

Universidad de Alicante, España
Universidad de Pinar del Río, Cuba

Variación estacional de la densidad poblacional,
patrón de actividad y uso del hábitat de *Caracolus*
sagemon (Mollusca: Camaenidae) en la Reserva Ecológica
Siboney-Juticí, Cuba

Tesis doctoral presentada por
MSc David Maceira Filgueira,
dirigida por
Dr C José Espinosa y Dr C Germán López Iborra

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores Dr C José Espinosa y Dr C Germán López por todas sus enseñanzas, asesoramiento, críticas y apoyo constante.

A las Universidades de Alicante y de Pinar del Río por darnos esta oportunidad, en especial, al Profesor Dr C Antonio Escarré por su preocupación y apoyo al programa de doctorado.

A todo el personal de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí.

A mi familia.

Por sus revisiones e importantes críticas:

Al Dr C Antonio Mijail Pérez Pérez (GAIA, Nicaragua) y al Dr C Bernardo Reyes Tur (Universidad de Oriente, Santiago de Cuba),

Al Dr C Luís de Armas Chaviano (IES, La Habana), al Dr C Carlos Naranjo López (BIOECO, Santiago de Cuba) y al Dr C Gabriel Garcés González (BIOECO).

A la Dr C Teresa Rodríguez López (Universidad de Santiago de Compostela, España), a la Dr C Josabel Belliure (Universidad de Alcalá de Henares, España).

Al Dr C Vicente Berovides Álvarez (Universidad de La Habana). Al MSc Alejandro Fernández Velázquez (CISAT, Holguín) y a MSc Liana Bidart Cisneros.

Al Dr C Julio A. Genaro (York University, Canada) y al Al Dr C José Luis Fontenla (MNHN, La Habana).

Al Dr C Nicasio Viña Dávila (BIOECO) por introducirme al estudio de los moluscos cubanos. Al Consejo Científico de BIOECO y a los colegas del Departamento de Zoología. Al Ing. Agrónomo Florentino Bermúdez (BIOECO) y MSc Eddy Martínez Quesada (CIMAC, Camagüey) por la identificación de las plantas.

A la MSc. María del Carmen Fagilde Espinosa (BIOECO) por su ayuda en ecología de epífitas, al Lic. Maíke Hernández (Instituto de Ecología y Sistemática). Al Diseñador gráfico Luis Antonio Casanellas Cué quien gentilmente diseño la cubierta de este documento.

DEDICATORIA

A mi esposa, Beatriz, y mis hijos, David y Beatriz.

A todos los miembros y colaboradores de las desaparecidas Sociedad Malacológica "Carlos de la Torre" y de la Sociedad de Historia Natural "Felipe Poey", a los malacólogos históricos y presentes cuyos legados resultan indispensables.

Resumen

En Cuba no existen estudios poblacionales de algún molusco terrestre endémico por un tiempo tan prolongado. Así esta tesis tiene la importancia de contribuir al conocimiento de la variación de la densidad poblacional y su estacionalidad, de la actividad y la relación de *Caracolus sagemon* con la vegetación y su microhabitat la planta epífita *Tillandsia fasciculata*. Este análisis aportará la información necesaria para los planes de manejo de esta especie endémica en nuestro archipiélago. Esta tesis brinda toda la información existente sobre los diferentes estudios realizados a la familia Camaenidae en Cuba, también sobre su origen filogenético y aportes taxonómicos. El objetivo del presente estudio es caracterizar la ecología de los individuos adultos y juveniles de este caracol que habita que en las condiciones del Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica "Siboney-Juticí". Los individuos adultos permanecen en la población, con valores medios de densidad poblacional durante los períodos poco lluvioso y lluvioso, mostrando en mayo el máximo valor. Los individuos juveniles durante el período poco lluvioso mostraron valores medios de densidad poblacional y están en mayor número durante noviembre y diciembre. Durante el período lluvioso dominan valores medios de densidad poblacional con máximos valores en mayo y julio. En ambas clases de edad la temperatura y la humedad relativa no mostraron correlación con la densidad poblacional en el período poco lluvioso; pero sí para el período lluvioso. Los individuos adultos tienden a valores similares de densidad poblacional cada 6.8 meses y los juveniles cada seis meses. Cada período climático mostró un modelo diferente que explica la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles en relación con la estructura de la vegetación. Los individuos adultos durante el período poco lluvioso estuvieron influenciados mayormente por la cobertura del suelo y disminuciones del recubrimiento entre 0-30cm y variaciones de la cobertura de *T. fasciculata*; mientras que en el período lluvioso lo fueron esta última variable y la cobertura del dosel junto a los recubrimientos de los estratos más altos. En los individuos juveniles la cobertura de *T. fasciculata* fue la más importante. Se encontró que *C. sagemon* habitó preferentemente los individuos de *T. fasciculata* que alcanzaron un gran diámetro superior y se dispusieron sobre tronco y ramas de grosor parecidos. Como adaptación a las condiciones de vida a dicho microhabitat y formación vegetal *C. sagemon* reduce la talla de la concha y el largo y ancho de la abertura de la concha para regular la pérdida de agua y reducir la depredación. También ensancha la espira al final de la ontogenia para alcanzar la talla adulta y mantiene una concha plana y aquillada para reptar entre las axilas de *T. fasciculata*. Los individuos adultos y juveniles establecieron un ritmo diario que comenzó con la defecación, luego la locomoción y alimentación, y finalmente la cópula en adultos. Existe un descanso por dos horas para reanudar la actividad después de la medianoche y antes o cerca del amanecer regresan a sus sitios de refugio diurno. Los individuos adultos y juveniles durante el período poco lluvioso permanecen mayormente en dormancia aunque en los meses iniciales y finales pueden reptar y alimentarse. Durante el período lluvioso se mantiene activos, y esta actividad es más acentuada para los meses finales (septiembre y octubre) pudiendo iniciar la dormancia si las condiciones se vuelven desfavorables. Todos estos resultados sobre la ecología de ambas clases de edad de *Caracolus sagemon* son de gran importancia para la protección y manejo de la población que habita en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí y en general para sus restantes poblaciones en su área de distribución nacional. El estudio en relación con la epífita *T. fasciculata* aportó datos sobre su ecología, uso de forófitos y tamaño de algunas de sus estructuras. Todo lo cual demuestra la coevolución entre ambos organismos (planta y caracol).

INDICE

	Pág.
Capítulo 1. Introducción General	
1.1 Los moluscos: origen.....	1
1.2. Los moluscos: perjuicios y utilidad para el hombre	3
1.3. Aportes más importantes al estudio de los moluscos terrestres cubanos.....	5
1.4. Malacofauna terrestre cubana en relación con las Antillas Mayores	18
1.5. Localidades notables de moluscos terrestres cubanos	24
1.6. Sinopsis del área de estudio	27
1.7. Objetivo general de la tesis	28
1.8. Objetivos específicos de la tesis	28
1.9 Referencias	30
Capítulo 2. Antecedentes	
2.1. Introducción	59
2.1.1. Objetivos	59
2.2. Origen filogenético de la familia Camaenidae y estudios taxonómicos	59
2.3. Estudios sobre distribución geográfica en Camaenidae	64
2.4. Estudios ecológicos en Camaenidae.....	64
2.5. Estudios anatómicos en Camaenidae.....	65
2.6. Estudios bioquímicos, fisiológicos y sobre parasitosis en Camaenidae	65
2.7. Estudios biométricos en Camaenidae	67
2.8. Estudios sobre conservación en Camaenidae	67
2.9. Depredación sobre los moluscos terrestres cubanos por vertebrados e invertebrados	67
2.10. Estudios ecológicos sobre moluscos terrestres en áreas xerófitas de Cuba	70
2.11. Referencias	72
Capítulo 3. Área de estudio	
3.1. Introducción	85
3.1.1. Objetivos	85
3.2. Subregión Sierra Maestra. Características generales.....	85
3.3. Reserva Ecológica Siboney - Juticí. Características generales.....	89
3.4. Caracterización de las parcelas de trabajo	104
3.5. Referencias	107
Capítulo 4. Variación temporal de la densidad poblacional	
4.1. Introducción	113
4.2. Objetivos	124
4.3. Materiales y métodos	125
4.4. Resultados	129
4.5. Discusión	140
4.6 Referencias	155

Capítulo 5. Relación entre la estructura de la vegetación y la densidad poblacional

5.1. Introducción	167
5.2. Objetivos	170
5.3. Materiales y métodos	171
5.4. Resultados	174
5.5. Discusión	179
5.6. Referencias.....	188

Capítulo 6. Relación entre el microhabitat *Tillandsia fasciculata* y la biometría de la concha de *Caracolus sagemon*

6.1. Introducción	195
6.2. Objetivos	198
6.3. Materiales y métodos	199
6.4. Resultados	208
6.5. Discusión.....	224
6.6. Referencias.....	244

Capítulo 7. Variación temporal de la actividad de *Caracolus sagemon*

7.1. Introducción	253
7.2. Objetivos	256
7.3. Materiales y métodos	257
7.4. Resultados	261
7.5. Discusión	274
7.6. Referencias.....	285

Capítulo 8. Conclusiones..... 293

Capítulo 1. Introducción general

1.1.Los moluscos: origen

El origen de los moluscos es marino y en este ambiente se encuentran todas sus clases vivientes. Los miembros de la clase Gastrópoda lograron conquistar con éxito los ambientes terrestres, hasta el punto que de las 60000 especies de gastrópodos actuales, la mitad son terrestres, unas 25000 son marinas y el resto viven en las aguas dulces. Dos linajes evolutivos diferentes originaron a los moluscos terrestres: Prosobranchia y Opisthobranchia. La subclase Prosobranchia dio origen a caracoles terrestres más primitivos, menos diversos, que presentan un sólo par de tentáculos con los ojos situados cerca de sus bases, un opérculo córneo o calcificado, branquias, ausencia de mandíbula y dioicos. Mientras que la subclase Opisthobranchia dio origen a pulmonados marinos y terrestres caracterizados por pulmón, cuatro tentáculos, mandíbula y son hermafroditas, tienen un sólo riñón funcional y carecen de opérculo (Espinosa y Ortea, 2009).

Para la conquista del medio terrestre los gasterópodos tuvieron que prescindir del agua para realizar algunas funciones vitales, como respirar oxígeno directamente del aire, adaptarse a nuevas fuentes de alimentos, cambiar su modelo de reproducción y desarrollar una envoltura protectora eficiente para el huevo. Esta reproducción por huevos muestra un desarrollo directo ametamórfico, en el cual el embrión se transforma gradualmente en juvenil, sin recapitular las fases larvarias intermedias de manera que del huevo eclosiona ya un juvenil completamente formado (Espinosa y Ortea, 2009).

El Phylum Mollusca es una línea evolutiva muy antigua, de antes del Período Cámbrico, con formas, anatomía, ecología y fisiología muy diversas (Barker, 2001). Se estima que los moluscos surgieron hace 600 millones de años y que en la actualidad alcanzan mayor número de especies que todos los vertebrados vivientes (Sutty, 1990), siendo superados sólo por los artrópodos (Sutty, 1990 y Wye, 2000), aunque existe discrepancia en cuanto a la cantidad de especies de moluscos. Sabelli (1980) apunta 100 000 especies, Margulis y Schwartz (1988) 110 000, Boss (1982) refiere 50 000, en tanto que Abbott (1989) estima unas 60 000 de las cuales 30 000 son terrestres.

Según muestra el registro fósil, los moluscos tuvieron una gran diversificación en la transición Ediacárico-Cámbrico, no obstante hubo otra radiación durante el Cámbrico Cercano (Seilacher, 2005). Uno de los moluscos fósiles más antiguos conocidos actualmente es *Odontogriphus omalus* Conwa y Morris del que se piensa pertenece a una línea de moluscos muy temprana que probablemente se originó en el Período Ediacárico Neoproterozoico (Caron *et al.*, 2006).

Las evidencias fósiles del cuerpo de *Kimberella* Glaessner y Wade y las huellas de *Radulichnus* de los sedimentos marinos del Ediacárico demostraron el establecimiento de los moluscos bilaterales micrófagos al menos 555 millones de años atrás. La transición de los moluscos en las condiciones del suelo marino del Neoproterozoico hasta los moluscos habitando en el lecho fluido del Phanerozoico fue regida por un cambio más intenso orientado verticalmente a través del límite Precámbrico/Cámbrico. En dichos períodos existió una extensa capa microbiana desde las aguas profundas hasta la costa, demostrado en la asociación de *Odontogriphus omalus* con la cianobacteria *Moraina*, esta alga fue probablemente la fuente de alimento y el sustrato más estable para una serie de moluscos bentónicos del Cámbrico Medio adaptados a las condiciones de los sustratos del Neoproterozoico (Caron *et al.*, 2006).

Espinosa y Ortea (2009) plantean que los registros fósiles más antiguos sitúan el origen de los moluscos terrestres en la era Paleozoica, desde el Período Devoniano y los principios del Pérmico, entre 350 a 260 millones de años atrás. Luego ocurre una gran laguna, en la que no hay registros fósiles durante los siguientes 190 millones de años, era Mesozoica; en el Paleoceno, hace unos 70 a 65 millones de años, aparecen los primeros registros fósiles de las familias actuales. Los moluscos terrestres, representados por la clase Gastropoda, constituyen una de las más importante radiaciones adaptativas sobre la tierra con alrededor de 30000-35000 especies (Solem, 1984). Se estiman unas 35000 especies terrestres siendo unos constituyen una de las más importante radiaciones adaptativas sobre la tierra con alrededor de 30000 de los más exitosos y diversos grupos animales en los ecosistemas de la tierra. Se confirmó que las especies de Succinoidea presentan un origen monofilético, junto a su grupo hermano Stylommatophora (Barker, 2001). Los moluscos pulmonados de Stylommatophora presentan un origen monofilético según los análisis de filogenia molecular realizados, no obstante hay evidencias de que la familia Camaenidae pueda tener un origen difilético y que las especies de la misma familia presentes en el Nuevo y Viejo mundo no son grupos hermanos (Wade *et al.*, 2000).

Las babosas terrestres presentan un origen polifilético con grupos hermanos establecidos. Mientras que los moluscos pulmonados de Stylommatophora sugieren haberse originado en el supercontinente Gondwana en el período Mesozoico, donde tuvieron una amplia distribución antes de la fragmentación de este continente que comenzó hace 150 millones de años. Durante el período Mesozoico existió una diversificación que quedó reflejada en el Paleozoico. Posteriormente algunas superfamilias se diversificaron en el Cretáceo Tardío ó Terciario Reciente donde se registran la mayor diversidad de fósiles de Stylommatophora (Wade *et al.* (2000).

1.2. Los moluscos: perjuicios y utilidad para el hombre

1.2.1. Acción como plagas

Anualmente los moluscos plagas ocasionan pérdidas por millones de dólares a la economía en su actividad de alimentarse de cultivos, flores ornamentales, de semillas, granos y frutos. También se han desarrollado aerosoles y venenos para controlar la acción plaga de muchas especies. Esto obliga a muchos gobiernos a evaluar la acción de los moluscidas sobre el medioambiente, el hombre y los propios moluscos (Abbott, 1989). Referido a babosas no pulmonadas, Veronicellidae, han sido registradas varias especies como plagas del café, plátano, tabaco, frijol y de la horticultura y floricultura pertenecientes a *Veronicella* Blainville y *Sarasimula* Grimpe y Hoffmann (Thomé, 1993).

En babosas pulmonadas se registran como plagas de la agricultura diferentes especies de *Arion* Ferussac, *Deroceras* Rafinesque, *Lehmannia* Heynemann, *Limax* Linneo, *Ariolimax* Morch, *Milax* Gray y *Testacella* Cuvier. Para caracoles terrestres se incluyen diferentes especies de *Cryptomphalus* Charpentier, *Helix* Linneo, *Theba* Risso, *Otala* Schumacher, *Cepaea* Held, *Cernuella* Schluter, *Candidula* Kobelt, *Xerolenta* Monterosato, *Oxyloma* Westerlund, *Succinea* Draparnaud, *Bradybaena* Beck y *Zonitoides* Lehmann. Una atención especial merece el caracol cubano *Zachrysia provisoria* (Pfeiffer) (Camaenidae) quien en Miami, EE.UU se ha constituido en una terrible plaga de plantas ornamentales (Rosseta, 2008). Se ha observado que *Orthalicus maracaibensis* Polsboy causa la muerte parcial o total de las plantas de naranja dulce *Citrus sinensis* (L.) y de la lima *Citrus latifolia* Tanaka, en Yumare, estado Yaracuy, Venezuela (Ordosgoitti, 1999).

1.2.2. Acción sobre la salud humana

Muchas especies de la familia Veronicellidae son hospederos intermediarios de parásitos que afectan la salud humana. Ha sido registrada *Sarasinula plebeia* (Fischer) como hospedero intermediario de *Angiostrongylus costaricensis* Morera y Céspedes y de *A. cantonensis* (Chen) por Botero y Restrepo (1992). Estos parásitos causan angiostrongiliasis intestinal y meningoencefalitis eosinofílica (Malek, 1985).

En Cuba ha sido hallado *A. cantonensis* en varias especies de caracoles terrestres y fluviales que incluyen, entre otras, a especies de la familia Camaenidae (*Zachrysia auricoma* (Férussac), *Z. guanensis* (Poey) y *Caraculus sagemon*) (Bouza *et al.*, 1998). Las especies *Z. auricoma* y *Succinea* sp. han sido halladas como vectores de interés médico en la Universidad de Camagüey, Cuba, como potenciales transmisores de Angiostrongylosis (García *et al.*, 2008). Existe un riesgo de infección por Salmonella y huevos de parásitos por babosas y caracoles asociados al consumo de vegetales frescos. Los tremátodos que causan enfermedades en mamíferos y aves pasan parte de su ciclo de vida dentro de un molusco hospedero intermediario (Abbott, 1989).

Una minoría de moluscos puede representar un riesgo para el hombre. Los pulpos y los caracoles marinos del género *Conus* Linneo tienen una picadura muy venenosa que puede ser fatal. Cuando hay una “marea roja”, u otras floraciones del plancton nocivo, o cuando hay altas concentraciones de bacterias en las aguas residuales, los bivalvos por ser filtro-alimentadores pueden concentrar las toxinas de los microorganismos flotantes dentro de sus tejidos y llegar a ser temporalmente un alimento muy tóxico (Anderson, 1995). Los caracoles pueden actuar como medios para dispersar virus y esporas de hongos (Cabaret y Morand, 1990).

1.2.3. Utilidad para el hombre

Los caracoles terrestres constituyen el recurso trófico de muchas especies de animales (Goodhart, 1962; Reichardt *et al.*, 1985). La mayoría de las especies son herbívoras y transforman la materia vegetal en humus muy eficazmente (Rollo, 1988 a, b; Fröber *et al.*, 1993; Curry, 1994; Hatzioannou *et al.*, 1994; Baur *et al.*, 1994, 1999), y se les considera un medio excelente de dispersión natural de las plantas inferiores de las que se alimentan (Fröberg *et al.*, 1993, 2001). También constituyen un control biológico de las algas, líquenes y hongos, que crecen sobre las plantas de interés económico (Maceira, 1998).

El regreso de la concha al suelo, después de la muerte del animal, permite que los minerales que la componen sean absorbidos por las plantas nuevamente (Maceira, 2001). En varios países de Europa, fundamentalmente, muchas especies de caracoles constituyen una fuente de alimento (Iglesias y Castillejo, 1997). En Europa la carne de las especies de *Helix* que se consume contiene entre un 12 y un 16 % de proteínas y tan sólo 0.5 a 0.75 % de grasas (del resto un 2 % son sales y más del 80 % agua). En este continente el uso de los caracoles como alimento, ya sean terrestres o marinos data de la Edad de Piedra y en la segunda mitad del siglo XX su consumo se incrementó siendo insuficiente la recolección en el medio natural, lo cual obligó a desarrollar granjas para la cría de caracoles (Espinosa y Ortea, 2009).

En Cuba han sido utilizados como artículos artesanales (Bidart, 1997) las especies de *Polymita* y *Caraculus*. Aunque no hay evidencias actuales ni precolombinas del consumo humano de caracoles terrestres en Cuba, quizás por la abundancia de recursos marinos (cobos, melongenas y ostiones), la existencia de un suelo apropiado para la agricultura, la posibilidad de caza menor (iguanas, guacamayos y jutías) no había necesidad de usar este recurso alimenticio. En Cuba las comunidades de campesinos, tradicionalmente, han aplicado la baba del caracol sobre irritaciones producidas por las ortigas o para curar los “ojos de pescado”. Actualmente en Europa se comercia una crema producida a partir de caracoles para el tratamiento de la piel (Espinosa y Ortea, 2009). También los moluscos pueden ser utilizados como indicadores de contaminación, debido a la posibilidad de almacenar en sus tejidos y conchas contaminantes químicos y metales pesados (Beeby y Richmond, 2001 a, b).

1.3. Aportes más importantes al estudio de los moluscos terrestres cubanos

Para nuestro archipiélago se plantea que los moluscos terrestres se caracterizan por una notable diversidad de especies, la abundancia de sus poblaciones y la gran variedad de formas y colores que poseen sus conchas (Espinosa *et al.*, 1994), perteneciendo a la Región Neotropical para moluscos terrestres (Abbott, 1989). En Cuba se han citado numerosos taxa infragenéricos en la malacofauna terrestre, siendo significativo el alto número de especies (1396, según Espinosa y Ortea, 2009) y subespecies (1299 ó 2139) estimadas (Espinosa *et al.*, 1994 y Espinosa y Ortea, 1999). Estos datos son cercanos a los citados por Boss (1971) para las islas Filipinas (1100 ó 3000) y Hawai (1308).

También Espinosa *et al.* (1994) han registrado un alto porcentaje de endemismo para Cuba (96.1%), causado al parecer por un largo período de aislamiento (Pérez, 1994a) como señalan también los estudios realizados en otras islas.

Los caracoles terrestres cubanos de la subclase Prosobranchia están representados por 476 especies, agrupadas en 52 géneros (38 endémicos), 72 subgéneros (67 endémicos) y 6 familias. La familia Annulariidae es la más numerosa y contiene 364 especies y 772 subespecies, ordenadas en 4 subfamilias, 35 géneros (31 endémicos) y 74 subgéneros (66 endémicos). El endemismo en este grupo es muy alto (99.1%). Mientras que los pertenecientes a la subclase Pulmonata poseen 915 especies (y más de 1400 subespecies), agrupadas en 100 géneros, 26 familias, 14 superfamilias y un orden (con dos subórdenes). La familia Urocoptidae es la más extensa con un total de 572 especies (y 676 subespecies), ordenadas en 5 subfamilias, 41 géneros (37 endémicos) y 65 subgéneros (60 endémicos). El endemismo de este grupo es alto (94.3 %). En general para Cuba el 95.8% de las especies de moluscos terrestres son endémicas. En la subclase Gymnomorpha (babosas) observamos cinco especies (3 géneros) de una familia (Espinosa y Ortea, 2009).

Las primeras descripciones de especies terrestres cubanas, no fueron adjudicadas a Cuba. Así Bonnani en 1684 (*Recreatio Mentis Oculi*) mostró una ilustración del endémico terrestre *Polymita* Beck. Posteriormente Müller (1774, *Verm. Terr. Fluv.* 2:145) nombró a *Buccinum fasciatus* conocido hoy como *Liguus fasciatus* (Müller), uno de nuestros caracoles más notablemente coloreados y de talla grande (Jacobson, 1972). Así tenemos que estos mismos caracoles fueron tratados por Chemnitz (1786) quien los describió e ilustró y denominó a los hoy *Liguus fasciatus*, como caracol marino dentro de los Buccinidae y a *Polymita picta*, como caracol de la China. Luego Born (1780) indicó a *Polymita picta* procedente de Italia (Espinosa y Ortea, 2009). Todas las fotos son del autor de la tesis, excepto cuando se señale lo contrario.



Figura 1.1. *Polymita picta* (Born). Jauco, Imías, Guantánamo, Cuba.



Figura 1.2. *Liguus fasciatus* (Müller). Aguadores, Santiago de Cuba, Cuba.

Una situación similar a la anterior sucedió en los inicios del siglo XIX. Wood (Index Testaceologicus 1825: 164) reportó a *Helix picta* y Lea (1834, Trans. Amr. Phil. Soc. 5: 49, pl 19, fig. 57) describió *Helicina pulcherrima*, actualmente conocidas como *Polymita picta* y *Emoda pulcherrima*. La primera concha descrita y con pertenencia para Cuba fue *Helix bonplandi* Lamarck, 1822, *Hist. Nat.*, 6 (2): 72 (= *Eurycampta bonplandi*), según Jacobson (1972).

Fue a partir del 4 de enero de 1839 que se organizó el estudio de los moluscos cubanos cuando llegó a Cuba, por el puerto de La Habana Ludwig Georg Kart Pfeiffer, conocido posteriormente como el "Príncipe de la Malacología", por sus grandes contribuciones a esta disciplina mundialmente. Procedente de Cassel, Alemania, Pfeiffer se estableció por dos meses en Cuba, residiendo la mayor parte de este tiempo en la finca "Cafetal San Antonio" más conocido como "El Fundador" en las márgenes del río Canimar, Matanzas (Torre, 1952). Este sabio alemán fue el autor de los primeros trabajos malacológicos cubanos. El primero de estos, Pfeiffer (1839), constituye un catálogo de los moluscos que encontró durante su estancia en Cuba. En esta obra se citan 62 especies cubanas de las cuales 42 son nuevas para la ciencia. Estas nuevas especies fueron recolectadas por el propio Pfeiffer y sus colegas los sabios alemanes Eduardo Otto y Juan Gundlach, procedentes de las cercanías de Matanzas y La Habana.

Posteriormente Pfeiffer (1840) publicó un segundo informe de los moluscos recolectados en Cuba durante enero, febrero y marzo de 1839. Su obra es imprescindible para el estudio de los moluscos terrestres cubanos (Pfeiffer, 1854, 1855, 1856, 1859). Siempre se creyó que la colección malacológica creada por este sabio alemán, con todos los tipos de las especies descritas por él, fue destruida durante la Segunda Guerra Mundial. En ella se encontraban depositadas más de 200 ejemplares tipos de especies cubanas, que le fueron enviadas por Gundlach (Jacobson, 1972). Sin embargo esta opinión ha cambiado recientemente pues han sido hallados ejemplares tipos de la colección Pfeiffer en el Museo de Historia Natural de Berlín, cuya historia de trasiego ha sido explicada por Richling y Glaubrecht (2008).

Mención aparte merece la obra de Orbigny (1842) donde se publicaron las descripciones de 79 especies de moluscos terrestres, pulmonados (47) y no pulmonados (32) citados para Cuba, la mayoría de ellos endémicos de dicha isla. En esta importante obra se estudiaron ocho géneros: *Vaginulus* (1 especie), *Succinea* (1), *Helix* (22), *Bulimulus* Leach (14), *Pupa* (9), *Odontostoma* (2), *Helicina* Lamarck (18) y *Cyclostoma* (12).

En el presente, muchas de estas especies han sido incluidas en otros géneros como es el caso de las citadas en el género *Helix*, actualmente no registrado en Cuba, pertenecientes a *Caracolus* Montfort, *Zachrysia* Pilsbry, *Cysticopsis* Mörch, *Eurycampta* von Martens, *Polymita* Beck y *Coryda* Albers. También las especies antes en *Bulimulus* se encuentran en los géneros *Oleacina*, *Subulina* entre otros. Las especies antes consideradas en *Helicina* han sido incluidas en *Emoda* y *Proserpina* además de otros. Como señala Jaume (1945a) muchas de las especies de moluscos terrestres cubanos descritas por d'Orbigny (1842), que con la única referencia de “tierra recogida del interior de la Isla de Cuba”, tienen en el Pan de Guajibón y localidades vecinas su localidad tipo. No fue hasta mediados del siglo XIX cuando el Conde Arthur de Morelet recorrió la zona y redescubrió estas especies, así como otras aún no descritas (Espinosa *et al.*, 2004; Morelet, 1849). También entre 1842 y 1844, el malacólogo norteamericano Augustus Addison Gould publicó algunos trabajos sobre los moluscos terrestres cubanos (Espinosa y Ortea, 2009). Morelet (1849) visitó el Pan de Guajaibón; Rancho Lucas e Isla de Pinos (actual Isla de la Juventud) publicando descripciones de nuevas especies cubanas (Jacobson, 1972; Jaume 1945a).

En este período resaltaron los trabajos de Don Felipe Poey y Aloy (1799–1891), “Padre de los naturalistas cubanos”, quien en dos volúmenes (1851-1855; 1856-1858) fue el primer malacólogo cubano que dio a conocer nuevas especies de caracoles terrestres de Cuba, publicadas entre 1851 y 1861, en sus famosas “*Memorias sobre la Historia Natural de la Isla de Cuba*”. Don Felipe Poey y Aloy publicó 132 especies de caracoles terrestres cubanos. De los artículos que forman sus famosas “*Memorias...*” corresponden 16 exclusivamente a moluscos. Además de sus estudios en caracoles realizó importantes contribuciones a la ictiología cubana colaborando con el célebre naturalista francés Georges Cuvier (Boss y Jacobson, 1975a).

En estos mismos años Gundlach (1855) visitó el Pan de Guajaibón, recolectando las especies descritas por d'Orbigny y Morelet, y otras nuevas que fueron descritas en la obra de Poey (Jaume, 1945a). Unos años más tarde (1878-80) fue publicado el primer catálogo de los moluscos cubanos por Rafael Arango y Molina (*Contribución a la fauna malacológica cubana*). Esta obra tiene la importancia de contener nuevas especies y observaciones originales sobre ecología, nomenclatura y distribución, publicación que durante más de un siglo representó el catálogo más documentado y completo sobre los moluscos terrestres, fluviales y marinos de Cuba, y aún hoy día es una fuente imprescindible de consulta.

Tanta relevancia obtuvo el catálogo de Arango que fue traducido al francés por Crosse (1890), siendo de los últimos trabajos malacológicos cubanos del siglo XIX.

Se considera que Cuba fue el primer país en el Nuevo Mundo, además de los Estados Unidos de Norte América, donde se fundó una sociedad malacológica y se estableció una publicación periódica (Jacobson, 1972).

En el siglo XX comenzó una época de oro para la malacología cubana. Es el momento de obtener los frutos de todo el proceso descriptivo que caracterizó al siglo XIX. Es así que fueron escritos las monografías y los trabajos más importantes sobre la taxonomía de los moluscos terrestres cubanos, hasta hoy no superados, y que nos brindan los conocimientos básicos sobre la muy diversa y abundante malacofauna terrestres de Cuba. Siguiendo un orden cronológico, se cita a Pilsbry (1906, 1907), quien presentó su revisión de la familia Subulinidae, en la cual se incluyen los taxones cubanos. El Pan de Guajaibón conocido como “el gigante de occidente” atrajo la atención nuevamente, en este siglo, siendo explorado en junio de 1914 por Paul Bartsch y Víctor J. Rodríguez cuyos resultados los publicó Henderson (1916a). Henderson (1916b) estudió la Isla de Pinos (actual Isla de la Juventud) y refirió que la mayoría de las especies se encuentran confinadas a las montañas calizas de Sierra de Caballos y Sierra de Casas. Citó un total de 35 especies de las cuales 28 son terrestres y siete fluviales; 11 son compartidas con Pinar del Río e igual número con la región Habana-Matanzas. Las especies compartidas con Cuba oriental son las de amplia distribución.

De importancia para la presente tesis son las contribuciones que realizó Pilsbry sobre la taxonomía de la actual familia Camaenidae. Pilsbry (1928) describió los subgéneros de *Zachrysia*, caracterizado por la ausencia de estímulo y flagelo corto; *Megachrysia* definido por un pene con dos flagelos pequeños; *Chrysias* por verga larga y presencia de flagelo secundario y *Auritesta* por un bien desarrollado complejo penial y un flagelo muy largo. Al siguiente año, Pilsbry (1929), publicó dos nuevas especies de *Pleurodonte*, (*P. lowei* y *P. welchi*) ahora incluidas ambas en *Caracolus*. Sólo la primera mantiene su estado de especie, mientras la segunda es reconocida como subespecie en el complejo de *C. sagemon*.

Casi 10 años después, Pilsbry (1938) describió una nueva especie de *Polydonte* para Cuba dedicado a Don Carlos de la Torre (*P. torrei*). Tan sólo dos años después se publicó la revisión del género por Moreno (1940), en la cual se aportó el conocimiento del sistema reproductor, excepto de *P. torrei* del cual Moreno no obtuvo individuos vivos.

Posteriormente Pilsbry (1939) describió las subfamilias Ammonitelinae y Oreohelicinae y en el mismo trabajo trató estos taxones a nivel de familia, por lo cual Wurtz (1955) la excluyó de Camaenidae. En dicha obra definió los caracteres esenciales para Camenidae: Hélices sin aparato del dardo, el pene se continúa en un epífalo y un flagelo (éste último vestigial o ausente), conducto de la espermateca no ramificado. También Moreno (1936), Jaume (1936) y Moreno (1938) estudiaron el género *Zachrysia*. Pasado 50 años, Espinosa y Torres (1989) mostraron los caracteres diagnósticos de los subgéneros *Zachrysia* y *Auritesta* en relación con las especies vivientes en la provincia Holguín.

Durante 30 años consecutivos (1920-1950) se concentró un período muy productivo en el conocimiento taxonómico de los moluscos terrestres cubanos con 58 aportes. El mayor número de publicaciones correspondió a la décadas de 1940 y del 1930 (Aguayo, 1932 a-c, 1934a, b, 1935, 1938a, b, 1939, 1943, 1944a, b, 1949, 1950; Aguayo y Jaume, 1934, 1945, 1947, 1948a, b; Aguayo y Sánchez Roig, 1949; Alcalde, 1943, 1944, 1945 a-e, 1946, 1948; Clench, 1934, 1935, 1946; 1948; Clench y Aguayo, 1932, 1946 a-c, 1948, 1950; García Castañeda, 1944; Guitart, 1945; Jaume, 1935, 1941; Jaume y Alcalde, 1945; Jaume y Sánchez de Fuentes, 1943 a-g, 1944; Nodal, 1947; Pequeño, 1938; Sánchez Roig, 1948 a, b; Torre, 1932; Torre y Clench, 1930, 1932; Torre y Henderson, 1920, 1921; Torre y Moreno, 1943; Welch, 1934). Para esta época se publicaron dos artículos sobre rádula en Annularidae (Artiles, 1940 a, b), que aún en el presente mantienen su originalidad, siendo un tema todavía desconocido.

Los últimos 15 años, de esta primera mitad de siglo, fueron muy productivos. Se realizaron múltiples investigaciones de campo y de laboratorio, ecológicas y taxonómicas incorporando las nuevas técnicas internacionales y dejando atrás el período descriptivo y tipológico de los siglos XVII al XIX. Los artículos sobre los estudios anatómicos y embriológicos aún mantienen su actualidad y no se han vuelto a repetir en otro taxón de molusco cubano. Las diferentes expediciones constituyen el inicio de un período caracterizado por inventarios sobre la diversidad malacológica de localidades y regiones. Los años 1936, 1938 1945 y 1950 fueron pródigos en estas obras.

Los estudios sobre la familia Annularidae escritos por Henderson y Bartsch (1920), Torre y Bartsch (1938, 1941, 1942) y Torre *et al.* (1942) son obras indispensables actualmente. Las monografías de Torre y Bartsch se realizaron con buena ilustración y escritura, produciendo un gran incentivo en el estudio de las conchas cubanas.

En 1942 se fundó la Sociedad Malacológica "Carlos de la Torre" la cual se acompañó de una publicación periódica (Revista de la Sociedad Malacológica "Carlos de la Torre"). En esta revista se publicaron fundamentalmente descripciones de nuevas especies y revisiones taxonómicas, constituyendo una obra histórica insustituible y de obligada consulta para el estudio de los moluscos cubanos. Trabajos como la revisión de los géneros *Cryptelasmus* Pilsbry, *Farcimen* Troschel, *Farcimoides* Bartsch y *Jeanneretia* Pfeiffer por Jaume y Sánchez de Fuentes (1943 f), Alcalde (1945 a-d, 1946) y Clench y Aguayo (1951) respectivamente, son obras clásicas que prevalecen en la actualidad.

Conjuntamente se iniciaron una serie de estudios por localidades, así Sarasúa (1944) publicó los moluscos terrestres que habitan en los patios y jardines de las casas en La Habana y Matanzas, registrando 26 especies y otras tres posibles en 21 géneros actuales, iniciando así una época de inventarios. Jaume (1945b) continuó esta tendencia con la publicación de un listado de moluscos terrestres para el Pan de Guajaibón, Pinar del Río considerando la excursión que realizó en 1929, en compañía de Manuel Barro, y de las especies citadas por d'Orbigny (1842), Morelet (1849) y Henderson (1916a) reconociendo 46 especies y 13 subespecies ubicadas en 24 géneros y 10 familias. Freire (1945) visitó "La Furnia del Cafetal" ubicada en el Carso de Baire (actualmente municipios III Frente y Contramaestre en Santiago de Cuba). Este inventario tiene la trascendencia de constituir el primero de su tipo en el oriente cubano, y en la reconocida segunda área cársica de Cuba. Herrera (1945) reconoció 35 especies terrestres de 29 géneros y 15 familias en el inventario realizado en la finca "La Julia", Zulueta, Santa Clara. Al siguiente año Freire y Alayo (1946) realizaron el primer inventario que se conoce de las cercanías de la ciudad de Santiago de Cuba, esta vez en Casa Azul, de donde registraron 19 especies, 13 géneros y 9 familias de moluscos terrestres.

Después de este tiempo de inventarios le siguió un período de investigaciones de laboratorio donde se obtuvieron los primeros datos sobre la biología reproductiva de moluscos terrestres cubanos, específicamente realizados en la familia Camaenidae. Howel (1946a) estudió *Zachrysia guanensis* (Poey) y la cópula, puesta y cría de *Veronicella tenax* Baker en laboratorio. Alimentó a estas especies con barro, col, pan mojado, lechuga y cáscara de plátano manzano. Howel (1946 b y 1947) amplió su investigación a *Z. guanensis* y *Z. bayamensis* (Pfeiffer) respectivamente y Howel (1950) publicó sobre *Caracolus sagemon* Beck. También Torre (1950) con sus análisis de la sistemática y distribución del género *Polymita* Beck, al que Moreno (1950) realizó el estudio anatómico

Los estudios malacológicos cubanos se favorecieron por la visita, a la isla, de los especialistas norteamericanos Jacobson (New York), Clench (Curator of Mollusks of Museum of Comparative Zoology, Harvard), Webx (Miami) y Paul Bartsch (U. S. National Museum) quienes posteriormente publicarían varios artículos (Aguayo, 1949).

Para esta etapa, empleando mimeógrafo, se produjo el último de los catálogos históricos por Aguayo y Jaume (1947-52), y que contiene tanto a especies terrestres como marinas y fluviales. Esta obra aporta datos sobre el nombre específico, sinónimos, autoría y distribución geográfica e incluye el ordenamiento de familia. Desafortunadamente este catálogo quedó inconcluso y su publicación mimeografiada provocó su distribución limitada. Durante esta segunda mitad del siglo XX y durante 19 años consecutivos (1951-1970) continuaron los aportes taxonómicos iniciados en la primera mitad de la centuria. El mayor número de publicaciones correspondió a la década de 1950 (Aguayo, 1953, 1961, 1962; Aguayo y Jaume, 1951, 1952, 1953, 1954 a, b; 1957, 1958; Aguayo y Quiñones, 1953; Aguayo y Sánchez Roig, 1953; Aguayo y Torre, 1951, 1954; Clench, 1957; Clench y Aguayo, 1952, 1953 a, b; Clench y Jacobson, 1968; Jacobson, 1964; Jaume, 1952, 1954; Sánchez Roig, 1951a, b; Torre, 1954).

El anterior período exitoso en la historia de la malacología cubana comenzó a decaer en 1954, cuando la revista de la Sociedad Malacológica "Carlos de la Torre" terminó con los números 1 y 2 del volumen 9, y la posterior abolición de la sociedad en 1959 (Jacobson, 1972). Por ese tiempo Aguayo y Jaume (1953) publicaron los moluscos terrestres de Baracoa, La Habana y Jaume (1954) su catálogo del género *Liguus* Montfort en Cuba, y más tarde Torre (1960) las especies de *Truncatella* Risso.

Ya había quedado atrás el tiempo de gloria de los malacólogos cubanos discípulos de Don Carlos de la Torre. Durante varios años disminuyeron las investigaciones en la malacología cubana lo cual fue interrumpido por la publicación de numerosas revisiones taxonómicas realizadas por autores norteamericanos. Iniciándose con el género *Spiroceramus* Pilsbry y Vanatta de la familia Urocoptidae (Clench, 1967) luego la familia Helicinidae con las monografías de varios de sus géneros: *Prietrochatella* (Clench y Jacobson, 1970), *Emoda* y *Glyptemoda* (Clench y Jacobson, 1971a), *Calidviana*, *Ustronia*, *Troschelviana* y *Semitrochatella* (Clench y Jacobson, 1971b), *Alcadia* (Boss y Jacobson, 1973a), *Ceratodiscus* (Boss y Jacobson, 1973b) y *Lucidella* (Boss y Jacobson, 1974). De esta familia, aún el género *Helicina* permanece sin monografía en Cuba. La familia Proserpinidae fue tratada por Boss y Jacobson (1975b).

También Jaume (1972) presentó una lista de los moluscos de la Sierra del Rosario refiriendo 90 especies (85 terrestres y 5 fluviales) y unos años más tarde Jaume (1975) presentó el catálogo de los moluscos terrestres del género *Cerion* Röding. Al siguiente año Jaume y Torre (1976) publicaron una monografía sobre Urocoptidae basada en recopilación de datos publicados e inéditos, correspondiente casi totalmente al manuscrito no publicado de Carlos de la Torre y Paul Bartsch de 1943. Esto ocasionó gran polémica nacional e internacional pues esta versión abreviada careció de la descripción de los nuevos taxones, figuras y número de catálogo que respaldaran las especies descritas como nuevas para la ciencia. También estuvo incompleta pues las subfamilias Microceraminae y Macroceraminae fueron publicadas posteriormente por Jaume y Torre (1980) en ediciones de mimeógrafo con una tirada muy limitada y de escasa distribución. Por esa fecha Sarasúa (1976) propuso dos nuevas especies, *Coryda armasi* y *Helicina monteiberia*, en lo que sería el primer trabajo que tratara la localidad de Monte Iberia, Parque Nacional Alejandro de Humboldt, sector Baracoa, Guantánamo.

Hasta el momento, todos estos autores se distinguieron por recolectar la fauna de moluscos terrestres habitando fuera de las cavernas, es entonces cuando se publica el primer trabajo sobre fauna malacológica de cavernas cubanas por Negrea y Jacobson (1977) quienes determinaron el material procedente de las recolectas de la expedición bioespeleológica cubano-rumano. Un segundo trabajo de este tipo fue publicado por Silva (1988).

Posterior a estos trabajos taxonómicos comenzaron a publicarse investigaciones sobre listas de localidades y formaciones vegetales. Jacobson (1970) publicó la lista de 54 especies ubicadas en 32 géneros y 16 familias que pertenecen a la recolecta realizada en Pinar del Río, Las Villas y Camaguey por M.G. Rutten durante los estudios geológicos que realizó en Cuba, en 1932, junto a H. J. MacGillivray. Martínez *et al.* (1974 - 1987), basados en el trabajo de Jaume, 1972 presentaron una lista de 23 especies de moluscos terrestres que se hallaban en la Sierra del Rosario. Mientras García *et al.* (1973) presentaron un estudio de cinco localidades registrando 12 especies en nueve géneros y siete familias. Esta década terminó con un intento de organizar y estimar la malacofauna cubana por Mesa y Jaume (1979 a, b).

Comienza en los años '80 y '90 una nueva época muy prolífica en la malacología cubana, caracterizada por un mayor número de investigaciones ecológicas sobre las taxonómicas, y fundamentalmente relacionada con los géneros *Polymita* y *Liguus*.

Si difícil es encontrar dos individuos de *Polymita* con conchas de iguales colores, más difícil es encontrar algún malacólogo cubano actual, que no haya publicado algún artículo sobre este coloreado género de caracoles. Así podemos relacionar los siguientes autores que trataron *Polymita*: Alfonso y Berovides, 1987, 1989 a, b; Alfonso y Fernández, 1992; Alfonso *et al.*, 1989; Andrews, 1932, 1934; Armas y Milera, 1989; Berovides, 1987, 1994, 1998; Berovides y Alfonso, 1988, 1992, 1995; Berovides *et al.*, 1986, 1987, 1997; Berovides y Milera, 1983; Bidart, 1997; Bidart y Espinosa, 1989 a, b, 1994; Bidart *et al.*, 1989, 1992 a-d, 1995, 1997, 1998; Díaz-Piferrer, 1961, 1962; Espinosa, 1987; Feijoo, 1984; Fernández, 1989, 1990; Fernández y Berovides, 1995 a, 1996; Fernández *et al.*, 1995 a, b; 1998, 1999 a; García, 1996; Guevara y Fernández, 1995; Iglesias, 1991; Maceira, 1998; Milera *et al.*, 1994, 1997; Milera y Martínez, 1987; Reyes-Tur y Fernández, 1997, 1998; Rodríguez y Roteta, 1997; Roteta y Rodríguez, 1994; Sarasúa, 1976; Torre, 1950 y Valdés *et al.*, 1986

Sobre *Liguus* los siguientes: Álvarez y Berovides (1989); Berovides y Sánchez, 1995; Fernández, 1997, 2005; Fernández y Berovides, 1995 b, 1996, 2000, 2001; Fernández *et al.*, 1996; Fernández y Perera, 1997.

También fue época de inventarios sobre la malacofauna terrestre. Así se publicaron dos inventarios para Holguín (Torre, 1987a, b). Mientras que se registró para Escaleras de Jaruco 30 especies, 20 géneros y 12 familias en vegetación de mogote y siete especies, siete géneros y seis familias para vegetación de pastizal (González, 1989). Luego Berovides *et al.* (1994) citaron 18 géneros de moluscos terrestres en la Sierra de los Órganos. También Vales *et al.* (1995) registraron para Cuba 2947 especies de moluscos de las cuales 1405 son terrestres, resaltando que la mayoría son consideradas amenazadas por su microlocalización y su poca movilidad. Listaron 102 especies con categoría de vulnerable y 1350 especies endémicas.

Luego Pérez *et al.* (1996) registraron 21 especies terrestres en cuatro formaciones vegetales en el Jardín Botánico Nacional. Luego Milera (1996) publicó para Managua, La Habana 46 especies en 17 familias terrestres y Bidart *et al.* (1996) citaron para El Yaya, Holguín 16 especies, 80% endémicos locales, cifras las cuales posteriormente fueron incrementadas por Fernández *et al.*, (1999b). Después Cáceres y Bidart (1998) registraron 21 especies en 10 familias para el bosque de San Antonio de los Baños, La Habana. En taxonomía Pérez y Espinosa (1993) presentaron la familia Camenidae en Cuba y Pérez (1994 a) los aspectos más importantes de la historia de la malacología cubana.

En un artículo posterior (Pérez, 1994 b) se realizó el registro de *Beckianum beckianum* (Pfr.) para Cuba. Nunca antes fue considerada esta especie debido a la ausencia de individuos vivos. Igualmente el único artículo cubano que trata la morfometría de una concha sinistrorsa fue publicado en estos años (Pérez y Espinosa, 1994) referido a *C. s. marginelloides* (Orb. in Sagra). Todas estas publicaciones permitieron que Alfonso y Berovides (1993) realizaran un estudio sobre los problemas para la conservación de los moluscos terrestres en Cuba.

Para este período se imprimieron los dos últimos catálogos de moluscos terrestres cubanos por Espinosa *et al.* (1994) y Espinosa y Ortea (1999) cuya información está basada en la obra no publicada de Alayo y Espinosa (en prensa). Estos catálogos constituyen una de las obras más importantes de la malacología cubana actual, sin mencionar el colosal trabajo de transcribir, en correcta escritura, todos los taxa mencionados para Cuba. En el segundo catálogo aparecen por vez primera relacionadas la totalidad de especies cubanas de moluscos terrestres y su distribución geográfica en un ordenamiento taxonómico actual. Permite además consultar los artículos históricos indispensables y las especies no endémicas. En los últimos años, Maceira (1998) realizó el inventario de los macizos montañosos de Nipe-Sagua-Baracoa, refiriendo para esta subregión 199 especies, 82 subespecies y 90.95% de endemismo. También amplió la distribución geográfica de muchas especies (Maceira, 1999 a) y publicó información de los moluscos terrestres que habitan el Bosque pluvial en Monte Iberia (Maceira, 1999 b).

Comenzó el siglo XXI con investigaciones sobre regiones montañosas. El inventario de la subregión Sierra Maestra por Maceira (2000 a) propició conocer para este sistema de montañas la presencia de 155 especies, 84 subespecies y 75.14% de endemismo. Maceira (2000 b) amplió la distribución geográfica de varias especies de moluscos terrestres en la Sierra Maestra. Luego Maceira (2000 c) estudió la malacocenosis existente en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en Punta de Maisí, Guantánamo, la más oriental de las localidades cubanas. Luego Maceira y Lauranzón (2000) publicaron la depredación de *Caracolus sagemon* por hormigas. En general, para Cuba Oriental Maceira (2001) registró 320 especies, 159 subespecies, 95.63% de endemismo y 4.37% de moluscos introducidos. Mientras que para la Sierra de los Órganos fueron citadas 20 familias, 64 géneros, 230 especies y 94% de endemismo (Armas *et al.*, 2000).

Todos estos estudios se refieren a montañas, las cuales son áreas donde se hallan muchas especies de caracoles terrestres, cuyos modelos de distribución son causados por la combinación de la topografía y los efectos de sombra y humedad, por pendientes expuestas o sombreadas así como por las diferentes formaciones vegetales que producen el aislamiento de las poblaciones, seguido por la posibilidad de una especiación alopátrica (Solem, 1984, 1985).

Un caso especial lo constituyó el homenaje realizado a Johann Christoph Gundlach por Milera *et al.* (2002) como reconocimiento a los valiosísimos aportes a la malacología cubana. Estos autores reconocieron 135 especies nuevas recolectadas por Gundlach y entregadas para su descripción a los sabios de la época Rafael Arango, Felipe Poey, Louis Pfeiffer y Henry Pilsbry. Ese propio año, relacionado con la alimentación en vida silvestre de las babosas terrestres se publicó un artículo (Maceira, 2002) y sobre su taxonomía dos artículos (Maceira, 2003 a, b). Las familias de babosas terrestres (Veronicellidae y Agriolimacidae) nunca antes fueron estudiadas más allá de las descripciones de las especies. Esto propició el conocimiento de un grupo de moluscos con incidencia en la salud humana y como plagas en la agricultura.

Le siguió el estudio de especies pertenecientes a dos géneros muy importantes *Cerion* Röding y *Macroceramus*. Para el primer género Franke (2003) registró para Playa Girón Ciénaga de Zapata, Matanzas tres taxones habitando en la vegetación cercana a las cabañas para turistas: *C. martinum* (Pfeiffer), *C. infandum*, (Shuttleworth *in* Poey) y *C. cf. infandum*. Para el segundo género Franke y Fernández (2004) publicaron datos ecológicos sobre *Macroceramus pictus* (Pfeiffer) habitando en Los Cocos, Gíbara, Holguín. En este artículo se explican datos sobre su distribución geográfica, plantas utilizadas, densidad poblacional con comentarios sobre las diferentes especies de este género, lo cual contribuye a la gran importancia de este artículo, único de su tipo, en un grupo de caracoles terrestre poco conocido.

Nuevamente se retomó inventariar la malacofauna terrestre con el estudio de la isla de la Juventud por Milera y Correoso (2003) quienes reconocieron 39 géneros y 75 especies. Posteriormente Maceira (2004) para la cuenca del río Cauto registró 64 especies (87.5% de endemismo) agrupadas en 36 géneros y 17 familias, siendo el Bosque semideciduo la formación vegetal de mayor riqueza de especies (43 especies).

Luego Espinosa *et al.* (2004) publicaron el catálogo de los moluscos terrestres y fluviales del Pan de Guajaibón con la ilustración y diagnosis de 52 especies (49 especies terrestres y 3 fluviales). Después Franke y Fernández (2005) registraron 31 especies de moluscos terrestres para El Yayal, Holguín. Por último, recientemente, se estudiaron las malacocenosis que habitan áreas protegidas muy importantes para la conservación en la Región Oriental de Cuba: Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Parque Nacional Alejandro de Humbolt, Parque Nacional La Bayamesa y la Reserva Ecológica Pico Mogote (Maceira, 2005a, b, c y 2006) y para la Región Central y la Región Occidental (Lomba, 2005, 2006). Estas publicaciones propiciaron conocer el inventario de las especies, endemismo y estado de conservación. Un artículo de carácter divulgativo fue escrito por Valledor (2004) tratando aspectos sobre la historia de la malacología cubana y ecología general, familias con mayor número de especies y de conchas muy coloridas.

Una nueva especie de la familia Annulariidae, se publicó por Fernández-Garcés *et al.*, 2003 y se retomó el estudio de *Polymita* por: Almaguer *et al.*, 2002; Fernández y Berovides, 2000, 2001; Fernández *et al.*, 2000 a, b, 2001 a, b, 2002, 2003 a, b, 2004, 2005; Maceira, 2000 a, b, c; Maceira *et al.*, 2005, 2009; Maceira y Lauranzón, 2008; Milera, 2000; Reyes *et al.*, 2000; Reyes-Tur, 2004 a, b; Reyes-Tur *et al.*, 2000, 2001; Reyes-Tur y Fernández, 2001; Reyes-Tur y González, 2003; Reyes-Tur y Koene, 2007 y Reyes-Tur y Ramírez, 2002.

En aportes taxonómicos han sido muy valiosas las contribuciones sobre las familias Urocoptidae y Helicinidae. En la primera constituyen artículos indispensables los de Franke y Fernández (2004) sobre *Macroceramus pictus*, Franke y Fernández (2007) describieron una nueva especie del género *Idiostemma* Pilsbry y Fernández y Franke (2008) sobre la distribución geográfica de algunas especies de los géneros *Microceramus* y *Spiroceramus*. Muy importante fue la confirmación de una especie antes considerada dudosa para Cuba. Franke y Fernández (2008), pasados más de 10 años del registro *B. beckianum* por Pérez (1994a), hallaron individuos de dicha especie viviendo en los jardines de la Quinta de Los Molinos y en la sede de la Sociedad Cubana de Espeleología, ambas en la Ciudad de La Habana, pudiéndose en el presente registrar con mayor certeza su presencia en Cuba.

Ese propio año, 2008, marcó una pauta para el estudio de los urocóptidos cubanos con la publicación del manuscrito original de Carlos de la Torre y Paul Bartsch (2008) concebido 65 años atrás. Para dicha monografía se mantuvo el idioma original en inglés en 719 páginas donde se describen 551 especies y 307 subespecies. Este libro junto a las monografías de la familia Annulariidae poseen la gran importancia de contribuir al conocimiento del 70% de los caracoles terrestres cubanos. En la segunda familia mencionada, Helicinidae, Richling *et al.* (2007) estudiaron el estado de *Eutrochatella spinopoma* Aguayo y *Eutrochatella holguinensis* Aguayo.

Un estudio comparativo sobre la malacofauna terrestre en las pluvisilvas de la Región Oriental de Cuba fue presentado por Maceira y Lauranzón (2008), que permitió conocer la composición y endemismo de los moluscos que habitan esta formación vegetal. En este período se publicó un libro de carácter divulgativo que incluye fotos de moluscos terrestres cubanos en su habitat natural haciendo énfasis en las familias Orthalicidae y Xanthonichidae, con mención de los especialistas actuales en el tema (González, 2008).

Por último, se publicó un libro por Espinosa y Ortea (2009) el cual trata la diversidad y endemismo de los moluscos terrestre cubanos; el que contribuye al conocimiento taxonómico y ecológico de las principales familias terrestres: Megalomastomidae, Annulariidae, Veronicellidae, Cerionidae, Urocoptidae, Oleacinidae, Xanthonichidae y Camenidae. Sin olvidar la importancia del carácter divulgativo y de educación de la malacología actual.

1.4. Malacofauna terrestre cubana en relación con las Antillas Mayores

Hasta el presente no existe una comparación entre la fauna de moluscos terrestres entre las islas cercanas a Cuba o cualquier otra. Casi ningún dato existe sobre este tema, del cual Espinosa y Ortea (1999) plantearon que Cuba tiene una relativa alta afinidad de su malacofauna con la Isla de la Juventud (Isla de Pinos), y con la Española (Haití y República Dominicana). Entre esta última isla y el extremo oriental de Cuba, dichos autores plantearon, se piensa haya existido una conexión terrestres que permitió el paso de *Liguus*, *Polydonte*, *Coryda*, *Caracolus* y *Cerion*, que están ausentes en la vecina Jamaica.

Es entonces que procedemos a comparar la malacofauna terrestre cubana respecto a la Isla de la Juventud (antes Isla de Pinos), a las Grandes Antillas (Jamaica, La Hispaniola y Puerto Rico). Este análisis brindará las similitudes y diferencias existentes en una caracterización general. No siempre el nivel de actualización taxonómico y de inventario de los taxones presentes permitió profundizar el tema. En mejores condiciones de conocimientos se encuentran Cuba, Isla de la Juventud y Jamaica quedando La Hispaniola y Puerto Rico en necesidad de completar sus estudios.

1.4.1. Cuba - Isla de la Juventud

Para la Isla de la Juventud (antes Isla de Pinos) actualmente se reconocen 75 taxones infragenéricos ubicados en 39 géneros y 23 familias (Milera y Correoso, 2003) quienes tuvieron en cuenta el estudio de Henderson (1916b).

Al realizar el análisis de la lista que ofrecieron los autores anteriores se verificó que corresponden 40 géneros para esta isla, no 39 como mencionaron. Estos datos respecto al total citado para el archipiélago cubano representan el 5.38% de las especies, 25.15% de los géneros y 67.64% de la familias. También los autores citaron "De los 39 géneros presentes, 36 se hallan solo en la región occidental...". Sin embargo al analizar la lista se obtuvo lo siguiente: *Pineria* Poey es endémico, *Priotrochatella* Fischeres compartido con Jamaica, *Gongylostoma* Albers y *Jeanneretia* Pfeiffer se encuentran en la Región Occidental de Cuba, *Spiraxis* C. B. Adams en la Región Central de Cuba, *Opisthosiphon* Dall en el centro y oriente. Además quedan tres géneros distribuidos entre el occidente y el centro de Cuba y 30 géneros restantes con distribución en toda Cuba.

Los taxones superiores más importantes son Annulariidae con 18 especies, Urocoptidae con 9 y Helicinidae con 8, que agrupan 35 especies representando el 46.6% de los taxones infragenéricos. La diversidad alcanzada por estas tres familias se debe a la afinidad de sus especies por el microhabitat de rocas y paredones, muy abundantes en la Sierra de Caballos y la Sierra de Casas. El endemismo registrado, 58.66%, por Milera y Correoso (2003) es importante, pues según el territorio comparativamente mucho menor respecto a la isla de Cuba y la presencia de grandes humedales, el establecimiento de los caracoles terrestres es limitado en la Isla de la Juventud, quedando más restringido a las sierras antes mencionadas.

1.4.2. Cuba - Jamaica

Analizando los datos de Espinosa y Ortea (2009) para Cuba y los de Rosenberg y Muratov (2005) para Jamaica obtuvimos los siguientes datos. Cuba posee 1396 especies de moluscos terrestres, lo cual supera a Jamaica en 835 especies, esto significa 2.49 veces más moluscos terrestres. Del total para Cuba 1333 especies son endémicas lo cual supera a Jamaica en 831 especies representando 2.64 veces más taxones infragenéricos propios. Sin embargo al analizar las especies introducidas existe una gran similitud, teniendo Cuba sólo 4 especies más que Jamaica. En las tres subclases presentes en la fauna terrestre de moluscos Cuba supera a Jamaica en 206 especies más de operculados (1.76 veces más) ambas islas con un alto porcentaje de endemismo (99 y 100 % respectivamente). La subclase Pulmonata mostró una gran diferencia teniendo la mayor de las Antillas 678 especies, representando esto 3.84 más pulmonados que Jamaica. La situación se invierte sólo en la subclase Gymnomorpha en la que Jamaica supera a Cuba con cuatro especies debido a la carencia de estudios taxonómicos en las babosas terrestres cubanas.

Estas diferencias entre ambas islas son debido a: la mayor extensión territorial del archipiélago cubano, que condiciona mayor número de especies y a la existencia de una antigua escuela de malacología en Cuba que propicio un desarrollo superior de esta ciencia que el acaecido en Jamaica.

1.4.3. Cuba – La Hispaniola

Otra situación es diferente entre Cuba y La Hispaniola, en esta última se conoce hasta el presente sólo la publicación de Wetherbee y Clench (1987). Dicha obra fue concebida como una lista de los nombres publicados para La Hispaniola (Haití y República Dominicana) y no pretendió un actualizado orden taxonómico. Esto fue alertado por los autores quienes además sugieren la posible existencia de sinónimos en uso. Tiene la gran importancia de su recopilación y mención de la referencia bibliográfica donde fue publicado el taxón originalmente. Los autores dividieron la fauna terrestre de moluscos en Archeogastropoda y Stylommatophora sin hacer mención de las babosas terrestres. Debido a la estructura inusual y lo primario de este catálogo se dificulta la comparación y el estimado de endemismo, aún así se obtuvieron datos muy importantes.

En La Hispaniola se contabilizó un total de 549 especies, 99 géneros y 28 familias lo cual representan 847 especies, 60 géneros y 6 familias menos que en Cuba. Los moluscos de Archeogastropoda para La Hispaniola están representados por 251 especies, 40 géneros y 5 familias. Las familias más importantes son Annulariidae con 163 especies y Helicinidae con 67. En la familia Annulariidae los autores registraron 40 géneros; pero en esta tesis al actualizar los datos utilizando el sistema de clasificación propuesto por Millard (1997) la cifra adecuada es 27 géneros. Con lo cual al analizar los moluscos terrestres operculados se registró que Cuba posee 224 especies (1.89 veces más) más que La Hispaniola.

En La Hispaniola los caracoles pulmonados dominan numéricamente sobre los operculados, al igual que sucede en Cuba. En Stylommatophora se contabilizaron 298 especies ubicadas en 59 géneros y 23 familias. En este orden Cuba posee 624 especies (3.1 veces más) más que La Hispaniola. Las familias mayoritarias en número de especies fueron Urocoptidae con 84, Oleacinidae con 44, Xanthonychidae con 35, Subulinidae con 26 y Camenidae con 23. Estos números deben cambiar cuando se realice una revisión de los taxones verdaderamente válidos.

Podemos ver, a través de las siguientes figuras, la similitud de las formaciones vegetales, del relieve y la malacofauna entre Cuba y La Hispaniola.



Figura 1.3. Matorral xeromorfo costero y subcostero, Reserva Ecológica Siboney-Juticé, Santiago de Cuba, Cuba.



Figura 1.4. Bosque seco. Carretera Cabo Rojo – Aceitillar, km 17. República Dominicana.



Figura 1.5. Vista de la Sierra de la Gran Piedra desde El Olimpo, Santiago de Cuba, Cuba.



Figura 1.6. Pico Duarte desde El Convento, Parque Nacional "Juan B. Perez Rancier" República Dominicana.

1.4.4. Cuba - Puerto Rico

Para esta isla se conoce del registro de los moluscos pulmonados y gymnomorfos realizado por Grana (2007), se carece de alguna publicación que trate los prosobranquios. Es por lo cual sólo es comparable con Cuba en la subclase Pulmonata. En general este autor registró 26 familias, 58 géneros y 150 especies. También consideró Microceramidae como una familia y no como subfamilia de Urocoptidae como es asumido para Cuba.

Para la familia Veronicellidae, la cual fue tratada como pulmonada, se cuantifican 4 géneros y 6 especies. Estos datos difieren, pues para Cuba esta familia se compone de 3 géneros y 5 especies (Maceira y Rodríguez, 2003), diferenciándose por *Diplosolenodes*, género aún no registrado en Cuba. Es curioso el caso que ambas islas comparten dos especies de *Veronicella* Blainville (*V. cubensis* (Pfeiffer) y *V. tenax* Baker), este parece ser el primer registro de *V. tenax* fuera de Cuba occidental, hasta ahora endémica cubana. Para *V. cubensis* existen muchos registros fuera de Cuba (Maceira, 2003). Ambas islas comparten la misma especie de *Sarasinula* Fischer.



Figura 1.7. *Liguus virgineus* (L.) Fondo Paradí, Parque Nacional Jaragua, República Dominicana.



Figura 1.8. *Liguus fasciatus* (Müller). Foto por David Lambert Garcés.

Otro aspecto es la diversidad de babosas pulmonadas, tratadas en Limacidae. Para Puerto Rico sólo se registró una especie *Deroceras laeve* (Müller) presente también en Cuba donde este género está representado por tres especies. Estas son babosas europeas introducidas por el comercio, es de esperar la presencia en Puerto Rico de las dos restantes especies registradas en Cuba. De las 24 familias restantes, Subulinidae fue la de mayor riqueza de especies con 19, luego Camaenidae con 18 y Xanthonychidae con 12; mientras a nivel genérico Subulinidae y Vertiginidae con 5 y Sagdidae y Zonitidae con 4 mostraron mayor número.



Figura 1.9. *Eurycampta* sp. Fondo Paradí, Parque Nacional "Jaragua", República Dominicana.



Figura 1.10. *Eurycampta exdeflexa* (Pilsbry). La Yana, Imias, Guantánamo.

Comparando estos datos respecto a Cuba obtuvimos que en Cuba la familia Subulinidae posee 12 especies y 3 géneros más; Xanthonychidae con 48 especies y 6 géneros más que Puerto Rico y Camaenidae con 8 especies más e igual número de géneros. En esta última familia coinciden los géneros *Zachrysia* y *Polydontes*, pues *Caracolus* registrado para Cuba aunque se encuentra en Puerto Rico sus especies han sido incluidas en *Pleurodonte* Fischer.

En ambas islas, Vertiginidae está representada por los mismos géneros que muestran muchas especies en común; sin embargo *Vertigo* Müller alcanzó mayor diversidad en Cuba. En la familia Sagdidae sólo comparten el género *Lacteoluna* Pilsbry; mostrando la familia un género y 9 especies más en Cuba que Puerto Rico. Todo lo contrario sucedió en la familia Zonitidae que mostró 4 géneros y 7 especies en Puerto Rico mientras en Cuba sólo una especie. Resalta la presencia de Clausilidae y Systrophiiidae en Puerto Rico, no halladas en Cuba. También la inclusión de *Bradybaena similis* (Férussac) en Eulotidae a diferencia de Cuba donde se incluye en Bradybaenidae. Lo mismo sucede con *Guppya* Mörch incluido en Helixarionidae para Puerto Rico y en Euconulidae para Cuba.



Figura 1.11. *Polydontes* sp. Carretera de Baraona a Puerto Escondido. República Dominicana.



Figura 1.12. *Polydontes imperator*. Maisí, Guantánamo, Cuba.

1.5. Localidades notables de moluscos terrestres cubanos

Varias localidades cubanas debido al continuado estudio de sus malacocenosis han sido consideradas muy importantes. Así Espinosa y Ortea (1999) registraron en **Viñales, Pinar del Río** 134 especies (88 endémicos locales). Dominan Annullaridae con 32 especies y Urocoptidae con 40 especies exclusivas de este lugar. En el **Pan de Guajaibón, Pinar del Río** se registran 51 especies (14 endémicas locales) resaltando *Blaesospira pretrei* (Orbigny).

Sierra de Casas, Isla de la Juventud con 14 especies registradas (4 endémicos locales), caracterizan a esta localidad los géneros *Priotrochatella* y *Pineria* de Urocoptidae. **Sierra de Caballos, Isla de la Juventud** presenta 14 especies con dos endémicos. **Sierra de Cubitas, Camaguey** de 47 especies citadas a esta localidad, 26 son endémicas destacándose *Emoda bernudezi* Aguayo y Jaume, *Dallsiphoma dalli* (Torre *et* Henderson), *Johaniceramus longus* (Henderson), *Spiroceramus pilsbry* Clench. **Cabo Cruz, Granma** con 41 especies 10 son endémicas exclusivas podemos mencionar a *Opisthosiphon echinatum* (Gundlach *in* Pfeiffer), *Cerion cabocruzense* Pilsbry, *Hemitrochus compta* (Gundlach). **Yunque de Baracoa, Guantánamo** existen 48 especies registradas, 5 son endémicas destacándose *Farcimen yunqueense* Torre *et* Bartsch, *Annularisca yunqueensis* (Pfeiffer) y *Polydontes apollo* (Pfeiffer).



Figura 1.12. Viñales, Pinar del Río, Cuba.



Figura 1.13. *Viana regina* (Morelet). Sendero ecoturístico "Maravillas de Viñales". Viñales. Pinar del Río. Cuba.



Figura 1.14. *Liguus fasciatus* (Müller). Pan de Guajaibón, Pinar del Río, Cuba. Foto por Ernesto Reyes Mauriño.



Figura 1.15. *Priotrochatella constellata* (Morelet). Foto por José Espinosa y Jesús Ortea.

Podemos adicionar además La Tabla, Santiago de Cuba y el Parque Nacional "La Bayamesa", Granma donde habitan *Glyptemoda torrei* Henderson y *Coryda lindoni* (Pfeiffer) respectivamente, esta última muy confundida con *Polymita* a causa de la coloración.



Figura 1.16. *Liguus vittatus* (Swainson) en El Morlote del Fustete, Parque Nacional "Desembarco del Granma", Granma, Cuba. Individuo sinistrorso.



Figura 1.17. *Glyptemoda torrei* Henderson. La Tabla, III Frente, Santiago de Cuba, Cuba.

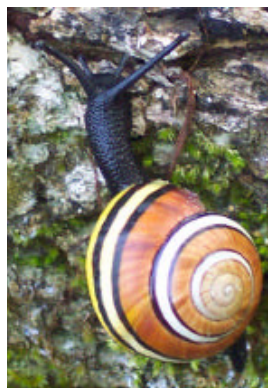


Figura 1.18. *Coryda lindoni* (Pfeiffer). Parque Nacional "La Bayamesa", Granma, Cuba. Foto por Ernesto Reyes Mauriño, 2003.

1.6. Sinopsis del área de estudio

La Reserva Ecológica Siboney - Juticí, de 1 956 hectáreas, se extiende desde la playa de Siboney hasta la desembocadura del río San Juan, en la provincia de Santiago de Cuba, Región Oriental Físico-Geográfica, Subregión Sierra Maestra, en el área de las Terrazas Costeras del Sur de la Sierra Maestra, de acuerdo con la clasificación físico-geográfica de Núñez *et al.* (1989).

Las terrazas marinas se asemejan a grandes escalones, lo que representa un detalle geográfico significativo. Las formaciones vegetales que se presentan en la mayor parte de la reserva son los Matorrales xeromorfos costeros y subcosteros. En particular la zona de estudio presenta un matorral de tres a seis metros con dominancia de *Croton lucidus*, *Colubrina elliptica* y *Tabebuia myrtifolia* según Reyes y Figueredo (2000). En dicha área el diente de perro (lapéz) es de tipo muy agudo y muy alto (Viña Bayés, 1969-2000). La altura máxima de la meseta es de 130 msnm y la geología es muy uniforme, integrada prácticamente por calizas de la formación La Cruz del Mioceno Medio. La temperatura media máxima se mantiene entre 28 y 30 °C, mientras que las medias mínimas oscilan entre 22 y 24 °C, con una media anual de 25 °C (Viña Bayés, 1978). Las precipitaciones anuales se registran por debajo de los 600 mm, distribuidos regularmente a lo largo del año. En el período poco lluvioso (noviembre-abril) las precipitaciones medias oscilan entre 300 y 400 mm, mientras que en el período lluvioso (mayo-octubre) llegan a los 550 mm (Viña Bayés, 1978). Las características antes mencionadas pueden apreciarse en la Figura 1.19. Las vías fundamentales de acceso, con vehículo, son la carretera de Siboney y el camino a Sardinero. La Estación Ecológica de BIOECO está situada en 19°57'41" N, 75°42'55" O (Viña Dávila, 2005).



Figura 1.19. Reserva Ecológica Siboney - Juticí, Santiago de Cuba, Cuba.

1.7. Objetivo general de la tesis

Caracterizar la ecología de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* (Beck) (Mollusca: Camaenidae) que habitan en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí.

1.8. Objetivos específicos de la tesis

- Introducir al tema de los moluscos, su origen, perjuicios y utilidad para el hombre, estudios en Cuba y la relación de la malacofauna terrestre entre las Antillas Mayores. Capítulo 1.
- Relacionar los estudios existentes sobre la familia Camaenidae en Cuba en cuanto a: taxonomía, distribución geográfica, ecología, anatomía, bioquímica, fisiología y parasitosis, biometría, conservación y depredación. Capítulo 2.
- Relacionar los estudios sobre los moluscos terrestres cubanos en cuanto a: conservación, depredación y por áreas xerófitas de Cuba. Capítulo 2.
- Caracterizar la Subregión Sierra Maestra, donde se ubica geográficamente la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, en cuanto a: extensión, límites, origen, división en áreas, geología, carso, hidrografía, clima y recursos naturales. Capítulo 3.
- Caracterizar geográficamente la Reserva Ecológica Siboney-Juticí donde se ubican las parcelas de trabajo en cuanto a: geología, geomorfología, morfología cársica hipogea y epigea, hidrografía, suelos, clima, vegetación, flora, fauna, ecosistemas superficiales, ecosistemas cavícolas, ecosistemas marinos, factores socioeconómicos, población y asentamientos humanos y zonificación. Capítulo 3.
- Caracterizar las parcelas de trabajo en cuanto a: dimensiones, coordenadas, cobertura vegetal, cobertura del suelo, cobertura de *Tillandsia fasciculata* y disponer su ubicación en mapa. Capítulo 3.
- Caracterizar la variación de la densidad poblacional para los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí durante los períodos poco lluvioso y lluvioso. Capítulo 4.

- Relacionar la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* respecto a las variables climáticas temperatura (°C) y humedad relativa (%).Capítulo 4.
- Establecer la estacionalidad de la densidad poblacional para los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Capítulo 4.
- Conocer la relación existente entre la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* y la estructura de la vegetación del Matorral xeromorfo costero y subcostero donde habitan. Capítulo 5.
- Caracterizar el microhabitat *Tillandsia fasciculata* y conocer como es usado por *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Capítulo 6.
- Caracterizar la conquiometría de *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí Capítulo 6.
- Conocer la relación que se establece entre el microhabitat *Tillandsia fasciculata* y la concha de *Caracolus sagemon*. Capítulo 6.
- Caracterizar la variación estacional y el ritmo diario de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* que habitan en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí durante los períodos poco lluvioso y lluvioso. Capítulo 7.

1.9. Referencias

- Abbott, R. T. 1989. Compendium of Land Shells. American Malacologist. INC. Florida. 240 pp.
- Aguayo, C. G. 1932a. Notes and description of Cuban mollusks. Occas. Pappers, Boston Soc. Nat. Hist., 8: 31-36.
- Aguayo, C. G. 1932b. New species of *Opisthosiphon* from Eastern Cuba. The Nautilus, 45 (3): 91-96.
- Aguayo, C. G. 1932c. New Cuban *Urocoptis*. The Nautilus, 45 (3): 96-98.
- Aguayo, C.G. 1934a. Mollusca Cubana -Addenda *et* Corrigenda. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 8 (2): 87-96.
- Aguayo, C. G. 1934b. Acerca del status del género *Annularia*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 8 (3): 135-144.
- Aguayo, C. G. 1935. El género *Troschelvindex*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 9 (1): 1-6.
- Aguayo, C. G. 1938a. *Pseudopineria*, un nuevo género de moluscos. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 12 (1): 71.
- Aguayo, C. G. 1938b. Un molusco terrestre africano de reciente introducción en Cuba. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 12 (5): 367-373.
- Aguayo, C. G. 1939. Dos nuevos moluscos del género *Chondropoma*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 13 (2): 103-106.
- Aguayo, C. G. 1943. Nuevos operculados de Cuba oriental. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (2): 70.
- Aguayo, C. G. 1944a. Nuevos operculados de la región oriental de Cuba. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 2 (1): 1-10.
- Aguayo, C. G. 1944b. *Leptinaria lamellata* y otros moluscos introducidos en Cuba. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 2 (2): 51-58.
- Aguayo, C. G. 1949. Notas y Variedades XI. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (1): 19-24.
- Aguayo, C. G. 1950. Notas sobre *Cepolis* (*Eurycampta*) *bomplandi* Lamarck. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (2): 70.
- Aguayo, C.G. 1953. Algunos nuevos moluscos terrestres de Cuba oriental. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 21 (3): 299-314.

- Aguayo, C. G. 1961. Notas sobre moluscos terrestres antillanos. *Caribbean Journal Sci.*, 1 (4): 143.
- Aguayo, C. G. 1962. Notas sobre moluscos terrestres antillanos. *Caribbean Journal Sci.*, 2 (1): 9-12.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1934. Notas y adiciones a la fauna malacológica habanera. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, 8 (1): 9-14.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1945. Novedades malacológicas cubanas. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, 3 (3): 95-98.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1947. Nuevos gasterópodos de Cuba. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 5 (2): 53-58.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1947-1952. Catálogo de los moluscos de Cuba. *Circulares del Museo y Biblioteca de Zoología de la Habana*. Mimeografiado. 725 pp.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1948a. Un singular género nuevo de molusco terrestre cubano. *Torreia*, 13: 1-6.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1948b. Nueva subespecie de *Turrithyra*. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 6 (1): 9.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1951. Nuevos ceriónidos de Cuba. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 8 (1): 1-18.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1952. Nuevos operculados de Matanzas. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 8 (3): 127-128.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1953. Moluscos terrestres de la Región de Baracoa, Habana. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, 21 (3): 267-280.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1954a. Notas sobre el género *Emoda*. *Torreia*, 21: 3-13.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1954b. Descripción de nuevas especies de moluscos terrestres cubanos. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 9 (2): 47-66.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1957. Adiciones a la fauna malacológica cubana I. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, 23 (2): 117-142.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1958. Adiciones a la fauna malacológica cubana II. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, 24 (1): 91-102.
- Aguayo, C. G. y Quiñones, A. R. 1953. Dos nuevos moluscos de la región oriental de Cuba. *Torreia*, 19: 1-4.

- Aguayo, C. G. y Sánchez Roig, M. 1949. Tres nuevos operculados de Cuba. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (1): 7-10.
- Aguayo, C. G. y Sánchez Roig, M. 1953. Nuevos moluscos cubanos de la familia Cerionidae. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 21 (3): 283-298.
- Aguayo, C. G. y Torre, A. de la. 1951. Nuevo *Cerion* de la costa norte de Matanzas. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 8 (1): 19-38.
- Aguayo, C. G. y Torre, A. de la. 1954. Nuevo helicínido de la provincia de Matanzas. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 9 (2): 67-68.
- Alayo, P. y Espinosa, J. En prensa. Atlas de los moluscos terrestres y marinos de Cuba. Editorial Científico-Técnica, La Habana.
- Alcalde, L. O. 1943. Dos nuevos *Chondrothyrium*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (1): 11-16.
- Alcalde, L. O. 1944. Dos nuevos moluscos del género *Liguus*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 2 (1): 11-14.
- Alcalde, O. 1945a. Estudio y revisión de los moluscos cubanos del género *Farcimen*. I. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (1): 5-17.
- Alcalde, O. 1945b. El género *Farcimoides* en Cuba I. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (2): 37-38.
- Alcalde, O. 1945c. Estudio y revisión de los moluscos cubanos del género *Farcimen*. II. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (2): 39-50.
- Alcalde, O. 1945d. Estudio y revisión de los moluscos cubanos del género *Farcimen*. III. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (3): 85-93.
- Alcalde, L. O. 1945e. Nueva especie de la subfamilia Adamsiellinae en Cuba. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (3): 94.
- Alcalde, O. 1946. Estudio y revisión de los moluscos cubanos del género *Farcimen*. IV. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 4 (2): 37-40.
- Alcalde, L. O. 1948. *Rhytidotyra Jacobsoni*, n. sp. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 6 (1): 4.
- Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1987. Genética Ecológica de *Polymita picta roseolimbata* (Mollusca: Gastropoda) en un agoecosistema de la región de Maisí. Revista Ciencias Biológicas, 18: 33-45.

- Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1989a. Fenotipos de los morfos de color y bandas de la concha en *Polymita picta roseolimbata* (Mollusca: Pulmonata) de Maisí (Cuba). Rev. Biol., 3 (3): 213-222.
- Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1989b. Variación de los patrones de color y bandas de la concha en el género *Polymita* (Mollusca: Pulmonata). Cien. Biol., 21-22: 51-64.
- Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1993. Conservation problems of land snails in Cuba. Tentacle, 3: 20-23.
- Alfonso, M. A. y Fernández, A. 1992. Patrones fenotípicos de coloración y bandas de la concha en *Polymita muscarum* (Gastropoda: Fruticicollidae) de Holguín, Cuba. Cien. Biol., 24: 106-117.
- Alfonso, M. A.; Martínez, E. C.; Berovides, V. y Milera, J. F. 1989. Fenética del género *Polymita* Beck, 1837 (Mollusca: Pulmonata). Poeyana, 368: 1-14.
- Almaguer, A.; Fernández, A.; Lambert, D.; González, P. y Monteagudo, S. 2002. Habitat, density of *Polymita sulphurosa* en Cananova. Of Sea and Shore, 25 (2): 94-95.
- Álvarez, J. A. y Berovides, V. 1989. Ecología y polimorfismo en *Liguus fasciatus* (Mollusca: Pulmonata) de Cayo Romano (Cuba). Rev. Biol., 3 (3): 183-196.
- Anderson, R. C. 1995. Aquarium husbandry of the giant Pacific octopus. Drum and Croaker, 26: 14-23.
- Andrews, E. A. 1932. Habitat of a Cuban snail, *Polymita picta*, Born. Nautilus, 46: 22-25.
- Andrews, E. A. 1934. Restoration of shell part by the painted snail *Polymita picta* Born. Nautilus, 42: 37-43.
- Arango y Molina, R. 1878-80. Contribución a la fauna malacológica cubana. Montiel y cia. La Habana. 280 pp.
- Armas, L. F. de; Hidalgo, M.; Fernández, I.; Genaro, J. A.; Rodríguez-León, R.; Rodríguez, D.; Mestre, N.; Coy, A.; Fontenla, J. L.; Cuervo, N.; García, N.; Bidart, L.; Pérez, A.; Ventosa, L.; Otero, M.; Gutiérrez, E.; Alayón, G.; Reyes, M.; Marín, C.; Rojas, A. y Pérez, R. 2000. Diversidad de la fauna de invertebrados en la Sierra del Rosario. Informe Final, Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA, Ciudad de la Habana, 123 pp.

- Armas, L. F. de y Milera, J. F. 1989. Depredación de moluscos gastrópodos por *Mastigoproctus baracoensis* (Uropigy: Theliphonidae). Cien. Biol., 18: 126-127.
- Artilles, A. 1940a. Estudio radular de los géneros: *Chondropometes-Chondrothyrella-Chondrothyrium*. Torreia, 3: 3-7.
- Artilles, A. 1940b. Estudio radular de los géneros: *Hendersonina-Turrihtyra*. Torreia, 3: 9-12.
- Barker, G. M. 2001. Gastropods on land: Phylogeny, Diversity and adaptative morphology, pp1-146. En: The Biology of Terrestrial Molluscs. G. M. Barker (ed.) New York: CABI Publishing.
- Baur, A.; Baur, B. y Fröberg, L. 1994. Herbivory on calcicolous lichens: different food preferences and growth rates in two co-existing land snails. Oecologia, 98: 313-319.
- Baur, B.; Fröberg, L.; Baur, A.; Guggenheim, R. y Haase, M. 1999. Ultrastructure of snail grazing damage to calcicolous lichens. Nord. J. Bot., 20: 119-128.
- Beeby, A. y Richmond, L. 2001a. Calcium provision to eggs in two populations of *Helix aspersa* by parents feed a diet high in lead. J. Moll. Stud., 67: 1-6.
- Beeby, A. y Richmond, L. 2001b. Intraspecific competition in populations of *Helix aspersa* with different histories of exposure to lead. Environmental Pollution, 114: 337-44.
- Berovides, V. 1987. Genética ecológica de *Polymita picta roseolimbata* (Mollusca: Pulmonata) en un agroecosistema de la región de Maisí. Tesis Doctoral, Universidad de la Habana, Ciudad Habana, Cuba.
- Berovides, V. 1994. Estado de conservación de *Polymita picta* (Mollusca: Pulmonata) en Maisí, Guantánamo. Cocuyo, 1: 2-3.
- Berovides, V. 1998. Observaciones ecológicas en tres especies de moluscos terrestres. Cocuyo, 7: 27-28.
- Berovides, V. y Alfonso, M. A. 1988. Estructura genética de las poblaciones de *Polymita picta roseolimbata* (Mollusca: Pulmonata) de Maisí. Rev. Biol., 2 (3): 9-16.
- Berovides, V. y Alfonso, M. A. 1992. Evidencias experimentales de la selección climática en *Polymita picta roseolimbata* (Gastropoda: Fruticicolidae) de Maisí, Cuba. Cien. Biol., 25: 1-8.

- Berovides, V. y Alfonso, M. A. 1995. Polimorfismo visual y mortalidad en *Liguus fasciatus* (Gastropoda: Bulimunidae) de la Sierra del Chorrillo, Camagüey, Cuba. Rev. Biol., 9: 59-65.
- Berovides, V.; Bidart, L. y Fernández, A. 1997. *Polymita*. Hoja de datos del taxón. Memorias del Taller para la conservación, análisis y manejo planificado, una selección de especies cubanas II.
- Berovides, V. y Milera, J. F. 1983. Notas sobre el polimorfismo del color de la concha y el nicho estructural en *Polymita picta roseolimbata*. Cien. Biol., 9: 124-128.
- Berovides, V. y Sánchez, A. 1995. Polimorfismo visual y mortalidad en *Liguus fasciatus* (Gastropoda: Bulimunidae) de la Sierra del Chorrillo, Camagüey, Cuba. Rev. Biol., 9: 59-65.
- Berovides, V.; Tadeo, R. y Alfonso, M. A. 1994. Concluye el estudio sobre la malacocenosis de la Sierra de los Órganos, Pinar del Río. Cocuyo, 1: 7-8.
- Berovides, V.; Valdés, G. y Alfonso, M. A. 1987. Variación de los morfos de color de *Polymita picta roseolimbata* Torre, 1950, entre hábitats de la región de Maisí, Cuba. Cien. Biol., 17: 68-76.
- Berovides, V.; Valdés, G. y Milera, J. F. 1986. Polimorfismo genético *Polymita picta roseolimbata* Torre 1950, en la región de Maisí. Carib. J. Sci., 22 (3-4): 179-189.
- Bidart, L. 1997. Ecología de *Polymita muscarum* Lea, 1834 (Gastropoda: Xanthonychidae) en la provincia Holguín, Cuba. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología y Sistemática, Ciudad Habana, Cuba.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989a. Aspectos del nicho ecológico de *Polymita picta nigrolimbata*, *Caraculus sagemon rostrata* y *Coryda alauda strobilus*. Cien. Biol., 21-22: 130-135.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989b. Moluscos terrestres de Yara, Baracoa, Provincia Guantánamo. Garciana, 17:1-2.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1994. Depredación en *Polymita picta nigrolimbata*. Cien. Biol., 26: 127-129.
- Bidart, L.; Espinosa, J. y Pérez, A. 1989. Dinámica poblacional de *Polymita picta nigrolimbata*. Poeyana, 381. 16 pp.

- Bidart, L.; Fernández, A. y Iglesias, C. 1998. Reproducción de *Polymita muscarum* y *Polymita venusta* (Stylommatophora: Helminthoglyptidae). Rev. Biol. Trop., 46 (3): 683-689.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Fernández, A. y Osorio, M. 1995. Estado actual y conservación de las poblaciones de *Polymita muscarum* (Mollusca: Pulmonata) en la Provincia Holguín. Cocuyo, 3: 29-31.
- Bidart, L.; Milera, J. F. y Osorio, M. 1997. Reclutamiento, crecimiento y densidad poblacional de cinco poblaciones de *Polymita muscarum* en la provincia Holguín. IV Simposio de Zoología. Libro de Programas y Resúmenes. La Habana, Cuba.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Osorio, M. y Reynaldo, E. 1992a. Datos reproductivos de *Polymita muscarum muscarum* Lea (Mollusca: Pulmonata: Fruticicollidae). Reporte de Investigación IES/ACC. 8 pp.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Osorio, M. y Reynaldo, E. 1996. Moluscos terrestres de El Yaya provincia de Holguín. Cocuyo, 5: 25-26
- Bidart, L.; Osorio M. y Reynaldo, E. 1992b. Ecología de *Polymita muscarum* en la localidad "El Yaya". Reporte de Investigación IES/ACC. 14 pp.
- Bidart, L.; Osorio, M.; Reynaldo, E.; Milera, J. F. y Iglesias, C. 1992c. Nicho ecológico de *Polymita muscarum*, *Liguus fasciatus achatinus* y *Hemitrochus lucipeta*. Cien. Biol., 25: 9-19.
- Bidart, L.; Socarrás, A.; Iglesias, C.; Reyes, M. y Hidalgo, M. 1992d. Aspectos del ciclo de vida de *Polymita muscarum muscarum* y *Polymita picta nigrolimbata* en el laboratorio. Reporte de Investigación IES/ACC. 12 pp.
- Boss, K. J. 1971. Critical Estimate of the Number of Recent Mollusca. Occ. Pap. on Moll., 3 (40): 81-136.
- Boss, K. J. 1982. En: Parker, S.P. Synopsis and Classification of Living Organisms. I: 945-1166. McGraw-Hill Book Company. New York.
- Boss, K.J y Jacobson, M. K. 1973a. Monograph of the genus *Alcadia* in Cuba (Mollusca: Prosobranchia: Helicinidae). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 145 (7): 311-358.
- Boss, K. J y Jacobson, M. K. 1973b. Monograph of *Ceratodiscus* (Archeogastropoda; Helicinidae). Occasional paper on Mollusks, 3 (45): 253-279.
- Boss, K. J y Jacobson, M. K. 1974. Monograph of the genus *Lucidella* in Cuba (Prosobranchia: Helicinidae). Occasional Papers on Mollusks, 4 (48). 28 pp.

- Boss, K. J y Jacobson, M. K. 1975a. Felipe Poey with a catalogue of the Mollusca described by him. Occasional Paper on Mollusks, 4 (53): 105-132.
- Boss, K. J y Jacobson, M. K. 1975b. Proserpine snails of the Greather Antilles (Prosobranchia; Helicinidae). Occasional Paper on Mollusks, 4 (51): 53-92.
- Botero, D. y Restrepo, M. 1992. Parasitosis humana. Segunda edición. Corporación para investigaciones Biológicas. Medellín. 418 pp.
- Bouza, M.; Perera, G. y Dumenigo, B. 1998. *Angiostrongilus cantonensis* in Cuba: past experiences and future prospects. IX International Congress of Parasitology ICOPA IX, Japan: 407-411.
- Cabaret, J. y Morand, S. 1990. Single and dual infections of the land snail *Helix aspersa* with *Muellerius capillaris* and *Alloinema appendiculatum* (Nematoda). J. Parasit., 76: 579-580.
- Cáceres, R. y Bidart, L. 1998. Lista de los gastrópodos terrestres del bosque de San Antonio de los Baños, Río Ariguanabo, La Habana. Cocuyo, 7: 13-14.
- Caron, J.; Scheltema, A.; Schander, C. y Rudkin, D. 2006. A soft-bodied mollusk with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale. Nature, 442: 159-163.
- Clench, W. J. 1934. new mollusks in the genus *Liguus* from Cuba and the Isle of Pines. Occas. Papers, Boston Soc. Nat. Hist., 8: 101-124.
- Clench, W. J. 1935. New races of the genus *Liguus* from Florida and Cuba. The Nautilus, 48 (4): 121-125.
- Clench, W. J. 1946. A catalogue of the genus *Liguus* with a description of a new subgenus. Occas. Paper on Mollusks, 1 (10): 117-128.
- Clench, W. J. 1948. Two new species of *Cerion* from Cuba and the New Providence, Bahamas. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 6 (2): 49-51.
- Clench, W. J. 1957. A catalogue of the Cerionidae (Mollusca: Pulmonata) Bull. Mus. Comp. Zool., 116 (2): 121-169.
- Clench, W. J. 1967. Monograph of the genus *Spiroceramus* (Urocoptidae). Breviora, 260: 1-10.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1932. West Indian mollusks III. Two new subspecies of Cuban *Liguus*. The Nautilus, 45 (3): 98-100.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1946a. Nuevo operculado de la región oriental de Cuba. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 4 (2): 51-53.

- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1946b. Una interesante especie nueva del género *Cerion*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 4 (3): 85-87.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1946c. Una interesante especie nueva del género *Cerion*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 4 (3): 85-87.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1948. Dos nuevos moluscos cubanos del género *Opisthosiphon*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 6 (3): 89-90.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1950. Nuevos helicínidos de la provincia de oriente. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (2): 61-66.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1951. The Cuban genus *Jeanneretia*. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (3): 81-92.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1952. The *Scalarinum* species complex (*Umbonia*) in the genus *Cerion*. Occas. Paper on Mollusks, 1 (7): 413-440.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1953a. Algunas especies de ceriónidos de la costa norte de oriente. Torreia, 14: 1-10.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1953b. Nuevos moluscos cubanos del género *Cerion*. Torreia, 18: 1-5.
- Clench, W. J. y Jacobson, M. K. 1968. Algunas especies de ceriónidos de la costa norte de oriente. Torreia, 14: 1-10.
- Clench, W. J. y Jacobson, M. K. 1970. The genus *Priotrochatella* of the Isle of Pines and Jamaica, West Indies. Occas. Paper on Mollusks 3 (39): 61-80.
- Clench, W. J. y Jacobson, M. K. 1971a. A Monograph of the Cuban genera *Emoda* and *Glyptemoda* (Mollusca: Archeogastropoda: Helicínidae) in Cuba. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 141 (3).
- Clench, W. J. y Jacobson, M. K. 1971b. A Monograph of the genera *Calidviana*, *Ustronia*, *Troschelviana* and *Semitrochatella* (Mollusca: Archeogastropoda: Helicínidae) in Cuba. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 141 (7).
- Crosse, H. 1890. Faune malacologique terrestre et fluviatile de l'île de Cuba. Jour. Conchal., 38: 173-335.
- Curry, J. P. 1994. Grassland invertebrates. Ecology, influence on soil fertility and effects on plant growth. Chapman y Hall, Londres. 424 pp.
- Díaz-Piferrer, M. 1961. Feeding habitat of a Cuban tree snail (*Polymita muscarum* Lea). Caribb. J. Sci., 1 (4): 123-132.

- Díaz-Piferrer, M. 1962. Reproduction of *Polymita muscarum* Lea Cuban tree snail. Caribb. J. Sci., 2 (2): 59-61.
- d'Orbigny, A. de. 1842. Moluscos. En: Historia física, política y natural de la Isla de Cuba, 5: 376 pp.
- Espinosa, J. 1987. Moluscos de Cayo Saetía, provincia de Holguín. Garciana, 3: 1-2.
- Espinosa, J. y Torres, A. 1989. Los subgéneros *Zachrysia* y *Auritesta* (Mollusca: Gastropoda) en la provincia de Holguín. Garciana, 18: 1-3.
- Espinosa, J. y Ortea, J. 1999. Moluscos terrestres del archipiélago cubano. Avicennia (Suplemento 2): 1-137.
- Espinosa, J. y Ortea, J. 2009. Moluscos terrestres de Cuba. Ediciones Polymita, UPC, Print, Vasa, Finlandia, 191 pp.
- Espinosa, J.; Ortea, J. y Valdés, A. 1994. Clasificación Taxonómica y endemismos de los moluscos terrestres de Cuba. Avicennia, 1: 11-124.
- Espinosa, J.; Ortea, J.; Milera, J. F.; Oliva, W. 2004. Catálogo ilustrado de los moluscos terrestres y fluviales del Pán de Guajaibón, área protegida Mil Cumbres, Pinar del Río, Cuba. Rev. Acad. Canar. Cienc., 16 (4): 179-220.
- Feijoó, M. A. 1984. Estudio preliminar sobre el mantenimiento y reproducción de *Polymita picta* y *Polymita muscarum* en condiciones de laboratorio [inédito]. Tesis para optar por el título de técnico, Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana.
- Fernández, A. 1989. En defensa de las polymitas. En Periódico Ahora, 20, 25 y 26 de enero de 1989.
- Fernández, A. 1990. Ecología de *Polymita muscarum* (Gastropoda: Fruticicollidae) en la provincia Holguín. Rev. Biol., 4(1): 3-13.
- Fernández, A. 2005. Plant species and strata selected by *Liguus fasciatus achatinus* Clench, 1934 (Mollusca:Orthalicidae) in Semideciduos forest in El Yayal, Holguín Province, Cuba. Of Sea and Shore, 27 (2): 89-92.
- Fernández, A. y Berovides, V. 1995a. Las subespecies de *Polymita muscarum* en Holguín (Gastropoda: Helminthoglyptidae). Cocuyo, 4: 26-28.
- Fernández, A. y Berovides, V. 1995b. Cambios mensuales en la morfología y abundancia de *Liguus fasciatus* (Gastropoda: Bulimulidae) en la provincia de Holguín, Cuba. Rev. Biol., 9: 45-57.

- Fernández, A. y Berovides, V. 1996. Depredación de moluscos por la araña *Phormictopus* n. sp. Cocuyo, 5: 27-29.
- Fernández, A. y Berovides, V. 2000. Cambios de densidad de *Liguus fasciatus achatinus* Clench 1934 (Mollusca: Orthalicidae) en el Yayal, Holguín, Cuba. Rev. Biol., 14 (2): 141-146.
- Fernández, A. y Berovides, V. 2001. Aspectos reproductivos de *Liguus fasciatus achatinus* Clench, 1934. (Mollusca: Orthalicidae) en tres localidades de la provincia de Holguín, Cuba. Rev. Biol., 15 (2): 117-122.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Agüero, R. 1995a. Altura al suelo de moluscos arborícolas, un mecanismo de termorregulación. Garciana, 23: 6-7.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Agüero, R. 1995b. Fundamentos genético-ecológicos para la protección de *Polymita muscarum* (Lea). MHNH. Garciana, 23:8-9.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Reyes-Tur, B. 1999a. Asociación de variables bioecológicas de *Polymita muscarum* Lea 1834, en Playa Blanca, Holguín. Garciana 26: 10-13.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Reyes-Tur, B. 2005. Population density and morphometry of *Polymita muscarum* Lea, 1834 (Mollusca: Gastropoda) in Playa Blanca, Rafael Freyre municipality, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 27 (2): 119-126.
- Fernández A., y Franke, S. 2008. Geographic Distribution of *Microceramus angulosus*, *Microceramus orientalis* and *Spiroceramus* sp. (Mollusca, Gastropoda, Urocoptidae) in Holguin, Cuba: New records and their habitats. Obtenible es: <http://www.ofseaandshore.com/homepage/article2.php>.
- Fernández, A.; González, A. y Reyes, E. 1998. Population density of *Polymita sulphurosa* Morelet (Mollusca: Helminthoglyptidae) in the Yaguaneque Hill, Holguín province, Cuba: a conservationist alarm. Of Sea and Shore, 21(1): 49-52.
- Fernández, A.; Navarro, N.; Bidart, L. y Fernández, J. 1999b. Nuevos registros de moluscos terrestres en el Yayal. Cocuyo, 8: 34.
- Fernández, A; Peña, C.; Hernández, J. A. y Monteagudo, S. 2000a. Geographical distribution on *Polymita* and their relationships with plant species of *Polymita muscarum* (Mollusca: Pulmonata) in Pesquero Nuevo, Rafael Freyre, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 22 (4): 195-200.

- Fernández, A.; Peña, C.; González, P. y Monteagudo, S. 2000b. Ecological niche of *Polymita muscarum* (Lea) and other land snail in the Pesquero Nuevo Beach lagoon, Rafael Freyre, Holguín, Cuba. *Of Sea and Shore*, 23 (3): 125-130.
- Fernández, A.; Peña, C.; Hernández, J. A. y Monteagudo, S. 2001a. Abundance of five populations of *Polymita sulphurosa* Gmelin, 1792 and limits of geographical of genus (Mollusca: Gastropoda). *Of Sea and Shore*, 24 (1): 15-18.
- Fernández, A.; Peña, C.; Reyes-Tur, B. y Monteagudo, S. 2001b. Relación planta–molusco y estado de conservación de colonias de *Polymita muscarum* Lea 1834, en zona costera de Holguín, Cuba. *Revista Electrónica “Ciencias Holguín”*. Infotec-CIGET.
- Fernández, A.; Reyes-Tur, B. y Sigarreta, S. 2003a. Local endemic species, *Polymita sulphurosa* Morelet, 1849 (Helminthoglyptidae) in Holguín: Cause of threats. *Of Sea and Shore*, 25 (3): 15-19.
- Fernández, A.; Reyes-Tur, B. y Sigarreta, S. 2003b. *Polymita sulphurosa* Morelet, 1849 (Gastropoda: Helminthoglyptidae) in Holguín, Cuba – Threats to its survival. *Of Sea and Shore*, 25 (3): 174-176.
- Fernández, A.; Sigarreta, S.; González, P. y Laffita, O. 2002. Uso potencial de *Polymita* Beck. El ecoturismo maximiza su conservación a través del Parque Cristóbal Colón. *BIOTUR*. P: 104-124.
- Fernández, A.; Sigarreta S.; Salazar, R. y Pérez R. 2004. New record of *Polymita venusta* on the Pinares de Mayari's plateau, Holguín, Cuba. *Of Sea and Shore*, 26 (1): 22-24,30.
- Fernández, I. 1997. *Liguus* (Mollusca) en Cayo Las Brujas: SOS. *Cocuyo*, 6: 4.
- Fernández, I.; Díaz, L. M; Camacho, A. y Berovides, V. 1996. Situación de *Liguus fasciatus* en la cayería Noreste de Villa Clara (Mollusca: Gastropoda). *Cocuyo*, 5: 9-10.
- Fernández, I. y Perera, G. 1997. The influence of some environmental factors on the distribution of the different morphs of *Liguus fasciatus sanctamariae* in Santa María, Cuba. *Malacol. Rev.*, 30:71-76.
- Fernández-Garcés, R.; Espinosa, J. y Ortea, J. 2003. Una nueva especie de molusco terrestre cubano del género *Cubadamsiella* Torre & Bartsch, 1941 (Gastropoda: Prosobranchia: Neotanioglossa). *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 15 (3-4): 203-206.

- Franke, S. 2003. A snail search with a surprise in Cuba *Cerion* at Playa Giron. *Of Sea and Shore*, 25: 3: 175-176.
- Franke, S. y Fernández, A. 2004. Data about a local population of *Macroceramus pictus* (Mollusca: Urocoptidae) I Gibara, Cuba and a brief comment on ecology and systematic. *Of Sea and Shore*, 26: 2: 94.
- Franke, S. y Fernández, A. 2005. New records of land snails from the locality of "El Yaya", Holguín, Cuba. *Of Sea and Shore*, 26: 4: 259.
- Franke, S. y Fernández, A. 2007. A new land snail of the genus *Idiostemma* Pilsbry et Vanatta 1898 (Gastropoda: Urocoptidae) from Eastern Cuba. *Schr. Malakozool.*, 23: 79-86.
- Franke, S. y Fernández, A. 2008. *Beckianum beckianum* (Pfeiffer, 1846) (Gastropoda: Subulinidae): new records from Havana City, Cuba. *Cocuyo*, 17: 57.
- Freire, J. A. 1945. La Furnia del Cafetal. *Rev. Soc. Malac.* "Carlos de la Torre", 3 (3): 99-102.
- Freire, J. A. y Alayo, P. 1946. Excursiones a casa Azul. *Rev. Soc. Malac.* "Carlos de la Torre", 4 (2): 65-69.
- Fröberg, L.; Baur, A. y Baur, B. 1993. Differential herbivore damage to calcicolous lichens by snails. *Lichenologist*, 25 (1): 83-85.
- Fröberg, L.; Björn, L. O.; Baur, A. y Baur, B. 2001. Viability of lichen photobionts after passing through the digestive tract of a land snail. *Lichenologist*, 33 (6): 543-550.
- García, I. 1996. Dinámica espacio temporal del nicho ecológico en *Polymita muscarum* Lea 1834, en Gibara, Holguín. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. Cuba.
- García, I.; Alayo, R.; Novoa, N.; Nicholas, N.; Armas, L. F. de; Domínguez, D.; Somoza, C.; Osa, A. de la; Cruz, J. de la; Garrido, O.; Cuevas, J. R. y Fontaines, J. 1973. Informe del trabajo faunístico realizado en el Plan Jibacoa-Cayajabos. *Serie Biológica*, 43, 27 pp.
- García, E.; Everton, A.; Diéguez, L.; Estévez, N. 2008. Vectores de interés sanitario en la Universidad Médica de Camagüey. Sus implicaciones epidemiológicas. *Archivo Médico de Camagüey*, 12 (1), 19 pp.
- García Castañeda, R. 1944. Cuatro interesantes variedades de *Liguus fasciatus achatinus*. *Rev. Soc. Malac.* "Carlos de la Torre", 2 (2): 37-38.

- Guevara, E. y Fernández, A. 1995. Nuevas localidades para *Polymita venusta* Gmelin, 1792 en la provincia Holguín. *Garciana*, 23: 9-10.
- Guitart, R. P. 1945. Nuevos moluscos del género *Liguus* de Sancti Spiritus. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 3 (1): 27-31.
- Goodhart, C. B. 1962. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 27:47-57.
- González, A. 2008. Cuba, el paraíso de los moluscos terrestres. Editores Greta. La Habana, 306 pp.
- González, O. 1989. Las biocenosis de las Escaleras de Jaruco y áreas cercanas, Cuba. Ed. Academia, La Habana. 53 pp.
- Grana, F. 2007. Nomenclatura de los organismos acuáticos y marinos de Puerto Rico e Islas Vírgenes. Vol 6: Moluscos de Puerto Rico e Islas Vírgenes. Parte 5. Clase Gastropoda, Orden pulmonata. 35 pp. Obtenible en: <http://www.drna.gobierno.pr/biblioteca/publicaciones/tecnicas/molusc05.pdf>.
- Hatzioannou, M.; Eleutheriadis, N. y Lazaridou-Dimitriadou, M. 1994. Food preferences and dietary overlap by terrestrial snails in Logos area (Edessa, Macedonia, Northern Greece). *J. Moll. Stud.*, 60: 331-341.
- Henderson, J. 1916a. The Cruise of The "Thomas Barrera". The narrative of a scientific expedition to Western Cuba and the Colorados Reefs, with observations on the geology, fauna and flora of the region. New York and London, Putnam' Sons. 313 pp.
- Henderson, J. 1916b. A list of the land and fresh-water shells of the Isle of Pines. *Annals of the Carnegie Museum*, 10 (3-4): 315-324.
- Henderson, J. y Bartsch, P. 1920. A classification of American operculate land mollusks of the family Annularidae. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 58: 49-82.
- Herrera, E. 1945. Moluscos colectados en La Julia, Zulueta. *Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 3 (1): 1-5.
- Howel, L. 1946a. Notas sobre la cópula de *Zachrysia guanensis* y *Veronicella tenax*. *Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 4 (3): 75-84.
- Howel, L. 1946b. Desarrollo de *Zachrysia guanensis*. *Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 5 (2): 47-51.
- Howel, L. 1947. Desarrollo de *Zachrysia bayamensis*. *Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 5 (1): 13-20.

- Howel, L. 1950. Reproducción de *Caracolus sagemon* Beck. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (2): 45-58.
- Iglesias, C. 1991. Aspectos de la reproducción, crecimiento y alimentación de tres especies del género *Polymita*. Tesis de Diploma, en opción al título de Ingeniero Pecuário.
- Iglesias, J. y Castillejo, J. 1997. Técnicas para a cría do caracol. Consellería de Agricultura, Ganadería e Política Agroalimentaria Xunta de Galicia. 114 pp.
- Jacobson, M. K. 1964. On *Rhytidotyra jacobsoni* Acalde. The Nautilus, 77 (3): 97-99.
- Jacobson, M. K. 1970. The land and freshwater Gastropods collected in Cuba by M.G. Rutten. Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam, 1 (15): 221-233.
- Jacobson, M. K. 1972. Malacology in Cuba. Sterkiana, 45: 37-42.
- Jaume, M. L. 1935. Sobre el redescubrimiento de molusco *Chondrothyra echinulata*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 10 (1): 29-31.
- Jaume, M. L. 1936. Estudio anatómico del molusco *Zachrysia rangeliana*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 10 (1): 29-32.
- Jaume, M. L. 1941. Nuevos moluscos para la fauna cubana. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 15 (4): 403-406.
- Jaume, M. L. 1945a. Excursión malacológica al Pan de Guajaibón. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (2): 51-62.
- Jaume, M. L. 1945b. Excursión malacológica al Pan de Guajaibón. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (3): 74-83.
- Jaume, M. L. 1952. Nuevas forma de *Liguus* para Cuba. Circ. Mus. Bibl. Malac. Habana, 515-527.
- Jaume, M. L. 1954. Novedades en *Liguus* en Cuba. Circ. Mus. Bibl. Malac. Habana, 1375-1388.
- Jaume, M. L. 1954. Catálogo del género *Liguus* en Cuba (Mollusca-Gastropoda). Circulares de Museo y Biblioteca de la Habana. pp. 1423-1452.
- Jaume, M. L. 1972. Lista de los Moluscos de la Sierra del Rosario. (Desde Candelaria hasta el Cuzco). Pinar del Río, Cuba. Acad. Cienc. Cuba. Serie Biológica, 41:1-29.

- Jaume, M. L. 1975. Catálogo de los moluscos terrestres cubanos del género *Cerion* (Mollusca: Pulmonata: Ceriidae) con una bibliografía general Ciencias Biológicas, Serie 4, 51:1-47.
- Jaume, M. L. y Alcalde, L. O. 1945. Nuevos *Chondropoma* de Cienfuegos. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 2 (2): 39-40.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943a. Nuevo molusco del género *Chondropoma*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (1): 17-18.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943b. Dos nuevas subespecies de *Eutudora limbifera*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (1): 19-21.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943c. Dos subgéneros y tres nuevas especies de *Chondrothyrium*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (1): 22-29.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943d. Nuevas subespecies de *Chondrothyrium*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (1): 30-31.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943e. Una nueva especie del género *Torrella*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (1): 32-34.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943f. Revisión de los moluscos cubanos del género *Cryptelasmus*. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (2): 41-49.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1943g. Nuevas subespecies *Chondrothyrium violaceum*. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 1 (2): 50-51.
- Jaume, M. L. y Sánchez de Fuentes, L. 1944. Dos nuevos *Rhytidopomas* cubanos. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 2 (1): 7-10.
- Jaume, M. L. y Torre, A. de la. 1976. Los Urocoptidae de Cuba (Mollusca-Pulmonata) Serie 4, Ciencias Biológicas, 53, 122 pp.
- Jaume, M. L. y Torre, A. de la. 1980. Las subfamilias Microceraminae y Macroceraminae. Mimeografo.
- Lomba, A. 2005. Moluscos, pp. 48-50. Arturo Kirkonnell Páez, Douglas F. Stotz y Jennifer Shopland, eds. Cuba: Sierra de Cubitas. Rapid Biological Inventories. Report, 07. The Field Museum, Chicago, USA.
- Lomba, A. 2006. Moluscos Terrestres y fluviátiles, 44-45. Luís M. Díaz, William S. Alverson, Adela ida Barreto Valdés y Tatziana Wachter, eds. Cuba: Península de Zapata. Rapid Biological Inventories. Report, 08. The Field Museum, Chicago, USA.

- Maceira, D. 1998. Moluscos en Nipe-Sagua-Baracoa, pp. 736-782. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos de Nipe-Sagua-Baracoa. Tomo IV. Informe parcial del proyecto “Diversidad biológica de los macizos montañosos Sierra Maestra y Nipe-Sagua-Baracoa”. Fondos de BIOECO.
- Maceira, D. 1999a. Ampliación de ámbito para moluscos terrestres en Cuba Oriental. Biodiversidad de Cuba Oriental, 3: 15-20.
- Maceira, D. 1999b. Notas sobre la malacocenosis de Monte Iberia (Baracoa, Guantánamo). Cocuyo, 9:13.
- Maceira, D. 2000a. Moluscos terrestres en Sierra Maestra, pp. 607-643. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos de Sierra Maestra, 2: Informe parcial del Proyecto “Diversidad Biológica de los Macizos Montañosos Sierra Maestra y Nipe-Sagua-Baracoa”. Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad. BIOECO. Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2000b. Ampliación de la distribución geográfica para moluscos terrestres en la Sierra Maestra. Biodiversidad de Cuba Oriental, 5: 73-80.
- Maceira, D. 2000c. Malacocenosis del Matorral xeromorfo en la Punta de Maisí, Guantánamo, Cuba. Biodiversidad de Cuba Oriental, 4: 58-65.
- Maceira, D. 2001. Moluscos de los Macizos Montañosos Orientales, pp. 718-759. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos orientales, 3. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2002. Plantas usadas como recurso trófico por *Veronicella cubensis* (Pfr., 1840) (Gasteropoda: Veronicellidae) en dos localidades del Parque Nacional “Alejandro de Humbolt”. Revista Centroagícola, 1: 82-84.
- Maceira, D. 2003. Las especies de la familia Veronicellidae (Molusca: Soleolifera) presentes en Cuba. International Journal of Tropical Biology and Conservation, 51 (Supl. 3): 453-461.
- Maceira, D. y Rodríguez, T. 2003. La superfamilia Limacoidea (Mollusca: Pulmonata) en Cuba. AVICENNIA, 16: 91-96.
- Maceira, D. 2004. Moluscos terrestres, pp.157-170. Informe final del proyecto “Caracterización y Estrategias de conservación de la Biodiversidad en la cuenca del Río Cauto”. Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad. Santiago de Cuba.

- Maceira, D. 2005a. Terrestrial Mollusks, pp. 117-119. Ansel Fong G., David Maceira F., William. S. Alverson y Jennifer Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories Report, 10. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2005b. Terrestrial Mollusks, pp. 184-186. Fong G., A., David Maceira F., W. S. Alverson y Jennifer Shopland, eds. Cuba: Parque Nacional Alejandro de Humboldt. Rapid Biological Inventories Report, 14. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2005c. Terrestrial Mollusks , pp. 129-130. David Maceira F., Ansel Fong G., William. S. Alverson y Tatzyna Wachter, eds. Cuba: Parque Nacional La Bayamesa. Rapid Biological Inventories Report, 13. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2006. Terrestrial Mollusks , pp. 109-110. David Maceira F., Ansel Fong G. and William S. Alverson, eds. Cuba: Pico Mogote. Rapid Biological Inventories Report, 9. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira D. y Lauranzón B. 2000. Notas sobre el consumo de dos subespecies de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) por hormigas (Hymenoptera: Formicidae). Biodiversidad de Cuba Oriental, 4: 145-146.
- Maceira, D. y Lauranzón, B. 2008. Malacofauna terrestre en las pluvisilvas de la Región Oriental de Cuba, pp. 266-268. En: La Cuenca del Toa (Antonio Núñez Jiménez y Liliana Núñez Velis). Colección Cuba: La naturaleza y el hombre. Fundación Antonio Núñez Jiménez de la Naturaleza y el Hombre. La Habana.
- Maceira, D.; Pupo, A. y Lauranzón, B. 2009. Conservation status of the endemic land snail *Polymita Venusta* (Xanthonychidae) in the Coastal Terraces South of the Sierra Maestra Mountain Range, Cuba. Tentacle, 17: 16-17.
- Maceira, D.; Reyes-Tur, B.; Fernández, A. y Lauranzón, B. 2005. Estado actual de algunas poblaciones del género *Polymita* Beck, 1837. 60 pp., 42 pls.
- Malek, E A. 1985. Snail hosts of Schistosomiasis and others snail snails-transmitted diseases in Tropical America: A manual. Scientific Publication, 478. 325 pp.
- Margulis, L. y Schwartz, K. 1988. Five Kingdoms. An illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth. Third Edition. Freeman and Company W. H. New York. 520 pp.

- Martínez, M. A.; Zorrilla, M. A.; González, R. y González, H. J. 1974-1987. Fauna. En: Ecología de los bosques siempre verdes de la Sierra de Rosario, Cuba. IES [Eds]. Proyecto MAB No. 1.
- Mesa, R. y Jaume, M. L. 1979a. Sinopsis cuantitativa de la malacofauna terrestre cubana. Rev. Cub. Med. Trop., 31: 73-82.
- Mesa, R. y Jaume, M. L. 1979b. Cuadro sistemático adicional de los moluscos terrestres cubanos. Rev. Cub. Med. Trop., 31: 233-244.
- Milera, J. F. 1996. Lista de los moluscos terrestres y fluviales de Managua, La Habana. Cocuyo, 5: 20-23.
- Milera, J. F. 2000. *Polymita*, formas y color integrados a la naturaleza. Editorial Científico Técnica. Segunda Edición. Ciudad de la Habana. 128 láminas, 147 pp.
- Milera, J. F.; Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1994. Ecología y polimorfismo de *Polymita venusta* Gmelin (Mollusca: Pulmonata) de Jiguaní, provincia Granma, Cuba. Rev. Biol., 8: 57-63.
- Milera, J. F.; Bidart, L.; Fernández, A. y Reyes E. 1997. El género *Polymita* (Gastropoda: Helminthoglyptidae) y su relación con las plantas. Libro de Resúmenes de V Simposio de Zoología, Instituto de Ecología y Sistemática, Ciudad Habana, Cuba.
- Milera, J. F.; Bidart, L.; Feijoó, M. A.; Correoso, A. 2002. Contribución de Gundlach a la malacofauna de Cuba. p. 171-180. En: Dathe, Wilfried and González López, R. M. (eds.). Johann Christoph Gundlach (1810-1896); un naturalista en Cuba. Basilisker-Press. Ulrich/Florian, Berlin. 245 pp.
- Milera, J. F. y Correoso, M. 2003. Los moluscos terrestres y fluviales de la Isla de la juventud, Archipiélago de los Canareos, Cuba. Cocuyo, 13: 15-18.
- Milera, J. F. y Martínez, J. R. 1987. *Polymita*. Editorial Científico Técnica. Ciudad de la Habana. 70 pp.
- Millard, V. 1997. Classification of Mollusca. 427 pp.
- Morelet, A. 1849. Testacea novissima insulae Cubanae et Americae Centralis, Paris 2 vols.
- Moreno, A. 1936. Estudio comparativo de *Zachrysia trinitaria* y *Zachrysia scabrosa*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 10 (1): 33-39.
- Moreno, A. 1938. Estudio comparativo de *Zachrysia petitiana*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 12 (1): 75-86.

- Moreno, A. 1940. Contribution to the anatomical study of the genus *Polydontes*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 14 (1): 59-69.
- Moreno, A. 1950. Estudio anatómico del género *Polymita* Beck. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 20: 21-35.
- Negrea, A. y Jacobson, M. K. 1977. Gastéropodes de Cuba recueillis par les expéditions biopéologiques cubano-roumaines (1969 et 1973) en Resultats des expéditions Bioeséologiques cubano-Roumaines a Cuba, 2. 420 pp.
- Nodal, A. 1947. *Liguus fasciatus scissilabre*, subespec. nov. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 5 (3): 84.
- Núñez, A.; Viña Bayés, N. y Graña, A. 1989. Regiones naturales-antrópicas. Mapa 6, p. XII.2.1 En: E. A. Sánchez-Herrero, J. R. Hernández, E. Propín, E. Buznego, A. C. Lorenzo, M. Mon, A. Azcue *et al.* (eds.) Nuevo Atlas Nacional de Cuba. Instituto de Geografía, La Habana y Madrid.
- Ordosgoitti, A. 1999. Caracoles plagas de cítricas en Yumare, estado Yaracuy. Agronomía Tropical, 49 (4):517-525.
- Pequeño, L. 1938. *Liguus fasciatus leonora* Pequeño, nueva subespecie de la provincia de Pinar del Río. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 12 (5): 347-348.
- Pérez, A. M. 1994a. Cuban inland mollusks: an overview. Hawaiian Shell News, 42(6):4-5, 8.
- Perez, A. M. 1994b. Primer registro de *Beckianum beckianum* (Pulmonata: Subulinidae) para Cuba. Revista Biología Tropical, 41(3): 915-916.
- Pérez, A. M. y Espinosa, J. 1993. Catálogo, claves y bibliografía de la familia Camaenidae (Pulmonata: Stylommatophora) en Cuba. Rev. Biol. Trop., 43 (3): 667-681.
- Pérez, A. M. y Espinosa, J. 1994. Sinistralidad en *Caracolus sagemon marginelloides* (Orbigny in Sagra, 1847) (Mollusca: Gastropoda: Camaenidae). Cuad. Invest. Biol., 18: 235-244.
- Pérez, A. M.; Villaseca, J. C. y Zione, N. 1996 Sinecología básica de moluscos terrestres en cuatro formaciones vegetales de Cuba. Rev. Biol. Trop., 44 (1): 133-146.
- Pfeiffer, L. 1839. Bericht ubre die ergebn i sse meiner reise nach Cuba in winter, 1838-1839 en Wiegmann is Archiv für Naturgesechich, 5 (1): 346-358.

- Pfeiffer, L. 1840. Uebersicht der in januar und mäs 1839 auf Cuba gesammelten Mollusken en Wiegmann is Archiv für Naturgesechich, 6 (1): 250-261.
- Pfeiffer, L. 1854. Zur molluskenfauna der insel Cuba. Malak. Bl., 1: 170-213.
- Pfeiffer, L. 1855. Versuch einer Anordsung der Heliceun nach. Natrlichen Gruppen. Malak. Bl., 2: 112-44.
- Pfeiffer, L. 1856. Verzeichniss der bisher bekannt gewordenen gedecketten landschneken von Cuba. Malak. Bl., 3: 118-50.
- Pfeiffer, L. 1859. Zur molluskenfauna der insel Cuba. Malak. Bl., 6: 66-102.
- Pilsbry, H. A. 1906. Manual of Conchology Structural and Systematic. Vol. XVIII. Part. 69-71. pp. 1-272. Plates 1- 34.
- Pilsbry, H. A. 1907. Manual of Conchology Structural and Systematic. Vol. XVIII. Part. 72. pp. 273-357. Plates 35-51.
- Pilsbry, H. 1928. Studies on West Indian mollusks. The genus *Zachrysia*. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 80: 581-606.
- Pilsbry, H. 1929. New Cuban species of *Caracolus*. Nautilus, 42: 78-80.
- Pilsbry, H. 1938. The Cuban species of *Polydontes*. Nautilus, 51: 38-40.
- Pilsbry, H. 1939. Land Mollusca of North America. Acad. Nat. Scie. Phil. Monograph, 3, I, (1): 410-573.
- Poey, F. 1851-1855. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, 1, 463 pp.
- Poey, F. 1856-1858. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, 2, 442 pp.
- Reichardt, A.; Raboud, C.; Burla, H. y Baur, B. 1985. Causes of death and possible regulatory processes in *Arianta arbustorum* (L., 1758) (Pulmonata, Helicidae). Basteria, 49: 481-488.
- Reyes-Tur, B. 2004a. Ritmo de actividad diario del molusco terrestre *Polymita venusta* Gmelin, 1792, en Sardinero, Santiago de Cuba, Cuba. Rev. Biol., 18 (1): 103-105.
- Reyes-Tur, B. 2004b. Ecología y biología reproductiva de *Polymita venusta* (Gmelin, 1792) (Mollusca: Gastropoda). Tesis Doctoral. Universidad de La Habana. 127 pp.

- Reyes-Tur, B. y Fernández, A. 1997. Depredación de *Polymita muscarum* (Gastropoda: Pulmonata) por el cangrejo ermitaño *Coenobita clypeatus* (Crustacea: Coenobitidae) en Gibara, provincia Holguín. Cocuyo, 6: 29-30.
- Reyes-Tur, B. y Fernández, A. 1998. Ciclo de vida y actividad reproductiva de *Polymita muscarum*, en condiciones de laboratorio. Cocuyo, 7: 14-17.
- Reyes-Tur, B. y Fernández, A. 2001. Evidencia de la herencia del polimorfismo de la concha en *Polymita muscarum* Lea (Gastropoda: Pulmonata). Rev. Biol., 15 (2): 138-143.
- Reyes-Tur, B.; Fernández, A. y Ortiz, Y. 2000. Conducta de apareamiento y aspectos de la relación estructura función del sistema reproductor en *Polymita muscarum* Lea 1834, (Gastropoda: Pulmonata). Rev. Biol., 14 (2): 160-166.
- Reyes-Tur, B.; Fernández, A. y Suárez, M. 2001. Polimorfismo de la concha en dos poblaciones de *Polymita picta nigrolimbata* en Baracoa, Guantánamo. Rev. Biol., 15 (2): 75-78.
- Reyes-Tur, B. y González, A. 2003. Relación planta-animal del molusco terrestre cubano *Polymita venusta* (Stylommatophora: Helminthoglyptidae) en Sardinero, Santiago de Cuba, Cuba. Rev. Biol., 17 (2): 134-141.
- Reyes-Tur, B. y Koene, J. M. 2007. Use of the dart apparatus by the hermaphroditic land snail *Polymita muscarum* (Lea, 1834). Animal Biology, 57 (2): 261-266.
- Reyes-Tur, B. y Ramírez, O. 2002. Dinámica de los subnichos ecológicos en el molusco terrestre *Polymita venusta* Gmelin 1972, (Stylommatophora: Helminthoglyptidae) en Mayarí, Cuba. Rev. Biol., 16(1): 27-34.
- Reyes, E.; Fernández, A. y Peña, C. 2000. Ecological niche and phenotypes of *Polymita sulphurosa* (Morelet, 1849) in Yaguaneque Hill, Frank País, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 23 (3): 173-174.
- Reyes, O. J. y Figueredo, L. M. 2000. Estudio florístico de la reserva Ecológica Siboney. Informe parcial del proyecto “Conservación y manejo de la reserva ecológica Siboney”. BIOECO, Santiago de Cuba. 42 pp.
- Richling, I. y Glaubrecht, M. 2008. The types of Neotropical Helicinidae (Mollusca, Gastropoda, Neritopsina) in the Malacological Collection of the Museum fuer Naturkunde Berlin: an annotated catalogue, with emphasis on Cuban land snails. Zoosyst. Evol., 84 (2): 265–310.

- Richling, I.; Franke, S.; Fernández, A. y Sigarreta, S. 2007. New data on the micro-land snails *Eutrochatella (Microviana) spinopoma* AGUAYO 1943 and *Eutrochatella (Microviana) holguinensis* Aguayo 1932 (Neritopsina: Helicinidae) in the province of Holguín, eastern Cuba. *Schr. Malakozool.*, 23: 19-24.
- Rodríguez, F. y Roteta, S. Y. 1997. Notas sobre la población de *Polymita venusta* (Mollusca: Helminthoglyptidae) en la Meseta de Santiago de Cuba. *Biodiversidad de Cuba Oriental*, 2: 42-44.
- Rollo, C. D. 1988a. A quantitative analysis of food consumption for the terrestrial Mollusca: allometry, food hydration and temperature. *Malacologia*, 28: 41-51.
- Rollo, C. D. 1988b. The feeding of the terrestrial slugs in relation to food characteristics, starvation, maturation and life history. *Malacologia*, 28: 29-39.
- Rosenberg, G. y Muratov, I. V. 2005. Recent terrestrial mollusks of Jamaica. Obtenible en el Sitio web: <http://clade.ansp.org/malacology/collections/jamaica/landsnails.html>
- Rosseta, R. 2008. Slime time: A primer on slugs and snails. Oregon State University. Obtenible en el sitio web: <http://farwestshow.com/pdf/Rosetta.%20R%20-%20SLIME%20TIME.pdf>.
- Roteta, S. Y. y Rodríguez, F. 1994. Estudio de la población de *Polymita venusta* en la Meseta de Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Oriente. 60 pp.
- Sabelli, B. 1980. Guide to Shells. Simón & Schuster INC. New York. 512 pp.
- Sánchez Roig, M. 1948a. Nuevos moluscos de Cuba. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 6 (2): 67-72.
- Sánchez Roig, M. 1948b. Nuevos moluscos de Cuba. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 6 (3): 55-58.
- Sánchez Roig, M. 19451a. Nuevos moluscos del género *Liguus*. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 8 (1): 23-38.
- Sánchez Roig, M. 1951b. Nuevos moluscos de Cuba. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 7 (3): 95-126.
- Sarasúa, H. 1944. Los moluscos de los jardines cubanos. *Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 2 (2): 59-63.
- Sarasúa, H. 1976. Moluscos de Monte Iberia; especies nuevas y polymitas anómalas. *Poeyana*, 156, 7 pp.

- Seilacher, A.; Buatois, L. A. y Mángano, M. G. 2005. Trace fossils in the Ediacaran–Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 227: 323-356.
- Silva, G. 1988. Sinopsis de la Espeleofauna Cubana. Editorial Científico-Técnica. La Habana. 144 pp.
- Solem, A. 1984. A world model of land snail diversity and abundance. In *World-wide snails: Biogeographical studies on non marine Mollusca* (eds. A. Solem y A.C. van Bruggen). pp. 6-22, Brill. Leiden, The Netherlands.
- Solem, A. 1985. Origin and diversification of pulmonate land snails, pp. 269-293. *The Mollusca*, 10. Evolution. Cap. 6. p.
- Suttly, L. 1990. Sea shells of the Caribbean. Macmillan Education LTD. London. 106 pp.
- Thomé, J. W. 1993. Estado actual da sistemática dos Veronicellidae (Mollusca: Gastropoda) americanos, com comentários sobre sua importância econômica, ambiental e na saúde. *BioCiências*, 1 (1): 61-75.
- Torre, A. de la. 1952. Datos sobre los moluscos del Cafetal Fundador de Canimar en matanzas y sobre la llegada a Cuba, 1838, de los sabios alemanes Gundlach, Pfeiffer y Otto. *Rev. Soc. Malac. Carlos de la Torre*, 9 (1): 9-29.
- Torre, A. de la. 1954. Nuevos moluscos cubanos del género *Cerion* y *Chondropoma*. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 9 (2): 39-46.
- Torre, A. de la. 1960. Caribbean species of *Truncatella*. *The Nautilus*, 73 (3): 79-88.
- Torre, A. L. 1987a. Lista de los caracoles terrestres observados en el territorio de Gibara, Provincia de Holguín. *Garciana*, 4: 3-4.
- Torre, A. L. 1987b. Lista de los caracoles terrestres observados en el municipio de Holguín, Cuba. *Garciana*, 6: 3-4.
- Torre, C. de la. 1932. Some new Cuban *Urocoptis*. *The Nautilus*, 45 (3): 88-89.
- Torre, C. de la. 1950. El género *Polymita*. *Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey"*, 20 (1): 1-20.
- Torre, C. de la y Bartsch, P. 1938. The Cuban operculate land shells of the subfamily Chondropominae. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 85 (3039): 193-423.

- Torre, C. de la y Bartsch, P. 1941. The Cuban operculate land mollusks of the family Annularidae, exclusive of the subfamily Chondropominae. Proc. U. S. Natl. Mus., 89 (3096): 131-385.
- Torre, C. de la y Bartsch, P. 1942. A revision of the classification of the operculate land mollusks of Cuba belonging to the family Annularidae, and list of the known species and subspecies. Proc. 8th Panamerican Sci. Congress, 3: 335-379.
- Torre, C. de la y Bartsch, P. 2008. Los moluscos terrestres cubanos de la familia Urocoptidae. Editorial Científico – Técnica y Ruth Casa Editorial, La Habana, 719 pp.
- Torre, C. de la ; Bartsch, P. y Morrison, J. P. E. 1942. The Cyclophorid operculate land mollusks of America. Proc. U. S. Natl. Mus., 181: 306 pp.
- Torre, C. de la y Clench, W. J. 1930. West Indian mollusks I: Two new varieties of *Urocoptis livida* Torre. The Nautilus, 44 (1): 15-16.
- Torre, C. de la y Clench, W. J. 1932. West Indian mollusks II: New Cuban Cerions. The Nautilus, 45 (3): 89-91.
- Torre, C. de la y Henderson, J. B. 1920. A new *Opisthosiphon* from Cuba. National Museum of Natural History, Washington.
- Torre, C. de la y Henderson, J. B. 1921. News mollusks from Camagüey and Santa Clara provinces, Cuba. Proc. U. S. Natl. Mus., 59: 247-267.
- Torre, C. de la y Moreno, A. 1943. Nueva subespecie de *Zachrysia petitiiana*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 17 (1): 59-60.
- Valdés, G.; Berovides, V. y Milera, J. F. 1986. Ecología de *Polymita picta roseolimbata* Torre 1950, en la región de Maisí, Cuba. Cien. Biol., 15: 77-93.
- Vales, M.; Álvarez, A.; Montes, L. y Feraz, H. 1995. Estudio nacional de biodiversidad. Proyecto GEF/PNUMA. CITMA, La Habana. 1995.
- Valledor, A. 2004. Desconocidas joyas de la naturaleza: Los caracoles terrestres. Quercus, 216. 55-60.
- Viña Bayés, N. 1969-2000. Levantamiento carsológico de la Reserva Espeleológica de Siboney. Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad, Santiago de Cuba. 38 pp.
- Viña Bayés, N. 1978. Reservación Natural Espeleológica de Siboney. Resultados de las investigaciones carsológicas y espeleológicas. Tesis de Candidato a Doctor en Ciencias Geográficas. Instituto de Geografía. Checoslovaquia.

- Viña Dávila, N. 2005. Panorama general del sitio muestreado, 45-46. En: Fong G. A., D. Maceira F., W. S. Alverson, and J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago.
- Wade, Ch.; Mordan, P. y Clarke, B. 2000. A phylogeny of the land snails (Gastropoda: Pulmonata). Proc. R. Soc. Lon. B., 268: 413-422.
- Welch, d' A. 1934. New Cuban land shells from Oriente and Camagüey provinces. The Nautilus, 47: 104-108.
- Wetherbee, D. K. y Clench, W. J. 1987. Catalog of the terrestrial and fluviatile mollusk fauna of Hispaniola, and an history of early Hispaniolan Malacology. 89 pp.
- Wurtz, Ch. B. 1955. The American Camaenidae (Mollusca: Pulmonata). Proc. Acad. Nat. Scienc. of Philadelphia, 107: 99-143.
- Wye, K. R. 2000. The Encyclopedia of shells. Chortwell Books INC. London. 288 pp.

Capítulo 2. Antecedentes

2.1. Introducción

"El estudio de las interrelaciones de los moluscos con el medio en que se desarrollan no requiere de equipos adecuados, ni más laboratorio que la naturaleza misma. Las actividades de nuestros moluscos terrestres según el estado higrométrico, la temperatura, las estaciones del año, son datos interesantes que merecen siempre dar a conocer. Lo mismo puede decirse de la época de apareamiento, de la puesta de los huevos, etc." (Aguayo, 1944). La familia Camaenidae presenta una amplia distribución a nivel mundial Solem (1981a). La distribución es disyunta bihemisférica, un grupo de géneros habita en Japón, China Sur oriental, Filipinas, Asia Sur oriental, Nueva Guinea y Australia, mientras en América se distribuyen desde Costa Rica, las Antillas Menores y Grandes hasta Argentina nororiental (Cuezzo, 2003 y Solem, 1992). La familia Camaenidae recibió especial atención en Australia, donde se realizaron los estudios más completos sobre sus especies por Solem (1979, 1981 a, b, c, 1984, 1985).

Podemos relacionar diferentes aspectos que han sido objeto de estudio para esta familia de moluscos terrestres, fundamentalmente en Cuba.

2.1.1. Objetivos

- Relacionar los estudios sobre la familia Camaenidae en Cuba en cuanto a: taxonomía, distribución geográfica, ecología, anatomía, bioquímica, fisiología, parasitosis, biometría, depredación y conservación.
- Relacionar los estudios sobre los moluscos terrestres cubanos en cuanto a: conservación, depredación y por áreas xerófitas de Cuba.

2.2. Origen filogenético de la familia Camaenidae y estudios taxonómicos

Para esclarecer el origen filogenético de la familia Camaenidae existen tres estudios recientes muy importantes que emplearon métodos diferentes y cuyos resultados no son coincidentes en todo. En el primer trabajo se realizó un estudio cladístico de Helicoidea basado en los resultados de estudios anatómicos propuestos por Tillier (1989). Se obtuvo la división de Camaenidae en los grupos americanos afines a Helicidae y Helminthoglyptidae y el grupo de Australasia relacionado con Bradybaenidae estableciendo el origen polifilético de la familia (Scott, 1996). El segundo trabajo se corresponde con el análisis filogenético de Camaenidae con énfasis en los taxa americanos (52 especies), empleando 50 caracteres morfológicos. Esto demostró la monofilia de Camaenidae.

Las subfamilias de Australasia (Sinumeloninae y Camaeninae) presentaron un origen monofilético; mientras *Caracolus* se consideró un grupo hermano de los Camaenidae americanos continentales. Este autor adicionó la subfamilia Caracolinae como nueva en la que incluye al género *Caracolus* (Cuezzo, 2003).

En el tercer trabajo se emplearon técnicas de filogenia molecular y se investigaron las relaciones evolutivas para la Superfamilia Helicoidea perteneciente a la subclase Pulmonata y se obtuvo que las familias Helicidae, Bradybaenidae, Helminthoglyptidae, Hygromiidae, Camaenidae, Polygyridae y Sagdidae tienen un origen monofilético. Particularmente la familia Camenidae se presentó dividida en tres grupos: taxones americanos que incluyen a *Polydonte* y *Zachrysia*, otros taxones americanos que conforman *Pleurodonte* y *Theliodomus* y el tercer grupo formado por taxones de Asia/Australasia. Se obtuvo que los Camaenidae americanos y de Asia/Australasia no son grupos hermanos, concluyendo que no existe evidencia de la monofilia dentro de esta familia, lo cual contradice los resultados obtenidos por Cuezzo (2003) a partir de análisis morfológicos. Los Camaenidae de Asia/Australasia resultaron ser confamiliares de Bradybaenidae, y presentaron un origen monofilético (Wade *et al.*, 2007).

A pesar de estos resultados todas las especies de esta familia comparten una concha bien desarrollada, capaz de contener completamente al animal cuando se retrae, la cual generalmente es más ancha que alta y asume formas variables, desde el tipo globoso hasta el aquillado, siguiendo variables intermedias (Pérez y Espinosa, 1993). Debido a la alta diversidad de especies, Pilsbry (1894) planteó que la concha no tiene gran valor diagnóstico para la identificación.

De los seis géneros que están presentes en el continente americano, la mayoría pertenece a Las Antillas, así mismo existen cuatro grupos taxonómicos principales, de los cuales el género *Caracolus* Montfort resulta estricto de esta región (Wurtz, 1955). Los miembros vivientes de *Caracolus* presentan actualmente una distribución estrictamente de bosques tropicales en las Grandes Antillas; pero el análisis del pasado geológico nos indica que presentó una distribución mayor, demostrado por la existencia de *C. aquilonaris* Bishop, especie fósil del Oligoceno de Norteamérica. También fósiles de *Pleurodonte* (viviendo en Jamaica) fueron encontrados en el Mioceno de Norteamérica. Los orígenes de *Labyrinthus* se hallaron en América del Sur y de *Caracolus* y *Pleurodonte* en Norte América, todos en el Cretácico tardío.

Así los dos últimos géneros alcanzaron las Antillas diversificándose *Pleurodonte* y dando origen a *Eurycratera* y *Thelidomus* en Jamaica y a *Polydontes* en las Grandes Antillas. Este último se diversificó originando a *Zachrysia* debido a las condiciones secas de Cuba (Bishop, 1979). La biogeografía, anatomía y taxonomía de Camaenidae del Sureste y Este de Australia del Sur fue estudiada por Solem (1992).

Representantes de los tres géneros de la familia Camaenidae presentes en Cuba.



Figura 2.1. *Caracolus sagemon* (Beck) habitando el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba, Cuba.



Figura 2.2. *Polydontes imperator* Montfort habitando en Bosque siempreverde, Maisí, Guantánamo, Cuba.



Figura 2.3. *Zachrysia trinitaria* (Gundlach in Pfeiffer) habitando en vegetación secundaria en Topes de Collantes, Trinidad, Sancti Spiritus, Cuba.

La taxonomía de la familia Camaenidae en Cuba fue esclarecida inicialmente por Espinosa y Pérez (1988, 1989), Alayo y Espinosa (inédito) y finalmente por Pérez y Espinosa (1993), quines elaboraron claves para las especies de los tres géneros presentes en Cuba (*Caracolus* Monfort, *Zachrysia* Pilsbry y *Polydontes* Montfort) a partir del estudio de las partes blandas, muestran además la distribución y la bibliografía de la familia Camaenidae. Previos a los artículos citados existen trabajos que trataron descripciones taxonómicas por Henderson (1916), Orbigny (1842), Poey (1851-1855, 1856-1858), Pfeiffer (1854, 1860-1866, 1867-1869, 1877-1879), Pilsbry (1894, 1928, 1929, 1938), Torre (1938).

Una lista de todos los taxa actuales puede encontrarse en Alayo y Espinosa (Inédito), Espinosa *et al.* (1994), Espinosa y Ortea (1999), Mesa y Jaume (1979 a, b) y Pérez y Espinosa (1993). Relacionado con lo anterior Montfort (1810) describió el género *Caracolus*, cuya especie tipo es *Caracolus caracolla* (L.) presente en La Hispaniola y Puerto Rico. En esta última isla puede introducirse en las cuevas junto a *Polydontes lima* (Nicholas, 1974). Posteriormente Beck (1837) describió *C. sagemon*, de Cuba. Es así que el género *Caracolus* se encuentra representado en Cuba por tres especies, *C. sagemon* Beck, *C. lowei* Pilsbry y *C. najazensis* Clench y Aguayo (Pérez y Espinosa, 1993).

Para la especie *C. sagemon* se han descrito 25 subespecies. En general, las especies cubanas de esta familia poseen complejo penial sin verga ni órganos accesorios, el conducto ovespermático posee una notable masa de repliegues en la glándula de la albúmina, el tallo de la espermateca es corto, el epífalo es encorvado y el flagelo está muy reducido, el uréter tiene su final anterior abierto (Pérez y Espinosa, 1993).

Las tres especies del género *Caracolus* presentes en Cuba se muestran a continuación:



Figura 2.4. *Caracolus sagemon* (Beck) habitando el Matorral xeromorfo costero y subcostero en Jauco, Guantánamo, Cuba (localidad tipo).



Figura 2.5. *Caracolus najazensis* Clench et Aguayo en Sierra d Najaza.



Figura 2.6. *Caracolus lowei* Pilsbry en Punta de Maisí, Guantánamo, Cuba.

2.3. Estudios sobre distribución geográfica en Camaenidae

Muchos estudios sobre los moluscos de esta familia se realizaron con grandes aportes sobre otros aspectos. Existen varios trabajos en los cuales se ha ampliado la distribución geográfica y el conocimiento sobre las especies y subespecies de *Zachrysia* y *Caracolus* por Aguayo y Jaume (1939, 1945, 1954 y 1957), Alayo y Espinosa (inédito), Auffenberg y Stange (1993), Clench y Aguayo (1937, 1951), Clench (1938), Estéfana (1945), Espinosa y Torres (1989), Pérez (1942), Freire (1945), Freire y Alayo (1946), Jaume (1936 y 1941), Negrea y Jacobson (1977), Tadeo y Alfonso (1997), Torre y Moreno (1943), Torre (1987 a, b) y Maceira (1999 a, b).

2.4. Estudios ecológicos en Camaenidae

En Cuba la ecología de la familia Camaenidae ha sido tratada por Milera y Berovides (1985) quienes estudiaron las variaciones de coloración en *Z. guanensis*; Espinosa (1987), Torre (1987 a, b) y Bidart y Espinosa (1989 a), quienes investigaron sobre el nicho ecológico, mientras que en otro trabajo Bidart y Espinosa (1989 b) relacionaron algunos aspectos de los moluscos terrestres de Cuba Oriental y entre ellos *C. sagemon* (Beck).

Los estudios ecológicos se realizaron para *Z. guanensis* (Poey) por Alfonso *et al.* (1991, 1993), Tadeo y Alfonso (1997) y Tadeo *et al.* (1999). Pérez *et al.* (1996 a, 1997, 1999) estudiaron la variación del peso de la concha y partes blandas, la dispersión y la ecología de esta misma especie en Pinar del Río respectivamente. Maceira (1999b) realizó observaciones sobre *C. sagemon* en el Bosque pluvial montano de Monte Iberia, Baracoa, Guantánamo.

La epizootia en moluscos terrestres cubanos incluyendo a *Z. auricoma* fue estudiada por Perera *et al.* (1983). La presencia de especies de Camaenidae en cuevas cubanas ha sido publicada por Silva (1988) y Negrea y Jacobson (1977).

2.5. Estudios anatómicos en Camaenidae

Los estudios sobre el sistema reproductor en la familia Camaenidae comenzaron con Moreno (1936), quien realizó un estudio comparativo del sistema reproductor de *Z. trinitaria* (Gundlach in Pfeiffer) y *Z. scabrosa* (Poey) (= *Z. poeyi* Jaume, 1984) mostrando que estas especies carecen de saco del dardo. Jaume (1936) estudió la anatomía de *Z. rangelina* (Pfeiffer) describiendo el interior del pene, y Moreno (1938) estudió la anatomía de *Z. petitiana* (d'Orbigny). Luego Moreno (1940) publicó el estudio anatómico del género *Polydontes* Montfort, mientras que Howel (1946) describió e ilustró la cópula y los genitales de *Z. guanensis* (Poey). Posteriormente Howel (1947 a, b) estudió el desarrollo embrionario de *Z. guanensis* y *Z. bayamensis* (Pfeiffer) respectivamente. De esta última especie ilustró y describió el sistema reproductivo.

Las últimas investigaciones de este tipo corresponden a Howel (1950) quien describió el sistema reproductivo, la cópula y el desarrollo embrionario de ejemplares de *C. sagemon* procedentes de Ventas de Casanova, Contramaestre, Santiago de Cuba. Los estudios anatómicos realizados a las especies de los géneros *Zachrysia* y *Polydontes* constituyen, en la actualidad, un modelo y guía aun no superado.

2.6. Estudios bioquímicos, fisiológicos y sobre parasitosis en Camaenidae

Se han realizado investigaciones bioquímicas y fisiológicas en *Z. guanensis* por varios autores cubanos. Holmgren y Martínez-Soler (1978) demostraron la existencia de un efecto de bloqueo de la generación de impulsos nerviosos por dosis excesivas de acetilcolina en el sistema nervioso aislado de *Z. guanensis*. Martínez-Soler *et al.* (1978) identificaron diversos patrones de actividad rítmica en neuronas parietales de *Z. guanensis* a la aplicación microionofórica de acetilcolina. Martínez-Soler *et al.*, (1979a) observaron que la estimulación ortodrómica de una célula identificada del ganglio parietal derecho de *Z. guanensis* provoca la aparición de una breve fase excitatoria seguida de una inhibición de larga duración. Martínez-Soler *et al.*, (1979b) al aplicar la solución ionofórica de L-glutamato en neuronas ganglionares subesofágica de *Z. guanensis* registraron efectos excitatorios e inhibitorios vinculados a respuesta bifásica. Martínez-Soler *et al.*, (1983) realizaron la aplicación de antagonistas a la acetilcolina y al L-glutamato y obtuvieron que los receptores a estos son entidades independientes de la membrana neuronal en *Z. guanensis*.

Menéndez *et al.* (1985) evaluaron la acción de la secreción de la glándula hipobranquial del molusco *Bursatella leachii* y hallaron efectos colinolíticos y glutaminolíticos de este extracto sobre neuronas centrales de *Z. guanensis*. Más *et al.* (1987a) refirieron que la perfusión del extracto total de la anémona *Bunodosoma granulifera* (Coelenterata: Anthozoa) sobre el sistema nervioso de *Z. guanensis* (Mollusca: Gastropoda) provoca el bloqueo reversible de las respuestas a la acetilcolina en neuronas viscerales y parietales. Luego Más *et al.*, (1987b) encontraron que las fracciones tóxicas obtenidas de *Ph. physalis* aplicadas a neuronas de *Z. guanensis* producen efecto antiglutamatérgico reversible.

Mientras Más *et al.*, (1987c) encontraron que el extracto acuoso de *Justicia pectoralis* (Plantae) produce el bloqueo reversible de las respuestas a la acetilcolina en neuronas parietales y viscerales de *Z. guanensis*. Garateix *et al.* (1988) explicaron que la perfusión de las concentraciones de fracciones tóxicas de la anémona *Condylactis gigantea* produjo el bloqueo parcial o total de la respuesta de las neuronas centrales, parietales y viscerales de *Z. guanensis*. Posteriormente Más *et al.*, (1989) encontraron que la perfusión de Bunotoxina de la anémona *B. granulifera* a la concentración de 20-60 $\mu\text{moles/L}$ sobre el sistema nervioso de *Z. guanensis* no produjo acciones despolarizantes ni provocó la afectación de las respuestas de la acetilcolina en las neuronas seleccionadas para este estudio. Mientras que a concentraciones mayores de 60 $\mu\text{moles/L}$ sí se aprecian efectos despolarizantes y modificación de la actividad espontánea neuronal.

Más y Menéndez (1989) hallaron que la toxina P₁ obtenida a partir del hidrozoo *Ph. physalis* ejerce una acción anticolinérgica sobre los receptores colinosensibles presentes en las neuronas de *Z. guanensis*. Menéndez *et al.* (1989) demostraron que la toxina extraída de *Ph. physalis* en concentraciones de 2 hasta 20 mg/ mL no produce antagonismo de las respuestas al L-Glu y a la Ach en neuronas de *Z. guanensis*. Más *et al.* (1990) observaron que la perfusión del extracto acuoso de *J. pectoralis* en neuronas parietales y viscerales de *Z. guanensis* produjo el bloqueo reversible de las respuestas al L-glutamato. Vallín *et al.* (1978) obtuvieron protoplastos a partir del jugo enzimático del tracto digestivo de *Z. guanensis* con las levaduras *Candida tropicalis* CBS, *C. albicans* CBS lys⁻ y *C. utilis* Y-900 y *Sacharomyces cereviceae* ade⁻. Otros estudios fueron realizados por Fuentes *et al.* (1995) y Vallín (1982). El nemátodo causante de la angiostrongiliasis intestinal y meningoencefalitis eosinofílica (*A. cantonensis*) en el hombre ha sido encontrado en varias especies de caracoles terrestres y fluviales que habitan en Cuba, incluidas las especies *Z. auricoma*, *Z. guanensis* y *C. sagemon* todos de la familia Camaenidae (Bouza *et al.*, 1998).

2.7. Estudios biométricos en Camaenidae

Los estudios sobre morfometría de Camaenidae son muy escasos. De especial interés en la presente tesis son los trabajos de Rodríguez *et al.* (1992) quienes investigaron la conquiología del complejo *Z. guanensis* de Pinar del Río. Pérez y Espinosa (1994) trataron sobre la morfometría de la concha sinistrorsa de *C. s. marginelloides* mientras que Pérez y Ramos (1997) observaron tres poblaciones de *C. sagemon arangiana* (Poey) en Manzanillo (una población) y La Habana (dos poblaciones). Podemos relacionar un trabajo por Aguayo y Jaume (1945) quienes citaron la anomalía de un ejemplar de *C. sagemon* proveniente de Laguna de Limones en Baracoa en el cual las vueltas de la concha se separan, aunque no aportaron mediciones, lo referimos por la curiosidad que representa.

2.8. Estudios sobre conservación en Camaenidae

La acción del hombre sobre la naturaleza puede influir sobre las densidades poblacionales de los moluscos, siendo importante mencionar los artículos que abordan el tema de la conservación en los caracoles terrestres cubanos. Actualmente se considera que las especies de *Liguus* y *Polymita* se encuentran amenazadas (Berovides, 1994; Bidart *et al.*, 1995, 1997; Fernández, 1990; Fernández y Navarro, 1998; Fernández *et al.*, 1995). El estado de conservación de *C. sagemon* en cuatro importantes áreas protegidas ha sido analizado por Maceira (2005a) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí; Maceira (2005b) en el Parque Nacional “Alejandro de Humbolt”, Guantánamo; Maceira (2006) en la Reserva Ecológica Pico Mogote, Sierra de la Gran Piedra, Santiago de Cuba; y por Lomba (2006) en Sierra de Cubitas, Camaguey. El estado de conservación para *Zachrysia bayamensis* en el Bosque pluvial de Pico Bayamesa, Granma ha sido estudiado por Maceira (2005c).

2.9. Depredación sobre los moluscos terrestres cubanos por vertebrados e invertebrados

Los moluscos pueden mantener poblaciones viables en áreas muy pequeñas, lo que combinado con una usual carencia de depredadores en las islas hace posible radiaciones considerables en las Grandes Antillas, Polynesia, Micronesia, Nueva Caledonia, Nueva Zelandia, Madagascar y las islas del Atlántico (Solem, 1985). En la faunacubana como grupos malacófagos principales tenemos a las aves y los reptiles, aunque los peces también ingieren moluscos (Milera y Cortés, 1982).

Kirkconnell *et al.* (1992) realizaron el estudio de los grupos tróficos de la avifauna cubana para la que propusieron 46 gremios, y registraron como aves malacófagas cubanas fundamentales a tres especies: el Guareao (*Aramus guarauna*), el Gavilán Caracolero (*Rosthramus sociabilis*) y el Gavilán Caguarero (*Chondrohierax wilsonii*). Estos autores señalan que las dos primeras especies se alimentan fundamentalmente de moluscos que se encuentran sobre la vegetación acuática, o próximos a esta; el Gavilán Caracolero principalmente se alimenta de moluscos del género *Pomacea* Perry; mientras que el Gavilán Caguarero se alimenta de moluscos arborícolas del género *Polymita* mayormente. Valdés *et al.* (1986) registraron varios vertebrados depredadores de *P. picta roseolimbata* (*Mus musculus* Waterhouse, a *Aramus guarauna* Meyer, a *Saurothera merlini* Orbigny, a *Chondrohierax wilsoni* Cassin, a *Anolis baracoae* Schwartz y a *Peltophryne* sp).

Varios autores han observado agrupamientos de concha rotas en el campo. En este sentido Bidart *et al.* (1989) registraron que el 71.8% de las conchas recolectadas de *P. picta nigrolimbata* presentó roturas atribuibles a aves y roedores y adicionaron como posibles causas de mortalidad las enfermedades, parásitos, alteraciones poblacionales, senescencia, sequía y depredadores. Bidart y Espinosa (1994) encontraron un alto porcentaje (66.1%) de conchas rotas que atribuyeron a la acción de aves y roedores como depredadores de *Polymita picta nigrolimbata* en Yara, Baracoa, Guantánamo. Estos autores consideraron que por su abundancia *Aramus guarauna* es el principal depredador de moluscos en la localidad. Adicionaron también a *Rosthramus sociabilis*, *Chondrohierax wilsoni* y *Rattus rattus* (Linneo) considerando como causa de muerte las larvas de dípteros de la familia Sarcophagidae, enfermedades, parásitos y senescencia.

El agrupamiento de conchas vacías, en el campo, también ha sido estudiado en la conducta de depredación de invertebrados sobre los caracoles terrestres. Es así que la depredación de moluscos por arácnidos fue publicada por varios autores cubanos. Fernández y Berovides (1996) citaron que la araña *Phormictopus* sp. depreda a *Z. auricoma* (Férussac), *P. muscarum*, *Hemitrochus lucipeta* (Poey) y *Liguus fasciatus* (Müller) en un bosque secundario de Holguín. Los autores demostraron la conducta oportunista de esta especie de araña y encontraron que las arañas de mayor tamaño depredan los ejemplares de *L. fasciatus* de mayor talla. Esta especie de caracol fue la más depredada de todas, representando de 5-13 conchas por refugio de araña, las restantes especies de caracoles con 0-3 conchas por refugio. Este trabajo tiene la importancia de aportar una tasa de consumo de 1 individuo de *L. fasciatus* por mes para cada araña.

Los cangrejos ermitaños también depredan caracoles terrestres, y es posible estudiar las huellas de esta acción, pues es muy fácilmente detectable sobre la concha. En un bosque secundario de Gibara, Holguín Reyes-Tur y Fernández (1997) analizaron la depredación de *Coenobita clypeatus* (Herbs) sobre *P. muscarum* a través de la recolección de 231 conchas, de las cuales 173 (75.0%) estuvieron intactas y 58 (25.0%) mostraron huellas de ataque por este cangrejo. Reyes-Tur y Fernández (1997) contribuyen en este estudio con la importancia de caracterizar las huellas de la depredación en cuatro tipos, algo no antes realizado. Fueron propuestos cuatro tipos: conchas con la última espira destruida, conchas con la última espira parcialmente destruida, concha con agujeros más o menos grandes situados indistintamente en la concha y conchas con el labio parcial o totalmente destruido.

Paralelamente se condujo un experimento de laboratorio, llevando a dos terrarios 60 *P. muscarum* vivas en contacto con varios *C. clypeatus*. Los autores hallaron el mismo comportamiento de las huellas detectadas en el campo, encontrando dañadas el 32.0% de las conchas (Reyes-Tur y Fernández, 1997).

La depredación por vertebrados e invertebrados es un factor importante que incide sobre las poblaciones. Los moluscos terrestres del género *Polymita* tienen enemigos naturales que controlan el tamaño poblacional (Reyes-Tur y Fernández, 1997, Maceira *et al.*, 2005). Existen pocos registros de la acción de depredación por vertebrados sobre las especies de la familia Camaenidae en Cuba. Aguayo (1938) mencionó a *Aramus guarauna*. Esta ave también fue reconocida por Berovides (1998) para el área protegida Jobo Rosado, Sancti Spiritus como depredador de *Z. auricoma*, en un bosque de *Guazuma ulmifolia* (Guásima), al recolectar 81 conchas de las cuales 39 mostraron roturas ocasionadas por esta ave. Posteriormente Manojina y Abreu (1990) registraron a *Capromys pilorides* (Say). En los alrededores de la Cueva de las Golondrinas, Siboney, Santiago de Cuba, Armas y Milera (1989) registraron como un ejemplar de *Mastigoproctus baracoensis* (Franganillo) refugiado bajo piedra ingería los restos de un ejemplar de *Caracolus sagemon* habiendo roto el borde externo de la última vuelta de la concha para extraer el animal.

También fue observada una hembra de esta misma especie de Uropigy el 23 de septiembre de 1986 depredando a *Euclastaria pemphigodes* Pfr bajo piedra. Los autores trasladaron el ejemplar hembra y dos juveniles de *M. baracoensis* a los que se les ofrecieron ejemplares vivos de *Subulina octona* Bruguiere y *Bradybaena similares* (Férussac). Los dos ejemplares juveniles de Uropigy practicaron orificios a las conchas y extrajeron sus vísceras y huevos.

Se estudió la depredación en 166 conchas de *Z. guanensis castanea* (Campo de Tiro) y 213 de *Z. guanensis costulata* (Hoyo de los Helechos) por Tadeo *et al.*, (1999). En la primera subespecie se registraron 119 conchas depredadas (76.8%) y en la segunda 36 conchas (38.1%). Los resultados de estos autores muestran desigualdad en la velocidad de depredación para estas dos subespecies que habitan localidades diferentes en Pinar del Río actuando este fenómeno como un agente regulador de la densidad poblacional. Los autores sólo analizan las huellas de la depredación en las conchas sin mencionar quién es el depredador de *Z. guanensis castanea*.

Entre las publicaciones sobre la depredación de caménidos se encuentran las de Aguayo (1938) y de Berovides (1998) quienes mencionan a *Aramus guarauna*; mientras que Manojina y Abreu (1990) registraron a *Capromys pilorides* (Say). Maceira y Lauranzón (2000) citaron a la hormiga *Wasmania auropunctata* (Roger) depredando a *C. sagemon* (El Olimpo, Sierra de Gran Piedra, febrero 2000). Estos autores en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí también observaron la depredación de este caracol por la hormiga *Monomorium cinabari* (Roger) en diciembre, 1999. Los resultados obtenidos confirman a *W. auropunctata* (Roger) como depredador de moluscos, pues es también registrada por Pérez *et al.*, (1996b) quienes encontraron una relación altamente significativa entre la presencia de esta hormiga y *Solenopsis geminata* en relación con los caracoles muertos.

Es un hecho general que las poblaciones insulares de especies sobre las cuales se reduce la presión de depredación son bastante variables morfológicamente y no sólo los animales estrictamente ligados a la tierra, sino también las aves que viven en las islas. Si los agentes de destrucción continúan siendo igualmente efectivos, la consecuencia de la reducción numérica de las poblaciones insulares bajo condiciones de selección uniformes, es más bien una pérdida de variabilidad genética (Margalef, 1980).

2.10. Estudios ecológicos sobre moluscos terrestres en áreas xerófitas de Cuba

La Reserva Ecológica Siboney-Juticí se ubica en un área xerófita. En la actualidad es poco lo que se conoce sobre la ecología de los moluscos que habitan las zonas xerófitas de Cuba, pudiendo hacer referencia a los estudios de Berovides *et al.* (1987); Bidart y Espinosa (1989 a); Espinosa (1987); Fernández *et al.* (1996); Fernández y Perera (1997); Galardi (2006); Lauranzón (2002); Maceira (1998, 2000 a, b, c, 2005 a); Maceira y Lauranzón (2000, 2008) y Maceira *et al.* (2005).

Para la Reserva Ecológica Siboney-Juticí (área de este estudio) se conocen tres trabajos que tratan los moluscos terrestres. El primer estudio fue realizado por Lauranzón (2002) quien estudió la densidad poblacional, actividad diaria, subnicho fisiológico, subnicho climático, subnicho estructural y el subnicho edáfico de *C. sagemon* en el Matorral xeromorfo durante 1999 - 2000.

El segundo estudio, fue realizado por Maceira (2005b) quien registró 21 especies de moluscos terrestres para el área, de 22 que se reconocen, analizó las especies endémicas y propuso recomendaciones para mitigar y eliminar las amenazas sobre la malacofauna terrestre. Adicionalmente Galardi (2006) estudió la relación entre individuos adultos y juveniles de *C. sagemon* y *Coryda alauda* con la estructura de la vegetación en el período de noviembre, 2005 hasta junio, 2006.

2.11. Referencias

- Aguayo, C. G. 1938. Los moluscos fluviátiles cubanos I. Generalidades. Mem. Soc. Cubana de Hist. Nat. "Felipe Poey", 8: 203-243.
- Aguayo, C. G. 1944. Posibilidades de investigación malacológica en Cuba. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 2 (1): 31-33.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1939. Moluscos semifósiles del Bosque de la Habana. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 13 (4): 229-246.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1945. Novedades malacológicas cubanas. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (3): 95-98.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1954. Descripciones de nuevas especies de moluscos terrestres cubanos. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 9 (2): 47-66.
- Aguayo, C. G. y Jaume, M. L. 1957. Adiciones a la fauna malacológica cubana. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 23 (2): 117-148.
- Alayo, P. y Espinosa, J. Inédito. Atlas de los moluscos terrestres y marinos de Cuba. Editorial Científico Técnica, La Habana.
- Alfonso, M. A.; Berovides, V. y Rodríguez, M. 1991. Densidad y variación morfológica de *Zachrysia guanensis* (Gastropoda: Camaenidae) en Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 5 (2-3): 97-105.
- Alfonso, M. A.; Blanco, L. y Berovides, V. 1993. Dinámica de la variación del peso relativo de la concha y partes blandas en *Zachrysia guanensis* (Gastropoda: Camaenidae) de Pinar del Río. Rev. Biol., 7 (1): 16-25.
- Armas, L. F. de y Milera, J. F. 1989. Depredación de moluscos gastrópodos por *Mastigoproctus baracoensis* (Uropigy: Theliphonidae). Cien. Biol., 18: 126-127.
- Auffenberg, K. y Stange, L. A. 1993. The Camaenidae (Mollusca: Pulmonata) of Florida. Entomology Circular, 356.
- Beck, H. 1837. Index Molluscorum praesentis aevi musei principis augustissimi Christiani Frederici. Hafniae 100 pp.
- Berovides, V. 1994. Estado de conservación de *Polymita picta* (Mollusca: Pulmonata) en Maisí, Guantánamo. Cocuyo, 1: 2-3.
- Berovides, V. 1998. Observaciones ecológicas en tres especies de moluscos terrestres. Cocuyo, 7: 27-28.

- Berovides, V.; Valdés, G. y Alfonso, M. A. 1987. Variación de los morfos de color de *Polymita picta roseolimbata* Torre, 1950, entre hábitats de la región de Maisí, Cuba. Cien. Biol., 17: 68-76.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989a. Aspectos del nicho ecológico de *Polymita picta nigrolimbata*, *Caracolus sagemon rostrata* y *Coryda alauda strobilus*. Cien. Biol., 21-22: 130-135.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989b. Moluscos terrestres de Yara, Baracoa, Provincia Guantánamo. Garciana, 17:1-2.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1994. Depredación en *Polymita picta nigrolimbata*. Cien. Biol., 26: 127-129.
- Bidart, L.; Espinosa, J. y Pérez, A. 1989. Dinámica poblacional de *Polymita picta nigrolimbata*. Poeyana, 381. 16 pp.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Fernández, A. y Osorio, M. 1995. Estado actual y conservación de las poblaciones de *Polymita muscarum* (Mollusca: Pulmonata) en la Provincia Holguín. Cocuyo, 3:29-31.
- Bidart, L.; Milera, J. F. y Osorio, M. 1997. Reclutamiento, crecimiento y densidad poblacional de cinco poblaciones de *Polymita muscarum* en la provincia Holguín. IV Simposio de Zoología. Libro de Programas y Resúmenes. La Habana, Cuba.
- Bishop, M. J. 1979. A new species of *Caracolus* (Pulmonata: Camaenidae) from the Oligoceno of Nebraska and the biotic history of the American camenids land snails. Zoological Journal of the Linnean Society, 67 (3): 269-284.
- Bouza, M.; Perera, G. y Dumenigo, B. 1998. *Angisotrongilus cantonensis* in Cuba: past experiences and future prospects. IX international Congress of Parasitology ICOPA IX, Japan: 407-411.
- Clench, W. J. 1938. Land and freshwater mollusks of Grand Bahama and the Abaco Island; Bahama Island. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 12 (4): 303-333.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1937. Notes and descriptions of some new land and freshwater mollusks from Hispaniola. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 11 (2): 61-76.
- Clench, W. J. y Aguayo, C. G. 1951. Novedades del género *Caracolus* en Cuba. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 20 (2): 65-70.

- Cuezco, M. G. 2003. Phylogeny analysis of the Camaenidae (Mollusca: Stylommatophora) with special emphasis on the American taxa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 138: 449-476.
- d'Orbigny, A. de. 1842. Moluscos. En: *Historia física, política y natural de la Isla de Cuba*. Tomo 5: 376pp.
- Estéfana, H. 1945. Moluscos colectados en la Jutía, Zulueta. *Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre"*, 3 (1): 1-4.
- Espinosa, J. 1987. Moluscos de Cayo Saetía, provincia de Holguín. *Garciana*, 3: 1-2.
- Espinosa, J. y Ortea, J. 1999. Moluscos terrestres del archipiélago cubano. *Avicennia*, suplemento 2:1-137.
- Espinosa, J.; Ortea, J. y Valdés, A. 1994. Clasificación Taxonómica y endemismos de los moluscos terrestres de Cuba. *Avicennia*, 1: 11-124.
- Espinosa, J. y Pérez, A. M. 1988. Reseña sistemática de la familia Camaenidae (Mollusca: Gastropoda) en Cuba. *Resúmenes I Simposio de Zoología, Ciudad de La Habana*, p. 33.
- Espinosa, J. y Pérez, A.M. 1989. El género *Caracolus* en Cuba. *Resúmenes Jornada Nacional de Museos de Ciencia*. Holguín, p.5.
- Espinosa, J. y Torres, A. 1989. Los subgéneros *Zachrysia* y *Auritesta* (Mollusca: Gastropoda) en la provincia Holguín. *Garciana*, 18: 1-3.
- Fernández, I.; Díaz, L. M; Camacho, A. y Berovides, V. 1996. Situación de *Liguus fasciatus* en la cayería Noreste de Villa Clara (Mollusca: Gastropoda). *Cocuyo*, 5: 9-10.
- Fernández, I. y Perera, G. 1997. The influence of some environmental factors on the distribution of the different morphs of *Liguus fasciatus sanctamariae* in Santa María, Cuba. *Malacol. Rev.*, 30: 71-76.
- Fernández, A. 1990. Ecología de *Polymita muscarum* (Gastropoda: Fruticicollidae) en la provincia Holguín. *Rev. Biol.*, 4 (1): 3-13.
- Fernández, A. y Berovides, V. 1996. Depredación de moluscos por la araña *Phormictopus* n. sp. *Cocuyo*, 5: 27-29.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Agüero, R. 1995. Altura al suelo de moluscos arborícolas, un mecanismo de termorregulación. *Garciana*, 23: 6-7.

- Fernández, A. y Navarro, N. 1998. La deforestación: Causa de extinción de una subpoblación de *Liguus fasciatus achatinus* en el Yayal, Holguín, Cuba. Prog. Res. III Taller de Biodiversidad. BIOECO, Santiago de Cuba, Cuba.
- Freire, J. A. 1945. La Furnia del Cafetal. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 3 (3): 99-102.
- Freire, J. A. y Alayo, P. 1946. Excursiones a casa Azul. Rev. Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 4 (2): 65-69.
- Fuentes, O. E.; Pérez, R.; Espinosa, G. y Berovides, V. 1995. Caracterización de las esterasas del caracol pulmonado *Zachrysia guanensis* de Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 9: 31-35.
- Galardi, K. 2006. Ecología de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) y *Coryda alauda* (Ferussac, 1821) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. 71 pp.
- Garateix, A.; Alcorta, L. F.; Menéndez, R. y Más, R. 1988. Efectos anticolinérgicos de fracciones tóxicas aisladas a partir de la anémona *Condylactis gigantea*. Rev. Biología, 2 (1): 37-46.
- Henderson, J. B. 1916. A new Cuban *Zachrysia*. Nautilus, 30. 49-50.
- Holmgren, B. y Martínez-Soler, R. 1978. Bloqueo neuronal por estimulación colinérgica excesiva. Cienc. Biológicas, 2: 3-7.
- Howel, L. 1946. Notas sobre la cópula de *Zachrysia guanensis* y *Veronicella tenax*. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 4 (3): 75-84.
- Howel, L. 1947a. Desarrollo de *Zachrysia guanensis*. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 5 (1): 13-20.
- Howel, L. 1947b. Desarrollo de *Zachrysia bayamensis*. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 5 (2): 47-51.
- Howel, L. 1950. Reproducción de *Caracolus sagemon* Beck. Rev. de la Soc. Malac. "Carlos de la Torre", 7 (2): 45-58.
- Jaume, M. L. 1936. Estudios anatómicos del molusco *Zachrysia rangelina*. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 10 (1): 29-32.
- Jaume, M. L. 1941. Nuevo molusco para la fauna cubana, de la familia Bulimulidae. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 15 (4): 403-408.

- Lauranzón, B. 2002. Uso de recursos por *Caracolus sagemon* (Beck) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 52 pp, 11 figs.
- Lomba, A. 2006. Moluscos Terrestres y fluviátiles, 44-45. Luís M. Díaz, William S. Alverson, Adelaida Barreto Valdés y Tatzyna Wachter, eds. Cuba: Península de Zapata. Rapid Biological Inventories Report 08. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 1998. Moluscos en Nipe-Sagua-Baracoa, pp. 736-782. En Diversidad biológica de los macizos montañosos de Nipe-Sagua-Baracoa. Tomo 4 Informe parcial del proyecto “Diversidad biológica de los macizos montañosos Sierra Maestra y Nipe-Sagua-Baracoa”. Fondos de BIOECO.
- Maceira, D. 1999a. Ampliación de ámbito para moluscos terrestres en Cuba Oriental. Biodiversidad de Cuba Oriental, 3: 15-20.
- Maceira F. David. 1999b. Notas sobre la malacocenosis de Monte Iberia (Baracoa, Guantánamo). Cocuyo, 9:13.
- Maceira, D. 2000a. Moluscos terrestres en Sierra Maestra, pp. 607-643. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos de Sierra Maestra. Tomo 2. Informe parcial del Proyecto “Diversidad Biológica de los Macizos Montañosos Sierra Maestra y Nipe-Sagua-Baracoa”. Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad. BIOECO. Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2000b. Ampliación de la distribución geográfica para moluscos terrestres en la Sierra Maestra. Biodiversidad Cuba Oriental, 5: 73-80.
- Maceira, D. 2000c. Malacocenosis del Matorral xeromorfo en la Punta de Maisí, Guantánamo, Cuba. Biodiversidad de Cuba Oriental, 4: 58-65.
- Maceira, D. 2005a. Terrestrial Mollusks, pp. 117-119. Ansel Fong G., D. Maceira F.; W. S. Alverson y J. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories Report 10. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2005b. Terrestrial Mollusks, pp.184-186. Fong G., A.; D. Maceira F.; W. S. Alverson and J. Shopland, eds. Cuba: Parque Nacional Alejandro de Humboldt. Rapid Biological Inventories Report 14. The Field Museum, Chicago, USA.

- Maceira, D. 2005c. Terrestrial Mollusks, pp. 129-130. D. Maceira F., A. Fong G., W. S. Alverson y Tatziana Wachter, eds. Cuba: Parque Nacional La Bayamesa. Rapid Biological Inventories Report 13. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2006. Terrestrial Mollusks, pp. 109-110. D. Maceira F.; A. Fong G. y W. S. Alverson, eds. Cuba: Pico Mogote. Rapid Biological Inventories Report 9. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. y Lauranzón, B. 2000. Notas sobre el consumo de dos subespecies de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) por hormigas (Hymenoptera: Formicidae). Biodiversidad de Cuba Oriental, 4: 145-146.
- Maceira, D. y Lauranzón, B. 2008. Malacofauna terrestre en las pluvisilvas de la Región Oriental de Cuba. p. 266-268. En: La Cuenca del Toa (Antonio Núñez Jiménez y Liliana Núñez Velis). Colección Cuba: La naturaleza y el hombre. Fundación Antonio Núñez Jiménez de la Naturaleza y el Hombre. La Habana.
- Maceira, D.; Reyes-Tur, B.; Fernández, A. y Lauranzón, B. 2005. Estado actual de algunas poblaciones del género *Polymita* Beck, 1837. David Maceira F. y Bernardo Reyes-Tur, eds. World Wildlife Foundation (WWF) y Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad. BIOECO. Santiago de Cuba. 60 pp. + 42 pls.
- Manojina, N. y Abreu, R. M. 1990. Utilización de algunos moluscos y reptiles en la dieta de la Jutía Conga (Rodentia: Capromidae). Cienc. Biol., 23: 127-128.
- Margalef, R. 1980. Ecología. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 951 pp.
- Martínez-Soler, R.; Arakelov, G. y Holmgren, B. 1978. Diversos tipos de actividad rítmica en neuronas centrales de *Zachrysia guanensis*. Cien. Biol., 2: 9-25.
- Martínez-Soler, R.; Garateix, A. y Díaz-Páez, A. 1979a. Propiedades de plasticidad de una respuesta colinérgica bifásica. Ciencias Biológicas, 3: 3-18.
- Martínez-Soler, R.; Más, R. y Menéndez, R. 1979b. Efectos excitatorios e inhibitorios del L-glutamato en neuronas de *Zachrysia guanensis*. Cienc. Biológicas, 3: 18-30.
- Martínez-Soler, R.; Más, R.; Menéndez, R. y Garateix, A. 1983. Distinción farmacológica de los receptores a la acetilcolina y al L-glutamato presentes en una misma célula. Cienc. Biológicas, 10: 29-45.
- Más, R.; Garateix, A.; Menéndez, R.; Castañeda, O. y Ruera, F. 1987a. Efectos anticolinérgicos de extracto total de *Bunodosa granulifera* en neuronas centrales del molusco terrestre de *Zachrysia guanensis*. Cien. Biol., 18: 123-125.

- Más, R.; Menéndez, R.; García, M. E.; Garateix, A. y Chávez, M. A. 1987b. Bloqueo de las respuestas a acetilcolina y al L-glutamato por fracciones tóxicas obtenidas de *Physalia physalis*. Cien. Biol., 17: 22-30.
- Más, R.; Menéndez, R.; Garateix, A. y Fernández, L. 1987c. *Justicia pectoralis* efectos anticolinérgicos en neuronas centrales de moluscos. Cien. Biol., 17: 91-93.
- Más, R.; Garateix, A.; Menéndez, R. 1989. Efectos de la Bunotoxina sobre neuronas colinosensibles de moluscos y sobre la unión neuromuscular esquelética de rana. Rev. Biología, 3 (3): 205-212.
- Más, R. y Menéndez, R. 1989. Bloqueo de respuestas colinérgicas nicotínicas por un polipéptido de alto peso molecular purificado a partir de *Physalia physalis* (Coelenterata: Hydrozoa) Rev. Biología, 3 (3): 243-247.
- Más, R.; Garateix, A.; Menéndez, R.; Fernández, L. 1990. Efectos antiglutamatérgicos de extractos crudos de tilo *Justicia pectoralis* en células de invertebrados. Rev. Biología, 4 (1): 39-46.
- Menéndez, R.; Más, R. y Garateix, A. 1985. Bloqueo de las respuestas a la acetilcolina y al L-glutamato en neuronas de moluscos por acción del extracto de *Bursatella leachii*. Cien. Biol., 13: 111-114.
- Menéndez, R., Más, R., y García, M. E. 1989. Caracterización farmacológica de los efectos de la Physalia -toxina (P₂) sobre respuestas al L-Glu Y Ach. Cien. Biol., 21-22: 166-170.
- Mesa, R. y Jaume, M. L. 1979a. Sinopsis cuantitativa de la malacofauna terrestre cubana. Rev. Cub. Med. Trop., 31: 73-82.
- Mesa, R. y Jaume, M. L. 1979b. Cuadro sistemático adicional de los moluscos terrestres cubanos. Rev. Cub. Med. Trop., 31: 233-244.
- Milera, J. F. y Berovides, V. 1985. Variaciones en la coloración de *Zachrysia guanensis castanea* (Mollusca: Pulmonata: Camaenidae) en Viñales, Cuba. Poeyana, 299: 1-8.
- Milera, J. F. y Cortés, I. 1982. Distribución en Cuba de *Tarebia granifera* (Lamarck, 1816) (Gastropoda: Prosobranchia: Thiariidae) y su presencia en el estómago de algunos vertebrados. Miscelanea Zoológica, 17.
- Montfort, P. D. 1810. Conchyliologie systématique et classification méthodologique des coquilles... Paris. I, 1808; II, 1810.

- Moreno, A. 1936. Estudio comparativo de *Zachrysia trinitaria* y *Zachrysia scabrosa*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 10 (1): 33-39.
- Moreno, A. 1938. Estudio comparativo de *Zachrysia petitiana*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 12 (1): 75-86.
- Moreno, A. 1940. Contribution to the anatomical study of the genus *Polydontes*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. "Felipe Poey", 14 (1): 59-69.
- Negrea, A. y Jacobson M. K. 1977. Gastéropodes de Cuba recueillis par les expéditions biopéologiques cubano-roumaines (1969 et 1973) en Resultats des expéditions Bioeséologiques cubano-Roumaines a Cuba , 2. 420 pp.
- Nicholas, B. G. 1974. Biology and ecology of the El Convento Cave Spring-System (Puerto Rico). J. Speleol., 6: 109-114.
- Perera, G.; Yong, M.; Rodríguez, J. y Gálvez, D. 1983. Cuban endemic mollusks infected with *Angiostrongylus cantonensis*. Malacological Review, 16: 87-88.
- Pérez, I. 1942. Moluscos de la Región de Canoa y Somorrostro y sus condiciones de vida. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 16 (1): 45-56.
- Pérez, A. M. y Espinosa, J. 1993. Catálogo, claves y bibliografía de la familia Camaenidae (Pulmonata: Stylommatophora) en Cuba. Rev. Biol. Trop., 43 (3): 667-681.
- Pérez, A. M. y Espinosa, J. 1994. Sinistralidad en *Caracolus sagemon marginelloides* (Orbigny in Sagra, 1847) (Mollusca: Gastropoda: Camaenidae). Cuad. Invest. Biol., 18: 235-244.
- Pérez, R. T.; Blanco, L. y Alfonso, M. A. 1996a. Cambios mensuales en los pesos de la concha y partes blandas de *Zachrysia guanensis costulata* (Gastropoda: Camaenidae) de Pinar del Río. Rev. Biol., 10: 143.
- Pérez, A. M.; Villaseca, J. C. y Zione, N. 1996b. Sinecología básica de moluscos terrestres en cuatro formaciones vegetales de Cuba. Rev. Biol. Trop., 44 (1): 133-146.
- Pérez, A. M y Ramos, I. 1997. Morfometría de tres poblaciones de *Caracolus sagemon* (Gastropoda: Camaenidae) en Cuba. Rev. Biol. Trop., 45 (4): 1563-1577.
- Pérez, R. T.; Alfonso, M. A. y Blanco, L. 1997. Dispersión de *Zachrysia guanensis costulata* (Gastropoda: Camaenidae) de Pinar del Río. Rev. Biol., 11: 141-144.

- Pérez, R. T.; Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1999. Ecología de *Zachrysia guanensis costulata* (Gastropoda: Camaenidae) de la Sierra de San Carlos, Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 13 (2): 95-102.
- Pilsbry, H. 1894. Manual of Conchology, 2nd Series. Departament of Conchology, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 9: 1-160.
- Pilsbry, H. 1928. Studies on West Indian mollusks. The genus *Zachrysia*. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 80: 581-606.
- Pilsbry, H. 1929. New Cuban species of *Caracolus*. Nautilus, 42: 78-80.
- Pilsbry, H. 1938. The Cuban species of *Polydontes*. Nautilus, 51: 38-40.
- Pfeiffer, L. 1854. Zur molluskenfauna der insel Cuba. Malak. Bl., 1: 170-213.
- Pfeiffer, L. 1860-1866. Descriptions et figures de coquilles extramarines nouvelles ou peu connues. Novitates Conchologicae. Tommo II.
- Pfeiffer, L. 1867-1869. Descriptions et figures de coquilles extramarines nouvelles ou peu connues. Novitates Conchologicae. Tommo III.
- Pfeiffer, L. 1877-1879. Beschreibung und Abbildung neuer oder kritischer Land- und Süsswasser- Mollusken. Novitates Conchologicae.
- Poey, F. 1851-1855. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, 1. 463 pp.
- Poey, F. 1856-1858. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, 2. 442 pp.
- Reyes-Tur, B. y Fernández, A. 1997. Depredación de *Polymita muscarum* (Gastropoda: Pulmonata) por el cangrejo ermitaño *Coenobita clypeatus* (Crustacea: Coenobitidae) en Gibara, provincia Holguín. Cocuyo, 6: 29-30.
- Rodríguez, M. H.; Alfonso, M. A. y Milera, J. F. 1992. Análisis conquiológico del complejo *Zachrysia guanensis* (Gastrópoda: Camaenidae) de Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 6 (3): 165-173.
- Scott, B. 1996. Phylogenetic relationships of the Camaenidae (Pulmonata: Stylommatophora: Helicoidea). J. Moll Stud., 62: 65-73.
- Silva, G. 1988. Sinopsis de la Espeleofauna Cubana. Editorial Científico-Técnica. La Habana. 144 pp.
- Solem, A. 1979. Camaenids. Western and Central Australia I. Taxa of Transaustralian distribution. Rec. West. Aust. Mus. Suppl., 10: 1-142.

- Solem, A. 1981a. Land snail biogeography: a true's place of change. En: Vicariance biogeography a critique. G. Nelson & D. E. (eds.). Columbia University Press, New York. 289 pp.
- Solem, A. 1981b. Camaenids. Western and Central Australia II. Taxa from Kimberly: Amphirhagada. Rec. West. Aust. Mus. Suppl., 11: 143-320.
- Solem, A. 1981c. Camaenids. Western and Central Australia III. Taxa from Ningbing ranges. Rec. West. Aust. Mus. Suppl., 11: 321-425.
- Solem, A. 1984. Camaenids. Western and Central Australia IV. Taxa from Kimberly: Westraltrachia. Rec. West. Aust. Mus. Suppl., 17: 427-525.
- Solem, A. 1985. Camaenids. Western and Central Australia III. Remaining Kimberly genera and Addenda: Westraltrachia. Rec. West. Aust. Mus. Suppl., 20: 701-981.
- Solem, A. 1992. Camenid land snails from southern and Eastern South Australia, excluding Kangaroo Island. Records of the South Australian Museum. Monograph Series, 2: 425 pp.
- Tadeo, R. P. y Alfonso, M. A. 1997. Dispersión de *Zachrysia guanensis costulata* (Gastrópoda: Camaenidae) de la Sierra de San Carlos, Pinar del Río, Cuba. Biología, 11: 141-144.
- Tadeo, R. P.; Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1999. Ecología de *Zachrysia guanensis costulata* (Gastrópoda: Camaenidae) de la Sierra de San Carlos, Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 13 (2-3): 95-102.
- Tillier, S. 1989. Comparative morphology, phylogeny and classification of land snails and slugs (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) Malacologia, 30: 1-303.
- Torre, C. de la. 1938. A new Cuban *Polydontes*. Nautilus, 51: 37.
- Torre, C. de la y Moreno, A. 1943. Nuevas subespecies de *Zachrysia petitiiana* (Orb.). Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey", 17 (1): 59- 60.
- Torre, A. L. 1987a. Lista de los caracoles terrestres observados en el territorio de Gibara, Provincia de Holguín. Garciana, 4: 3-4.
- Torre, A. L. 1987b. Lista de los caracoles terrestres observados en el municipio de Holguín, Cuba. Garciana, 6: 3-4.
- Vallín, C. 1982. Formación de protoplastos en *Candida tropicalis*. Cien. Biol., 7:3-6.

- Vallín, C.; Milera, J. F. y Zsolt. 1978. Efectividad de las enzimas presentes en el tracto digestivo de *Zachrysia guanensis castanea* en la lisis de la pared celular de las levaduras. Cien. Biol., 2: 129-130.
- Wade, Ch. M.; Hudelot, C.; Davison, A.; Naggs, F. y Mordan, P. B. 2007. Molecular phylogeny of the Helicoid land snails (Pulmonata: Stylommatophora: Helicoidea), with special emphasis on the Camaenidae. Journal of Molluscan Studies, 73: 411–415.
- Wurtz, Ch. B. 1955. The American Camaenidae (Mollusca: Pulmonata). Proc. Acad. Nat. Scienc. of Philadelphia, 107: 99 -143.

Capítulo 3. Área de estudio

3.1. Introducción

En el área de estudio, el sitio donde habita *Caracolus sagemon* es el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney Juticí, la que se ubica en la Subregión Sierra Maestra de la Región Oriental de Cuba. Es debido a esto que mostramos una caracterización general de la Subregión Sierra Maestra que permita comprender sus interioridades, y de la Reserva Ecológica Siboney Juticí en particular, mucho más ampliada.

3.1.1 Objetivos

- Caracterizar la Subregión Sierra Maestra, donde se ubica geográficamente la Reserva Ecológica Siboney-Juticí en cuanto a: extensión, límites, origen, división en áreas, geología, carso, hidrografía, clima y recursos naturales.
- Caracterizar geográficamente la Reserva Ecológica Siboney-Juticí donde se ubican las parcelas de trabajo en cuanto a: geología, geomorfología, morfología cársica hipogea y epigea, hidrografía, suelos, clima, vegetación, flora, fauna, ecosistemas superficiales, ecosistemas cavícolas, ecosistemas marinos, factores socioeconómicos, población y asentamientos humanos.
- Caracterizar las parcelas de trabajo en cuanto a: dimensiones, coordenadas, cobertura vegetal, cobertura del suelo, cobertura de *Tillandsia fasciculata* y disponer su ubicación en un mapa.

3.2. Subregión Sierra Maestra. Características generales

La Sierra Maestra es una subregión de la Región Oriental. Se extiende por 267 kilómetros de longitud, desde Cabo Cruz, al Oeste, a la Bahía de Guantánamo, por el Este. Su mayor anchura es de 35 kilómetros, entre Guisa, al Norte, y El Uvero, al Sur. Está formada por varias cadenas montañosas más o menos paralelas. Su punto culminante es el Pico Turquino, montaña formada por tres picos principales dispuestos de Oeste a Este: Pico Cuba con 1 872 metros de altitud; Pico Real que con 1 972 metros sobre el nivel del mar es a su vez la más elevada cumbre cubana y Pico Suecia que tiene 1 734 metros (Viña Bayés, 2000).

La Sierra Maestra debe su origen a la fractura longitudinal de la parte Sur de la Región Oriental y al hundimiento o falla de algunos de los enormes bloques fracturados. Está constituida por tobas volcánicas, lavas andesíticas, tufitas, basaltos y rocas granitoides, pertenecientes al Grupo El Cobre, de edad eocénica inferior. En menor proporción también la Sierra Maestra presenta territorios calizos, no sólo en las zonas costeras, sino también en sus partes altas, como por ejemplo en las cuestras de la Gran Piedra, depositados en forma de lentes cuando esta región se encontraba debajo del mar (Viña Bayés, 2000).

Los distintos paisajes mencionados anteriormente permiten dividir la Sierra Maestra en nueve áreas según criterio de Núñez *et al.* (1989) y que mostramos en la Figura 3.1: (1) Cuesta y Terrazas de Cabo Cruz, (2) Llanura Costera de Pílon, (3) Sierra del Turquino, (4) Carso de Baíre, (5) Sierra de Boniato, (6) Sierra de la Gran Piedra, (7) Alturas de Santa María de Loreto, (8) Terrazas Costeras del Sur de la Sierra Maestra, (9) Cuenca Tectónica urbanizada de Santiago de Cuba.

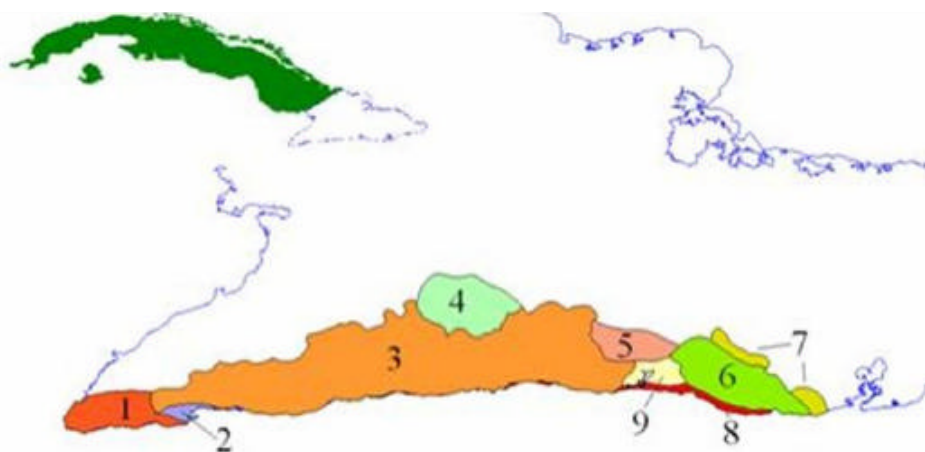


Figura 3.1. Áreas en las que se divide la Subregión Sierra Maestra: (1) Cuesta y Terrazas de Cabo Cruz, (2) Llanura Costera de Pílon, (3) Sierra del Turquino, (4) Carso de Baíre, (5) Sierra de Boniato, (6) Sierra de la Gran Piedra, (7) Alturas de Santa María de Loreto, (8) Terrazas Costeras del Sur de la Sierra Maestra, (9) Cuenca Tectónica urbanizada de Santiago de Cuba

3.2.1. Geología

La Formación Río Maya se extiende en una faja costera desde la Bahía de Taco, al Oeste de Baracoa, bordeando Maisí y toda la costa Sur de la Sierra Maestra hasta Cabo Cruz en parches intermitentes. Está constituida por calizas coralinas masivas, duras, recrystalizadas, intensamente carsificadas, con potencias que varían desde los 20 hasta los 50 metros. Específicamente en la Sierra Maestra sobreyace discordantemente a las formaciones Cabo Cruz, La Cruz y el Grupo El Cobre. Se encuentra sobreyacida discordantemente por la Formación Jaimanitas. Las calizas de la Formación Río Maya se diferencian de las de la Formación Jaimanitas en su mayor dureza y recrystalización. El desarrollo del carso asume también un carácter diferente (Viña Bayés, 2000).

En la Formación Jaimanitas predominan las formas de carso superficial del tipo lapies, en cuya formación ha intervenido más la acción desintegradora de la recrystalización poral de las sales del agua de mar procedentes de las salpicaduras en el área de la resaca que la disolución diferencial de los carbonatos. En la Formación Río Maya el lapies, es en general, menos cortante y se encuentran más desarrolladas las formas subsuperficiales: cavernas, dolinas, cacimbas y embudos cárlicos. Esto se explica porque el escurrimiento superficial ha suavizado las crestas del lapies y se ha desarrollado mejor el proceso de cavernamiento, ya que se dispone de un área colectora mayor y un régimen hidrodinámico de mayor energía y agresividad, controlado en parte por la posición topográfica (Viña Bayés, 2000).

Al sur de la Gran Piedra encontramos otra zona cárlica en donde se encuentran desarrolladas numerosas formas superficiales y subterráneas de carso entre las que están un grupo de cuevas presentes en Siboney y que constituyen un elemento de alta importancia para la biodiversidad (Viña Bayés, 1969-2000). Es en dicho lugar donde se ubica la Reserva Ecológica Siboney - Juticí, sitio donde se desarrolló el trabajo de campo para la presente tesis.

3.2.2. Hidrografía

Se distingue un partaguas principal que la divide en dos vertientes, norte y sur, lo que condiciona que los ríos tengan sus orígenes hacia el centro de la región y que en general corran de sur a norte o de norte a sur acorde a la vertiente en que se ubiquen. Los principales ríos de la Sierra Maestra corren de Sur a Norte y engrosan el caudal del Cauto, como ocurre con los ríos Bayamo, Cautillo, Contramaestre. Otros como el Yara y el Buey desembocan directamente en el Golfo de Guacanayabo. Los ríos que fluyen a la inversa, hacia el Mar Caribe, son más pequeños y sus cursos quedan detenidos en el mar a pocos kilómetros de sus fuentes, poseen frecuentemente saltos y cascadas. Esos ríos han labrado profundos valles transversales a las cadenas montañosas (Viña Bayés, 2000).

Existe un total de 143 cuencas cuyas áreas varían desde 2 kilómetros cuadrados hasta 484. En la vertiente norte se presenta un total de 23 cuencas con una superficie media de 126 kilómetros cuadrados. La vertiente sur, a pesar de ser menor en superficie, tiene mayor cantidad de cuencas, pudiéndose diferenciar 120. La media de superficie es de 23.4 kilómetros cuadrados, valor notablemente inferior al de la vertiente norte. El escurrimiento fluvial varía entre valores inferiores a 200 mm en la zona costera y partes de menor altitud, hasta valores superiores a los 1 000 mm en las zonas de mayor altitud (Viña Bayés, 2000).

3.2.3. Clima

Las grandes murallas formadas por las serranías de la Sierra Maestra y también por las del Grupo de Sagua-Baracoa, influyen en el clima de la región meridional de Oriente; los vientos alisios provenientes del Norte llevan las nubes hasta los altos picos, donde dejan caer las lluvias, que van a la cuenca del Cauto; de aquí que la vertiente septentrional sea más fértil que la meridional, donde se han ido formando pequeñas zonas semiáridas. Las laderas meridionales de la Sierra Maestra constituyen la solana, iluminadas casi todo el año por el sol. Los rayos solares inciden casi perpendicularmente debido al plano de las laderas, contribuyendo a una mayor evaporación allí que en las laderas septentrionales que forman la umbría donde hay sombra durante gran parte del año. Las precipitaciones anuales fluctúan desde menos de 1 000 mm en las partes más bajas, hasta más de 2 000 mm en los picos más altos (Viña Bayés, 2000).

La temperatura media anual también presenta grandes diferencias, desde 25⁰ Celsius en la parte baja de las laderas septentrionales hasta menos de 17⁰ en las cumbres y más de 26⁰ en la parte baja de las laderas meridionales. En el macizo de la Sierra Maestra, es común encontrar localidades donde la cantidad de días con lluvia anual oscila entre 90 a 120 días, esto es, que la lluvia podría aparecer cada 3 ó 4 días, si lloviera igual durante todo el año. Entre el 60 y el 70 % del total de días con lluvia ocurren en el período de mayo a octubre, por lo que en término medio, se repartirían las lluvias cada 2 ó 3 días en este período y cada 5 ó 6 días en el período de noviembre hasta abril. Sólo en pequeñas localidades como La Gran Piedra, dentro de este macizo, el número de días con lluvias es significativamente mayor y oscila entre 120 a 150 días al año (Viña Bayés, 2000).

3.2.4. Recursos naturales

Los grandes recursos naturales de la Sierra Maestra son sus minerales. El cobre al Norte de la ciudad de Santiago de Cuba; el manganeso abunda en grandes yacimientos hacia la parte Norte, especialmente en la zona Guisa-Los Negros; al Este de Santiago de Cuba hay minas de hierro. Su principal renglón agrícola es el café. También se desarrolla la ganadería, industria forestal, recursos energéticos, producción de alimentos y el turismo (Viña Bayés, 2000).

3.3. Reserva Ecológica Siboney - Juticí. Características generales

La Reserva Ecológica Siboney-Juticí fue una de las 32 primeras reservas aprobadas de acuerdo al nuevo Decreto Ley 201 del Sistema Nacional de Áreas Protegidas, que entró en vigor con la publicación del Decreto en la Gaceta Oficial del 24 de diciembre del 1999 quedando declarada como Reserva Ecológica. Se ubica en la provincia de Santiago de Cuba, quedando al Este de la ciudad de igual nombre, entre los 19°56'26'' a 19°58'13'' N y los 75°49'32'' a 75°42'24'' O. La superficie total es de 2 075 ha, correspondiendo a su parte terrestre 1 434 ha (0.01% de la superficie terrestre de Cuba) y a su sector marino 641 ha. La Reserva es estrecha y alargada: su eje este-oeste tiene 12.4 km y en la zona más ancha con orientación norte-sur tiene 3 km. La longitud total de la línea de costa es de 10.4 km. Las alturas varían desde 200 m por debajo del nivel del mar hasta 120 m sobre este nivel. La Reserva se encuentra en una zona donde el fenómeno geográfico más significativo es la presencia de las terrazas marinas que dan la apariencia de gigantescos escalones al paisaje local (Viña Dávila, 2005 a).

Aunque la Reserva limita al Este con la cuenca del río Carpintero y al Oeste con la cuenca del río San Juan, realmente no está atravesada por ninguna corriente superficial permanente, ya que los arroyos Sardinero y Juticí, que son los únicos que la atraviesan, tienen cuencas pequeñas y corren sólo después de la ocurrencia de intensas lluvias. Estas cuencas suman 200 km² de superficie. El conjunto de los accidentes cárnicos, el clima, y la ubicación del área en un corredor migratorio han influido en las características de la biota de la Reserva y contribuido a los procesos de especiación y a la existencia de una alta diversidad específica (Viña Dávila, 2005a).

De acuerdo con la clasificación de Regiones Naturales - Antrópicas de Cuba de Núñez *et al.* (1989), la Reserva se encuentra ubicada en la Región Oriental, Subregión Sierra Maestra, Área Terrazas Costeras del Sur de la Sierra Maestra, Subárea Terrazas Costeras de Mar Verde Baconao, Comarca Terrazas de Siboney.

El Área Terrazas Costeras del Sur de la Sierra Maestra se extiende desde el Río la Mula, por el Oeste, hasta el Río Baconao, por el Este, a lo largo del litoral meridional que forma el flanco caribeño de la Sierra Maestra. Consiste en una sucesión de cuevas calizas donde el mar ha tallado un sistema de terrazas. La Subárea Terrazas Costeras de Mar Verde Baconao se encuentran situadas entre la Playa de Mar Verde, por el Oeste, y el Río Baconao, a lo largo de unos 52 kilómetros. La Comarca Terrazas de Siboney se extiende entre el Arroyo Juticí y el Río Siboney, a lo largo de 5 kilómetros (Viña Dávila, 2005a).

Las vías fundamentales de acceso, con vehículo, son la carretera de Siboney y el camino a Sardinero. Se puede acceder desde el norte por diferentes vías secundarias, como la red de caminos forestales de la zona del Brujo y el camino a Palenque. La Estación Ecológica de BIOECO está situada en 19°57'41" N, 75°42'55" O (Viña Dávila, 2005a), como se muestra en la figura 3.2.

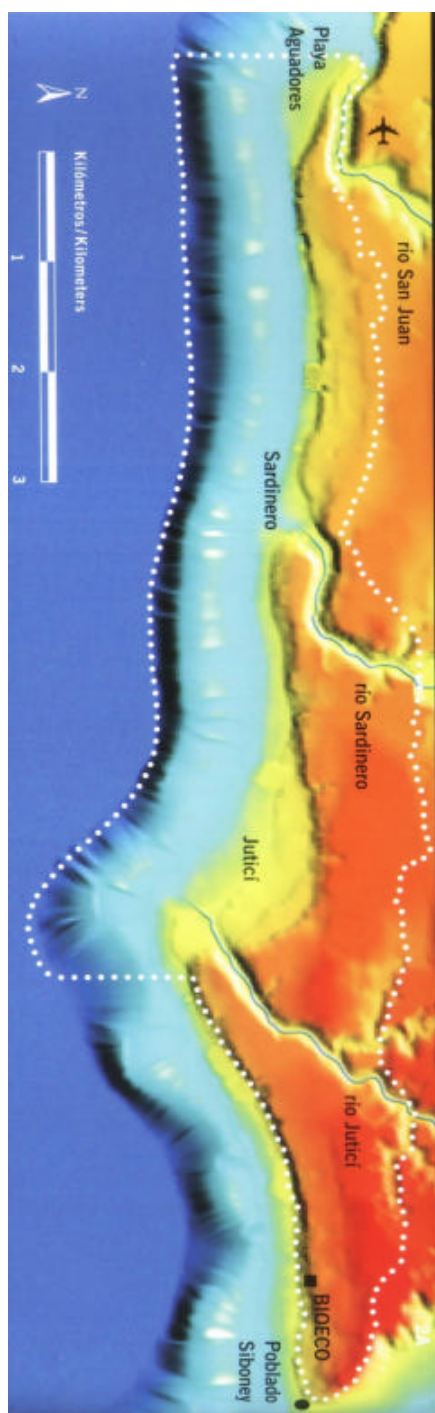


Figura 3.2. Vías fundamentales de acceso a la Reserva Ecológica Siboney-Jutici

3.3.1. Geología

El área de estudio se localiza en la franja transgresiva litoral meridional que se extiende por el sur de la zona oriental. En ésta se presentan los pisos estructurales 1, 2 y 3 de la citada franja transgresiva representados localmente por las formaciones Jaimanitas, Río Maya y La Cruz. La formación Jaimanitas está constituida por calizas organodetríticas masivas, a veces con indicios poco marcados de estratificación, algo cavernosas, duras y de color amarillento. Contienen intercalaciones de grano fino con especies actuales de moluscos y corales bien preservadas, el alto grado de conservación de la fauna apunta a una edad correspondiente al Pleistoceno Superior (Viña Bayés, 1978).

La formación Río Maya está constituida por calizas coralinas carsificadas de colores entre blanco, amarillento y rosáceo. La fauna en general es pobre y su edad estimada apunta al Pleistoceno. La formación La Cruz está constituida por aleurolitas, areniscas, calcarenitas con intercalaciones de calizas organodetríticas y margas. De acuerdo con su forma, su edad puede considerarse entre Mioceno Medio (parte alta) hasta Mioceno Superior, pudiendo incluir horizontes basales del Plioceno (Viña Bayés, 1978). Las diferentes formaciones geológicas pueden observarse en la Figura 3.3.

3.3.2. Geomorfología

En la zona se manifiesta una tendencia al ascenso desde el Eoceno. La llamada Meseta de Santiago de Cuba está constituida en realidad por una serie de mesetas costeras, abiertas hacia el mar por los ríos que las atraviesan en dirección Norte–Sur, procedentes de la Sierra de la Gran Piedra. Estas mesetas se encuentran escalonadas hacia el Sur en un desarrollado sistema de terrazas marinas (Figura 3.4).

La mencionada presencia de las calizas en el área, unida a la acción de otros factores, condiciona el desarrollo de un carso tipificado localmente como de terrazas abrasivo–acumulativas inferiores, con una elevada manifestación de fenómenos superficiales y subterráneos como se muestra en la Figura 3.4.

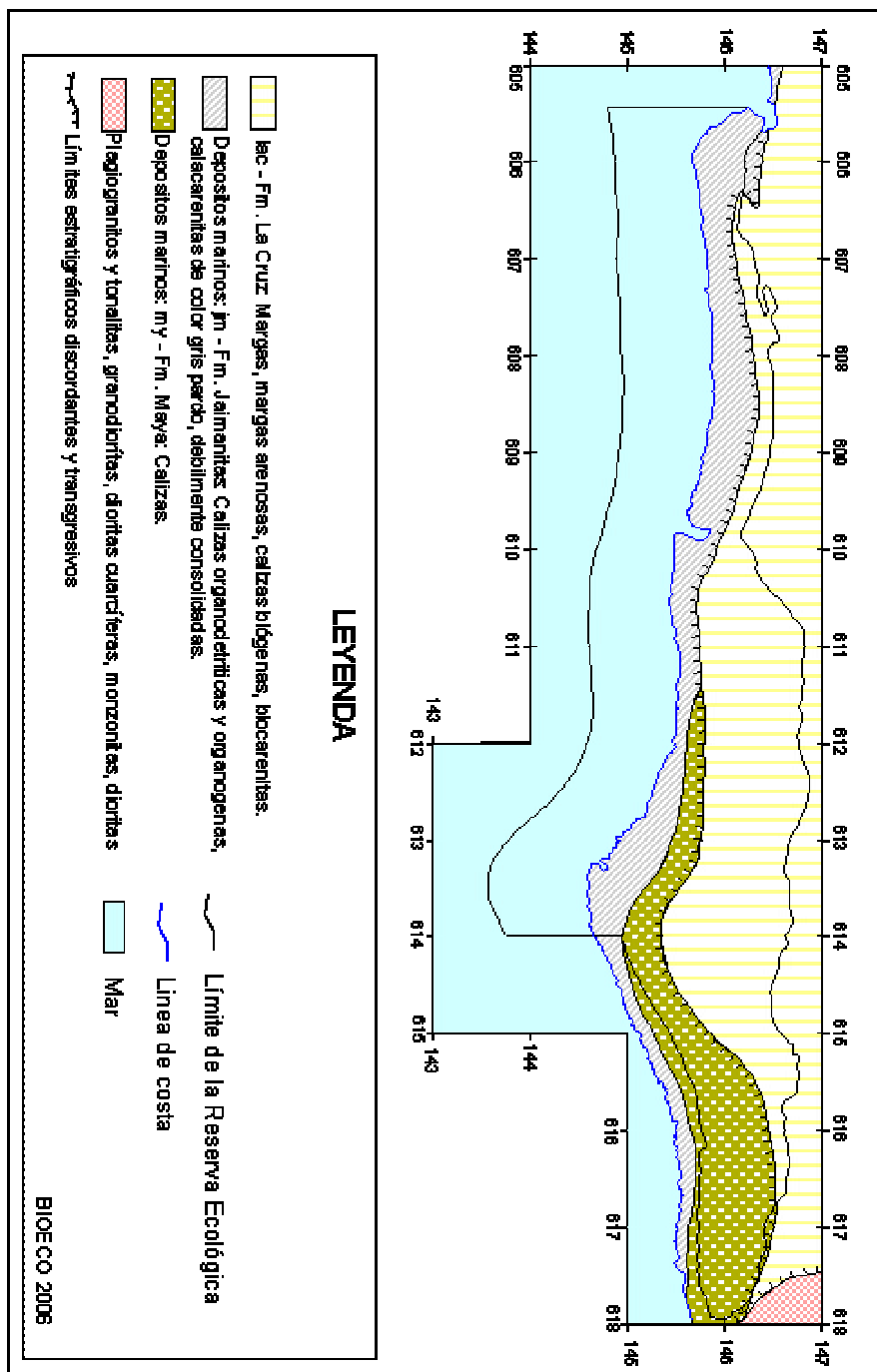


Figura 3.3. Geología. Reserva Ecológica Siboney-Jutici

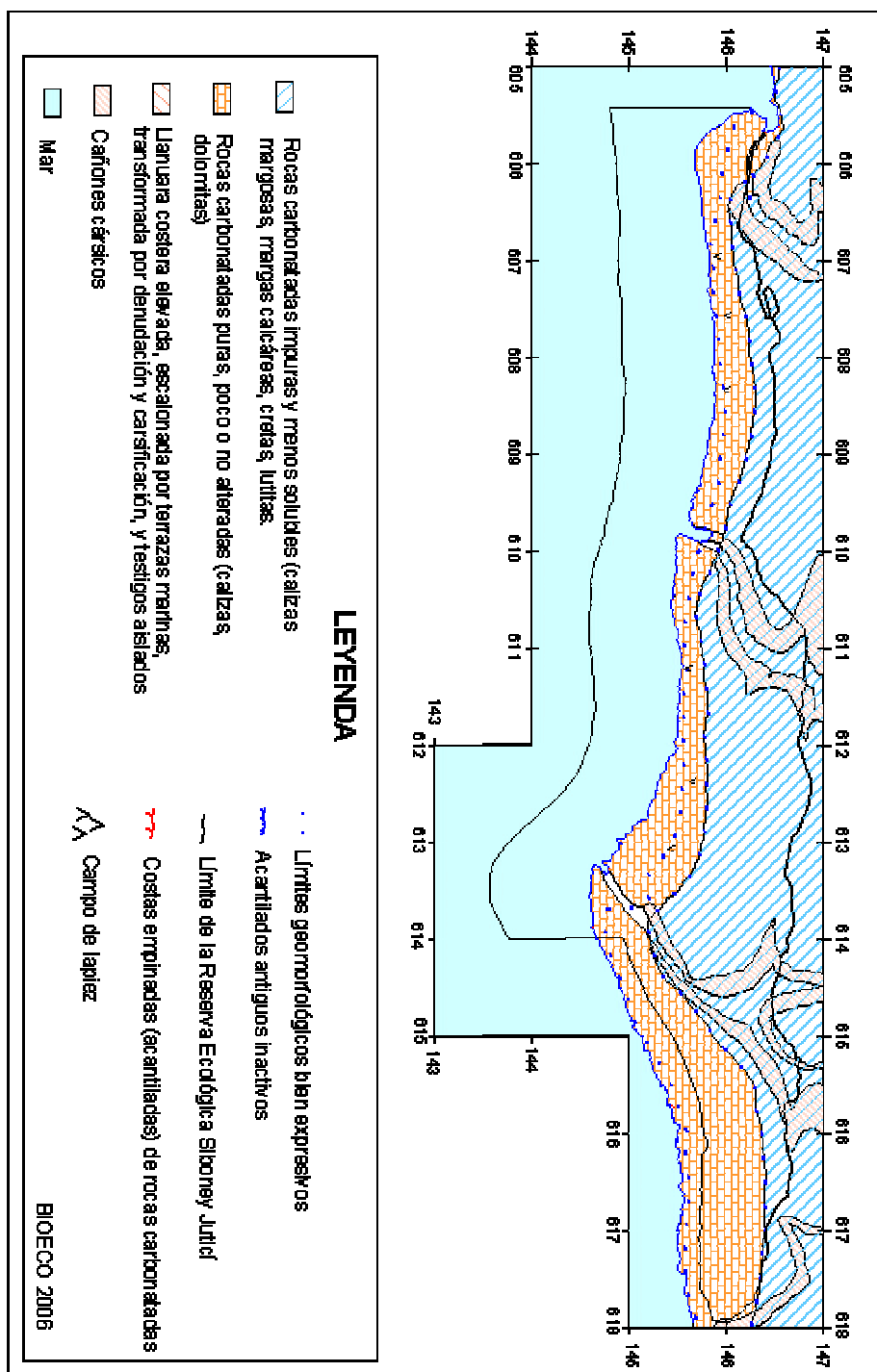


Figura 3.4. Geomorfología. Reserva Ecológica Siboney-Jutici

3.3.3. Morfología cársica epigea

En el área de estudio se observó una amplia distribución de los fenómenos superficiales del carso. En total se presentan ocho niveles de terrazas marinas entre los emergidos y los sumergidos. Existen extensos campos de diente de perro (formación cársica superficial) que ocupan un alto porcentaje del área. Otros accidentes cársicos presentes son cañadas, dolinas, pequeños cañones, depresiones con suelo rojo, diaclasas, y líneas de drenaje que atraviesan las terrazas (Viña Bayés, 1978; Viña Dávila, 2005a). A continuación se muestra el mapa carsológico de la reserva en la figura 3.5.

3.3.4. Morfología cársica hipogea

El área presenta un elevado desarrollo de las formas cársicas hipogeas: grutas, solapas y cuevas. Las más desarrolladas de las cavidades subterráneas coinciden con las cuevas de origen hipogeas a las que corresponden la Cueva de los Majáes, la Cueva de la Cantera, y la Cueva de Atabex. Estas tres cavidades se desarrollan en planos horizontales que corresponden al antiguo nivel de las aguas freáticas en la zona. El elemento cársico de mayor importancia para la fauna lo constituye el sistema de 33 cuevas y grutas, con características morfológicas y microclimáticas diferentes (Viña Bayés, 1978; Viña Dávila, 2005a).

3.3.5. Hidrografía

Las principales corrientes hídricas asociadas a la reserva son las del río San Juan y los arroyos Sardinero y Juticí. El río San Juan desemboca al Oeste de la Reserva coincidiendo con el límite occidental de la misma. La cuenca de este río abarca una superficie aproximada de 150 km². El arroyo Sardinero atraviesa la Reserva en dirección Norte-Sur de manera sinuosa, conformando un cañón fluvial que en el área se encuentra permanentemente seco, excepto en la zona más próxima a su desembocadura propiamente dicha. El arroyo Juticí atravesó antaño el área al Este del Sardinero pero, en la actualidad se encuentra completamente seco, formándose solo pequeñas lagunas interiores durante la ocurrencia ocasional de grandes aguaceros. Las cuencas del Sardinero y el Juticí no superan los 50 km² de superficie cada una (Viña Bayés, 1978).

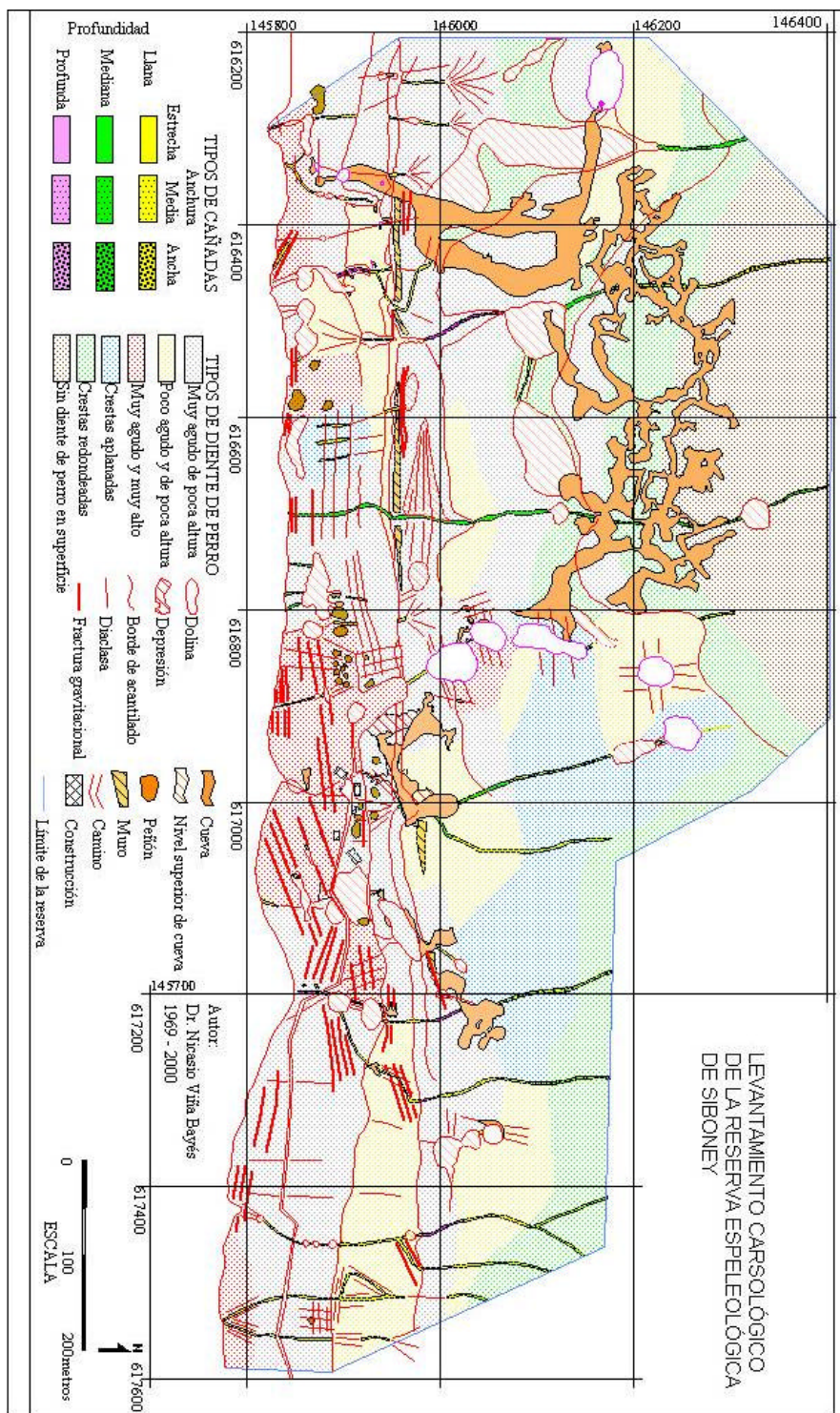


Figura 3.5. Morfología Cársica en la actual Reserva Ecológica Siboney-Jutici. Tomado de Viña Bayés (1969-2000).

3.3.6. Suelos

En el área se encuentran sólo suelos poco evolucionados conformados por sedimentos rocosos pardos oscuros y renzinas rojas naturales provenientes del proceso de descalcificación de las calizas, también conocidas como *terra rossa* (Viña Bayés 1978). La primera terraza terrestre está compuesta por la Formación Jaimanitas, con un suelo arenoso. En la segunda terraza terrestre, y parte de la tercera, se presenta la Formación Río Maya, constituida por calizas órgano-detríticas en la que se conforma el lapiez o diente de perro y donde muchas veces el suelo es Rendzina, o simplemente no hay suelo, por lo que el edátopo es muy extremo. Detrás, al norte de éstas, se encuentra la Formación La Cruz, que son margas y calizas más meteorizadas, con un suelo pardo, muy carbonatado, el cual es menos tensionante ecológicamente (Reyes y Acosta, 2005).

3.3.7. Clima

3.3.7.1. Clima superficial

La temperatura media anual del área, oscila entre 24 y 25 °C. La máxima media anual está entre 28 y 32°C, y la mínima media anual fluctúa entre 20 y 22°C. La humedad relativa media anual está entre 70 y 80%. El sistema escalonado de terrazas marinas afecta el comportamiento local del régimen de vientos de la región y los regímenes de turbulencias en las zonas próximas a los frentes de los acantilados. Dominan las brisas marinas, hasta los 12 Km/h durante el día; mientras que durante la noche predominan los vientos alisios flojos, reforzados por teral y brisas de montaña. (Viña Bayés, 1978; Viña Dávila, 2005a). La evaporación se comporta entre los 1 700 y los 1 900 mm anuales. Se presentan nieblas catabáticas (producidas en la noche por el drenaje del aire frío del terreno más alto hacia el norte) o de radiación esporádicas. Presenta una nubosidad media en el período lluvioso (mayo-octubre) de nubes de tipo cúmulo de origen convectivo con un 50% del cielo cubierto y precipitaciones medias de 600 mm. En el período de poca lluvia existen formaciones de nubes de tipo cúmulo de poco desarrollo con el 25% de cielo cubierto con precipitaciones menores de 200 mm. En general las precipitaciones tienen un promedio anual de aproximadamente 650 mm y 40 días con lluvia (Viña Dávila, 2005a). Por encontrarse en la sombra pluvial de la zona montañosa Sierra de la Gran Piedra, presenta un clima particular, pues se halla bajo la influencia de un típico Föhn estresante (vientos secantes que han bajado de las montañas) (Reyes y Acosta, 2005).

3.3.7. 2. Clima subterráneo

Para la Cueva de los Majáes las diferencias de temperaturas entre sus galerías alcanzan los 15.2 °C, lo que ha permitido establecer seis zonas. En el caso de la Cueva de la Cantera se refiere como una cueva dinámica, cuyo clima sufre variaciones estacionales de más de 4 °C a lo largo del año, debido a que las masas de aire frío acumuladas en la Dolina del Muerto penetran con más facilidad hacia el interior de la cueva que las masas de aire que entran por la boca que comunica a la dolina situada al sur. La Cueva de Atabex es una cueva notablemente estática con diferencias insignificantes tanto temporales como espaciales para todas las variables medidas (Viña Bayés, 1978).

3.3.8. Vegetación

La Reserva Ecológica Siboney-Juticí pertenece al Distrito costero Media Luna-Cabo Cruz- Baconao, tramo costero Caletón Blanco - Río Baconao, según la regionalización fitogeográfica de Samek en 1973. Considerando la clasificación fitogeográfica de Cuba propuesta por Borhidi en 1991 entonces pertenece al Distrito Faja costera y terrazas entre Santiago de Cuba - Guantánamo – Maisí y Baracoa (Guantanamense) del Sector Costas del Sur y Nordeste de Oriente (Santiagicum) correspondiente a la Subprovincia Cuba este (Oriente - Cubanicum) (Bermúdez *et al.*, 2001).

La vegetación de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí es variada y depende de la múltiples condiciones ecológicas y de la afectación antrópica. Los vientos marinos cargados de sales, que soplan principalmente del sureste actúan con fuerza sobre la vegetación, lo que tiene consecuencias fisiológicas y mecánicas tensionantes. Se encontraron nueve tipos de hábitats: cinco constituyen bosques, dos son matorrales, y dos herbazales (Figura 3.6) (Reyes y Acosta, 2005).

La población de *Caracolus sagemon* habita sólo en el Matorral xeromorfo costero y subcostero, es por lo tanto que mostramos únicamente las características de este tipo de vegetación la cual ocupa la segunda y la tercera terrazas marinas y ha sido definida según la clasificación de Capote y Berazaín (1984).

En el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva ecológica Siboney – Juticí la capa de hojarasca (L) es grande y consiste sobre todo de hojas enteras. Además, abundan los elementos no foliares (flores, frutos, y ramitas); las capas de fermentación y húmica son menores; se destaca la pequeña cantidad de humus fino (Reyes y Acosta, 2005).

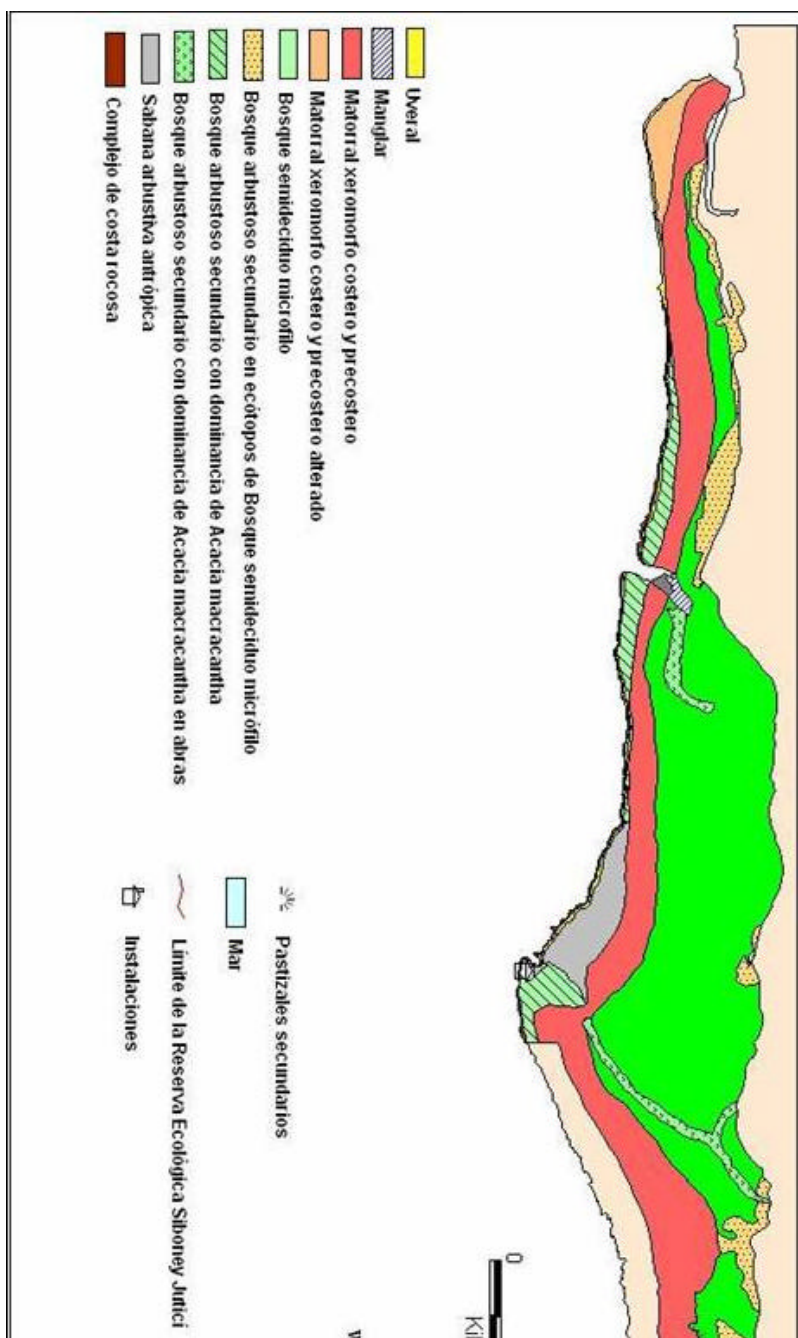


Figura 3.6. Mapa de Vegetación de la Reserva Ecológica Siboney - Juticí. Tomado de Fong *et al.*, (2005).

En algunas oquedades pequeñas del diente de perro, donde no hay suelo, se reconoce una capa L entre 20 y 30 mm de profundidad; la capa F es frecuentemente imperceptible o es menor de 5 mm. Le sigue un humus grueso, pardo grisáceo y seco, con algunas raíces y raicillas. Es la comunidad más importante y más típica de la zona costera y la menos alterada de la Reserva. Es una vegetación extrema, xeromorfa, esclerófila, ya que debido a las condiciones de poca lluvia, a su distribución irregular, a la gran radiación solar, altas temperaturas y evaporación, hay que agregar el material percolante, la gran pobreza de nutrientes, y la influencia de los vientos marinos (Reyes y Acosta, 2005).

En ocasiones se presenta un matorral arbóreo, generalmente semideciduo con dos estratos. El arbóreo es de 5-8 m, irregular, en el que abundan *Acacia macracantha* Humb. & Bonpl., *Colubrina elliptica* (Soldierwood), *Amyris elemifera* L., *Adelia ricinella* L., *Plumeria tuberculata* Lodd., y *Gymnanthes lucida* Sw. (Fig. 3B), entre otras. El estrato arbustivo es generalmente más denso y alcanza entre 1.0 y 1.5 m; las especies más abundantes son *Tecoma stans* L., *Croton lucidus* L., *A. ricinella*, *G. lucida*, *Erythroxylum alaternifolium* Richard y *Rhytidophyllum acunae* Morton entre otras. La inexistencia de dicha estratificación es frecuente (Reyes y Acosta, 2005).

En estos casos, el matorral tiene una estructura irregular, y debido a su gran extensión presenta diferencias locales en la dominancia de las especies. Los más extensos tienen de 3-6 m, con abundancia de *C. lucidus*, *C. elliptica*, y cactáceas; le siguen en amplitud las áreas donde se destaca *Celtis trinervia* (Almex); en otros lugares predominan *Croton linearis* Jacquin, *Agave underwoodii* Trel., *G. lucida*, *T. stans*, y cactáceas. La gran cantidad de cactáceas es característica de una parte de este hábitat, sobre todo *Consolea macracantha* (Griseb.), *Harrisia eriophora* (N. E. Pfeiffer), *Opuntia stricta* var. *dillenii* (Ker-Gawl.), y *Dendrocereus nudiflorus* (Engelm. ex Sauvalle). Entre las epífitas, sobresale *Tillandsia recurvata* L., la que cubre gran parte de las ramas de árboles y arbustos. Entre las lianas, son más abundantes *Serjania diversifolia* (Jacq.), *Cissus verticillata* (L.), *Stigmaphyllon sagraeanum* A.Juss, y *S. periplocifolium* (Desf. ex DC.). En el frente superior de las terrazas muy batidas por el viento, esta vegetación apenas alcanza 1 m y se presenta como aplastada contra la roca, tomando formas características por la deformación eólica, predominando entonces *Tabebuia myrtifolia* (Reyes y Acosta, 2005).

3.3.9. Flora

En un primer estudio se registraron 684 especies, agrupadas en 326 géneros y 77 familias botánicas; así como también la presencia de 169 táxones infragenéricos endémicos (24.7%), 40 autóctonos (71.6%) y 25 introducidos o foráneos (3.7%). La composición florística es de porte muy variado, cuantificándose la presencia de 87 especies arbóreas (13.2%), 267 arbustivas (40.5%), 100 trepadoras (15.2%), 155 rastreras (23.5%), 20 epífitas (3.0%), 28 herbáceas (4.2 %) y 3 son parásitas o hemiparásitas (0.5%) (Bermúdez *et al.*, 2001). Estos autores reconocieron 17 especies con algún grado de amenaza: 12 consideradas en peligro de extinción, 2 vulnerables y 3 raras y definieron diferentes usos de la flora como sigue: 146 maderables, 128 con otros usos, 118 medicinales, 51 tóxicas o venenosas, 45 ornamentales, 33 alimenticias, 34 melíferas, y 22 industriales. El 53 % de la flora local tiene valor etnobotánico reportado en la literatura. Fundamentalmente las especies tienen un uso maderero, medicinal y otros usos. Lo cual demuestra la utilidad de la flora de la Reserva. Un estudio posterior reconoció 750 especies de plantas, de las cuales 159 son endémicas cubanas y 14 introducidas (Martínez y Alverson, 2005).

3.3.10. Fauna terrestre, marina y cavícola

Se registraron 90 especies de arañas, agrupadas en 30 familias y 69 géneros. Son endémicos 20 especies y dos géneros (Sánchez-Ruiz, 2005). Existen registradas 22 especies de moluscos terrestres para la Reserva que pertenecen a 10 familias y 18 géneros. El 90.9% es endémico y el 9.1% es introducido (Maceira, 2005). Del total de especies 4.5% son endémicos Centro-Orientales, 13.6% endémicos nacionales, 50% endémicos de la región oriental y el 18.1% endémico de la Subregión Sierra Maestra, siendo 4.5% endémico de la Reserva Siboney-Juticí (Maceira, 2005).

En la Reserva se reportan un total de 28 especies de vertebrados: 4 anfibios y 24 reptiles. En estas se incluyen un sapo, tres ranas, 18 lagartijas, cuatro serpientes y dos culebritas ciegas. Cuatro de las especies de anfibios son endémicas. En reptiles hay 54.2% de endemismo (Fong, 2005). Fueron registradas 72 aves, de ellas 10 son endémicas cubanas (Melián *et al.*, 2005).

En los mamíferos se detectaron 18 especies de murciélagos, dos de ellas se encuentran en los sedimentos y una está extinta restando 15 especies vivientes. De este total, tres especies son endémicas, 10 son insectívoras, una frugívora y las restantes cuatro incorporan una dieta más amplia. Se encuentran además dos especies de roedores, la jutía (*Capromys pilorides*) y la rata (*Ratus novergicus*) (Viña Dávila, 2005b).

Se registran 23 especies de corales, 11 especies de gorgonias, 22 especies de algas, 12 especies de moluscos, 2 especies de equinodermos, 94 especies de peces, 2 especies de reptiles y una especie de mamífero (Viña Dávila *et al.*, 2005).

La cueva más importante, tanto por su desarrollo lineal como por la abundancia de fauna en número de especies y en número de ejemplares, es la Cueva de los Majáes donde se han colectado 59 especies, en el resto de las cuevas el número de especies colectadas es: Cueva de la Cantera 21 especies, Cueva de la Virgen 17 especies, Cueva Atabex 17 especies, Cueva de las Golondrinas siete especies, Cueva del Agua dos especies y Cueva del Terrarium una especie (Viña Bayés, 1978).

3.3.11. Ecosistemas superficiales

Aunque ya fueron explicadas las características de los ecosistemas superficiales al exponer la vegetación, condiciones naturales, etc. queremos añadir tres aspectos. Los ecosistemas superficiales cubren terrenos agrestes a pequeña y gran escala. Las terrazas presentan superficies verticales, columnares y discontinuas a la terraza más baja y al mar adyacente mostrando un carso erosionado cubierto de salientes afilados, hoyos y hendiduras de diferentes tamaños, existe poca acumulación del suelo. Los ecosistemas terrestres litorales son los encontrados en todo el Caribe, predominando el Matorral xeromorfo costero y subcostero y el Bosque semidecídúo micrófilo con alta riqueza de especies de la flora y fauna (Fong *et al.*, 2005) como se muestra en la Figura 3.7.

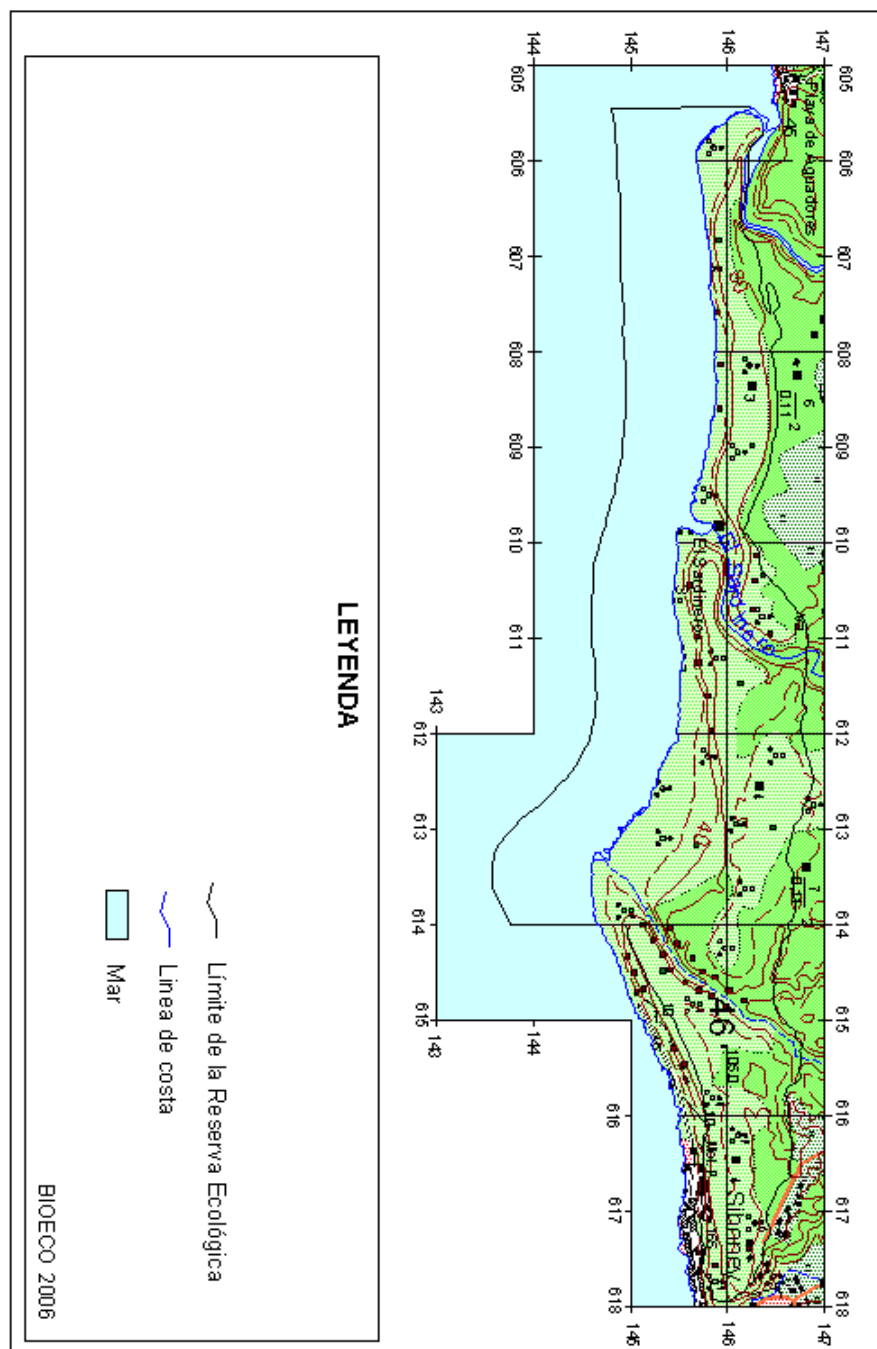


Figura 3.7. Topografía y Relieve. Reserva Ecológica Siboney-Juticí

3.3.12. Ecosistemas subterráneos

Aunque ya mencionados la Reserva Ecológica Siboney – Juticí alberga un alto número de ecosistemas subterráneos algunos de los cuales son controlados por la energía proporcionada por los murciélagos. Los rayos solares no alcanzan a ninguna parte de estos hábitats cavernarios; pero el guano transfiere su energía a los descomponedores, consumidores y depredadores que se alimentan de ellos. Este ciclo de energía ha generado y mantenido una diversidad biológica única (Fong *et al.*, 2005).

3.3.13. Ecosistemas marinos

El sector marino está enmarcado en 10.4 Km de costa y por la isobata de los 200 m en la parte marina, abarcando un área de 641 ha. Está formado por una costa de acantilado o terrazas marinas que se repite en el fondo, donde se observan en ocasiones veriles o cantos entre diez y cien metros verticales. Los fondos están formados fundamentalmente por barreras coralinas en forma de arrecifes franjeantes y lagunas arrecifales con abundantes seibadales (Fong *et al.*, 2005; Viña Dávila *et al.*, 2005).

3.3.14. Población y asentamientos humanos

La comunidad Siboney es un asentamiento humano concentrado con una población de más 1 000 habitantes. Está ubicada en una zona de playa, visitada en todas las temporadas del año por bañistas extranjeros y nacionales. La infraestructura que presenta la comunidad, permite una permanencia de su población en el lugar, pues cuenta con los servicios públicos, educacionales, de salud y económicos de primera necesidad (Silot *et al.*, 2005).

3.4. Caracterización de las parcelas de trabajo

El estudio se realizó desde noviembre de 1999 hasta octubre de 2003. Se consideraron los períodos poco lluvioso (noviembre-abril) y lluvioso (mayo-octubre) según Puente (2001). En meses previos al estudio (septiembre y octubre, 1999) se procedió a seleccionar 10 parcelas de 4 x 4 m. Otros autores han utilizado este mismo tamaño de parcela para el estudio de los moluscos terrestres (Roteta y Rodríguez, 1994; Rodríguez y Roteta, 1997; Maceira, 1998, 2000 y 2001; Lauranzón, 2002 y Galardi, 2006), aunque no igual número de réplicas. Las parcelas se numeraron consecutivamente y su área se delimitó y marcó con cinta roja volante en el centro y sus cuatro vértices.

3.4.1. Cobertura vegetal

La composición florística y estructura de la vegetación de las parcela corresponden con lo expuesto anteriormente. Las 10 parcelas de trabajo poseen porcentajes muy similares de cobertura vegetal, no apreciándose variación importante entre las mismas ($F= 0.85$; $p=0.68$). Dicha similitud, entre las parcelas, se mantiene a través de los cuatro años estudiados ($F= 1.4$; $p=0.14$) y entre los períodos climáticos poco lluviosos y lluviosos ($F= 1$; $p=0.23$).

3.4.2. Cobertura del suelo

Las 10 parcelas de trabajo poseen, entre ellas, diferentes porcentajes de cobertura del suelo ($F= 2.32$; $p=0.0048$) manteniendo esta variación entre los períodos climáticos ($F= 31$; $p= 0.00005$). Estas diferencias pueden deberse a que durante el período poco lluvioso las diferentes formas de vida vegetal tienden a perder sus hojas como adaptación a la falta de lluvias obteniéndose una disminución de la cobertura del suelo mientras que en el período lluvioso existe un marcado crecimiento foliar, floración y fructificación. Entre los años ($F= 1.3$; $p= 0.23$) las parcelas tienden a poseer similar porcentaje de cobertura del suelo.

3.4.3. Cobertura de *Tillandsia fasciculata*

Las 10 parcelas de trabajo poseen, entre ellas, diferentes porcentajes de cobertura de *Tillandsia fasciculata* ($F= 66.5$; $p=0.00$). Esta variación se mantiene entre los períodos climáticos ($F= 31$; $p= 0.00$). Estas diferencias son debidas a que durante el período poco lluvioso el crecimiento foliar es menor y muchos individuos mueren a causa de la no disponibilidad de agua y el ataque de termitas, mientras que en el período lluvioso con la presencia de las lluvias aumenta el crecimiento foliar. Entre los cuatro años estudiados la cobertura de *Tillandsia fasciculata* ($F= 1.4$; $p=1.0$) es similar entre las 10 parcelas.

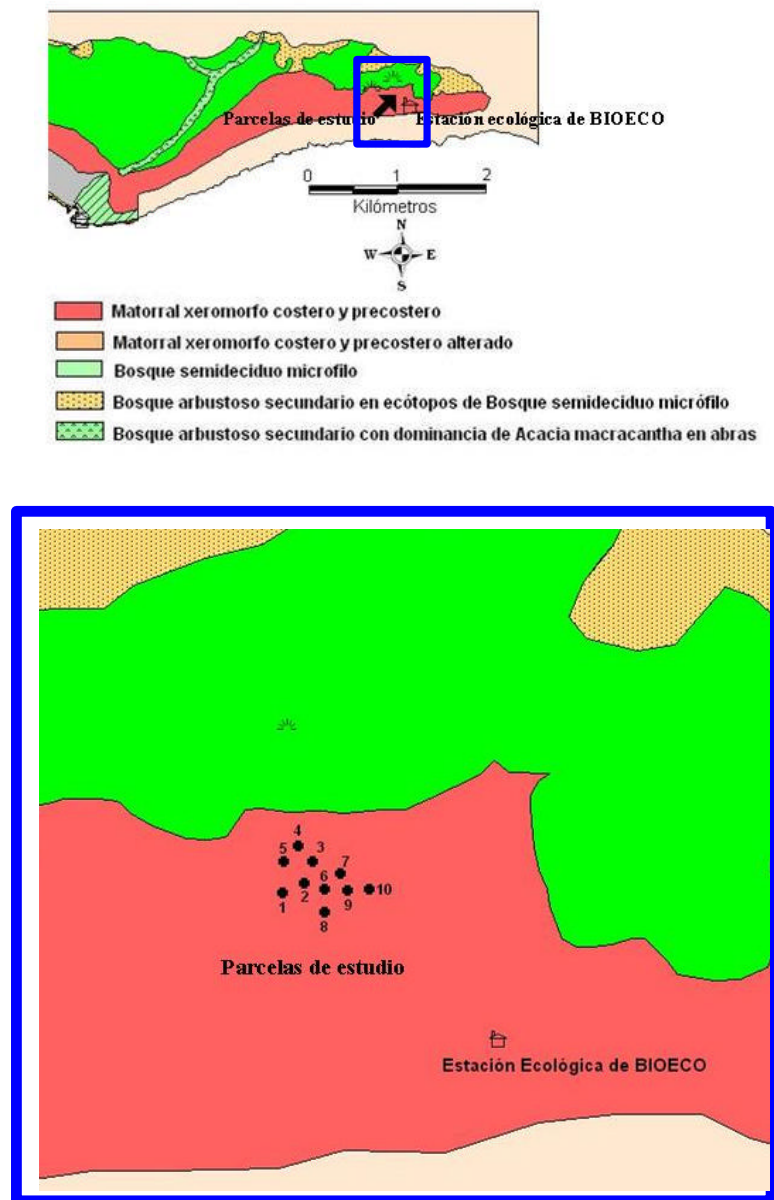


Figura 3.11. Ubicación de las parcelas de estudio sobre el Mapa de vegetación de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí

3.5. Referencias

- Bermúdez, F.; Figueredo, L. M.; González, A. y Álvarez, L. O. 2001. Estudio florístico de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí en la Reserva de la Biosfera Baconao, Santiago de Cuba.
- Capote, R. y R. Berazaín. 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. Rev. Jar. Bot. Nac. 5 (2): 1-49.
- Fong, A. 2005. Anfibios y reptiles terrestres. En: Fong, A.; D. Maceira; W.S. Alverson, y J. M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10: 62-65. The Field Museum, Chicago.
- Fong, A.; D. Maceira, D.; W. S. Alverson y/and J. M. Shopland, eds. 2005. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories Report 10. The Field Museum, Chicago.
- Galardi, K. 2006. Ecología de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) y *Coryda alauda* (Ferussac, 1821) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. 71 pp.
- Lauranzón, B. 2002. Uso de recursos por *Caracolus sagemon* (Beck) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 52 pp, 11 figs.
- Maceira, D. 1998. Moluscos terrestres en Nipe-Sagua-Baracoa, pp. 736-780. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos Nipe-Sagua-Baracoa, 4. BIOECO. Sto. de Cuba.
- Maceira, D. 2000. Moluscos en Sierra Maestra, pp. 607-643. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos de Sierra Maestra, II. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2001. Moluscos de los Macizos Montañosos Orientales, pp. 718-759. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos orientales, III. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2005. Moluscos Terrestres, pp. 54-55.. En: Fong, A.; D. Maceira; W. S. Alverson, y J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago.
- Martínez, E. y Alverson, W. 2005. Plantas Vasculares Terrestres, pp. 52-54. En: Fong, A.; D. Maceira; W. S. Alverson y J. M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago.

- Melián, L. O.; Stotz, D. F.; Moskovits, D.; Rodríguez, F. 2005. Aves, pp. 65-67. En: Fong, A.; D. Maceira; W. S. Alverson y J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago.
- Núñez, A.; Viña Bayés, N. y Graña, A. 1989. Regiones naturales-antrópicas. Mapa 6, p. XII.2.1 En E. A. Sánchez-Herrero, J. R. Hernández, E. Propín, E. Buznego, A. C. Lorenzo, M. Mon, A. Azcue *et al.* (eds.) Nuevo Atlas Nacional de Cuba. Instituto de Geografía, La Habana y Madrid.
- Puente, G. 2001. Regionalización climática de los macizos montañosos orientales, pp. 14-25. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos orientales, 1: BIOECO, Stgo de Cuba.
- Reyes, O. J. y Acosta, F. 2005. Vegetación terrestre. En: Fong, A.; D. Maceira; W.S. Alverson, y J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10: 46-50. The Field Museum, Chicago.
- Rodríguez, F. y Roteta, S. Y. 1997. Notas sobre la población de *Polymita venusta* (Mollusca: Helminthoglyptidae) en la Meseta de Santiago de Cuba. Biodiversidad de Cuba Oriental, 2: 42-44.
- Roteta, S. Y. y Rodríguez, F. 1994. Estudio de la población de *Polymita venusta* en la Meseta de Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Oriente. 60 pp.
- Sánchez-Ruiz, A. 2005. Arañas, pp. 56-59. En: Fong, A.; D. Maceira; W. S. Alverson y J. M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago.
- Silot, M.; Peraza, Y.; Paul, A. 2005. Comunidades humanas, pp. 73-76. En: Fong G. A., D. Maceira F., W. S. Alverson, y J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago.
- Viña Bayes, N. 1978. Reservación Natural Espeleológica de Siboney. Resultados de las investigaciones carsológicas y espeleológicas. Tesis de candidato a Doctor en Ciencias Geográficas. Instituto de Geografía. Checoslovaquia.
- Viña Bayés, N. 1969-2000. Levantamiento carsológico de la Reserva Espeleológica de Siboney. Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad, Santiago de Cuba. 38 pp.

- Viña Bayés, N. 2000. Caracterización geográfica de la Sierra Maestra, pp. 4-16. En N. Viña; A. Fong y D. Maceira (eds.), *Diversidad Biológica del Macizo Montañoso Sierra Maestra*, I. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Viña Dávila, L.; Maceira, D.; Tamayo, J.; Martínez, E. y Viña Dávila, N. 2005. Biodiversidad marina, pp. 69-72. En: Fong, A.; D. Maceira; W. S. Alverson, y J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. *Rapid Biological Inventories. Report, 10*. The Field Museum, Chicago.
- Viña Dávila, N. 2005a. Panorama general del sitio muestreado, pp. 45-46. En: Fong, A.; D. Maceira; W. S. Alverson, y J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. *Rapid Biological Inventories. Report, 10*. The Field Museum, Chicago.
- Viña Dávila, N. 2005b. Mamíferos terrestres, pp. 67-69. En: Fong, A.; D. Maceira; W.S. Alverson, y J. M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. *Rapid Biological Inventories. Report, 10*. The Field Museum, Chicago.

Capítulo 4. Variación temporal de la densidad poblacional

4.1. Introducción

Las variaciones de la densidad poblacional proporcionan información sobre los procesos demográficos y reflejan indirectamente los eventos reproductivos, migratorio y de mortalidad que suceden en la población. Varios son los procesos naturales que controlan la densidad poblacional. La acción de los depredadores resulta ser muy importante, incidiendo en la selección diferencial de determinados genotipos.

Una demostración de lo anterior es la selección para la ingestión de una especie de caracol (*Trochoidea seetzeni* Pfeiffer) que realizan los roedores, existiendo disponibilidad de una segunda especie de molusco (*Sphincterochila boissieri* (Charpentier)) que no es atacada, lo cual está determinado por una concha más delgada y fácil de romper en el primer caso (Yoram, 1970). La acción de los depredadores como control de la densidad se evidenció en el experimento realizado por Sherley *et al.*, (1998) en la población de *Placostylus ambagiosus* Suter. Estos autores realizaron una regulación por envenenamiento de los depredadores naturales de este caracol, los roedores, y obtuvieron que los individuos juveniles aumentarían la talla de la concha en más de 10 mm.

Otro aspecto igualmente importante también relacionado con la depredación y que puede variar en dependencia de la densidad poblacionales el polimorfismo de color de la concha. Así ocurre en *Limicolaria martensiana* E. A. Smith, a causa de la selectividad de los depredadores quienes usan la experiencia anterior como guía para seleccionar la presa futura sesgando la elección de determinados morfos (Owen, 1963). Otro caso diferente es la influencia de la densidad poblacional entre especies competidoras coexistentes. La relación entre especies de este tipo puede ser negativa en algunos casos, como sucede en *Cepaea hortensis* (Müll) y *Cepaea nemoralis* (L.), incrementando la mortalidad de ambas o pudiendo ponderarse el efecto de la primera especie sobre la segunda cuando se encuentran en bajas densidades poblacionales (Tilling, 1985).

Los procesos de migración afectan la densidad poblacional. Por ejemplo, el caracol europeo *C. nemoralis* presentó valores de densidad poblacional normales entre 0.10-1.50 y hasta 10 indv/m² disminuyendo la densidad en la medida que aumentó la dispersión, esto sugiere que la población no es pequeña, por lo que la baja tasa de migración es efectiva para las nuevas colonias que se forman y quedan semiaisladas (Greenwood, 1974). A causa de la dispersión hacia otros sitios y la adaptación a diferentes condiciones o formaciones vegetales la densidad poblacional varía.

Otro caso parecido corresponde a *Arianta arbustorum* (L.). En esta especie las densidades son de 10-15 subadultos y 3-6 adultos a lo largo de cañadas y arroyos, de 2-25 subadultos y de 2-20 adultos en prados, mientras que en los herbazales la densidad de los subadultos y adultos es de 0.3-0.5 (Baur, 1986). Pudiendo también variar en dependencia de la altitud (0.12-4.03 indv/m²) a 880 msnm en los Alpes de Austria (Kleewein, 1999).

También se ha observado que la densidad poblacional en relación con la disponibilidad de alimentos influye sobre la talla adulta definitiva de la concha (Sidel'nikov y Stepanov, 2000; Dupont-Nivet *et al.*, 2000) modificando también la forma de la concha (Kemp y Bertness, 1984) y su crecimiento. Relacionado con esto *C. nemoralis* presentó una correlación negativa entre el diámetro de la concha adulta y la talla poblacional (Williamson *et al.*, 1977). Se registró que la densidad de *Chondrina clienta* (Westerlund) y *Balea perversa* (L.) influyeron en la tasa de crecimiento de los juveniles, en la duración del tiempo para completar el crecimiento, en la talla adulta y la supervivencia de sus respectivos individuos conespecíficos (Baur y Baur, 1990). Se observó igualmente que el mayor crecimiento de la concha en *Bradybaena similaris* (Férussac) se obtuvo a densidades inferiores a 10 individuos por caja, y a este valor de densidad le correspondió el mayor promedio de huevos por caracol. Mientras que las densidades poblacionales entre 20-50 individuos por caja tuvieron un efecto contrario sobre el crecimiento de la concha (Almeida y Bessa, 2000). En *Helix aspersa* el aumento de la densidad condicionó inhibición del crecimiento de la concha y la madurez sexual (Jess y Marks, 1995).

El aumento de la densidad poblacional constituye un mecanismo de regulación sobre el crecimiento de los individuos juveniles de *A. arbustorum* debido al depósito de mucus sobre los alimentos que realizan los individuos adultos, ocasionando la no detectabilidad del recurso trófico por los juveniles (Baur, 1988).

La densidad poblacional también influye en el número de huevos y duración de la incubación. A densidades poblacionales menores que 0.6 indv/m^2 *B. similaris* mostró el menor número de huevos puestos por caracol y la mayor duración de la incubación, resultando lo contrario para densidades iguales a 1.7 indv/m^2 (Oliveira *et al.*, 2008), demostrando que a altas densidades aumentó el número de huevos puestos por caracol. Sin embargo un caso contrario al anterior fue observado en *Cepaea nemoralis*, donde la alta densidad poblacional puede tener un efecto adverso sobre la frecuencia de oviposición. Esto resultaría en una reducción de la fecundidad por individuo a causa de que la frecuencia de oviposición está fuertemente correlacionada a la talla media de la nidada en poblaciones naturales de esta especie (Heller, 2001).

Las condiciones climáticas influyen en la supervivencia y afectan los procesos demográficos. Así el caracol *H. aspersa* es parcialmente tolerante al congelamiento, pues posee una capacidad limitada para soportar el enfriamiento de sus tejidos corporales. Los adultos soportan temperaturas de $1\text{--}1.5^\circ\text{C}$ mientras los juveniles de -5°C debido a que la dinámica de la formación de hielo corporal es más rápida en estos últimos. La estrategia es que los individuos adultos al ser de mayor talla presentaron tendencia a tolerar el enfriamiento y los jóvenes, menor talla, a evitar la congelación (Ansart y Vernon 2004). La disminución de la humedad relativa puede controlar la dormancia en *Helix lucorum* L. al Norte de Grecia, siendo la hibernación de menor duración frente a los aumentos de la temperaturas Lazaridou-Dimitriadou y Saunders, 1986) y por tanto influye en la densidad poblacional. Un extremo de la situación lo constituyen los efectos causados por las condiciones climáticas de los ciclones tropicales. Para *Polydontes acutangula* (Burrows) y *Caracolus caracolla* (L.), en dos sitios del mismo bosque en Puerto Rico, se midió el efecto del huracán Hugo en 1989 y pasados cinco años se comprobó que *P. acutangula* permaneció sin cambios, mientras *C. caracolla* presentó diferencias (Secrest *et al.*, 1996) en los valores de la densidad poblacional.

Otro aspecto es la influencia sobre el desarrollo del animal. Se comprobó que el porcentaje de los individuos juveniles de *Theba pisana* (Müller) que retuvieron una talla y forma inmaduras y un sistema reproductor rudimentario, denominados infantiles, se relacionó positivamente con la densidad poblacional durante el invierno y negativamente a la humedad relativa en la primavera (Moran, 1989). Esto indica un mecanismo de control natural, según el cual el infantilismo previene que la mayoría de los individuos se conviertan en parentales y ocurra un aumento de individuos adultos al siguiente año.

4.1.1. Estudios de densidad poblacional en moluscos terrestres cubanos no incluidos en la familia Camaenidae

En los estudios ecológicos sobre moluscos terrestres cubanos predominan los realizados a las especies de los géneros *Polymita* Beck y *Liguus* Montfort. Las poblaciones naturales de *Polymita* han recibido la atención de muchos investigadores quienes han medido la densidad poblacional como un parámetro indicador de su estado.

Resulta necesario referirse a este grupo de moluscos terrestres, pues sus estudios constituyen trabajos clásicos sobre la densidad poblacional que fueron aplicados a especies de otros géneros. Existen diferentes investigaciones en este sentido, algunas sólo miden la densidad poblacional; pero otros relacionan esta variable con el habitat o con los parámetros climáticos.

En relación con esto se ha registrado que las diferentes poblaciones de *Polymita muscarum* (Lea) habitan cercanas y alejadas de la costa. Para El Yayal, Holguín Bidart *et al.*, (1992b) citaron variaciones de la densidad poblacional de este molusco en un mismo año y entre años. Los mayores valores correspondieron a mayo con 1.66 ind/m², luego diciembre y enero con 0.5 ind/m² y 0.8 ind/m² respectivamente. Mientras que Fernández *et al.*, (2000 a) registraron 0.003 ind/m² en Pesquero Nuevo, Holguín. Esta especie puede alcanzar sus mayores valores de densidad (superiores a 1 ind/m²) en poblaciones costeras, como sucede en Gibara, Holguín (Vargas y García, 1996) y alcanzar la adultez, en condiciones naturales, a los 11 meses con una edad máxima de 17 meses, utilizando muchas especies vegetales (Bidart *et al.*, 1995) lo cual la convierte en una especie generalista, al igual que *P. venusta* (Gmelin). Esta capacidad para el uso del recurso planta está relacionada con su potencialidad para adaptarse a diversas formaciones vegetales (Bidart, 1997; Fernández *et al.*, 2000a, b).

Adicionalmente, se ha señalado que las densidades más bajas están asociadas a condiciones ambientales adversas o mayor grado de antropización (Fernández, 1990), en general la densidad varía en dependencia del hábitat (Valdés *et al.*, 1986). Para esta especie se estudió la influencia por el cambio en el uso de la tierra sobre la densidad poblacional. En el Bosque semideciduo micrófilo de Cayo Acosta, Holguín se obtuvo un valor de 1.5 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005).

En la vegetación arbustivo secundaria de Nuevitas, Camaguey se obtuvieron valores muy bajos, con 0.004 ind/m² para El Chorrillo, 0.011 ind/m² para La Gloria y San Jacinto, 0.065 ind/m² en El Triángulo, 0.032 ind/m² en La Batalla, 0.082 ind/m² en Loma Santa Cuervo y 0.11 ind/m² en Loma Buena Vista. Cuando el bosque es usado en minería desaparece la especie. Estos bajos valores de densidad poblacional indican el pésimo estado de conservación de las poblaciones (Maceira *et al.*, 2005).

Para *Polymita picta* (Born), se estudió el subnicho estructural (*P. picta roseolimbata* Torre) analizando la cantidad de individuos por árbol y su orientación durante la dormancia (Berovides y Milera, 1983). En esta subespecie la densidad poblacional dependió del hábitat donde habita en Maisí, Guantánamo. En bosques los valores fueron mayores de 1 ind/m² y en cafetales fueron menor, en dependencia de la estructura de los árboles para sombra, de la estructura de la plantación de café y de la distribución de las plantas (Berovides, 1987). También ha sido hallada esta subespecie habitando el Bosque semideciduo en Sabana, Maisí, Guantánamo, con densidad poblacional de 0.06 ind/m² (Maceira, 1998) y el Matorral xeromorfo costero con 0.12 ind/m² y subcostero con 0.25 ind/m² (Maceira, 2000b). Las afectaciones por el cambio en el uso de la tierra sobre la densidad poblacional de *P. picta roseolimbata* indicaron que la vegetación natural presentó mayores valores de densidad poblacional (Bosque semideciduo mesófilo en Maisí, Guantánamo 0.75 ind/m² en abril, 1998, de 0.3 ind/m² en julio, 2000 y de 0.01 ind/m² en abril, 2003) respecto al pasto y a la plantación de café con 0.5 ind/m² y 0.06 ind/m² respectivamente. El uso de la tierra para plantación de café en La Casimba, Maisí confirmó la pérdida de individuos de 0.7 ind/m² en julio, 2000 y de 0.03 ind/m² en abril, 2003 (Maceira *et al.*, 2005).

Existen tres artículos clásicos sobre *P. picta nigrolimbata* Torre, que registraron su estado de densidad poblacional en Yara, Baracoa, Guantánamo. En el primero de ellos se estudió la interacción de la malacocenosis arborícola formada por *P. picta nigrolimbata*, *Coryda alauda strobilus* (Férussac) y *Caraculus sagemon rostrata* (Pfeiffer). Los mayores valores de amplitud del nicho ecológico se hallaron en *P. picta nigrolimbata*. Los autores aunque no ofrecen datos numéricos de la densidad poblacional sí plantean que los mayores valores de nicho ecológico se corresponden con la especie más abundante (Bidart y Espinosa, 1989a).

En un artículo posterior se manifestó que *P. picta nigrolimbata* presentó densidades superiores a *Helicina reeveana* Pfeiffer y *Emoda pulcherrima titanica* (Poey), pero menores que las de *C. sagemon* y *Coryda alauda* (Férussac) (Bidart y Espinosa, 1989b). Este artículo presentó, al igual que el anterior, el inconveniente de no mostrar datos numéricos para la densidad, aunque realizó una comparación cualitativa entre las especies estudiadas.

En el tercer estudio se trató la variación temporal de la densidad poblacional, encontrándose fluctuaciones temporales en el tamaño de la población. En dicha especie el ciclo de vida fue de un año y el período de reclutamiento tuvo lugar entre octubre y abril, siendo más intenso en diciembre. Se determinó que *P. picta nigrolimbata* de abril a junio posee la mayor tasa de crecimiento y de junio a septiembre la menor. Para septiembre se registró el menor valor de densidad poblacional (0.2 ind/m^2) y el mayor en febrero (1.1 ind/m^2); mientras que diciembre (0.4 ind/m^2), abril (0.6 ind/m^2) y junio (0.3 ind/m^2) presentaron los valores medios (Bidart *et al.*, 1989). Estos autores, para los meses de mayor y menor crecimiento de la concha obtuvieron también idénticos resultados para la densidad poblacional.

En la Bahía de Taco, Baracoa, Guantánamo, se estudió la variación de la densidad poblacional de *P. picta nigrolimbata* en la Plantación de coco con vegetación secundaria arbustivo-herbáceo. Se demostró la existencia de una disminución de la densidad poblacional, 0.31 ind/m^2 en julio del 2000 y 0.144 ind/m^2 en febrero del 2004 (Maceira *et al.*, 2005).

Otras subespecies de *P. picta* han recibido menor atención. Para *P. picta fuscolimbata* Torre en Bosque siempreverde en Piedra La Vela, Yateras, se registró un valor bajo de 0.06 ind/m^2 , mientras que el área de ese bosque transformada a pasto (con arbustos) mantiene un valor superior que la formación vegetal natural con 0.12 ind/m^2 (Maceira, 1998). Este valor es igual al citado para el Bosque pluvial submontano en Monte Iberia, Baracoa, ambas localidades en Guantánamo (Maceira, 1999). Para *P. p. picta* en abril, 1998 y 2003 en el Matorral xeromorfo costero de Jauco, Maisí se registraron 0.8 ind/m^2 y 0.35 ind/m^2 respectivamente (Maceira *et al.*, 2005), disminuyendo los valores de densidad poblacional a 0.62 ind/m^2 y 0.02 ind/m^2 , en los años antes citados, cuando un área del matorral es utilizada para pasto.

Para *P. p. iolimbata* se obtuvo una disminución de la densidad poblacional de 0.44 ind/m² en julio, 2000 a 0.33 ind/m² en abril, 2003 habitando una plantación de café sin explotación entre Punta Negra y El Diamante, Maisí, Guantánamo (Maceira *et al.*, 2005).

De *P. sulphurosa* (Morelet) se poseen pocos datos. En el Cerro de Yaguaneque, Holguín, Fernández *et al.* (1998) encontraron que la densidad poblacional varió poco en octubre (0.27 ind/m²), enero (0.4 ind/m²) y mayo (0.27 ind/m²) considerando que el incremento de enero se debe al reclutamiento de los individuos jóvenes. Esta última observación coincide con los datos obtenidos por Bidart *et al.* (1992 b) para *P. muscarum*. En el Bosque semideciduo antropizado en Sagua de Tánamo se registraron 1.21 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005). En general existe carencia de investigaciones sobre esta especie que permitan realizar una valoración más objetiva.

Siendo *P. venusta* (Gmelin), la especie más distribuida del género (Milera y Martínez, 1987) ha recibido menos atención que las restantes (Reyes-Tur, 2004). Muy próximo a la ciudad de Santiago de Cuba fue estudiada la población que habita el Matorral xeromorfo en Sardinero por Rodríguez y Roteta (1997). En 30 hectáreas revisadas se estimaron 7800 individuos vivientes y una densidad poblacional de 0.02 ind/m². Este trabajo tiene la importancia de constituir el primer estudio de su densidad poblacional y ofrecer un listado de las plantas sobre las cuales habita.

Posteriormente Reyes-Tur (2004) estudió la especie en tres localidades de la Región Oriental de Cuba, incluyendo a Sardinero y planteó que la densidad poblacional promedio de *P. venusta* en Sardinero durante seis meses (noviembre, 1996; enero-marzo, 1997; mayo, 1997 y 2000) resultó de 0.64 ind/m² categorizando la especie como común. Para Piedra Gorda, Mayarí, Holguín, la densidad poblacional varió entre 0.058 y 0.204 ind/m² considerada como escasa y común. La tercera localidad correspondió al Jardín Botánico de Cupainicú, Granma, donde estudió dos formaciones vegetales. En el Jardín de Cactus encontró 0.23 ind/m² y en el Bosque semideciduo 0.18 ind/m², considerando un único valor de 0.21 ind/m² la población fue considerada como escasa. Estos resultados de abundancia son muy superiores al mostrado por Rodríguez y Roteta (1997).

Actualmente, *P. venusta* en el Bosque semideciduo micrófilo de Aguadores y La Cantera, Mella, posee un valor de 0.056 ind/m² y 0.044 ind/m² respectivamente. Mientras que en el Complejo de vegetación de mogotes de La Tabla, Tercer Frente, alcanza 0.006 ind/m², todas en Santiago de Cuba (Maceira *et al.*, 2005).

En el Bosque semideciduo con humedad fluctuante de Monte Cabaniguán, Las Tunas, la densidad poblacional fue de 0.08 ind/m². En las localidades estudiadas el uso de la tierra para pasto, cultivo de viandas y hortalizas, minería y café ocasionaron la pérdida de las poblaciones (Maceira *et al.*, 2005).

Sobre *P. brocheri* (Gutierrez in Pfeiffer) sólo se tiene conocimiento de 0.12 ind/m² y 0.041 ind/m² registrados en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en Punta de Maisí (Maceira, 2000b) mostrando variaciones a través del tiempo en 0.12 ind/m² y 0.18 ind/m² en abril y agosto de 1998, respectivamente.

Los valores obtenidos disminuyeron en los años siguientes: 0.044 ind/m² en julio, 2000; 0.05 ind/m² en abril, 2002 y 0.006 ind/m² en abril, 2003. En esta localidad el uso del suelo con pequeños parches de pasto para ganado vacuno ocasiona la pérdida de la especie (Maceira *et al.*, 2005).

En *P. versicolor* (Born) se conoce su densidad poblacional de 0.062 ind/m² en el Bosque semideciduo micrófilo de Baitiquirí, Guantánamo. Cuando este bosque es empleado para minería de yeso se pierde la población. Un valor inferior se observó en La Yana, con 0.04 ind/m² en igual vegetación. En ambas localidades el uso del suelo para cultivos de viandas, hortalizas, y áreas de viviendas rurales ocasiona la pérdida de la especie. En La Yana influye también el uso como carnada de pesca (Maceira *et al.*, 2005).

Los valores de densidad poblacional como han apuntado los autores analizados están influenciados por parámetros bióticos y abióticos, aunque esta influencia no es analizada usualmente. Podemos referir como muestra de esta variación que las densidades fluctúan en *P. p. roseolimbata* de 0.7-3.8 ind/m² (Valdés *et al.*, 1986), para *P. p. nigrolimbata* de 0.1-1.1 ind/m² (Bidart *et al.*, 1989), para *P. p. picta* 0.02-0.8 ind/m² y para *P. p. iolimbata* 0.33-0.44 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005). En *P. muscarum* existen varios datos que atestiguan estas variaciones desde 0.1-0.24 ind/m² (Fernández, 1990), hasta 0.001 ind/m² (Fernández *et al.*, 2000a), también hasta 0.003 ind/m² (Fernández *et al.*, 2000b); para *P. sulphurosa* con máximos valores en 0.84 (Fernández *et al.*, 1998) y 0.27-1.21 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005); para *P. brocheri*, 0.006-0.12 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005); para *P. versicolor* de 0.04-0.062 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005); para *P. venusta*, 0.006-0.056 ind/m² (Maceira *et al.*, 2005) y los valores, 0.058 y 0.204 ind/m² (Reyes-Tur, 2004).

En resumen, los estudios sobre el género *Polymita* todavía son insuficientes. Por lo que se hace necesario abordar aspectos como caracterización del hábitat, reclutamiento, crecimiento, estructura de tamaño de las poblaciones, valorar el estado actual de las poblaciones, así como su distribución geográfica actual. Por todo esto Reyes-Tur (2004) ha considerado que son también muy importantes los estudios encaminados a la cría en cautiverio como una de las vías para utilizar de forma sostenible este valioso recurso natural en su comercialización para artesanía.

En el género *Liguus* existen menos estudios sobre la densidad poblacional; pero es muy útil su consideración, pues al igual que en *Polymita* y *Caracolus* las especies que lo integran son arborícolas y sobre ellas influyen iguales parámetros. En El Morlote del Fustete, Parque Nacional "Desembarco del Granma", Granma, Berovides (1998) estudió la población de *Liguus vittatus* Swainson que habita el bosque micrófilo y encontró 0.11 ind/m², siendo observados más en tronco y rama a 1.89m. Este valor de densidad poblacional fue considerado como una abundancia normal. Por otra parte en *L. fasciatus*, de Pedernales, Holguín, varió la densidad entre 0.02 y 0.35 ind/m² (Fernández y Berovides, 1995). Mientras que Fernández y Perera (1997), estudiaron la influencia de variables ambientales sobre la abundancia de *L. fasciatus sanctamariae* Sanchez Roig en Cayo Santa María. Estos autores encontraron que el morfo blanco es el más distribuido y abundante, y poco selectivo, con altos valores de densidad poblacional, siendo los morfos con bandas los de menos valores de densidad poblacional.

4.1.2. Estudios de la densidad poblacional en moluscos de la familia Camaenidae

En Cuba, los estudios sobre la densidad poblacional de la familia Camaenidae han sido tratados por varios autores, aún así los métodos no fueron los mismos en todos los casos. El molusco endémico *Zachrysia guanensis castanea* Aguayo et Jaume fue estudiado en El Moncada y Campo de Tiro, Pinar de Río, entre abril y octubre de 1989, hallándose una densidad media de 0.21 ind/m² y 0.19 ind/m² respectivamente. Se encontró el patrón de que en abril la densidad poblacional es baja y comienza a aumentar progresivamente hasta alcanzar los máximos valores en junio-agosto, para decrecer paulatinamente (Tadeo *et al.*, 1999). La densidad promedio, considerando ambas localidades fue de 0.25 ind/m² y la fluctuación entre 0.08-0.36 ind/m² (Alfonso *et al.*, 1991). Posteriormente en Hoyo de los Helechos, Sierra de San Carlos, Pinar del Río, entre mayo y octubre de 1991 se estudió la densidad poblacional de *Z. guanensis costulata* Pilsbry (Tadeo *et al.*, 1999).

Lo anterior confirmó el patrón ya mencionado por Alfonso *et al.* (1991) con máximos valores en agosto y luego una disminución hasta noviembre (junio con 0.14 m², en julio 0.12 m², en agosto 0.25 m² y septiembre con 0.04 m²). Ambos trabajos mostraron en común que *Z. guanensis* alcanza sus máximos valores de densidad poblacional en agosto y posterior a esto existe una disminución.

En la Subregión Nipe-Sagua-Baracoa se halló para *Zachrysia guantanamensis* (Poey) en Arroyo Bueno, Moa, Holguín, la densidad poblacional de 0.06 ind/m² mientras que la misma especie en Bosque siempreverde mesófilo en Piedra La Vela, Yateras, Guantánamo, tuvo mayores valores con 2.6 ind/m² y en una parcela de este mismo bosque, pero que fue reforestada con Majagua (*Hibiscus elatus*) la densidad poblacional fue de 1.3 ind/m². Otra especie *Z. provisoria* (Pfr.) fue observada con 0.66 ind/m² habitando en pasto con estrato arbustivo en Sabana, Maisí, Guantánamo (Maceira, 1998).

En la Subregión Sierra Maestra fue estudiada la densidad poblacional de *Z. bayamensis* (Pfeiffer.) y *Z. lamellicosta* (Gundlach in Pfeiffer). En la primera especie la densidad poblacional fue alta, de 3.55 ind/m² en el suelo y una muy baja de 0.015 ind/m² sobre árboles en el Bosque semidecíduo existente en Río La Mula, Santiago de Cuba. Esta misma especie alcanzó valores inferiores en el Bosque pluvial montano de El Olimpo con 0.078 ind/m² y de Gran Piedra con 0.10 ind/m², ambas localidades en Santiago de Cuba.

Para *Z. lamellicosta* la densidad poblacional fue 0.66 ind/m² sobre Vegetación de mogotes en La Tabla, Santiago de Cuba (Maceira, 2000b). En el Bosque pluvial montano del Parque Nacional “La Bayamesa”, Granma, se considera a *Z. bayamensis* como abundante, según la clasificación propuesta por Maceira (2005 c). Este valor fue superior al registrado para la misma especie en otro trabajo (Maceira, 2000 b). Los altos valores de densidad poblacional de *Z. bayamensis* para Bosque semidecíduo caracterizan la especie. En la Reserva Ecológica “Pico Mogote” la especie fue registrada como abundante en Vegetación secundaria y Matorral nublado y clasificada en común para el Bosque de latifolia y de galería. En la Sierra de Cubitas, Camaguey, *Z. trinitaria* (Gundlach in Pfr.) es abundante (Lomba, 2006). Por toda la Región Oriental de Cuba hasta Camaguey *C. sagemon* se encuentra muy distribuido (Maceira, 1998), con valores medios de abundancia, menores que los de *P. picta nigrolimbata*, pero mayores que los de *Coryda alauda strobilus* (Férussac) en Yara, Guantánamo, siendo noviembre el mes de mayor densidad poblacional (Bidart y Espinosa, 1989 a, b).

En la Subregión Nipe-Sagua-Baracoa, para Piedra La Vela, Yateras, se observaron 1.3 ind/m² de *C. sagemon* en el Bosque siempreverde mesófilo y 2 ind/m² en el Bosque semideciduo de Sabana, Maisí, Guantánamo. Estos valores son considerados altos, pues lo usual son cifras menores de 1 ind/m² (Maceira, 1998). En la subregión Sierra Maestra se registró a *C. sagemon* con valores muy similares de 0.11 ind/m² y 0.10 ind/m² habitando el Bosque pluvial montano en El Olimpo y Gran Piedra, Santiago de Cuba (Maceira, 2000 b). Recientemente se ha clasificado la abundancia de *C. sagemon* en diferentes formaciones vegetales. Se tiene como abundante en el Matorral xeromorfo de la Reserva Ecológica "Siboney-Juticí" (Maceira, 2005a) donde habita sobre *Tillandsia fasciculata*, lo que coincide con otras observaciones realizadas (Maceira, 2000a, c). En la Reserva Ecológica "Pico Mogote" es abundante en los Bosque de latifolia, de galería y la Vegetación secundaria y común en el Matorral nublado (Maceira, 2006). En La Sierra de Cubitas es abundante (Lomba, 2005).

La densidad poblacional de *C. sagemon* fue previamente estudiada en la Reserva Ecológica Siboney - Juticí por Lauranzón (2002) y Galardi (2006). El primer autor obtuvo que en el período poco lluvioso la densidad poblacional de los individuos juveniles presentó valores inferiores a 0.05 ind/m², con máximos en noviembre y marzo. En los individuos adultos la densidad poblacional fue 0.14 ind/m² con máximos en noviembre y mínimos en abril. En el período lluvioso la densidad poblacional de los individuos juveniles superó 0.037 ind/m² con valores máximos en mayo y julio y mínimos en septiembre y octubre. Para los individuos adultos resultó inferior a 0.25 ind/m², con el mayor valor en mayo, el que fue disminuyendo en los restantes meses, hasta alcanzar el menor valor en octubre. En el segundo estudio, Galardi (2006) encontró que durante el período poco lluvioso los individuos juveniles de *C. sagemon* tuvieron una densidad poblacional de 0.25 ind/m² mayor que la presentada por los adultos, quienes mostraron 0.12 ind/m². Mientras que en el período lluvioso los individuos juveniles mantienen el mismo valor y los adultos disminuyen a 0.06 ind/m². Este autor consideró que la dispersión de la vegetación constituye la variable más relacionada con la densidad en la época lluviosa, mientras la cobertura del suelo resultó la de mayor impacto en la época poco lluviosa. En ambos autores (Lauranzón, 2002; Galardi, 2006) es muy similar el valor de densidad poblacional para los individuos adultos en el período poco lluvioso, los restantes son diferentes. Lauranzón (2002) y Bidart y Espinosa (1989a) coinciden con los máximos valores de densidad poblacional observados en noviembre.

4.2. Objetivos

- Caracterizar la variación de la densidad poblacional para los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí durante los períodos poco lluvioso y lluvioso.
- Relacionar la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* respecto a las variables climáticas temperatura (°C) y humedad relativa (%).
- Establecer la estacionalidad de la densidad poblacional para los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí.

4.3. Materiales y métodos

4.3.1. Muestreo de la malacofauna

Para el estudio de la población de *Caracolus sagemon* se utilizó el marcaje de individuos (Bidart *et al.*, 1992b). Estos autores recomiendan la numeración de los individuos de forma consecutiva con tinta indeleble en la parte inferior y superior de la concha cubriendo la marca con barniz. En el transcurso de los cuatro años de estudio, en cada mes, los nuevos individuos observados (no marcados anteriormente) en las parcelas se numeraron consecutivamente respecto al número del último ejemplar marcado.

El estudio de *Caracolus sagemon* para esta tesis se realizó desde noviembre, 1999 hasta octubre, 2003 (cuatro años) y se consideraron los períodos poco lluvioso (noviembre-abril) y lluvioso (mayo-octubre) según Puente (2001). Se revisó exhaustivamente la vegetación para la localización de los individuos.

En meses previos al estudio (septiembre y octubre, 1999) se procedió a seleccionar 10 parcelas, al azar, de 4 x 4 m (16m²) en el Matorral xeromorfo costero y subcostero. Las parcelas se numeraron consecutivamente y su área se delimitó y marcó con cinta blanca en el centro y sus cuatro vértices. Cada parcela se revisó una vez al mes, cada una hora durante 24 horas durante los cuatro años de trabajo, iniciando la primera revisión a las 16:00 horas. Otros autores han utilizado este mismo tamaño de parcela (Rodríguez y Roteta, 1994 y 1997; Maceira, 1998, 2000b y 2001; Lauranzón, 2002 y Galardi, 2006), aunque no igual número de réplicas.

Para compensar el posible error que podría causar la dificultad para detectar los individuos de *C. sagemon* en el campo, se realizó el muestreo cada una hora combinado con el marcaje de los individuos y se revisaron la epífita *Tillandsia fasciculata*, las ramas, cortezas y oquedades de los árboles y arbustos que podrían servirles de refugio. Esto permite detectar individuos marcados y no marcados, de este caracol, que pudieron pasar inadvertidos durante algún momento de las 24 horas y así obtener el número total de individuos adultos y juveniles habitando en cada parcela de estudio. La exhaustiva búsqueda realizada permitió, que durante el verano y el invierno, cuando una parte importante de la población puede permanecer inactiva, lo cual dificulta que sea muestreada y aumenta la mortalidad (Cook, 2001; Pollard, 1975; Oosterhoff, 1976), compensar la posible influencia de la detectabilidad de los individuos de *C. sagemon* sobre la densidad poblacional.

Se consideró un individuo como adulto por la presencia de peristoma engrosado, labio replegado y callo basal cubriendo el ombligo (Solem, 1992), y un ejemplar juvenil todo lo contrario. En algunas ocasiones se presentaron individuos en los que ya había comenzado a formarse el callo basal y el inicio del engrosamiento del peristoma muy cerca del callo basal, que se consideraron igualmente como juveniles. También hubo individuos con peristoma engrosado y labio replegado, pero con callo basal cubriendo parcialmente el ombligo, que fueron considerados como adultos.

4.3.2. Densidad poblacional

Se asumió el número total de individuos observados en cada parcela, para el cálculo de la densidad poblacional como promedio mensual de los individuos adultos (Densad) y juveniles (Densju). Se determinó el promedio de estas variables por parcela y mes, siendo la unidad de medida ind/m^2 , los valores fueron clasificados en bajos, medios y altos aplicando el cálculo de cuartiles y percentiles en sus histogramas respectivos, usando el programa STATISTICA 6.0, StatSoft como se muestra en la Tabla 4.1, siendo la unidad de medida ind/m^2 .

Tabla 4.1. Clasificación de los valores de la densidad poblacional para los individuos adultos y juveniles de *C. sagemon* en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí.

Variables	Percentiles	Intervalos ind/m^2	Valores de densidad
Densidad de los individuos adultos	0-25	0.06-0.11	Bajo
	25-75	0.12-0.16	Medio
	75-100	0.17-0.25	Alto
Densidad de los individuos juveniles	0-25	0-0.01	Bajo
	25-75	0.02-0.04	Medio
	75-100	0.05-0.08	Alto

Se calculó el promedio global mensual de la densidad poblacional para los individuos adultos (PPCMIDensad) y juveniles (PPCMIDensjuv) que corresponde a la suma y promedio de los valores de los cuatro meses iguales: para noviembre y diciembre los valores de estos meses en los años 1999, 2000, 2001 2002; desde enero hasta octubre los valores de esos propios meses en los años 2000, 2001, 2002 y 2003 para conocer el patrón medio de la variación estacional de la densidad poblacional.

Además se calcularon los valores promedio por período poco lluvioso y lluvioso de cada año de la densidad poblacional de los individuos adultos (PPPDensad) y juveniles (PPPDensjuv) (cuatro períodos poco lluviosos y cuatro lluviosos).

4.3.3. Temperatura y humedad relativa

La temperatura y la humedad relativa fueron medidas (equipo digital Tur Mix) a las horas en punto, cada una hora (inicio a las 16:00 horas), durante 24 horas, por cada mes durante los cuatro años de trabajo en un mismo punto central a los 19° 57' 46N y 75° 43' 01 W (GPS Blazerl 2, Magullan). Se calculó la temperatura y la humedad relativa promedios mensuales, para ser comparadas con la densidad poblacional promedio mensual de los individuos adultos y juveniles, también se obtuvo el promedio por período de la temperatura (PPPT) y de la humedad relativa (PPPHR).

4.3.4. Procesamiento estadístico de los datos

Para analizar la correlación entre la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles con la temperatura y humedad relativa se utilizó la Prueba de Correlación Producto Momento de Pearson.

Para el análisis de la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles entre parcelas, años y períodos climáticos, se realizó un Análisis de varianza de muestras repetidas a las variables dependientes densidad poblacional de los individuos adultos (Densad) y juveniles (Densju) y a las variables independientes Año, Parcelas y Períodos climáticos.

La densidad poblacional de los adultos (Densad) y juveniles (Densju) constituyen variables que describen un comportamiento cíclico de sus datos, en este sentido pueden ser analizadas la secuencia de sus mediciones como una serie temporal. Así al representar este proceso en gráficos, podemos conocer su naturaleza y predecir valores de la densidad poblacional de *C. sagemon* en el futuro. Esto último permite que esta variable sea un instrumento predictivo muy útil para el manejo de las poblaciones, permitiéndonos conocer la periodicidad del evento. Los datos de la serie temporal están integrados por componentes cíclicos de naturaleza compleja en funciones sinusoidales (Seno y Coseno) de particulares longitudes de onda, que repiten su comportamiento cada determinado período de tiempo. Por lo tanto, es necesario identificar el componente cíclico subyacente que más aporta al comportamiento cíclico de la serie temporal, y que nos permita conocer la periodicidad de los datos para ser usados como modelo predictivo.

Utilizando el Análisis Espectral Simple ó Análisis de Fourier (Single Spectrum (Fourier) Analysis) incluido en el programa STATISTICA 6.0, StatSoft podemos determinar dicha periodicidad, identificando las fluctuaciones estacionales de longitudes de onda diferentes. Este análisis permite descomponer la serie temporal en las funciones Seno y Coseno que la componen y descubrir los pequeños ciclos de estas longitudes de onda que pueden ser vistos primeramente como errores o ruidos al azar. Así se obtendrá la frecuencia y el período de las observaciones que componen la densidad poblacional de *C. sagemon*. La primera es considerada como ciclos por observaciones y el segundo como la longitud de tiempo requerida para completar un ciclo ó también el recíproco de la frecuencia.

También es analizada la densidad espectral, la cual significa las regiones de frecuencia que más contribuyen al comportamiento periódico de la serie temporal, y en ese sentido se seleccionó al período (meses) para los individuos adultos y juveniles, considerando el mayor valor de densidad espectral. Los valores de periódograma son considerados como suma de cuadrados de Seno y Coseno a la frecuencia y período respectivos. Se consideró la eliminación de la media y la tendencia, se seleccionó poder igual a dos, se consideraron 44 fases. El ancho de la ventana de datos para estimado de la densidad espectral es cinco y el método es Hamming. El gráfico de autocorrelación se mostró con 16 fases, para los gráficos de período y frecuencia respecto a la densidad espectral y frecuencia respecto a los valores de periódograma se consideraron los cinco picos principales en el análisis de los datos.

Para conocer la posible existencia de un comportamiento similar entre la densidad de individuos adultos y juveniles se realizó la Prueba de Correlación Producto Momento de Pearson para los períodos poco lluvioso, lluvioso y la suma general de ambos. Todos los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa STATISTICA 6.0, StatSoft.

4.4. Resultados

4.4.1. Densidad poblacional, temperatura y humedad relativa

4.4.1.1. Individuos adultos

Durante el período poco lluvioso los individuos adultos siempre están presentes en la población, con valores mayormente medios de densidad poblacional ($0.12-0.16 \text{ ind/m}^2$) (Fig. 4.1). En el primer y tercer año los valores medios de densidad poblacional ($0.11-0.15 \text{ ind/m}^2$) predominaron y los altos ($0.16-0.25 \text{ ind/m}^2$) estuvieron cercanos. El segundo período poco lluvioso estuvo equilibrado en valores altos. Sólo se detectaron valores bajos en el tercer y cuarto períodos poco lluviosos. Mientras que en el período lluvioso los individuos adultos siempre estuvieron presentes (Fig. 4.1) y la densidad poblacional se mostró muy variable, con un máximo en mayo, 2000 (0.25 ind/m^2) y un mínimo en julio, 2003 (0.06 ind/m^2). Se hallaron mayormente valores medios de densidad poblacional ($0.12-0.16 \text{ ind/m}^2$), aunque los valores altos y bajos estuvieron cercanos. La tendencia fue que mayo presentó la mayor densidad poblacional del período lluvioso, aunque en el segundo año los valores de densidad poblacional correspondientes para agosto, septiembre y octubre fueron superiores.

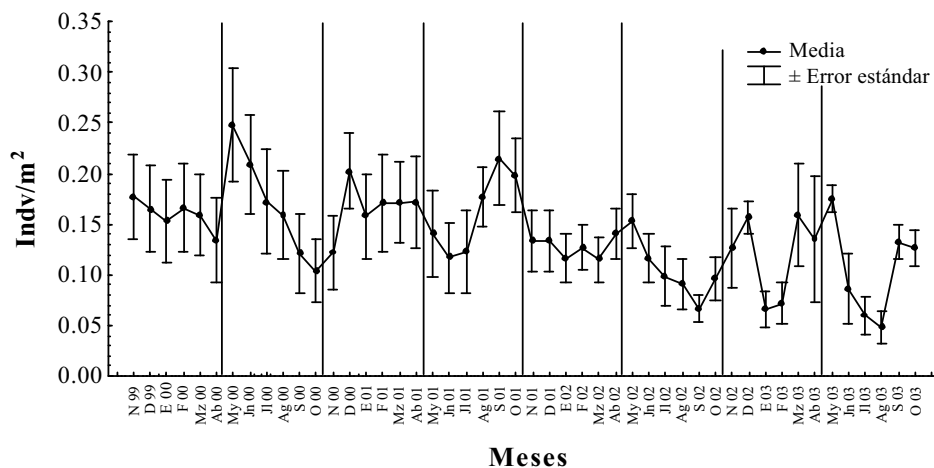


Figura 4. 1. Variación mensual de la densidad poblacional de los individuos adultos de *C. sagemon* (Indv/m^2) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Las líneas verticales marcan la alternancia entre períodos poco lluvioso y lluvioso.

Durante el período poco lluvioso se observó que la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos no está correlacionada con la temperatura ($r = -0.14$; $p = 0.5$) ni con la humedad relativa ($r = 0.26$; $p = 0.2$). Sin embargo en el período lluvioso se observaron mayores valores de densidad poblacional que sí estuvieron correlacionados con las variaciones de temperatura ($r = -0.54$; $p = 0.005$) y de humedad relativa ($r = 0.47$; $p = 0.048$). Durante los cuatro años de estudio se encontró que la densidad poblacional de los individuos adultos estuvo correlacionada con las variaciones inversamente proporcionales de la temperatura ($r = -0.36$; $p = 0.01$), no así con las variaciones de la humedad relativa ($r = 0.02$; $p = 0.87$) (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Tabla de correlación de Pearson entre la densidad poblacional promedio mensual de los individuos adultos (Densad) y juveniles (Densju) respecto a la temperatura y humedad relativa promedios mensuales para los períodos poco lluvioso, lluvioso y ambos. * indica significancia al nivel $p < 0.005$.

Períodos	Variables correlacionadas	r	p
Poco lluviosos N=24	Densad - temperatura	-0.14	0.5
	Densad - humedad relativa	0.26	0.2
	Densju - temperatura	-0.28	0.18
	Densju - humedad relativa	0.15	0.5
Lluviosos N=24	Densad - temperatura	-0.54	0.005*
	Densad - humedad relativa	0.47	0.05*
	Densju - temperatura	-0.66	0.0004*
	Densju - humedad relativa	0.34	0.01*
Poco lluviosos + lluviosos N=48	Densad - temperatura	-0.36	0.01*
	Densad - humedad relativa	0.02	0.87
	Densju - temperatura	-0.34	0.01*
	Densju - humedad relativa	0.18	0.21

Al analizar los valores promedios por período de la densidad poblacional de los individuos adultos se detectó una correlación negativa con el promedio por período de la temperatura; pero no mostró relación con los promedios por período de la humedad relativa (Tabla 4.3, Figs. 4.2, 4.3).

Tabla 4.3. Tabla de correlación de Pearson entre el promedio por período poco lluvioso y lluvioso de la densidad poblacional de los individuos adultos (PPPDensad) y juveniles (PPPDensjuv) respecto al promedio por período de la temperatura (PPPT) y de la humedad relativa (PPPHR). * indica significancia al nivel $p < 0.05$.

Variables N=8	r	p
PPPDensad-PPPT	-0.731	0.0389*
PPPDensad-PPPHR	0.463	0.2473
PPPDensjuv-PPPT	-0.599	0.0115*
PPPDensjuv-PPPHR	0.091	0.8297

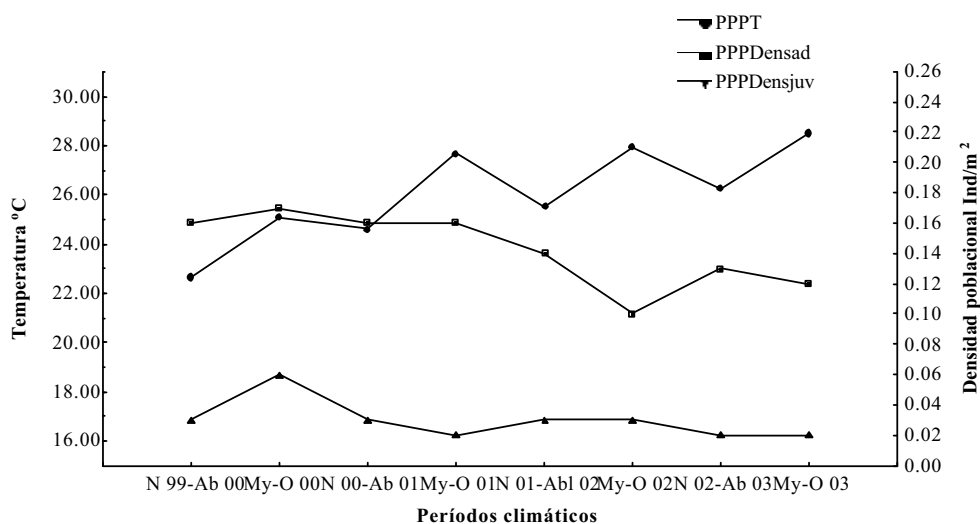


Figura 4.2. El gráfico muestra las curvas para los valores promedio por período poco lluvioso y lluvioso de la densidad poblacional de los individuos adultos (PPPDensad), juveniles (PPPDensjuv) y la temperatura (PPPT).

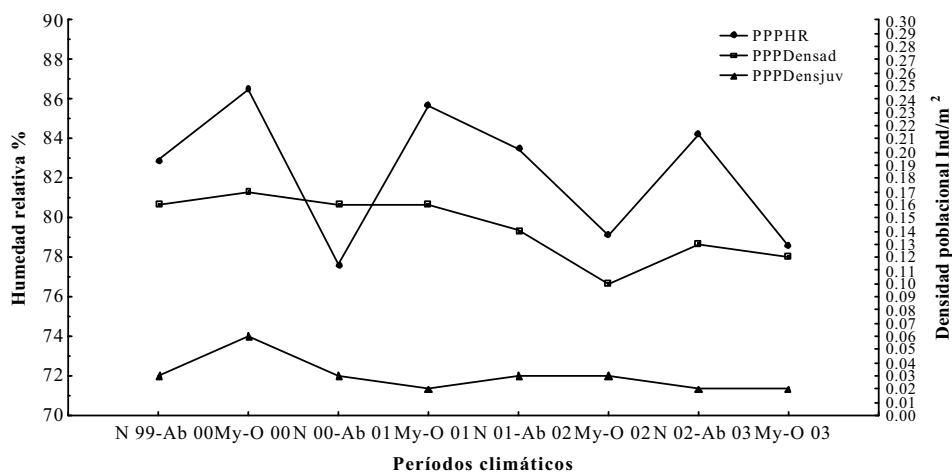


Figura 4.3. El gráfico muestra las curvas para los valores promedio por período poco lluvioso y lluvioso de la densidad poblacional de los individuos adultos (PPPDensad), juveniles (PPPDensjuv) y la humedad relativa (PPPHR).

4.4.1.2. Individuos juveniles

Durante el período poco lluvioso los individuos juveniles siempre están presentes en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Jutici (Fig. 4.4) con valores medios de densidad poblacional de 0.02-0.04 ind/m². Los individuos juveniles se encuentran en mayor número durante noviembre y diciembre. Para enero y febrero ocurre un descenso en la densidad que puede o no incluir a marzo, para aumentar en abril. Se registró un único valor nulo en febrero, 2003. Durante el período lluvioso los individuos juveniles también están presentes formando parte de la población (Fig. 4.4), dominando valores medios de densidad poblacional (0.02-0.03 ind/m²). Los valores altos (0.05-0.08 ind/m²) y bajos (0-0.01 ind/m²) se encontraron en igual proporción. Los individuos juveniles tuvieron un único valor nulo en agosto, 2003, y máximo valor en mayo y julio, 2000, con 0.08 ind/m². Durante este período climático la densidad es mayor en mayo, en junio disminuye, en septiembre y octubre existe tendencia a valores menores que mayo.

La variabilidad de la densidad poblacional promedio mensual en el período poco lluvioso, que muestran los individuos juveniles no estuvo correlacionada con los valores de temperatura y humedad relativa durante los cuatro períodos poco lluviosos (Tabla 4.2). Sin embargo en el período lluvioso la tendencia fue a mantener valores variables de la densidad poblacional, los cuales estuvieron correlacionados con los valores de temperatura y aumentos de humedad relativa durante los cuatro períodos lluviosos (Tabla 4.2). Durante los cuatro años de estudio, considerando conjuntamente ambos períodos, se encontró que la densidad poblacional de los individuos juveniles, estuvo correlacionada negativamente con las variaciones de la temperatura, no así con la humedad relativa (Tabla 4.2).

Al analizar los valores promedios por período de la densidad poblacional de los individuos juveniles, se detectó que estuvieron correlacionados negativamente con los promedios por período de la temperatura mientras que no se mostró correlación con la humedad relativa (Tabla 4.3, Figs. 4.2, 4.3).

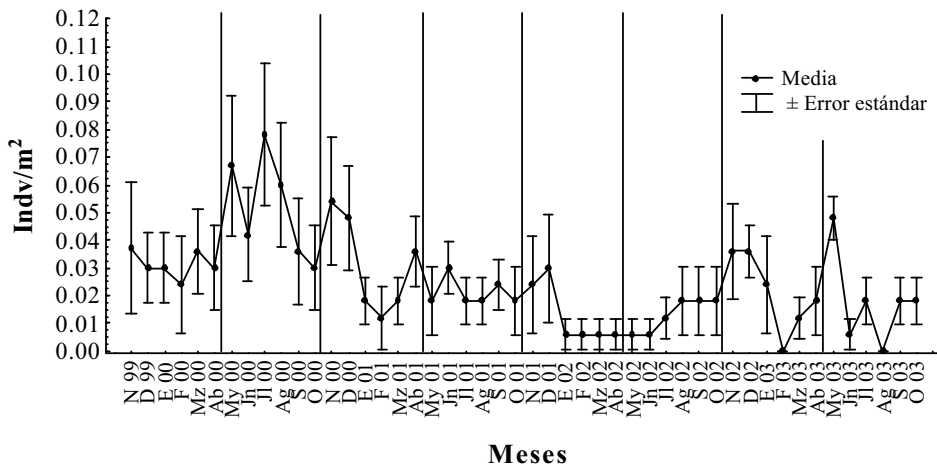


Figura 4.4. Variación mensual de la densidad poblacional de los individuos juveniles de *C. sagemon* (Indv/m²) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Las líneas verticales marcan la alternancia entre períodos poco lluvioso y lluvioso.

4.4.2. Patrón medio de variación estacional de la densidad poblacional

4.4.2.1. Individuos adultos

Los individuos adultos inician el período poco lluvioso en noviembre con un valor promedio de densidad poblacional algo menor, que luego aumenta y alcanza el mayor valor durante diciembre. Posteriormente disminuye obteniéndose los mínimos valores promedios en enero y febrero. Los dos últimos meses, marzo y abril, del período poco lluvioso presentaron iguales valores (Fig. 4.5). La diferencia observada (0.04 ind/m^2) entre el valor máximo (diciembre) y el mínimo (enero) fue menor que la correspondiente al máximo (mayo) y mínimo (julio) del período lluvioso (0.07 ind/m^2) indicando menos fluctuaciones del promedio de la densidad poblacional durante el período poco lluvioso. Al comienzo del período lluvioso los individuos adultos presentaron su máximo valor promedio de densidad poblacional (mayo), que disminuyó hacia julio y agosto, con los mínimos valores, los meses restantes presentaron igual dato, involucrando los dos últimos meses como en el período poco lluvioso. Durante este período existió tendencia hacia el valor promedio de densidad poblacional de 0.13 ind/m^2 (Fig. 4.5). Entre los meses de máximos valores de densidad poblacional (diciembre, poco lluvioso y mayo, lluvioso) existe un período de 5 meses y entre los meses de mínimos valores el período fue de 6 meses (enero, poco lluvioso y julio, lluvioso).

Los individuos adultos presentaron diferentes promedios de densidad poblacional entre las parcelas de estudio y a su vez cada parcela mantuvo dicha variación en el curso de un mismo año y período climático. Entre los cuatro años estudiados también se hallaron variaciones del promedio de la densidad poblacional aunque para los promedios de la densidad poblacional entre todos los períodos climáticos y de un mismo año la tendencia fue presentar valores similares (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Resultados del Análisis de varianza de muestras repetidas para la densidad poblacional de los individuos adultos (Densad) entre las parcelas, años y períodos climáticos. * indica significancia al nivel $p < 0.005$.

Densad	Suma de cuadrados	g. l.	Cuadrado medio	F	p
Parcela	2.9316	9	0.3257	57.764	0.0000*
Año	0.3027	3	0.1009	17.896	0.0000*
Período climático	0.0081	1	0.0085	1.507	0.2202
Parcela- Año	1.1162	27	0.0413	7.330	0.0000*
Parcela-Período climático	0.1632	9	0.0181	3.216	0.0008*
Año -Período climático	0.0193	3	0.0064	1.142	0.3317
Parcela-Año-Período climático	0.2036	27	0.0075	1.338	0.1230
Error	2.2558	400	0.0056		

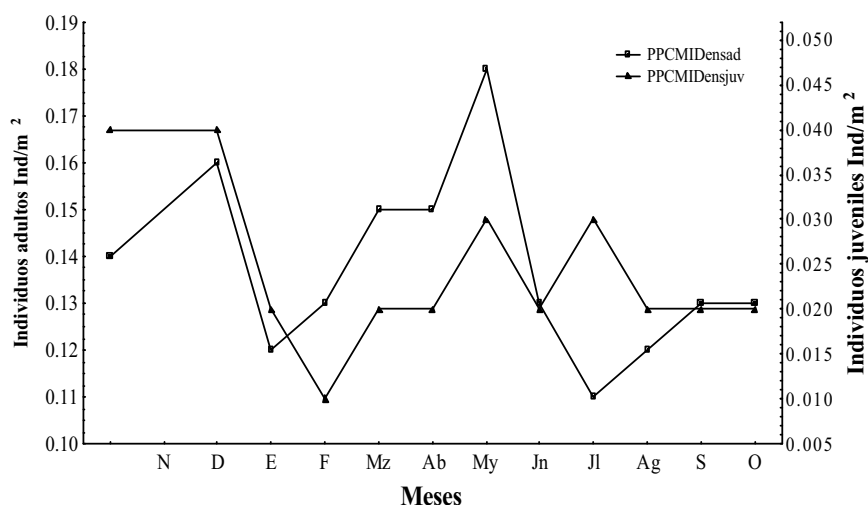


Figura 4.5. El gráfico muestra las curvas para el promedio de los cuatro meses iguales de la densidad poblacional para los individuos adultos (PPCMIDensad, eje Y izquierdo) y juveniles (PPCMIDensjuv, eje Y derecho).

4.4.2.2. Individuos juveniles

Los individuos juveniles iniciaron el período poco lluvioso con el máximo valor promedio de densidad poblacional, en un equilibrio para los dos primeros meses (noviembre, diciembre), luego disminuye en la medida que transcurre el invierno para mostrar el mínimo valor promedio de densidad poblacional en febrero. La escasa diferencia entre este último mes y los restantes permite estimar la tendencia a que durante este período existan similares valores promedio desde enero hasta abril (Fig. 4.5). Durante el período lluvioso existió tendencia hacia un comportamiento similar entre los meses. Sólo mayo y julio mostraron valores superiores; pero con muy escasa diferencia con los restantes meses (Fig. 4.5). Los individuos juveniles presentaron diferentes valores promedio de densidad poblacional entre las parcelas de estudio y a su vez cada parcela mantuvo dicha variación en el curso de un mismo año y período climático. Entre los cuatro años estudiados también se hallaron variaciones del promedio de la densidad poblacional que se mantuvieron entre los períodos climáticos de un mismo año (Tabla 4.5).

Entre los meses de máximos valores de densidad poblacional (noviembre/diciembre, poco lluvioso y mayo/julio, lluvioso) existe un período de 6 y 7 meses respectivamente y entre los meses de mínimos valores el período estuvo entre 4 y 8 meses (febrero, poco lluvioso y junio/agosto/ septiembre/octubre, lluvioso).

Tabla 4.5. Resultados del Análisis de varianza de muestras repetidas para la densidad poblacional de los individuos juveniles (Densjuv) entre las parcelas, años y períodos climáticos. * indica significancia al nivel $p < 0.005$.

Densjuv	Suma de cuadrados	g. l.	Cuadrado medio	F	p
Parcela	0.2444	9	0.0271	23.293	0.0000*
Año	0.0543	3	0.0181	15.542	0.0000*
Período Climático	0.0004	1	0.0004	0.411	0.5214
Parcela- Año	0.1334	27	0.0050	4.238	0.0000*
Parcela-Período climático	0.0231	9	0.0025	2.210	0.0206*
Año-Período climático	0.0160	3	0.0053	4.580	0.0036*
Parcela-Año-Período climático	0.0881	27	0.0032	2.799	0.0000*
Error	0.4663	400	0.0011		

4.4.3. Densidad poblacional y estacionalidad

4.4.3.1. Individuos adultos

Se observó un período muy fuerte de 6.8 meses donde la región de frecuencia o densidad espectral más importante que contribuye a esta periodicidad es 0.006017 en la frecuencia 0.145.

Esto significa que a dicha frecuencia cada observación completa 0.145 de un ciclo total por lo que 6.8 observaciones (= 6.8 meses) corresponden a un ciclo (un período) (Fig. 4.6, Tablas 4.6, 4.7). El período de 8 meses observado es el segundo período en importancia a causa de mostrar el segundo mayor valor densidad espectral.

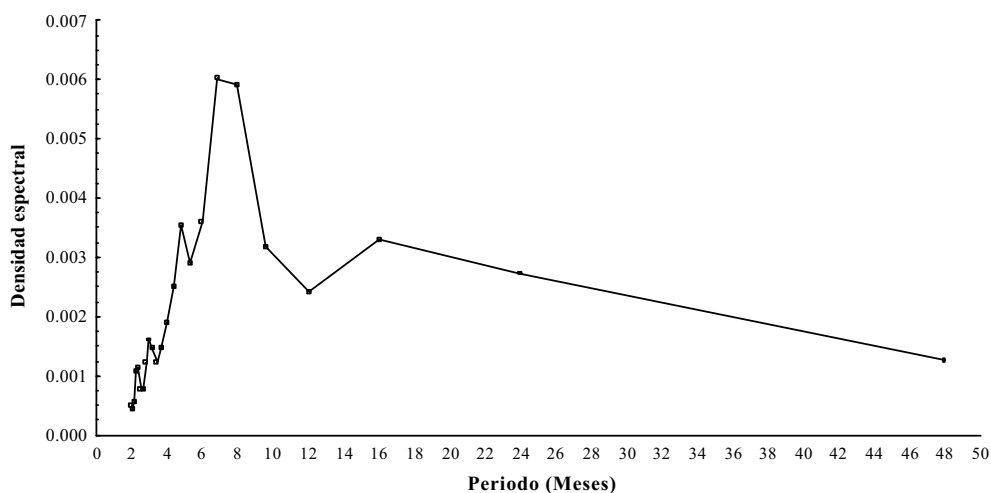


Figura 4.6. Densidad espectral respecto al Período en el Análisis espectral de Fourier para los individuos adultos de *C. sagemon*.

El patrón de 6.8 meses detectado en el comportamiento de la densidad de individuos adultos, coincide con la alternancia de los períodos poco lluvioso y lluvioso. Esta estacionalidad indica que los valores de esta variable en el primer mes del período poco lluvioso (noviembre) pueden ser similares (6.8 meses después) al primer mes del período lluvioso (mayo).

Tabla 4.6. Estadística del Análisis espectral de Fourier para los individuos adultos de *C. sagemon*.

Frecuencia	Período (Meses)	Coseno	Seno	Valores de Periodograma	Densidad Espectral	Hamming
0.125	8	0.009	-0.016	0.008388	0.005906	0.035714
0.145	6.8	0.011	0.013	0.007621	0.006017	0.241071
0.208	4.8	-0.016	-0.005	0.006877	0.003528	0.446429
0.062	16	-0.013	0.005	0.005026	0.003310	0.241071
0.25	4	-0.007	0.008	0.002972	0.001885	0.035714

Tabla 4.7. Función de autocorrelación y su significancia para los individuos adultos de *C. sagemon*

Meses	Coefficiente de autocorrelación	p
1	0.498	0.0003
2	0.148	0.0010
3	0.065	0.0028
4	0.075	0.0062
5	0.162	0.0073
6	0.224	0.0046
7	0.219	0.0030
8	0.151	0.0034
9	0.110	0.0048
10	0.044	0.0082
11	-0.042	0.0131
12	-0.047	0.0200
13	0.045	0.0294
14	0.105	0.0347
15	0.160	0.0300
16	0.103	0.0347

4.4.3.2. Individuos juveniles

Se observó un período fuerte de seis meses donde la región de frecuencia más importante que contribuye a esta periodicidad es 0.001601 en la frecuencia 0.166. Esto significa que a dicha frecuencia (de seis meses) cada observación completa 0.166 de un ciclo total por lo que seis observaciones (= seis meses) corresponden a un ciclo (un período) (Fig. 4.7, Tablas 4.8, 4.9). El patrón de seis meses detectado en el comportamiento de la densidad de individuos juveniles coincide con la alternancia de los períodos poco lluvioso y lluvioso. Esta estacionalidad indica que los valores de esta variable en el primer mes del período poco lluvioso (noviembre) pueden ser similares (seis meses después) al primer mes del período lluvioso (mayo).

Tabla 4.8. Estadística del Análisis espectral de Fourier para los individuos juveniles de *C. sagemon*.

Frecuencia	Periodo (Meses)	Coseno	Seno	Valores de Periodograma	Densidad Espectral	Hamming
0.166	6	0.010	0.002	0.002616	0.001601	0.035714
0.041	12	-0.003	0.009	0.002144	0.001530	0.241071
0.083	24	-0.008	-0.004	0.002248	0.001438	0.446429
0.062	16	-0.002	-0.006	0.001018	0.001403	0.241071
0.104	9.6	0.006	-0.0007	0.000872	0.001162	0.035714

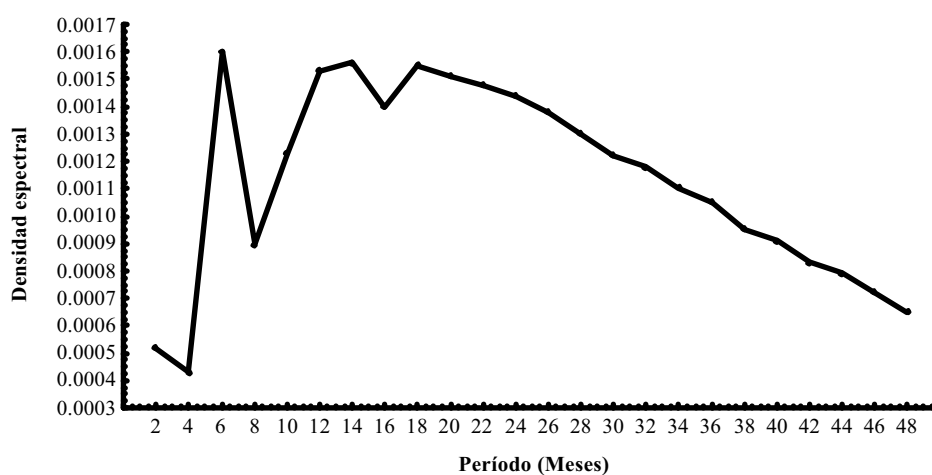


Figura 4.7. Densidad espectral respecto al Período en el Análisis espectral de Fourier para los individuos juveniles de *C. sagemon*.

Tabla 4.9. Función de autocorrelación y su significancia ($p < 0.05$) para los individuos juveniles de *C. sagemon*.

Meses	Coefficiente de autocorrelación	p
1	0.475	0.0006
2	0.270	0.0004
3	0.004	0.0015
4	0.046	0.0038
5	0.065	0.0077
6	0.085	0.0130
7	-0.018	0.0237
8	-0.070	0.0364
9	-0.077	0.0516
10	-0.146	0.0519
11	0.032	0.0759
12	0.028	0.1066
13	-0.007	0.1460
14	-0.187	0.1068
15	-0.234	0.0529
16	-0.104	0.0599

4.5. Discusión

4.5.1. Densidad poblacional

4.5.1.1. Período poco lluvioso

La población de *C. sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticé mantuvo una composición mayormente de individuos adultos durante los cuatro años de estudio. También la existencia de los individuos adultos en mayor proporción que los jóvenes ha sido registrado para *Polymita sulphurosa* Morelet (Fernández *et al.*, 1998) y para *Z. guanensis costulata* Pilsbry (Camaenidae) (Tadeo *et al.*, 1999) asociado a la existencia de dos cohortes (juveniles y adultos) al igual que en *C. sagemon*. También es posible que probablemente los jóvenes sean menos detectables por ser más pequeños o se escondan más debido a su vulnerabilidad.

El menor número de individuos juveniles en la población de *C. sagemon* puede estar influenciado por una mayor mortalidad en esta clase de edad, en la cual aún la concha no está completamente desarrollada y es más vulnerable a los depredadores y a la influencia del clima como sucede en varias especies de caracoles terrestres (Pollard, 1975; Oosterhoff, 1976). Los individuos adultos durante el período poco lluvioso mostraron mayormente valores medios de densidad poblacional (0.12-0.16 ind/m²) coincidiendo aproximadamente con el promedio de densidad (0.12 ind/m²) citado por Galardi (2006). Para esta misma población se registraron valores iguales y superiores a 0.14 ind/m² y escasas variaciones de diciembre a marzo, donde el máximo valor correspondió a noviembre y el menor a abril (Lauranzón, 2002) igual que los resultados hallados en este estudio (Fig. 4.1).

Así podemos considerar que *C. sagemon* presenta menores valores de densidad poblacional en las formaciones vegetales cercanas a la costa, con menor régimen de humedad y soportando temperaturas altas. Lo cual contrasta con los mayores valores de densidad observados en los bosques húmedos hacia el interior o en localidades a mayor altura sobre el nivel del mar, según datos referidos en la introducción. En dichos bosques la especie aprovecha la existencia de un mayor número de microhabitats disponibles que no se encuentran presentes en el Matorral xeromorfo costero y subcostero, lo cual permite el establecimiento en el suelo, árboles caídos y hojarasca de un elevado número de individuos, favorecidos por los procesos de desarrollo de plantas inferiores que les sirven de recurso alimentario.

Estos recursos no llegan a desarrollarse o son más reducidos en el matorral debido al escaso aporte de esta formación vegetal a las capas húmicas y de fermentación, así como por el poco grosor que alcanzan los tallos y ramas, altas temperaturas y escasa humedad. Dichas localidades de mayor humedad se corresponden al Bosque siempreverde mesófilo y en un Bosque semideciduo ubicados en el Parque Nacional "Alejandro de Humboldt", donde los individuos de *C. sagemon* se observaron predominando en la hojarasca con 1.3 ind/m² y 2 ind/m² respectivamente; mientras que sobre árboles fueron 0.06 ind/m² y 0.75 ind/m² respectivamente (Maceira, 1998).

El fenómeno descrito anteriormente también se aprecia en otras especies de la misma familia Camaenidae, las cuales mostraron mayores valores que *C. sagemon* en bosques alejados de la costa durante el período poco lluvioso. En el Bosque pluvial montano ubicado en la Altiplanicie de Monte Iberia, Baracoa, Guantánamo, se registró 0.2 ind/m² de *Polydotes natensoni* Torre (Maceira, 1998) y sobre los paredones en el Complejo de vegetación de mogotes en La Tabla, Tercer Frente, Santiago de Cuba, se estimó 0.66 ind/m² para *Zachrysis lamellicosta freirei* Aguayo y Jaume (Maceira, 2001). Las diferencias entre estos valores de la densidad poblacional son probablemente causadas por los tipos de sustratos utilizados, las especies y las formaciones vegetales que habitan.

En la familia Xanthonychidae durante el período poco lluvioso *P. muscarum* mostró en el intervalo febrero-abril un valor de densidad (7.8 ind/m²) mucho mayor que el referido en la presente tesis, para igual intervalo de tiempo, y un valor menor (0.48 ind/m², Vargas y García, 1996) mucho más cercano. Estos valores de densidad poblacional superiores a los observados para *C. sagemon* son causados porque dichos meses corresponden al período de reclutamiento de los juveniles a la población; mientras que para *C. sagemon* dichos meses se relacionan con el período de dormancia, causado por la disminución de la temperatura durante el invierno, donde no hay reproducción ni reclutamiento y los individuos podrían mantenerse en sus refugios diurnos. Esta disminución de la densidad poblacional para los meses de invierno ocurre en diferentes especies de caracoles terrestres, a consecuencia de la mortalidad y/o refugio de los individuos para pasar un período desfavorable (Cook, 2001). Sin embargo, otra población de esta misma especie mostró en febrero variaciones de 0.1 a 0.2 ind/m² (Bidart *et al.*, 1992b), en un Bosque semideciduo con condiciones parecidas a Siboney, las cuales coinciden con nuestros resultados para los individuos adultos en febrero, 2001 (Fig. 4.1).

Para *Polymita venusta* (Gmelin) en Sardinero, Santiago de Cuba, los diferentes valores de densidad poblacional observados en noviembre, 1996 (0.4 ind/m²); enero 1997 (0.95 ind/m²); febrero, 1997 (0.9 ind/m²) y en marzo, 1997 (0.6 ind/m²) (Reyes-Tur, 2004) también superaron los hallados para *C. sagemon*. Estos resultados pueden deberse a las características intrínsecas de cada especie, una mayor tasa de supervivencia, un mayor éxito y adaptación a las condiciones bióticas y abióticas de la localidad.

Los individuos juveniles durante el período poco lluvioso mostraron sus mayores valores en la mayoría de los años en noviembre y diciembre (Fig. 4.4 y 4.5), similar a lo registrado por Lauranzón (2002) para noviembre. Esta autora obtuvo valores inferiores a 0.05 ind/m² en los meses posteriores, resultado muy similar al de este estudio. Sin embargo Galardi (2006) para la misma especie registró valores superiores (0.25 ind/m²). Los resultados obtenidos indican que esta clase de edad está sujeta a variaciones anuales, muy posiblemente debidas a la natalidad y mortalidad, así como a procesos migratorios. Un fenómeno similar se observó en individuos juveniles de *Theba pisana* donde se registró de 0.01 a 0.04 ind/m² (Cowie, 1984) debido a la selección de zonas preferidas dentro del microhabitat o a alguna forma de interacción entre los individuos. Esto podría explicar la alta densidad poblacional de los individuos juveniles de *C. sagemon* con la intención de protegerse durante un período climático desfavorable.

4.5.1.2. Período lluvioso

Durante el período lluvioso los individuos adultos mostraron fundamentalmente valores medios (0.12-0.16 ind/m²) de densidad poblacional (Fig. 4.1), existiendo una tendencia hacia la disminución de los valores (mínimo valor 0.06 ind/m²), lo que coincidió con el promedio registrado por Galardi (2006) para igual época del año. Para este período climático Lauranzón (2002) citó a mayo como el mes que presentó el máximo valor (0.24 ind/m²) y a octubre con el menor (0.08 ind/m²). Dicho patrón obtenido por el autor anterior coincidió con las observaciones de la presente tesis (Fig. 4.1), lo cual demuestra la marcada estacionalidad en las fluctuaciones interanuales de la densidad poblacional.

En un bosque reforestado con majagua (*Hibiscus elatus* Sowerby) en Arroyo Bueno, Moa, Holguín, se halló el mismo valor de densidad poblacional (0.12 ind/m²) para *C. sagemon* en este período climático (Maceira, 1998), aún cuando las vegetaciones, régimen de temperatura y humedad relativa así como la altura sobre el nivel del mar son muy diferentes.

En otra especie de Camenidae, *Zachrysia guanensis castanea* Aguayo et Jaume, también aumenta la densidad poblacional durante el período lluvioso (en los meses de abril-mayo) alcanzando los máximos valores en agosto, después del cual disminuye hasta la llegada de la hibernación en noviembre (Alfonso *et al.*, 1991), contrario a como ocurre en *C. sagemon*. En una especie de este mismo género, *Z. guantanamensis* (Poey), se obtuvo un valor de mucho menor de densidad poblacional (0.06 ind/m^2), en el que pueden influir las diferencias entre las especies ya antes citadas.

En la familia Orthalicidae, *Liguus fasciatus* (Müller) en las condiciones xerófitas de la cayería nordeste de Villa Clara (Fernández *et al.*, 1996) parecidas al matorral en Siboney, mostró densidades superiores (0.69 ind/m^2) a la registradas para *C. sagemon* en igual período climático. En la familia Xanthonychidae durante el primer mes del período lluvioso (mayo) se obtuvieron para *P. venusta* valores de densidad poblacional (mayo, 1997, 2000 con 0.42 ind/m^2) (Reyes-Tur, 2004) superiores a los de *C. sagemon* en igual mes, mayo (Fig. 4.1). Sin embargo, en los meses finales del período lluvioso el resultado hallado en *Polymita sulphurosa* (octubre con 0.27 ind/m^2) (Fernández *et al.*, 1998) fue muy cercano al obtenido para los individuos adultos de *C. sagemon* (mayo, 2000, Fig. 4.1) al inicio de dicho período. Esto demuestra que las poblaciones *P. sulphurosa* y *C. sagemon* podrían presentar estrategias similares; pero se encuentran influenciadas por el período reproductivo fundamentalmente. Los meses implicados, se corresponden con el consiguiente aumento en el número de los individuos adultos debido a la incorporación a la población, en esos meses, de los individuos que alcanzaron recientemente el estado adulto, y que son producto de la reproducción en igual fecha del año anterior respectivamente en *C. sagemon* y *P. sulphurosa*. Estos resultados coinciden con lo planteado por Cameron *et al.* (2003) el cual registra que en mayo muchas especies de caracoles terrestres muestran alta densidad poblacional (Cameron *et al.*, 2003) debido a la incorporación de los individuos juveniles recién eclosionados y nuevos adultos.

Para otra especie de Xanthonychidae, *P. picta nigrolimbata*, las fluctuaciones de la densidad poblacional durante los períodos lluvioso y poco lluvioso ($0.10\text{-}1.10 \text{ ind/m}^2$) también coincidieron con los resultados obtenidos para *C. sagemon* (poco lluvioso $0.14\text{-}0.22 \text{ ind/m}^2$ y lluvioso $0.14\text{-}0.17 \text{ ind/m}^2$), lo cual indica que estas especies arborícolas muestran tendencia a un comportamiento similar. En estos casos la densidad poblacional fue mayor que la observada para *Theba pisana* durante el verano ($0.039\text{-}0.0202 \text{ indv/m}^2$) (Cowie, 1984).

Durante el período lluvioso los individuos juveniles mostraron dominancia de valores medios de densidad poblacional ($0.02-0.04 \text{ indv/m}^2$) aunque Galardi (2006) registró valores superiores a 0.25 ind/m^2 durante este período; sin embargo Lauranzón (2002) halló el mismo comportamiento que en esta tesis. Lo anterior podría estar asociado a las variaciones interanuales de la densidad poblacional. Este último autor registró máximos valores de densidad poblacional en mayo y julio (0.08 ind/m^2) debido a la eclosión de los individuos juveniles, y menores valores en septiembre y octubre (0.03 ind/m^2) (Fig. 4.4) como consecuencia de los procesos de mortalidad, migración y refugio para soportar el invierno que afectan a esta clase de edad.

Los resultados mostrados son diferentes a los aumentos en el número de los individuos juveniles de *Z. g. costulata* durante agosto y septiembre (Tadeo *et al.*, 1999) en Pinar del Río, aunque coinciden parcialmente durante julio, muy probablemente debido al inicio de las eclosiones de los primeros juveniles con el comienzo del período reproductivo, como ha sido observado en *Z. g. costulata* (Tadeo *et al.*, 1999). Las diferencias entre ambas especies de la misma familia pueden deberse al desplazamiento del ritmo fisiológico como un ajuste latitudinal (Reyes-Tur y Ramírez, 2002; Bidart *et al.*, 1992b; Bailey y Lazaridou-Dimiditriadou, 1986; Lazaridou-Dimiditriadou y Saunders, 1986 e Iglesias *et al.*, 1996).

La eclosión al inicio de la época reproductiva (mayo-julio) permite disponer de un mayor período de tiempo para el crecimiento de estos juveniles, con lo que al llegar el invierno alcanzan un mayor tamaño y por tanto tienen más posibilidades de supervivencia (Baur, 1990) que aquellos de menor talla. Para septiembre y octubre las disminuciones en la densidad poblacional de los individuos juveniles son influenciadas por que los juveniles nacidos en mayo-julio ya han alcanzado una talla mayor que les permitió la dispersión hacia otros sitios; pero aún así el desarrollo incompleto de la concha quizás no fue suficiente para una mayor supervivencia ((Tadeo *et al.*, 1999).

Lauranzón (2002) y Galardi (2006) no observaron que la densidad poblacional de los individuos juveniles y adultos de *C. sagemon* fuera diferente entre los períodos poco lluvioso y lluvioso. Este último autor demostró las variaciones de la densidad poblacional durante un año, registrando de noviembre a marzo valores muy similares, luego un incremento en mayo y julio, para una brusca disminución en agosto, septiembre y octubre. El patrón de estos resultados es igual al de *Z. g. costulata*, sólo que en des fase de uno a dos meses posteriores, donde el período reproductivo comienza en junio-julio y se extiende hasta septiembre y muestra un pico de recién eclosionados en agosto (Tadeo *et al.*, 1999).

Las disminuciones de la densidad poblacional de los individuos juveniles durante el verano ($0.013\text{-}0.0436\text{ indv/m}^2$) ha sido confirmada para *Theba pisana* (Cowie, 1984). Estas observaciones se corresponden con los resultados registrados por Sidel'nikov y Stepanov (2000) quienes demostraron que el aumento de la densidad poblacional de *Achatina fulica* Bowdich, inhibió la alimentación y redujo la talla de la concha. Respecto a esto, las bajas densidades poblacionales de *Helix aspersa* condicionaron un mayor consumo de alimentos, aumento de la talla y un mayor número de individuos adultos (Dupont-Nivet, 2000). Mientras que en altas densidades los juveniles de *Helix aspersa* mostraron un menor crecimiento de la concha, se alimentaron menos y se incrementó la mortalidad (Dan y Bailey, 1982). La relación negativa entre ambas variables (talla de la concha y densidad poblacional) ha sido reconocida como una estrategia en los moluscos para *C. nemoralis* (Wilianson *et al.*, 1976); en Helicidae (Perry y Wallace, 1991) y en *Arianta arbustorum* (Baur, 1988).

Es también posible que la estrategia adoptada por *C. sagemon* respecto a la densidad poblacional se deba a las escasas precipitaciones que ocurren en esta área, como ha sido señalado por Odongo-Aginya *et al.* (2008) para varias especies. Al respecto Moran (1989) observó que los individuos infantiles de *Theba pisana* que retuvieron una talla y forma inmaduras y un sistema genital rudimentario, se relacionaron positivamente con la densidad poblacional durante el invierno y negativamente a la humedad relativa en la primavera.

Kemp y Bertness (1984) hallaron que en poblaciones densas de *Littorina littorea* (L.) los individuos mostraron conchas alargadas; mientras que en poblaciones menos densas las conchas fueron redondeadas o globosas, este último caso corresponde a *C. sagemon* en Siboney.

Un caso similar ya ha sido observado en *Z. guanensis* (Camenidae) del occidente cubano (Tadeo *et al.*, 1999) que habita en condiciones ecológicas estables, su concha es de gran tamaño y bajo número de descendientes. Otros estudios sobre moluscos arborícolas pulmonados cubanos habitando en zonas xerófitas, mostraron que las densidades poblacionales tienden a valores muy similares entre las diferentes especies que habitan el Matorral xeromorfo costero y subcostero, aún cuando corresponden a localidades diferentes. Así *P. picta roseolimbata* Torre en la Punta de Maisí registró 0.12 ind/m^2 y 0.25 ind/m^2 , mientras *P. b. brocheri* (Gutiérrez in Pfeiffer) fue de 0.12 ind/m^2 (Maceira, 2000 b) muy parecidos a los de *C. sagemon* (Figs. 4.1, 4. 4).

Estas especies de *Polymita* que habitan en condiciones ambientales estresantes presentan valores medios a bajos de densidad poblacional (Reyes-Tur, 2004); y considerando que poseen conchas grandes, podemos asumir que existe un efecto de la densidad poblacional sobre la talla de la concha.

La densidad poblacional está controlada por diferentes factores bióticos y abióticos, los cuales condicionan sus fluctuaciones. Para *P. sulhurosa* y *P. muscarum* la densidad poblacional es variable en el espacio y el tiempo, siendo baja cuando está próxima a la fase reproductiva y máxima en la fase postreproductiva, para luego decrecer (Fernández *et al.*, 1998, 2000a) como sucede en el presente trabajo con *C. sagemon*.

Las variaciones registradas en esta tesis para *C. sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de Siboney coincidieron con un estudio posterior (Maceira, 2005 a) debido a ser la misma localidad. Con lo cual dichas variaciones podrían ser estacionales, pudiendo mantenerse similares valores de densidad en la misma población o entre poblaciones distantes.

En relación a esto se obtuvieron valores similares en el Parque Nacional “Alejandro de Humbolt” Maceira (2005 b), la Reserva Ecológica Pico Mogote (Maceira, 2006) y en la Sierra de Cubitas (Lomba, 2006). Al parecer a causa de una similar estructura de la vegetación. Estos resultados difieren de lo hallado en *Z. g. costulata*, donde la estructura del hábitat de cada localidad condicionó diferencias en la densidad (Tadeo *et al.*, 1999).

Cada especie difiere en la estrategia interpoblacional asumida, lo cual explica por que *C. sagemon* posee una mayor distribución (Región Centro-Oriental y Oriental de Cuba) y se encuentra adaptado a diferentes hábitats, mientras que *Z. g. costulata* está restringida a escasas localidades del occidente cubano lo cual ha condicionado adaptaciones específicas.

4.5.2. Densidad poblacional, temperatura y humedad relativa

Cuando se consideró la influencia de ambos períodos climáticos, la temperatura estuvo inversamente correlacionada con los valores de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles de *C. sagemon*. A diferencia de la humedad relativa, la cual no mostró correlación con la densidad poblacional (Tabla 4.2). Esta misma relación negativa entre la temperatura y la densidad poblacional fue registrada por Lauranzón (2002); sin embargo este autor respecto a la humedad relativa halló un resultado contrario a los resultados de observados en esta tesis.

Una relación también inversa de la temperatura y la densidad poblacional fue hallada en otra especie del mismo género, *Caracolus caracolla*, en Puerto Rico, la que mostró mayor densidad poblacional en los sitios no dañados del bosque, donde existió protección contra la radiación solar y las altas temperaturas (Alvarez y Willig, 1993).

Analizando los períodos climáticos separadamente, se obtuvo que durante el poco lluvioso no existió una correlación entre los valores de la densidad poblacional para los individuos juveniles y adultos respecto a los valores de temperatura y de la humedad relativa. Mientras que durante el período lluvioso los valores de densidad poblacional de ambas clases de edad sí mostraron correlación con las dos variables climáticas estudiadas (Tabla 4.2). En todos los casos la temperatura estuvo correlacionada negativamente con la densidad poblacional mientras la humedad relativa lo fue positivamente.

Estos resultados se explican por que durante el período poco lluvioso ambas clases de edad permanecieron mayormente en dormancia e inactividad (Capítulo 7, Figs. 7.9, 7.12) refugiados en su microhabitat *T. fasciculata*. Esto puede afectar la detectabilidad de los individuos, y además aumenta la mortalidad de los juveniles frente a la influencia del clima (Pollard, 1975; Oosterhoff, 1976) lo que disminuiría la relación entre la densidad poblacional estimada y las variables climáticas. Esa mayor constancia de la población en el período poco lluvioso se aprecia en la figura 4.1, excepto en el último año.

En relación a lo antes planteado se conoce que la mayoría de las especies de gastrópodos terrestres muestran una declinación de su abundancia durante el invierno (período poco lluvioso) y el verano (período lluvioso). En algunos casos esto probablemente representa una genuina declinación en número; pero en otros casos es mejor interpretado como que una proporción importante de la población se vuelve inactiva y por consiguiente no está siendo muestreada (Cook, 2001).

Para el período lluvioso se detectó otra situación, observándose mayor actividad en ambas clases de edad (Capítulo 7, Figs. 7.9, 7.12). Esto posibilitó mejor detección de los individuos durante este período que coincide con la época reproductiva y reclutamiento, en el cual nuevos individuos alcanzan el estado adulto. La influencia de la temperatura ha sido estudiada respecto a la variación en altura desde el suelo en *P. muscarum* (Lea) y *L. fasciatus* (Müller) donde el promedio de altura mensual de los individuos sobre el sustrato se incrementa con el ascenso de la temperatura en el transcurso del año, alcanzando valores máximos de altura en verano y mínimos en los meses más fríos (Fernández *et al.*, 1995). Se interpreta que *P. muscarum* mostró la variación en altura desde el suelo como un mecanismo de termorregulación (Fernández *et al.*, 2000a).

Durante el período lluvioso, la correlación positiva entre los valores de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles respecto a la humedad relativa, puede explicarse por la influencia de esta variable en el contenido de agua presente en el mucus y en el cuerpo. Un aumento de la humedad relativa favorece que se mantengan adecuados niveles de agua en las partes blandas de los moluscos, con lo cual se garantizan los procesos demográficos de reproducción y migración que influyen en la densidad poblacional.

En relación a lo antedicho, en el caracol terrestre africano *Achatina marginata* (Swainson) (Lincoln *et al.*, 2004) y en *Otala lactea* (Müller), se encontró que la humedad relativa influye en el contenido de agua del mucus y que la tasa de evaporación de la superficie del manto, cuando permanece inactivo estuvo por debajo del 1.5% de humedad relativa (Machin, 1972). La humedad relativa afecta la actividad de locomoción y la hidratación corporal de los gastrópodos terrestres. Al aumentar la humedad finaliza la estivación y en contraste la deshidratación inicia la estivación e incrementa la intensidad y duración de la actividad locomotora (Prior, 1985).

Igual de importante que la humedad relativa del aire lo es la humedad del suelo, aunque en esta tesis no fue medido su efecto, se conoce que es un factor determinante en la densidad de especies de caracoles (Martín y Sommer, 2004). La correlación inversamente proporcional de la temperatura respecto a la densidad poblacional durante el período lluvioso, podría explicarse porque los aumentos de esta variable climática ocasionan la pérdida de agua corporal, lo cual causa la mortalidad de los individuos y huevos (Chang y Emlen, 1993).

Mientras que durante el período poco lluvioso aunque no se detectó correlación, se conoce que las bajas temperaturas del invierno, al igual que los aumentos durante el verano (en el período climático anterior) afectan la supervivencia (Heller e Ittiel, 1990).

La temperatura también influye sobre el desarrollo embriológico y por consiguiente ocurre un control indirecto sobre la densidad poblacional al regular la natalidad y la fecundación. Así las variaciones de temperatura dadas por aumentos durante el calor del verano y sus disminuciones cuando ocurren lluvias podrían influir en la temperatura óptima para la incubación de los huevos, con lo cual la densidad poblacional de *C. sagemon* en el período lluvioso estaría afectada. Relacionado con esto, se conoce que la gametogénesis, en los caracoles pulmonados terrestres es afectada por la temperatura ambiental, a causa de que las líneas celulares masculina y femenina en los ovotestis muestran una sensibilidad y respuesta diferencial a la influencia de la temperatura ambiental. Esto sugiere que la tasa de reproducción de las poblaciones silvestres puede estar regulada por las condiciones de temperatura existentes en el hábitat. En *Helix aspersa* se realizó un experimento para medir el efecto de la temperatura sobre la gametogénesis independientemente de otros factores ambientales. Los estudios citológicos mostraron que la línea celular masculina es extremadamente sensible a las variaciones de la temperatura ambiental (Gomot de Vaufleury, 2001). Estos resultados podrían explicar la correlación negativa hallada entre la densidad poblacional de *C. sagemon* y la temperatura en el período lluvioso.

La influencia del clima sobre la densidad poblacional puede resultar más severa de lo que se aprecia y tener una acción reguladora sobre la población, incluso sobre la fecundidad, como ocurre en *Helicella virgata* (da Costa) (Pomeroy, 1969). También la temperatura puede influir en la densidad poblacional a través de una selección climática, lo que favorece el color claro del cuerpo en lugares calientes (Cowie, 1990), como se ha demostrado en *Theba pisana*. La población del caracol *Xeropicta vestales* (Pfeiffer) en las montañas de Jerusalén, Israel donde el invierno es más frío desarrolló conchas oscuras, mientras que en la planicie costera donde el invierno es menos frío mostró conchas claras. Las conchas oscuras absorben más radiación que las claras, explicando esta variación de morfos en términos térmicos (Heller y Volokita, 1981).

En relación con la coloración de la concha y el clima, se halló que en los individuos amarillos con y sin bandas de *Cepaea hortensis* Müll. el consumo de oxígeno fue importante a 5° y 20°C. Los individuos con bandas redujeron su consumo de oxígeno a 20°C mientras los individuos sin bandas lo fueron a 5°.

El incremento brusco de la temperatura sólo fue importante en el morfo sin bandas. Ambos morfos mostraron estrategias adaptativas diferentes, existiendo un calentamiento diferencial a causa de la pigmentación diferente (Steigen, 1979). Este mismo asunto se investigó en el caracol africano *Limicolaria martensiana* E. A. Smith, donde el grado de polimorfismo de color puede variar en dependencia de la densidad de la población a causa de la acción selectiva de los depredadores (Owen, 1963). En *Cepaea hortensis*, en Islandia, se encontró que los morfos sin bandas se encontraron bajo el efecto del área causado por la selección climática, siendo más frecuentes en áreas húmedas, frías y oscuras influenciados por el promedio de temperatura diaria condicionando que la frecuencia de morfos cambie abruptamente en pequeña distancias (Arnason y Grant, 1976).

Mientras en otra especie de este género, *Cepaea nemoralis*, la temperatura y la lluvia afectaron la densidad de los morfos (Chang y Emlen, 1993). En *Arianta arbustorum* (L.) la temperatura influyó en la orientación hacia arriba en una superficie inclinada a 24°C; pero a 16°C no existieron diferencias (Baur y Gosteli, 1986).

Entonces, considerando los resultados de las investigaciones en las especies antes mencionadas, podríamos plantear que los procesos de actividad y dormancia pueden afectar la estimación de la densidad poblacional de *Caracolus sagemon*, de forma general. Estos procesos están influenciados por las variaciones estacionales de la temperatura y la humedad relativa, además de los depredadores y la coloración de la concha, como se ha demostrado. Relacionado con esto, los procesos de rehidratación son muy importantes en los caracoles e influyen en la densidad poblacional pues afectan la supervivencia. Se ha demostrado en los moluscos que los cambios estacionales de la temperatura y la humedad relativa condicionan ciclos anuales de actividad y dormancia que afectan la hidratación. Los caracoles terrestres usan dos vías para la rehidratación corporal: nivel de ósmosis y concentración de urea en el líquido corporal después de la desecación y la otra vía es el estado de hidratación después de la rehidratación (Arad, 2001).

Para los individuos juveniles de *Theba pisana*, se observó que pierden más agua que los adultos durante la desecación, por lo que la supervivencia en condiciones naturales de desecación depende de la madurez y el desarrollo ontogenético de los mecanismos para preservar el agua. La economía del agua dependiente de la edad del caracol regula el tiempo de estivación y el establecimiento de un nuevo punto el cual se refleja en el comportamiento de agrupamiento, secreción de un epifragma y una compartimentación selectiva de los líquidos corporales (Arad y Avivi, 1998).

De acuerdo con lo expuesto podría esperarse una mayor mortalidad de los individuos juveniles de *C. sagemon* en Siboney en los períodos de menor humedad. También en relación con la regulación del agua y la temperatura, se ha establecido que durante la locomoción los moluscos terrestres depositan una capa de mucus sobre el cual se mueven y exponen su tegumento a una atmósfera potencialmente secante, lo cual incrementa la pérdida de agua a través de la cavidad paleal a causa de la necesidad del intercambio de gases. Las especies de concha pequeñas son más vulnerables y pierden más agua por la piel que por la orina. A cambio de esta exposición tan peligrosa los gastrópodos ganan el acceso al alimento, cópula, agua y pueden dispersarse. Durante el descanso, los gastrópodos terrestres muestran una variedad de mecanismos pasivos para la conservación del agua, incluyendo la protección directa de su superficie húmeda de las condiciones secas, el resguardo de las temperaturas extremas, la creación de microclimas más favorables y la disminución del intercambio de gases (Cook, 2001).

4.5.3. Densidad poblacional y estacionalidad

El patrón hallado de períodos de 6 meses para los individuos juveniles y el período de 6.8 meses para los individuos adultos en la variación de la densidad poblacional de un caracol endémico cubano, constituye un aporte importante de la presente tesis, al no existir datos previos en el país. Esto indica la existencia de un patrón que coincide con la alternancia de los períodos poco lluviosos y lluviosos, que se suceden cada 6 meses, también mostrado en el patrón medio para los individuos adultos de 5 meses (mayo/diciembre) para los máximos valores de densidad poblacional y 6-7 meses (noviembre-diciembre/mayo-julio) meses y para los valores mínimos de la densidad. Para los individuos juveniles fue de 6 a 7 meses y de 4 a 8 meses para máximos y mínimos valores respectivamente.

Este aumento de la densidad poblacional para los individuos adultos en diciembre (poco lluvioso) y mayo (lluvioso) podría deberse a la incorporación a la clase adulta de los individuos nacidos un año antes. La existencia de cópulas desde mayo hasta septiembre (Capítulo 7, Fig. 7.6) sugiere una garantía de que cada año siguiente se incorporen nuevos adultos a la población. En los individuos juveniles estos aumentos de densidad poblacional durante noviembre y diciembre (poco lluvioso) podrían relacionarse con el reclutamiento de los juveniles a la población provenientes de las cópulas, puestas y eclosiones ocurridas durante los meses finales del período lluvioso (agosto y septiembre, Capítulo 7, Fig. 7.6).

En relación a esto, también los aumentos en el número de los individuos juveniles en mayo y julio probablemente se deben al reclutamiento proveniente de la reproducción de los individuos adultos ocurrida en marzo, mayo y junio (Capítulo 7, Fig. 7.6, 7.9). Respecto a las disminuciones en el número de individuos adultos ocurrida en periodos de 6 meses (enero, poco lluvioso y julio, lluvioso) y para los individuos juveniles de 6 y 7 (noviembre/diciembre, poco lluvioso y mayo/julio, lluvioso) probablemente se debe a la influencia de aumentos de temperatura en los meses de verano y disminuciones durante el invierno (Figs. 4.2, Tablas 4.2 y 4.3). Así en relación con la temperatura parece existir una influencia en ambas clases de edad (Tabla 4.2) determinadas por las variaciones cíclicas de la natalidad y la mortalidad; aunque no podemos descartar cierta influencia de las variaciones en la detectabilidad de los individuos. En otra especie del mismo género que la estudiada en esta tesis, *C. caracolla* en Puerto Rico, se halló que la densidad poblacional fue mayor en formaciones vegetales no antropizadas, y su distribución estuvo influenciada por la dieta y la tasa de pérdida de agua en los meses críticos (Álvarez y Willig, 1993), esto último por aumentos de temperatura.

En Cuba, la estacionalidad de los moluscos terrestres ha sido estudiada en la reproducción de las especies de *Polymita* Beck, con lo cual se dificulta la comparación de los resultados obtenidos en esta tesis para *C. sagemon*. Así se obtuvo que las diferentes especies de *Polymita* presentan una estacionalidad marcada del período reproductivo, desde septiembre hasta febrero (Díaz-Piferrer, 1962; Valdés *et al.*, 1986; Bidart *et al.*, 1989; Iglesias, 1991; Bidart *et al.*, 1992a, b, c, d, 1997); la mayor actividad de cópula para *P. picta nigrolimbata* se detectó en septiembre y octubre (Bidart *et al.*, 1989, 1998).

Como la actividad de reproducción influye en la densidad poblacional, entonces el análisis de los datos anteriores sugiere que para este género de caracoles terrestres durante 6 meses (septiembre-febrero) ocurren cópulas, puestas y eclosiones, con la consiguiente afectación a la densidad poblacional por el reclutamiento de los juveniles nacidos. También podríamos asumir, conociendo la historia natural de este grupo, que en los restantes meses (marzo-agosto) ocurrirá la mortalidad de los individuos adultos. En este género, los individuos usualmente viven de 12 a 18 meses, proceso que ha sido ampliamente citado en la literatura malacológica cubana. En tal caso, la estacionalidad de la densidad poblacional para las especies de *Polymita* podría mostrar periodos de 6 meses, lo cual coincide con las estacionalidad de 6 y 6.8 meses para los individuos juveniles y adultos de *C. sagemon*.

Otros autores, Bidart *et al.* (1989) analizaron la variación estacional de la densidad poblacional de *P. picta nigrolimbata* en Yara, Baracoa, Guantánamo, encontrándose fluctuaciones temporales en el tamaño de la población. En dicha población, el ciclo de vida son 12 meses y el período de reclutamiento tiene lugar al primer mes de la eclosión, en octubre. En condiciones de laboratorio dicha estacionalidad ha sido descrita para *P. picta roseolimbata* por Valdés *et al.* (1986) y para *P. muscarum* por Bidart *et al.* (1998) y Reyes-Tur y Fernández (1998), obteniendo iguales resultados que los anteriores. También para *P. venusta* en Mayarí, Holguín, Reyes-Tur y Ramírez (2002) registraron que las cópulas corresponden a los 10 u 11 meses de nacidos (septiembre) y las puestas y eclosiones tienen lugar de octubre a noviembre. Estos autores también encontraron que existe estacionalidad en la dormancia, permaneciendo los individuos adultos y subadultos en este estado fisiológico desde noviembre a abril. Según lo anterior, cada año durante octubre y noviembre deben observarse aumentos de la densidad poblacional a causa de los reclutamientos, y disminuciones en el período poco lluvioso. Este análisis igualmente aporta periodos de 6 meses, coincidentes con los resultados de la tesis.

La estacionalidad ha sido estudiada en diferentes aspectos, incluyendo la actividad de los moluscos, y conociendo que existe relación entre la densidad poblacional estimada y la actividad de los caracoles terrestres (Cook, 2001) mencionamos algunos ejemplos. En las especies *Candidula unifasciata* (Poiret) y *Helicella itala* (L.), en Europa, ha sido demostrado que el ciclo anual estacional de la actividad está regulado fundamentalmente por las precipitaciones (Oggier, 1998). En relación a esto, debe esperarse un período de 12 meses que influya sobre la densidad poblacional. Este período sería diferente al mostrado por *C. sagemon*, esto puede deberse a la escasa información, que no permite un análisis más profundo para las especies europeas. Mientras que en *Cepaea nemoralis* se observó que durante los meses calientes del verano existió una fuerte correlación entre la densidad y las variables medioambientales, mayor que durante los meses de invierno. Esta correlación puede ser afectada principalmente por la temperatura y las lluvias (Hsueh-Wen y Emlen, 1993). Analizando los datos anteriores en *C. nemoralis* podría existir un período de 6 meses (entre invierno y verano) para la densidad poblacional determinado por dichas variables climáticas.

Este período de 6 meses, coincide con los resultados hallados para *C. sagemon* en esta tesis, donde la temperatura mostró una correlación negativa respecto a la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles (Tabla 4.2, 4.3), con aumentos y disminuciones en ambas clases de edad durante el invierno, primavera y verano (Fig. 4.5) similar a *C. nemoralis*.

La variación estacional también afecta los órganos reproductores. Así Emberton (1985) estudió el sistema reproductivo de *Triodopsis tridentata* (Say) y registró que la glándula de la próstata disminuye de marzo hasta abril, el volumen del útero tiene un pico máximo a finales de mayo y luego disminuye, lo mismo sucede con la glándula del albumen. En esto influye la preparación del sistema reproductor para la época reproductiva, que luego influirá en la densidad poblacional.

En moluscos marinos, Jiménez y Liñero-Arana (2002) encontraron que la comunidad de moluscos en pequeñas praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex Koning en Isla Larga, Bahía de Mochima, Venezuela, presentó una periodicidad de valores mínimos durante noviembre y el máximo en junio. También al estudiar *Margaritifera falcata* (Gould, se registró que el crecimiento de la concha estuvo influenciado por la estacionalidad de las precipitaciones del verano de junio a septiembre. Su densidad espectral flutúa en un período entre seis años y medio a nueve años, donde la frecuencia de oscilación mayor corresponde a períodos de tres a cinco años (Schöne *et al.*, 2007)

4.6. Referencias

- Alfonso, M. A.; Berovides, V. y Rodríguez, M. 1991. Densidad y variación morfológica de *Zachrysia guanensis* (Gastropoda: Camaenidae) en Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 5 (2-3): 97-105.
- Almeida, M. N. y Bessa, E. C. A. 2000. Efeito da densidade populacional sobre o crescimento e a reprodução de *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821) (Mollusca, Xanthonychidae) e *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca: Subulinae). Revta. Bras. Zooc., 2 (1): 97-104.
- Alvarez, J. y Willig, M. R. 1993. Effects of treefall gaps on the density of land snails in the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. Biotropica, 25 (1): 100-110.
- Ansart, A. y Vernon, P. 2004. Cold hardiness abilities vary with the size of the land snail *Cornu aspersum*. Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology, 139 (2): 205-211.
- Arad, Z. 2001. Desiccation and rehydration in land snails: a test for distinct set points in *Theba pisana*. Israel Journal of Zoology, 47 (1): 41 – 53.
- Arad, Z. y Avivi, T. R. 1998. Ontogeny of resistance to desiccation in the bush-dwelling snail *Theba pisana* (Helicidae). Journal of Zoology, 244: 515-526.
- Arnason, E. y Grant, P. R. 1976. Climatic Selection in *Cepaea hortensis* at the Northern Limit of Its Range in Iceland Evolution, 30 (3): 499-508.
- Baur, B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in Alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). Holarctic Ecology, 9 (2): 117-125.
- Baur, B. 1988. Population regulation in the land snail *Arianta arbustorum*: density effects on adult size clutch size and incidence of egg cannibalism Oecologia, 77 (3): 390-394.
- Baur, B. 1990. Seasonal changes in clutch size, egg size and mode of oviposition in *Arianta arbustorum* L. (Gastropoda) from Alpine populations. Zool. Anz., 225 (5-6): 253-264.
- Baur, B. y Baur, A. 1990. Experimental Evidence for Intra- and Interspecific Competition in Two Species of Rock-Dwelling Land Snails. The Journal of Animal Ecology, 59 (1): 301-315.

- Baur, B y Gosteli, M. 1986. Between and within Population Differences in Geotactic Response in the Land Snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). Behaviour, 97 (1-2): 147-160.
- Berovides, V. 1987. Genética ecológica de *Polymita picta roseolimbata* (Mollusca: Pulmonata) en un agroecosistema de la región de Maisí. Tesis Doctoral, Universidad de la Habana, Ciudad de La Habana, Cuba.
- Berovides, V. 1998. Observaciones ecológicas en tres especies de moluscos terrestres. Cocuyo, 7: 27-28.
- Berovides, V. y Milera, J. F. 1983. Notas sobre el polimorfismo del color de en *Polymita picta roseolimbata*. Cien. Biol., 9: 124-128.
- Bidart, L. 1997. Ecología de *Polymita muscarum* Lea, 1834 (Gastropoda: Xanthonychidae) en la provincia Holguín, Cuba. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología y Sistemática, Ciudad de La Habana, Cuba.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989a. Aspectos del nicho ecológico de *Polymita picta nigrolimbata*, *Caracolus sagemon rostrata* y *Coryda alauda strobilus*. Cienc. Biol., 21-22: 30-136.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989b. Moluscos terrestres de Yara, Baracoa, Provincia Guantánamo. Garciana, 17:1-2.
- Bidart, L.; Espinosa, J. y Pérez, A. M. 1989. Dinámica poblacional de *Polymita picta nigrolimbata*. Poeyana, 381.16 pp.
- Bidart, L.; Fernández, A. e Iglesias, C. 1998. Reproducción de *Polymita muscarum* y *Polymita venusta* (Stylommatophora: Helminthoglyptidae). Rev. Biol. Trop., 46 (3): 683-689.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Fernández, A. y Osorio, M. 1995. Estado actual y conservación de las poblaciones de *Polymita muscarum* (Mollusca: Gastrópoda) en la provincia de Holguín. Cocuyo, 3: 29-31.
- Bidart, L.; Milera, J. F. y Osorio, M. 1997. Reclutamiento, crecimiento y densidad poblacional de cinco poblaciones de *Polymita muscarum* en la provincia Holguín. IV Simposio de Zoología. Libro de Programas y Resúmenes. La Habana, Cuba.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Osorio, M. y Reinaldo, E. 1992a. Datos reproductivos de *Polymita muscarum* (Lea) (Mollusca: Pulmonata: Fruticicolidae) en la localidad de “El Yayal” provincia de Holguín. Rep. Inv. Inst. Ecol. Sist. Ser. Zool., 16: 8 pp.

- Bidart, L.; Osorio, M. y Reinaldo, E. 1992b. Ecología de *Polymita muscarum* en la localidad de “El Yayal” provincia de Holguín. Rep. Inv. Inst. Ecol. y Sist. Ser. Zool., 17: 14 pp.
- Bidart, L.; Osorio, M.; Reinaldo, E.; Milera, J. F. y Iglesias, C. 1992c. Nicho ecológico de *Polymita muscarum*, *Liguus fasciatus achatinus* y *Hemitrochus lucipeta*. Cienc. Biol., 2: 9-19.
- Bidart, L.; Socarrás, A.; Iglesias, C.; Reyes, M. y Hidalgo-Gato, M. 1992d. Aspectos del ciclo de vida de *Polymita muscarum muscarum* y *Polymita picta nigrolimbata* en el laboratorio. Reporte de Investigación IES/ACC.12 pp.
- Cameron, R. A. D.; Mylonas, M.; Triantis, K.; Parmakelis, A. y Vardinoyannis, K. 2003. Land snail diversity in a square kilometre of Cretan maquis: modest species richness, high density and local homogeneity. J. Moll. Stud., 69: 93-99.
- Cowie, R. H. 1984. Density, dispersal and neighbourhood size in the land snail *Theba pisana*. Heredity, 52: 391-401.
- Cowie, R. H. 1990. Climatic selection on body colour in the land snail *Theba pisana* (Pulmonata: Helicidae). Heredity, 65: 123-126.
- Cook, A. 2001. Behavioral ecology: On doing the right thing, in the right place at the right time. Chapter 13: 447-487. En: Baker, G. editor. The biology of Terrestrial Molluscs. Hamilton, New Zealand, 560 pp.
- Chang, H-W. y Emlen, J. M. 1993. Seasonal variation of microhabitat distribution of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. Oecologia, 93 (4): 501-507.
- Dan, N. y Bailey, S. E. R. 1982. Growth, mortality, and feeding rates of the snail *Helix aspersa* at different population densities in the laboratory, and the depression of activity of helicid snails by other individuals, or their mucus. J. Moll. Stud., 48: 257-265.
- Díaz-Piferrer, M. 1962. Reproduction of *Polymita muscarum* (Lea) Cuban tree snail. Caribb. J., 2 (2): 59-61.
- Dupont-Nivet, M.; Coste, V.; Coinon, P.; Bonnet, J. C. y Blanc, J. M. 2000. Rearing density effect on the production performance of the edible snail *Helix aspersa* Müller in indoor rearing. Ann. Zootech., 49: 447-456.
- Emberton, K. C. 1985. Seasonal changes in the reproductive gross anatomy of the land snail *Triodopsis tridentata tridentata* (Pulmonata: Polygyridae). Malacologia, 26 (1-2): 225-239.

- Fernández, A. 1990. Ecología de *Polymita muscarum* (Gastrópoda: Fruticolidae) en la provincia de Holguín. Rev. Biol. Trop., 4 (1): 3-13.
- Fernández, A. y Berovides, V. 1995. Cambios mensuales en la morfología y abundancia de *Liguus fasciatus* (Gastropoda: Bulimulidae) en la provincia de Holguín, Cuba. Rev. Biol. 9: 45-57.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Agüero, R. 1995. Altura al suelo de moluscos arborícolas; un mecanismo de termorregulación. Garciana, 23: 6-7.
- Fernandez, A.; González, A. y Reyes, E. 1998. Population density of *Polymita sulphurosa* Morelet (Mollusca: Helminthoglyptidae) in the Yaguaneque Hill, Holguín Province, Cuba: A conservacionist alarm. Of Sea and Shore, 21 (1): 49-52.
- Fernández, A.; Peña, C.; González, P. y Monteagudo, S. 2000a. Ecological niche of *Polymita muscarum* (Lea) and other land snail in the Pesquero Nuevo Beach lagoon, Rafael Freyre, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 23 (3): 125-130.
- Fernández, A.; Peña, C.; Hernández, J. A. y Monteagudo, S. 2000b. Geographical distribution on *Polymita* and their relationships with plant species of *Polymita muscarum* (Mollusca: Pulmonata) in Pesquero Nuevo, Rafael Freyre, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 22 (4): 195-200.
- Fernández, I.; Díaz, L. M.; Camacho, A. y Berovides, V. 1996. Situación de *Liguus fasciatus* en la cayería Noreste de Villa Clara (Mollusca: Gastropoda). Cocuyo, 5: 9-10.
- Fernández, I. y Perera, G. 1997. The influence of some environmental factors on the distribution of the different morphs of *Liguus fasciatus sanctamariae* in Santa Maria, Cuba. Malacological Review, 30: 71-76.
- Galardi, K. 2006. Ecología de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) y *Coryda alauda* (Ferussac, 1821) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. 71 pp.
- Greenwood, J. J. D. 1974. Effective Population Numbers in the Snail *Cepaea nemoralis*. Evolution, 28 (4): 513-526.
- Gomot de Vaufleury, A. 2001. Regulation of Growth and reproduction, p. 331-335. En: The biology of terrestrial molluscs, (Barker, G. M., ed) Hamilton, New Zealand. 557 pp.
- Heller, J. 2001. Life history strategies, p. 413-445. En: The biology of terrestrial molluscs (Barker, G.M. ed.) Hamilton, New Zealand, 557pp.

- Heller, J. R. y Ittiel, H. 1990. Natural history and population dynamics of the land snail *Helix texta* in Israel (Pulmonata: Helicidae). J. Moll. Stud., 56: 189-204.
- Iglesias, C. 1991. Aspectos de la reproducción, crecimiento y alimentación de tres especies del género *Polymita*. Tesis de Ingeniería Pecuaria. 93 pp.
- Iglesias, J.; Santos, M. y Castillejo, J. 1996. Annual activity cycles of the land snail *Helix aspersa* Müller in natural populations in North-Western Spain. J. Moll. Stud. , 62: 495-505.
- Jess, S. y Marks, R. J. 1995. Population density effects on growth in culture of the edible snail *Helix aspersa* var. *maxima*. J. Moll. Stud., 61: 313-323.
- Jiménez, M. y Liñero-Arana, I. 2002. Moluscos en praderas de *Thalassia testudinum* en Isla Larga, Bahía de Mochima, Edo. Sucre, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente, 41 (1-2): 55-65.
- Kemp, P. y Bertness, M. D. 1984. Snail Shape and Growth Rates: Evidence for Plastic Shell Allometry in *Littorina littorea*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 81 (3): 811-813.
- Kleewein, D. 1999. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) J. Moll. Stud. , 65: 303-315.
- Lauranzón, B. 2002. Uso de recursos por *Caracolus sagemon* (Beck) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 52 pp, 11 figs.
- Lazaridou-Dimitriadou, M. y Saunders, D. S. 1986. The influence of *humidity*, photoperiod, and temperature on the dormancy and activity of *Helix lucorum* L. (Gastropoda: Pulmonata). J. Moll. Stud., 52:180-189.
- Lincoln, B. J.; Simpson, T. R. E. y Keddie, J. L. 2004. Water vapour sorption by the pedal mucus trail of a land snail colloids and surfaces B. Biointerfaces, 33 (3-4): 251-258.
- Lomba, A. 2005. Moluscos, p. 48-50. Arturo Kirkonnell Páez, Douglas F. Stotz y Jennifer Shopland, eds. Cuba: Sierra de Cubitas. Rapid Biological Inventories Report, 07. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 1998. Moluscos en Nipe -Sagua-Baracoa , p. 736-780. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos Nipe-Sagua-Baracoa IV. BIOECO. Santiago de Cuba.

- Maceira, D. 1999. Notas sobre la malacocenosis de Monte Iberia (Baracoa, Guantánamo). *Cocuyo*, 9:13.
- Maceira, D. 2000a. Malacocenosis del Matorral Xeromorfo en Punta de Maisí, Guantánamo, Cuba. *Biodiversidad de Cuba Oriental*, 4: 58-61.
- Maceira, D. 2000b. Moluscos en Sierra Maestra, p. 607-643. En: *Diversidad biológica de los macizos montañosos de Sierra Maestra II*. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2000c. Ampliación de la distribución geográfica para moluscos terrestres en la Sierra Maestra, Cuba Oriental. *Biodiversidad de Cuba Oriental*, 5: 73-80.
- Maceira, D. 2001. Moluscos de los Macizos Montañosos Orientales, p. 718-759. En: *Diversidad biológica de los macizos montañosos orientales III*. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Maceira, D. 2005a. Terrestrial Mollusks, p. 117-119. En: *Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10*. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2005b. Terrestrial Mollusks, p. 184-186. En: *Cuba: Parque Nacional Alejandro de Humboldt. Rapid Biological Inventories. Report, 14*. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2005c. Terrestrial Mollusks, p. 129-130. En: *Cuba: Parque Nacional La Bayamesa. Rapid Biological Inventories. Report, 13*. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D. 2006. Terrestrial Mollusks, p. 109-110. En: *Cuba: Pico Mogote. Rapid Biological Inventories. Report, 9*. The Field Museum, Chicago, USA.
- Maceira, D.; Reyes-Tur, B.; Fernández, A.; Lauranzón, B. 2005. Estado de poblaciones de las especies del género *Polymita* Beck, 1837. BIOECO-WWF. 53 pp. Santiago de Cuba, Cuba.
- Machin, J. 1972. Water exchange in the mantle of a terrestrial snail during periods of reduced evaporative loss. *Journal of Experimental Biology*, 57: 103-111.
- Milera, J. F. y Martínez, J. R. 1987. *Polymita*. Editorial Científico Técnica. Ciudad de la Habana. 70 pp.
- Moran, S. 1989. Weather- and population density-induced infantilism in the land snail *Theba pisana* in a semi-arid climate *International Journal of Biometeorology*, 33 (2): 101-108.

- Odongo-Aginya, E. I.; Kironde, F. K.; Kabatereine, N. B.; Kategere, P.; Kazibwe, F. 2008. Effect Of Seasonal Rainfall And Other Environmental Changes, On Snail Density And Infection Rates With *Schistosoma mansoni* Fifteen Years After The Last Snails' Study In Kigungu, Entebbe, Uganda. East African Medical Journal 85 (11): 556-563.
- Oggier, P. 1998. Circadian and year-round activity of the land snails *Candidula unifasciata* and *Helicella itala* in grasslands of Swiss Jura mountains (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae). Malak. Abh. Mus. Tierkd. Dresden, 19 (10): 89-101.
- Oliveira, C. S. de; Vasconcellos, M. C. y Pinheiro, J. 2008. The population density effects on the reproductive biology of the snail *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821) (Mollusca: Gastropoda). Braz. J. Biol., 68 (2): 367-371.
- Oosterhoff, L.M. 1976. Variation in growth rate as an ecological factor in the land snail *Cepaea nemoralis* (L). Neth. J. Zool., 27:1-132.
- Owen, D. F. 1963. Polymorphism and population density in the African land snail, *Limicolaria martensiana*. Science, 140 (3567): 666-667.
- Perry, R. y Wallace, A. 1991. Shell size and population density in large helicid land snails. The Journal of Animal Ecology, 60 (2): 409-421.
- Pollard, E. 1975. Aspects of the ecology of *Helix pomatia* L. J. Anim. Ecol., 44: 305-329.
- Pomeroy, D. 1969. Some aspects of the ecology of the land snail, *Helicella virgata*, in South Australia. Australian Journal of Zoology, 17 (3): 495 – 514.
- Prior, D. 1985. Water-regulatory behaviour in terrestrial gastropods. Biological Reviews, 60 (3): 403 – 424.
- Puente, G. 2001. Regionalización climática de los macizos montañosos orientales, p. 14-25. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos orientales I. BIOECO, Santiago de Cuba.
- Reyes-Tur, B. 2004. Ecología y Biología reproductiva de *Polymita venusta* (Gmelin, 1792). Tesis doctoral. Universidad de Oriente. 127 pp.
- Reyes-Tur, B. y Fernández, A. 1998. Ciclo de vida y actividad reproductiva de *Polymita muscarum*, en condiciones de laboratorio. Cocuyo, 7: 14-17.

- Reyes-Tur, B. y Ramírez, O. 2002. Dinámica de los subnichos ecológicos en el molusco terrestre *Polymita venusta* (Gmelin 1792), (Stylommatophora: Helminthoglyptidae) en Mayarí, Cuba. Rev. Biol., 16 (2): 75-78.
- Rodríguez, F. y Roteta, S. 1994. Estudio de la población de *Polymita venusta* en la Meseta de Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Oriente. 60 pp.
- Rodríguez, F. y Roteta, S. 1997. Notas sobre la población de *Polymita venusta* (Mollusca: Helminthoglyptidae) en la Meseta de Santiago de Cuba. Biodiversidad de Cuba Oriental, 2: 42-44.
- Secrest, M. F.; Willig, M. R. y Peppers, L. 1996. The Legacy of Disturbance on Habitat Associations of Terrestrial Snails in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Biotropica, 28 (4): 502-514.
- Sherley, G. H.; Stringer, I. A. N.; Parrish, G. R. y Flux, I. 1998. Demography of two land snail populations (*Placostylus ambagiosus*, Pulmonata: Bulimulidae) in relation to predator control in the far north of New Zealand. Biological Conservation, 84 (1): 83-88.
- Schöne, B. R.; Page, N. A.; Rodland, D.; Fiebig, J.; Baier, S.; Helama, S. O. y Oschmann, W. 2007. ENSO-coupled precipitation records (1959–2004) based on shells of freshwater bivalve molluscs (*Margaritifera falcata*) from British Columbia. International Journal of Earth Sciences, 96 (3): 525-540.
- Sidel'nikov, A. P. y Stepanov, II. 2000. Effect of the population density on growth and regeneration in the snail *Achatina fulica*. Izv Akad Nauk Ser Biol., 5: 525-32.
- Solem, A. 1992. Camenid land snails from southern and eastern South Australia, excluding Kangaroo Island. Records of the South Australian Museum. Monograph Series, 2: 425 pp.
- Steigen, A. L. 1979. Temperature effects on energy metabolism in banded and unbanded morphs of the snail *Cepaea hortensis* Müll. Oecologia, 41 (2): 163-173.
- Tadeo, R. P.; Alfonso, M. A. y Berovides, V. 1999. Ecología de *Zachrysia guanensis costulata* (Gastrópoda: Camaenidae) de la Sierra de San Carlos, Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 13 (2-3): 95-102.
- Tilling, S.M. 1985. The effects of density and interspecific interaction on mortality in experimental populations of adult *Cepaea* (Held.) Biological Journal of the Linnean Society, 24 (1): 61–70.

- Valdes, G.; Berovides, V. y Milera, J. F. 1986. Ecología de *Polymita picta roseolimbata* Torre, 1950, en la región de Maisí, Cuba. Cienc. Biol., 15: 77-93.
- Vargas, T. y García, Y. 1996. Polimorfismo genético de *Polymita muscarum* (Lea, 1834) y su relación con algunas variables ecológicas en Gibara, Holguín. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 28 pp.
- Williamson, P.; Cameron, R. A. D. y Carter, M. A. 1977. Population dynamics of the land snail *Cepaea nemoralis* L.: A six-year study. J. Anim. Ecol., 46: 181-194.
- Yoram, Y. T. 1970. The Effect of Predation on population densities of some desert snails. Ecology, 51 (5): 907-911.

Capítulo 5. Relación entre la estructura de la vegetación y la densidad poblacional

5.1. Introducción

Analizando el estudio de la relación entre los moluscos terrestres cubanos y la vegetación podemos decir que éste ha sido en dos sentidos. El primero de ellos se refiere a sólo relacionar las plantas utilizadas, sustrato usado (tallo, tronco, haz y envés de las hojas), tipo de formación vegetal y flora de las parcelas o transectos. El segundo se refiere al estudio de la estructura de la vegetación en relación con la abundancia de los caracoles terrestres y morfos de coloración, empleando métodos multivariados.

De tal forma la malacofauna terrestre de la terraza costera en Yara, Baracoa, Guantánamo, estuvo en relación con la vegetación. Predominaron *Suriana maritima* L., *Lantana trifolia* L., *Metopium toxiferum* Krug & Urb y *Cocothrinax bermudezii* León (Bidart y Espinosa 1989 a, b). Dichos autores consideraron el uso de la vegetación por *C. sagemon*.

Un caso nunca más repetido, el estudio de la comunidad malacológica en cuatro formaciones vegetales (Pérez *et al.*, 1996) aportó que la inexistencia de dosel en la vegetación fue la causa de la temperatura elevada y la baja humedad del suelo. Se obtuvo que los metales pesados en el suelo constituyen un factor limitante para el establecimiento de los moluscos terrestres. Un caso más general fue el estudio de la composición malacológica de los bosques pluviales de la Región Oriental de Cuba (Maceira y Lauranzón, 2008).

En relación con el área de estudio, se halló que durante el período poco lluvioso la densidad de los individuos adultos *C. sagemon* en Siboney, se encuentra correlacionada con la variación de la cobertura del suelo (Galardi, 2006). Mientras que durante el período lluvioso, dicho autor, no registró asociación estadística entre la variación de la densidad poblacional de ejemplares adultos y juveniles con las variables de la estructura de la vegetación.

La mayoría de los estudios de la relación entre la vegetación y un caracol corresponden a especies de *Polymita* Beck. Para *P. sulphurosa* en Yaguaneque se identificó que los cambios en la estructura de la vegetación se deben a la tala, fuego y fragmentación que ocasionan disminución de la densidad poblacional (Fernández *et al.*, 1998). La población de este caracol endémico y amenazado utiliza mayormente las plantas *Erithalis fruticosa* L., *Dipholis salicifolia* (L.), *Smilax havanensis* Jacq., *Comocladia dentata* Jacq., *Bursera simaruba* (L.), *Metopium brownei* (Jacq.) y *Morinda roioi* L. usando sus ramas, tallos, haz y envés de la hojas (Reyes *et al.*, 2000).

Para *P. venusta* habitando el Matorral xeromorfo costero y subcostero en Sardinero, Santiago de Cuba, se registró el uso de 44 especies vegetales (23 arbustos, 12 árboles, 7 lianas, 2 herbáceas) pertenecientes a 26 familias. De éstas se destacaron *Eugenia* sp., *Acacia farnesiana* (L.) Willd y *Croton lucidus* L., estudiando su rechazo y preferencia (Reyes-Tur y González, 2003). Continuando el estudio se detectó que la altura de la vegetación, el recubrimiento del estrato 1 y el diámetro a la altura del pecho influyen sobre la densidad poblacional de *P. venusta* (Reyes-Tur, 2004).

En *P. muscarum* se estudió el uso que realiza de la vegetación en Bosque siempreverde (Fernández *et al.*, 2000). Mientras que la mayor densidad de esta especie fue observada en el bosque micrófilo costero y subcostero con afectaciones en su estructura debido a transformaciones vegetales. Los bosques semidecíduos afectados por el pastoreo, desarrollo forestal y cultivos agrícolas presentaron densidades intermedias. La mayor afectación a la estructura de la vegetación ocurrió en el Yayal, Holguín donde también se detectaron las densidades más bajas para *P. muscarum*. Un caso extremo lo fue Nicaro, donde la explotación minera causó la extirpación de la población allí existente tiempo atrás (Bidart *et al.*, 1995). Los autores anteriores demostraron que el grado de conservación de las poblaciones de *P. muscarum* está en relación con el grado de modificación de las formaciones vegetales. Lo anterior está relacionado con lo planteado por Berovides *et al.* (1987) quienes explicaron que los cambios drásticos que eliminan o reducen la vegetación afectan el tamaño de la población de *Polymita* y su densidad fenotípica, que es el reflejo de su diversidad genética.

También se conoce que el grado de xerofitismo dado por la altura de la vegetación y su formación espinosa incidió en el aumento de la frecuencia del morfo de concha blanca de *P. muscarum* y la disminución del morfo de conchas con bandas negras (Alfonso y Fernández, 1986). Los autores indicaron una selección climática por la intensidad de la radiación solar, donde las conchas blancas se calientan menos que las oscuras. Se observó a *P. muscarum* sobre 36 especies de plantas, prefiriendo ramas, tallos y envés de la hojas para el descanso diurno (Fernández, 1990). Para *P. picta roseolimbata* se registraron 20 especies vegetales, estando con más frecuencia sobre *Eugenia* sp. (Guairaje), empleando mayormente el envés de la hoja (Valdés *et al.*, 1986).

La anterior preocupación por la afectación de la estructura de la vegetación y sus implicaciones sobre las especies de *Polymita* fue analizada por Maceira *et al* (2005) quienes determinaron que tales afectaciones causan la disminución y extirpación de muchas poblaciones de las especies de este género endémico. En otra especie, *Liguus fasciatus sanctamariae* Pequeño, el estudio de la influencia de la estructura de la vegetación sobre diferentes morfos identificó a la cobertura del suelo, cobertura del dosel, dispersión de los árboles, diámetro a la altura del pecho y la densidad de árboles como los factores más importantes (Fernández y Perera, 1997).

En otro país, México, se obtuvo que el bosque de *Quercus-Pinus-Pseudotsuga* fue el más rico en especies de moluscos terrestres, debido a la acumulación de hojarasca y suelos húmicos. En el pastizal y cultivos se halló la segunda riqueza más alta de especies, debido a la disponibilidad de una fuente de alimento todo el año. En los climas semicálido-subhúmedo y templado-húmedo, se halló el mayor número de especies debido a la permanente humedad y temperatura templada (Correa, 1993).

En relación con la hojarasca, para *Ovachlamys fulgens* en Costa Rica, se encontró que los factores más importantes correlacionados con su abundancia fueron la profundidad, composición y abundancia de la hojarasca, densidad y composición de la vegetación herbácea y humedad relativa (Barrientos, 2000). Sin embargo Getz y Uetz (1994) no hallaron correlaciones entre la abundancia de ninguna especie y la densidad de la vegetación herbácea, la disponibilidad de la hojarasca de los árboles, porcentaje de cobertura de la hojarasca, tallos leñosos, líquenes y profundidad de la hojarasca.

Además de los factores antes relacionados varios autores han observado que la distribución espacial y la abundancia de los moluscos terrestres está influenciada por diversos factores abióticos: en el suelo con su pH, calcio y textura (Labaune y Magnin, 2001; Outeiro *et al.*, 1993; Hermida *et al.*, 1995; Locasciulli y Boag, 1987; Pérez *et al.*, 1996), en composición forística y estructura de la vegetación (Labaune y Magnin, 2001; Wäreborn, 1969; Boag and Wishart, 1982; Cliff *et al.*, 1982; Pérez *et al.*, 1996; Reyes-Tur, 2004; Galardi, 2006), el clima con la temperatura, humedad y precipitaciones (Labaune y Magnin, 2001; Boag, 1985; Getz y Uetz, 1994; Pérez *et al.*, 1996), y sus interacciones (Cameron, 1986).

Además, Barker y Mayhill (1999) señalaron que la cobertura del dosel de los árboles, la altura del dosel, la diversidad florística, la altitud, la masa de hojarasca y el pH de la hojarasca determinaron la distribución de las especies, mientras que la riqueza de especies se asoció con sitios de alta diversidad florística y el pH de la hojarasca en una comunidad de gasterópodos terrestres en Nueva Zelanda.

5.2. Objetivos

- Conocer la relación existente entre la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* y la estructura de la vegetación.

5.3. Materiales y métodos

5.3.1. Densidad poblacional

El estudio de la densidad poblacional de *Caracolus sagemon* para esta tesis se realizó desde noviembre, 1999 hasta octubre, 2003 (cuatro años) y se definieron los períodos poco lluvioso (noviembre-abril) y lluvioso (mayo-octubre) según Puente (2001). En meses previos al estudio se seleccionaron 10 parcelas, al azar, de 4 x 4 m (16m²) en el Matorral xeromorfo costero y subcostero. Las parcelas se numeraron consecutivamente y su área se delimitó con cinta blanca. Cada parcela se revisó una vez al mes, cada hora durante 24 horas durante los cuatro años de trabajo iniciando la primera revisión a las 16:00 horas. Se revisó exhaustivamente la vegetación para la localización de los individuos, los cuales fueron marcados según el método de Bidart *et al.*, (1992). Se consideró un ejemplar como adulto por la presencia de peristoma engrosado, labio replegado y callo basal cubriendo el ombligo (Solem, 1992), y un ejemplar juvenil todo lo contrario.

Se calcularon los valores promedio de las 10 parcelas de la densidad poblacional de los individuos adultos (PPPDensad) y juveniles (PPPDensjuv) por período poco lluvioso y lluvioso de cada año (cuatro períodos poco lluviosos y cuatro períodos lluviosos). Otros detalles relativos a la obtención de datos sobre la densidad poblacional pueden ser consultados en el Capítulo 4, acápites 4.3.1 y 4.3.2.

5.3.2. Estructura de la vegetación

Para el estudio de la estructura de la vegetación se utilizaron las mismas 10 parcelas, al azar, de 4 x 4 m (16m²) empleadas para el estudio de la densidad poblacional (Capítulo 4, acápites 4.3.1). Se aplicó el método de Noom (1981) a las variables cobertura del dosel (CODO), cobertura del suelo (COSU) y al recubrimiento de los cuatro estratos de vegetación definidos a continuación. Dichos recubrimientos se estimaron con la pizarra de densidad dividida en cuatro estratos: R1 (0-30cm), R2 (30-100cm), R3 (100-200cm) y R4 (200-300cm). La cobertura del dosel y la cobertura del suelo se estimaron al observar a través de un tubo ocular. El observador camina a lo largo de las líneas de transecto en las parcelas mirando hacia arriba y hacia abajo haciendo 10 mediciones que corresponde a un transecto. Cada medición corresponde a una lectura. Las lecturas “+” y “-” significan presencia y ausencia respectivamente de vegetación verde en el punto de intercepción de los hilos cruzados.

La vegetación verde dentro de un metro de suelo se registra de idéntica forma excepto que el observador mira hacia abajo a través del tubo ocular, sosteniéndolo a la misma altura. La cubierta de vegetación y del suelo se registran como porcentajes $(\text{entradas}/10) \times 100$. La pizarra de densidad se colocó en cada uno de los cuatro puntos donde las líneas del transecto interceptan los bordes del círculo. Se realizan diez lecturas desde el centro del círculo mirando a lo largo de cada transecto por el Norte, Sur, Este y Oeste. Para estudiar los estratos de vegetación empleando la pizarra de densidad, el observador cuenta la cantidad de cuadrados (al menos su 50% cubierto) dentro de cada estrato, que están cubiertos de vegetación por el follaje. Los dos primeros niveles se leen en posición agachada, y los dos últimos en posición parada. La cobertura de *Tillandsia fasciculata* (COTF) fue medida por la circunferencia (cm) que forma el individuo integrado por los diferentes clones de esta especie vegetal.

Las variables de la estructura de la vegetación fueron medidas, para cada parcela, durante tres meses en cada período climático una vez al mes (enero, febrero, marzo para el período poco lluvioso y julio, agosto, septiembre para el período lluvioso) aceptando el criterio de que estos meses representan la influencia del período climático a que corresponden (Montenegro, 1990 y Viña, 1978). Se obtuvo un valor promedio para cada variable de la estructura de la vegetación en cada una de las 10 parcelas y en cada período climático de seca y lluvia, a partir de las tres mediciones realizadas a la vegetación. No se realizaron mediciones en los meses iniciales del período poco lluvioso (noviembre y diciembre) para evitar la posible influencia de la temporada ciclónica, la cual según Montenegro (1990) finaliza el 30 de noviembre. Tampoco se realizaron mediciones en los meses iniciales del período lluvioso (mayo, junio) y en los meses finales de ambos períodos climáticos (abril, poco lluvioso y mayo, lluvioso) para evitar la posible influencia de la proximidad entre ambos períodos climáticos.

5.3.3. Procesamiento estadístico de los datos

Para estudiar la asociación estadística entre el promedio por período climático de las variables de la estructura de la vegetación y el promedio en los mismos períodos de la densidad poblacional de los individuos adultos (PPPDensad) y juveniles (PPPDensjuv) (variables dependientes) se empleó el Análisis de Regresión Lineal Múltiple por pasos. Para las variables independientes (COTF, COSU, CODO, R1, R2, R3, R4) se aplicó la transformación de escala $\arcsen \sqrt{\%}$ para obtener la normalidad de los datos.

De esta manera, en las regresiones del período poco lluvioso se usaron como variables dependientes los valores medios de cada parcela en seca, y en los meses del período lluvioso se usaron los valores medios de cada parcela en lluvia. Debido a las interacciones que se producen entre las variables independientes (estructura de la vegetación) seleccionadas en un modelo de Regresión Lineal Múltiple, es posible que el signo positivo o negativo que muestre determinado coeficiente estandarizado no se corresponda con la naturaleza del proceso biológico en estudio. Para detectar el signo de la relación entre la densidad de caracoles y cada variable independiente sin la influencia de otras se realizó un análisis de Regresión Lineal Simple con cada una de ellas. Todos los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa STATISTICA 6.0, StatSoft.

5.4. Resultados

5.4.1. Individuos adultos

Se detectó que la densidad poblacional de los individuos adultos está relacionada con la estructura de la vegetación para los dos primeros períodos poco lluviosos, noviembre-abril, 1999-2000, 2000-2001 (Tablas 5.1, 5.2, 5.3), con un modelo diferente en cada caso; mientras que para los dos últimos no se encontró un modelo significativo. Para el primer período poco lluvioso se obtuvo el mayor número de variables de la estructura de la vegetación que regularon, con alta influencia, las variaciones de la densidad poblacional (Tablas 5.1, 5.2, 5.3). Mientras que el segundo período climático mostró la mitad compartida de tales variables (Tabla 5.1) de la vegetación, las más próximas al suelo, con una menor influencia (Tabla 5.2). En ambos períodos climáticos (noviembre-abril, 1999-2000, 2000-2001) la densidad de los individuos adultos estuvo favorecida (atendiendo al signo de la regresión simple, Tabla 5.3) por aumentos de la cobertura del suelo, de la cobertura de *T. fasciculata* y del recubrimiento R1. La cobertura del dosel, y los recubrimientos R2 y R4 mostraron menor importancia, sólo restringidos a un período poco lluvioso (Tabla 5.1, 5.3).

Hubo mayor número de períodos lluviosos en los cuales la estructura de la vegetación mostró asociación con la densidad poblacional de los individuos adultos que respecto al período poco lluvioso. Se detectaron tres períodos climáticos con la existencia de un modelo propio para cada uno. Las coberturas del dosel y de *T. fasciculata* así como el recubrimiento del estrato 2 se relacionaron positivamente con la densidad de los individuos adultos, mientras la cobertura del suelo lo fue negativamente. Los recubrimientos R1, R3 y R4 mostraron una menor relación, positiva con la estructura de la vegetación (Tablas 5.1, 5.2, 5.3).

Tabla 5.1. Análisis de Regresión Lineal Múltiple y coeficientes de regresión obtenidos para la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles durante los periodos poco lluviosos y lluviosos. COSU (Cobertura del suelo), R 1, R2, R3, R 4 (Recubrimiento de los estratos de vegetación 0-30cm, 30-100cm, 100-200cm y 200-300cm respectivamente), COTF (Cobertura de *Tillandsia fa sciculata*), CODO (Cobertura del dosel). El orden de las variables se corresponde con el de selección en el análisis de regresión. Se omitieron los periodos climáticos donde no se obtuvieron modelos.

Clases de edad	Periodos climáticos	Variables					
Adultos	Noviembre 1999- Abril 2000	COSU beta= 0.77	R1 beta= -1.2	R2 beta= 0.89	R4 beta= -0.58	CODO beta= -0.58	COTF beta= -0.27
	Noviembre 2000- Abril 2001	COTF beta= 0.55	COSU beta= 0.63	R1 beta= -0.55			
	Mayo- octubre 2000	R1 beta= 0.62	COSU beta= -0.87	R2 beta= 0.66			
	Mayo- octubre 2001	R4 beta=1.16	COSU beta= -0.47	COTF beta= 0.28	CODO beta= -0.31		
	Mayo- octubre 2002	R3 beta= 4.44	R2 beta= -3.4	CODO beta= -1.1	COTF beta= -0.30		
Juveniles	Noviembre 2000 - Abril 2001	COTF beta= 0.67	R1 beta= 0.64	R4 beta= -0.98	R3 beta= 0.52	CODO beta= -0.18	
	Noviembre 2002 - Abril 2003	COTF beta= 0.57	CODO beta= -0.36				
	Mayo - octubre 2001	COTF beta= 0.97	R3 beta= 1.99	R4 beta= -2.0	CODO beta= 0.60		
	Mayo- octubre 2002	COTF beta= 0.71	R1 beta= 0.50				
	Mayo- octubre 2003	COTF beta= 0.79	R4 beta= 0.31				

5.4.2. Individuos juveniles

Durante el período poco lluvioso se obtuvieron dos modelos diferentes (para noviembre, 2000 – abril, 2001 y noviembre 2002 – abril 2003) que explican en cada caso la densidad poblacional de los individuos juveniles. En ambos coinciden la asociación positiva de la cobertura de *T. fasciculata* y negativa de la cobertura del dosel. Los recubrimientos de los estratos R1, R3 y R4 tuvieron menor importancia; mientras el recubrimiento R2 no tuvo influencia alguna. Durante el período lluvioso la densidad poblacional de los individuos juveniles estuvo asociada positivamente con la cobertura de *T. fasciculata* y el recubrimiento R4. La cobertura del dosel y los recubrimientos R1 y R3 mostraron menor relación, pues sólo se observaron en un período determinado (Tablas 5.1, 5.2, 5.3). Al igual que para el período poco lluvioso, el aumento de la cobertura de *T. fasciculata* constituye la variable más importante para la densidad poblacional en esta clase de edad, estando presente en todos los modelos obtenidos (Tablas 5.1, 5.2, 5.3).

Tabla 5.2. Coeficientes de correlación y de determinación, y test de significación de los modelos de Regresión Lineal Múltiple que explican la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles durante los períodos poco lluviosos y lluviosos. Entre paréntesis los grados de libertad del análisis de varianza.

Adultos período poco lluvioso			Adultos período lluvioso		
Período climático	Nov. 1999- Abl. 2000 (6,3)	Nov. 2000- Abl. 2001 (3,6)	Mayo-oct., 2000 (3,6)	Mayo-oct., 2001 (4,5)	Mayo-oct., 2002 (4,5)
R ² Múltiple	0.9685	0.7905	0.7618	0.8033	0.8077
R ² Ajustada	0.9057	0.6857	0.6428	0.6459	0.6540
F	15.4144	7.5468	6.3987	5.1048	5.2529
p	0.0234	0.0184	0.0267	0.0516	0.0489
Juveniles período poco lluvioso			Juveniles período lluvioso		
Período climático	Nov. 2000-Abl. 2001 (5,4)	Nov. 2002- Abl. 2003 (2,7)	Mayo-oct. 2001 (4,5)	Mayo-oct. 2002 (2,7)	Mayo-oct. 2003 (2,7)
R ² Múltiple	0.9161	0.6112	0.8869	0.7364	0.5703
R ² Ajustada	0.8114	0.5001	0.7965	0.6611	0.4476
F	8.7439	5.5022	9.8077	9.7793	4.6469
p	0.0282	0.0366	0.0138	0.0094	0.0419

Tabla 5.3. Análisis de Regresión Lineal Simple y coeficientes de regresión obtenidos para la corrección de lo signos positivo y negativo en los modelos que explican la variación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles durante los períodos poco lluviosos y lluviosos. COSU (Cobertura del suelo), R 1, R2, R3, R 4 (Recubrimiento de los estratos de vegetación 0-30cm, 30-100cm, 100-200cm y 200-300cm respectivamente), COTF (Cobertura de *Tillandsia fasciculata*), CODO (Cobertura del dosel). Se omitieron los períodos climáticos donde no se obtuvieron modelos. Los espacios en blanco indican ausencia de la variable de vegetación en dicho período climático.

Individuos adultos	noviembre, 1999	noviembre, 2000	mayo-octubre 2000	mayo-octubre 2001	mayo-octubre 2002
variables de vegetación	abril, 2000	abril, 2001			
CODO	-0.04			0.43	0.28
COTF	0.18	0.63		0.47	0.08
COSU	0.53	0.35	-0.09	-0.02	
R1	0.30	0.39	0.56		
R2	0.007		0.48		0.46
R3					0.60
R4	-0.37			0.68	
Individuos juveniles	noviembre, 2000	noviembre, 2002	mayo-octubre 2001	mayo-octubre 2002	mayo-octubre 2003
variables de vegetación	abril, 2001	abril, 2003			
CODO	-0.41	-0.56	0.39		
COTF	0.72	0.70	0.76	0.69	0.69
COSU					
R1	0.17			0.48	
R2					
R3	-0.23		0.31		
R4	-0.37		0.35		0.07

En general, no fue posible hallar un modelo que explique el comportamiento de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles respecto a la estructura de la vegetación para todos los períodos climáticos. Para los individuos adultos esta inexistencia de relación correspondió a los períodos noviembre, 2001 – abril 2002; noviembre, 2002 – abril, 2003 (poco lluviosos) y mayo-octubre, 2003 (lluviosos). Para los individuos juveniles se estableció en los períodos noviembre, 1999 – abril 2000; noviembre, 2001 – abril, 2002 (poco lluviosos) y mayo-octubre, 2000 (lluviosos).

De forma general, también se observaron patrones para los individuos adultos y juveniles. La cobertura del dosel y el recubrimiento R4 mostraron asociación negativa durante los períodos poco lluviosos y positivo durante los períodos lluviosos. También la cobertura de *T. fasciculata* y el recubrimiento R1 se asociaron siempre positivamente en ambos períodos climáticos para las dos clases de edad (Tablas 5.1, 5.2, 5.3).

Se encontraron diferencias entre los individuos adultos y juveniles respecto a algunas variables que influyen sobre su densidad. La cobertura del suelo y el recubrimiento del estrato R2 de vegetación no mostraron estar asociados a la densidad de los individuos juveniles en seca ni lluvia; mientras que en los individuos adultos sí mostraron asociación. El recubrimiento del estrato R3 de vegetación no presentó asociación con la densidad poblacional de los individuos adultos en el período poco lluvioso; mientras que en igual período para los individuos juveniles se asoció negativamente. Sin embargo, esta misma variable se asoció positivamente para ambas clases de edad en el período lluvioso (Tablas 5.1, 5.2, 5.3).

5.5. Discusión

5.5.1. Individuos adultos

La existencia de un modelo de vegetación diferente para la densidad poblacional de los individuos adultos en cada período poco lluvioso y lluvioso estudiado muestra que la influencia de la estructura de la vegetación cambia estacionalmente.

En el período poco lluvioso los aumentos de la cobertura del suelo y de los recubrimientos R1 y R2 de la vegetación podrían favorecer incrementos de la densidad poblacional al contrarrestar la irradiación proveniente del calentamiento del diente de perro hacia las conchas logrando mayor supervivencia en *C. sagemon*. Un mecanismo similar ha sido hallado para *L. fasciatus sanctamariae* en Cayo Santa María, para cuya especie la irradiación procedente de las rocas del suelo afecta la densidad poblacional (Fernández y Perera, 1997). También este proceso se identificó para *Theba pisana* en el Mediterráneo, según el cual durante los períodos poco lluviosos este caracol descansa sobre la vegetación, distanciado del suelo y tiende a orientarse para evitar el aumento de la intensidad luminosa y resguardarse del viento. Por lo que la altura sobre la vegetación es muy importante debido a que las temperaturas del suelo pueden exceder el límite letal (Cowie, 1987).

La cobertura de *T. fasciculata* asociada positivamente a la densidad poblacional de los individuos adultos en el período poco lluvioso podría indicar que *C. sagemon* está aprovechando el único microhabitat con reservorio de humedad donde puede habitar en este período desfavorable. Debido a la influencia del estrés hídrico que ocurre durante el período poco lluvioso sobre el Matorral xeromorfo costero y subcostero, la epífita *T. fasciculata* se convierte en el único microhabitat disponible como sitio de refugio y alimentación. Esto posiblemente obliga a *C. sagemon* a adoptar una conducta gregaria, como adaptación para hacer frente a las condiciones ecológicas estresantes, las cuales además están condicionadas por disminuciones en la cobertura del dosel y el recubrimiento del estrato R4 a causa de la caída de las hojas en este período climático. Dichas pérdidas de hojas ocasionan que *C. sagemon* quede más expuesto y su concha reciba mayor incidencia de radiación solar durante la hibernación. Por lo tanto la conducta gregaria permitiría crear el microclima necesario para sobrevivir a este duro período climático, y esto sería un mecanismo adaptativo que implica un aumento de la densidad poblacional en las áreas con mayor densidad de epífitas.

En relación a esto, también pueden ocurrir situaciones extremas siendo necesario que *C. sagemon* posea un mecanismo de supervivencia frente a un proceso que podría ser cíclico y estresante. Los resultados aquí obtenidos respecto a la asociación negativa entre la cobertura del dosel y la densidad poblacional están acorde con lo registrado por Lauranzón (2002), quien citó menores valores de densidad poblacional en las parcelas con mayores valores de cobertura del dosel. Este resultado quizás pueda estar relacionado con el hecho que en aquellas parcelas en las cuales durante el período poco lluvioso la cobertura del dosel es mayor entonces *C. sagemon* podría no necesariamente adoptar una conducta gregaria. También la pérdida de la cobertura del dosel ha sido relacionada con temperaturas elevadas y baja humedad del suelo que ocasionan mortalidad en los caracoles (Pérez *et al.*, 1996). Todo lo contrario lo constituyen los aumentos de la cobertura del suelo en ambos períodos poco lluviosos, pues contribuyen a disminuir la temperatura por irradiación y evita el sobrecalentamiento de la concha de *C. sagemon*, con lo cual disminuye la mortalidad. Relacionado con esto, la temperatura promedio por período climático, en esta tesis, fue en aumento y se correlacionó inversamente con el promedio por período de la densidad poblacional de los individuos adultos (Capítulo 4, Tabla 4.3). En esto podría influir el que las conchas se calientan menos al aumentar la cobertura del suelo, como ha sido reconocido por Pérez *et al.* (1996), así debe aumentar la supervivencia y por consiguiente la densidad poblacional. Un mecanismo similar ha sido hallado para *L. fasciatus sanctamariae* en Cayo Santa María, donde las coberturas del suelo y dosel resultaron importantes para la abundancia de esta especie (Fernández y Perera, 1997).

Los resultados obtenidos en esta tesis coinciden con lo observado para *C. sagemon* en la misma localidad, pero en otra fecha y por otro autor. Así Galardi (2006) registró para *C. sagemon* en otra área de Siboney, durante el período poco lluvioso que la variación de la densidad de los individuos adultos se encuentra correlacionada con la variación de la cobertura del suelo, estando muy asociada a la variación de la densidad de árboles y arbustos, igualmente que con la dispersión de la vegetación. Durante el período lluvioso, el que la asociación de la cobertura del suelo y la densidad poblacional de los individuos adultos de *C. sagemon* sea negativa, parece ser contradictorio, ante el normalmente mayor crecimiento foliar y aumento de esta cobertura durante las lluvias.

Esto podría probablemente deberse a que *C. sagemon* necesita cierto grado de exposición al sol, que parece ser regulado por dicha variable de la vegetación en cada parcela y se corresponde con el color claro de su concha y la adaptación a lugares secos y calientes. Por lo tanto las disminuciones periódicas que ocurren de la cobertura del suelo en algunas parcelas podrían favorecer eventualmente la densidad poblacional. Es muy posible que tal efecto repercuta en la temperatura de incubación de los huevos o en la temperatura óptima para mantener la actividad, o para regular el balance de agua corporal. En *H. aspersa* se halló igualmente una preferencia por microhabitats con mayores exposición a la luz y complejidad estructural (Perea *et al.*, 2007). Un mecanismo similar fue observado por Fernández y Perera (1997) donde *L. f. sanctamarie* habitando un bosque con suelo rocoso, como en Siboney, recibió la reflexión de la luz por las rocas que actuaron como espejo, ocasionando una selección de morfos de conchas claras.

También podría influir el hecho de que es durante el período lluvioso cuando ocurre la mayor actividad de *C. sagemon* (Capítulo 7, acápite 7.3.2.1) y que cada período lluvioso fue más caliente que el mismo anterior (Capítulo 4, Fig. 4.2). Entonces podría obtenerse una influencia diferente de la estructura de la vegetación según las condiciones de las parcelas y expresada precisamente por distintos modelos para cada período climático. Las restantes variables de la vegetación, para el período lluvioso, mostraron una asociación positiva con la densidad poblacional de los individuos adultos. Esta relación podría deberse a que durante la estación de lluvias las parcelas con aumento del crecimiento foliar tendrían mayor disponibilidad de alimento y refugio para *C. sagemon* con lo cual aumentaría su densidad poblacional, también además por la contribución de la época reproductiva. Los anteriores resultados coinciden con lo observado en *Theba pisana* en el Mediterráneo. Este caracol, en los lugares donde la cobertura del dosel permaneció abundante mostró tendencia a permanecer más cerca del suelo (Cowie, 1987) como fuente de calor.

Otro estudio similar a esta tesis, en la misma área y por otro autor, registró al recubrimiento R1 influyendo sobre la densidad poblacional de los individuos adultos de *C. sagemon*, en Siboney, durante el período lluvioso (Galardi, 2006). La acción reguladora de la cobertura del suelo y del recubrimiento R1 también ha sido reconocida sobre la abundancia de los morfos de coloración de *C. nemoralis* (L.) durante el período lluvioso (Chang y Enlen, 1993) lo que concuerda con esta tesis y demuestra su importancia.

5.5.2. Individuos juveniles

Durante el período poco lluvioso la cobertura del dosel disminuye en las parcelas por las pérdidas de las hojas, permitiendo la incidencia de mayor radiación solar sobre *C. sagemon* y actuando en el sobrecalentamiento de la concha, lo cual ocasiona que los individuos juveniles se restrinjan a *T. fasciculata* como el único sitio donde podrían hallar alimento y refugio. Debido a esto, el aumento de la cobertura de la epífita representaría un equilibrio en aquellas parcelas en las cuales ocurren las disminuciones de la cobertura del dosel y favorecería aumentos de la densidad poblacional de los individuos juveniles. Este aumento también podría deberse a la agregación de individuos juveniles, en este período climático, para enfrentar la hibernación (Capítulo 7, acápite 7.3.2.2). En un estudio similar se halló resultados algo diferentes, mostrando una correlación con la cobertura del dosel positivamente y una fuerte asociación con la cobertura del suelo (Galardi, (2006).

El mayor recubrimiento R1, el estrato más bajo de la vegetación, podría favorecer el mayor uso de estos puntos por los individuos juveniles muy probablemente debido a la existencia de mayor humedad y disponibilidad de alimento. Este proceso se observó también en *Theba pisana* en el Mediterráneo donde sus individuos juveniles pueden permanecer cercanos al suelo (Cowie, 1987). Este uso del recubrimiento más bajo, aunque sólo fue detectado una vez, podría también estar asociado a una posible selección climática, en la cual los caracoles estarían seleccionando un estrato apropiado, como ha sido señalado por Chang y Enlen (1993) para *Cepaea nemoralis* en Europa para determinado momento del año, lo cual también justificaría el escaso uso de este recubrimiento. También en el caracol endémico y arborícola cubano *P. venusta*, que habita en Sardinero en un habitat similar y próximo a donde se desarrolló esta tesis, se observó asociación positiva de la densidad poblacional de los individuos juveniles con el recubrimiento R1. Para este caracol se manifestó una posible influencia de esta variable en el mantenimiento de la humedad y temperatura del suelo adecuados (Reyes-Tur, 2004) lo cual podría también explicar su influencia para *C. sagemon*.

En el período lluvioso los aumentos de la cobertura del dosel y de la propia cobertura de *T. fasciculata* proporcionan sombra y humedad, que contribuyen al crecimiento de las plantas inferiores como fuente de alimento. Los individuos juveniles mayormente reptan y se alimentan (Capítulo 7, Figs. 7.7, 7.11), por lo que la cobertura de *T. fasciculata* es muy importante frente a las variaciones de la estructura foliar del dosel como mecanismo compensatorio para mantener la densidad de los individuos juveniles.

Este resultado coincide con *C. nemoralis* donde en igual período climático la cobertura del dosel influyó positivamente en su densidad poblacional (Chang y Enlen, 1993). En relación a esto Galardi (2006) encontró que la densidad de los individuos juveniles durante este período se asoció positiva y fuertemente con la variación de la dispersión de las especies vegetales y el recubrimiento del estrato R4. En esta tesis la densidad poblacional de los individuos juveniles también estuvo influenciada positivamente por el estrato de recubrimiento R4. La importancia del estrato más elevado puede estar relacionada con la tendencia de regulación térmica (para evitar la irradiación proveniente del suelo y la radiación directa del sol) o de separación para evitar la competencia con los individuos adultos. Si consideramos que cada período lluvioso siguiente fue más caliente que el anterior (Capítulo 4, Tabla Fig. 4.2) entonces la necesidad de una regulación térmica eficiente debería ser considerada como posible o quizás puede ser tenido en cuenta la influencia de ambas hipótesis (regulación térmica y exclusión de la competencia).

La relación entre *C. sagemon* y el recubrimiento de vegetación R4 observada, coincide con lo registrado para *C. nemoralis* en Europa para igual período climático. Durante los meses calientes del verano la presión ambiental obliga a este caracol europeo a encontrar un hábitat con la fuente de alimento necesaria, por lo que se establece una relación con las variables ambientales y se mueven hacia refugios más elevados (Chang y Enlen, 1993).

En relación, a esto para *P. venusta* se registró que la densidad poblacional de los individuos juveniles estuvo influenciada por la variación de la altura de la vegetación, el recubrimiento del estrato uno, la dispersión de la vegetación y la densidad de árboles y arbustos (Reyes-Tur, 2004). Para los individuos juveniles de *C. sagemon*, en esta tesis, no se halló tal modelo, pues dichas variables no fueron medidas; pero sí se obtuvo coincidencia para el recubrimiento del estrato R1 para los períodos lluvioso y poco lluvioso. Esto demuestra la importancia de la densidad de la vegetación cercana al suelo en un hábitat xerofítico, para el mantenimiento de la temperatura y humedad del suelo, fenómeno ya observado por Reyes-Tur (2004).

La relación de los diferentes recubrimientos de la estructura de la vegetación con la densidad poblacional de *C. sagemon* en los diferentes períodos climáticos, podría estar dada por la separación de ambas clases de edad (adulto y juvenil) para usar eficientemente diferentes estratos y evitar la competencia como ha sido registrado para *P. venusta* por Reyes-Tur (2004) en Sardinero, localidad de vegetación similar y próxima a donde se desarrolló esta tesis.

De forma general, en otro estudio similar (Galardi, 2006) se registró que la variación de la densidad poblacional de *C. sagemon* estuvo correlacionada con la variación de las coberturas del dosel y de suelo, mostrando la mayor asociación positiva con esta última variable. Dicho resultado coincide en la presente tesis donde se encontró asociación con la cobertura de suelo para los individuos adultos; mientras que los individuos juveniles no mostraron en ningún período climático asociación con esta variable. Sin embargo, la cobertura de *T. fasciculata* sí resultó muy importante para los individuos juveniles. Una posible causa es que el autor anterior no midió esta última variable y que las estrategias adaptativas de *C. sagemon* varían según las condiciones abióticas de cada período climático en particular.

Analizando otra especie pulmonada y arborícola, *P. venusta*, que habita muy próxima a *C. sagemon*, se registró que su densidad poblacional se asoció a la densidad de árboles y arbustos, al recubrimiento del estrato R1 y a la altura de la vegetación (Reyes-Tur, 2004). Las variables estudiadas por este autor no todas coinciden con las medidas en esta tesis, por lo que los modelos propuestos no son iguales. De igual forma se observa que el recubrimiento del estrato R1 es importante, al coincidir con los resultados obtenidos en esta tesis. Esto refuerza la hipótesis de que este estrato es clave para regular el efecto de espejo de la irradiación proveniente del suelo. También como estrato donde abundan los depredadores de *C. sagemon* (*Coenobita clipeatus* (Crustacea), *Wasmania auropunctata*, *Monomorium cinabari* (Formicidae).

Los resultados anteriores muestran que, en general, la densidad poblacional en los caracoles terrestres está influenciada por las variaciones de la estructura de la vegetación, de forma particular (por parcelas) para cada período climático y probablemente, como resultado de una estrategia adaptativa frente a dichas variaciones se obtiene una distribución espacial heterogénea de la densidad poblacional. Esto coincide con los resultados para *Cepaea nemoralis*, en el cual se halló la existencia de un modelo específico, para cada mes de cada año, de la estructura de la vegetación en relación a la abundancia (Chang y Enlen, 1993).

De forma general, durante este estudio se observaron coincidencias y diferencias en la relación de la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles y la estructura de la vegetación. En ambas clases de edad se hallaron períodos climáticos donde no se obtuvieron modelos significativos entre las variables de la estructura de la vegetación y la densidad poblacional.

Esta inexistencia de modelos para determinados períodos climáticos coincidió con un patrón observado en la relación de la densidad población y la temperatura. Aunque es difícil conocer que esta sea la causa de la ausencia de modelos se expone este patrón. En los individuos adultos se observaron dos períodos poco lluviosos (noviembre, 2001-abril, 2002 y noviembre, 2002-abril, 2003) y un período lluvioso (mayo-octubre, 2003) en los cuales no se encontró asociación estadística entre las variables de la vegetación y la densidad de los individuos adultos. Estos períodos climáticos coincidieron con ser los de mayores valores de temperatura promedio por período (Capítulo 4, Fig. 4.2, 4.3, Tabla 4.3). En los individuos juveniles se halló un patrón contrario. En los períodos noviembre, 1999-abril, 2000 (poco lluvioso) y mayo-octubre, 2000 (lluvioso) se observaron los menores valores de temperatura promedio por período y en noviembre, 2001-abril, 2002 (poco lluvioso) un valor alto de temperatura promedio por período (Capítulo 4, Fig. 4.2, 4.3, Tabla 4.3).

También el patrón observado para los individuos adultos y juveniles donde se estableció una asociación negativa de la cobertura del dosel y el recubrimiento R4 con la densidad poblacional, durante los períodos poco lluviosos probablemente se pudiera explicar porque las disminuciones de estas variables permitirían la incidencia de mayor radiación solar en las parcelas, y esto podría causar una mayor agregación e indirectamente mayor densidad poblacional de individuos de *C. sagemon* en las parcelas con intenciones de crear el microclima necesario para sobrevivir. La agregación de *C. sagemon* podría reducir la superficie de la concha expuesta al sol y evitar el sobrecalentamiento, así como mantener constante la temperatura y humedad relativa evitando la deshidratación. Otra explicación a esta situación podría ser por la disminución de los depredadores potenciales (hormigas y cangrejos) en las parcelas durante el período poco lluvioso, lo que ha sido observado en el área de estudio, debido a la disminución de la cobertura del dosel y la sequía. Sin embargo, durante los períodos lluviosos la asociación positiva de la cobertura del dosel y del recubrimiento R4 podría favorecer los aumentos de la densidad poblacional en las parcelas, probablemente debido a la protección que brindan contra la radiación solar, además de contribuir a mantener la temperatura y humedad relativa necesarias para las actividades vitales. También paralelo al aumento de estas variables de vegetación ocurre el crecimiento de los musgos, líquenes y algas de los cuales se alimenta *C. sagemon*, en este período climático, al igual que otros caracoles arborícolas.

En relación, a esto ha sido señalado que la composición florística, la abundancia de las especies de la flora y su ordenamiento crean las condiciones microclimáticas necesarias para el equilibrio térmico y de humedad óptimos para el establecimiento de los moluscos y de los microorganismos y plantas inferiores de los que se alimentan (Reyes-Tur, 2004). En el período lluvioso la existencia de condiciones ecológicas favorables propicia el aumento de la densidad poblacional en las parcelas, debido también a que la actividad reproductiva se corresponde con estos meses (Capítulo 7, Figs. 7.9, 7.12). También es probable que en las parcelas donde ocurre el aumento de la cobertura del dosel y del recubrimiento R4 de la vegetación, sea posible mantener los niveles adecuados de humedad y una fuente estable de hojarasca como alimento. Este mecanismo ha sido establecido para un caracol terrestre también (*Tersites mitchellae* (Cox)) de la misma familia Camaenidae en ambiente xerofítico en Australia (Gilligan y Debus, 2001).

Otra coincidencia que se detectó se corresponde con la permanente asociación positiva de la cobertura de *T. fasciculata* y del recubrimiento R1 respecto a la densidad poblacional de los individuos adultos y juveniles en ambos períodos climáticos, detectada en las regresiones simples. Esto puede estar relacionado, en el primer caso, por constituir *T. fasciculata* el microhabitat apropiado de refugio, alimentación, descanso y reproducción de los individuos adultos y juveniles en las parcelas. Respecto a esto, en la medida que exista mayor cobertura de *T. fasciculata* por parcela, debe esperarse mayor densidad poblacional de *C. sagemon*, por parcela. Así en esta epífita es donde se realiza la puesta e incubación de los huevos, por lo que el aumento de su cobertura podría condicionar el mantenimiento de las características ecológicas de este microhabitat, su volumen de agua, hojarasca, espacio, alimento y refugio necesarios para los individuos adultos y juveniles durante una estación climática muy estresante. Analizando la asociación positiva del recubrimiento R1, el cual es el más cercano al suelo, respecto a la densidad poblacional podría interpretarse en términos de que donde este estrato presenta mayor cobertura contrarresta los efectos de la irradiación proveniente del suelo. Este mecanismo, ya explicado anteriormente y citado por Fernández y Perera (1997) podría evitar el sobrecalentamiento de la concha durante el día.

Sin embargo contrario a lo antes expuesto, se detectaron algunas diferencias entre ambas clases de edad respecto a la estructura de la vegetación. En los individuos juveniles la falta de asociación de la cobertura del suelo respecto a la densidad poblacional podría deberse en el primer caso a que esta clase de edad permanece mayormente refugiada en el microhabitat *T. fasciculata* donde encuentra las condiciones ecológicas necesarias. Según esto la cobertura que brinda la epífita tendría mayor influencia, que la propia del suelo. Esta explicación se relaciona con el hecho de que contrario a la cobertura del suelo, la de *T. fasciculata* sí presentó asociación con la densidad poblacional de los individuos juveniles en todos los períodos climáticos. Mientras que la asociación positiva del recubrimiento R3 de la vegetación en ambas clases de edad durante el período lluvioso podría coincidir con igual mecanismo que para el recubrimiento R4 favoreciendo aumentos de la densidad poblacional a causa de la protección que brindan sus coberturas contra la radiación solar, y su importancia en el mantenimiento de la temperatura y humedad relativa adecuadas para sus actividades y el crecimiento de las plantas inferiores de las cuales se alimenta *C. sagemon*.

5.6. Referencias

- Alfonso, M. A. y Fernández, A. 1986. Patrones fenotípicos y de coloración de la concha en *Polymita muscarum* (gastropoda: Fruticicollidae) de Holguín, Cuba. *Cienc. Biol.*, 24: 106-117.
- Barker, G. y Mayhill, P. 1999. Patterns of diversity and habitat relationships in terrestrial mollusc communities of the Pukemaru Ecological district, Northeastern New Zealand. *Journal of Biogeography*, 26: 215-238.
- Barrientos, Z. 2000. Population dynamics and spatial distribution of the terrestrial snail *Ovachlamys fulgens* (Stylommatophora: Helicarionidae) in a tropical environment. *Rev. Biol. Trop.*, 48 (1): 71-87.
- Berovides, V.; Valdés, G. y Alfonso, M. A. 1987. Variación de los morfos de color de *Polymita picta roseolimbata* Torre, 1950, entre hábitats de la región de Maisí, Cuba. *Cienc. Biol.*, 17: 69-76.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989a. Aspectos del nicho ecológico de *Polymita picta nigrolimbata*, *Caracolus sagemon* y *Coryda alauda*. *Cienc. Biol.*, 21-22: 30-136.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989b. Moluscos terrestres de Yara, Baracoa, Provincia Guantánamo. *Garciana*, 17:1-2.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Fernández, A. y Osorio, M. 1995. Estado actual y conservación de las poblaciones de *Polymita muscarum* (Mollusca: Gastrópoda) en la provincia de Holguín. *Cocuyo*, 3: 29-31.
- Bidart, L.; Osorio, M. y Reinaldo, E. 1992. Ecología de *Polymita muscarum* en la localidad de “El Yayal” provincia de Holguín. *Rep. Inv. Inst. Ecol. y Sist. Ser. Zool.*, 17: 14 pp.
- Boag, D. A. 1985. Microdistribution of three genera of small terrestrial snails (Stylommatophora: Pulmonata). *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1089-1095.
- Boag, D. A. y Wishart, W. D. 1982. Distribution and abundance of terrestrial gastropods on a winter range of bighorn sheep in southwestern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 2633-2640.
- Cameron, R. A. D. 1986. Environment and diversity of forest snail faunas from coastal British Columbia. *Malacologia*, 27 (2): 341-355.
- Chang, H-W. y Enlen, J. M. 1993. Seasonal variation of microhabitat distribution of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Oecologia*, 93 (4):501-507.

- Cliff, C.; Wallace, A.; Warden, J. y Nagel, J. 1982. Ecological studies of land snails in the Hiwassee river basin of Tennessee, USA. *Malacological Review*, 15: 69-106.
- Correa, A. 1993. Caracoles terrestres (Mollusca: Gastropoda) de Santiago, Nuevo León, México. *Rev. Biol. Trop.*, 41 (3): 683-687.
- Cowie, R. H. 1987. A review of the biology of the land snail *Theba pisana* in Dyfed. Dyfed invertebrate group. Newsletter, 5: 8-11
- Fernández, I. y Perera, G. 1997. The influence of some environmental factors on the distribution of the different morphs of *Liguus fasciatus sanctamariae* in Santa Maria, Cuba. *Malacological Review*, 30: 71-76.
- Fernández, A. 1990. Ecología de *Polymita muscarum* (Gastrópoda: Fruticolidae) en la provincia de Holguín. *Rev. Biol. Trop.*, 4(1): 3-13.
- Fernández, A.; González, A. y Reyes, E. 1998. Population density of *Polymita sulphurosa* Morelet (Mollusca: Helminthoglyptidae) in the Yaguaneque Hill, Holguín Province, Cuba: A conservacionist alarm. *Of Sea and Shore*, 21(1): 49-52.
- Fernández, A.; La' O, J.; Peña, C.; González, P. y Monteagudo, S. 2000. Ecological niche of *Polymita muscarum* (Lea) and other land snail in the Pesquero Freyre, Holguín, Cuba. *Of Sea and Shore*, 23(3): 125-130.
- Galardi, K. 2006. Ecología de *Caraculus sagemon* (Beck, 1837) y *Coryda alauda* (Ferussac, 1821) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. 71 pp.
- Getz, L. L. y Uetz, G. W. 1994. Species diversity of terrestrial snails in the southern Appalachia n Mountains. U.S.A. *Malacological Review*, 27: 61-74.
- Gilligan, B. y Debus, B. 2001. Mitchell's Rainforest Snail *Thersites mitchellae* Recovery Plan. NSW National Parks and Wildlife Service. 12pp.
- Hermida, J.; Ondina, P. y Outeiro, A. 1995. Influence of soil characteristics on the distribution of terrestrial gastropods in northwest Spain. *Journal Soil Biology*, 31(1): 29-38.
- Labaune, C. y Magnin, F. 2001. Land snail communities in mediterranean upland grasslands: the relative importance of four sets of environmental and spatial variables. *J. Moll. Stud.*, 67: 463-474.
- Lauranzón, B. 2002. Uso de recursos por *Caraculus sagemon* (Beck) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 52 pp, 11 figs.

- Locasciulli, O. y Boag, D. A., 1987. Microdistribution of terrestrial snails (Stylommatophora) in forest litter. Canadian. Field-Naturalist, 101: 76-81
- Maceira, D. y Lauranzón, B. 2008. Malacofauna terrestre en las pluvisilvas de la Región Oriental de Cuba. p. 266-268. En: La Cuenca del Toa (Antonio Núñez Jiménez y Liliana Núñez Velis, eds). Colección Cuba: La naturaleza y el hombre. Fundación Antonio Núñez Jiménez de la Naturaleza y el Hombre. La Habana.
- Maceira, D.; Reyes-Tur, B.; Fernández, A.; Lauranzón M., B. 2005. Estado de poblaciones de las especies del género *Polymita* Beck, 1837. BIOECO-WWF. 53 pp. Santiago de Cuba, Cuba.
- Montenegro, U. 1990. Clima de la Sierra Maestra. Archivo Oficina Territorial de Meteorología, Santiago de Cuba.
- Noon, B. R. 1981. Technique for sampling avian habitats, pp. 42-52. En: The use of multivariate analysis in studies of wildlife habitats. USDA Forest Serv. Gral. Tech. Report, 87.
- Outeiro, A.; Agüera, D. y Parejo, C. 1993. Use of Ecological Profiles and canonical correspondence analysis in a study of the relationship of terrestrial gastropods and environmental factors. Journal Conchology London, 34: 365-375.
- Perea, J.; García, A.; Gómez, G.; Acero, R.; Peña, F.; Gómez, S. 2007. Effect of light and substratum structural complexity on microhabitat selection by the snail *Helix aspersa* Müller. Journal of Molluscan Studies, 73 (1): 39-43.
- Pérez, A. M.; Villaseca, J. C. y Zione, N. 1996 Sinecología básica de moluscos terrestres en cuatro formaciones vegetales de Cuba. Rev. Biol. Trop., 44 (1): 133-146.
- Puente, G. 2001. Regionalización climática de los macizos montañosos orientales, pp. 14-25. En: Diversidad biológica de los macizos montañosos orientales, 1: BIOECO, Stgo de Cuba.
- Reyes, E.; Fernández, A. y Peña, C. 2000. Ecological niche and phenotypes of *Polymita sulphurosa* (Morelet, 1849) in Yaguaneque Hill, Frank País, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 23 (3): 173-174.
- Reyes-Tur, B. 2004. Ecología y biología reproductiva de *Polymita venusta* (Gmelin, 1792) (Mollusca: Gastropoda). Tesis Doctoral. La Habana. 127 pp.

- Reyes-Tur, B. y González, A. 2003. Relación planta-animal del molusco terrestre cubano *Polymita venusta* (Stylommatophora: Helminthoglyptidae) en Sardinero, Santiago de Cuba, Cuba. Rev. Biol., 17 (2): 134-141.
- Solem, A. 1992. Camenid land snails from southern and eastern South Australia, excluding Kangaroo Island. Records of the South Australian Museum. Monograph Series, 2: 425 pp.
- Valdés, G.; Berovides, V. y Milera, J. F. 1986. Ecología de *Polymita picta roseolimbata* Torre, 1950, en la región de Maisí, Cuba. Cienc. Biol., 15: 77-93.
- Viña Bayés, N. 1978. Reservación Natural Espeleológica de Siboney. Resultados de las investigaciones carsológicas y espeleológicas. Tesis de candidato a Doctor en Ciencias Geográficas. Instituto de Geografía. Checoslovaquia.
- Wäreborn, I. 1969. Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in Southern Sweden. Oikos, 20: 461-479.

**Capítulo 6. Relación entre el microhabitat *Tillandsia fasciculata* y la
biometría de la concha de *Caracolus sagemon***

6.1. Introducción

6.1.1. Estudios sobre vegetación y *Tillandsia fasciculata* realizados en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí

El molusco endémico *Caracolus sagemon* habita en el Matorral xeromorfo costero y subcostero como ha sido explicado en los capítulos anteriores, y preferiblemente su microhabitat de refugio lo constituye la planta epífita *Tillandsia fasciculata*. Hasta el presente no ha sido caracterizado este microhabitat; pero existen algunos trabajos sobre la vegetación de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí que incluyen el tipo de vegetación (Bermúdez *et al.*, 2001; Reyes y Figueredo, 2000; Reyes y Acosta, 2005) donde se encuentra dicha epífita.

Cuellar (2001) aportó una caracterización del epifitismo vascular en la Región Oriental de Cuba, mediante un listado de especies que resume la distribución en Cuba por formaciones vegetales, variantes de epifitismo, endemismo y porcentaje de epifitismo. Este autor obtuvo 490 especies de epífitas vasculares, que representan 7.0 % de la flora vascular y el 89.9 % de las epífitas cubanas. Posteriormente, Rosabal y Zambrano (2006) compararon las comunidades de epífitas vasculares en el Matorral xeromorfo costero y subcostero y el Bosque semidecíduo micrófilo en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Estos autores identificaron nueve especies de epífitas (ocho de la familia Bromeliaceae y una de la familia Orchidaceae), el forófito más abundante fue *Gymnanthes lucida* Sw. y la mayor abundancia de epífitas correspondió a la primera formación vegetal, situándose en mayor proporción en las ramas externas.

6.1.2. Estudios sobre relación bromelia - caracoles

Para Cuba no existe un trabajo anterior que trate las relaciones ecológicas que se suceden entre especies de Bromeliaceae y de caracol terrestre. En relación con la fauna de bromelias tanque se pudieron localizar dos trabajos que estudiaron *Tillandsia*. El primero de ellos corresponde a la descripción de una nueva especie de hidracarino por Orghidan *et al.* (1977) a partir de las muestras recogidas por los miembros de las expediciones bioespeológicas cubano-rumanas efectuadas a Cuba entre 1969 y 1973. Los autores describieron una especie nueva para la ciencia, *Arrenurus bromeliacearum* Orghidan, Gruia y Viña Bayés, encontrada en los pequeños reservorios de agua entre las hojas de *Tillandsia* sp. en Gran Piedra, Santiago de Cuba.

El segundo de los estudios fue realizado por Díaz y López (1988) quienes estudiaron los microorganismos que se encuentran en los receptáculos axilares de *Tillandsia recurvata*. Los autores registraron bacterias, rotíferos, gastrótricos, nemátodos, copépodos, cípridos, ostrácodos, hidracarinos, larvas de mosquito y 5 géneros y 42 especies de protozoos identificados.

Unos pocos estudios han sido realizados en otros países, en general existe ausencia del estudio de la relación entre epífitas y caracoles (Frank, *et al.*, 2004). En Costa Rica el *Chondrohierax uncinatus* (Gavilán piquiganchudo) se alimenta de caracoles que habitan en bromelias dispuestas sobre el forófito *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) (Haciendabaru, 2007).

En Perú se han identificado dos géneros de caracoles terrestres viviendo sobre *Tillandsia* representados por varias especies, *Bostryx bromeliarum* (Pilsbry) y *B. spiculatus*, *Simpulopsis simulus* (Morelet), *S. magnus* Thompson y también a *S. corrugatus* Guppy de Trinidad (Breure, 2008). En Florida, Estados Unidos de América, se encontraron seis especímenes de caracoles no identificados de los cuales tres fueron en *T. fasciculata*, uno en *T. utriculata* y dos en *T. setacea* (Frank *et al.*, 2004). Los autores plantean que H. E. Luther les comunicó personalmente que ha visto caracoles alimentándose de los tricomas de las bromelias en el campo y en invernadero. En Puerto Rico se registró a *Polydontes acutangula* (Burrow) y a *P. luquillensis* (Shuttleworth) estivando en bromelias. Mientras que *Caracolus marginella* (Gmelin) fue arborícola y *C. caracola* (L) estuvo sobre árboles, entre piedras o en la hojarasca (Solem, 1966).

6.1.3. Estudios conquiológicos en moluscos terrestres cubanos

Se conocen dos trabajos que tratan la morfometría de la concha para *C. sagemon*, publicados por Pérez y Espinosa (1994) y Pérez y Ramos (1997). Los primeros autores estudiaron a *C. s. marginelloides* (Orb. in Sagra); los segundos la morfometría de tres poblaciones de *C. sagemon* en Manzanillo, Granma; Diezmero y Luyanó, Ciudad Habana utilizando 13 caracteres conquiológicos. Se halló una tendencia hacia la segregación de individuos de Manzanillo de las dos poblaciones Habaneras. Las diferencias entre las tres poblaciones se reflejan principalmente en factores de tamaño, no por la forma.

Así Fernández (1990) trabajó con *P. muscarum* en Jururú; Estero; Pesquero Nuevo y la Cuaba, todas en Holguín, y determinó que el peso de la concha, el largo y ancho de la apertura bucal, el diámetro mayor y menor de la apertura bucal y la altura de la concha se incrementaron según se reducían las condiciones de xerofitismo del habitat.

En otro artículo para la familia Camenidae se estudió la variación morfométrica de la concha de varias poblaciones pertenecientes al complejo *Zachrysia guanensis*, con el propósito de aportar datos que puedan contribuir al esclarecimiento del estado taxonómico actual de esa especie (Rodríguez *et al.*, 1992). También se analizó la variación de los pesos absolutos y relativos de la concha y partes blandas, así como el rendimiento en partes utilizables en cinco poblaciones de *Z. guanensis* (Alfonso *et al.*, 1993). Mientras que Fernández y Berovides (1995) contribuyeron con el estudio de la conquiológica de *P. muscarum* (Xanthonichidae).

La especie *C. sagemon*, que habita en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, presenta su localidad tipo en Jauco, Guantánamo, donde se halla igualmente sobre *T. fasciculata* en Matorral xeromorfo costero y subcostero (Maceira, 1998, 1999a). La similitud de condiciones ecológicas entre ambas localidades de la costa Sur oriental permiten su comparación, con el interés de conocer las posibles diferencias o similitudes en el desarrollo conquiológico de ambas poblaciones. Se adicionó a este análisis una tercera población en condiciones de montaña: El Olimpo (Bosque pluvial montano), Sierra de la Gran Piedra, Santiago de Cuba, con el fin de establecer un contraste entre las condiciones xerófitas (Siboney y Jauco) y de humedad (El Olimpo). Se ha registrado que las conchas de moluscos en formaciones vegetales de mayor régimen de lluvias tienden a tener mayores dimensiones que las conchas de especies en lugares de menos régimen de lluvias (Maceira, 1998).

6.2. Objetivos

- Caracterizar el microhabitat *Tillandsia fasciculata* y conocer como es usado por *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí.
- Caracterizar la conquimetría de *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí
- Conocer la relación que se establece entre el microhabitat *Tillandsia fasciculata* y la concha de *Caracolus sagemon*.

6.3. Materiales y métodos

6.3.1. Consideraciones generales

Para las 10 parcelas (de 4 x 4 m cada una) que corresponden a la presente tesis se midieron los individuos de *T. fasciculata* y de *Caracolus sagemon*, desde noviembre, 1999 hasta octubre, 2003 en las variables mostradas en las Figuras 6.1, 6.2 y 6.3 y descritas en párrafos siguientes. Para el estudio de la población de *Caracolus sagemon*, en Siboney, se utilizó el marcaje de individuos (Bidart *et al.*, 1992) con lo cual cada vez que se observó un individuo adulto de *C. sagemon*, por primera vez, se midieron sus variables de la concha y las del individuo de *T. fasciculata* donde se encontró habitando. Se consideró un ejemplar adulto del caracol por la presencia de peristoma engrosado, labio replegado y callo basal cubriendo el ombligo (Solem, 1992), y un ejemplar juvenil todo lo contrario. Se midieron, en cada momento, también individuos de *T. fasciculata* que no tuvieron hospedados a individuos de *Caracolus sagemon* (durante el tiempo que duró este estudio) para comparar los individuos de este epífita con y sin *C. sagemon*.

El material conquiológico de las poblaciones de *C. sagemon* correspondiente a las localidades Jauco, Guantánamo (Matorral xeromorfo costero y subcostero) y El Olimpo (Bosque pluvial montano), Santiago de Cuba empleado para las mediciones de la concha se encuentra depositado en la Colección Malacológica de BIOECO (BSC-M). El material conquiológico procedente de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí (Matorral xeromorfo costero y subcostero) corresponde a las mediciones realizadas en el campo y devueltos los especímenes vivos a su habitat.

El material vegetal fue determinado por el Ing. Agrónomo Florentino Bermúdez Curador del Herbario de BIOECO (BSC-H).

Se asumió como clones muertos de *Tillandsia fasciculata* a los clones que aparecen con las hojas secas, no funcionales, o destruidas, pueden presentar procesos de descomposición (definido en este trabajo). Los clones vivos son aquellos cuyas hojas verdes son funcionales, almacenan agua, pueden observarse en reproducción vegetativa, floración y fructificación (definido en este trabajo). Se consideró a un individuo de *T. fasciculata* como el conjunto de clones de esta especie vegetal que están unidos vegetativamente (definido en este trabajo).

Los análisis gráficos y estadísticos se realizaron empleando el programa Statistica Stat Soft versión 6.0.

6.3.2. Toma de datos para *Tillandsia fasciculata*

Para estudiar el microhabitat *T. fasciculata* se definieron las variables (Figs 6.1, 6.2):

DFAI: Diámetro del forófito a la altura del individuo de *T. fasciculata*. El diámetro del forófito a la altura del individuo de *T. fasciculata*, fue medido con el pie de rey anotando la décima de mm, en el punto más bajo donde la base del individuo se inserta al forófito. Se midió para individuos en tronco y en las ramas en dependencia de la posición ocupada sobre el forófito.

ASI: Altura desde el suelo hasta el individuo de *T. fasciculata*. Se midió la altura desde el suelo hasta el punto más bajo donde la base del individuo se inserta al forófito con una cinta métrica.

DSI: Diámetro superior del individuo de *T. fasciculata*. Corresponde al diámetro en la parte superior del individuo de *T. fasciculata* formado por las dos hojas opuestas externas más largas medido en cm.

DBI: Diámetro base del individuo de *T. fasciculata*. Corresponde al diámetro de la base del individuo de *T. fasciculata* incluyendo los rizoma o estolón que soporta los diferentes clones medido en cm.

ACI: Altura del cono del individuo de *T. fasciculata*. Corresponde a la altura desde la base hasta la punta de la hoja más larga verticalmente medido en cm.

CT: Total de clones por individuo de *T. fasciculata*. Se realizó un conteo del número de clones vivos (**CV**) y muertos (**CM**) presentes en cada individuo de *T. fasciculata*.

CsI: Individuos de *C. sagemon* observados por individuo de *T. fasciculata*.

OI: Orientación hacia los puntos cardinales del individuo de *T. fasciculata*. Se anotó la orientación cardinal de cada individuo de *T. fasciculata* utilizando una brújula.

VAgI: Volumen de agua del individuo de *T. fasciculata*. Se midió el volumen de agua de cada clon con una jeringuilla de 50.00 cc y una sonda acoplada que es introducida hasta el fondo. El agua es almacenada en botellas, anotadas las mediciones y devuelta al individuo de *T. fasciculata*.

DC: Densidad de clones por individuo de *T. fasciculata*. Es el número de clones del individuo *T. fasciculata* dividido por el volumen que ocupa espacialmente ese individuo.

VEI: Volumen ocupado espacialmente por individuo de *T. fasciculata*. Es $\{? \times (DSI/2)^2 \times ACI\}/3$ adaptado a nuestros datos a partir de Rosabal y Zambrano (2006).

6.3.3. Variables medidas al forófito

Para estudiar el forófito se midieron las variables (Figs 6.1 y 6.2):

AF: Altura del forófito. La altura del forófito fue medida con una vara graduada en centímetros (cm) y metros (m).

IF: Individuos de *Tillandsia fasciculata* por forófito. Se realizó un conteo del número de individuos de *T. fasciculata* por forófito.

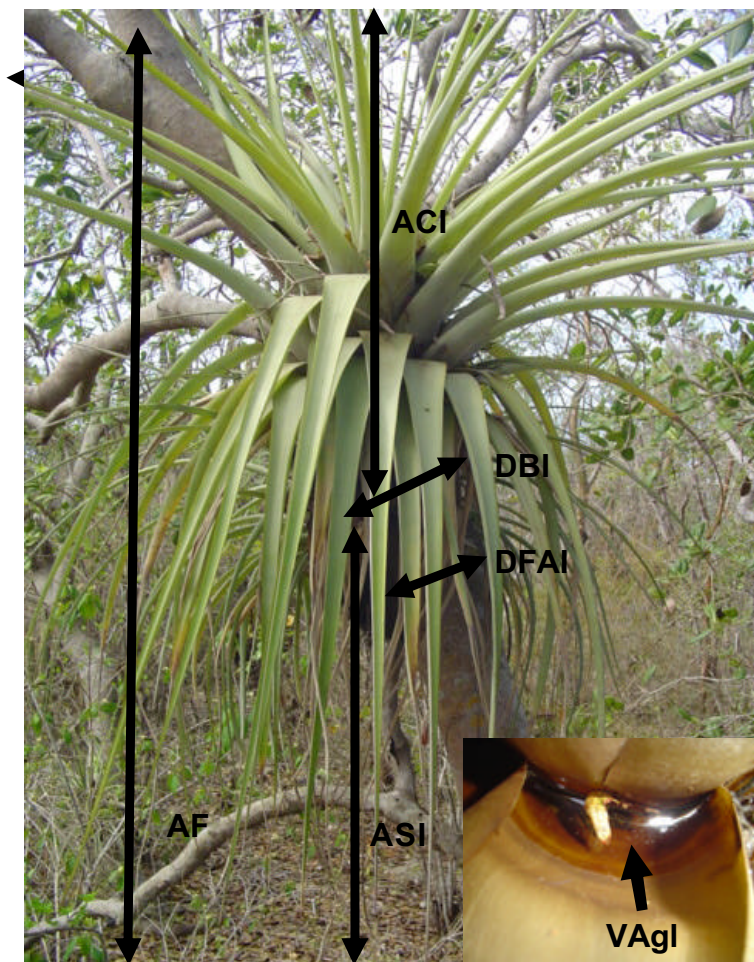


Figura 6.1. Variables medidas a *T. fasciculata* y a los forófitos



Figura 6.2. Clones vivos y muertos de *T. fasciculata*, individuos de *C. sagemon* habitando en el microhabitat de esta epífita.

6.3.4. Análisis estadístico de los datos tomados a *Tillandsia fasciculata*

Para caracterizar los individuos de *T. fasciculata* y su variación en función de si hospedan o no *C. sagemon* se realizaron Análisis de varianza considerando como variables dependientes DFAI, ASI, DSI, DBI, ACI, CV, CM y VAgI y como factor la presencia o ausencia del caracol. Además se consideró el factor Orientación con 5 niveles Norte, Sur, Este, Oeste y Norte-Sur y el factor Posición con sus niveles tronco y rama. Todas las variables fueron transformadas empleando Log (Y+1).

Para cuantificar la orientación de los individuos por puntos cardinales se tomó como criterio el número de individuos de *T. fasciculata* observados hacia el Norte, al Sur, Este, Oeste y Norte-Sur. Este último se corresponde cuando los clones que integran al individuo *T. fasciculata* que se orientaron hacia el Norte y el Sur se mantienen unidos por sus raíces y con ausencia de clones en las restantes orientaciones.

Para conocer las posibles diferencias entre los individuos de *T. fasciculata* dispuestos sobre tronco y rama para la densidad de clones y el volumen ocupado espacialmente se realizó un Análisis de varianza y los datos de dichas variables fueron transformados empleando Log (Y+1).

Se realizó un listado de las especies vegetales utilizadas por *T. fasciculata* en el área de estudio de las cuales se obtuvo un gráfico con los intervalos de altura de *T. fasciculata* por forófito. Para conocer la existencia de correlación entre las variables medidas a *T. fasciculata* (IF, DFAI, ASI, DSI, DB, ACI, CT, CV, CM, DC, VAgI, VEI, CsI) y la altura del forófito (AF) se utilizó la Correlación de Pearson. Se empleó el valor promedio de cada variable del total de individuos de *T. fasciculata* observados en cada forófito. Todas las variables fueron transformadas empleando Log (Y+1).

6.3.5. Morfometría de la concha de *Caracolus sagemon*

La morfometría de la concha de *C. sagemon* fue estudiada en las poblaciones que habitan en Siboney, Jauco y El Olpimpo según la metodología propuesta por Pérez y Espinosa (1994) y Pérez y Ramos (1997). En todos los casos las variables fueron medidas con Pie de Rey, empleando 0.01 mm de precisión. La figura 3 reproduce la figura original publicada por Pérez y Ramos (1997) que muestra la técnica de medición empleada.

Variables cuantitativas

ALT.- Altura de la concha desde el punto más bajo hasta el ápice.

HB.- Altura de la base.

HUV.- Altura de la última vuelta de la espira.

HA.- Altura aparente de la abertura.

DMAX.- Diámetro máximo (sin incluir el peristoma).

DMEN.-Diámetro menor.

AU.- Anchura de la espira al final de la ontogenia (sin incluir el peristoma).

AC.- Anchura de las vueltas centrales.

LAB.- largo de la abertura.

AAB.- Ancho de la abertura.

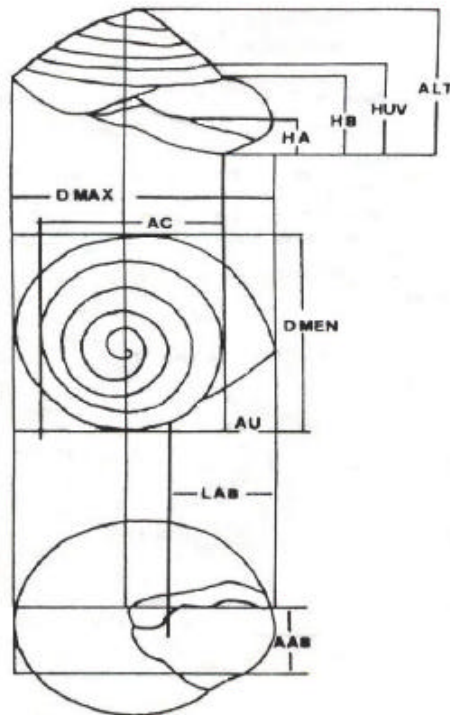


Figura 6.3 Se reproduce la Figura 1 de la página 1568 de Pérez y Ramos (1997) donde se muestran las variables medidas a la concha y su forma de medición.

Índices relacionales

DMAX/ALT.- Forma general de la concha.

HB/ALT.- Forma de la parte dorsal de la concha.

HUV/ALT.- Forma de la concha en las últimas vueltas internas.

LAB/DMAX.- Tipo de enrollamiento.

HB/ DMAX.- Forma de la parte ventral de la concha.

HUV/DMAX.- Forma de las vueltas internas.

AU/DMAX.- Crecimiento y enrollamiento de la última zona de la espira.

AC/DMAX.- Crecimiento y enrollamiento de las vueltas internas.

HA/AAB.- Posición de fijación de la concha respecto al sustrato. El resultado de este cociente aporta el seno del ángulo que forma el plano de la quilla de la concha con el de la abertura. El valor de este índice (expresado como seno) mostrado en la tabla 6.14 se ofreció en el acápite 6.5.2.1 de resultados en sus equivalentes valor de ángulo para las poblaciones de El Olimpo, Jauco y Siboney.

AR. (Altura relativa de la espira)= ALT dividido por Raíz cuadrada de (DMAX x DMEN).

6.3.6. Análisis estadístico para la morfometría interpoblacional de la concha de *Caracolus sagemon*

Para el análisis de las variables de la concha a las poblaciones de *C. sagemon* que habitan en las localidades de Jauco, Guantánamo y El Olimpo, Santiago de Cuba se aplicó la misma técnica que a la población de este caracol en Siboney según propusieron Pérez y Espinosa (1994) y Pérez y Ramos (1997).

Para conocer cuan alta, ancha o convexa es la concha de *C. sagemon* que habita en Siboney el patrón los constituyen los valores de las medidas obtenidas a la concha de la población que habita en Jauco, Guantánamo debido a que esta última es la localidad tipo y representa las características diagnósticas de la especie.

Para conocer si existen diferencias entre las poblaciones de *C. sagemon* de Siboney; El Olimpo y Jauco se realizó un Análisis de varianza analizando cada variable cuantitativa e índice relacional de la concha entre las tres poblaciones. Cuando existieron diferencias significativas entre las medias se utilizó la Prueba a posteriori de Tukey.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales a las mediciones de las variables cuantitativas de la concha de *Caracolus sagemon* para las localidades El Olimpo, Jauco y Siboney, sin incluir los índices relacionales debido a la lógica relación con dichas variables. Se obtuvo la matriz de correlación y se consideraron los Factores I y II, con sus valores propios, a causa de explicar el mayor porcentaje de varianza del sistema. Se realizó un Análisis de varianza entre las coordenadas del Factor I para El Olimpo, Jauco y Siboney y otro análisis similar para las coordenadas del Factor II. Estos análisis permiten establecer posibles diferencias en cuanto a tamaño (Factor I) y forma (Factor II) entre las poblaciones. Como prueba a posteriori se aplicó Tukey. El Análisis de Componentes Principales y estos dos últimos análisis de varianza relacionados con las coordenadas de los ejes se realizaron para comparar sus resultados respecto al Análisis de varianza correspondiente para las variables de la concha entre las tres localidades estudiadas. En esto se asumió el criterio de Pérez y Ramos (1997) quienes sugirieron la utilidad de realizar diferentes pruebas multivariadas para confirmar los resultados.

Según Pérez y Ramos (1997) el Factor II está relacionado con la forma. A causa de la baja correlación entre las variables de la concha y el Factor II, en este estudio, se consideró que los índices relacionales que se forman entre dichas variables también mostraran baja correlación excepto HB/ALT y HA/AAB cuyas variables que lo integran mostraron alta correlación con el Factor II. Para establecer si el Factor II está relacionado con la forma de la concha se realizó la Correlación de Pearson entre las coordenadas del Factor II y los valores de los índices relacionales HB/ALT y BHA/AAB para los individuos de las tres localidades estudiadas. Los datos de las variables medidas a la concha de *C. sagemon* fueron transformados empleando Log (Y+1).

6.3.7. Análisis estadístico de la relación entre *Caracolus sagemon* y *Tillandsia fasciculata*

Para conocer la posible influencia del microhabitat *T. fasciculata* sobre el número de los individuos de *C. sagemon* observados en él se empleó el Análisis de Regresión Lineal Múltiple, utilizando paso hacia adelante y la solución final. La variable dependiente es el número de individuos de *C. sagemon* por individuo de *T. fasciculata* (CsI) y no se transformaron sus datos. Las variables independientes son DFAI, ASI, DSI, DBI, ACI, CT, CV, CM, DC, VAgI y VEI a las cuales se les aplicó la transformación de datos Log (Y+1) por falta de normalidad. Se obtuvo la matriz de correlación que aporta el análisis de Regresión Lineal Múltiple.

Para conocer la posible influencia de las características de *Tillandsia fasciculata* sobre las variables de la concha de *C. sagemon* se empleó el análisis de Regresión Lineal Múltiple, utilizando paso hacia adelante y la solución final, tomando como variables dependientes las variables cuantitativas y los índices relacionales medidos a la concha de *C. sagemon* en Siboney y como variables independientes: DFAI, ASI, DSI, DBI, ACI, CT, CV, CM, DC, VAgI, VEI y CsI. Se empleo la transformación de datos Log (Y+1) a las variables independientes por falta de normalidad.

6.4. Resultados

6.4.1. Características del microhabitat *Tillandsia fasciculata*

6.4.1.1. Variación de las características de *Tillandsia fasciculata* en función de su posición, orientación, presencia y uso por *Caracolus sagemon*

En relación a la posición que ocupan los individuos de *T. fasciculata* se observó que el diámetro del forófito empleado por los individuos de esta epífita ubicados sobre troncos es más grueso que el utilizado por los individuos ubicados sobre las ramas (Tablas 6.1, 6.2). También se obtuvo que estos últimos se encontraron a mayor altura desde el suelo que aquellos ubicados sobre troncos (Tablas 6.1, 6.3). Sin embargo los dispuestos sobre tronco mostraron un mayor diámetro superior que los ubicados sobre las ramas (Tablas 6.1, 6.4). Para las restantes variables (Diámetro base, Número de clones muertos y vivos, Altura del cono y Volumen de agua) la posición sobre tronco o rama no mostró ningún efecto (Tablas 6.5 – 6.9).

Respecto a la relación con la orientación por puntos cardinales, se observó que el diámetro de la base es más grueso en los individuos de *T. fasciculata* orientados hacia el Norte-Sur, luego los ubicados al Norte y por último los hacia el Sur (Tablas 6.1, 6.5). Coincidiendo, en parte, la mayor cantidad de clones muertos se halló en los individuos dispuestos hacia el Norte-Sur, mientras los dirigidos hacia el Sur y al Norte mostraron casi igual valor (Tablas 6.1, 6.6). Para las restantes variables (Diámetro del forófito, altura desde el suelo, Diámetro superior, Número de clones vivos, Altura del cono y Volumen de agua) la orientación no mostró ningún efecto (Tablas 6.2 – 6.4, 6.7-6.9).

En relación con la presencia de caracoles, se observó que cuando la bromelia está situada sobre ramas es más probable la presencia de *C. sagemon* en aquellas dispuestas en ramas más gruesas y mientras que su presencia en bromelias sobre tronco no depende del diámetro de éstos (Tabla 6.1, 6.2). También influye sobre la presencia del caracol la altura desde el suelo (Tablas 6.1, 6.3), de manera que las bromelias con presencia de la especie tienden a estar más cercas del suelo.

Tabla 6.1. Estadística descriptiva para los factores que resultaron significativos en los Análisis de varianza aplicados a las variables DFAI (Diámetro del forófito a la altura del individuo de *T. fasciculata*), ASI (Altura desde el suelo hasta el individuo de *T. fasciculata*), DSI (Diámetro superior del individuo de *T. fasciculata*) y DBI (Diámetro base del individuo de *T. fasciculata*) y CM (Número de clones muertos por individuo *T. fasciculata*). N (Número de muestras), DE (Desviación estándar), EE (Error estándar), LI (Límite inferior al 95%), LS (Límite superior al 95%)

Variables	Factor o Interacciones significativas	Niveles o interacción entre niveles	N	Media	DE	EE	LI	LS
DFAI	Posición	Tronco	39	5.52	2.214	0.354	4.80	6.24
		Rama	42	3.54	1.916	0.295	2.94	4.14
	Posición-Caracolus	Tronco/sin Caracolus	10	5.86	2.835	0.896	3.83	7.88
		Tronco/con Caracolus	29	5.40	2.004	0.372	4.64	6.17
		Rama/sin Caracolus	26	2.77	1.660	0.325	2.10	3.44
		Rama/con Caracolus	16	4.79	1.658	0.414	3.91	5.67
ASI	Posición	Tronco	39	89.76	51.059	8.176	73.21	106.32
		Rama	42	140.28	52.088	8.037	124.05	156.51
	Caracolus	Sin Caracolus	36	142.75	65.883	10.980	120.45	165.04
		Con Caracolus	45	94.53	37.987	5.662	83.12	105.94
DSI	Posición	Tronco	39	99.92	16.469	2.637	94.58	105.26
		Rama	42	90.14	23.013	3.551	82.97	97.31
	Caracolus	Sin Caracolus	36	85.02	19.136	3.189	78.55	91.50
		Con Caracolus	45	102.71	18.392	2.741	97.18	108.23
DBI	Orientación	Norte	19	9.68	3.637	0.834	7.93	11.43
		Sur	23	9.17	5.393	1.124	6.84	11.51
		Este	21	8.45	3.423	0.747	6.89	10.01
		Oeste	10	8.97	2.622	0.829	7.09	10.84
		Norte-Sur	8	15.37	4.838	1.710	11.32	19.42
CM	Orientación	Norte	19	0.42	0.307	0.116	0.17	0.66
		Sur	23	0.43	0.387	0.164	0.09	0.77
		Este	21	0.19	0.102	0.087	0.007	0.37
		Oeste	10	0.30	0.183	0.152	-0.04	0.64
		Norte-Sur	8	0.87	0.640	0.226	0.33	1.4

El diámetro superior (DSI) varía en función de la presencia del caracol, siendo ésta más probable en las bromelias con un mayor diámetro superior (Tablas 6.1, 6.4). Las restantes variables (Diámetro de la base, Número de clones muertos y vivos, Altura del cono y Volumen de agua) parecen no influir en la preferencia de *C. sagemon* para habitar en algún individuo de *T. fasciculata* (Tablas 6.5 – 6.9).

Tabla 6.2. ANOVA Trifactorial para el Diámetro del forófito a la altura del individuo de *T. fasciculata* (DFAI) respecto a los factores Orientación, Posición y Caracolus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

Fuente	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Orientación	4	22.770	5.692	1.709	0.1593
Posición	1	39.702	39.702	11.925	0.0010*
Caracolus	1	3.236	3.236	0.971	0.3280
Orientación-Posición	4	18.640	4.660	1.399	0.2447
Orientación-Caracolus	4	32.635	8.159	2.450	0.0554
Posición-Caracolus	1	14.707	14.707	4.417	0.0397*
Orientación-Posición-Caracolus	4	14.018	3.504	1.052	0.3877
Error	61	203.073	3.329		
Total	80	416.191			

Tabla 6.3. ANOVA Trifactorial para la Altura desde el suelo hasta el individuo de *T. fasciculata* (ASI) respecto a los factores Orientación, Posición y Caracolus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

Fuente	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Orientación	4	5675.5	1418.9	0.638	0.6372
Posición	1	19125.8	19125.8	8.602	0.0047*
Caracolus	1	10659.7	10659.7	4.794	0.0323*
Orientación-Posición	4	18718.8	4679.7	2.104	0.0910
Orientación-Caracolus	4	7731.5	1932.9	0.869	0.4875
Posición-Caracolus	1	249.4	249.4	0.112	0.7388
Orientación-Posición-Caracolus	4	15733.2	3933.3	1.769	0.1466
Error	61	135618.1	2223.2		
Total	80	261914.9			

Tabla 6.4. ANOVA Trifactorial para el Diámetro superior del individuo de *T. fasciculata* (DSI) respecto a los factores Orientación, Posición y Caraculus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

Fuente	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Orientación	4	2110.7	527.7	1.639	0.1759
Posición	1	1857.1	1857.1	5.768	0.0193*
Caraculus	1	1929.7	1929.7	5.994	0.0172*
Orientación-Posición	4	279.1	69.8	0.217	0.9281
Orientación-Caraculus	4	216.5	54.1	0.168	0.9538
Posición-Caraculus	1	1018.7	1018.7	3.164	0.0802
Orientación-Posición-Caraculus	4	2540.2	635.0	1.972	0.1099
Error	61	19639.2	322.0		
Total	80	33956.2			

Tabla 6.5. ANOVA para el Diámetro base del individuo de *T. fasciculata* (DBI) respecto a los factores Orientación, Posición y Caraculus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

Fuente	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Orientación	4	241.537	60.384	3.801	0.0079*
Posición	1	49.892	49.892	3.140	0.0813
Caraculus	1	0.492	0.492	0.031	0.8608
Orientación-Posición	4	131.224	32.806	2.065	0.0964
Orientación-Caraculus	4	58.530	14.633	0.921	0.4576
Posición-Caraculus	1	1.173	1.173	0.073	0.7867
Orientación-Posición-Caraculus	4	151.319	37.830	2.381	0.0612
Error	61	969.079	15.887		
Total	80	1640.318			

Tabla 6.6. ANOVA Trifactorial para el Número de clones muertos por individuo de *T. fasciculata* (CM) respecto a los factores Orientación, Posición y Caraculus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Fuente					
Orientación	4	4.62238	1.15560	3.276	0.0169*
Posición	1	0.20748	0.20748	0.588	0.4460
Caraculus	1	0.08970	0.08970	0.254	0.6158
Orientación-Posición	4	1.02648	0.25662	0.727	0.5765
Orientación-Caraculus	4	1.44604	0.36151	1.024	0.4016
Posición-Caraculus	1	0.01018	0.01018	0.028	0.8656
Orientación-Posición-Caraculus	4	2.14887	0.53722	1.523	0.2066
Error	61	21.51515	0.35271		
Total	80	29.35802			

Tabla 6.7. ANOVA Trifactorial para el Número de clones vivos por individuo de *T. fasciculata* (CV) respecto a los factores Orientación, Posición y Caraculus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Fuente					
Orientación	4	13.1391	3.2848	2.512	0.0507
Posición	1	2.5036	2.5036	1.914	0.1714
Caraculus	1	0.0037	0.0037	0.002	0.9577
Orientación-Posición	4	8.3235	2.0809	1.591	0.1880
Orientación-Caraculus	4	7.3711	1.8428	1.409	0.2416
Posición-Caraculus	1	1.3169	1.3169	1.007	0.3195
Orientación-Posición-Caraculus	4	5.0686	1.2672	0.969	0.4310
Error	61	79.7652	1.3076		
Total	80	131.8025			

Tabla 6.8. ANOVA Trifactorial para la Altura del cono del individuo de *T. fasciculata* (ACI) respecto a los factores Orientación, Posición y Caracolus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

Fuente	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Orientación	4	570.0	142.5	0.638	0.6367
Posición	1	0.1	0.1	0.0004	0.9843
Caracolus	1	406.0	406.0	1.820	0.1822
Orientación*Posición	4	365.8	91.4	0.409	0.8007
Orientación*Caracolus	4	433.2	108.3	0.485	0.7462
Posición*Caracolus	1	81.4	81.4	0.365	0.5479
Orientación*Posición*Caracolus	4	457.2	114.3	0.512	0.7268
Error	61	13606.2	223.1		
Total	80	16672.7			

Tabla 6.9. ANOVA para el Volumen de agua registrado por individuo de *T. fasciculata* (VAg) respecto a los factores Orientación, Posición y Caracolus en los individuos de *T. fasciculata*. Las diferencias son significativas * al nivel $p < 0.05$.

Fuente	g.l.	Suma de cuadrados tipo III	Media cuadrática	F	p
Orientación	4	5065.1	1266.27	0.575	0.6815
Posición	1	704.1	704.06	0.319	0.5737
Caracolus	1	824.7	824.72	0.374	0.5427
Orientación*Posición	4	3193.3	798.33	0.362	0.8341
Orientación*Caracolus	4	10482.7	2620.68	1.190	0.3239
CodPosición*Caracolus	1	3285.2	3285.17	1.492	0.2264
Orientación*Posición*Caracolus	4	5131.9	1282.99	0.582	0.6761
Error	61	134245.3	2200.74		
Total	80	159882.1			

El número de individuos de *C. sagemon* por individuo de la epífita se encontró que varía entre uno y seis. Dicho número no mostró dependencia de ninguna de las variables medidas a *T. fasciculata*, puesto que no fue posible construir ningún modelo de regresión significativo. Aunque se detectó que existe relación estadística entre las variables medidas a *T. fasciculata* (Tabla 6,10).

Tabla 6.10. Matriz de correlación entre las variables medidas a *T. fasciculata*, aportada por el análisis de Regresión Lineal Múltiple, que explican la variación del número de individuos de *C. sagemon* por individuo de *T. fasciculata*: DFAI (Diámetro del forófito), ASI (Altura desde el suelo hasta el individuo de *T. fasciculata*), DSI (Diámetro superior del individuo de *T. fasciculata*), DBI (Diámetro base del individuo de *T. fasciculata*), ACI (Altura del cono), CT (Número total de clones), CV (Número de clones vivos), CM (Número de clones muertos), DC (Densidad de clones), VAgI (Volumen de agua del individuo de *T. fasciculata*), VEI (Volumen en el espacio), CsI (Número de individuos de *C. sagemon*). Las diferencias son significativas (*) al nivel $p < 0.05$.

Variables	DFAI	ASI	DSI	DBI	ACI	CT	CV	CM	DC	VAgI	VEI	CsI
DFAI	1.000											
ASI	0.140	1.000										
DSI	0.086	-0.173	1.000									
DBI	0.182	0.213	0.335*	1.000								
ACI	0.080	-0.076	0.530*	0.417*	1.000							
CT	0.188	0.227	0.452*	0.676*	0.349*	1.000						
CV	0.277*	0.262*	0.424*	0.625*	0.307*	0.949*	1.000					
CM	-0.117	0.054	0.310*	0.395*	0.340*	0.543*	0.275*	1.000				
DC	0.157	0.363*	-0.353*	0.354*	-0.269*	0.590*	0.581*	0.210	1.000			
VAgI	-0.150	0.141	0.204	0.166	0.232	0.240	0.175	0.287*	-0.052	1.000		
VEI	0.065	-0.107	0.913*	0.289*	0.712*	0.504*	0.455*	0.423*	-0.297*	0.294*	1.000	
CsI	0.039	0.073	0.124	0.161	0.196	0.073	0.032	0.219	-0.076	-0.086	0.161	1.000

6.4.1.2. *Tillandsia fasciculata*, volumen en el espacio, densidad de clones y forófitos

Los individuos de *T. fasciculata* se caracterizan por ocupar de forma general un volumen considerable en el espacio y una densidad media entre la correspondiente a los situados en troncos y ramas. Los individuos de esta epífita observados sobre troncos ocuparon un mayor volumen en el espacio y una menor densidad de clones que los ubicados sobre ramas (Tabla 6.11).

Se obtuvo una lista de 12 especies vegetales pertenecientes a 11 familias, de las cuales *Pseudocarpidium avicennioides* y *Gynanthes lucida* fueron las plantas más utilizadas, luego *Senna atollaria* y *Colubrina elliptica*, *Maytenus boxifolii* y *Tabebuia myrtifolia* fueron utilizadas en igual proporción respectivamente (Tabla 6.12).

Tabla 6.11. Rangos, medias (entre paréntesis) y resultados del ANOVA que compara el Volumen que ocupa en el espacio *T. fasciculata* (VEI) y la Densidad de clones por individuo de *T. fasciculata* (DC) entre epífitas situadas sobre rama o tronco. N (número de individuos medidos); mínimo – máximo (promedio).

Variables	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. fasciculata</i>
	sobre rama N=47	sobre tronco N=61
VEI cm³	20347.2 - 1337679.76 (194355.56)	56381.84 - 613275.46 (217743.277)
	F=5.95; p= 0.0163, gl. 106	
DC clones/cm³	0.0000047 - 0.0000982 (0.000023286)	0.0000023 - 0.0000495 (0.000016188)
	F=7.044; p= 0.0091, gl. 106	

Tabla 6.12. Lista taxonómica de los forófitos utilizados por *T. fasciculata*, intervalo de alturas mínima y máxima que alcanzan en cada forófito, intervalo que ocupa *T. fasciculata* en cada forófito (un único valor significa una única medición) y frecuencia en la que cada forófito fue usado por *T. fasciculata*.

Especies vegetales por familia	Intervalo de altura (m) del forófito	Intervalo de altura (m) ocupado por <i>T. fasciculata</i> en el forófito	Frecuencia % de uso como forófito
Apocynaceae <i>Plumeria obtusata</i> L.	7	0.8	1.88
Bignoniaceae <i>Tabebuia myrtifolia</i> L.	3.5 - 4.5	0.48 - 1.68	7.54
Boraginaceae <i>Cordia leucosebestena</i> Griseb	4 - 6	0.87 - 1.18	3.77
Burseraceae <i>Bursera simaruba</i> L.	4	1.10	1.88
Caesalpiniaceae <i>Senna atollaria</i> (L)	4.5 - 6.5	0.21 - 3.00	11.32
Celastraceae <i>Maytenus buxifolli</i>	2.5 - 4.5	0.30 - 2.15	7.54
Euphorbiaceae <i>Gymnanthes lucida</i> Sw. <i>Colubrina elliptica</i> (Sw.)	1.3 - 4.2 4 - 5	0.30 - 1.50 0.57 - 1.75	24.53 7.54
Fabaceae <i>Acacia macracantha</i> L.	4.5	0.92 - 2.50	1.88
Rubiaceae <i>Randia aculeata</i> L. <i>Exostema caribaeum</i> (Jacq)	1.9 - 3 6	0.45 - 0.47 0.55	5.66 1.88
Verbenaceae <i>Pseudocarpidium avicennnioides</i> (A. Rich)	3 - 7	0.30 - 2.00	24.53
Total	1.3 - 7	0.21 - 3.00	

La especie *S. atomaria* mostró la menor y mayor altura a la que se observó un individuo de *T. fasciculata*, los forófitos más abundantes registraron sus valores dentro de dicho intervalo. Las forófitos de mayor altura desde el suelo fueron *P. obtusata* y *P. avicennnioides* (Tabla 6.12). En la medida que el forófito alcanza mayor altura, aumenta el número de individuos de *T. fasciculata* que se dispondrán sobre el mismo y lo harán a un diámetro de forófito más grueso y a una mayor altura desde el suelo (Tabla 6.13).

Tabla 6.13. Correlación Producto Momento de Pearson entre las variables medidas al microhabitat *T. fasciculata* y la Altura del forófito. (IF) Número de individuos, (DFAI) Diámetro del forófito, (ASI) Altura desde el suelo, (DSI) Diámetro superior, (DB) Diámetro de la base, (ACI) Altura del cono, (CT) Total de clones, (CV) Número de clones vivos, (CM) Número de clones muertos, (DC) Densidad de clones, (VAgI) Volumen de agua, (VEI) Volumen ocupado espacialmente, (CsI) individuos de *C. sagemon*. Las correlaciones son significativas (*) al nivel $p < 0.05$.

Variables	<i>T. fasciculata</i> N=56						
	IF	DFAI	ASI	DSI	DB	ACI	
Altura del Forófito	0.32*	0.62*	0.50*	-0.09	0.01	-0.03	
	CT	CV	CM	DC	VAgI	VEI	CsI
	0.19	0.20	0.01	0.03	0.01	0.00	-0.26

6.4.2. Conquiometría de *Caracolus sagemon* y su relación con *Tillandsia fasciculata*

6.4.2.1. Conquiometría de *Caracolus sagemon*

La población de *C. sagemon* que habita en el Matorral xeromorfo costero y subcostero en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, en comparación con las medidas de la concha en Jauco (localidad tipo) presentó una concha baja; pero mayor en la altura de la base con una altura de la vuelta de la espira menor y una altura de la abertura mayor (Tabla 6.14).

En relación con el tamaño la concha es más pequeña en su diámetro máximo y menor. Sin embargo presentó una espira más ancha y vueltas centrales más estrechas. La abertura de la concha es corta y ancha. La población de *C. sagemon* en Siboney se observó con una concha más baja de forma general, donde las partes dorsal y ventral son menos aplanadas así como en las últimas vueltas internas (Tabla 6.14). El tipo de enrollamiento de la concha es el mismo, mientras que el de la espira es mayor y el correspondiente a la vuelta interna es menor. La posición de fijación al sustrato indica un mayor ángulo de inclinación de la concha respecto al sustrato y la espira es baja (Tabla 6.14).

Tabla 6.14. Estadística descriptiva de la concha de *C. sagemon* (en milímetros) y Análisis de varianza para las localidades Jauco, El Olimpo y Siboney. ALT (Altura de la concha), HB (Altura de la base), HUV (Altura de la última vuelta de la espira), HA (Altura aparente de la abertura), DMAX (Diámetro máximo), DMEN (Diámetro menor), AU (Anchura de la espira al final de la ontogenia), AC (Anchura de las vueltas centrales), LAB (Largo de la abertura), AAB (Ancho de la abertura), DMAX/ALT (Forma general de la concha), HB/ALT (Forma de la parte dorsal de la concha), HUV/ALT (Forma de la concha en las últimas vueltas internas), LAB/DMAX (Tipo de enrollamiento), HB/DMAX (Forma de la parte ventral de la concha), HUV/DMAX (Forma de las vueltas internas), AU/DMAX (Crecimiento y enrollamiento de la última zona de la espira), AC/DMAX (Crecimiento y enrollamiento de las vueltas internas), HA/AAB (Posición de fijación de la concha respecto al sustrato), AR (Altura relativa de la espira), DS (desviación estándar), CV (Coeficiente de variación). Las diferencias son significativas al nivel $p < 0.05$.

Variables de la concha	Jauco N=39			El Olimpo N=39			Siboney			ANOVA p
	Media±DS	CV %	Grupo	Media±DS	CV %	Grupo	Media±DS	CV %	Grupo	
ALT	17.97±1.33	7	A	20.17±1.25	6	B	17.11±0.83	5	C	1.3688
HB	8.90±0.54	6	A	10.88±0.48	4	B	9.29±0.42	5	C	0.2272
HUV	12.46±0.93	7	A	15.43±0.69	4	B	12.43±0.56	5	A	0.3777
HA	5.09±0.83	16	A	5.65±0.60	11	B	5.62±0.74	13	B	0.5394
DMAX	32.45±1.32	4	A	36.53±1.66	5	B	31.96±2.95	9	A	2.1476
DMEN	28.91±1.20	4	A	32.05±1.45	5	B	28.12±0.90	3	C	1.4750
AU	6.14±0.32	5	A	10.14±1.10	11	B	6.71±0.38	6	C	0.4836
AC	23.30±1.12	5	A	23.93±1.12	5	B	22.23±0.90	4	C	1.1150
LAB	14.02±1.49	11	A	16.45±0.76	5	B	13.56±0.82	6	A	1.1895
AAB	9.42±0.66	7	A	11.67±0.76	7	B	9.78±0.64	7	A	0.4783
DMAX/ALT	1.82±0.16	16	A	1.82±0.12	12	A	1.85±0.16	16	A	0.4352
HB/ALT	0.50±0.04	4	A	0.54±0.03	3	B	0.54±0.03	3	B	0.0012
HUV/ALT	0.70±0.05	5	A	0.77±0.05	5	B	0.73±0.03	3	C	0.0016
LAB/DMAX	0.43±0.04	4	A	0.45±0.01	1	A	0.43±0.06	6	A	0.1131
HB/DMAX	0.27±0.02	2	A	0.30±0.01	1	B	0.30±0.06	6	B	0.0011
HUV/DMAX	0.38±0.02	2	A	0.42±0.02	2	B	0.40±0.06	6	A	0.0015
AU/DMAX	0.19±0.01	1	A	0.28±0.03	3	B	0.21±0.04	4	C	0.0009
AC/DMAX	0.72±0.02	2	A	0.66±0.03	3	B	0.71±0.10	10	A	0.0037
HA/AAB	0.55±0.09	9	A	0.49±0.05	5	B	0.57±0.08	8	A	0.0053
AR	0.59±0.05	5	A	0.59±0.04	4	A	0.58±0.04	4	A	0.2462

La población que habita en El Olimpo, Sierra de la Gran Piedra, posee una concha más alta en general y en su base, siendo más larga y ancha, mostrando una espira más alta y ancha respecto a las conchas de Siboney y Jauco (Tabla 6.14). Con una abertura más larga y ancha que condiciona una abertura oval; exhibiendo una forma de la concha aplanada, con una forma más convexa de la concha en las últimas vueltas internas y un crecimiento y enrollamiento de la última zona de la espira mayor que la concha de las poblaciones de Siboney y Jauco (Tablas 6.14).

Las poblaciones de Siboney y Jauco mostraron tener una concha de espira baja, de igual talla con aberturas de forma oval de similares longitud y anchura, con la misma forma convexa de las últimas vueltas internas, igual crecimiento y enrollamiento mayor de las vueltas internas y un ángulo mayor de inclinación de la concha respecto al sustrato (Tabla 6.14). La población de Siboney mostró una concha semejante a la población de El Olimpo en la altura aparente de la abertura, y la forma más convexa de la parte ventral y dorsal de la concha (Tablas 6.14)

Las tres poblaciones resultaron tener una concha de diferentes alturas en general y de la base, de diferente diámetro menor, de desiguales anchura de la espira al final de la ontogenia y anchura de las vueltas centrales (Tabla 6. 14). También en la forma de la concha en las últimas vueltas internas y en el crecimiento de la zona de la espira. Sin embargo las tres poblaciones resultaron tener igual concha aplanada, tipo de enrollamiento y espira baja, que de forma general se aprecia en la Tabla 6.14. Se observó que las variables cuantitativas medidas (sin incluir los índices relacionales) a la concha presentaron una fuerte asociación estadística entre ellas, excepto en la relación de la altura aparente de la abertura (HA) respecto a la altura de la concha (ALT), a la anchura de las vueltas centrales (HUV) y al largo de la abertura (LAB) (Tabla 6.15).

Así se obtuvo que el Factor I esté relacionado con el tamaño de la concha, apreciándose mayores autovalores de las variables cuantitativas medidas a la concha en una relación negativa con este factor, excepto la altura aparente de la abertura, cuyo autovalor fue el menor (Tabla 6.16). Esto último permite sugerir que la altura aparente de la abertura es la variable menos relacionada con el tamaño. Los bajos valores de correlación de las variables de la concha respecto al Factor II y el alto valor de correlación de la altura aparente de la abertura (HA) en dicho factor sugieren que este factor relacionado con la forma de la concha y no con el tamaño (Tabla 6.16).

Considerando el análisis anterior y la Figura 6.4, podemos apreciar que la población de *Caracolus sagemon* que habita en El Olimpo posee una concha de mayor tamaño que las poblaciones que viven en Siboney y Jauco las cuales tienden a ser similares en la talla. Los individuos de estas dos últimas localidades aparecen solapados en la nube de puntos; mientras los de El Olimpo se separan. Estos análisis quedaron confirmados con los resultados mostrados por el Análisis de varianza (Tabla 6.17).

Tabla 6.15. Matriz de correlación aportada por el Análisis de Componentes Principales a las variables cuantitativas de la concha para las localidades El Olimpo, Jauco y Siboney. ALT (Altura de la concha), HB (Altura de la base), HUV (Altura de la última vuelta de la espira), HA (Altura aparente de la abertura), DMAX (Diámetro máximo), DMEN (Diámetro menor), AU (Anchura de la espira al final de la ontogenia), AC (Anchura de las vueltas centrales), LAB (Largo de la abertura), AAB (Ancho de la abertura). En negritas correlación no significativa al nivel $p < 0.05$.

Variables	ALT	HB	HUV	HA	DMAX	DMEN	AU	AC	LAB	AAB
ALT	1.000									
HB	0.693	1.000								
HUV	0.795	0.898	1.000							
HA	-0.044	0.320	0.211	1.000						
DMAX	0.684	0.805	0.833	0.242	1.000					
DMEN	0.714	0.785	0.838	0.205	0.932	1.000				
AU	0.676	0.856	0.866	0.220	0.756	0.738	1.000			
AC	0.636	0.487	0.547	0.075	0.703	0.775	0.416	1.000		
LAB	0.648	0.696	0.742	0.111	0.816	0.800	0.707	0.600	1.000	
AAB	0.590	0.773	0.788	0.300	0.778	0.796	0.795	0.509	0.723	1.000

En el Factor II los bajos valores de correlación de las diferentes variables cuantitativas de la concha que forman los índices relacionales nos permiten admitir que en aquellos índices en los cuales se incluyen mostrarán igualmente una relación estadística baja con el Factor II. Analizando lo anterior, admitimos como excepciones a los índices relacionales HB/ALT y HA/AAB, pues las variables que lo integran (HA y HB) poseen alta relación con el Factor II.

Tabla 6.16. Valores de correlación de los Factores I y II respecto a las variables de la concha, autovalores y porcentaje de varianza. ALT (Altura de la concha), HB (Altura de la base), HUV (Altura de la última vuelta de la espira), HA (Altura aparente de la abertura), DMAX (Diámetro máximo), DMEN (Diámetro menor), AU (Anchura de la espira al final de la ontogenia), AC (Anchura de las vueltas centrales), LAB (Largo de la abertura), AAB (Ancho de la abertura).

Variables	Factor 1	Factor 2
ALT	-0.8077	0.3384
HB	-0.9015	-0.1797
HUV	-0.9358	-0.0247
HA	-0.2486	-0.8986
Dmax	-0.9346	0.0068
Dmen	-0.9403	0.0699
AU	-0.8748	-0.1210
AC	-0.7082	0.3123
Lab	-0.8555	0.1159
Aab	-0.8684	-0.1743
Autovalores	6.9138	1.1161
Varianza %	69.1380	11.1610

En este sentido, se obtuvo que la variación de la forma de la parte dorsal de la concha (HB/ALT), con la posición de fijación de la concha al sustrato (HA/AAB) y con la altura aparente de la abertura (HA) se encuentran asociados negativamente con las coordenadas del Factor II (HB/ALT- Factor II, $r = -0.6693$; $p = 0.0000$ y HA/AAB-Factor II, $r = -0.7080$; $p = 0.0000$ y Tabla 6.16). Al comparar las tres localidades estudiadas respecto a las coordenadas del Factor II, se obtuvo que la población de la localidad de Jauco posee una concha que difiere de las poblaciones en Siboney y El Olimpo (Tabla 6.17) respecto a dichas variables.

Tabla 6.17. Análisis de varianza entre las coordenadas de los individuos para los Factores I y II del Análisis de Componentes Principales para las localidades Jauco, El Olimpo y Siboney.

Factores	Jauco	El Olimpo	Siboney	ANOVA P
Factor I	A	B	A	0.0000
Factor II	A	B	B	0.0000

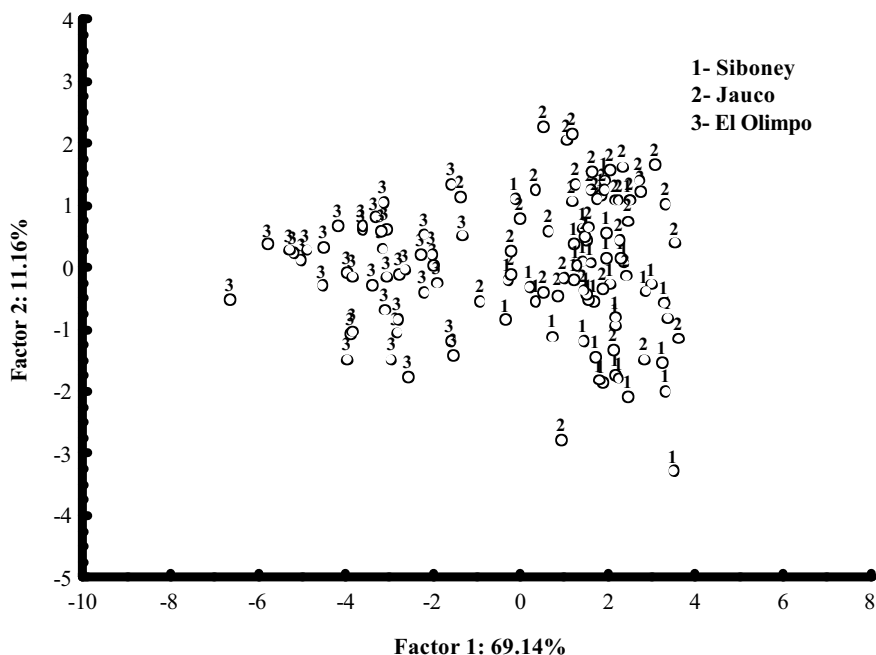


Figura 6.4. Análisis de Componentes Principales a las variables cuantitativas medidas a la concha de *Caracolus sagemon* (no incluyen índices relacionales) para las localidades Siboney, Jauco y El Olimpo.

6.4.2.2. Relación entre la concha de *Caracolus sagemon* y el microhabitat *Tillandsia fasciculata*

Se ha explorado la posible existencia de variaciones en la biometría de la concha de los caracoles en función de las características individuales de la bromelia en las que se refugian, y que podrían indicar posibles preferencias de caracoles de diferente forma o tamaño por bromelias de determinadas características. De las 10 variables biométricas de la concha y los 10 índices relacionales, los modelos de regresión lineal múltiple sólo fueron significativos para dos variables (ALT y HUV) y tres índices relacionales (HUV/ALT, HUV/DMAX y AU/DMAX) (Tabla 6.18). Se observó que la altura de la concha (ALT) de *C. sagemon* está influenciada positivamente por el volumen de agua que contiene la bromelia y negativamente por el diámetro superior del individuo de *T. fasciculata* (Tabla 6.37). Mientras que la altura de la última vuelta (HUV) está condicionada positivamente por aumentos de la altura del cono de *T. fasciculata* e inversamente por el volumen en el espacio que ocupa la epífita (Tabla 6.18).

La forma de la concha en las últimas vueltas internas (HUV/ALT) quedó influenciada positivamente por la altura del cono de *T. fasciculata* y de su diámetro superior, así como negativamente por el volumen que ocupa en el espacio dicho microhabitat. La forma de las vueltas internas (HUV/DMAX) se relacionó positivamente con la altura del cono e inversamente con el volumen que ocupa en el espacio (Tabla 6.18). El crecimiento y enrollamiento de la última zona de la espira (AU/DMAX) se relacionó positivamente con el volumen en el espacio y disminuciones del volumen de agua que contiene la epífita y su diámetro superior (Tabla 6.18).

Tabla 6.18. Análisis de Regresión Lineal Múltiple para explorar el posible efecto sobre las variables de la concha de *C. sagemon* (variables dependientes) de las características de *T. fasciculata*. Variables de la concha: ALT (Altura de la concha), HUV (Altura de la última vuelta de la espira), HUV/ALT (Forma de la concha en las últimas vueltas internas), HUV/DMAX (Forma de las vueltas internas), AU/DMAX (Crecimiento y enrollamiento de la última zona de la espira). Variables de *T. fasciculata*: VAgI (Volumen de agua), DSI (Diámetro superior), VEI (Volumen en el espacio), ACI (Altura del cono). Entre paréntesis grados de libertad.

Variables de la concha	Variables de <i>Tillandsia fasciculata</i>		
ALT	VAgI beta= 0.283	DSI beta= -0.28	
HUV	VEI beta= -0.65	ACI beta= 0.394	
HUV/ALT	ACI beta= 0.526	VEI beta= -1.1	DSI beta= 0.696
HUV/DMAX	ACI beta= 0.607	VEI beta= -0.97	
AU/DMAX	VAgI beta= -0.32	DSI beta= -0.50	VEI beta= 0.374

	ALT (2,62)	HUV (3,61)	HUV/ALT (4,60)	HUV/DMAX (3,61)	AU/DMAX (3,61)
R² Múltiple	0.126925	0.207726	0.173016	0.233161	0.149520
R² Ajustada	0.098761	0.168761	0.117884	0.195448	0.107693
F	4.506681	5.331180	3.138206	6.182450	3.574729
p	0.014880	0.002504	0.020732	0.000973	0.018922

6.5. Discusión

6.5.1. Características del microhabitat *Tillandsia fasciculata*

6.5.1.1. Microhabitat *Tillandsia fasciculata* en relación con la posición, la orientación, la presencia y número de *Caracolus sagemon*

El microhabitat *T. fasciculata* constituye el reservorio de humedad más importante y disponible en las condiciones del Matorral xeromorfo costero y subcostero en Siboney (Laurazón, 2002). La posibilidad de almacenar agua todo el año es la adaptación más importante para *T. fasciculata*, que le permite sobrevivir bajo las condiciones extremas en el Matorral xeromorfo, ocasionando que los depósitos de agua se conviertan en verdaderos ecosistemas (Rosabal y Zambrano, 2006). Por las características antes mencionadas dicha planta es el microhabitat apropiado para que los individuos de *C. sagemon* desarrollen sus actividades vitales en la citada formación vegetal. Otros tipos de vegetaciones como el Bosque nublado (en Venezuela) donde también el género *Tillandsia* es dominante no están sometidas al estrés hídrico (Engwald *et al.*, 2000).

Las diferencias en el diámetro del forófito utilizado por los individuos de *T. fasciculata* se deben a que los utilizados por esta epífita muestran un mayor grosor del tronco que de sus ramas, en lo cual influye la rugosidad de la corteza del tronco que proporciona un mejor soporte a *T. fasciculata* (Tablas 6.1, 6.2). Así también la epífita *Broughtonia cubensis*, en el Cabo de San Antonio, Cuba, mostró preferencia del substrato en dependencia del tipo de corteza (González *et al.*, 2007). Aunque un resultado contrario fue hallado en diferentes especies de los géneros de epífitas vasculares de *Pleurothallis*, *Masdevallia*, *Lepanthes* y *Epidendrum* en las que no se encontró correlación entre el diámetro del tronco y la abundancia de las orquídeas (Riofrío *et al.*, 2007) en bosques nublados al Sur de Ecuador. Estas diferencias pueden deberse a las diferencias entre las latitudes y la formaciones vegetales. Sin embargo, los individuos de *T. fasciculata* se sitúan a mayor altura en las ramas que en los troncos. Esto es causado porque las ramas mantienen un grosor adecuado, aún cuando aumenta la altura desde el suelo, mientras el tronco disminuye su diámetro. De esta forma la epífita puede disponerse en la zona distal, intermedia o basal de las ramas (Tablas 6.1, 6.3) habiendo más superficie para ser ocupada.

Este tipo de estrategia ha sido observado en la epífita *Barkeria lindleyana* en Costa Rica donde fue mayor el número de individuos en la sección distal de las ramas que los promedios en las secciones intermedia y basal, sin estar condicionado por la especie hospedera. Esto se explica porque en la sección distal la luminosidad fue mayor, donde se observaron las plantas de mayor talla (Valverde, 2006). Igualmente sucede con *Tillandsia eizii* la cual crece en ramas ubicadas en las copas de los árboles (Toledo-Aceves y Wolf, 2007) por encima del tronco en bosques de México.

El que los individuos de *T. fasciculata* dispuestos sobre el tronco posean un mayor diámetro superior que los situados sobre las ramas sugiere que la colonización del forófito comienza por esta estructura, en la cual se hallarán las epífitas de mayor edad y por tanto de mayor diámetro superior, y continúa hacia las ramas con las epífitas más jóvenes y de menor diámetro superior (Tablas 6.1, 6.4). También puede ser explicado porque el tronco constituye un soporte más duro y menos flexible, donde la epífita soporta con más éxito la fuerza del viento y las lluvias. Según esto, los individuos más jóvenes tienen mayor riesgo de caerse que los adultos, como ha sido hallado para la epífita *Lepanthes caritensis* (Rosa-Fuentes y Tremblay, 2007) en un bosque húmedo subtropical en Puerto Rico.

La posición que ocupa *T. fasciculata* sobre tronco o rama no presentó ninguna influencia sobre el diámetro de la base, el número de clones vivos y muertos ni la altura de su cono, tampoco respecto al volumen de agua (Tablas 6.5 – 6.9) que puede acumular. Que el diámetro de la base sea más grueso en los individuos de *T. fasciculata* orientados hacia el Norte-Sur, luego los ubicados al Norte y por último los hacia el Sur, es debido a que en el primer caso la base del individuo de la epífita rodea todo el tronco del forófito. En los individuos hacia el Norte y al Sur el mayor diámetro de la base puede deberse a la posibilidad de recibir las lluvias procedentes de la Sierra de la Gran Piedra y del mar respectivamente.

También puede deberse a que los individuos dispuestos hacia estos puntos cardinales reciben la influencia de las brisas marinas durante el día (Sur) y de los vientos alisios, reforzados por terrenal y brisas de montaña (Norte) durante la noche como han observado Viña Bayés (1978) y Viña Dávila (2005) que ocurren para esta localidad. Según esto, un mayor diámetro de la base del individuo, constituye una estrategia adaptativa que le permite al individuo de esta epífita soportar las fuerzas del viento.

Una estrategia similar ha sido hallada en la epífita *Broughtonia cubensis*, la cual prefiere la disposición hacia el Norte y al Este como adaptación a la dirección del viento (González *et al.*, 2007). La influencia de los vientos anteriormente explicada parece también ser la causa de la existencia de un mayor número de clones muertos en los individuos dispuestos hacia el Norte-Sur, y luego hacia el Sur y al Norte (Tablas 6.1, 6.6).

El que *C. sagemon* habite preferentemente en individuos de *T. fasciculata* situados en ramas más gruesas y sea independiente al grosor del tronco cuando la epífita se sitúa sobre estos (Tabla 6.1, 6.2), a menor altura desde el suelo (Tablas 6.1, 6.3) y con un mayor diámetro superior (Tablas 6.1, 6.4) que aquellos individuos de esta epífita en los cuales no se hospeda, significa que ha seleccionado individuos adultos de esta epífita, que se hallan bien anclados a las ramas y al tronco, los cuales a causa de su mayor talla proveen más hábitats. Un proceso similar ha sido observado en *Tillandsia utriculata* en la cual su mayor talla le permitió albergar un mayor número de invertebrados (Frank *et al.*, 2004). El establecimiento de la fauna en los individuos de la epífita está relacionado con la madurez que alcanza dicho individuo vegetal y por consiguiente un mayor tamaño, así los individuos de mayor edad tendrán mayor capacidad para albergar fauna. En relación a esto, ha sido observado que en *Tillandsia guatemalensis* el establecimiento de la fauna, en sus individuos, disminuye la mortalidad de la epífita (Castro *et al.*, 1999) en México. Igualmente en Ecuador la variación en el tamaño de la planta, explicó el 62% de la variación en la riqueza de las especies de la fauna que la habita (Armbruster *et al.*, 2002).

La menor altura desde el suelo, podría ser debido a que *C. sagemon* selecciona los individuos de *T. fasciculata* como un mecanismo de regulación térmica, según el cual evitan la incidencia de la luz solar en las epífitas dispuestas a mayor altura, las cuales estarían menos cubiertas por el dosel. Un mecanismo de regulación térmica similar ha sido descrito para *P. muscarum* (Lea) y *L. fasciatus* (Müller) por Fernández *et al.* (1995, 2000).

La no existencia de dependencia del número de individuos de *C. sagemon* de las variables medidas a *T. fasciculata* (Tabla 6.10), resulta contrario, en parte, a los resultados obtenidos por Armbruster *et al.* (2002) quien observó que el tamaño de la bromelia se relacionó con la abundancia del número de individuos en un bosque de Ecuador. En Florida, Estados Unidos de América, se observó que la mortalidad de las hojas de *T. fasciculata* puede oscilar entre 2 y 20 y la altura del cono entre 29.2 y 62 cm (Frank *et al.*, 2004).

6.5.1.2. *Tillandsia fasciculata* y su volumen en el espacio, densidad de clones y forófitos

Los individuos de *T. fasciculata* dispuestos sobre troncos ocupan un mayor volumen en el espacio y presentan una menor densidad de clones que los ubicados sobre ramas (Tabla 6.12), esto es debido a que sobre el tronco se disponen los individuos de mayor diámetro superior (Tablas 6.1, 6.4). La existencia en el tronco de los individuos de mayor tamaño espacial, coincide con que este es el sustrato que provee mayor estabilidad para el anclaje de la epífita, menos flexible y más grueso. La menor densidad de clones para los individuos dispuestos sobre tronco indica la tendencia hacia un mayor número de hojas y no de clones (Tabla 6.12), lo cual permite que la epífita alcance mayor diámetro superior y volumen en el espacio ya mencionado. Esto puede ser muy beneficioso para la planta pues, algunos estudios sobre epífitas han detectado que el número de hojas afecta la supervivencia de los estadios y que está correlacionado con el tiempo de vida (Rosa-Fuentes y Tremblay, 2007). Por lo tanto, los individuos con mayor número de hojas tienen más posibilidades de sobrevivir al período de estrés ambiental.

La observación de 12 especies vegetales utilizadas como forófitos por *T. fasciculata* y su clasificación como indiferente (Tabla 6.13), coincide con los resultados obtenidos por Rosabal y Zambrano (2006), quienes también registraron esta epífita como indiferente para el Bosque semidecídulo y el Matorral xeromorfo costero y subcostero en Siboney, citando 31 y 32 forófitos utilizados, respectivamente. Para una comunidad de epífitas en Bolivia se hallaron 13 forófitos (Jiménez y Miranda, 2007) valor similar al nuestro.

Nuestros resultados muestran que *Gymnanthes lucida* y *Pseudocarpidium avicennioides* fueron los forófitos más utilizados por los individuos de *T. fasciculata* (Tabla 6.13). Similar resultado obtuvieron Rosabal y Zambrano (2006) quienes citaron a *G. lucida* como el forófito más empleado por esta epífita. El mayor uso como forófito de estas dos especies vegetales es debido a que ambas son las más abundantes de la formación vegetal estudiada. La anterior observación también coincide con los resultados de Rosabal y Zambrano (2006) quienes consideraron ambos forófitos como las especies más abundantes y de mayor distribución en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Estos autores añadieron que sus características de talla media y densa ramificación formando manchones compactos facilita la implantación de las epífitas. La abundancia de estos forófitos también fue señalada por Reyes y Acosta (2005).

Se ha registrado que el uso como forófito de los árboles más abundantes se debe a la capacidad limitada de dispersión de las semillas que poseen algunas epífitas, lo cual aumenta la probabilidad de encontrar una planta del mismo género en un árbol cercano más que un árbol distante (Riofrío *et al.*, 2007).

La coincidencia como forófito más utilizado y árbol/arbusto más abundantes obtenida en este estudio, está de acuerdo con otros trabajos similares. En el estudio de tres especies de epífitas en un bosque de Australia (*Sarcochilus hillii*, *S. parviflorus* y *Plectorrhiza tridentata*) las tres especies de orquídeas mostraron un forófito más usado (*Backhousia myrtifolia*) que fue también el árbol más común (Gowland *et al.*, 2007). Igualmente en Ecuador varias especies de epífitas utilizaron como forófitos los árboles más frecuentes (Riofrío *et al.*, 2007). Sin embargo, existen especies más selectivas con el forófito, como ocurre en Puerto Rico con la epífita endémica *Lepanthes caritensis*, la que sólo utilizó individuos viejos del árbol *Micropholis guyanensis* (Rosa-Fuentes y Trembay, 2007).

En el Cabo de San Antonio, Cuba, la epífita endémica *Broughtonia cubensis* emplea 127 forófitos (González *et al.*, 2007) cifra muy superior a la de este trabajo; pero que coincide con *T. fasciculata* en el uso de *Gymnanthes lucida* y del género *Plumeria* como forófitos.

A diferencia de Rosabal y Zambrano (2006), en el presente estudio se encontró un forófito no anteriormente citado, *Acacia macracantha* (Tabla 6.13). Todos los individuos de *T. fasciculata* en el presente trabajo se encontraron dispuestos sobre corteza, lo que coincide con Rosabal y Zambrano (2006). La correlación entre la altura del forófito y el número de individuos de *T. fasciculata* por forófito (Tabla 6.14) mostró un resultado similar al citado por Rosabal y Zambrano (2006). Lo anterior muestra que en forófitos de mayor altura existe mayor superficie de sustrato para ser colonizada por esta epífita. La altura desde el suelo a la que se dispone *T. fasciculata* (0.21-3.00m, Tabla 6.13) se encontró en el intervalo registrado por Rosabal y Zambrano (2006) (0.15 - 5.50 m) y por Laurazón (2002) (1.01 - 1.78 m). No se encontró en esta tesis correlación de la altura del forófito respecto al volumen de agua y al diámetro de la base de la epífita (Tabla 6.14). Sin embargo, Iriart *et al.* (2002) sí encontraron que existe relación entre dichas variables en la bromelia epífita *Aechmea distichantha*. Estas diferencias pueden deberse a la existencia de estrategias adaptativas para la supervivencia de cada especie en relación a la vegetación donde habitan. En otro estudio Hietz y Hietz-Seifert (1995) hallaron que la altura del dosel es uno de los factores más importantes en la comunidad de epífitas en Veracruz, México.

6.5.2. Conquiometría de *Caracolus sagemon* y su relación con *Tillandsia fasciculata*

6.5.2.1. Conquiometría interpoblacional de la concha de *Caracolus sagemon*

El hecho de que la población de *C. sagemon* que habita en El Olimpo posea la concha de mayor talla (Tablas 6.14), sugiere que las condiciones de montaña (mayor altura sobre el nivel del mar, humedad y precipitaciones unidos a una menor temperatura y mayor abundancia de alimentos) favorecen un mayor incremento de talla de la concha que las condiciones del Matorral xeromorfo costero y subcostero (menor altura sobre el nivel del mar, humedad y precipitaciones, con mayor temperatura, e influencia de los vientos marinos y menor disponibilidad de alimentos).

Este resultado puede ser explicado porque las condiciones de alta humedad producen una talla adulta de mayores dimensiones a consecuencia del incremento de la tasa de crecimiento. Las condiciones de humedad proveen períodos más frecuentes y largos, donde es posible permanecer activo y consumir más alimento, con lo cual se aumenta la tasa de crecimiento y se alcanza una talla adulta grande (Goodfriend, 1986).

La menor talla de la concha en las poblaciones de Siboney y Jauco podrían constituir una adaptación de *C. sagemon* para reducir la pérdida de líquidos corporales y la consiguiente deshidratación, a consecuencias de las fluctuaciones de altas temperaturas diurnas y bajas temperaturas nocturnas que ocurren en dichas localidades próximas a la costa.

Dicha adaptación permite resistir la desecación, la que afecta menos a la población que habita en El Olimpo, la cual no está sometida a este factor climático tan marcadamente como en Siboney y Jauco. Este proceso biológico ha sido observado en las poblaciones de *Cepaea vindobonensis*, donde las poblaciones que habitan en zonas áridas resisten mejor la desecación que aquellas que habitan en condiciones de humedad (Staikou, 1999). La menor talla de la concha en la población de Siboney, podría constituir una adaptación para regular el calentamiento y la depredación en el ambiente de alta radiación solar donde habita.

Se conoce que la talla tiene gran influencia sobre el balance de calor de los pulmonados. Las conchas pequeñas absorben menos radiación y pierden más rápido el calor que las conchas grandes (Heaths, 1975), por otra parte las conchas grandes atraen mayor depredación (Cook y O'Donal, 1971), siendo *C. sagemon* de menor talla reduce la depredación.

Igual resultado, obtuvieron Pérez y Ramos (1997) para la población de *C. sagemon* que habita en Manzanillo, la más próxima al mar de las tres que estudiaron. Dicha población mostró bs menores valores medios para iguales variables medidas a la concha que en esta tesis. Mientras que las poblaciones de Diezmero y Luyanó, alejadas del mar, presentaron mayores valores medios. La reducción de la talla de la concha en poblaciones cercanas al mar y el aumento de la misma en poblaciones alejadas de la costa ha sido estudiada en *Polymita muscarum*. En esta especie, en la medida que las poblaciones habitan en formaciones vegetales con menos características xeromórficas aumentan la talla y el peso de la concha (Fernández, 1990).

En un estudio posterior sobre la misma especie se obtuvieron resultados coincidentes a los registrados en la presente tesis. Las poblaciones, de *P. muscarum*, cercanas a la costa mostraron individuos con diámetro menor y mayor de valores inferiores que los de poblaciones alejadas de la costa. Los autores señalaron que el tamaño de la concha está relacionado con las condiciones climáticas de las zonas costeras y con las altas precipitaciones en las localidades alejadas de la costa. En estas localidades la altura sobre el nivel del mar es superior a los 100 metros, esto explica el mayor tamaño de la concha (Fernández y Berovides, 1995). Igualmente en especies de Helicinidae ha sido observado que la talla de la concha se incrementa con la latitud y está correlacionada positivamente con la tolerancia al clima (Pfenninger, 2004).

Los resultados obtenidos en esta tesis quedan confirmados por iguales resultados mostrados por el caracol terrestre endémico *Pleurodonte lucerna* (Müller) en la cercana isla de Jamaica. Dicha especie aumentó su talla desde 30 mm en poblaciones viviendo a 1 Km de la costa hasta 53 mm en poblaciones situadas a 27 Km del mar (Goodfriend, 1987). Otra posible explicación a la reducción de la talla puede estar relacionada con la existencia de una mayor densidad poblacional para *C. sagemon* en Siboney y Jauco respecto a El Olimpo.

Para caracoles terrestres se ha registrado la tendencia a la disminución de la talla adulta al aumentar la densidad poblacional, la cual disminuye la tasa de crecimiento como resultado de la inhibición de la actividad cuando la densidad poblacional es alta. Este proceso de regulación incluye la presencia de una feromona en el mucus (Goodfriend, 1986). En general, se ha detectado que, en *Cepaea* son varios los factores ambientales que influyen sobre la talla (temperatura, humedad, intensidad de la luz y disponibilidad de calcio) (Oosterhoff, 1977), además de la densidad poblacional (Willianson *et al.*, 1976).

La población de *C. sagemon* que habita en Siboney mostró valores similares a la población que habita en Jauco para siete variables (Tabla 6.14). La similitud entre ambas poblaciones es debida a que habitan igual microhábitat en igual tipo de formación vegetal. Esto condiciona similares estrategias adaptativas que influyen en el tamaño de la concha, así como de la abertura y en la posición de fijación de la concha respecto al mismo sustrato utilizado, *T. fasciculata*, por ambas poblaciones. Mientras que la población que habita en Siboney sólo mostró similitud con la población que se encuentra en El Olimpo para la altura aparente de la abertura y las formas de las partes dorsal y ventral de la concha (Tabla 6.14). Esta baja relación entre ambas poblaciones se explica por las diferentes condiciones ecológicas de las dos localidades, las cuales han ocasionado la diferenciación de la concha respecto al tamaño y la forma. Aún así no llegan a ser suficientes para constituirse en especies diferentes.

La población de *C. sagemon* que habita en Siboney comparte similares valores de la concha con las poblaciones de Jauco y El Olimpo para la forma general de la concha, tipo de enrollamiento y altura relativa de la espira (Tabla 6.14), debido a que la forma general se relaciona con pertenecer al mismo género, se confirmaron dichas similitudes. La forma de la concha similar se puede explicar por el uso de un mismo tipo de microhábitat al cual se hallan vinculadas evolutivamente dichas poblaciones. Lo cual ha sido registrado para varias especies del género *Mandarina* de las Islas Bonin (Chiba, 2004).

Como ya se expuso, las tres poblaciones estudiadas se diferencian respecto a siete variables (Tabla 6.14). Esto significa que las ellas poseen características distintivas, propias de las mismas; pero aún no han logrado la suficiente diferenciación genética, por lo que la forma de la concha es constante, perteneciendo al mismo estado específico. El resultado anterior coincide con lo planteado por Pérez y Ramos (1997), quienes manifestaron que la forma de la concha entre las poblaciones de Manzanillo, Diezmero y Luyanó es muy parecida.

La altura de la concha (ALT) entre las tres poblaciones (Manzanillo, Diezmero, Luyanó) estudiadas por Pérez y Ramos (1997) no presentó diferencias, resultado contrario al obtenido en la presente tesis. Pero sí coincide en que la población (Manzanillo) más próxima al mar mostró el menor valor (18.23 mm), tal como sucedió con la población de Siboney (Tabla 6.14).

La variación de la altura de la concha para la población de Jauco (7%) resultó ser similar a la registrada por Pérez y Ramos (1997) para la población de Manzanillo (7.08%). Las poblaciones de Jauco y Siboney mostraron valores menores de altura de la concha que los citados por Pérez y Espinosa (1994) y Pérez y Ramos (1997). Estos últimos autores registraron una altura de la concha para *C. s. marginelloides* más cercano al obtenido para El Olimpo. La altura de la concha para cuatro poblaciones de *P. muscarum* resultaron ser diferentes entre sí (Fernández, 1990), lo cual coincide con los resultados de la presente tesis.

El valor medio para la altura de la base (HB) de la concha en este estudio para la población en Siboney fue similar al citado para *C. s. arangiana* en Manzanillo (9.02 mm) y el de la población en El Olimpo coincidió para la población de *C. s. arangiana* habitando en Luyanó (10.67 mm) (Pérez y Ramos, 1997) y de *C. s. marginelloides* (10.61 mm) (Pérez y Espinosa, 1994). Lo cual puede estar influenciado por que Siboney y Manzanillo se ubican próximos al mar mientras que Luyanó y El Olimpo se encuentra alejadas de la costa.

Los resultados obtenidos al analizar la altura de la última vuelta de la espira (HUV) son diferentes a los citados para *C. s. arangiana* por Pérez y Ramos (1997). Estos autores no obtuvieron diferencias para esta variable entre las tres poblaciones que estudiaron. Sin embargo, en nuestro trabajo se registró que las poblaciones costeras (Siboney y Jauco) presentaron una espira más baja que la población en condiciones de montaña (Tabla 6. 14). La espira baja en *C. sagemon* es probablemente una estrategia adaptativa a su hábitat arborícola. Ha sido observado que los caracoles que habitan en la vegetación vertical requieren un pie largo y consecuentemente una concha de abertura ancha para contenerlo, una concha globosa sería desventajosa, por lo que los caracoles afines a los árboles y arbustos tienden a ser aplanados (Cook y Jaffar, 1984; Heller, 2008). Esto sucede con *C. sagemon* en la presente tesis para las tres localidades, donde habitan sobre la vegetación y presentaron forma aplanada. Con la particularidad de que en El Olimpo la forma aplanada tiene un valor de espira mayor que en Siboney y Jauco a consecuencia de las condiciones de montaña.

Para *C. s. marginelloides* se obtuvo una espira mayor (Pérez y Espinosa, 1994) que para las poblaciones de Jauco y Siboney, pero menor que respecto a El Olimpo, lo cual refuerza la influencia de la altitud y la humedad sobre las variables de la concha. La altura aparente de la abertura (HA) en la población de *C. sagemon* de Siboney, cercana al mar, mostró similares valores a la población en El Olimpo, más distanciada del mar (Tabla 6.14), coincidiendo estos resultados con los obtenidos para *C. s. arangiana* por Pérez y Ramos (1997) para Manzanillo y Luyanó, localidades próximas y alejadas del mar respectivamente. Para *C. s. marginelloides* se obtuvo una abertura de menor altura (Pérez y Espinosa, 1994).

Las poblaciones en Siboney y Jauco mostraron valores parecidos de diámetro máximo (DMAX) (Tablas 6.14) a la población de *C. s. arangiana* de Manzanillo (32.01 mm) (Pérez y Ramos, 1997). Estos autores no encontraron diferencias entre las tres poblaciones que estudiaron, lo que junto a nuestros resultados indica que el diámetro máximo constituye una variable con tendencia a ser estable entre las poblaciones de *C. sagemon* bajo similares condiciones ecológicas (Manzanillo, Siboney y Jauco). La población de *C. s. marginelloides* (35.53 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) mostró una concha mayor a las de Siboney y Jauco y que las de Manzanillo, Diezmero y Luyanó. La anterior diferencia puede deberse al componente genético que regula la variación de la talla para cada población y a la presencia de bandas de color en la concha para todas las poblaciones de *C. sagemon* de la presente tesis y las estudiadas por Pérez y Espinosa (1994) y por Pérez y Ramos (1997).

Esto último puede ser explicado por la existencia de genes que afectan la talla de la concha, los que se encuentran ligados con genes que regulan el color y el bandeo de la concha (Goodfriend, 1986). Otra causa puede ser la influencia del clima. Se observó que dos poblaciones de *Helix aspersa* se diferenciaron en el diámetro mayor de la concha y el peso debido a la influencia del clima. La alta humedad en una de las localidades fue el factor que provocó las altas diferencias significativas entre ambas poblaciones (Lazaridou-Dimitriadou *et al.*, 1983). Similares valores de diámetro máximo (30.00-35.00 mm) los obtuvo Galardi (2006) en la localidad de Siboney para los períodos poco lluvioso y lluvioso. Este autor registró para la población de *C. sagemon* que habita en el Bosque semidecídico del Refugio de Fauna Monte Palmarito, Granma, un diámetro mayor de la concha, entre 20 y 40 mm.

Este mayor valor es cercano al registrado para la población que habita en El Olimpo, debido a la similitud de las condiciones de humedad y precipitaciones de ambas localidades.

El diámetro menor de la concha (DMEN) en la población de Siboney (Tabla 6.14) resultó muy cercano al valor registrado para *C. s. arangiana* en Manzanillo (27.85 mm) (Pérez y Ramos, 1997). Dichos autores encontraron que el diámetro menor para dicha población fue diferente a las otras dos poblaciones (Diezmero y Luyanó), las cuales mostraron valores similares. Los resultados de la presente tesis no coinciden con los citados por dichos autores, donde las tres poblaciones aquí tratadas registraron valores diferentes (Tabla 6.14). Para *C. s. marginelloides* (30.5 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) el diámetro menor resultó mayor que para Siboney y Jauco; pero menor que para El Olimpo. Para *P. muscarum* los diámetros mayor y menor de la concha de cuatro poblaciones estudiadas en zonas xerófitas resultaron ser diferentes (Fernández, 1990). Estos resultados coinciden con lo obtenido para el diámetro menor de la concha de *C. sagemon* en el presente estudio.

El valor, en esta tesis, de la anchura de la espira al final de la ontogenia (AU) de la población de Siboney (Tabla 6.14) fue muy parecido al de *C. s. arangiana* para la población de Luyanó (6.84 mm) (Pérez y Ramos, 1997), la cual no es estadísticamente diferente de la población que habita en Manzanillo (5.88 mm) y que muestra cercanía al mar como la de Siboney. La similitud de estas dos poblaciones citadas por Pérez y Ramos (1997) no coincide con los resultados que presentamos, donde las tres poblaciones son diferentes entre sí para esta variable (Tabla 6.14).

La población que vive en El Olimpo presentó el mayor valor medio (Tabla 6.14), incluso respecto a las observadas por Pérez y Ramos (1997). Esto es debido a las condiciones de montaña y humedad, muy diferente a las restantes poblaciones donde influye la cercanía al mar y el urbanismo. Para *C. s. marginelloides* (7.97 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) el ancho de la espira resultó mayor que para Siboney y Jauco; pero menor que para El Olimpo. Dichos resultados sugieren que la población de El Olimpo asumió la estrategia de alcanzar la talla adulta, combinando el aumento de su tasa de crecimiento, a la vez que ensancha la espira al final de la ontogenia, mientras que las poblaciones costeras han empleado tan sólo la última opción. Este proceso ha sido descrito por Goodfriend (1986) para caracoles terrestres.

Los valores de la anchura de las vueltas centrales (AC) muestran que las poblaciones de Siboney, Jauco y El Olimpo son diferentes entre sí (Tabla 6.14), lo cual no coincide con Pérez y Ramos (1997), quienes obtuvieron valores similares para las poblaciones de Manzanillo, Diezmero y Luyanó. La población de Siboney mostró un valor medio (Tabla 6.15), con una variación pequeña, más parecido al de la población de *C. s. arangiana* de Luyanó (22.51mm) citado por los autores anteriores. Para *C. s. marginelloides* (24.61 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) se registró el mayor ancho de las vueltas centrales.

Pérez y Ramos (1997) en su estudio encontraron que el largo de la abertura (LAB) es similar entre las tres poblaciones de *C. s. arangiana* estudiadas. Nuestros resultados coinciden en parte con dichos autores. Las dos poblaciones de *C. sagemon* que habitan en el Matorral xeromorfo costero y subcostero sí mostraron similitud, diferenciándose de la registrada en El Olimpo (Tabla 6.14). Este comportamiento coincidió con los resultados del ancho de la abertura (AAB) (Tabla 6.14). Esto es debido a que el largo y ancho de la abertura tienden a permanecer estables en la especie, con poca variación interpoblacional, mientras se mantienen las condiciones ecológicas; pero varían influenciadas por la altitud y la humedad. Esto condicionó una abertura de la concha mayor en El Olimpo que para Siboney y Jauco. La menor abertura de la concha, en estas dos últimas poblaciones que habitan en condiciones xerófitas coincide con lo propuesto por Goodfriend (1986), quien reconoce que en tales condiciones ecológicas la tendencia es hacia la reducción de la abertura para disminuir la pérdida de agua.

Pérez y Ramos (1997) encontraron que la población de Luyanó comparte similitud con las poblaciones de Manzanillo y Diezmero en cuanto al largo y ancho de la abertura. Lo que coincide con nuestros resultados en constituirse como un carácter interpoblacional poco variable. El valor medio de las poblaciones de Siboney y de Jauco (Tabla 6.14) fue similar al de las poblaciones que habitan en Diezmero y Manzanillo registrados por Pérez y Ramos (1997). Para *C. s. marginelloides* (15.30 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) el largo y ancho de la abertura resultaron mayores que para Siboney y Jauco, pero menores que para El Olimpo.

Sin embargo, Fernández (1990) encontró que el largo y ancho de la abertura de la concha fueron diferentes entre las cuatro poblaciones de *P. muscarum* estudiadas en zona xerófitas, lo cual no coinciden totalmente con los citados en esta tesis.

En relación a esto Raffaelli (1978), De Smet y van Rompu (1984) y Alfonso *et al.* (1991) señalaron que las dimensiones de la abertura bucal se encuentran estrechamente asociadas con el grado de humedad del hábitat ocupado por la población en cuestión, lo cual, puede explicar el mayor valor para la población de El Olimpo.

La forma general de la concha (DMAX/ALT) en el presente estudio resultó aplanada para las tres poblaciones estudiadas (Tabla 6.14), igual que para *C. s. arangiana* (Pérez y Ramos, 1997) y *C. s. marginelloides* (Pérez y Espinosa, 1994). Analizando los valores obtenidos, el resultado es parecido al citado por Pérez y Ramos (1997), quienes mostraron dos poblaciones con valores similares. Los coeficientes de variación (Tabla 6.14) muestran la gran variabilidad de este carácter, lo que coincide con los autores antes citados. Los factores locales afectan la forma de la concha, pero esta variación permanece dentro de la norma para la especie. La forma aplanada de *C. sagemon* en Siboney Jauco y El Olimpo, se relaciona con el microhábitat específico donde vive. Esta forma aplanada le confiere ventaja para desplazarse con mayor facilidad entre las apretadas axilas de las hojas de *T. fasciculata*. Ha sido registrado que la concha aplanada de los caracoles se debe al uso de espacios apretados y estrechos en sus sitios de alimentación y descanso (Goodfriend, 1986), tales condiciones ocurren en el microhábitat *T. fasciculata*.

También se observó que la forma convexa de la parte dorsal de la concha (HB/ALT) mostró mayor similitud con los resultados obtenidos por Pérez y Ramos (1997). En ambos estudios dos poblaciones tuvieron valores similares (Tabla 6.14). La población de Jauco mostró una concha más aplanada, menos convexa dorsalmente (Tabla 6.14), similar a la de Manzanillo (0.49 mm) registrada por Pérez y Ramos (1997). Para *C. s. marginelloides* y *C. s. arangiana* de Luyanó se obtuvieron las conchas más convexas dorsalmente (0.55) (Pérez y Espinosa, 1994; Pérez y Ramos, 1997).

La forma convexa de la concha en la última vuelta interna (HUV/ALT) mostró diferencias en la convexidad entre las poblaciones estudiadas (Tabla 6.24). Este resultado coincide en parte al obtenido por Pérez y Ramos (1997) quienes señalaron la similitud entre dos poblaciones. Las poblaciones de Siboney y El Olimpo (Tabla 6.14) presentaron igual valor que las poblaciones de *C. s. arangiana* que habitan en Manzanillo (0.73 mm) y Luyanó (0.77 mm) respectivamente (Pérez y Ramos, 1997) mostrando ser un carácter constante interpoblacionalmente.

Para *C. s. marginelloides* (0.74 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) la última vuelta interna de la concha resultó ser más convexa que la perteneciente a las conchas de Siboney y Jauco, aunque menos respecto a la población de El Olimpo. La forma dorsal convexa mostrada por *C. sagemon* en la presente tesis coincide con los resultados para *Iberus gualterianus* (L.) en Europa por López-Alcántara *et al.* (1985).

Las poblaciones de *C. sagemon* en Siboney, Jauco y El Olimpo mostraron igual tipo de enrollamiento (LAB/DMAX) en el presente estudio (Tabla 6.14), mientras que Pérez y Ramos (1997) hallaron que dos de las tres poblaciones estudiadas por ellos tienen valores medios similares. La población de El Olimpo tuvo igual valor que el citado para la de Manzanillo (0.45 mm) (Pérez y Ramos, 1997). También *C. s. marginelloides* mostró un enrollamiento similar (0.43 mm) (Pérez y Espinosa, 1994). Esto demuestra que es un carácter, igual que el anterior, que tiende a mostrar poca variación entre las poblaciones de *C. sagemon*. Por lo anterior esta especie de caracol muestra muy poca involución (Tabla 6.14), siendo parte de su estrategia para alcanzar la talla adulta. Tal mecanismo posibilita ensanchar la concha y evitar la involución (solapamiento de unas vueltas sobre otras) que ocasionarían menor talla. Esta estrategia permite mantener constante la forma aplanada de la concha y facilita la relación con las apretadas axilas del microhábitat *T. fasciculata*.

El valor en la forma convexa de la parte ventral de la concha (HB/DMAX) (6.14) para las poblaciones de Siboney y El Olimpo (Tabla 6.14) resultó muy parecido al de las poblaciones de Diezmero y Luyanó (0.31 mm) registradas por Pérez y Ramos (1997). Este carácter mostró poca variación intrapoblacional, demostrando gran estabilidad para la especie. La concha de la población de Jauco resultó ser ligeramente más convexa en su parte ventral (Tabla 6.14) al igual que la de Manzanillo que registraron Pérez y Ramos (1997). Para *C. s. marginelloides* (0.30 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) la parte ventral de la concha resultó ser igual de convexa que la población de Siboney y El Olimpo, y mayor que para la de Jauco. Demostrándose lo poco variable interpoblacionalmente de este carácter. Las poblaciones de *C. sagemon* que habitan el Matorral xeromorfo costero y subcostero (Siboney y Jauco) presentaron similar convexidad para la forma de las vueltas internas de la concha (HUV/DMAX) (Tablas 6.14). Para la población en El Olimpo (Tabla 6.14) se obtuvo igual valor que el registrado por Pérez y Ramos (1997) para la población de Diezmero, ambas distantes de la costa y ligeramente menos convexas. Para *C. s. marginelloides* (0.40 mm) (Pérez y Espinosa, 1994) se obtuvo igual convexidad que para Siboney.

El crecimiento y enrollamiento de la última zona de la espira (AU/DMAX) mostró ser muy variable interpoblacionalmente; sin embargo, se hallaron similitudes entre las poblaciones de Siboney y Jauco (Tabla 6.14) respecto a las de Diezmero (0.2 mm) y Luyanó (0.189 mm) estudiadas por Pérez y Ramos (1997). El crecimiento y enrollamiento de las vueltas internas (AC/DMAX) mostró un comportamiento similar. Los resultados de las poblaciones de Siboney y El Olimpo (Tabla 6.14) tuvieron valores medios similares a los citados por Pérez y Ramos (1997) para Luyanó (0.70 mm) y Diezmero (0.71 mm). Tanto para *C. s. marginelloides* estudiado por Pérez y Espinosa (1994) como para *C. s. arangiana* por Pérez y Ramos (1997) y las poblaciones de *C. sagemon* en Siboney, Jauco y El Olimpo se obtuvo que el aporte de las vueltas centrales es mayor que el de la espira. Ambos índices indican que existe tendencia a la reducción de la anchura de las vueltas de la concha durante el desarrollo ontogenético. Un mecanismo similar ha sido observado por López-Alcántara *et al.* (1985) para *I. gualterianus* en Europa y parece ser la estrategia adaptativa asumida por *C. sagemon* en su evolución relacionada con *T. fasciculata*, con el fin de reducir y aplanar la concha.

Al analizar las poblaciones de *C. sagemon* que habitan Siboney y Jauco (Tabla 6.14), se aprecia que la población de Jauco alcanza la talla adulta incrementando el ancho de las vueltas centrales; mientras que la población de *C. sagemon*, en Siboney, asumió la estrategia de aumentar el ancho de la espira al final de la ontogenia. Sin embargo una combinación de ambas estrategias fue asumida por la población de El Olimpo. Muy posiblemente se deben estas diferencias a la disponibilidad de alimentos y a la acción de diversos factores ambientales.

La posición de fijación de la concha respecto al sustrato (HA/AAB), mostró que cada población posee un ángulo propio de inclinación de la concha respecto al sustrato (Jauco 33.4°, El Olimpo 29.4° y Siboney 34.8°). Aún cuando las poblaciones de Siboney y Jauco no mostraron que tales diferencias fueran importantes estadísticamente (Tabla 6.14), se observa que en Siboney el ángulo fue el mayor. Un resultado similar lo obtuvieron Pérez y Ramos (1997) para *C. s. arangiana*; mientras que para *C. s. marginelloides* (0.37= 21.7°) (Pérez y Espinosa, 1994) el ángulo fue menos inclinado y la abertura menos ovalada.

La mayor inclinación de la concha en Siboney y Jauco podría ser explicada por la necesidad de corregir la verdadera altura de la concha, respecto al sustrato. Con lo cual se facilita el reptar, la cópula y la alimentación entre las axilas de la epífita *T. fasciculata*, la cual constituye el microhábitat restringido para este caracol en Matorral xeromorfo.

Mientras que en El Olimpo las condiciones de humedad y temperatura favorecen incursiones en el suelo para *C. sagemon*, entonces no es necesario un ángulo tan inclinado. De tal forma estos resultados coinciden con lo propuesto por LópezAlcántara *et al.* (1985) para *Iberus gualterianus* quienes indicaron que la inclinación de la abertura es un carácter adaptativo a la vida en medios estrechos pues homogeniza la altura real de la concha con respecto al sustrato. La baja altura relativa de la espira (AR) (Tabla 6. 14) de la concha es un carácter que mostró poca variación intra e interpoblacional, lo que coincide con los resultados obtenidos por Pérez y Ramos (1997) para las tres poblaciones que estudiaron. Dichos autores registraron valores inferiores al de este estudio en todos los casos; pero similares entre sí. Mientras que *C. s. marginelloides* (0.58) (Pérez y Espinosa, 1994) mostró una espira baja igual a la concha de Siboney.

La relación con el tamaño de la concha obtenida con el Factor I en esta tesis (Tablas 6.16, 6.17, Fig. 6.4) ha sido también demostrada por Pérez y Ramos (1997) para *C. sagemon arangiana*. Estos autores también obtuvieron la relación negativa de iguales variables respecto al Factor I. La relación del Factor II con la forma de la concha, fundamentalmente relacionada con la altura aparente de la abertura (Tablas 6. 16, 6.17, Fig. 6.4) también fue obtenida por Pérez y Ramos (1997). Aunque estos autores no explicaron las causas de esta relación. En esta tesis se quedó esclarecido que el Factor II se relaciona no sólo con la altura aparente de la abertura, sino también con la posición de fijación de la concha respecto al sustrato y la forma de la parte dorsal de la concha.

La coincidencia de los resultados del Análisis de Componentes Principales con los obtenidos por el Análisis de varianza (Tablas 6.14, 6.16, 6.17, Fig. 6.4), en esta tesis se comportó igual que para *C. sagemon arangiana* por Perez y Ramos (1997), empleando diferentes métodos multivariados. Estos autores, igualmente que en esta tesis (Tabla 6. 16, Fig. 6.4) mostraron que el Factor I aporta mayor contribución de varianza al sistema.

En esta tesis se obtuvo que la población de El Olimpo (Fig. 6.4) se segregó de los individuos procedentes de las poblaciones de Jauco y Siboney a causa de un mayor tamaño de la concha, que en este caso coincide con los resultados del análisis de varianza (Tabla 6.14). Un comportamiento similar lo obtuvieron Pérez y Ramos (1997), en el cual los individuos de la población procedente de Manzanillo se segregaron de las poblaciones de Diezmero y Luyanó; pero en este caso a causa de un menor tamaño de la concha.

6.5.2.2. Relación entre la concha de *Caracolus sagemon* y el microhábitat *Tillandsia fasciculata*

Los individuos de *C. sagemon* emplean a *T. fasciculata* durante la dormancia, cópula, alimentación, ingestión de agua, deposición de heces fecales y reptar, lo cual fue registrado por Lauranzón (2002) y coincidió con las observaciones de la presente tesis, en la cual todos los individuos también se encontraron sobre esta epífita, detectándose además marcas de alimentación y excretas entre las hojas.

Esta epífita, en dicha formación vegetal, al constituir el reservorio de humedad más importante, permite que *C. sagemon* desarrolle sus actividades vitales y sea el sustrato más utilizado (Lauranzón, 2002). Esto coincide con las observaciones de esta tesis, al ser el microhábitat específico donde habita este caracol endémico.

El aumento del volumen de agua y la disminución del diámetro superior reducen el espacio disponible en *T. fasciculata* para ser utilizado por *C. sagemon*. Esta relación entre ambas variables parece condicionar aumentos en la altura de la concha; pero entendemos que aún no es lo suficiente como para obtener una concha que pueda ser considerada alta, la cual se mantiene aplanada por la acción de otras fuerzas evolutivas. Mantener la concha aplanada constituye una estrategia que permite aprovechar el poco espacio que resulta en dicho microhábitat. La concha aplanada permitirá al caracol desplazarse entre las apretadas hojas de esta epífita y requerir un menor espacio para su alimentación, cópula o defecación (Tabla 6.18) por lo que el aumento de la altura de la concha podría estar limitado. Esta aparente contradicción pudiera ser explicada por la influencia de fuerzas evolutivas diferentes. Las presiones selectivas del microhábitat *T. fasciculata*, el espacio estrecho de las axilas de la epífita, el ambiente xerofítico, la vida arborícola, el suelo cársico, la alta evaporación, las elevadas temperaturas y la depredación pudieran explicar las relaciones entre las diferentes variables de la concha y el microhábitat *T. fasciculata*. Incluso la influencia de estas presiones selectivas pudieran actuar también sobre el propio microhábitat de la epífita, con lo cual su acción sobre *C. sagemon* sería reforzada.

Esta estrategia, de mantener una altura apropiada, también implica a la altura de la última vuelta de la espira. Una espira más baja permitirá un mejor traslado a través de las apretadas hojas de esta epífita y un mejor alcance de las plantas inferiores que crecen entre las axilas de esta planta, de las cuales se alimenta. Será más favorable, la espira baja, asociada positivamente a la altura del cono y negativamente a la disminución del volumen en el espacio que condicionan ambos, una epífita apretada más alta que ancha (Tabla 6.18).

Todo esto, es probablemente el resultado de un largo proceso evolutivo entre *T. fasciculata* y *C. sagemon*, en el cual el caracol disminuyó la altura de la espira y de la concha, logrando una concha aplanada y aquillada. Estos caracteres han sido señalados como una estrategia adaptativa de los caracoles terrestres a espacios estrechos (Goodfriend, 1986 y Teshima *et al.*, 2003), tales espacios se encuentran en las apretadas hojas de *T. fasciculata*. También las conchas aplanadas y aquilladas son más resistentes al aplastamiento que las redondeadas (Goodfriend, 1986), esto pudiera ser importante en Siboney y Jauco para resistir las caídas sobre el diente de perro, de tal manera que le confiere a dichas poblaciones un mayor carácter de supervivencia. La estrategia de una concha aplanada, aquillada y de menor altura de *C. sagemon* en Siboney y Jauco parece ser también el resultado de habitar en un ambiente cársico (diente de perro), como ha sido señalado para *Ainohelix editha* por Teshima *et al.* (2003). Con lo cual *C. sagemon*, en ambas localidades costeras, estaría bajo la influencia doble del ambiente cársico y del microhabitat *T. fasciculata*, mientras que el ambiente húmedo de El Olimpo permite que la concha sea de mayor talla.

La estrategia de reducir y aplanar la concha ha sido observada en los caracoles terrestres del género *Mandarina*. En dicho género, las especies arborícolas presentan una concha menor que aquellas de suelo, esto les permite adherirse con más facilidad a los troncos y hojas de los árboles.

Las especies arborícolas tienen espiras más aplanadas que las de suelo, lo cual puede estar asociado con la posición de descanso que estas especies asumen en espacios estrechos entre el tronco y las hojas, o entre las hojas, por lo que una concha más aplanada sería una ventaja. También está relacionado con el ángulo preferido de inclinación con el cual el caracol reptar (Chiba, 2004), todo lo cual se ajusta a la estrategia asumida por *C. sagemon* en Siboney, Jauco y El Olimpo.

Sin embargo, la forma convexa de la concha en las últimas vueltas internas se ve favorecida por una epífita de mayor tamaño, dada por aumentos de la altura del cono y el diámetro superior, a la vez que disminuye el volumen que ocupa en el espacio. La forma convexa de las vueltas internas se ve favorecida por condiciones parecidas a las anteriores.

Esto indica, en ambos casos, que *C. sagemon* muy posiblemente ha evolucionado adaptándose al microhabitat *T. fasciculata*, conformando sus vueltas internas a una forma que brinda mayor facilidad para su traslado entre las axilas de esta epífita, dicha forma podría proporcionar menor rozamiento y traba al reptar.

El crecimiento y enrollamiento en la última zona de la espira es también pequeño, como estrategia de reducir el tamaño de la concha influenciado por aumentos del volumen en el espacio y disminuciones del volumen de agua y del diámetro superior (Tabla 6.18). Los resultados aquí obtenidos son confirmados por la fauna de caracoles terrestres en el Mediterráneo, en la cual los caracoles aplanados y de espira baja son afines a los arbustos (Heller, 2008) coincidiendo con *C. sagemon* en la presente tesis.

Las relaciones de la concha de un caracol terrestre con variables del microhabitat específico en el cual convive, es la primera vez que se estudia para Cuba, y ha sido imposible obtener algún estudio similar al presentado en esta tesis. La mayoría de los estudios de fauna de epífitas se refieren a la relación con los artrópodos, no a moluscos. Esta dificultad ya ha sido mencionada por Frank *et al.* (2004), Basset (2001), Blüthgen *et al.* (2000), Mestre *et al.* (2001) y Wittman (2000). De tal forma que un problema recurrente en la explicación de la forma de la concha de los caracoles terrestres es la interpretación de la correlación de los factores ambientales con diferentes variables morfológicas y cómo conocer cuáles de estos caracteres posee valor adaptativo o no (Goodfriend, 1986). Tal caso es el que nos ocupa en este capítulo, como método de explicar la posible influencia del microhabitat sobre la concha. Según lo anterior, podríamos comprender que la asociación positiva de algunas variables de *T. fasciculata* sobre la concha de *C. sagemon* no significa necesariamente que ésta concha vaya a aumentar en altura o evolutivamente cambie la talla, sino que la altura de la concha alcanzada ha estado y está relacionada con dicha variables; pero también se encuentra bajo la influencia de otras presiones selectivas del ambiente y fuerzas evolutivas que regulan la máxima talla que pudiera alcanzar.

Analizando el intervalo de altura desde el suelo hasta el individuo de *T. fasciculata* que contienen *C. sagemon*, se observó que estuvo entre 1.33 y 2.16 metros (Lauranzón, 2002). Este valor se encuentra dentro del intervalo de altura citado para esta epífita en el presente estudio (0.21 - 3.00 m, Tabla 6.12). Valdés *et al.* (1986) encontraron en *Polymita picta roseolimbata* un intervalo de altura similar (0.50 -3.00 m). Existe una marcada preferencia del uso de *T. fasciculata* por *C. sagemon* (Bidart y Espinosa, 1989) coincidiendo con los resultados obtenidos en la presente tesis. Otros moluscos arborícolas difieren en esta preferencia. Para *P. picta* las hojas constituyen el sustrato más utilizado durante el período de actividad y las ramas y tallos durante la hibernación (Hernández y Domínguez, 1999). Las condiciones de microhabitat de *T. fasciculata* propician el desarrollo de *C. sagemon*.

Ha sido reconocido que la elección del lugar de descanso diurno puede estar relacionado con múltiples factores, como la cercanía a la fuente de alimento, agua y sitios potenciales de puestas (Cook, 2001). Dichas características son proporcionadas también por esta planta epífita. Así Fernández (1990) observó que la preferencia de los individuos de *P. muscarum* en condiciones naturales por el envés de la hoja, fue debido a la protección contra la radiación solar, las fuertes lluvias y los depredadores. Mientras que Reyes-Tur y González Rodríguez (2003) registraron para *P. venusta* el uso de *Croton lucidus*, *Acacia macracantha* y *Eugenia* sp. como sustratos. En el presente estudio se registró *A. macracantha* como forófito de *T. fasciculata*, y por tanto utilizada por *C. sagemon*, en lo que coincide con *P. venusta*. Las especies vegetales encontradas en este estudio difieren de las mencionadas por los autores anteriores.

Todos estos resultados relacionan la especie de caracol con su habitat y sus condiciones ecológicas. En el caso de *P. muscarum* y *P. venusta*, los autores mencionan su permanencia expuesta sobre arbustos, hojas, tallos y troncos, lo cual las relaciona con una concha de menor tamaño. Estas diferencias se pueden explicar, pues las especies arborícolas presentan una concha menor que aquellas de suelo, esto les permite adherirse con más facilidad a los troncos y hojas de los árboles (Chiba, 2004). También debe considerarse que las distinciones morfológicas de la concha de los caracoles terrestres está relacionada a las condiciones ecológicas propias del ambiente que habitan (Goodfriend, 1986).

6.6. Referencias

- Alfonso, M. A.; Berovides, V. y Rodríguez, M. 1991. Densidad y variación morfológica de *Zachrysia guanensis* (Gastrópoda: Camaenidae) en Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 5(2-3): 97-105.
- Alfonso S., M. A.; Blanco L., L. y Berovides A., V. 1993. Dinámica de la variación del peso relativo de las conchas y partes blandas en *Zachrysia guanensis* (Gastrópoda: Camaenidae) de Pinar del Río. Rev. Biol., 7(1):16-25.
- Armbruster, P.; Hutchinson, R. y Cotgreave P. 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. OIKOS, 96: 225–234.
- Basset, Y. 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests. How much do we really know? Plant Ecology, 153: 87–107.
- Bermúdez, F.; Figueredo, L. M.; González, A. y Álvarez, L. O. 2001. Estudio florístico de la reserva ecológica Siboney-Juticí en la reserva de la biosfera Baconao, Santiago de Cuba. 247 pp.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989. Aspectos del nicho ecológico de *Polymita picta nigrolimbata*, *Caracolus sagemon rostrata* y *Coryda alauda strobilus*. Cienc. Biol., 21-22: 30-136.
- Bidart, L.; Osorio, M. y Reinaldo, E. 1992. Ecología de *Polymita muscarum* en la localidad de “El Yayal” provincia de Holguín. Rep. Inv. Inst. Ecol. y Sist. Ser. Zool., 17: 14 pp.
- Blüthgen, N.; Verhaagh, M.; Goitía, W. y Blüthgen, N. 2000. Ant nests in tank bromeliads – an example of non-specific interaction. Insectes Soc., 47: 313-316.
- Breure, B. 2008. Bromeliads, beetles and snails. Obtenible en: <http://www.ashbreure.nl/snailblog/files/8fa5e8dadclbdea7d5e4f03c80b0999f-127.html>
- Castro, J. C.; Wolf, J. H. D.; García-Franco, J. G. y González-Espinosa, M. 1999. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. Rev. Biol. Trop., 47 (4): 763-773.
- Cook, A. 2001. Behavioral ecology: On doing the right thing, in the right place at the right time. Chapter 13: 447-487. En: Baker, G. editor. The biology of Terrestrial Molluscs. Hamilton, New Zealand, 560 pp.

- Cook, L. M. y O' Donald, P. 1971. Shell size and natural selection in *Cepaea nemoralis*, pp. 93-108. In: Ecological genetics and Evolution (R. Creed ed.) Blackwell, Oxford and Edinburgh.
- Cook, L. M. y Jaffar, W. N. 1984. Spire index and preferred surface orientation in some land snails. 1984. Biological Journal of the Linnean Society, 21 (3): 307 – 313.
- Cuellar, 2001. Caracterización de las epífitas vasculares de la Región Oriental de Cuba. Trabajo de Diploma. Universidad de Oriente. 42pp.
- De Smet, W. H. O. y Van Rompu, E. A. M. 1984. Shell size and thickness in adult *Cepaea nemoralis* (L.) (Gastropoda) from the Belgian coastal dunes. Biol. Jb. Dodonae, 52: 26-34.
- Díaz, P. y López, R. 1988. Un microsistema acuático en la bromeliácea epífita *Tillandsia recurvata* Linneo, 1762 (Bromeliaceae). Rev. Biol., 2 (3): 25-33.
- Engwald, S.; Schmit-Neuerburg, V. y Barthlott, W. 2000. Epiphytes in rain forests of Venezuela - diversity and dynamics of a biocenosis. En: Breckle, S.W., Schweizer, B. & U. Arndt (Eds.): Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 1st Symposium by the A.F.W Schimper-Foundation: 425-433.
- Fernández, A. 1990. Ecología de *Polymita muscarum* (Gastrópoda: Fruticolidae) en la provincia de Holguín. Rev. Biol. Trop., 4(1): 3-13.
- Fernández, A. y Berovides, V. 1995. Las subespecies de *Polymita muscarum* en Holguín (Gastropoda: Helminthoglyptidae). Cocuyo, 4: 26-28.
- Fernández, A.; Berovides, V. y Agüero, R. 1995. Altura al suelo de moluscos arborícolas; un mecanismo de termorregulación. Garciana, 23: 6-7.
- Fernández, A.; La' O, J.; Peña, C.; González, P. y Monteagudo, S. 2000. Ecological niche of *Polymita muscarum* (Lea) and other land snail in the Pesquero Nuevo Beach lagoon, Rafael Freyre, Holguín, Cuba. Of Sea and Shore, 23 (3): 125-130.
- Frank, J.; Sreenivasan, S.; Benschhoff, P.; Benschhoff, J.; Deyrup, M.; Edwards, G.; Halbert, S.; Hamon, A.; Lowman, M.; Mockford, E.; Scheffrahn, R.; Steck, G.; Thomas, M.; Walker, T. y Welbourn, W. 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota County, Florida. Florida Entomologist, 87 (2): 176-185.

- Galardi, K. 2006. Ecología de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) y *Coryda alauda* (Ferussac, 1821) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. 71pp.
- González, E.; Raventós, J.; Mújica, E. y Bonet, A. 2007. Estructura y ecología de la población del endemismo cubano *Broughtonia cubensis* (Orchidaceae), en el Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, provincia de Pinar del Río, Cuba. *Lankesteriana*, 7 (3): 469-478.
- Goodfriend, G. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: A review. *Syst. Zool.*, 35 (2): 204-223.
- Goodfriend, G. 1987. Late Holocene morphological changes in a Jamaican land snail: Evidences for changes in rainfall, pp. 123-126. En: W.H. Berger y L.D. Labeyrie (eds.), *Abrupt Climatic Change*.
- Gowland, K. M.; Mathesius, U.; Clements, M. A. y Nicotra, B. 2007. Understanding the distribution of three species of epiphytic orchids in temperate Australian rainforest by investigation of their host and fungal associates. *Lankesteriana*, 7 (1-2): 44-46.
- Haciendabaru. 2007. Un árbol que produce orejas. Obtenible en: <http://www.haciendabaru.com/espanol>.
- Heath, D. J. 1975. Colour, sunlight and internal temperatures in the land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Oecologia* (Berl.), 19: 29-38.
- Heller, J. 2008. Shell shape and land-snail habitat in a mediterranean and desert fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31(3): 257– 272.
- Hernández, N. y Domínguez, A.. 1999. Aspectos Ecológicos de *Polymita picta nigrolimbata* en Caguasey, Baracoa, Cuba. Trabajo de Diploma. Universidad de Oriente. 40pp.
- Hietz, P. y Hietz-Seifert, U. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6 (5): 719-728.
- Chiba, S. 2004. Ecological and morphological patterns in communities of land snails of the genus *Mandarina* from the Bonin Islands. *J. Evol. Biol.*, 17: 131–143.

- Iriart, D.; Catalá, P.; Todaro, J.; Panseri, A. y Franceschini, M. 2002 Aspectos ecológicos de la fauna asociada a *Aechmeadistichantha* (Bromeliaceae) con especial énfasis en su fitotelmata. Obtenible en: <http://www.unne.edu.ar/cyt/2002/06-Biologicas/B-058.pdf>.
- Jiménez, I. y Miranda, F. 2007. Epiphyte orchid diversity in a Yungas montane forest in the Cotapata Nacional Park ad integrated management natural area, La Paz, Bolivia. *Lankesteriana*, 7 (1-2): 49-52.
- Lauranzón, B. 2002. Uso de recursos por *Caracolus sagemon* (Beck) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 52 pp, 11 figs.
- Lazaridou-Dimitriadou, M.; Kattoulas, M. y Staikou, A. 1983. Searching for the factors that provoke differences in size and weigth of snails (*Helix aspersa* Müller) from two different populations, one from the island of Crete and the other from Peloponnesos (Grece). *J. Moll. Stud, Suppt.* 12A: 89-93.
- López-Alcántara, A.; Rivas, P.; Alonso, M. R. y Ibáñez, M. 1985. Variabilidad de *Iberus gualterianus* (Linneo, 1758) (Pulmonata: Helicidae) (1). *IBERUS*, 5: 83-112.
- Maceira, D. 1998. Molluscos en Nipe-Sagua-Baracoa, IV: 736-780. En: *Diversidad biológica de los macizos montañosos Nipe-Sagua-Baracoa* (Viña, N; Gong, A.; Maceira, D. eds), BIOECO. Sto. de Cuba.
- Maceira, D. 1999a. Ampliación de ámbito para moluscos terrestres en Cuba oriental. *Biodiversidad de Cuba Oriental*, 3: 15- 20.
- Mestre, L.; Aranha, J. y Esper, M. 2001. Macroinvertebrate Fauna Associated to the Bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil). *Rev. Biol. Vol.*, 44 (1): 89-94.
- Orghidan, T.; Gruia, M. y Viña Bayés, N. 1977. Sur une espèce d' Hydracarien vivant dans les Phytotelmes de Cuba. En: *Résultats des expeditions biospéologique cubano-roumaines á Cuba*. Edit. Acad. Rep. Roumania, Bucuresti, 2: 227-230.
- Oosterhoff, L. 1977. Variation on the growth rate as an ecological factor in the land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Neth. J. Zool.*, 27: 1-132.

- Pérez, A. M. y Espinosa, J. 1994. Sinistralidad en *Caracolus sagemon marginelloides* (Orbigny in Sagra, 1847) (Mollusca: Gastropoda: Camaenidae). Cuad. Invest. Biol., 18: 235-244.
- Pérez, A. M y Ramos, I. 1997. Morfometría de tres poblaciones de *Caracolus sagemon* (Gastropoda: Camaenidae) en Cuba. Rev. Biol. Trop., 45 (4): 1563-1577.
- Pfenninger, M. 2004. Comparative analysis of range sizes in Helicidae s.l. (Pulmonata, Gastropoda). Evolutionary Ecology Research, 6: 1-18.
- Raffaelli, D. G. 1978. The relationships between shell injuries, shell thickness and habitat characteristics of the intertidal snail *Littorina rudis* Maton. Journal of Molluscan Studies, 44: 166-170.
- Reyes, J. y Acosta, F. 2005. Vegetación terrestre, pp. 46-50. En: Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report, 10. The Field Museum, Chicago, USA.
- Reyes, J. y Figueredo, L. M. 2000. Estudio florístico de la reserva Ecológica Siboney. Informe parcial del proyecto “Conservación y manejo de la reserva ecológica Siboney”. BIOECO, Santiago de Cuba. 42 pp.
- Reyes-Tur, B. y González-Rodríguez, A. 2003. Relación planta-animal del molusco terrestre cubano *Polymita venusta* (Gmelin, 1792), (Stylommatophora: Helminthoglyptidae) en Sardinero, Santiago de Cuba. Rev. Biol., 17 (2): 134-142.
- Riofrío, L.; Naranjo, C.; Iriondo, J. y Torres, E. 2007. Spatial structure of *Pleurothallis*, *Masdevallia*, *Lepanthes* and *Epidendrum* epiphytic orchids in a fragment montane cloud forest in South Ecuador. Lankesteriana, 7 (1-2): 102-106.
- Rodríguez, M. H.; Alfonso, M. A. y Milera, J. F. 1992. Análisis conquiológico del complejo *Zachrysia guanensis* (Gastrópoda: Camaenidae) de Pinar del Río, Cuba. Rev. Biol., 6 (3): 165-173.
- Rosa-Fuentes, E. y Tremblay, R. 2007. Re-evaluation of lifespan in a Neotropical orchid: An eleven years survey. Lankesteriana, 7 (1-2): 204-208.
- Rosabal, D. y Zambrano, M. 2006. Ecología de Epífitas vasculares en dos formaciones vegetales de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba. Trabajo de Diploma. Universidad de Oriente. 55 pp.
- Staikou, A. E. 1999. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis*. J. Moll. Stud., 65: 171-184.

- Solem, A. 1966. The Neotropical land snail genera: *Labyrinthus* and *Isomeria* (Pulmonata, Camaenidae). Fieldiana, 50, 145pp.
- Solem, A. 1992. Camenid land snails from southern and eastern South Australia, excluding Kangaroo Island. Records of the South Australian Museum. Monograph Series, 2: 425 pp.
- Teshima, H.; Davison, A.; Kuwahara, Y.; Yokohama, J.; Chiba, S.; Fukuda, T.; Ogimura, H. y Kawata, M. 2003. The evolution of extreme shell variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and Irbid zone analysis. Molecular Ecology, 12 (7): 1869-1878.
- Toledo-Aceves, T. y Wolf, J. H. D. 2007. Germination and Establishment of *Tillandsia eizii* (Bromeliaceae) in the Canopy of an Oak Forest in Chiapas, Mexico. Biotropica, 40 (2): 246 – 250.
- Valdés, G.; Berovides, V. y Milera, J. F. 1986. Ecología de *Polymita picta roseolimbata* Torre, 1950, en la región de Maisí, Cuba. Cienc. Biol., 15: 77-93.
- Valverde, I. 2006. Crecimiento de *Barkeria lindleyana* (Orchidaceae) en un hábitat suburbano de Costa Rica. Lankesteriana, 6 (2): 33-41.
- Viña Bayés, N. 1978. Reservación Natural Espeleológica de Siboney. Resultados de las investigaciones carsológicas y espeleológicas. Tesis de candidato a Doctor en Ciencias Geográficas. Instituto de Geografía. Checoslovaquia.
- Viña Dávila, N. 2005. Panorama general del sitio muestreado, pp. 45-46. En: Fong G. A., D. Maceira F., W.S. Alverson, and J.M. Shopland, eds. Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories. Report 10. The Field Museum, Chicago.
- Williamson, P.; Cameron, R.A.D. y Carter, M.A. 1976. Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L. Nature, 263: 496-497.
- Wittman, P. 2000. The animal community associated with canopy bromeliads of the lowland Peruvian amazon rain forest. Selbyana, 21(12): 48-51.

Capítulo 7. Variación temporal de la actividad de *Caracolus sagemon*

7.1. Introducción

La actividad de los caracoles terrestres ha sido muy estudiada, fundamentalmente en especies de Europa, que pueden ser criadas en granjas para el consumo, como alimento, por el hombre. Aún así la actividad de los caracoles en estado silvestre también ha llamado la atención.

En relación a esto los caracoles y babosas terrestres pueden encontrarse en diferentes tipos de actividad (locomoción, alimentación, cópula, defecación) incluido el descanso. Durante la locomoción el animal se apoya sobre el mucus y el tegumento se expone a la sequedad del ambiente, incrementándose la pérdida de agua. Mientras que en el estado de descanso los moluscos terrestres se refugian evitando las temperaturas extremas, disminuyen el intercambio de gases y activan mecanismos para la conservación del agua (Cook, 2001). La locomoción posee varias funciones: búsqueda del alimento, de la pareja, de agua, del sitio de refugio y la pérdida del exceso de agua (Kerkut y Taylor, 1956), mientras que el descanso ocurre generalmente después de la alimentación (Ford y Cook, 1994). El proceso de la alimentación puede en ocasiones realizarse en el propio sitio de refugio, cercano a éste o algo distanciado, éste último implica un tiempo mucho más importante dedicado a la locomoción. Durante la alimentación puede ocurrir un descanso, lo cual no implica que el individuo busque necesariamente un refugio. Puede permanecer retraído en su concha en el propio sitio donde se está alimentando, para luego continuar en locomoción o alimentación.

La ingestión de alimentos es considerado el evento más significativo durante la actividad de la mayoría de los gastrópodos terrestres (Cook, 2001). Existen diferentes factores climáticos cuyas variaciones pueden estimular el comienzo de la actividad en los caracoles terrestres. Algunos autores consideran que pequeños cambios de temperatura, velocidad del viento, disturbios, humedad relativa y humedad del suelo pueden influir en la ruptura de la dormancia o el descanso (Asami, 1993; Burton, 1983; Dainton, 1954 a, b; Dainton y Wright, 1985; Hess y Prior, 1985; Machin, 1975; Richter, 1976; Ross, 1979; Young y Port, 1991).

Los moluscos terrestres son mayormente activos durante la noche, esto les permite un mayor éxito de las funciones vitales y sobrevivir a las altas temperaturas del día, evitando la pérdida de agua fundamentalmente. Sin embargo, el desplazamiento de la actividad a diferentes horarios puede constituir una estrategia cuando coexisten dos especies. Se conoce que *Mesodon normalis* (Pilsbry) cuando coexiste con *Triodopsis albolabris* (Say) muestra dos picos de actividad, al atardecer y al amanecer; mientras que la segunda especie presenta una distribución unimodal y nocturna (Asami, 1993).

El proceso de actividad nocturna es complicado y no está únicamente bajo la influencia de los parámetros abióticos, puede estar influenciada por otros factores. Bailey y Lazaridou-Dimitriadou (1986) encontraron para *Helix lucorum* L. que su actividad nocturna estuvo regulada por un componente circadiano relacionado con el fotoperíodo; mientras su período de dormancia está regulado por la baja humedad, pues el fotoperíodo y la temperatura no mostraron una influencia directa (Lazaridou-Dimitriadou y Saunders, 1986) y requiere un mínimo de duración de la noche para poder mostrar su ritmo diario de actividad nocturna (Flari y Lazaridou-Dimitriadou, 1995). La influencia de la temperatura en la actividad ha sido estudiada en la babosa terrestre *Deroceras reticulatum* (Müller), la cual incrementa la actividad diurna con la temperatura, cuando ésta es cíclica se produce más locomoción que alimentación en 24 horas (Wareing y Bailey, 1985).

Sobre el proceso de dormancia se conoce que en caracoles terrestres puede tener diferente duración. Para *Helix testa* Mousson caracol terrestre endémico de Israel se han registrado seis meses de estivación (Heller y Ittiel, 1990) y de 10 a 12 meses para *Rhagada tescorum* Benson (Withers *et al.*, 1998). Los moluscos terrestres están sujetos a cambios anuales de actividad y dormancia en relación a cambios estacionales de temperatura, humedad, disponibilidad de agua y por consiguiente deben estar adaptados para un intervalo de mecanismos conductuales y fisiológicos que aseguren su supervivencia bajo condiciones específicas del microhábitat (Arad, 2001).

La disponibilidad de agua es limitada en los hábitats terrestres y ocurren variaciones diarias y estacionales de la temperatura. Los caracoles pulmonados terrestres son animales exitosos, que han ocupado hábitats severos sobre la tierra. En los hábitats áridos y expuestos corren el riesgo de desecación o de muerte por sobrecalentamiento.

Por esto han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento como respuesta a los problemas del balance de agua y temperaturas ambientales. Entre las adaptaciones conductuales está la restricción de la actividad a períodos favorables (Staikou, 1999). En babosas pulmonadas se ha demostrado que la duración de la actividad dependió de la disponibilidad de alimento (Rollo, 1991; Ford, 1986).

Durante los períodos de actividad, los caracoles terrestres adquieren los recursos para sus necesidades inmediatas y las de a largo plazo. Debido a peligros, durante el tiempo de actividad estos animales tienden a permanecer inactivos si poseen los recursos requeridos (Cook, 2001).

En Cuba son pocos los estudios relacionados con la actividad de los moluscos terrestres y hasta el presente ninguna aborda las horas nocturnas. La mayoría de los trabajos publicados se restringen a los géneros de moluscos arborícolas *Liguus* Montfort (Orthalicidae) y *Polymita* Beck (Xanthonychidae), un único artículo sobre babosas terrestres no pulmonadas (Veronicellidae) y muy poca literatura trata a la familia Camaenidae, objeto de estudio en la presente tesis. En *Liguus fasciatus* (Müller) se conocen dos trabajos que tratan la actividad reproductiva referida a cópula, puesta de huevos, eclosión y reclutamiento en poblaciones de esta especie, localizadas en la provincia Holguín (Fernández y Berovides, 1995, 2001). Para *Polymita picta nigrolimbata* Torre y *P. muscarum* Lea ha sido estudiada la actividad reproductiva en los mismos aspectos anteriores y además la hibernación (Bidart y Espinosa, 1989, Bidart *et al.*, 1989; 1992 a, b, c, d; Hernández y Domínguez, 1999; Reyes-Tur y Fernández, 1998; Fernández, 1990). De otra especie, *P. venusta* (Gmelin) se estudió la actividad reproductiva (Reyes-Tur y Ramírez, 2002; Fernández Verdecia, 2000) y el ritmo diario, fisiológico y reproductivo en período lluvioso y poco lluvioso para dos poblaciones (Reyes-Tur, 2004 a, b). En esta misma familia, Xanthonychidae, sólo en un artículo se trató la actividad reproductiva de *Coryda alauda* (Fer.) (Bidart y Espinosa, 1989).

Sobre estudios de la actividad en comunidades terrestres se conoce exclusivamente el estudio en el Jardín Botánico Nacional de Cuba, La Habana, registrándose a todas las especies en locomoción entre las 08:00 y las 10:00 horas (Pérez *et al.*, 1996). Para la babosa del occidente cubano, *Veronicella tenax* (Baker) y la babosa cubana *V. cubensis* (Pfeiffer) se observó que su alimentación es exclusivamente nocturna (Howel, 1946 y Maceira, 2002).

Para Camenidae se ha registrado que *Z. guanensis* (Poey) permanece activa durante la noche (Howel, 1946) y que *Polydotes natensoni* Torre (Monte Iberia, Baracoa, Guantánamo) puede permanecer activo durante el día (Maceira, 1999). Para la especie estudiada en esta tesis *Caracolus sagemon*, Bidart y Espinosa (1989) señalaron aspectos de la actividad reproductiva en Baracoa, mientras que Lauranzón (2002) estudió su dormancia en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba, obteniendo que es únicamente activa durante las horas de la noche.

7.2. Objetivos

- Caracterizar la variación estacional y el ritmo diario de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* que habitan en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí durante los períodos poco lluvioso y lluvioso.

7.3. Materiales y métodos

7.3.1. Muestreo de la actividad

Para el estudio de la actividad e inactividad, se tomaron los datos de los individuos adultos y juveniles de *Caracolus sagemon* marcados según Bidart *et al.* (1992b) en las mismas 10 parcelas de 4 x 4 m (16m²), revisadas una vez cada una hora durante 24 horas por cada mes durante los cuatro años de trabajo, donde se desarrollaron los capítulos anteriores con las mismas condiciones de fecha, períodos poco lluvioso y lluvioso, y las consideraciones para la condición adulto y juvenil.

Las observaciones se iniciaron a las 16:00 horas y se registraron las actividades de locomoción, alimentación y defecación para los individuos adultos y juveniles, y la cópula en el caso de los adultos. Como actividad de defecación se consideró a los individuos observados expulsando heces fecales (Fig. 7.1); en locomoción a los individuos en movimiento de traslado (Fig. 7.2), en alimentación aquellos que fueron observados ingiriendo alimentos caracterizado por la actividad de raspado de la epidermis y cortezas vegetales empleando la rádula (Fig. 7.1, 7.2), mientras que la cópula incluyó a dos individuos adultos uniendo sus sistemas reproductores (Fig. 7.3). Se consideró en inactividad a los individuos adultos y juveniles de *C. sagemon* cuando no realizaron ninguna actividad mencionada anteriormente y permanecen retraídos en el interior de la concha; pero sin formar epifragma (Fig. 7.4). En dormancia cuando permanecen retraídos en el interior de la concha con epifragma (Fig. 7.5) formado (Howel, 1950).

Varios autores generalizan el término dormancia para referirse a los procesos de estivación e hibernación como un mismo mecanismo fisiológico, que ocurre en diferentes momentos del año; la estivación en el verano y la hibernación en el invierno. Este es el sentido asumido en la presente tesis, concordando con Horne (1973), Arnhart y McMahon (1987), Iglesias *et al.* (1996) y Lazaridou-Dimitriadou y Saunders (1986), y en descanso cuando cada día cesa la actividad por un intervalo de tiempo determinado para luego reanudarla (Ford y Cook, 1994; Newel, 1966; Bailey, 1989). La duración de las horas de descanso para los individuos adultos y juveniles fue calculado por la diferencia entre la hora a la cual determinada actividad finaliza en el primer horario del patrón bimodal y la hora a la que es reanudada dicha actividad en el segundo horario de dicho patrón.

7.3.2. Variaciones estacionales y ritmo diario

Para el estudio de las variaciones estacionales y del ritmo diario se trabajó con los datos de las observaciones en horas (00:00), con lo cual cada observación de un individuo adulto y/o juvenil realizando una actividad determinada cada mes se corresponde con una hora específica. Debido a que la actividad describe un ciclo de 24 horas, se empleó la estadística circular para procesar las observaciones en datos de horas, que fueron introducidos previamente en Microsoft Office Excel 2003 y luego procesados con el programa Oriana for Windows versión 1.06. Empleando Oriana se calculó la hora media, el error estándar y el valor de probabilidad (p) del Test de Rayleigh para uniformidad de cada tipo de actividad para cada mes, en ambas clases de edad, los meses correspondientes a dormancia e inactividad no cuantifican. La hora media \pm el error estándar de cada tipo de actividad para los meses en los cuales se detectó dicha actividad se representó en un gráfico por año de estudio para ambas clases de edad.

Las actividades de locomoción, alimentación, defecación y cópula pueden mostrar un patrón unimodal, bimodal o una distribución uniforme. Para conocer la existencia de una distribución uniforme se empleó el valor de probabilidad (p) del Test de Rayleigh para uniformidad, donde $p < 0.05$ indica que no hay uniformidad y por tanto existe una hora preferente para esa actividad que se corresponde con la hora media; cuando $p > 0.05$ se asume que existe uniformidad y la hora media no se corresponde con la hora preferente para realizar la actividad. Cuando no hay uniformidad ($p < 0.05$) la actividad analizada puede describir un patrón unimodal o bimodal, diferentes de una distribución uniforme. Para diferenciar entre ambos patrones, se analizaron los histogramas de frecuencia aportados por Oriana del análisis particular de cada actividad, para cada mes en ambas clases de edad. Los histogramas distribuyen la frecuencia de las observaciones en cuartos de día (06:00-12:00, 12:00-18:00, 18:00-00:00, 00:00-06:00) y muestran la existencia de un pico (patrón unimodal) en un determinado cuarto de día, o pueden mostrar dos picos en los correspondientes dos cuartos de día (patrón bimodal). Para calcular la hora media \pm el error estándar del patrón unimodal se emplearon las observaciones pertenecientes únicamente al determinado cuarto de día donde ocurre el pico de actividad. Respecto al patrón bimodal se calculó la hora media \pm el error estándar para cada uno de los dos cuartos de día donde ocurre cada pico del patrón bimodal.

Según esto, se obtuvo un primer horario del patrón bimodal (hora media \pm el error estándar del primer cuarto de día) y un segundo horario del patrón bimodal (hora media \pm el error estándar del segundo cuarto de día).

Si los resultados no difieren de una distribución uniforme, se incluyeron en el cálculo todos los datos en horas de las observaciones del tipo de actividad analizada en ese mes. Debido a esto la hora media \pm el error estándar obtenidos para la distribución uniforme se corresponden con la hora media \pm el error estándar calculados inicialmente para cada tipo de actividad mensualmente, en ambas clases de edad. La hora media \pm el error estándar del patrón unimodal, bimodal y la distribución uniforme fueron representados en gráficos que muestran su variación mensual.

El número de observaciones correspondientes a cada tipo de actividad diaria fue representado en porcentajes para cada mes, obteniéndose un gráfico para cada año de estudio, que permite comprender la extensión en meses de la dormancia, inactividad y las actividades desarrolladas por los adultos y juveniles. Se realizó un análisis de Regresión Lineal Múltiple entre las variables independientes (temperatura promedio, temperatura mínima, temperatura máxima, humedad relativa promedio, humedad relativa mínima, humedad relativa máxima) y las variables dependientes (Adultos inactividad/dormancia y Juveniles inactividad/dormancia). El valor empleado de las variables independientes se corresponde con su media mensual, la cual se obtuvo a partir de las 24 mediciones mensuales realizadas. Respecto a las variables dependientes para cada mes, se obtuvo el número de individuos adultos y de individuos juveniles de *C. sagemon* en inactividad y dormancia. Estos dos valores fueron sumados, para cada clase de edad, con lo cual se halló el número de individuos adultos y de juveniles en inactividad/dormancia para cada mes de estudio. Se consideró la suma de ambas actividades, inactividad y dormancia, debido a que ambas suceden en igual período climático y se caracterizan por la ausencia de locomoción, alimentación y cópula.

La suma de los registros correspondientes a ambas condiciones se debe a las observaciones de campo, según las cuales, en ocasiones, aunque el epifragma es roto los individuos permanecen inactivos. En ambas condiciones, *C. sagemon* permanece en su sitio de refugio, pudiéndose establecer una diferencia entre ellas por la existencia de epifragma durante la dormancia. Las variables independientes y dependientes fueron transformadas empleando \arcsen y $\%$.

Este análisis se realizó para conocer la posible influencia de las condiciones abióticas sobre el proceso de inactividad/dormancia en el transcurso de cada año de estudio (noviembre – octubre, 1999 - 200, 2000 - 2001, 2001 - 2002, 2002 - 2003). Según esto, los 12 meses de cada año estudiado corresponden con las 12 observaciones para cada variable independiente y dependiente cuyos cálculos, cada mes, ha sido explicado en párrafos anteriores.

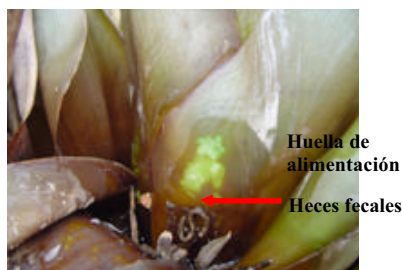


Figura 7.1. Se muestran las heces fecales y las huellas de alimentación por el raspado de la rádula sobre la epífita *T. fasciculata* producidas por *C. sagemon*.

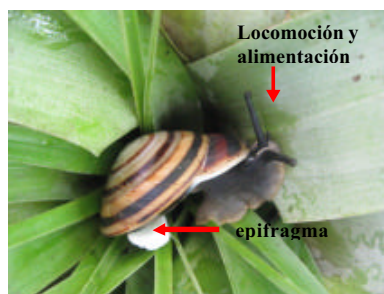


Figura 7.2. Se muestra la actividad de locomoción y alimentación inmediatamente después de la emergencia de la dormancia a causa de una llovizna en *C. sagemon*.



Figura 7.3. Dos ejemplares adultos de *C. sagemon* en cópula.



Figura 7.4. Individuos de *C. sagemon* inactivos permaneciendo retraídos en el interior de la concha.



Figura 7.5. Individuos de *C. sagemon* en dormancia.

7.4. Resultados

7.4.1. Variaciones estacionales de los patrones de actividad

7.4.1.1. Individuos adultos

Los individuos adultos de *C. sagemon* durante el período poco lluvioso permanecen mayormente en dormancia, refugiados en su microhábitat *T. fasciculata*. En noviembre los individuos se encontraron mayormente inactivos y en muy pocas ocasiones pequeños porcentajes de los individuos se hallaron en alimentación, locomoción y defecación. Para diciembre comienza la hibernación y muy pocos individuos permanecen inactivos y sin hibernar o escasamente realizan alguna actividad. Para enero, del 80 al 100% de los individuos se observó en dormancia, lo cual se cumplió en febrero, aunque algunos individuos pueden romper el epifragma y mantenerse inactivos (Fig. 7. 6).

En marzo, del 75 al 100% se mantuvo en hibernación, excepto en marzo de 2003, cuando se detectó la disminución de individuos en dormancia y el aumento del porcentaje en locomoción, alimentación y cópula, lo cual está relacionado con el alto porcentaje de individuos inactivos que permanecen sin hibernar en febrero de ese año y que ya estaban en preparación para comenzar la actividad en marzo, lo cual se demuestra cuando en abril ya no se detectaron adultos en dormancia (Fig. 7.6). Para abril, último mes del período poco lluvioso, aún muchos individuos permanecieron inactivos, se mostró tendencia hacia el aumento de la locomoción y alimentación, un comportamiento similar a noviembre, primer mes de este período (Fig. 7.6). Esto indica que la obtención de alimento y sitios de refugio para soportar el invierno es muy importante en el mes de inicio del período poco lluvioso, así como la recuperación en el último mes después de un tiempo extenso sin alimentación (Fig. 7.6).

Durante el período lluvioso, entre el 30 y el 100% de los individuos adultos permanecieron inactivos involucrando a mayo, junio, julio y agosto. En el 2002 se observó la dormancia en mayo, junio, julio y septiembre, superior al 50%, algo inusual y que está en correspondencia con el 100% de hibernación detectado en enero, febrero y marzo (Fig. 7.6). En septiembre y octubre los individuos adultos preferentemente reptaron y se alimentaron, mientras las cópulas se observaron en mayo, junio, julio, agosto y septiembre.

Durante el 2002 predominaron los individuos en dormancia , mientras que en el 2003 lo fueron aquellos que se mantuvieron inactivos; en el 2000 y 2001 se observaron diferentes tipos de actividad cada mes (Fig. 7. 6). Los individuos adultos mostraron mayor actividad de locomoción y alimentación durante el término de los períodos lluviosos (septiembre y octubre) y poco lluviosos (abril), siendo la locomoción la de mayor porcentaje (Fig. 7. 6).

El fenómeno de la inactividad y la dormancia , analizados íntegramente permitió detectar que para cada año de estudio existió un modelo específico, que explicó el comportamiento de los individuos adultos. Durante el primer año (noviembre 1999-octubre, 2000) la inactividad y la dormancia de los individuos adultos resultó de la interacción de los efectos de los valores mínimos y máximos de la humedad relativa con los valores máximos y promedio de la temperatura (Tabla. 7.1). Este modelo fue muy parecido al obtenido en el último año (noviembre 2002-octubre, 2003) , donde se sustituye esta última variable por sus valores mínimos en unión de las restantes. Para el segundo año (noviembre 2000-octubre, 2001), los individuos adultos que permanecieron inactivos y en dormancia estuvieron influenciados únicamente por los valores mínimos de temperatura y humedad. Todo lo contrario se observó en el tercer año (noviembre 2001-octubre, 2002), donde la interacción de los valores promedios, mínimos y máximos de la temperatura y humedad relativa determinaron que fuera el año donde se registraron mayor número de meses correspondientes a dormancia (Tabla. 7.1).

Tabla 7.1. Modelos de Regresión Lineal Múltiple obtenidos para explicar el comportamiento del proceso de inactividad y dormancia de los individuos adultos y juveniles respecto a las variables climáticas. Var. (Variable), g.l. (grados de libertad), p (probabilidad al 95%), Tprom (Temperatura promedio mensual), Tmin (Temperatura mínima), Tmax (Temperatura máxima), HRprom (Humedad relativa promedio mensual), HRmin (Humedad relativa mínima) y HRmax (Humedad relativa máxima), noviembre, 1999-octubre, 2000 (N99-O00); noviembre, 2000-octubre, 2001 (N00-O01); noviembre, 2001-octubre, 2002 (N01-O02) y noviembre, 2002-octubre, 2003 (N02-O03).

Períodos	Var. 1	Var. 2	Var. 3	Var. 4	Var. 5	Var. 6	g.l.	AIC	p
Adultos									
N99-O00	Tprom	Tmax	HRmin	HRmax			4	584.565	0.0000
N00-O01	Tmin	HRmin					2	147.7217	0.0173
N01-O02	Tprom	Tmin	Tmax	HRprom	HRmin	HRmax	6	767.077	0.0000
N02-O03	Tmin	Tmax	HRmin	HRmax			4	117.0356	0.0002
Juveniles									
N99-O00	Tprom	Tmin	Tmax	HRprom	HRmin	HRmax	6	81.0520	0.0000
N00-O01	Tmin						1	74.97641	0.0008
N01-O02	Tprom	Tmin	HRmin				3	60.18224	0.0000
N02-O03	Tmin	HRmin	HRmax				3	75.47083	0.0001

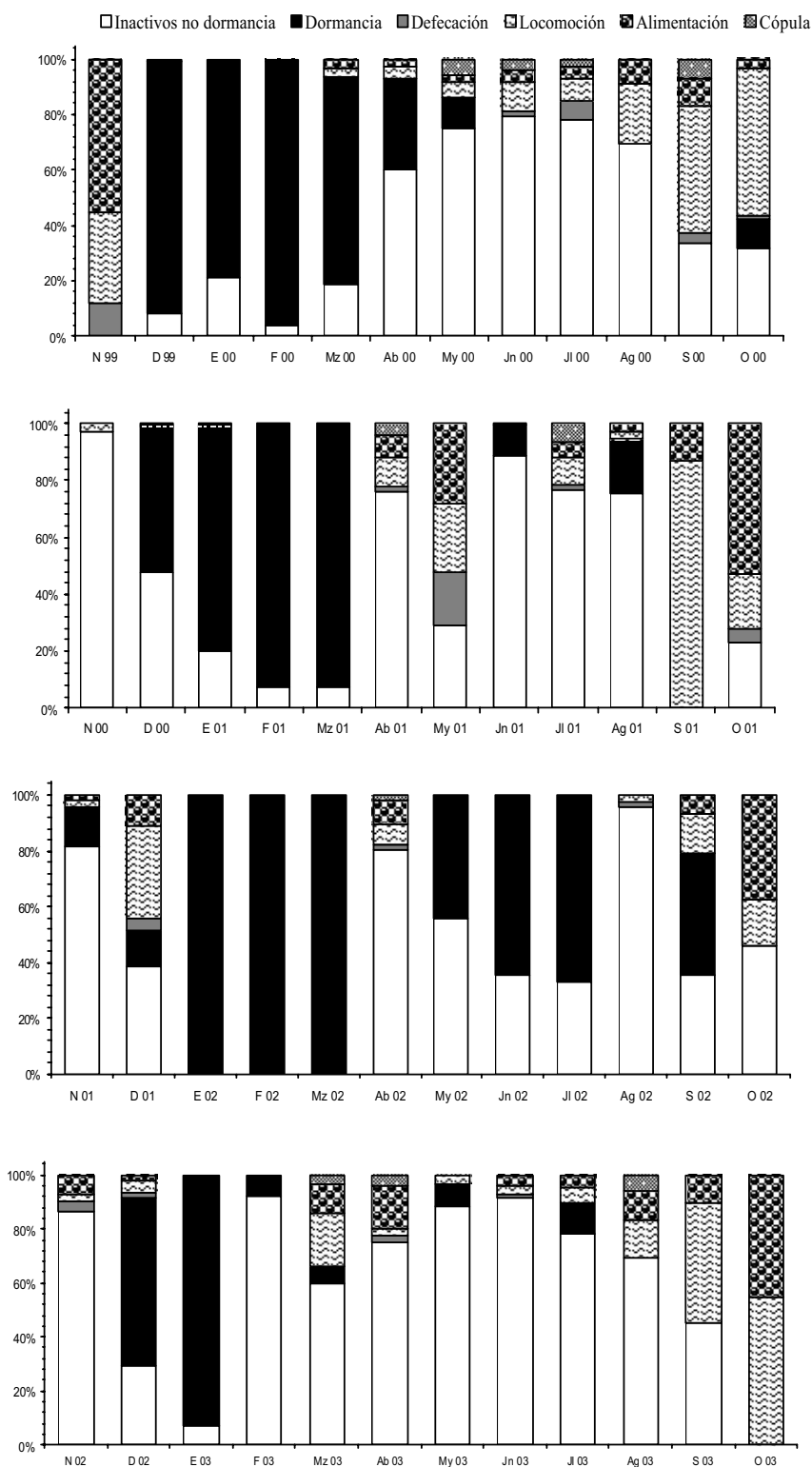


Figura 7.6. Porcentaje por tipo de actividad para los individuos adultos de *C. sagemon* por mes para los años: noviembre, 1999-octubre, 2000; noviembre, 2000-octubre, 2001; noviembre, 2001-octubre, 2002 y noviembre, 2002-octubre, 2003.

7.4.1.2. Individuos juveniles

En el período poco lluvioso los individuos juveniles permanecieron mayormente inactivos y en dormancia. En noviembre y diciembre se observaron mayor número de individuos inactivos y las actividades se restringieron a la alimentación y locomoción fundamentalmente, en diciembre se presentaron más individuos en dormancia que en noviembre. Durante enero y febrero todos los individuos estuvieron en dormancia, excepto en el último año cuando se detectaron algunos inactivos. En marzo permanecieron en dormancia, o inactivos, cuando en enero y febrero todos estuvieron en dormancia. Para el 2003, cuando en enero y febrero se detectaron inactivos no hibernantes, en marzo se observaron altos porcentajes de locomoción y alimentación. Durante dos años alternos (2001, 2003) en abril se detectó alimentación y locomoción, y en otros dos años alternos (2000, 2002) hibernación e inactividad (Fig. 7.7).

En el período lluvioso se registró mayor actividad de locomoción y alimentación, con tendencia a que esta última se realice en horas anteriores muy próximas a la locomoción, o en el mismo instante. Estas actividades se observaron mayormente entre las 16:00 y las 00:00 horas, sólo en una ocasión se registraron ambas en horas tempranas de la mañana. La defecación ocurre poco después de que se activen los individuos, o unas horas antes (Fig. 7.7).

Durante este período los individuos juveniles permanecen inactivos, sin estivar, como sucede en mayo y junio. Sólo en dos ocasiones se detectaron (mayo 2001, junio 2003) locomoción, alimentación y defecación en porcentajes similares. Durante el 2002 y 2003 se observaron individuos en dormancia e inactivos en julio, en los restantes años predominaron la locomoción y alimentación (Fig. 7.7).

En agosto mayormente los juveniles permanecieron inactivos, para retomar la locomoción y alimentación en septiembre, permaneciendo así gran parte de octubre, donde vuelven a presentarse individuos inactivos con motivo de la proximidad del invierno (Fig. 7.7). Al analizar la inactividad y la dormancia en los individuos juveniles, se obtuvo que el primer y segundo año fueran muy contrastantes en el número máximo y mínimo de variables involucradas. Durante el primer año (noviembre 1999-octubre, 2000) la interacción de los valores promedio, mínimos y máximos de la temperatura y humedad relativa determinó que los juveniles permanecieran en dormancia e inactividad durante un mayor número de meses (Tabla 7.1).

En el segundo año (noviembre 2000-octubre, 2001) únicamente los valores mínimos de temperatura influyeron en la duración de la inactividad y dormancia. Los tercero y cuarto años fueron muy parecidos en los modelos obtenidos, sólo con la diferencia que en el tercer año (noviembre 2001-octubre, 2002) los valores promedio y los mínimos de temperatura y humedad relativa influyeron en la inactividad y dormancia, mientras que en el cuarto año (noviembre 2002-octubre, 2003) las dos últimas variables junto a la temperatura mínima determinaron el comportamiento de los individuos juveniles (Tabla 7.1).

7.4.2. Ritmo diario

7.4.2.1. Individuos adultos

Las actividades de locomoción, alimentación y cópula mostraron preferente mente un patrón bimodal; mientras que la defecación mostró un patrón unimodal mayormente (Fig. 7.8 a, b, c, d). La actividad de locomoción sólo mostró el patrón unimodal en unos pocos meses, al inicio y término del período lluvioso y en una ocasión para el período poco lluvioso, en general comprende el intervalo 19:53-22:10 horas (Fig. 7.8 a). Las actividades de alimentación y cópula fueron realizadas en un horario uniforme sólo en una ocasión (Figs. 7.8 b, d). Mientras que para la actividad de defecación el patrón uniforme fue el segundo más importante (Fig. 7.8c) ocurriendo en meses de ambos períodos climáticos.

La defecación es la primera actividad que realizan los individuos adultos al activarse cada día y está caracterizada por un patrón unimodal fundamentalmente, ocurre al inicio de la actividad (17:00-19:00 horas), o en pocos casos unas horas antes que la población se active (11:00-13:00 horas), siempre durante dos horas, en ambos períodos climáticos. En el período poco lluvioso no se detectó el patrón bimodal, a diferencia del período lluvioso, ocurriendo en meses iniciales donde se acompaña junto al unimodal y la distribución uniforme, esta última se presentó más durante el período poco lluvioso (Fig. 7.8c).

Posterior a la defecación los individuos comienzan la locomoción, mostrando preferentemente un patrón bimodal, correspondiente entre las 20:06 y las 22:20 horas y entre las 00:44 y las 07:45 horas. El tiempo comprendido entre la hora a la cual finaliza la locomoción (22:20) y la hora en la que se reanuda (00:44), representa que *C. sagemon* permanece en descanso por dos horas con veinte y cuatro minutos antes de reiniciar la locomoción, en ambos períodos climáticos.

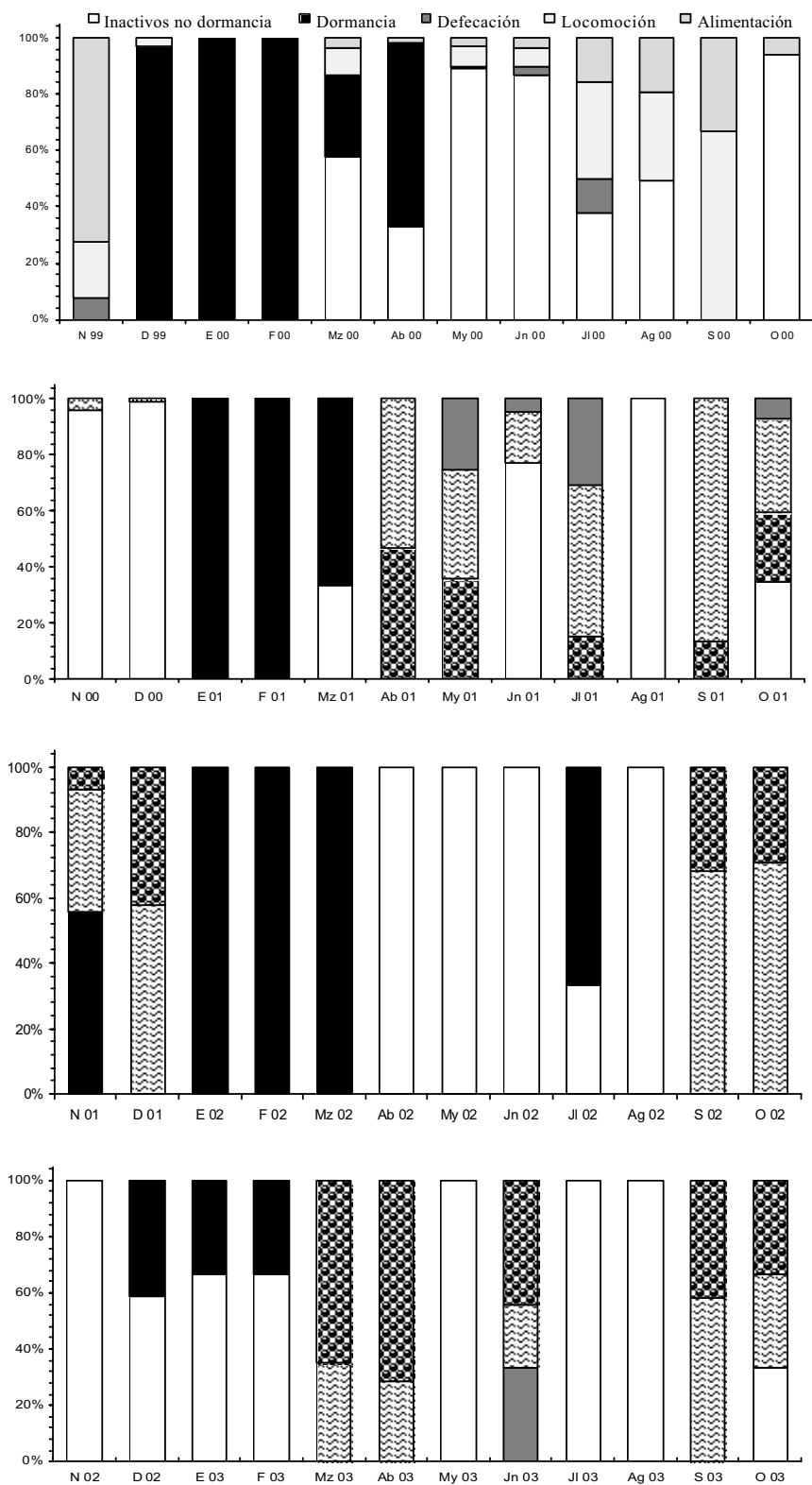


Figura 7.7. Porcentaje por tipo de actividad para los individuos juveniles de *C. sagemon* por mes para los años de trabajo noviembre, 1999-octubre, 2000; noviembre, 2000-octubre, 2001; noviembre, 2001-octubre, 2002 y noviembre,

En tres ocasiones (diciembre 2001, septiembre 2002 y 2003) esta regularidad para la locomoción no se cumplió, mostrando un desplazamiento en las horas del patrón bimodal. Para estos tres casos, el primer horario del patrón bimodal comenzó con sólo de 1-3 minutos de diferencia y el segundo horario se correspondió entre 1 y 3 horas, lo cual permite suponer que el origen es el mismo para este fenómeno poco frecuente (Fig. 7.8 a). Durante julio 2001 y agosto 2003, el segundo horario se desplazó más de lo habitual, por lo que no fue considerado en el intervalo de tiempo anterior, pues corresponde a un horario diurno habitualmente para descanso debido a las altas temperaturas (Fig. 7.8 a).

Muy similar a la locomoción se mostró el proceso de alimentación en los individuos adultos de *C. sagemon*, los cuales mostraron un primer horario entre las 19:04 y las 22:30 horas y un segundo horario entre las 00:30 y las 09:00 horas, para ambos períodos climáticos (Fig. 7.8 b). Estos dos horarios del patrón bimodal en la alimentación coincidieron con la duración de las horarios correspondientes a la locomoción, mostrándose las mismas dos horas para descanso antes de reanudar la ingestión de alimentos (Fig. 7.8 b). En una ocasión (septiembre, 2003), se mostró un desplazamiento total de esta regularidad, y en otra (septiembre 2002) se corrió el segundo horario, coincidiendo para iguales meses respecto a la locomoción (Fig. 7.8 a, b). El patrón unimodal en la alimentación ocurrió con mayor frecuencia en los meses finales del período lluvioso (agosto, septiembre, octubre); mientras que en el período poco lluvioso lo fue en los meses iniciales (Fig. 7.8 b).

En relación a la cópula, esta actividad se restringe a la época de reproducción, y se obtuvieron observaciones correspondientes a nueve meses durante todo el estudio, para los períodos climáticos poco lluviosos y lluviosos los cuales presentaron un patrón bimodal preferentemente. El primer horario de este patrón bimodal se registró entre las 21:00 y las 22:09 horas y el segundo horario estuvo entre las 00:30 y las 02:00 horas cuando ocurrió. Se observó una diferencia de dos horas y veinte y unos minutos empleados para descanso entre la hora a la cual finalizaron las cópulas (22:09) y a la que se reanudaron las cópulas (00:30), muy similar a como sucedió para la locomoción y la alimentación (Fig. 7.8 d).

Posterior a la cópula los individuos retornaron a la locomoción y/o alimentación. De forma general, se observó que los individuos adultos de *C. sagemon* interrumpieron su actividad nocturna para descansar, en su ritmo diario, por dos horas correspondientes al intervalo 22:30-00:30 horas.

Los individuos adultos son menos activos en el período poco lluvioso que en el lluvioso. En el período poco lluvioso la actividad de defecación fue observada en noviembre al final de la mañana e inicio de la tarde, en diciembre en horas tempranas de la noche y para abril al final de la tarde. La cópula se restringió a marzo en la medianoche y en abril antes de la medianoche o próxima al mediodía (Fig. 7.9). La locomoción precede a la alimentación y se realizan, ambas, exclusivamente durante las horas oscuras, siendo interrumpidas por varios meses de hibernación (diciembre-febrero). Al inicio del período poco lluvioso los individuos adultos reptaron antes de la medianoche y se alimentaron antes y después de ese mismo instante; mientras que al final de este período ambas actividades se registraron sólo anteriores y posteriores a la medianoche y la alimentación además en horas tempranas después del amanecer (Fig. 7.9).

En el período lluvioso se halló una mayor continuidad de la alimentación y la locomoción entre los meses. La alimentación se produjo posterior a la locomoción generalmente, e interrumpidas de uno a cuatro meses de inactividad y/o dormancia entre mayo y agosto. La alimentación ocurrió en horas tempranas de la mañana, mientras que la locomoción en horas oscuras y en muy raras ocasiones en horas diurnas (Fig. 7.9). La defecación en mayo sucedió al terminar la tarde, en junio lo mismo o hacia la media mañana, para julio en la noche y la medianoche; para agosto, septiembre y octubre en las últimas horas de la tarde. La cópula se observó en mayo, junio y julio en el intervalo 22:00-00:00 horas (Fig. 7.9).

7.4.2.2. Individuos juveniles

Los individuos juveniles presentaron las actividades de locomoción y alimentación con un patrón bimodal preferentemente; mientras que la defecación lo fue unimodal (Fig. 7.10 a, b, c). Los individuos juveniles comienzan su actividad diaria con la defecación, caracterizada por un patrón unimodal preferente, entre las 17:30 y las 8:30 horas, aunque en dos ocasiones se observaron valores desplazados una vez hacia la mañana y en otra ocasión hacia la tarde, ambos casos correspondientes al período lluvioso. Para el período poco lluvioso se detectó sólo en una ocasión la defecación, la cual se correspondió con un patrón uniforme (Fig. 7.10 c). Luego que los individuos defecan, comienzan a reptar en búsqueda de los sitios de alimento y/o dispersión, presentando su máxima actividad de locomoción entre 19:54-21:50 horas en el primer pico y entre 00:30-03:43 en el segundo pico.

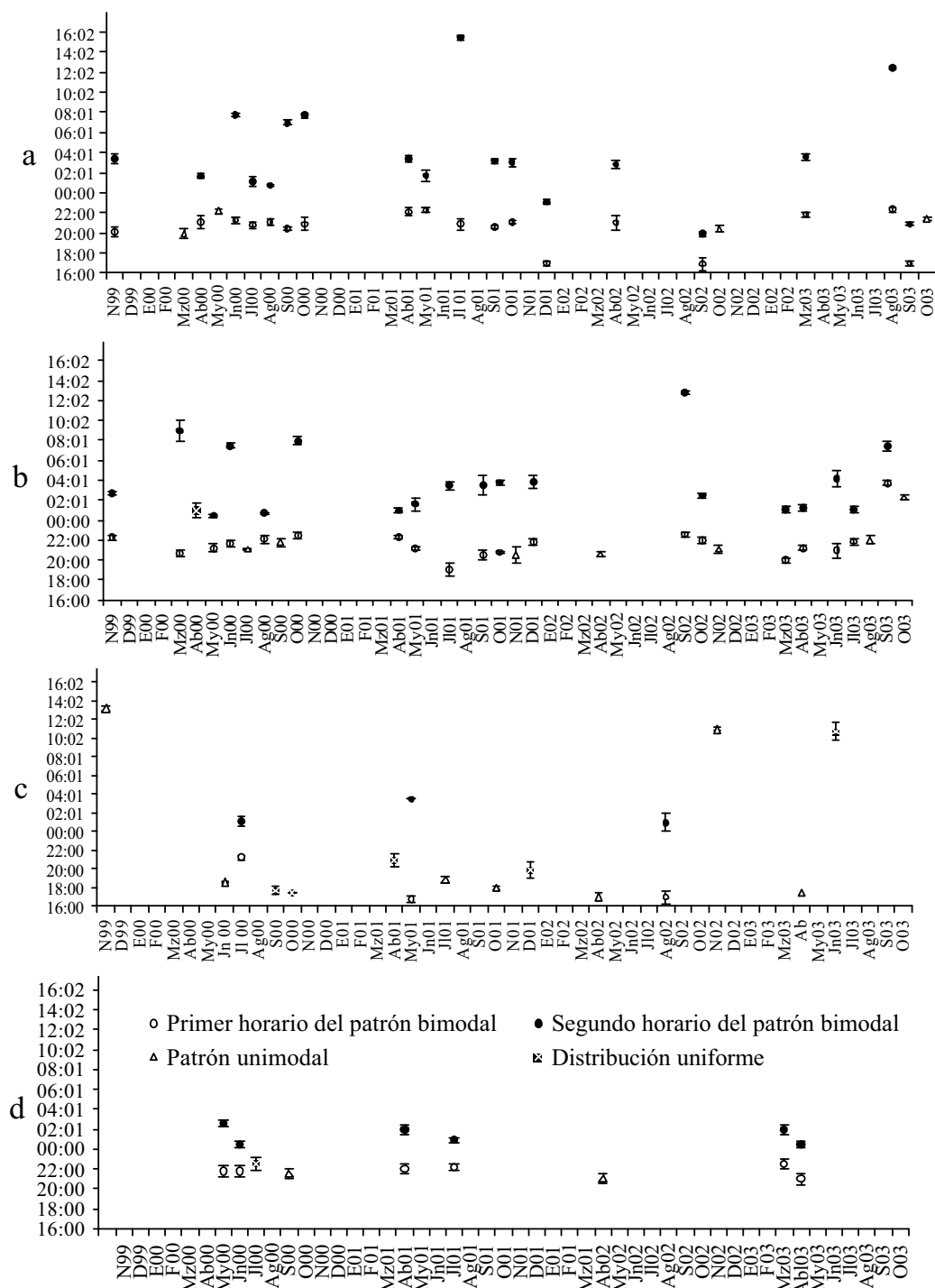


Figura 7.8. Variación mensual de la hora media de las actividades de locomoción (a), alimentación (b), defecación (c) y cópula (d) de los individuos adultos de *C. sagemon* durante los cuatro años de estudio. La escala de las horas se inicia en la parte inferior a las 16 horas del primer día de muestreo. Los meses en los cuales no se incluye simbología indica ausencia de determinado tipo de actividad.

En cuatro ocasiones se detectó un desplazamiento de esta regularidad (noviembre y diciembre, 2001 y septiembre, 2002, 2003), con patrones bimodales muy similares entre ellos. El patrón unimodal ocurrió con igual frecuencia en los períodos poco lluvioso y lluvioso (20:15-01:50 horas); mientras que el horario uniforme fue predominante en el período poco lluvioso (22:53-23:30 horas) (Fig. 7.10 a).

Los individuos juveniles comenzaron a alimentarse concluida la locomoción, lo cual indica que han encontrado sitios adecuados para la ingestión de alimentos , inicialmente a las 20:41-22:38 horas y luego entre 00:39-02:30 horas en el segundo patrón bimodal. Esto permite dos horas de descanso entre actividades máximas de alimentación. El patrón unimodal de los individuos juveniles se observó a las 19:30-23:30 horas, con un desplazamiento de esta regularidad en junio, 2000 hacia la mañana. Durante el período lluvioso (20:39-23:00 horas) los individuos juveniles mostraron la alimentación más frecuente en patrón unimodal que en el período poco lluvioso (19:30-20:28 horas) (Fig. 7.10 b). De forma general, los individuos juveniles de *C. sagemon* interrumpen su actividad nocturna para descansar, en su ritmo diario, por dos horas correspondientes al intervalo 22:38-00:30 horas. En el período poco lluvioso los individuos juveniles permanecieron menos activos que en el período lluvioso. Sus actividades están más localizadas en el intervalo 16:00-00:00 horas. La defecación, cuando ocurre se corresponde a horas de la tarde antes del comienzo de la actividad. La escasa alimentación que se produce durante este período condicionó poca frecuencia de defecación. En dos ocasiones (diciembre, 1999 y noviembre, 2000) se observó la locomoción sin estar acompañada de alimentación. Ambas actividades ser interrumpen por dos a cuatro meses de dormancia (Fig. 7.11).

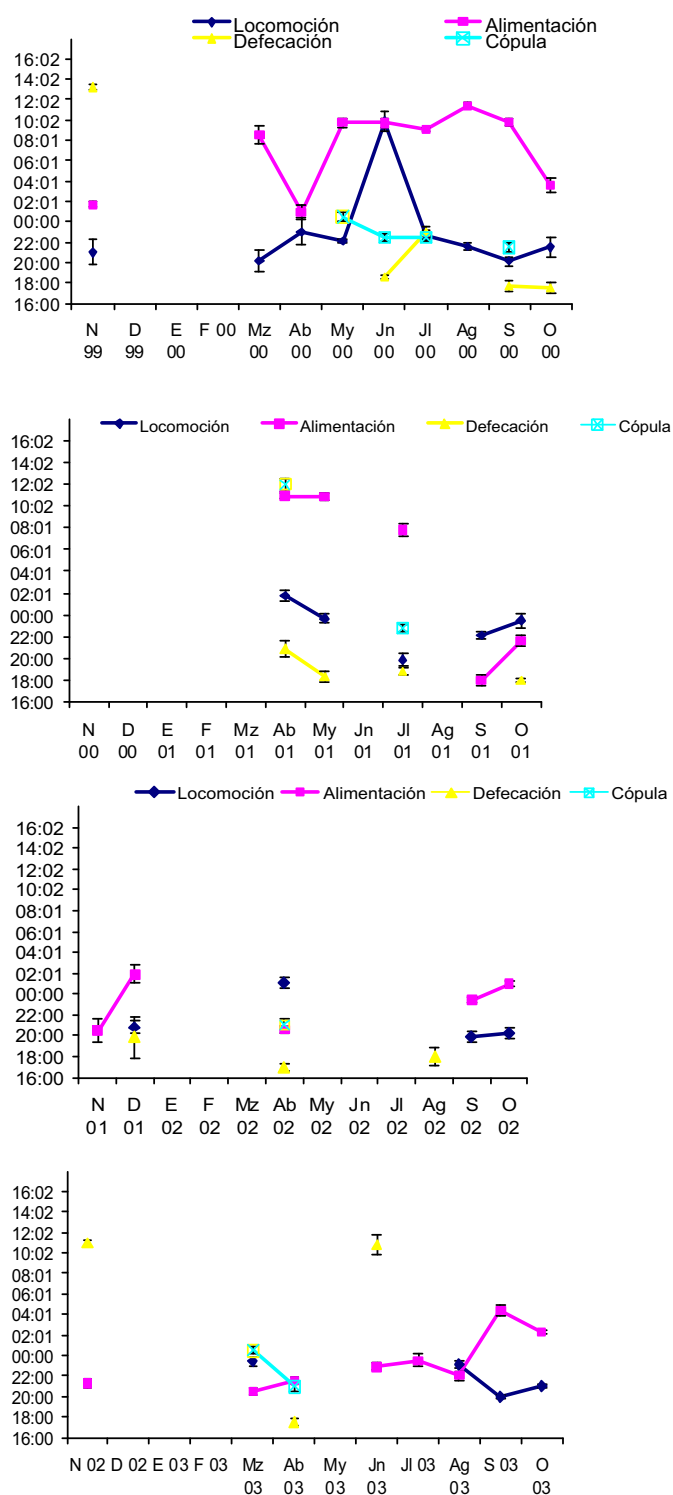


Figura 7.9. Hora media y error estándar correspondientes a las actividades de locomoción, alimentación, defecación y cópula para los individuos adultos de *C. sagemon* por mes para los años de trabajo noviembre, 1999-octubre, 2000; noviembre, 2000-octubre, 2001; noviembre, 2001-octubre, 2002; noviembre, 2002-octubre, 2003.

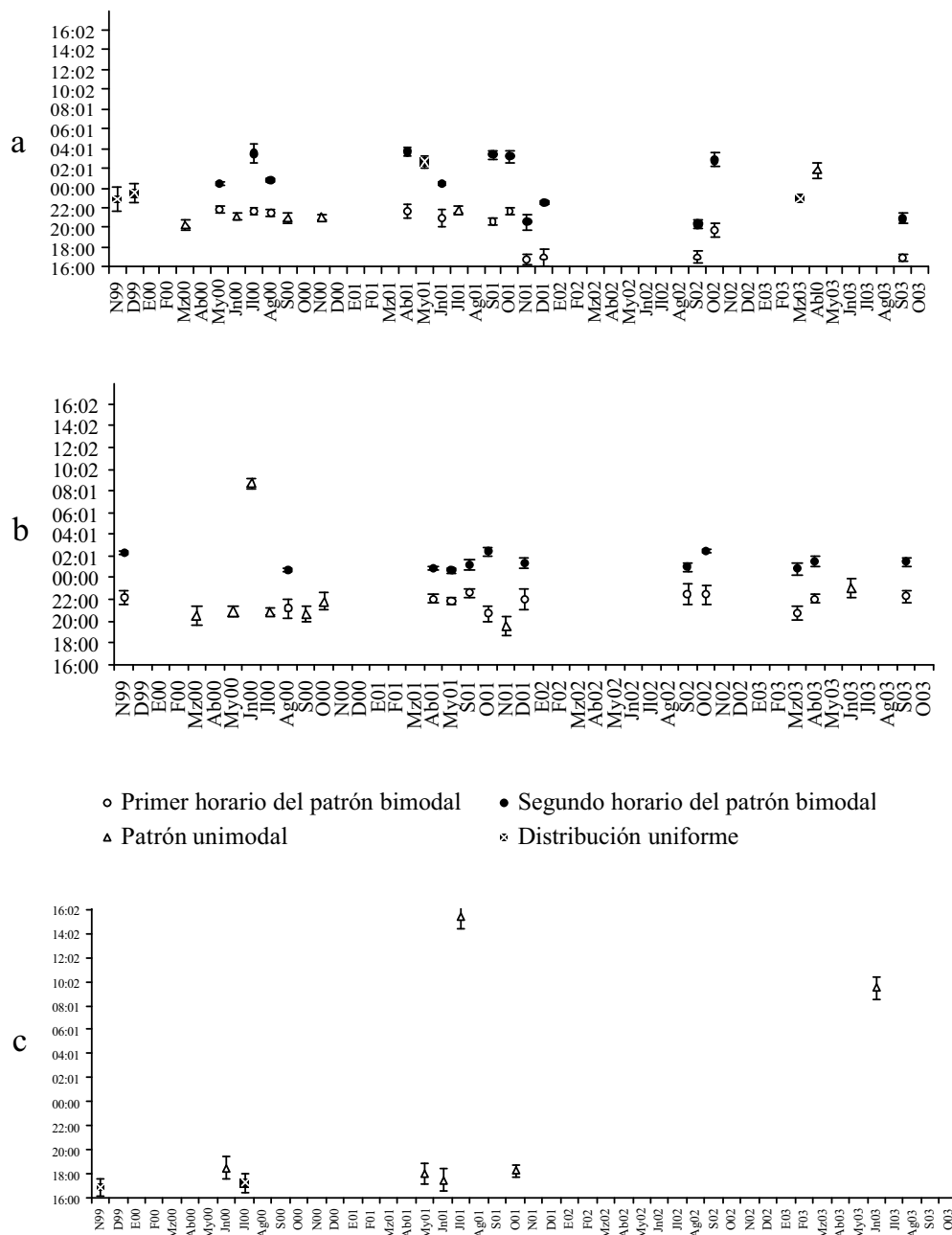


Figura 7.10. Variación mensual de la hora media de las actividades de locomoción (a), alimentación (b) y defecación (c) de los individuos juveniles de *C. sagemon* durante los cuatro años de estudio. La escala de las horas se inicia a las 16h del primer día de muestreo. Los meses en los cuales no se incluye simbología indica ausencia de

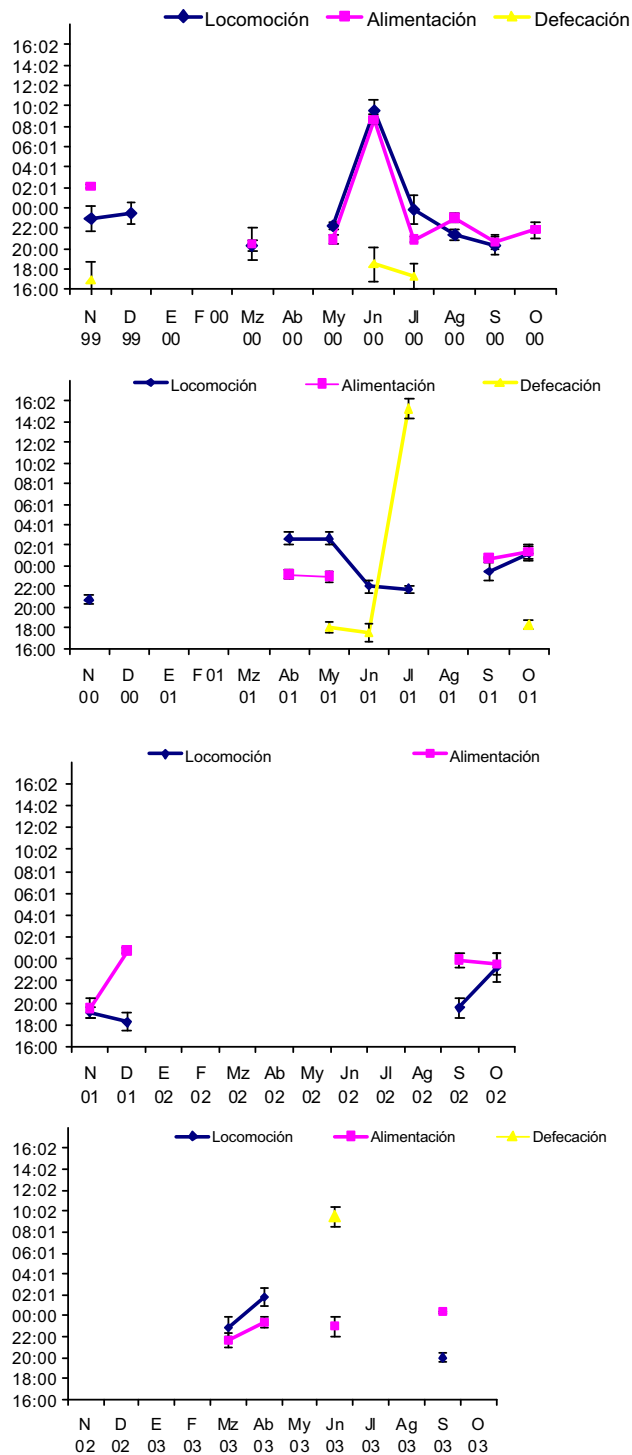


Figura 7.11. Hora media y error estándar correspondientes a las actividades de locomoción, alimentación y defecación para los individuos juveniles de *C. sagemon* por mes para los años de trabajo noviembre, 1999-octubre, 2000; noviembre, 2000-octubre, 2001; noviembre, 2001-octubre, 2002; noviembre, 2002-octubre, 2003.

7.5. Discusión

7.5.1. Variaciones estacionales de los patrones de actividad

7.5.1.1. Individuos adultos

Para *C. sagemon* en Siboney, en un estudio previo a este, se observó que durante noviembre los individuos adultos permanecieron activos, para enero se mantuvieron inactivos y desde febrero a abril los valores de actividad e inactividad fueron bajos (Lauranzón, 2002). En condiciones de laboratorio durante el período poco lluvioso, esta especie, mostró la misma conducta de permanecer inactiva y retraída en su concha o en dormancia (Howel, 1950). La dormancia durante el período po

co lluvioso ha sido registrada para *P. muscarum* (Fernández, 1990 y Bidart *et al.*, 1992b). Los últimos autores señalaron que algunos individuos se mantuvieron en esta condición durante mayo y junio, coincidiendo plenamente con *C. sagemon* (Figs. 7.6 y 7.7).

Otra especie, *P. venusta* en el Jardín Botánico de Cupainicú, Granma, mostró igual estrategia para este período desfavorable, permaneciendo en dormancia del 94 al 100 % de los individuos adultos (Fernández-Verdecia, 2000).

En Mayarí, Holguín, *P. venusta* asumió igual comportamiento y algunos pocos individuos permanecieron en este estado durante noviembre y mayo (Reyes-Tur y Ramírez, 2002) lo cual concuerda con el comportamiento de *C. sagemon* (Fig. 7.6). Este proceso de dormancia puede alternarse con períodos de actividad en cada año, lo cual ha sido documentado para dos poblaciones de *P. venusta* (Sardinero, Santiago de Cuba y Piedra Gorda, Holguín) que permanecieron durante seis meses en dormancia (noviembre-abril) (Reyes-Tur, 2004 b). Estas observaciones coinciden con lo registrado para los individuos adultos de *C. sagemon* por 6 meses (diciembre, 1999-mayo, 2000); 4 meses (diciembre, 2000-marzo, 2001); 5 meses (noviembre, 2001-marzo, 2002); 4 meses (diciembre, 2002-marzo, 2003) y para los juveniles por 5 meses (diciembre, 1999-abril, 2000); 3 meses (enero 2001-marzo, 200; enero, 2002-marzo, 2002; diciembre, 2002-febrero, 2002) (Figs. 7.6, 7.7).

Otro aspecto es la presencia de bandas de color en la concha de *C. sagemon* que permiten mayor adaptación a las condiciones de aridez y a evitar la desecación por pérdida de agua corporal, tal como ha sido hallado en *Cepaea vindobonensis* (Staikou, 1999). Así las especies de *Mandarina* (Pilsbry) en las Islas Bonin que habitaron en sitios húmedos se caracterizan por tener conchas oscuras y las especies de sitios secos y expuestos presentaron conchas brillosas y polimórficas (Chiba, 2008).

La alimentación en horas diurnas incluyó a individuos que se alimentaron en sus sitios de refugio diurno y la locomoción a aquellos individuos que después de la alimentación permanecieron en descanso, distanciados de sus sitios de refugio diurno, con lo que al amanecer debieron regresar durante las primeras horas iluminadas, mostrando conducta gregaria. Esta misma conducta de regreso a casa caracterizó a *Helix pomatia* Linneo (Edelstam y Palmer, 1950). La conducta gregaria de *C. sagemon* está relacionada con mantener un ambiente húmedo en el sitio de descanso y reducir la superficie de evaporación, como sugiere Reyes-Tur (2004 b) para *P. venusta*. El comportamiento de regreso a casa está relacionado en los caracoles terrestres con retornar directamente a su sitio húmedo de descanso diurno seleccionado (Prior, 1985).

Mientras que en el período lluvioso el mayor número de observaciones en locomoción y alimentación para septiembre y octubre estuvo dado por la necesaria recuperación, después de prolongados meses de inactividad y/o dormancia y como preparación para iguales procesos durante el período poco lluvioso siguiente.

Respecto a esto, en otro estudio de *C. sagemon* en Siboney, los individuos adultos permanecieron en actividad durante todo el período lluvioso observándose el mayor porcentaje en septiembre. Mientras que la dormancia se registró para diciembre, enero y febrero, estos dos últimos meses con los mayores porcentajes, los meses restantes del período mostraron un bajo porcentaje (Lauranzón, 2002). Los resultados obtenidos para las fechas de actividad y dormancia coinciden con el autor anterior debido a las mismas condiciones. La babosa cubana, *V. cubensis*, durante octubre-diciembre mostró alimentación nocturna (Maceira, 2002), coincidiendo con *C. sagemon* para el primer mes. La máxima actividad entre junio y noviembre de *P. venusta* en Mayarí, Holguín, y para septiembre y octubre en Sardinero, Santiago de Cuba y Piedra Gorda, Holguín (Reyes-Tur y Ramírez, 2002; Reyes-Tur, 2004b) es igual a los meses de máxima actividad para *C. sagemon*.

Las cópulas observadas a finales del período poco lluvioso (marzo-abril) y mayormente durante el período lluvioso (mayo-septiembre), se correspondieron con la existencia de mejores condiciones ambientales, donde también se mostró tendencia al aumento de la locomoción y alimentación. Lauranzón (2002) registró que *C. sagemon* en la propia localidad de estudio no realizó cópulas en el período poco lluvioso, lo cual difiere con los presentes resultados; pero sí se registraron para el período lluvioso (mayo, junio y septiembre) en iguales meses que los observados en la presente tesis. Este autor también anotó que no existió repetición de cópula para algún individuo, lo cual también fue obtenido en este estudio. En condiciones de laboratorio, las cópulas de *C. sagemon* correspondieron a los meses desde la primavera hasta el otoño (Howel, 1950) lo cual se coincide con lo detectado en este estudio para los períodos poco lluvioso y lluvioso. Para *Z. guanensis* la cópula ocurrió desde junio hasta octubre (Howel, 1946). Este mismo autor observó que *V. tenax* copuló desde julio hasta septiembre, coincidiendo con los meses detectados para *C. sagemon*. Las cópulas de *P. picta nigrolimbata* ocurrieron durante agosto, septiembre, octubre y noviembre en Yara, Baracoa (Bidart *et al.*, 1989).

Estos resultados coinciden con los observados para *C. sagemon* en los tres primeros meses, y difieren para el último, posiblemente debido a las condiciones climáticas particulares de cada localidad. Un resultado similar se halló para *L. fasciatus* (Müller) donde la reproducción se observó en iguales meses que para *C. sagemon*, comenzando en mayo con las lluvias y continuando hasta julio, agosto, septiembre y octubre; sin embargo se observó cópula en noviembre (Fernández y Berovides, 1995), lo cual no fue detectado en esta tesis, pues *C. sagemon* comienza su hibernación para dicho mes. Este último dato fue obtenido también con *Polymita picta nigrolimbata* (Bidart *et al.*, 1989) pudiendo estar condicionado por características reproductivas particulares de las especies analizadas que difieren de *C. sagemon*.

La existencia de cópula en septiembre correspondió también a *P. muscarum* en el Yayal, Holguín (Bidart *et al.*, 1992 b); mientras en condiciones de laboratorio se adicionó a octubre (Bidart *et al.*, 1992 d) y a julio (Reyes-Tur y Fernández, 1998). En otra especie, *P. venusta*, las cópulas incluyeron igualmente a septiembre en Mayarí, Holguín (Reyes-Tur y Ramírez, 2002) y en Piedra Gorda, Holguín (Reyes-Tur, 2004 b). Los meses para cópula registrados en *C. sagemon* coinciden con los citados para otras especies cubanas, y para *Mastus olivaceus* (Pfeiffer) (septiembre-enero), *Mastus cretensis* (Pfeiffer) (noviembre-marzo) en Creta (Parmakelis y Mylonas, 2002).

Sin embargo, *Arianta arbustorum* (Linneo) se aparea durante el verano en los Alpes Suizos (Baur, 2006), lo cual se entiende, pues es en esa época del año donde las temperaturas son las más adecuadas en dichas montañas heladas. Las variaciones en los valores promedios, máximos y mínimos de temperatura y humedad relativa causaron la permanencia en inactividad y dormancia durante los períodos poco lluvioso y lluvioso (Figs. 7.6, 7.7, Tabla 7.1). Los caracoles terrestres pasan los períodos desfavorables del año (cuando aumentan o disminuyen la temperatura y humedad relativa) refugiados e inactivos o en dormancia. Las altas temperaturas causan pérdida de agua condicionando el cese de la actividad. Igualmente los aumentos de humedad relativa condicionan junto a la temperatura un aumento de la cantidad de vapor de agua en el aire, regulando así la actividad de los moluscos terrestres. Para *P. venusta* (Sardinero y Piedra Gorda) los valores mínimos, máximos y promedios de la temperatura influyeron en el porcentaje de individuos adultos en dormancia (Reyes-Tur, 2004 b), lo cual coincidió con nuestros resultados.

En relación, a esto se conoce que los factores del microclima y la estación del año produjeron la variación de la actividad diaria de *Arianta arbustorum* en los Alpes Suizos, observándose actividad durante el verano y el otoño (Baur, 2006). Así las bajas temperaturas durante el otoño y el invierno constituyen el estímulo para el inicio de la dormancia en *Helix aspersa* y la búsqueda de sitios de refugio para pasar este período, indica la importancia de la dormancia como una preparación para soportar el invierno (Bailey, 1981) muy similar a *C. sagemon* en Siboney.

La combinación de alta temperatura y baja humedad reduce la actividad de los caracoles terrestres, inhibe la tasa de crecimiento y la producción de huevos (Chang y Emlen, 1993). Este proceso fue observado en *Bulimulus dealbatus mooreanus*, el cual entra en dormancia como un mecanismo para soportar altas temperatura y evitar la desecación, permaneciendo en dormancia por 80 días con 45-75 % de humedad relativa a 22 °C, disminuyendo las reservas de polisacáridos en la medida que aumentaron los días en dormancia (Horne, 1973). En el desierto de Namibia *Trigonephrus* sp. se activó con bajos valores de temperatura y altos de humedad relativa (Dallas *et al.*, 1991).

Así también, se conoce que durante el invierno *Deroceras reticulatum* tuvo una mayor actividad de locomoción a los 13 °C y a 17 °C en el verano, mientras que el óptimo para la alimentación estuvo en los 14 °C. La actividad diaria de este molusco se incrementó en el día con el aumento de la temperatura y la duración del día. Las temperaturas cíclicas produjeron más actividad de locomoción y menos de alimentación que cuando se mantuvieron constantes (Wareing y Bailey, 1985).

7.5.1.2. Individuos juveniles

Los individuos juveniles, al igual que los adultos estuvieron menos activos durante el período poco lluvioso, debido a las condiciones ambientales desfavorables de ese período de sequía que condiciona un tiempo prolongado para dormancia e inactividad por las bajas temperaturas. Para *C. sagemon*, en un estudio previo en Siboney, se registró que los individuos juveniles durante noviembre permanecieron activos, para enero y febrero en dormancia y para marzo y abril los porcentajes de actividad e inactividad fueron bajos, observándose algunos en dormancia en marzo (Lauranzón, 2002). Estos resultados coinciden con los obtenidos en esta tesis (Fig. 7.7), años después.

La existencia de locomoción sin registrarse alimentación durante el tiempo destinado a la dormancia podría suceder por el cambio del sitio de refugio debido al ataque de depredadores observados en el área (*Monomorium cinabari* Roger, *Wasmania aurpunctata* Roger (Insecta: Formicidae) y *Coenobita clipeatus* (Provenzano) (Crustacea) (Maceira y Lauranzón, 2000). En el período lluvioso el aumento de la locomoción y alimentación se explica con la búsqueda de alimentos para recuperarse del período prolongado correspondiente a la sequía, en el cual permanecen sin o con escasa ingestión de alimentos. Lo cual coincide con lo observado en la estación de las lluvias para *Cepaea nemoralis* que no buscó sitios protegidos del sol, y en la medida que la estación progresó el alimento se hizo más abundante, la temperatura aumentó un poco y ocurrieron lluvias, por lo que no fue necesario que esta especie se refugiara (Chang y Emlen, 1993).

El mínimo porcentaje de los individuos juveniles en dormancia y mayor porcentaje en inactividad durante este período lluvioso, parece estar relacionado con las temperaturas más cálidas que las del período poco lluvioso, donde sí se observaron juveniles en dormancia por varios meses. Esto pudiera constituir un mecanismo mediante el cual los juveniles permanecen inactivos para aprovechar las condiciones abióticas favorables que puedan ocurrir por un corto tiempo.

De otro modo, de tener formado el epifragma la activación se dificulta y requiere de un mayor gasto energético y de tiempo, durante el cual las condiciones abióticas favorables no son aprovechadas y con ello la oportunidad de recuperar reservas energéticas para continuar la dormancia. Los individuos juveniles de *C. sagemon*, en un estudio previo en Siboney, permanecieron en actividad durante todo el período lluvioso (Lauranzón, 2002) mostrando agosto y septiembre con los mayores porcentajes. Esto coincidió para septiembre, registrado en este estudio.

El proceso de emergencia o cese de la dormancia en caracoles terrestres es controlado por la temperatura (Bailey, 1989). Al aumentar la humedad relativa al 85%, rápidamente *B. dealbatus mooreanus* se mantuvo activo de una a tres horas, después de seis meses de estivación, como una respuesta oportunista para aprovechar las condiciones ambientales favorables por un corto tiempo (Horne, 1973). Estos resultados coinciden con los de la presente tesis y podrían explicar el comportamiento de los individuos juveniles de *C. sagemon* en Siboney en relación a la temperatura y la humedad relativa.

La permanencia en dormancia de los individuos juveniles durante varios meses, mostró la alta capacidad que poseen para soportar un tiempo prolongado sin alimentación y reducir el gasto energético durante momentos desfavorables. De esta forma evitan la mortalidad en los meses de verano.

Sin embargo, después de la estación seca *Cepaea nemoralis* L. buscó sitios protegidos (Chang y Emlen, 1993) y durante el verano ocurrió una alta mortandad de individuos por las altas temperaturas (Richardson, 1974). Estas difíciles condiciones ambientales, ocasionan que los moluscos reduzcan su metabolismo facultativo como una estrategia para sobrevivir (Brooks y Storey, 1997). Igualmente *Rhagada tescorum* (Camaenidae) de zonas áridas de Australia permanece en dormancia durante la estación seca y emerge sólo después de fuertes lluvias, estando la dormancia asociada con una fuerte disminución del metabolismo y a la pérdida de agua por evaporación (Withers *et al.*, 1998).

La alimentación es necesaria para el crecimiento de la concha y maduración sexual del individuo. La realización de este tipo de actividad en los meses iniciales y finales del período poco lluvioso y la frecuencia casi mensual en el período lluvioso, indica un proceso de acumulación y recuperación, respectivamente, de reservas energéticas para pasar el período desfavorable de los meses de invierno; mientras que las condiciones menos drásticas ambientalmente del período lluvioso posibilitan la alimentación en mayor número de meses.

Un proceso similar ha sido observado en *Bulimulus dealbatus mooreanus* (Pfeiffer) de las zonas semiáridas de Texas Central, EE.UU, el cual permanece en dormancia durante los meses fríos de diciembre hasta febrero, dependiendo de sus reservas de carbohidratos y entró en actividad para alimentarse por corto período de tiempo durante o después de alguna lluvia, dependiendo más de sus reservas de alimento, que de la pérdida de agua para soportar la dormancia (Horne, 1973).

Las variaciones de temperatura y humedad relativa causaron la permanencia en inactividad y dormancia para diferentes meses en cada año (Figs. 7.6, 7.7, Tabla 7.1). Esto ha sido observado en *A. arbustorum*, donde la actividad nocturna de los individuos adultos y juveniles no mostró diferencias significativas; pero sí entre estas clases de edad y los valores de humedad relativa (Abdel-rehim, 1983). De esta forma, la dormancia e inactividad de los individuos juveniles en el año, noviembre 2000-octubre 2001, estuvieron determinadas por los valores mínimos de humedad relativa.

Relacionado con esto, ha sido registrado un comportamiento similar para *P. muscarum* donde la locomoción y alimentación nocturnas se relacionaron con la humedad relativa (Fernández, 1990), y el porcentaje de los individuos juveniles y adultos de *P. venusta* en dormancia mostraron correlación estadística y negativa con los valores mínimos y máximos de temperatura (Reyes-Tur y Ramírez, 2002). Algo similar ocurrió con *Helix lucorum* Linneo en Grecia, cuya dormancia estuvo controlada por bajos valores de humedad relativa (Lazaridou-Dimitriadou y Saunders, 1986).

También *Helix texta* comienza su actividad justo al inicio de las lluvias otoñales y permanece así hasta la primavera cuando a partir de entonces entra en dormancia por seis meses. Sin embargo si las temperaturas disminuyen a 0 °C puede cesar su actividad y comenzar la dormancia antes de llegar la primavera. También se observó que la supervivencia estuvo influenciada por las bajas temperaturas del invierno y las altas del verano (Heller e Ittiel, 1990).

Las pocas diferencias observadas entre *C. sagemon* y las especies comparadas respecto a la dormancia e inactividad con los valores de temperatura y humedad puede deberse al ajuste latitudinal del ciclo de actividad de cada especie, como han sugerido varios autores (Reyes-Tur y Ramírez, 2002; Bidart *et al.*, 1992 b; Bailey y Lazaridou-Dimiditriadou, 1986; Lazaridou-Dimiditriadou y Saunders, 1986 e Iglesias *et al.*, 1996).

7.5.2. Ritmo diario

El patrón unimodal preferente obtenido para la defecación en los individuos adultos y juveniles de *C. sagemon*, ocurrido mayormente al inicio de la actividad, indica la tendencia de ambas clases de edad de eliminar desechos y preparar al sistema digestivo para la posterior ingestión de alimento. La realización de esta actividad una vez cada día parece ser suficiente para garantizar esta ingestión y permite marcar el sitio de refugio diurno, garantizando que no sea ocupado por otro individuo y permitiendo que sea reconocido por el propio individuo al regresar.

Para el endémico *P. venusta* que habita en Sardinero, localidad próxima a donde se desarrolló el trabajo de campo para esta tesis, la defecación constituye la primera actividad diaria (Reyes-Tur, 2004) como lo observado en este estudio. La influencia de las heces fecales y el mucus se ha detectado que pueden actuar regulando la supervivencia y el crecimiento entre especies, como lo hace *Theba pisana* (Müller) sobre *Cerneuella virgata* (Da Costa) en poblaciones costeras de Australia del Sur (Smallridge y Kirby, 1988), o de los adultos de *Helix texta* sobre los juveniles (Helle e Ittiel, 1990). También el mucus de los individuos adultos de *Cepaea nemoralis* deprimen la actividad de los individuos adultos y juveniles de su propia especie, de *Helix aspersa* (Dan y Bailey, 1982) y de *Cepaea hortensis* (Cameron y Carter, 1979).

La distribución uniforme de la defecación en los adultos, que se corresponde con los meses finales del período lluvioso, sugiere que existió una mayor ingesta de alimentos, lo cual condicionó una mayor actividad de defecación, mientras que la relación con los meses iniciales del período poco lluvioso señala la necesaria evacuación de desechos como paso previo a la dormancia y/o inactividad. Posterior a la defecación los ejemplares adultos y juveniles ya están listos para comenzar la búsqueda de alimentos, de pareja, de sitios de refugio y reproducción o dispersarse. Esto implica una intensa actividad de locomoción y alimentación, caracterizada en ambas clases de edad por un patrón bimodal, que ocurre antes y después de la medianoche. Este patrón sucede debido a la existencia de un obligado descanso de dos horas después de la locomoción y de un poco más de dos horas después de la alimentación, el cual permite restaurar las energías empleadas en el traslado entre sitios y dedicar tiempo a la digestión del alimento. También durante este descanso los individuos quedan menos expuestos a los depredadores.

En otras especies de Camaenidae, se ha registrado que *Z. guanensis* en abril tuvo locomoción y actividad nocturnas (Howel, 1946); mientras que *Polydontes natensoni* Torre puede permanecer activo durante el día (Maceira, 1999). Este último resultado se debe a las condiciones húmedas del Bosque pluvial donde habita a diferencia de la aridez del Matorral xeromorfo costero y subcostero para *C. sagemon*. Los individuos adultos y juveniles de *Cepaea vindobonensis* pueden mantenerse activos durante las mañanas nubladas (Staikou, 1999).

En babosas cubanas, Veronicellidae, se observó una actividad estrictamente nocturna para *V. cubensis* (Pfeiffer), alimentándose antes de la media noche (21:00-23:30 horas) (Maceira, 2002) y a *V. tenax* Baker en locomoción y alimentación (Howel, 1946), lo cual se muestra relacionado con los resultados presentados en esta tesis. Así mismo *P. venusta* (Gmelin) inició la locomoción entre las 18:00 y las 24:00 horas, coincidiendo con el intervalo del primer patrón bimodal de locomoción registrado para juveniles (19:54- 21:50) y adultos (20:06-22:20 horas) (Reyes-Tur, 2004b). Este autor refiere que los caracoles tienden a permanecer inactivos si ya obtuvieron los recursos necesarios, para lo cual seleccionan un sitio de descanso que puede ser el anteriormente ocupado o alguno temporal, hasta reanudar las actividades y regresar al sitio propio, similar a los resultados obtenidos en esta tesis. La estrategia adoptada por *C. sagemon*, que incluye descanso después de la locomoción y alimentación, permite obtener y economizar energía, y está en relación con la estrategia asumida por *Limax pseudoflavus* (Evans) y *Deroceras reticulatum*, las cuales reptan y se alimentan primero y después pueden reptar o descansar (Ford y Cook, 1994; Newel, 1966). Esta estrategia adaptativa mostró dos descansos, correspondientes a después de la locomoción y de la alimentación, igualmente que *Helix aspersa*, caracterizado por dos a tres intervalos de descanso (Bailey, 1989).

La similaridad de la actividad nocturna de *C. sagemon* con otras especies queda evidenciada en relación con *Achatina fulica* (Férussac) en África (Tomiya y Nakane, 1993), el patrón bimodal obtenido para *Mesodon normalis* (Pilsbry) y el unimodal para *Triodopsis albolabris* (Say) en los Apalaches (Asami, 1993).

Este mismo patrón bimodal nocturno se observó en *Cepaea vindobonensis* (Férussac), quien declina su actividad al amanecer (Staikou, 1999). Este comportamiento está regulado por un ritmo diario, como ha sido demostrado en *Helix lucorum* L en Grecia (Bailey y Lazaridou-Dimitriadou, 1986).

El patrón unimodal de la locomoción en los individuos juveniles, se registró en unos meses, al inicio y término de ambos períodos climáticos, lo que parece estar relacionado con la búsqueda de alimento antes y después de las condiciones desfavorables. Las mejores situaciones climáticas y de alimento durante el período lluvioso, propiciaron que se mostrara un patrón unimodal en los meses finales e iniciales del período poco lluvioso, para los individuos adultos, lo que parece estar relacionado con la oportunidad de aprovechar las condiciones existentes para ingerir alimentos y acumular reservas que garantizarán el período de dormancia. Algo similar ocurre en los individuos juveniles que emplearon el patrón unimodal, de manera más frecuente en el período lluvioso que en el poco lluvioso. La necesaria acumulación de reservas para garantizar el período de dormancia por *C. sagemon*, se corresponde con lo observado para *Bulimulus dealbatus mooreanus* (Pfeiffer), para quien se registró que el período de poca o ninguna lluvia exige considerables demandas fisiológicas y los caracoles necesitan amplias reservas de alimento para asegurar su supervivencia durante este período (Horne, 1973).

Un similar patrón unimodal nocturno fue obtenido para *P. venusta* en Sardinero, ocurrido entre las 01:00 y las 03:00 horas, que coincidió en parte con el hallado en este estudio (20:15-01:50 horas) para los individuos juveniles; pero se diferenció para los adultos de *C. sagemon* (19:53-22:10 horas). Igualmente ambas clases de edad comenzaron su locomoción al mismo tiempo que *P. venusta*, 18:00-24:00 horas (Reyes-Tur, 2004 a, b). La actividad de locomoción en *C. sagemon* puede deberse a la disponibilidad de alimento, como se ha demostrado con *D. reticulatum* y *L. pseudoflavus* (Rollo, 1991; Ford, 1986) o quizás a exigencias propia de la clase de edad, pues se ha detectado que los individuos juveniles de *Achatina fulica* (Férussac) se dispersaron mucho más lejos durante las horas oscuras que los individuos adultos (Tomiyama y Nakane, 1993).

La cópula mostró un patrón bimodal preferente, en un horario antes y después de la media noche. El pico antes de la medianoche puede corresponder a individuos que se activaron antes y el posterior a la medianoche a aquellos que se activaron luego. De esta manera, se mantiene una ritmicidad interna que permite la existencia de un patrón bimodal, pues a diferencia de la locomoción y la alimentación los individuos se aparean una vez. Esto significa que los individuos involucrados en el primer pico no son los mismos que los involucrados en el segundo con lo que necesariamente corresponden a individuos que comienzan sus actividades en horarios diferentes, o bien con individuos que lograron encontrar pareja muy rápido y eficazmente y con otros que lo lograron tardíamente.

En estudio previo de *C. sagemon* en Siboney, se observaron cópulas entre las 19:00 y las 03:00 horas (Lauranzón, 2002), coincidiendo con los horarios antes y después de la medianoche registrados en la presente tesis.

La locomoción posterior a la cópula, pero no necesariamente alimentación, en esta tesis, se correspondió con el regreso a los sitios de refugio diurno de los individuos que formaron pareja, y la escasa alimentación es explicada por individuos que formaron parejas en horas tempranas de la noche, quedando tiempo disponible antes del amanecer, que es empleado en esta actividad, de forma oportunista.

En general, los individuos adultos fueron menos activos durante el período poco lluvioso, permaneciendo mayormente en dormancia, debido a las condiciones ambientales desfavorables para esta época del año, con lo cual se sucedieron alternancias de dormancia y actividad. Así mismo las actividades de locomoción primero y de alimentación después se restringieron a las horas oscuras, como un mecanismo que permite reducir la pérdida de agua. Además de éste, existe otro mecanismo adaptativo, constituido por la existencia de bandas de coloración en la concha de *C. sagemon*. Mientras que en el período lluvioso las condiciones ambientales más favorables permitieron extender el número de meses en los cuales permanecieron activos los individuos adultos, y las horas de cada mes empleadas en permanecer activos. Pero igualmente la dormancia interrumpió por varios meses la actividad.

7.6. Referencias

- Abdel-rehim, A. H. 1983. The effects of temperature and humidity on the nocturnal activity of different shell colour morphs of the land snail *Arianta arbustorum*. Biological journal of the Linnean Society, 20 (4): 385-395.
- Arad, Z. 2001. Desiccation and rehydration in land snails—a test for distinct set points in *Thebapisana*. Israel Journal of Zoology, 47 (1): 41-53.
- Arnhart, M. Ch. y McMahon, B. R. 1987. Discontinuous Carbon Dioxide Release and Metabolic Depression in Dormant Land Snails. Journal of Experimental Biology, 128: 123-138.
- Asami, T. 1993. Divergence of activity patterns in coexisting species of land snails. Malacologia, 35 (2): 399-406.
- Bailey, S. E. R. 1981. Circannual and Circadian Rhythms in the Snail *Helix aspersa* Müller and the Photoperiodic Control of Annual Activity and Reproduction. J Comp Physiol., 142: 89-94.
- Bailey, S. E. R. 1989. Daily cycles of feeding and locomotion in *Helix aspersa*. Haliotis, 19: 23-31.
- Bailey, S. E. R. y Lazaridou-Dimitriadou, M. 1986. Orcadian components in the daily activity of *Helix lucorum* L. from Northern Greece. J. Moll. Stud., 52: 190-192.
- Baur, B. 2006. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). Ecography, 9 (2): 117– 125.
- Bidart, L. y Espinosa, J. 1989. Aspectos del nicho ecológico de *Polymita picta nigrolimbata*, *Caracolus sagemon rostrata* y *Coryda alauda strobilus*. Cien. Biol., 21-22: 130-135.
- Bidart, L.; Espinosa, J. y Pérez, A. 1989. Dinámica poblacional de *Polymita picta nigrolimbata*. Poeyana, 381. 16 pp.
- Bidart, L.; Milera, J. F.; Osorio, M. y Reynaldo, E. 1992a. Datos reproductivos de *Polymita muscarum muscarum* Lea (Mollusca: Pulmonata: Fruticicolidae). Reporte de Investigación IES/ACC. 8 pp.
- Bidart, L.; Osorio M. y Reynaldo, E. 1992b. Ecología de *Polymita muscarum* en la localidad “El Yayal”. Reporte de Investigación IES/ACC. 14 pp.

- Bidart, L.; Osorio, M.; Reynaldo, E.; Milera, J. F. y Iglesias, C. 1992c. Nicho ecológico de *Polymita muscarum*, *Liguus fasciatus achatinus* y *Hemistrochus lucipeta*. Cien. Biol., 25: 9-19.
- Bidart, L.; Socarrás, A. A.; Iglesias, C.; Reyes, M. y Hidalgo-Gato, M. 1992d. Aspectos del ciclo de vida de *Polymita muscarum muscarum* y *Polymita picta nigrolimbata* en el laboratorio. Reporte de Investigación IES/ACC.12 pp.
- Brooks, S. P. J. y Storey, K. B. 1997. Glycolytic controls in estivation and anoxia: A comparison of metabolic arrest in land and marine molluscs. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 118 (4): 1103-1114.
- Burton, R.F. 1983. Ionic regulation and water balance, pp. 291-352. En: Saleuddin, A.S.M. y Wilbur, K.M. (eds.). The Mollusca, 5, Physiology, 2. Acad. Press, Nueva York:
- Cameron, R. A. D. y Carter, M. A. 1979. Intra- and Interspecific Effects of Population Density on Growth and Activity in Some Helicid Land Snails (Gastropoda: Pulmonata). The Journal of Animal Ecology, 48 (1): 237-246.
- Chang, H-W y Emlen, J. M. 1993. Seasonal variation of microhabitat distribution of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. Oecologia, 93 (4): 501-507.
- Chiba, S. 2008. Character displacement, frequency-dependent selection, and divergence of shell colour in land snails *Mandarina* (Pulmonata). Biological Journal of the Linnean Society, 66 (4): 465 – 479.
- Cook, A. 2001. Behavioral ecology: On doing the right thing, in the right place at the right time. Chapter 13: 447-487. In: Baker, G. editor. The biology of Terrestrial Molluscs. Hamilton, New Zealand, 560 pp.
- Dainton, B. H. 1954a. The activity of slugs: I. The induction of activity by changing temperatures. J. Exp. Biol., 31: 165-187.
- Dainton, B. H. 1954b. The activity of slugs: II. The effect of light and air currents. J. Exp. Biol., 31: 188-197.
- Dainton, B. H y Wright, J. 1985. Falling temperature stimulates activity in the slug *Arion ater*. J. Exp. Biol., 118: 439-443.
- Dallas, H. F.; Curtis, B. A. y Ward, D. 1991. Water exchange, temperature tolerance, oxygen consumption and activity of the Namib desert snail, *Trigonephrus* sp. J. Moll. Stud., 57: 359-366.

- Dan, N. y Bailey, S. E. R. 1982. Growth, mortality, and feeding rates of the snail *Helix aspersa* at different population densities in the laboratory, and the depression of activity of helicid snails by other individuals, or their mucus. J. Moll. Stud., 48: 257-265.
- Edelstam, C. y Palmer, C. 1950. Homing behavior in gastropods. Oikos, 2: 259-270.
- Fernández, A. 1990. Ecología de *Polymita muscarum* (Gastropoda: Fruticicollidae) en la provincia Holguín. Rev. Biol., 4 (1): 3-13.
- Fernández, A. y Berovides, V. 1995. Cambios mensuales en la morfología y abundancia de *Liguus fasciatus* (Gastropoda: Bulimulidae) en la provincia de Holguín, Cuba. Rev. Biol., 9: 45-57.
- Fernández, A. y Berovides, V. 2001. Aspectos reproductivos de *Liguus fasciatus achatinus* Clench, 1934 (Gastropoda: Orthalicidae) en tres localidades de la provincia Holguín, Cuba. Rev. Biol., 15 (2): 117-122.
- Fernández-Verdecia, Y. 2000. Nicho ecológico y densidades de dos poblaciones de *Polymita venusta*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 44 pp, 9 tabs.
- Flari, V. y Lazaridou-Dimitriadou, M. 1995. The locomotor activity rhythm of the edible snail, *Helix lucorum* L., in symmetrical skeleton photoperiod regimes. Animal Behaviour, 50 (3): 635-644.
- Ford, D. J. G. 1986. Rhythmic activity of the pulmonate slug *Limax pseudoflavus* (Evans). PhD. Tesis. Universidad de Ulster. Irlanda del Norte.
- Ford, D. J. G. y Cook, A. 1994. The modulation of rhythmic behaviour in the pulmonate slug *Limax pseudoflavus* by season and photoperiod. Journal of Zoology, 232: 419-434.
- Hess, S. D. y Prior, D. J. 1985. Locomotor activity of the terrestrial slug *Limax maximus*: response to progressive dehydration. J. Exp. Biol., 116: 323-330.
- Heller, J. R. y Ittiel, H. 1990. Natural history and population dynamics of the land snail *Helix texta* in Israel (Pulmonata: Helicidae). J. Moll. Stud., 56: 189-204.
- Hernández, N. y Domínguez, A. 1999. Aspectos reproductivos de *Polymita picta nigrolimbata* en caguasey, Baracoa, Cuba. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Oriente, Santiago de Cuba. 40 pp, 2figs, 5 tabs.

- Horne, F. R. 1973. The utilization of foodstuffs and urea production by a land snail during estivation. *Biol. Bull.*, 144: 321-330.
- Howel, L. 1946. Notas sobre la cópula de *Zachrysiaguanensis* y *Veronicella tenax*. *Rev. Soc. Malacol. "Carlos de la Torre"*, 4 (3): 75-84.
- Howel, L. 1950. Reproducción de *Caracolus sagemon* Beck. *Rev. Soc. Malacol. "Carlos de la Torre"*, 7 (2): 45-58.
- Iglesias, J.; Santos, M. y Castillejo, J. 1996. Annual activity cycles of the land snail *Helix aspersa* Müller in natural populations in North-Western Spain. *J. Moll. Stud.*, 62: 495-505.
- Kerkut, G. A. y Taylor, B. J. R. 1956. The sensitivity of the pedal ganglion of the slug to osmotic pressure changes. *Journal of Experimental Biology*, 33: 493-501.
- Lazaridou-Dimitriadou, M. y Saunders, D. S. 1986. The influence of humidity, photoperiod, and temperature on the dormancy and activity of *Helix lucorum* L. (Gastropoda, Pulmonata). *J. Moll. Stud.*, 52: 180-189.
- Laurantón, B. 2002. Uso de recursos por *Caracolus sagemon* (Beck) (Mollusca: Pulmonata) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Santiago de Cuba. 52 pp, 11 figs.
- Maceira, D. 1999. Notas sobre la malacocenosis de Monte Iberia (Baracoa, Guantánamo). *Cocuyo*, 9:13.
- Maceira, D. y Laurantón, B. 2000. Notas sobre el consumo de dos subespecies de *Caracolus sagemon* (Beck, 1837) por hormigas (Hymenoptera: Formicidae). *Biodiversidad de Cuba Oriental*, 4: 145-146.
- Maceira, D. 2002. Plantas usadas como recurso trófico por *Veronicella cubensis* (Pfr., 1840) (Gastropoda: Veronicellidae) en dos localidades del Parque Nacional "Alejandro de Humboldt". *Centro Agrícola*, 1: 82-84.
- Machin, J. 1975. Water relationships, pp. 105-163. En: Fretter, V. y Peake, J. (eds.). *Pulmonates*, 1. Academic Press, London.
- Newel, P. F. 1966. The nocturnal behaviour of slugs. *Medical and Biological Illustration*, 16: 146-159.
- Parmakelis, A. y Mylonas, M. 2002. Aspects of the reproduction and activity of two sympatric *Mastus* (Beck, 1837) species in Crete (Gastropoda: Pulmonata: Buliminidae). *J. Moll. Stud.*, 68: 225-233.

- Pérez, A. M.; Villaseca, J. C. y Zione, N. 1996 Sinecología básica de moluscos terrestres en cuatro formaciones vegetales de Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 44 (1): 133-146.
- Prior, David. 1985. Water - regulatory behaviour in terrestrial gastropods. *Biological Reviews*, 60 (3): 403 – 424.
- Richardson. A. M. M. 1974. Differential Climatic Selection in Natural Population of Land Snail *Cepaea nemoralis*. *Nature*, 247: 572 – 573.
- Reyes-Tur, B. 2004a. Ritmo de actividad diario del molusco terrestre *Polymita venusta* (Gmelin, 1792), en Sardinero, Santiago de Cuba, Cuba. *Rev. Biol.* 18 (1): 103-105.
- Reyes-Tur, B. 2004b. Ecología y biología reproductiva de *Polymita venusta* (Gmelin, 1792) (Mollusca: Gastropoda). Tesis Doctoral. Universidad de La Habana. 127 pp.
- Reyes-Tur, B. y Fernández, A. 1998. Ciclo de vida y actividad reproductiva de *Polymita muscarum*, en condiciones de laboratorio. *Cocuyo*, 7: 14-17.
- Reyes-Tur, B. y Ramírez, O. 2002. Dinámica de los subnichos ecológicos en el molusco terrestre *Polymita venusta* Gmelin 1792, (Stylommatophora: Helminthoglyptidae) en Mayarí, Cuba. *Rev. Biol.*, 16 (1): 27-34.
- Richter, K. O. 1976. The foraging ecology of the banana slug *Ariolimax columbianus* Gould (Arionidae). PhD. Tesis. Universidad de Washington, Washington D.C.
- Rollo, C. D. 1991. Endogenous and exogenous regulation of activity in *Deroceras reticulatum*, a weather sensitive terrestrial slug. *Malacologia*, 33: 199-220.
- Ross, R. J. 1979. The effects of mechanical disturbances on the behaviour of inactive terrestrial snails. *J. Moll. Stud.*, 45: 35-38.
- Staikou, A. E. 1999. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis*. *J. Moll. Stud.*, 65: 171-184.
- Smallridge, M. A. y Kirby, G. C. 1988. Competitive interactions between the land snails *Theba pisana* (Müller) and *Ceriuella virgata* (Da Costa) from South Australia. *J. Moll. Stud.*, 54: 251-258.
- Tomiyama, K. y Nakane, M. 1993. Dispersal patterns of the giant African snail, *Achatina fulica* (Férussac) (Stylommatophora: Achatinidae), equipped with a radio-transmitter. *J. Moll. Stud.*, 59: 315-322.

- Wareing, D. R. y Bailey, S. E. R. 1985. The effects of steady and cycling temperatures on the activity of the slug *Deroceras reticulatum*. J. Moll. Stud., 51: 257-266.
- Withers, P.; Pedler, S. y Guppy, M. 1998. Physiological Adjustments during Aestivation by the Australian Land Snail *Rhagada tescorum* (Mollusca: Pulmonata: Camaenidae) Australian Journal of Zoology, 45 (6) 599 – 611.
- Young, A. G. y Port, G. R. 1991. The influence of soil moisture content on the activity of *Deroceras reticulatum* (Müller). J. Moll. Stud., 57: 138-140.

Capítulo 8. Conclusiones

Capítulo 8. Conclusiones

1. La variación de la densidad poblacional media mensual de los individuos adultos y juveniles no está correlacionada con las medias mensuales de la temperatura ni de la humedad relativa en los períodos poco lluviosos, mientras que se halló una correlación negativa con la primera y positiva con la segunda para los períodos lluviosos en ambas clases de edad.
2. El patrón medio de variación mensual de la densidad de los caracoles adultos muestra durante el período poco lluvioso un valor máximo en diciembre, seguido de un valor mínimo en enero. Durante el período lluvioso se alcanza la máxima densidad de todo el año, generalmente en mayo, pero a continuación la misma desciende a valores mínimos en julio-agosto. El patrón de los juveniles es más variable, pero también tiende a mostrar dos picos de densidad anuales, uno en el período poco lluvioso (noviembre-diciembre) y otro en el período lluvioso, el que no se detecta todos los años. Los valores más bajos de densidad se alcanzan en enero-febrero.
3. La densidad poblacional media mensual de los individuos adultos y juveniles varía entre las parcelas y entre años.
4. Los individuos adultos y juveniles presentan una periodicidad similar de la densidad poblacional, marcada cada 6.8 meses y 6 meses respectivamente, para ambas clases de edad y que muestra la alternancia entre los períodos poco lluvioso y lluvioso.
5. Para cada período, poco lluvioso y lluvioso, se obtuvo un modelo estructural de la vegetación que explica las variaciones espaciales de la densidad poblacional de los individuos juveniles y adultos como estrategia adaptativa frente a las cambiantes condiciones abióticas de cada período en particular. La cobertura del suelo y de *T. fasciculata*, del dosel y de los recubrimientos de los estratos R1 y R2 de vegetación, son las variables que más influyen sobre la densidad poblacional de los individuos adultos; mientras que para los individuos juveniles lo fueron la cobertura de *T. fasciculata* y el recubrimiento del estrato R4 de vegetación.

6. La cobertura de *T. fasciculata* y el recubrimiento del estrato de vegetación R1 siempre se asocian positivamente con la densidad poblacional medio mensual de los individuos adultos y juveniles en los períodos poco lluviosos y lluviosos.
7. Los individuos de *Tillandsia fasciculata* situados sobre el tronco se ubican a menor altura desde el suelo, poseen un mayor diámetro superior y diámetro del forófito a la altura a la que se sitúa la epífita, que en aquellos situados sobre las ramas.
8. El caracol *Caracolus sagemon* selecciona preferentemente individuos de *Tillandsia fasciculata* de diámetro superior mayor de un metro, dispuestos a poco menos de un metro del suelo.
9. El caracol arborícola *Caracolus sagemon* en Siboney y Jauco posee una menor talla de la concha y del largo y ancho de la abertura de la misma probablemente como mecanismo que permite regular la pérdida de agua, como resistencia a la sequía, para absorber menos calor y minimizar la depredación. Mientras que la población que habita en El Olimpo, donde existe mayor disponibilidad de alimento, humedad y precipitaciones, muestra una concha de mayor talla.
10. La talla adulta es alcanzada por *Caracolus sagemon* en el Matorral xeromorfo costero y subcostero de Siboney al ensanchar la espira al final de la ontogenia; mientras que en las condiciones de mayor humedad y altitud existentes en el Bosque pluvial montano de El Olimpo, la estrategia anterior se combina con el aumento de la tasa de crecimiento.
11. La actividad de los individuos adultos de *C. sagemon* muestra un ritmo diario según el cual comienza su actividad con la defecación; sigue la actividad de locomoción y alimentación, que ocurren con un patrón bimodal, pues estas actividades se realizan antes y después de un período de descanso próximo a la medianoche. Durante la época de reproducción las cópulas muestran también un patrón bimodal, teniendo lugar después de ambos períodos de alimentación.

12. Los individuos juveniles de *C. sagemon* comienzan su actividad diaria con la defecación, actividad que muestra un patrón unimodal en un horario posterior al de los individuos adultos y por menor tiempo que el de estos últimos. Luego ocurren las actividades de locomoción y alimentación simultáneamente, con un patrón bimodal, manifestado antes y después de la medianoche, a causa del descanso de dos horas, para luego reanudar la locomoción y alimentación.
13. Los individuos adultos de *C. sagemon* pasan en dormancia el período poco lluvioso, excepto en los meses inicial (noviembre) y final (abril), cuando permanecen mayormente inactivos, pudiendo alimentarse y reptar para acumular y recuperar energía respectivamente, siempre en horario nocturno.
14. Durante el período lluvioso los individuos adultos de *C. sagemon* permanecen mayormente activos, lo cual es más acentuado para los meses finales (septiembre y octubre), cuando se alimentan, reptan, defecan y copulan fundamentalmente en horas de la noche. Pueden permanecer en dormancia hasta cuatro meses (mayo-agosto) en condiciones desfavorables. La cópula se extiende desde mayo hasta septiembre durante la ocurrencia de condiciones climáticas favorables.
15. Los individuos juveniles de *C. sagemon* permanecen en dormancia o inactividad durante el período poco lluvioso, aunque en los meses inicial (noviembre) y finales (marzo, abril) puede existir locomoción y alimentación en horario nocturno fundamentalmente.
16. Durante el período lluvioso los individuos juveniles permanecen mayormente activos, principalmente en horario nocturno, aunque en mayo y junio pueden cesar esta actividad, permaneciendo inactivos.

Reunido el Tribunal que suscribe en el día de la fecha acordó otorgar, por a la
Tesis Doctoral de Don la calificación de .

Alicante, de de

El Secretario,

El Presidente,

UNIVERSIDAD DE ALICANTE
Comisión de Doctorado

La presente Tesis de D. _____ ha sido
registrada con el nº _____ del registro de entrada correspondiente.

Alicante ____ de _____ de _____

El Encargado del Registro,