

El molusco invasor *Physa acuta* (Physidae) y su asociación con el oligoqueto *Chaetogaster limnaei* (Naididae) en una laguna de la provincia de Buenos Aires (Argentina)

The invasive mollusc *Physa acuta* (Physidae) and its association with the oligochaete *Chaetogaster limnaei* (Naididae) in a shallow lake (Buenos Aires, Argentina)

Parietti Manuela¹, Merlo Matías¹, Etchegoin Jorge¹

RESUMEN: El molusco invasor *Physa acuta* es un hospedador habitual para el oligoqueto *Chaetogaster limnaei*. Este invertebrado presenta formas ectocomensales y parásitas y sus efectos sobre los hospedadores moluscos pueden ser tanto positivos como negativos. Las formas ectocomensales de *C. limnaei* pueden alimentarse de estadios larvales intramolusco de trematodes digeneos, pudiendo prevenir nuevas infecciones y controlar enfermedades parasitarias. Teniendo en cuenta la importancia potencial de la relación entre *P. acuta* y *C. limnaei*, y el rol del oligoqueto para el control de digeneos, el objetivo del presente trabajo fue cuantificar la presencia de formas ectocomensales y parásitas de *C. limnaei* en *P. acuta*, analizando sus niveles de infestación en la laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina). Los muestreos se realizaron estacionalmente en primavera y verano, examinándose un total de 2.400 ejemplares de *P. acuta*. Durante el estudio, se hallaron sólo las formas ectocomensales del oligoqueto localizadas alrededor de la región de la cabeza y del pie del molusco. La intensidad de infección tuvo valores similares a los registrados previamente en otros lugares del mundo y los valores más altos de prevalencia de *C. limnaei* en primavera, fueron consistentes con las mayores densidades de *P. acuta* en esta laguna, disminuyendo su valor hacia el verano. Los resultados obtenidos permiten suponer una potencial capacidad reguladora de *C. limnaei* sobre el ensamble de digeneos larvales de *P. acuta*.

Palabras clave: caracol invasor, oligoqueto, *Chaetogaster*, *Physa*, digeneos larvales.

ABSTRACT: The invasive mollusk *Physa acuta* is a usual host for the oligochaete *Chaetogaster limnaei*. This invertebrate has ectocomensal and parasitic forms, and its effects on the molluscan hosts can be both positive and negative. The ectocomensal forms of *C. limnaei* can feed on the intramoluscan larval stages of trematode digeneans, preventing new infections and controlling parasitic diseases. Taking into account the potential importance of the relationship between *P. acuta* and *C. limnaei*, and the role of the oligochaete for the control of digeneans, the objective of this study was to quantify the presence of ectocomensal and parasitic forms of *C. limnaei* in *P. acuta*, analyzing their levels of infestation in Los Padres shallow lake (Buenos Aires, Argentina). The samplings were carried out seasonally during spring and summer, and 2400 specimens of *P. acuta* were examined. During the study, only the ectocomensal forms of the oligochaete were found around the region of the head and foot of the snail. The intensity of infection was similar to the previous records in other parts of the world and, the highest prevalence values of *C. limnaei* during the spring, were consistent with the higher densities of *P. acuta* in this shallow lake, decreasing its values towards summer. The obtained results let assume a potential regulatory capacity of *C. limnaei* on the larval digenean assemblage of *P. acuta*.

Keywords: invasive snail, oligochaete, *Chaetogaster*, *Physa*, larval digeneans.

INTRODUCCIÓN

Physa acuta Draparnaud, 1805 (Hydrophila: Physidae) es un molusco de origen norteamericano con rápida dispersión que se ha establecido en todos los continentes, con excepción de la Antártida (Dillon y Wethington, 2002; Paraense y Pointier, 2003; Ebbs et al., 2018). En Argentina, su presencia fue registrada por primera vez en la localidad bonaerense de Ensenada

(Miquel, 1985; Núñez, 2011) y su introducción estaría relacionada con la importación y con el transporte de plantas acuáticas (Miquel y Zelaya, 1999). En el Sudeste de la provincia de Buenos Aires, *P. acuta* fue posteriormente registrada por Tietze y De Francesco (2010, 2017).

Chaetogaster limnaei von Baer, 1827 (Oligochaeta: Naididae) presenta formas ectocomensales y parásitas

¹Laboratorio de Parasitología. IIPROSAM - Instituto de Investigaciones en Producción, Sanidad y Ambiente, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Juan B. Justo 2550 (7600) Mar del Plata, Argentina; CONICET.

y se encuentra asociado a más de 20 géneros de moluscos (incluyendo a *P. acuta*) en distintas partes del mundo (Ibrahim, 2007; Martins y Alves, 2010; Hopkins et al., 2013). En Argentina ha sido registrado en moluscos del género *Pomacea* en la cuenca Parano platense (Di Persia y Radici de Cura, 1973) y de los géneros *Diplodon*, *Chilina* y *Gundlachia* en Patagonia (Semenas y Brugni, 1996). La forma ectocomensal, que usualmente se ubica en las cavidades pulmonares y del manto, embebida en el mucus del pie del molusco, se alimenta de microorganismos (Fernández et al., 1991; Ibrahim, 2007). La forma parásita, se ubica dentro de la glándula renal, de cuyas células se alimenta (Mitchell y Leung, 2016). Las formas ectocomensales de *C. limnaei* pueden, además, alimentarse de los estadios larvales intramolusco de trematodes digeneos (miracidios, redias, esporocistos y cercarias). Esta relación molusco-parásito-oligoqueto no sólo podría ser útil para prevenir nuevas infecciones en los moluscos sino que, además, podría utilizarse para el control de enfermedades parasitarias (Ibrahim, 2007).

Teniendo en cuenta que no existen estudios previos sobre la relación entre *P. acuta* y *C. limnaei* en Argentina y la importancia potencial de dicha relación para el control de digeneos de importancia sanitaria y zoonótica, el objetivo del presente trabajo fue cuantificar la presencia de formas ectocomensales y parásitas de *Chaetogaster limnaei* en *Physa acuta*, analizando sus niveles de infestación en la laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes de *P. acuta* se colectaron estacionalmente, durante la primavera y el verano, desde 2012 al 2014, en la laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina; 37°56'S-57°44'O). En cada muestreo, se estableció una transecta de 120 metros, paralela a la línea de costa, y la colecta de moluscos se realizó cada 12 metros, sumando un total de 10 muestras por estación. Los ejemplares de *P. acuta* fueron localizados entre la vegetación sumergida y sobre el sustrato y colectados con la ayuda de tamices (0,5 mm de abertura de malla) y pinzas. El muestreo, conducido por la misma persona para evitar sesgos, se desarrolló por esfuerzo de muestro. De esta manera se calculó la densidad de *P. acuta* en la laguna como el número de caracoles colectados por hora. Este método fue adoptado para cuantificar la densidad, debido a la turbidez de la laguna que imposibilita ver el sustrato para colectar los moluscos (Prepelitchi, 2009). En el laboratorio, los caracoles fueron colocados individualmente en recipientes con agua filtrada del lugar de la colecta. Luego fueron disecados bajo microscopio estereoscópico y, en cada ejemplar, se registró tanto el número de oligoquetos

presentes como su localización en el molusco, con el fin de detectar las formas ectocomensales y parásitas de *C. limnaei*. También se revisaron individualmente los recipientes para registrar aquellos oligoquetos desprendidos de los moluscos, al momento de la disección. Los ejemplares de *C. limnaei* fueron identificados *sensu* Di Persia (1979), Hiltunen y Klemm (1980) y Brinkhurst y Marchese (1989). Para analizar los niveles de infestación de *C. limnaei*, se calcularon su abundancia, su intensidad y su prevalencia en *P. acuta* (Bush et al., 1997; Stoll et al., 2013).

Para los análisis estadísticos se utilizó un test de Kruskal-Wallis, considerando que los datos no cumplían con los supuestos del análisis de varianza tradicional (ANOVA), utilizando el programa estadístico InfoStat / L (Balzarini et al., 2008; Di Rienzo et al., 2008). Se compararon la densidad de *P. acuta*, la abundancia de *C. limnaei* y la prevalencia de *C. limnaei* en las cuatro estaciones analizadas, realizándose *a posteriori* análisis de a pares, cuando fue necesario.

RESULTADOS

Si bien los muestreos se realizaron en forma estacional, los ejemplares de *P. acuta* solo fueron encontrados en las colectas de las primaveras de 2012 (P1) y del 2013 (P2) y los veranos del 2013 (V1) y del 2014 (V2). En total, se examinaron 2.400 ejemplares de *P. acuta* (600 moluscos por estación) y el rango de su densidad en la laguna varió entre 138 ind./hr. y 833 ind./hr., detectándose diferencias significativas entre las cuatro estaciones analizadas (KW, $p=0,0379$). La densidad en la primavera de 2013 (P2) resultó significativamente mayor que la del 2012 (P1) y que la del verano de 2014 (V2) ($p<0,05$, para ambos casos), mientras que, presentó valor similares con la del verano de 2013 (V1) ($p>0,05$). El resto de las estaciones presentaron valores similares entre sí ($p>0,05$, en todos los casos) (Fig. 1).

El oligoqueto *C. limnaei* se identificó por la presencia de haces ventrales desde el segmento II, compuestos

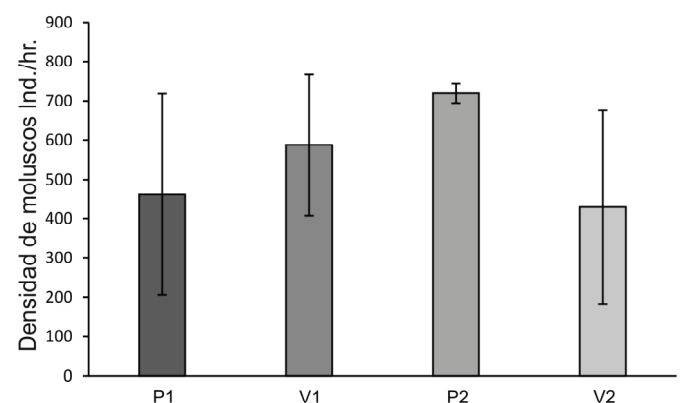


Figura 1. Valores estacionales de la densidad de *Physa acuta* (\pm desvío estándar) en la laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina). (P1) Primavera 2012, (P2) primavera 2013, (V1) verano 2013 y (V2) verano 2014.



Figura 2. *Chaetogaster limnaei*, forma ectocomensal obtenida de *Physa acuta* en la laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina). *Flecha: Quetas uncinadas.

por setas aciculares uncinadas y por el prostomio poco desarrollado (Di Persia, 1979; Hiltunen y Klemm, 1980; Brinkhurst y Marchese, 1989) (Fig. 2). Se registró sólo la forma ectocomensal del oligoqueto, dado que en todos los casos, los ejemplares se localizaron alrededor de la región de la cabeza y el pie del molusco y por debajo del margen de la valva.

La intensidad de infección de *C. limnaei* (CLL) varió entre 1 y 6 CLL/caracol en la primavera de 2012 (P1), entre 1 y 4 CLL/caracol en el verano de 2013 (V1) y la primavera del 2013 (V1 y P2) y fue de 1 CLL/caracol en el verano de 2014 (V2). La abundancia (Fig. 3A) y la prevalencia (Fig. 3B) de *C. limnaei* en cada molusco variaron significativamente entre las cuatro estaciones estudiadas (KW, $p < 0,0001$, en los dos casos), siendo la primavera de 2012 y el verano de 2014 las que presentaron los mayores y menores valores, respectivamente.

DISCUSIÓN

En Argentina, *P. acuta* se menciona desde la década de los '80 (Paraense y Pointier, 2003). Actualmente, su distribución es generalizada y abundante (Tietze

y De Francesco, 2010, 2017; Nuñez, 2011), siendo este el primer registro para la laguna de Los Padres. La ausencia de *P. acuta* en la laguna durante el otoño e invierno podría sugerir un efecto de la temperatura del agua sobre la presencia del molusco. Sankurathri y Holmes (1976) indican que "aparentemente temperaturas inferiores a 10°C o un incremento en el periodo de crecimiento de las macrófitas acuáticas limitaban la población de *P. gyrina* en el invierno". En la laguna de los Padres, la temperatura media mensual durante el año 2013 fue de 15°C en mayo y de 12°C, tanto para julio como para agosto. Estas temperaturas quizás actúen limitando la presencia de *P. acuta* durante las estaciones más frías.

Chaetogaster limnaei (CLL) ha sido asociado al menos a 10 familias de moluscos, principalmente Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae (Di Persia y Radici de Cura, 1973; Buse, 1974; Joy y Welch, 1984; Semenas y Brugni, 1996; Martin y Alves, 2008, 2010; Smythe et al., 2015). En la naturaleza, las intensidades de infección en algunas especies de caracoles son menores a 8 CLL/caracol, por lo menos durante parte del año (Gruffyd, 1965; Buse, 1971, 1974; Fernández et al., 1991). Los datos para las intensidades de infección en *P. acuta* son escasos: en Egipto, Ibrahim (2007) reporta intensidades en el rango de 1-4 a de 1-8 CLL/caracol, en Alemania, Stoll et al. (2013) encuentran, en dos ocasiones de muestreo, intensidades de 1,6 a 4,2 CLL/caracol y en Australia, Mitchell y Leung (2016) registran una intensidad de 1-7 CLL/caracol. Las intensidades de infección encontrados en este trabajo son congruentes con los registrados en la literatura previa.

En la mayoría de los casos, las intensidades de infección de *C. limnaei* suelen mostrar dinámicas estacionales marcadas, alcanzando los niveles más altos en primavera y a principios del verano, coincidiendo con la temporada en la que muchas especies de caracoles se recuperan de las pérdidas invernales y se reproducen (Fernández et al., 1991;

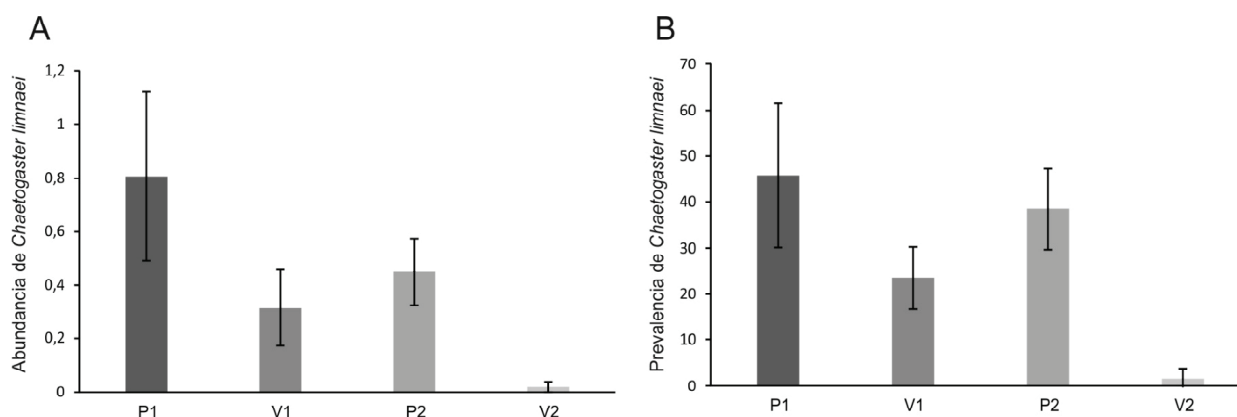


Figura 3. Valores estacionales de infección de *Chaetogaster limnaei* en la laguna de los Padres (Buenos Aires, Argentina). A. Abundancia (\pm desvío estándar), B. Prevalencia (\pm desvío estándar). (P1) Primavera 2012, (P2) primavera 2013, (V1) verano 2013 y (V2) verano 2014.

Ibrahim, 2007). Hopkins *et al.* (2015) demostraron que el contacto directo entre individuos hospedadores es necesario para la colonización eficiente de *C. limnaei*. Esto también se pudo observar en la laguna de Los Padres, donde los más altos valores de prevalencia de *C. limnaei* en primavera fueron consistentes con las mayores densidades de *P. acuta* en esta laguna, disminuyendo su porcentaje hacia el verano (Parietti, 2018).

Chaetogaster limnaei desempeña un papel importante en la estructuración de las poblaciones de caracoles en la naturaleza y, sus efectos sobre los moluscos, pueden ser tanto positivos como negativos (Stoll *et al.*, 2017). El oligoqueto desarrolla, además, una actividad depredadora sobre los miracidios o cercarias de los trematodos digeneos. En la laguna de Los Padres, Parietti (2018) encontró una correlación negativa entre la presencia de *C. limnaei* y de una metacercaria de la familia Echinostomatidae que parasita a *P. acuta*. En concordancia, Sankurathri y Holmes (1976), sugirieron que la presencia y la acción depredadora de *C. limnaei* desalientan el ingreso de otros estadios larvales al molusco portador del oligoqueto. Esto indicaría lo señalado por varios autores que han sugerido que *C. limnaei* actúa como un regulador en la dinámica de la infección por digeneos (Fernández *et al.*, 1991; Ibrahim, 2007; Fried *et al.*, 2008). En la laguna de Los Padres, *P. acuta* convive con otras especies de moluscos: *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Cochliopidae) y *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1819) (Ampullariidae). Las últimas dos especies tienen registros de presencia de *C. limnaei* en otros cuerpos de agua, pero aún no se han registrado infecciones con este oligoqueto para la laguna de Los Padres. Teniendo en cuenta que, según Stoll *et al.* (2013), la relación entre *P. acuta* y *C. limnaei* sería densodependiente, las densidades de *P. acuta* en la laguna podrían ser más altas que las de las otras dos especies de moluscos (Parietti, obs. pers.) y, esta diferencia, determinaría el mayor éxito de colonización del oligoqueto en una especie de gasterópodo que en las otras. También podría estar relacionado con las diferencias en las características del hábitat propio de cada especie de molusco. La mayoría de los estudios de esta especie de oligoqueto se centran en analizar una única especie hospedadora de molusco, no incluyendo otras especies alternativas, con lo cual la elección por *C. limnaei* del hospedador no es clara (Stoll *et al.*, 2017). Pese a que Ibrahim (2007) y Martins y Alves (2010) analizaron y encontraron diferencias en los patrones de infestación de *C. limnaei* entre diferentes especies de hospedadores moluscos, en ambos trabajos las causas de estas diferencias no son claras.

Estudios futuros en los que se incluyan a todas las especies de gasterópodos de la laguna, y a las formas

larvales de digeneos que las parasitan relacionándolas con la presencia de esta especie de oligoqueto, permitirán dilucidar los patrones de colonización de *C. limnaei* así como su influencia en la estructuración de las comunidades de digeneos larvales en moluscos.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por la Universidad Nacional de Mar del Plata, subsidio EXA 873/18 15/E831.

LITERATURA CITADA

- Balzarini MG, González L, Tablada M, Casanoves F, Di Rienzo JA, Robledo CW. (Eds.). 2008. Manual del Usuario InfoStat. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina. 336pp.
- Brinkhurst RO, Marchese MR. 1989. Guía para la identificación de Oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Editorial Climax, Santa Fe, Argentina. 49pp.
- Buse A. 1971. Population dynamics of *Chaetogaster limnaei vaghini* Gruffydd (Oligochaeta) in a field population of *Lymnaea stagnalis* L. *Oikos* 22: 50-55.
- Buse A. 1974. The relationship of *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta: Naididae) with a variety of gastropod species. *The Journal of Animal Ecology* 43: 821-837.
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* Revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Dillon RT, Wethington AR. 2002. Populations of the european freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra*. *Invertebrate Biology* 121: 226-234.
- Di Persia DH. 1979. Clave para la determinación de géneros y subgéneros de oligoquetos Naididae del Nordeste Argentino. *Natura Neotropicalis* 1: 1-12.
- Di Persia DH, Radici de Cura MS. 1973. Algunas consideraciones acerca de los organismos epibiontes desarrollados sobre Ampullariidae. *Physis B* 32: 309-319.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, González L, Tablada M, Robledo CW. (Eds.). 2008. InfoStat versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>. Último acceso: 10 de septiembre de 2018.
- Ebbs ET, Loker ES, Brant SV. 2018. Phylogeography and genetics of the globally invasive snail *Physa acuta* Draparnaud 1805, and its potential to serve as an intermediate host to larval digenetic trematodes. *BMC Evolutionary Biology* 18: 103.

- Fernández J, Goater TM, Esch GW. 1991. Population dynamics of *Chaetogaster limnaei limnaei* (Oligochaeta) as affected by a trematode parasite in *Helisoma anceps* (Gastropoda). *American Midland Naturalist* 125: 195-205.
- Fried B, Peoples RC, Saxton TM, Huffman JE. 2008. The association of *Zygocotyle lunata* and *Echinostoma trivolvis* with *Chaetogaster limnaei*, an ectosymbiont of *Helisoma trivolvis*. *Journal of Parasitology* 94: 553-554.
- Gruffydd LD. 1965. The population biology of *Chaetogaster limnaei limnaei* and *Chaetogaster limnaei vaghini* (Oligochaeta). *The Journal of Animal Ecology* 34: 667- 690.
- Hiltunen JK, Klemm DJ. 1980. A Guide to the Naididae (Annelida, Clitellata, Oligochaeta) of North America. Vol. 1. Environmental Monitoring and Support Laboratory. Office of Research and Development, US Environmental Protection Agency. Cincinnati, Ohio, USA. 48 pp.
- Hopkins SR, Wyderko JA, Sheehy RR, Belden LK, Wojdak JM. 2013. Parasite predators exhibit a rapid numerical response to increased parasite abundance and reduce transmission to hosts. *Ecology and Evolution* 3: 4427- 4438.
- Hopkins SR, Boyle LJ, Belden LK, Wojdak JM. 2015. Dispersal of a defensive symbiont depends on contact between hosts, host health, and host size. *Oecologia* 179: 307-318.
- Ibrahim MM. 2007. Population dynamics of *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta: Naididae) in the field populations of freshwater snails and its implications as a potential regulator of trematode larvae community. *Parasitology Research* 101: 25-33.
- Joy JE, Welch KJ. 1984. *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta: Naididae) in the aquatic snail, *Helisoma trivolvis*, from Charles Fork Lake, West Virginia. *The Nautilus* 98: 138-142.
- Martins, RT, Alves RG. 2008. Occurrence of Naididae (Annelida: Oligochaeta) from three gastropod species in irrigation fields in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8: 255-257.
- Martins RT, Alves RG. 2010. Occurrence of *Chaetogaster limnaei* K. von Baer, 1927 (Oligochaeta, Naididae) associated with Gastropoda mollusks in horticultural channels in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70: 1055-1057.
- Miquel SE. 1985. Presencia del género *Physella* Haldeman, 1842 en la República Argentina (Mollusca, Pulmonata, Physidae). *Neotrópica* 31: 38.
- Miquel SE, Zelaya DG. 1999. Nuevos hallazgos de *Physella cubensis* y *P. venustula* en la Argentina (Mollusca, Physidae). *Physis* B 57: 9-10.
- Mitchell DR, Leung TLF. 2016. Sharing the load: a survey of parasitism in the invasive freshwater pulmonate, *Physa acuta* (Hydrophila: Physidae) and sympatric native snail populations. *Hydrobiologia* 766: 165-172.
- Núñez V. 2011. Revisión de dos especies de Physidae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 93-108.
- Paraense WL, Pointier JP. 2003. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic specimens. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 513-517.
- Parietti M. 2018. Ecología de las comunidades de digeneos larvales en hospedadores moluscos que habitan ambientes dulceacuícolas de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata. 216 pp.
- Prepelitchi L. 2009. Ecoepidemiología de *Fasciola hepatica* (Trematoda, Digenea) en el norte de la provincia de Corrientes destacando aspectos ecológicos de *Lymnaea columella* (Pulmonata, Lymnaeidae) y su rol como hospedador intermediario. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. 169 pp.
- Sankurathri CS, Holmes JC. 1976. Effects of thermal effluents on parasites and commensals of *Physa gyrina* Say (Mollusca: Gastropoda) and their interactions at Lake Wabamun, Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 54: 1742-1753.
- Semenas L, Brugni N. 1996. Presencia de *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta: Naididae) en moluscos de lagos andinospatagónicos. *Neotropica* 42: 119-120.
- Smythe AB, Forgrave K, Patti A, Hochberg R, Litvaitis MK. 2015. Untangling the ecology, taxonomy, and evolution of *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta: Naididae) species complex. *Journal of Parasitology* 101: 320-326.
- Stoll S, Früh D, Westerwald B, Hormel N, Haase P. 2013. Density-dependent relationship between *Chaetogaster limnaei limnaei* (Oligochaeta) and the freshwater snail *Physa acuta* (Pulmonata). *Freshwater Science* 32: 642-649.
- Stoll S, Hormel N, Früh D, Tonkin JD. 2017. Effects of *Chaetogaster limnaei limnaei* (Oligochaeta, Tubificidae) on freshwater snail communities. *Hydrobiologia* 785: 101-113.
- Tietze E, De Francesco CG. 2010. Environmental significance of freshwater mollusks in the Southern Pampas, Argentina: to what detail can local environments be inferred from mollusk composition? *Hydrobiologia* 641:133-143.
- Tietze E, De Francesco CG. 2017. Compositional fidelity and taphonomy of freshwater mollusks from three Pampean shallow lakes of Argentina. *Ameghiniana* 54: 208-223.

Recibido: 2 de agosto de 2018

Aceptado: 11 de septiembre 2018
