

NOTAS SOBRE EL CONOCIMIENTO LIMNOLOGICO DE LOS GASTEROPODOS PARANENSES Y SUS RELACIONES TROFICAS. I. AMPULLARIIDAE

Argentino A. BONETTO* y Mónica P. TASSARA**

SUMMARY: Notes on the limnological knowledge of the Paranean gasteropods and their trophic relationships. I. Ampullariidae.

The limnological knowledge about the gasteropods of the Paraná River are rather poor, disperse and very difficult to find and to be applied to the studies related to their multiple relationships in the aquatic environment, including their participation in the water trophic cycles. Thus, a first approach to a synthesis of the several advances is intended here, in order to center the main problems and stimulate possible development ways as well. Aspects with applied interests are also included (fisheries, sanitary problems, weed control). The treatment of each group will be faced separately because of its extension, beginning with the present notes on the Ampullariidae.

El estudio de los gasterópodos acuáticos desde una perspectiva limnológica aun en lo limitado al río Paraná y su cuenca, plantea múltiples problemas difíciles de encarar y resolver. Entre otras causales se destacan las limitaciones del conocimiento biológico, taxonómico y distribucional de sus especies, y la escasez de datos referidos a los aspectos autoecológicos y ecológicos.

No obstante, corresponde señalar que en la actualidad se vienen realizando destacables progresos en investigaciones de ambiciosa cobertura sobre algunos grupos, y que el desarrollo de ciertas líneas de estudios limnológicos proporcionan indirectamente algunos aportes de real interés e importancia, sobre todo en lo relacionado con la comunidad bentónica y las asociadas a la macrofitia. No faltan las investigaciones aplicadas, principalmente sanitarias, entre las que adquieren especial relevancia los moluscos que participan en la transmisión de la esquistosomiasis.

Como es conocido, la alimentación de los gasterópodos considerados se caracteriza por la importancia de los componentes vegetales, que van desde los micro a macroniveles de tamaño. No obstante, se dan vías tróficas alternativas, sea circunstanciales o selectivas que pueden incluir variados integrantes animales de la biota acuática. Pero tal alimento parece limitado en lo esencial a lo capturado en su actividad micrófaga, así como al aprovechamiento de moluscos, insectos, crustáceos, peces y otros animales muertos o muy disminuidos en su actividad vital, aunque no falten citas que acreditan cierta capacidad depredadora. Esto incluye la ingestión de huevos y juveniles de otros gasterópodos y aún de los propios. Aunque es

* Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET, INIDEP, CC 175 (7600) Mar del Plata. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Av. Angel Gallardo 470 (1405) Buenos Aires. Part.: Av. Independencia 2041, 2 "B" (1225) Buenos Aires, Argentina.

** Becaria de la CIC en Div. Zoología Invertebrados, Fac. Ciencias Nat. y Museo, Paseo del Bosque s/n (1900) La Plata. Part.: Calle 67, N° 324, Dpto. 7 (1900) La Plata, Argentina.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325-108X	v. 14/15	n. 25/26	págs. 55-62	1987/8
--------	-----------	-------------------	----------	----------	----------------	--------

difícil discernir entre lo accidental y el ataque directo, tal posibilidad de depredadora parece bien demostrada.

La microfagia representa la vía alimentaria más corriente de los gasterópodos del limnobiós, particularmente de los menos corpulentos. Esta se realiza por la actividad radular sobre superficies relativamente planas y variada consistencia, y puede acompañarse de corrientes ciliares con retención de partículas diversas mediante secreciones mucosas. Ingresando así al tracto digestivo todo lo que puede separarse del sustrato (detritos y microcomponentes vegetales y animales de las comunidades adnatas y yacentes), pudiendo también incorporarse parte del material de base que suele constituir un alimento adicional en el caso del raspado de superficies fácilmente erodables. Los que aprovechan las macrófitas acuáticas extreman el ataque mediante órganos bucales más desarrollados que posibilitan un raspado más profundo de los tejidos vegetales, y aun su desgarramiento, pudiendo producir la perforación y lacerado como surcos más o menos orientados en las partes atacadas. Aunque el aparato digestivo está generalmente bien preparado para aprovechar variadas ofertas energéticas, la observación microscópica de las excretas ponen en evidencia un aprovechamiento por lo común muy disímil.

Los gasterópodos del área estudiada integran fundamentalmente el colectivo biótico asociado a la macrofitia y el del bentos, con posibilidades de tránsito de una comunidad a otra y aún, en diversas especies, de ocupar otras posiciones en el espacio acuático, cual es el caso de poder desplazarse "reptando" invertidos por la película superficial del agua, como componentes circunstanciales del hiponeuston.

En general, los gasterópodos acusan una marcada preferencia por las áreas litorales, sea para reducir los efectos de deriva en el caso de aguas lólicas, para su mejor alimentación y refugio mediante la macrofitia marginal, por requerimientos reproductivos u otros factores. Tal particularidad, además de variados ajustes respiratorios para una vida anfibia temporal, exige con frecuencia superar situaciones de desecación mediante diversos recursos: enterrándose en los sedimentos, ocluyendo la concha mediante un opérculo (que puede ser sellado por sustancias mucilaginosas), formando septos como el ventral posterior de los ancílicos (Hilton Scott 1957; Fernández 1981), u otros similares. En estas condiciones se encuentran también más expuestos a la depredación de sus enemigos naturales, particularmente las aves, algunas de las cuales poseen hábitos malacófagos bien desarrollados y de marcada fidelidad trófica (caso del "halcón caracolero". *Rosthramus sociabilis sociabilis*, respecto a los ampuláridos: *Ampullaria* spp., *Asolene* spp.). Tal actividad depredadora determina también una importante vía de transferencia energética hacia los ambientes de interfase y terrestres aledaños.

FAMILIA AMPULLARIIDAE

Esta familia comprende gasterópodos de mucha importancia limnológica en el sistema del Río de la Plata y en especial del Paraná, en razón de su

abundancia, gran tamaño (< 10 cm en *A. insularum*) y biomasa, y activa participación en el circuito trófico de las aguas, aunque su aporte energético se canalice en gran parte hacia el medio terrestre y de interfase, en lo que intervienen diversos tetrápodos relacionados con los ecosistemas acuáticos.

Comprende cuatro géneros: *Ampullaria* (= *Pomacea*), *Asolene*, *Felipponea* (restringida al río Uruguay) y *Marisa*, con especies de interés e importancia limnológica que, incluso, resultan de significación en el campo aplicado.

Género *Ampullaria* Lamarck 1799 (= *Pomacea* Perry 1810)

Este género comprende un cierto número de especies frecuentemente bien representadas, aunque de distribución no muy clara y no pocos problemas taxonómicos por resolver. *A. insularum* se extendería a la totalidad de los grandes ríos del sistema paranense, (excluyendo el Paraná Superior es decir aguas arriba de los saltos de Guayrá hoy sepultado por el embalse de Itaipú) y ambientes leníticos relacionados, incluyendo las extensas planicies aluviales. *A. canaliculata*, por el contrario, ocupa un amplio territorio que se extiende más lateralmente respecto al eje del Paraná y aun del Uruguay (Olazarri 1984) en ambientes de drenaje más limitado como lagunas, esteros, riachos temporarios, charcas, cunetas y otros leníticos y semi-leníticos similares, en aguas generalmente de mayor mineralización y dureza, pareciendo no darse con la anterior mayores superposiciones de importancia distribucional (Bachmann 1960). No obstante, el territorio ocupado por esta especie sería más extenso aunque no bien definido, sobre todo dentro del amplio marco de América Neotrópica. *A. scalaris* resulta por lo común menos frecuente y de menor porte —si bien se han mencionado variedades y posibles subespecies que limitan tales apreciaciones— ocupando un territorio similar al señalado para *A. insularum*, aunque sin registrarse en el Alto Paraná y Paraná Superior (Castellanos y Fernández 1976). Se extiende septentrionalmente por el río Paraguay hasta su alta cuenca (incluyendo Brasil y Bolivia), con menciones en las nacientes de tributarios cercanos pertenecientes a la cuenca amazónica.

Las ampularias participan de la comunidad bentónica en variados sustratos, permaneciendo con frecuencia más o menos soterradas, sobre todo en períodos desfavorables (temperaturas extremas, desecación, etc.). También se las encuentra asociadas a la macrofitia particularmente cuando jóvenes, sin haberse determinado con mayor precisión especiales preferencias en lo relativo a la selección del sustrato, sea por razones de alimentación, refugio u otras motivaciones. En lo referente a su alimentación, las ampularias han explorado una vasta gama de posibilidades energéticas, aunque en su dieta se destaca la “macrofitofagia” que se acompaña con una “zoofagia” (en lo esencial carroñera) y una peculiar “microfagia”. Esta comprende desde el característico raspado radular de superficies consistentes hasta la concentración y aglutinamiento con mucus de material alimentario particulado flotante, vivo o muerto, a través de corrientes cilia-

res y eficaces maniobras que a tal efecto realiza con el pie (Cazzaniga y Estebenet 1984). La selección del sustrato vegetal, desde luego, depende en alto grado de las posibilidades del medio y/o de cambios operados en la alimentación durante las distintas fases de crecimiento. En términos generales, se podría expresar que cuando jóvenes aparecen asociadas a la hidrofítia que le brinda alimentación y refugio (suelen también concentrarse en torno a alimentos particularmente apetecibles, como frutos de *Solanum malacoxilon* que flotan caídos en el agua, a los que llegan desplazándose como parte del hiponeuston, congregándose a veces centenares de estos gasterópodos con una talla comprendida entre unos 5 a 12 mm); con el crecimiento van tomando posiciones bentónicas marginales, a veces relacionadas con el pleuston anclado en las orillas.

En lo que respecta a la biomasa y densidad de población de los ampuláridos dentro del sistema paranense, se dan marcadas diferencias entre las distintas especies, ambientes y condiciones climáticas e hidrológicas. Colecciones cuidadosas realizadas al efecto o accesoriamente respecto a otros trabajos limnológicos, cuando no mediante algunos métodos indirectos como los basados en el estudio de las conchas vacías reunidas en los comederos del "halcón caracolero", han brindado resultados muy dispares pero que de cualquier forma acreditan una biomasa significativa para *A. insularum*, la que osciló en las distintas operaciones entre unos 30 a 110 kg/ha, peso húmedo escurrido.

Mayores precisiones aportan Poi de Neiff y Neiff 1977 en su trabajo sobre el pleuston de *Pistia stratiotes* en la laguna Barranqueras, Prov. del Chaco, con registros de 12,5 hasta 25 ind/m² (entre unas 100 a más de 250 plantas/m²), dependiendo esto en buena parte de la posición del camalotal; dándose los mayores valores en el "margen" más alejado de la costa. Además, señala Poi de Neiff 1979, haber encontrado en la laguna Totoras, Prov. de Corrientes, hasta 390 ind/1000 g (P.S.) de *Egeria naias* que conforma extensas praderas en el fondo de la misma. Desde luego, la biomasa puede variar mucho con el tamaño de los gasterópodos.

En las primeras fases de crecimiento son bastante aprovechados por los peces en tanto que los individuos mayores son activamente consumidos por tetrápodos de hábitos acuáticos, incluso de gran porte como el yacaré: *Caiman* spp. (Bonetto 1954). Beltzer (1985), por ejemplo, señala que los moluscos constituyen un componente de mucha importancia en la alimentación de la "gallineta grande" o "pacahá" (*Aramides ypecaha*), destacándose notoriamente en sus observaciones *Ampullaria insularum* seguida por planórbidos no identificados y *Marisa* sp. Los ejemplares más pequeños de *A. insularum* eran ingeridos completos, incluyendo caparazón, no ocurriendo lo mismo con las mayores. Gallardo (com. pers.) señala que entre otros importantes depredadores de ampularias se destacan el carao (*Aramus guaranus*), el benteveo (*Pitangus sulfuratus*), las tortugas acuáticas como *Hydromedusa tectifera* e *H. maximiliani* así como los yacarés (*Caiman latirostris* y *C. crocodrilus yacare*), a los que se aludiera antes. En este último caso, los ampuláridos constituyen un componente casi siempre bien repre-

sentado en su ingesta, aunque en muy variado número (Bonetto op. cit.).*

Tal circunstancia se ve facilitada por una variable tendencia de tales gasterópodos a ubicarse marginalmente en aguas playas y desarrollar una vida anfibia mediante una respiración acuática y aérea. El género *Ampullaria* posee la misma o muy similar capacidad para respirar en ambos medios, en tanto que en otros como *Marisa*, la diferencia sería significativa (Freiburg y Hazelwood 1977) con notoria reducción de la respiración aérea en experiencias de laboratorio (aunque se incrementaría con la caída del oxígeno disuelto: Demian 1965). El sifón respiratorio de *Ampullaria* es bastante largo y le permite una más activa respiración en condiciones de soterramiento. En *Marisa* es más corto y quizás limitante de la respiración en tales situaciones. No obstante, esta práctica parece estar mucho más desarrollada que en las ampularias en nuestras aguas.

En relación al tema, es de señalar la destacable oferta energética que supone la masa de huevos de estos gasterópodos, ubicados a una variable altura fuera del agua, sobre el tallo u hoja de las plantas o sobre cualquier material de suficiente resistencia que pueda servirle de sustrato. Como es bien conocido, la puesta de *A. insularum*, *A. canaliculata* y *A. scalaris*, se destaca con facilidad por los colores rojizos que presentan —aunque con variables tonalidades según las especies— y se caracterizan por su ligera cubierta calcárea, transparente, y disponerse generalmente en paquetes alargados cilindroideos, donde los huevos aglutinados con mucus se acomodan en varias camadas, en paquetes que pueden extenderse entre los 5 y 10 cm, según las especies, totalizando unos 2.000 a 3.000 huevos, de unos 2,5 - 3 mm de diámetro (Bonetto y Ezcurra 1966). El color relevante rojizo de los huevos de las especies locales de ampularias constituye un tema que ha dado y da lugar a muchas especulaciones ecológicas, fisiológicas y evolutivas, tal como lo señalan Cazzaniga y Estebenet 1984. Se han formulado así varias hipótesis para explicar esta particularidad que van desde la ya desechada influencia de la dieta (con colores rojizos para los “carnívoros-omnívoros” y verdosos para los “herbívoros”) a una función aposemática disuasora de posibles depredadores por el sabor desagradable o carácter tóxico de los huevos (que parece significativa en relación a muchos posibles depredadores) hasta la protección de radiaciones de onda corta señalándose también que la presencia de carotenoides y proteínas de reserva cumplirían funciones de importancia en la preservación de la puesta. De cualquier modo, el ataque a las puestas parece bastante limitado aunque no tanto como suele admitirse corrientemente. Pero, es dificultoso establecer si el ataque es resultado de una cierta selección ante otros alimentos o si sólo responde a la carencia circunstancial de éstos.

En lo relativo al hombre, no parece existir ninguna predisposición hacia el consumo de ampuláridos y/o sus huevos; por el contrario, su inconve-

* Quizá corresponda señalar aquí que en los trabajos efectuados, los peces raramente superaron el 30% de la ingesta de estos yacarés, con muy escasa representación de las pirañas (*Serrasal-mus* spp.).

niencia real o pretendida como alimento se inscribe en un sustrato folclórico poco claro pero bastante difundido. Pese a ello, el empleo como alimento de estos gasterópodos y géneros próximos, parece haber tenido cierta importancia entre pobladores indígenas del NE, como pudo apreciarse en los trabajos del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL) en el amplio sistema de esteros de Iberá, Prov. de Corrientes. También se han encontrado restos de *Felipponea elongata* en yacimientos indígenas, en Concordia, en la cuenca del río Uruguay (Castellanos y Fernández 1976).

Un aspecto particularmente significativo de estos gasterópodos, es el referido a la fuerte presión de consumo que ejercen sobre las plantas acuáticas, que, incluso, brindaría las posibilidades de aplicación a su control (Cazzaniga y Estebenet 1984). La presión de consumo parece bastante alta, estableciéndose en laboratorio que *A. canaliculata* ingiere entre 12 y 15 gramos de *Chara vulgaris* por día, con mayor consumo en ejemplares de una talla comprendida entre 55 y 65 mm de largo. El consumo registrado en relación a la talla resultaría menor al estimado más septentrionalmente con otras hidrófitas (Prov. de Corrientes).

Al parecer, estos gasterópodos no atacarían o muestran poca disposición por el consumo de plantas emergentes (Bachmann 1960, Poi de Neiff 1979), pero consumen activamente a la mayor parte de las otras hidrófitas. Se daría así una clara selectividad (quizás un buen grado dependiente de las posibilidades y esfuerzos de captación del alimento), lo que también se reflejaría en el grado de aprovechamiento de la ingesta y, consecuentemente, en las características de las deyecciones, que incorporarían al limnótomo detritos de muy variada capacidad de sustentación para la biota dependiente.

Género *Asolene* d'Orbigny 1837

Este género comprende varias especies, al parecer con diferencias bien marcadas en su distribución. En el valle del Paraná y su planicie aluvial la especie característica es *Asolene puelchella*, que se ubica tanto en la vegetación acuática como en el sedimento de fondo y con una clara tendencia a participar con el crecimiento de colectivos bentónicos, preferentemente marginales, donde permanece más o menos enterrada. *A. spixi* vendría a ocupar un lugar periférico similar al caso de *Ampullaria canaliculata*, donde puede adquirir considerable densidad de población. Con el crecimiento resulta bentónica y de posición ambigua ya que se encuentra frecuentemente en la parte arraigada de la vegetación marginal o cuando la flotante se "aplasta" contra el fondo, registrando por lo común períodos de desecación en los someros limnótomos que puebla. Como la anterior, tendría sólo cierto significado en la alimentación de los peces pequeños pero de moderado a importante en lo relativo a las aves y otros tetrápodos malacófagos.

Asolene americanista, muy relacionada y quizás una subespecie de *A. megastoma* del río Uruguay, sólo parece circumscripita al Alto Paraná (Cas-

tellanos y Fernández 1976); ocasionalmente puede presentar considerable abundancia sobre todo en áreas marginales y al abrigo de la corriente. Datos relativos a su aprovechamiento por parte de peces u otros depredadores son muy escasos y de difícil valoración.

Género *Marisa* Gray 1824

Constituye un género muy característico por su concha aplanada, planorbiforme, que alcanza un tamaño de 3,5 - 4 cm de diámetro en *M. planogyra*. Esta, junto con *M. chiquitensis* (citada en el Alto Paraguay por Quintana 1982), se encontrarían limitadas en la cuenca paranense al eje potámico Paraguay-Paraná Medio, con gradual reducción austral de su abundancia. La especie no se registraría en los tramos del Paraná ubicados aguas arriba de su confluencia con el Paraguay. *M. planogyra* puede desarrollar poblaciones numerosas, sobre todo en ambientes leníticos, encontrándose asociada a la vegetación y más frecuentemente en los sedimentos marginales, permaneciendo por lo común, más o menos enterrada.

Las crecientes investigaciones biológicas y ecológicas relativas a las especies del género, se ven estimuladas por la posibilidad de que estos moluscos puedan servir eficazmente al control biológico de las especies de *Biomphalaria* spp. que intervienen en la propagación de la esquistosomiasis. De tal modo la bibliografía (sobre todo referida a *M. cornuarietis*, de áreas más septentrionales de América Neotrópica) resulta bastante frondosa pero está focalizada prácticamente hacia estos aspectos aplicados, con escasas o moderadas aportaciones de real interés limnológico.

Aunque se admite que existiría una deliberada aunque muy variable actitud depredadora por parte de *M. cornuarietis* sobre los huevos de las puestas de *Biomphalaria glabrata* (en lo que juegan factores ambientales, genéticos, de edad, fisiológicos —madurez sexual en cada sexo— y experiencia previa sobre tal tipo de alimentación), no faltan trabajos que relativizan tal particularidad, estimando que tal gasterópodo no representaría un buen depredador, como lo evidencia —entre otras características limitantes— la falta de un incremento en la depredación con el incremento de la densidad de las puestas o desoves, y que su actividad sólo resultaría efectiva en muy altas concentraciones, estimadas en un individuo cada 150 a 300 cm² (Cedeño-León y Tomás 1983). Asimismo, los trabajos de campo no parecen resultar de clara valoración (Paraense 1987).

En cuanto a su fuerte presión de consumo sobre la macrofitia, poco o nada parece saberse con certeza en lo relativo a *M. planogyra*, en tanto que las referencias a *M. cornuarietis* hacen mención a un amplio espectro de hidrófitas atacadas, las que se dan en nuestro medio o por lo menos están representadas por especies muy próximas (Cazzaniga y Estebenet 1984).

M. planogyra tendría una dieta fundamentalmente micro-macrofitófaga, por lo menos en las primeras etapas de su desarrollo, para entrar a alternar este régimen con otro carnívoro que, si bien esencialmente carroñero, presentaría también una cierta definida preferencia por los huevos y crías de

planórbidos u otros gasterópodos. Pero, fuera de su activa fitomacrofagia, las referencias a su participación en el circuito trófico de las aguas resultan bastante vagas y escasas.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- BACHMANN, A. O., 1960. Apuntes para una hidrología argentina. II *Ampullaria insularum* Orb. y *A. canaliculata* Lam. Observaciones biológicas y ecológicas. En: Congreso Latinoamericano de Zoología, La Plata 1: 19-26.
- BELTZER, A., 1985. Ecología alimentaria de *Aramides ypecaha* (Aves, Rallidae) en el valle aluvial del río Paraná Medio (Argentina). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 16 (1): 73-83.
- BONETTO, A. A., 1954. Informe técnico sobre la malacofauna de interés aplicado en el Paraná Medio. Jefe Dpto. Biología Animal, Parasitología y Zooecología. Secr. de Agricultura, Ganadería e Industrias, Prov. Santa Fe. 34 págs.
- BONETTO, A. A. y EZCURRA DE DRAGO, I., 1966. Notas Malacológicas. 1. Moluscos paranenses en aguas uruguayas y sur del Brasil. 2. Notas sobre desoves de algunos gasterópodos dulceacuícolas. *Physis* 26 (71): 121-127.
- CASTELLANOS, Z. J. y FERNANDEZ, D., 1976. Mollusca Gasteropoda: Ampullariidae. En: *Fauna de Agua Dulce de la Rep. Argentina*. CONICET-FECIC, Argentina. 15 (1): 7-33.
- CAZZANIGA, N. J. y ESTEBENET, A. L. 1984. Revisión y notas sobre los hábitos alimentarios de los Ampullariidae. *Historia Nat., Corrientes* 4 (22): 213-224.
- CEDEÑO-LEON, A. y THOMAS, J. D. 1983. The predatory behaviour of *Marisa cornuarietis* on eggs and neonates of *Biomphalaria glabrata*, the snail host of *Schistosoma mansoni*. *Malacologia* 24 (1-2): 289-297.
- DEMIAN, E. S., 1965. The respiratory system and the mechanism of respiration in *Marisa cornuarietis* (L.). *Arkiv för Zoologi*, ser. 2, 17: 539-560.
- FERNANDEZ, D., 1981. Ancyliidae. En: *Fauna de Agua Dulce de la Rep. Argentina*. CONICET-FECIC, Argentina. 15 (7): 101-112.
- FREIBURG, M. W. y HAZELWOOD, D. H. 1977. Oxygen consumption of two amphibious snails: *Pomacea paludosa* and *Marisa cornuarietis* (Prosobranchia: Ampullariidae). *Malacologia* 16 (2): 541-548.
- HILTON SCOTT, M. I., 1957. Estudio morfológico y taxonómico de los ampuláridos de la República Argentina. *Rev. Mus. Arg. C. Nat. "B. Rivadavia"* C. Zool. 3 (5): 231-333.
- OLAZARRI, J., 1984. *Pomacea insularum* y *Pomacea scalaris* (Moll. Gastro.) en aguas de la República Oriental del Uruguay. *Com. Soc. Malac. Uruguay* 6 (47): 215-223.
- PARAENSE, W. 1987. Control of schistosomiasis Mansoni en outlook from current expectation. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 82 (4): 1-12.
- POI DE NEIFF, A., 1979. Invertebrados acuáticos relacionados a *Egeria naias* (Planch.) con especial referencia a los organismos fitófagos. *Ecosur* 6 (11): 101-109.
- POI DE NEIFF, A. y NEIFF, J. J., 1977. El pleuston de *Pistia stratiotes* de la laguna Barranqueras (Chaco, Argentina). *Ecosur* 4 (7): 69-101.
- QUINTANA, M. G., 1982. Catálogo preliminar de la Malacofauna del Paraguay. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. "B. Rivadavia"*. Zoología 11 (3): 61-158.

AGRADECIMIENTOS

A los distintos colegas y en especial al Dr. J. M. Gallardo, por la muy valiosa colaboración prestada en el desarrollo del trabajo. Al personal del Ministerio de Agricultura de la Prov. Santa Fe, por su muy generosa contribución en las difíciles tareas de campaña durante las etapas iniciales de los estudios realizados.