento e integración. En el arribo se toma en cuenta el transporte o la expansión de individuos mediada por el humano el cual genera cierta presión del propágulo. En el establecimiento el factor del sostén reproductivo y el reclutamiento están implicados en la formación de la nueva población. En la integración, los individuos invasores interfieren en el equilibrio dinámico y complejo de las comunidades nativas (Vermeij, 1996, Muñoz *et al.*, 2009). No obstante, después del arribo, toda especie recién llegada a un nuevo hábitat, se enfrenta a una “resistencia ecológica” a su establecimiento, la cual consiste en tres factores: resistencia ambiental, biótica y demográfica. En el primer caso, es el componente más crítico que determina el resultado de una invasión, ya que las condiciones ambientales ponen a prueba la resistencia fisiológica de la especie sobre los cambios abióticos. En el segundo caso, principalmente la depredación (invertívoros), enfermedad y competencia, resultan ser un filtro más que determina el éxito y el fracaso de las invasiones, ya que limita o evita que la abundancia de



estos individuos aumente. En el tercer caso, los rasgos reproductivos, como el tipo de estrategia reproductiva, ya que teniendo una gran descendencia aumentan la probabilidad de establecerse (Lodge, 1993a, b; Elton, 1958 en Moyle y Light, 1996;). Aunque es preciso señalar que, de acuerdo con Lodge (1993a y b) el éxito o el fracaso de la mayoría de las invasiones dependen de la interacción de los tres elementos.

En el caso de *T. granifera*, según Appleton *et al.* (2009), Chianotis *et al.*, 1980; Dudgeon, 1980 (en Naranjo-García, 2014), el arribo de esta especie en ecosistemas nativos fue mediado por el humano, además estos moluscos están asociados a plantas que se utilizan de manera ornamental en cuerpos de agua, aunado a que se les ha encontrado en las heces y adheridas en las patas de aves asociadas a cuerpos de agua donde este caracol habita. El establecimiento de estos tiáridos es resultado de la falta de depredadores naturales, de su estrategia reproductiva *r*, y de su amplio rango de tolerancia a temperaturas bajas, contemplando que el rango de temperatura crítica para *T. granifera* oscila entre 7 – 10 °C (Oleh *et al.*, 2018), además que se le ha registrado a temperaturas máximas de 30 °C (López-López *et al.*, 2009), también en elevadas condiciones alcalinas, al igual que elevadas concentraciones de salinidad, de cloruros, nitratos, nitritos y amoníaco (López-López *et al.*, 2009; Tagliarolo *et al.*, 2018). Por lo tanto la integración de este molusco ha provocado la disminución de la abundancia de *Pachychilus indiorum* y *P. turatti* en el río Máquinas ya que al estar conectado con la “laguna Escondida” y al compartir a estos dos paquiquílidos, la abundancia de estos moluscos es mayor en la laguna, donde no cohabitan con *T. granifera* (Millán, 2012).

Dicha situación está influida en parte por la riqueza del ecosistema, siendo que, el éxito de la invasión disminuye con la riqueza de especies (Elton, 1958 en Moyle y Light, 1996). De manera que, entre menor sea la riqueza en un ecosistema, más probabilidades tiene de ser perturbado por especies invasoras, ya que los ensambles del ecosistema son débiles y su vínculo no es tan estable en comparación con un ecosistema con alta riqueza. Tal es el caso en un estudio de Vázquez y Gutiérrez (2007), quienes registraron que la dominancia de *T. granifera* y otros moluscos introducidos, ocasionaran que disminuyera la



diversidad del sitio de estudio. Además Jiménez y Alvarez (2017), reportaron a *T. granifera* con una baja abundancia en el río Margaritas, Veracruz, México, el cual está catalogado en un estado de conservación entre regular y excelente, donde se puede encontrar una estructura trófica balanceada con una gran biodiversidad en relación a su tamaño, motivo por el cual, ésta especie no ha podido proliferar. Otro caso particular se presenta en el lago de Catemaco, para el que se han reportado ocho especies de moluscos, de las cuales seis son nativas (Millán *et al.*, 2012); en cambio en la “laguna Escondida” se reportaron 13 especies nativas de moluscos, contemplando que el grado de conservación es bajo en el primer cuerpo de agua, mientras que en el segundo es un poco mayor. Por ello, se puede explicar que hasta el momento *T. granifera* no tiene ningún registro en la “laguna Escondida”, mientras que en el lago de Catemaco es todo lo contrario.

Recomendaciones

- ✚ Es importante llevar a cabo acciones que permitan prevenir, controlar y erradicar a la población de la especie incidente, en caso de que la introducción esté en una etapa temprana.
- ✚ Como medio para prevenir la introducción intencional de *T. granifera* se pueden llevar a cabo prohibiciones parciales o condicionadas y no menos importante, llevar a cabo programas de educación ambiental en educación básica, opinión pública, academia, gobiernos y comunidades locales (Aguirre *et al.*, 2009), con el fin de informar y concientizar, a todos los niveles sociales sobre la importancia que tienen las especies exóticas invasoras en los ecosistemas y los posibles daños que pueden generar.
- ✚ En los casos más comunes donde *T. granifera* se ha establecido, la introducción de otras especies como *Mylopharyngodon piceus* (carpa negra) o, *Anentome helena* (caracol asesino) como biocontrol, nunca será una opción, ya que su dieta no sólo se basa en moluscos sino en algas, considerando también que *A. helena* puede llegar a ser tan



abundante como *T. granifera*, lo cual sería un elemento más en la invasión biológica que se estaría tratando (Oleh *et al.*, 2018).

- ✚ La limpieza manual puede ser un solución efectiva; aunque la limpieza mecánica (con ayuda de algún artefacto) es una solución viable que, de acuerdo con Oleh *et al.* (2018) es un método bastante efectivo.
- ✚ Estos mismos autores (Oleh *et al.*, 2018) recomiendan también la implementación de trampas especializadas, donde los moluscos sean atraídos por un cebo alimenticio y, de esta manera, los individuos sexualmente maduros son atrapados, reduciendo así el potencial reproductivo de la población de moluscos.
- ✚ Otra opción para erradicar o controlar las poblaciones de *T. granifera* es incentivar a la población para que lo utilicen con fines ornamentales, gastronómicos o agrícolas. En el segundo caso, pese a los reportes que se tiene sobre la presencia de parásitos platelmintos tales como: tremátodos (*Centrocestus formosanus* y *Paragonimus westermani*) y filoftálmidos (*Philophthalmus gralli*) (Appleton *et al.*, 2009), se sugiere aplicar un tratamiento con sal al 3 % para eliminar tremátodos (García-Magaña y López-Jiménez, 2008). Además, las bajas temperaturas son desfavorables para estos parásitos de *Lymnaea viatrix* y *L. columella*, siendo la temperatura un factor limitante para su desarrollo (Kleiman *et al.*, 2007; Prepelitchi, 2009). De esta manera se sugiere mantener en congelación a los caracoles para evitar la prevalencia de parásitos. En el tercer caso, se sugiere utilizar las conchas como abono para plantaciones, ya que algunos estudios sugieren que proveer carbonato de calcio al suelo de ciertas plantaciones produce mejoras físicas y químicas al suelo, además, determina una mayor altura de copa al mejorar las condiciones de regulación hídrica en plantas, siendo el caso de *Guazuma crinita* (Gutiérrez y González, 1965; Marquez, 2015).
- ✚ El grado de importancia que se le debe dar a *T. granifera* es alto, ya que, al considerar sus características de especie invasora, entre las que destaca su capacidad de generar una alta densidad poblacional en corto tiempo, promoviendo competencia con los organismos nativos, los cuales son perjudicados al utilizar mecanismos de defensa, ya sean mecánicos o bioquímicos, son limitados o están del todo ausentes para enfrentar a



las especies introducidas (Ojasti, 2001; Primack, 2002; Koleff *et al.*, 2010) ya que, su alta densidad conlleva a que éste molusco capte recursos del ecosistema que pueden ser captados por las especies nativas (Hill *et al.*, 2015). Aunado a que, Prentice (1983) y Raw *et al.* (2015), atribuyen el desplazamiento de *T. granifera* que genera sobre *Biomphalaria glabrata*, *Bulinus natalensis* y algunos caracoles de la familia Assimineidae, a la producción de un metabolito secundario que provoca el alejamiento de estos moluscos nativos, lo cual, en situaciones de grandes densidades, éste químico es más perceptible por los nativos.

- ✚ Es importante tomar medidas pertinentes para erradicar o controlar las poblaciones de *T. granifera* en México ya que resulta ser una amenaza para la biodiversidad acuática mexicana.



CONCLUSIONES

- ✚ Se recolectaron 6,245 organismos de *T. granifera* en el río Máquinas.
- ✚ El 45% de los organismos recolectados se presentaron en junio, 44% en agosto, 7% en octubre y 4% en abril.
- ✚ La zona alta siempre fue la más abundante y la zona baja la menos abundante.
- ✚ La mayor densidad de organismos se presentó en agosto 2017 (6,760 ind/m²) y en la zona alta (4,268 ind/m²).
- ✚ La mayor biomasa promedio se presentó en junio 2017 con 475.6 g y la menor en abril con 87.6 g.
- ✚ *T. granifera* presentó en el río Máquinas tallas que van desde 1.2 mm a los 21.6 mm.
- ✚ La talla máxima (21.6 mm) fue registrada en octubre, en la zona baja.
- ✚ La talla mínima (1.2 mm) fue encontrada en junio en las zonas alta y media.
- ✚ El 37% de los individuos fue pequeño, 62% mediano y 1% grande.
- ✚ El porcentaje de deterioro en las conchas va de 82 – 87% como altamente deteriorado, 8 – 17% medianamente deteriorado y 1 – 8% como no deteriorado.
- ✚ Por zonas, el deterioro fue del 90% en la zona alta, 83% en la zona media y 50% en la zona baja.
- ✚ La distribución de *T. granifera* en México se presenta al sureste del país.



LITERATURA CITADA

- Abbot, R. 1952. A study of an intermediate snail host (*Thiara granifera*) of the oriental lung fluke (*Paragonimus*). Proceedings of the United States National Museum **102**: 71-116.
- Abbott, R. 1974. American Seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America. 2da Edición. Van Nostrand Reinhold Company. Nueva York, EUA. 663 pp.
- Aguirre, A., R. Mendoza, H. A. Ponce, L. Arriaga, E. Campo, S. Contreras-Balderas, M. Elías, F. J. Espinosa, I. Fernández, L. Galaviz, F. J. García, D. Lazcanano, M. Martínez, M. E. Maeve, R. A. Medellín, E. N. García, M. T. Olivera, M. Pérez, G. Rodríguez, G. Salgado, A. Samaniego, E. Suárez, H. Vibrans, J. A. Zertuche, V. C. Porfirio, L. Luna, A. Aguirre, A. Samaniego, M. Rodríguez, y R. Mendoza. 2009. Especies exóticas invasoras impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio/Sarukhán, J. (Coord. gen.) p. 277-318.*
- Appleton, C. y D. Nadasan. 2002. First report of *Tarebia granifera* (Lamarck, 1816) (Gastropoda: Thiaridae) from Africa. Journal of Molluscan Studies. **68**: 399-402.
- Appleton, C.C., A.T. Forbes y N.T. Demetriades. 2009. The occurrence, bionomics and potential impacts of the invasive freshwater snail *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) (Gastropoda: Thiaridae) in South Africa. Zoologische Mededelingen Leiden **83** (4), 9.vii: 525-536.
- Barba, E., M. Magaña y J. Juárez-Flores. 2014. Nuevos registros de los gasterópodos *Melanooides tuberculata* (Muller, 1974) y *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) en las cuencas Grijalva, Usumacinta y Tonalá, Pajonal-Machona, Tabasco. Distribución de especies invasoras: casos de estudio en ecosistemas de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat) Instituto Nacional de Ecología y Cambio



- Climático (INECC) University of Prince Edward Island (UPEI) (eds). Cd. Mx, México. 359 – 379.
- Bonilla-Barbosa, J. R. y B. Santamaría. 2013. Plantas acuáticas exóticas y traslocadas invasoras. R. Mendoza y P. Koleff (coords.). *Especies acuáticas invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 223-247.*
- Brusca, C., Wendy, M. y Stephen, M. 2016. Phylum Mollusca. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachussetts. 453 – 530.
- Castillo, Z. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad. 85: 419-430.*
- Chianotis, B.N., J.M. Butler Jr., F.F. Ferguson y W.R. Jobin. 1980. Bionomics of *Tarebia granifera* (Gastropoda: Thiaridae) in Puerto Rico, an Asiatic vector of *Paragonimiasis wetermani*. *Caribbean Journal of Science. 16(1-4):81-90.*
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2010. Introducción. Estrategia Nacional Sobre Especies Invasoras en México, Prevención, Control y Erradicación. Cd. Mx, México. 1 – 7.
- Coll de Hurtado, A. 1970. Carta geomorfológica de la región costera de Los Tuxtlas, estado de Veracruz: Universidad Nacional Autónoma de México. *Boletín del Instituto de Geografía. 3: 23-28.*
- Convenio Sobre la Diversidad Biológica (CDB). 2009. Especies Exóticas. Decenio de las Naciones Unidas Sobre la Biodiversidad. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Quebec, Canadá. 51 -52.
- Curtis. H., S. Barnes, A. Schnek y A. Massarini. 2008. Estructura y dinámica de poblaciones. *In: Curtis. Biología. Chile, Editorial Médica Panamericana. 907-927.*
- Delices, L. 2018. Variation in minimum temperature tolerance of two invasive snails in central Texas, USA (Thesis for the degree: Master of Science). Texas State University.



- Dercourt, J. y J. Paquet. 1984. Los basaltos y las rocas asociadas. Geología. Barcelona. Editorial Reverté, S. A. 47 – 64.
- Díaz, M. 1984. Sedimentación fluvial. Volumen 1 de Ciclo seminarios de sedimentología - I.G.M.E, España. Ministerio de Industria y Energía. 194 pp.
- Diéguez, F., A. Escalante, A. Martínez y M. Verdecia. 1992. A preliminary study of variation in *Tarebia granifera* (Lamarck), Río Hatibonico, Camagüey. *Revista cubana de medicina tropical*, **44**(1), 66-70.
- Domic, A. I. 2011. Biodiversidad y conservación: una guía informativa. Asociación para la Biología de la Conservación-Bolivia (ACB-B).
- Dudgeon, D. 1989. Ecological strategies of Hong Kong Thiaridae (Gastropoda: Prosobranchia). *Malacol. Rev.* **22**:39-53.
- Elosegi, A. 2009. Conceptos y técnicas en ecología fluvial. España. Fundación BBVA. 293 pp.
- Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions of plants and animals. Methuen, London. Gilpin, M. E., Carpenter, M. P.
- Fernández, M. y G. Rivas. 2007. Phylum Mollusca. Niveles de organización en animales. Las prensas de ciencias (eds). Ciudad Universitaria, México. 254 - 277.
- Ferrer, J., G. De Puga y M. Cong. 1991. Estudio de la morfometría de los juveniles de 4 poblaciones de *Tarebia granifera* en condiciones de laboratorio. *Revista Cubana Medica Tropical*, **43**(1), 26-30.
- Fimia-Duarte, R., Cuba Molina Lovio, O. A., Roig Boffill, B. V., Armiñana García, R., y Cepero Rodríguez, O. (2018). Variación interanual y grado de repercusión de la malacofauna fluvial y terrestre en la salud humana y animal en el municipio Santa Clara, Cuba.
- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I, Alcalá-Martínez, J. R y Alvarez-Sánchez, J. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **16**(1), 81-88.



- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2007. *Catálogo ilustrado de moluscos del Golfo de México y Mar Caribe*. UNAM.
- García-Magaña, L. y S. López-Jiménez. 2008. Parásitos de peces de la reserva de la biosfera “Pantanos de Centla”, Tabasco: algunas recomendaciones para su prevención y control. *Revista de Divulgación, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco*, **14**: 13-21.
- Guevara, S., Laborde, J., y Sánchez-Ríos, G. 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, AC. Unión Europea, Xalapa, Veracruz. (No. **574.5 T89**).
- Gutiérrez, G. S. y A. González. 1965. Influencia del carbonato de calcio en las propiedades químicas de un suelo de la terraza de Villa-Rica (Cauca). *Acta Agronómica*, **15**(1-4), 33-59.
- Hernández, C., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 2010. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **81**: S141-S151.
- Herrera, M. y B. Urbano. 2014. Moluscos invasores en México. Conabio. *Bioiversitas*. **112**: 6-9.
- Hickman. P., S. Roberts y A. Parson. 1998. Los moluscos. *In: Zoología, principios integrales*. Mc Graw Hill/Interamericana. España. 324 – 353 pp.
- Hill. J., R. Jones., Hill. M y O. Weyl. 2015. Comparisons of isotopic niche widths of some invasive and indigenous fauna in a South African river. *Freshwater Biology*, **60**(5), 893-902.
- Jiménez, B. y F. Alvarez. 2017. Evaluación del índice de integridad biótica (IIB), en el Río Las Margaritas, Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 73pp.



- Jones. R., J. Hill, J. Coetzee, T. Avery, O. Weyl y M. Hill. 2017. The abundance of an invasive freshwater snail *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) in the Nseleni River, South Africa. *African Journal of Aquatic Science*, **42**(1), 75-81.
- Karatayev. A., L. Burlakova, V. Karatayev y D. Padilla. 2009. Introduction, distribution, spread, and impacts of exotic freshwater gastropods in Texas. *Hydrobiologia*, **619**(1): 181-194.
- Kleiman F., S. Pietrokovsky, L. Prepelitchi, A. Carbajo, y C. Wisnivesky-Colli. 2007. Dynamics of *Fasciola hepatica* transmission in the Andean Patagonian valleys, Argentina. *Veterinary Parasitology*, **145**:274-286.
- Koleff. P. 2011. Especies invasoras: procesos, impactos y situación en México. Diplomado. Fundamentos para la prevención y manejo de especies exóticas invasoras en México. *In*: INE, CONANP, USFWS, UPC y CONABIO. Fundamentos para la prevención y manejo de especies exóticas invasoras en México. Diplomado en línea marzo-mayo 2011.
- Koleff, P., González, A. I., & Born-Schmidt, G. (2010). Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 94.*
- Kriesch, P. 2007. *Training and Implementation Guide for Pathway Definition, Risk Analysis and Risk Prioritization*. Aquatic Nuisance Task Force and the National Invasive Species Council. 59 pp.
- Lodge, D. M. 1993a. Biological invasions: lessons for ecology. *TREE*, **8**, 133-7.
- Lodge, D. M. 1993b. Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat change. *In: Biotic interactions and global change*, ed. P. M.



- Kareiva, J. G. Kingsolver & R. B. Huey. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 367-87.
- López-López. E., E. Sedeño-Díaz, P. Tapia y E. Oliveros. 2009. Invasive mollusks *Tarebia granifera* Lamarck, 1822 and *Corbicula fluminea* Müller, 1774 in the Tuxpam and Tecolutla rivers, Mexico: spatial and seasonal distribution patterns. *Aquatic Invasions*. Regional Euro-Asian Biological Invasions Centre (REABIC). **3**(4): 435-450.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Pasado, presente y Futuro. *Gómez-Pompa, A., SA Rodríguez, CY Vázquez y A. C. Butanda (eds.). Regeneración de Selvas. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Editorial Continental, SA México.* 31-69.
- Maiti, P. y D. Bhattacharyya. 2018. Aquatic macrophytes associated molluscan species in the east Kolkata wetlands. *International Journal of Scientific Research*, **6**(8): 479-482.
- Marchetti, M. P., Moyle, P. B, y R. Levine. 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater biology*, **49**(5), 646-661.
- Margaleff, R. 1977. Ecología. *Ediciones Omega, Barcelona*, 95.
- Marin, F., N. Le Roy y B. Marie. 2012. The formation and mineralization of mollusk shell. *Front Biosci*, **4**(1099): 125.
- Marquez, O. R. 2015. Aplicación de carbonato de calcio al suelo, en plantaciones de *Guazuma crinita* (Bolaina Blanca) en la Cuenca del Río Sungaro-Puerto Inca. Tesis para obtener el título de Ingeniero en Recursos Naturales Renovables Mención Forestal. Universidad Nacional Agraria de la Selva, Facultad de Recursos Naturales Renovables.



- Martínez-Meyer, E., J. E. Sosa-Escalante y F. Álvarez, 2014. El estudio de la biodiversidad. *In: México: ¿Una ruta con dirección? Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**. 85: S1-S9.
- Mendoza, R. y P. Koleff. 2014. *Especies acuáticas invasoras en México. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México*. México, pp. 337-345.
- Millán, L. 2012. Patrón de distribución de los moluscos dulceacuícolas de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 125 pp.
- Millán, L. y J. Ojeda. 2007. Distribución de macroinvertebrados y peces del Río Máquinas, Los Tuxtlas, Veracruz, como información base para la creación de un índice de integridad biótico. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 93 pp.
- Miranda, N., R. Perissinotto y C. Appleton. 2011. Population structure of an invasive parthenogenetic gastropod in coastal lakes and estuaries of Northern KwaZulu-Natal, South Africa. *PLoS ONE* 6, e24337.
- Miranda, N. y R. Perissinotto. 2014. Benthic assemblages of wetlands invaded by *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) (Caenogastropoda: Thiaridae) in the iSimangaliso Wetland Park, South Africa. *Molluscan Research*, **34**(1), 40-48.
- Moslemi, J., S. Snider, K. MacNeill, J. Gilliam y A. Flecker. 2012. Impacts of an invasive snail (*Tarebia granifera*) on nutrient cycling in tropical streams: the role of riparian deforestation in Trinidad, West Indies. *PLoS One*, **7**(6): e38806.
- Moyle, P. B. y Light, T. 1996. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological conservation*, **78**(1): 149-161.
- Muñoz, A., M. Alfaro, E. Gutiérrez y S. Morales. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio/Sarukhán, J. (Coord. gen.)*. 277-318.



- Naranjo-García, E. y M.T. Olivera-Carrasco. 2014. Moluscos dulceacuícolas introducidos e invasores. *In*: R. Mendoza y P. Koleff (coords.), *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 337-34.
- Naranjo-García, E., M.E. Diupotex-Chong y R. Familiar. 2005. *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) (Gastropoda: Prosobranchia: Pachychilidae) en el lago de Catemaco, Veracruz, México. VI Congreso Latinoamericano de Malacología, Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, 101.
- Naranjo-García. Conversación personal. 25 de julio de 2017.
- Ojasti. J. 2001. Estudio sobre el estado actual de las especies exóticas. Introducción. Proyecto Estrategia Regional de Biodiversidad para los Países del Trópico Andino. Secretaría General de la Comunidad Andina. Caracas, Venezuela. 1 – 7.
- Oleh. M., B. Kyrlyo y K. Olena. 2018. Biological and biomechanical principles of the controlling molluscs *Melanooides tuberculata* (Müller 1774) and *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) in reservoirs of strategic importance. *World Scientific News*, **99**: 71-83.
- Pointier. J., S. Samadi. P. Jarne y B. Delay. 1998. Introduction and spread of *Thiara granifera* (Lamarck, 1822) in Martinique, French West Indies. *Biodiversity & Conservation*, **7**(10): 1277-1290.
- Prentice, M. 1983. Displacement of *Biomphalaria glabrata* by the snail *Thiara granifera* in field habitats in St. Lucia, West Indies. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, **77**(1): 51-59.
- Prepelitchi, L. 2009. *Ecoepidemiología de Fasciola hepatica (Trematoda, Digenea)* en el norte de la provincia de corrientes destacando aspectos ecológicos de *Lymnaea columella* (Pulmonata, Lymnaeidae) y su rol como hospedador intermediario (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires).



- Primack, R.B. 2002. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, EUA. 142 – 145.
- Pulido. A. 2014. Materiales kársticos y pseudokársticos. In: Principios de hidrogeología kárstica. Universidad de Almeida. 17 – 30.
- Rangel, L., J. Gamboa., M. García., y M. Ortíz. 2011. *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) en la región hidrológica Grijalva-Usumacinta en Tabasco, México. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)*, **27**(1): 103-114.
- Ramírez-Capulín, J. D. 2018. Datos no publicados.
- Raw, J., N. Miranda y R. Perissinotto. 2015. Chemical cues released by heterospecific competitors: behavioural responses of native and alien invasive aquatic gastropods. *Aquatic sciences*, **77**(4), 655-666.
- Rodríguez de la Vega. R., Diéguez. L., A. Quirós., y A. Herrera. 2003. Change of the weight/foot area coefficient in relation to aggregation in *Tarebia granifera*. *Revista de saude publica*, **37**(3), 297-302.
- Sánchez-Méndez, E., Urbano, B., Sierra, S., Luis, J., y Salazar, G. (2015). Características malacológicas y sociales de la pesquería artesanal de moluscos en la Laguna de Chacahua, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*, *XIX* (57), 3–11.
- Siemens, A. H. 2009. Una manera de ver los Tuxtlas: paisaje de Mesoamérica. SEMANART.
- Suárez-Caballero, J. L y Álvarez, F. 2018. Análisis de diversidad de moluscos y crustáceos en la playa rocosa de Balzapote, Veracruz, México. Universidad Nacional Autónoma de México. 99 pp.
- Tagliarolo. M., F. Porri y U. Scharler. 2018. Temperature-induced variability in metabolic activity of ecologically important estuarine macrobenthos. *Marine Biology*, **165**(1), 23. 2-13.



- Thompson, F.G., y R.W. Hanley. 1982. Mollusca, en H.R. Roberts y C.S. Carbonell (eds.), Aquatic biota of Mexico, Central America and West Indies. San Diego State University. 477-485.
- Torres-Orozco, R. E., C. Jimenez-Sierra, J. L. Buen-Abad y A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. *Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM. México*, 33-41.
- Trinidad-Ocaña. C., J. Miranda-Vidal, J. Juárez-Flores y E. Barba-Macías. 2017. Distribución y densidad de moluscos invasores de la familia Thiaridae en diferentes ambientes dulceacuícolas de Tabasco, México. *Hidrobiológica* **26** (3): 59-68.
- Union Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). 2000. Guías para la Prevención de Pérdidas de Diversidad Biológica Ocasionadas por Especies Exóticas Invasoras. 51ra Sesión del Consejo. 24pp
- Vassallo, A., Dávila, Y., Luviano, N., Deneb-Amozurrutia, S., Vital, X. G., Conejeros, C. A., y Álvarez, F. (2014). Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, **85**(2), 349-362.
- Vázquez, P. y A. Gutiérrez. 2007. Ecología de moluscos fluviales de importancia médica y veterinaria en 3 localidades de la Habana. *Revista Cubana de Medicina Tropical* **59** (2): 149-53.
- Vermeij, G. 1996. An agenda for invasion biology. *Biological conservation*, **78**(1-2), 3-9.
- Williamson, M. y A. Fitter. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, **77**(6), 1661-1666.
- Yakovenko. V., O. Fedonenko, O. Klimenko y O. Petrovsky. 2018. Biological control of the invasive snail species *Melanooides tuberculata* and *Tarebia granifera* in Zaporizka Nuclear Power Plant cooling pond. *Ukrainian Journal of Ecology*, **8**(1), 975-982.
- Yong, M., R. Sanchez, G. Perera., R. Ferrer y O. Amador. 1987. Seasonal studies of two populations of *Tarebia granifera*. *Walkerana*, **2**(8), 159-63.



Yong, M. y G. Perera De Puga. 1986. Proceedings of the 8th International Malacological Congress (L. Pinter, ed.), 161. Hungarian Natural History Museum, Budapest.

Zhi-Qiang, Z. 2011. Animal biodiversity: an introduction to higher-level classification and taxonomic richness. *Zootaxa* **3148**:7-12.



GLOSARIO

A

Acuicultura: Disciplina encargada de la crianza de especies acuáticas, tanto marinas, salobres como dulceacuícolas.

Agua de lastre: Agua de mar que las naves oceánicas llevan como lastre, se toma en el puerto de salida y se libera en los puertos de escala posteriores.

Arribo: Proceso en el cual, una especie exótica es transportada e introducida al sitio receptor ya que su expansión es mediada por el humano.

B

Biodiversidad: Diversidad biológica o variedad de vida, representa las múltiples formas de vida que se expresa en distintos niveles de organización biológica: genético, celular, poblacional, comunidad, ecosistema, paisaje.

Biomasa: Abreviatura de masa biológica. Término que hace referencia a la cantidad y peso de materia viva producida por cualquier ser vivo.

C

Capa nacarada: También conocida como endostraco, es la capa interna brillante, que representa aproximadamente 50% del grosor de la concha de los moluscos, se compone de cristales diminutos.

Capa prismática: Es la segunda capa mineralizada, compuesta de cristales generalmente alargados desarrollados perpendicularmente a la superficie de la concha del molusco.

Carbonato de calcio: Compuesto químico ternario de fórmula CaCO_3 que forma parte de las oxosales, se encuentra en gran cantidad en la naturaleza, el cual, también es secretado por varios invertebrados.

Caudal: Cantidad de fluido que lleva una corriente o que fluye de un cuerpo de agua abierto.



Cavidad bucal: Es el compartimento donde se origina el sistema digestivo, el cual tiene como función la incorporación de alimentos, su digestión, absorción y la eliminación de los desechos.

Cavidad del manto: Formada por una cavidad paleal, donde se encuentran las branquias y los orificios del tubo digestivo, de los nefridios, y del sistema reproductor. En las formas acuáticas, el agua circula a través de esta cavidad, pasando sobre los ctenidios, los poros excretorios, el ano y las demás estructuras.

Celoma: En animales triblásticos, es la segunda cavidad mesodérmica embrionaria con líquido celómico, que separa al aparato digestivo de la pared corporal externa. Su función es hidrostática, confiriéndoles independencia a los órganos, favoreciendo procesos fisiológicos.

Charnela: Región en que las dos valvas de los bivalvos (Clase Bivalvia) se tocan y articulan, generalmente con dientes y foseta.

Cobertura ribereña: Biomasa vegetal que recubre y se encuentra en la interfase tierra-río.

Colapso invasional: Interacción e impactos sinérgicos que resultan de múltiples invasiones de especies.

Columela: Pilar sólido o hueco del eje central de la espiralización de una concha de gasterópodo.

Concha dextrógira: Concha con giros o vueltas en sentido de las manecillas del reloj.

Concha levógira: Concha con giros o vueltas en sentido contrario a las manecillas del reloj.

Concha: Cubierta calcárea que protege el cuerpo en la mayoría de los moluscos. Se origina como producto de la secreción de carbonato de calcio del epitelio superficial del manto.

Condición demográfica: Cualquier elemento de una población, ya sea, su dimensión, estructura, evolución, tasa de natalidad, mortalidad, tallas, inmigración y migración.

Condiciones ambientales: Cualquier elemento fisicoquímico ajeno a cualquier forma de vida, ya sea, temperatura, salinidad, velocidad de corriente, corriente de aire, humedad, pH.

Condiciones bióticas: Cualquier forma de vida que interactúa en el medio ambiente y que influye sobre la dinámica en el ecosistema.



Creciente del río: Aumento progresivo de la cantidad de agua.

Cuidado parental: Conjunto de características y actividades realizadas por los progenitores con el fin de optimizar la supervivencia de la progenie.

D

Densidad: Relación que hay entre un número determinado de individuos sobre una unidad de área determinada.

Desarrollo directo: Proceso en el cual, los individuos juveniles nacen sin pasar por una fase larvaria, no requieren de metamorfosis para llegar al estadio adulto.

Desarrollo indirecto: Proceso en el cual, los individuos juveniles nacen pasando por una o varias fases larvarias, requiriendo de metamorfosis para llegar al estadio adulto.

Detritus: Restos de materia orgánica que se encuentran generalmente en las orillas y fondos acuáticos.

Distribución original: También conocida como distribución natural (histórica o actual), es la que concuerda con la historia evolutiva de la especie y su potencial de dispersión natural.

Dosel: Cubierta vegetal conformada por las copas de los árboles.

E

Errollamiento: También conocido como giro helicoidal, de la concha y masa visceral, puede producirse en el estado larvario véliger, donde, la mayor parte del cuerpo se mantiene colgando sobre un costado del animal. Hay una distribución del peso con un cambio de dirección de la concha hacia arriba y posteriormente, con el eje de la concha oblicuo respecto al eje longitudinal del pie.

Especie criptogénica: Es aquella cuyo origen es desconocido y no puede ser considerada como nativa o exótica.

Especie exótica invasora: Es aquella especie que no es nativa. Se encuentra fuera de su ámbito de distribución natural, y es capaz de sobrevivir, reproducirse y establecerse en hábitats y ecosistemas naturales. Amenazan la diversidad biológica nativa, la economía y la salud pública.

Especie introducida: También llamada especie exótica, son aquellos individuos que fueron trasladados fuera de su área natural de distribución.



Especie invasora: Especie exótica que se establece en hábitats o ecosistemas naturales; es un agente de cambio y representa una amenaza para la biodiversidad nativa.

Especie nativa: También llamada especie autóctona o indígena. Ocupan su área de distribución natural sin la intervención del hombre.

Especies sinatrópicas: Son aquellas que viven en un ambiente asociado a las actividades humanas.

Espícula: Estructura formada por la secreción de las células de algunos animales invertebrados, con la que forman su endoesqueleto y exoesqueleto. En los moluscos de la clase Solenogaster, las espículas calcáreas o aragoníticas forman parte de su epidermis externa.

Establecimiento: Proceso de invasión en el que una especie ha logrado sobrevivir a distintas condiciones ambientales, bióticas y demográficas.

Estado trófico: Característica clave de los ecosistemas para poder entender, cuantificar e investigar sus variaciones en el tiempo, asociadas a procesos naturales o actividades antrópicas.

Estrategia reproductiva *r*: También conocida como estrategia pródiga u oportunista, presenta ciclos de vida cortos, crecimiento rápido y produce un gran número de descendientes.

Eventos meteorológicos: Sucesos físicos atmosféricos.

F

Facilitación: Interacción entre dos especies que resulta en un aumento en la densidad o biomasa de al menos una de las especies. En especies invasoras, la facilitación se refiere a la especie que brinda una función ecológica novedosa que facilita a especies nativas. Los impactos facilitadores de las especies invasoras en las especies nativas pueden tener efectos en cascada a través de los niveles tróficos, pueden reestructurar las comunidades y pueden llevar a cambios evolutivos. Los impactos de facilitación nunca ocurren de manera aislada, sino que ocurren concomitantemente con la competencia, la depredación, la herbivoría y / o el parasitismo.

Fuente nativa: Espacio de donde surgen o son provenientes las especies nativas.

G



Ganglio cerebral: Elemento del sistema nervioso que forma parte de un anillo completo o parcial alrededor del tubo digestivo, los cuales corren en posición ventral (protostomados) o dorsal (deuterostomados) con respecto al esófago.

Ganglio pedal: Complemento de los nervios que se dirige a los músculos del pie de los moluscos, situados en la parte ventral del pie.

Ganglio visceral: Complemento nervioso que corre hacia la parte posterior del animal, están al servicio de los órganos incluidos en la masa visceral. Envía nervios al tubo digestivo, al corazón, a las branquias, al manto, al sifón y al músculo aductor posterior.

L

Labio de la concha: Borde prolongado o no prolongado de la abertura de la concha de los gasterópodos.

Labio externo: Borde externo de la abertura de la concha de los gasterópodos.

Lago: Cuerpo de agua de gran masa, generalmente de agua dulce con desembocaduras en agua pluviales, subterráneas y/o ríos. Sistema léntico.

Laguna: Cuerpo de agua permanente generalmente dulce y de dimensiones inferiores al de un lago. Se alimenta de otros ríos, arroyos o de una entrada temporal con el mar.

Larva trocófora: Estado larvario de vida libre, característico de la mayoría de los moluscos. Siendo el primer estadio el cual se comparte con los anélidos, esta se distingue por sus bandas ciliadas y penachos apicales.

Larva véliger: Segundo estadio larval planctónico de vida libre, característica de moluscos, entre ellos, gasterópodos, en donde se lleva la primera espiralización o torsión, esta se distingue por la concha que rodea los órganos viscerales de la larva y un velo ciliado que se extiende más allá de la concha como una estructura única o multilobulada para natación y recolección de alimento.

Léntico: Sistema acuático cerrado, generalmente en este tipo de sistemas no hay conexiones a otras partes, permaneciendo en un mismo lugar. Mejor conocido como lagunas, estanques, pantanos.

Lótico: Sistema acuático abierto, el cual incluye desde desembocaduras a tributarios de lagos, o lagunas, o al mar. Mejor conocido como ríos, arroyos, cascadas.

I



Integración: Proceso de invasión en el que la especie invasora forma parte de la dinámica del ecosistema en donde está incidiendo.

Introducción accidental: Acción no intencional en la que una especie ha sido introducida al ecosistema.

Introducción deliberada o intencional: Acción intencional en la que una especie ha sido introducida al ecosistema, con fines comerciales u ornamentales, en la mayoría de los casos.

Invasión biológica: Acción de una especie exótica la cual ha arribado, se ha establecido y se ha propagado, siendo una amenaza a la diversidad biológica nativa, además de causar posibles daños a la economía y salud pública.

Invertívoro: Animal que consume invertebrados.

M

Madurez sexual: Periodo/estadio en el cual un organismo obtiene la capacidad de reproducirse.

Manto: También conocido como palio, es una funda del tegumento que generalmente envuelve la masa visceral, este se extiende por fuera de la masa visceral y produce una cavidad llena de agua. Además, protege las partes blandas y crea entre ellas y la masa visceral el espacio de la cavidad del manto, además es el encargado de secretar la concha de carbonato de calcio.

Metanefridios: Son estructuras presentes en invertebrados que poseen celoma. Estas estructuras parecidas a los nefridios actúan como riñones o como conductos para la descarga de ovocitos y espermatozoides. Siendo órganos de desechos nitrogenados, intervienen en los procesos de excreción de los organismos ya que se conectan a la cavidad del cuerpo por medio de una estructura en forma de embudo llamada nefridiosoma o nefrostoma.

N

Norte o frente frío: Desplazamiento de dos masas de aire con diferente temperatura y/o contenido de vapor de agua, provocando nubosidad y tormentas, procedentes del norte.

O

Opérculo: Estructura córnea o calcárea formada por células de la región posterior del pie en gasterópodos. Cierra total o parcialmente la abertura de la concha. La forma puede ser:



circular, oval, alargada, plana, hemisférica; puede ser liso, con setas; con ápice central o marginal.

Organismo dulceacuícola: Individuos que habitan en aguas dulces.

Ovovivipariedad: Condición en la que los huevos fecundados son retenidos durante un periodo de tiempo variable en el interior del organismo. La eclosión puede tener lugar dentro o inmediatamente después de la puesta.

P

Papilas interiores: Prominencias cónicas, generalmente sensoriales teniendo ramificaciones en los nervios, ya que se encuentran justo detrás de la cabeza.

Papilas ventrales: Prominencias cónicas, generalmente sensoriales teniendo ramificaciones en los nervios y en los vasos, concentradas en el lado anal del manto.

Partenogénesis: Tipo de reproducción asexual donde, los óvulos se desarrollan sin necesidad de ser fecundados.

Periostraco: Capa epidérmica que recubre exteriormente la concha de los moluscos. Puede ser liso, arrugado, piloso. Se forma en el surco periostracal entre el lóbulo externo y el medio del manto. Suele desprenderse.

Pie: Órgano blando muscular de locomoción en los moluscos.

Potencial de dispersión: Capacidad de un organismo para desplazarse de acuerdo con sus características biológicas.

Potencial reproductivo: Estimación de la capacidad que tiene un organismo de tener descendencia.

Presión del propágulo: También conocida como “esfuerzo de introducción”, es una medida que estima el número de individuos no-nativos liberados en una región.

Probóscide: Órgano bucal de forma alargada.

Propagación: Capacidad de una especie invasora de aumentar su población, de tal manera que esta puede extenderse en el sitio donde está incidiendo.

Propágulo: Fragmento de cualquier ser vivo, que le permite generar un nuevo individuo.



Protoconcha: Concha embrionaria, localizada en el ápice dirigido hacia la región anterior de la concha.

R

Rádula: Estructura de dientes quitinosos ubicada en la base de la boca de los moluscos que les permite raspar su alimento.

Recurso: Fuente o suministro finito que es aprovechado por los seres vivos.

Resistencia fisiológica: Capacidad de un organismo para oponerse o evitar efectos perjudiciales de agentes abióticos o bióticos.

Resistencia biótica: En ecosistemas la resistencia biótica la otorga el ensamblaje de poblaciones, que crean un sistema complejo de interacciones que difícilmente puede ser alterado con la introducción de especies.

Resistencia ecológica: Barrera biológica compuesta por factores ecológicos internos y externos que impiden el potencial biológico de las especies invasoras.

Río: Corriente de agua dulce continua y más o menos caudalosa que va a desembocar en otra, en un lago o en el mar.

S

Segmentación en espiral: Proceso embriológico temprano que consiste en una serie de divisiones celulares (mitosis) del óvulo fecundado (cigoto) que se producen antes de la gastrulación y que se relacionan con el tipo de huevo y en particular con la cantidad de vitelo que contiene. Es determinada y muy característica de los protostomados (por ejemplo, los platelmintos, la mayoría de los moluscos, anélidos, nemertinos, etc.). Los planos de segmentación son oblicuos en relación al eje del huevo. Los blastómeros hijos se colocan entre los blastómeros padres y quedan dispuestos en capas horizontales, con los blastómeros en posición alternada, por lo que se disponen en espiral.

Sobreexplotación: Utilizar en exceso cualquier tipo de recurso.

T

Tegumento: Tejido orgánico que cubre el cuerpo de un animal o alguno de sus órganos internos.

Tiempo de generación: Tiempo en que tarda una especie en reproducirse.



Tolerancia fisiológica: Es el rango de tolerancia de cualquier variable ambiental específica que posee un organismo.

Torsión: Fenómeno exclusivo de gastrópodos, donde, la cavidad del manto se mueve hacia la región frontal del cuerpo, con lo cual, los órganos viscerales giran de 90° a 180°. Tiene lugar durante la fase larvaria belígera o de larva veliger.

V

Vegetación acuática: También llamada vegetación hidrófila se desarrolla en zonas acuáticas o húmedas como lagos, estanques, pantanos, orillas de los ríos y deltas. Consiste en plantas que crecen enraizadas en el fondo con hojas grandes que sobresalen del agua cubriendo grandes áreas, como el manglar, popal, tular, carrizal, vegetación flotante, sumergida y subacuática.

Vivipariedad: Animales cuya progenie se desarrolla dentro de la hembra, obteniendo de la madre, los nutrientes necesarios para subsistir en esa etapa temprana de desarrollo.



APÉNDICE

Especie	Localidad	Coordenadas	Fuente
<i>T. granifera</i>	Lago Catemaco, Veracruz, México	-95.06472222, 18.4008333	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Chajul, Chiapas, México	-90.95507222, 16.0965389	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Lacantún, Chiapas, México	-90.98255278, 16.1391667	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Reserva de Montes Azules, arroyo Lagartos, Chiapas, México	-91.46470833, 16.8328361	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Puente Zimatan, Oaxaca, México	-95.99821111, 15.84665	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Zimtan, puente Zimatan, Oaxaca, México	-95.99822778, 15.8477222	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Arroyo Lagartos, Reserva de Montes Azules Chiapas, México	-90.91078056, 16.1339833	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Arroyo José, Chiapas, México	-90.94103611, 16.1124417	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Tzendales, Chiapas, México	-90.88641667, 16.2958056	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Salto Eyipantla, Veracruz, México	-95.205531, 18.385038	Millán (2012)
<i>T. granifera</i>	Río Tuxpan, Veracruz, México	-97.38477, 20.942042	López-López <i>et al.</i> (2009)



<i>T. granifera</i>	Río Tecolutla, Veracruz, México	-97.47839, 20.156688	López-López <i>et al.</i> (2009)
<i>T. granifera</i>	Zona alta, río Máquinas, Veracruz, México	-95.089763, 18.612561	Este estudio
<i>T. granifera</i>	Zona media, río Máquinas, Veracruz, México	-95.095641, 18.635689	Este estudio
<i>T. granifera</i>	Zona baja, río Máquinas, Veracruz, México	-95.09497, 18.6423116	Este estudio
<i>T. granifera</i>	Playa frente al ejido López Mateos, Montes Azules, Chiapas, México	-90.85028, 16.21686	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Lázaro Cárdenas, Michoacán, México	-102.13833, 17.95861	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Brazo del río Lacantún, frente al poblado Playón, Reserva de Montes Azules Chiapas, México	-91.197701, 16.200358	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Arroyo Chajul, Reserva de Montes Azules, Chiapas México	-90.940388, 16.112514	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Ixcán, Chiapas, México	-91.085615, 16.103262	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Chajul, Chiapas, México	-90.953351, 16.090026	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.
<i>T. granifera</i>	Río Tzendales, Chiapas, México	-91.063104, 16.329083	Portal de Datos Abiertos, UNAM. Colecciones Biológicas.



<i>T. granifera</i>	Municipio de Cárdenas, Tabasco, México	-92.812966, 16.551672	Rangel-Ruíz <i>et al.</i> (2011)
<i>T. granifera</i>	Río Grijalva, Tabasco, México	-92.812878, 16.551253	Barba <i>et al.</i> (2014)
<i>T. granifera</i>	Río Usumacinta, Tabasco, México	-91.6005581, 17.581787	Barba <i>et al.</i> (2014)
<i>T. granifera</i>	Río Tonalá, Tabasco, México	-94.26704, 18.2621	Barba <i>et al.</i> (2014)
<i>T. granifera</i>	Mascupana, Tabasco, México	-92.60803, 17.7668084	Rangel-Ruíz <i>et al.</i> (2011)
<i>T. granifera</i>	Villahermosa, Tabasco, México	-92.936727, 18.009874	Barba <i>et al.</i> (2014)
<i>T. granifera</i>	Río Tonalá, Tabasco, México	-94.100242, 18.10255	Barba <i>et al.</i> (2014)

