



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN DEL GASTERÓPODO DULCEACUÍCOLA
POMACEA CANALICULATA (CAENOGASTROPODA: AMPULLARIIDAE) EN EL
SUDOESTE BONAERENSE A DISTINTAS ESCALAS ESPACIALES**

LIC. MARÍA EMILIA SEUFFERT

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2010

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del laboratorio de Ecología, dependiente del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, durante el período comprendido entre 30/08/2006 y el 22/10/2010 y bajo la dirección del Dr. Pablo Rafael Martín, Profesor Adjunto de las materias Ecología General y Ecología de Poblaciones.

Fecha:

Firma:

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

RESUMEN

Pomacea canaliculata es un gasterópodo dulceacuícola perteneciente a la familia Ampullariidae, cuyo rango natural de distribución se extiende desde el sur de Brasil hasta el sur bonaerense. Esta especie ha sido introducida accidental o intencionalmente en numerosos países, y es considerada uno de los 100 peores invasores a nivel mundial.

El objetivo de esta tesis fue analizar los determinantes de la distribución espacial de *P. canaliculata* a distintas escalas espaciales. Específicamente se estudió el grado de dependencia de la respiración aérea, la velocidad de desprendimiento, el efecto de la corriente sobre la dispersión y el efecto de la temperatura y el tiempo de exposición sobre la actividad. También se caracterizó cuantitativamente su microhábitat y se exploraron la distribución entre y dentro de los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste y sus patrones temporales de actividad.

Los resultados obtenidos aquí mostraron que la restricción en la respiración aérea afecta negativamente la actividad y la supervivencia y que sus efectos empeoran con la temperatura y la polución del agua. La actividad se incrementa con temperaturas entre 10 y 30°C pero el tiempo de exposición carece de importancia, salvo a temperaturas superiores a 30°C y en aguas polutas.

La velocidad de desprendimiento fluctuó entre 0.07 y 1.64 m.s⁻¹, indicando que *P. canaliculata* puede soportar, por un período corto, velocidades que se encuentran entre las máximas registradas en los arroyos de la cuenca de las Encadenadas del Oeste. Velocidades de la corriente menores a 0.3 m.s⁻¹ no influyen sobre la tasa y dirección de dispersión por reptación. No hay una

respuesta reotáctica positiva que compense los eventos de deriva aguas abajo, probablemente dificultando la colonización de tramos cercanos a las sierras.

Los microhábitats más utilizados por esta especie se caracterizaron por su proximidad a la orilla o a sustratos emergentes aptos para ventilar el pulmón, velocidades de la corriente que no interfieren con las actividades de rutina (menores a 0.3 m.s^{-1}) y sedimentos finos ricos en materia orgánica o abundancia de macrófitas y detritos. La efectividad de algunas medidas de control podría incrementarse reuniendo esfuerzos donde se concentran los caracoles debido a su dependencia del acceso al aire.

El porcentaje de caracoles activos en la cuenca de las Encadenadas del Oeste fluctuó entre 0 y 100% durante el año. En la estación fría la mayoría de los caracoles estaban inactivos pero aparentemente no entran en un estado letárgico profundo y persistente, sino que muestran una respuesta rápida a cambios de temperatura, reactivándose tan pronto como las condiciones sean favorables.

A pesar de que algunas variables ambientales influyeron sobre la distribución de *P. canaliculata* entre y dentro de los arroyos de la cuenca de las Encadenadas del Oeste, ninguna resultó determinante de su presencia. Todos los arroyos serían habitables para esta especie, aunque sólo en algunos las poblaciones podrían permanecer a largo plazo. Probablemente, las condiciones climáticas e hidrológicas, muy variables e impredecibles en esta región, sean determinantes de eventos de extinción-colonización y, en consecuencia, de su distribución en esta cuenca.

SUMMARY

Pomacea canaliculata is a freshwater snail belonging to the family Ampullariidae, whose natural range of distribution extends from southern Brazil to southern Buenos Aires Province in Argentina. This species has been introduced either accidentally or intentionally to many countries and is considered to be one of the 100 worst invaders worldwide.

The aim of this thesis was to analyze the determinants of the spatial distribution of *P. canaliculata* at different spatial scales. Specifically, the dependence on aerial respiration, the effect of water velocity on detachment and dispersal, and the effects of temperature and exposure time on activity were investigated. In addition, its microhabitat was characterized quantitatively and the distribution among and within streams in the Encadenadas del Oeste basin (Buenos Aires Province, Argentina) and the temporal patterns of activity were explored.

The experimental results showed that a restriction in aerial respiration negatively affected activity and survival and that its effects worsened with increasing temperatures and water fouling. Activity increased with temperature between 10 and 30°C but exposure time was irrelevant, except at temperatures above 30°C and in fouled waters.

The detachment velocity ranged from 0.07 to 1.64 m.s⁻¹, indicating that *P. canaliculata* can resist, at least for short periods, velocities that were among the highest recorded in the streams of Encadenadas del Oeste basin. Current velocities below 0.3 m.s⁻¹ did not influence dispersal rate and direction by crawling. A positive rheotactic response able to compensate the natural events of

downstream drifting was not evident, so that the colonization of piedmont sections is unlikely.

The microhabitats most frequently used by this species were characterized by their proximity to the shore or an emergent substratum suitable for lung ventilation, by water velocities not interfering with routine activities (below $0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), and by fine sediments rich in organic matter or abundance of macrophytes and detritus. The effectiveness of some control measures could be increased by focusing efforts on areas where the snails are concentrated due to their dependence on access to air.

The percentage of active snails in Encadenadas del Oeste basin fluctuated between 0 and 100% along the year. During the cold season most of the snails were inactive though they apparently not enter a deep and persistent lethargic state but show a rather quick response to temperature changes, being able to reactivate as soon as conditions become favorable.

Despite the fact that some environmental variables influenced the distribution of *P. canaliculata* among and within the streams of Encadenadas del Oeste basin, none was determinant of its presence. All streams would be habitable for this species, but only in some of them populations would be able to persist long term. Probably, the climatic and hydrological conditions, which are highly variable and unpredictable in this region, are determinants of extinction-colonization events and, consequently, of its distribution in the streams of this basin.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca para realizar este trabajo.

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia por brindarme el lugar de trabajo.

Al Laboratorio de Hidráulica, perteneciente al Departamento de Ingeniería, por permitirme usar sus instalaciones y por la ayuda brindada.

Al Dr. Pablo R. Martín, mi director, por ofrecerme toda su ayuda y confianza y por todo el tiempo dedicado.

A mis compañeros, Silvana, Nico, Mayco y Lucía y a Ethel, por aguantarme todos los días y darme una mano siempre que la necesité y en especial a Silvana y Nico por regalarme muchos de los caracoles que usé y por ayudarme en los muestreos.

**DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN DEL GASTERÓPODO
DULCEACUÍCOLA *POMACEA CANALICULATA* (CAENOGASTROPODA:
AMPULLARIIDAE) EN EL SUDOESTE BONAERENSE A DISTINTAS
ESCALAS ESPACIALES**

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

- 1.1. Generalidades de la especie y antecedentes.....1
- 1.2. Objetivos8
- 1.3. Área de estudio9
- 1.4. Origen de los ejemplares y condiciones generales de cría.....13

**2. RESPIRACIÓN AÉREA Y SU INFLUENCIA SOBRE LA
MICRODISTRIBUCIÓN**

- 2.1. Introducción.....14
- 2.2. Materiales y métodos
 - 2.2.1. Respiración aérea en neonatos.....17
 - 2.2.2. Longitud del sifón.....17
 - 2.2.3. Frecuencia de ventilación pulmonar a lo largo del día.....18
 - 2.2.4. Efecto a corto plazo de la restricción en el acceso al aire.....18
 - 2.2.5. Efecto a largo plazo de la restricción en el acceso al aire.....20
 - 2.2.6. Dispersión y microdistribución en relación al acceso al aire.....22
 - 2.2.7. Análisis estadístico.....25
- 2.3. Resultados
 - 2.3.1. Respiración aérea en neonatos.....27
 - 2.3.2. Longitud del sifón.....27

2.3.3.	Frecuencia de ventilación pulmonar a lo largo de un día.....	29
2.3.4.	Efecto a corto plazo de la restricción en el acceso al aire.....	29
2.3.5.	Efecto a largo plazo de la restricción en el acceso al aire.....	33
2.3.6.	Dispersión y microdistribución en relación al acceso al aire.....	35
2.4.	Discusión.....	39
3.	VELOCIDAD DE DESPRENDIMIENTO E INFLUENCIA DE LA CORRIENTE SOBRE LA DISPERSIÓN	
3.1.	Introducción.....	48
3.2.	Materiales y métodos	
3.2.1.	Velocidad de desprendimiento.....	50
3.2.2.	Efecto de la velocidad de la corriente sobre la tasa y dirección de dispersión.....	52
3.2.3.	Dispersión en un arroyo pampásico.....	54
3.3.	Resultados	
3.3.1.	Velocidad de desprendimiento.....	57
3.3.2.	Efecto de la velocidad de la corriente sobre la tasa y dirección de dispersión.....	62
3.3.3.	Dispersión en un arroyo pampásico.....	69
3.4.	Discusión.....	73
4.	CARACTERIZACIÓN DEL MICROHÁBITAT EN ARROYOS PAMPÁSICOS	
4.1.	Introducción.....	83
4.2.	Materiales y métodos	
4.2.1.	Muestreo.....	85
4.2.2.	Análisis estadístico.....	86

4.3.	Resultados	
4.3.1.	Tramo I arroyo Pigüé (PI3).....	88
4.3.2.	Arroyo Guaminí (GU1).....	93
4.3.3.	Tramo II arroyo Pigüé (PI2).....	98
4.4.	Discusión.....	103
5.	DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN ENTRE Y DENTRO DE ARROYOS DE LA CUENCA DE LAS ENCADENADAS DEL OESTE	
5.1.	Introducción.....	110
5.2.	Materiales y métodos	
5.2.1.	Muestreo.....	112
5.2.2.	Análisis estadístico.....	117
5.3.	Resultados	
5.3.1.	Análisis a nivel de arroyo.....	119
5.3.2.	Análisis a nivel de sitio.....	121
5.3.3.	Análisis a nivel de tramo.....	123
5.3.4.	Densidad de caracoles y puestas de huevos.....	124
5.4.	Discusión.....	126
5.5.	Apéndice. Variables registradas a nivel de tramo.....	136
6.	EFFECTO DE LA TEMPERATURA DEL AGUA SOBRE LA ACTIVIDAD EN EL LÍMITE AUSTRAL DE SU DISTRIBUCIÓN	
6.1.	Introducción.....	138
6.2.	Materiales y métodos	
6.2.1.	Registro de actividades.....	140
6.2.2.	Patrones temporales de actividad en poblaciones naturales.....	141
6.2.3.	Efecto de temperaturas constantes sobre la actividad.....	142

6.2.4.	Efecto combinado de temperaturas constantes y tiempo de exposición sobre la actividad.....	143
6.2.5.	Efecto de la fluctuación de la temperatura sobre la actividad.....	143
6.2.6.	Análisis estadístico.....	145
6.3.	Resultados	
6.3.1.	Patrones temporales de actividad en poblaciones naturales.....	147
6.3.2.	Efecto de temperaturas constantes sobre la actividad.....	148
6.3.3.	Efecto combinado de temperaturas constantes y tiempo de exposición sobre la actividad.....	149
6.3.4.	Efecto de la fluctuación de la temperatura sobre la actividad.....	152
6.4.	Discusión.....	155
7.	DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	
7.1.	Distribución de <i>Pomacea canaliculata</i> a distintas escalas espaciales...	163
7.2.	Implicancias sobre la actividad y distribución de un predador especializado.....	165
7.3.	Rango potencial de expansión global.....	167
7.4.	Estrategias de control y restauración en zonas invadidas.....	169
7.5.	Desarrollo de modelos de distribución potencial de <i>P. canaliculata</i>	173
7.6.	Conclusiones.....	174
8.	BIBLIOGRAFÍA.....	176

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. GENERALIDADES DE LA ESPECIE Y ANTECEDENTES

Pomacea canaliculata (Lamarck 1822) es un caracol de agua dulce (comúnmente conocido como caracol manzana), perteneciente a la familia Ampullariidae (Caenogastropoda: Architaenioglossa) dentro de la cual se encuentran los caracoles dulceacuícolas de mayor tamaño (*Pomacea maculata* (Perry 1810) puede alcanzar hasta 15 cm de largo; Cowie, 2002). *P. canaliculata* es dioica, posee fecundación interna y deposita sus huevos fuera del agua en conspicuas puestas de color rosa intenso. Es una especie polífaga que puede alimentarse de algas, material vegetal, animal o detrítico y macrófitas, las cuales son el componente principal de su dieta (Estebenet & Martín, 2002).

Durante la década de 1980, *P. canaliculata* fue introducida, junto con otras tres especies del género, desde múltiples sitios de la Argentina (Hayes *et al.*, 2008) en varios países del sudeste asiático, para su comercialización en el acuarismo y con el fin de promoverlo como un alimento de alto contenido proteico para consumo humano (Naylor, 1996). Sin embargo, los caracoles no fueron aceptados por los consumidores locales y, en consecuencia, los criaderos fueron abandonados y los individuos se escaparon hacia canales de riego y arrozales. Finalmente, esta especie logró esparcirse y establecerse en numerosos países asiáticos, donde se transformó en una importante plaga del arroz y otros cultivos acuáticos (Cowie, 2002; Hayes *et al.*, 2008). Recientemente se ha descubierto que *P. canaliculata* facilitó la expansión del parásito *Angiostrongylus cantonensis* en China continental y probablemente condujo a la aparición de la angiostrongiliasis, una enfermedad anteriormente rara (Lv *et al.*, 2006, 2009).

Pomacea canaliculata y *Pomacea insularum* (d'Orbigny 1839) han sido detectadas también en el sur de los Estados Unidos, donde podrían competir con congéneres nativos y muchas áreas son aún susceptibles de ser invadidas (Rawlings *et al.*, 2007; Karatayev *et al.*, 2009). Recientemente, se ha reportado la primera invasión de *P. canaliculata* en Chile (Jackson & Jackson, 2009) y de *P. insularum* en Europa (López *et al.*, 2010), indicando que ambas especies continúan expandiéndose alrededor del mundo. El problema no está solucionado en parte por el desconocimiento que aún se tiene de muchos aspectos de su biología, necesarios para diseñar un plan de control y manejo basado en criterios ecológicos de sustentabilidad (Estebenet & Martín, 2002).

Pomacea canaliculata fue incluida entre los 100 peores invasores a nivel mundial y es el único caracol de agua dulce que forma parte de esa lista (Lowe *et al.*, 2000). Más allá de su importancia como plaga y de su posible efecto sobre las poblaciones de gasterópodos nativos en las regiones invadidas, se ha demostrado que *P. canaliculata* puede producir también importantes cambios en la diversidad y el funcionamiento de los humedales naturales invadidos; su actividad macrofitófaga puede transformar un ambiente de aguas claras dominado por macrófitas en uno turbio dominado por las algas planctónicas (Carlsson *et al.*, 2004), controlar el desarrollo de algas verdes filamentosas y cambiar la composición del fitoplancton (Fang *et al.*, 2010). Aunque en menor medida, *P. canaliculata* puede producir los mismos efectos en nuestro país, ya que también aquí se ha producido una expansión antrópica de su rango natural de distribución, como por ejemplo la invasión de ambientes en el sur de la provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001, Martín & De Francesco, 2006). En la actualidad, esta especie se comercializa en nuestro país como animal de

acuario, lo que permite prever una dispersión continuada hacia nuevos ambientes.

Los ampuláridos poseen tanto una branquia monopectinada bien desarrollada como un saco pulmonar o pulmón, razón por la cual son comúnmente considerados como caracoles anfibios (Andrews, 1965; Berthold, 1991). El pulmón se ubica en la región dorsal del cuerpo, en el techo de la cavidad del manto y su abertura es anterolateral, desembocando en el lado izquierdo de la cavidad paleal. A ambos lados de la cabeza se ubican los lóbulos nucales; durante la respiración branquial el izquierdo funciona como sifón inhalante de agua y el derecho como sifón exhalante. En el género *Pomacea*, el lóbulo nocal izquierdo se alarga y enrolla para formar un tubo en forma de sifón que conduce el aire hacia el interior del pulmón. Durante la respiración aérea, la cabeza y el sifón exhalante bloquean la porción central y derecha de la cavidad del manto para evitar el ingreso de agua. Durante la ventilación del pulmón, los movimientos de bombeo producidos por la retracción parcial del cefalopie generan una diferencia de presiones que conduce al intercambio de aire (Berthold, 1991).

La utilización del aire que se encuentra dentro del pulmón como una branquia física (*i.e.* el oxígeno disuelto en el agua difunde hacia el pulmón a medida que el oxígeno en el interior del mismo es consumido) ha sido descartada (Andrews, 1965), pero es probable que incremente la flotabilidad de los caracoles (Burky & Burky, 1977; Dillon, 2000) y facilite sus desplazamientos. La presencia del sifón les permite a los individuos del género *Pomacea* ventilar el pulmón sin necesidad de alcanzar la superficie del agua (Berthold, 1991). La respiración aérea les permite además, prosperar en hábitats con aguas pobremente

oxigenadas y soportar condiciones de desecación (Andrews, 1965; Darby *et al.*, 1997; Cowie, 2002). Sin embargo, la utilización del oxígeno atmosférico supone una serie de desventajas potenciales, tales como la limitación en la distribución a causa de la dependencia del acceso al aire (Darby *et al.*, 2002) y una mayor vulnerabilidad a depredadores visuales especializados, como el gavilán caracolero *Rostrhamus sociabilis* (Vieillot 1817) (Bennetts *et al.*, 1994, Stevens *et al.*, 2002). La importancia relativa de la respiración acuática y la aérea varía mucho dentro de la familia, siendo *Pomacea* uno de los géneros más especializados en la utilización del oxígeno atmosférico (Andrews, 1965). Sin embargo, el grado de dependencia de la respiración aérea no ha sido investigado sistemáticamente en los ampuláridos.

Uno de los principales factores que influyen sobre la distribución de los invertebrados acuáticos que habitan cuerpos de agua lóticos es la velocidad de la corriente (Utzinger *et al.*, 1997; Malmqvist, 2002). Las fuerzas hidráulicas pueden interferir con las actividades de los organismos (Dussart, 1987), afectan directamente la estructura física de su hábitat e indirectamente influyen sobre la disponibilidad de alimento y los procesos de predación y competencia (Sagnes *et al.*, 2008). En los arroyos de la Provincia de Buenos Aires, *P. canaliculata* generalmente habita en sitios poco correntosos (Martín *et al.*, 2001), aunque se desconoce que velocidades de la corriente los caracoles serían capaces de resistir. Además, no se cuenta hasta el momento con información acerca de las tasas de dispersión de esta especie y de sus posibles respuestas reotácticas, útiles para el desarrollo de modelos de dispersión y la predicción de sus vectores y tasas de expansión en zonas invadidas. Del mismo modo, el estudio de las velocidades de la corriente críticas para los caracoles es necesario para mejorar

la compresión de los limitantes de su distribución espacial en arroyos y canales de irrigación.

Baker (1998) determinó las áreas susceptibles de ser invadidas por *P. canaliculata* en Asia y Australia sobre la base de estadísticas climáticas inferidas a partir de su distribución geográfica, pero no pudo predecir que ambientes pueden ser colonizados por falta de una descripción cuantitativa de su hábitat. El hábitat se define como el lugar donde un organismo vive, en una determinada escala espaciotemporal, y que se caracteriza por ciertos rasgos físicos y biológicos particulares (Olabarría *et al.*, 2002; Kearney, 2006). A una escala espacial más pequeña, el microhábitat en un cuerpo de agua lótico se define como el parche dentro del hábitat en cual se encuentra un individuo y que posee homogeneidad en el tipo de sustrato, la profundidad y la velocidad de la corriente (Frissell *et al.*, 1986).

La descripción del hábitat de *P. canaliculata* no puede ser obtenida a partir de zonas donde el proceso de invasión está aún en desarrollo y donde el azar de la colonización es todavía de importancia fundamental en la distribución; en su rango exótico sólo puede obtenerse a una escala espacial pequeña, en zonas invadidas desde hace tiempo y donde no se hayan aplicado medidas de control extensivas (Ito, 2002). Los principales rasgos del microhábitat de *P. canaliculata* son un componente fundamental en el conocimiento de su biología y, en consecuencia, los arroyos que habita en su rango nativo son uno de los sitios más convenientes para su caracterización.

Varios estudios han abordado la influencia de factores ambientales sobre la actividad reproductiva (*e.g.* Albrecht *et al.*, 1999, 2005), el desempeño y la supervivencia de *P. canaliculata* (*e.g.* Yusa *et al.*, 2006a; Matsukura & Wada,

2007), aunque los últimos se han enfocado principalmente en ambientes artificiales en zonas invadidas. Pocos estudios exploraron los factores que determinan la presencia de *P. canaliculata* a través de diferentes cuerpos de agua, tanto en su rango nativo (Martín *et al.*, 2001) como en las regiones invadidas (Kwong *et al.*, 2008). Los estudios a nivel de microhábitat son incluso más escasos (Ito, 2002) y han sido realizados en ambientes artificiales o muy modificados como canales de irrigación y arrozales. Más aún, la posible influencia del comportamiento individual de *P. canaliculata* sobre su distribución espacial todavía no ha sido investigada. Un incremento en el conocimiento acerca de los factores que influyen sobre la distribución de esta especie a distintas escalas espaciales es necesario para una mejor comprensión de los procesos de invasión y el desarrollo de medidas de control.

El rango natural de distribución de *P. canaliculata* se extiende desde la cuenca del Río de la Plata hasta los sistemas de Tandilia y Ventania, alcanzando su límite austral en la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste (Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, 37° S), lo cual la convierte en la especie de ampulárido más austral del mundo (Martín *et al.*, 2001). Si bien en el pasado la principal barrera en la dispersión austral de *P. canaliculata* ha sido probablemente de carácter hidrográfico (Martín *et al.*, 2001; Martín & De Francesco, 2006), en la actualidad, luego de su expansión antrópica, es probable que las bajas temperaturas del agua resulten el nuevo factor limitante. Para comprender la influencia de la temperatura sobre la distribución actual de *P. canaliculata* es necesario determinar el efecto de la temperatura sobre la actividad y estudiar los patrones temporales de su comportamiento en los hábitats naturales del límite austral de su distribución. La colonización de nuevos hábitats y la expansión de

su rango de distribución potencial originado a partir del calentamiento global, podría intensificar los efectos producidos por *P. canaliculata* (Lv *et al.*, 2006), razón por la cual es fundamental aumentar el conocimiento de su biología termal (Seuffert *et al.*, 2010).

La falta de una clara comprensión de los factores que limitan la distribución de las especies invasoras es a menudo un obstáculo para el desarrollo de estrategias eficientes de manejo (Guo, 2006). La distribución de *P. canaliculata* continua incrementándose en todo el mundo y muchos países ubicados en zonas tropicales, subtropicales y templadas se encuentran bajo la amenaza de una potencial invasión (Baker, 1998; Rawlings *et al.*, 2007). Por otra parte, muchos de los hábitats potenciales dentro de las zonas invadidas no han sido alcanzados aún (Ito, 2002; Kwong *et al.*, 2008), razón por la cual es crucial predecir las principales características de los cuerpos de agua donde los caracoles podrían producir el mayor daño. Para el desarrollo de un plan de manejo sostenible de los caracoles invasores y para minimizar su propagación a nuevos ambientes, es necesario incrementar los estudios ecológicos y del comportamiento de *P. canaliculata* (Ranamukhaarachchi & Wickramasinghe, 2006).

1.2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo de tesis fue analizar la distribución espacial del gasterópodo dulceacuícola *Pomacea canaliculata* en el sudoeste bonaerense a distintas escalas espaciales, para comprender los factores que la determinan y ayudar a predecir y controlar su posible expansión a nuevos ambientes o regiones.

Para esto se estudia aquí el grado de dependencia de la respiración aérea a distintas temperaturas y condiciones de calidad del agua y su efecto sobre la distribución a una escala espacial pequeña (Capítulo 2), la velocidad de desprendimiento de *P. canaliculata*, el efecto de la velocidad de la corriente sobre su dispersión y las tasas de desplazamiento neto en un arroyo del sudoeste bonaerense (Capítulo 3). También se caracterizó el microhábitat de *P. canaliculata* en arroyos pampásicos del sudoeste bonaerense (Capítulo 4) y se estudiaron los determinantes de la distribución entre y dentro de los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste y las variables ambientales que afectan su presencia y abundancia (Capítulo 5). Finalmente, se investigó el efecto de la temperatura y el tiempo de exposición sobre la actividad de *P. canaliculata* y se investigaron los patrones temporales de actividad en el límite austral de su distribución (Capítulo 6).

1.3. ÁREA DE ESTUDIO

Pomacea canaliculata se distribuye naturalmente desde el sur de Brasil hasta los sistemas de Tandilia y Ventania en el sur de la Provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001). Todos los muestreos y experiencias en el campo que formaron parte de esta tesis fueron realizados en los arroyos pertenecientes a la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste (Figuras 1.1 y 5.1). En estos arroyos habitan otras especies de gasterópodos, pertenecientes a las familias Chiliniidae (*Chilina parchappii* (d'Orbigny 1835)), Planorbidae (*Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny 1835)), Ancyliidae (*Gundlachia concentrica* (d'Orbigny 1835)), Cochliopidae (*Heleobia parchappii* (d'Orbigny 1835)) y Physidae (una especie no identificada de *Physa*, probablemente introducida; Martín, 2001).

La cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste comprende una serie de seis lagunas comunicadas entre sí en función de los umbrales altimétricos de descarga y cuya conductividad se incrementa en sentido este-oeste (IATASA, 1994). Todas las lagunas, con excepción de la laguna Alsina, poseen una conductividad muy elevada y no están habitadas por *P. canaliculata* (Martín *et al.*, 2001). Se trata de un sistema endorreico y de alimentación pluvial, que es abastecido por un grupo de arroyos de caudal variable que corren en sentido sur-norte desde el Sistema de Ventania y desembocan en las lagunas. Los arroyos que componen esta cuenca son (de oeste a este): Curamalal Chico, Pigüé, Venado, Corto, Guaminí, Malleo Leufú, Cochicó Chico, Curamalal Grande, Pescado y Sauce Corto.

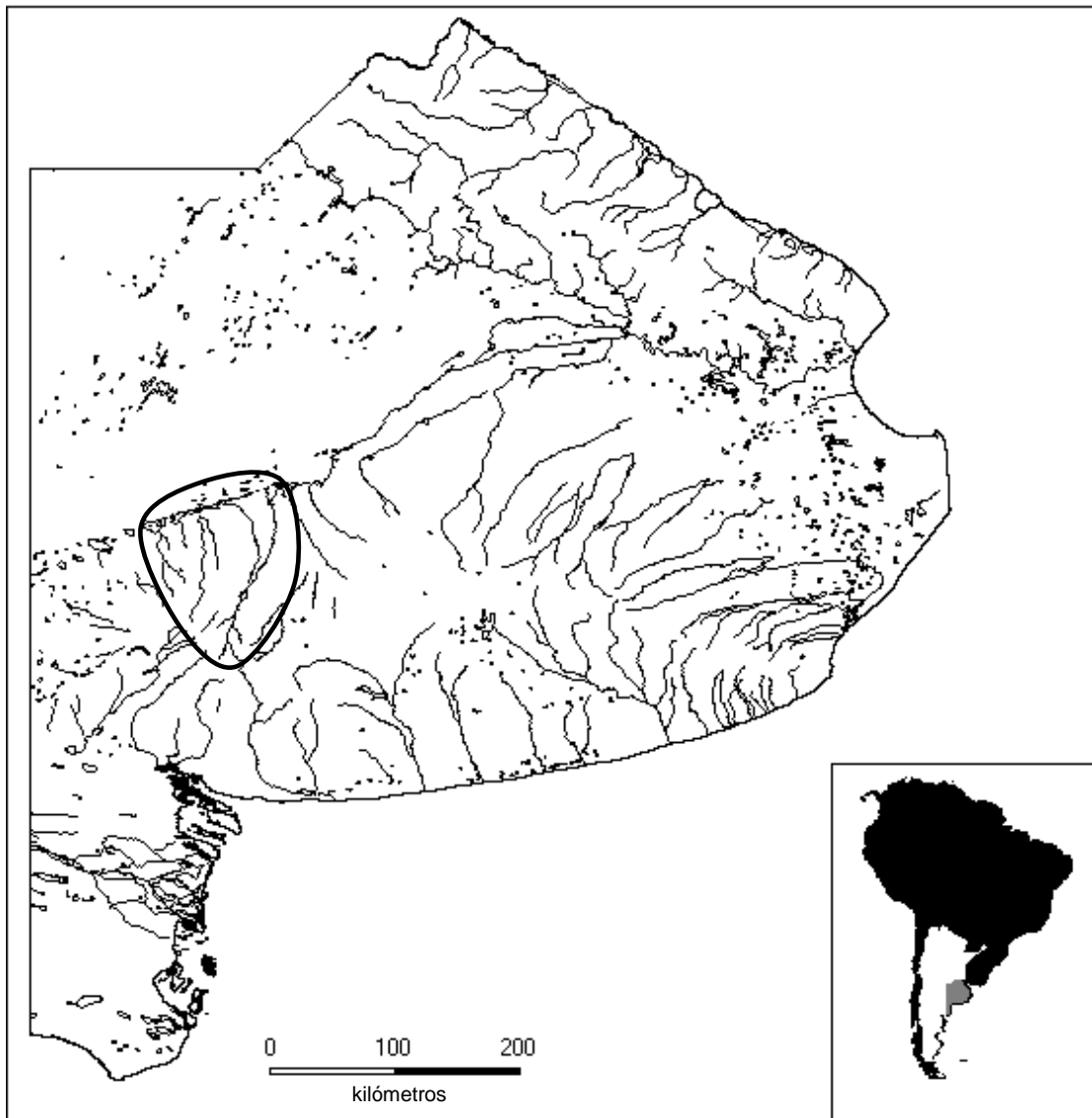


Figura 1.1. Mapa hidrográfico de la Provincia de Buenos Aires señalando el área de estudio de esta tesis (en negro), comprendida totalmente dentro de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste.

El área comprendida dentro de la zona de muestreo puede dividirse en tres unidades geomorfológicas: la Llanura Norventánica, definida sobre la isolínea de los 190 msnm, a continuación la Pendiente Frontal, donde se dan los mayores gradientes de pendiente y finalmente la Faja Colectora, que se ubica por debajo de la isolínea de los 120 msnm y contiene al sistema de lagunas y las zonas anegables (González Uriarte & Orioli, 1998). Algunos arroyos nacen en la Llanura Norventánica (arroyos Pigüé, Guaminí, Curamalal Grande y Sauce Corto), corren

en dirección sur-norte a lo largo de entre 60 y 100 km y desembocan en las Lagunas Encadenadas; este grupo de arroyos son todos cuerpos de agua permanentes. Otros arroyos más cortos se originan en la Pendiente Frontal (arroyos Venado, Malleo Leufú, Cochicó Chico y Pescado) y desembocan en otro arroyo de mayor caudal o directamente en las lagunas. La mayoría de estos arroyos figuran en las cartas topográficas IGM como cuerpos de agua con flujo intermitente en al menos parte de su curso. Sin embargo, estos arroyos no se secan estacionalmente (en los últimos 12 años sólo el arroyo Pescado fue visto una vez sin agua), aunque en algunas ocasiones han sido encontrados con muy escaso caudal y flujo aparentemente nulo (Martín P.R., comunicación personal). Es probable que estos arroyos se sequen por completo únicamente luego de varios años de sequía o de un período muy prolongado sin precipitaciones.

Los suelos de la región serrana y periserrana se caracterizan por depósitos eólicos de composición loésica con predominio de la fracción limo. Al descender el relieve, la textura se torna más arenosa con predominio de arena fina y muy fina. En las zonas deprimidas hay una mayor presencia de perfiles salino-alcálinos y suelos halomórficos. Estos suelos cubren una capa de tosca más antigua, que por su dureza y compactación se comporta como una discontinuidad lítica en el perfil del suelo; los perfiles de los suelos más modernos varían en su espesor y se encuentran interrumpidos por la presencia de tosca subsuperficial (González Uriarte & Orioli, 1998). En los arroyos de esta cuenca, es muy común la presencia de capas de tosca (expuesta o cubierta por una capa delgada de sedimentos muy finos) y que resultan en cortas correderas y pequeñas cascadas.

El clima de la región es semiárido templado, con una precipitación media anual de 733 mm concentrados principalmente en otoño y primavera. Las precipitaciones muestran una marcada fluctuación entre años (Scian & Donnari, 1997), provocando ciclos de varios años secos y varios años húmedos. La temperatura media anual es de 13.8°C y muestra una amplitud de 15.1°C; la temperatura máxima anual media es de alrededor de 40°C mientras que la mínima anual media ronda los -5°C.

1.4. ORIGEN DE LOS EJEMPLARES Y CONDICIONES GENERALES DE CRÍA

Los individuos utilizados en todos los experimentos realizados en esta tesis son originarios de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste. Para evitar efectos de endocría o selección artificial, se utilizaron siempre caracoles traídos del campo o, en su defecto, de primera generación nacidos en el laboratorio. En cada ocasión, los sitios de recolección fueron seleccionados de acuerdo a la disponibilidad de caracoles del sexo y tamaño requeridos.

Todos los caracoles fueron mantenidos hasta su uso en acuarios de 20 L con agua de red saturada con CaCO_3 , ubicados en una habitación de cría a $25 \pm 2^\circ\text{C}$ y bajo un fotoperiodo constante de 14 h luz/10 h oscuridad y alimentados con lechuga fresca *ad libitum* (Martín & Estebenet, 2002). En todos los casos, el largo total (L) de los caracoles fue medido con un calibre Vernier (precisión: 0.1 mm) desde el ápice hasta el extremo de la abertura. Los caracoles en los cuales fue posible observar el testículo a través de la concha (Takeda, 1999) o que presentaban el opérculo de forma convexa (Estebenet *et al.*, 2006) fueron considerados como machos (M). Los caracoles sin estas características masculinas y menores a 25 mm fueron considerados como sexualmente indiferenciados (I) y aquellos mayores que esa talla como hembras (H), dado que un mínimo de 25 mm ha sido considerado necesario para la maduración en las hembras (Estebenet & Martín, 2002). Tamburi & Martín (2009a) trabajando con cohortes de machos y hembras por separado, encontraron que las hembras necesitan alcanzar un tamaño de al menos 32 mm para su maduración; sin embargo, varios experimentos de esta tesis ya habían sido realizados, por lo cual se decidió mantener el criterio de sexado utilizado previamente.

2. RESPIRACIÓN AÉREA Y SU INFLUENCIA SOBRE LA MICRODISTRIBUCIÓN

2.1. INTRODUCCIÓN

Los ampuláridos son considerados anfibios ya que poseen una branquia bien desarrollada y un pulmón que es ventilado a través de un sifón extensible. Para el género *Pomacea* los reportes de la longitud del sifón varían desde un largo de entre 1 y 1.5 veces la longitud de la concha (Burky & Burky, 1977; Freiburg & Hazelwood, 1977) hasta aproximadamente 2.5 veces la longitud del pie (Berthold, 1991). La longitud del sifón de *Pomacea canaliculata* no ha sido reportada, aunque probablemente sea un valor próximo al largo de la concha o un poco mayor (observación personal).

Los ampuláridos realizan normalmente tanto la respiración acuática como la aérea (McClary, 1964; Andrews, 1965; Berthold, 1991; Seuffert & Martín, 2009); sin embargo, la importancia relativa de ambos tipos de respiración varía mucho dentro de la familia, siendo *Pomacea* uno de los géneros más especializados en la utilización del oxígeno atmosférico (Andrews, 1965). El grado de dependencia de la respiración aérea no ha sido investigado sistemáticamente en los ampuláridos; existe únicamente un registro de cinco días de restricción en el acceso al aire para *Pomacea urceus* (Müller 1774), luego de los cuales los caracoles se encontraban aparentemente en buen estado (Burky & Burky, 1977).

Mientras la temperatura sea lo suficientemente elevada como para mantener la actividad (Capítulo 6), *P. canaliculata* contacta rutinariamente la superficie del agua con el sifón para ventilar el pulmón, reduciéndose el intervalo de tiempo entre emersiones a medida que aumenta la temperatura (Seuffert & Martín, 2009). La frecuencia de ventilación pulmonar en *Pomacea* también se

incrementa con un descenso en el oxígeno disuelto (McClary, 1964; Burky & Burky, 1977); por lo tanto, posiblemente la temperatura y los niveles de oxígeno disuelto influyan sobre el grado de dependencia de la respiración aérea en relación a la acuática.

Burky & Burky (1977) reportaron que *P. urceus* puede desprenderse del sustrato y flotar hasta la superficie para ventilar el pulmón. Heiler *et al.* (2008) describieron en una cepa de *P. canaliculata* originada por acuaristas, un ascenso y descenso controlado en la columna de agua de los acuarios. Sin embargo, nunca se ha observado dicho comportamiento en ejemplares de *P. canaliculata* del sudoeste bonaerense, ya sea en el laboratorio o en condiciones naturales (Seuffert & Martín, 2009; observación personal), indicando que los caracoles reptan en busca de un acceso a la superficie del agua cada vez que ventilan el pulmón. Por lo tanto, si una restricción circunstancial en el acceso al aire afectara negativamente su desempeño o interfiriera con el comportamiento normal de los caracoles, éstos tenderían a permanecer cerca de la orilla u otro sustrato emergente disponible. Darby *et al.* (2002) y Karunaratne *et al.* (2006) sugirieron que la necesidad de ventilar el pulmón contribuye a restringir la distribución espacial de *Pomacea paludosa* (Say 1829) a zonas someras y con elevada densidad de macrófitas emergentes, que pueden servir como soporte para acceder a la superficie.

Los embriones de *P. canaliculata* se desarrollan completamente dentro del huevo sumergidos en el fluido perivitelino, el cual les provee precursores estructurales y energía hasta el momento de la eclosión (Heras *et al.*, 1998). Parece improbable que los embriones puedan llenar sus pulmones con aire en el interior de los huevos cleidoicos, al menos que esto ocurra en las últimas etapas

del desarrollo, cuando el perivitelo ya ha sido totalmente incorporado. Sin embargo, se desconoce si la ventilación pulmonar se inicia justo antes de producirse la eclosión o, si ocurre después, cuánto tiempo transcurre desde que los caracoles han caído al agua.

En estudios previos (Seuffert, 2005; Seuffert & Martín, 2009), se investigó en *P. canaliculata* el efecto de la temperatura, la talla y el sexo sobre la frecuencia de ventilación pulmonar y sobre el número y la duración de los movimientos de bombeo. También se desarrolló un modelo teórico para predecir la distancia a la cual los caracoles pueden alejarse de la orilla u otro sustrato emergente. En este capítulo se continúa con el estudio de la respiración aérea, uno de cuyos objetivos es investigar el comportamiento respiratorio en los neonatos dado que en los estudios previos no fueron incluidos caracoles recién nacidos. Además, determinar el largo efectivo del sifón y evaluar si dicha variable debería ser incorporada al modelo, ya que si la pendiente del fondo de un cuerpo de agua es baja, la distancia a la isobata equivalente al largo del sifón resultaría una medida más realista que la distancia a la orilla. Se planteó también comprobar si se podía asumir que la distribución respecto del acceso al aire durante la noche era similar a la registrada durante el día. Por último, se pretende evaluar los efectos de la restricción en el acceso al aire sobre la actividad y la supervivencia a diferentes temperaturas y condiciones de calidad del agua, e investigar la posible influencia del intercambio periódico del aire pulmonar sobre la microdistribución de los caracoles de esta especie.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Los caracoles utilizados en todos los experimentos nacieron de puestas de huevos depositadas en el laboratorio por caracoles recolectados durante el verano de 2004 en un tramo del arroyo Curamalal Grande (37°14'31" S, 62°08'04" W; ver sección 6.2.2); luego fueron mantenidos en laboratorio bajo condiciones estandarizadas (sección 1.4).

2.2.1. Respiración aérea en neonatos

Para investigar la presencia de aire en el pulmón y el comportamiento respiratorio, individuos recién nacidos provenientes de cuatro puestas de huevos depositadas en el laboratorio fueron observados bajo una lupa binocular a temperatura ambiente (20-25°C). Con el mismo propósito, se extrajeron huevos a punto de eclosionar de la capa más externa de una puesta y se diseccionaron con una aguja histológica, removiendo cuidadosamente la cubierta calcárea.

2.2.2. Longitud del sifón

En principio se intentó medir la longitud del sifón mientras los caracoles ventilaban el pulmón, pero esta tarea resultó impracticable debido al constante cambio en la forma, curvatura y longitud del mismo. En su lugar se midió la profundidad a la cual los caracoles se ubican al ventilar el pulmón. Este experimento se realizó en acuarios de vidrio de 24 L de capacidad (20 × 30 × 40 cm); para promover la ventilación pulmonar, el agua fue mantenida a una temperatura (T) constante de 30°C con termostatos eléctricos y no se suministró aireación artificial.

La profundidad durante la ventilación pulmonar fue medida en 225 caracoles (largo total: 15.1-53.3 mm) que fueron aclimatados durante 24 h previas al inicio de las experiencias. Se colocaron diez individuos por acuario los cuales fueron

usados sólo una vez. Al iniciarse la ventilación pulmonar se midió la distancia entre la superficie del agua y el punto más cercano de la apertura de la concha; en todos los casos los caracoles se encontraron adheridos a las paredes del acuario al momento de ventilar el pulmón. Para la mayoría de los caracoles (93%) se obtuvieron entre cinco y siete registros de distancia, a partir de los cuales se calculó la profundidad promedio (PP, mm) y la profundidad máxima (PM, mm) al ventilar el pulmón.

2.2.3. Frecuencia de ventilación pulmonar a lo largo del día

Para determinar si existe alguna variación en la frecuencia de ventilación pulmonar (FV, h^{-1}) a lo largo del día, tres acuarios de 24 L con diez caracoles adultos (largo total: 35-40 mm) cada uno, fueron monitoreados durante 24 h. La temperatura del agua se mantuvo constante a 25°C y los caracoles fueron alimentados con lechuga fresca *ad libitum*. El número total de emersiones por caracol fue registrado en cada acuario durante 1 h a intervalos de 2 h, utilizando una fuente de luz roja tenue durante la noche. Los acuarios se mantuvieron bajo iluminación natural y la iluminancia ($IL, \text{lumen}\cdot\text{m}^{-2}$) fue registrada a intervalos de 1 min con un dispositivo de registro continuo (*data-logger*, Hobo®).

2.2.4. Efecto a corto plazo de la restricción en el acceso al aire

El efecto a corto plazo de la restricción en el acceso al aire sobre la actividad y la tasa de alimentación de *P. canaliculata* fue investigado en acuarios de 24 L (20 × 30 × 40 cm) divididos verticalmente en dos compartimientos por una rejilla plástica (orificios de 1 × 1 cm). La accesibilidad al aire fue establecida con otra rejilla plástica colocada en posición horizontal. En un compartimiento la rejilla fue fijada al nivel de la superficie del agua, permitiendo que los caracoles ventilen el pulmón extendiendo el sifón a través de los orificios; en el otro

compartimiento la rejilla fue fijada 10 cm por debajo de la superficie, dado que esa distancia es mayor a la máxima extensión del sifón (ver Resultados).

Los ensayos fueron realizados simultáneamente a cinco temperaturas (15, 20, 25, 30 y 35°C), mantenidas constantes con termostatos eléctricos. La duración de los ensayos fue de cinco días y fueron repetidos en tres semanas consecutivas, usando caracoles diferentes cada semana. Cinco caracoles sexualmente diferenciados fueron elegidos al azar del laboratorio (largo total: 27-47.5 mm), marcados individualmente con esmalte sintético y colocados en cada compartimiento. Cada mañana una rodaja de zanahoria previamente pesada fue colocada en cada compartimiento y pesada nuevamente la siguiente mañana para estimar la cantidad ingerida. La tasa de ingestión de alimento de cada compartimiento fue calculada como la cantidad de zanahoria consumida dividida por el número de caracoles vivos por la mañana. Para reducir la variabilidad debida a posibles diferencias en la ganancia de agua entre distintas zanahorias, la variable analizada fue la diferencia en la tasa de ingestión (DTI, g.caracol^{-1}) entre los compartimientos de cada acuario, calculada para el total de los cinco días de duración del ensayo.

Los acuarios fueron observados por un período de 30 min dos veces al día (a las 8 de la mañana y a las 6 de la tarde), durante el cual se registró el tiempo dedicado a distintas actividades y la condición de cada caracol. Los caracoles fueron considerados como activos cuando estaban alimentándose, reptando, copulando, adheridos a las paredes del acuario o ventilando el pulmón (sólo para los compartimientos con acceso al aire) e inactivos cuando estaban retraídos dentro de la concha o en estado comatoso (ver sección 2.2.5).

El tiempo en actividad (TA, %) fue calculado como el tiempo acumulado que estuvieron activos durante los últimos cuatro días (el primer día fue considerado como un período de aclimatación) y promediando los valores de los cinco caracoles de cada compartimiento. Inesperadamente, algunos caracoles murieron durante estas experiencias, por lo cual el tiempo de supervivencia (TS, días) fue calculado en promedio para cada compartimiento; los caracoles muertos fueron retirados del acuario tan pronto se confirmó su muerte (ver sección 2.2.5). También fueron estimados el tiempo que los caracoles pasaron en la porción superior del acuario (15 cm desde la superficie del agua) en relación al tiempo activos (TP, %) y el tiempo dedicado a la reptación en la porción superior del acuario en relación al tiempo pasado en dicha porción (TR, %). Para los compartimientos con acceso al aire, la frecuencia de ventilación pulmonar (FV, h⁻¹) fue calculada para el total de cinco días de duración del ensayo como el promedio de emersiones por compartimiento dividido por el número de caracoles vivos durante cada período de observación.

El mismo diseño (cinco temperaturas x dos condiciones de accesibilidad x tres semanas) fue repetido bajo dos condiciones distintas: con y sin aireación artificial, la cual fue provista a través de una bomba eléctrica con un difusor fijado a la parte inferior de la división vertical del acuario.

2.2.5. Efecto a largo plazo de la restricción en el acceso al aire

El efecto a largo plazo de la restricción en el acceso al aire sobre la supervivencia y morbilidad de individuos sexualmente diferenciados de *P. canaliculata*, fue investigado en acuarios individuales de 3 L mantenidos en una habitación a 25°C. La accesibilidad al aire fue restringida utilizando el método

descrito en la sección 2.2.4 (rejilla en la superficie del agua o 10 cm debajo de ella) y los acuarios no fueron provistos de aireación artificial.

Doce machos y doce hembras fueron mantenidos en cada condición de accesibilidad al aire durante tres semanas; los caracoles fueron monitoreados diariamente registrándose su comportamiento y condición de acuerdo a las siguientes categorías: normal (reptación, alimentación, adhesión a las paredes del acuario y retracción dentro de la concha) y comatoso (inmóvil en el fondo del acuario, con el pie curvado ventralmente y apuntando hacia arriba; McMahon, 1983). Los caracoles retraídos y en estado comatoso fueron tocados con una varilla a través de los orificios de la rejilla para verificar si estaban muertos, en cuyo caso fue registrado el tiempo de supervivencia (TS, días). La frecuencia de comas (FC, %) fue calculada como el número de observaciones en las cuales un caracol fue encontrado en estado comatoso en relación al número total de observaciones.

El mismo diseño factorial (dos sexos x dos condiciones de accesibilidad x doce réplicas) fue repetido para tres lotes diferentes de caracoles. Los caracoles del primer y segundo lote (machos, largo total: 35.5-42.7 mm; hembras, largo total: 38.7-48.3 mm) eran todos vírgenes (criados en acuarios individuales desde que fue posible determinar su sexo); los del primero fueron alimentados diariamente con lechuga mientras que los del segundo no fueron alimentados durante el ensayo. Los caracoles del tercer lote (machos, largo total: 33.1-41.5 mm; hembras, largo total: 29.5-44.0 mm) no eran vírgenes (las hembras habían puesto huevos durante al menos tres meses) y habían sido criados en grupos de 15-20 caracoles en acuarios de 20 L; tampoco se les suministró alimento. La mitad del agua de los acuarios en los cuales se suministró

alimento, fue cambiada una vez por semana mediante sifonado, previniendo el contacto de los caracoles con la superficie; esta tarea se realizó para evitar una excesiva putrefacción del agua que hubiera podido intensificar el efecto de la restricción en la respiración aérea.

2.2.6. Dispersión y microdistribución en relación al acceso al aire

Para predecir la distancia que un caracol puede alejarse de un sustrato apropiado para la ventilación pulmonar antes de regresar nuevamente para renovar su suministro de aire (distancia al punto de no retorno), se utilizó la velocidad de locomoción y el tiempo entre emersiones. Estos datos y el modelo del punto de no retorno desarrollado posteriormente (ver más abajo) fueron obtenidos en estudios previos a esta tesis (Seuffert, 2005; Seuffert & Martín, 2009). A continuación se detalla brevemente la metodología utilizada en los ensayos y el método de estimación del punto de no retorno.

La velocidad de locomoción de los caracoles (largo total: 15-50 mm) fue medida a cuatro temperaturas (15, 20, 25 y 30°C) en acuarios rectangulares de plástico (37 × 58 cm) provistos de una capa de arena de 1 cm, aireación artificial y llenados con agua de red hasta una profundidad de 7 cm. Los caracoles fueron aclimatados a la temperatura deseada durante 72 h y no fueron alimentados con el fin de promover una locomoción máxima al momento de estimularlos con lechuga. Dado que *P. canaliculata* es capaz de detectar el alimento por quimiorrecepción a distancia (Estebenet, 1995), un señuelo de lechuga fue movido en línea recta y a tasa constante frente a los caracoles, induciéndolos a seguirlo. La distancia cubierta y el tiempo demorado en hacerlo fueron medidos para cada caracol, considerando sólo las distancias mayores a 10 cm. Este

procedimiento fue repetido entre dos y cinco veces para cada caracol, estimándose luego la velocidad máxima (VM, mm.s⁻¹).

La frecuencia de ventilación pulmonar (FV, h⁻¹) fue estimada a cinco temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C) en acuarios de 24 L (20 × 30 × 40 cm), provistos de una capa de arena de 1 cm y aireación artificial. Los caracoles fueron aclimatados por 72 h durante las cuales la temperatura fue modificada a una tasa de 1°C por hora desde 25°C hasta la temperatura deseada durante las primeras horas; cada acuario fue provisto de una hoja de lechuga por día. Seis caracoles fueron seleccionados de un grupo de individuos diferenciados e indiferenciados (largo total: 13.5-47.0 mm) y marcados individualmente con esmalte sintético. Los caracoles fueron observados continuamente por 2 h, durante las cuales se registró el número de emersiones de cada individuo. El mismo experimento fue repetido tres veces para 10 y 15°C y seis veces para las restantes temperaturas.

El punto de no retorno fue estimado utilizando los coeficientes de regresión de la velocidad máxima de locomoción y la frecuencia de ventilación pulmonar para distintas temperaturas y tallas. La distancia al punto de no retorno (D, m) dependió del tiempo entre emersiones (inversa de FV) y de VM y fue estimada a partir de la siguiente ecuación:

$$D = 0.5 \times FV^{-1} \times VM$$

Las distancias predichas al punto de no retorno fueron testeadas en un tanque experimental ubicado al aire libre (perteneciente al Centro Científico Tecnológico, CONICET, Bahía Blanca), de 14 m de radio y 1 m de profundidad máxima (Figura 2.1). El tanque posee una pendiente de 33% en los primeros 3 m desde la orilla y es plano en la parte central; el fondo de cemento se encontraba

cubierto por una capa de 2 a 3 cm de sedimento muy fino con alto contenido de materia orgánica y algas microscópicas. Un total de 60 caracoles, 15 machos, 15 hembras (largo total: 35-40 mm) y 30 indiferenciados (largo total: 20-25 mm) fueron pintados completamente con diferentes colores para facilitar su detección y liberados en forma aleatoria en el fondo del tanque. Luego de un día de aclimatación, el fondo del tanque fue explorado completamente desde la superficie del agua utilizando una colchoneta inflable y una luneta. La distancia de cada caracol a la orilla fue registrada durante dos semanas, tres veces por día los primeros dos días y una vez cada dos días a partir de entonces; la temperatura del agua también fue registrada en cada ocasión.



Figura 2.1. Imagen satelital del complejo CCT-CONICET (Bahía Blanca) donde a la derecha se observa el tanque experimental utilizado en el ensayo de dispersión y microdistribución en relación al acceso al aire.

Como parte de la caracterización del microhábitat de *P. canaliculata* (Capítulo 4), las distancias a la orilla y al sustrato emergente más cercano también fueron investigadas en una población natural que habita en el arroyo Pigüé.

2.2.7. Análisis estadístico

Para analizar las posibles diferencias entre sexos en las profundidades máxima y promedio durante la ventilación pulmonar, se llevaron a cabo ANCOVAs utilizando el largo de la concha como covariable. A las variables se les aplicó una transformación log-log; la igualdad de pendientes fue verificada primero para hembras, machos e indiferenciados y luego el análisis fue continuado con aquellos que tuvieran pendientes no significativamente distintas entre sí.

Para investigar los efectos a corto plazo de la restricción en la respiración aérea sobre el tiempo en actividad y el tiempo de supervivencia, se realizaron ANOVAs en parcela dividida (factor principal: temperatura; factor secundario: accesibilidad al aire; bloques: semanas). En los casos en los cuales el tiempo en actividad se vio afectado significativamente por la accesibilidad al aire, el tiempo en la porción superior del acuario y el tiempo reptando en relación a dicho tiempo fueron investigados utilizando el mismo tipo de análisis. Para testear las diferencias en la tasa de ingestión entre los dos compartimientos de un mismo acuario se realizó un ANOVA simple, como así también para investigar el efecto de la temperatura sobre la frecuencia de ventilación pulmonar (sólo para caracoles en el compartimiento con acceso al aire). En todos los casos, se hicieron análisis separados para cada condición de aireación. Previo a la realización de los análisis, todas las variables fueron analizadas con el test de Bartlett y no se halló evidencia de falta de homocedasticidad en ninguna de ellas. En los casos en los cuales el ANOVA fue significativo, las comparaciones entre medias fueron realizadas con una prueba t (DMS).

El efecto de la temperatura y el tamaño de los caracoles sobre la velocidad máxima de locomoción y la frecuencia de ventilación pulmonar, fue analizado mediante regresión lineal múltiple (Seuffert, 2005). Las variables dependientes fueron transformadas utilizando raíz cuadrada (\sqrt{Y}) y se utilizó un modelo de superficie de respuesta (Weisberg, 1985) que incluyó términos lineal, cuadrático y de interacción para las variables independientes:

$$\sqrt{Y} = B_0 + B_1 \times T + B_2 \times T^2 + B_3 \times L + B_4 \times L^2 + B_5 \times T \times L$$

Para determinar si existían diferencias entre sexos, se utilizó un análisis semejante que incluyó sólo a los individuos sexualmente diferenciados e incorporó al sexo como una variable “dummy” (Weisberg, 1985).

Las distancias a la orilla de machos y hembras registradas en el tanque fueron comparadas mediante una prueba t (DMS). Luego se analizó la mediana de las distancias, razón por la cual las comparaciones se realizaron con el test U de Mann-Whitney (Zar, 1984).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Respiración aérea en neonatos

En el 94% de los neonatos ($n = 872$) observados durante un período de 3 h posteriores a la eclosión, se detectó una burbuja de aire en el pulmón. En todos los casos, la ventilación pulmonar consistió en la corta extensión del lóbulo nucal izquierdo, sin formar un tubo cerrado o sifón, sino plegándolo de manera de formar una especie de surco, cerrado dorsalmente por el borde del manto; la burbuja de aire fue capturada en un sólo paso, sin un movimiento aparente de bombeo. Los neonatos usualmente tomaron aire mientras se encontraban suspendidos de la capa superficial de agua o al contactar por primera vez la superficie luego de caer desde la puesta de huevos. El 95% de los caracoles removidos del huevo en la última etapa de desarrollo ($n = 114$) no presentaban aire en el pulmón.

2.3.2. Longitud del sifón

La relación entre la profundidad promedio y máxima al ventilar el pulmón y el tamaño mostró una pendiente significativamente mayor para caracoles indiferenciados que para machos y hembras (Tabla 2.1; Figura 2.2). En los machos, tanto para la profundidad promedio como para la máxima, se registró una media ajustada ligeramente menor a la de las hembras, las cuales además mostraron una mayor variabilidad en las profundidades. La gran dispersión de profundidades observada en ambos sexos se debió principalmente al diferente grado de extensión, curvatura y dirección del sifón en relación a la posición de la concha.

Tabla 2.1. ANCOVA de la profundidad promedio (PP) y máxima (PM) durante la ventilación pulmonar de hembras (H), machos (M) e indiferenciados (I), con el largo (L) como covariable; los valores significativos se indican con negrita.

	Igualdad pendientes	Pendiente	Igualdad pend. (H,M)	Pend Común	Covariable (L)	Igualdad medias	Medias ajustadas [#]
PP	$F_{2,208} = 12.44$ $p < 0.0001$	H: 0.443 ^a M: 0.967 ^a I: 4.489 ^b	$F_{1,167} = 1.45$ $p = 0.2309$	0.7477	$F_{1,168} = 12.05$ $p = 0.0007$	$F_{1,168} = 5.52$ $p = 0.0199$	H: 15.038 M: 12.363
PM	$F_{2,208} = 10.16$ $p = 0.0001$	H: 0.781 ^a M: 0.879 ^a I: 3.499 ^b	$F_{1,167} = 0.07$ $p = 0.7887$	0.8383	$F_{1,168} = 21.42$ $p < 0.0001$	$F_{1,168} = 6.29$ $p = 0.0131$	H: 23.408 M: 19.635

^{a,b} Letras distintas indican pendientes significativamente diferentes (test t, $p < 0.001$ luego de aplicar la corrección de Dunn-Sidák)

[#] Medias ajustadas retransformadas (mm)

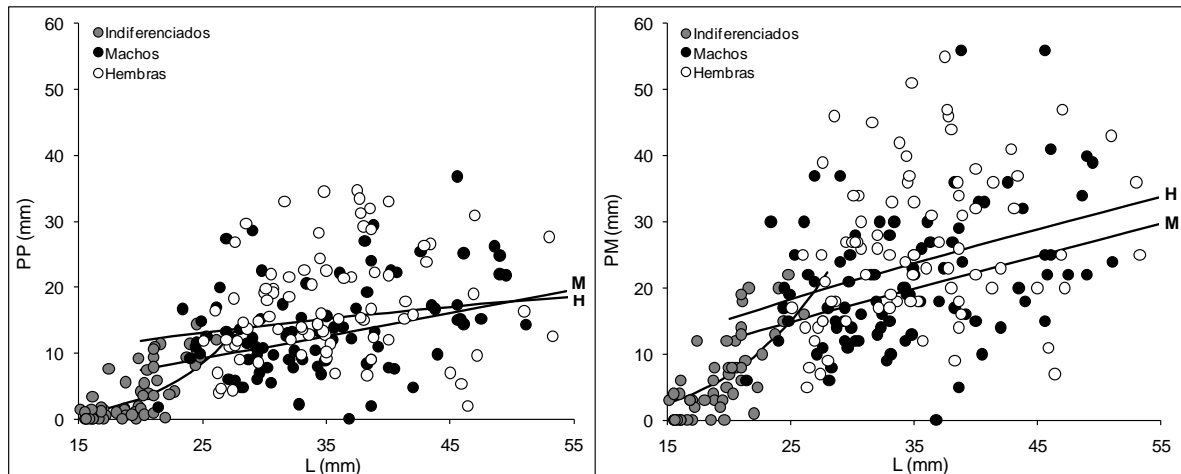


Figura 2.2. Gráfico de dispersión de la profundidad promedio (PP) y máxima (PM) al ventilar el pulmón vs. el largo de la concha (L); las curvas fueron ajustadas por mínimos cuadrados luego de una transformación log-log (las letras H y M señalan las curvas correspondientes a hembras y machos, respectivamente).

2.3.3. Frecuencia de ventilación pulmonar a lo largo del día

La frecuencia de ventilación pulmonar no mostró variación alguna a lo largo del día (Figura 2.3); el porcentaje de caracoles reptando y alimentándose fue cercano al 100% durante todo el período de observación.

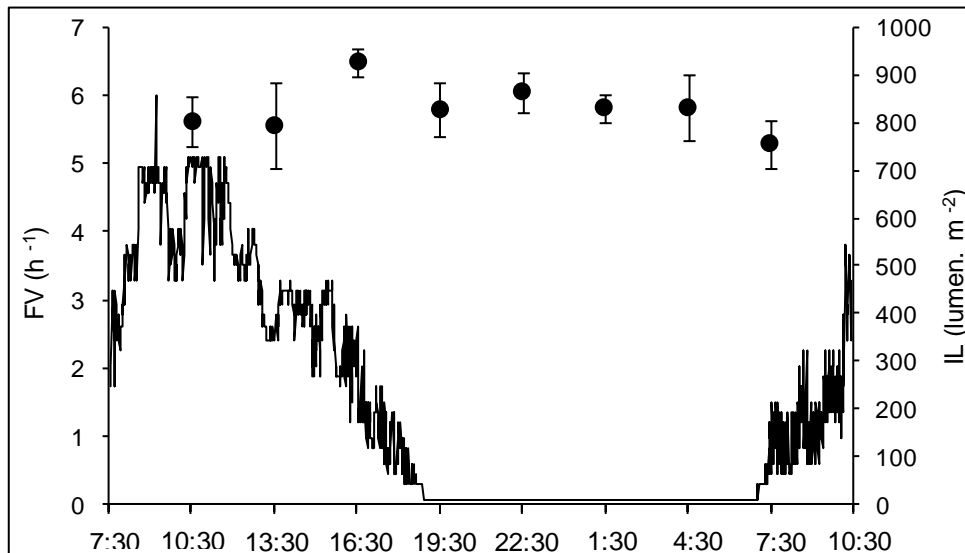


Figura 2.3. Frecuencia de ventilación pulmonar (FV; medias \pm desvío estándar) e iluminancia (IL; línea continua) registradas a lo largo de un día.

2.3.4. Efecto a corto plazo de la restricción en el acceso al aire

Cuando los acuarios fueron provistos de aireación artificial, los valores medios de tiempo en actividad fueron levemente menores para los caracoles sin acceso al aire a todas las temperaturas con excepción de la más baja (15°C; Figura 2.4a). Se registraron caracoles muertos sólo a las dos temperaturas más altas y para el compartimiento sin acceso al aire (Figura 2.4b); sin embargo, no se detectó un efecto significativo de la accesibilidad al aire, la temperatura o su interacción sobre el tiempo en actividad ni sobre el tiempo de supervivencia (Tabla 2.2). La diferencia en la tasa de ingestión entre los caracoles con y sin acceso al aire no fue significativamente distinta de cero y no fue afectada por la temperatura (Tabla 2.2; Figura 2.4c).

Tabla 2.2. ANOVAs correspondientes a los ensayos con aireación artificial. Diseños: parcela dividida para el tiempo en actividad (TA) y el tiempo de supervivencia (TS) y simple para la diferencia en la tasa de ingestión (DTI) y la frecuencia de ventilación pulmonar (FV). Los factores fueron: temperatura (T, factor principal), accesibilidad al aire (A, factor secundario) y su interacción (T x A).

Variables	CM error	T	A	T x A
TA	97.9577	$F_{4,8} = 1.3791$ $p = 0.3231$	$F_{1,10} = 3.2222$ $p = 0.1029$	$F_{4,10} = 1.3427$ $p = 0.3202$
TS	0.0943	$F_{4,8} = 1.5199$ $p = 0.2843$	$F_{1,10} = 4.3286$ $p = 0.0641$	$F_{4,10} = 1.8905$ $p = 0.1887$
DTI	1.1620	$F_{4,10} = 0.7005$ $p = 0.6090$		
FV	0.0749	$F_{4,10} = 2.8886$ $p = 0.0791$		

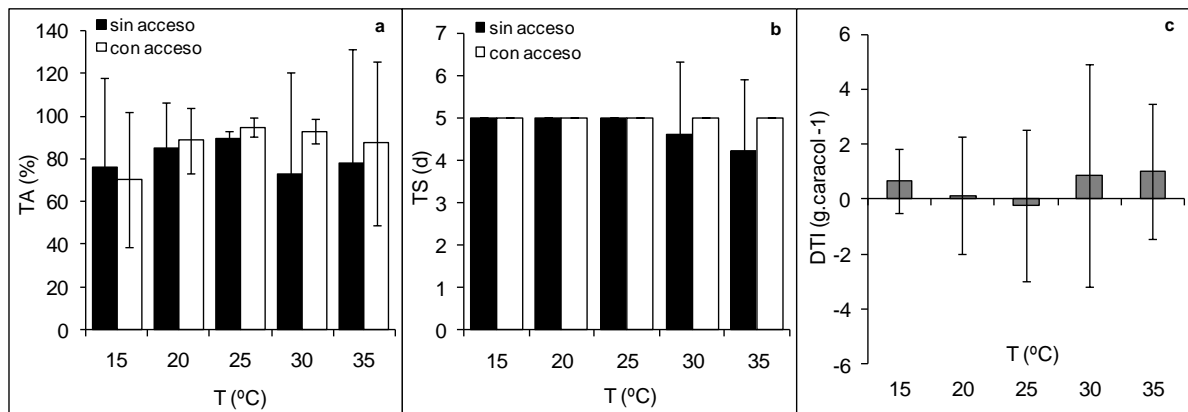


Figura 2.4. Efecto de la temperatura (T) sobre caracoles con y sin acceso al aire y con aireación artificial. **a)** Tiempo en actividad (TA), **b)** Tiempo de supervivencia (TS) y **c)** Diferencia en la tasa de ingestión (DTI); las barras indican las medias \pm el intervalo de confianza del 95%.

En los acuarios sin aireación artificial, el tiempo en actividad y el tiempo de supervivencia fueron significativamente afectados por la accesibilidad al aire y por la temperatura, pero el efecto de la primera no fue el mismo a las distintas temperaturas usadas (Tabla 2.3; Figura 2.5a-b). Una disminución significativa en la actividad de los caracoles sin acceso al aire, en relación a los que tuvieron acceso, fue registrada para temperaturas por encima de 15°C (DMS a una cola, $p < 0.001$ en todo lo casos). Para ambas variables, las diferencias entre los

caracoles con y sin acceso al aire se incrementaron con la temperatura. La diferencia en la tasa de ingestión entre caracoles con y sin acceso al aire fue afectada por la temperatura (Tabla 2.3, Figura 2.5c), aunque sólo fue significativamente distinta de cero entre 20 y 30°C, alcanzando un máximo a 30°C.

En los acuarios sin aireación artificial, el tiempo en la porción superior del acuario fue, en general, mayor para los caracoles con acceso al aire (Tabla 2.3; Figura 2.6a), aunque sólo fue significativo a la mayor temperatura (DMS a una cola: $t = 33.99$, $p = 0.0042$). Los caracoles sin acceso al aire incrementaron el tiempo reptando en la porción superior del acuario con la temperatura, mientras que para aquellos con acceso al aire esta actividad fue menos importante y casi invariable con la temperatura (Figura 2.6b).

Tabla 2.3. ANOVAs correspondientes a los ensayos sin aireación artificial. Diseños: parcela dividida para el tiempo en actividad (TA), el tiempo de supervivencia (TS), el tiempo en la porción superior del acuario (TP) y el tiempo reptando en la porción superior del acuario (TR) y simple para la diferencia en la tasa de ingestión (DTI) y la frecuencia de ventilación pulmonar (FV). Los factores fueron: temperatura (T, factor principal), accesibilidad al aire (A, factor secundario) y su interacción (T × A); los valores significativos se indican con negrita.

Variables	CM error	T	A	T x A
TA	98.6359	$F_{4,8} = 7.3077$ $p = 0.0088$	$F_{1,10} = 165.5496$ $p < 0.0001$	$F_{4,10} = 20.5908$ $p = 0.0001$
TS	0.0447	$F_{4,8} = 174.0437$ $p < 0.0001$	$F_{1,10} = 272.2463$ $p < 0.0001$	$F_{4,10} = 50.3060$ $p < 0.0001$
DTI	0.2740	$F_{4,10} = 21.3047$ $p = 0.0001$		
TP	162.2182	$F_{4,8} = 2.2133$ $p = 0.1575$	$F_{1,10} = 6.3774$ $p = 0.0301$	$F_{4,10} = 2.3761$ $p = 0.1217$
TR	82.5399	$F_{4,8} = 4.7449$ $p = 0.0295$	$F_{1,10} = 33.4105$ $p = 0.0002$	$F_{4,10} = 7.4936$ $p = 0.0047$
FV	0.4504	$F_{4,10} = 10.2648$ $p = 0.0014$		

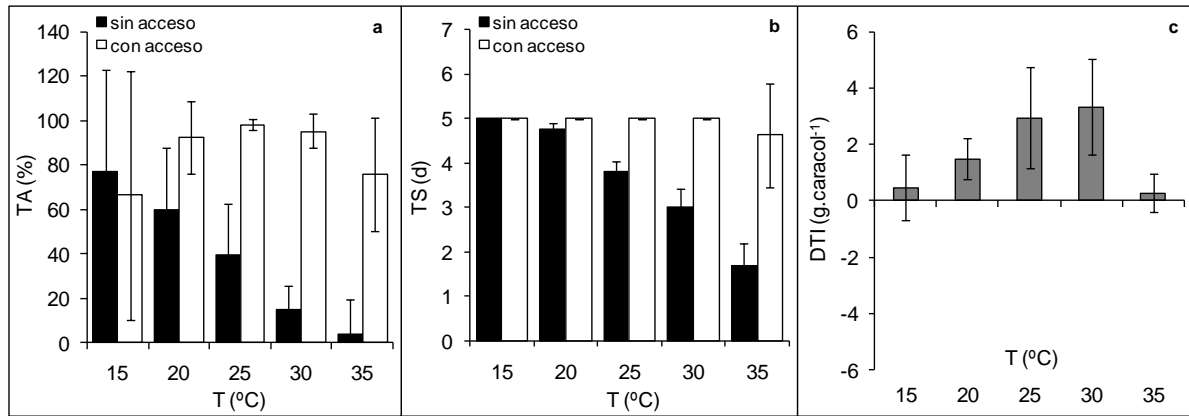


Figura 2.5. Efecto de la temperatura (T) sobre caracoles con y sin acceso al aire y sin aireación artificial. **a)** Tiempo en actividad (TA), **b)** Tiempo de supervivencia (TS) y **c)** Diferencia en la tasa de ingestión (DTI); las barras indican las medias \pm el intervalo de confianza del 95%.

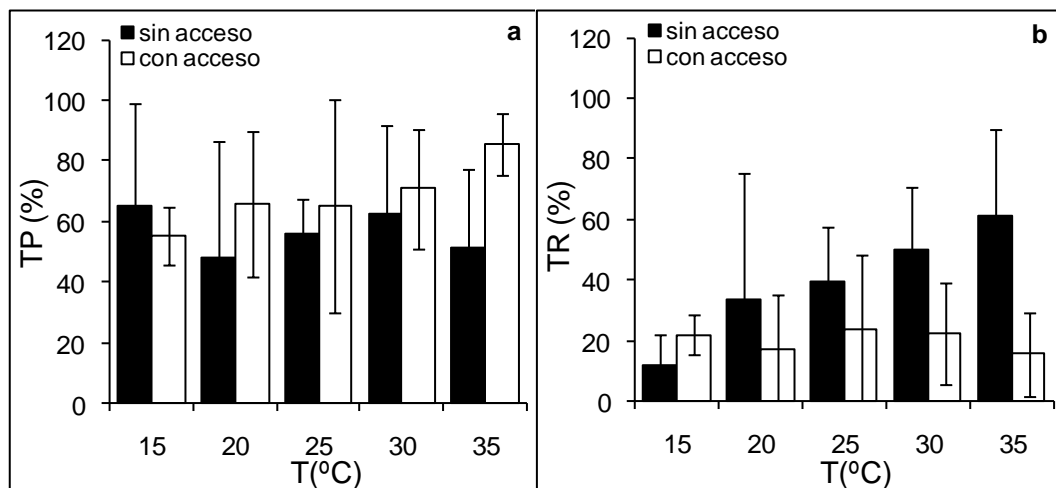


Figura 2.6. Efecto de la temperatura (T) sobre caracoles con y sin acceso al aire y sin aireación artificial. **a)** Tiempo en la porción superior del acuario (TP) y **b)** Tiempo reptando en la porción superior del acuario (TR); las barras indican las medias \pm el intervalo de confianza del 95%.

La frecuencia de ventilación pulmonar en los compartimientos con acceso al aire, se incrementó entre 15.5 y 7 veces cuando la temperatura aumentó de 15 a 30°C en aguas no aireadas y aireadas, respectivamente (Figura 2.7), aunque el aumento sólo fue significativo en el primer caso (Tablas 2.2 y 2.3). En los acuarios sin aireación, la frecuencia de ventilación fue entre dos y siete veces

mayor para todas las temperaturas excepto para 15°C; a 35°C la frecuencia disminuyó significativamente (DMS a una cola: $t = 1.32$, $p = 0.0184$).

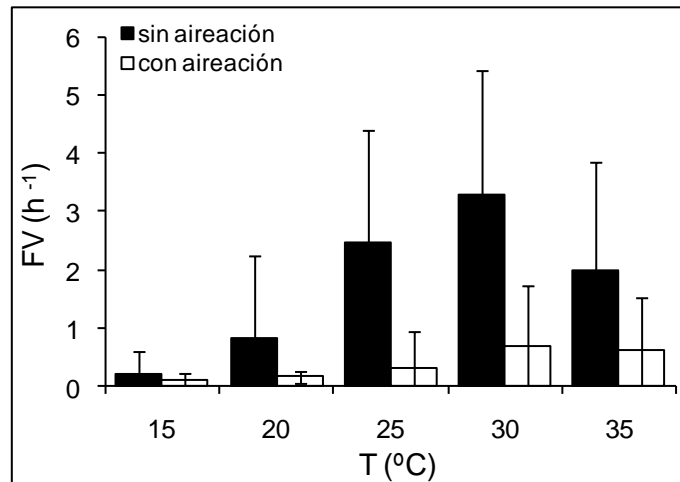


Figura 2.7. Frecuencia de ventilación pulmonar a distintas temperaturas (T), con y sin aireación artificial; las barras indican las medias \pm el intervalo de confianza del 95%

2.3.5. Efecto a largo plazo de la restricción en el acceso al aire

Durante las tres semanas de duración de los ensayos, ningún caracol con acceso al aire murió o entró en coma (Figura 2.8), independientemente de si el agua había sido parcialmente cambiada (lote alimentado con lechuga) o no. En los ensayos con caracoles vírgenes, tanto con alimento (Figure 2.8a) como sin alimento (Figura 2.8c), todas las hembras sin acceso al aire murieron dentro de los primeros dos y cuatro días de ensayo, respectivamente. La mitad de los machos en el ensayo con lechuga murieron dentro de los primeros seis días y dos de los machos sin alimento murieron al noveno día. Sólo una hembra murió luego de tres días en el ensayo con caracoles no vírgenes (Figura 2.8e). La frecuencia de comas no fue diferente entre sexos en los ensayos con caracoles vírgenes, siendo mayor para aquellos que fueron alimentados (59.2%; Figura 2.8b) que para los que no lo fueron (12.1%, Figura 2.8d). Los caracoles no vírgenes entraron en coma en un 14.2% de las observaciones, pero en este lote

las frecuencias para las hembras fueron significativamente mayores que para los machos (23.9 y 4.4%, respectivamente; DMS a una cola: $t = 3.12$, $p = 0.007$; Figura 2.8f). En varias ocasiones los caracoles alternaron repetidamente entre los estados comatoso y normal. Al finalizar el experimento, los sobrevivientes fueron devueltos a los acuarios comunes (sin restricción en el acceso al aire) y todos se comportaron normalmente (*i.e.* no se registraron más comas).

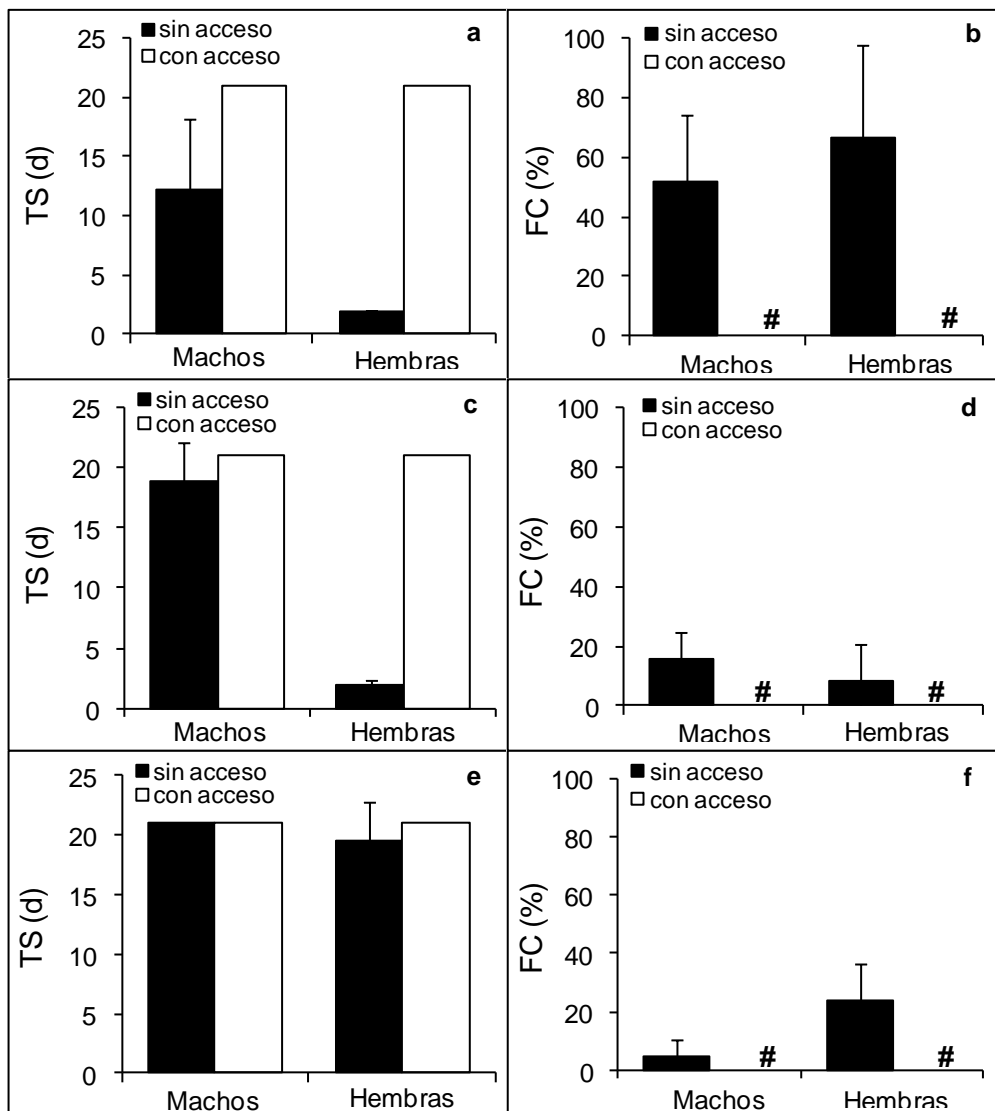


Figura 2.8. Tiempo de supervivencia (TS) y frecuencia de comas (FC) de caracoles con y sin acceso al aire a 25°C y sin aireación artificial. **a-b)** Caracoles vírgenes con alimentación, **c-d)** caracoles vírgenes sin alimentación y **e-f)** caracoles no vírgenes sin alimentación; las barras indican las medias \pm el intervalo de confianza del 95% (#: ninguno de los caracoles con acceso al aire entró en coma).

2.3.6. Dispersión y microdistribución en relación al acceso al aire

Los modelos de regresión obtenidos para la velocidad máxima de locomoción y la frecuencia de ventilación pulmonar no incluyeron al sexo, por lo que se decidió no considerar dicha variable en la estimación de la distancia al punto de no retorno. Las ecuaciones retransformadas para las mencionadas variables fueron:

$$VM = (0.0031 \times T + 0.0004 \times T \times L - 0.450)^2$$

$$FV = (0.0020 \times T^2 + 0.0015 \times T \times L - 0.767)^2$$

Tanto la velocidad máxima como la frecuencia de ventilación se incrementaron con la temperatura (Figura 2.9a-b), siendo su efecto mayor en los caracoles más grandes, como lo indica el término de interacción positivo. El modelo predice que la distancia al punto de no retorno disminuye con la temperatura y el tamaño de los caracoles (Figura 2.9c). Estas distancias son esencialmente las mismas que las distancias a la isobata equivalente a la longitud máxima del sifón (las diferencias entre ambas son despreciables); por esta razón se decidió no incorporar dicha medida y utilizar el modelo original más simple.

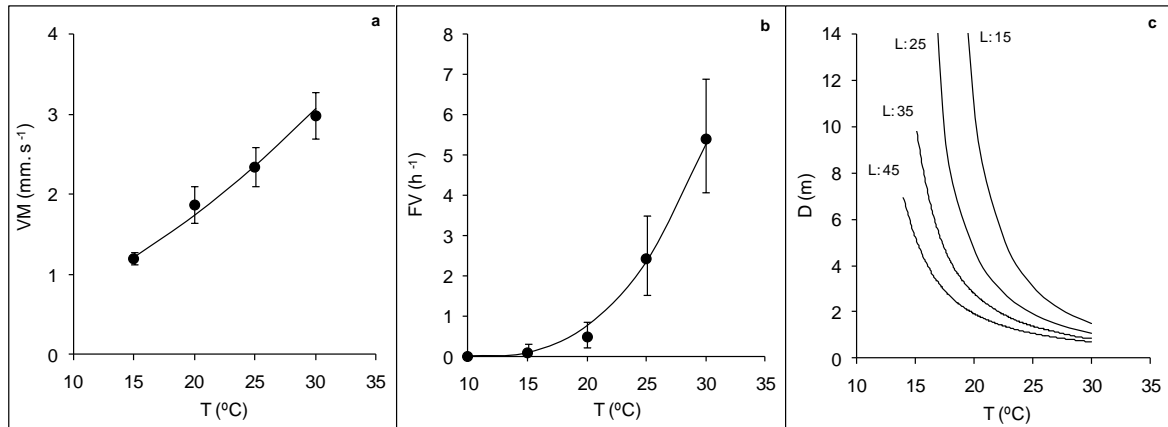


Figura 2.9. Modelo del punto de no retorno. **a)** Velocidad máxima de locomoción (VM), **b)** Frecuencia de ventilación pulmonar (FV) y **c)** Distancia al punto de no retorno (D) para distintas temperaturas (T) y tallas (L). Las barras indican las medias \pm el intervalo de confianza del 95% retransformados; las curvas fueron estimadas a partir de los modelos de regresión correspondientes.

En el tanque experimental, no se detectaron diferencias significativas entre machos y hembras en la distancia media a la orilla (DMS, $p > 0.65$ para todas fechas luego de aplicar la corrección de Bonferroni para 13 comparaciones), razón por la cual ambos sexos se agruparon en una sola categoría (caracoles sexualmente diferenciados). A lo largo del experimento, la distancia a la orilla de los caracoles, tanto diferenciados como indiferenciados, cambió considerablemente en relación a la distribución inicial. La mediana de la distancia para ambos grupos disminuyó durante la primera semana, siendo más evidente para los caracoles diferenciados (Figura 2.10); sin embargo, las diferencias entre ambos grupos fueron significativas sólo para el primer día (U de Mann-Whitney = 13, $p = 0.004$). La aparición de concha nueva y sin pintar en los caracoles indiferenciados indicó un crecimiento considerable durante el experimento, los cuales se aproximaron en tamaño a los diferenciados. Durante la primera semana del experimento, las distancias al punto de no retorno predichas por el modelo para las temperaturas registradas en el tanque, fueron

menores a las observadas para ambos grupos de caracoles; durante la segunda semana sólo fueron menores para los caracoles diferenciados.

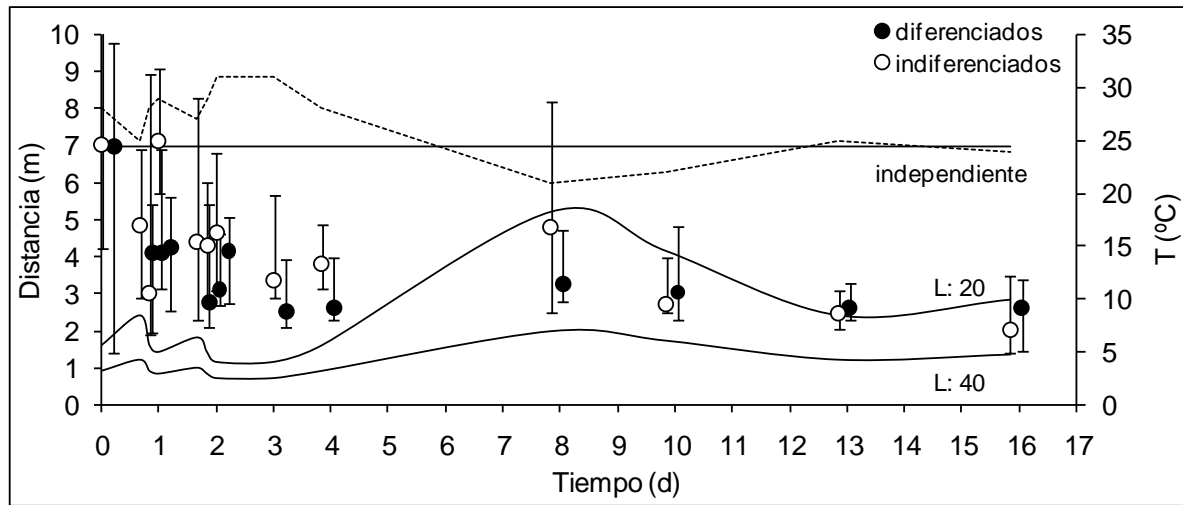


Figura 2.10. Distancias a la orilla de caracoles diferenciados e indiferenciados en el tanque experimental; las barras indican las medianas \pm un cuartil. Las líneas enteras corresponden a las distancias predichas por el modelo del punto de no retorno (para tallas (L) de 20 y 40 mm) y las esperadas en caso de una distribución independiente de la orilla; la línea punteada indica la temperatura del agua (T).

Considerando el área relativa de los diferentes anillos concéntricos del tanque y asumiendo que los caracoles se mueven de forma independiente del acceso al aire, las frecuencias relativas predichas disminuyen linealmente con la distancia a la orilla (Figura 2.11). Durante los primeros días, las frecuencias registradas fueron mucho mayores a las predichas para distancias a la orilla cortas e intermedias (entre 2 y 5 m), sin embargo los caracoles raramente se encontraron en los dos anillos más externos (por ejemplo: día dos; Figura 2.11a). Para el último día, la mayoría de los caracoles se encontraron concentrados dentro de los primeros 4 m desde la orilla (89.4% en comparación a la frecuencia esperada de 49.0%; Figura 2.11b) aunque siguieron siendo escasos en el primer metro.

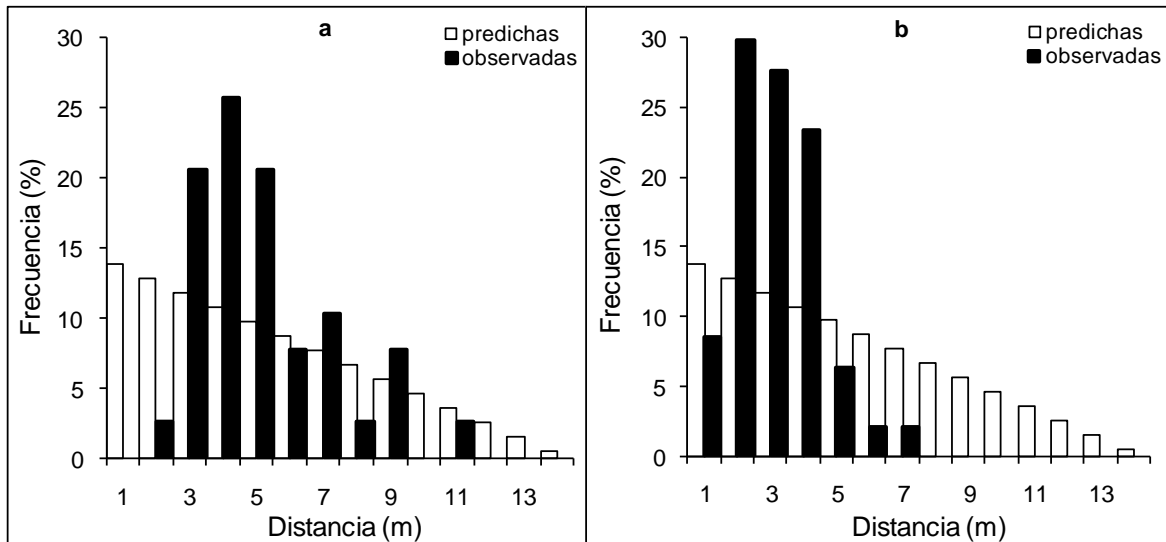


Figura 2.11. Frecuencias de distancias a la orilla de los caracoles en el tanque experimental; **a)** luego de 2 días de la liberación y **b)** luego de 16 días.

En el arroyo Pigüé, las distancias a la orilla y al sustrato emergente más cercano registradas para los caracoles encontrados fueron significativamente diferentes de aquellas correspondientes a puntos distribuidos de manera regular en una cuadrícula (Capítulo 4, Figuras 4.9 y 4.10). Los caracoles fueron más frecuentes a distancias a la orilla de entre 2 y 3 m y un 74% se encontró a menos de 3 m; sin embargo, los primeros metros fueron usados considerablemente menos que su disponibilidad. El 34% del fondo del tramo se localizó a más de 4 m de distancia de la orilla más próxima, pero sólo el 7.5% de los caracoles se localizó en dicha zona. La mitad de los caracoles se encontró a menos de 1 m del sustrato emergente más cercano, el cual fue una macrófita en el 77.5% de los casos, aunque sólo el 15% de estos caracoles fueron encontrados reptando sobre una planta (*Ludwigia sp.* en todos los casos).

2.4. DISCUSIÓN

En un trabajo previo se investigaron aspectos básicos de la respiración aérea en *Pomacea canaliculata* (Seuffert, 2005; Seuffert & Martín, 2009) y se encontró que caracoles indiferenciados y adultos reptan rutinariamente a la superficie del agua para ventilar el pulmón, a pesar de la reducción en el tiempo y la energía asignados a otras actividades y el posible aumento en el riesgo de predación. Aquí se observó, además, que los neonatos realizan la primera toma de aire dentro de las 3 h posteriores a la eclosión. Esto sugiere que la respiración aérea se inicia tan pronto como los caracoles alcanzan la superficie luego de caer al agua desde la puesta, dado que en la mayoría de los casos el pulmón carece de aire al momento de la eclosión. Este comportamiento ocurre comúnmente en los neonatos a pesar de su gran relación superficie-volumen, que les permitiría intercambiar mayor cantidad de oxígeno a través de la branquia y/o la superficie corporal que los juveniles y adultos, implicando una menor dependencia del suministro de aire del pulmón. Más aún, el modelo del punto de no retorno sugiere que cuanto menor es el tamaño de los caracoles mayor es su independencia del acceso al aire.

Las hembras ventilan el pulmón a profundidades mayores que los machos, aunque esta pequeña diferencia parece ser ecológicamente de poca importancia. Probablemente esto se deba a una combinación de diferencias sutiles en la forma, curvatura y longitud del sifón. En las hembras, la glándula del albumen es de gran tamaño y protruye desde el piso de la cavidad paleal, ocupando la mayor parte de ésta (Andrews, 1965), lo cual podría distorsionar la posición de los órganos respiratorios.

Dos funciones principales han sido asignados al sifón en los ampuláridos: disminuir su visibilidad por depredadores aéreos durante la ventilación pulmonar y alcanzar la superficie del agua a través de densas matas de vegetación (Freiburg & Hazelwood, 1977). Paradójicamente, los caracoles del género *Pomacea* son los que poseen el sifón más largo entre los géneros neotropicales de la familia (Andrews, 1965) y son la presa preferida de los gavilanes caracoleros *Rostrhamus sociabilis* (Snyder & Kale, 1983; Bennetts *et al.*, 1994). A pesar de que no se conoce la forma precisa en la cual los caracoles son detectados, el sifón extendido probablemente sea la parte más visible del caracol (Stevens *et al.*, 2002), ya que las conchas son crípticas debido a su color, patrón de bandas y la presencia de algas epibiontes. Sin embargo, dado que *P. canaliculata* es observada muy rara vez flotando, tanto en el laboratorio como en el campo (Seuffert & Martín, 2009), el éxito de un intento de captura dependerá de la habilidad del depredador para localizar con precisión al caracol y apresar su concha debajo de la superficie del agua. A pesar de que la amplia gama de profundidades registradas aquí (hasta 6 cm) está dentro del alcance potencial de las patas del gavilán caracolero (hasta 16 cm; Sykes, 1987), la variabilidad en la extensión, curvatura y dirección del sifón podría ser crucial para reducir la posibilidad de una localización acertada en cuerpos de agua turbios, que son los más frecuentemente habitados por *P. canaliculata* en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001).

Independientemente de la diferenciación sexual, la profundidad durante la ventilación pulmonar en *P. canaliculata* se incrementó notablemente por encima de un largo total de la concha de aproximadamente 20 mm. Esto implicaría un riesgo de predación mayor para los caracoles más pequeños dado que toman

aire casi en la superficie. Sin embargo, los caracoles del género *Pomacea* menores a 25 mm son raramente capturados (e.g. Collett, 1977; Sykes, 1987; Tanaka *et al.*, 2006), debido probablemente a los efectos combinados de la baja frecuencia de emersión (Bourne, 1993; Seuffert & Martín, 2009), su escaso rendimiento energético (Beissinger *et al.*, 1994) o una incapacidad mecánica en las garras del gabilán para atrapar caracoles por debajo de un determinado diámetro (Collett, 1977). El rápido aumento en la profundidad durante la ventilación pulmonar con la talla podría ser interpretado como una respuesta comportamental para contrarrestar el aumento en el riesgo de depredación a medida que los caracoles crecen más allá de los 20 mm de largo.

La longitud del sifón no tendría una influencia significativa sobre la distribución de los caracoles en relación al acceso al aire, modelado aquí como la distancia a la orilla, excepto en cuerpos de agua de bajísima pendiente. Sin embargo, en cuerpos de agua que posean una carpeta de macrófitas que impida reptar al caracol hasta la superficie, el sifón se tornará probablemente esencial en la renovación del aire del pulmón.

La influencia a corto plazo de la restricción en la respiración aérea sobre el desempeño de *P. canaliculata* fue casi insignificante en aguas aireadas, en comparación a las no aireadas. La independencia de los caracoles del suministro de oxígeno atmosférico en aguas bien aireadas podría ser atribuida a un elevado nivel de oxígeno disuelto (DO) o a una reducción en la polución del agua. Sin embargo, los niveles de oxígeno disuelto no fueron muy diferentes entre los acuarios con y sin aireación (94 y 89% en promedio a 25°C, respectivamente) y, por otra parte, los ampuláridos son capaces de mantener su consumo de oxígeno hasta niveles de 21-50% de saturación mediante respiración branquial

únicamente (Hanley & Ultsch, 1999; Ramakrishnan, 2007). En *Pomacea paludosa* la intensidad de la respiración aérea se incrementa cuando el agua posee sustancias irritantes o partículas en suspensión (McClary, 1964); de manera similar, una diferencia aquí de menos de 6% en el DO se correlacionó con un incremento en los acuarios sin aireación de dos a siete veces en la frecuencia de ventilación respecto de los acuarios aireados. Esta evidencia sugiere que la ventilación o perfusión de la branquia serían afectadas negativamente por la polución del agua. Por lo tanto, la compensación por parte de la branquia, cuando el ingreso de aire al pulmón se encuentra restringido, se ve dificultada. A pesar de que el grado de polución del agua en los ensayos a largo plazo fue mucho menor, su efecto sobre los caracoles sin acceso al aire también fue aparente ya que los adultos vírgenes sin alimento mostraron una mayor supervivencia que aquellos con alimento.

En aguas no aireadas y sin acceso al aire, ya sea con o sin alimento, las muertes y los comas fueron frecuentes. La reducción en la toma de oxígeno por la branquia ocurrida cuando el acceso al aire es restringido y el agua está sucia o estancada parece ser responsable de los efectos letales y subletales observados. Estos efectos empeoran con el aumento en la temperatura debido probablemente a una disminución en el oxígeno disuelto y, especialmente, a un aumento en la tasa metabólica (Seuffert & Martín, 2009), altamente correlacionado con el aumento en los niveles de actividad (Capítulo 3; Heiler *et al.*, 2008). En *Pomacea lineata* (Spix 1827) la exposición durante una hora a una hipoxia severa (DO entre 22.12 y 4.42%) conduce a una deuda de oxígeno que sólo es recuperada en un período equivalente, aun cuando tanto la respiración aérea como la branquial son permitidas (Santos *et al.*, 1987). En los ensayos realizados aquí el

oxígeno disuelto no fue tan bajo pero probablemente la reducción en la toma de oxígeno por la branquia debido a la polución del agua y la restricción en la respiración aérea, provocaron los efectos nocivos registrados.

Ramakrishnan (2007) sugirió que en *Pomacea insularum* el aumento en la tasa metabólica con la temperatura no se puede compensar debido a limitaciones funcionales en los sistemas respiratorios, conduciendo a una mayor dependencia de las vías anaeróbicas en lugar de provocar una depresión metabólica. El aumento del tiempo invertido en la reptación cerca de la superficie del agua sugiere que la depresión metabólica tampoco es la estrategia adoptada por *P. canaliculata* para sobrellevar una reducción de unos días en la captación de oxígeno. Los ejemplares de *P. paludosa* también tienden a acumularse debajo de una barrera situada próxima a la superficie y que les impida el acceso al aire (McClary, 1964). En *P. canaliculata*, el menor tiempo en actividad de los caracoles sin acceso al aire es aparentemente el resultado de un aumento en la duración de los períodos de descanso luego de períodos de reptación activa o alimentación. El tiempo dedicado a reptar cerca de la superficie en busca de un acceso al aire, probablemente limite el tiempo dedicado a la alimentación en el fondo del acuario, reduciendo así la tasa de ingestión.

En los ensayos a largo plazo las hembras sufrieron efectos más nocivos de la restricción en la respiración aérea que los machos, ya que mostraron una mayor frecuencia de comas y muertes. La glándula del albumen en las hembras protruye desde el suelo de la cavidad paleal (Andrews, 1965) y probablemente interfiera con las corrientes de ventilación branquial (Seuffert & Martín, 2009). Por otra parte, las hembras vírgenes fueron más afectadas que las que habían copulado, a pesar de que las primeras fueron criadas en forma individual y las

últimas en masa; los caracoles de este grupo eran más pequeños debido, probablemente, a la interferencia en la alimentación y a la acumulación de sustancias inhibidoras (Estebenet & Martín, 2002). La necesidad de ventilar el pulmón y, en consecuencia, el estrés resultante de la restricción en el acceso al aire, se espera sea mayor en caracoles grandes dado que la frecuencia de ventilación pulmonar se incrementa con el tamaño en *P. canaliculata* (Seuffert & Martín, 2009). Sin embargo, en el rango de tallas en el cual hembras vírgenes y no vírgenes sin alimentación se superponen (38.7-44 mm), todos los caracoles vírgenes murieron mientras que sólo uno de un total de nueve murió entre los no vírgenes. Esta ausencia de un efecto evidente del tamaño sugiere que algún aspecto de la función reproductiva femenina fue la causa más probable de estas diferencias.

En el tanque experimental, la distancia de los caracoles a la orilla disminuyó durante la primera semana. El cambio general en su distribución fue relativamente lento, ocurriendo sólo luego de tres días, debido probablemente a la falta de señales de orientación. *P. paludosa* sigue gradientes de profundidad para orientarse hacia aguas profundas (Darby *et al.*, 2002) pero en este caso, el tanque carecía de pendiente en más del 67% de su superficie. Las señales químicas (Estebenet, 1995) liberadas por la vegetación ribereña o emergente podrían ser utilizadas para localizar un acceso al aire; sin embargo, este no fue el caso ya que las algas y detritus se distribuían homogéneamente en el fondo del tanque. Un mecanismo más probable de orientación hacia la superficie del agua o la orilla es el seguimiento de sus propios rastros de moco o los de un conspecífico, tal como fue descrito por Deliagina & Orlovsky (1990) en *Planorbis corneus* (Linnaeus 1758). *P. canaliculata* es capaz de detectar los rastros de

moco de un conspecífico (Takeichi *et al.*, 2007), pero durante los primeros días los rastros en el fondo del tanque fueron probablemente escasos y en su mayoría aleatorios.

La frecuencia de ventilación pulmonar no mostró variación a lo largo del día, razón por la cual podría asumirse que las distancias de los caracoles a la orilla del tanque durante la noche son similares a las distancias registradas durante las horas de luz. Sin embargo, esto ocurriría sólo si la temperatura se mantuviera constante a lo largo del día. Es probable que la temperatura disminuyera, al menos ligeramente, durante la noche y, en consecuencia, la distancia de los caracoles a la orilla pudo haber sido un poco mayor.

El modelo de distancia al punto de no retorno predice que el grado de restricción en la distribución de *P. canaliculata* se incrementa con la temperatura dado que su efecto sobre la velocidad de locomoción es lineal mientras que es cuadrático sobre la frecuencia de ventilación. En comparación con las distancias registradas en el tanque, el modelo sobreestimó las limitaciones que la dependencia en la respiración aérea puede imponer sobre la microdistribución de los caracoles. Una posible explicación es que la ecuación de la frecuencia de ventilación pulmonar utilizada en este modelo fue estimada a partir de experimentos realizados en acuarios pequeños (20 x 40 x 30 cm) donde el acceso al aire era mucho más fácil (Seuffert & Martín, 2009) y los caracoles probablemente eran capaces de seguir sus propios rastros de moco. Por otra parte, el modelo supone que un caracol no sobrevivirá si falla en la localización de un acceso al aire antes de que sea tiempo de ventilar nuevamente el pulmón, sobreestimando posiblemente los efectos perjudiciales de la restricción en la respiración aérea. El estado de coma observado en los ensayos de restricción a

largo plazo es similar al coma reversible inducido por calor en los pulmonados de agua dulce (McMahon, 1983) y en *P. insularum* (Ramakrishnan, 2007). En estos ensayos, los caracoles alternaron frecuentemente entre este estado y la reptación o la alimentación, lo que sugiere que *P. canaliculata* puede hacer uso de este comportamiento para soportar una situación nociva circunstancial (e.g. hipoxia, altas temperaturas y agua poluta) cuando el acceso al aire no sea posible; la recurrencia de comas durante tres semanas no produjo al parecer efectos negativos posteriores.

En el arroyo Pigüé los caracoles se encontraron en mayor concentración cerca de sustratos emergentes (sobre todo plantas) que cerca de la orilla en sí. Tres razones principales podrían explicar este patrón: el uso de plantas como alimento, como un sustrato para la oviposición o como un medio para acceder a la superficie para ventilar el pulmón. Sin embargo, no se observaron ni caracoles alimentándose de las plantas ni sus masas de huevos aéreos lo que sugiere que, al menos en esta situación, los caracoles permanecen cerca de las plantas para utilizarlas como sustrato para la respiración aérea. Raramente se encontraron caracoles en la orilla del arroyo (donde se encuentra la mayoría de las plantas) ni en la parte más externa del tanque, probablemente debido a las altas temperaturas o la actividad de aves predadoras que pueden haber desencadenado respuestas de escape (e.g. “dropping-off”; Bourne, 1993). De hecho, conchas vacías dejadas por predadores especializados (*Aramus guarauna* y *Rostrhamus sociabilis*; Tanaka *et al.*, 2006) en la zona ribereña sugieren que la baja densidad de caracoles podría ser el resultado de una predación concentrada en esa franja.

En agua estancada a 25°C los caracoles adultos ventilan rutinariamente el pulmón cada 25 min, pero ciertamente pueden resistir por mucho más tiempo en caso de requerirlo. Las consecuencias agudas de la falta de acceso al aire registradas aquí fueron: un aumento de la reptación en búsqueda de la superficie del agua, un aumento en el tiempo de reposo y, en algunos casos, el ingreso en un estado de coma reversible. Estos experimentos simulan la situación de un caracol que es desprendido del sustrato, perdiendo su orientación al acceso a aire o que queda enredado bajo una densa mata de macrófitas. Estos cambios en el comportamiento aumentarían las posibilidades de los caracoles de recuperar el acceso al aire sin sufrir un estrés excesivo. Las evidencias obtenidas en el laboratorio indican que la necesidad de ventilar el pulmón restringiría la distribución de *P. canaliculata* a puntos cercanos a sustratos emergentes, en aguas estancadas con grandes cargas de materia orgánica y altas temperaturas. Sin embargo, la evidencia obtenida en el tanque y en el arroyo demuestra que una distribución restringida puede ocurrir incluso en condiciones no tan extremas (e.g. arroyos de poca corriente en regiones templadas). En *Pomacea paludosa*, la necesidad de un acceso a la superficie para ventilar el pulmón se ha relacionado con una restricción a zonas con profundidades menores a 0.5 m (Darby *et al.*, 2002) y con mayores densidades en hábitats con macrófitas emergentes que en aquellos que carecen de este tipo de sustrato para acceder al aire (Karunaratne *et al.*, 2006).

3. VELOCIDAD DE DESPRENDIMIENTO E INFLUENCIA DE LA CORRIENTE SOBRE LA TASA Y DIRECCIÓN DE DISPERSIÓN

3.1. INTRODUCCIÓN

La velocidad de la corriente es uno de los principales factores que influyen sobre la distribución a pequeña escala de los invertebrados acuáticos en general (Malmqvist, 2002) y de los caracoles que habitan cuerpos de agua lóticos, en particular (Utzinger *et al.*, 1997). *Pomacea canaliculata* ha sido considerada una especie característica de ambientes lénticos y aunque recientemente se ha demostrado que también es frecuente y alcanza las máximas densidades en arroyos de la Provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001), en estos cuerpos de agua es habitualmente encontrada en sitios con poca corriente y rara vez en los tramos de mayor pendiente cercanos a las sierras (Capítulo 5). Al igual que en otros gasterópodos (Dussart, 1987), el movimiento del agua puede interferir sobre las actividades de rutina de *P. canaliculata*, como la reptación y la respiración aérea (Capítulo 6; Seuffert *et al.*, 2010); el aumento de la sección transversal de la concha permite suponer que las velocidades críticas para estas actividades disminuirán con la talla. Además, los caracoles pueden resultar indirectamente afectados por la corriente mediante la reducción en la biomasa de perifiton o la eliminación de alguna otra fuente de alimento (Johnson & Brown, 1997), como material detrítico. La velocidad de la corriente probablemente sea un determinante de la distribución a nivel de microhábitat y entre zonas de un arroyo.

Las grandes variaciones de caudal en los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste han sido consideradas como una importante causa de mortalidad en *P. canaliculata* (Martín & Estebenet, 2002), pudiendo erradicar totalmente las poblaciones de este caracol y produciendo una remoción

en masa aguas abajo. Por lo tanto, es probable que exista algún mecanismo de dispersión diferencial corriente arriba que compense este fenómeno. En arroyos, la quimiodetección a distancia de alimento (Estebenet, 1995) podría desencadenar respuestas reotáticas positivas que estimulen una dispersión diferencial. En muchas especies de caracoles dulceacuícolas, pertenecientes a varias familias, se ha reportado la existencia de movimientos activos corriente arriba y se han postulado múltiples hipótesis explicando dicho comportamiento (Huryñ & Denny, 1997). Sin embargo, los patrones de dispersión de *P. canaliculata* en arroyos son desconocidos hasta el momento.

El objetivo de este capítulo es determinar la velocidad de desprendimiento de *P. canaliculata* en relación al tamaño y al sexo, investigar el efecto de la velocidad de la corriente sobre la tasa y dirección de dispersión y estimar las tasas de desplazamiento neto en un arroyo del sudoeste bonaerense.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Velocidad de desprendimiento

Los caracoles utilizados en estos ensayos fueron recolectados en marzo de 2009 en un tramo del canal derivador Pigüé-Venado ($37^{\circ}11'26''$ S, $62^{\circ}40'26''$ W; ver sección 5.2.1) y mantenidos en laboratorio bajo condiciones estandarizadas (sección 1.4). Los ensayos se realizaron en un canal abierto de paredes vidriadas y fondo metálico, de 9 m de longitud y 35 cm de ancho con recirculación de agua (Figura 3.1), la cual es bombeada a partir de una cisterna de 150 m^3 de capacidad. El canal posee en el inicio un colimador, cuya función es la disminución de la turbulencia y la rectificación del flujo de agua. Una esclusa de 5 cm de alto en el otro extremo permitió mantener ese nivel de agua hasta el momento en que los caracoles se adhirieran al fondo y se diera inicio al experimento.



Figura 3.1. Canal experimental vidriado ubicado en el Laboratorio de Hidráulica (Departamento de Ingeniería, Universidad Nacional del Sur).

El día previo a cada experiencia ocho caracoles fueron seleccionados al azar de un grupo de 100 individuos (largo total: 7-70.4 mm) y separados en un recipiente de 5 L provisto de lechuga; antes de iniciarse cada corrida fueron medidos y sexados. El canal fue llenado con agua y luego un caracol fue colocado a 1 m de distancia del inicio del canal para que no se encontrara muy cerca del colimador. A continuación, se esperó hasta que tuviera el pie completamente extendido y adherido al sustrato para dar inicio al ensayo; se utilizó sólo un individuo por vez. Durante 1 min se registró la actividad de cada caracol sin circulación de agua y luego se comenzó a incrementar gradualmente la velocidad de la corriente a intervalos de 1 min. En primer lugar, el incremento se realizó mediante la apertura gradual de una válvula que regula el caudal de agua que ingresa al canal. Una vez que ésta estuvo completamente abierta, la corriente se incrementó aún más inclinando progresivamente el canal. La pendiente fue modificada hasta un máximo de 2.22%; la apertura de la válvula y la posterior inclinación del canal fueron graduados para generar incrementos en la velocidad de la corriente de $0.068 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ en promedio por minuto.

Los incrementos en la velocidad se realizaron hasta provocar el desprendimiento del caracol y durante todo ese período se registraron en forma continua las distintas actividades realizadas (reptación, adhesión al sustrato y a las paredes de vidrio del canal, respiración aérea y fijación al sustrato). La diferencia entre adhesión y fijación consistió en que los caracoles adheridos se encontraban con los tentáculos y palpos labiales extendidos fuera de la concha mientras que en los fijados no se observaba ninguna parte del cuerpo, con excepción del pie completamente adherido al sustrato. En cada intervalo de observación se registró también la velocidad de la corriente (con un flujómetro

digital, FP101 Global Water[®]) en el punto donde se encontraba el caracol, así como la orientación de los caracoles respecto a la corriente (cefalopie orientado aguas abajo, aguas arriba o perpendicular a la dirección de la corriente); antes de iniciar cada corrida se registró además la temperatura del agua. Como control se realizó el mismo ensayo sin circulación de agua, en el cual se registró la actividad de cada caracol durante 15 min.

Los dos grupos de velocidades de desprendimiento ($VD, m.s^{-1}$; ver Resultados) fueron analizadas en relación a la talla (L, mm) y al sexo (indiferenciados, machos y hembras) mediante un Análisis de Regresión Lineal y un ANOVA simple, respectivamente. En ninguno de estos dos casos se encontró que la variable dependiente no cumpliera con el supuesto de homocedasticidad (test de Levene, $p > 0.835$ en ambos casos). Los porcentajes de tiempo dedicados a las distintas actividades realizadas durante los ensayos fueron comparados con los mismos porcentajes durante los controles sin corriente mediante el test no paramétrico de Mann-Whitney, dado que para dichas variables la hipótesis de igualdad de varianzas fue rechazada (test de Levene, $p < 0.010$ en todos los casos). El grado de asociación entre las variables y los dos grupos de velocidades de desprendimiento fue investigado a través de tablas de contingencia (Zar, 1984).

3.2.2. Efecto de la velocidad de la corriente sobre la tasa y dirección de dispersión

Los caracoles usados en estos ensayos fueron recolectados en Noviembre de 2009 en el arroyo Guaminí ($37^{\circ}02'59'' S, 62^{\circ}25'26'' W$), un curso de agua permanente de alrededor de 60 km de longitud. Esta sección del arroyo se

caracterizó por un ancho de entre 3.30 y 7.80 m, una profundidad máxima de 0.20 a 1 m y una velocidad de la corriente entre 0 y 1.60 m.s⁻¹.

Las experiencias se llevaron a cabo en el canal experimental descrito en la sección 3.2.1 y se realizó la misma preparación previa de los caracoles. Los ensayos se realizaron a tres velocidades de la corriente (VC, m.s⁻¹) fijas: sin corriente, con una velocidad de 0.15 m.s⁻¹ que se encuentra dentro del rango en el cual son hallados los caracoles en su ambiente natural (Capítulo 4) y con 0.30 m.s⁻¹, velocidad a partir de la cual se registra una muy baja frecuencia de individuos en los arroyos (Capítulo 4). Los caracoles fueron colocados de a uno por vez en el centro del canal, el cual se encontraba con un nivel de agua de 5 cm sin circulación. Una vez que cada caracol estuvo adherido al sustrato, se produjo un incremento gradual en la velocidad de la corriente, como se describió en la sección 3.2.1, hasta alcanzar la velocidad deseada. A partir de ese momento se registró, a intervalos de 1 min, durante 1 h: la posición en el canal en sentido longitudinal (a partir de la cual se calculó la distancia recorrida), la dirección de desplazamiento respecto a la corriente (aguas arriba, aguas abajo o perpendicular a la corriente) y la actividad de cada caracol. Luego de cada corrida, el fondo y las paredes del canal fueron limpiados para evitar la interferencia del rastro de moco dejado por el caracol en ensayos posteriores.

A partir de los datos registrados en el canal, se calcularon: el desplazamiento neto (DN, m) como la diferencia entre la posición final y la inicial, el desplazamiento total (DT, m) como la sumatoria de los desplazamientos registrados cada minuto a lo largo de todo el período de observación y la tasa de desplazamiento (TD, cm.min⁻¹) como el cociente entre el desplazamiento total y el tiempo demorado, que fue variable debido a que algunos individuos llegaron a

alguno de los extremos del canal en menos de una hora. También se calcularon para cada caracol, la velocidad promedio de reptación (VP, $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$, considerando sólo los momentos en los cuales se encontraron reptando) y las velocidades de reptación aguas arriba (AR, $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$) y aguas abajo (AB, $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$). Sólo para los caracoles que reptaron continuamente durante el período de observación, la velocidad de reptación promedio y la tasa de desplazamiento son coincidentes. Por último, se calculó el número de cambios de dirección (CD) realizado por cada individuo y la diferencia entre el número de tramos recorridos en dirección aguas abajo y aguas arriba (TR).

Para analizar las posibles diferencias entre tratamientos en las distintas variables calculadas, se llevaron a cabo ANCOVAs utilizando la talla (L, mm) como covariable. Para las variables en las cuales la covariable no fue significativa se realizaron ANOVAs simples y para aquellas que no cumplieron con el supuesto de homocedasticidad (test de Levene, $p < 0.01$ en todos los casos) se aplicó un test no paramétrico (Kruskal-Wallis o Mann-Whitney; Zar, 1984). Para ninguna de las variables analizadas se hallaron diferencias entre machos y hembras, razón por la cual el sexo no fue considerado como un factor en los análisis.

3.2.3. Dispersión en un arroyo pampásico

Este estudio se llevó a cabo en Febrero de 2010 en un tramo del arroyo Guaminí ($37^{\circ}09'04''$ S, $62^{\circ}26'50''$ W), seleccionado por su escasa profundidad y ancho uniforme (Figura 3.2); la profundidad máxima varió entre 0.37 y 1.1 m, el ancho entre 4.78 y 6.64 m, el pH fue de 8.57 y la conductividad de $0.746 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$. La temperatura del agua fue registrada a intervalos de 1 min con un dispositivo de registro continuo (Hobo[®]), desde el momento de la liberación de

los caracoles hasta la finalización de la experiencia, y fluctuó entre 15.6 y 24.8°C (media: 19.8°C).



Figura 3.2. Tramo del arroyo Guaminí (cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, Provincia de Buenos Aires) en donde se realizó el estudio de dispersión.

En febrero de 2010, 50 caracoles machos (largo total: 36.3-61.4 mm) y 50 hembras (largo total: 36.1-57.0 mm) fueron recolectados de un tramo del canal derivador Pigüé-Venado (descrito en la sección 5.2.1). En el laboratorio, los caracoles fueron marcados con pintura amarilla, para facilitar su visualización, e identificados individualmente con un número. Tres días después, fueron liberados en cuatro grupos de 17 individuos y dos grupos de 16 individuos, tres en cada margen del arroyo y separados por 1 m entre sí. Las márgenes fueron los únicos sitios donde los caracoles pudieron ser liberados sin ser arrastrados por la

corriente hasta que se adhirieran al sustrato. Luego de 24 h los caracoles fueron buscados visualmente y por el tacto sobre el sustrato y entre la vegetación sumergida, recorriendo completamente un tramo de 25 m aguas arriba y aguas abajo del punto de liberación. Para cada caracol recapturado se registró la distancia desde el punto de liberación en sentido longitudinal, tanto aguas arriba como aguas abajo, y en sentido transversal (distancia a la orilla) y en qué margen se encontraba. A partir de las distancias registradas se calculó, mediante el teorema de Pitágoras, el vector de desplazamiento neto para cada caracol (*i.e.* la recta que une las posiciones inicial y final). A través de un muestreo sistemático, ubicando transectas perpendiculares a la orilla a una distancia de 2 m entre sí y en las cuales se distribuyeron puntos a intervalos de 1 m, se mapeó en el mismo tramo del arroyo la velocidad de la corriente, para luego correlacionarla con los vectores de desplazamiento neto de los caracoles.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Velocidad de desprendimiento

Durante las tres semanas en las que se realizaron estos ensayos, la temperatura del agua del canal fue de 20.1°C en promedio y varió entre 18 y 21°C. La velocidad media de desprendimiento (VD) de los caracoles fue de 0.98 m.s⁻¹ aunque mostró una gran variación (rango: 0.07-1.64 m.s⁻¹; Figura 3.3). La mediana de dicha variable fue de 1.14 m.s⁻¹ mientras que los cuartiles se ubicaron en 0.56 y 1.34 m.s⁻¹. La distribución de frecuencias de velocidades de desprendimiento fue claramente bimodal, diferenciándose dos grupos, uno por encima y otro por debajo de la velocidad media de desprendimiento (ca. 1 m.s⁻¹; Figura 3.3). Por este motivo se decidió analizar ambos grupos por separado (que de aquí en adelante se llamarán velocidades de desprendimiento bajas y altas) e investigar las posibles causas de este diferente comportamiento.

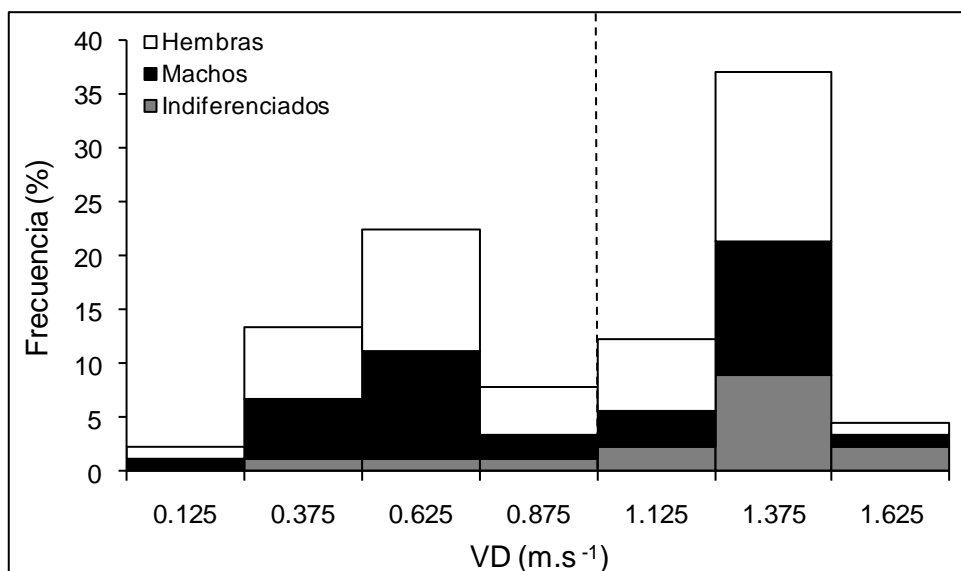


Figura 3.3. Frecuencia de velocidades de desprendimiento (VD) para hembras, machos e indiferenciados; la línea punteada indica el valor de velocidad que divide los grupos de velocidades de desprendimiento bajas y altas (1 m.s⁻¹).

El primer grupo de caracoles resistió una velocidad de 0.57 m.s^{-1} en promedio, mientras que para los más resistentes la velocidad media fue de 1.33 m.s^{-1} . En ambos casos, no se hallaron diferencias en la velocidad de desprendimiento debidas a la talla ($F_{1,39} = 0.899$, $p = 0.3489$ y $F_{1,46} = 1.516$, $p = 0.2245$, respectivamente) ni al sexo ($F_{2,38} = 0.118$, $p = 0.8893$ y $F_{2,45} = 1.271$, $p = 0.2903$, respectivamente). Las frecuencias de machos (largo total: 26.8-62.5 mm) y hembras (largo total: 26.8-70.4 mm) fueron muy similares dentro de cada categoría (Figura 3.3); sin embargo, la frecuencia de caracoles indiferenciados (largo total: 7-19.6 mm) fue mayor para el grupo de velocidades de desprendimiento altas. Por esta razón, se decidió analizar mediante una tabla de contingencia si existía alguna asociación entre el grado de diferenciación sexual (caracoles diferenciados e indiferenciados) y la velocidad de desprendimiento (baja y alta). Con este análisis se obtuvo una asociación significativa entre ambas variables ($X^2 = 4.934$, $p = 0.0263$; Figura 3.4); mientras que para los caracoles diferenciados la proporción en cada grupo fue muy similar (51.4% para velocidades bajas y 48.6% para las altas), los indiferenciados mostraron una proporción significativamente mayor en el grupo de velocidades de desprendimiento altas (20 y 80%, respectivamente).

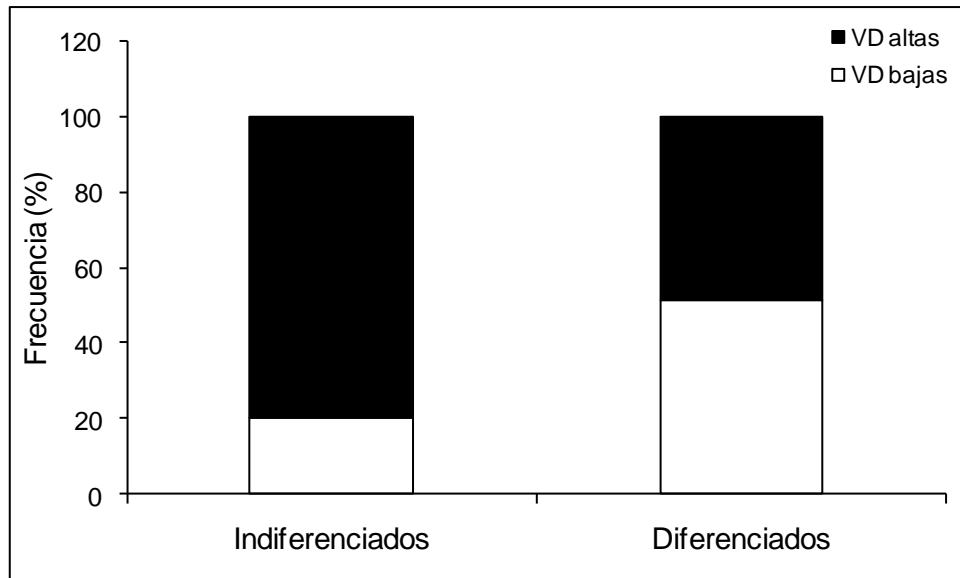


Figura 3.4. Frecuencia de caracoles indiferenciados y diferenciados para los grupos de velocidades de desprendimiento (VD) bajas y altas.

Además se investigó si existía alguna asociación entre las orientaciones de los caracoles inmediatamente antes del desprendimiento (orientados con el cefalopie en dirección aguas abajo, aguas arriba o perpendicular a la corriente) y los dos grupos de velocidades de desprendimiento; se realizó el mismo análisis utilizando la orientación adoptada más frecuentemente por los caracoles durante la totalidad del ensayo (se consideró a la orientación registrada durante la mayor cantidad de tiempo) y las dos categorías de velocidades de desprendimiento. Con estos análisis se detectó una asociación significativa entre la velocidad de desprendimiento y la orientación de los caracoles antes del desprendimiento ($X^2 = 19.669$, $p < 0.0001$; Figura 3.5), pero no entre la misma velocidad y la orientación adoptada durante el transcurso del ensayo ($X^2 = 4.026$, $p = 0.1336$). La proporción de caracoles ubicados en forma perpendicular a la corriente antes del desprendimiento fue similar en ambos grupos de velocidades (42.6% para velocidades bajas y 57.4% para altas). Por el contrario, la orientación del cefalopie en dirección aguas abajo y aguas arriba mostró una clara asociación

con los grupos de velocidades de desprendimiento bajas y altas, respectivamente (Figura 3.5). El 88.9% de los caracoles con el cefalopie orientado aguas abajo antes del desprendimiento resistió sólo velocidades bajas, mientras que en el 79.2% de los que se orientaron con el cefalopie aguas arriba resistió velocidades altas. Por otra parte, dada la elevada proporción de caracoles indiferenciados registrada en el grupo de velocidades de desprendimiento altas, se investigó si la posición adoptada antes del desprendimiento se relacionaba de alguna manera con la diferenciación sexual, no encontrándose una asociación significativa entre ambas variables ($X^2 = 3.403$, $p = 0.1824$).

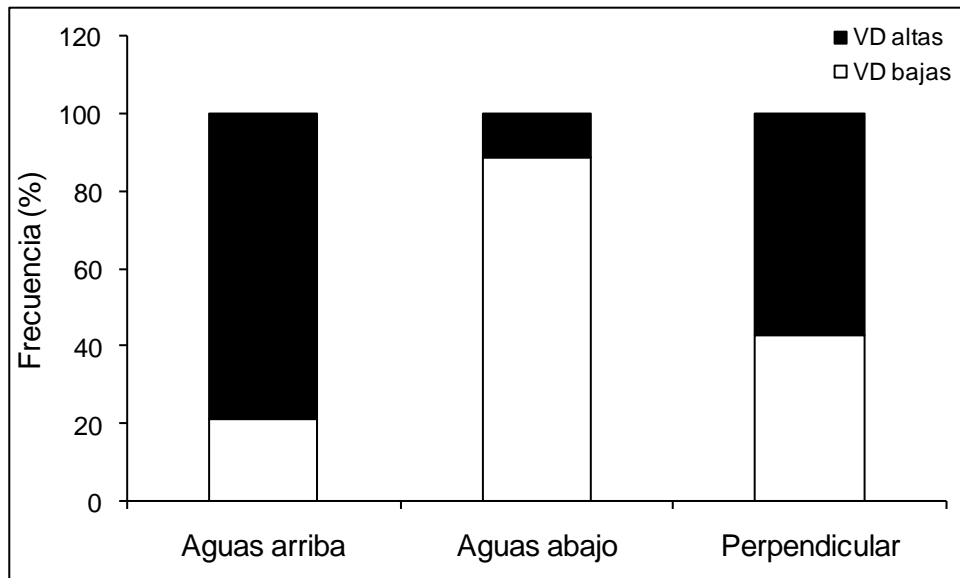


Figura 3.5. Frecuencia de orientaciones del cefalopie respecto a la corriente antes del desprendimiento de los caracoles, para los grupos de velocidades de desprendimiento (VD) bajas y altas.

El porcentaje de tiempo promedio que los caracoles sometidos a corriente y los controles dedican a la reptación y la adhesión fue significativamente diferente (Figura 3.6), dado que los individuos con corriente pasan más tiempo adheridos al sustrato que los controles (32.85 y 3.97%, respetivamente; U de Mann-Whitney = 176.5, $p < 0.0001$), mientras que con la reptación ocurrió lo

contrario (61.64 y 95.17%, respectivamente; U de Mann-Whitney = 185, $p < 0.0001$). La frecuencia de ventilación pulmonar fluctuó entre 0 y 8 emersiones por hora, tanto para los experimentos con corriente como para los controles aunque fue significativamente menor en el primer caso (0.67 y 2.15 en promedio, respectivamente; U de Mann-Whitney = 384.5, $p = 0.0059$). En los ensayos con corriente, el número de caracoles que no ventiló el pulmón fue mayor que en los controles (83.15 y 53.85% del total de caracoles, respectivamente) y además, la respiración aérea representó un porcentaje significativamente menor del tiempo total de observación (0.30 y 0.85%, respectivamente; U de Mann-Whitney = 404, $p = 0.0132$; Figura 3.6).

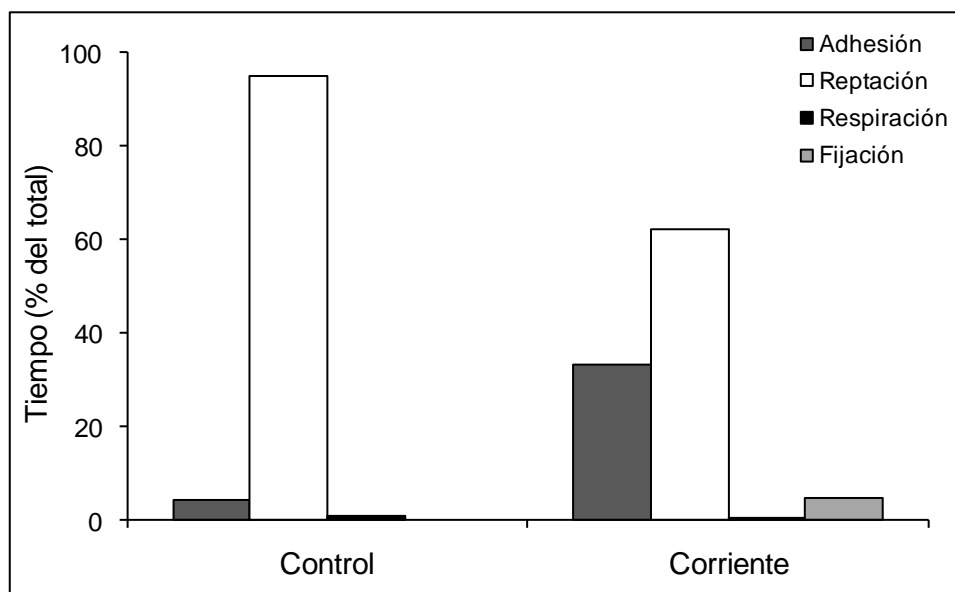


Figura 3.6. Tiempo promedio dedicado a distintas actividades por los individuos control y los sometidos a corriente.

Otra actividad registrada fue la fijación, durante la cual no es posible observar ninguna parte del cuerpo fuera de la concha, con excepción del pie que se encuentra completamente adherido al sustrato. Esta actividad no fue observada en ningún individuo perteneciente al grupo de velocidades de desprendimiento bajas ni tampoco a los controles (Figura 3.6). En cambio, este

comportamiento se registró en el 37.50% de los caracoles que resistieron velocidades altas y en todo los casos en la etapa final de cada experimento (*i.e.* con velocidades de la corriente en aumento); el tiempo dedicado a la fijación varió entre el 2.56 y el 64.77% del tiempo total de observación. Dado este resultado, se decidió analizar si existía alguna asociación entre la fijación (caracoles en los cuales se registró fijación vs. aquellos en los cuales no se registró) y la posición adoptada antes del desprendimiento. La mayoría de los caracoles que se fijaron al sustrato (72.22%), también se orientaron con el cefalopie en dirección aguas arriba antes del desprendimiento ($X^2 = 23.535$, $p < 0.0001$); en un 22.2% de los casos, el cefalopie se orientó en forma perpendicular a la corriente.

3.3.2. Efecto de la velocidad de la corriente sobre la tasa y dirección de dispersión

Seis caracoles, tres correspondientes al tratamiento de 0.15 m.s^{-1} y tres al de 0.30 m.s^{-1} , se desprendieron del fondo del canal en algún momento durante el transcurso del experimento y se dejaron arrastrar por la corriente, alcanzando el extremo del canal en un período de tiempo de 2 a 28 min; dichos individuos no fueron considerados en los análisis. El tiempo mínimo demorado en llegar hasta el extremo del canal sin desprenderse del sustrato fue de 26 min, aunque la mayoría de los caracoles (81.3%) tardó más de 45 min en alcanzarlo. La temperatura del agua del canal fue de 20°C en promedio y varió entre 19 y 21°C durante las cuatro semanas de duración del ensayo.

No se encontraron diferencias en el desplazamiento neto (DN) de los caracoles sometidos a distintas velocidades de la corriente ni tampoco un efecto del tamaño (Tabla 3.1). Para las tres velocidades de la corriente se registró un desplazamiento neto promedio levemente desviado en dirección aguas abajo

(1.04, 1.19 y 0.20 m respecto del centro del canal para las velocidades de 0.00, 0.15 y 0.30 m.s⁻¹, respectivamente). En ninguno de los tres casos, el desplazamiento neto registrado fue significativamente distinto de cero, aunque para el tratamiento sin corriente se obtuvo un valor de $p = 0.057$ (test t, $p > 0.1053$ para los dos restantes).

Tabla 3.1. ANCOVAs para el desplazamiento neto (DN), el desplazamiento total (DT) y la tasa de desplazamiento (TD) con el largo total (L) como covariable; los grupos utilizados fueron las tres velocidades fijas de la corriente (0.00, 0.15 y 0.30 m.s⁻¹); los valores significativos se indican con negrita.

	Igualdad pendientes	Pendiente Común	Covariable (L)	Igualdad medias	Medias ajustadas
DN	$F_{2,63} = 0.488$ $p = 0.6160$	-0.0329	$F_{1,65} = 1.076$ $p = 0.3033$	$F_{2,65} = 0.725$ $p = 0.4880$	
DT	$F_{2,63} = 0.570$ $p = 0.5682$	0.0548	$F_{1,65} = 10.042$ $p = 0.0023$	$F_{2,65} = 2.537$ $p = 0.0869$	0.00: 2.99 0.15: 3.72 0.30: 2.65
TD	$F_{2,63} = 0.706$ $p = 0.4974$	0.1159	$F_{1,65} = 8.142$ $p = 0.0058$	$F_{2,65} = 2.330$ $p = 0.1054$	0.00: 5.46 0.15: 7.49 0.30: 5.29

En los ensayos sin corriente, la distribución de frecuencias de desplazamiento neto fue bastante uniforme a lo largo de todas las clases de distancia (11.11% en promedio; Figura 3.7), excepto por el desplazamiento aguas arriba hasta el extremo del canal que no se registró en ningún individuo; las máximas frecuencias se registraron en el centro y en el extremo inferior del canal (20% en ambos casos). En los ensayos con una velocidad de 0.15 m.s⁻¹ la mayoría de los individuos (40.9%) se desplazó la máxima distancia en dirección aguas abajo, mientras que con 0.30 m.s⁻¹ la distribución de frecuencias fue más homogénea (12.5% en promedio).

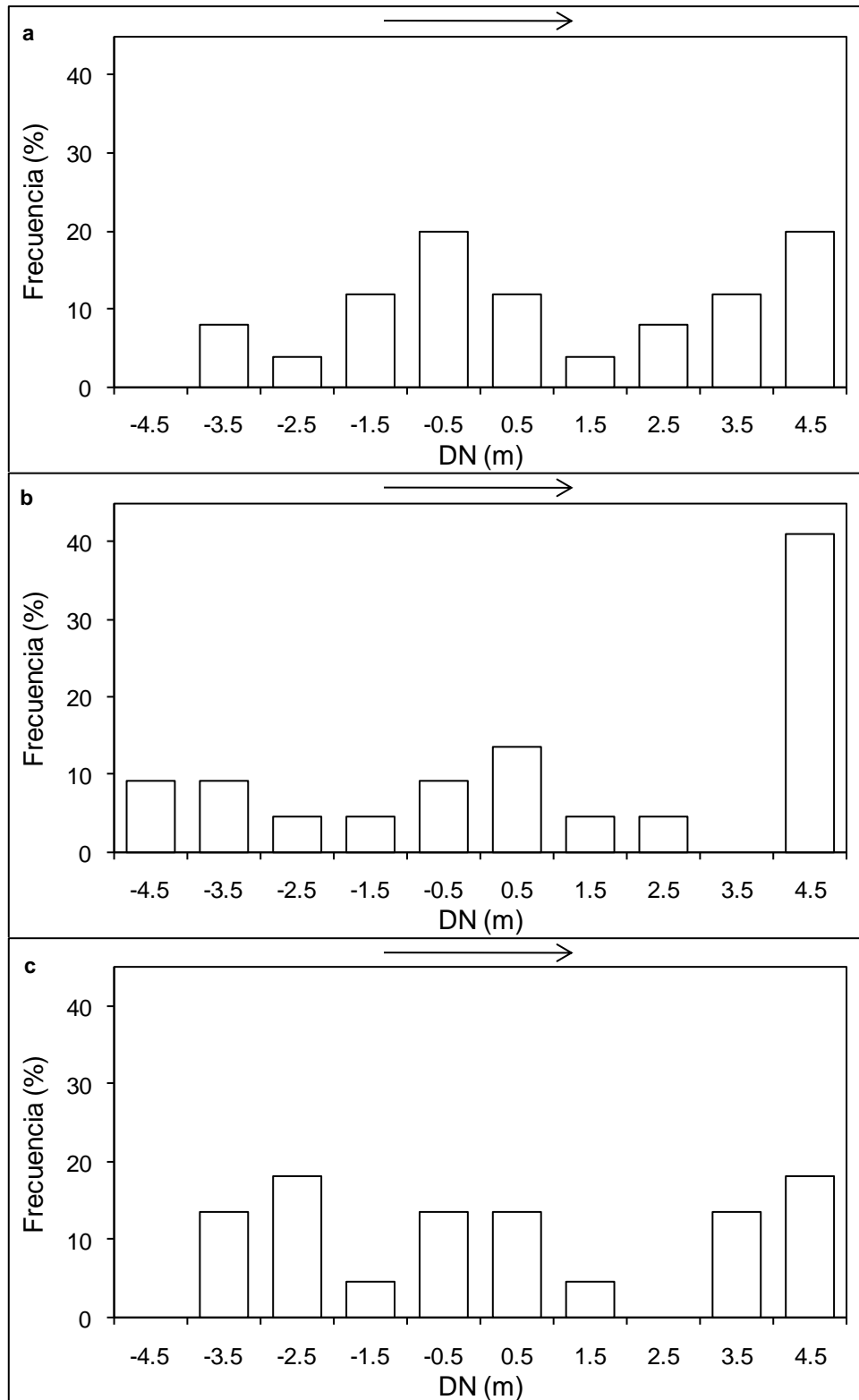


Figura 3.7. Frecuencias de desplazamiento neto (DN) registradas para los tres tratamientos: **a**) sin corriente (n = 25), **b**) 0.15 m.s⁻¹ (n = 22) y **c**) 0.30 m.s⁻¹ (n = 22); la flecha indica la dirección de la corriente.

El desplazamiento total (DT) y la tasa de desplazamiento (TD) no difirieron significativamente entre los tratamientos, aunque en ambos casos se registró un valor promedio mayor para el tratamiento con 0.15 m.s^{-1} de velocidad (Tabla 3.1). El desplazamiento total máximo para los tratamientos sin corriente y con 0.30 m.s^{-1} de velocidad fue de alrededor de 5 m (4.76 y 5.21 m, respectivamente); en cambio, con 0.15 m.s^{-1} se registró un desplazamiento máximo considerablemente mayor (9.04 m), causante del aumento mencionado en la media de esta variable. Para ambas variables la covariable resultó significativa, correlacionándose positivamente con la talla de los caracoles (Figura 3.8). Dichas correlaciones se relacionan, además, con el incremento en la velocidad de reptación con la talla (ver más abajo). La tasa de desplazamiento fue muy variable (Figura 3.8), incluyendo valores desde 0.03 cm.min^{-1} en condiciones sin corriente hasta $18.23 \text{ cm.min}^{-1}$ con 0.15 m.s^{-1} de velocidad.

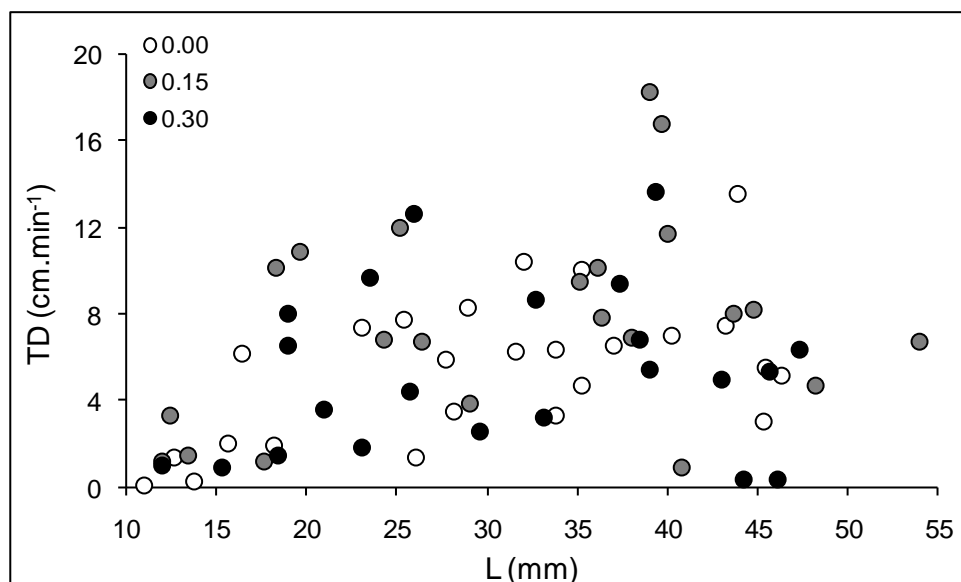


Figura 3.8. Tasa de desplazamiento (TD) vs. la talla (L) de los caracoles para las tres velocidades de corriente utilizadas (0.00 , 0.15 y 0.30 m.s^{-1}).

El número de veces que los caracoles cambiaron de dirección durante el transcurso de cada ensayo (CD) disminuyó significativamente con el incremento

en la velocidad de la corriente (test de Kruskal-Wallis, $H_2 = 14.304$, $p = 0.0008$), alcanzando un mínimo de 1.18 en el tratamiento de mayor velocidad ($0.30 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$; Figura 3.9a). Por otra parte, el número de tramos recorridos en dirección aguas arriba se incrementó con la velocidad de la corriente, aunque no se hallaron diferencias significativas entre los tratamientos (test de Kruskal-Wallis, $H_2 = 2.415$, $p = 0.2990$), mientras que el número de tramos recorridos en dirección aguas abajo disminuyó significativamente con la corriente (test de Kruskal-Wallis, $H_2 = 6.421$, $p = 0.0403$). La diferencia entre el número de tramos recorridos en dirección aguas abajo y arriba (TR) fue de 9.72, 3.14 y -15.18 para velocidades de la corriente de 0.00, 0.15 y $0.30 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente (el signo negativo obtenido para esta variable con $0.30 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ de velocidad indica que el número de tramos recorridos en dirección aguas arriba fue mayor que aquellos recorridos en la dirección contraria). Sin embargo, las diferencias fueron marginalmente significativas (test de Kruskal-Wallis, $H_2 = 4.627$, $p = 0.099$); al realizar comparaciones de a pares se encontraron diferencias significativas sólo entre los tratamientos de 0.00 y $0.30 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (U de Mann-Whitney = 178, $p = 0.0386$; Figura 3.9b).

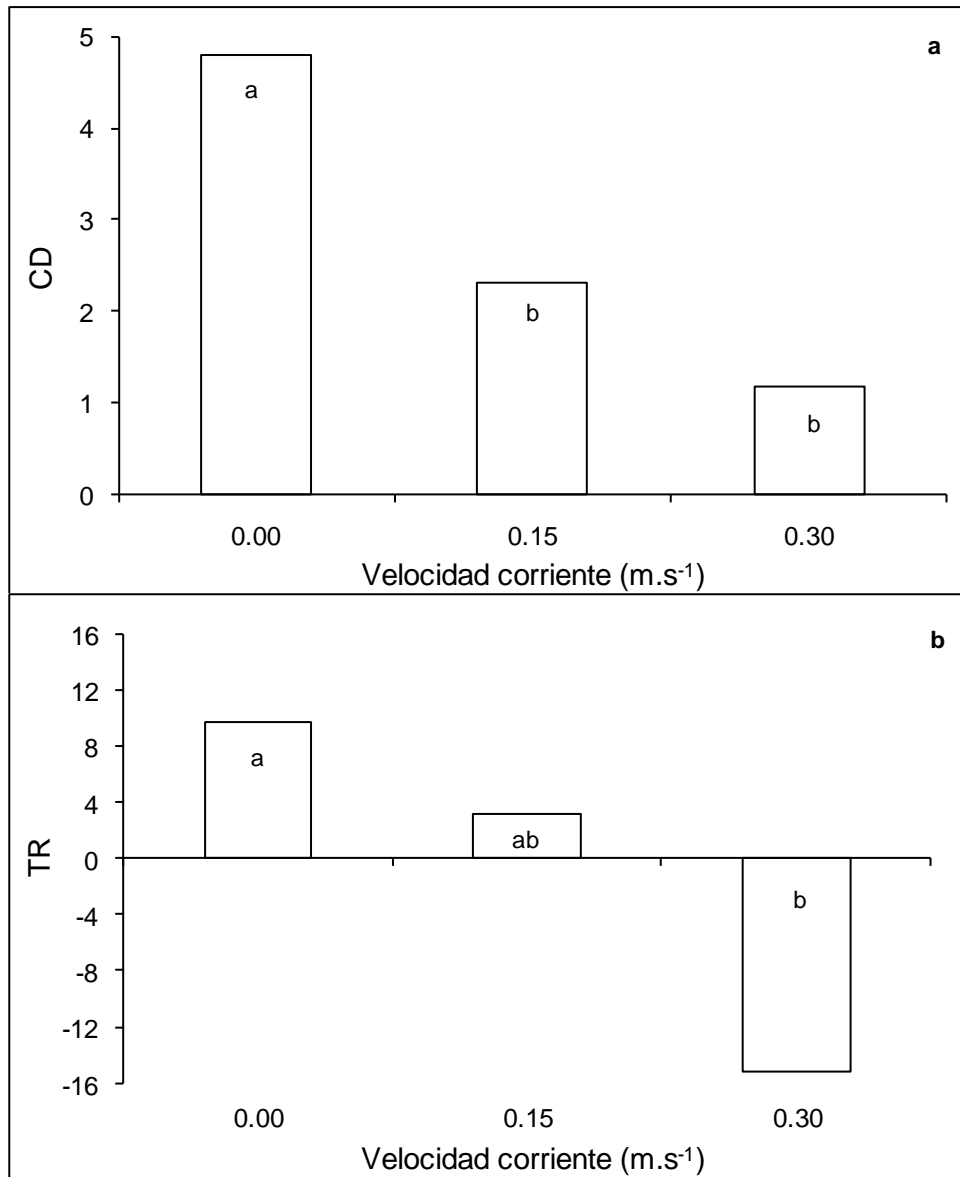


Figura 3.9. a) Número de cambios de dirección (CD) y **b)** diferencia en la cantidad de tramos recorridos aguas abajo y arriba (TR) por los caracoles para los tres tratamientos; letras distintas indican medias significativamente distintas (luego de la corrección de Bonferroni para tres comparaciones).

Las velocidades de reptación promedio (VP), en dirección aguas abajo (AB) y aguas arriba (AR) difirieron significativamente entre los tratamientos y también con la talla (Tabla 3.2). Las dos primeras variables fueron significativamente mayores en los tratamientos sin corriente y con 0.15 m.s⁻¹ de velocidad en relación al de 0.30 m.s⁻¹; en cambio, la velocidad de reptación en dirección aguas

arriba fue menor en los dos tratamientos con corriente que en el control. Las tres velocidades de reptación se correlacionaron positivamente con la talla.

Tabla 3.2. ANCOVAs para la velocidad promedio de reptación (VP), la velocidad de reptación en dirección aguas abajo (AB) y aguas arriba (AR) con el largo total (L) como covariable; los grupos utilizados fueron las tres velocidades fijas de la corriente (0.00, 0.15 y 0.30 m.s⁻¹); los valores significativos se indican con negrita.

	Igualdad pendientes	Pendiente Común	Covariable (L)	Igualdad medias	Medias ajustadas
VP	$F_{2,63} = 2.266$ $p = 0.1121$	0.1402	$F_{1,65} = 14.824$ $p = 0.0003$	$F_{2,65} = 5.133$ $p = 0.0085$	0.00: 8.45 ^a 0.15: 8.99 ^a 0.30: 5.93 ^b
AB	$F_{2,63} = 2.341$ $p = 0.1046$	0.1204	$F_{1,65} = 6.151$ $p = 0.0157$	$F_{2,65} = 4.526$ $p = 0.0145$	0.00: 9.06 ^a 0.15: 9.45 ^a 0.30: 5.74 ^b
AR	$F_{2,63} = 0.519$ $p = 0.5978$	0.1183	$F_{1,65} = 10.819$ $p = 0.0016$	$F_{2,65} = 11.004$ $p = 0.0001$	0.00: 7.74 ^a 0.15: 4.89 ^b 0.30: 3.21 ^b

^{a,b} Letras distintas indican medias significativamente diferentes (test t, $p < 0.0150$).

Como era de esperar, las velocidades de reptación en dirección aguas arriba y abajo fueron similares en el tratamiento sin corriente, no siendo así en los otros dos tratamientos. En ambos casos, la velocidad de reptación en dirección aguas arriba fue menor que la velocidad aguas abajo (Figura 3.10); mientras que a 0.15 m.s⁻¹ ambas velocidades fueron significativamente distintas (Test t apareado: $t_{21} = 3.405$, $p = 0.0027$), a 0.30 m.s⁻¹ las diferencias fueron marginalmente significativas ($t_{21} = 1.939$, $p = 0.0661$).

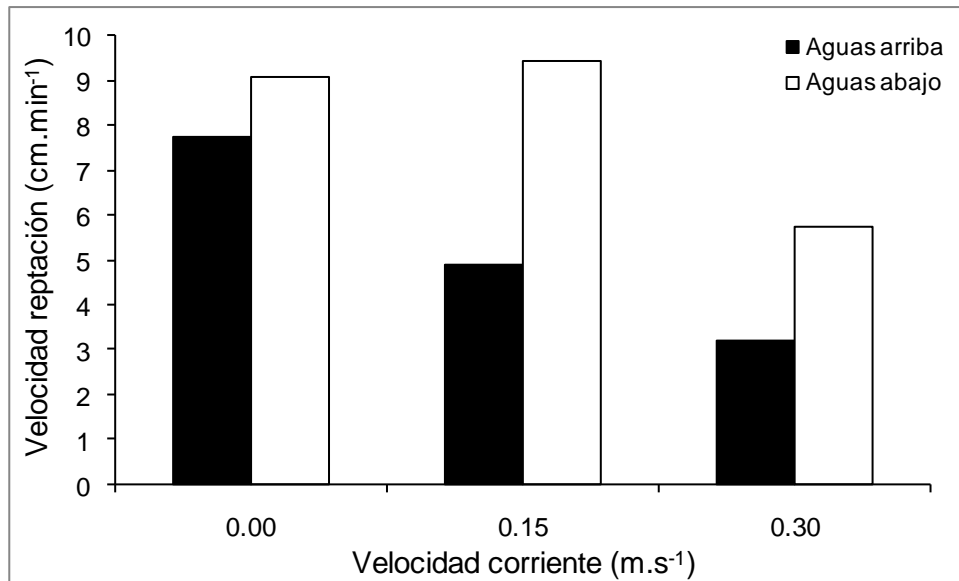


Figura 3.10. Medias ajustadas de las velocidades de reptación en dirección aguas arriba (AR) y aguas abajo (AB) para los tres tratamientos.

3.3.3. Dispersión en un arroyo pampásico

Una vez transcurrido el período de 24 h desde la liberación de los 100 caracoles en el tramo del arroyo Guaminí, se recuperaron 38 ejemplares (21 machos y 17 hembras); además, se encontraron otros 51 caracoles sin marcar. Sólo tres caracoles fueron encontrados en la margen opuesta respecto a la cual habían sido liberados; dichos individuos fueron los tres que se dispersaron una mayor distancia en dirección aguas abajo desde el punto de liberación (17.83, 13.42 y 12.44 m). El máximo desplazamiento registrado en dirección aguas abajo fue de 17.83 m, mientras que aguas arriba fue de 6.14 m (Figura 3.11). Las frecuencias de desplazamiento neto no difirieron entre machos y hembras (Z de Kolmogorov-Smirnov = 0.481, $p = 0.9749$). La mayoría de los individuos (71.05%) se dispersaron entre 0.6 y 4 m desde el punto de liberación en dirección aguas abajo (Figura 3.11); sólo dos individuos fueron encontrados aguas arriba del punto de su liberación.

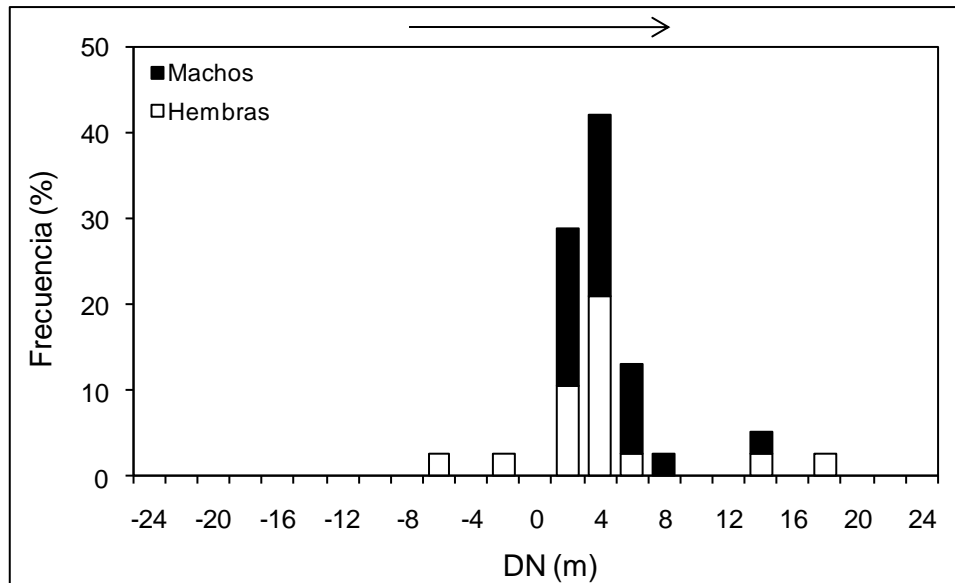


Figura 3.11. Frecuencia de desplazamiento neto (DN) para machos ($n = 21$) y hembras ($n = 17$) luego de 24 h de su liberación en un tramo de 50 m de longitud perteneciente al arroyo Guaminí; la flecha indica la dirección de la corriente.

Las coordenadas de la posición final de cada individuo fueron superpuestas con los valores de velocidad promedio correspondientes a los puntos sistemáticos y se observó que la mayoría de los caracoles fueron encontrados en sitios con poca corriente (Figura 3.12). Las velocidades promedio de la corriente registradas para cada transecta fueron muy variables (Figura 3.13). En general, en las transectas en las cuales se encontró una mayor concentración de caracoles se registraron velocidades de la corriente relativamente bajas (e.g. transectas ubicadas a 3 y 17 m aguas abajo del punto de liberación). Sin embargo, también se hallaron varios individuos en transectas con velocidades promedio mayores (e.g. transectas ubicadas a 1 y 5 m aguas abajo del punto de liberación), aunque en este último caso, siempre estuvieron localizados en cercanías de la orilla, donde la corriente fue mucho menor.

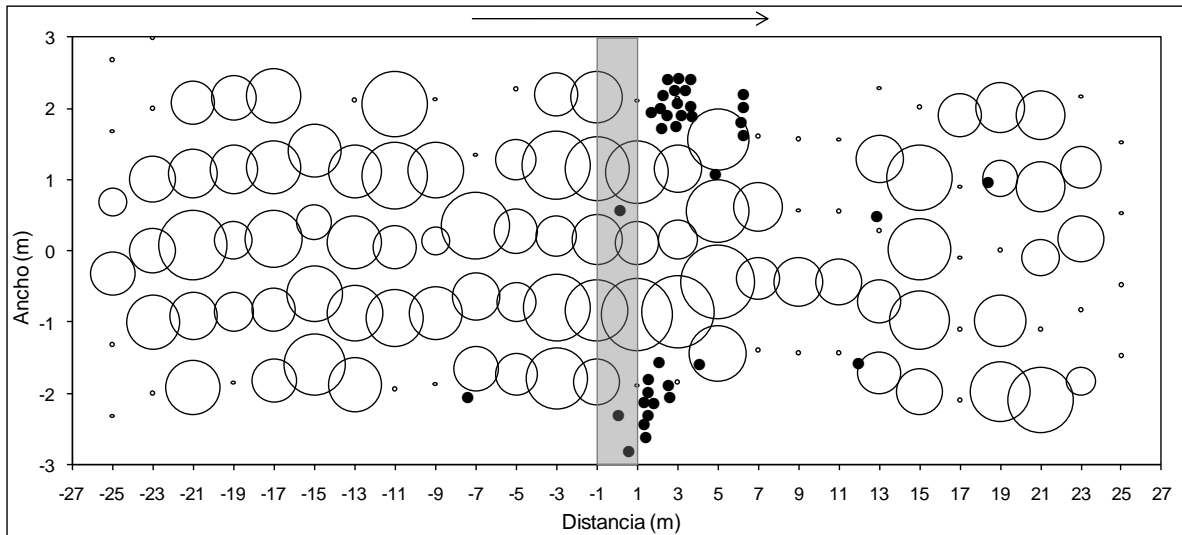


Figura 3.12. Disposición de los caracoles luego de 24 h de su liberación en un tramo del arroyo Guaminí. El área de los círculos representa la velocidad promedio (VP) de cada punto y los círculos negros representan la posición final de los caracoles. El rectángulo central indica la zona de liberación y la flecha la dirección de la corriente.

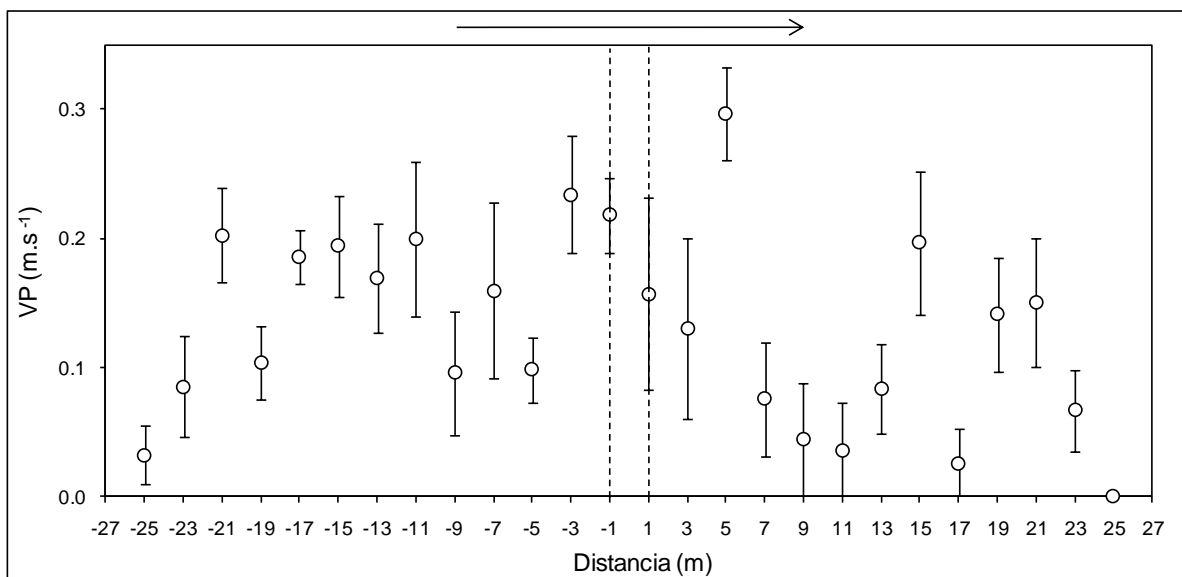


Figura 3.13. Velocidad promedio de la corriente (VP) para las 26 transectas ubicadas sistemáticamente a una distancia de 2 m entre sí; las líneas punteadas indican la zona de liberación de los caracoles y la flecha la dirección de la corriente.

Al analizar los vectores de desplazamiento neto se determinó que, el 84.21% de los caracoles recapturados atravesaron sitios con velocidades de la corriente menores al umbral de detección del flujómetro (0.1 m.s^{-1} , las cuales son

consideradas como cero) y que el resto de los caracoles atravesaron sitios con velocidades relativamente bajas ($0.099 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ en promedio). La velocidad de la corriente registrada en los sitios donde fueron encontrados los caracoles fue significativamente menor que las velocidades disponibles a lo largo de todo el tramo (Z de Kolmogorov-Smirnov = 3.201, $p < 0.0001$; Figura 3.14); sólo tres caracoles fueron encontrados en sitios donde la velocidad de la corriente fue mayor al valor umbral de $0.1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

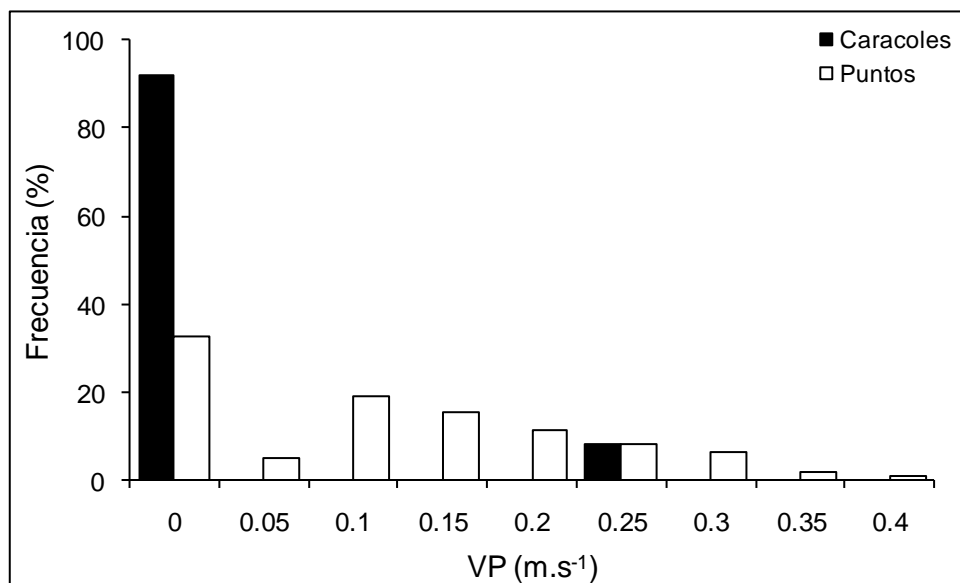


Figura 3.14. Frecuencia de velocidades promedio de la corriente (VP) correspondientes a los sitios en los cuales fueron encontrados los caracoles (posición final) y los puntos muestreados de manera sistemática (ubicados a una distancia de 2 m entre sí).

3.4. DISCUSIÓN

La velocidad media de desprendimiento determinada en *Pomacea canaliculata* fue de $0.98 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ y fluctuó entre 0.07 a $1.64 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Lysne & Koetsier (2006) estudiaron la resistencia a la corriente a corto plazo en los caracoles dulceacuícolas *Valvata utahensis*, *Pyrgulopsis idahoensis* y *Potamopyrgus antipodarum*, y reportaron velocidades máximas de desprendimiento de 0.41 , 0.58 y $0.51 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente. Dussart (1987) determinó las velocidades máximas de la corriente que resisten varias especies de pulmonados a corto plazo, las cuales se encuentran entre 0.70 y $0.86 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. A pesar de que *P. canaliculata* no es comúnmente encontrada en ambientes correntosos (Capítulo 4; Martín *et al.*, 2001; Camargo Maia, 2005), se trata de una especie que comparativamente posee una gran resistencia a la corriente pudiendo soportar, por un período corto de tiempo, velocidades que se encuentran entre las máximas registradas en los cuerpos de agua de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste ($1.61 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$; Capítulo 4). Probablemente, esta capacidad de resistencia a la corriente resulte de utilidad cuando los caracoles se enfrentan a un incremento repentino en el caudal o en la velocidad, como podría ser el caso de una crecida de pequeña magnitud.

Durante la estimación de la velocidad de desprendimiento se identificaron dos grupos de individuos, uno con velocidades por debajo y otro por encima de la velocidad media de desprendimiento; los caracoles indiferenciados mostraron una clara asociación con el grupo de velocidades de desprendimiento altas. Esto sugiere que los caracoles más pequeños tendrían una mayor capacidad de resistencia a la corriente. Similarmente, los individuos más pequeños de los pulmonados *Stagnicola palustris* y *Physa Propinqua* mostraron una mejor

adherencia al sustrato al ser sometidos a corriente (Moore, 1964). En ese estudio, mediciones de la velocidad mostraron una disminución en la misma al aproximarse al fondo del canal, indicando que un caracol pequeño no soportaría la misma corriente que uno de gran tamaño. Además, los caracoles pequeños probablemente experimenten fuerzas hidráulicas diferentes a los más grandes, dado que experimentan menores números de Reynolds (Statzner, 1988; Huryn & Denny, 1997).

Otra posible explicación podría vincularse al cambio en la relación entre el tamaño del pie y el de la concha con el crecimiento (Moore, 1964). Si el área del pie en relación al volumen de la concha disminuye con la talla, los caracoles juveniles tendrán una mayor superficie relativa de adhesión, resultando favorecidos en hábitats con corrientes fuertes, tal como fue descrito en el pleurocérido *Elimia semicarinata* (Johnson & Brown, 1997). Dussart (1987) también sugirió que la relación área del pie/sección transversal de la concha es uno de los principales predictores de la velocidad de la corriente que puede resistir un caracol; una especie que posea menor sección transversal o un pie amplio, tardará mayor cantidad de tiempo en ser desprendido. Similarmente, el incremento en la resistencia de la concha en los individuos adultos de *E. semicarinata* restringe el movimiento si la velocidad de la corriente supera los $0.32 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Johnson & Brown, 1997). Existe evidencia de que en *P. canaliculata* la relación entre la superficie del pie y el tamaño del caracol también disminuye con la talla (Saveanu L., comunicación personal), sugiriendo que todos los factores mencionados podrían intervenir conjuntamente en la mayor resistencia a la corriente de los individuos más pequeños.

La mayoría de los caracoles que resistieron velocidades de la corriente elevadas se orientaron con el cefalopie en contra de la corriente, mientras que muchos de ellos también se fijaron firmemente al sustrato durante el período de mayor incremento en la velocidad. Dussart (1987) describió el comportamiento generalizado de un caracol con velocidades de la corriente en aumento para especies con concha globosa, como es el caso de *P. canaliculata*. Al principio los caracoles se mueven de manera aleatoria, pero eventualmente terminan ubicándose con el cefalopie en dirección corriente arriba; en esta posición contraen el músculo columelar cuando se estira demasiado y así empujan la concha hacia el pie. Luego de un tiempo con velocidades de la corriente elevadas, los caracoles pierden el control del músculo columelar y la concha comienza a ser arrastrada aguas abajo en relación al pie. Durante un período corto, el caracol intenta retornar la concha a su posición original hasta que eventualmente ésta se eleva hacia la porción de la columna de agua con mayores velocidades y se desprende inmediatamente.

El comportamiento observado en los ejemplares de *P. canaliculata* que resistieron mayores velocidades de la corriente se corresponde perfectamente con el descrito por Dussart (1987). Sin embargo, se desconocen los motivos de porque este comportamiento no se registró en todos los individuos. Una posible explicación es que los caracoles utilizados, provenientes del campo, hayan tenido diferentes historias previas; por ejemplo, un caracol que se enfrentó exitosamente a una situación de incremento repentino en la corriente en el pasado, probablemente tenga más probabilidades de adoptar nuevamente dicho comportamiento. Dicha situación es probable dado que *P. canaliculata* posee la capacidad de aprendizaje asociativo (Aizaki & Yusa, 2010). Por otra parte,

factores como la edad y diferentes capacidades de adaptación a las nuevas condiciones del laboratorio no pueden ser descartados.

La frecuencia de ventilación pulmonar registrada durante la determinación de la velocidad de desprendimiento fue de 0.67 y 2.15 emersiones por hora, para los experimentos con corriente y los controles, respectivamente; en el primer caso, la respiración aérea representó un porcentaje menor del tiempo total de observación. La frecuencia de emersión para los individuos con corriente es menor que la esperada según la temperatura del agua registrada en el canal (alrededor de 20°C), ya que un individuo de 40 mm realizaría 1.26 emersiones por hora (Seuffert, 2005; Seuffert & Martín, 2009). A pesar de que la ventilación pulmonar fue registrada con velocidades relativamente elevadas (hasta 1.15 m.s⁻¹), es probable que la corriente interfiera con la normal realización de esta actividad. Por ejemplo, todos los caracoles que fueron observados en el canal ventilando el pulmón con velocidades de la corriente elevadas, se encontraron siempre adheridos a las paredes del canal y con el borde de la concha en el mismo nivel que la superficie del agua. Esto sugiere que la fuerza ejercida por el agua en sitios con mucha corriente no permitiría la normal extensión del sifón y obligaría a los caracoles a reptar hasta la superficie para renovar el aire del pulmón. Además, la necesidad de ventilar el pulmón restringe la distancia a la que los caracoles pueden alejarse de la orilla o de algún sustrato emergente (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2010).

Otras actividades registradas durante el transcurso de estos ensayos fueron la reptación y la adhesión, siendo la primera la actividad registrada durante la mayor cantidad de tiempo. A pesar de que el tiempo dedicado a la reptación por los individuos con corriente fue mucho menor al dedicado por los controles, no

habría al parecer una velocidad limitante para la reptación dentro del rango en el cual los caracoles resistieron adheridos al sustrato, dado que para algunos individuos ésta fue la única actividad registrada durante todo el transcurso del ensayo y se extendió hasta velocidades de 1.52 m.s^{-1} , en el momento del desprendimiento. No obstante, con velocidades de la corriente tan elevadas la velocidad de reptación fue muy baja, aunque todavía perceptible.

Las distintas velocidades de la corriente utilizadas en el canal artificial, al parecer no influyeron sobre el desplazamiento neto, dado que en ninguno de los tres tratamientos fue estadísticamente distinto de cero. En los tres casos se registró un desplazamiento promedio levemente desviado en dirección aguas abajo desde el punto de liberación, que podría atribuirse a la mayor velocidad de reptación aguas abajo en relación a aguas arriba registrada en los tratamientos con corriente, aunque esto no se aplicaría al tratamiento sin corriente. En este caso, factores externos como una iluminación heterogénea del canal o algún ruido o vibración, podrían relacionarse con la desviación mencionada en el desplazamiento neto.

En el tratamiento de mayor velocidad (0.30 m.s^{-1}) se registró el menor número de cambios de dirección y el mayor número de tramos recorridos en dirección aguas arriba. Estos resultados reflejan que a esa velocidad los caracoles se encuentran al menos parcialmente limitados en sus movimientos y que se dirigen en menos oportunidades a favor de la corriente, probablemente para disminuir el riesgo de ser desprendidos. Esto sugiere que a partir de 0.30 m.s^{-1} los caracoles comenzarían a sufrir la posibilidad de un desprendimiento, adoptando algunos rasgos del comportamiento descrito

anteriormente para un caracol que enfrenta velocidades de la corriente en aumento (Dussart, 1987).

La velocidad de reptación y, en consecuencia, el desplazamiento total y la tasa de desplazamiento se correlacionaron positivamente con la talla de los caracoles, coincidiendo con resultados reportados previamente para esta especie (Capítulo 2; Seuffert, 2005; Seuffert & Martín, 2010). Los máximos desplazamientos totales y tasas de desplazamiento fueron registrados con $0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, probablemente debido a que la velocidad de reptación promedio alcanzó su máximo valor a dicha velocidad. Esta velocidad intermedia resultaría favorable para la dispersión de esta especie, ya que aparentemente no provocaría las limitaciones en los movimientos observadas con $0.30 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ y, por otra parte, promovería el recorrido de mayores distancias que si se tratara de un ambiente sin corriente. No obstante, es importante destacar que en caso de dispersarse en contra de la corriente, un tramo de aguas calmas posiblemente sea el escenario más favorable.

En el arroyo Guaminí, la mayoría de los individuos se dispersaron un corta distancia, entre 0.6 y 4 m en dirección aguas abajo; sólo dos individuos fueron encontrados aguas arriba del punto de liberación. La velocidad de la corriente aumentó aguas arriba respecto del punto de liberación mientras que disminuyó en la dirección contraria, probablemente influyendo en la dirección escogida por la mayoría de los individuos. Cabe destacar que unas horas después de la liberación, un par de individuos marcados (no identificados) fueron vistos desde la orilla reptando en dirección aguas arriba y considerablemente alejados del punto de liberación (10 m aproximadamente). Sin embargo, al día siguiente esos individuos no fueron encontrados en proximidades de dicho sitio ni tampoco más

alejados en dirección aguas arriba, sugiriendo que se habrían dirigido nuevamente hacia el punto de partida o que habrían superado los límites del tramo muestreado. Esto indica que, más allá de los desplazamientos netos registrados, esta especie posee un gran potencial de dispersión, incluso cuando se dirige en contra de la corriente.

Dada la relativamente baja proporción de caracoles recapturados, es probable que luego de 24 h varios individuos hubieran alcanzado sitios localizados más allá de los límites del tramo muestreado, ya sea mediante la reptación o la deriva. A los pocos minutos de la liberación de los caracoles se pudo observar como algunos se dejaban arrastrar por la corriente, aunque no fue posible determinar su localización final ya que al hundirse dejaban de ser visibles. Una pequeña proporción de caracoles (8%) también se desprendió y se dejó arrastrar por la corriente durante los experimentos realizados en el canal. La combinación de un gran número de individuos que se dispersan continuamente distancias cortas con una dispersión discontinua hacia distancias mucho mayores se conoce como dispersión estratificada (Hengeveld, 1989). Por lo tanto, *P. canaliculata* utilizaría dos mecanismos diferentes de dispersión, uno mediante la reptación exclusivamente y el otro mediante la deriva, accidental o no. En el primer caso, los caracoles pueden dirigirse en cualquier dirección aunque a velocidades relativamente bajas, mientras que mediante la flotación pueden recorrer grandes distancias en mucho menos tiempo, aunque sólo a favor de la corriente. Probablemente, la cópula sea una de las situaciones más propensa a la deriva (Kwong *et al.*, 2008).

Por otra parte, Darby *et al.* (2002) reportaron en poblaciones de *P. paludosa* del centro de Florida, desplazamientos promedio netos de entre 6 y 11.85 m por

día, valores un poco mayores a los registrados en el tramo del arroyo Guaminí (3.73 m en promedio), aunque se trata de cuerpos de agua lénticos. *P. canaliculata* puede dispersarse en los canales de drenaje de Japón hasta 71.4 y 14.3 m por día en dirección aguas abajo y aguas arriba, respectivamente (Ito, 2003), aunque no se reporta la velocidad de la corriente en dichos canales. Dada la marcada diferencia en las distancias recorridas en ambas direcciones (el desplazamiento aguas abajo es cinco veces mayor al aguas arriba), es probable que también en esas poblaciones una parte de los individuos deriven aguas abajo, desplazándose así grandes distancias.

Más allá de las elevadas velocidades de la corriente que los caracoles son capaces de resistir, al parecer tenderían a permanecer en el primer lugar apropiado que encuentran, dado que la mayoría de los caracoles liberados en el arroyo Guaminí sólo se dispersaron unos pocos metros, atravesaron sitios con muy bajas velocidades o en su mayoría sin corriente y se encontraron en sitios con velocidades de la corriente mucho menores que las disponibles; este comportamiento probablemente implique un reducido costo bioenergético (Johnson & Brown, 1997). Esta situación probablemente fue influenciada por el hecho de que los caracoles fueron liberados en la orilla, que es uno de los sitios donde son encontrados en mayor densidad (Capítulos 2 y 4; Seuffert & Martín, 2010). Siendo las cercanías a la orilla uno de los microhábitats más utilizados por esta especie es de esperar que, al encontrarse allí y disponer de alimento y conspecíficos en las proximidades, no intenten dispersarse grandes distancias, situación que pudo haber provocado una subestimación en las tasas de dispersión. A pesar de su gran capacidad dispersiva, incluso con velocidades de

la corriente elevadas, *E. semicarinata* también selecciona refugios hidrodinámicos dentro de hábitats con corriente (Johnson & Brown, 1997).

Sólo tres caracoles, de los 38 recuperados, fueron encontrados en la margen contraria a la que fueron liberados. Dichos individuos fueron los que se dispersaron más lejos del punto de liberación en dirección aguas abajo. Esto sugiere que estos caracoles podrían haber sido arrastrados por la corriente a lo largo de al menos unos metros de distancia y acabar en la margen contraria, ya que este fenómeno no fue registrado en ninguno de los individuos que se desplazaron cerca del punto de liberación ni en aquellos que se encontraron aguas arriba del mismo. Dada la ya mencionada preferencia de *P. canaliculata* por los ambientes localizados en proximidades de la orilla (Capítulos 2 y 4; Seuffert & Martín, 2010), la reptación desde una margen del arroyo hacia la contraria parece una explicación menos probable.

En varias especies de caracoles dulceacuícolas se ha reportado la existencia de reotaxis positiva, proponiéndose posibles explicaciones para dicho comportamiento entre las cuales se encuentran, la búsqueda de alimento (Bousfield, 1979), la disminución en el riesgo de predación (Schneider & Lyons, 1993), la compensación a la deriva corriente abajo (Schneider & Frost, 1986; Kano, 2009) e hipótesis biomecánicas relacionadas con la hidrodinamia de la concha (Huryn & Denny, 1997). López *et al.* (2010) reportaron recientemente la invasión de *Pomacea insularum* en el Delta del Ebro en España y observaron que los caracoles se dispersaban en contra de la corriente en los canales de irrigación donde fueron encontrados. Sin embargo, la velocidad de la corriente registrada en dichos canales fue de sólo $0.1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ aproximadamente. La evidencia encontrada tanto en los ensayos en el canal experimental como el estudio

realizado en el arroyo Guaminí, sugiere que la reotaxis positiva no sería una respuesta habitual en *P. canaliculata*, sino que se trataría de una especie oportunista que hace uso de sus capacidades dispersivas o de su resistencia a la corriente sólo en caso de necesitarlas.

En la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, *P. canaliculata* no se encuentra en los tramos de los arroyos cercanos a las nacientes (Capítulo 5), los cuales son los más afectados por las crecidas cuando se producen intensas precipitaciones en la zona de las sierras. Los resultados encontrados aquí no sugieren la existencia de un mecanismo de dispersión diferencial corriente arriba, razón por la cual las posibilidades de colonización de los tramos cercanos a las sierras sean probablemente muy bajas.

4. CARACTERIZACIÓN DEL MICROHÁBITAT EN ARROYOS PAMPÁSICOS.

4.1. INTRODUCCIÓN

El hábitat de *Pomacea canaliculata* ha sido generalmente descrito de forma cualitativa (Martín *et al.*, 2001), siendo muy escasas las investigaciones sistemáticas a partir de las cuales obtener información cuantitativa de las condiciones ambientales dominantes de los sitios en que habita. A nivel de microhábitat existen unos pocos estudios acerca de esta especie, aunque han sido realizados en sistemas de irrigación y arrozales en regiones invadidas (Ito, 2002). En dichos trabajos se reportó una reducida densidad de esta especie a profundidades mayores a 0.5-0.9 m y a velocidades de la corriente por encima de $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Ichinose *et al.*, 2000; Teo, 2004). También se caracterizó el hábitat de los canales donde pasan el invierno como sitios de aguas someras, con un alto contenido de oxígeno y bajo pH (Ito, 2002). Los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste muestran un marcado gradiente de algunas variables ambientales (*e.g.* velocidad de la corriente, tipos de sustrato y de vegetación) en recorridos relativamente cortos, lo que los hace ambientes adecuados para estudiar el uso de distintos microhábitats.

El uso del hábitat por un caracol dentro de un cuerpo de agua lótico está influenciado por diferentes variables ambientales, tanto bióticas como abióticas, principalmente la disponibilidad o calidad de los recursos alimenticios, el tipo de sustrato, la velocidad de la corriente y también puede verse afectado por la presencia de otras especies (competidoras o predadoras; Utzinger *et al.*, 1997; Giovanelli *et al.*, 2005; Lysne & Koetsier, 2006). En cierto ambiente, una especie seleccionará sólo ciertas secciones del hábitat entre todas las disponibles, evidenciándose su preferencia por determinado microhábitat (Utzinger *et al.*,

1997). En los estudios de microhábitat realizados en ríos y arroyos para gasterópodos bentónicos, tres variables ambientales han sido establecidas como “universales”: la velocidad de la corriente, la profundidad y el tipo de sustrato (Uttinger *et al.*, 1997). En el presente estudio, se incorporaron a estas tres variables la distancia a la orilla y al sustrato emergente más cercano, dado que *P. canaliculata* ventila rutinariamente el pulmón (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2009, 2010), para lo cual necesita encontrarse cerca de la orilla o disponer de un sustrato emergente que le permita alcanzar la superficie del agua cuando la profundidad supera la longitud del sifón.

El objetivo de este capítulo fue caracterizar el microhábitat utilizado más comúnmente por *P. canaliculata* en arroyos pampásicos pertenecientes a la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, en términos del tipo de sustrato, la profundidad, la velocidad de la corriente y el acceso a la superficie del agua.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Muestreo

El muestreo se realizó durante el mes de febrero de 2008 y comprendió dos tramos del arroyo Pigüé (Tramo I: 37°12'33" S, 62°38'59" W; Tramo II: 37°24'32" S, 62°35'46" W) y uno del arroyo Guaminí (37°02'59" S, 62°25'26" W); el tramo I del arroyo Pigüé corresponde al sitio PI3 del muestreo mencionado en el Capítulo 5, el tramo II corresponde al sitio PI2 y el tramo del arroyo Guaminí al GU1. Los tres sitios fueron seleccionados en base a la alta densidad de caracoles y a su diversidad de microhábitats, registrados en el muestreo llevado a cabo durante febrero de 2007 que comprendió todos los cuerpos de agua lóticos de dicha cuenca (ver Capítulo 5).

En cada tramo se registró el pH, el oxígeno disuelto (porcentaje de saturación), la conductividad ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$) y la turbidez (NTU) con un multímetro digital (Horiba[®] U-10) y también la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) del agua a intervalos de 5 min con un dispositivo de registro continuo (Hobo[®]). Los tramos, de aproximadamente 50 m de longitud, fueron inspeccionados en su totalidad recorriendo transectas perpendiculares a la orilla ubicadas secuencialmente en dirección aguas arriba, buscando los caracoles visualmente, con la ayuda de una máscara de buceo, o por el tacto entre la vegetación o en el sustrato. Todos los caracoles encontrados fueron medidos con un calibre Vernier.

En el punto en el cual fue hallado cada caracol se registró la profundidad (PR, m), la distancia al sustrato emergente más cercano (DE, m), la distancia a la orilla (DO, m), la velocidad promedio de la corriente (VP, $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) y el tipo de sustrato inorgánico (SI) y orgánico (SO). La velocidad de la corriente fue medida con un flujómetro digital (FP101 Global Water[®]) cuyo umbral de medición es

0.1 m.s⁻¹, razón por la cual las velocidades por debajo de dicho valor fueron consideradas como cero. El sustrato inorgánico dominante se categorizó mediante una escala ordinal de acuerdo al tamaño de las partículas: 1 (sapropel y limo), 2 (arena y grava), 3 (guijarros y rodados) y 4 (tosca o sustrato fino consolidado). Para categorizar el sustrato orgánico se utilizó una escala arbitraria: 1 (sin sustrato orgánico), 2 (macrófitas sumergidas, algas, musgos), 3 (macrófitas emergentes) y 4 (raíces y detritos vegetales). Las especies comprendidas dentro de la categoría 2 fueron: *Potamogeton* sp., *Batrachospermum* sp. y algas filamentosas no identificadas; *Potamogeton* sp. es una macrófita sumergida cuyas hojas alcanzan normalmente la superficie del agua (*i.e.* puede actuar como sustrato emergente). Las especies comprendidas dentro de la categoría 3 fueron: *Ludwigia* sp., *Cyperus* sp., *Hydrocotyle bonariensis* y una Brassicacea indeterminada.

Para estimar la disponibilidad de puntos con diferentes características (Utzinger & Tanner, 2000), luego de recolectar los caracoles las mismas variables fueron obtenidas a partir de una serie de puntos dispuestos de forma sistemática, separados cada 1-1.5 m y ubicados en transectas distribuidas homogéneamente a lo largo del tramo (separadas 2 m entre sí).

4.2.2. Análisis estadístico

Las distribuciones de frecuencias de cada variable ambiental continua fueron comparadas entre los puntos con caracoles y los ubicados de forma sistemática mediante el test Z de Kolmogorov-Smirnov; para las variables discretas se utilizó una prueba X² de Independencia (Utzinger & Tanner, 2000).

El uso de distintos microhábitats fue estimado a partir de una adaptación del índice de Jacobs (Utzinger *et al.*, 1997), el cual fue originalmente utilizado para

cuantificar la elección de distintos tipos de alimento independientemente de su abundancia relativa (Jacobs, 1974). El índice se calculó como:

$$D = \frac{r - p}{(r + p) - 2rp} ,$$

donde r es la proporción de caracoles encontrados en determinado microhábitat y p es la proporción de puntos disponibles correspondiente a dicho microhábitat. Los valores de D varían entre 1 y -1; los valores negativos indican que dicho microhábitat es usado en menor proporción que lo esperado según su disponibilidad, los positivos indican que es usado en mayor proporción que la esperada y los cercanos a cero que es usado según lo esperado.

Para analizar el efecto de las variables ambientales conjuntamente, se realizó un análisis discriminante paso a paso que produce una combinación lineal de variables que maximizan la distancia entre los puntos con *P. canaliculata* y los puntos sistemáticos. Se utilizaron sólo las variables cuantitativas, las cuales fueron incluidas una por una de acuerdo a su poder discriminante individual y fueron mantenidas o removidas luego de evaluar si mejoraban o no el poder discriminante total. Para investigar la relación entre dichas variables, se realizó un Análisis de Componentes Principales utilizando matriz de correlación.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Tramo I arroyo Pigüé (PI3)

En este tramo se encontraron 60 caracoles (largo total medio: 38.65 mm, rango: 21-47 mm) y se tomaron 100 puntos sistemáticos. Este tramo se caracterizó por una longitud de 46 m, entre 3 y 8.9 m de ancho, una profundidad máxima de 0.36 a 1.50 m y una velocidad de la corriente que varió entre 0 y 1.61 m.s⁻¹. Durante el muestreo, la temperatura del agua fluctuó entre 20.9 y 21.3°C (media: 21.1°C); el pH fue de 8.4, la conductividad 0.98 mS.cm⁻¹, la turbidez 19.67 NTU y el oxígeno disuelto se mantuvo alrededor del nivel de saturación (media: 99.9%, rango: 99.8-100.2%). La vegetación acuática presente en el tramo estuvo constituida fundamentalmente por *Potamogeton* sp., *Batrachospermum* sp., algas filamentosas no identificadas y en zonas poco profundas *Hydrocotyle bonariensis*. Los márgenes del cauce estuvieron formados por barrancas de 2 m de altura en casi su totalidad y presentaron una única especie arbórea, *Salix viminalis*, cuyos ejemplares se encontraron en parte sobre el cauce. Otra especie de gasterópodo encontrada en grandes cantidades en este tramo fue el pulmonado *Chilina parchappii*.

En los puntos en los cuales fueron hallados los caracoles (largo total medio: 38.65 mm, rango: 21-47 mm), se registraron profundidades ligeramente menores en promedio que en los puntos ubicados sistemáticamente, aunque las diferencias fueron sólo marginalmente significativas (0.486 ± 0.057 m (media \pm ES) y 0.604 ± 0.042 m, respectivamente; $Z = 1.327$; $p = 0.059$). Las distancias al sustrato emergente más cercano registradas para los caracoles fueron significativamente menores que las correspondientes a los puntos sistemáticos (0.188 ± 0.071 m y 0.673 ± 0.072 m; $Z = 3.511$, $p < 0.001$),

hallándose preferentemente a distancias menores a 0.5 m y en muy baja proporción a distancias mayores (Figura 4.1); el 83.3% de los caracoles fueron hallados sobre algún sustrato emergente (*i.e.* la distancia fue cero), en su mayoría macrófitas. La misma situación se observó con la distancia a la orilla (1.082 ± 0.139 y 1.273 ± 0.096 m; $Z = 1.368$, $p = 0.047$), ya que los caracoles se encontraron mayormente a distancias menores a 1 m.

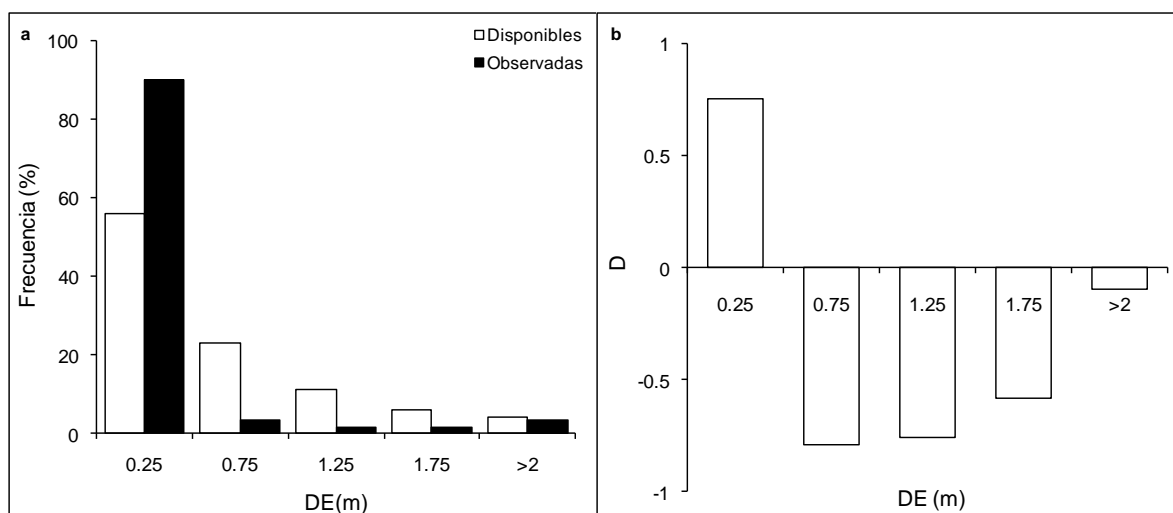


Figura 4.1. Distancias al sustrato emergente más cercano (DE) correspondientes al tramo I del arroyo Pigüé (PI3); **a)** Frecuencias de distancias observadas para los caracoles y distancias disponibles correspondientes a los puntos ubicados de manera sistemática y **b)** Índice de Jacobs (D).

La velocidad promedio de la corriente fue menor en los puntos ocupados por caracoles que en los ubicados sistemáticamente (0.029 ± 0.009 y 0.401 ± 0.038 m.s⁻¹, respectivamente; $Z = 3.756$, $p < 0.001$; Figura 4.2); todos los caracoles fueron encontrado en puntos con velocidades menores a 0.3 m.s⁻¹ (el 81.7% de los caracoles fue encontrado en puntos sin corriente), mientras que en los puntos sistemáticos se registraron velocidades de hasta 1.61 m.s⁻¹.

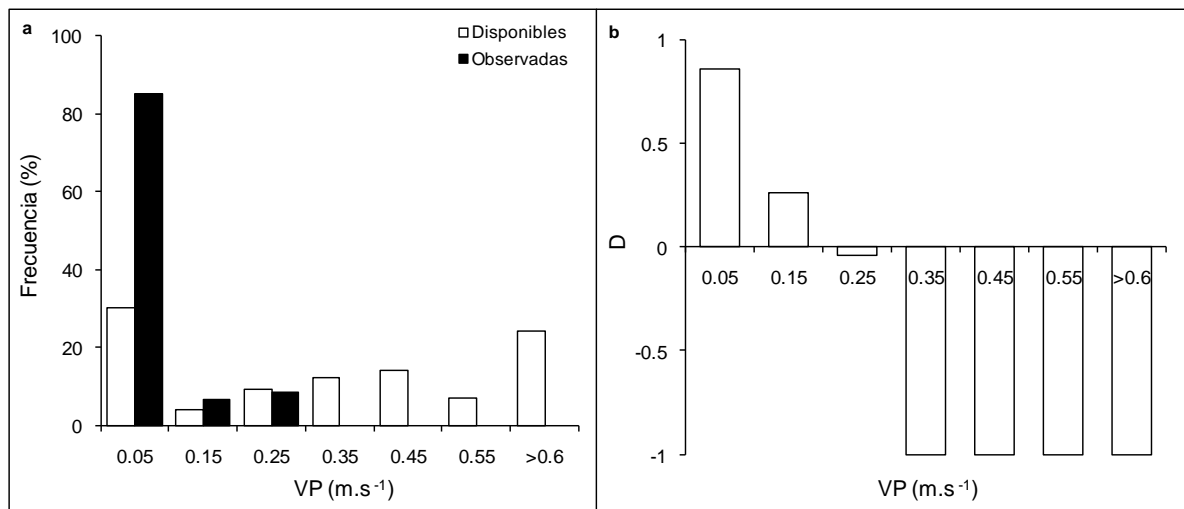


Figura 4.2. Velocidades promedio de la corriente (VP) correspondientes al tramo I del arroyo Pigüé (PI3); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

Con respecto al sustrato inorgánico, los caracoles se encontraron en una frecuencia mayor a la esperada asociados al sustrato más fino o sapropel (73% de los casos) y en una menor a la esperada en puntos con tosca, arena y grava (test de Independencia, $X^2 = 56.46$, $p < 0.001$; Figura 4.3); en este tramo no se registraron guijarros ni rodados. Los tipos de sustrato orgánico en los cuales fueron encontrados en mayor proporción fueron las macrófitas sumergidas y las algas, mientras que en los puntos desprovistos de material orgánico se encontraron en menor cantidad ($X^2 = 31.51$, $p < 0.001$; Figura 4.4); tanto en los puntos sistemáticos como en los puntos con caracoles no se registraron macrófitas emergentes.

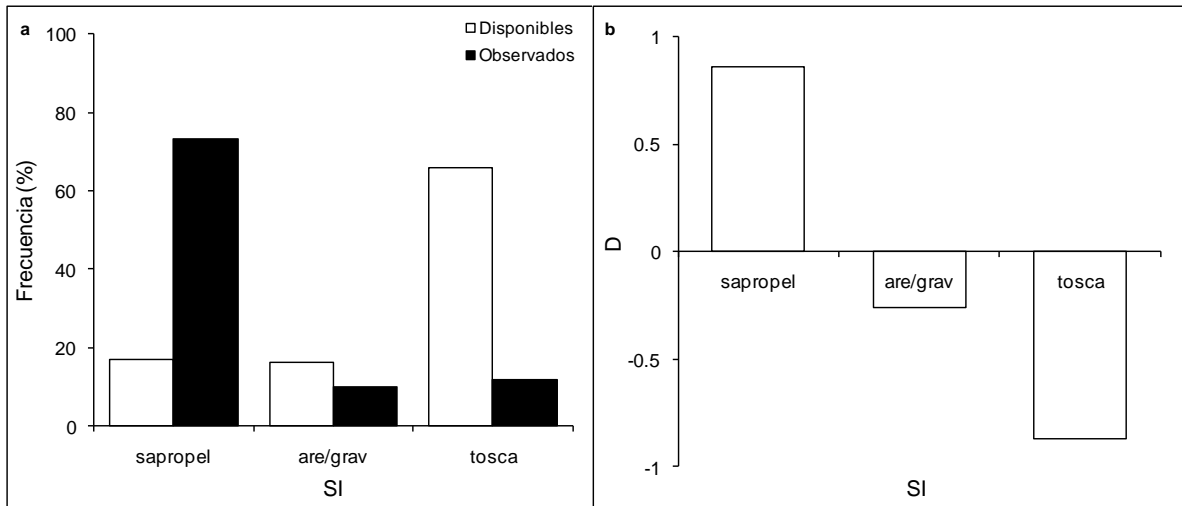


Figura 4.3. Sustratos inorgánicos dominantes (SI) registrados en el tramo I del arroyo Pigüé (PI3); **a**) Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b**) Índice de Jacobs (D).

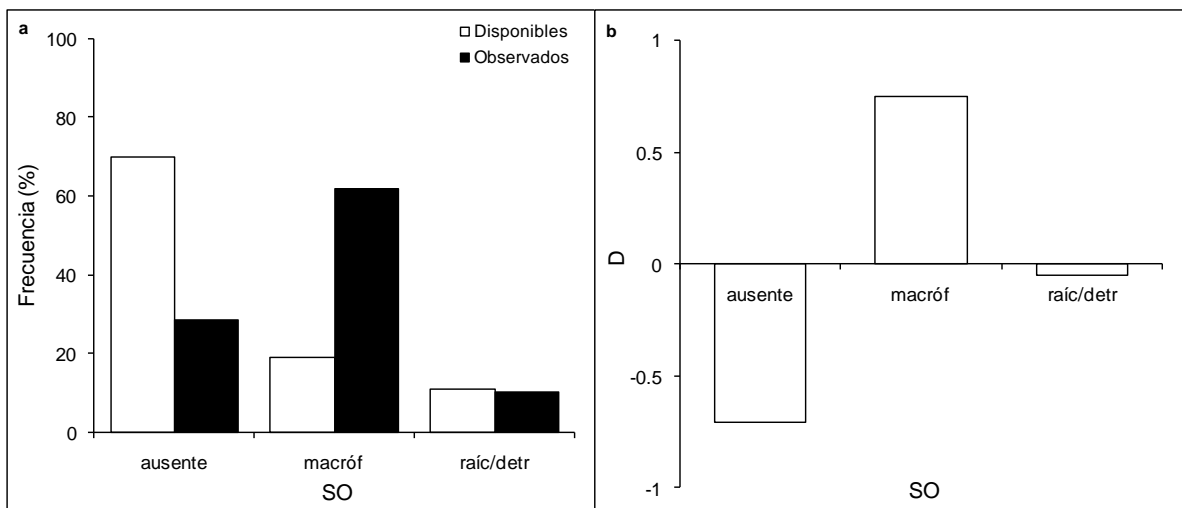


Figura 4.4. Sustratos orgánicos dominantes (SO) registrados en el tramo I del arroyo Pigüé (PI3); **a**) Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b**) Índice de Jacobs (D).

Los puntos donde se hallaron los caracoles fueron discriminados de los puntos sistemáticos por la velocidad de la corriente y la distancia al sustrato emergente más cercano (λ de Wilks = 0.708, $p < 0.0001$; Figura 4.5). Los puntos con caracoles se caracterizaron por velocidades de la corriente nulas o muy bajas y por una escasa distancia al sustrato emergente más cercano. El rango de

valores del *score* discriminante es más amplio en el caso de los puntos sistemáticos pero se superpone completamente con el correspondiente a los puntos con caracoles. Esto indica que los puntos sistemáticos representan todos los tipos de microhábitat disponibles y que sólo los que presentan un *score* superior a 1.25 serían puntos inhabitables o no utilizados por los caracoles.

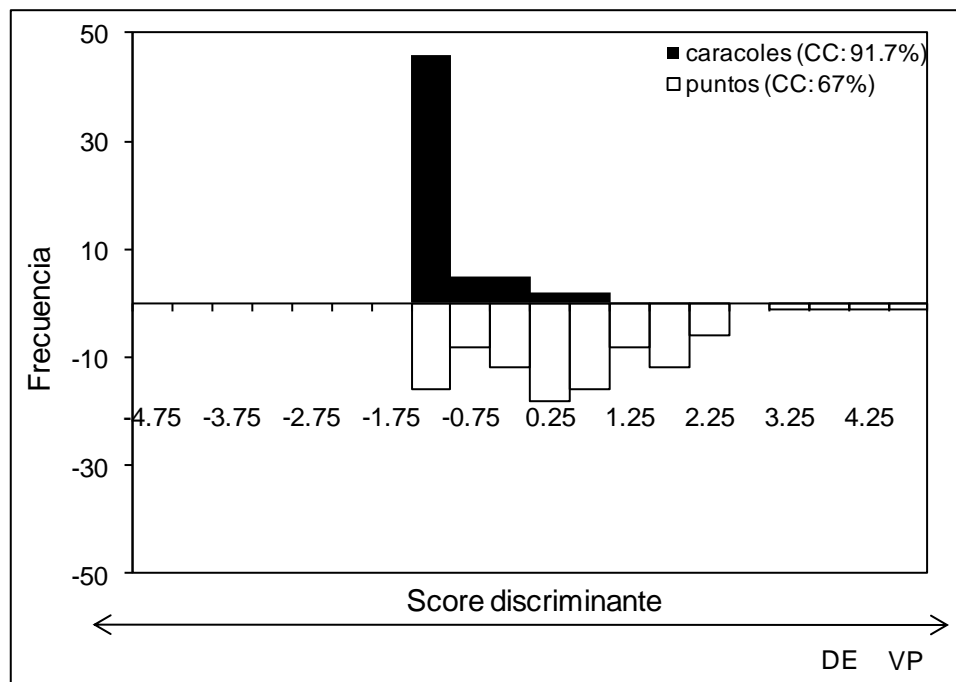


Figura 4.5. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los puntos con caracoles ($n = 60$) y los puntos sistemáticos ($n = 100$) pertenecientes al sitio PI3 (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados; DE: distancia al sustrato emergente más cercano; VP: velocidad de la corriente).

Los dos primeros componentes principales acumularon un 80.7% de la varianza y en el plano de dichos componentes se obtuvo una buena representación de todas las variables (porcentajes de reconstrucción mayores al 74%). La velocidad de la corriente se relacionó negativamente con la distancia a la orilla y la profundidad, las cuales a su vez mostraron una alta correlación entre sí (Figura 4.6); esto refleja que los puntos más cercanos a la orilla son los más someros y los que soportan menores velocidades de la corriente.

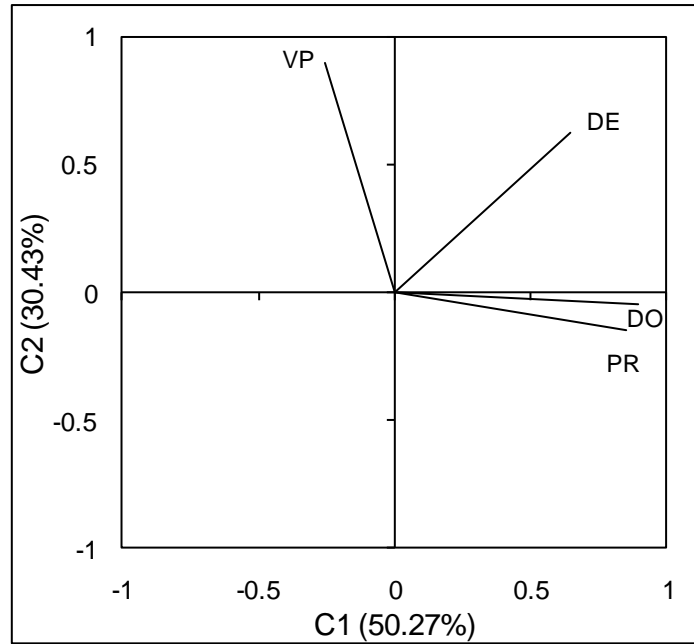


Figura 4.6. Correlación entre los dos primeros componentes principales (CP) y las variables ambientales continuas registradas en los puntos sistemáticos del sitio PI3 (VP: velocidad de la corriente; DE: distancia al sustrato emergente más cercano; DO: distancia a la orilla; PR: profundidad).

4.3.2. Arroyo Guaminí (GU1)

En este tramo se encontraron 81 caracoles (largo total medio: 41.06 mm, rango: 22.5-53 mm) y se tomaron 127 puntos sistemáticos. El tramo muestreado en este arroyo se caracterizó por una longitud de 47 m, un ancho de 3.3 a 7.8 m, una profundidad máxima que varió entre 0.2 y 1 m y una velocidad de la corriente de 0 a 1.59 m.s⁻¹. La temperatura del agua fluctuó entre 19.4 y 22.9°C (media: 20.9°C), el pH fue de 8.6, la conductividad de 0.76 mS.cm⁻¹ y la turbidez 39.3 NTU. El oxígeno disuelto se halló cerca del nivel de saturación (media: 100.4%, rango: 99.6-101.2%). Las especies de macrófitas presentes en el tramo fueron *Potamogeton* sp., una Brassicacea indeterminada e *Hydrocotyle bonariensis* en las regiones más someras. En la orilla, compuesta casi totalmente por barrancas de 2 m de altura en promedio, se registraron ejemplares de dos

especies de árboles, *Salix humboldtiana* y *Populus alba*. La única otra especie de gasterópodo registrada en este tramo fue *Chilina parchappii*.

Los caracoles no mostraron una asociación clara con ningún rango de profundidades; no se hallaron diferencias significativas entre los valores registrados en los puntos con *P. canaliculata* y en los ubicados sistemáticamente (0.335 ± 0.029 m y 0.363 ± 0.023 m, respectivamente; $Z = 1.103$, $p = 0.175$). La distancia registrada desde los caracoles a la orilla fue significativamente menor que aquella registrada desde los puntos sistemáticos (0.601 ± 0.074 m y 1.367 ± 0.083 m, respectivamente; $Z = 2.978$, $p < 0.001$); el 79% de los caracoles fueron encontrados a distancias a la orilla menores a 1 m. El mismo resultado se obtuvo con la distancia al sustrato emergente más cercano (0.396 ± 0.072 m y 0.734 ± 0.075 m; $Z = 1.697$, $p = 0.006$); la mayoría de los caracoles (75.3%) fueron encontrados a distancias menores a 0.5 m (Figura 4.7).

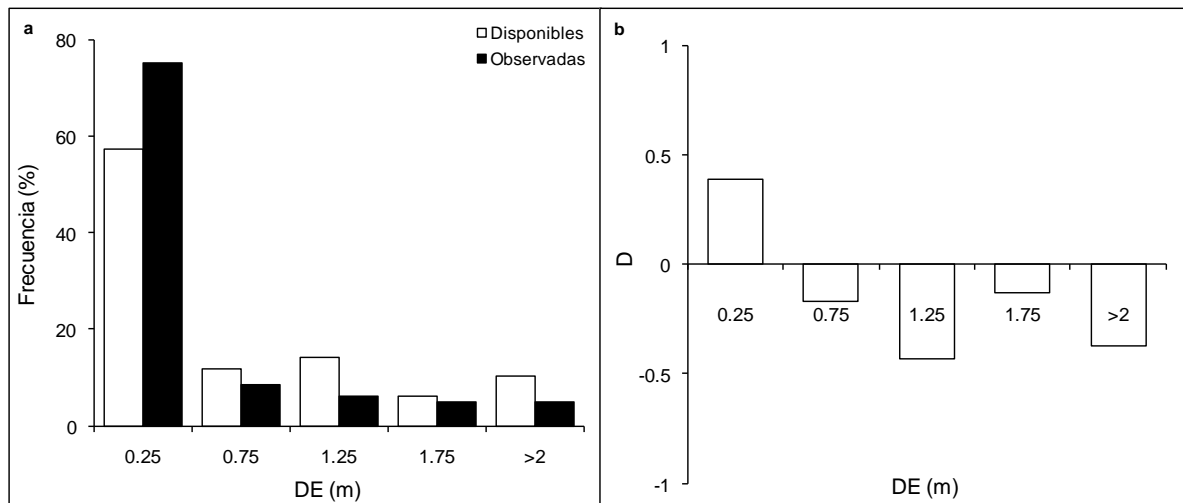


Figura 4.7. Distancias al sustrato emergente más cercano (DE) correspondientes al arroyo Guaminí (GU1); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

Los caracoles fueron encontrados en puntos con velocidades promedio de la corriente menores a las registradas en los puntos sistemáticos

($0.068 \pm 0.013 \text{ m.s}^{-1}$ y $0.312 \pm 0.035 \text{ m.s}^{-1}$, respectivamente; $Z = 2.508$, $p < 0.001$). El 96.3% de los caracoles se localizaron en puntos con velocidades menores a 0.3 m.s^{-1} (Figura 4.8), mientras que los puntos con velocidades mayores fueron usados en una proporción claramente menor a su disponibilidad. Velocidades de la corriente mayores a 0.63 m.s^{-1} fueron registradas únicamente en puntos poco profundos, con guijarros y rodados y *Potamogeton* sp.

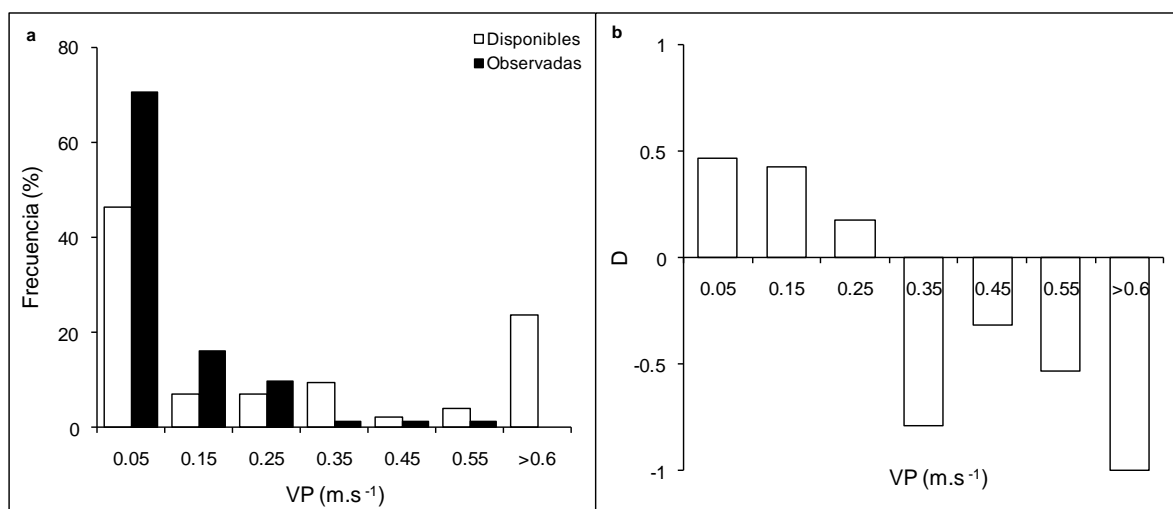


Figura 4.8. Velocidades promedio de la corriente (VP) correspondientes al arroyo Guaminí (GU1); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

En relación al sustrato inorgánico, los caracoles mostraron una asociación positiva con los puntos con sapropel, mientras que los puntos con guijarros y rodados fueron usados en menor proporción en relación a su disponibilidad ($\chi^2 = 42.37$, $p < 0.001$; Figura 4.9); los puntos con arena o grava y con tosca fueron utilizados de acuerdo a su disponibilidad. En el caso del sustrato orgánico, se encontraron diferencias significativas entre los puntos con caracoles y los sistemáticos ($\chi^2 = 28.11$, $p < 0.001$; Figura 4.10); los caracoles fueron encontrados en mayor proporción en relación a su disponibilidad en puntos con macrófitas emergentes, con raíces y detritos y sin sustrato orgánico, mientras que

se hallaron en menor proporción en los puntos con macrófitas sumergidas. En el 95.2% de los casos, las macrófitas sumergidas se encontraron en los puntos poco profundos con guijarros y rodados, mencionados anteriormente por poseer las mayores velocidades.

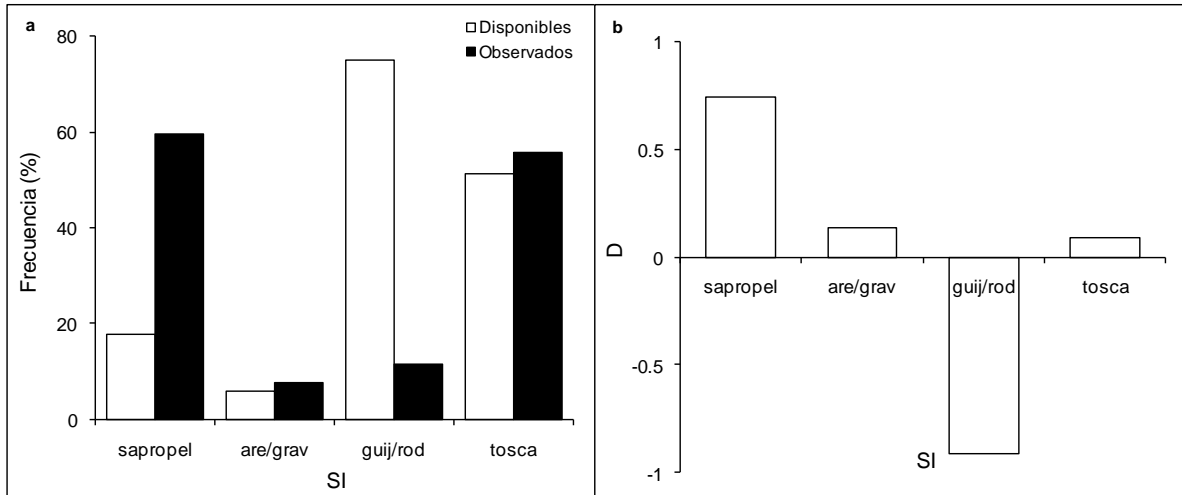


Figura 4.9. Sustratos inorgánicos dominantes (SI) registrados en el arroyo Guaminí (GU1); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

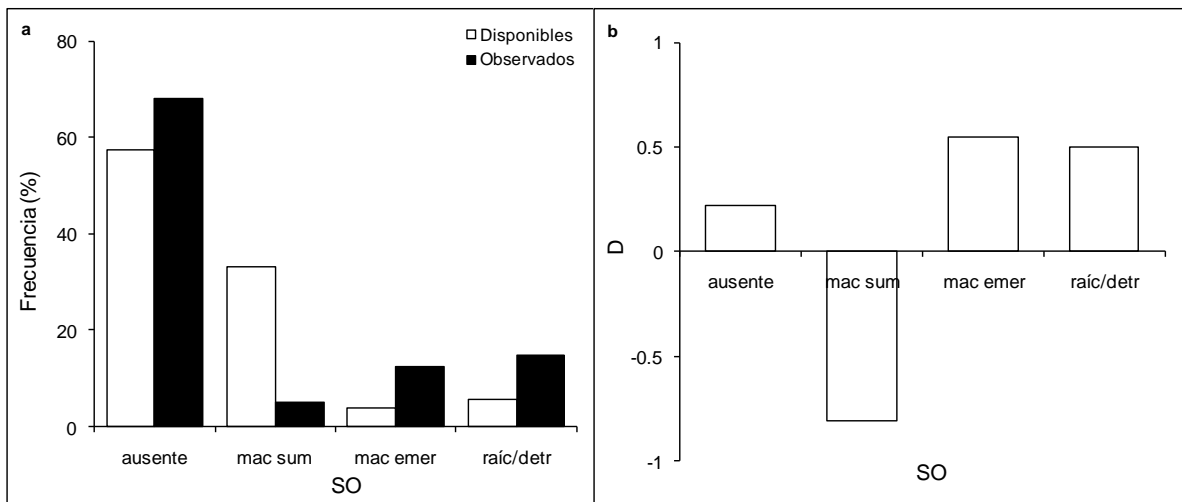


Figura 4.10. Sustratos orgánicos dominantes (SO) registrados en el arroyo Guaminí (GU1); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

La distancia a la orilla y la velocidad de la corriente discriminaron entre los puntos donde se encontraron los caracoles y los puntos sistemáticos (λ de

Wilks = 0.783, $p < 0.0001$; Figura 4.11). Los puntos con caracoles se caracterizaron por un rango más estrecho y valores promedio menores para ambas variables.

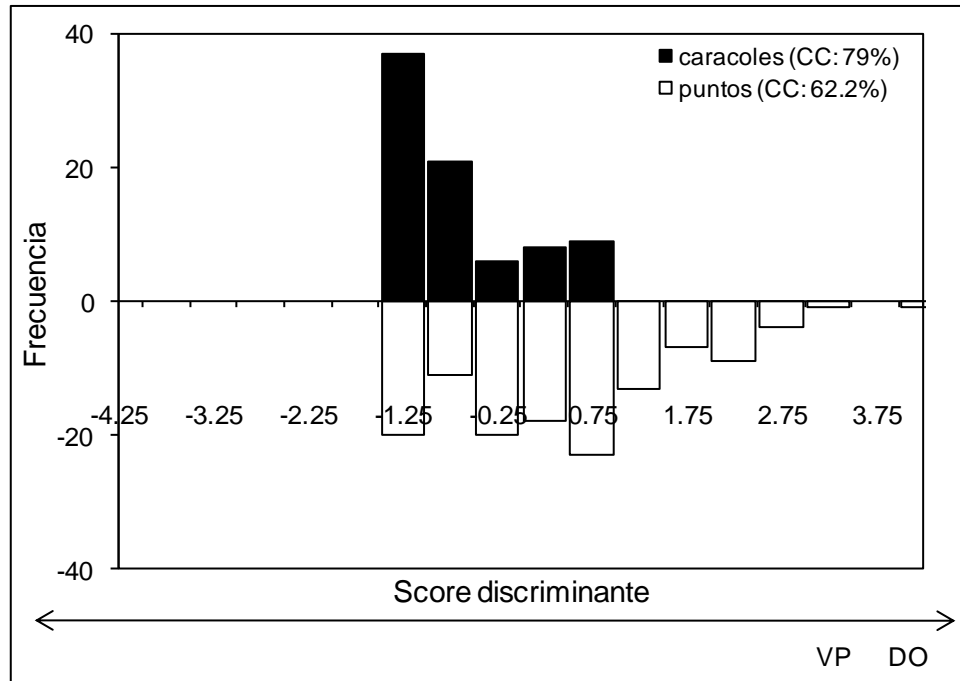


Figura 4.11. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los puntos con caracoles ($n = 81$) y los puntos sistemáticos ($n = 127$) pertenecientes al sitio GU1 (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados; VP: Velocidad de la corriente; DO: distancia a la orilla).

Los dos primeros componentes principales acumularon un 82.1% de la varianza y en el plano de dichos componentes se obtuvo una buena representación de todas las variables (porcentaje de reconstrucción mayor al 79%). La velocidad de la corriente se relacionó negativamente con la distancia al sustrato emergente y la profundidad pero no mostró una correlación importante con la distancia a la orilla; por otra parte, la profundidad y la distancia a la orilla estuvieron incorreladas (Figura 4.12). Estas correlaciones pueden explicarse a partir de los dos segmentos bien diferenciados que presentó este tramo: uno más

profundo y con velocidades de la corriente casi nulas y otro muy correntoso con una profundidad relativamente baja y que casi no cambia al alejarse de la orilla.

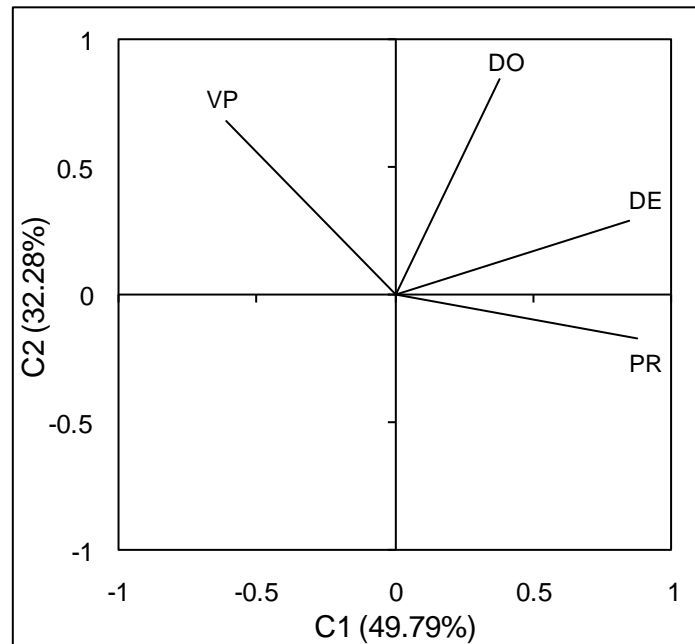


Figura 4.12. Correlación entre los dos primeros componentes principales (CP) y las variables ambientales registradas en los puntos sistemáticos del sitio GU1 (VP: velocidad de la corriente; DO: distancia a la orilla; DE: distancia al sustrato emergente más cercano; PR: profundidad).

4.3.3. Tramo II arroyo Pigüé (PI2)

Este tramo fue seleccionado para investigar fundamentalmente la dependencia de los caracoles del acceso al aire, ya que se trata de un tramo mucho más ancho que los anteriores, con sólo dos tipos de sustrato y muy poca corriente. Dichas características lo convierten en un tramo en el cual se puede evaluar en mayor detalle si existen diferencias entre las distancias a la orilla registradas en los puntos con caracoles y en los puntos sistemáticos.

En este tramo se encontraron 40 caracoles (largo total medio: 40.36 mm, rango: 15-59 mm) y se tomaron 160 puntos sistemáticos. El ancho del tramo varió entre 11.1 y 15.3 m, la profundidad máxima entre 1.1 y 1.5 m y la longitud del

mismo fue de 56 m. En todos los puntos, la velocidad de la corriente se encontró por debajo del umbral de medición del flujómetro utilizado ($0.1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), por lo cual no fue considerada en los análisis. La temperatura del agua varió entre 22.8 y 24.8°C (media: 23.8°C), el pH fue de 8.0, la conductividad de $0.78 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$, la turbidez 91 NTU y el oxígeno disuelto se mantuvo alrededor del nivel de saturación (media: 101.35%, rango: 98.9-104%). Las macrófitas presentes en este tramo fueron *Ludwigia* sp. y en las partes más someras *Cyperus* sp. e *Hydrocotyle bonariensis*. Las márgenes del tramo se caracterizaron por barrancas de 1 m de altura en aproximadamente un 40% de la extensión y por playas limo-arenosas en el resto; no se registró ninguna especie arbórea. Otras especies de gasterópodos encontradas en este tramo fueron *Chilina parchappii* y *Gundlachia concentrica*.

No se hallaron diferencias entre las profundidades registradas en los puntos con caracoles y las medidas en los puntos sistemáticos ($0.642 \pm 0.053 \text{ m}$ y $0.697 \pm 0.032 \text{ m}$, respectivamente; $Z = 1.131$, $p = 0.155$). Las distancias de los caracoles al sustrato emergente más cercano y a la orilla fueron significativamente menores que aquellas correspondientes a los puntos sistemáticos ($1.46 \pm 0.231 \text{ m}$ y $2.787 \pm 0.167 \text{ m}$; $Z = 1.980$, $p = 0.001$ y $2.461 \pm 0.187 \text{ m}$ y $3.067 \pm 0.153 \text{ m}$; $Z = .556$, $p = 0.016$, respectivamente). El 95% de los caracoles se encontraron a menos de 3 m del sustrato emergente más cercano; los puntos ubicados a dichas distancias fueron utilizados en una proporción mayor que su disponibilidad (Figura 4.13). Para la distancia a la orilla se encontró un patrón similar, con la mayoría de los caracoles ubicados a distancias de entre 1 y 3 m, pero diferenciándose del anterior en que los puntos

ubicados a distancias a la orilla menores a 1 m fueron usados en menor proporción que su disponibilidad (Figura 4.14).

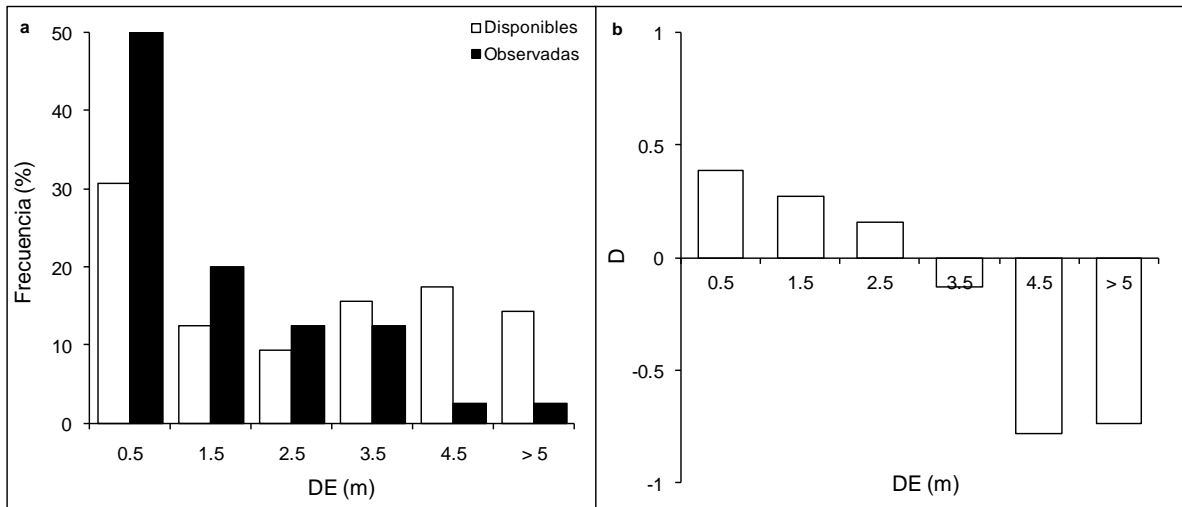


Figura 4.13. Distancias al sustrato emergente más cercano (DE) correspondientes al tramo II del arroyo Pigüé (PI2); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

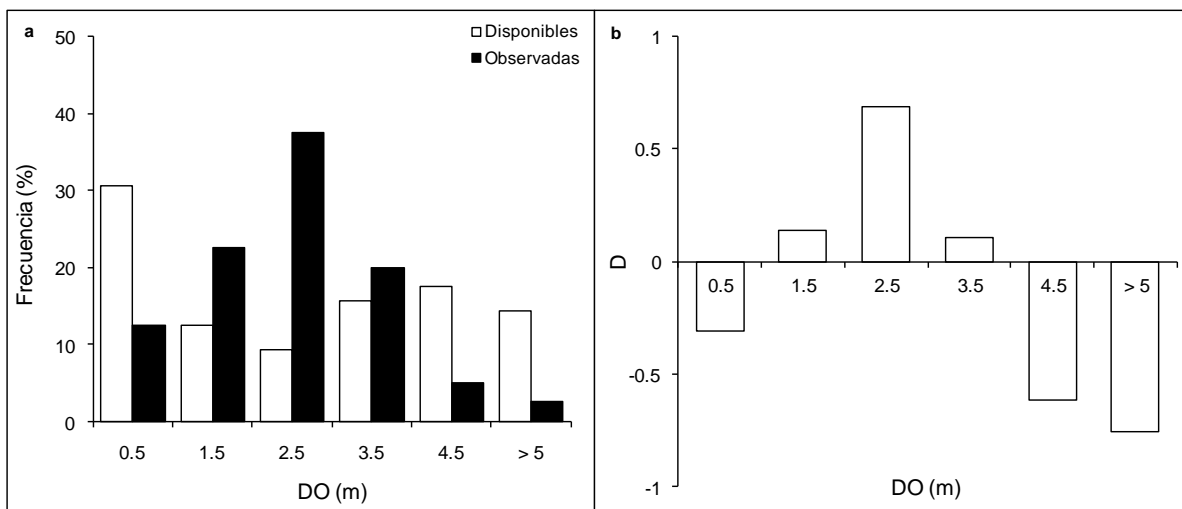


Figura 4.14. Distancias a la orilla (DO) correspondientes al tramo II del arroyo Pigüé (PI2); **a)** Frecuencias observadas para los caracoles y disponibles correspondientes a los puntos sistemáticos y **b)** Índice de Jacobs (D).

La distribución de los caracoles en relación a los tipos de sustrato inorgánico presentes en este tramo (tosca vs. sapropel) fue proporcional a su disponibilidad

($X^2 = 0.137$, $p = 0.711$), así como también lo fue para la distribución en relación a la presencia vs. ausencia de macrófitas ($X^2 = 0.286$, $p = 0.593$).

Los puntos donde se hallaron los caracoles fueron discriminados de los puntos sistemáticos por la distancia al sustrato emergente y la distancia a la orilla (λ de Wilks = 0.807, $p < 0.0001$; Figura 4.15).

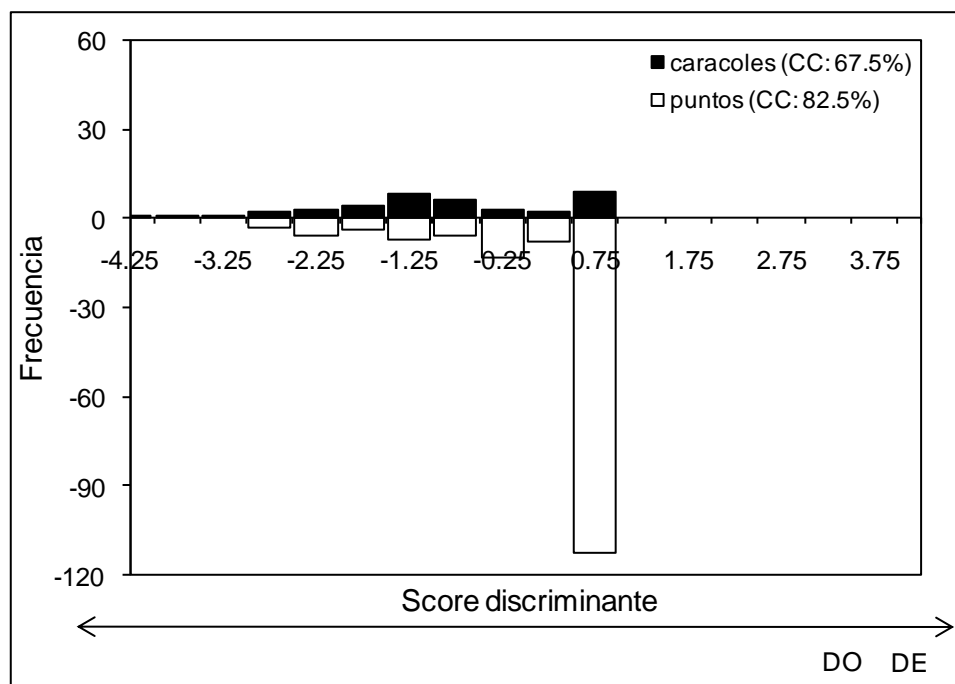


Figura 4.15. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los puntos con caracoles ($n = 40$) y los puntos sistemáticos ($n = 160$) pertenecientes al sitio PI2 (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados; DO: distancia a la orilla, DE: distancia al sustrato emergente más cercano).

Los dos primeros componentes principales acumularon un 98.9% de la varianza y en el plano de dichos componentes se obtiene una muy buena representación de todas las variables (porcentaje de reconstrucción mayor al 98%). La distancia al sustrato emergente y la distancia a la orilla mostraron una alta correlación (Figura 4.16) y esto se debe a que la mayoría de las macrófitas consideradas como sustrato emergente se encontraron muy cerca de la orilla o, en su defecto, el sustrato emergente más cercano fue la orilla. A su vez, ambas

distancias se relacionaron positivamente con la profundidad, lo que refleja el perfil del fondo de este tramo, en el cual la profundidad aumenta hacia el centro del cauce.

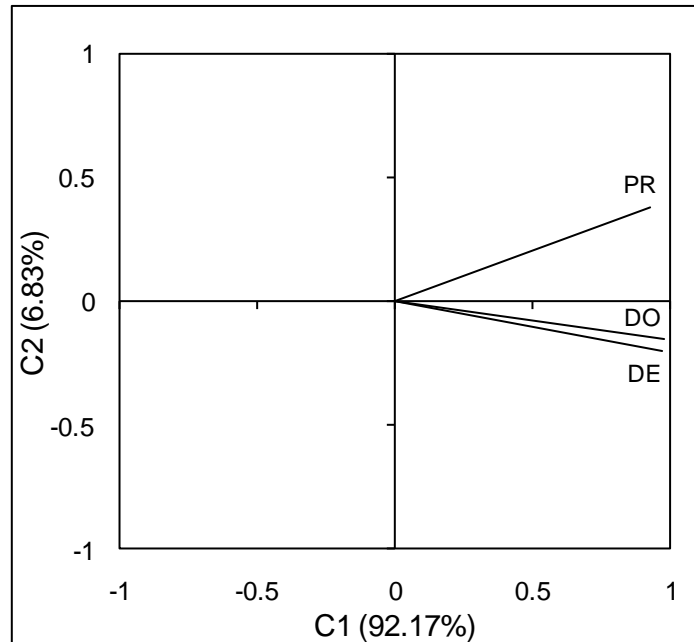


Figura 4.16. Correlación entre los dos primeros componentes principales (CP) y las variables ambientales registradas en los puntos sistemáticos del sitio PI2 (PR: profundidad; DO: distancia a la orilla; DE: distancia al sustrato emergente más cercano)

4.4. DISCUSIÓN

A pesar de que los tres tramos estudiados presentaron condiciones ambientales bastante disímiles a pequeña escala, los resultados encontrados fueron muy semejantes entre sí. Los puntos ocupados por los caracoles difirieron en todas las variables ambientales registradas en relación a su disponibilidad, con excepción de la profundidad. Los caracoles se encontraron a distancias del sustrato emergente menores a entre 0.5 y 3 m, dependiendo del ancho máximo del cauce (rango: 7.8 a 15.3 m) y a distancias a la orilla menores a 1-3 m; en el tramo PI2 se registró, además, una menor concentración de individuos en el primer metro de orilla. En relación a la corriente, los puntos mayormente ocupados fueron aquellos con velocidades menores a $0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (rango total: $0\text{-}1.61 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). Los caracoles fueron hallados más frecuentemente asociados a sustratos inorgánicos finos (limo, sapropel) que a los más gruesos (grava, guijarros, rodados). Entre los sustratos orgánicos, los más frecuentemente ocupados fueron aquellos con macrófitas o ricos en detritos vegetales, aunque fueron poco frecuentes en puntos con macrófitas sumergidas asociadas a fuertes corrientes.

No se encontraron diferencias entre las profundidades de los puntos con *P. canaliculata* y las de los medidos sistemáticamente (aunque para esta variable en el sitio PI3 se encontraron diferencias marginalmente significativas). Existen reportes de que en sitios con profundidades mayores a 0.5 m disminuye la densidad de *P. canaliculata*, tanto en ambientes naturales (ríos) como artificiales (arrozales y canales) de Japón (Ichinose *et al.*, 2000); una situación similar se observó para *P. paludosa* en Florida (Darby *et al.*, 2002) y *P. insularum* en Texas (Burlakova *et al.*, 2010), ya que los ejemplares de ambas especies habitan

generalmente sitios con profundidades menores a 0.5 m. Por otra parte, Teo (2004) describió para poblaciones de *P. canaliculata* de Malasia una disminución en la supervivencia y en la producción de huevos cuando la profundidad del agua superaba los 0.9 m. A pesar de que en algunos puntos se registraron profundidades mayores a las mencionadas anteriormente, la profundidad media correspondiente a todos los puntos sistemáticos medidos fue de sólo 0.56 m, sugiriendo que los tramos de los arroyos seleccionados no poseen la profundidad suficiente como para poder evidenciar algún efecto de dicha variable. Es probable que en los arroyos de esta cuenca la profundidad no sea una de las variables determinantes en el uso del hábitat, dado que en la mayoría de los casos se trata de cuerpos de agua someros (Capítulo 5).

La mayor concentración de caracoles cerca de sustratos emergentes y su escasez en el primer metro de orilla en el tramo PI2 ya fue discutida en el Capítulo 2. Del mismo modo, en los otros dos tramos investigados (PI3 y GU1) casi todos los caracoles fueron encontrados en las cercanías de la orilla o de algún sustrato emergente que, al igual que en el tramo PI2, en su mayoría fueron macrófitas. Similarmente, las poblaciones invasoras de *P. insularum* en el estado de Texas habitan generalmente zonas someras a lo largo de la orilla y con abundancia de macrófitas (Karatayev *et al.*, 2009; Burlakova *et al.*, 2010). En los cuerpos de agua lénticos habitados por *P. canaliculata* en Hong Kong (profundidad media: 0.66 m), Kwong *et al.* (2010) mencionaron que los caracoles se encontraban limitados principalmente a las márgenes donde hay una gran abundancia de macrófitas y el acceso a la superficie del agua para la respiración aérea no se encuentra limitado. En el estado de Río de Janeiro, Giovanelli *et al.* (2005) reportaron que *Pomacea* sp. habita pantanos de poca profundidad y con

abundancia de macrófitas. Guimarães (1981) describió cualitativamente el hábitat de *Pomacea haustum* (Reeve 1856) en distintos tipos de cuerpos de agua (arroyos, pantanos, cunetas, ríos, lagunas) y encontró que la profundidad de la zona marginal y la disponibilidad de macrófitas son determinantes de su microdistribución y de su abundancia ya que los caracoles de esta especie se concentraron en la zona marginal más somera (0.1-0.6 m de profundidad) que posee abundante vegetación. En todos estos casos, la asociación de los caracoles a microhábitats cercanos a la orilla probablemente se deba, al menos en parte, a la necesidad de ventilar periódicamente el pulmón (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2010).

En general, las macrófitas son utilizadas como alimento, como sustrato emergente para el desove y la respiración aérea (Capítulo 2) y en el caso de *P. haustum* se les atribuyó también un rol como refugio de las corrientes (Guimarães, 1981). Sin embargo, la capacidad de la vegetación de actuar como refugio dependerá del tipo de vegetación de que se trate, de las velocidades alcanzadas por la corriente y de otros componentes asociados del hábitat dado que, por ejemplo, los sitios caracterizados por poseer macrófitas sumergidas (en su mayoría *Potamogeton* sp.), sustrato rocoso y fuertes corrientes no fueron casi utilizados por *P. canaliculata*. Sand-Jensen & Mebus (1996) midieron la velocidad de la corriente alrededor y dentro de parches de distintas especies de macrófitas y encontraron que las especies que forman matas relativamente abiertas y poseen hojas acintadas, como es el caso de *Potamogeton*, poseen una morfología bien adaptada a los sitios con fuertes corrientes que habitan y son las que provocan las menores reducciones en la velocidad.

P. canaliculata también se encontró generalmente asociada a sitios con sustratos ricos en materia orgánica, como el sapropel, o con abundancia de macrófitas y detritos vegetales. En los arroyos de esta cuenca nunca se encontraron ejemplares de esta especie alimentándose de las macrófitas más comunes. Sin embargo, es muy probable que se encuentren asociados a la vegetación porque utilizan como alimento la capa de microorganismos o biofilm que se forma sobre la vegetación, sus partes en descomposición y el material detrítico producido, los cuales componen parte de la dieta natural de esta especie (Estebenet & Martín, 2002).

Por otra parte, en los arroyos Pigüé y Guaminí la gran mayoría de los caracoles fueron hallados en sitios con velocidades menores a $0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$; más aún, el 75% de los caracoles fueron hallados en sitios sin corriente. Ichinose *et al.* (2000) reportaron que la densidad de *P. canaliculata* disminuye a casi cero en sitios con velocidades de la corriente mayores a $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Similarmente, Camargo Maia (2005) encontró que los individuos de *P. canaliculata* del centro-oeste Brasileiro se hallan en mayores densidades en sitios con velocidades de la corriente bajas ($0.2\text{-}0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). En el estado de Río de Janeiro, *Pomacea* sp. no fue encontrada en canales ni arroyos, sino exclusivamente en cuerpos de agua lénticos (pantanos; Giovanelli *et al.*, 2005). La velocidad de la corriente puede tener un importante rol en la elección del hábitat, dado que fuertes corrientes pueden causar el desprendimiento del sustrato o de los caracoles; esto podría provocar la muerte por aplastamiento o abrasión, una disminución en el tamaño de la población (Lysne & Koetsier, 2006), o el desplazamiento hacia hábitats desfavorables (e.g. con poca disponibilidad de alimento y/o un elevado riesgo de predación; Holomuzki & Biggs, 2006).

Los sitios sin corriente más utilizados por *P. canaliculata* se localizan en la zona ribereña, a una distancia a la orilla menor a 0.6 m en promedio. En consecuencia, es muy probable que la asociación de esta especie a microhábitats cercanos a la orilla se encuentre influenciada tanto por la necesidad de ventilar periódicamente el pulmón (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2010) como por la preferencia por sitios de aguas calmas, aunque es muy difícil estimar la influencia relativa de cada uno de dichos factores. La asociación de *P. canaliculata* a sitios de aguas calmas podría deberse a las restricciones provocadas por la corriente en la actividad y el desplazamiento de los caracoles, dado que en ensayos en laboratorio (Capítulo 3) se determinó que pueden resistir velocidades de hasta $1.64 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, aunque durante un período de tiempo corto.

A pesar de las elevadas velocidades de desprendimiento, en relación a las velocidades registradas en los hábitats más utilizados por esta especie en su ambiente natural, dichos ensayos fueron realizados en un canal experimental con sustrato sólido y compacto, por lo cual no pudo evaluarse la posible remoción del sustrato a velocidades elevadas. En consecuencia, en un cuerpo de agua natural las velocidades limitantes probablemente sean menores a la velocidad de desprendimiento determinada en el laboratorio y dependerán del tipo de sustrato donde se encuentre el caracol. Los sustratos finos como el sapropel y el limo fueron los más utilizados por *P. canaliculata* y, al mismo tiempo, estuvieron asociados con corrientes muy suaves o nulas. Dicha asociación es esperable dado que si alguno de dichos sustratos se viera sometido continuamente a fuertes corrientes acabaría por ser arrastrado en dirección aguas abajo. Más aún, Moore (1964) reportó en dos especies de pulmonados una mayor proporción de

desprendimiento cuando se encontraban sobre arena o arcilla, sustratos en los cuales los caracoles presentaron dificultades para adherirse firmemente.

La mayoría de los sitios muestreados con guijarros y rodados se caracterizaron por velocidades de la corriente relativamente elevadas; por ejemplo, en los sitios con rodados como sustrato mayoritario del arroyo Guaminí, la velocidad promedio de la corriente fue de $0.65 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Estos sustratos gruesos permitirían una buena adhesión al sustrato (Moore, 1964) y, en consecuencia, una resistencia a la corriente similar a la registrada para esta especie en el canal artificial (Capítulo 3). Por lo tanto, puede concluirse que más allá de las velocidades que los caracoles son capaces de resistir en caso de quedar expuestos, los ambientes más corrientosos no serán mayormente utilizados debido probablemente al entorpecimiento provocado por la corriente durante la realización de sus actividades de rutina, como la alimentación, la respiración aérea (Capítulo 3) y la cópula. El tipo de sustrato y la velocidad de la corriente se encuentran íntimamente asociados en los ambientes lóticos, razón por la cual es prácticamente imposible interpretar el efecto de uno de estos factores sobre el uso del microhábitat sin tener en cuenta su relación con el otro.

Al analizar las variables cuantitativas conjuntamente se encontró que, ninguna variable por sí misma tenía el poder necesario como para discriminar los puntos con caracoles y los puntos sistemáticos. En los dos sitios donde la velocidad de la corriente era detectable (PI3 y GU1), esta variable junto a alguna de las distancias registradas (a la orilla o al sustrato emergente más cercano) fueron las que discriminaron entre ambos grupos. Este resultado apoya las conclusiones obtenidas a partir de los análisis univariados y sugiere que dichas

variables se encontrarían entre las más importantes en la elección o el uso de microhábitats por *P. canaliculata*.

5. DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN ENTRE Y DENTRO DE ARROYOS DE LA CUENCA DE LAS ENCADENADAS DEL OESTE

5.1. INTRODUCCIÓN

En la Argentina, la distribución de la malacofauna dulceacuícola ha sido investigada en la región centro-oeste del país (Ciocco & Scheibler, 2008; De Francesco & Hassan, 2009) y en la región pampeana (Martín, 1999; Pezzani & Poretti, 2005; Tietze & De Francesco, 2010). Los factores que determinan la presencia de *Pomacea canaliculata* a través de diferentes cuerpos de agua, tanto lóticos como lénticos, han sido estudiados en el centro y sur de la provincia de Buenos Aires, en el límite austral de su distribución natural, donde en general habita en ambientes no muy someros, de aguas calmas, con alta turbidez y una baja relación $\text{Na}^+ / (\text{K}^+ + \text{Mg}^{++})$ (Martín *et al.*, 2001). La distribución de *P. canaliculata* entre distintos cuerpos de agua también ha sido investigada en Hong Kong, luego de dos décadas de su introducción (Kwong *et al.*, 2008). Sin embargo, es poco lo que se conoce sobre los factores que determinan su distribución a una escala espacial más pequeña (*i.e.* entre sectores de un mismo cuerpo de agua). Los determinantes de la distribución de los gasterópodos de agua dulce son usualmente diferentes de acuerdo a la escala espacial que se considere (Lodge *et al.*, 1987; Crowl & Schnell, 1990).

La distribución de *P. canaliculata* en los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste es fuertemente agregada, hallándose comúnmente densas poblaciones en tramos de unos pocos metros, separados entre sí por varios kilómetros de cauce donde es difícil hallar caracoles o puestas de huevos (Martín P.R., comunicación personal). No obstante, no se cuenta hasta

el momento con ningún estudio sistemático que haya explorado las razones de dicho patrón de distribución.

El objetivo de este capítulo fue investigar los determinantes de la distribución de *P. canaliculata* entre y dentro de los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, identificando las variables ambientales que afectan su presencia y abundancia.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Muestreo

La región de muestreo se extendió desde los 36°56' S a los 37°41' S de latitud de norte a sur y desde los 61°43' W a los 62°39' W de longitud de este a oeste (Figura 5.1). El muestreo incluyó a todos los cuerpos de agua lóticos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, que se ubican en una zona principalmente agrícola-ganadera. Dicha cuenca comprende una serie de lagunas que van, de este a oeste, desde oligohalinas hasta hipersalinas y un grupo de arroyos de distinto caudal y longitud que desembocan en las mismas. Los arroyos se agrupan en siete subcuencas (de oeste a este):

- subcuenca del Pigüé, que incluye al arroyo tributario Curamalal Chico (CC) y al arroyo Pigüé (PI), el cual desemboca en la laguna Epecuén,
- arroyo Venado (VE) que desemboca en la laguna del Venado,
- subcuenca del Guaminí, conformada por el arroyo Corto (CT) que es un afluente del arroyo Guaminí (GU) y por el Malleo Leufú (MA) que actualmente se une al Guaminí muy cerca de su desembocadura en la laguna del Monte,
- arroyo Cochicó Chico (CO), el cual termina su curso en la laguna Cochicó,
- arroyo Curamalal Grande (CG), que desemboca en la laguna Alsina,
- arroyo Pescado (PE), el cual desemboca en la laguna Alsina y
- arroyo Sauce Corto (SC), que también desemboca en la laguna Alsina.

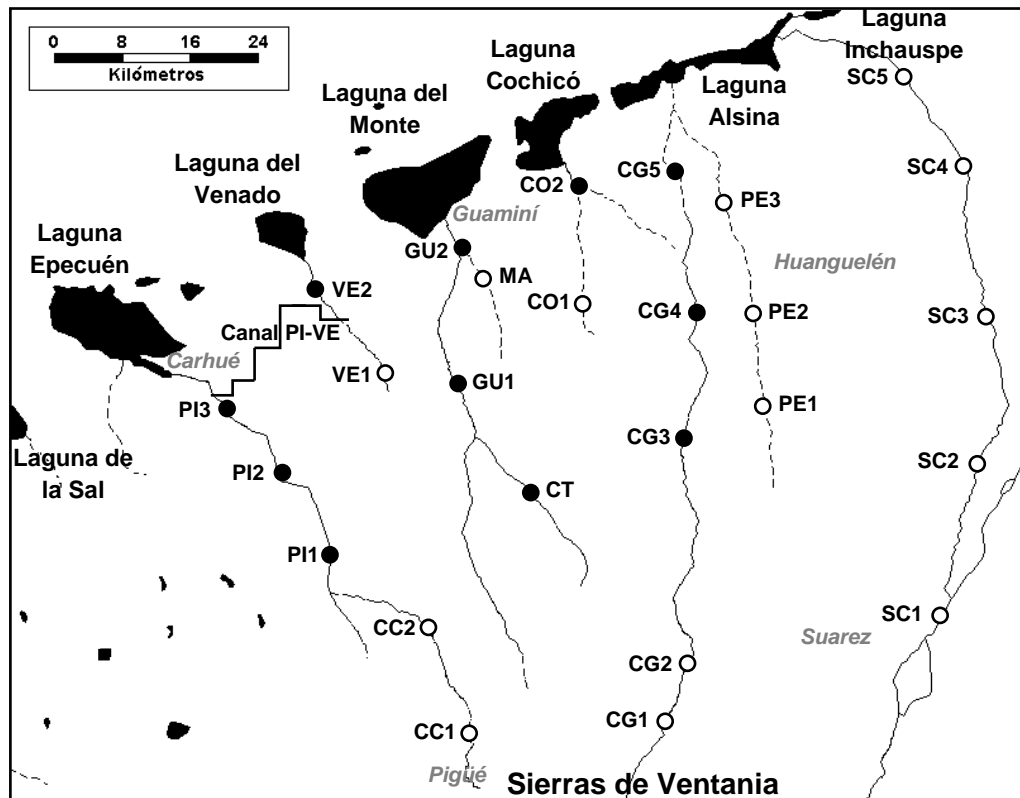


Figura 5.1. Mapa de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste mostrando los sitios de muestreo ($n = 26$); los círculos llenos y vacíos indican los sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*, respectivamente. Los arroyos muestreados fueron (de oeste a este): Curamalal Chico (CC), Pigüé (PI), Venado (VE), Corto (CT), Guaminí (GU), Malleo Leufú (MA), Cochicó Chico (CO), Curamalal Grande (CG), Pescado (PE) y Sauce Corto (SC). Las principales zonas urbanas de la región se encuentran señaladas con letra gris.

Además de los cursos naturales, durante la década de los '90 se construyó un canal que funciona como derivación del arroyo Pigüé hacia el arroyo Venado (PI-VE; Figura 5.1), el cual fue inaugurado en 1995 (Más D.H., comunicación personal, Dirección Provincial de Saneamiento y Obras Hidráulicas, Provincia de Buenos Aires) y previene las inundaciones provocadas por un aumento excesivo en el nivel de la laguna Epecuén. El canal posee fondo de sedimento natural, un ancho y una profundidad relativamente constantes (de aproximadamente 6 y 1 m,

respectivamente) y una corriente muy suave, la cual se encuentra por debajo del límite de detección del flujómetro utilizado ($0.1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$; FP101 Global Water®).

El muestreo se realizó durante el mes de Febrero de 2007 ya que, la estación reproductiva de *P. canaliculata* en esta región se extiende desde octubre hasta abril y durante febrero se ha registrado el máximo nivel de cópulas y oviposiciones (Burela *et al.*, 2004; Pizani *et al.*, 2005). Las puestas aéreas de huevos rosados de esta especie son una clara señal de la presencia de los caracoles, aun cuando se encuentren en bajas densidades (Martín *et al.*, 2001).

En cada subcuenca se seleccionaron de dos a cinco sitios distribuidos en forma homogénea a lo largo del recorrido desde las sierras del sistema de Ventania (cordón Curamalal) hasta las lagunas, dependiendo de las posibilidades de acceso por ruta o caminos vecinales; la posición de cada sitio se registró con un geoposicionador satelital. Los sitios considerados como habitados por *P. canaliculata* fueron aquellos donde se encontraron puestas de huevos o caracoles vivos. En los sitios en los cuales se hallaron poblaciones de *P. canaliculata* se muestrearon a su vez, dos o tres tramos de unos 20 m de longitud ubicados dentro de un radio no mayor a los 500 m y seleccionados para representar la diversidad de ambientes del sitio (distintos sustratos, vegetación acuática o ribereña, tipos de orilla, etc.); en los sitios sin *P. canaliculata* se muestreó un sólo tramo. Los sitios se representaron con las siglas del nombre del arroyo correspondiente (como se indicó más arriba) y un número creciente en sentido naciente-desembocadura (Figura 5.1); los tramos se indicaron con letras minúsculas (los sitios donde se muestreó un sólo tramo no incluyeron letra). Los muestreos se organizaron jerárquicamente en un total de 39 tramos pertenecientes a 26 sitios distribuidos en las siete subcuencas. En la Figura 5.2

se muestran imágenes de ocho de los sitios muestreados, donde se refleja la diversidad de ambientes presentes.



Figura 5.2. Imágenes de algunos de los sitios muestreados correspondientes a: **a)** CC1, **b)** CO2, **c)** PE1, **d)** GU1, **e)** PI3, **f)** PI2, **g)** CT y **h)** CG3.

En cada sitio, y en cada tramo cuando correspondiera, se inspeccionaron ambas riberas en busca de puestas de huevos depositadas sobre la vegetación, las barrancas y otros sustratos emergentes. Los sitios fueron recorridos completamente en dirección aguas arriba por dos personas (una en cada ribera), buscando los caracoles visualmente y mediante el tacto entre la vegetación sumergida y debajo de piedras; se registró *in situ* la talla y el sexo de todos los caracoles capturados, que luego fueron devueltos al agua. La abundancia relativa de caracoles se estimó en referencia al esfuerzo de muestreo estandarizado (número de caracoles capturados por hora por operador y número de puestas por metro de ribera; Martín *et al.*, 2001).

Además, se registró la presencia de otras especies de caracoles y la riqueza de especies de plantas acuáticas y su cobertura (%). Se estimó visualmente la disponibilidad de barrancas (% de la longitud del tramo) en la orilla para la oviposición y la cobertura arbórea (%) sobre el agua. Se registraron también las siguientes variables ambientales: ancho medio (m) del tramo, profundidad (m) y velocidad de la corriente ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) en el centro del cauce (con una varilla graduada y un flujómetro digital FP101 Global Water[®], respectivamente), pH, conductividad ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$), turbidez (NTU) y temperatura ($^{\circ}\text{C}$) (con un multímetro digital Horiba[®] U-10). Una muestra de un litro de agua subsuperficial se formolizó y conservó para la determinación de las concentraciones ($\text{mEq}\cdot\text{l}^{-1}$) de iones principales (Na^{+} , K^{+} , Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^{-} , SO_4^{\equiv}), nitrato (NO_3^{-}) y fosfato (PO_4^{\equiv}), con un espectrómetro de emisión de plasma inducido (Shimadzu ICPS 1000-III). La materia orgánica en suspensión ($\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) fue estimada mediante el filtrado de una muestra de agua con filtros de fibra de vidrio ($1.2\ \mu\text{m}$ de diámetro de poro, Whatman[®]) y el cálculo de la diferencia entre el peso seco orgánico (obtenido por secado en estufa a 70°C

durante 24 h) y el peso seco de cenizas (obtenido por incineración en mufla a 500°C durante 30 min). Además, se tomó una muestra de sustrato para determinar su contenido de materia orgánica (% del peso total) por diferencia entre el peso seco total (obtenido por secado a 75°C durante 72 h) y el peso seco de cenizas (obtenido por incineración a 500°C durante 3 h).

La cobertura (%) de los distintos tipos de sustrato presentes fue estimada visualmente; de acuerdo al sustrato predominante, éste fue asignado a una categoría ordinal según el tamaño de las partículas: 1 (sapropel), 2 (arena), 3 (grava), 4 (rodados) y 5 (tosca). La productividad fue codificada como 0 (nula), 1 (baja), 2 (media), 3 (alta) y 4 (muy alta) a partir de la estimación visual de los operadores de la disponibilidad de macrófitas, algas y detritos. La altitud (msnm) y la pendiente de cada sitio se obtuvieron con el programa Google Earth[®].

5.2.2. Análisis estadístico

El efecto de las variables ambientales sobre la presencia de caracoles en general y de *P. canaliculata* en particular, se investigó a través de un análisis discriminante paso a paso (Martín *et al.*, 2001; Martín *et al.*, 2005) que produce una combinación lineal de variables que maximizan la distancia entre grupos de sitios habitados y no habitados. Las variables fueron incluidas una por una de acuerdo a su poder discriminante individual y fueron mantenidas o removidas luego de evaluar si mejoraban o no el poder discriminante total. Para los análisis entre arroyos y a nivel de sitio se utilizó la media de los valores registrados a nivel de tramo (cuando correspondió) para todas las variables excepto el tipo de sustrato, la cual fue considerada sólo en el análisis a nivel de tramo. La relación entre las variables ambientales y la densidad relativa de caracoles y de puestas de huevos obtenidas en los tramos pertenecientes a los sitios habitados por *P.*

canaliculata, fue explorada a través de un análisis de regresión lineal múltiple. Por último, se investigó la relación entre las densidades de puestas de huevos y de caracoles y también entre la densidad de puestas y de hembras, mediante la correlación no paramétrica de Spearman (Zar, 1984).

5.3. RESULTADOS

En los sitios muestreados ($n = 26$) se registraron caracoles de otras cinco especies; las más comunes fueron *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Gundlachia concentrica*, mientras que *Heleobia parchappii* y *Physa* sp. fueron menos frecuentes.

5.3.1. Análisis a nivel de arroyo

Entre los arroyos que forman parte de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste se distinguen dos grupos: unos que nacen en la Llanura Norventánica (sección 1.3), de entre 60 y 100 km de longitud (arroyos Pigüé, Guaminí, Curamalal Grande y Sauce Corto) y otros, de menor longitud (entre 20 y 40 km), que se originan en la Pendiente Frontal (Venado, Malleo Leufú, Cochicó Chico y Pescado). Se realizó un análisis discriminante a nivel de sitio para investigar si ambos grupos de arroyos diferían, además, en alguna de las variables ambientales registradas. Se encontró que mayores concentraciones de K^+ y un pH más alcalino en oposición a una mayor cobertura de árboles y una mayor velocidad de la corriente, caracterizan a los arroyos más cortos y más largos, respectivamente (λ de Wilks = 0.122, $X^2 = 46.331$, $p < 0.0001$, correlación canónica = 0.937; Figura 5.3); todos los sitios fueron correctamente clasificados.

En ninguno de los sitios muestreados a lo largo de los arroyos Pescado y Sauce Corto se encontraron ejemplares vivos o puestas de *P. canaliculata*, razón por la cual se decidió investigar si existía alguna variable que discriminara los sitios de ambos arroyos de los de las demás subcuencas.

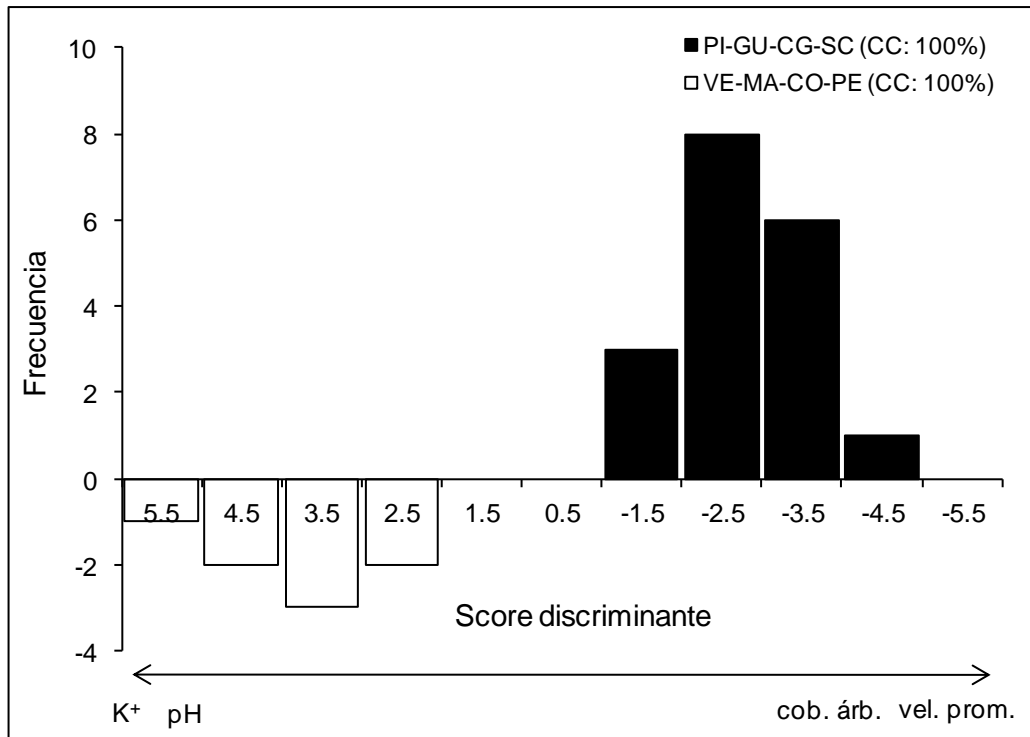


Figura 5.3. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los sitios de los arroyos más largos (Pigüé, Guaminí, Curamalal Grande y Sauce Corto; n = 18) y los sitios de los arroyos más cortos (Venado, Malleo Leufú, Cochicó y Pescado; n = 8) (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados).

Los sitios del arroyo Sauce Corto fueron discriminados de los restantes sólo por el ancho del cauce (λ de Wilks = 0.564, $X^2 = 13.446$, $p < 0.0001$, correlación canónica = 0.660), caracterizándose dicho arroyo por un ancho medio mayor a los demás (10.82 m y 5.53 m, respectivamente). Los sitios del arroyo Pescado fueron discriminados de los demás sitios por la concentración de K^+ (λ de Wilks = 0.718, $X^2 = 7.791$, $p = 0.0053$, correlación canónica = 0.531), dado que su concentración promedio en el arroyo Pescado fue bastante mayor a la de los otros arroyos (0.36 y 0.19 $mEq.l^{-1}$, respectivamente). Pevio a la continuación de los análisis, se decidió no considerar los datos correspondientes a estos dos arroyos totalmente desprovistos de *P. canaliculata*, por lo cual para el resto de los análisis se contó con un total de 18 sitios pertenecientes a cinco subcuencas.

5.3.2. Análisis a nivel de sitio

En dos de los 18 sitios (VE1 y CO1) no fue posible hallar ejemplares vivos de ninguna de las seis especies de gasterópodos mencionadas (incluida *P. canaliculata*). Para caracterizar dichos sitios, se realizó un análisis discriminante en el cual se encontró que los sitios sin caracoles presentan cauces angostos y aguas con pH alcalino y turbidez elevada (λ de Wilks = 0.275, $X^2 = 18.719$, $p < 0.0001$, correlación canónica = 0.851; Figura 5.4). Ambos sitios no habitados por caracoles fueron correctamente clasificados, por lo cual se los consideró como inhabitables y se los eliminó de los subsiguientes análisis.

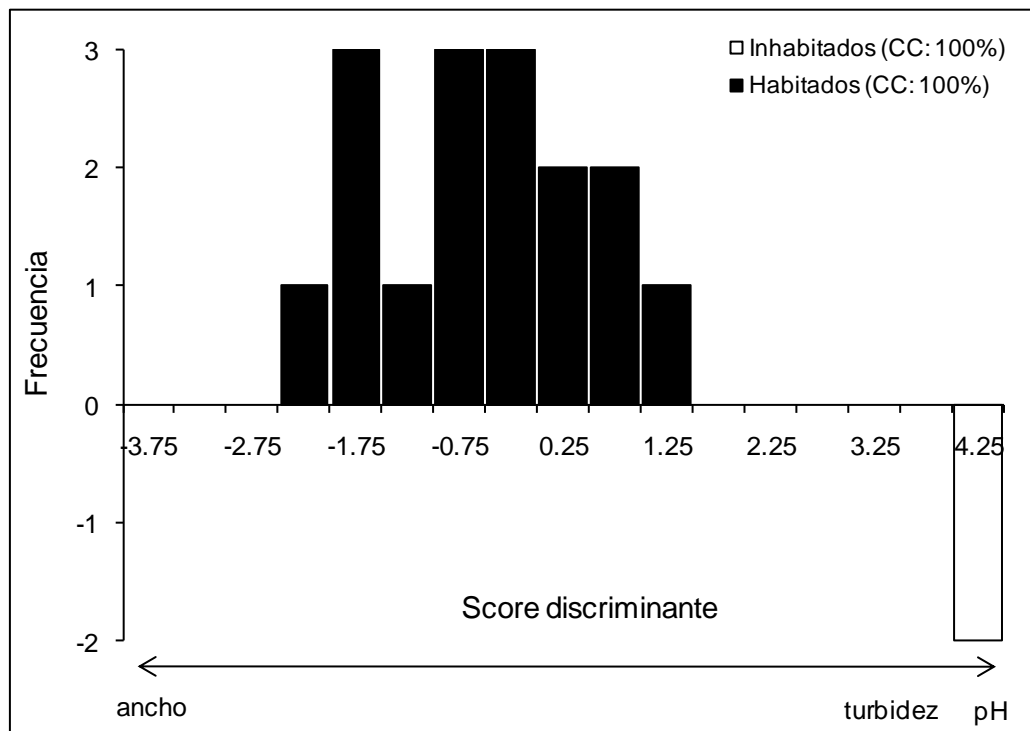


Figura 5.4. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los sitios habitados ($n = 16$) y no habitados ($n = 2$) por alguna especie de caracol (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados).

En el resto de los sitios, *P. canaliculata* fue encontrada en densidades muy variables (desde 1.6 hasta 153 individuos. h^{-1} .operador $^{-1}$), registrándose en diferentes posiciones a lo largo del recorrido de los arroyos (Figura 5.1). En cinco

sitios (CC1, CC2, MA, CG1 y CG2) no se hallaron ejemplares vivos o puestas de *P. canaliculata* mientras que en un sitio (CG4) se hallaron ocho puestas de huevos ($0.4 \text{ puestas.m}^{-1}$) pero no fue posible hallar ningún caracol vivo (este sitio fue considerado como habitado). Los sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata* fueron discriminados por la altitud (λ de Wilks = 0.577, $X^2 = 7.431$, $p = 0.0064$, correlación canónica = 0.651), dado que los sitios no habitados se encuentran a una altitud promedio de 272 msnm (rango: 116-368 msnm) mientras que aquellos con *P. canaliculata* a 160 msnm (rango: 109-228 msnm), lo cual refleja su ausencia en los tramos más cercanos a las sierras.

En el arroyo Venado se muestrearon dos sitios, uno de los cuales fue considerado como inhabitable en el análisis previo (VE1) y otro en el cual se encontraron sólo cuatro individuos y 17 puestas de *P. canaliculata* (VE2). El análisis *a posteriori* de imágenes satelitales, mostró que este sitio se ubica aguas abajo de la desembocadura del canal derivador Pigüé-Venado, razón por la cual se decidió repetir la exploración de las variables que caracterizan a los sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*, sin considerar al sitio VE2 (ver Discusión). Al eliminar este sitio, se incorporaron las variables contenido de materia orgánica en el sustrato y concentración de K^+ en oposición a la variable altitud encontrada previamente (λ de Wilks = 0.273, $X^2 = 14.926$, $p = 0.0019$, correlación canónica = 0.853; Figura 5.5); todos los sitios fueron correctamente clasificados. Los sitios con *P. canaliculata* se caracterizan por un mayor contenido medio de materia orgánica en el sustrato y una mayor concentración de K^+ que los sitios no habitados (4.49 y 3.72%; 0.20 y 0.15 mEq.l^{-1} , respectivamente).

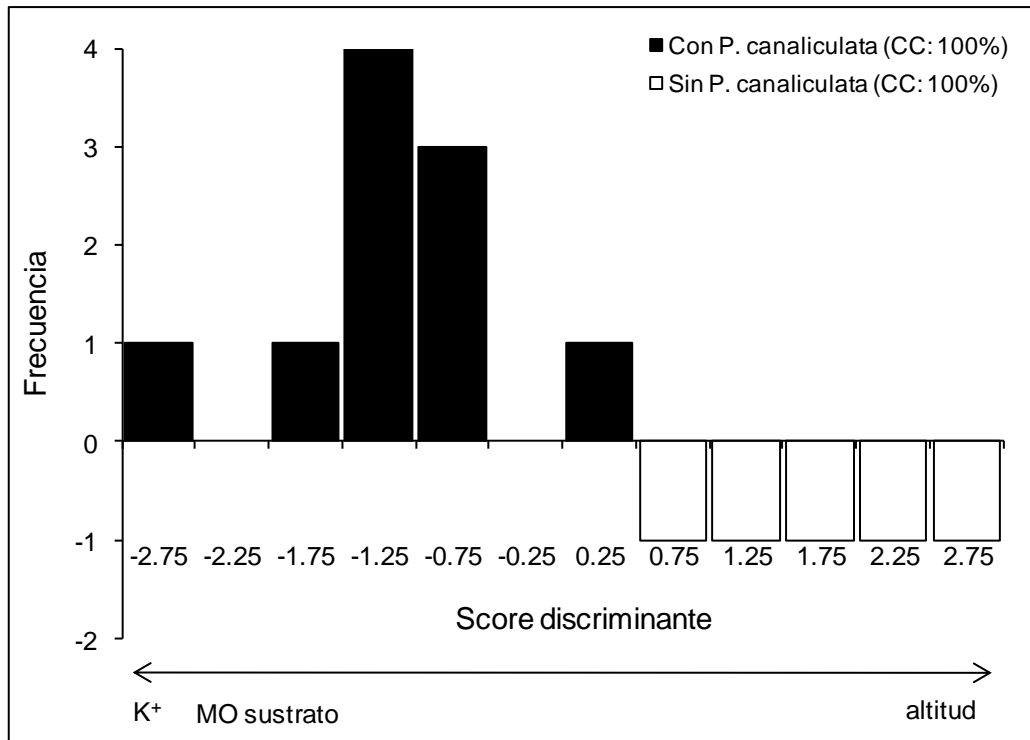


Figura 5.5. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los sitios habitados ($n = 10$) y no habitados ($n = 5$) por *P. canaliculata* (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados).

5.3.3. Análisis a nivel de tramo

Para caracterizar los tramos con y sin *P. canaliculata*, se consideró sólo la información obtenida a partir de los sitios habitados por *P. canaliculata*. En este caso, los tramos considerados como habitados fueron aquellos en los cuales se encontraron ejemplares vivos de *P. canaliculata* y no sólo sus puestas. Los tramos con y sin *P. canaliculata* ($n = 21$) fueron discriminados por el contenido de materia orgánica en el sustrato (λ de Wilks = 0.832, $X^2 = 3.407$, $p = 0.0649$, correlación canónica = 0.410; Figura 5.6), caracterizándose los tramos habitados por un contenido promedio mayor (5.14 y 2.13%, respectivamente). Todos los tramos fueron clasificados como habitables por *P. canaliculata*, razón por la cual ninguno de los cuatro tramos no habitados (GU2a, CG3a, CG3c y CG5a) fue correctamente clasificado.

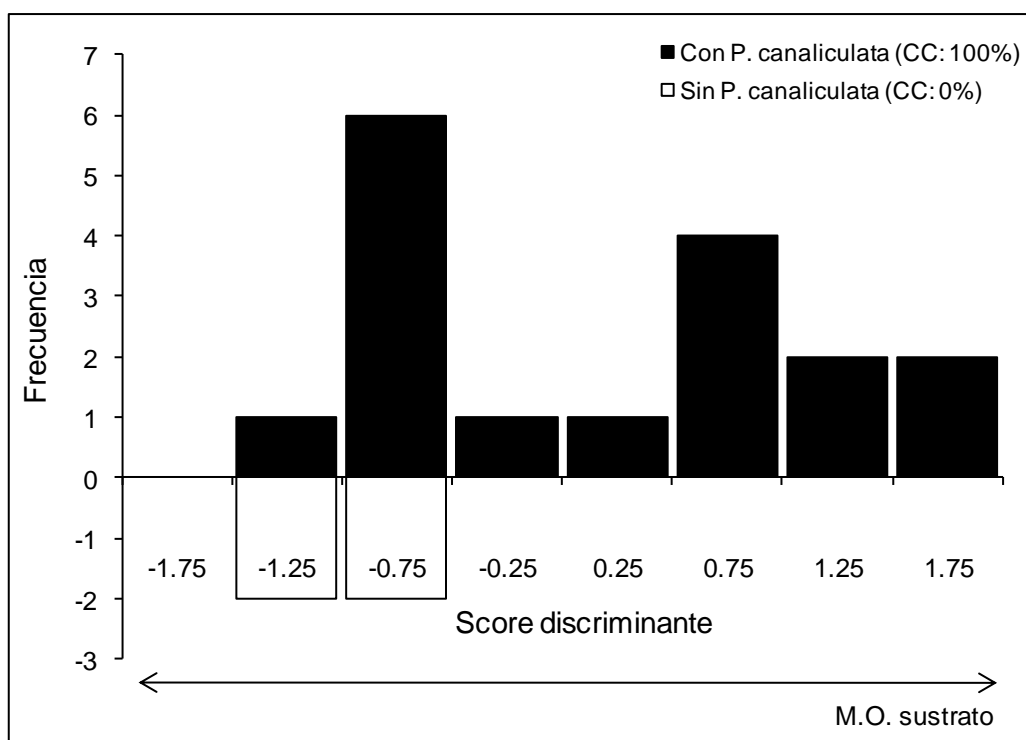


Figura 5.6. Histograma de frecuencias de *scores* discriminantes para los tramos habitados ($n = 17$) y no habitados ($n = 4$) por *P. canaliculata* (CC: porcentaje de casos correctamente clasificados).

5.3.4. Densidad de caracoles y puestas de huevos

A pesar de la gran variación registrada en la densidad de caracoles entre los distintos sitios (media: $48.3 \text{ individuos.h}^{-1}.\text{operator}^{-1}$, rango: $1.6\text{-}153 \text{ individuos.h}^{-1}.\text{operator}^{-1}$), no se encontró ninguna variable ambiental con un aporte significativo a la explicación de dicha variable (*i.e.* ninguna variable ingresó al modelo de regresión). En cambio, la densidad de puestas (media: $2.2 \text{ puestas.m}^{-1}$, rango: $0.7\text{-}9.84 \text{ puestas.m}^{-1}$) se correlacionó positivamente con la concentración de PO_4^{\equiv} ($F_{1,18} = 12.330$, $p = 0.0025$, $R^2 = 0.407$; Figura 5.7). Sin embargo, al analizar gráficamente los residuales y la relación entre ambas variables, se detectó la presencia de cuatro posibles puntos influyentes (ambos tramos de los sitios PI2 y PI1). Efectivamente, al eliminar dichos puntos del análisis la regresión resultó no significativa ($F_{1,16} = 1.217$,

$p = 0.2886$). Por otra parte, la densidad de puestas de huevos no se correlacionó con la densidad de caracoles ($\rho = 0.326$, $p = 0.2013$) ni tampoco con la densidad de hembras ($\rho = 0.541$, $p = 0.1063$; Figura 5.8).

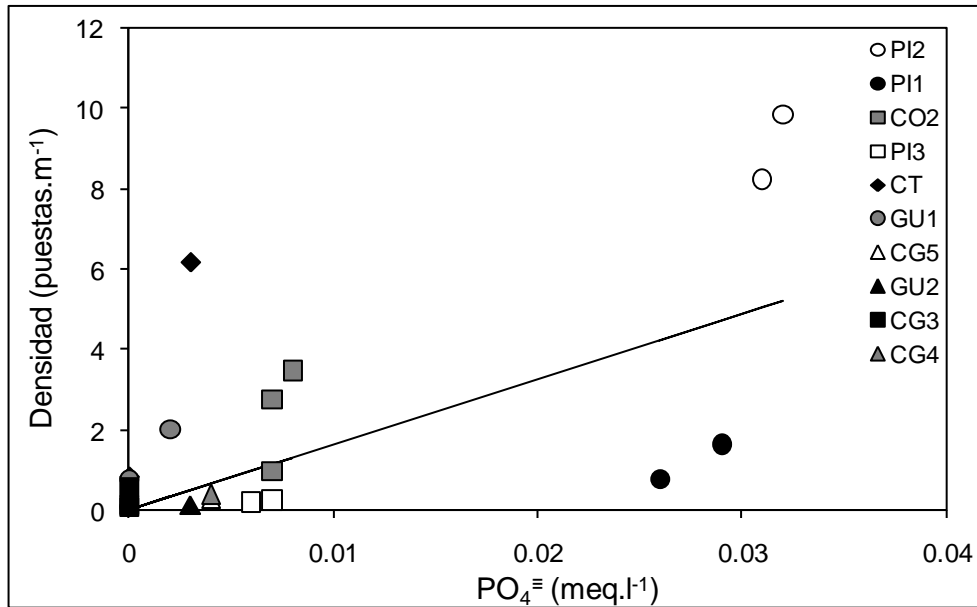


Figura 5.7. Gráfico de dispersión de la densidad de puestas en función de la concentración de PO_4^{3-} para los tramos pertenecientes a los sitios habitados por *P. canaliculata*; la recta fue estimada a partir de los coeficientes de regresión correspondientes.

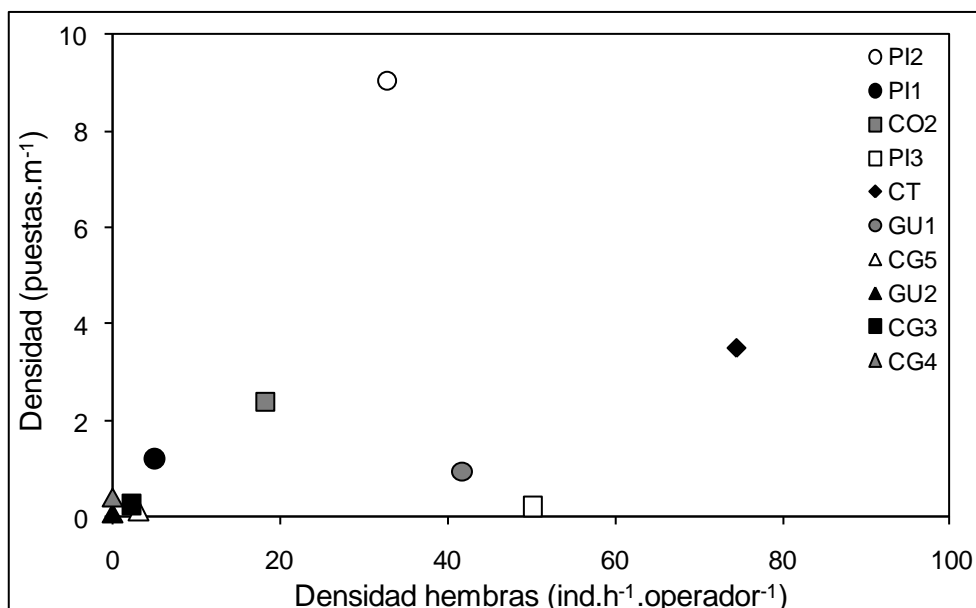


Figura 5.8. Gráfico de dispersión de la densidad de puestas en función de la densidad de hembras registrada en los sitios habitados por *P. canaliculata*.

5.4. DISCUSIÓN

En la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, *Pomacea canaliculata* habita a lo largo de distintos arroyos con excepción de los tramos cercanos a las sierras. En un estudio de la distribución de esta especie en cuerpos de agua lóticos y lénticos del centro y sur de la Provincia de Buenos Aires, Martín *et al.* (2001) reportaron que, de once sitios no habitados por *P. canaliculata* en la vertiente norte de Tandilia y Ventania, ocho se encontraban en las cercanías de las nacientes. En esta zona, es común que ocurran importantes crecidas y se ha observado de un mes a otro la eliminación casi total de poblaciones de *P. canaliculata* luego de una abundante precipitación en relativamente poco tiempo (Martín & Estebenet, 2002; Martín P.R., comunicación personal). Ciertamente, las nacientes de los arroyos son los sitios más afectados cuando llueve copiosamente en la zona de las sierras, razón por la cual probablemente no constituyan un sitio favorable para la persistencia de poblaciones de esta especie.

Por otra parte, la distribución de *P. canaliculata* en los arroyos de esta cuenca es fuertemente agregada, hallándose comúnmente densas poblaciones en tramos de unos pocos metros, separados entre sí por varios kilómetros de cauce donde es difícil hallar caracoles o puestas de huevos (Martín P.R., comunicación personal). Este patrón de distribución podría estar también relacionado con las crecidas, ya que una posibilidad es que luego de que la mayoría de los individuos son arrastrados por la corriente, la recolonización se produzca mediante la dispersión por reptación de los caracoles concentrados en refugios hidráulicos, los cuales probablemente representen una pequeña fracción del cauce.

El contenido de materia orgánica en el sustrato, la concentración de K^+ y la altitud fueron las variables ambientales que discriminaron entre sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*. Al realizar el análisis a nivel de tramo, el contenido de materia orgánica nuevamente discriminó los tramos habitados y no habitados entre sí, aunque no sirvió para clasificar a los tramos sin *P. canaliculata*. En promedio, los sitios y tramos habitados tuvieron un mayor contenido de materia orgánica, aunque no parece existir un valor umbral por debajo del cual no se encuentren caracoles ya que los valores mínimos fueron similares tanto en sitios habitados como no habitados (1.66 y 1.78%, respectivamente); incluso existieron sitios con contenidos de materia orgánica relativamente elevados (e.g. 5.73% en CG1) y sin caracoles, aunque esto podría deberse a la falta de colonización o a la extinción local. La dispersión de esta especie entre los distintos arroyos de esta cuenca parece ocurrir muy lentamente (Martín *et al.*, 2001) e incluso es probable que en la actualidad algunas subcuencas se encuentren completamente aisladas entre sí. A nivel de microhábitat, esta especie también se encontró generalmente asociada a sitios con sustratos ricos en materia orgánica, como el sapropel, o con abundancia de macrófitas y detritos vegetales (Capítulo 4).

La diferencia en las concentraciones de K^+ entre los sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata* no parece ser determinante para la presencia de esta especie, dado que las concentraciones de K^+ de todos los sitios muestreados (con excepción de CG1 cuya concentración es de 0.06 mEq.l^{-1}) se encuentran dentro del rango descrito previamente como habitable por *P. canaliculata* ($0.07\text{-}0.60 \text{ mEq.l}^{-1}$; Martín *et al.*, 2001). Asimismo, en todos los sitios muestreados de esta cuenca, la relación $\text{Na}^+ / (\text{K}^+ + \text{Mg}^{++})$ fue baja y se mantuvo

dentro de los valores reportados para los sitios habitados por *P. canaliculata* en el sur de la Provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001). Los sitios no habitados, fueron aquellos en los cuales se registraron las menores concentraciones de K^+ y que, además, se encontraron a mayor altitud (Apéndice 5.5, Tablas 5.1 y 5.2). En general, la concentración de K^+ no ha sido considerada como una variable determinante de la distribución de los gasterópodos dulceacuícolas (*e.g.* Lodge *et al.*, 1987; Crowl & Schnell, 1990) pero podría estar asociada a la de algún otro ión con una influencia más directa (*e.g.* Na^+).

Entre los arroyos que forman parte de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste se distinguieron dos grupos: unos más largos, en general habitados por *P. canaliculata*, que nacen en la Llanura Norventánica (arroyos Pigüé, Guaminí, Curamalal Grande y Sauce Corto) y otros más cortos, en general no habitados, que se originan en la Pendiente Frontal (Venado, Malleo Leufú, Cochicó Chico y Pescado). En comparación a los arroyos largos, los cortos se caracterizaron por mayores concentraciones de K^+ , un pH más alcalino, velocidades de la corriente muy bajas o nulas y la ausencia de árboles en sus márgenes; además, estos arroyos se caracterizan por sus elevados valores de conductividad (Tabla 5.1).

Los cuerpos de agua que forman parte de esta cuenca reciben un importante aporte por escurrimiento, tanto superficial como sub-superficial (Montesarchio, 1989). Sin embargo, estos últimos son relativamente más importantes en los arroyos cortos, los cuales poseen escaso caudal y flujo intermitente en al menos parte de su curso (sección 1.3), que en los largos que reciben además agua de lluvia que cae en la zona de las sierras e ingresa rápidamente al cauce. En consecuencia, los aportes freáticos a través de los

suelos halomórficos ricos en sales (que comienzan a ser predominantes al aproximarse a la Faja Colectora; IATASA, 1994; González Uriarte & Orioli, 1998), probablemente sean uno de los principales responsables de las condiciones fisicoquímicas poco propicias encontradas en los arroyos Pescado, Venado, Malleo Leufú y Cochicó Chico. Más aún, la completa ausencia de vegetación arbórea en sus márgenes sugiere que los suelos y/o aguas próximos a dichos arroyos son de muy baja calidad y que sus aguas pueden alcanzar, en consecuencia, temperaturas muy elevadas en el verano, capaces de producir la inactivación de los caracoles (Capítulo 6).

En todos los arroyos que nacen en la Llanura Norventánica se encontraron poblaciones de *P. canaliculata*, con excepción del arroyo Sauce Corto. Dicho arroyo se diferenció de los restantes sólo por su mayor ancho, lo cual probablemente se deba a que entre los años 1960 y 1972 fue canalizado a lo largo de 88 km de su cauce (aproximadamente un 90% de su longitud total, con excepción del tramo más cercano a las sierras), proceso que involucró un gran movimiento de sedimento y modificación de riberas y que provocó un importante ensanchamiento (Más D.H., comunicación personal, Dirección Provincial de Saneamiento y Obras Hidráulicas, Provincia de Buenos Aires). A pesar de no ser posible encontrar ejemplares de *P. canaliculata* en este arroyo, las variables ambientales registradas se encontraron dentro de los rangos para los restantes sitios habitados (Tablas 5.1 y 5.2).

En el año 1998, se encontraron algunas puestas de huevos en el sitio correspondiente al SC1, aunque no fue posible hallar ningún ejemplar vivo (Martín *et al.*, 2001; Martín P.R., comunicación personal). A partir de esta información, se plantea la hipótesis de la existencia de poblaciones de *P.*

canaliculata antes de la canalización de este arroyo y se concluye que el impacto de las obras realizadas y en especial el consiguiente aumento en la velocidad de la corriente, sobre todo durante las crecidas, contribuyeron a la gradual desaparición de esta especie en el arroyo Sauce Corto. En las márgenes de este arroyo se encontraron además conchas viejas de otras especies de gasterópodos (*Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Gundlachia concentrica* y *Heleobia parchappii*), aunque sólo ejemplares vivos de *G. concentrica* y *H. parchappii*. Esto sugiere que *C. parchappii* y *B. peregrina* también podrían estar ausentes del arroyo Sauce Corto como consecuencia de las obras realizadas, mientras que *G. concentrica* y *H. parchappii* no resultaron tan afectadas por las obras o poseen una mayor capacidad dispersiva y, en consecuencia, ya fueron capaces de recolonizar el arroyo.

Entre los arroyos que nacen en la Pendiente Frontal, los arroyos Pescado y Malleo Leufú carecen de poblaciones de *P. canaliculata* a lo largo de todo su recorrido. En cambio, en los arroyos Venado y Cochicó Chico se encontraron ejemplares de *P. canaliculata* en los sitios más próximos a su desembocadura mientras que en los sitios más cercanos a la naciente no se encontró ninguna especie de gasterópodo.

Los sitios del arroyo Pescado fueron discriminados de los demás sitios por su relativamente elevada concentración de K^+ ; sin embargo, las concentraciones de dicho ion (0.36 mEq.l^{-1}) se encuentran dentro del rango descrito por Martín *et al.* (2001) como habitable por *P. canaliculata* ($0.07\text{-}0.60 \text{ mEq.l}^{-1}$). Las condiciones poco favorables mencionadas anteriormente para este grupo de arroyos probablemente tengan más relación con la ausencia de *P. canaliculata* que simplemente la concentración de K^+ . Además, la localización del arroyo Pescado

(Figura 5.1) permite suponer que, en caso de haber estado habitado alguna vez, su recolonización sólo sería posible desde la laguna Alsina. Sin embargo, al no evidenciarse en esta especie un comportamiento habitual de reotaxis positiva (Capítulo 3), es probable que dicha dispersión, en caso de producirse, ocurra muy lentamente.

El arroyo Malleo Leufú forma parte de la subcuenca del arroyo Guaminí pero posee características muy distintas a los restantes dos arroyos de dicha cuenca (arroyos Guaminí y Corto) los cuales, a diferencia del Malleo Leufú, presentaron una elevada densidad de caracoles ($93 \text{ individuos.h}^{-1}.\text{operador}^{-1}$, en promedio). La colonización del arroyo Malleo Leufú también resulta muy improbable, dado que el único punto en el cual se une con el arroyo Guaminí se encuentra actualmente casi en el interior de la laguna del Monte, cuya conductividad es muy elevada (10.33 mS.cm^{-1} ; Lenicov & Colautti, 2003).

El sitio perteneciente al arroyo Venado y ubicado aguas abajo de la desembocadura del canal derivador Pigüé-Venado (VE2), no fue considerado en los análisis discriminantes para los sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*. Existe evidencia de que hasta el año 1998 el arroyo Venado no estaba habitado por *P. canaliculata* (Martín P.R., comunicación personal) y la inauguración de dicho canal ocurrió sólo tres años antes. Dado que el arroyo Pigüé posee una elevada densidad de caracoles aguas arriba del canal y que el mencionado sitio del arroyo Venado se ubica aguas abajo de su desembocadura, se infirió que los caracoles hallados provenían del arroyo Pigüé. Más aún, en campañas de recolección realizadas durante los años 2008 y 2009 (secciones 3.2.1 y 3.2.3), *P. canaliculata* fue hallada en elevadas densidades en el mencionado canal. Dada la reducida densidad de caracoles registrada (sólo

cuatro individuos en todo el tramo), es probable que, a pesar de que *P. canaliculata* es capaz de sobrevivir por un período relativamente corto en el arroyo Venado, éste no sea un sitio propicio para su establecimiento y propagación. Esto es debido a sus características, en especial su elevado pH (9.94, que incluso podría ser mayor en caso de no recibir los aportes del arroyo Pigüé), el cual se encuentra dentro del rango descrito anteriormente para los sitios no habitados por ninguna especie de caracol y fuera del rango reportado por Martín *et al.* (2001) para sitios habitados por *P. canaliculata*.

El sitio del arroyo Cochicó Chico más próximo a su desembocadura (CO2) es el sitio donde se registraron los valores más extremos de conductividad, pH y concentración de iones (Tablas 5.1) y, no obstante, presentaba una densidad relativamente elevada de caracoles (27 individuos.h⁻¹.operador⁻¹). La conductividad registrada en este sitio en esa ocasión (4.27 mS.cm⁻¹) fue, al igual que el valor de 4.7 mS.cm⁻¹ registrado en Febrero de 1999 (Martín & Estebenet, 2002), significativamente superior a la máxima conductividad reportada para sitios habitados por *P. canaliculata* en la región (2.89 mS.cm⁻¹; Martín *et al.*, 2001); esto sugiere que esta especie posee una tolerancia aún mayor, al menos a picos de conductividad o a una rápida variación en ese parámetro (como el aumento en sólo un año de 0.8 a 4.7 mS.cm⁻¹; Martín & Estebenet, 2002). Sin embargo, en visitas realizadas posteriormente a la cuenca (Capítulos 3 y 4) no se encontraron caracoles vivos en este sitio y solamente pudieron observarse unas pocas puestas. Esta situación sugiere que, al igual que lo ocurrido en el arroyo Venado, los individuos encontrados en este sitio no serían capaces de sobrevivir durante mucho tiempo. La procedencia más probable de dichos individuos es el arroyo

Curamalal Grande, que en épocas lluviosas sale de cauce y desborda en el Cochicó Chico (Martín & Estebenet, 2002).

A partir de lo encontrado en los arroyos Venado y Cochicó Chico, se concluye que se trataría de poblaciones sumidero cuyas fuentes son los arroyos Pigüé y Curamalal Grande, respectivamente. De acuerdo con esta hipótesis, las condiciones ambientales poco propicias de estos parches de hábitat no promoverían una tasa de renovación que asegure la persistencia de dichas poblaciones, las cuales dependerán de la inmigración de individuos de las poblaciones fuente. Sin embargo, en el caso del arroyo Cochicó Chico, la marcada fluctuación que muestran las precipitaciones entre años y que comúnmente provoca ciclos de varios años secos (Scian & Donnari, 1997), permite suponer que el aporte de individuos desde el arroyo Curamalal Grande no se produciría regularmente.

Por otra parte, en el arroyo Curamalal Grande sólo se encontraron ejemplares de *P. canaliculata* en dos de los cinco sitios muestreados (CG3 y CG5), cuya localización permite suponer como fuente más probable del sitio CO2 a la población que habita en CG3 (Figura 5.1). Sin embargo, en este sitio se registró una densidad de individuos muy baja (Tabla 5.2), en comparación a las registradas en muestreos realizados años anteriores en dicho sitio (Capítulo 6; Martín & Estebenet, 2002; Estebenet & Martín, 2003); más aún, en visitas posteriores al 2007 no pudieron encontrarse individuos ni puestas de huevos. Al parecer, dicha población podría haber sufrido un evento de extinción local relacionada, al menos en parte, con las crecidas sufridas durante los últimos años. Además, el sector del cauce ubicado aguas arriba de este sitio ha sido rectificado, lo que podría implicar una mayor velocidad de la corriente durante las

crecidas. En consecuencia, la persistencia de la población sumidero del arroyo Cochicó Chico probablemente esté sujeta al mismo destino.

En resumen, ningún arroyo de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste resultaría inhabitable para *P. canaliculata* ya que esta especie es capaz de sobrevivir e incluso de reproducirse en los arroyos con las condiciones menos propicias (arroyos Venado y Cochicó Chico, cuyas secciones superiores fueron consideradas como inhabitables para cualquier especie de gasterópodo). Sin embargo, la permanencia de *P. canaliculata* a mediano y largo plazo probablemente sea factible sólo en los arroyos Pigüé, Guaminí y Curamalal Grande, que poseen relativamente mayor estabilidad y condiciones fisicoquímicas más favorables.

Al parecer, no existe una relación clara entre la densidad de puestas de *P. canaliculata* y las densidades de caracoles totales ni de hembras. La misma situación fue descrita en *Pomacea paludosa* por Darby *et al.* (1997), quienes sugirieron que la densidad de puestas no es un índice confiable de la densidad de caracoles, debido a su gran variabilidad y a las variables que influyen sobre la oviposición, como la temperatura y la vegetación. En la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, las puestas de huevos son un buen indicador de la presencia de *P. canaliculata* (Martín *et al.*, 2001). Sin embargo, el número de puestas no sería útil como estimador de la densidad de caracoles ya que, en primer lugar, no podría utilizarse durante el invierno, cuando la actividad reproductiva en esta zona se detiene por completo (Capítulo 6; Seuffert *et al.*, 2010). Por otro lado, es probable que las crecidas y las elevadas temperaturas registradas normalmente en esta cuenca (sobre todo en los arroyos de menor caudal; Capítulo 6; Seuffert *et al.*, 2010) produzcan una disminución mucho más

drástica en el número de individuos que en el número de puestas, las cuales pueden resistir la inmersión en agua durante varios días (Pizani *et al.*, 2005) y también una fuerte insolación y altas temperaturas (Dreón *et al.*, 2006).

Las variables ambientales que discriminaron entre sitios y tramos habitados y no habitados por *P. canaliculata* (contenido de materia orgánica en el sustrato, concentración de K⁺ y altitud) no parecen ser determinantes para la supervivencia de esta especie, al menos en los rangos registrados en los arroyos de esta cuenca. *P. canaliculata* es una especie eurioica capaz de resistir un amplio rango de condiciones ambientales (Estebenet & Martín, 2002) y que puede aprovechar muchos tipos de alimento (Estebenet, 1995). En regiones invadidas, esta especie es capaz de vivir en una amplia variedad de ambientes, tales como ríos, pantanos, estanques, canales de irrigación y arrozales (Ito, 2003; Kwong *et al.*, 2010); la misma variedad de ambientes también ha sido reportada para otras especies del género (*Pomacea haustum*, Guimarães, 1981; *Pomacea insularum*, Karatayev *et al.*, 2009). Es probable que la mayoría de las variables ambientales registradas en los arroyos de la cuenca de las Encadenadas del Oeste no influyan sobre la distribución de *P. canaliculata* a esa escala espacial, ya que su relativa homogeneidad provoca que los rangos de dichas variables se encuentren dentro de la tolerancia ecológica de la mayoría de las especies de gasterópodos (Tietze & De Francesco, 2010). Sin embargo, las condiciones ambientales de esta región a una escala espacial menor (*i.e.* a nivel de microhábitat) resultan buenas indicadoras de la presencia de los gasterópodos en general (Tietze & De Francesco, 2010) y de *P. canaliculata* en particular (Capítulo 4).

5.5. APÉNDICE. VARIABLES REGISTRADAS A NIVEL DE TRAMO

Tabla 5.1. Variables fisicoquímicas medidas en los arroyos Curamalal Chico (CC), Pigüé (PI), Venado (VE), Corto (CT), Guaminí (GU), Malleo Leufú (MA), Cochicó Chico (CO), Curamalal Grande (CG), Pescado (PE) y Sauce Corto (SC). Las unidades de las distintas variables son: mS.cm⁻¹ para la **conductividad**, NTU para la **turbidez**, g.l⁻¹ para la **MO** en **suspensión**, % en peso para la **MO** del **sustrato** y mEq.l⁻¹ para los iones restantes. Las líneas separan los tramos pertenecientes a una misma subcuenca.

Tramo	pH	Cond.	Turbid.	MO susp.	MO sust.	Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Cl ⁻	SO ₄ ⁼	NO ₃ ⁻	PO ₄ ⁼
CC1	8.463	0.320	34.000	0.004	3.735	0.885	0.102	2.031	1.154	0.550	0.053	0.030	0.027
CC2	8.670	0.502	36.000	0.003	4.321	3.822	0.154	1.437	0.869	1.052	0.098	0.180	0.004
PI1a	8.970	0.806	60.000	0.007	8.452	6.537	0.197	1.478	0.953	1.602	0.446	0.170	0.026
PI1b	8.975	0.816	43.500	0.006	6.756	6.287	0.199	1.485	0.961	1.602	0.457	0.180	0.029
PI2a	9.180	0.809	60.333	0.007	10.248	6.451	0.194	1.533	0.956	1.453	0.441	0.260	0.031
PI2b	9.097	0.815	62.333	0.007	3.430	6.725	0.149	1.535	0.987	1.450	0.448	0.180	0.032
PI3a	9.300	1.037	35.667	0.007	3.136	7.865	0.187	1.421	1.153	2.053	0.887	0.050	0.007
PI3b	9.143	0.970	35.667	0.006	8.473	7.675	0.196	1.438	1.231	1.853	0.940	0.060	0.006
VE1	10.277	1.827	213.000	0.007	1.744	16.603	0.221	0.277	0.235	2.753	1.354	0.080	0.004
VE2a	9.947	0.997	61.667	0.007	0.962	8.098	0.209	0.605	0.941	1.802	0.850	0.180	0.003
VE2b	9.937	0.993	61.333	0.008	0.587	8.037	0.204	0.625	0.921	2.702	0.868	0.170	0.003
CTa	8.783	0.636	74.333	0.009	6.609	4.929	0.148	1.252	0.744	1.001	0.380	0.120	0.000
CTb	8.740	0.650	86.000	0.007	6.321	4.964	0.168	1.240	0.776	1.151	0.371	0.120	0.003
GU1a	8.780	0.688	56.667	0.004	4.670	6.297	0.175	1.382	0.991	1.501	0.688	0.200	0.000
GU1b	8.917	0.775	57.000	0.008	2.941	6.184	0.191	1.349	0.905	1.351	0.650	0.120	0.002
GU1c	8.797	0.772	66.333	0.005	2.026	5.793	0.195	1.380	0.955	1.402	0.656	0.140	0.000
GU2a	9.010	0.832	101.000	0.008	1.792	6.050	0.197	1.443	0.998	1.551	0.730	0.110	0.003
GU2b	9.067	0.829	102.667	0.005	1.533	6.406	0.226	1.418	1.006	1.602	0.741	0.120	0.003
MA	9.580	1.725	105.500	0.012	1.781	15.188	0.364	0.710	1.050	3.314	1.869	0.140	0.003
CO1	9.847	1.220	433.667	0.008	1.826	11.646	0.403	0.494	1.528	2.254	1.291	0.060	0.014
CO2a	9.337	4.557	227.000	0.012	7.274	38.418	0.260	1.642	4.415	16.571	8.777	0.020	0.007
CO2b	9.540	4.385	202.500	0.014	2.044	36.232	0.412	1.238	4.404	15.821	8.309	0.060	0.008
CO2c	9.383	3.863	151.667	0.011	9.572	36.187	0.425	1.193	4.448	14.318	7.636	0.040	0.007
CG1	9.583	0.166	28.333	0.006	5.725	0.361	0.058	1.158	0.491	0.750	0.033	0.080	0.003
CG2	8.593	0.389	197.333	0.008	3.020	1.453	0.095	2.091	1.021	0.900	0.130	0.110	0.003
CG3a	8.827	0.386	111.333	0.007	2.754	1.688	0.116	1.783	0.887	0.750	0.155	0.070	0.000
CG3b	9.013	0.388	111.333	0.005	1.980	1.741	0.109	1.820	0.926	0.852	0.154	0.070	0.000
CG3c	9.100	0.376	105.333	0.011	2.519	1.776	0.122	1.817	0.888	0.852	0.159	0.050	0.000
CG4	9.063	0.516	139.667	0.010	2.914	3.662	0.151	1.690	1.063	1.100	0.376	0.120	0.004
CG5a	8.907	0.640	391.667	0.016	1.470	5.358	0.280	0.501	1.191	1.455	0.532	0.070	0.003
CG5b	9.110	0.717	400.333	0.009	1.880	5.373	0.260	0.502	1.223	1.300	0.535	0.080	0.004
PE1	8.367	0.783	863.333	0.012	3.857	5.569	0.449	1.831	1.350	1.752	0.565	0.040	0.018
PE2	9.490	1.827	63.667	0.008	1.910	16.235	0.335	0.644	1.113	4.104	2.268	0.120	0.007
PE3	9.610	2.070	189.667	0.010	1.447	18.224	0.280	0.541	1.434	4.505	0.273	0.110	0.004
SC1	8.650	0.481	116.000	0.008	6.994	2.151	0.143	2.220	1.077	0.750	0.097	0.121	0.002
SC2	8.793	0.474	84.333	0.005	2.539	2.264	0.139	2.238	1.088	0.801	0.098	0.140	0.003
SC3	9.173	0.459	95.000	0.006	6.038	2.230	0.150	2.093	1.048	0.700	0.099	0.140	0.000
SC4	9.460	0.567	62.667	0.004	1.870	1.270	0.111	1.237	1.049	0.951	0.189	0.080	0.009
SC5	9.637	0.513	44.333	0.009	10.479	4.141	0.168	1.395	1.186	0.948	0.175	0.200	0.000

Tabla 5.2. Variables poblacionales y ambientales registradas en los tramos muestreados (nombres detallados en la tabla 5.1). Las unidades de las variables fueron: **individuos.h⁻¹.operador⁻¹** y **puestas.m⁻¹** para las densidades, **msnm** para la altitud, **m** para el ancho y la **profundidad**, **m.s⁻¹** para la **velocidad** de la corriente, **%** para la **cobertura de macrófitas** y **arbórea**. Las categorías para el sustrato fueron: 1 (sapropel), 2 (arena), 3 (grava), 4 (rodados) y 5 (tosca) y para la **productividad**: 0 (nula), 1 (baja), 2 (media), 3 (alta) y 4 (muy alta).

Tramo	Indiv.	Puestas	Altitud	Ancho	Prof.	Veloc.	Cob. mac.	Cob. arb.	Sustrato	Product.
CC1	0.00	0.00	368	4.9	0.17	0.084	21	95	4	1
CC2	0.00	0.00	289	1.6	0.11	0.109	100	10	1	2
PI1a	1.58	0.76	227	5.4	0.43	0.258	81	20	1	3
PI1b	19.09	1.64	229	5.5	0.75	0.106	1	100	5	1
PI2a	90.00	8.24	199	9.0	1.50	0.064	50	0	1	3
PI2b	21.00	9.84	200	7.5	1.50	0.077	60	0	1	3
PI3a	58.42	0.24	144	4.2	0.51	0.789	5	80	5	1
PI3b	102.50	0.19	145	8.5	0.49	0.397	90	20	1	4
VE1	0.00	0.00	138	3.9	0.25	0.000	50	0	1	3
VE2a	10.91	0.50	113	7.7	0.81	0.077	15	0	1	2
VE2b	0.00	0.28	113	9.4	0.62	0.057	10	0	1	1
CTa	153.00	0.82	226	2.4	0.46	0.331	0	100	5	0
CTb	97.06	6.16	225	3.8	0.70	0.132	90	0	1	4
GU1a	5.29	0.07	154	4.5	0.33	0.789	45	40	4	3
GU1b	96.52	2.02	154	6.9	1.20	0.384	25	10	5	2
GU1c	114.55	0.76	153	5.6	0.59	0.141	31	0	1	3
GU2a	0.00	0.00	108	6.0	0.54	0.237	1	0	2	1
GU2b	1.58	0.12	110	6.5	0.34	0.267	26	0	1	2
MA	0.00	0.00	116	6.4	0.40	0.000	60	0	1	3
CO1	0.00	0.00	128	4.1	0.12	0.000	2	0	3	1
CO2a	41.05	2.74	109	6.2	0.88	0.000	0	0	1	0
CO2b	20.40	3.47	110	5.3	0.19	0.000	0	0	1	0
CO2c	20.00	0.96	110	7.4	0.09	0.148	41	0	5	2
CG1	0.00	0.00	334	5.6	0.17	0.184	21	50	4	1
CG2	0.00	0.00	251	3.2	0.65	0.210	2	95	1	1
CG3a	0.00	0.12	188	7.7	0.63	0.066	5	0	1	1
CG3b	6.25	0.56	188	8.9	0.64	0.100	20	0	1	2
CG3c	0.00	0.08	188	6.8	0.44	0.153	11	0	5	1
CG4	0.00	0.40	165	10.0	1.10	0.000	12	0	1	1
CG5a	0.00	0.00	124	7.1	0.11	0.410	1	0	3	1
CG5b	9.38	0.27	125	5.5	0.40	0.126	21	0	1	1
PE1	0.00	0.00	211	2.9	0.12	0.000	60	0	1	1
PE2	0.00	0.00	167	3.9	0.33	0.000	30	0	1	1
PE3	0.00	0.00	122	5.6	0.32	0.100	5	0	5	1
SC1	0.00	0.00	271	6.5	1.50	0.000	1	50	1	1
SC2	0.00	0.00	255	8.3	1.15	0.226	52	70	1	2
SC3	0.00	0.00	232	16.7	0.61	0.148	31	0	1	2
SC4	0.00	0.00	169	11.5	0.73	0.214	21	20	1	1
SC5	0.00	0.00	137	11.1	0.41	0.399	25	5	5	1

6. EFECTO DE LA TEMPERATURA DEL AGUA SOBRE LA ACTIVIDAD EN EL LÍMITE AUSTRAL DE SU DISTRIBUCIÓN

6.1. INTRODUCCIÓN

La temperatura del agua tiene una enorme influencia sobre el comportamiento de los caracoles dulceacuícolas en general (Costil & Bailey, 1998) y sobre la mayoría de los aspectos de la biología de *Pomacea canaliculata* en particular, entre los cuales se incluyen la tasa de crecimiento, la respiración aérea, la reproducción y la supervivencia (e.g. Capítulo 2; Estebenet & Cazzaniga, 1992; Estebenet & Martín, 2002; Ito, 2002; Albrecht *et al.*, 2005; Matsukura & Wada, 2007; Seuffert & Martín, 2009). En regiones de climas templados, estos caracoles permanecen inactivos durante los meses más fríos (Estebenet & Martín, 2002) e incluso algunos trabajos sugieren que hibernan enterrados en fondos blandos (Hylton-Scott, 1958; Bachmann, 1960; Damborenea, 1996). Sin embargo, el estado fisiológico de los caracoles durante la inactivación y el mecanismo involucrado en dicho fenómeno no son claros (Capítulo 2; Estebenet & Martín, 2002; Seuffert & Martín, 2009).

Existen algunos estudios sobre fisiología de la respiración que reportan las temperaturas toleradas en los mismos por diferentes especies de ampuláridos neotropicales (e.g. Burky *et al.*, 1972; Freiburg & Hazelwood, 1977; Santos *et al.*, 1987), pero son pocos los estudios específicos sobre ecología térmica. Los límites letales reportados para *P. canaliculata* son bastante variables, debido probablemente a diferentes condiciones experimentales (tiempo de exposición, mantenimiento con o sin agua, etc.) o a la incertidumbre respecto de la identidad de la especie (Mochida, 1988; Matsukura & Wada, 2007); sin embargo, en la mayoría de los trabajos se reporta un rango de tolerancia de 4 a 35°C. Para

Pomacea insularum, Ramakrishnan (2007) determinó que los límites crónicos de exposición son 15.2 y 36.6°C. En particular, existe poca información sobre el efecto de la temperatura sobre la actividad de los ampuláridos: un ensayo al aire libre con *Pomacea paludosa* (Stevens *et al.*, 2002) y ensayos de laboratorio realizados en un rango estrecho de temperatura (20 a 32°C) con una cepa de *P. canaliculata* obtenida del acuarismo (Heiler *et al.*, 2008).

En las poblaciones más australes de *P. canaliculata* de la provincia de Buenos Aires, se ha reportado que los individuos permanecen inactivos varios meses del año e incluso que el grado de actividad varía con las fluctuaciones diarias en la temperatura del agua (Estebenet & Martín, 2002; Burela *et al.*, 2004). Sin embargo, las temperaturas a las que *P. canaliculata* está normalmente expuesta en su hábitat natural, no han sido exploradas de manera sistemática.

El objetivo de este capítulo fue determinar el efecto de la temperatura y el tiempo de exposición sobre la actividad de *P. canaliculata* e investigar los patrones temporales de actividad en dos de las poblaciones naturales más australes de esta especie.

6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Registro de actividades

Los experimentos de laboratorio (secciones 6.2.3, 6.2.4 y 6.2.5) se realizaron en acuarios de vidrio de 24 L; la temperatura del agua (T) se mantuvo constante con termostatos eléctricos situados en la parte inferior de cada acuario para reducir la estratificación térmica. Los caracoles utilizados en estos experimentos nacieron de puestas de huevos depositadas en el laboratorio por caracoles recolectados durante el verano de 2004 en un tramo del arroyo Curamalal Grande (37°14'31" S, 62°08'04" W; ver sección 6.2.2); luego fueron mantenidos en laboratorio bajo condiciones estandarizadas (sección 1.4).

Los caracoles fueron marcados con esmalte sintético en la concha para individualizarlos y facilitar el registro de las actividades. Los distintos estados y actividades registrados en los ensayos fueron: alimentación, reptación, cópula, adhesión a las paredes del acuario, reposo (en la parte inferior del acuario con el pie extendido y adherido al fondo), ventilación pulmonar y retracción dentro de la concha, ya sea en el fondo de acuario o enterrados en la arena (ver más abajo). Para ser consistente con el registro de actividades utilizado en los arroyos (sección 6.2.2), los caracoles fueron considerados inactivos sólo cuando se encontraron retraídos, con el opérculo en el mismo plano o por dentro de la abertura de la concha; los caracoles encontrados en cualquiera de los otros estados fueron considerados como activos. El inicio y finalización de las distintas actividades o estados fueron registrados durante un período de observación preestablecido para cada experimento (ver más abajo).

Sobre la base de los registros obtenidos durante todo el período de observación, fueron calculadas diferentes variables. El tiempo en actividad

(TA, %) se obtuvo como el tiempo acumulado que los caracoles estuvieron activos, en relación al tiempo total de observación y los valores fueron promediados para los caracoles de un mismo acuario. El tiempo dedicado a la alimentación (TI, %) y a la reptación (TR, %) fueron calculados de la misma manera.

6.2.2. Patrones temporales de actividad en poblaciones naturales

Los datos de actividad utilizados en esta sección fueron cedidos por el Dr. Pablo R. Martín y la Dra. Silvana Burela, quienes realizaron una investigación del ciclo de vida de poblaciones naturales de *P. canaliculata* en el límite austral de su distribución (datos no publicados). Los patrones temporales de actividad de *P. canaliculata* fueron investigados en dos poblaciones naturales pertenecientes a los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico (ver secciones 1.3 y 5.2.1). El tramo del arroyo Curamalal Grande investigado (37°14'31" S, 62°08'04" W) se caracterizó por un ancho promedio de 7.80 m (rango: 7-9 m) y una profundidad media inferior a 0.75 m, aunque en algunas secciones angostas alcanzó 1.5 m. La velocidad de la corriente varió entre 0.14 y 0.23 m.s⁻¹, bajo condiciones de caudal normales. El tramo del arroyo Cochicó Chico (36°57'37" S, 62°16'57" W) se caracterizó por un ancho de 5-7 m y una profundidad media de alrededor de 0.20 m. En ambos arroyos el fondo fue principalmente lodoso aunque también presentó porciones de tosca.

El muestreo duró tres años y los dos sitios fueron visitados cada dos o tres semanas en verano y cada cuatro o cinco semanas en invierno. El muestreo en el arroyo Curamalal Grande se extendió desde el 5 de julio de 2004 hasta el 8 de abril de 2006 mientras que para el Cochicó Chico fue desde el 26 de octubre de 2005 hasta el 14 de abril de 2007. En cada visita los caracoles fueron buscados a

lo largo del tramo por dos personas, revisando el sustrato del fondo, entre la vegetación sumergida y bajo las piedras. Todos los caracoles encontrados fueron inmediatamente inspeccionados *in situ* y clasificados según las siguientes categorías: TR (totalmente retraído), con el opérculo por dentro del plano de la abertura, PR (parcialmente retraído) con el opérculo en el plano de la abertura, PE (parcialmente extendido) con el pie y el opérculo hasta 45° por fuera del plano de la abertura y TE (totalmente extendido) con el pie extendido y el opérculo formando un ángulo mayor a 45° con el plano de la abertura. La proporción de caracoles activos (P) se calculó para cada fecha de muestreo como PE + TE en relación al número total de caracoles recolectados.

En cada fecha de muestreo, antes de iniciarse la búsqueda de los caracoles se registró la temperatura del agua. Además, los patrones de variación diaria y estacional en la temperatura del agua, fueron estimados a partir de lecturas obtenidas cada 1 h por un dispositivo de registro continuo (Hobo[®]) anclado en el fondo del arroyo. Dicho dispositivo estuvo localizado entre el 5 de julio de 2004 y el 11 de junio de 2006 en el arroyo Curamalal Grande, mientras que en el Cochicó Chico permaneció desde el 11 de junio de 2006 hasta el 1 de julio de 2007.

6.2.3. Efecto de temperaturas constantes sobre la actividad

La temperatura del agua fue modificada a una tasa de 1°C por hora, desde 25°C hasta la temperatura deseada (10, 15, 20, 25 y 30°C); una vez alcanzada la misma, los caracoles fueron aclimatados durante 72 h. Los acuarios fueron provistos de una capa de arena de un espesor suficiente para permitir el enterramiento de los caracoles (3 cm); el agua se mantuvo constantemente aireada y se suministró una hoja de lechuga por día a cada acuario. Seis

caracoles (dos indiferenciados, dos machos y dos hembras; largo total: 13.5-47 mm) fueron utilizados en cada ensayo, los cuales fueron repetidos tres veces para los tratamientos de 10 y 15°C y seis veces para los demás; cada caracol fue usado sólo una vez.

El período de observación en estos ensayos fue de 2 h. Antes del inicio se registró la temperatura del agua, se suministró una hoja nueva de lechuga y se desconectó el sistema de aireación para evitar interferencias con la observación. Dichos procedimientos no desencadenaron ninguna respuesta negativa en los caracoles (hundimiento, retracción, etc.).

6.2.4. Efecto combinado de temperaturas constantes y tiempo de exposición sobre la actividad

A 10°C no se detectó casi actividad en el experimento anterior (ver Resultados), razón por la cual se decidió realizar esta serie de ensayos a 15, 20, 25 y 30°C e incorporar un tratamiento a 35°C. Los datos utilizados fueron obtenidos de los ensayos de restricción en la respiración aérea (descritos en la sección 2.2.4), pero aquí sólo se consideraron los datos del compartimiento con acceso al aire. El tiempo de exposición (E) consistió en los cinco días de duración de los ensayos y las variables de actividad fueron obtenidas promediando los dos registros diarios.

6.2.5. Efecto de la fluctuación de la temperatura sobre la actividad

Sobre la base de los resultados de los dos experimentos anteriores y del estudio realizado en el campo, se simularon las variaciones diarias en la temperatura del agua que se producen en los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste durante primavera y otoño. Se seleccionaron dichas estaciones dado que son las épocas del año en las cuales la temperatura

del agua fluctúa por encima y por debajo de aquella a la cual el 50% de los caracoles se encuentran activos (valor obtenido a partir del $P = 0.5$ de la regresión logística; ver sección 6.3.1).

Los caracoles fueron aclimatados a una temperatura de 20°C durante un período de 24 h, en acuarios mantenidos en una habitación refrigerada (4-6°C) y oscura (para evitar cualquier interferencia del fotoperiodo con los efectos de la fluctuación en la temperatura). Los acuarios fueron provistos de una capa de arena de 3 cm de espesor y los caracoles fueron alimentados con lechuga fresca.

Diez caracoles sexualmente diferenciados (largo total: 29.0-45.5 mm) fueron colocados en cada acuario. Cada ensayo se inició con el agua a una temperatura de 20°C, la cual se dejó enfriar gradualmente hasta 8°C, a una tasa promedio de 1°C por hora, mediante la desconexión de los termostatos,. A continuación, los termostatos fueron conectados nuevamente y el agua se calentó a la misma tasa hasta alcanzar los 20°C. Cuatro acuarios fueron observados simultáneamente en tres ocasiones diferentes, lo cual constituyó un total de 12 réplicas. Durante las 24 h de duración de cada ensayo se registró cada una hora la actividad de cada caracol siguiendo las categorías utilizadas en el campo (TR, PR, TE y PE) y la temperatura del agua.

La frecuencia de caracoles activos por acuario (CA, %) se calculó de la misma manera que la proporción de caracoles activos (P) en el estudio de campo. Los registros horarios de la temperatura del agua y la frecuencia de caracoles activos fueron promediados para los 12 acuarios; a los datos correspondientes a las fases de enfriamiento y calentamiento del experimento se les ajustaron ecuaciones logísticas. Ambas ecuaciones fueron utilizadas para estimar la frecuencia de caracoles activos en los arroyos Curamalal Grande y

Cochicó Chico a lo largo del año, utilizando los datos de temperatura proporcionados por el dispositivo de registro continuo y seleccionando una u otra ecuación en función de si la temperatura estaba en aumento o en descenso.

6.2.6. Análisis estadístico

La proporción de caracoles activos (P) de los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico fue investigada a través de un análisis de regresión logística, con la temperatura instantánea del agua como variable independiente y la actividad como variable dependiente binaria (activos o inactivos). Para el Curamalal Grande, el mismo análisis también fue realizado utilizando la temperatura mínima registrada en cada día de muestreo (obtenida a partir de los datos del dispositivo de registro continuo); estos registros fueron muy escasos para realizar el mismo análisis con los datos del arroyo Cochicó Chico.

El efecto de las temperaturas constantes sobre las variables de actividad calculadas fue investigado a través de un ANOVA simple. En los casos en los cuales la homogeneidad de varianzas fue rechazada (test de Levene), la variable dependiente fue transformada y re-analizada; en los casos en los cuales no pudo lograrse homocedasticidad mediante ninguna transformación, se llevó a cabo una prueba no paramétrica (test de Kruskal-Wallis).

El efecto de las temperaturas constantes y del tiempo de exposición sobre las variables de actividad fue explorado a través de un ANOVA con medidas repetidas, siendo la temperatura el factor principal y el tiempo de exposición el factor intra-sujeto o la variable con medidas repetidas (cinco días consecutivos). A las variables dependientes se les aplicó la transformación arcoseno. Cuando la prueba W de Mauchly fue significativa, indicando que la matriz de covarianza no

es esférica, los grados de libertad fueron corregidos por el Epsilon de Greenhouse-Geisser.

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Patrones temporales de actividad en poblaciones naturales

La proporción de caracoles activos en los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico varió entre 0 y 1, mostrando un cambio abrupto entre los 10 y los 15°C (Figura 6.1a) y entre los 12 y los 18°C de temperatura (Figura 6.1b), respectivamente. La mayoría de los caracoles inactivos fueron encontrados en el fondo, ya sea sobre la superficie o parcialmente cubiertos por sedimentos muy finos; en el arroyo Cochicó Chico los caracoles inactivos también fueron hallados frecuentemente debajo de las piedras. Durante el invierno, el porcentaje de caracoles parcialmente retraídos fluctuó entre el 25 y el 71% de los caracoles inactivos en Curamalal Grande y entre el 7 y el 100% en Chico Cochicó.

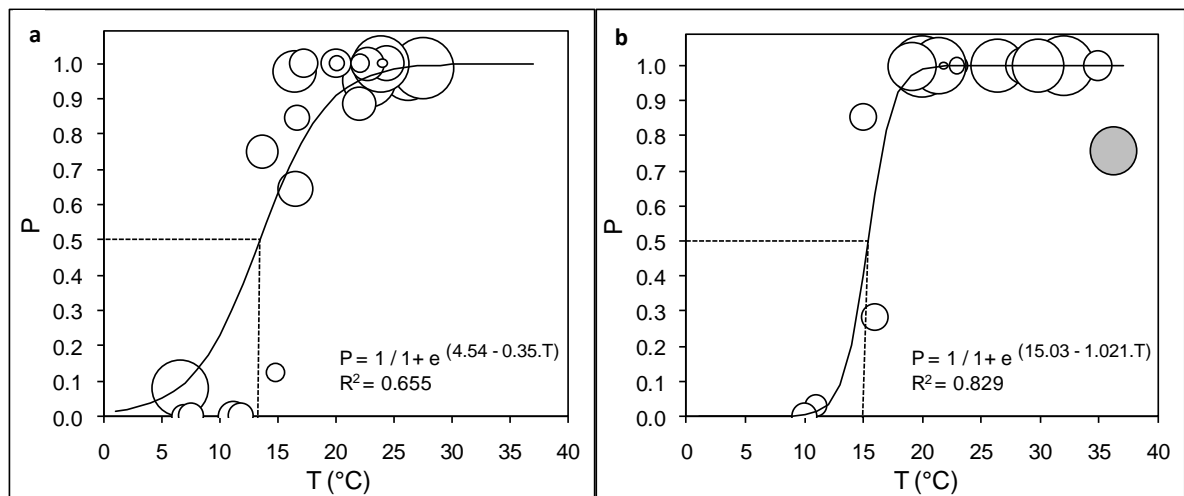


Figura 6.1. Proporción de caracoles activos (P) a diferentes temperaturas (T) para las poblaciones de los arroyos Curamalal Grande (**a**) y Cochicó Chico (**b**). El área de los círculos indica el número de caracoles hallados en cada muestreo, que fluctuó entre 2 y 87 en Curamalal Grande y entre 4 y 254 en Cochicó Chico (el círculo gris fue excluido del análisis). Las líneas continuas corresponden a las proporciones estimadas a partir de los parámetros de la regresión logística; las líneas punteadas indican la temperatura a la cual el 50% de los caracoles se encuentran activos (datos cedidos por el Dr. Pablo R. Martín y la Dra. Silvana Burela).

El modelo de regresión logística se ajustó adecuadamente a los datos de proporción de caracoles activos para el arroyo Curamalal Grande (Test de Hosmer y Lemeshow: $X^2_7 = 11.38$, $p = 0.123$) pero no para el Cochicó Chico ($X^2_8 = 1670.97$, $p < 0.0001$). La falta de ajuste en el segundo caso se debió probablemente al nivel relativamente bajo de actividad registrado a la temperatura más alta (36.2°C); se realizó el mismo análisis sin este dato y mejoró notablemente el ajuste ($X^2_8 = 4.92$, $p = 0.766$). En ambos arroyos, el coeficiente para la temperatura fue significativamente distinto de cero (prueba de Wald: $X^2_1 = 172.52$, $p < 0.0001$ y $X^2_1 = 101.97$, $p < 0.0001$, respectivamente). La temperatura a la cual el 50% de los caracoles se encuentran activos ($P = 0.5$) fue de 12.95°C para el arroyo Curamalal Grande (Figura 6.1a) y de 14.93°C para el Cochicó Chico (Figura 6.1b); la tasa específica de cambio en la actividad con la temperatura también fue menor para Curamalal Grande que para Cochicó Chico (0.35 y 1.02, respectivamente). La regresión logística para la proporción de caracoles activos en Curamalal Grande vs. la temperatura mínima del agua correspondiente a los días de muestreo, mostró un peor ajuste ($X^2_8 = 28.62$, $p < 0.0001$) que la regresión realizada con la temperatura instantánea.

6.3.2. Efecto de temperaturas constantes sobre la actividad

A 10°C casi no se detectó actividad; un sólo caracol fue observado reptando durante unos pocos minutos y el resto de los caracoles (94.5%) se encontraron siempre retraídos sobre el fondo. Por lo tanto, los tiempos dedicados a la alimentación y a la reptación fueron analizados excluyendo el tratamiento de 10°C. El tiempo en actividad se incrementó considerablemente con la temperatura (Test de Kruskal-Wallis: $H_4 = 21.50$, $p < 0.0001$), alcanzando el máximo de 100% en el rango de 25-30°C (Figura 6.2). El tiempo dedicado a la

alimentación aumentó significativamente con la temperatura ($F_{3,17} = 4.08$, $p = 0.0236$), alcanzando un pico de 60.7% a los 25°C y disminuyendo hasta 41.3% a 30°C. Por otro lado, el porcentaje de tiempo dedicado a la reptación (transformado en su raíz cuadrada) no se vio afectado por la temperatura ($F_{3,17} = 0.66$, $p = 0.5852$), promediando un 20.2% del período de observación.

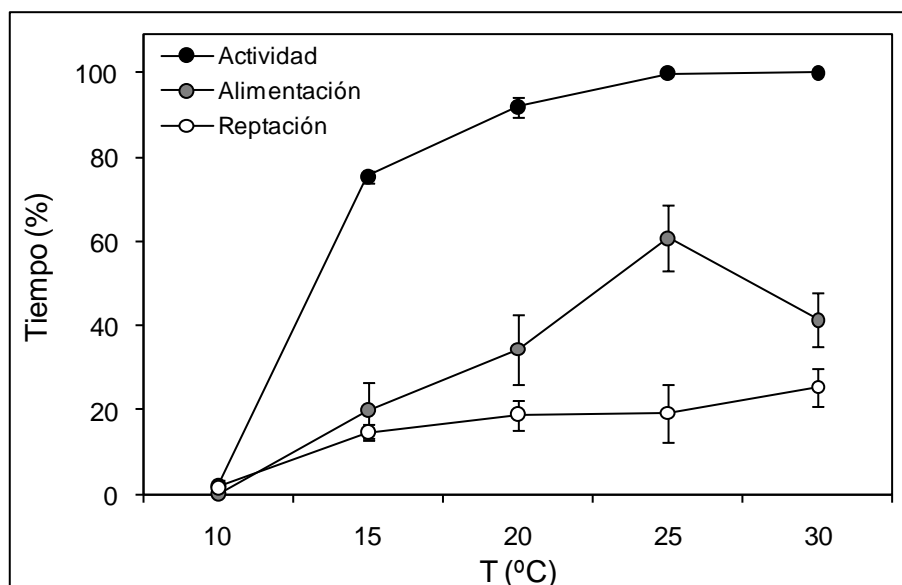


Figura 6.2. Actividad de *P. canaliculata* en el laboratorio a diferentes temperaturas (T) después de 72 h de aclimatación; las barras indican las medias \pm el error estándar (para un período de observación de 2 h).

6.3.3. Efecto combinado de temperaturas constantes y tiempo de exposición sobre la actividad

En los acuarios con aireación, ninguna de las variables analizadas fue afectada por el tiempo de exposición a una cierta temperatura (Tabla 6.1). Sólo el tiempo en actividad mostró un efecto significativo de la temperatura, permaneciendo casi constante alrededor del 94% entre los 25 y 35°C; los tiempos dedicados a la alimentación y la reptación mostraron poca variación con la temperatura y alcanzaron valores mínimos a 35°C (Figura 6.3a).

Tabla 6.1. ANOVAs con medidas repetidas para las variables de actividad obtenidas durante cinco días de exposición, a temperaturas constantes y en acuarios con aireación. Variables dependientes: tiempo en actividad (TA), tiempo dedicado a la alimentación (TI) y a la reptación (TR); factores: tiempo de exposición (E, medida repetida o intrasujeto), temperatura (T, entre sujetos) e interacción (E x T); los valores significativos se indican con negrita.

Variables	E	E x T	T
TA	$F_{4,40} = 0.714$ $p = 0.5875$	$F_{16,40} = 1.242$ $p = 0.2807$	$F_{4,10} = 4.829$ $p = 0.0198$
TI	$F_{4,40} = 1.540$ $p = 0.2092$	$F_{16,40} = 0.403$ $p = 0.9736$	$F_{4,10} = 1.786$ $p = 0.2082$
TR	$F_{4,40} = 0.581$ $p = 0.6780$	$F_{16,40} = 1.336$ $p = 0.2236$	$F_{4,10} = 1.126$ $p = 0.3979$

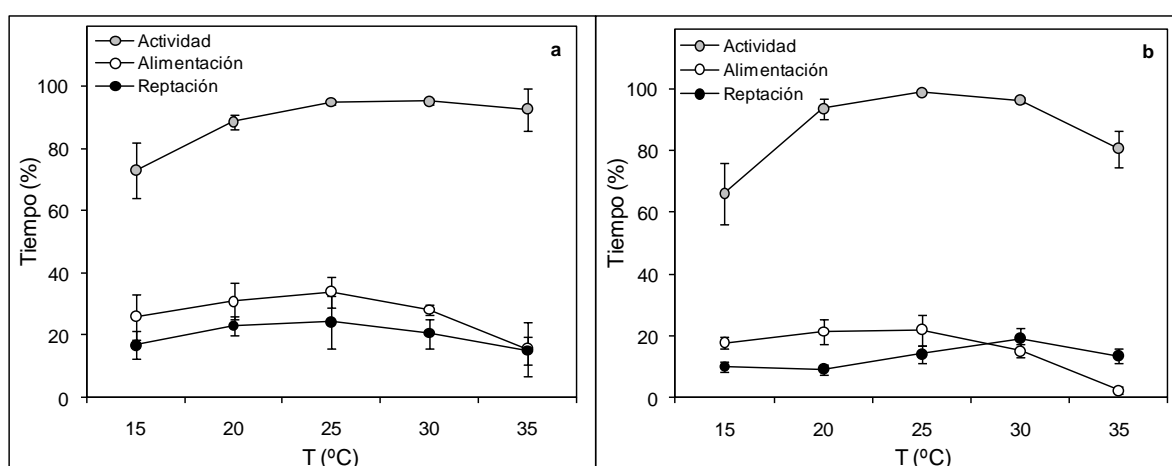


Figura 6.3. Actividad de *P. canaliculata* a diferentes temperaturas constantes (T) durante cinco días de exposición, en condiciones con (a) y sin aireación (b); las barras indican las medias \pm el error estándar (las medias se obtuvieron promediando los valores para los cinco días).

El tiempo en actividad en acuarios sin aireación mostró un efecto significativo del tiempo de exposición (Tabla 6.2). A pesar de que el término de interacción (E x T) no fue significativo, se observaron diferentes patrones temporales a distintas temperaturas (Figura 6.4). Entre 20 y 30°C, los caracoles se mantuvieron activos casi todo el tiempo durante los cinco días de duración del

experimento, y a la temperatura más alta mostraron una tendencia a inactivarse con el tiempo (de 92.8 a 52.6%); la actividad a 15°C fue claramente inferior y mostró un descenso al quinto día. La temperatura afectó significativamente tanto al tiempo en actividad como al tiempo dedicado a la alimentación, pero no así al tiempo dedicado a la reptación (Tabla 6.2). El tiempo en actividad alcanzó un máximo entre los 20 y los 30°C (96.1% en promedio), mientras que la alimentación fue bastante constante hasta los 30°C (19.1%), pero disminuyó a casi cero a 35°C (Figura 6.3b).

Tabla 6.2. ANOVAs con medidas repetidas para las variables de actividad obtenidas durante cinco días de exposición a temperaturas constantes y en acuarios sin aireación. Variables dependientes: tiempo en actividad (TA), tiempo dedicado a la alimentación (TI) y a la reptación (TR); factores: tiempo de exposición (E, repetida medida o intrasujeto), temperatura (T, entre sujetos) e interacción (E x T); los valores significativos se indican con negrita.

Variables	E	E x T	T
TA	$F_{4,40} = 3.852$ $p = 0.0097$	$F_{16,40} = 1.025$ $p = 0.4530$	$F_{4,10} = 7.155$ $p = 0.0055$
TI	$F_{1.8,18.4} = 1.209$ $p = 0.3178$	$F_{7.4,18.4} = 1.857$ $p = 0.1334$	$F_{4,10} = 8.502$ $p = 0.0029$
TR	$F_{4,40} = 1.694$ $p = 0.1704$	$F_{16,40} = 1.151$ $p = 0.3463$	$F_{4,10} = 2.451$ $p = 0.1141$

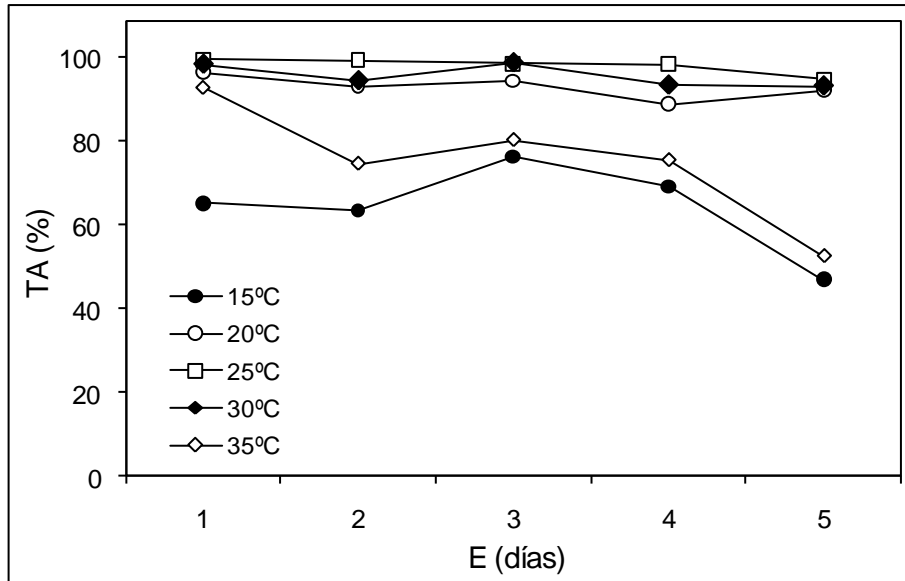


Figura 6.4. Tiempo en actividad (TA) en acuarios sin aireación en función del tiempo de exposición (E); las diferentes temperaturas fueron mantenidas constantes durante los cinco días.

6.3.4. Efecto de la fluctuación de la temperatura sobre la actividad

En estos experimentos, la frecuencia de caracoles activos por acuario mostró una relación positiva con la temperatura tanto para la fase de enfriamiento como para la de calentamiento (Figura 6.5), aunque la tasa de cambio fue mayor durante el enfriamiento (0.72) que durante el calentamiento (0.44). Las temperaturas a las cuales el 50% de los caracoles se encontró activo fueron 10.88 y 13.85°C, respectivamente. La frecuencia mínima de caracoles activos (15.83%) se registró a una temperatura promedio de 8.67°C, al final de la fase de enfriamiento y se mantuvo en ese mínimo a pesar de un incremento de 2°C durante la primer hora de la fase de calentamiento. La frecuencia de caracoles activos durante la fase de enfriamiento fue siempre mayor que la misma frecuencia durante el calentamiento (con una diferencia máxima de 31.67% a los 14°C).

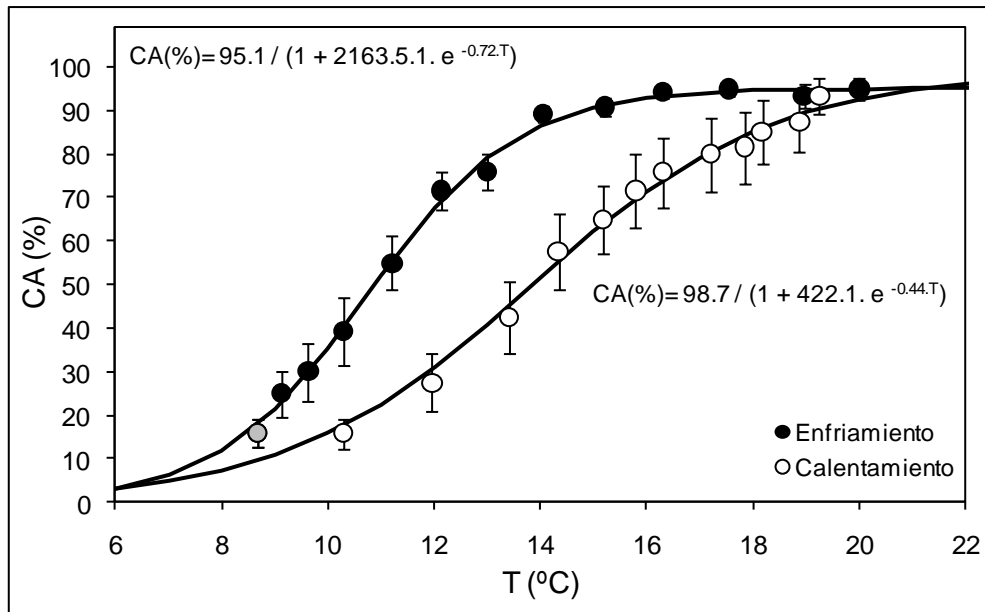


Figura 6.5. Frecuencia de caracoles activos (CA) a diferentes temperaturas (T) fluctuantes. Las fases duraron 12 h cada una y el punto gris indica el final del enfriamiento y el inicio del calentamiento (común a ambas curvas); las barras indican las medias \pm el error estándar. Las líneas continuas corresponden a las frecuencias estimadas a partir de los parámetros de las ecuaciones logísticas.

Las frecuencias de caracoles activos, estimadas a partir de las ecuaciones logísticas, para los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico mostraron grandes fluctuaciones, especialmente entre fines del otoño y principios de la primavera (mayo-octubre), siendo más constante durante el resto del año (Figura 6.6). En general, las frecuencias de caracoles activos predichas se correspondieron adecuadamente a las frecuencias observadas en ambos arroyos durante los muestreos. Dos situaciones inusuales ocurrieron durante el período en el cual se realizaron los mismos: una frecuencia de caracoles activos relativamente alta (64.3%) en el arroyo Curamalal Grande a fines del otoño (coincidente con una temperatura instantánea de 16.5°C) y una frecuencia relativamente baja (75.7%) en Cochicó Chico a principios del verano (coincidente con una temperatura instantánea de 36.2°C).

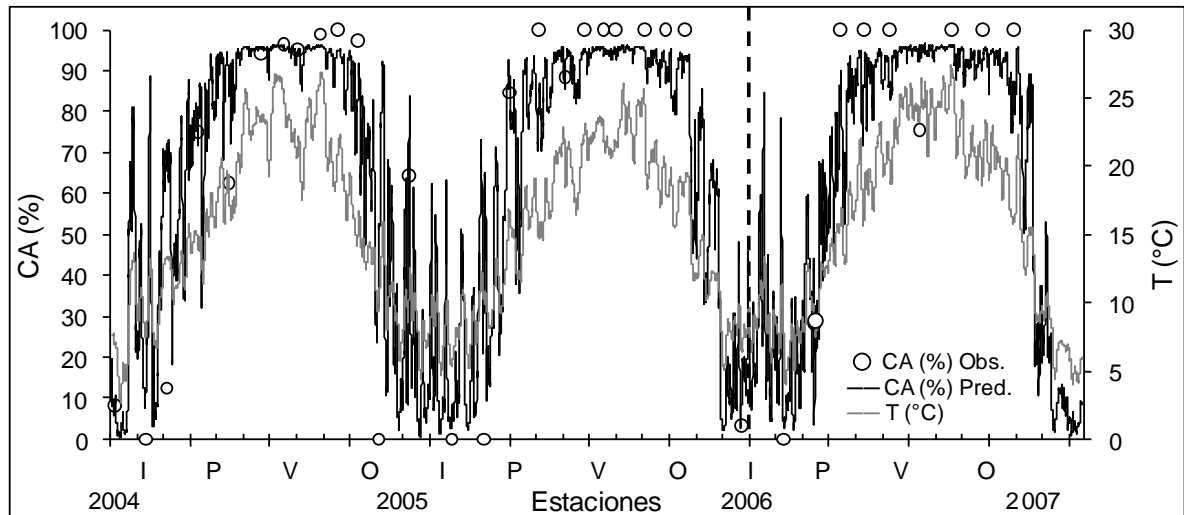


Figura 6.6. Patrones temporales de la frecuencia de caracoles activos (CA) en los arroyos Curamalal Grande (2004-2006) y Cochicó Chico (2006-2007) durante tres años: CA **predicha** (medias móviles obtenidas utilizando 24 lecturas de temperatura consecutivas tomadas cada una hora), CA **observada** y temperatura (T, medias móviles obtenidas de 72 lecturas consecutivas tomadas cada una hora); la línea punteada indica la fecha en que el dispositivo de registro continuo se trasladó del Curamalal Grande al Cochicó Chico.

La temperatura del agua en el arroyo Curamalal Grande fluctuó entre 0.29 y 31.12°C (cuantiles del 5% = 6.22 y 26.34°C), mientras que en Cochicó Chico varió entre -0.16 y 35.7°C (cuantiles del 5% = 4.15 y 28.31°C para el total de registros horarios). En ambos sitios, los registros cercanos a cero (-0.16 y 0.29°C) fueron muy poco frecuentes (0.02 y 0.13%, respectivamente) y duraron sólo entre 2 y 4 h; en cambio, los registros de temperaturas menores a 5°C fueron más comunes (2.97 y 7.99%, respectivamente) y persistieron por períodos de hasta dos días.

6.4. DISCUSIÓN

Existen trabajos que sugieren que *Pomacea canaliculata* se entierra en el sedimento del fondo durante el invierno (Hylton-Scott, 1958; Bachmann, 1960; Damborenea, 1996), aunque también ha sido encontrada debajo de rocas o entre las plantas sumergidas (Estebenet & Martín, 2002). En el sur de Japón, *P. canaliculata* muestra un ciclo diario de enterramiento en el sedimento de los arrozales, el cual posee un espesor menor a 8 cm; el porcentaje de caracoles enterrados se incrementa durante el otoño (Wada & Yoshida, 2000). En los muestreos realizados en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, la mayoría de los caracoles inactivos fueron encontrados sobre el fondo o parcialmente cubiertos por sedimentos finos; coincidentemente, en los ensayos de laboratorio nunca se registró enterramiento en la arena del fondo. Stevens *et al.* (2002) sugirieron que en *P. paludosa* los caracoles que se encuentran inactivos durante el invierno mantienen el opérculo ligeramente despegado del borde de la concha para permitir la circulación de agua. En los dos arroyos muestreados, el porcentaje de caracoles retraídos sólo parcialmente alcanzó valores máximos de entre el 71 y el 100% del total de caracoles inactivos, sugiriendo que la renovación del agua de la cavidad paleal es común. Esta evidencia apoya la conclusión de que, sobre todo en los arroyos, los caracoles terminan enterrados como consecuencia de la sedimentación y no por enterramiento activo (Seuffert & Martín, 2009).

Muchos estudios han propuesto que los ampuláridos hibernan en regiones de climas templados, tanto en su rango de distribución natural (e.g. Bachmann, 1960; Damborenea, 1996; Martín *et al.*, 2005) como en áreas invadidas (e.g. Ito, 2002; Wada & Matsukura, 2007; Karatayev *et al.*, 2009), aunque los procesos

fisiológicos involucrados en dicho comportamiento son desconocidos (con excepción de la adquisición de resistencia al frío; Matsukura *et al.*, 2008, 2009). En el muestreo de campo se observó que durante el invierno los caracoles inactivos se reactivaban luego de tan sólo unos minutos fuera del agua, a pesar de que la temperatura del aire fue generalmente inferior a 15°C (Martín P.R. & Burela S., comunicación personal). Más aún, en una ocasión a finales del otoño (2 de junio de 2005), la mayoría de los caracoles (64.3%) fueron encontrados activos en el arroyo Curamalal Grande (en coincidencia con un aumento repentino de la temperatura del agua desde 6.7 hasta 16.8°C en dos días), a pesar de que en los muestreos anteriores y posteriores no se registró actividad alguna. Por lo tanto, los caracoles no entran al parecer en un estado letárgico profundo que persista durante toda la estación fría, sino que muestran una respuesta más bien rápida a los cambios de temperatura, siendo capaces de reactivarse tan pronto como las condiciones sean favorables.

Durante la estación cálida, y en coincidencia con niveles de agua muy bajos y flujo casi nulo, sólo el 75.7% de los caracoles de la población del arroyo Cochicó Chico fue registrado como activo, cuando la temperatura del agua llegó a 36.2°C; todos los caracoles inactivos se encontraron parcialmente retraídos y localizados sobre la superficie del fondo en áreas soleadas y poco profundas. Por el contrario, Wada & Yoshida (2000) reportaron que los machos de *P. canaliculata* comienzan a enterrarse en el sustrato de parcelas experimentales ubicadas al aire libre con temperaturas superiores a 35°C y que casi todos se encuentran enterrados cuando se alcanzan los 40°C.

En los ensayos realizados aquí, el tiempo que los caracoles pasaron retraídos en aguas no aireadas mostró un considerable aumento desde 3.8% a

30°C hasta 19.4% a 35°C; además, los caracoles no retraídos se encontraron en su mayoría adheridos a las paredes del acuario y permanecieron inmóviles, con excepción de la frecuente ventilación del pulmón. Ramakrishnan (2007) reportó que todos los individuos de *P. insularum* entraron en un coma por calor a 38.2 y 40.6°C (permaneciendo despegados del sustrato y sin movimientos del cefalopie) cuando la temperatura se elevó rápidamente desde los niveles de aclimatación de 20 y 30°C, respectivamente. Ningún caracol mostró una respuesta de este tipo al estrés térmico con las temperaturas más altas utilizadas aquí (35°C), a pesar de que un estado comatoso similar ha sido observado a 25°C cuando se impide la respiración aérea (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2010). En *P. paludosa*, un aumento en la temperatura del agua desde 26 hasta 36°C provocó un desprendimiento inusual del pie y una torsión de la concha (McClary, 1964). Al parecer, las respuestas posibles al estrés por calor en *Pomacea* son muy diferentes, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, lo que tal vez se deba en este último caso a la interacción con factores como el sexo, el oxígeno disuelto y la insolación.

Ramakrishnan (2007) determinó para *P. insularum*, una especie estrechamente relacionada con *P. canaliculata* (Rawlings *et al.*, 2007), que los límites crónicos, durante 28 días de exposición, fueron de 15.2 y 36.6°C. Las poblaciones más australes de *P. canaliculata* se exponen por hasta tres meses a temperaturas del agua continuamente menores a 15°C. El límite térmico superior parece coincidir en ambas especies, pero no ocurre lo mismo con el inferior, lo que probablemente se relacione con el hecho de que, a pesar de que son simpátricas en parte de su rango de distribución natural en América del Sur, *P. canaliculata* se extiende 300 km más hacia el sur que *P. insularum* (Hylton-Scott,

1958; Martín *et al.*, 2001; Rawlings *et al.*, 2007). Cowie (2002) mencionó que el límite térmico inferior para *P. canaliculata* es inferior al de otros ampuláridos que viven en climas más cálidos.

En los ensayos que simularon las condiciones de primavera y otoño en las poblaciones más australes de *P. canaliculata*, el corrimiento hacia temperaturas más altas de la curva de calentamiento respecto de la de enfriamiento sugiere que se requiere al menos una hora para que el cuerpo de los caracoles alcance la temperatura del agua. Una respuesta retardada similar a cambios en la temperatura ha sido sugerida para la frecuencia de ventilación pulmonar en el género *Pomacea* (Seuffert & Martín, 2009). Además, durante estos ensayos el porcentaje de caracoles activos a la temperatura más baja registrada (8.67°C en promedio) no llegó a cero, a pesar de que después de 72 h de exposición a 10°C la actividad fue casi nula. Esto indica que exposiciones cortas no son probablemente suficientes para inducir la inactivación de todos los caracoles. Los ampuláridos del género *Pomacea* incluyen a los caracoles de agua dulce más grandes (Cowie *et al.*, 2006), razón por la cual es de esperar una considerable inercia térmica en los caracoles utilizados, que oscilaron entre 4.5 y 17.2 g de peso vivo (obtenido a partir de una ecuación empírica que relaciona la talla con el peso; Tamburi N., comunicación personal). Las diferentes tasas de inactivación y de reactivación podrían estar relacionadas con el hecho de que durante el enfriamiento las bajas temperaturas fuerzan fisiológicamente la inactivación de los caracoles, mientras que cuando la temperatura sobrepasa el límite de la inactivación, los caracoles tienen la alternativa de reactivarse o no; por lo tanto, la tasa de reactivación será más baja si al menos algunos caracoles retrasan el inicio de la actividad.

El efecto del tiempo de exposición sólo se evidenció en los acuarios sin aireación, a la temperatura más alta utilizada y luego de cinco días de exposición, provocando una disminución en la actividad. Junto con los resultados discutidos anteriormente, esto sugiere que la respuesta de la actividad a la temperatura es muy rápida (dentro de unas pocas horas) y que la respuesta de la actividad a largo plazo se debe a efectos nocivos que sólo aparecen a temperaturas superiores a 30°C y en aguas polutas, una condición que dificulta la normal perfusión de la branquia (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2010) y suprime casi totalmente la alimentación (este Capítulo).

La temperatura a la cual la mitad de los caracoles se encuentra activa y la tasa específica de cambio en la actividad con la temperatura, fueron menores para la población del arroyo Curamalal Grande que para la del Cochicó Chico. Esta diferencia en los parámetros estimados podría estar relacionada con el hecho de que los dos conjuntos de datos no estuvieron completamente superpuestos en el tiempo y que ambos arroyos se diferencian en su régimen térmico, mostrando el Cochicó Chico fluctuaciones mayores y más rápidas en la temperatura del agua. Además, existe una gran variación en las estrategias vitales de ambas poblaciones que es en parte atribuible a diferencias genéticas (Martín & Estebenet, 2002), razón por la cual es difícil encontrar una explicación clara para las diferencias entre ambas curvas de actividad.

Heiler *et al.* (2008) reportaron también una respuesta positiva de la actividad a la temperatura en una cepa de *P. canaliculata* obtenida del acuarismo, aunque sus resultados difieren bastante de los encontrados aquí. En primer lugar, la actividad en los ensayos realizados aquí alcanzó su máximo en el rango de los 25-30°C, mientras que Heiler *et al.* (2008) encontraron un aumento casi lineal

desde los 20 hasta los 32°C, la temperatura más alta utilizada. En segundo lugar, las proporciones de caracoles activos fueron mayores aquí; por ejemplo, se registraron valores de ca. 90% a 20°C, mientras que Heiler *et al.* (2008) registraron sólo un 18%. Esto se debe en parte al hecho de que los caracoles en reposo pero no retraídos fueron considerados inactivos por ellos. Sin embargo, aun considerando estos caracoles como inactivos, los valores obtenidos aquí continúan siendo más altos (60%); las diferencias entre estas dos cepas de *P. canaliculata* pueden estar relacionadas con una diferente región de origen o con la selección artificial realizada por los acuaristas.

El tiempo dedicado a la reptación se mantuvo casi constante con la temperatura en *P. canaliculata*, aunque la velocidad de reptación se incrementa linealmente con la temperatura en esta especie (Capítulo 2; Seuffert, 2005; Heiler *et al.*, 2008; Seuffert & Martín, 2010). Del mismo modo, Costil & Bailey (1998) no encontraron un efecto de la temperatura en el tiempo dedicado a la reptación en el pulmonado de agua dulce *Planorbarius corneus* (Linnaeus 1758), pero si registraron un aumento significativo en la velocidad de reptación. Al parecer, dado que estas especies pueden reptar más rápido a medida que aumenta la temperatura, no dedican tiempo adicional para desplazarse entre diferentes lugares con el fin de realizar sus actividades de rutina (e.g. respiración aérea en la superficie y búsqueda de alimentos en el fondo).

El tiempo dedicado a la alimentación se incrementó con la temperatura por encima de los 10°C y alcanzó un máximo a los 25°C, aunque se registraron valores distintos entre los tres ensayos realizados; por ejemplo, a 25°C la dedicación a la alimentación fue del 60.7% en los acuarios provistos con lechuga, pero sólo del 22 al 34% cuando se los alimentó con zanahoria. Estas diferencias

probablemente no sean explicadas por diferentes preferencias o palatabilidades entre ambos tipos de alimento, sino por las diferentes superficies expuestas, siendo la interferencia en la alimentación (Estebenet & Martín, 2002) más significativa en el alimento más compacto (rodajas de zanahorias), que no permite a todos los caracoles alimentarse simultáneamente. A pesar de estas diferencias, en todos los casos el aumento en la alimentación estuvo relacionado con una disminución en el tiempo que permanecieron sin moverse pero adheridos al sustrato (reposo). Costil & Bailey (1998) también reportaron para *P. corneus* un incremento en la alimentación de 17.1 a 56.2% entre 10 y 25°C con una disminución correlacionada en el tiempo de reposo. Es probable que ambas especies de caracoles operen a tasas subóptimas, lo que les permite un aumento compensatorio en las tasas de alimentación cuando se enfrentan a condiciones de estrés, como fue sugerido por Rollo & Hawryluk (1988) para otros caracoles de agua dulce.

En *P. canaliculata*, el aumento en el tiempo dedicado a la alimentación con la temperatura, probablemente sea esencial para satisfacer las necesidades energéticas impuestas por el aumento en la tasa metabólica. El consumo específico de oxígeno en otras especies de *Pomacea* se incrementa entre 2.2 y 3.4 veces cuando la temperatura aumenta desde 15 hasta 25°C (Freiburg & Hazelwood, 1977; Santos *et al.*, 1987; Ramakrishnan, 2007), siendo estos valores comparables al incremento en la alimentación observado aquí (3.1 veces en el mismo rango de temperatura). Mientras las demandas respiratorias continúan incrementándose más allá de los 25°C y hasta temperaturas letales o nocivas, la disminución en el tiempo de alimentación registrado en ese rango implicaría un potencial déficit nutricional si dichas condiciones se mantienen. El aumento de

peso en *P. insularum* después de 10 días a 35°C fue menor que en el rango de 20-30°C, a pesar de que las tasas de ingestión no mostraron diferencias entre dichas temperaturas (Gettys *et al.*, 2008).

Zhou *et al.* (2003) desarrollaron un modelo de días-grado para poblaciones de *P. canaliculata* que habitan en China y determinaron que son necesarios 1404 días-grado por encima de 11.7°C para completar una generación de *P. canaliculata*. A partir de los datos del dispositivo de registro continuo se estimó que los días-grado por encima de la temperatura de desarrollo cero acumulados durante un año fueron, 1816 y 2156 para los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico, respectivamente; esto sugiere que en un año no podrían completarse dos generaciones. Por otra parte, los 1404 días-grado necesarios podrían ser acumulados durante los primeros 126 días de la estación reproductiva de *P. canaliculata* (noviembre-abril) en el arroyo Cochicó Chico y en 134-155 días en el Curamalal Grande. Por lo tanto, los caracoles nacidos al comienzo de la estación reproductiva podrían alcanzar la madurez y reproducirse dentro de la misma temporada. Sin embargo, algunas hembras podrían tener que pasar el invierno antes de poder reproducirse ya que no son capaces de alcanzar el tamaño mínimo necesario para la madurez durante una sola estación cuando el alimento es escaso (Tamburi & Martín, 2009a). Si bien en el pasado la principal barrera en la dispersión austral de *P. canaliculata* ha sido probablemente de carácter hidrográfico (*i.e.* las sierras de Tandilia y Ventania; Martín *et al.*, 2001; Martín & De Francesco, 2006), el límite térmico para poder completar su ciclo de vida probablemente no se encuentre mucho más alejado hacia el sur.

7. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

7.1. Distribución de *Pomacea canaliculata* a distintas escalas espaciales

Los resultados obtenidos aquí sugieren que la necesidad de ventilar el pulmón es un factor limitante de la distribución de *Pomacea canaliculata* a pequeña escala. En los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, se observó una distribución restringida a puntos ubicados en proximidades de la orilla o de sustratos emergentes (Capítulos 2, 3 y 4). Dichos arroyos poseen altas concentraciones de oxígeno disuelto y temperaturas variables, características de regiones templadas, razón por la cual podría predecirse una distribución aún más restringida en cuerpos de agua lénticos de zonas tropicales y subtropicales, los cuales posiblemente posean mayores concentraciones de materia orgánica y material en suspensión, menor incorporación de oxígeno atmosférico y temperaturas más elevadas.

Conjuntamente con la asociación de *P. canaliculata* a las proximidades de algún sustrato emergente, el microhábitat más utilizado por esta especie se caracterizó además, por velocidades de la corriente menores a 0.3 m.s^{-1} , sustratos inorgánicos finos ricos en materia orgánica y abundancia de detritos vegetales y macrófitas emergentes (Capítulo 4). Los sitios con menores velocidades de la corriente se encuentran generalmente en las zonas cercanas a la ribera, razón por la cual la asociación de esta especie a microhábitats cercanos a la orilla no se relaciona sólo con la necesidad de ventilar periódicamente el pulmón sino también por la preferencia por sitios de aguas calmas, dónde la corriente no interfiera con la realización de sus actividades de rutina (Capítulo 3). Por lo tanto, la velocidad de la corriente junto a la disponibilidad de alimento y de un sustrato adecuado para ventilar el pulmón, serían las variables más

importantes en el microhábitat de *P. canaliculata*. Esta microdistribución es generada por la elección de los caracoles a una escala temporal pequeña y depende de los desplazamientos individuales. A una escala espacial y temporal mayor, en cambio, se tornarían importantes los balances entre nacimientos, muertes, emigración e inmigración.

A una escala espacial mayor (*i.e.* entre y dentro de los arroyos de esta cuenca), algunas variables ambientales, como la altitud y el contenido de materia orgánica en el sustrato, influyeron sobre la distribución de *P. canaliculata* pero ninguna fue determinante de su presencia. Todos los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste serían, en principio, habitables para los individuos de esta especie (*i.e.* pueden sobrevivir, crecer y reproducirse), aunque sólo en algunos sitios las poblaciones podrían persistir en forma autónoma a largo plazo (Capítulo 5). Antiguamente, la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste formaba parte de un río alóctono que corría por el actual río Vallimanca hasta el río Salado (Malagnino, 1989); la cadena de lagunas se originó posteriormente, luego de la última era glacial, cuando el clima se tornó más árido en esta región y disminuyó el flujo de agua. La distribución de *P. canaliculata* probablemente se extendió cuando las condiciones climáticas subtropicales llegaban hasta el sur de la provincia de Buenos Aires (entre 8 y 6 mil años atrás, Martín & Estebenet, 2002); desde entonces, el incremento en la discontinuidad del medio acuático y la barrera ecológica que supone la alta salinidad de las lagunas, provocó que las poblaciones de cada subcuenca quedaran cada vez más aisladas.

Actualmente, la dispersión de *P. canaliculata* entre e incluso dentro de los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, parece ocurrir muy

lentamente (Capítulo 3; Martín *et al.*, 2001; Martín & Estebenet, 2002). Por esta razón, es probable que factores climáticos e hidrológicos, tales como las sequías y crecidas que suelen ocurrir en esta región, determinen patrones estocásticos de extinción-colonización de esta especie y, en consecuencia, sean determinantes de su distribución entre y dentro de los arroyos de esta cuenca. Un modelo metapoblacional, que ya ha sido planteado para explicar la distribución y abundancia de los uniönidos en distintos tramos de una cuenca de drenaje (Strayer, 2008), probablemente sea adecuado para explicar las tasas de extinción y colonización de *P. canaliculata* en parches de hábitat de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste.

7.2. Implicancias sobre la actividad y distribución de un predador especializado

El gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) es un clásico ejemplo de predador monófago ya que se alimenta casi exclusivamente de caracoles del género *Pomacea* (Beissinger *et al.*, 1994), los cuales son principalmente detectados cuando extienden el sifón a la superficie del agua para ventilar el pulmón (Stevens *et al.*, 2002). *P. canaliculata* es el único ampulárido que habita en el centro y sur de la Provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001) y, en consecuencia, es su única posible presa en esta región. A pesar de que la distribución de *Rostrhamus sociabilis* es amplia, con varias áreas de residencia permanente en el continente Americano que se extienden desde Florida hasta la Provincia de Buenos Aires, esta especie se encuentra localmente amenazada en los Everglades de Florida (Darby *et al.*, 1997), donde también sólo hay una especie presa (*Pomacea paludosa*).

Bennetts *et al.* (1994) sugirieron que la actividad de forrajeo y el éxito de los gavilanes están relacionados con la temperatura del agua y el oxígeno disuelto a través de su efecto sobre la frecuencia de emersión de los caracoles. A pesar de que *P. canaliculata* se encuentra mayormente activa entre septiembre y abril, su mayor disponibilidad como presa ocurrirá durante el verano, que es cuando se registran las mayores temperaturas y los caracoles dependen en mayor medida de la respiración aérea (Capítulo 2). Sin embargo, la disponibilidad de caracoles a lo largo de los cuerpos de agua de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, probablemente variará durante períodos cortos de tiempo a causa de las fluctuaciones en la temperatura del agua (Capítulo 6). En latitudes más bajas, los gavilanes forrajean durante todo el día, aunque a menudo esta actividad alcanza su máximo después del amanecer y antes del atardecer (Beissinger, 1983; Sykes, 1987). Las temperaturas registradas en esta zona durante la primavera y el otoño, sugieren que la frecuencia de emersión, y en consecuencia su disponibilidad como presas, será casi nula durante las primeras horas de la mañana y que alcanzará su nivel máximo por la tarde; incluso durante los meses de verano su disponibilidad podría variar de manera impredecible a lo largo del día.

El gavilán caracolero anida en el norte de la provincia de Buenos Aires, pero la mayoría de los individuos se dispersan durante el otoño a sitios más septentrionales de la Argentina para regresar nuevamente en la primavera (Petracci *et al.*, 2004a). Aunque la presencia del gavilán caracolero en el centro y sur de la Provincia de Buenos Aires es esporádica y ocurre sobre todo durante el verano (Petracci *et al.*, 2004b; Martín P.R., comunicación personal), numerosas conchas de *P. canaliculata* se acumulan debajo de las perchas ubicadas a lo

largo de la orilla de diferentes cuerpos de agua (De Francesco *et al.*, 2006; observación personal). En Florida, el gavián se desplaza dentro del área de anidación cuando la disponibilidad de presas cae debido al descenso en el nivel de agua (Bennetts & Kitchens, 2000) o al pasaje de frentes fríos (Stevens *et al.*, 2002). Sin embargo, los gaviánes al parecer no extienden su área de distribución a zonas en las cuales los caracoles permanecen inactivos durante tres a cuatro meses (Stevens *et al.*, 2002). Por el contrario, en la Provincia de Buenos Aires el gavián caracolero se dispersa alrededor de 300 km hacia el sur desde su región de anidación y llega hasta zonas donde los caracoles permanecen inactivos hasta por cinco meses, como es el caso de las poblaciones que habitan en la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste. Probablemente, las fluctuaciones en el rango de distribución del gavián caracolero y su imposibilidad de nidificación en esta área se expliquen por el carácter impredecible de la disponibilidad de presas, provocado principalmente por las variaciones en la temperatura, situación que podría empeorar con la gran variabilidad en las precipitaciones (Martín *et al.*, 2001).

7.3. Rango potencial de expansión global

La temperatura es a menudo un factor limitante para la expansión de los caracoles a mayores latitudes (Kwong *et al.*, 2008) y ha sido utilizada como predictor de la posible propagación de *Pomacea canaliculata* en su rango de distribución no nativo (Baker, 1998; Zhou *et al.*, 2003; Kwong *et al.*, 2008; Lv *et al.*, 2009). Zhou *et al.* (2003) desarrollaron un modelo de días-grado para poblaciones chinas de *P. canaliculata* y estimaron una temperatura de desarrollo cero o umbral térmico de desarrollo de 11.7°C. Esta temperatura es coherente con los umbrales de actividad reportados aquí (entre 12.95 y 14.93°C), a partir de

los cuales los niveles de actividad caen rápidamente (Capítulo 6). Por ejemplo, el 96.7% de los caracoles se encontraron inactivos cuando la temperatura del agua en los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico cayó por debajo de 11.7°C; un caracol inactivo interrumpe la alimentación y, en consecuencia, también el crecimiento.

Lv *et al.* (2009) utilizaron el modelo de días-grado desarrollado por Zhou *et al.* (2003) para predecir la propagación de *P. canaliculata* en China continental, teniendo en cuenta que son necesarios 1404 días-grado por encima de 11.7°C para completar una generación. Sin embargo, considerando las temperaturas mínimas a las cuales fueron encontradas parejas de caracoles en cópula en los arroyos Curamalal Grande y Cochicó Chico (Martín P.R. & Burela S., comunicación personal), el umbral para la reproducción se encontraría alrededor de los 17°C. Por lo tanto, *P. canaliculata* probablemente se establecerá y prosperará sólo en las regiones donde, además del cumplimiento de las condiciones de los días-grado mencionadas más arriba, la temperatura del agua supere, al menos estacionalmente, el umbral para la reproducción.

Los individuos de *P. canaliculata* introducidos en regiones templadas de Japón (33° N) son capaces de desarrollar resistencia al frío antes del invierno (Matsukura & Wada, 2007; Wada & Matsukura, 2007), pero incapaces de tolerar la congelación (Matsukura *et al.*, 2009). Estudios moleculares recientes (Hayes *et al.*, 2008), indican que las poblaciones japonesas de *P. canaliculata* son el resultado de múltiples introducciones desde el norte de la provincia de Buenos Aires (34-35° S), donde la temperatura mínima del aire en invierno es sólo 2°C más alta que en la presente área de estudio (37° S). Wada & Matsukura (2007) plantearon la cuestión de si el desarrollo de dicha resistencia al frío ha

evolucionado en su rango nativo de distribución o en la zona templada de Japón. Las latitudes similares de las poblaciones japonesas y de las de la región de origen sugieren que la resistencia al frío podría haberse desarrollado en el rango nativo de distribución. *P. canaliculata* no suele quedar expuesto a temperaturas bajo cero, ni en el extremo austral de su distribución natural (Capítulo 6) ni en los arrozales del Japón (donde los caracoles buscan refugio debajo de la paja del arroz; Matsukura *et al.*, 2009), lo que podría explicar la falta de tolerancia a la congelación reportada en las poblaciones japonesas.

7.4. Estrategias de control y restauración en zonas invadidas

Pomacea canaliculata es capaz de resistir una amplia gama de condiciones ambientales (Martín *et al.*, 2001; Yusa *et al.*, 2006b; Kwong *et al.*, 2008), aunque sólo un cierto número de hábitats será adecuado para que una población prospere y eventualmente se extienda. Según los resultados encontrados aquí, el acceso a la superficie del agua es un atributo importante de los hábitats propensos a la invasión de *P. canaliculata*, especialmente en cuerpos de agua lénticos en zonas tropicales, los cuales presumiblemente posean bajas concentraciones de oxígeno y temperaturas elevadas. Carlsson *et al.* (2004) reportaron una depleción completa de la vegetación acuática en humedales naturales dominados por macrófitas flotantes. En los cuerpos de agua carentes de sustratos adecuados para reptar a la superficie del agua (*i.e.* plantas con raíces o tallos), el impacto de los caracoles estaría limitado a una franja de unos pocos metros de ancho desde la orilla. Por otro lado, en hábitats muy someros o estrechos o en aquellos que posean abundantes macrófitas o sustratos emergentes bien dispersos, su impacto se distribuirá por todo el cuerpo de agua.

Burlakova *et al.* (2009) investigaron la palatabilidad de distintas macrófitas en *P. insularum* y sugirieron que las especies emergentes deberían ser preferidas a las sumergidas para la restauración de humedales cuando este invasor está presente. Sin embargo, el efecto del hábito de las plantas sobre la respiración aérea y la oviposición de los caracoles del género *Pomacea* también debería ser considerado en los planes de restauración, tanto cuando se trate de una especie invasora (Capítulo 2; Seuffert & Martín, 2010) como de caracoles nativos (e.g. *Pomacea paludosa*, Karunaratne *et al.*, 2006).

Debido a su gran tamaño, los caracoles adultos constituyen el estrato más conspicuo de las poblaciones de *P. canaliculata* y parecen, a primera vista, los responsables de la mayoría de los daños causados a los cultivos acuáticos y las macrófitas (Boland *et al.*, 2008). Sin embargo, los caracoles pequeños han sido señalados recientemente como el estrato de la población potencialmente más destructivo debido a sus altas tasas de alimentación (Carlsson & Brönmark, 2006; Boland *et al.*, 2008; Tamburi & Martín, 2009b). Por otra parte, los resultados encontrados aquí sugieren que los neonatos y los caracoles pequeños mostrarían además una distribución menos restringida que los adultos (Capítulo 2) y, en consecuencia, durante los períodos de reclutamiento los daños a la vegetación podrían producirse en sectores más amplios.

El éxito de los ampuláridos en los arrozales y las serias dificultades encontradas al tratar de controlar esta plaga (Cowie, 2002; Wada, 2004), sugieren que su erradicación podría ser una tarea casi imposible en los humedales naturales, a pesar de que en ocasiones ha sido posible erradicar focos locales recientes (Cowie, 2002). Desde su introducción y subsiguiente establecimiento como una especie invasora en el sur y el este de Asia, se han

realizado muchas investigaciones tratando de encontrar medidas eficaces para erradicar, o al menos controlar, las poblaciones de *P. canaliculata* en humedales naturales y sobre todo en los arrozales (e.g. Cowie, 2002; Wada, 2004; Yusa *et al.*, 2006b). Una amplia gama de métodos de control ha sido sugerida contra los ampuláridos, los cuales pueden dividirse en tres categorías principales: químicos, biológicos y culturales (Cowie, 2002).

Los métodos químicos son costosos e implican riesgos para la salud humana y el ambiente. Los métodos biológicos han sido intensamente estudiados (e.g. Halwart *et al.*, 1998; Teo, 2001; Carlsson *et al.*, 2004; Teo, 2006; Yusa *et al.*, 2006b) pero su eficacia no ha alcanzado los niveles deseados y, en algunos casos, se debe tener precaución al utilizar predadores originarios de la región invadida en humedales naturales debido a las consecuencias no deseadas sobre la flora y fauna nativa (e.g. Wong *et al.*, 2009). Los métodos culturales, como la recolección manual de los caracoles o la regulación del tamaño de las plántulas de arroz que son trasplantadas y de la profundidad del agua de los arrozales (e.g. Sanico *et al.*, 2002; Teo, 2003), son muy útiles para limitar el daño, a pesar del esfuerzo necesario para alcanzar niveles eficaces.

Sin embargo, los resultados encontrados aquí indican que la efectividad de algunas medidas para el control de *P. canaliculata* podría ser incrementada si los esfuerzos se reúnen en las áreas donde se concentran los caracoles debido a su dependencia del acceso al aire. Por ejemplo, la recolección manual o mediante el uso de redes debería dirigirse a las zonas litorales donde se concentra la mayor parte de los caracoles. Por otra parte, las saponinas obtenidas de la quínoa (*Chenopodium quinoa*) han sido propuestas recientemente como un molusquicida eficaz y seguro contra los caracoles que habitan en los arrozales (Joshi *et al.*,

2008; San Martín *et al.*, 2008, 2009). Este producto también podría ser eficaz en algunos humedales naturales, en especial en cuerpos de agua profundos con vegetación emergente concentrada en las riberas, ya que debería ser aplicado sólo en la zona litoral.

Aunque la posibilidad de matar a los caracoles por asfixia no ha sido considerada previamente, los resultados encontrados aquí sugieren que sería posible, especialmente para las hembras con un alto valor reproductivo, aunque sólo bajo determinadas condiciones (Capítulo 2). Para controlar malezas sumergidas se han utilizado diferentes tipos de “barreras bentónicas” disponibles comercialmente (e.g. Aquascreen[®]), las cuales son desplegadas sobre el fondo impidiendo el paso de la luz aunque no el de animales pequeños (e.g. Mayer, 1978; Ussery *et al.*, 1997). Una malla subacuática con orificios de tamaño adecuado, podría impedir el acceso al aire y a sustratos para la oviposición de los caracoles adultos, sin causar demasiado daño a la vegetación natural y a los organismos pequeños. La efectividad de este método podría ser incrementada si se lo combina con bajas dosis de saponinas de la quínoa, las cuales aparentemente dañan las branquias de los caracoles (Joshi *et al.*, 2008, San Martín *et al.*, 2008, 2009), aumentando así su dependencia de la respiración aérea. Coincidentemente, San Martín *et al.* (2009) reportaron que dicho molusquicida no es efectivo en aguas pobremente oxigenadas, donde los caracoles son menos dependientes de la respiración branquial, situación en la cual también sería necesario algún método de restricción en el acceso al aire.

La información obtenida acerca de las velocidades críticas y la dispersión de *P. canaliculata* (Capítulo 3) pueden resultar útiles para comprender mejor los mecanismos de dispersión en arroyos, canales y cuencas de drenaje invadidas y

diseñar obras hidráulicas que la retarden en zonas bajo riego. En los canales de drenaje, que poseen el fondo y las paredes de cemento, se pueden alcanzar velocidades de la corriente muy altas durante la estación húmeda en Hong Kong, impidiendo el establecimiento de las poblaciones de *P. canaliculata* (Kwong *et al.*, 2008). Los canales de irrigación parecen ser los sitios más adecuados para ejercer medidas de control, como podría ser la captura de individuos que se encuentren derivando mediante la colocación de redes en los extremos; este procedimiento será más efectivo durante la época de lluvias o mediante un aumento en el caudal de los canales. Al igual que lo que ocurre en la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, en la isla de Kyushu, al sur de Japón, *P. canaliculata* no es capaz de extender su distribución hacia zonas altas debido a las elevadas velocidades de la corriente registradas en los límites entre los arrozales y los ríos (Ichinose & Yoshida, 2001).

7.5. Desarrollo de modelos de distribución potencial de *P. canaliculata*

Los modelos de distribución potencial pueden ser desarrollados utilizando un enfoque correlativo (modelos de hábitat) o mecanístico (modelos de nicho; Kearney, 2006; Kearney & Porter, 2009). Los modelos de hábitat relacionan la distribución conocida de un organismo (presencia/ausencia o abundancia) con características de su hábitat (tales como topografía y clima), obteniéndose como resultado un mapa con la probabilidad de ocurrencia de esa especie en un paisaje determinado o un índice que refleja cuán apropiada es un área para la ocupación. En los modelos de nicho, en cambio, se incorpora la interacción entre las propiedades del organismo y las condiciones ambientales que lo rodean, las cuales son modeladas mecanísticamente para determinar las consecuencias

sobre algún componente del *fitness*, el cual es mapeado en el paisaje deseado (Kearney, 2006; Kearney & Porter, 2009).

Los registros de ocurrencia de *P. canaliculata* y los datos de las variables ambientales obtenidos en los estudios de los determinantes de su distribución, tanto en su rango nativo (Capítulo 5; Martín *et al.*, 2001) como en regiones invadidas (Kwong *et al.*, 2008), pueden ser utilizados únicamente en el desarrollo de modelos de hábitat. Sin embargo, la incorporación de algunos parámetros ecofisiológicos obtenidos aquí, como la velocidad de desprendimiento en agua corriente (Capítulo 3) y la temperatura de activación (Capítulo 6), junto con otros, como el requerimiento de días-grado para completar el ciclo de vida, servirá para generar un modelo del nicho fundamental de *P. canaliculata*. Este tipo de modelo permitirá la realización de predicciones más precisas y fundamentadas acerca de los ambientes y zonas susceptibles de invasión (Rawlings *et al.*, 2007).

7.6. Conclusiones

Típicamente, los estudios acerca de la distribución de invertebrados dulceacuícolas son diseñados a tres escalas espaciales distintas: entre arroyos, dentro de cada arroyo y a nivel de microhábitat (Crowl & Schnell, 1990). En el límite austral de su distribución, una serie de parámetros físicos y químicos determinan la presencia de *P. canaliculata*, tanto entre distintos cuerpos de agua (Martín *et al.*, 2001) como a nivel de microhábitat (Capítulos 2 y 4). A pesar de que algunas variables ambientales influyeron sobre la distribución de *P. canaliculata* entre y dentro de los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, ninguna resultó ciertamente determinante de su presencia. Más aún, ninguna variable contribuyó a la explicación de las distintas densidades de caracoles y de puestas de huevos registradas a lo largo de los

arroyos (Capítulo 5). Probablemente, la naturaleza inestable e impredecible de las condiciones climáticas e hidrológicas de esta región sea el factor más influyente sobre los patrones de extinción-colonización de esta especie y, en consecuencia, de su distribución dentro de los arroyos de la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste.

BIBLIOGRAFÍA

- AIZAKI, K. & Y. YUSA, 2010. Learned predator recognition in a freshwater snail, *Pomacea canaliculata*. *Malacologia* 52: 21-29.
- ALBRECHT, E.A., CARREÑO, N.B. & A. CASTRO-VAZQUEZ, 1999. A quantitative study of environmental factors influencing the seasonal onset of reproductive behaviour in the South American apple-snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *J. Moll. Stud.*, 65: 241-250.
- ALBRECHT, E.A., KOCH, E., CARREÑO, N.B. & A. CASTRO-VAZQUEZ, 2005. Control of seasonal arrest of copulation and spawning in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Prosobranchia: Ampullariidae): differential effects of food availability, water temperature and day length. *Veliger*, 47: 147-152.
- ANDREWS, E.B., 1965. The functional anatomy of the mantle cavity, kidney and blood system of some pilids gastropods (Prosobranchia). *J. Zool.*, 146: 70-94.
- BACHMANN, A., 1960. Apuntes para una hidrobiología argentina. II. *Ampullaria insularum* Orb. y *A. canaliculata* Lam. (Moll. Prosobr., Ampullariidae). Observaciones biológicas y ecológicas. *Actas y Trabajos del I Congreso Sudamericano de Zoología*, pp. 19-26, La Plata.
- BAKER, G.H., 1998. The golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck) (Mollusca: Ampullariidae), a potential invader of freshwater habitats in Australia, pp. 21-26. En: ZALUCKI, M.P., DREW, R.A.I. & G.G. WHITE (eds.). *Proceedings of the Sixth Australasian Applied Entomological Research Conference*. Brisbane, Australia.
- BEISSINGER, S.R., 1983. Hunting behaviour, prey selection, and energetics of snail kites in Guyana: consumer choice by a specialist. *Auk*, 100: 84-92.

- BEISSINGER, S.R., DONNAY, T.J. & R. WALTON, 1994. Experimental analysis of diet specialization in the snail kite: the role of behavioural conservatism. *Oecologia*, 100: 54-65.
- BENNETTS, R.E. & W.M. KITCHENS, 2000. Factors influencing movement probabilities of a nomadic food specialist: proximate foraging benefits or ultimate gains from exploration? *Oikos*, 91: 459-467.
- BENNETTS, R.E., COLLOPY, M.W. & J.A. RODGERS Jr., 1994. The snail kite in the Florida Everglades: a food specialist in a changing environment, pp. 507-532. En: DAVIS, S.M. & J.C. OGDEN (eds.). *Everglades: the ecosystem and its restoration*. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, 826 pp.
- BERTHOLD, T., 1989. Comparative conchology and functional morphology of the copulatory organ of the Ampullariidae (Gastropoda, Monotocardia) and their bearing upon phylogeny and palaeontology. *Abh. Nat. Ver.*, 28: 141-164.
- BERTHOLD, T., 1991. Vergleichende Anatomie, Phylogenie und Historische Biogeographie der Ampullariidae (Mollusca: Gastropoda). *Abh. Nat. Ver.*, 29: 1-256.
- BOLAND, B., MEERHOFF, M., FOSALBA, C., MAZZEO, N., BARNES, M.A. & R.L. BURKS, 2008. Juvenile snails, adult appetites: contrasting resource consumption between two species of applesnails (*Pomacea*). *J. Moll. Stud.*, 74: 47-54.
- BOURNE, G.R., 1993. Differential snail-size predation by snail kites and limpkins. *Oikos*, 68: 217-223.

- BOUSFIELD, J.D., 1979. Plant extracts and chemically triggered positive rheotaxis in *Biomphalaria glabrata* (Say), snail intermediate host of *Schistosoma mansoni* (Sambon). *J. Appl. Ecol.*, 16: 681-690.
- BURELA, S., MARTÍN, P.R. & A.L. ESTEBENET, 2004. Patrón anual de actividad de *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) en el límite austral de su distribución. *Resúmenes de la II Reunión Binacional de Ecología (Mendoza, Argentina)*: 429.
- BURKY, K.A. & A.J. BURKY, 1977. Buoyancy changes as related to respiratory behavior in an amphibious snail, *Pomacea urceus* (Müller), from Venezuela. *Nautilus*, 91: 97-104.
- BURKY, A.J., PACHECO, J. & E. PEREYRA, 1972. Temperature, water, and respiratory regimes of an amphibious snail, *Pomacea urceus* (Müller), from the Venezuelan savannah. *Biol. Bull.*, 143: 304-316.
- BURLAKOVA, L.E., KARATAYEV, A.Y., PADILLA, D.K., CARTWRIGHT, L.D. & D.N. HOLLAS, 2009. Wetland restoration and invasive species: Apple snail (*Pomacea insularum*) feeding on native and invasive aquatic plants. *Restor. Ecol.*, 17:433-440.
- BURLAKOVA, L.E., PADILLA, D.K., KARATAYEV, A.Y., HOLLAS, D.N., CARTWRIGHT, L.D. & K.D. NICHOL, 2010. Differences in population dynamics and potential impacts of a freshwater invader driven by temporal habitat stability. *Biol. Invasions*, 12: 927–941.
- CAMARGO MAIA, R., 2005. *Efeitos da velocidade da correnteza na distribuição de macroinvertebrados límnicos em rios de bonito, centro-oeste brasileiro*. Tesis de Master, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande.

- CARLSSON, N.O. & C. BRÖNMARK, 2006. Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on macrophytes and periphyton in Asian wetlands. *Freshwater Biol.*, 51: 695-704.
- CARLSSON, N.O., BRÖNMARK, C. & L.A. HANSON, 2004. Invading herbivory: the golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology*, 85: 1575-1580.
- CIOCCO, N.F. & E.E. SCHEIBLER, 2008. Malacofauna of the littoral benthos of a saline lake in southern Mendoza, Argentina. *Fund. Appl. Limnol.*, 172: 87-98.
- COLLETT, S.F., 1977. Sizes of snails eaten by Snail Kites and Limpkins in a Costa Rica Marsh. *Auk*, 94: 365-367.
- COSTIL, K. & S.E.R. BAILEY, 1998. Influence of water temperature on the activity of *Planorbarius corneus* (Pulmonata, Planorbidae). *Malacologia*, 39: 141-150.
- COWIE, R.H., 2002. Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management, pp. 145-192. En: BARKER, G.M. (ed.). *Molluscs as Crop Pests*. CABI, Wallingford, 468 pp.
- COWIE, R.H., HAYES, K.A. & S.C. THIENGO, 2006. What are apple snails? Confused taxonomy and some preliminary resolution, pp. 3-23. En: JOSHI, R.C. & L.S. SEBASTIAN (eds.). *Global advances in ecology and management of golden apple snails*. Philippine Rice Research Institute, Nueva Ecija, 588 pp.
- CROWL, T.A. & G.D. SCHNELL, 1990. Factors determining population density and size distribution of a freshwater snail in streams: effects of spatial scale. *Oikos*, 59: 359-367.

- DAMBORENEA, M.C., 1996. Patrones de distribución y abundancia de *Temnocephala iheringi* (Platyhelminthes, Temnocephalidae) en una población de *Pomacea canaliculata* (Mollusca: Ampullariidae). *Gayana Zool.*, 60: 1-12.
- DARBY, P.C., VALENTINE-DARBY, P.L., BENNETTS, R.E., CROOP, J.D., PERCIVAL, H.F. & W.M. KITCHENS, 1997. *Ecological studies of apple snails*. Florida Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Florida. Special Publication SJ98-SP6, 152 pp.
- DARBY, P.C., BENNETTS, R.E., MILLER, S.J. & H.F. PERCIVAL, 2002. Movements of Florida apple snails in relation to water levels and drying events. *Wetlands*, 22: 489-498.
- DE FRANCESCO, C.G. & G.S. HASSAN, 2009. The significance of molluscs as paleoecological indicators of freshwater systems in central-western Argentina. *Palaeogeogr. Palaeocl.*, 274: 105-113.
- DE FRANCESCO, C.G., BIONDI, L.M. & K.B. SÁNCHEZ, 2006. Characterization of deposits of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) accumulated by snail kites: paleobiological implications. *Iberus*, 24: 39-46.
- DELIAGINA, T.G. & G.N. ORLOVSKY, 1990. Control of locomotion in the freshwater snail *Planorbis corneus*. *J. Exp. Biol.*, 152: 389-404.
- DILLON, R.T., 2000. *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.
- DREÓN, M.S., HERAS, H. & R.J. POLLERO, 2006. Biochemical composition, tissue origin and functional properties of egg perivitellins from *Pomacea canaliculata*. *Biocell*, 30: 359-365.

- DUSSART, G.B.J., 1987. Effects of water flow on the detachment of some aquatic pulmonate gastropods. *Amer. Malac. Bull.*, 5: 65-72.
- ESTEBENET, A.L., 1995. Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Veliger*, 38: 277-283
- ESTEBENET, A.L., 1998. Allometric growth and insight on sexual dimorphism in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, 39: 207-213.
- ESTEBENET, A.L. & N.J. CAZZANIGA, 1992. Growth and demography of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) under laboratory conditions. *Malacol. Review*, 25: 1-12.
- ESTEBENET, A.L. & P.R. MARTÍN, 2002. *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): Life-history traits and their plasticity. *Biocell*, 26: 83-89.
- ESTEBENET, A.L. & P.R. MARTÍN, 2003. Shell interpopulation variation and its origin in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from Southern Pampas, Argentina. *J. Moll. Stud.*, 69: 301-310.
- ESTEBENET, A.L., MARTÍN, P.R. & S. BURELA, 2006. Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa). *Biocell*, 30: 329-335.
- FANG, L., WONG, P.K., LIN, L., LAN, C. & J.W. QIU, 2010. Impact of invasive apple snails in Hong Kong on wetland macrophytes, nutrients, phytoplankton and filamentous algae. *Freshwater Biol.*, 55: 1191-1204.
- FREIBURG, M.W. & D.H. HAZELWOOD, 1977. Oxygen consumption of two amphibious snails: *Pomacea paludosa* and *Marisa cornuarietis* (Prosobranchia: Ampullariidae). *Malacologia*, 16: 541-548.

- FRISSELL, C.A., LISS, W.J., WARREN, C.E. & M.D. HURLEY, 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environ. Manage.*, 10: 199-214.
- GETTYS, L.A., HALLER, W.T., MUDGE, C.R. & T.J. KOSCHNICK, 2008. Effect of temperature and feeding preference on submerged plants by the island apple snail, *Pomacea insularum* (d'Orbigny, 1839) (Ampullariidae). *Veliger*, 50: 248-254.
- GIOVANELLI, A., SILVA, C.L.P.A.C., LEAL, G.B.E. & D.F. BAPTISTA, 2005. Habitat preference of freshwater snails in relation to environmental factors and the presence of the competitor snail *Melanooides tuberculatus* (Müller, 1774). *Mem. Inst. O. Cruz*, 100: 169-176.
- GONZÁLEZ URIARTE, M. & G. ORIOLI, 1998. *Carta geoambiental del Partido de Guaminí (Provincia de Buenos Aires)*. EdiUNS, Bahía Blanca, 243 pp.
- GUIMARÃES, C.T., 1981. Algumas observações de campo sobre la biología ecológica de *Pomacea haustum* (Reeve, 1856) (Mollusca, Pilidae). *Mem. Inst. O. Cruz*, 76: 343-351.
- GUO, Q., 2006. Intercontinental biotic invasions: what can we learn from native populations and habitats? *Biol. Invasions*, 8: 1451-1459.
- HALWART, M.M., VIRAY, C. & G. KAULE, 1998. *Cyprinus carpio* and *Oreochromis niloticus* as biological control agents of the golden apple snail *Pomacea canaliculata*. Effects of predator size, prey size and prey density. *Asian Fish. Sci.*, 11: 31-42.
- HANLEY, R.W. & G.R. ULTSCH, 1999. Ambient oxygen tension, metabolic rate, and habitat selection in freshwater snails. *Arch. Hydrobiol.*, 144: 195-214.

- HAYES, K.A., JOSHI, R.C., THIENGO, S.C. & R.H. COWIE, 2008. Out of South America: multiple origins of non-native apple snails in Asia. *Divers. Distrib.*, 14: 701-712.
- HEILER, K.C.M., VON OHEIMB, P.V., EKSCHMITT, K. & C. ALBRECHT, 2008. Studies on the temperature dependence of activity and on the diurnal activity rhythm of the invasive *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Mollusca*, 26: 73-81.
- HENGEVELD, R., 1989. *Dynamics of biological invasions*. Chapman & Hall, Londres, 165 pp.
- HERAS, H., GARÍN, C. & R. POLLERO, 1998. Biochemical composition and energy source during embryo development and in early juveniles of the snail *Pomacea canaliculata* (Mollusca: Gastropoda). *J. Exp. Zool.*, 280: 375-383.
- HOLOMUZKI, J.R. & B.J.F. BIGGS, 2006. Habitat-specific variation and performance trade-offs in shell armature of New Zealand mudsnails. *Ecology*, 87: 1038-1047.
- HURYN, A.D. & M.W. DENNY, 1997. A biomechanical hypothesis explaining upstream movements by the freshwater snail *Elimia*. *Funct. Ecol.*, 11: 472-483.
- HYLTON-SCOTT, M.I., 1958. Estudio morfológico y taxonómico de los ampulláridos de la República Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Zoología, 3: 233-333.
- IATASA, 1994. Plan director para la cuenca de las lagunas Encadenadas del Oeste y cuenca superior del arroyo Vallimanca. Informe Final. En: *Estudio de sistematización de la cuenca del río Salado*, Dirección Provincial de

Hidráulica, Ministerio de Obras y Servicios Públicos de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.

ICHINOSE, K. & K. YOSHIDA, 2001. Distribution of apple snails, related to rice field distribution and water flow. *Proc. Assoc. Plant Prot. Kyushu*, 47: 77-81 (en Japonés con resumen en Inglés).

ICHINOSE, K., WADA, T., Y. YUSA & T. KUBOTA, 2000. Influence of habitat differences brought about by environmental changes on the densities of adults and eggs of *Pomacea canaliculata*. *Proc. Assoc. Plant Prot. Kyushu*, 46: 78-84 (en Japonés con resumen en Inglés).

ITO, K., 2002. Environmental factors influencing overwintering success of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in the northernmost population of Japan. *Appl. Entomol. Zool.*, 37: 665-661.

ITO, K., 2003. Expansion of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata*, and features of its habitat. Food & Fertilizer Technology Center (Extension Bulletin), Taipei, China, 10 pp.

JACKSON, D. & D. JACKSON, 2009. Record of *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Ampullariidae), exotic mollusk for to North Chile. *Gayana*, 73:40-44.

JACOBS, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413-417.

JOHNSON, P.D. & K.M. BROWN, 1997. The role of current and light in explaining the habitat distribution of the lotic snail *Elimia semicarinata* (Say). *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 16: 545-561.

JOSHI, R.C., SAN MARTÍN, R., SAEZ-NAVARRETE, C., ALARCON, J., SAINZ, J., ANTOLIN, M.M., MARTIN, A.R. & L.S. SEBASTIAN, 2008. Efficacy of quinoa

- (*Chenopodium quinoa*) saponins against golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in the Philippines under laboratory conditions. *Crop Prot.*, 27: 553-557.
- KANO, Y., 2009. Hitchhiking behaviour in the obligatory upstream migration of amphidromous snails. *Biol. Lett.*, 5: 465-468.
- KARATAYEV, A.Y., BURLAKOVA, L.E., KARATAYEV, V.A. & D.K. PADILLA, 2009. Introduction, distribution, spread, and impacts of exotic freshwater gastropods in Texas. *Hydrobiologia*, 619: 181-194.
- KARUNARATNE, L.B., DARBY, P.C. & R.E. BENNETTS, 2006. The effects of wetland habitat structure on Florida apple snail density. *Wetlands*, 26: 1143-1150.
- KEARNEY, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115: 186-191.
- KEARNEY, M. & W. PORTER, 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecol. Lett.*, 12: 334-350.
- KWONG, K.L., WONG, P.K., LAU, S.S.S. & J.W. QIU, 2008. Determinants of the distribution of apple snails in Hong Kong two decades after their initial invasion. *Malacologia*, 50: 293-302.
- KWONG, K.L., DUDGEON, D., WONG, P.K. & J.W. QIU, 2010. Secondary production and diet of an invasive snail in freshwater wetlands: implications for resource utilization and competition. *Biol. Invasions*, 12: 1153-1164.
- LENICOV, M.R. & D. COLAUTTI, 2003. *Lagunas del Monte y El Venado, Partido de Guaminí. Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. Informe*

Técnico N° 51. Departamento de Desarrollo y Tecnología Pesquera. Subsecretaría de Actividades Pesqueras, Ministerio de Asuntos Agrarios, Argentina.

LODGE, D.M., BROWN, K.M., KLOSIEWSKI, S.P., STEIN, R.A., COVICH, A.P., LEATHERS, B.K. & C. BRÖNMARK, 1987. Distribution of freshwater snails: spatial scale and the relative importance of physicochemical and biotic factors. *Amer. Malac. Bull.*, 5: 73-84.

LÓPEZ, M.A., ALTABA, C.R., ANDREE, K.B. & V. LÓPEZ, 2010. First invasive apple snails in Europe. *Tentacle*, 18: 26-28.

LOWE, S., BROWNE, M., BOUDJELAS, S. & M. DE POORTER, 2000. *100 of the World's Worst Invasive Alien Species*. The Invasive Species Specialist Group, IUCN, Auckland, 12 pp.

LV, S., ZHOU, X.N., ZHANG, Y., LIU, H.X., ZHU, D., YIN, W.G., STEINMANN, P., WANG, X.H. & T.W. JIA, 2006. The effect of temperature on the development of *Angiostrongylus cantonensis* (Chen 1935) in *Pomacea canaliculata* (Lamarck 1822). *Parasitol. Res.*, 99: 583-587.

LV, S., ZHANG, Y., LIU, H.X., HU, L., YANG, K., STEINMANN, P., CHEN, Z., WANG, L.Y., UTZINGER, J. & X.N. ZHOU, 2009. Invasive Snails and an Emerging Infectious Disease: Results from the First National Survey on *Angiostrongylus cantonensis* in China. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 3: e368.

LYSNE, S. & P. KOETSIER, 2006. Experimental studies on habitat preference and tolerances of three species of snails from the Snake River of southern Idaho, U.S.A. *Amer. Malac. Bull.*, 21: 77-85.

- MALAGNINO, E.C., 1989. Evolución del sistema fluvial de la Provincia de Buenos Aires desde el Pleistoceno hasta la actualidad. *Actas de las Segundas Jornadas Geológicas Bonaerenses*, pp. 201-211, Bahía Blanca.
- MALMQVIST, B., 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biol.*, 47:679-694.
- MARTÍN, P.R., 1999. *Estudios ecológicos sobre los gasterópodos del arroyo Napostá Grande*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- MARTÍN, P.R., 2001. Life cycle and production of the exotic snail *Physa venustula* (Pulmonata: Physidae) in the Napostá Grande stream, Southern Pampas, Argentina. *J. Freshwater Ecol.*, 16: 93-104.
- MARTÍN, P.R. & A.L. ESTEBENET, 2002. Inter-population variation of life-history traits in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) in Southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Malacologia*, 44: 153-163.
- MARTÍN, P.R. & C.G. DE FRANCESCO, 2006. Fossil record of *Pomacea* (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications. *Biocell*, 30: 337-343.
- MARTÍN, P.R., ESTEBENET, A.L. & N.J. CAZZANIGA, 2001. Factors affecting the distribution of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) along its southernmost natural limit. *Malacologia*, 43: 13-23.
- MARTÍN, P.R., ESTEBENET, A.L. & S. BURELA, 2005. Factors affecting the distribution and abundance of the commensal *Temnocephala iheringi* (Platyhelminthes: Temnocephalidae) among the southernmost populations of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Mollusca: Ampullariidae). *Hydrobiologia*, 545: 45-53.

- MARTÍN, S.M., 1984. *Contribución al conocimiento de la familia Ampullariidae (Mollusca: Gastropoda) en el Río de la Plata*. Tesis Doctoral, FCNyM, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- MATSUKURA, K. & T. WADA, 2007. Environmental factors affecting the increase in cold hardiness in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 42: 533-539.
- MATSUKURA, K., TSUMUKI, H., IZUMI, Y. & T. WADA, 2008. Changes in chemical components in the freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in relation to the development of its cold hardiness. *Cryobiology*, 56: 131-137.
- MATSUKURA, K., TSUMUKI, H., IZUMI, Y. & T. WADA, 2009. Physiological response to low temperature in the freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *J. Exp. Biol.*, 212: 2558-2563.
- MAYER, J.R., 1978. Aquatic weed management by benthic semi-barriers. *J. Aquat. Plant Manage.*, 16: 31-33.
- McCLARY, A., 1964. Surface inspiration and ciliary feeding in *Pomacea paludosa* (Prosobranchia: Mesogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, 2: 87-104.
- McMAHON, R.F., 1983. Physiological ecology of freshwater pulmonates, pp. 359-430. En: RUSSELL-HUNTER, W.D. (ed.). *The Mollusca VI, Ecology*. Academic Press, Londres, 697 pp.
- MOCHIDA, O., 1988. Nonseedborne rice pests of quarantine importance, pp. 117-129. En: *Rice seed health*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 362 pp.

- MONTESARCHIO, L.A., 1989. Lagunas Encadenadas del Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires: descripción y análisis de sus características hidrográficas. *Revista Universitaria de Geografía, UNS*, 4: 159-178.
- MOORE, I.J., 1964. Effects of water currents on fresh-water snails *Stagnicola palustris* and *Physa propinqua*. *Ecology*, 45: 558-564.
- NAYLOR, R., 1996. Invasions in agriculture: assessing the cost of the golden apple snail in Asia. *Ambio*, 25: 443-448.
- OLABARRÍA, C., UNDERWOOD, A.J. & M.G. CHAPMAN, 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat: an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia*, 132: 159-166.
- PETRACCI, P.F., ZAMORANO, M. & D. BASANTA, 2004a. Presencia invernal de juveniles de caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) en la provincia de Buenos Aires. *Nuestras Aves*, 48: 31-33.
- PETRACCI, P.F., DELHEY, K.J., PÉREZ, C.H., BASANTA, D., MASSOLA, M.V., ZAMORANO M. & M. FOSATTI, 2004b. Nuevos aportes al conocimiento de la distribución y anidación de algunas especies de aves en la Argentina. *Nuestras Aves*, 48: 25-31.
- PEZZANI, S. & T. PORETTI, 2005. Distribución y abundancia de gasterópodos en las macrófitas de un arroyo de llanura. *Biología Acuática*, 22: 209-214.
- PIZANI, N., ESTEBENET, A.L. & P.R. MARTÍN, 2005. Effects of submersion and aerial exposure on clutches and hatchlings of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Amer. Malac. Bull.*, 20: 55-63.

- RAMAKRISHNAN, V., 2007. *Salinity, pH, temperature, desiccation and hypoxia tolerance in the invasive freshwater apple snail Pomacea insularum*. PhD Dissertation, University of Texas, Arlington.
- RANAMUKHAARACHCHI, L. & S. WICKRAMASINGHE, 2006. Golden Apple Snails in the World: Introduction, Impact, and Control Measures, pp. 133-152. En: JOSHI, R.C. & L.S. SEBASTIAN (eds.). *Global advances in ecology and management of golden apple snails*. Philippine Rice Research Institute, Nueva Ecija, 588 pp.
- RAWLINGS, T.A., HAYES, K.A., COWIE, R.H. & T.M. COLLINS, 2007. The identity, distribution, and impacts of non-native apple snails in the continental United States. *BMC Evol. Biol.*, 7: 97.
- ROLLO, C.D. & M.D. HAWRYLUK, 1988. Compensatory scope and resource allocation in two species of aquatic snails. *Ecology*, 69: 146-156.
- SAGNES, P., MÉRIGOUX, S. & N. PÉRU, 2008. Hydraulic habitat use with respect to body size of aquatic insect larvae: Case of six species from a French Mediterranean type stream. *Limnologica*, 38: 23-33.
- SAN MARTÍN, R., NDJOKO, K. & K. HOSTETTMANN, 2008. Novel molluscicide against *Pomacea canaliculata* based on quinoa (*Chenopodium quinoa*) saponins. *Crop Prot.*, 27: 310-319.
- SAN MARTÍN, R., GELMI, C., VARGAS DE OLIVEIRA, J., GALO, J.L. & H. PRANTO, 2009. Use of a saponin based molluscicide to control *Pomacea canaliculata* snails in Southern Brazil. *Nat. Prod. Commun.*, 4: 1327-1330.
- SAND-JENSEN, K. & J.R. MEBUS, 1996. Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. *Oikos*, 76: 169-180.

- SANICO, A.L., PENG, S., LAZA, R.C. & R.M. VISPERAS, 2002. Effect of seedling age and seedling number per hill on snail damage in irrigated rice. *Crop Prot.*, 21: 137-143.
- SANTOS, C.A.Z., PENTEADO, C.H.S. & E.G. MENDES, 1987. The respiratory responses of an amphibious snail *Pomacea lineata* (Spix, 1827), to temperature and oxygen tension variations. *Comp. Biochem. Physiol.*, 86A: 409-415.
- SCHNEIDER, D.W. & T.M. FROST, 1986. Massive upstream migrations by a tropical freshwater neritid snail. *Hydrobiologia*, 137: 153-157.
- SCHNEIDER, D.W. & J. LYONS, 1993. Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 12: 3-16.
- SCIAN, B. & M. DONNARI, 1997. Aplicación del índice Z de Palmer para la comparación de sequías en las regiones trigueras II, IV y V sur de Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires*, 17: 41-46.
- SEUFFERT, M.E., 2005. *Efectos de la temperatura, la talla y el sexo sobre la respiración aérea y la locomoción del caracol dulceacuícola Pomacea canaliculata (Gastropoda: Ampullariidae)*. Tesina de Licenciatura. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- SEUFFERT, M.E. & P.R. MARTÍN, 2009. Influence of temperature, size and sex on aerial respiration of on *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from southern Pampas, Argentina. *Malacologia*, 51: 191-200.
- SEUFFERT, M.E. & P.R. MARTÍN, 2010. Dependence on aerial respiration and its influence on microdistribution in the invasive freshwater snail *Pomacea*

- canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Biol. Invasions*, 12: 1695-1708.
- SEUFFERT, M.E., BURELA, S. & P.R. MARTÍN, 2010. Influence of water temperature on the activity of the freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) at its southernmost limit (Southern Pampas, Argentina). *J. Therm. Biol.*, 35: 77-84.
- SNYDER, N.F.R. & H.W. KALE, 1983. Mollusk predation by snails kites in Colombia. *Auk*, 100: 93-97.
- STATZNER, B., 1988. Growth and Reynolds number of lotic macroinvertebrates: a problem for adaptation of shape to drag. *Oikos*, 51: 84-87.
- STEVENS, A.J., WELCH, Z.C., DARBY, P.C. & H.F. PERCIVAL, 2002. Temperature effects on Florida applesnail activity: implications for snail kite foraging success and distribution. *Wildlife Soc. B.*, 30: 75-81.
- STRAYER, D.L., 2008. *Freshwater mussel ecology. A Multifactor Approach to Distribution and Abundance*. University of California, Berkeley, 205 pp.
- SYKES, P.W.Jr., 1987. The feeding habits of the Snail Kite in Florida, USA. *Colon. Waterbird.*, 10: 84-92.
- TAKEDA, N., 1999. Histological studies on the maturation of the reproductive system in the apple snail, *Pomacea canaliculata*. *J. Anal. Biosci.*, 22: 425-432.
- TAKEICHI, M., HIRAI, Y. & Y. YUSA, 2007. A water-borne sex pheromone and trail following in the apple snail, *Pomacea canaliculata*. *J. Moll. Stud.*, 73: 275-278.

- TAMBURI, N.E. & P.R. MARTÍN, 2009a. Reaction norms of size and age at maturity of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) under a gradient of food deprivation. *J. Moll. Stud.*, 75: 19-26.
- TAMBURI, N.E. & P.R. MARTÍN, 2009b. Feeding rates and food conversion efficiencies of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, 51:221-232.
- TANAKA, M.O., SOUZA, A.L.T. & E.S. MÓDENA, 2006. Habitat structure effects on size selection of snail kites (*Rostrhamus sociabilis*) and limpkins (*Aramus guarauna*) when feeding on apple snails (*Pomacea* spp.). *Acta Oecol.*, 30: 88-96.
- TEO, S.S., 2001. Evaluation of different duck varieties for the control of the golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in transplanted and direct seeded rice. *Crop Prot.*, 20: 599-604.
- TEO, S.S., 2003. Damage potential of the golden apple snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck) in irrigated rice and its control by cultural approaches. *Int. J. Pest Manage.*, 49: 49-55.
- TEO, S.S., 2004. Biology of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822), with emphasis on responses to certain environmental conditions in Sabah, Malaysia. *Molluscan Res.*, 24: 139-148.
- TEO, S.S., 2006. Evaluation of different species of fish for biological control of golden apple snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck) in rice. *Crop Prot.*, 25: 1004-1012.
- TIETZE, E. & C.G. DE FRANCESCO, 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.
- USSERY, T.A., EAKIN, H.L., PAYNE, B.S., MILLER, A.C. & J.W. BARKO, 1997. Effects of benthic barriers on aquatic habitat conditions and macroinvertebrate communities. *J. Aquat. Plant Manage.*, 35: 69-73.
- UTZINGER, J. & M. TANNER, 2000. Microhabitat preferences of *Biomphalaria pfeifferi* and *Lymnaea natalensis* in a natural and a man-made habitat in Southeastern Tanzania. *Mem. Inst. O. Cruz*, 95: 287-294.
- UTZINGER, J., MAYOMBANA, C., SMITH, T. & M. TANNER, 1997. Spatial microhabitat selection by *Biomphalaria pfeifferi* in a small perennial river in Tanzania. *Hydrobiologia*, 356: 53-60.
- WADA, T., 2004. Strategies for controlling the apple snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck) (Gastropoda: Ampullariidae) in Japanese direct-sown paddy fields. *JARQ*, 38: 75-80
- WADA, T. & K. YOSHIDA, 2000. Burrowing by the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck); daily periodicity and factors affecting burrowing. *Proc. Assoc. Plant Prot. Kyushu*, 46: 88-93 (en Japonés con resumen en Inglés).
- WADA, T. & K. MATSUKURA, 2007. Seasonal changes in cold hardiness of the invasive freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck) (Gastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, 49: 383-392.
- WEISBERG, S., 1985. *Applied Linear Regression*. Second Edition. John Wiley & Sons, Nueva York, 324 pp.

- WONG, P.K., KWONG, K.L. & J.W. QIU, 2009. Complex interactions among fish, snails and macrophytes: implications for biological control of an invasive snail. *Biol. Invasions*, 11: 2223-2232.
- YUSA, Y., WADA, T. & S. TAKAHASHI, 2006a. Effects of dormant duration, body size, self-burial and water condition on the long-term survival of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 41: 627–632.
- YUSA, Y., SUGIURA, N. & T. WADA, 2006b. Predatory potential of freshwater animals on an invasive agricultural pest, the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in southern Japan. *Biol. Invasions*, 8: 137-147.
- ZAR, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall Inc., Nueva Jersey, 718 pp.
- ZHOU, W.C., WU, Y.F. & J.Q. YANG, 2003. Viability of *Ampullaria* snail in China. *Fujian J. Agric. Sci.*, 18: 25-28.