

Reproducción de *Pomacea flagellata* (Mollusca: Ampullariidae) en la laguna de Bacalar, Quintana Roo, México

José J. Oliva-Rivera, Frank A. Ocaña, Alberto de Jesús-Navarrete, Rosa M. de Jesús-Carrillo & Abel A. Vargas-Espósitos

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, El Colegio de la Frontera Sur (Unidad Chetumal). Avenida Centenario km 5.5, Chetumal, Quintana Roo, México; joliva@ecosur.mx, focana@ecosur.edu.mx, anavarre@ecosur.mx, rosycoquina@gmail.com, sharingan_8@hotmail.com

Recibido 21-I-2016. Corregido 20-VI-2016. Aceptado 21-VII-2016.

Abstract: Reproductive aspects of Pomacea flagellata (Mollusca: Ampullariidae) at Bacalar lagoon, Quintana Roo, México. The freshwater snail Pomacea flagellata is native from Southeastern Mexico. Studies about this species are scarce and none has treated their reproduction. This snail has been exploited at Bacalar lagoon for many years, leading to a significant decrease in their abundance and currently, a permanent ban was proposed by the government. This work aimed to assess the temporal variations of mating frequency and the abundance of egg clutches of P. flagellata at Bacalar lagoon, as well as their relation with snails density and environmental variables. Sampling was done during the three climatic seasons: Rainy (July, August and September/2012), North or Cold fronts (December/2012 and January and February/2013) and Dry (March, April and May/2013) in 12 sampling stations located along the Bacalar lagoon. On each station a transect of 100 m length was set parallel to the edge, and the number of fresh egg clutches (pink color) laid over vegetation, rocks or manmade structures, were counted. In the water, three 50 x 2 m transects were set and the number of snails were counted as well as the mating frequency. Density of snails varied significantly among seasons, decreasing from the rainy to the dry season. There were no significant differences of snail abundance among months, nested in climatic seasons (ANOVA, p>0.05). During the rainy season the mating frequency was significantly higher than in the Norths, meanwhile in the dry season no mating were registered (Kruskal-Wallis, p<0.05). Eggs clutches appeared from July to March. Density of egg clutches presented no differences between the Rainy and the North seasons (2.72 and 2.93 clutches/m, respectively), nonetheless during the dry season abundance of egg masses was significantly lower (0.1 clutches/m) (H, p<0.05). Mating frequency was related with snail abundance $(r_s = 0.26; p < 0.05)$ and water temperature $(r_s = 0.34; p < 0.05)$ and the abundance of egg masses is related with snail abundance (r_e= 0.46; p<0.05). In general, we observed that reproductive activity of *P. flagellata* at Bacalar lagoon is related with the warmer months and with higher rainfall. This finding is relevant to support the management of this resource in the region, so that to implement any management arrangement they must be aware that a temporal ban is necessary during the reproductive season at least. Rev. Biol. Trop. 64 (4): 1643-1650. Epub 2016 December 01.

Key words: Pomacea flagellata, apple-snail, reproduction, management, Bacalar lagoon.

Los caracoles del género *Pomacea* Perry 1810 son moluscos de agua dulce que pertenecen a la familia Ampullaridae. Se reconocen más de 100 especies (Perera & Walls, 1996) que se distribuyen en el sureste de México, América Central, América del Sur e Islas del Caribe (Naranjo-García & García-Cubas, 1986; Cowie & Thiengo, 2003). Son

organismos herbívoros que se alimentan de varias especies de plantas acuáticas (Howells, 2002). Su distribución está relacionada con las condiciones ambientales, principalmente con la temperatura y el volumen de las precipitaciones anuales (Cózatl & Naranjo-García, 2007; Byers et al., 2013). Desde el punto de vista ecológico, estos caracoles tienen relevancia

como alimento de algunas especies de aves como la garza chocolatera Aramus guarauna y el gavilán caracolero Rostrhamus sociabilis (Reed & Jansen, 1999). En algunas regiones son utilizados para el consumo humano (Estebenet & Martín, 2002) y algunas especies se consideran invasoras, ocasionando impactos en el funcionamiento de los humedales (Horgan, Stuart, & Kudavidanage, 2014).

Diversos estudios han abordado los aspectos reproductivos de diferentes especies de caracoles del género Pomacea (Lum-Kong & Kenny, 1989; Carreón-Palau, Uria-Galicia, Espinosa-Chávez, & Martínez-Jerónimo, 2003; Burks, Kyle, & Trawick, 2010; Wu et al., 2011; Posch, Garr, Pierce, & Davis, 2012). Estos organismos tienen sexos separados y la actividad reproductiva puede estar relacionada con la temperatura (Albrecht, Carreño, & Castro-Vázquez, 1999). La cópula se realiza durante dos o tres horas, durante las cuales el macho abraza con el pie la concha de la hembra y deposita el esperma, el cual la hembra puede llegar a guardar durante un tiempo prolongado (Estebenet, Martín, & Burela, 2006). Las hembras abandonan el agua para depositar las masas de huevos por encima del nivel del agua, en troncos, piedras, ramas y paredes. El periodo de incubación de los huevos es entre 15-20 días y al eclosionar, las crías caen directamente en el agua para continuar su desarrollo (Cowie, 2002).

En el sureste de México habita Pomacea flagellata Say 1827 (Naranjo-García, 2003); sobre esta especie existen pocos estudios, a pesar de ser explotada localmente para el consumo (Ocaña, de Jesús-Navarrete, Oliva-Rivera, de Jesús-Carrillo, & Vargas-Espósitos, 2015). En el estado de Quintana Roo se ha propuesto una veda permanente por parte de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) desde el año 2009, debido a que las poblaciones de P. flagellata han disminuido drásticamente. Sin embargo, la veda aún no tiene respaldo legal ya que no cuenta con una declaratoria en el Diario Oficial de la Federación. Según algunos pobladores, antes de la veda se recolectaban

manualmente en laguna Bacalar aproximadamente 120 kg diarios equivalente a unos 2 000 caracoles. Sin embargo, la falta de estudios previos es un impedimento para un adecuado manejo de la especie. Para el manejo de estos caracoles, el conocimiento de sus aspectos reproductivos es básico. En este sentido, el presente trabajo tiene el objetivo de evaluar las variaciones temporales de la frecuencia de cópulas y de la abundancia de masas de huevos de P. flagellata en la laguna de Bacalar, así como sus relaciones con la abundancia de los caracoles y con variables ambientales.

MATERIALES Y METODOS

Àrea de estudio: La laguna de Bacalar (18°40'37" N - 88°23'46" W) forma parte de un sistema lagunar, donde se incluyen a Laguna Chile Verde, Laguna Guerrero y Laguna Milagros. Se encuentra ubicada en el estado de Quintana Roo, México a 30 kilómetros de Chetumal (Fig. 1). Tiene 42 km de longitud y 2 km en su parte más ancha. Su profundidad media es de 8 m con un canal en la parte central de aproximadamente 15 m de profundidad. Hacia el norte el fondo es fangoso y las aguas en gran parte del año son turbias, en el centro de la laguna el agua es clara pero con una capa gruesa de detrito en el fondo y hacia el sur las aguas son transparentes y el fondo es predominantemente arenoso. Presenta varios cenotes ubicados hacia el sur, donde se destacan el cenote Azul y el cenote Negro. En algunas áreas las orillas son rocosas y hacia el centro y sur de la laguna se encuentran zonas con estromatolitos. La vegetación predominante que rodea la laguna está compuesta fundamentalmente por manglares, así como la presencia de zonas con tulares (Typha domingensis) y diversas plantas acuáticas. En la región donde se encuentra la laguna, existen tres temporadas climáticas: Lluvias (junio-octubre), Nortes o Frentes fríos (noviembre-febrero) y Secas (marzo-mayo) (Carrillo, Palacios-Hernández, Ramírez, & Morales-Vela, 2009).



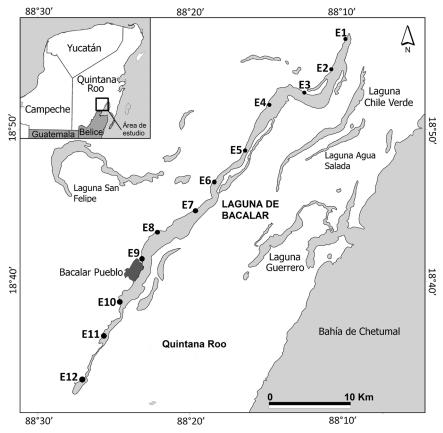


Fig. 1. Laguna de Bacalar. E1-E12: estaciones de muestreo.Fig. 1. Bacalar Lagoon. E1-E12: sampling stations.

Muestreos: Los muestreos se realizaron durante el día (09:00-16:00 horas) abarcando las temporadas de Lluvias (julio, agosto, septiembre 2012), Nortes (diciembre 2012 y enero y febrero 2013) y Secas (marzo, abril y mayo 2013). A lo largo de la laguna se seleccionaron 12 estaciones (Fig. 1). En cada estación, se recorrió un transecto de 100 x 1 m paralelo a la orilla y se contó el número de huevas frescas (color rosado) puestas sobre la vegetación, troncos, rocas o estructuras artificiales. En el agua, se hicieron tres transectos de 50 x 2 m. La profundidad de cada transecto varió entre 0.5-2.0 m, de acuerdo a la topografía del fondo. Cada transecto se recorrió nadando y usando equipo de buceo en apnea para contar los caracoles de todas las tallas y registrar el número de cópulas. Los caracoles fueron medidos in situ para determinar su longitud sifonal (mm). Durante cada muestreo en cada estación se midieron las siguientes variables ambientales: temperatura, oxígeno disuelto y pH con un equipo multi-parámetros marca HORIBA M50.

La densidad de caracoles (individuos/m²) se estimó por extrapolación del área de cada transecto. La abundancia de masas de huevos se estimó también por extrapolación pero de forma lineal (huevas/m). La frecuencia relativa de cópulas (FRC) se determinó mediante la siguiente relación: FRC = (C/(N/2))*100, dónde C es el número de cópulas contadas y N es el número de individuos adultos contados en cada transecto de la estación de muestreo (modificado de Cala, de Jesús-Navarrete, Ocaña, & Oliva-Rivera, 2013). Se consideraron caracoles adultos a partir de 30 mm de longitud.

Esta talla se tomó como referencia a partir de observaciones realizadas en un cultivo experimental de la especie (de Jesús-Navarrete, de Jesús-Carrillo, & Ocaña, 2015).

Las variables dependientes (densidad de individuos, abundancia de huevas y frecuencia de cópulas) se analizaron para determinar variaciones temporales. La densidad de individuos se comparó entre las tres temporadas v entre los meses dentro de temporadas usando un análisis de varianza (ANOVA) anidado, previa aplicación de las pruebas de normalidad y de homogeneidad de varianzas. Para determinar diferencias a posteriori se realizó una prueba de Tukey. Debido a que la abundancia de huevas y la frecuencia de cópulas no cumplieron con los supuestos del ANOVA, las variaciones entre épocas de estas variables fueron analizadas mediante una prueba de Kruskal-Wallis (H). De igual forma se realizó una prueba H para determinar variaciones de las variables ambientales entre las tres épocas. La relación entre las variables se analizó mediante una prueba de correlación de rangos de Spearman (r_s). Todas las pruebas estadísticas fueron consideradas a un nivel de error de α = 0.05 (Zar, 1999).

RESULTADOS

Variables abióticas: En el cuadro 1 se presenta la estadística descriptiva de las variables abióticas. La temperatura del agua fue significativamente mayor durante la temporada de Lluvias (H, p<0.05). Durante las temporadas de Nortes y Secas las temperaturas no tuvieron variaciones significativas, aunque en Nortes

fueron ligeramente menores. El oxígeno disuelto no presentó diferencias significativas entre las tres temporadas (H, p>0.05), mientras que el pH fue menor durante Lluvias (H, p<0.05).

Densidad de individuos: En total se contaron 11 750 caracoles con tallas que oscilaron entre 11-55 mm. El 77 % de los caracoles se consideraron adultos. Se observó una disminución de la densidad de caracoles desde la temporada de Lluvias $(0.91 \pm 0.22 \text{ individuos/m}^2)$ a la temporada de Secas $(0.03 \pm 0.01 \text{ individuos/m}^2)$, con un valor de $0.14 \pm 0.05 \text{ individuos/m}^2$ durante Nortes (Fig. 2A). El análisis *a posteriori* indicó que la densidad de caracoles fue diferente entre las tres épocas (Tukey, p<0.05). Sin embargo, entre los meses dentro de temporadas no se presentaron diferencias significativas (ANOVA, p>0.05).

Frecuencia relativa de cópulas: Se observaron 191 cópulas y la talla promedio de organismos reproductores fue de 35 ± 2.0 mm de longitud sifonal. En los tres meses de la temporada de Lluvias se registraron cópulas, con una mayor frecuencia en julio (26.6 %). En la temporada de Nortes solo se registraron cópulas en enero pero con muy baja frecuencia (1.4 %), y en la temporada de Secas no se registró ninguna actividad de apareamiento. En promedio, durante la temporada de Lluvias ocurrieron cópulas con una frecuencia de 11.7 %, valor significativamente mayor que en las otras dos temporadas (H, p<0.05) (Fig. 2B).

Densidad de huevas: El número total de huevas fue de 4384. La densidad de huevas

CUADRO 1 Estadística descriptiva de las variables abióticas (media ±DE) durante tres temporadas en laguna de Bacalar

TABLE 1
Descriptive statistics of abiotic variables (mean±SD) during three seasons at Bacalar lagoon

Temporada	Temperatura (°C)	Oxígeno disuelto (mg/l)	pН
Lluvias	30.4±1.2	6.9±0.3	6.8 ± 0.2
Nortes	27.1±1.6	6.8±0.3	7.1 ± 0.2
Secas	28.4±1.8	6.7±0.2	7.2±0.2

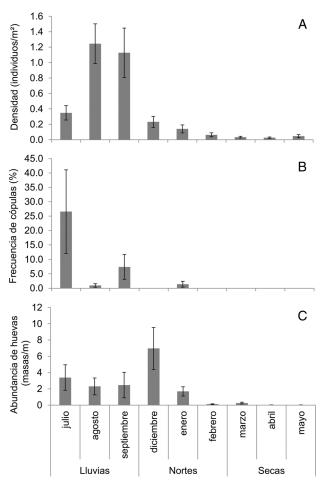


Fig. 2. Densidad (A), frecuencia relativa de cópulas (B) y abundancia de huevas (C) de *Pomacea flagellata* en diferentes temporadas (Lluvias, Nortes y Secas) en Laguna de Bacalar. Las barras indican valores medios ± error estándar. Fig. 2. Density (A), relative frequency of matting (B) and abundance of egg clutches (C) of *Pomacea flagellata* in different seasons (Rainy, North and Dry seasons) at Bacalar Lagoon. Bars indicate mean values ± standard error.

no presentó diferencias entre la temporadas de Lluvias y Nortes (2.72 masas/m y 2.93 masas/m, respectivamente), pero en Secas fue significativamente menor con un valor de 0.1 masas/m (H, p<0.05). Es importante resaltar que en diciembre se registró la mayor abundancia de masas de huevos (6.97 masas/m) (Fig. 2C).

Relación entre variables: El oxígeno disuelto y el pH, no presentaron relación alguna con la frecuencia de cópulas y con el número de masas de huevos. La frecuencia de cópulas se relacionó significativamente con la abundancia de caracoles (r_s = 0.26; p<0.05) y con

la temperatura del agua (r_s = 0.34; p<0.05). La abundancia de masas de huevos se relacionó significativamente con la abundancia de individuos (r_s = 0.46; p<0.05) y está ligeramente influida por la temperatura de una forma negativa, aunque sin presentar una relación significativa (r_s = -0.13; p>0.05) y no presentó relación con la frecuencia de cópulas (r_s = 0.09; p>0.05).

DISCUSIÓN

A principios de la temporada de lluvias, se observó que los caracoles empiezan a reunirse

hacia zonas menos profundas de la laguna, alcanzando los mayores valores de densidad en agosto y septiembre. Este aumento en el número de individuos está relacionado, aparentemente, con el incremento de la temperatura. La temperatura juega un papel importante durante el ciclo reproductivo, notándose un incremento en la abundancia de los caracoles del género Pomacea (Cózatl & Naranjo-García, 2007). Por otro lado, Ozaeta-Zetina (2002) menciona que la precipitación junto con la temperatura influye directamente en el aumento del número de caracoles del género Pomacea, principalmente en zonas tropicales y subtropicales. Estos factores ambientales (temperatura y lluvia) en la laguna de Bacalar aparentemente influyeron en la abundancia de P. flagellata. Entonces se puede mencionar que al aumentar el número de caracoles, el encuentro entre machos y hembras puede ocurrir con mayor frecuencia (Rangel-Ruíz, Gamboa-Aguilar, & Medina, 2003).

Algunos rasgos de la historia natural de los caracoles del género Pomacea están estrechamente relacionados con la temperatura (Wu et al., 2011). Para el caso de P. canaliculata, por ejemplo, se encontró que la reproducción ocurrió a lo largo de todo el año en Taiwán (Wu et al., 2011), sin embargo en Argentina la reproducción de esta especie ocurre solo en los meses de primavera y verano (Albrecht et al., 1999). Esta especie (P. canaliculata) es conocida como invasora en las zonas tropicales de Asia (Cowie, 2002), por tanto esta continuidad en la reproducción pudiera ser una estrategia para asegurar su éxito fuera de su lugar de origen. En cambio P. flagellata manifiesta una estacionalidad clara en su apareamiento durante los meses más lluviosos y cálidos, de forma similar a lo reportado para P. urceus (Lum-Kong & Kenny, 1989).

Aunque se ha mencionado que los caracoles tienen su mayor actividad durante la noche (Cózatl & Naranjo-García, 2007), en la laguna Bacalar se observó actividad de apareamiento durante el día, lo que hace suponer que P. flagellata podría no limitarse a un ciclo circadiano en su actividad sexual. Otro aspecto importante es la talla media de 35 mm en los individuos que se encontraron copulando. Esta longitud se corresponde a la talla en que Carreón-Palau et al. (2003), validaron histológicamente la madurez sexual de P. patula catemacensis. Por tanto, la longitud de 35 mm puede tomarse como un indicador para proponer medidas de manejo de P. flagellata en laguna Bacalar.

Al parecer la puesta de masas de huevos, comienza con las lluvias y se extiende hasta marzo. En algunos meses como diciembre, febrero y marzo no se observaron cópulas, sin embargo aparecieron masas de huevos. Probablemente, lo que está sucediendo es que las hembras de P. flagellata almacenan el esperma de los machos por un tiempo prolongado, lo que permite que se auto fertilicen en temporadas con baja o nula actividad sexual, como ha sido reportado para P. canaliculata (Estebenet & Martín, 2002). Otro aspecto relacionado con este resultado podría ser que durante estos meses, la mayor actividad sexual haya ocurrido durante la noche, como ha sido reportado por Rangel-Ruíz et al. (2003).

Otros estudios han relacionado el incremento en el nivel del agua ocasionado por las lluvias con la puesta de huevos en el género Pomacea (Meyer-Willerer & Santos-Soto, 2006). Esta pudiera ser una estrategia para asegurar el éxito reproductivo de P. flagellata. En este sentido, el aumento del volumen del agua hace que haya una mayor disponibilidad de sustratos (ramas, tallos, piedras, troncos y estructuras artificiales como muelles y paredes) al alcance de los caracoles para depositar las masas de huevos. Esto también facilita que los caracoles recién eclosionados aumenten sus probabilidades de sobrevivir, al caer directamente al agua y no en zonas secas. Durante los meses de Nortes se registraron precipitaciones asociadas con los frentes fríos y durante los trabajos de campo no se observó una disminución significativa del nivel de agua en la laguna. Esto podría explicar el elevado número de huevas observadas durante diciembre y enero.

De forma general, se observó que la actividad reproductiva de P. flagellata en la laguna de Bacalar, está asociada a los meses más cálidos y con mayor precipitación. Este hallazgo



es relevante para apoyar la gestión de este recurso en la región, de tal forma que para implementar alguna medida de manejo para esta especie, es necesario tener en cuenta que al menos se debe mantener una veda temporal durante la etapa reproductiva.

AGRADECIMIENTOS

A Raúl Mezquita Marinero y Williams Reyes Gamboa, por la ayuda en la recolección de datos en el campo. A Yuself R. Cala por sus comentarios al manuscrito. A los lancheros, Artemio y Jesús Poot, por su profesionalismo y por llevarnos de una manera segura durante todo el trabajo. Este trabajo fue financiado por el Fondo Mixto del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el gobierno del Estado de Quintana Roo, México.

RESUMEN

Pomacea flagellata es una especie de caracol de agua dulce nativo en el sureste de México. Sobre esta especie existen pocos estudios y en ninguno se han abordado aspectos de su reproducción. Este caracol ha sido explotado durante años en la laguna Bacalar y sus poblaciones han decrecido considerablemente, conllevando a la veda de su captura. Este trabajo se realizó con el objetivo de evaluar las variaciones temporales de la frecuencia de cópulas y la abundancia de masas de huevos de P. flagellata en la laguna de Bacalar, así como sus relaciones con la abundancia de los caracoles y con variables ambientales. Los muestreos fueron realizados durante tres temporadas: Lluvias (julio, agosto y septiembre 2012), Nortes (diciembre 2012, enero y febrero 2013) y Secas (marzo, abril y mayo 2013) en 12 estaciones a lo largo de la laguna de Bacalar. En cada estación, se recorrió un transecto de 100 m paralelo a la orilla y se contó el número de huevas frescas (color rosado) puestas sobre la vegetación, troncos, rocas o estructuras artificiales. En el agua se hicieron tres transectos de 50 x 2 m y en cada uno se contaron los caracoles y se registró el número de cópulas. La densidad de caracoles mostró variaciones significativas entre temporadas, disminuyendo desde la temporada de Lluvias hasta la temporada de Secas. Entre los meses dentro de temporadas no se presentaron diferencias significativas (ANOVA, p>0.05). Durante toda la temporada de Lluvias se registraron cópulas con una frecuencia significativamente mayor que en Nortes, mientras en Secas no se registraron cópulas (Kruskal-Wallis, p<0.05). La puesta de masas de huevos se extendió de julio a marzo. La densidad de huevas no presentó diferencias entre la temporadas de Lluvias y Nortes (2.72 masas/m y 2.93 masas/m, respectivamente), pero en Secas fue significativamente menor con un valor de 0.1 masas/m (H, p<0.05). La frecuencia de cópulas se relacionó significativamente con la abundancia de caracoles (r_s = 0.26; p<0.05) y con la temperatura del agua (r_s = 0.34; p<0.05). La abundancia de masas de huevos se relaciona significativamente con la abundancia de individuos (r_s = 0.46; p<0.05). De forma general se observó que la actividad reproductiva de *P. flagellata* en la laguna de Bacalar, está asociada a los meses más cálidos y con mayor precipitación. Este hallazgo es relevante para apoyar la gestión de este recurso en la región, de tal forma que para implementar alguna medida de manejo para esta especie, es necesario tener en cuenta que al menos se debe mantener una veda temporal durante la etapa reproductiva.

Palabras clave: Pomacea flagellata, caracol manzana, reproducción, manejo, laguna Bacalar.

REFERENCIAS

- Albrecht, E. A., Carreño, N. B., & Castro-Vázquez, A. (1999). A quantitative study of environmental factors influencing the seasonal onset of reproductive behaviour in the South American Apple-snail *Pomacea* canaliculata (Gastropoda: Ampullariidae). Journal of Molluscan Studies, 65, 241-250.
- Burks, R. L., Kyle, C. H., & Trawick, M. K. (2010). Pink eggs and snails: field oviposition patterns of an invasive snail, *Pomacea insularum*, indicate a preference for an invasive macrophyte. *Hydrobiologia*, 646, 243-251.
- Byers, J. E., McDowell, W. G., Dodd, R. S., Haynie, R. S., Pintor, L. M., & Wilde, S. B. (2013). Climate and pH Predict the Potential Range of the Invasive Apple Snail (*Pomacea insularum*) in the Southeastern United States. *PLoS ONE*, 8, e56812. doi:10.1371/journal.pone.0056812.
- Cala, Y. R., de Jesús-Navarrete, A., Ocaña, F. A., & Oliva-Rivera, J. (2013). Densidad, estructura de tallas y actividad reproductiva del caracol rosado *Eustrom*bus gigas (Mesogastropoda: Strombidae) en Banco Chinchorro, México. Revista de Biología Tropical, 61, 1657-1669.
- Carreón-Palau, L., Uría-Galicia, E., Espinoza-Chávez, F., & Martínez-Gerónimo, F. (2003). Desarrollo morfológico e histológico del sistema reproductor de *Pomacea patula catemacensis* (Baker 1922) (Mollusca, Caenogastropoda: Ampullariidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 665-680.
- Carrillo, L., Palacios-Hernández, E., Ramírez, A. M., & Morales-Vela, B. (2009). Características hidrometeorológicas y batimétricas. In J. Espinoza-Ávalos, G. Islebe, & H. Hernández-Arana (Eds.), El sistema ecológico de la bahía Chetumal/Corozal: costa occidental del mar Caribe (pp. 12-20). México: El Colegio de la Frontera Sur.

- Cowie, R. H. (2002). Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. In G. M. Barker (Ed.), *Molluscs as crop pests* (pp. 145-192). Wallingford, Reino Unido: CABI.
- Cowie, R. H., & Thiengo, S. C. (2003). The apple snails of the Americas (Mollusca: Gastropoda: Ampullariidae: Asolene, Felipponea, Marisa, Pomacea, Pomella): a nomenclatural and type catalog. Malacologia, 45, 41-100.
- Cózatl, R., & Naranjo-García, E. (2007). First records of freshwater mollusks from the ecological reserve El Edén, Quintana Roo, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 78, 303-310.
- de Jesús-Navarrete, A., de Jesús-Carrillo, R. M., & Ocaña, F. A. (2015). *Manual básico para la producción en cautiverio de la chivita Pomacea flagellata*. Quintana Roo, México: El Colegio de la Frontera Sur.
- Estebenet, A. L., & Martín, R. P. (2002). Pomacea canaliculata (Gastropoda: Ampullariidae): Life-history traits and their plasticity. Biocell, 26, 83-89.
- Estebenet, A. L., Martín, P. R., & Burela, S. (2006). Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa). *Biocell*, 30, 329-335.
- Horgan, F. G., Stuart, A. M., & Kudavidanage, E. P. (2014). Impact of invasive apple snails on the functioning and services of natural and managed wetlands. *Acta Oecologica*, 54, 90-100.
- Howells, R. G. (2002). Comparative feeding of two species of apple snails (*Pomacea*). *Ellipsaria*, 4, 14-16.
- Lum-Kong, A., & Kenny, J. S. (1989). The reproductive biology of the Ampullariid snail *Pomacea urceus* (Müller). *Journal of Molluscan Studies*, 55, 53-65.
- Meyer-Willerer, A. O., & Santos-Soto, A. (2006). Temperature and light intensity affecting egg production and growth performance of the Apple Snail *Pomacea patula* (Baker, 1922). Avances en Investigación Agropecuaria, 10, 41-58.
- Naranjo-García, E. & García-Cubas, A. (1986). Algunas consideraciones sobre el género *Pomacea*

- (Gastropoda: Pilidae) en México y Centroamérica. Anales del Instituto de Biología UNAM Serie Zoología, 56, 603-606.
- Naranjo-García, E. (2003). Moluscos continentales de México: Dulceacuícolas. Revista de Biología Tropical, 51, 495-505.
- Ocaña, F. A., de Jesús-Navarrete, A., Oliva-Rivera, J. J., de Jesús-Carrillo, R. M., & Vargas-Espósitos, A. A. (2015). Population dynamics of the native snail *Pomacea flagellata* (Ampullariidae) in a coastal lagoon of the Mexican Caribbean. *Limnetica*, 34, 69-78.
- Ozaeta-Zetina, M. A. (2002). Evaluación del efecto de tres niveles de alimentación con incaparina y ninfa acuática (Eichornia crassipes) en el crecimiento y desarrollo del caracol (Pomacea sp.), en condiciones controladas (Tesis de licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Perera, G., & Walls, J. G. (1996). Apple snails in the aquarium. New Jersey, USA: T. F. H. Publications Inc.
- Posch, H., Garr, A. L., Pierce, R., & Davis, M. (2012). The effect of stocking density on the reproductive output of hatchery-reared Florida apple snails, *Pomacea paludosa*. Aquaculture, 360-361, 37-40.
- Rangel-Ruíz, J. L., Gamboa-Aguilar, J., & Medina, R. U. (2003). Pomacea flagellata (Say, 1827) un gigante desconocido en México. Revista de divulgación KUSULKAB', IX, 5-9.
- Reed, W. L., & Janzen, F. J. (1999). Natural selection by avian predators on size and colour of a freshwater snail (*Pomacea flagellata*). Biological Journal of the Linnean Society, 67, 331-342.
- Wu, J. Y., Wu, Y. T., Li, M. CH., Chiu, Y. W., Liu, M. Y., & Liu, L. L. (2011). Reproduction and Juvenile Growth of the Invasive Apple Snails *Pomacea canalicula*ta and *P. scalaris* (Gastropoda: Ampullariidae) in Taiwan. Zoological Studies, 50, 61-68.
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical Analysis. Upper Saddle River, USA: Prentice-Hall.

