

Plasticidad de la concha en tres poblaciones altiplánicas de caracoles del género *Biomphalaria* Preston, 1910 cultivados en condiciones homogéneas

Shell plasticity in three high-Andean populations of snails of the genus *Biomphalaria* Preston, 1910 farmed in homogeneous conditions

Hugo F. Salinas* y Marco A. Méndez

Laboratorio de Genética y Evolución, Departamento de Ciencias Ecológicas, Departamento de Ciencias, Universidad de Chile. *Autor corresponsal, e-mail: hugo.salinas.m@gmail.com

Resumen

Los gasterópodos del género *Biomphalaria* en el Altiplano chileno presentan una distribución discontinua asociada a ambientes límnicos lénticos o lóticos con corriente débil; habitan suelos lodosos con abundante vegetación acuática. El presente trabajo evalúa si existen diferencias en la forma de la abertura de la concha en tres poblaciones de *Biomphalaria* del Altiplano Sur y si estas diferencias se mantienen al ser cultivados en condiciones de jardín común. Se realizó un análisis morfométrico de la abertura de la concha, encontrándose diferencias entre las poblaciones naturales y una convergencia hacia una forma común (mayor longitud y menor ancho de la abertura) entre las tres poblaciones al ser cultivadas bajo condiciones controladas. Estos resultados muestran que la forma de la abertura de la concha sería un carácter plástico que responde a variables ambientales.

Palabras claves: caracol, Altiplano, plasticidad, convergencia, concha.

Abstract

Gastropods of the genus *Biomphalaria* in the Chilean high-Andean have a discontinuous distribution associated with limnic environments, lentic or weak lotic currents; these snails inhabit muddy ground with abundant aquatic vegetation. This study evaluates differences in the shape of the shell aperture in three *Biomphalaria* populations of the Chilean Altiplano and if this differences remains when the snails are grown under common garden conditions. We conducted an analysis with variables of the shell aperture. We found differences among natural populations. Also we found convergence towards a common shape (greater length and smaller width of the opening) in the three populations under laboratory conditions. These results show that the shape of the aperture of the shell is a plastic character that responds to environmental variables.

Key words: snail, highlands, plasticity, convergence, shell.

Introducción

El Altiplano constituye una extensa depresión intermontañosa, ubicada a más de 3.000 m sobre el nivel del mar y abarca el sector nororiental del Norte de Chile, parte occidental de Bolivia, centro y sur del Perú y noroeste de Argentina entre los 14° y 22°S (Placzek *et al.*, 2006). Presenta un clima semi-árido con precipitaciones estivales (Hurlbert y Chang,

1984), durante el denominado "invierno altiplánico". Desde el Terciario y Cuaternario la región ha sido objeto de una intensa actividad volcánica y sedimentaria (Clapperton, 1993; Wörner *et al.*, 2000; Risacher *et al.*, 2003) lo que ha generado una serie de cuencas hidrográficas endorreicas cuya depresión central es ocupada por una variedad de

sistemas hidrológicos con propiedades físico-químicas variables (Chong, 1988; Keller y Soto, 1998; Márquez-García *et al.*, 2009) y un alto grado de endemismo (Veloso and Bustos-Obregón, 1982; Rundel and Palma, 2000; Vargas *et al.*, 2004).

Los gastrópodos del género *Biomphalaria* Preston 1910 en el Altiplano Sur (17°S - 22°S) presentan una distribución discontinua asociada al fraccionamiento del paisaje altiplánico y al mosaico de hábitats generado al interior de las cuencas hidrográficas (Valdovinos, 2006). Estas poblaciones forman un grupo monofilético, dentro del cual se reconocen cuatro linajes de caracoles que se distribuyen en distintas cuencas hidrográficas: 1) Cuenca Ascotan, 2) Cuenca de Isluga y Carcote, 3) Cuenca Caquena y 4) Cuenca Lauca (Collado *et al.*, 2011). Observaciones en terreno muestran que los caracoles de la localidad de Parinacota, perteneciente a la Cuenca Lauca, son notoriamente más grandes que los caracoles de Caquena y Colpa, pertenecientes a la Cuenca Caquena.

En gasterópodos se ha descrito una correspondencia entre la forma de la abertura de la concha y la forma del pie de los caracoles. En caracoles marinos con aberturas de forma redondeada (proporción largo/ancho de la abertura entre 1,1 y 1,8) se ha visto que el pie también posee una forma redondeada (McNaire *et al.*, 1981). Este morfo se encuentra asociado a caracoles que habitan en ambientes rocosos; la forma redondeada les permitiría una buena adhesión a las rocas (estos caracoles dependerían de la sujeción como mecanismo de defensa contra depredadores, para evitar que las olas los arrastren y como mecanismo contra la desecación) (McNaire *et al.*, 1981). En caracoles pulmonados acuáticos, como *Biomphalaria*, también se ha establecido una relación entre la forma de la abertura y la forma del pie, sin embargo la abertura es libre de alcanzar formas más circulares (Grauss, 1977) debido a que su estructura no se relaciona con corrientes de agua inhalantes y exhalantes. En el caracol *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758) se ha sugerido que las diferencias en la morfología entre ecotipos distintos, especialmente los relacionados con la abertura de la concha y el tamaño, podrían deberse a selección directa de genes que afectan los rasgos cuantitativos o indirectamente por plasticidad fenotípica (Guerra-Varela *et al.*, 2009).

El presente trabajo evalúa en tres poblaciones de caracoles del género *Biomphalaria* si existen diferencias en la morfología de la abertura de la concha y si estas se deben a

adaptación local. Dos de las poblaciones evaluadas (Caquena y Colpa) pertenecerían al linaje de la Cuenca Caquena, mientras que la otra población (Parinacota) pertenecería al linaje de la Cuenca de Parinacota (Collado *et al.*, 2011).

Materiales y métodos

Recolección

Se recolectaron caracoles del género *Biomphalaria* desde tres sistemas de bofedales pertenecientes al Altiplano chileno ubicados en la Región de Arica y Parinacota, Provincia de Parinacota: bofedal de Caquena (69°12'O 18°3'S) y bofedal de Colpa (69°13'O 18°3'S) perteneciente a la cuenca del río Caquena; y bofedal de Parinacota (69°15'O 18°11'S) perteneciente a la cuenca del río Lauca (Fig. 1). De las tres localidades se recolectaron un total de 145 caracoles (48 del bofedal de Caquena, 57 del bofedal de Colpa y 41 del bofedal de Parinacota), los cuales fueron transportados al laboratorio, donde se mantuvieron en una cámara temperada a 20°C con un fotoperiodo de 12:12 (horas luz: horas oscuridad). Al interior de esta cámara los caracoles se mantuvieron en recipientes plásticos con 1 litro de agua corriente desclorada (20,4 cm x 14 cm x 6,6 cm) y se alimentaron con lechuga cocida *ad libitum*. Se consideró una semana para la aclimatización de los caracoles. Si bien no se cuantificó la mortalidad, no se observaron mortalidades considerables para ninguno de los grupos durante este periodo. A este grupo experimental se le denominó G₀.

Luego de la aclimatización se seleccionaron aleatoriamente 20 caracoles por localidad. Cada uno fue separado individualmente en recipientes de 200 ml (10 cm x 6,5 cm x 5,7 cm) para utilizarlos como unidades reproductivas. Transcurrido un par de días, los caracoles adultos comenzaron a depositar sus primeras oviposturas en las paredes de los recipientes. Las crías al eclosionar se separaron de su progenitor, a este nuevo grupo de caracoles se le denominó F₁. Estos fueron cultivados desde la eclosión hasta la semana 16 bajo condiciones homogéneas de temperatura (20°C), luz (12:12) y alimentación (lechuga cocida *ad libitum*).

Medición de variables de la abertura de la concha

Para evaluar la forma de la abertura se midieron tres variables utilizando una lupa con lente ocular micrométrico: ancho de la abertura, longitud

de la apertura y longitud del callo peristomal (Fig. 2). Se midieron 145 individuos recolectados en condiciones naturales (Caquena=48; Colpa=56; Parinacota=41) y 262 cultivados en el laboratorio (Caquena=88; Colpa= 89 y Parinacota=85). Las diferencias en el muestreo de los F₁ se debieron principalmente a la variabilidad en la tasa de oviposición y mortalidad de juveniles entre localidades.



Figura 1. Mapa de las localidades muestreadas.

Figure 1. Map of sampled locations.

Análisis estadístico

Se contrastó la morfología de la apertura entre los caracoles que fueron cultivados en laboratorio (F₁) con los caracoles capturados en su medio ambiente natural (G₀) mediante índices morfométricos. Estos índices se calcularon como el cociente entre las variables de la apertura de la concha y la longitud total de la concha:

$$a) \frac{\text{Longitud de la apertura}}{\text{Longitud total de la concha}} = LA/LC$$

Un mayor valor en la relación LA/LC sería indicativo de aberturas más largas con respecto a la longitud total del caracol

$$b) \frac{\text{Ancho de la apertura}}{\text{Longitud total de la concha}} = AA/LC$$

Un mayor valor en la relación AA/LC sería indicativo de aberturas más anchas con respecto a la longitud total del caracol

$$c) \frac{\text{Longitud del callo peristomal}}{\text{Longitud total de la concha}} = LCP//LC$$

Un mayor valor en la relación LCP/LC sería indicativo de un callo peristomal más largo con respecto a la longitud total del caracol

Los resultados entre localidades dentro de cada generación se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Cuando los resultados presentaron diferencias estadísticamente significativas se realizó una prueba *a posteriori* de comparación múltiple de rankings promedio para todos los pares de localidades (Siegel y Castellan, 1988). Los resultados entre generaciones (G₀ y F₁) se analizaron mediante la prueba no paramétrica Mann-Whitney. Todos los análisis se realizaron utilizando el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft, 2007).

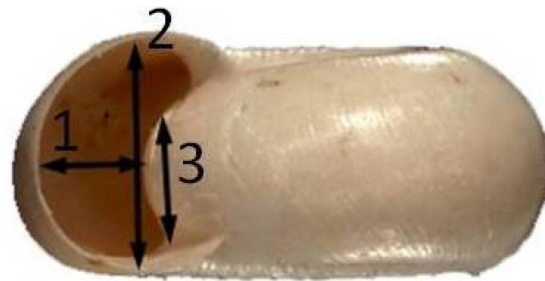


Figura 2. Variables morfológicas de la concha analizadas. 1: Longitud de la apertura de la concha. 2: Ancho de la apertura de la concha. 3: Longitud del callo de la apertura.

Figure 2. Shell morphological variables analyzed. 1: Length of the shell opening. 2: Width of the shell opening 3: Length of the callus of the aperture.

Resultados

Los caracoles cultivados en relación a la generación de caracoles progenitores (G_0) tuvieron un menor promedio en la relación LA/LC y un aumento en la relación AA/LC y LCP/LC. En promedio, la abertura de la concha fue más corta, más ancha y con un callo peristomal más largo en los caracoles cultivados en laboratorio que en los caracoles progenitores. Estas diferencias fueron estadísticamente significa-

tivas (Prueba U Mann-Whitney: LA/LC $U=11890,5$ $p<0,01$; AA/LC $U=12767,5$ $p<0,01$; LCP/LC $U=11223,5$ $p<0,01$). Por otra parte, el coeficiente de variación para la relación LCP/LC fue mayor en los caracoles cultivados en condiciones de jardín común, mientras que las variables LA/LC y AA/LC tuvieron un coeficiente de variación mayor en la generación G_0 en comparación a F_1 (Tabla 1).

Tabla 1. Medidas de dispersión para las relaciones obtenidas en el presente estudio.

Table 1. Measures of dispersion for the relations obtained in the present study.

Variables	Generación	promedio	Dev STD	n	Error STD	CV
LA/LC	G_0	0,450	0,044	145	0,0036	0,097
	F_1	0,426	0,032	262	0,0020	0,075
AA/LC	G_0	0,487	0,039	145	0,0032	0,080
	F_1	0,509	0,034	260	0,0021	0,067
LCP/LC	G_0	0,230	0,029	145	0,0024	0,125
	F_1	0,254	0,043	258	0,0027	0,170

La relación LA/LC en la generación G_0 fue mayor para los caracoles provenientes de la localidad de Parinacota, seguida por Caquena y Colpa (Fig. 3). Estas diferencias fueron significativas entre todos los caracoles (prueba de Kruskal-Wallis, $H=18,445$; g.l.= 2; $n=145$; $p<0,01$). El análisis *a posteriori* mostró que Colpa y Parinacota fueron significativamente diferentes (Comparación múltiple $p<0,01$). En las tres poblaciones la relación LA/LC disminuyó en los caracoles cultivados en condiciones de laboratorio, siendo significativa en los caracoles de Caquena y Parinacota (Prueba U de Mann-Whitney, Caquena G_0-F_1 : $p<0,01$; Parinacota G_0-F_1 : $p<0,01$). Por otra parte, la relación LA/LC no presentó diferencias significativas entre localidades para los caracoles cultivados en laboratorio (prueba de Kruskal-Wallis, $H=2,095$; g.l.= 2; $n=262$; $p=0,35$).

La relación AA/LC en la generación G_0 fue mayor en los caracoles de Colpa seguida por los caracoles de Parinacota y Caquena (Fig. 3). Estas diferencias fueron significativas entre todas las poblaciones (prueba de Kruskal-Wallis, $H=16,043$; g.l.= 2; $n=145$; $p<0,01$). El análisis *a posteriori* mostró que solo existieron diferencias significativas entre los caracoles provenientes de Caquena y Colpa (Comparación múltiple $p<0,01$).

La relación AA/LC aumentó en las tres localidades de la generación G_0 a la F_1 , este aumento fue significativo en los caracoles de Caquena y Parinacota (Prueba U de Mann-Whitney, Caquena G_0-F_1 : $p<0,01$; Parinacota G_0-F_1 : $p<0,01$). No existieron diferencias significativas en la relación AA/LC entre localidades en los caracoles cultivados en laboratorio (prueba de Kruskal-Wallis, $H=4,304$; g.l.= 2; $n=262$; $p=0,116$).

La relación LCP/LC en la generación G_0 fue mayor para la localidad de Colpa, seguido por Parinacota y Caquena (Fig. 3). Existieron diferencias significativas entre todas las localidades (prueba de Kruskal-Wallis, $H=11,992$; g.l.= 2; $n=145$; $p<0,01$). El análisis *a posteriori* mostró que solo Caquena y Colpa fueron diferentes entre sí (comparación múltiple $p<0,01$). Las tres localidades aumentaron en la longitud del callo peristomal, este cambio fue significativo para los caracoles provenientes de Caquena y Colpa (Prueba U de Mann-Whitney, Caquena G_0-F_1 : $p<0,01$; Parinacota G_0-F_1 : $p<0,01$). La relación LCP/LC en la generación F_1 fue mayor para Colpa, seguido de Caquena y Parinacota. Existieron diferencias significativas para todas las poblaciones (prueba de Kruskal-Wallis, $H=9,523$; g.l.= 2; $n=169$; $p<0,01$). El análisis *a posteriori* mostró

que los individuos de Parinacota fueron significativamente diferentes a las otras dos poblaciones (comparación múltiple $p < 0,01$).

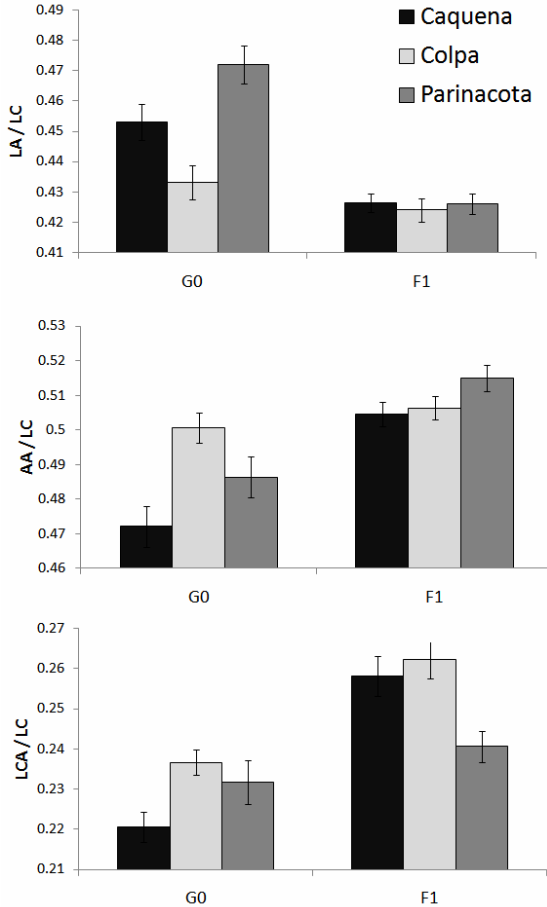


Figura 3. Valores de los índices morfométricos medidos en la generación G_0 y F_1 . LA/LC (longitud de la abertura/longitud de la concha); AA/LC (ancho de la abertura/longitud de la concha); LCP/LC (longitud del callo peristomal/longitud de la concha).

Figure 3. Morphometric index values measured in the G_0 and F_1 generations. LA/LC (aperture length/shell length), AA/LC (opening width/shell length), LCP/LC (peristomal callus/shell length).

Discusión

Se encontraron diferencias significativas en la forma de la abertura de la concha entre las poblaciones naturales y las cultivadas en condiciones de laboratorio. En las tres poblaciones cultivadas en laboratorio la abertura

de la concha presentó una convergencia hacia una forma específica (acortamiento de la longitud y aumento del ancho). Las diferencias en la forma entre las poblaciones naturales y las cultivadas en laboratorio permiten inferir que la forma de la abertura de la concha sería un carácter plástico y respondería a distintas variables ambientales. Parte de esta plasticidad podría tener un componente heredable, sin embargo la metodología empleada en este estudio no permite discriminar cuanto de la variación fenotípica observada en la F_1 se debería a un componente heredable y cuanto por causa del ambiente.

Si se considera que la plasticidad juega un rol primordial en la diferenciación de la abertura de la concha, las diferencias encontradas en condiciones naturales, asociadas a la procedencia geográfica de los caracoles, podrían dar cuenta de factores ambientales que modulan diferencialmente la forma de la abertura de la concha. Por ejemplo, de las tres poblaciones estudiadas, los caracoles de Colpa tuvieron la abertura más corta y ancha, diferenciándose de los caracoles de Caquena, a pesar de pertenecer a una misma cuenca hidrográfica y a un mismo clado (Collado *et al.*, 2011). Considerando la similitud y cercanía de las tres poblaciones estudiadas es posible que las diferencias encontradas sean moduladas por factores ambientales a nivel de microhábitat como calidad del agua, tipo de sustrato, fuerza de la corriente fluvial o presencia de depredadores. Una posible explicación para las diferencias encontradas en la forma de la abertura entre los caracoles G_0 y F_1 podría deberse a una relación entre el tipo de sustrato. McNaire *et al.* (1981) postularon que una abertura más ancha y corta se asociaría en caracoles marinos con sustratos duros (hábitats rocosos) y proveería una mejor capacidad de sujeción a los caracoles. Dado que los caracoles del género *Biomphalaria* habitan ambientes acuáticos de tipo lénticos o lóticos, y en general se les puede encontrar adheridos a plantas acuáticas que les sirven de alimento, estos presentarían una abertura de concha más alargada. En contraste, para los caracoles cultivados en laboratorio, debido a que se utilizaron recipientes plásticos rígidos y porosos, las características del sustrato duro podrían haber modulado la expresión del fenotipo hacia una abertura más ancha de la concha.

Estudios posteriores deberían evaluar las diferencias ambientales entre las poblaciones estudiadas con el fin de elucidar la real importancia del tipo de sustrato u otros factores para entender la variación en la forma de la abertura de la

concha. Adicionalmente, se requiere realizar experimentos de laboratorio simulando ambientes contrastantes (corrientes, tipo de sustrato, etc.).

Agradecimientos

Se agradece al proyecto FONDECYT 1110188 y al proyecto Domeyko Iniciativa Transversal 1, Universidad de Chile.

Referencias bibliográficas

- Chong, G.D. 1988. The cenozoic saline deposits of the Chilean Andes between 18°00' and 27°00' south latitude. En Bahlburg, H., Ch. Breitreuz y P. Geise (eds) The Southern Andes. Lecture Notes in Earth Sciences 17: 137-151.
- Clapperton, C. 1993. Quaternary paleolakes of the arid regions of South America. En: Clapperton, C. (ed.) Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier, Amsterdam. 489 pp.
- Collado, G., I. Vila y M.A. Méndez. 2011. Monophyly, candidate species and vicariance in *Biomphalaria* snails (Mollusca: Planorbidae) from the Southern Andean Altiplano. *Zoologica Scripta* 40(6): 613-622.
- Graus, R.R. 1974. Latitudinal trends in the shell characteristics of marine gastropods. *Lethaia* 7: 303-314.
- Guerra-Varela, J., I. Colson, T. Backeljau, K. Breugelmans, R. Hughes y E. Rolan-Alvarez. 2009. The evolutionary mechanism maintaining shell shape and molecular differentiation between two ecotypes of the dogwhelk *Nucella lapillus*. *Evolutionary Ecology* 23: 261-280.
- Hurlbert, S.H. y C.C.Y. Chang. 1984. Ancient ice islands in salt lakes of the Central Andes. *Science* 223: 299-302.
- Keller, B. y D. Soto. 1998. Hydrogeologic influences on the preservation of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae), in Salar de Ascotán, northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 147-156.
- Márquez-García, M., I. Vila, L.F. Hinojosa, M.A. Méndez, J.L. Carvajal y M.C. Sabando. 2009. Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologica* 39: 314-318.
- McNair, C.G., W.M. Kier, P.D. LaCroix y R.M. Linsley. 1981. The functional significance of aperture form in gastropods. *Lethaia* 14: 63-70.
- Placzek, C., J. Quade y P.J. Patchett. 2006. Geochronology and stratigraphy of late Pleistocene lake cycles on the southern Bolivian Altiplano: implications for causes of tropical climate change. *Geological Society of America Bulletin* 118: 515-532.
- Risacher, F., H. Alonso y C. Salazar. 2003. The origin of brines and salts in salars: a hydrogeochemical review. *Earth-Science Review* 63: 249-293.
- Rundel, P.W. y B. Palma. 2000. Preserving the unique Puna ecosystems of the Andean Altiplano: a descriptive account of Lauca National Park, Chile. *Mountain Research and Development* 20: 262-271.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences* (2nd Ed.). New York, NY: McGraw-Hill. pp. 213-215.
- StatSoft, Inc. 2007. *STATISTICA* (data analysis software system), v. 8.0. www.statsoft.com.
- Valdovinos, C. 2006. Estado de conocimiento de los gastrópodos dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70 (1): 88-95.
- Vargas, C., P. Acuña y I. Vila. 2004. Relación entre la calidad del agua y la biota en la cuenca Salar de Huasco. En: Fernández, A. y V. Sánchez (eds.) *El agua en Iberoamérica: Experiencias en gestión y valoración del agua*. CYTED-XVII, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Buenos Aires, pp. 145-152.
- Wörner, G., K. Hammerschmidt, F. Henjes-Kunst, J. Lezaun y H. Wilke. 2000. Geochronology (40Ar/39Ar, K-Ar and He-exposure ages) of Cenozoic magmatic rocks from Northern Chile (18-22°S): implications for magmatism and tectonic evolution of the central Andes. *Revista Geológica de Chile* 27: 205-240.

Recibido: 26 de noviembre de 2011.

Aceptado: 31 de enero de 2012.