



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA**

**MECANISMOS Y RECURSOS TRÓFICOS ALTERNATIVOS DEL  
CARACOL MACROFITÓFAGO *POMACEA CANALICULATA***

**LIC. LUCÍA SAVEANU**

**BAHÍA BLANCA**

**ARGENTINA**

**2014**

## **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 el 12/10/2010 y el 3/9/2014 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

El caracol de agua dulce *Pomacea canaliculata* es un habitante natural de los cuerpos de agua del sudoeste bonaerense que ha sido ampliamente estudiado en diversos aspectos de su biología. A partir de su invasión en diferentes partes del mundo, su ecología trófica ha sido el tema principal de estudio, ya que el intenso consumo de macrófitas ha hecho que se convierta en una importante plaga de cultivos acuáticos, causando importantes pérdidas económicas. El estudio de los mecanismos de obtención de alimento y el consumo de recursos diferentes a las macrófitas son temas poco desarrollados hasta el momento.

El mecanismo de la colecta pedal superficial, caracterizado por la formación de embudos con el pie, les permite a estos caracoles acceder a recursos muy variados que pueden encontrarse disponibles en la superficie del agua. Este adaptable mecanismo es llevado a cabo desde neonatos hasta adultos, disminuyendo la eficiencia de captura a medida que se incrementa el tamaño del caracol. Además, dicha eficiencia aumenta con disponibilidades crecientes de alimento pero no se ve afectada por el tamaño de las partículas de alimento. Los diversos materiales que pueden ser capturados para su consumo van desde pequeñas plantas flotantes hasta insectos, polen y biofilms. En relación al ritmo de este comportamiento trófico, la formación de embudos es más frecuente durante horas de oscuridad, inclusive en ambientes naturales, donde se registró esta actividad de manera intensa, lo que indica que ocurre bastante frecuentemente. La formación de embudos ocurre a bajas velocidades de corriente y su eficiencia aumenta con la temperatura. Por medio de la colecta pedal superficial *P. canaliculata* puede aprovechar un amplio espectro de recursos

tróficos, algunos de los cuales les permite crecer. A pesar de que las tasas de crecimiento cuando el alimento ofrecido es exclusivamente neuston son menores que las obtenidas cuando son alimentados con macrófitas, el aporte al crecimiento puede ser lo suficientemente alto como para reemplazar a las macrófitas.

Por otro lado, la aceptación y el consumo, por parte de caracoles de tallas muy variadas, de recursos tróficos diferentes a las macrófitas pueden representar una alternativa que les permite crecer en ausencia de ellas. Un ejemplo de esto es la carroña (restos de origen animal) que si bien como complemento a altas disponibilidades de macrófitas no produce un efecto positivo relevante en el mediano plazo, como único recurso disponible les permite crecer más que si no tuvieran alimento. Por otro lado, sus propios huevos, cuando son accidentalmente sumergidos, también son intensamente consumidos en ambientes naturales y su consumo permite lograr un mayor crecimiento ante la ausencia de otros recursos. La detección de la carroña parece necesitar de un contacto directo con ella, sin que medie un mecanismo de quimiorrecepción a distancia como en el caso de los huevos sumergidos.

*Pomacea canaliculata*, debido a su intenso consumo de macrófitas, es capaz de generar importantes cambios estructurales en la vegetación de los cuerpos de agua que habita, erradicándola totalmente o favoreciendo la dominancia de especies no palatables. Dichos cambios han constituido probablemente una presión selectiva para ampliar y diversificar su dieta y mecanismos de alimentación y así poder persistir y establecer poblaciones en sitios carentes de macrófitas o de macrófitas palatables, lo que parece haber favorecido el desarrollo de su gran capacidad invasiva.

## ABSTRACT

The freshwater snail *Pomacea canaliculata* is a common inhabitant of natural waterbodies in Southwestern Buenos Aires Province which has been the subject of numerous biological studies. After its establishment as an invader in many areas around the world, the interest on its trophic ecology increased notably, since its voracious consumption of aquatic macrophytes transformed it in a pest of aquatic crops responsible for important economic losses. However, the use of other mechanisms of food capture and trophic resources other than macrophytes has not been studied systematically heretofore.

Pedal surface collecting is a mechanism of food capture that, through the formation of a ciliated funnel with the forefoot, allows these snails to take advantage of a wide spectrum of trophic resources associated to the water surface. Snails of all sizes, from hatchlings to adults, are able to perform pedal surface collecting although the specific capture rate decreases with size; the specific capture rate increases with the availability of food particles in the water surface but it is not affected by particle size. The materials that can be captured by pedal surface collecting range from duckweed and water ferns to insects, pollen and biofilms. Pedal surface collecting is very frequent in natural waterbodies, it occurs mostly during night and can reach high levels. Snails perform pedal surface collecting only in slow flowing water and its efficiency increases with temperature. *Pomacea canaliculata* is able to capture diverse materials by pedal surface collecting and is able to grow with some of them as the only resource. Even though the growth rates when feeding on neuston by pedal surface collecting are

lower than those obtained by feeding on macrophytes, the growth rates with neuston are high enough to supplant macrophyte consume.

The use of alternative trophic resources by snails of all sizes probably allows them to grow even if macrophytes, their preferred food, are absent. For instance, even though carrion has no significant effect on growth in the midterm when macrophyte availability is high, it allows snails to growth significantly more than starving snails. On the other hand, *P. canaliculata* readily attacks and consumes its own eggs when it finds them accidentally submersed, and is able to grow using them as the only trophic resource. Distance chemoreception seems to play a role in the detection of submersed egg masses but not of carrion.

Due to their voracious consume of macrophytes *P. canaliculata* snails are able to provoke important structural changes in the vegetation of the waterbodies they inhabit, either by eradicating it or by favoring the dominance of unpalatable species. These changes have probably represented a selective pressure for the diversification of their diet and trophic mechanisms, allowing them to persist in waterbodies without palatable macrophytes and enhancing their invasive capabilities.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Pablo, por sus ideas, su dedicación, su paciencia.

A las instituciones que hicieron factible esta tesis: UNS - CONICET - ANPCyT.

Al personal del Laboratorio de Hidráulica (UNS), por brindarme sus instalaciones, su ayuda y su buena onda.

A todos los integrantes del laboratorio por sus diversas colaboraciones y compañía cotidiana, en especial a Enzo por la tarea compartida en algunos de los experimentos y a Mayco, Emi y Nico por su apoyo, ayuda y compañía a lo largo de estos años y más allá de lo malacológico.

A toda mi familia, por su apoyo incondicional, especialmente a Nico, a mis papás y a Juli.

A todas aquellas personas que de diversas maneras aportaron su granito de arena para concretar esta etapa.

A todos...

**GRACIAS!!!**

**MECANISMOS Y RECURSOS TRÓFICOS ALTERNATIVOS DEL  
CARACOL MACROFITÓFAGO *POMACEA CANALICULATA***

**ÍNDICE**

**CAPÍTULO 1. ECOLOGÍA TRÓFICA DE *POMACEA CANALICULATA***

1.1. Generalidades de la especie y antecedentes.....	1
1.2. Objetivos.....	8
1.3. Área de estudio.....	9
1.4. Origen de los ejemplares y condiciones generales de cría.....	13

**PARTE A. COLECTA PEDAL SUPERFICIAL, ¿UN MECANISMO TRÓFICO  
RELEVANTE?**

**CAPÍTULO 2. TASAS DE CAPTURA Y ESPECTRO TRÓFICO DE LA  
COLECTA PEDAL SUPERFICIAL**

2.1. Introducción.....	16
2.2. Materiales y métodos.....	19
2.2.1. Variaciones ontogenéticas e intersexuales.....	22
2.2.2. Efecto de la densidad de alimento en superficie.....	22
2.2.3. Efecto del tamaño de las partículas de alimento.....	23
2.2.4. Espectro trófico.....	23
2.3. Resultados.....	26
2.3.1. Variaciones ontogenéticas e intersexuales.....	26
2.3.2. Efecto de la densidad de alimento en superficie.....	30
2.3.3. Efecto del tamaño de las partículas de alimento.....	31
2.3.4. Espectro trófico.....	32
2.4. Discusión.....	37



**CAPÍTULO 3. RITMO DIARIO Y EFECTOS DE VARIABLES AMBIENTALES  
SOBRE LA COLECTA PEDAL SUPERFICIAL**

<b>3.1. Introducción.....</b>	<b>43</b>
<b>3.2. Materiales y métodos</b>	
<b>3.2.1. Ritmo de la colecta pedal superficial en el campo.....</b>	<b>45</b>
<b>3.2.2. Efecto de la temperatura.....</b>	<b>48</b>
<b>3.2.3. Efecto de la velocidad de corriente.....</b>	<b>51</b>
<b>3.2.4. Efecto del régimen lumínico.....</b>	<b>54</b>
<b>3.3. Resultados</b>	
<b>3.3.1. Ritmo de la colecta pedal superficial en el campo.....</b>	<b>56</b>
<b>3.3.2. Efecto de la temperatura.....</b>	<b>60</b>
<b>3.3.3. Efecto de la velocidad de corriente.....</b>	<b>63</b>
<b>3.3.4. Efecto de la régimen lumínico.....</b>	<b>65</b>
<b>3.4. Discusión.....</b>	<b>67</b>

**CAPÍTULO 4. CONSUMO DE NEUSTON: ¿UNA ALTERNATIVA O UN  
COMPLEMENTO AL RAMONEO DE MACRÓFITAS?**

<b>4.1. Introducción.....</b>	<b>74</b>
<b>4.2. Materiales y métodos.....</b>	<b>78</b>
<b>4.2.1. Uso diferencial de diferentes recursos tróficos.....</b>	<b>78</b>
<b>4.2.2. Eficiencia de crecimiento con diferentes recursos y disponibilidades tróficas.....</b>	<b>81</b>
<b>4.2.3. Crecimiento en un ambiente natural con neuston y restos orgánicos asociados como único recurso trófico .....</b>	<b>83</b>
<b>4.3. Resultados</b>	
<b>4.3.1. Uso diferencial de diferentes recursos tróficos.....</b>	<b>86</b>

4.3.2. Eficiencia de crecimiento con diferentes recursos y disponibilidades tróficas.....	88
4.3.3. Crecimiento en un ambiente natural con neuston y restos orgánicos asociados como único recurso trófico .....	90
4.4. Discusión.....	92

## **PARTE B. RECURSOS TRÓFICOS ALTERNATIVOS**

### **CAPÍTULO 5. CONSUMO DE CARROÑA**

5.1. Introducción.....	100
5.2. Materiales y métodos.....	103
5.2.1. Variaciones ontogenéticas y sexuales en el consumo.....	103
5.2.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles.....	106
5.2.3. Detección de carroña en un ambiente natural.....	108
5.3. Resultados	
5.3.1. Variaciones ontogenéticas y sexuales en el consumo.....	111
5.3.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles.....	113
5.3.3. Detección de carroña en un ambiente natural.....	117
5.4. Discusión.....	119

### **CAPÍTULO 6. CANIBALISMO DE HUEVOS**

6.1. Introducción.....	126
6.2. Materiales y métodos	
6.2.1. Registro en el campo y observación de preferencia.....	128
6.2.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles y adultos.....	131
6.3. Resultados	
6.3.1. Registro en el campo y observación de preferencia.....	134

6.3.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles y adultos.....	136
6.4. Discusión.....	141
<b>CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>148</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA CITADA.....</b>	<b>158</b>

## CAPÍTULO 1

### ECOLOGÍA TRÓFICA DE *POMACEA CANALICULATA*

#### 1.1. GENERALIDADES DE LA ESPECIE Y ANTECEDENTES

*Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) es un caracol dulciacuícola perteneciente a la familia Ampullariidae que se distribuye naturalmente desde el sur de Brasil hasta el sur bonaerense (Martín *et al.*, 2001; Hayes *et al.*, 2008). Su descuidada introducción en el sudoeste asiático para consumo humano, en combinación con el voraz consumo de plantas vasculares que esta especie presenta, la transformó en una importante plaga del arroz y otros cultivos acuáticos (Cowie, 2002). El primer registro de invasión fue en Taiwán entre 1979 y 1981 (Mochida, 1991), pero no se detuvo allí. Ya ha sido registrada en lugares tan diversos como Hawaii, Texas y Florida (Rawlings *et al.*, 2007), España (EFSA 2014), Rusia (Yanygina *et al.*, 2010), México (Campos *et al.*, 2013), Chile (Letelier & Soto-Acuña, 2008) y Ecuador (Horgan *et al.*, 2014). El desconocimiento de muchos aspectos de su biología impide diseñar planes de control y manejo ecológicamente sustentables (Estebenet & Martín, 2002). *Pomacea canaliculata* es el único caracol de agua dulce incluido entre los 100 peores invasores a nivel mundial (Lowe *et al.*, 2000; Luque *et al.*, 2014). A todo esto se suma su importancia como vector de la meningoencefalitis eosinofílica, una importante parasitosis que inicialmente afectó a China (Lv *et al.*, 2009) y actualmente se extiende hasta Brasil (Thiengo *et al.*, 2013). Todos estos factores ayudan a proponer a esta especie como un organismo modelo de diversas áreas temáticas, principalmente para el estudio de las invasiones biológicas (Keller *et al.*, 2007).

El consumo de las macrófitas sumergidas produce grandes cambios ecosistémicos, no sólo en los cuerpos de agua invadidos (Carlsson *et al.*, 2004) sino también dentro de su rango natural, donde además existe una notable expansión antrópica (Martín *et al.*, 2001; Martín *et al.*, 2009). El mantenimiento de la estructura de la vegetación acuática de los arroyos bonaerenses es probable que se deba en parte a la acción de esta especie (Giorgi *et al.*, 2005). Muchas lagunas de la región pampeana se caracterizan por un equilibrio entre un estado de “aguas claras”, dominado por las plantas sumergidas y uno de “aguas turbias”, dominado por el fitoplancton (Quirós *et al.*, 2002). El pasaje a este último estado puede deberse a la voracidad con que *P. canaliculata* consume macrófitas. A pesar de su amplio espectro trófico, el consumo de las mismas muestra marcadas preferencias entre distintas especies de macrófitas (Estebenet, 1995; Qiu & Kwong, 2009; Morrison & Hay, 2011b). Por lo tanto, aún en el caso de que no erradique la vegetación acuática, esta herbivoría diferencial podría alterar la composición y la estructura de la comunidad debido al reemplazo de especies palatables por otras no palatables (Tamburi & Martín, 2009a; Qiu & Kwong, 2009).

En el contexto de la clasificación de invertebrados acuáticos en grupos funcionales según sus adaptaciones morfológicas y comportamentales para la adquisición de alimento (Cummins, 1973; Cummins & Klug, 1979; Merritt *et al.*, 2002) los mecanismos tróficos utilizados por los ampuláridos pueden ser clasificados como: trozado de alimentos sumergidos fundamentalmente mediante la utilización de las mandíbulas, raspado de material adherido a la superficie de materiales sumergidos principalmente con la rádula y colecta de material de la superficie del agua mediante la utilización del pie. Los tres mecanismos pueden

ser utilizados por el mismo individuo en rápida sucesión para la adquisición de recursos tanto de origen animal como vegetal, bacteriano o fúngico.

El ramoneo, definido como la combinación de trozado y raspado mediante la utilización de las mandíbulas y la rádula para obtener material vegetal, normalmente llamado macrofitofagia, es el mecanismo que mayor atención ha recibido hasta el momento (por ejemplo: Estebenet, 1995; Qiu & Kwong, 2009; Tamburi & Martín, 2009b; Baker *et al.*, 2010; Morrison & Hay, 2011c). Mediante el ramoneo estos caracoles también pueden acceder a materiales de origen animal (Demian & Lufty, 1966; Cazzaniga & Estebenet, 1984; Cazzaniga, 1990; Hofkin *et al.*, 1991; Aditya & Raut, 2001; Wood *et al.*, 2006; Kwong *et al.*, 2009, Kwong *et al.*, 2010).

Por otro lado, durante el mecanismo de colecta, la parte posterior del pie permanece adherida a un soporte, cerca de la superficie del agua, y la parte anterior del pie forma un embudo el cual, mediante el movimiento de sus cilios, atrae y captura el material presente en la superficie del agua (Johnson, 1952; Cheesman, 1956; McClary, 1964; Cazzaniga & Estebenet, 1984). El material capturado es mezclado con el moco producido por el pie, formando una masa que es retenida en la base del embudo hasta el momento en que el caracol lleva su cabeza hacia el interior del embudo y comienza a ingerir el material capturado.

La primer descripción de éste mecanismo aparentemente fue dada por Johnson (1952) y lo llamó “alimentación ciliar” debido a la supuesta similitud con la alimentación ciliar descrita para los caracoles de la familia Viviparidae, aunque estos utilizan el ctenidio como mecanismo impulsor y como filtro para colectar material suspendido en la columna de agua (Hockelmann & Pusch, 2000). Declerck (1995) usó el término “alimentación ciliar” para referirse a la utilización

de los cilios pedales y del moco en los caracoles, en vez del ctenidio, para capturar partículas de alimento suspendidas en la columna de agua (seston). Sin embargo, la inclusión de los ampuláridos en dicha categoría no es correcta ya que capturan lo que usualmente es denominado neuston (organismos asociados a la interfaz agua-aire en ambientes acuáticos, Marshall & Gladishev, 2009). Para ser coherentes con la clasificación de Cummins & Klug (1979), parece ser más apropiado la utilización del término “colecta pedal superficial” para nombrar a este mecanismo, ya que también hace referencia al órgano utilizado para capturar y al lugar desde donde se obtiene el alimento.

La colecta pedal superficial ha sido descrita, en condiciones de laboratorio, tanto para *P. canaliculata* (Cheesman, 1956; Cazzaniga & Estebenet, 1984) como para *Pomacea paludosa* (Say, 1829) (Johnson, 1952) pero sólo en esta última especie se ha estudiado este mecanismo desde un punto de vista ecotológico (McClary, 1964).

La captura de material en suspensión por caracoles de agua dulce de otras familias, en estos casos con la branquia, puede llegar a ser energéticamente muy importante (Hockelmann & Pusch, 2000). La detección en el sudoeste bonaerense de poblaciones de *P. canaliculata* abundantes y persistentes en sitios sin evidencias de alimento macroscópico (Martín & Estebenet, 2002) sugieren que otros mecanismos de obtención o fuentes alternativas de alimento son utilizados por este caracol. El conocimiento de la colecta pedal superficial podría contribuir a aumentar la especificidad de ciertos molusquicidas, ya que son pocos los caracoles de agua dulce capaces de capturar en forma masiva el material flotante o retenido en la película superficial (McClary, 1964).

Heiler *et al.* (2008) registraron, en condiciones de laboratorio, una mayor actividad nocturna en una cepa de acuario de *P. canaliculata*, sugiriendo que podría ser un comportamiento para evitar el ataque de predadores visuales, como el gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*, Vieillot, 1817) (Bennetts *et al.*, 1994; Stevens *et al.*, 2002). Los estudios a campo sobre el ritmo de actividad son escasos en ampuláridos, aunque una mayor actividad nocturna ha sido sugerida para dos especies africanas (Heiler *et al.*, 2008). Probablemente la colecta pedal superficial en *P. canaliculata* en condiciones naturales sea fundamentalmente nocturna, ya que requiere de una importante exposición de las partes blandas del cuerpo cerca de la superficie del agua, lo que implica un importante riesgo de detección por predadores no acuáticos.

Se ha reportado que *P. canaliculata* muestra un cambio ontogenético en su dieta, consumiendo plantas vasculares a partir de los 15 mm y dependiendo del perifiton y detritos a tallas menores (Halwart, 1994). La tasa de ingestión y la eficiencia de conversión de lechuga disminuyen con el crecimiento y son menores en machos que en hembras de igual talla (Tamburi & Martín, 2009b). Es probable que estas diferencias ontogenéticas y sexuales se expresen también en la colecta pedal superficial y en la utilización de recursos tróficos alternativos. Cazzaniga & Estebenet (1984) mencionaron que *P. canaliculata* utiliza este mecanismo de obtención de alimento a partir de los 8 mm, pero se desconoce si su frecuencia y duración varían con la talla o el sexo.

El ramoneo, como mecanismo de alimentación utilizando las mandíbulas y la rádula en combinación, no sólo es aplicado a materiales de origen vegetal, sino que también puede permitir el acceso a recursos tróficos alternativos, como pueden ser los restos de animales muertos (carroña) o sus propios huevos. La



ingestión de animales vivos y muertos por *P. canaliculata* ha sido registrada en condiciones de laboratorio (Cazzaniga & Estebenet, 1984; Wood *et al.*, 2006; Kwong *et al.*, 2009). Sin embargo, los pocos estudios realizados a campo sobre la dieta de esta especie mostraron muy baja representación de material de origen animal (Kwong *et al.*, 2010; Ocon *et al.*, 2013), aunque puede existir una subestimación por falta de elementos diagnósticos resistentes. El género *Pomacea* deposita puestas aéreas cuyos huevos tienen cáscaras calcáreas y presentan diversos compuestos defensivos (Heras *et al.*, 2008; Dreon *et al.*, 2010, 2013; Frassa *et al.*, 2010). A pesar de esto, los huevos pueden encontrarse accidentalmente sumergidos y ser consumidos, ya que su ingestión se ha registrado al menos anecdóticamente y en condiciones de laboratorio (Alonso & Castellanos, 1949; Cazzaniga & Estebenet, 1984).

La disponibilidad de carroña es poco predecible y altamente variable en tiempo y espacio, y disminuye rápidamente con el consumo (Daleo *et al.*, 2005), por lo que la capacidad de detectarla constituye un aspecto clave en la utilización de este recurso (Himmelman, 1988). En experiencias de laboratorio *P. canaliculata* ha sido capaz de detectar la presencia de macrófitas (Estebenet, 1995) y de individuos conespecíficos (Takeichi *et al.*, 2007) por quimiorrecepción a distancia (en el orden de los 10 a 20 cm). Por lo tanto, es posible que sea capaz de usar este mismo mecanismo para detectar diversos recursos alternativos que pueden estar disponibles en el ambiente natural, como es el caso de la carroña y los huevos.

Si bien *P. canaliculata* es capaz de crecer y completar su ciclo de vida con dietas de origen exclusivamente vegetal (Tamburi & Martín, 2009b) en otras especies del género *Pomacea* se ha demostrado que la incorporación de proteína

animal en dietas artificiales promueve el crecimiento (Estebenet & Cazzaniga, 1992; Mendoza *et al.*, 1999; Rammarine, 2004). Sin embargo se desconoce si *P. canaliculata* es capaz de crecer con una dieta exclusivamente carnívora y si requiere de una descomposición previa para poder ingerir y asimilar el material animal.

Es probable que tanto la utilización de mecanismos alternativos de obtención de alimento como el consumo de variados recursos tróficos alternativos tengan importancia en la capacidad de esta especie para colonizar nuevos y diversos ambientes, así como para subsistir a los cambios catastróficos en la vegetación acuática que ella misma provoca (Carlsson *et al.*, 2004).

## 1.2. OBJETIVOS

Como objetivo general de este trabajo de tesis se aspira a investigar la colecta pedal superficial como mecanismo de alimentación alternativo o complementario en *Pomacea canaliculata* y determinar los recursos que este caracol puede aprovechar por este medio y a través de los restantes mecanismos tróficos. Además se pretende conocer la importancia ecológica del consumo de distintos recursos frente a condiciones de escasez trófica.

Particularmente, en relación a los mecanismos alternativos de obtención de alimento se estudió la colecta pedal superficial (PARTE A). En relación a este mecanismo trófico, se intentó determinar parámetros cuantitativos básicos y el efecto de la densidad y del tamaño del alimento (Capítulo 2), conocer sus patrones temporales y la influencia de diversas variables ambientales en dicho comportamiento (Capítulo 3) así como determinar su importancia en condiciones de escasez trófica (Capítulo 4).

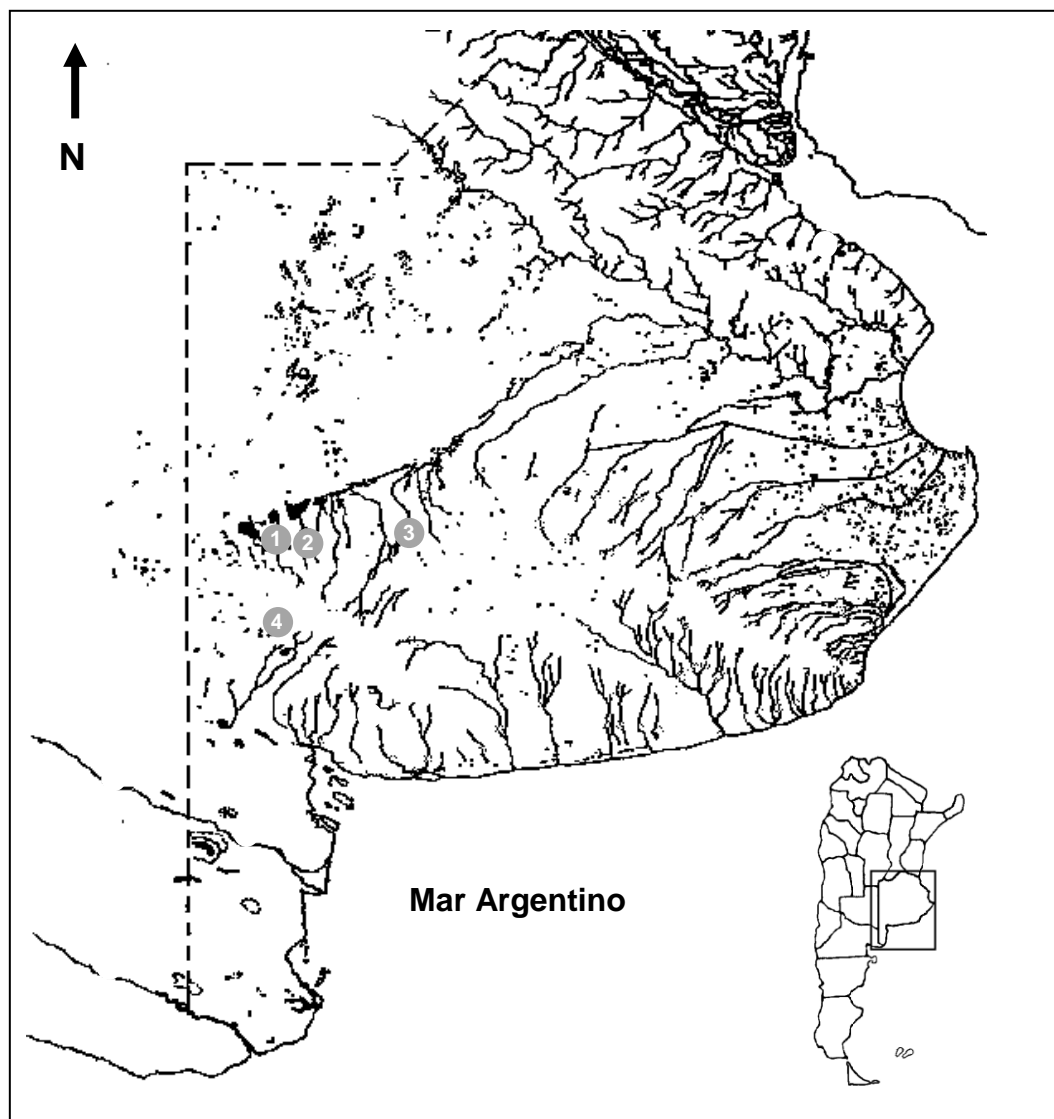
Por otro lado, respecto de la utilización de recursos tróficos alternativos (PARTE B), se investigaron los mecanismos de detección de carroña y el efecto de su consumo en el crecimiento (Capítulo 5). También se intentó determinar la ocurrencia del canibalismo de huevos de *P. canaliculata* en ambientes naturales y su influencia sobre la tasa de crecimiento (Capítulo 6), integrando en ambos estudios, experimentos y observaciones de laboratorio y de campo.

### 1.3. ÁREA DE ESTUDIO

Los diferentes sitios de muestreo y de recolección de caracoles se situaron en la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, situada en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires (Fig. 1.1), y que forma parte del área natural de distribución de *Pomacea canaliculata* (Martín *et al.*, 2001). Es un sistema endorreico alimentado por arroyos de corriente variable que nacen del lado norte del Sistema de Ventania.

Uno de los sitios de muestreo y donde se realizó uno de los estudios de campo fue el canal artificial que une los arroyos Pigüé y Venado (37° 09' 59" S, 62° 40' 28" O; Fig. 1.2), que presentaba 6 m de ancho y cerca de 1 m de profundidad, con fondo de barro. Este canal se caracterizaba por presentar agua transparente y orillas amplias que permitían la realización de las observaciones sin producir disturbios en las actividades de los caracoles. El flujo del agua estaba en gran parte impedido por la vegetación acuática, integrada principalmente por densas matas de *Potamogeton* sp; aunque también se encontraban algunos parches aislados de lenteja de agua (*Wolffia columbiana*). En el canal, también se encontraban otros caracoles como *Chilina parchappii* (D'Orbigny, 1835) (Chilinidae, Hygrophila) y *Heleobia parchappii* (D'Orbigny, 1835) (Cochliopidae, Caenogastropoda).

El otro sitio de muestreo y de realización de observaciones fue el arroyo El Huáscar (36° 55' 50" S, 61° 35' 48" O, Fig. 1.3), que desemboca en la Laguna El Tordillo y se encuentra canalizado en buena parte de su curso. Tenía un ancho que variaba entre los 20 y 40 m y una escasa profundidad que no superaba los 30 cm. Este arroyo se caracterizaba por un flujo de corriente lento, agua transparente, fondo de sedimento natural (tosca, arena y limo) y orillas de



**Figura 1.1.** Mapa de la Provincia de Buenos Aires, mostrando los sitios de muestreo y de realización de observaciones. 1. Canal Pigüé-Venado. 2. Arroyo Guaminí. 3. Arroyo El Huáscar. 4. Laguna Los Chilenos.

pendiente suave que permitían hacer observaciones sin producir disturbios. No presentaba demasiada vegetación acuática, encontrándose sólo algunos parches de *Myriophyllum aquaticum* y algunos lotes aislados de *Hydrocotyle sp.* La planta predominante era la ciperácea *Eleocharis bonariensis*, cuyos tallos eran usualmente utilizados como sustrato para la deposición de las puestas de huevos. Otras especies de caracoles que habitualmente se encontraron a lo largo de los distintos muestreos en este arroyo fueron *C. parchappii*, *Biomphalaria peregrina*

(d'Orbigny, 1835) (Planorbidae, Hygrophila) y *Physa acuta* (Draparnaud, 1805) (Physidae, Hygrophila).

Otro de los sitios de recolección de caracoles fue el arroyo Guaminí (37° 02' 59" S, 62° 25' 26" O, Fig. 1.1), los cuales fueron utilizados en los experimentos del Capítulo 2. El experimento de campo descrito en el Capítulo 4 fue llevado a cabo en la laguna Los Chilenos (38° 1' 50" S, 62° 27' 17" O, Fig. 1.1)



**Figura 1.2.** Canal Pigüé-Venado, sitio de recolección de caracoles para experimentos y de realización de una de las observaciones de ritmo de actividad.



**Figura 1.3.** Arroyo El Huáscar, sitio de realización de observaciones y de recolección de caracoles para experimentos.

#### 1.4. ORIGEN DE LOS EJEMPLARES Y CONDICIONES GENERALES DE CRÍA

Todos los caracoles utilizados en los diferentes experimentos fueron obtenidos en la cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste. Según la disponibilidad de caracoles y las tallas requeridas para cada experimento diferentes arroyos de este sistema fueron fuente de sujetos experimentales (Sección 1.3).

En general, hasta su utilización en cada uno de los experimentos, los caracoles se mantuvieron en una sala de cría a  $25 \pm 2$  °C, bajo un régimen lumínico de 12 h luz/12 h oscuridad. Los acuarios fueron llenados con agua corriente saturada de  $\text{CaCO}_3$  y los caracoles fueron alimentados con lechuga fresca *ad libitum* (Martín & Estebenet, 2002). El cambio de agua y el lavado de los acuarios fueron realizados una vez a la semana.

Las principales variables biométricas registradas en los caracoles a lo largo de esta tesis fueron tres. El largo de la conchilla (LC, mm), que fue medido desde el ápice hasta el extremo más anterior de la abertura. El peso vivo (PV, g), obtenido con una balanza digital ( $\pm 0,1$  mg) después de que el caracol hubiera extendido su cuerpo y desplazamiento sobre una superficie seca. El peso seco de las partes blandas (PSPB, g) que se obtuvo al finalizar alguno de los experimentos, sacrificando los caracoles por inmersión en agua a 100 °C y extrayendo las partes blandas de la conchilla para secarlas a 70 °C durante 48 h.

A lo largo de esta tesis, los caracoles de largo de la conchilla menor a 10 mm y de edad no superior a un mes fueron denominados neonatos. Cuando se mencionan juveniles, se hace referencia a caracoles entre 10 y 30 mm de LC, que en algunos casos, no estaban lejos de alcanzar la madurez sexual pero aún permanecían sexualmente indiferenciados, al menos por la fisonomía de su



conchilla y opérculo (Tamburi & Martín, 2009a). Aquellos caracoles con largo de conchilla mayor a los 30 mm (considerados adultos) y con el opérculo de forma convexa fueron considerados machos (M) y los restantes hembras (H) (Estebenet *et al.*, 2006).

Según el tipo de experimento, cuando se requería un lote de juveniles de talla homogénea, los neonatos, nacidos en el laboratorio a partir de puestas colectadas en el campo o de puestas obtenidas en el laboratorio a partir de caracoles recolectados en el campo, fueron criados individualmente hasta la talla requerida en acuarios plásticos de 200 ml de volumen. Cuando no se requería homogeneidad en la talla, los neonatos fueron criados colectivamente en acuarios plásticos de 20 l de volumen, al igual que eran mantenidos los juveniles y adultos recolectados en el campo.

**PARTE A**

COLECTA PEDAL SUPERFICIAL,  
¿UN MECANISMO TRÓFICO RELEVANTE?

## CAPÍTULO 2

### TASAS DE CAPTURA Y ESPECTRO TRÓFICO DE LA COLECTA PEDAL SUPERFICIAL

#### 2.1. INTRODUCCIÓN

La colecta pedal superficial es un mecanismo trófico que se caracteriza por la formación de embudos con la parte anterior del pie, mientras el caracol permanece adherido a algún tipo de soporte mediante la parte posterior de su pie. El movimiento continuo de los cilios del pie, produce una corriente que atrae materiales presentes en la superficie del agua hacia el interior del embudo, para su posterior ingestión. Este peculiar y especializado comportamiento que parece ser exclusivo de los ampuláridos (McClary, 1964; Dillon, 2000), aparece como un mecanismo de alimentación poco frecuente en los caracoles de agua dulce. Pero esta percepción puede deberse a que hasta el momento se cuenta con escasos registros y de carácter más bien descriptivos para *Pomacea canaliculata* (Cheesman, 1956; Cazzaniga & Estebenet, 1984) y *Pomacea paludosa* (Say, 1829) (Johnson, 1952). Sólo un estudio sistemático de este comportamiento alimenticio se ha llevado a cabo en éste último ampulárido habitante de Florida en condiciones de laboratorio, ofreciendo como material superficial alimento para peces (McClary, 1964). Además, existe otro mecanismo por el cual los caracoles de agua dulce pueden capturar el alimento presente en la superficie del agua directamente con la rádula. Este mecanismo es denominado raspado radular superficial.

Impulsado por el carácter invasivo de *Pomacea* spp. y por los grandes daños y pérdidas económicas que su invasión en los arrozales producen, el

consumo de macrófitas ha sido un tópico ampliamente abordado desde diferentes perspectivas (Estebenet, 1995; Cowie, 2002; Qiu & Kwong, 2009; Tamburi & Martín, 2009b, Morrison & Hay, 2011b).

En especial para *P. canaliculata*, además de los antecedentes del consumo de macrófitas existen registros del consumo de materiales muy diversos y de orígenes tanto vegetal como animal (Cazzaniga & Estebenet, 1984; Wood *et al.*, 2006; Kwong *et al.*, 2009). Si bien en estos casos, el mecanismo de obtención del alimento fue el ramoneo, dependiendo principalmente de la utilización de las mandíbulas y la rádula, es altamente probable que mediante la colecta pedal superficial estos caracoles puedan capturar materiales de orígenes muy variados que estén disponibles en la superficie del agua.

Diversos estudios de las tasas de ingestión de macrófitas por ramoneo encontraron marcadas variaciones en función del tamaño de los caracoles (Carlsson & Brönmark, 2006; Burlakova *et al.*, 2009) y del sexo (Tamburi & Martín, 2009b). A partir de estos antecedentes es esperado que el consumo de material superficial capturado mediante la colecta pedal superficial presente un patrón similar.

Dado el escaso conocimiento que se tiene de los aspectos cuantitativos de este último mecanismo trófico, es necesario conocer sus parámetros funcionales ante diferentes variables propias del caracol y también propias del alimento a capturar. Por lo tanto, los objetivos planteados para el desarrollo de este capítulo son: conocer las variaciones ontogenéticas e intersexuales en la colecta pedal superficial y los efectos de diferentes densidades de alimento en superficie y del tamaño de las partículas de alimento disponibles en diversas variables de este mecanismo de captura en condiciones de laboratorio. Además se intenta describir

el espectro trófico al cual *P. canaliculata* puede acceder mediante la utilización de este mecanismo trófico tan particular.

## 2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

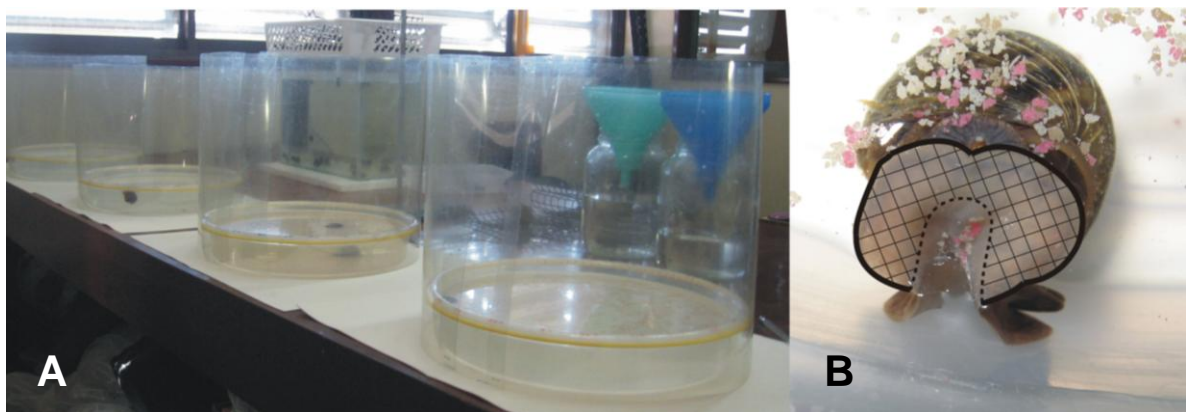
Los caracoles adultos utilizados en estos experimentos fueron recolectados en abril de 2010 en el arroyo Guaminí (Sección 1.3). Los neonatos y juveniles fueron obtenidos a partir de puestas de huevos depositadas en el laboratorio por esos caracoles adultos. Todos los caracoles, independientemente de su talla, fueron criados y mantenidos en condiciones estandarizadas (Sección 1.4).

En los experimentos correspondientes a las secciones 2.2.1, 2.2.2 y 2.2.3 las observaciones se llevaron a cabo en acuarios circulares de 962 cm<sup>2</sup> de superficie y 5 cm de profundidad, con agua a 22-25 °C y bajo iluminación natural complementada con luz artificial. El material utilizado como alimento superficial fue alimento para peces en escamas (TetraFin®), el cual antes de ser suministrado, fue secado durante 48 h a 70 °C.

En cada ensayo, se observaron cuatro acuarios de manera simultánea los cuales estaban individualmente rodeados por una lámina de acetato de 35 cm de alto colocada con el fin de minimizar las corrientes de aire que pudieran afectar la distribución y el movimiento de las partículas en la superficie (Fig. 2.1 A). Al momento de las observaciones, un caracol era colocado en el centro de un acuario y una vez que éste se activaba (extendiendo su pie), el alimento era esparcido en la superficie del acuario, en la cantidad y el tamaño de partículas que correspondiera a cada uno de los experimentos. Los caracoles fueron utilizados sólo una vez por experimento y al momento de la observación habían ayunado por 24 h. Las variables biométricas registradas en los caracoles fueron largo de la conchilla (LC, mm) y peso vivo (PV, g).

Cada período de observación, comenzaba con la activación de cada caracol (considerada a partir del momento en que el caracol contactaba el fondo

del acuario con todo su pie) y duraba 2 h, durante las cuales se registraba el tiempo real activo de cada individuo (calculado como las 2 horas menos el tiempo inactivo). Se midieron diversas variables relativas a la colecta pedal superficial. Entre ellas, el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial, la cantidad de embudos realizados, el área y el perímetro de los embudos y la cantidad de alimento capturado. Cada embudo se consideró como finalizado cuando el caracol dejaba de capturar alimento y comenzaba a realizar otra actividad (por ejemplo, ingerir el alimento capturado o desplazarse). La tasa de formación de embudos (TFE, embudos. caracol<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) se calculó como la cantidad de embudos observados durante el período de observación dividido por el total de tiempo que el caracol estuvo activo. Al menos un embudo de cada caracol fue fotografiado con una cámara digital para, a partir de la foto y mediante el uso del programa de análisis de imágenes SigmaScan Pro®, estimar el perímetro (PE, cm) y el área horizontal en contacto con el aire de los embudos (AE, cm<sup>2</sup>) (Fig. 2.1 B).



**Figura 2.1.** Colecta pedal superficial en el laboratorio. **A.** Acuarios donde se llevaron a cabo los experimentos. **B.** Individuo realizando la colecta pedal superficial; la línea negra sobre el límite del embudo marca el perímetro del mismo (PE) y la zona con cuadrículado indica el área del embudo (AE).

Al final de cada período de observación, los restos de alimento que habían sido capturados pero no ingeridos y permanecieron en los acuarios, así como también las heces producidas durante el desarrollo de cada experimento fueron recolectados con una pipeta Pasteur y desechados para evitar una sobre- o subestimación del alimento capturado. Posteriormente, el agua de cada acuario fue filtrada mediante un filtro de papel de peso conocido con el objetivo de retener el alimento no capturado. A continuación, cada filtro fue secado a 70 °C durante 48 h para su posterior pesado y estimación del total de alimento capturado (TAC, g) como resultado de la diferencia entre la dosis de alimento suministrada y el alimento no capturado. La tasa específica de captura (TEC,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) se estimó como el total de alimento capturado (TAC, g) dividido por el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (en minutos) y el peso vivo de cada individuo (PV, g). El porcentaje de tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS, %) fue calculado relativizándolo al tiempo total de actividad de cada caracol. La cantidad de caracoles tenidos en cuenta para los análisis de cada una de las variables estudiadas varió en función de la cantidad de caracoles activos y las actividades llevadas a cabo por cada uno de ellos.

Si bien en todos los experimentos algunas partículas de alimento se hundieron y quedaron en el fondo como producto del movimiento y la actividad de cada caracol, en la experiencia en la que el factor de variación era la densidad de alimento fue evidente que la cantidad de alimento hundido difirió entre los tratamientos. Por lo tanto, para estimar la cantidad de alimento hundido se realizaron ocho réplicas en los mismos acuarios y bajo iguales condiciones a las utilizadas en los experimentos, pero con el acceso al fondo impedido por una malla plástica que permitía una actividad normal del caracol pero evitaba el



consumo del alimento. Como resultado, se estimó que el alimento hundido representaba un  $7,5 \pm 3,4$  % (media  $\pm$  desvío estándar) de la dosis suministrada, estimación que fue utilizada para corregir el alimento capturado mediante la colecta pedal superficial.

### **2.2.1. Variaciones ontogenéticas e intersexuales**

Para conocer si la colecta pedal superficial variaba con el tamaño y el sexo de los caracoles se llevaron a cabo observaciones con caracoles de un amplio rango de tallas (2,7-52,8 mm LC) y de diferentes grados de madurez y sexo (58 indiferenciados, 29 hembras y 29 machos). En la superficie de cada acuario se espolvorearon 0,5 g de alimento en partículas de igual tamaño (menores de 1 mm) obteniéndose una densidad de  $0,52 \text{ mg.cm}^2$ .

El efecto del tamaño del caracol en cada una de las variables estudiadas se realizó mediante un análisis de regresión por mínimos cuadrados para obtener una ecuación alométrica simple relativa al largo de la conchilla (LC, mm) ( $Y = a \cdot LC^b$ ). Para linealizar las relaciones entre las variables, fue necesario aplicar una transformación log-log (es decir,  $\log_{10} Y = \log_{10} a + b \cdot \log_{10} LC$ ). Para estudiar las posibles diferencias entre sexos para las distintas variables se llevaron a cabo ANCOVAs utilizando como covariable el largo de la conchilla.

### **2.2.2. Efecto de la densidad de alimento en superficie**

Para determinar el efecto de la densidad de alimento en la superficie del agua en diferentes variables de la colecta pedal superficial, se diseñó un experimento con cuatro tratamientos de densidad de alimento (0, 0,26, 0,52 y  $1,04 \text{ mg.cm}^2$ ). Cada tratamiento fue replicado 12 veces usando caracoles adultos

cuyos largos de conchilla variaron entre 25 y 35 mm (LC). Las partículas de alimento ofrecidas tenían un tamaño menor a 1 mm. Dado que para la tasa específica de captura (TEC,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) la hipótesis de igualdad de varianzas fue rechazada (test de Levene,  $p < 0,006$ ), dicha variable fue transformada logarítmicamente. Las comparaciones entre los distintos tratamientos fueron analizadas mediante ANOVAs simples. En los casos en los cuales el ANOVA resultó significativo, las medias se compararon con una prueba  $t$  (DMS).

### **2.2.3. Efecto del tamaño de las partículas de alimento**

Para conocer si el tamaño de las partículas de alimento relativo al tamaño del caracol afecta a alguno de los parámetros de la colecta pedal superficial, se esparcieron 0,25 g de alimento en cada acuario en cuatro tamaños diferentes de partículas (< 1 mm, 1-3,5 mm, 3,5-10 mm y 10-15 mm) para observar el comportamiento de caracoles de dos tamaños distintos (20-25 mm y 30-40 mm LC). Los diferentes tamaños de partículas fueron obtenidos mediante la utilización de tamices de diferente tamaño de malla. Cada combinación de tamaño de partículas y de caracol fue repetida cinco veces. Las variables fueron estudiadas mediante ANOVAs dobles usando el tamaño de las partículas (TP) y el tamaño del caracol (TC) como los factores principales. La homogeneidad de varianzas fue rechazada para la variable TEC (test de Levene,  $p < 0,037$ ), por lo cual fue transformada logarítmicamente.

### **2.2.4. Espectro trófico**

Para conocer el espectro trófico al cual el caracol en estudio podría acceder mediante el uso de la colecta pedal superficial, diferentes ítems fueron

ofrecidos en condiciones de laboratorio. Algunos de estos ítems fueron seleccionados como representativos de recursos tróficos habitualmente abundantes en la superficie de los cuerpos de agua naturales del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Por ejemplo, como representativo del neuston, se ofrecieron lentejas y helechitos de agua. Otros ítems fueron elegidos como sustitutos de recursos que pueden estar disponibles en ambientes acuáticos, como restos de cucarachas que fueron ofrecidos como representantes de restos de insectos o exuvias. Además, se testeó la captura e ingestión de aceites vegetales y de películas orgánicas presentes en la superficie del agua, incluyendo biofilms (películas orgánicas presentes en la superficie del agua con abundantes bacterias, ciliados y rotíferos, las cuales habían desarrollado naturalmente en acuarios que habían sido utilizados para mantenimiento de caracoles). Otro ítem muy particular que se ofreció a los caracoles fueron los restos de puestas de huevos de *P. canaliculata*, que incluían huevos que no desarrollaron (huevos rosas), en grupos o sueltos, cáscaras de huevos y embriones secos. Otros elementos con los que se probó la aceptación fueron materiales no comestibles como el PVC, el papel vegetal (papel de calcar), el papel de aluminio y el aceite mineral (vaselina líquida). El detalle de los ítems ofrecidos se muestra en la Tabla 2.5 (Resultados, Sección 2.3.4).

Las observaciones fueron de carácter cualitativo y se llevaron a cabo en acuarios de 24 l de capacidad (20 cm de ancho, 40 cm largo, 30 cm profundidad) con agua a 25 °C y bajo condiciones lumínicas naturales con complemento de luz artificial. Cada ítem alimenticio fue testeado separadamente y los caracoles utilizados para cada uno de ellos fueron elegidos al azar del stock de caracoles presentes en el laboratorio. En cada observación, 10 caracoles de talla que varió

entre 10 y 50 mm (LC) fueron colocados en un acuario limpio y una vez que éstos se activaban cada ítem alimenticio fue distribuido o vertido cuidadosamente en la superficie del agua, registrándose durante las siguientes 2 horas su captura e ingestión. Cada ítem fue provisto en una cantidad que asegurara su distribución homogénea en la superficie del agua y su disponibilidad a lo largo del experimento.

## **2.3. RESULTADOS**

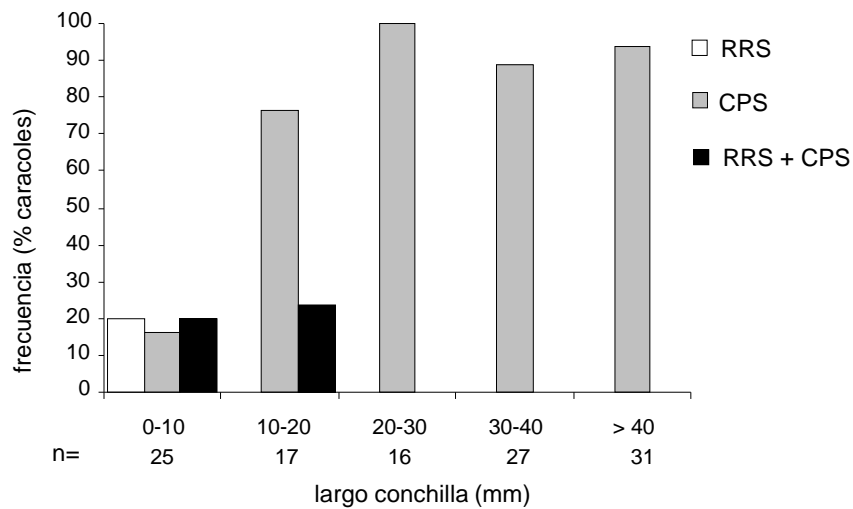
Durante las diversas observaciones llevadas a cabo en el laboratorio la colecta pedal superficial fue principalmente registrada utilizando el único soporte de fijación disponible: las paredes de los acuarios. En estos casos los bordes laterales del pie del caracol no tomaban contacto entre sí, formando un embudo de forma semicónica (ver Fig. 2.5 A). Ocasionalmente, algunos caracoles de tallas variadas realizaron sus embudos mientras estaban flotando o mientras se encontraban apenas en contacto con el borde, quedando ambos extremos del pie en estrecho contacto y formando un perfecto embudo cónico (ver Fig. 2.5. D).

La duración de los embudos individuales varió entre 0,5 y 10 minutos. La cantidad de embudos realizados por el mismo caracol llegó a un máximo de 19 durante el período de observación pero la media de esta variable rondó los  $4,75 \pm 4,17$  embudos por caracol.

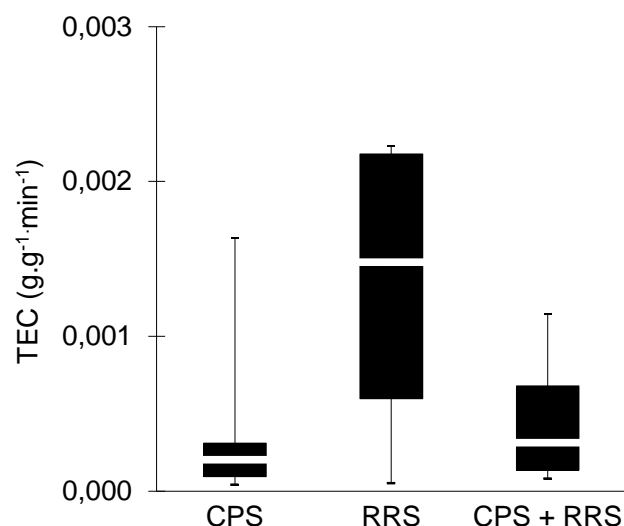
### **2.3.1. Variaciones ontogenéticas e intersexuales**

La formación de embudos fue registrada en un 94% de los caracoles mayores de 10 mm (LC), pero sólo en un 36% de los caracoles menores a esa talla (Fig. 2.2). Además, producto de las observaciones se registró que los caracoles se desplazaban de manera invertida en la superficie del agua y a medida que avanzaban ingerían las partículas de alimento directamente. Este mecanismo de obtención de alimento, mecanismo llamado raspado radular superficial, fue observado sólo en caracoles menores de 20 mm, en los cuales un 21% alternó este mecanismo con la colecta pedal superficial. Teniendo en cuenta sólo los caracoles menores de 10 mm, se observó que un 20% de ellos se alimentó sólo mediante el raspado radular superficial. En estos caracoles

pequeños, no era posible discriminar la cantidad de alimento capturado mediante la formación de embudos del alimento obtenido por medio del raspado radular superficial, por lo tanto la estimación del alimento capturado consideró a ambos mecanismos. Las tasas de captura de los caracoles que sólo capturaron alimento mediante la formación de embudos no difirieron de aquellas pertenecientes a caracoles que capturaron alimento mediante el raspado radular superficial con o sin el uso de embudos (test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2_2 = 2,392$ ;  $p > 0,302$ ; Fig. 2.3). Por lo tanto, el tiempo invertido en el raspado radular superficial fue incluido en las estimaciones de las tasas específicas de captura.



**Figura 2.2.** Frecuencia de los caracoles de diferentes tamaños que se alimentaron mediante raspado radular superficial (RRS), colecta pedal superficial (CPS) o por medio de la combinación de ambos mecanismos (RRS + CPS).

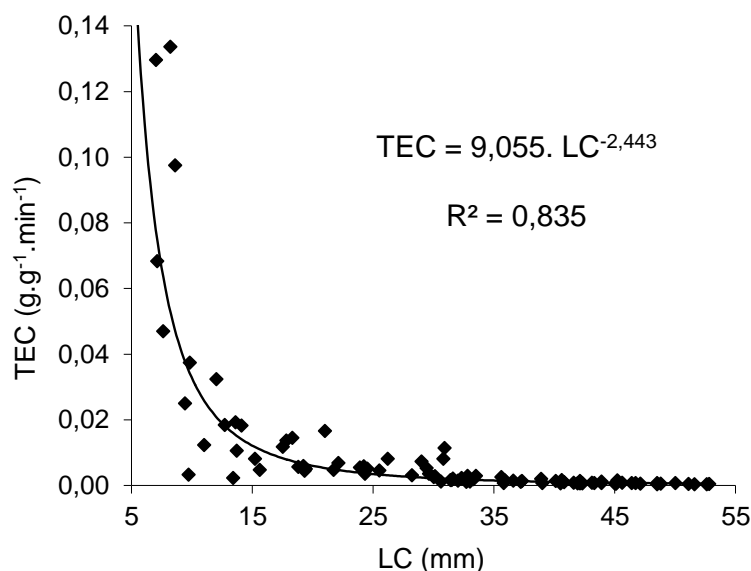


**Figura 2.3.** Tasas específicas de captura (TEC) para caracoles de tallas menores a 20 mm, obtenidas mediante colecta pedal superficial (CPS), raspado radular superficial (RRS) y por la combinación de ambos mecanismos (CPS+RRS).

Todas las variables relativas a la colecta pedal superficial mostraron una relación significativa con el tamaño del caracol (Tabla 2.1). El total de alimento capturado, el porcentaje de tiempo dedicado a la colecta pedal superficial y la tasa de formación de embudos aumentaron con el incremento del tamaño del caracol, aunque a una tasa menor que la esperada bajo crecimiento isométrico ( $b = 1$ ). Tanto el perímetro como el área del embudo crecieron con alometría negativa, siendo sus coeficientes alométricos ( $b = 0,916$  y  $b = 1,732$ ) significativamente más bajos que los esperados ( $b = 1$  y  $b = 2$ , respectivamente). Las tasas específicas de captura mostraron una disminución mucho más pronunciada relativa al tamaño del caracol ( $b = -2,443$ ) respecto de lo esperado por un modelo alométrico simple ( $b = -1$ ) (Fig. 2.4). En ninguno de los parámetros considerados se encontraron diferencias debido al sexo de los caracoles (Tabla 2.2).

**Tabla 2.1.** Parámetros de las relaciones entre el largo de la conchilla (LC) y las variables de la colecta pedal superficial: tasa de formación de embudos (TFE), tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS), perímetro del embudo (PE), área del embudo (AE), cantidad total de alimento capturado (TAC) y tasa específica de captura (TEC). Todas las variables fueron transformadas logarítmicamente; las medias ajustadas se calcularon retransformando los valores obtenidos a partir de las ecuaciones alométricas para un caracol de talla media (LC: 24.9 mm). Sólo los caracoles que realizaron embudos fueron considerados en estos análisis.

Variable	log a (IC 95%)	b (IC 95%)	Medias ajustadas	N	R <sup>2</sup>	p
TFE (embudo.caracol <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup> )	-0,112 (-0,499;0,275)	0,316 (0,049;0,583)	2,134	93	0,057	0,021
TCPS (%)	0,261 (-0,131;-0,652)	0,568 (0,298;0,839)	11,326	93	0,161	0,001
PE (cm)	-0,707 (-0,806; -0,608)	0,916 (0,847;0,985)	3,732	92	0,887	0,001
AE (cm <sup>2</sup> )	-2,599 (-2,830; -2,368)	1,732 (1,572;1,891)	0,660	92	0,838	0,001
TAC (g)	-1,293 (-1,414;-1,173)	0,456 (0,373;0,539)	0,221	92	0,570	0,001
TEC (g.g <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	0,957 (0,627; 1,287)	-2,443 (-2,670;-2,215)	0,004	92	0,835	0,001



**Figura 2.4.** Gráfico de dispersión de las tasas específicas de captura (TEC) obtenidas por colecta pedal superficial relativas al largo de la conchilla (LC).



**Tabla 2.2.** Resumen de los resultados de ANCOVAs de las variables de la colecta pedal superficial estimadas para machos y hembras utilizando largo de conchilla (LC) como covariable: tasa de formación de embudos (TFE), tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS), perímetro del embudo (PE), área del embudo (AE), cantidad total de alimento capturado (TAC) y tasa específica de captura (TEC). Todas las variables fueron transformadas logarítmicamente. #: igualdad de varianzas testeadas con ANOVA.

Variable	Igualdad pendientes ( $b_m = b_h$ )	Pendiente común (b)	Covariable (b = 0)	Igualdad de medias ( $\log_{10} a_m = \log_{10} a_h$ )
TFE (embudo.caracol <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup> )	$F_{1,48} = 0,000, p > 0,984$	1,068	$F_{1,49} = 2,736, p > 0,104$	$F_{1,49} = 1,422, p > 0,238\#$
TCPS (%)	$F_{1,48} = 0,278, p > 0,600$	1,295	$F_{1,49} = 9,673, p < 0,003$	$F_{1,49} = 2,649, p > 0,110$
PE (cm)	$F_{1,47} = 0,251, p > 0,618$	1,140	$F_{1,48} = 42,636, p < 0,001$	$F_{1,48} = 1,457, p > 0,233$
AE (cm <sup>2</sup> )	$F_{1,47} = 0,449, p > 0,505$	2,003	$F_{1,48} = 24,183, p < 0,001$	$F_{1,48} = 0,849, p > 0,361$
TAC (g)	$F_{1,48} = 1,108, p > 0,297$	0,853	$F_{1,49} = 21,212, p < 0,001$	$F_{1,49} = 0,040, p > 0,840$
TEC (g. g <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	$F_{1,48} = 1,732, p > 0,194$	-3,462	$F_{1,49} = 85,312, p < 0,001$	$F_{1,49} = 1,347, p > 0,251$

### 2.3.2. Efecto de la densidad de alimento en superficie

Del total de caracoles que disponían de alimento en superficie (tratamientos de densidad distinta de cero) un 75% realizaron la colecta pedal superficial. En el tratamiento que no incluía alimento en superficie (densidad = 0) ningún caracol fue registrado formando embudos. Considerando sólo los tratamientos que tenían alimento disponible, se observó que el aumento de la densidad de alimento ofrecido influenciaba negativamente el porcentaje de tiempo invertido en la captura de alimento mediante la colecta pedal superficial y positivamente al total de alimento capturado (TAC) y a la tasa específica de captura (TEC) (Tabla 2.3). La variación en la densidad del alimento ofrecido no afectó a la tasa de formación de embudos (TFE) ni tampoco al perímetro (PE) y el área del embudo (AE).

**Tabla 2.3.** Resumen de los resultados de ANOVA y medias de las variables de la colecta pedal superficial analizadas bajo las tres densidades de alimento superficial ofrecidas (0.26, 0.52 y 1.04 mg.cm<sup>-2</sup>): tasa de formación de embudos (TFE), tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS), perímetro del embudo (PE), área del embudo (AE), cantidad total de alimento capturado (TAC) y tasa específica de captura (TEC). TEC fue transformada logarítmicamente. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre medias (DMS,  $p < 0,05$ ). #: medias retransformadas.

Variable	Densidad de alimento	Medias (mg.cm <sup>-2</sup> )		
		0,26	0,52	1,04
TFE (embudo.caracol <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup> )	$F_{2,24} = 2,129, p > 0,141$	2,850	2,410	1,357
TCPS (%)	$F_{2,24} = 5,415, p < 0,011$	21,900 <b>a</b>	13,300 <b>b</b>	10,857 <b>b</b>
PE (cm)	$F_{2,24} = 0,880, p > 0,428$	4,744	4,458	4,234
AE (cm <sup>2</sup> )	$F_{2,24} = 0,988, p > 0,387$	0,992	0,947	0,765
TAC (g)	$F_{2,24} = 70,430, p < 0,001$	0,125 <b>a</b>	0,198 <b>b</b>	0,357 <b>c</b>
TEC (g.g <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	$F_{2,24} = 34,170, p < 0,001$	0,0007 # <b>a</b>	0,0020 # <b>b</b>	0,0036 # <b>c</b>

### 2.3.3. Efecto del tamaño de las partículas de alimento

La colecta pedal superficial fue observada en todas las combinaciones testeadas de tamaño de partículas de alimento y de tamaño de caracol. Ninguna de las variables de la colecta pedal superficial estudiadas resultó ser afectada por el tamaño de las partículas de alimento (Tabla 2.4). El tamaño del caracol afectó a todas las variables excepto a la tasa de formación de embudos (TFE). La interacción entre el tamaño de las partículas de alimento y el tamaño del caracol resultó significativa sólo para las tasas específicas de captura (TEC), pero cuando dicha variable fue analizada por separado para caracoles pequeños y caracoles grandes, el efecto del tamaño de las partículas desapareció ( $F_{2,5} = 3,939, p > 0,094$  y  $F_{3,10} = 0,433, p > 0,734$ , respectivamente).

**Tabla 2.4.** Resumen de los resultados de los ANOVAs dobles de las variables de la colecta pedal superficial: tasa de formación de embudos (TFE), tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS), perímetro del embudo (PE), área del embudo (AE), cantidad total de alimento capturado (TAC) y tasa específica de captura (TEC). Factores: tamaño de partícula (TP) y tamaño del caracol (TC) e interacción (TP x TC). TCPS fue transformada logarítmicamente.

Variable	TP	TC	TP x TC
TFE (embudo.caracol <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup> )	F <sub>3,17</sub> = 1,072, p > 0,387	F <sub>1,17</sub> = 0,994, p > 0,333	F <sub>3,17</sub> = 0,488, p > 0,695
TCPS (%)	F <sub>3,17</sub> = 1,531, p > 0,243	F <sub>1,17</sub> = 8,886, p < 0,008	F <sub>3,17</sub> = 0,783, p > 0,520
PE (cm)	F <sub>3,16</sub> = 0,990, p > 0,422	F <sub>1,16</sub> = 5,405, p < 0,034	F <sub>2,16</sub> = 0,770, p > 0,479
AE (cm <sup>2</sup> )	F <sub>3,16</sub> = 0,525, p > 0,671	F <sub>1,16</sub> = 14,829, p < 0,001	F <sub>2,16</sub> = 0,780, p > 0,472
TAC (g)	F <sub>3,15</sub> = 0,165, p > 0,918	F <sub>1,15</sub> = 10,540, p < 0,001	F <sub>2,15</sub> = 0,176, p > 0,840
TEC (g.g <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	F <sub>3,15</sub> = 1,926, p > 0,169	F <sub>1,15</sub> = 9,933, p < 0,007	F <sub>2,15</sub> = 3,944, p < 0,042

#### 2.3.4. Espectro trófico

En general, en este tipo de observaciones, una vez que los caracoles se activaron, en el plazo de unos pocos minutos se desplazaron hacia la superficie del agua y comenzaron a realizar la colecta pedal superficial. Los caracoles manifestaron su atracción por la mayoría de los ítems ofrecidos, no sólo por sus movimientos radulares sobre la superficie del agua y posterior ingestión de los mismos directamente desde la superficie sino también por la captura registrada para la mayoría de los materiales ofrecidos mediante la colecta pedal superficial (Tabla 2.5, Fig. 2.5).

Las hormigas, los áfidos, los aceites y el papel vegetal no fueron capturados tan intensamente como ocurrió con los restantes ítems. Para la mayoría de los ítems, el material capturado dentro del embudo (incluyendo a los biofilms naturales) formaba una masa aglutinada junto con el moco secretado por

el pie del caracol. Cuando los aceites, tanto el aceite vegetal como el mineral, se encontraban disponibles en la superficie del agua y éstos fueron capturados, no se llegó a formar una verdadera masa aglutinada como ocurría con los restantes ítems, sino que el material capturado sólo era retenido en el interior del embudo. Por lo tanto, cuando el caracol movía su cabeza para llevarla hacia el interior del embudo e intentar ingerirlo, gran parte del material colectado se perdía.

Los caracoles no intentaron formar embudos para capturar las plumas, el PVC y el papel de aluminio. En el caso de las plumas, los caracoles intentaron repetidas veces ingerirlas directamente (sin la formación del embudo), registrándose movimientos mandibulares y radulares pero sin poder lograrlo, por lo cual, después de varios intentos fallidos, las ignoraron hasta el final de las observaciones.

Comúnmente, cuando los caracoles tomaron contacto con la superficie del agua y con el material flotante disponible, ingirieron directamente el mismo, en la mayoría de los casos, sin la formación de un embudo. De los ítems capturados por la colecta pedal superficial, no todos fueron aceptados para su posterior ingesta. Ejemplo de esa reacción fueron las brácteas de la inflorescencia de álamo blanco y las ootecas y adultos de cucarachas, las cuales sufrieron numerosos intentos de ser atacadas con la rádula y las mandíbulas, pero los caracoles resultaron incapaces de ingerir estos materiales, finalizando con el abandono del aglutinado. A pesar de esto, en varias ocasiones se observó que,

**Tabla 2.5.** Captura e ingestión mediante la colecta pedal superficial de diferentes materiales ofrecidos a *P. canaliculata*. Cada ítem fue provisto en un acuario diferente. Origen: C: comercial; N: natural; U: ambiente urbano; L: laboratorio. (+): moderada, (++) : intensa, (0): sin intentos, (-): intentos fallidos, (¹): sin formar una masa.

TIPO DE MATERIAL	ÍTEM	NOMBRE CIENTIFICO	DESCRIPCIÓN	ORIGEN	CAPTURA	INGESTIÓN
No comestible	PVC	Policloruro de vinilo	trozos, 0,5 -2,0 mm	C	0	0
	Papel de calcar		cuadrados, < 5 mm	C	+	+
	Papel de aluminio		cuadrados, < 5 mm	C	0	0
Películas superficiales	Biofilm natural		capa mucilaginoso, espesor: 1-5 mm	L	++	++
	Aceite vegetal		gotas, espesor < 3 mm	C	+ <sup>1</sup>	+
	Aceite mineral		gotas, espesor < 3 mm	C	+ <sup>1</sup>	+
Inflorescencias	Cortadera	<i>Cortaderia selloana</i>	partes del raquis con semillas y flores, 10-20 mm	N	++	++
	Totora	<i>Typha sp.</i>	semillas, flores, 10-15 mm	N	++	++
	Álamo blanco	<i>Populus alba</i>	brácteas coriáceas, 4-6 mm semillas algodonosas, 2-5 mm	N N	++ ++	- ++
Polen	Fresno	<i>Fraxinus sp.</i>	granos esferoidales, 18-25 µ	N	++	++
Semillas	Amapola	<i>Papaver rhoeas</i>	semillas reniformes, < 1 mm	C	++	++
Pétalos	Glicina	<i>Wisteria sinensis</i>	secos, 10-20 mm	U	++	++
Plantas flotantes	Lenteja de agua	<i>Lemna gibba</i>	vivas, 3-5 mm	N	++	++
	Lenteja de agua	<i>Wolffia columbiana</i>	vivas, < 1,5 mm	N	++	++
	Helechito de agua	<i>Azolla filiculoides</i>	vivas, 5-15 mm	N	++	++
Restos de insectos	Cucarachas	<i>Blatella germanica</i>	exuvias, ninfas, 10-20 mm	L	++	++
			ootecas y adultos muertos, 5-10 mm	L	++	-
Insectos completos	Hormigas cortadoras	<i>Acromyrmex striatus</i>	hormigas obreras muertas, 3-5 mm	N	+	0
	Áfidos	<i>Aphis nerii</i>	hembras vivas ápteras, 2-3 mm	U	+	+
Huevos y restos	Caracol de agua	<i>Pomacea canaliculata</i>	huevos no eclosionados, cáscaras de huevos, neonatos secos	L	+	+
Plumas de aves	Paloma	<i>Columba livia</i>	plumón, 20-50 mm	N	0	-



**Figura 2.5.** Embudos realizados por los caracoles para capturar diversos ítems ofrecidos. **A.** Áfidos. **B.** Lenteja de agua. **C.** Helechito de agua. **D.** Semillas de amapola. **E.** Exuvias, ninfas, ootecas y adultos de cucarachas.

minutos más tarde de ocurrido el abandono, los caracoles volvían a formar embudos para capturar el mismo material. En el caso de las hormigas, además de haber sido capturadas con baja intensidad, no se observaron intentos de su ingestión. Ninguno de los ítems produjo efectos nocivos sobre los caracoles al

menos en el plazo de una semana posterior a la exposición al mismo. Con varios de los ítems testeados, pero en una baja frecuencia, se observó que una vez que un caracol lograba capturar cierta cantidad de alimento, otro se acercaba e ingería el material capturado en el interior del embudo del primer caracol

## 2.4. DISCUSIÓN

Las observaciones hasta aquí descritas representan el primer registro sistemático y cuantitativo de la colecta pedal superficial en *P. canaliculata*. La duración de cada embudo resultó ser muy variable y en muchos casos, superó ampliamente la duración de entre 1 y 5 minutos previamente citada por Cazzaniga & Estebenet (1984). Los caracoles de un amplio rango de tallas, que abarcó desde neonatos de 3 mm hasta adultos de 52,8 mm de largo de conchilla, utilizaron este mecanismo aunque resultó menos frecuente en los caracoles menores de 10 mm. Cazzaniga & Estebenet (1984) mencionaron que el caracol más pequeño que había sido observado haciendo embudos medía 8 mm de largo. Por el contrario, Cheesman (1956) menciona como más frecuente este mecanismo en caracoles juveniles que en adultos pero sin hacer referencia al tamaño. Sólo los caracoles de talla menor a 20 mm fueron observados realizando raspado radular superficial, es decir ingiriendo directamente el material particulado presente en la superficie del agua a medida que avanzaban desplazándose de manera invertida. Es probable que los caracoles de mayor talla se vean imposibilitados debido su gran tamaño, y quizás la formación de embudos haya sido una respuesta evolutiva a esta limitación, como un mecanismo para poder capturar el alimento disponible en la superficie de los cuerpos de agua. En coincidencia con esto, es citado que *Planorbis corneus* (Linnaeus, 1758) utiliza un mecanismo similar a la colecta pedal superficial de los ampuláridos sin formación de embudos sino desplazándose de manera invertida (Deliagina & Orlovsky, 1990), en los cuales, entre otros factores, las menores tallas máximas (cerca de 25 mm) favorecería la posibilidad de mantenerse adherido a la superficie del agua de manera invertida. Las tasas específicas de captura mediante este peculiar



mecanismo decrecieron fuertemente con el aumento del tamaño del caracol. Este patrón era esperado considerando no sólo las relaciones alométricas entre tamaño y superficie del pie sino también las evidencias encontradas en otros gasterópodos de agua dulce que se alimentan del material suspendido por la utilización del ctenidio como ser *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (Hockelmann & Pusch, 2000) y *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (Brendelberger & Jürgens, 1993). Este decrecimiento en *P. canaliculata* puede relacionarse con la disminución ontogenética en las tasas de ingestión (Tamburi & Martín, 2009b) y en el tamaño relativo de los embudos, tal como fue mostrado por la alometría negativa encontrada para el perímetro y área del embudo. Sin embargo, el incremento en el tiempo invertido en la colecta pedal superficial probablemente compense esta disminución ontogenética en las tasas de captura aunque sólo parcialmente, ya que el total de alimento capturado creció con una importante alometría negativa ( $b = 0,456$ , es decir, a una tasa más baja que el largo).

Carlsson & Brönmark (2006) mostraron fuertes efectos negativos en el crecimiento de caracoles de talla mediana causados por una alta densidad de neonatos de *P. canaliculata*, mientras que a la inversa los efectos fueron muy débiles. Las altas tasas de ingestión y de conversión alimenticia de los caracoles más pequeños (Tamburi & Martín, 2009b) y sus altas tasas de captura mediante la colecta pedal superficial y el raspado radular superficial podrían explicar en parte esta asimetría en la competencia intraespecífica debida al tamaño.

A diferencia de las tasas de ingestión específicas de lechuga por ramoneo, en cuyo caso las hembras mostraron tasas un 50% mayores que los machos (Tamburi & Martín, 2009b), las tasas de captura del material particulado

superficial no difirieron entre sexos. Quizás esta diferencia se relacione con las desiguales duraciones de las observaciones en ambos estudios, dado que en el primero se ofreció alimento *ad libitum* durante 24 h y en el presente estudio se ofreció alimento durante un período de sólo 2 h. Probablemente este período no fue suficiente para producir la saturación del sistema digestivo de los machos, quienes presentan una glándula digestiva de menor tamaño que las hembras (Vega *et al.*, 2006) lo que aparentemente limitaría sus funciones digestivas (Tamburi & Martín, 2009b).

A partir de las ecuaciones obtenidas para la tasa específica de captura y el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (Tabla 2.1) y estimando las tasas específicas de captura por hora para un caracol de talla media de 12 mm y de 50 mm de largo de conchilla, se obtienen tasas de 0,0939 y 0,0065 g. g<sup>-1</sup>. h<sup>-1</sup>, respectivamente. Estos valores son mucho más altos que los equivalentes obtenidos para las tasas de ingestión específicas por ramoneo calculadas para lechuga fresca por Tamburi & Martín (2009b): 0,0021 y 0,0004 g. g<sup>-1</sup>. h<sup>-1</sup> (después de corregir por el contenido de agua de la lechuga (95%) y por la duración del experimento (24 h)).

*Pomacea canaliculata* es capaz de aumentar su tasa específica de captura acorde al aumento de alimento disponible mientras que simultáneamente reduce el tiempo dedicado a la captura de alimento mediante colecta pedal superficial. De esta manera, el total de alimento capturado en 2 horas aumenta 2,77 veces cuando la disponibilidad de alimento se cuadriplica; resultados cualitativamente similares a estos han sido reportados para *P. paludosa* (McClary, 1964).

Los diferentes tamaños de partículas ofrecidos no afectaron al tamaño de los embudos, ni de manera relativa ni absoluta, a diferencia de lo planteado por

Cazzaniga & Estebenet (1984) quienes observaron que los embudos formados eran más pequeños cuanto más pequeñas eran las partículas ofrecidas. Las restantes variables testeadas tampoco fueron afectadas por los diferentes tamaños de partículas ofrecidos en ninguno de los tamaños de caracoles utilizados.

En coincidencia con lo planteado por McClary (1964), estos caracoles parecen formar embudos sólo cuando hay algún tipo de alimento disponible en la superficie, ya que tanto cuando la densidad fue nula como cuando el material flotante disponible no era comestible (como el PVC o el papel de aluminio) no se observó la formación de embudos. Esto sugiere que el embudo no es utilizado como una herramienta de búsqueda y detección de alimento. Por otra parte podría hipotetizarse que sólo se arriesgan a ser atacados por predadores visuales como el gavián caracolero (Bennetts *et al.*, 1994) si perciben que van obtener algo a cambio formando los embudos. También puede existir una asociación de este mecanismo con la ventilación pulmonar, ya que podrían aprovechar los viajes hacia la superficie del agua para obtener alimento y ventilar el pulmón, dada la gran dependencia que tienen del oxígeno atmosférico en condiciones de aguas turbias (Seuffert & Martín, 2010).

Las observaciones cualitativas mostraron el amplio espectro de recursos tróficos que *P. canaliculata* podría aprovechar mediante la colecta pedal superficial, ante su potencial disponibilidad en un ambiente natural. Reportes previos de esta y de otras especies del mismo género (Johnson, 1952; McClary, 1964; Cazzaniga & Estebenet, 1984) describieron la captura e ingestión sólo de partículas alimenticias artificiales, como ser migas de pan, avena arrollada, escamas pulverizadas de alimento para peces, etc. Cheesman (1956) propuso

que las monocapas proteicas, que se forman normalmente en la superficie del agua, representan un importante recurso trófico que puede ser capturado por *P. canaliculata* mediante este mecanismo. Sin embargo, en el presente estudio se observó la formación de embudos para capturar también otros materiales, muy diversos tanto en su naturaleza física (líquidos, partículas orgánicas, biofilms) como en su tamaño.

A pesar de los repetidos intentos, no todos los materiales capturados pudieron ser ingeridos, como ocurrió con partículas muy grandes y de una gran rigidez (cucarachas, brácteas). En particular, las hormigas cortadoras fueron el único ítem biótico que los caracoles no intentaron ingerir a pesar de haberlas capturado; probablemente esto se deba a la presencia de algún compuesto tóxico o urticante como el ácido fórmico. La captura e ingestión de los restos de sus propios huevos o huevos infértiles indican que podrían actuar como un recurso alternativo dada su alta disponibilidad durante la estación reproductiva (ver Capítulo 6).

La colecta pedal superficial permite a los caracoles capturar recursos tróficos de diversos orígenes, ocasional o habitualmente presentes en la superficie del agua. Además, también les facilita el acceso a las pequeñas plantas flotantes como lentejas y helechitos de agua (*Wolffia columbiana*, *Lemna gibba*, *Azolla filiculoides*), que se caracterizan por presentar un alto valor nutritivo (Hasan & Chakrabarti, 2009) y forman parte del neuston de varios de los cuerpos de agua del área de estudio (Capítulo 3, Capítulo 4).

Las altas tasas de captura y la flexibilidad descrita para este mecanismo de captura de alimento, sumado al amplio espectro de recursos tróficos, probablemente permita a los caracoles del género *Pomacea* aprovechar recursos

tróficos cuya disponibilidad es altamente variable e impredecible en cuerpos de agua naturales. Ejemplos de esto podrían ser los pétalos, el polen, las semillas, las exuvias de insectos, etc. que pueden depender de las lluvias, la temperatura, los vientos y los ciclos biológicos de otros organismos. Los efectos ecológicos en el consumo de estos recursos, algunos de ellos como integrantes del neuston, podrían llegar a ser muy importantes debido al gran tamaño al cual llegan los adultos de *P. canaliculata* y las altas densidades que alcanzan sus poblaciones (Capítulo 4).

## CAPÍTULO 3

### RITMO DIARIO Y EFECTOS DE VARIABLES AMBIENTALES SOBRE LA COLECTA PEDAL SUPERFICIAL

#### 3.1. INTRODUCCIÓN

La colecta pedal superficial es un mecanismo frecuente de obtención de alimento (Capítulo 2). Su estudio sistemático en ampuláridos, además de estar poco desarrollado, no incluye investigaciones llevadas a cabo en ambientes naturales, sino sólo en condiciones de laboratorio (Johnson, 1952; Cheesman, 1956; McClary, 1964; Cazzaniga & Estebenet, 1984). La presencia de poblaciones estables de ampuláridos aun en ausencia de macrófitas (Pointier & Jourdane, 2000; Martín & Estebenet, 2002) indica la existencia de mecanismos y recursos tróficos alternativos. La gran disponibilidad y diversidad de materiales que pueden estar presentes en la superficie de los cuerpos de agua (Marshall & Gladyshev, 2009) donde *Pomacea canaliculata* habita, sugieren que este mecanismo de obtención de alimento podría tener gran relevancia.

Los patrones diarios de la oviposición y de la actividad en general han sido registrados para *P. canaliculata* en condiciones de laboratorio observándose un mayor nivel de actividad durante horas de la noche (Albrecht *et al.*, 1996; Heiler *et al.*, 2008). En estos casos, dicho patrón se atribuyó a mecanismos innatos de evitación de predadores visuales, especialmente aves malacófagas. Un patrón similar podría encontrarse para la colecta pedal superficial, dado el alto riesgo que corre el caracol al exponer gran parte de su pie por un período de tiempo de entre 0,5 y 10 minutos (Capítulo 2) lo que podría facilitar su detección por el gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) y el carau (*Aramus guarauna*, Linnaeus, 1766).

El estudio de diferentes variables ambientales en relación a este mecanismo alimenticio probablemente ayude no sólo a comprenderlo sino también a determinar su patrón de ocurrencia y su frecuencia.

A lo largo de este capítulo se pretende investigar la ocurrencia de la colecta pedal superficial en ambientes naturales y su variación a lo largo del día, además de determinar el efecto de diversas variables ambientales como la temperatura del agua, la velocidad de la corriente y el régimen lumínico.

## 3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

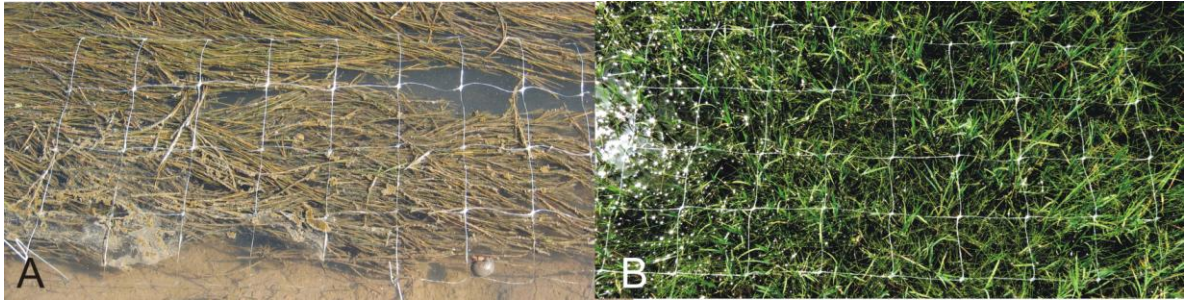
### 3.2.1. Ritmo de la colecta pedal superficial en el campo

El ritmo de la colecta pedal superficial en ambientes naturales fue estudiado a través de cinco muestreos de un día completo de duración cada uno, uno de ellos llevado a cabo en el canal que une los arroyos Pigüé y Venado (18-19 de marzo de 2011) y los restantes cuatro en el arroyo El Huáscar (7-8 de diciembre de 2011, 27-28 de diciembre, 6-7 de febrero de 2012 y 6-7 de marzo de 2012, Sección 1.3).

En dichos muestreos, la colecta pedal superficial fue registrada durante 27 horas continuas, con nueve períodos de observación de una hora de duración cada tres horas; en la observación del 27-28 de diciembre de 2011 fueron 24 horas continuas con un total de ocho períodos de observación. Además, en cada muestreo se registraron tanto la temperatura del aire como la del agua, a intervalos de 5 minutos mediante la utilización de dos dispositivos de registro continuo (*data loggers* Hobo®), uno de ellos colocado 5-10 cm por encima del nivel del agua y el otro sumergido a 10-30 cm de profundidad.

Para cuantificar la colecta pedal superficial, en cada muestreo se colocaron 10 parcelas plásticas flotantes (96 cm x 48 cm) a una distancia de la orilla de entre 5 y 40 cm y a lo largo de 40-50 m. La distancia entre parcelas varió entre 0,30 y 20 m y la profundidad registrada en las mismas varió entre 2 y 15 cm. Cada parcela estaba formada por 32 cuadrados de 12 cm x 12 cm cada uno, utilizados para asegurar la inspección sistemática de toda la parcela (Fig. 3.1).





**Figura 3.1.** Parcelas utilizadas para la realización de las observaciones de la colecta pedal superficial en los dos sitios de muestreo. **A.** Canal Pigüé-Venado, con importante densidad de *Potamogeton* sp. **B.** Arroyo El Huáscar, con abundante *Eleocharis bonariensis*.

Las observaciones se iniciaron una hora después de la colocación de las parcelas en el agua. Durante cada período de observación, la superficie del agua en cada parcela fue registrada por dos personas durante 1 minuto 45 segundos; la inspección de las 10 parcelas se repitió tres veces en cada período de observación. En cada parcela, se registró la cantidad de embudos y el tamaño de cada caracol haciendo embudo. El tamaño de los caracoles fue estimado a través de un visor transparente con cuatro circunferencias concéntricas de 1, 2, 3 y 4 cm de diámetro. Dado que dicha medida era tomada considerando la vista frontal de los caracoles, se estimó la relación entre esa medida y el largo de conchilla (desde el ápice hasta el extremo más anterior de la abertura) y se establecieron diferentes grupos de tamaño (15-25, 25-35, 35-45 y 45-55 mm) a los cuales los caracoles fueron asignados. Las observaciones nocturnas fueron realizadas con la ayuda de una tenue luz de una linterna LED, la cual no causó ninguna reacción en los caracoles ni afectó sus actividades.

Al final de cada uno de los muestreos, para estimar la densidad en el cuerpo de agua, los caracoles de cada parcela se recolectaron manualmente en dirección aguas arriba para minimizar el disturbio. Además de la estimación de

densidad, se estimó la distribución de frecuencias de tamaños de dichos caracoles, registrándose el tamaño de cada caracol recolectado de igual manera que lo explicado anteriormente. Las distribuciones de frecuencias de tamaños de los caracoles haciendo embudos en cada período observacional y de los caracoles recolectados en las parcelas fueron comparadas mediante un test de Chi-cuadrado ( $X^2$ ).

La intensidad de la colecta pedal superficial de cada período de observación fue estimada para cada parcela como la media de la cantidad de embudos observados en cada una de las series dividida por la cantidad de caracoles recolectados en la parcela. La intensidad de la colecta pedal superficial y las temperaturas media del aire y del agua fueron correlacionadas para cada período observacional.

En el primer muestreo desarrollado en el canal Pigüé-Venado, al inicio del primer período de observación se estimó la disponibilidad de material particulado macroscópico en la superficie del agua de cada parcela como el porcentaje de cuadrados de la misma conteniendo material particulado, incluyendo lentejas y helechitos de agua como *Lemna*, *Wolffia* y *Azolla*. La máxima intensidad de la colecta pedal superficial (20.30 h) fue correlacionada con dicha disponibilidad de material en superficie.

Para conocer la densidad de material orgánico particulado en la superficie del agua, en cada uno de los dos muestreos de diciembre de 2011 en el arroyo El Huáscar, se obtuvieron cinco muestras de la superficie del arroyo mediante una modificación del método de la placa de vidrio (*glass plate method*, Marshall & Burchardt, 2005; Cunliffe *et al.*, 2009). Para esto, una lámina de acetato de 11 cm de ancho por 15 cm de alto se sumergió en el cuerpo de agua, se retiró

suavemente y se lavó con agua destilada, la cual fue retenida en un envase plástico previamente acondicionado. Este procedimiento se repitió cinco veces para cada una de las muestras. Dicho acondicionamiento constó del lavado de los envases plásticos con detergente no iónico y enjuague con agua de red; luego del reposo por 24 h con HCl 50%, fueron enjuagados nuevamente con agua de red y finalmente se enjuagaron con agua destilada. Las muestras fueron mantenidas congeladas a -18 °C hasta su procesamiento. Cada muestra fue filtrada según APHA (1998) y el total de materia orgánica particulada (MOP, mgC), que incluía el neuston y restos orgánicos, fue estimada mediante el método descrito por Strickland & Parsons (1968). Para estimar la densidad de MOP en la superficie del arroyo ( $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) se consideró que el método de muestreo utilizado sobreestimaba la densidad superficial en un 20%. Este resultado se obtuvo mediante la obtención de muestras, bajo el mismo método que el utilizado en el campo, en una serie de ensayos en el laboratorio con densidades conocidas de lechuga seca particulada en superficie.

### **3.2.2. Efecto de la temperatura**

Para conocer el efecto de la temperatura sobre la colecta pedal superficial 40 caracoles adultos (LC: 30-45 mm) fueron observados en acuarios individuales con alimento en superficie a cinco temperaturas constantes (15, 20, 25, 30 y 35 °C) durante 2 horas.

Los caracoles utilizados fueron recolectados en el verano de 2011 del canal Pigüé-Venado (Sección 1.3). Una vez en el laboratorio los caracoles fueron mantenidos en condiciones estandarizadas (Sección 1.4) a  $25 \pm 2$  °C. Los caracoles fueron utilizados sólo una vez por experimento y al momento del mismo

habían ayunado por 24 horas de ayuno y se habían aclimatado cada uno a la temperatura asignada aleatoriamente. Este acondicionamiento se realizó para minimizar el efecto del estrés producido por el cambio de temperatura.

El experimento se llevó a cabo en una habitación con luz artificial como única fuente lumínica y a una temperatura de  $9 \pm 1$  °C. Las observaciones se llevaron a cabo en acuarios circulares de 962 cm<sup>2</sup> de superficie y 5 cm de profundidad. Para lograr mantener la temperatura de cada tratamiento, en cada acuario se colocó un calentador eléctrico, adherido al fondo para disminuir la estratificación. El material utilizado como alimento superficial fue lechuga secada durante 48 h a 70 °C y posteriormente triturada por un molinillo eléctrico. En cada ensayo, se observaron cinco acuarios de manera simultánea, uno de cada temperatura; los ensayos se repitieron ocho veces para obtener ocho réplicas por tratamiento. Al momento de las observaciones, cada caracol se colocó en el centro del acuario a la temperatura que correspondía y una vez que éste se activó, 0,20 g de lechuga particulada fueron esparcidos en la superficie de cada acuario.

Cada período de observación, comenzó con la activación de cada caracol (considerada a partir del momento en que el caracol contactó con todo el pie el fondo del acuario) y duró dos horas, durante las cuales se registró el tiempo en actividad de cada individuo (calculado como las dos horas menos el tiempo inactivo). Un embudo se consideró como finalizado cuando el caracol dejó de capturar alimento y comenzó con la realización de una actividad diferente. La tasa de formación de embudos (TFE, embudos. caracol<sup>-1</sup>. h<sup>-1</sup>) se calculó como la cantidad de embudos observados durante el período de observación dividido por

el total de tiempo que el caracol estuvo activo. De cada caracol se registró el largo de la conchilla (LC, mm) y el peso vivo (PV, g).

Al final de cada período de observación, tanto los restos de lechuga que habían sido capturados pero no ingeridos como las heces producidas durante el desarrollo de cada experimento fueron recolectados con una pipeta Pasteur y desechados para evitar errores en la estimación del alimento capturado. Posteriormente, el agua de cada acuario fue filtrada mediante un filtro de papel de peso conocido con el objetivo de retener la lechuga no capturada. A continuación, cada filtro fue secado a 70 °C durante 48 h para su posterior pesado y estimación del total de alimento capturado (TAC, g) como resultado de la diferencia entre la dosis suministrada y la lechuga no capturada. La tasa específica de captura (TEC,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) se estimó como el total de alimento capturado (TAC, g) dividido por el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (en minutos) y el peso vivo de cada individuo (PV, g). El porcentaje de tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS, %) fue calculado relativizándolo al tiempo total de actividad de cada caracol.

El porcentaje de tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS, %), el total de alimento capturado (TAC, g) y la tasa específica de captura (TEC,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) fueron comparadas para los distintos tratamientos (20, 25, 30 y 35 °C) mediante ANOVAs simples. Cuando el ANOVA resultó significativo, las medias fueron comparadas por medio de una prueba *t* (DMS). La variable TEC fue transformada logarítmicamente, después de haber rechazado la hipótesis de igualdad de varianzas (test de Levene,  $p < 0,01$ ). La tasa de formación de embudos (TFE, embudos. caracol<sup>-1</sup>. h<sup>-1</sup>) se comparó mediante un test no paramétrico de Kruskal-Wallis, ya que no se logró una transformación que

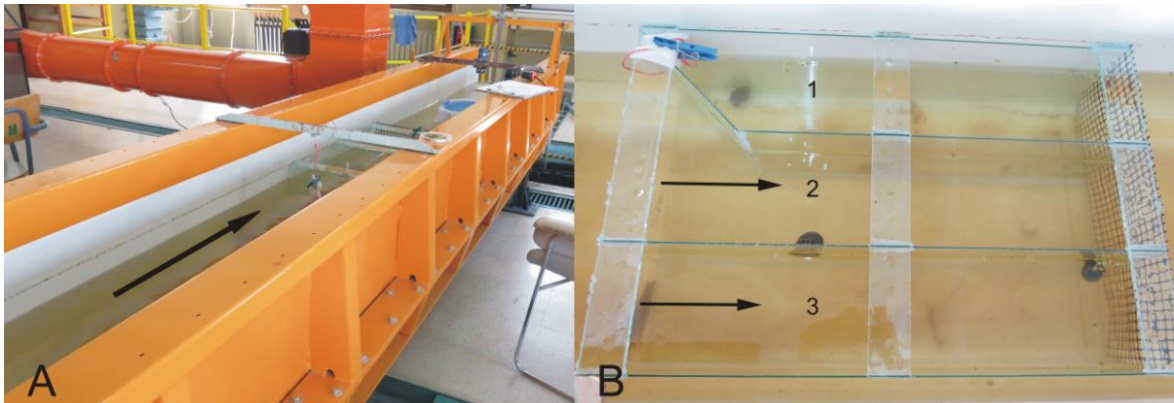
solucionara los problemas de heterocedasticidad. El tratamiento de 15 °C no fue considerado en dichos análisis debido a que sólo en una de las ocho réplicas se registraron embudos. La cantidad de caracoles analizados para cada una de las variables estudiadas varió en función de la cantidad de caracoles que efectivamente realizaron embudos.

### **3.2.3. Efecto de la velocidad de corriente**

Caracoles adultos ( $n = 33$ , LC: 31,3 – 56,3 mm) fueron expuestos a diferentes velocidades de corriente (entre 0 y  $0,19 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) con alimento particulado disponible en la superficie de manera constante para determinar si la velocidad de la corriente limita la formación de embudos y para conocer el efecto de la misma sobre la frecuencia de la colecta pedal superficial.

Los ensayos se realizaron en un canal abierto de paredes y fondo metálicos, de 9 m de longitud y 48 cm de ancho, con un colimador en su extremo superior para disminuir la turbulencia del flujo de agua y una bomba cuya regulación permitía obtener la velocidad de corriente deseada (Fig. 3.2 A). En dicho canal, se colocaba un acuario de vidrio rectangular de 70 cm de largo con tres compartimentos de 15 cm de ancho y 12 cm de alto cada uno (Fig. 3.2 B). Uno de estos compartimentos se encontraba cerrado en su extremo superior (aguas arriba), por lo cual su velocidad de corriente, en todas las repeticiones era igual a cero. Los restantes compartimentos se encontraban abiertos en su extremo superior, de manera de que el agua fluía por ellos de manera constante, a la velocidad deseada. Uno de ellos presentaba una abertura inicial dos veces mayor que la abertura del otro compartimento, permitiendo el ingreso del agua con mayor fuerza y obteniendo de esta manera una velocidad de corriente

superior en este compartimento. Para evitar que los caracoles se escaparan, en el extremo inferior (aguas abajo) de cada compartimento se colocó una malla plástica. Durante los ensayos, la temperatura del agua varió entre 21 y 23 °C y la iluminación fue natural complementada con luz artificial.



**Figura 3.2.** Lugar de realización de los experimentos para conocer el efecto de la velocidad de la corriente sobre la colecta pedal superficial (Laboratorio de Hidráulica, UNS) **A.** Canal donde se llevaba a cabo el experimento. **B.** Acuario con los tres compartimentos, cada uno con una velocidad de corriente distinta. 1: compartimento estanco; 2: compartimento de mayor velocidad de corriente; 3: compartimento con menor velocidad de corriente. Las flechas indican la dirección del agua.

Los caracoles utilizados fueron recolectados en el arroyo El Huáscar en febrero de 2013 (Sección 1.3). En el laboratorio fueron mantenidos en condiciones estandarizadas (Sección 1.4) hasta 24 horas antes del experimento, cuando para cada repetición, eran seleccionados tres caracoles del laboratorio y mantenidos en ayuno. Los caracoles fueron utilizados sólo una vez en este experimento. Para la realización del experimento, los caracoles eran colocados en el centro del fondo de cada uno de los compartimentos una vez que en cada uno de ellos se había alcanzado la velocidad deseada, por lo cual los caracoles eran sostenidos por un soporte adherido al fondo de manera tal que no fueran arrastrados por la corriente antes de activarse pero que al mismo tiempo pudieran moverse libremente. Las

velocidades testeadas fueron obtenidas de manera creciente a medida que iba transcurriendo el experimento hasta una velocidad que no superara los  $0,20 \text{ m. s}^{-1}$ , teniendo en cuenta el rango de velocidades de ambientes que *P. canaliculata* habita naturalmente (Seuffert & Martín, 2012, 2013). La velocidad de corriente en cada compartimento se estimó cronometrando el tiempo que una boya de  $1 \text{ cm}^3$  de volumen tardaba en recorrer los últimos 40 cm dentro de cada compartimento.

El alimento ofrecido en este experimento fue lechuga seca particulada (secada durante 48 h a  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  y posteriormente molida). En los compartimentos con agua corriente, la lechuga comenzó a administrarse cuando el caracol se activó y fue administrada de manera de que siempre hubiera alimento disponible en la superficie del agua. Además, para asegurar que existiera una fuente de producción de olor constante del alimento lechuga, una bolsita de tela con lechuga seca fue colocada a 30 cm del extremo superior de cada uno de estos compartimentos en cercano contacto a la superficie del agua. En el compartimento con velocidad nula el alimento fue provisto desde el inicio del experimento ya que este no tenía ingreso de agua desde el extremo superior.

Una vez activados los caracoles se los observó durante 1 hora y se registró la formación de embudos, estimándose la tasa de formación de embudos, (TFE, embudos. caracol $^{-1}$ . h $^{-1}$ ) y el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial, relativizándolo al tiempo total en actividad (TCPS, %).

La presencia de embudos para las velocidades de corriente testeadas distintas de  $0 \text{ m. s}^{-1}$  fue estudiada mediante un análisis de regresión logística (variable independiente: velocidad de corriente ( $V$ ,  $\text{m. s}^{-1}$ ); variable dependiente: presencia/ausencia de embudos). La cantidad total de embudos realizados por los



caracoles bajo la velocidad control ( $0 \text{ m. s}^{-1}$ ) y por aquellos en agua corriente fueron comparados mediante una prueba *t*.

#### **3.2.4. Efecto del régimen lumínico**

Para conocer si diferentes regímenes lumínicos afectaban la frecuencia de la colecta pedal superficial, 60 caracoles adultos (LC: 30 – 45 mm) fueron expuestos durante 24 horas bajo tres distintos regímenes lumínicos (horas de luz:horas de oscuridad): 0L:24O, 12L:12O y 24L:0O.

Los caracoles fueron recolectados en el arroyo El Huáscar el día anterior al inicio del experimento (febrero 2014, Sección 1.3). Para las observaciones, se utilizaron seis acuarios de 11,7 l de capacidad (50 cm largo, 18 cm ancho, 13 cm profundidad) con 10 caracoles cada uno. Los acuarios, dos para cada uno de los tres regímenes lumínicos propuestos, fueron colocados en una habitación sin fuentes externas de iluminación y los distintos tratamientos fueron además aislados lumínicamente entre sí por medio de telas oscuras y opacas. La única fuente lumínica correspondía a una lámpara de luz blanca fría de bajo consumo (6500 °K) colocada para cada tratamiento. El tratamiento 0L:24O fue mantenido sin ningún tipo de fuente lumínica, en el tratamiento 24L:0O la iluminación fue constante y en el tratamiento 12L:12O la cantidad de horas de luz era igual a la de oscuridad, encendiéndose la luz a las 8.00 h y apagándose a las 20.00 h. La temperatura de los acuarios se mantuvo constante a 25 °C por la utilización de calentadores eléctricos con termostato colocados en el fondo de cada acuario para evitar la estratificación.

Las observaciones se desarrollaron durante 27 horas continuas con nueve períodos de observación de 30 minutos de duración cada uno cada tres horas; en

cada período cada par de acuarios fue observado dos veces durante cinco minutos cada vez, registrándose la cantidad de embudos por acuario. El experimento se repitió tres veces a lo largo de seis días y antes de cada una de las repeticiones los caracoles fueron acondicionados durante 24 horas, bajo el régimen lumínico de 12L:12O. Durante el acondicionamiento, los caracoles fueron alimentados con lechuga fresca *ad libitum* y lechuga seca particulada (secada durante 48 h a 70 °C y posteriormente molida). Cada lote de 10 caracoles fue rotado entre los tratamientos de modo tal que el mismo lote no fuera utilizado más de una vez en el mismo tratamiento. Una hora antes del comienzo de cada primer período de observación y durante toda la duración de cada experimento, se colocó en cada acuario abundante cantidad de lechuga particulada, de modo tal que los caracoles siempre tuvieran disponibilidad de este recurso.

Las comparaciones de la cantidad total de embudos registrados bajo cada régimen lumínico fueron analizadas mediante un ANOVA en bloques, como bloques considerando los acuarios con sus 10 caracoles.

### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. Ritmo de la colecta pedal superficial en el campo

La colecta pedal superficial fue observada en cuatro de los cinco muestreos realizados en dos cuerpos de agua del sudoeste bonaerense (Fig. 3.3), aún en presencia de abundantes recursos tróficos sumergidos (macrófitas). En general, la formación de embudos pedales se realizó utilizando como soporte las ramas y hojas del *Potamogeton* (en el canal Pigüé-Venado) y los tallos de *Eleocharis bonariensis* (en el arroyo El Huáscar). En muy pocos casos se usó el fondo del arroyo o del canal como soporte. La mayoría de los embudos presentaron forma cónica, con ambos bordes del pie en contacto entre sí. No se observaron caracoles desplazándose de manera invertida en la superficie del agua de ninguno de los cuerpos de agua estudiados. Entre los materiales capturados por los caracoles a través de la atracción de los embudos se registraron: alas de insectos, helechitos y lentejas de agua (*Wolffia columbiana*, *Lemna* sp), partes de flores y tallos de plantas terrestres.



**Figura 3.3.** Embudos pedales de *P. canaliculata* **A.** Canal Pigüé-Venado sobre *Potamogeton* sp. **B.** Arroyo El Huáscar, sobre gramíneas y *Eleocharis bonariensis*.

En el muestreo del canal y en los dos primeros muestreos del arroyo El Huáscar, la intensidad de la colecta pedal superficial fue muy variable, llegando a máximos entre 0,024 y 0,267 embudos. caracol<sup>-1</sup>. En general, durante las horas de luz, la intensidad fue baja, aumentando notablemente después de la caída del sol pero disminuyendo antes del amanecer, en coincidencia con los menores registros de temperatura del agua (Figs. 3.4 A, B, C). En el muestreo del Huáscar del 7-8 de diciembre, además del incremento nocturno en la intensidad de embudos se notó otro aumento posterior, a la mañana temprano. Los embudos fueron registrados en caracoles de todos los grupos de tamaños, desde la categoría de 15-25 mm hasta la de 45-55 mm de largo de conchilla.

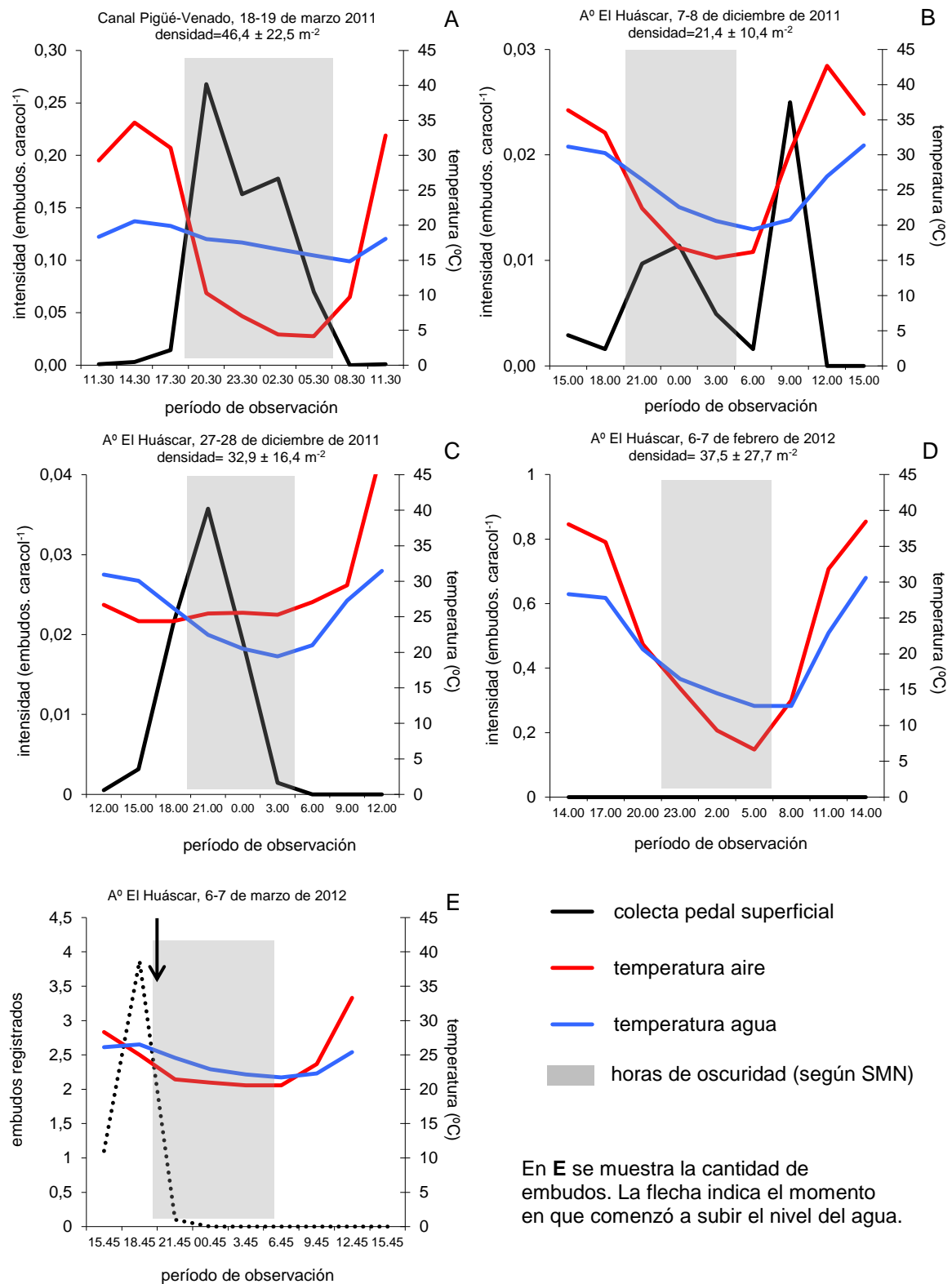
En el muestreo del 6-7 de febrero de 2012 (Fig. 3.4 D), no se registraron embudos a pesar de haber una densidad de caracoles similar a la registrada en otros muestreos en los cuales se observó la colecta pedal superficial. La temperatura del agua presentó una amplia variación, llegando a temperaturas inferiores a 13 °C durante la noche y superando los 30 °C durante las horas de luz. El flujo de agua en el arroyo se encontraba discontinuado, con una profundidad que no superaba los 15 cm.

En el muestreo de marzo de 2012 (Fig. 3.4 E), las observaciones se estaban realizando con total normalidad, hasta finalizada la observación iniciada a las 18.15 h, con abundantes registros de embudos, cuando se comenzó a percibir un notable incremento en el nivel del agua y en la velocidad de la corriente, dedicándose los caracoles a partir de este momento a evitar ser arrastrados por la corriente y eliminando la ejecución de cualquier otro tipo de actividad, entre ellas la formación de embudos. Como muchos caracoles fueron arrastrados, la

densidad de caracoles presentes en el arroyo no fue estimada, ya que no resultaría representativa de la situación de las observaciones antes de la crecida.

En el muestreo del canal y en los dos primeros muestreos del arroyo El Huáscar, durante las horas de oscuridad la cantidad de parcelas en las que se registraron embudos varió entre 2 y 10. La formación de embudos fue registrada aun en aquellas parcelas donde no parecía haber material macroscópico en la superficie.

La correlación entre la intensidad de la colecta pedal superficial y la temperatura media del aire de cada período observacional del muestreo del canal resultó marginalmente significativa ( $r = -0,660$ ,  $p = 0,053$ ,  $n = 9$ ). En los restantes muestreos donde se habían registrado embudos (7-8 diciembre y 27-28 diciembre de 2011 en el arroyo El Huáscar) no se encontró una relación significativa con la temperatura del aire ( $p > 0,360$  en ambos casos). En ninguno de estos tres muestreos la relación entre la intensidad de la colecta pedal superficial y la temperatura del agua resultó significativa ( $p > 0,180$  en todos los casos).



**Figura 3.4.** Medias de intensidad de la colecta pedal superficial y de las temperaturas del agua y del aire de cada período de observación. **A.** Canal Pigüé-Venado. **B-E.** Arroyo El Huáscar. Las horas marcadas corresponden al punto medio de cada período de observación.

En el muestreo del canal, en la observación de las 20.30 h la intensidad de la colecta pedal superficial de cada parcela no se relacionó significativamente con la disponibilidad del material macroscópico particulado de la superficie del agua ( $r = 0,576$ ,  $p > 0,082$ ,  $n = 10$ ). En ese muestreo, la distribución de frecuencias de cada tamaño de caracoles por parcela durante los períodos de observación nocturnos resultó significativamente diferente de la distribución de los caracoles haciendo embudos (test de  $X^2$ ,  $p < 0,005$  para 20:30, 23:30 y 02:30 h); observando que la cantidad de caracoles realizando la colecta pedal superficial fue menor para los caracoles pequeños (15-25 mm LC) y mayor para los grandes (35-55 mm LC) en función de lo esperado por la densidad de cada uno de ellos. En la observación de las 5.30 h no se encontraron diferencias significativas (test de  $X^2$ ,  $p > 0,189$ ). En el primer muestreo de diciembre, las frecuencias observadas no fueron lo suficientemente altas como para realizar comparaciones. En el segundo muestreo de diciembre en los períodos de observación nocturnos, la cantidad de caracoles de cada tamaño registrados realizando la colecta pedal superficial no difirió de lo esperado por la densidad presente en el arroyo ( $p > 0,125$ ). Las frecuencias en las horas diurnas no alcanzaron valores suficientes como como para poder ser comparadas.

El contenido medio de material orgánico particulado en la superficie del arroyo El Huáscar fue de  $0,422 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$  para el 7-8 de diciembre ( $n = 3$ ) y de  $1,052 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$  para el 27-28 de diciembre de 2011 ( $n = 4$ ), con un rango de variación entre  $0,185-1,614$  y  $0,391-3,371 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$  respectivamente.

### **3.3.2. Efecto de la temperatura**

En el tratamiento de  $15 \text{ }^\circ\text{C}$ , sólo 62,5% de los caracoles se activaron, y mostraron movimientos muy lentos y pausados, y en todos los casos se

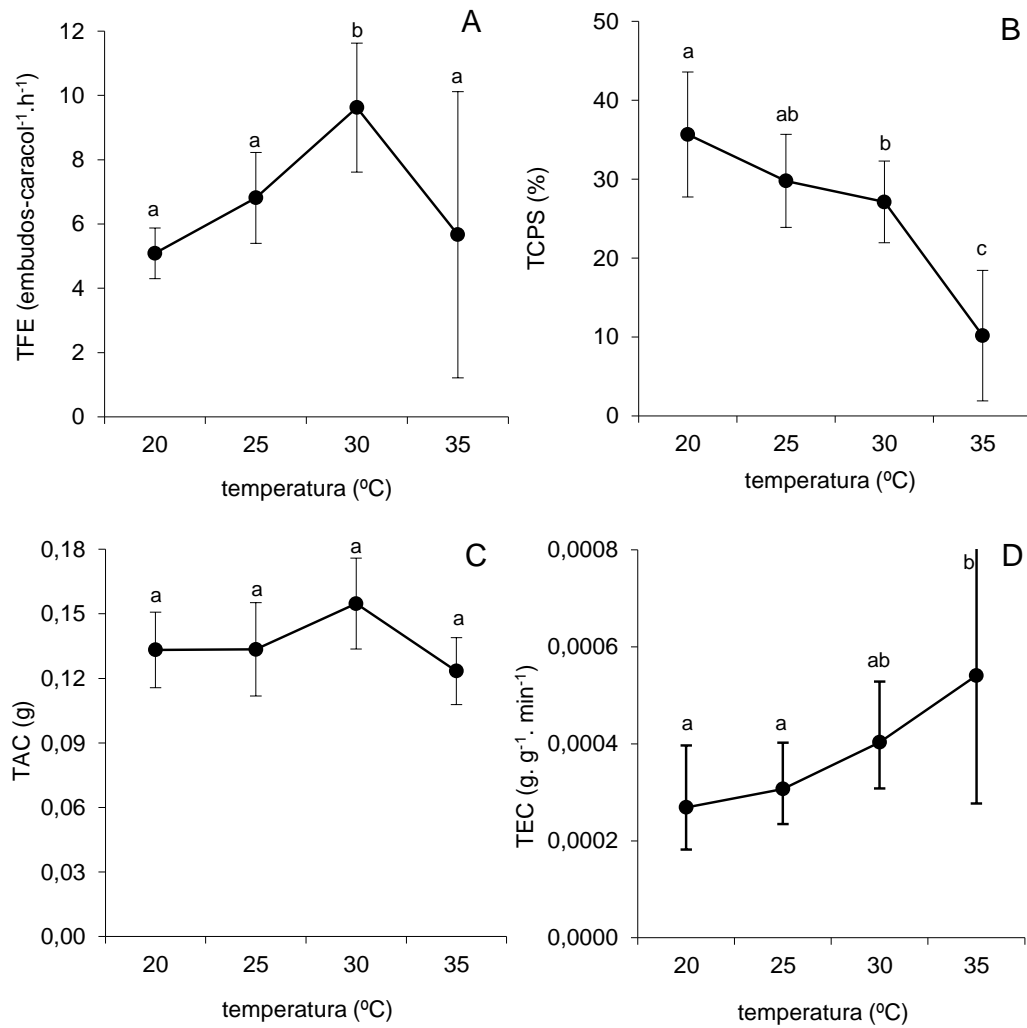
mantuvieron quietos por casi el total de la duración del experimento, sobre el calentador. De estos caracoles activos ( $n = 5$ ), en sólo uno se observó la colecta pedal superficial. En los caracoles a 20 °C se observó que sus movimientos se centraron en cercanías del calentador, inclusive usándolo como soporte para la realización de los embudos en varios de los caracoles testeados. En general, el nivel de actividad fue aumentando con la temperatura pero por encima de los 30 °C volvió a disminuir y a notarse un enlentecimiento en los movimientos; a los 35 °C, todos los caracoles activos se movieron hasta alcanzar el borde del acuario como sustrato para la ventilación y varios de ellos permanecieron en dicha posición durante toda la duración del ensayo.

En relación a la colecta pedal superficial se observó una mayor frecuencia entre los 20 y los 35 °C, registrándose en el 100% de los acuarios entre 20 y 30 °C y en un 62,5% de los acuarios a 35 °C. La tasa de formación de embudos aumentó con la temperatura alcanzando su máximo a los 30 °C, a 35 °C se observaron valores similares a los obtenidos a 20 y 25 °C (Tabla 3.1, Fig. 3.5 A). Por otro lado, se detectó que el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial disminuye (Fig. 3.5 B) y la tasa específica de captura aumenta significativamente con el aumento de temperatura (Fig. 3.5 D). El total de alimento capturado fue la única variable que no se vio afectada por las diferentes temperaturas (Tabla 3.1, Fig. 3.5 C).



**Tabla 3.1.** Resumen de los resultados de ANOVA de las variables de la colecta pedal superficial bajo las cuatro temperaturas testeadas (20, 25, 30 y 35 °C): tasa de formación de embudos (TFE), tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS), cantidad total de alimento capturado (TAC) y tasa específica de captura (TEC). TEC fue transformada logarítmicamente. TFE resultado del test de Kruskal-Wallis.

Variable	Efecto de la temperatura
TFE (embudo.caracol <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup> )	$\chi^2_3 = 11,106, p = 0,011$
TCPS (%)	$F_{3,24} = 14,321, p < 0,011$
TAC (g)	$F_{3,25} = 2,348, p = 0,097$
TEC (g.g <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	$F_{3,24} = 3,744, p = 0,024$



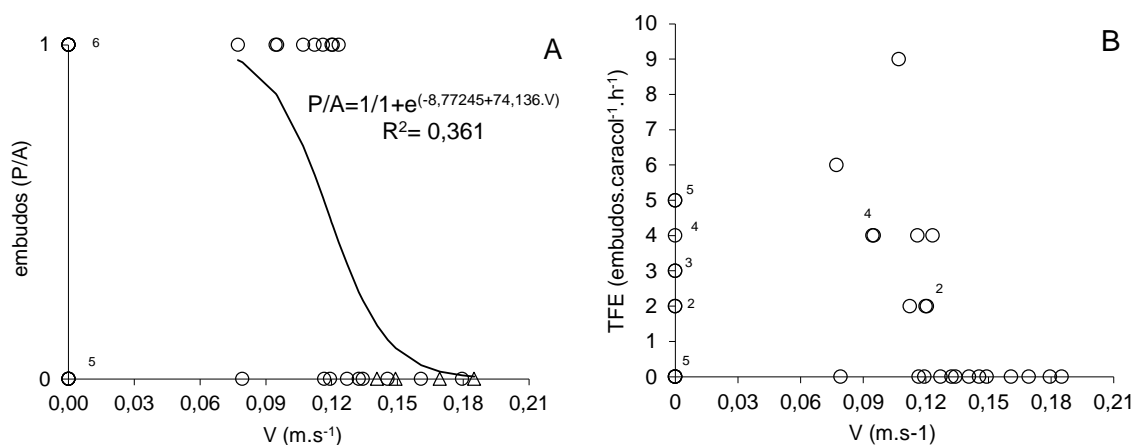
**Figura 3.5.** Medias ( $\pm$  IC 95%) de las variables estudiadas bajo diferentes temperaturas (20, 25, 30 y 35 °C). **A.** Tasa de formación de embudos (TFE). **B.** Tiempo dedicado a la colecta pedal superficial (TCPS). **C.** Total de alimento capturado (TAC). **D.** Tasa específica de captura (TEC, medias retransformadas). Las letras indican los resultados de las comparaciones entre medias ( $p < 0,05$ ).

### 3.3.3. Efecto de la velocidad de corriente

En general, los caracoles que estuvieron sometidos a velocidades de corriente bajas mostraron un comportamiento de movimiento similar al de los caracoles del tratamiento control. En velocidades crecientes se observó que hasta los  $0,10 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ , si bien los tentáculos son movidos por la corriente, los caracoles aún pueden controlarlos, llegando a los  $0,10 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  van perdiendo dicho control y

a partir de los  $0,15 \text{ m. s}^{-1}$  se ven imposibilitados de dominar sus tentáculos siendo estos totalmente arrastrados por la corriente. La velocidad máxima a la cual se observaron embudos fue  $0,12 \text{ m. s}^{-1}$ . En algunos caracoles a velocidades algo mayores a  $0,12 \text{ m. s}^{-1}$  se registró un intento de formación de embudo (Fig. 3.6 A), el cual no completó su desarrollo pero retuvo momentáneamente, sin acumularse, las partículas superficiales a medida que éstas eran arrastradas por la corriente.

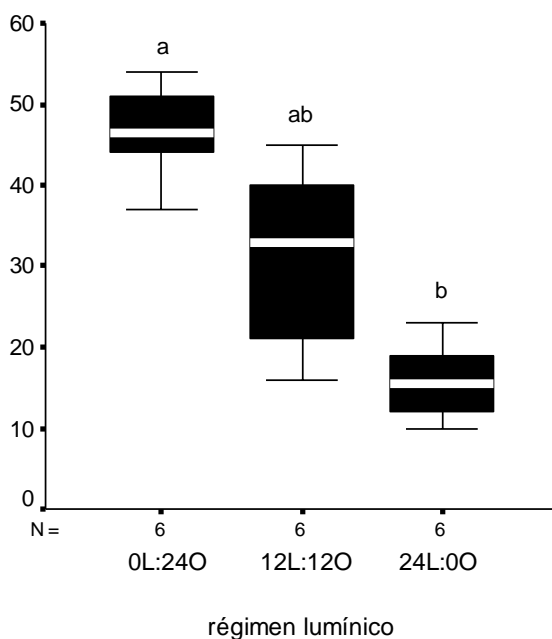
El modelo de regresión logística ajustó adecuadamente los datos de presencia/ausencia de embudos para las distintas velocidades propuestas (test de Hosmer y Lemeshow:  $X^2_7 = 11,728$ ,  $p = 0,110$ ). El análisis resultó significativo para las distintas velocidades de corriente (prueba de Wald:  $X^2_1 = 4,414$ ,  $p = 0,036$ ). Las medias de la cantidad de embudos entre los caracoles bajo velocidades de corriente distintas de  $0 \text{ m. s}^{-1}$  y aquellos utilizados como controles sin corriente (Fig. 3.6 B), no resultaron diferentes ( $t_{13} = -0,493$ ;  $p = 0,630$ ).



**Figura 3.6.** Registro de embudos a diferentes velocidades de corriente. **A.** Presencia y ausencia de embudos (P/A) a diferentes velocidades de corriente (V,  $\text{m. s}^{-1}$ ). La línea corresponde con las proporciones estimadas según los parámetros de la ecuación de la regresión logística excluyendo los controles ( $V = 0 \text{ m. s}^{-1}$ ). Cada círculo corresponde a un caracol que formó embudo, los triángulos representan caracoles que sólo intentaron formar embudos. **B.** Tasa de formación de embudos (TFE) para las velocidades de corriente testeadas. Los números al lado de algunos círculos indican la cantidad de datos.

### 3.3.4. Efecto del régimen lumínico

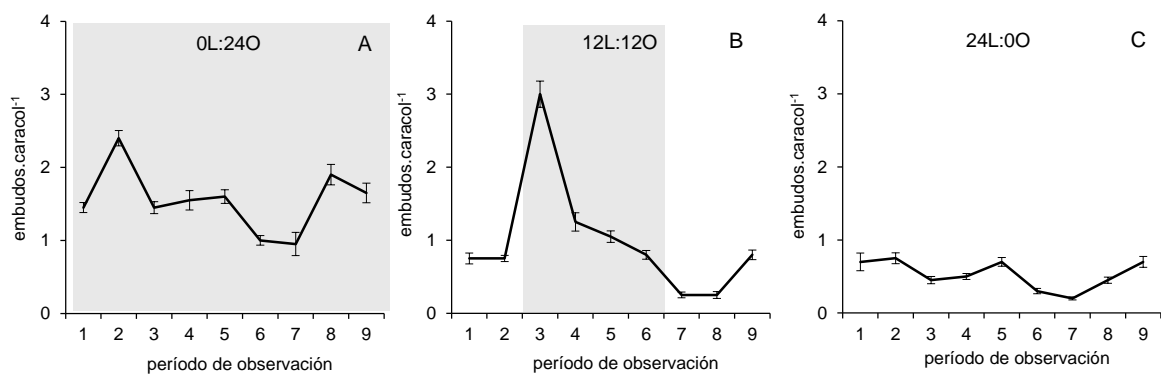
Los distintos tratamientos de régimen lumínico testeados afectaron significativamente la cantidad total de embudos ( $F_{2,10} = 43,288$ ,  $p < 0,001$ ), siendo superior la cantidad total de embudos observados en los caracoles mantenidos sin luz respecto de aquellos bajo luz constante (Fig. 3.7); la cantidad de embudos en los caracoles bajo el régimen lumínico de 12 horas de luz y 12 de oscuridad resultó intermedia entre estos dos tratamientos pero sin diferenciarse en forma significativa. Se encontró un efecto marginal debido a los bloques ( $F_{5,10} = 3,558$ ,  $p = 0,042$ ).



**Figura 3.7.** Gráfico de cajas y brazos de la cantidad total de embudos registrados en los seis acuarios expuestos bajo diferentes regímenes lumínicos (0L:24O, 12L:12O, 24L:0O). Línea blanca: mediana; caja negra: rango intercuartílico; barras: valores extremos. Las letras sobre las barras indican los resultados de las comparaciones de medias (DMS,  $p < 0,05$ ).

El patrón de variación temporal a lo largo de las 27 h de observación (Fig. 3.8) mostró que en los caracoles con luz constante la cantidad de embudos

por caracol se mantuvo en un rango acotado, sin llegar a una media de un embudo por caracol. En los caracoles en oscuridad constante, la cantidad de embudos por caracol varió entre 0,95 y 2,40, presentando los mayores valores al inicio del período de oscuridad (período 2). Los caracoles a los cuales se les varió la iluminación (tratamiento 12L:12O) fueron los que mayor variación presentaron, notándose un marcado aumento en los embudos una vez comenzado el período de oscuridad (llegando hasta 3 embudos. caracol<sup>-1</sup>, período 3); luego este valor fue decreciendo lentamente hasta llegar al final de la observación a valores inferiores de los registrados al inicio de la misma (0,25 embudos. caracol<sup>-1</sup>, períodos 7 y 8).



**Figura 3.8.** Medias ( $\pm$  IC 95%) de la cantidad de embudos registrados por caracol bajo los diferentes regímenes lumínicos a lo largo de los nueve períodos de observación llevados a cabo cada tres horas durante 27 horas. El área sombreada indica las horas de oscuridad para cada tratamiento. **A.** 0L:24O. **B.** 12L:12O. **C.** 24L:0O.

### 3.4. DISCUSIÓN

Las observaciones en el campo representan los primeros aportes al conocimiento de las características de la colecta pedal superficial en condiciones naturales en la familia Ampullariidae, ya que hasta ahora, este mecanismo sólo había sido estudiado en condiciones de laboratorio (Johnson, 1952; Cheesman, 1956; McClary, 1964; Cazzaniga & Estebenet, 1984). Sólo Louda & McKaye (1982) reportaron una “postura alimentaria” (“*feeding posture*”) en el ampulárido africano *Lanistes nyassanus* (Montfort, 1810) en el lago Malawi, postura que se podría interpretar como la mostrada por *P. canaliculata* cuando realiza la colecta pedal superficial. La falta de registros previos en el campo probablemente se deba a su ocurrencia principalmente nocturna.

Durante las observaciones de campo, la mayoría de los embudos pedales registrados presentaron una forma cónica y su tamaño, en relación al grado de expansión del pie, pareció ser menor al de los embudos formados en condiciones de laboratorio por caracoles de similar talla. Por lo tanto, estas observaciones refuerzan el resultado obtenido en el Capítulo 2 de que el tamaño de los embudos no estaría relacionado con el tamaño de las partículas que capturan, tal como proponían Cazzaniga & Estebenet (1984). Por el contrario, esto podría deberse a la presencia de soportes de fijación más delgados que las paredes de un acuario, como fue mencionado por McClary (1964) para *Pomacea paludosa* (Say, 1829) y como ocurre en el campo con los tallos de *Potamogeton* sp. o de *Eleocharis bonariensis*.

A lo largo de los distintos muestreos, la colecta pedal superficial fue registrada en una alta frecuencia aun en presencia de abundantes recursos sumergidos (macrófitas y detritos). La baja preferencia por *Potamogeton striatus* y

las bajas tasas de crecimiento registradas para *P. canaliculata* cuando esta macrófita es ofrecida como única fuente de alimento (Estebenet, 1995) ponen en evidencia la importancia de la colecta pedal superficial como un mecanismo alternativo o complementario de obtención de recursos tróficos, además de posibilitar el acceso a una gran diversidad de recursos (Capítulo 2).

Al momento del muestreo de febrero de 2012 en el arroyo El Huáscar, en el cual no se registró la formación de embudos, el arroyo estaba en partes discontinuado, se encontraba con una profundidad menor a la de otros muestreos y prácticamente carecía de corriente, probablemente debido a la gran sequía que se estaba atravesando en los meses previos en la zona. Esta situación de escasez de agua podría explicar la importante variación térmica del agua, factor que probablemente afectó en forma negativa a los caracoles, los cuales se mostraban con movimientos muy lentos y en algunos casos con escaso grado de actividad.

En función de los restantes muestreos, aun cuando parece haber alimento disponible en la superficie del agua, la colecta pedal superficial parece ser escasa durante las horas de luz y aumentar después de la puesta del sol. Dichos cambios en las intensidades de esta actividad en el campo, coinciden con lo observado en condiciones de laboratorio con régimen lumínico controlado. Los picos de intensidad de la colecta pedal superficial parecen relacionarse directamente con la desaparición de la luz solar directa sobre la superficie del agua, al igual que fue observado cuando se apagó la única fuente lumínica en el tratamiento de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. Por otro lado, tampoco parecería existir un ritmo endógeno, ya que los distintos lotes de caracoles fueron testeados bajo los

tres tratamientos lumínicos propuestos, obteniéndose, en cada uno de ellos, una respuesta diferente en la intensidad de la colecta pedal superficial.

La disminución de la colecta pedal superficial en el campo después del pico del ocaso puede deberse en parte, en función de lo observado en el laboratorio bajo las distintas temperaturas, al descenso registrado en la temperatura del agua durante la noche, que llegó en el caso del canal Pigüé-Venado a valores cercanos al umbral por debajo del cual los caracoles se inactivan (Seuffert *et al.*, 2010). Por otro lado, la saciedad de los caracoles también puede actuar como otro factor influyente. El incremento de la intensidad de embudos registrado posterior al amanecer en el muestreo del 7-8 de diciembre se debió a la presencia de unos pocos embudos en parcelas cuya densidad era muy baja, tal vez debido a un incremento en la disponibilidad del material en superficie.

Caracoles de todas las tallas fueron registrados realizando la colecta pedal superficial en los distintos muestreos, indicando la importancia de este mecanismo de alimentación, en coincidencia con lo observado en condiciones controladas (Capítulo 2). En los períodos de observación nocturnos, en general la frecuencia de caracoles realizando embudos fue mucho menor que la frecuencia de caracoles presentes en el arroyo. Esto puede deberse a la menor probabilidad de encontrarlos haciendo embudos, debido al corto período de tiempo que dedican a esta actividad, en relación al ramoneo de macrófitas mediante el uso de las mandíbulas y la rádula.

La temperatura mínima a la cual se registraron embudos en el campo fue de 15,7 °C y la máxima de 31,2 °C, pero en ambos casos con muy baja intensidad. Los máximos de intensidad de la colecta pedal superficial se observaron a temperaturas que fueron desde los 16,6 °C hasta los 26,2 °C.



El mismo patrón de aumento de actividad en relación al aumento de temperatura obtenido en el experimento fue reportado previamente para este caracol (Seuffert *et al.*, 2010). La observación de movimientos principalmente en cercanías del calentador en los caracoles testeados a 20 °C podría interpretarse como una respuesta comportamental para regular su temperatura corporal, hasta llegar a valores que les permitan desarrollar sus actividades normalmente, tal como ocurre en insectos, anfibios y reptiles (Hill, 1980). El aumento en la eficiencia de captura al incrementarse la temperatura les permite capturar igual cantidad de alimento en un período de tiempo menor y quizás los ayude a compensar el aumento en la demanda energética metabólica (Seuffert & Martín, 2009).

Si bien *P. canaliculata* puede resistir velocidades de corriente que llegarían hasta los 1,61 m. s<sup>-1</sup>, normalmente se encuentra en microhábitats donde la velocidad máxima es cercana a los 0,15 m. s<sup>-1</sup> (Seuffert & Martín, 2012). Pareciera ser que el valor de 0,12 m. s<sup>-1</sup> es una velocidad umbral para la realización de la colecta pedal superficial, ya que algunos de los caracoles testeados realizaron embudos a esa velocidad y otros no. Además, por encima de esa velocidad no se registraron caracoles haciendo la colecta pedal superficial, ya que todos sus movimientos eran negativamente influenciados por la corriente, dificultando no sólo la detección de alimento sino también el desplazamiento y la ventilación pulmonar (Seuffert *et al.*, 2010), sobretodo en las velocidades testeadas más altas. A estas altas velocidades, pareciera ser que estos caracoles eran capaces de retener las partículas a medida que estas eran arrastradas por la corriente. Si bien de esta manera el caracol lograba retener algo de alimento,

dicha cantidad parecía ser mucho menor que lo capturado en igual período de tiempo por la colecta pedal superficial.

En el muestreo de marzo de 2012, el aumento en la velocidad de la corriente produjo en los caracoles una respuesta de búsqueda de refugio para evitar el arrastre y por lo tanto no se observó ningún tipo de comportamiento trófico, incluida la colecta pedal superficial. Probablemente, las velocidades de corriente del arroyo superaron el umbral de velocidad hasta el cual la formación de embudos puede ocurrir normalmente. Además, en todos los diversos registros de embudos en ambientes naturales, la velocidad de corriente era muy baja o prácticamente nula (observación personal).

Si bien, además de la presencia de alimento en la superficie del agua (Capítulo 2), aunque éste no sea observable macroscópicamente, el régimen lumínico en condiciones naturales aparece como factor principal frente las condiciones preferidas para la realización de la colecta pedal superficial, otras condiciones como la temperatura y la velocidad de la corriente actuarían en segundo plano. En condiciones de laboratorio, la formación de embudos fue muy frecuente, inclusive durante horas de luz natural y con el agregado de fuentes lumínicas artificiales. Esto podría deberse, por un lado, al ayuno previo a las observaciones que motivaba intensamente el consumo de los materiales comestibles disponibles en la superficie del agua. Por otro lado, podría ser por la ausencia del efecto inhibitorio de la luz solar directa y la menor intensidad de la luz difusa artificial.

La ocurrencia mayormente nocturna de la colecta pedal superficial es probablemente parte de una estrategia de evitación de predadores visuales aéreos o terrestres. Esta hipótesis ha sido también propuesta para otros

comportamientos de este caracol donde existe una gran exposición por un largo período en la superficie del agua o fuera de ella, como ocurre con las oviposiciones (Albrecht *et al.*, 1996). También se ha registrado un mayor nivel de actividad durante las primeras horas de oscuridad en condiciones de laboratorio (Heiler *et al.*, 2008). Respecto de la respiración, no se encontraron diferencias en su frecuencia a lo largo del día, lo que podría deberse al escaso tiempo que les lleva a los caracoles esta actividad (20-25 segundos, Seuffert & Martín, 2009) y a la dependencia que presentan con el oxígeno atmosférico (Seuffert & Martín, 2010). Si bien, en los diferentes muestreos sólo se observó en una ocasión un gavián caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) y en otra, una bandada de gran cantidad de caraus (*Aramus guarauna*), en varias ocasiones se encontraron en los sitios de muestreo, conchillas vacías cercanas a postes de alambrado y también en las orillas del arroyo, indicando la presencia de estos predadores.

Los contenidos de materia orgánica particulada por metro cuadrado en el arroyo El Huáscar representan entre 0,85 y 2,12 % del porcentaje de carbono de la dosis diaria de ingestión *ad libitum* de lechuga fresca para un caracol de 30 mm de largo de conchilla (Tamburi & Martín, 2009b) considerando el contenido de carbono de la lechuga fresca (Mota *et al.*, 2011). Si bien esto pareciera ser una fuente de alimentación de escasa importancia, en relación a la lechuga, la constante reposición del neuston y los restos asociados a medida que éste va siendo consumido y las altas tasas de captura que caracterizan a la colecta pedal superficial (Capítulo 2) probablemente compensen la escasa densidad. La persistencia de altas densidades de *P. canaliculata* en cuerpos de agua donde ella misma ha eliminado todas las especies de macrófitas palatables (Carlsson

*et al.*, 2004) quizás pueda explicarse por la utilización de algún mecanismo alternativo de obtención de alimento como la colecta pedal superficial (Capítulo 4).

## CAPÍTULO 4

### COLECTA PEDAL SUPERFICIAL: ¿UNA ALTERNATIVA O UN COMPLEMENTO AL RAMONEO DE MACRÓFITAS?

#### 4.1. INTRODUCCIÓN

El intenso consumo de macrófitas registrado para el género *Pomacea* ha resultado en cambios de gran magnitud en los cuerpos de agua y humedales que ha invadido (Carlsson *et al.*, 2004; Fang *et al.*, 2010; Horgan *et al.*, 2014), erradicando la mayoría de las macrófitas sumergidas y flotantes y consecuentemente produciendo un incremento en la turbidez del agua por el aumento de nutrientes y la resuspensión de sedimentos. En algunos casos los ampuláridos no sólo son capaces de subsistir (Pointier *et al.*, 1988; Pointier & Jourdane, 2000) sino también de mantener altas densidades poblacionales (Carlsson *et al.*, 2004) a pesar de los catastróficos cambios en la vegetación acuática de los cuales son responsables. En *Pomacea canaliculata* estas capacidades probablemente se deban en parte a la alta plasticidad que caracteriza a su ciclo de vida en relación con la disponibilidad trófica (Estoy *et al.*, 2002a, b; Tamburi & Martín, 2009a, 2011), pero también a la utilización de otros recursos tróficos después de la erradicación de las macrófitas palatables. Incluso si las densidades de ampuláridos llegan a valores muy bajos como consecuencia de los cambios que ellos mismos generan, su subsistencia sobre la base de otros recursos tróficos puede evitar la recuperación o recolonización de algunas macrófitas de agua dulce (Pointier *et al.*, 1988).

La reputación de algunos ampuláridos como plaga y como generadores de importantes cambios ecosistémicos en los sitios que invaden se relaciona en

forma directa con el voraz consumo de macrófitas por ramoneo mediante la utilización de sus mandíbulas y su rádula; sin embargo, estos caracoles también presentan otro mecanismo de obtención de alimento, altamente flexible y característico de los ampuláridos (Dillon, 2000): la colecta pedal superficial. Por medio de este mecanismo, los caracoles pueden acceder a un amplio espectro de recursos tróficos, como neuston y restos orgánicos de la superficie del agua (pétalos, hojas, papus de Asteraceae, exuvias y alas de insectos, etc.) (Capítulo 2, Capítulo 3, Fig. 4.1).



**Figura 4.1.** Adulto de *P. canaliculata* realizando la colecta pedal superficial para capturar la lenteja de agua *Wolffia columbiana* en uno de los arroyos del sudoeste bonaerense, usando las macrófitas presentes como soporte.

El neuston ha sido definido como todos los organismos asociados a la interfase aire-agua de los distintos ambientes acuáticos (Marshall & Gladishev, 2009), incluyendo pequeñas plantas vasculares comúnmente conocidas como lentejas y helechitos de agua (por ejemplo: *Lemna*, *Wolffia* and *Azolla*) y también

estadios inactivos del ciclo de vida de otros organismos (por ejemplo: polen, semillas, esporas, etc.). Por otro lado, las macrófitas flotantes (*Eichornia crassipes*, *Pistia stratiotes* e *Ipomoea aquatica*) no son consideradas como parte del neuston, sino que se las considera como integrantes de otra comunidad, el pleuston. Estas macrófitas no pueden ser atraídas mediante la colecta pedal superficial de los ampuláridos (observación personal) y generalmente los caracoles consumen gradualmente sus partes sumergidas (raíces y pecíolos de *E. crassipes*) por acción de las mandíbulas y la rádula, mientras que las lentejas y los helechitos de agua pueden ser ingeridos enteros, de un solo bocado (Carlsson & Lacoursière, 2005; Fang *et al.*, 2010). Además, la interfase aire-agua contiene cantidades de materia orgánica particulada y disuelta superiores a las que contiene la capa subsuperficial del agua (Södergren, 1987; Maki & Hermansson, 1994) y también puede ser capturada e ingerida por *Pomacea* (Cheesman, 1956; Capítulo 2). La presencia de un sistema respiratorio dual, hace que estos caracoles lleguen hasta la superficie del agua de manera rutinaria para ventilar su pulmón (McClary, 1964; Seuffert & Martín, 2009; 2010), situación que probablemente pueden aprovechar para testear la disponibilidad de algún tipo de alimento en la superficie, sin necesidad de un esfuerzo extra.

En este capítulo se pretende conocer la relevancia del neuston y los restos orgánicos asociados al mismo para *P. canaliculata* como un recurso trófico alternativo o complementario ante la escasez de macrófitas o cuando éstas no son palatables. En particular se intenta, en condiciones de laboratorio y utilizando recursos tróficos simulados, determinar si los caracoles consumen neuston aún ante la presencia de macrófitas palatables y si la disponibilidad de neuston y macrófitas afecta su consumo y el crecimiento de los caracoles. Por último, se

quiere conocer si los caracoles son capaces de crecer en un cuerpo de agua natural con neuston y restos orgánicos asociados como única fuente de alimento.



## **4.2. MATERIALES Y MÉTODOS**

En los dos experimentos desarrollados en el laboratorio, el material utilizado para la preparación de los diferentes recursos tróficos simulados fue lechuga seca, para asegurar igual palatabilidad y calidad nutricional. La lechuga seca fue ofrecida como hojas enteras flotando en la superficie del agua, como hojas enteras en el fondo y como hojas particuladas flotando en la superficie del agua, para simular macrófitas flotantes, macrófitas sumergidas y neuston respectivamente.

Las hojas de lechuga fueron secadas a 70 °C durante 48 h y posteriormente procesadas por un molinillo eléctrico para obtener partículas de un diámetro menor a 5 mm. Tanto las hojas enteras secas como el particulado no sólo permanecían flotando por un tiempo superior a una semana, sino que además el secado disminuía el grado de turbidez y suciedad del agua de los acuarios, sobre todo en aquellos con lechuga particulada.

### **4.2.1. Uso diferencial de diferentes recursos tróficos**

Para evaluar el uso diferencial de diferentes recursos tróficos de acuerdo a su disponibilidad, se realizaron observaciones comportamentales individuales en acuarios de 20 l de capacidad (20 cm ancho, 40 cm largo, 25 cm profundidad). Se utilizaron caracoles adultos (32 – 50 mm LC) que habían sido recolectados en el arroyo El Huáscar en febrero de 2012 (Sección 1.3) y que hasta su utilización en cada uno de los experimentos fueron mantenidos en condiciones estandarizadas (Sección 1.4). Un día antes de cada ensayo, los caracoles eran elegidos al azar y colocados en acuarios de 3 l con lechuga fresca para asegurar un nivel de saciedad similar en todos los caracoles a testear. En cada ensayo, se observaron

de manera simultánea cinco acuarios con un caracol cada uno, con agua a  $25 \pm 1$  °C e iluminación natural complementada con luz artificial. Los caracoles fueron utilizados sólo una vez en cada uno de los tres experimentos comportamentales (ver más abajo) y en cada uno de ellos se utilizó igual cantidad de machos que de hembras.

Como una manera indirecta de determinar el uso diferencial de los recursos tróficos ofrecidos, para cada caracol, durante un período de observación de 2 h, se midió el tiempo invertido en consumir cada uno de ellos, relativizándolo al tiempo total de actividad de cada caracol. De esta manera se estimaron: el porcentaje del tiempo consumiendo el neuston simulado (CN, %) mediante la utilización de la colecta pedal superficial y el porcentaje del tiempo consumiendo macrófitas flotantes simuladas (CMF, %) o macrófitas sumergidas simuladas (CMS, %) mediante el ramoneo por medio de la utilización de las mandíbulas y la rádula.

## **Experimentos comportamentales**

### **1.A. Uso diferencial de neuston y macrófitas sumergidas**

Para testear si el neuston y las macrófitas sumergidas son usadas de manera diferencial de acuerdo a su disponibilidad, se realizaron 50 observaciones individuales con lechuga particulada en superficie (neuston simulado) y hojas enteras de lechugas en el fondo (macrófitas sumergidas simuladas, ver resultados Fig. 4.4 A). Se desarrollaron cinco tratamientos todos con igual cantidad total de alimento por acuario (0,4 g) pero con diferentes disponibilidades de neuston simulado (DN%: 0, 25, 50, 75 y 100, que corresponden a 0, 0,1, 0,2, 0,3 y 0,4 g de

lechuga seca particulada distribuida en la superficie del agua). Para cada nivel de disponibilidad relativa de neuston se realizaron 10 réplicas.

Para evitar un sesgo en la elección del alimento superficial o sumergido debido al hábito de estos caracoles de subir hasta la superficie para ventilar el pulmón una vez activados, inicialmente cada acuario fue llenado hasta la mitad. Una vez que se registraba la ventilación del caracol, el acuario se terminaba de llenar quedando de esta manera el caracol equidistante entre la superficie y el fondo y a partir de ese momento se daba inicio al período de observación de cada acuario. Para determinar el uso de cada uno de los recursos tróficos ofrecidos, se cronometró el tiempo consumiendo neuston (CN) y el tiempo consumiendo macrófitas sumergidas (CMS). Las diferencias en CN y CMS entre los distintos tratamientos fueron testeadas mediante ANOVAs simples.

#### **1.B. Uso diferencial de neuston y macrófitas flotantes**

Para determinar si existe un uso diferencial cuando se ofrece igual disponibilidad de macrófitas flotantes y de neuston, se llevaron a cabo 20 observaciones comportamentales individuales tanto con hojas enteras como con lechuga particulada, ambas en la superficie (ver resultados Fig. 4.4 B). Para que ambos recursos presentaran iguales probabilidades de encuentro cuando el caracol se desplazaba por las paredes del acuario hacia la superficie, cada recurso fue distribuido de forma tal que ocupara la mitad del perímetro del acuario: las hojas enteras fueron adheridas a las paredes del acuario y la lechuga particulada se distribuyó en la superficie del mismo. El experimento se inició con la activación del caracol en el fondo del acuario. El tiempo consumiendo neuston

(CN) y el tiempo consumiendo macrófitas flotantes (CMF) fueron medidos y comparados mediante una prueba *t* para muestras apareadas.

#### **1.C. Uso diferencial de macrófitas flotantes y macrófitas sumergidas**

Para testear si ante iguales disponibilidades de macrófitas flotantes y sumergidas existe un uso diferencial de estos recursos, se ofrecieron hojas enteras de lechuga tanto en la superficie del agua como en el fondo del acuario. Las observaciones fueron de carácter individual y se realizaron en acuarios con cinco hojas enteras de lechuga en la superficie del agua, adheridas a las paredes del acuario, y cinco hojas en el fondo, sujetadas por una malla plástica (ver resultados Fig. 4.4 C). El experimento se inició de la misma forma que fue explicado para el experimento 1.A. Se midieron los tiempos consumiendo macrófitas flotantes (CMF) y macrófitas sumergidas (CMS) para después ser comparados a través de una prueba *t* para muestras apareadas.

#### **4.2.2. Eficiencia de crecimiento con diferentes recursos y disponibilidades tróficas**

Para evaluar el efecto del consumo de macrófitas y neuston bajo distintas disponibilidades en el crecimiento, 50 caracoles juveniles (17 – 20 mm LC) fueron mantenidos durante cinco semanas bajo dos recursos tróficos (RT) distintos: macrófitas simuladas y neuston simulado, y cinco niveles relativos de disponibilidad trófica (DT%: 100, 75, 50, 25 y 0 %). Cada combinación de RT y DT% fue repetida 10 veces.

Cada DT% se calculó usando la ecuación para las tasas de ingestión específicas de lechuga fresca administrada *ad libitum*, que equivale a un 100% de disponibilidad trófica diaria (Tamburi & Martín, 2009b):  $DT\% = 0,0033 \cdot LC^{1,9322}$ ,

usando la media del largo de la conchilla de la semana previa para cada combinación de RT y DT%. La cantidad semanal de lechuga fresca para cada nivel de DT% fue secada y ofrecida como hojas enteras simulando las macrófitas y para obtener el neuston simulado las hojas secas fueron molidas tal como fue descrito anteriormente.

Los caracoles fueron obtenidos a partir de puestas provenientes de individuos del canal Pigüé-Venado (Sección 1.3) y criados en laboratorio desde su nacimiento hasta la talla deseada (Sección 1.4). Durante el experimento los juveniles fueron criados en acuarios individuales de 3 l de capacidad con una malla plástica cuadrada (1 cm x 1 cm), separada 2 cm del fondo que evitaba la coprofagia. Las condiciones de cría fueron iguales a las del mantenimiento (Sección 1.4).

Cada semana se registró el largo de la conchilla (LC, mm) y el peso vivo (PV, g). Las tasas específicas de crecimiento en función del largo de la conchilla (TLC,  $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) y del peso vivo (TPV,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) fueron calculadas como la diferencia entre los valores finales e iniciales, dividido por el valor inicial y multiplicadas por la duración total del experimento (35 días). Al final del experimento se estimó el peso seco de las partes blandas, sin conchilla ni opérculo (PSPB, g).

Las tasas específicas de crecimiento (TLC y TPV) y el peso seco de las partes blandas (PSPB) fueron comparados mediante ANOVAs dobles, usando los recursos tróficos (RT) y la disponibilidad trófica (DT%) como factores principales. Algunas variables tuvieron que ser transformadas debido a la falta de homocedasticidad (test de Levene,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.3 Crecimiento en un ambiente natural con neuston y restos orgánicos asociados como único recurso trófico

Para evaluar la significancia del neuston y del material orgánico superficial como recurso trófico para mantenimiento y crecimiento, se desarrolló un experimento en una laguna natural en la cual, caracoles juveniles criados desde su nacimiento en iguales condiciones (Sección 1.4), fueron mantenidos en clausuras sin acceso a macrófitas ni a los sedimentos del fondo.

La laguna Los Chilenos (38° 1' 50" S, 62° 27' 17" O, Provincia de Buenos Aires, Sección 1.3) es un cuerpo de agua de baja profundidad, con fondo de arena y barro, que carece naturalmente de macrófitas sumergidas y flotantes. La vegetación acuática está integrada principalmente por grupos marginales de juncos (*Schoenoplectus californicus*) y totoras (*Typha* sp.) (Fig. 4.2). Durante el experimento, el arbusto *Baccharis junceum* fue encontrado en forma abundante a lo largo de las orillas de la laguna. En esta laguna, se había registrado la presencia de *P. canaliculata* como parte de un estudio de los factores determinantes de su distribución (Martín *et al.*, 2001); el agua de la laguna presentaba una importante turbidez (materia total en suspensión = 0,234 g. l<sup>-1</sup> y materia volátil en suspensión = 0,204 g. l<sup>-1</sup>), era alcalina (pH = 8,6) y de bajo contenido electrolítico (conductividad = 0,51 mS. cm<sup>-1</sup>).

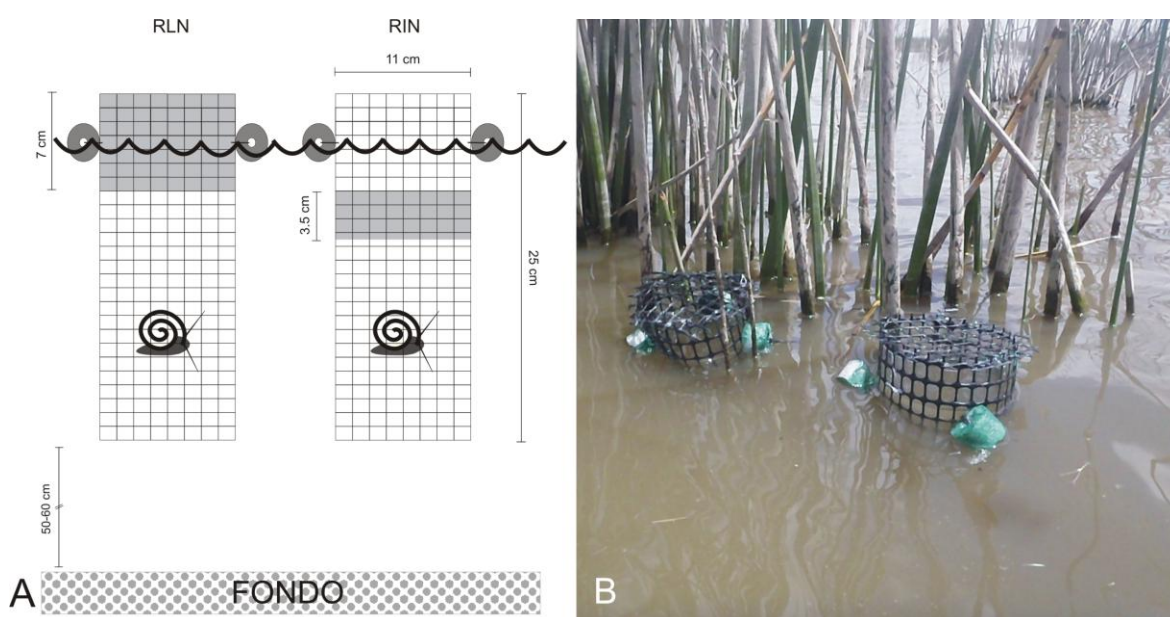
Para estimar el contenido de carbono del neuston y de los restos orgánicos asociados a la superficie del agua de la laguna, se obtuvieron cinco muestras utilizando la modificación del método de la placa de vidrio (*glass plate method*, Marshall & Burchardt, 2005; Cunliffe *et al.*, 2009) explicado detalladamente en el Capítulo 3 (Sección 3.2.1).



**Figura 4.2.** Laguna Los Chilenos, sitio de realización del experimento de campo.

Los caracoles utilizados provenían de puestas obtenidas en el laboratorio a partir de adultos del canal Pigüé-Venado y fueron criados en condiciones estandarizadas hasta la talla deseada (Sección 1.4). Un total de 20 juveniles (18 – 24 mm LC) fueron colocados individualmente en clausuras flotantes cilíndricas hechas de una rejilla plástica con un tamaño de malla de 1 cm x 1 cm (Fig. 4.3 A). La mitad de estas clausuras tenían una banda de acetato (3,5 cm por encima y 3,5 cm por debajo del nivel del agua), que funcionaba como una barrera impidiendo la renovación horizontal del neuston y los restos orgánicos (renovación limitada de neuston, RLN). Las restantes clausuras (renovación ilimitada de neuston y restos orgánicos, RIN), presentaban una banda de acetato de 3,5 cm de ancho ubicada 3,5 cm por debajo de la superficie del agua, que funcionaba como un control por el potencial consumo de algas y detritos que pudieran adherirse en la parte sumergida de la banda del tratamiento RLN. Las clausuras tenían tres flotadores externos que mantenían constante la línea de flotación de las mismas, permaneciendo los 3,5 cm superiores de todas las clausura fuera del agua para permitir la ventilación del pulmón de los caracoles. Las clausuras de ambos tratamientos fueron distribuidas de a pares cerca de un grupo marginal de juncos de la laguna donde la profundidad no superaba los 60 cm pero era

suficiente para impedir el contacto de las clausuras con el fondo. Las clausuras fueron sujetadas con precintos plásticos a dichos juncos (Fig. 4.3 B), permaneciendo allí desde el 23 de diciembre de 2011 hasta el 15 de enero de 2012.



**Figura 4.3.** Clausuras utilizadas para evaluar el crecimiento con neuston y restos orgánicos asociados como único recurso trófico. **A.** Diagrama de las clausuras con renovación limitada (RLN) y con renovación ilimitada del neuston y los restos orgánicos asociados (RIN). **B.** Par de clausuras sujetados a los juncos en la laguna Los Chilenos.

Tanto al inicio como al final del experimento se registraron el largo de la conchilla y el peso vivo. Las tasas específicas de crecimiento en función del largo de la conchilla (TLC,  $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) y del peso vivo (TPV,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ), así como también el peso seco de las partes blandas (PSPB, g) fueron estimados de igual forma que en el experimento anterior. Las diferencias en estas variables entre los dos tratamientos propuestos fueron testeadas mediante pruebas *t* para muestras apareadas.

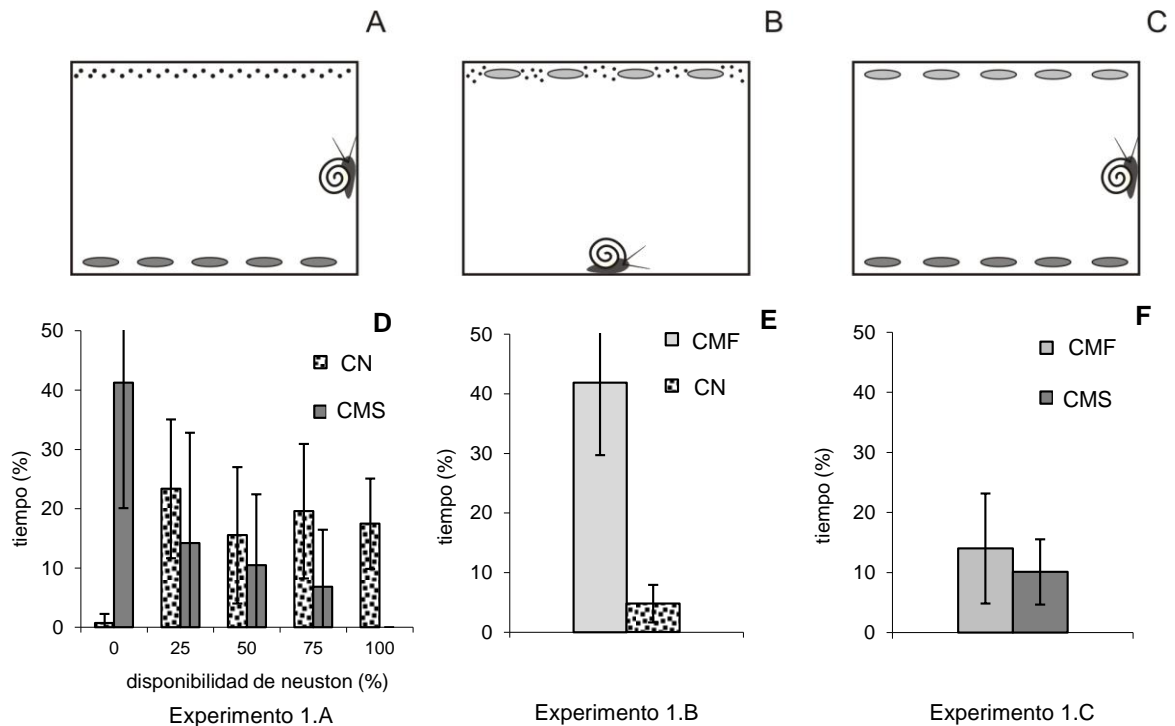


### 4.3. RESULTADOS

#### 4.3.1. Uso diferencial de diferentes recursos tróficos

##### 1.A. Uso diferencial de neuston y macrófitas sumergidas

En el tratamiento sin ningún tipo de macrófitas sumergidas simuladas (100% DN) todos los caracoles activos ( $n = 9$ ) se desplazaron inicialmente hacia la superficie, mientras que los caracoles que tenían macrófitas sumergidas simuladas no mostraron diferencias en la frecuencia de caracoles que optaron por la superficie como primera elección, de los que primero eligieron el fondo ( $\chi^2_1 = 0,231$ ,  $p = 0,631$ ). El porcentaje de tiempo consumiendo neuston no mostró ninguna tendencia cuando la disponibilidad de neuston varió entre el 25 y el 100% ( $F_{3, 36} = 0,506$ ,  $p > 0,680$ ). Cuando no había neuston disponible sólo un caracol fue observado realizando la colecta pedal superficial, pero sólo durante unos pocos minutos (Fig. 4.4 D). El porcentaje de tiempo dedicado a la obtención de alimento por ramoneo sobre las macrófitas sumergidas simuladas disminuyó significativamente, del 41% al 6,8%, con el incremento en la disponibilidad del neuston ( $\chi^2_4 = 16,837$ ,  $p = 0,002$ ), lo que resulta en una importante disminución del tiempo total dedicado a la alimentación (de 41 a 17%).



**Figura 4.4.** Diagrama de los acuarios con cada par de recursos tróficos ofrecidos a *P. canaliculata* y porcentaje de tiempo usando cada uno de ellos (media  $\pm$  IC 95%). **A:** Experimento 1.A; **B:** Experimento 1.B; **C:** Experimento 1.C; los puntos negros representan neuston; los óvalos de color gris claro en la superficie representan macrófitas flotantes y los óvalos de color gris oscuro en el fondo representan macrófitas sumergidas. **D-F:** CN: tiempo consumiendo neuston simulado; CMF: tiempo consumiendo macrófitas flotantes simuladas; CMS: tiempo consumiendo macrófitas sumergidas simuladas.

### 1.B. Uso diferencial de neuston y macrófitas flotantes

Cuando se ofrecieron en igual disponibilidad macrófitas flotantes simuladas y neuston simulado, el porcentaje de tiempo dedicado a la obtención de alimento por ramoneo sobre las macrófitas (41%) fue significativamente mayor que el tiempo dedicado a la colecta pedal superficial para el consumo de neuston (4%; prueba *t* para muestras apareadas,  $t_{19} = 5,00$ ,  $p < 0,001$ , Fig. 4.4 E). La frecuencia de caracoles que primero tomó contacto con las macrófitas flotantes no resultó significativamente diferente de la frecuencia de caracoles que se contactaron inicialmente con el neuston ( $X^2_1 = 3,200$ ,  $p = 0,074$ ).

### **1.C. Uso diferencial de macrófitas flotantes y macrófitas sumergidas**

Cuando se ofreció igual disponibilidad de macrófitas flotantes y sumergidas simuladas, los porcentajes de tiempo empleados para consumir cada uno de estos recursos (14 y 10%, respectivamente) no mostraron diferencias significativas (prueba  $t$  para muestras apareadas,  $t_{19} = 0,682$ ,  $p > 0,500$ , Fig. 4.4 F). La frecuencia de caracoles cuyo primer movimiento fue hacia la superficie del agua no resultó significativamente diferente de la frecuencia de los que se desplazaron inicialmente hacia el fondo ( $X^2_1 = 0,474$ ,  $p = 0,491$ ).

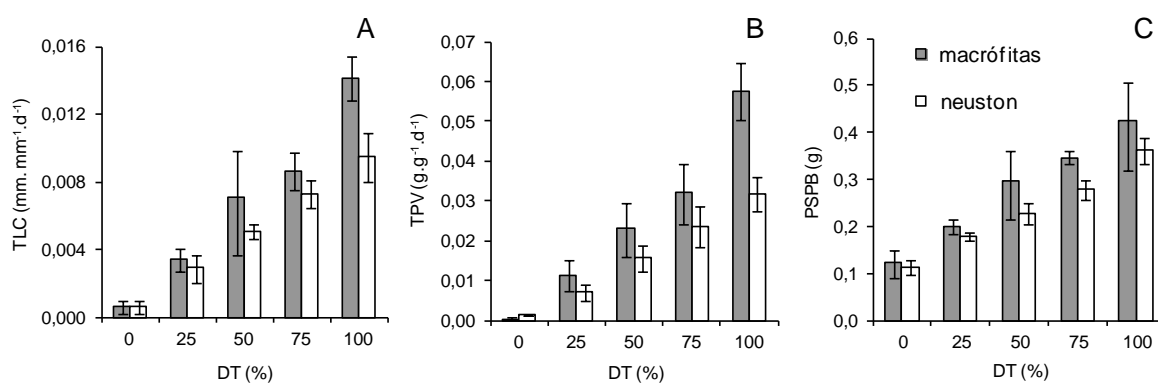
### **4.3.2. Eficiencia de crecimiento con diferentes recursos y disponibilidades tróficas**

Los largos de conchilla y pesos vivos iniciales no mostraron diferencias significativas entre los caracoles asignados a los diferentes tratamientos tróficos ( $p > 0,300$ , en ambos casos); ninguno de los caracoles murió durante el experimento. Teniendo en cuenta sólo los tratamientos que tenían alimento disponible (es decir, excluyendo el tratamiento DT 0%), las tasas de crecimiento y el peso seco de las partes blandas (TLC, TPV y PSPB, respectivamente) aumentaron significativamente con el aumento de la disponibilidad trófica y resultaron ser más altos para los caracoles que consumieron macrófitas en relación a aquellos que consumieron neuston (Tabla 4.1; Fig. 4.5). La interacción entre los factores principales resultó significativa para ambas tasas de crecimiento: la diferencia entre los dos recursos tróficos ofrecidos aumentó con el incremento de la disponibilidad trófica pero los intervalos de confianza del 95% mostraron que estas diferencias sólo fueron significativas para el nivel más alto de disponibilidad trófica (DT 100%). En dicho nivel, los caracoles que consumieron macrófitas crecieron en promedio un 50% más en largo (TLC) y un 80% más en

peso vivo (TPV) que los caracoles que consumieron neuston. Los caracoles criados con ambos recursos tróficos bajo una disponibilidad trófica del 25% crecieron significativamente más que aquellos que fueron mantenidos bajo ayuno en las tres variables estudiadas (pruebas *t*,  $p < 0,01$  en todos los casos).

**Tabla 4.1.** Resumen de ANOVAs dobles para las variables de crecimiento de *P. canaliculata*. Factores fijos: recursos tróficos (RT), disponibilidad trófica (DT, excluyendo DT 0%) y su interacción (RT x DT). TLC: tasa de crecimiento relativa al largo de la conchilla; TPV: tasa de crecimiento relativa al peso vivo; PSPB: peso seco partes blandas. PSPB fue transformada recíprocamente.

Variable	RT	DT	RT x DT
TLC ( $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )	$F_{1,32} = 21,124, p < 0,001$	$F_{3,32} = 57,953, p < 0,001$	$F_{3,32} = 3,597, p < 0,025$
TPV ( $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )	$F_{1,32} = 46,213, p < 0,001$	$F_{3,32} = 76,335, p < 0,001$	$F_{3,32} = 7,793, p < 0,001$
PSPB (g)	$F_{1,32} = 24,391, p < 0,001$	$F_{3,32} = 77,491, p < 0,001$	$F_{3,32} = 0,859, p > 0,470$



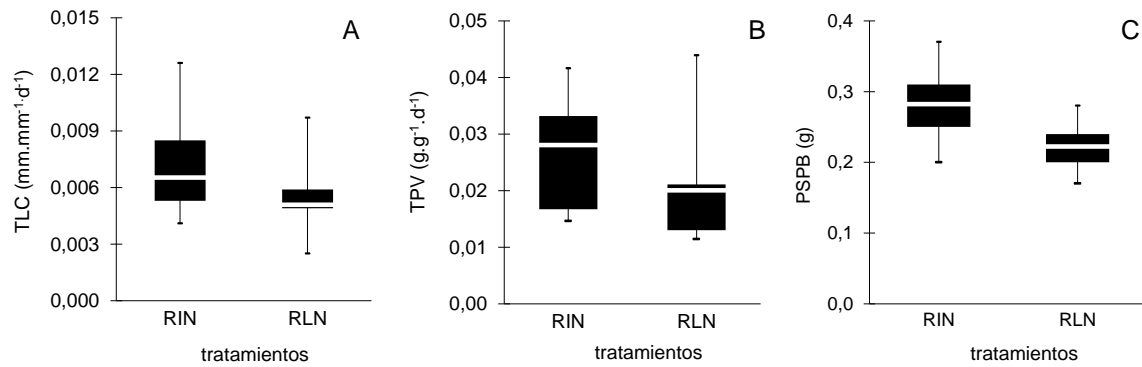
**Figura 4.5.** Medias retransformadas ( $\pm$  IC 95%) de las variables de crecimiento de *P. canaliculata* bajo dos recursos tróficos (RT: macrófitas simuladas y neuston simulado) y cinco disponibilidades tróficas (DT%). **A.** Tasa de crecimiento relativa al largo de la conchilla (TLC). **B.** Tasa de crecimiento relativa al peso vivo (TPV). **C.** Peso seco partes blandas (PSPB). A las variables TLC y TPV se les aplicó la transformación raíz cuadrada y PSPB fue transformada logarítmicamente.

**4.3.3. Crecimiento en un ambiente natural con neuston y restos orgánicos asociados como único recurso trófico**

No se detectaron diferencias iniciales en el largo de la conchilla ni en el peso vivo ( $p = 0,323$  y  $p = 0,059$ , respectivamente) entre los caracoles con renovación ilimitada o limitada de neuston y restos orgánicos asociados (tratamientos RIN y RLN, respectivamente). Durante el período experimental no se registraron muertes de caracoles y sólo uno se escapó de la clausura. Cumplidos los 23 días de duración del experimento, todos los caracoles habían crecido tanto en largo como en peso vivo (Figs. 4.6 A, B). Las tasas de crecimiento (TLC y TPV) no mostraron diferencias significativas entre los caracoles bajo los distintos tratamientos. Sin embargo, el peso seco del cuerpo resultó ser un 22% menor para los caracoles que fueron mantenidos bajo renovación limitada del neuston (Tabla 4.2, Fig. 4.6 C).

**Tabla 4.2.** Resultados de las comparaciones para muestras apareadas ( $n = 9$ ) y medias de las variables de crecimiento de *P. canaliculata* con renovación ilimitada (RIN) y renovación limitada (RLN) del neuston y restos orgánicos asociados en la laguna Los Chilenos. TLC: tasa de crecimiento relativa al largo de la conchilla; TPV: tasa de crecimiento relativa al peso vivo; PSPB: peso seco partes blandas.

Variable	prueba $t$	Valor de $p$	Medias	
			RIN	RLN
TLC ( $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )	$t_8 = 1,379$	$p = 0,205$	0,007	0,006
TPV ( $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )	$t_8 = 0,965$	$p = 0,363$	0,026	0,020
PSPB (g)	$t_8 = 2,662$	$p = 0,029$	0,284	0,222



**Figura 4.6.** Variables de crecimiento de *P. canaliculata* con renovación ilimitada (RIN) y renovación limitada (RLN) del neuston y restos orgánicos asociados en la laguna Los Chilenos. Línea blanca: mediana; caja negra: rango intercuartílico; barras: valores extremos. **A.** Tasa de crecimiento relativa al largo de la conchilla (TLC). **B.** Tasa de crecimiento relativa al peso vivo (TPV). **C.** Peso seco partes blandas (PSPB).

El contenido medio de material orgánico particulado estimado para la superficie de la laguna Los Chilenos fue de 1,825 mgC. m<sup>-2</sup>, presentando un amplio rango de variación (0,437 mgC. m<sup>-2</sup> a 3,710 mgC. m<sup>-2</sup>). Por observaciones *in situ* de la superficie del agua se registró una alta disponibilidad de diferentes materiales, algunos de los cuales fueron identificados como pétalos, semillas y *papi* de *Baccharis junceum*, además de observarse también partes de inflorescencias de *Typha* sp. También fue evidente la presencia de películas superficiales entre los juncos.

#### 4.4. DISCUSIÓN

Los experimentos de comportamiento mostraron que *P. canaliculata* utiliza neuston aun cuando otros recursos tróficos como macrófitas palatables se encuentran disponibles en su rango de acción. El consumo de neuston mediante la captura por colecta pedal superficial en presencia de abundantes macrófitas sumergidas también ha sido observado en el campo (Fig. 4.1; Capítulo 3). Se observó que la utilización del neuston por *P. canaliculata* ocurre incluso cuando la abundancia de macrófitas sumergidas es tres veces mayor que la del neuston. Curiosamente, el porcentaje de tiempo invertido en el consumo de neuston se mantuvo constante aun cuando su densidad aumentó cuatro veces, probablemente debido al incremento en la eficiencia de las tasas específicas de captura a medida que aumenta la densidad de neuston (Capítulo 2).

Los tiempos que los caracoles destinaron a alimentarse del neuston simulado y de las macrófitas sumergidas simuladas no difirieron entre sí, pero cuando las macrófitas también estaban disponibles en la superficie los caracoles invirtieron 10 veces más de tiempo en consumir las macrófitas que el neuston. Este último resultado parece indicar que los caracoles prefieren comer macrófitas en vez de neuston al menos cuando ambos son igualmente palatables y nutritivos y se encuentran en la misma posición. Sin embargo, para un caracol adulto la tasa de ingestión del neuston simulado es 16 veces superior a la tasa de ingestión de las macrófitas simuladas (Tamburi & Martín, 2009b; Capítulo 2); por lo tanto, aunque destinen menos tiempo al consumo del neuston, probablemente obtienen una mayor ingesta, en este caso de similar calidad nutricional.

Varias especies de macrófitas, especialmente las sumergidas, han mostrado ser no palatables e incluso nocivas para *P. canaliculata* debido a una

combinación de compuestos secundarios tóxicos, bajo contenido de nutrientes y alto contenido de materia seca (por ejemplo: Qiu & Kwong, 2009; Wong *et al.*, 2010; Morrison & Hay, 2011c). Por otro lado, las macrófitas emergentes son generalmente poco palatables para *P. canaliculata* y otros ampuláridos debido a su alto contenido de materia seca (Carlsson *et al.*, 2004; Burlakova *et al.*, 2009). *Pomacea canaliculata* puede comer con facilidad las lentejas de agua y los helechitos de agua (Capítulo 2) y aunque su palatabilidad no ha sido evaluada cuantitativamente, podrían ser recursos preferidos por sobre las macrófitas flotantes (Carlsson & Lacoursiere, 2005). Las diferencias de palatabilidad pueden conducir al reemplazo de especies palatables por otras no palatables, en el corto y mediano plazo (Tamburi & Martín, 2009b; EFSA, 2014; Horgan *et al.*, 2014). Así que, aun en presencia de abundantes macrófitas sumergidas y flotantes, el neuston (incluyendo las lentejas y los helechitos de agua) puede constituir un importante y valioso recurso trófico para las poblaciones de ampuláridos.

Cuando las macrófitas flotantes simuladas y las sumergidas simuladas estuvieron igualmente disponibles los caracoles no utilizaron las flotantes de un modo más intenso. La presencia en *P. canaliculata* de una branquia funcional que le permite respirar bajo el agua y un pulmón que posibilita la respiración aérea indican cierta dependencia del oxígeno atmosférico, especialmente en aguas cálidas y turbias (Seuffert & Martín, 2010). A 25 °C los caracoles adultos se desplazan habitualmente hasta la superficie del agua para respirar aire atmosférico (aproximadamente cada 25 minutos; Seuffert & Martín, 2009). Sin embargo, este comportamiento aparentemente no influyó en la selección de los recursos tróficos consumidos en los experimentos desarrollados.



El experimento de evaluación de crecimiento desarrollado en el laboratorio mostró que los caracoles fueron capaces de crecer utilizando la colecta pedal superficial cuando el único alimento disponible era neuston simulado, incluso ante una muy baja disponibilidad de este recurso trófico. Sin embargo, las tasas de crecimiento y el peso final resultaron ser inferiores a los alcanzados cuando se alimentaron de macrófitas simuladas por ramoneo mediante la utilización de las mandíbulas y la rádula. En general, el crecimiento de los caracoles alimentados con neuston fue similar al obtenido por aquellos alimentados con macrófitas bajo una disponibilidad un 25% más baja. Esta diferencia puede atribuirse a que la captura de alimentos por acción ciliar del embudo pedal podría representar un mayor costo energético, especialmente cuando el acceso a las macrófitas es fácil, tal como es el caso del experimento del laboratorio.

Las diferencias observadas en el crecimiento entre los caracoles alimentados con neuston y con macrófitas disminuyeron a medida que decreció la disponibilidad de alimento. Probablemente, los caracoles consumen todo el neuston en un lapso de tiempo menor que el requerido para el consumo de macrófitas mediante el ramoneo, debido a las altas tasas de captura que se alcanzan mediante la colecta pedal superficial (Capítulo 2), y después de esto se inactivan, lo que produce un ahorro de energía hasta la nueva incorporación de alimento. Esto podría estar indicando la relevancia del neuston ante una baja disponibilidad de macrófitas sumergidas palatables.

Bajo las condiciones experimentales, si bien el neuston y las macrófitas simuladas presentaban iguales valores nutricionales, la eficiencia de crecimiento de los caracoles alimentados con neuston fue menor. Sin embargo, en los cuerpos de agua naturales esta menor eficiencia puede contrarrestarse e incluso

ser superada por el alto contenido de proteínas que en general tienen algunos componentes de las comunidades neustónicas naturales (especialmente los helechitos y lentejas de agua), en comparación con las macrófitas (Hasan & Chakrabarti, 2009). En los cuerpos de agua naturales la captura de neuston mediante la colecta pedal superficial también permitiría capturar otros elementos altamente nutritivos como por ejemplo restos de insectos (Capítulo 2, Capítulo 3) y monocapas de proteínas (Cheesman, 1956).

A partir del experimento desarrollado en la laguna se evidenció la capacidad de *P. canaliculata* de crecer en ausencia de macrófitas flotantes y sumergidas, incluso sin poder acceder a los recursos tróficos presentes en el fondo de la laguna (por ejemplo, detritus, invertebrados, etc.; Kwong *et al.*, 2010; López van Oosterom *et al.*, 2013). Todos los caracoles en las clausuras crecieron durante el experimento, pero el peso final fue un 22% menor en los caracoles sometidos a una renovación limitada de neuston y restos orgánicos asociados. Es importante destacar que en la laguna Los Chilenos el neuston se compone principalmente de organismos microscópicos (sin ningún tipo de plantas vasculares pequeñas flotantes, tales como *Lemna* y *Wolffia*) y aun así, los caracoles lograron crecer a tasas comparables con las observadas en el laboratorio. El crecimiento registrado para los caracoles bajo una renovación ilimitada de neuston fue similar a la de aquellos bajo niveles de disponibilidad trófica del 100-75%, mientras que aquellos caracoles con renovación limitada crecieron a tasas similares a las observadas para los niveles de disponibilidad trófica de 75-50%. Si la disponibilidad trófica se mantuviera constante y a estos altos niveles registrados durante el verano, y la temperatura fuera cercana a los 25 °C, estos caracoles serían capaces de llegar a la madurez en

aproximadamente 100 días (Tamburi & Martín, 2009a), sin verse afectada significativamente su fecundidad (Tamburi & Martín, 2011).

El impedimento de la renovación horizontal del neuston y de los restos orgánicos asociados en las clausuras colocadas en la laguna tuvo un efecto significativo sólo en uno de los tres parámetros de crecimiento evaluados. Esto probablemente se deba a que existió una importante entrada aérea de materia orgánica alóctona, principalmente desde las macrófitas emergentes y de la vegetación de las orillas, así como también un ingreso desde la columna de agua y del fondo de la laguna. Dado que no hay bosques deciduos en los alrededores de la laguna, el ingreso alóctono de polen, partes florales, semillas, insectos, etc., probablemente haya alcanzado su máximo en cercanía al momento de realización del experimento de campo (verano), pero la disponibilidad trófica del neuston y los restos orgánicos asociados podría ser mucho menor en las demás estaciones del año. Se ha reportado que los patrones estacionales de diferentes especies han sido influenciados por pulsos de polen y además han producido pulsos en la producción secundaria de las redes tróficas (Masclaux *et al.*, 2013).

La tasa diaria de ingestión de un caracol de talla media (21,3 mm LC) es de 1,217 g de lechuga fresca (Tamburi & Martín, 2009b). La cantidad total de MOP (neuston y restos orgánicos asociados) en un metro cuadrado de la laguna se estimó en 1,825 mgC, lo que representa cerca de un 7% de la tasa diaria de ingestión de lechuga (teniendo en cuenta el contenido de carbono de un gramo de lechuga fresca; Mota *et al.*, 2011). A pesar de que esta cantidad por metro cuadrado parece ser muy baja, probablemente se mantiene constante en el corto plazo independientemente del consumo, dado que tanto el neuston como otros materiales superficiales tienden a redistribuirse rápidamente por efecto de la

tensión superficial. Esta podría ser una de las grandes ventajas de la colecta pedal superficial: es decir, en el corto plazo la cantidad de alimento presente en la superficie del agua puede reponerse de manera continua, por lo tanto, el caracol no necesita moverse en búsqueda de nuevas fuentes tróficas, a medida que el neuston va siendo consumido.

La abundancia y la composición del neuston y de la materia orgánica asociada a las superficies del agua son muy variables debido a sus múltiples fuentes alóctonas y autóctonas (Marshall & Gladyshev, 2009), y al mismo tiempo se encuentran en gran diversidad de ambientes. Se ha descrito que tanto renacuajos (Goldacre, 1949; Kenny, 1969) como aves (Di Giacomo *et al.*, 2002.) hacen uso del neuston y de los materiales asociados cuando éstos son local o temporalmente abundantes. También algunas arañas son depredadoras especializadas de componentes de origen animal de la comunidad neustónica (Zimmerman & Spence, 1989). La importancia que estos recursos representan para *P. canaliculata* y otros ampuláridos bajo contextos tróficos impredecibles se refleja en la evolución de la colecta pedal superficial, un comportamiento muy peculiar y especializado para explotarlos.

A partir de estos estudios, se puede concluir que el neuston es un recurso trófico relevante para *P. canaliculata* el cual puede no sólo complementar sino también sustituir el consumo de macrófitas acuáticas. El consumo por parte de *P. canaliculata* del neuston y de restos orgánicos asociados también puede causar importantes efectos a gran escala en esta comunidad, al igual que los grandes cambios descritos en la vegetación acuática y el perifiton (Carlsson *et al.*, 2004; Carlsson & Brönmark, 2006; Fang *et al.*, 2010), teniendo en cuenta la gran

dispersión, las altas densidades y las altas tasas de alimentación que caracterizan a este caracol invasor.

**PARTE B**  
**RECURSOS TRÓFICOS ALTERNATIVOS**

## CAPÍTULO 5

### CONSUMO DE CARROÑA

#### 5.1. INTRODUCCIÓN

A pesar de ser los ampuláridos considerados principalmente como consumidores de macrófitas (Cowie, 2002), otros recursos son igualmente aceptados para su consumo (Capítulo 2, Capítulo 4, Capítulo 6). En especial, el consumo de recursos tróficos de origen animal como una alternativa alimenticia ha sido reportado para diversos ampuláridos, al menos en condiciones de laboratorio (Cedeño-León & Thomas, 1983; Cazzaniga & Estebenet, 1984; Darwich *et al.*, 1989; Aditya & Raut, 2001; Wood *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2010). El aprovechamiento de estos recursos puede darse tanto mediante el trozado y raspado por acción de las mandíbulas y la rádula, como mediante la colecta pedal superficial (Capítulo 2, Capítulo 3)

En particular, para *Pomacea canaliculata*, se ha reportado que ejemplares criados en condiciones de laboratorio han ingerido parte de un urodelo muerto (Boyer & Rey, 1926). También se ha reportado el consumo de huevos de diferentes especies de anfibios (Karraker & Dudgeon, 2014), de adultos, juveniles y huevos de otras especies de caracoles (Cazzaniga & Estebenet, 1984; Kwong *et al.*, 2009) y de briozoos (Wood *et al.*, 2006).

El agregado de proteínas de origen animal como un complemento a una dieta principalmente de origen vegetal resulta en notables incrementos en las tasas de crecimiento de diferentes especies del género *Pomacea* (Estebenet & Cazzaniga, 1992; Mendoza *et al.*, 1999; Ramnarine, 2004). A pesar de que Andrews (1965) en su detallado estudio de la anatomía del sistema digestivo de

*P. canaliculata* no registró la existencia de enzimas encargadas de la digestión de proteínas, recientemente, diversas proteasas de origen tisular y de origen endosimbiótico fueron encontradas en distintas partes del tracto digestivo de esta misma especie (Godoy *et al.*, 2013).

La carroña, definida como restos de animales muertos que presentan un tamaño tal que no pueden ser ingeridos de un solo bocado, en los ambientes naturales, puede hacerse presente en una amplia diversidad de orígenes y tipos tróficos. Sin embargo, dado que es un recurso cuya disponibilidad es altamente impredecible en tiempo y espacio y que disminuye rápidamente con el consumo (Daleo *et al.*, 2005), su rápida detección puede ser importante para los carroñeros obligados o para los facultativos ante la escasez de otras fuentes de alimento (Himmelman, 1988). *Pomacea canaliculata*, en condiciones de laboratorio, ha sido capaz de detectar por quimiorrecepción a una corta distancia la presencia de macrófitas (Estebenet, 1995) y de individuos conespecíficos (Takeichi *et al.*, 2007). Por lo tanto, es posible que este mismo mecanismo sea el utilizado para detectar la presencia de carroña.

Por lo anteriormente mencionado junto con la gran variedad de recursos tróficos que *P. canaliculata* puede ingerir (Capítulo 2, Capítulo 4, Capítulo 6) y con la observación de material de origen animal en los sitios donde naturalmente habita este caracol (observación personal), se plantea la hipótesis de que la carroña también puede ser un componente de cierta importancia de la dieta de este caracol, sobre todo en períodos de escasez de su recurso preferido, las macrófitas.

Los objetivos planteados para este capítulo fueron, por medio de experimentos de laboratorio, conocer la capacidad de ingestión de carroña en



relación a la talla y el sexo de los caracoles y determinar el efecto del consumo de carroña, como un recurso alternativo o complementario a las macrófitas, en el crecimiento de caracoles juveniles. Por último se intentó determinar si la quimiorrecepción a distancia es el mecanismo utilizado para la detección de la carroña en un ambiente natural.

## 5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Tanto los caracoles adultos como los neonatos utilizados en los experimentos de laboratorio, algunos de los cuales fueron criados hasta ser juveniles, provinieron del arroyo El Huáscar (Sección 1.3).

En los tres experimentos llevados a cabo, tanto en condiciones de laboratorio como en el campo, el recurso utilizado como representativo de la carroña fue carne de pescado fresca y como representante de las macrófitas el material ofrecido fue lechuga fresca. La carroña estaba representada específicamente por trozos de músculos de la pared corporal de merluza fresca, los cuales fueron mantenidos congelados hasta su utilización a una temperatura de  $-18^{\circ}\text{C}$ .

### 5.2.1. Variaciones ontogenéticas y sexuales en el consumo

Para observar el consumo de carroña e investigar la relación entre el tamaño del caracol y la carroña consumida, se usaron caracoles con un rango de largos de la conchilla (LC) que varió entre 1,99 y 56,3 mm, los cuales permanecieron con acceso a este recurso durante 24 h como única fuente de alimento.

Previo al experimento los caracoles fueron acondicionados durante 48 h en acuarios en forma individual o grupal (dependiendo del tamaño, ver más abajo). En las primeras 24 h, los caracoles tuvieron acceso libre tanto a lechuga como a carroña, para asegurar un nivel de saciedad similar en todos los caracoles y además, que la carroña fuera un recurso igualmente conocido por todos los caracoles a testear. En las segundas 24 h, los caracoles fueron mantenidos sin ningún tipo de alimento. Finalizado cada período de 24 h, se realizaba la limpieza

de los acuarios y el cambio de agua. Tanto el acondicionamiento como el experimento en sí mismo fueron llevados a cabo en acuarios de vidrio 3 l de capacidad, con agua corriente y sin agregado de  $\text{CaCO}_3$ .

Una vez iniciado el experimento, durante 24 h los caracoles sólo tuvieron acceso a carroña, la cual fue provista en exceso para que no fuera un factor limitante durante las observaciones. Un trozo de carroña fue provisto en cada acuario, cuyo peso se registró al inicio del experimento. La cantidad de carroña ofrecida fue independiente del tamaño de los caracoles. Para evitar la coprofagia, durante el experimento los acuarios contaban con una rejilla plástica cuadrículada separada 2 cm del fondo. Cada trozo de carroña fue enganchado de un anzuelo y suspendido dentro del acuario en contacto directo con el fondo de rejilla, para evitar de esta manera, que cayera al fondo y que quedara inaccesible debajo de ésta.

Una vez colocada la carroña, durante la primera hora se registró la cantidad de caracoles ramoneando la carroña, realizando movimientos con la rádula y las mandíbulas sobre la misma (considerados consumidores aparentes). Cumplidas las 24 h, los restos de carroña fueron pesados en fresco para estimar, por diferencia con lo administrado al inicio del experimento, la cantidad de carroña consumida (CC, g). Para corregir posibles efectos de hidratación, en cada repetición del experimento se dispuso también un acuario control, con carroña pero sin caracoles. Aquellos caracoles en los que la cantidad de carroña consumida resultó positiva una vez realizada la corrección, fueron considerados consumidores reales.

Las variables biométricas registradas fueron LC (largo de conchilla) y PV (peso vivo). El largo de la conchilla en caracoles menores de 10 mm se midió bajo

lupa con un ocular micrométrico; los de mayor tamaño fueron medidos con calibre (Sección 1.4). Para evitar estimaciones de carroña consumida que no llegaran a ser detectables por la balanza digital utilizada, los caracoles de talla menor a 15 mm fueron dispuestos en grupos de entre tres y 21 caracoles, dependiendo del tamaño. Cada grupo estaba integrado por caracoles de tallas similares cuyo coeficiente de variación para el largo de conchilla no superó el 13%. Respecto del peso vivo (PV), en los caracoles mayores de 15 mm esta variable se obtuvo individualmente, pero en los caracoles menores a esa talla, se obtuvo para cada uno de los grupos, dividiéndose por la cantidad de caracoles que integraban el mismo y obteniéndose un peso individual medio.

Las tasas diarias específicas de ingestión de carroña (TEI,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) fueron calculadas como la cantidad de carroña consumida en un día (CC, g) dividida el peso vivo (PV, g) de cada caracol (si  $\text{LC} > 15 \text{ mm}$ ) o de la media del grupo (si  $\text{LC} < 15 \text{ mm}$ ).

El total de observaciones ( $n = 80$ ) se realizó a lo largo de dos meses por repetición de la misma metodología en seis ocasiones distintas, con diferentes caracoles cada vez. Tanto en las repeticiones como durante la fase de acondicionamiento, las condiciones de temperatura y luz fueron iguales a las de mantenimiento (Sección 1.4).

Del total de caracoles testeados, sólo en 47 de ellos ( $\text{LC} = 1,99\text{-}56,3 \text{ mm}$ ) se obtuvieron estimaciones positivas de la carroña consumida, por lo cual sólo éstos últimos (consumidores reales) fueron utilizados para los análisis.

Para determinar si existía alguna relación entre el tamaño del caracol y las tasas de ingestión de carroña se realizó un análisis de regresión con el objetivo de determinar los parámetros del modelo de alometría simple ( $\text{TEI} = a \cdot \text{LC}^b$ ), previa

aplicación de la transformación log-log, es decir:  $\log_{10} \text{TEI} = \log_{10} a + b \cdot \log_{10} \text{LC}$ . La existencia de diferencias en las tasas de ingestión de carroña (TEI) entre los sexos de los caracoles adultos fue analizada mediante un ANOVA simple. Ante la presencia de heterocedasticidad (test de Levene,  $p < 0,04$ ) a ésta última variable se le aplicó la transformación raíz cuadrada.

### 5.2.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles

Para estudiar el efecto de la carroña como un recurso alternativo o complementario en el crecimiento, 40 caracoles juveniles de tres meses de edad, con una talla que variaba entre 15,4 y 19,6 mm, fueron mantenidos bajo cuatro tratamientos tróficos diferentes: lechuga (L), lechuga y carroña (L+C), carroña (C) y sin alimento (0).

Los diferentes tratamientos fueron mantenidos durante cuatro semanas en acuarios individuales de 3 l de capacidad, bajo las mismas condiciones que para el mantenimiento general de los caracoles (Sección 1.4) exceptuando que durante este experimento los caracoles fueron criados sin agregado de  $\text{CaCO}_3$ . Los acuarios contaban con una rejilla plástica cuadrículada (1 cm x 1 cm), separada 2 cm del fondo, para evitar el potencial consumo de heces.

Semanalmente se realizaba la limpieza de los acuarios y el cambio de agua, además se registraba el largo de la conchilla (LC, mm) y el peso vivo (PV, g). Las tasas diarias de crecimiento específicas de largo y peso vivo (TLC,  $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  y TPV,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) se calcularon para cada semana como la diferencia entre los valores finales e iniciales divididos por el valor inicial. Al final del experimento, se obtuvo el peso seco total del caracol (PST, g; incluyendo las partes blandas, la conchilla y el opérculo; por secado en estufa a 70 °C durante

48 h). Luego de dicho secado, el caracol completo fue calcinado a 600 °C durante 4 h para obtener el peso seco total libre de cenizas (PSTLC, g).

Tanto la carroña como la lechuga fresca fueron administradas *ad libitum*. Cada trozo de carroña provisto por acuario, de peso conocido, fue colgado dentro del mismo en contacto con la rejilla del fondo mediante un anzuelo. Junto con el cambio de agua, los restos de carroña fueron pesados en fresco para obtener, por diferencia con lo administrado, la cantidad de carroña consumida (CC, g). Para considerar los efectos de hidratación, la cantidad de carroña consumida fue corregida por un factor obtenido a partir del peso de trozos de carroña después de permanecer sumergidos una semana en acuarios control sin caracoles (n = 4). Las tasas diarias de ingestión específicas de carroña (TEI,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) fueron calculadas semanalmente como la cantidad de carroña consumida (CC, g) dividida el peso de cada caracol (PV, g).

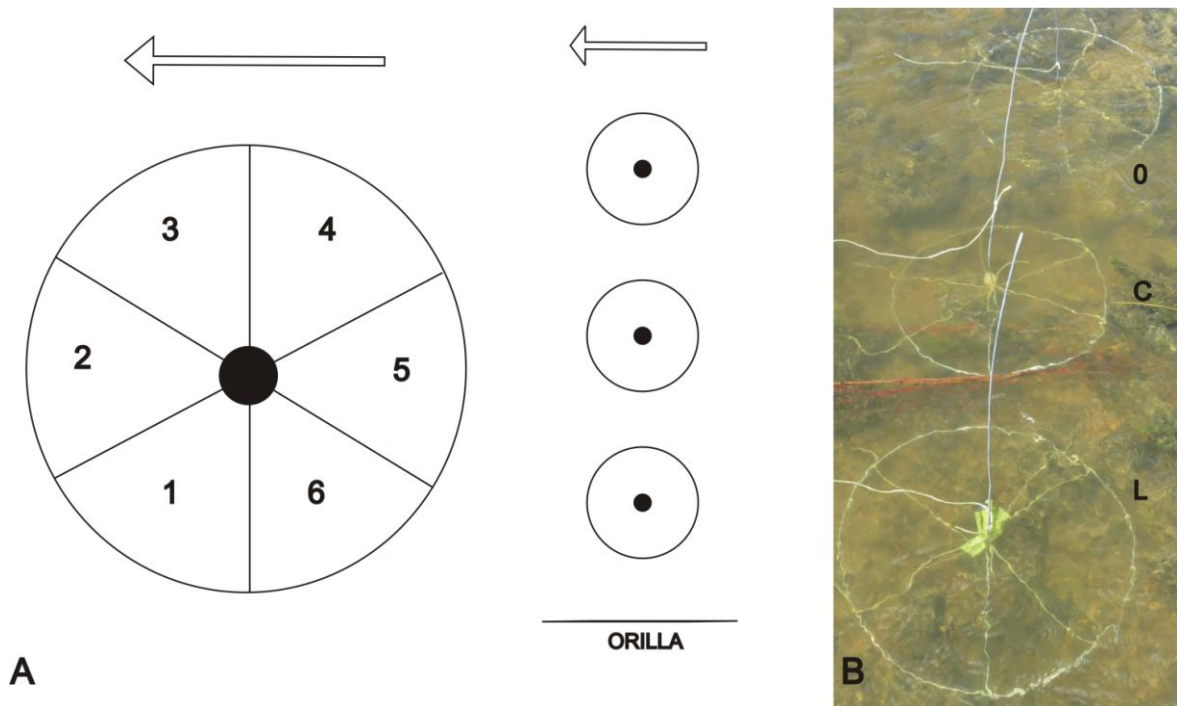
Los valores iniciales (LC y PV) y finales de las variables consideradas (LC, PV, PST, PSTLC) fueron comparados mediante ANOVAs simples; en los casos en los que el ANOVA resultó significativo, las medias de cada tratamiento se compararon con una prueba *t* (DMS). Las comparaciones entre los valores iniciales y finales de los largos (LC) y pesos vivos (PV) se realizaron mediante pruebas *t* para muestras apareadas para las cuatro dietas ofrecidas (L, L+C, C y 0). En todos los casos, cuando se rechazó la hipótesis de igualdad de varianzas (test de Levene,  $p < 0,05$ ) para alguna variable ésta fue transformada de manera que solucionara el problema. Las tasas específicas de crecimiento (TLC y TPV) de cada semana fueron comparadas mediante un test no paramétrico de Kruskal-Wallis seguido por pruebas *t* para varianzas no iguales, ya que no se encontró una transformación que mejorara su comportamiento respecto de los supuestos

del ANOVA. Las comparaciones de las tasas específicas de consumo de carroña entre los tratamientos L+C (lechuga + carroña) y C (carroña) se realizaron mediante pruebas *t*.

### 5.2.3. Detección de carroña en un ambiente natural

Para conocer la capacidad de quimiodetección de la carroña en un ambiente natural y la relación con la detección de un material de origen vegetal, se desarrolló un experimento en el arroyo El Huáscar (Sección 1.3) utilizando señuelos tanto de origen animal (pescado) como de origen vegetal (lechuga).

Para esto se colocaron parcelas circulares de alambre de 30 cm de diámetro, cada una de ellas dividida radialmente en seis sectores iguales, representando cada sector una dirección diferente de ingreso a la parcela (Fig. 5.1 A). Las parcelas fueron dispuestas en cinco bloques de tres parcelas cada uno a lo largo de 60 m del arroyo. Las tres parcelas de cada bloque, con una separación de 20 cm entre ellas, se colocaron alineadas de manera perpendicular al flujo del arroyo quedando tres de los seis sectores de cada parcela orientados aguas arriba y los restantes tres aguas abajo. La dirección del flujo del agua en el sitio de ubicación de cada parcela se determinó por medio de un cordón sujetado desde el centro de la parcela, en contacto con la superficie del agua y que era arrastrado por acción de la corriente (Fig. 5.1 B). En cada bloque se ofreció con ubicación al azar, lechuga (L), carroña (C) y una parcela fue colocada sin alimento como control (0), para estimar la tasa de encuentro por mecanismos de desplazamiento aleatorio. Cuando se ofreció, el señuelo era colocado en el centro de la parcela, cercano al fondo (Fig. 5.1 A).



**Figura 5.1.** Detección de carroña. **A.** Diagrama de la parcela y disposición de las tres parcelas de cada bloque en el arroyo El Huáscar. Los números indican los distintos sectores de la parcela y el punto negro central en la parcela indica el lugar donde fue colocado el señuelo según el tratamiento. La flecha señala la dirección de la corriente. **B.** Imagen de un bloque de parcelas en el arroyo El Huáscar, las letras al costado de cada parcela indican el señuelo de cada una: L: lechuga; C: carroña; O: control.

Una vez colocadas las parcelas en el agua, durante tres horas en cada bloque una persona observó de manera continua los movimientos de los caracoles presentes en el arroyo. Para cada bloque, se registró la cantidad de caracoles que ingresaron en cada parcela y el tiempo de residencia de los caracoles en cada una de ellas. Las comparaciones de estas dos variables entre los distintos tratamientos se analizaron mediante ANOVAs con diseño completamente aleatorizado y con diseño en bloques, respectivamente. Además, se planeaba comparar la frecuencia de caracoles que ingresaban en cada uno de los seis sectores posibles, pero ante la escasa densidad de caracoles registrada en el arroyo y el bajo nivel de actividad de los mismos, los sectores se



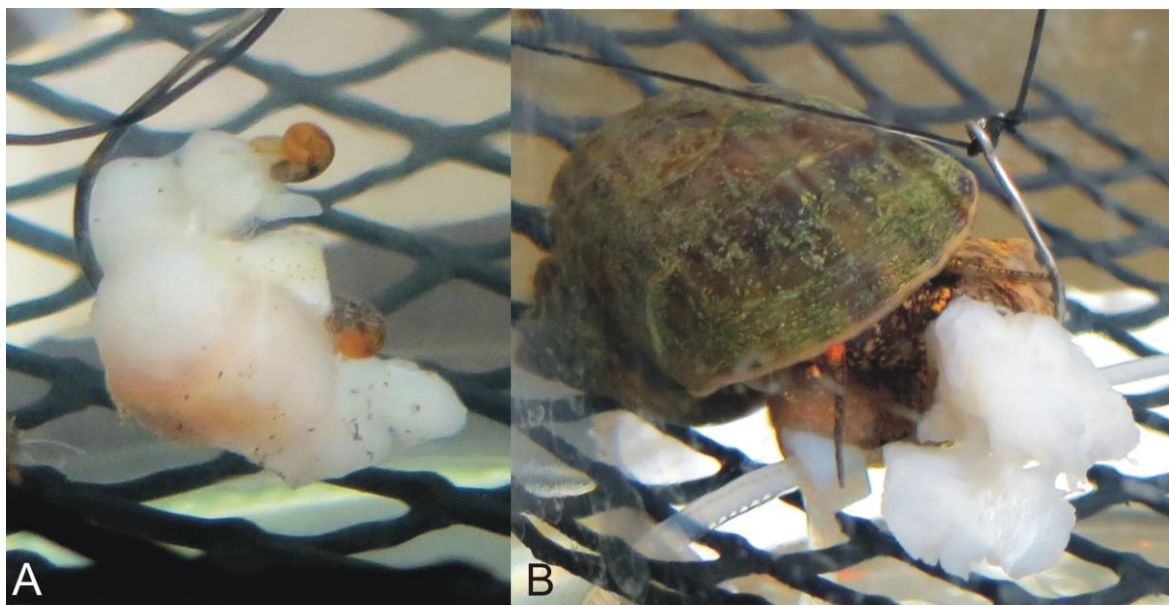
reagruparon, formándose dos grupos de direcciones de ingreso a la parcela conteniendo cada uno de ellos tres sectores. De esta manera, los caracoles que ingresaron en los sectores 1, 2 y 3 se los consideró como que ingresaron a la parcela desde aguas abajo del señuelo y los que ingresaron a los sectores 4, 5 y 6 fueron considerados como que ingresaron desde aguas arriba del señuelo (Fig. 5.1 A). La comparación entre estas dos frecuencias fue analizada mediante un test de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ). También se registró la cantidad de caracoles que efectivamente llegaron al señuelo.

Durante el tiempo completo de la observación, se registró, cada 10 minutos, la temperatura del agua mediante un dispositivo de registro continuo (*data logger* Hobo®). Al finalizar las observaciones, en cada bloque se tomaron tres registros de la velocidad de la corriente mediante un flujómetro digital (FP101 Global Water®). Al momento de las observaciones, no se registraron macrófitas sumergidas en esa sección del arroyo.

### 5.3. RESULTADOS

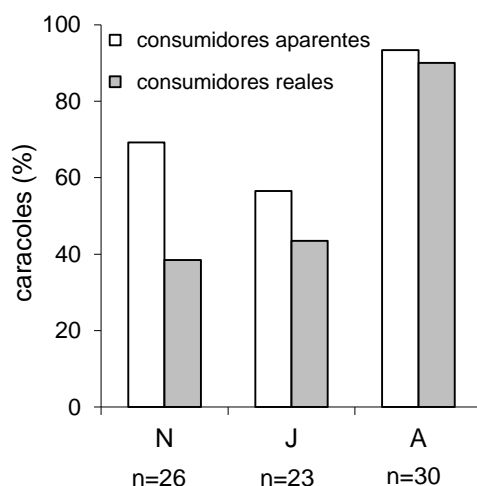
#### 5.3.1. Variaciones ontogenéticas y sexuales en el consumo

Caracoles de todas las tallas utilizadas fueron registrados consumiendo activamente el material provisto como carroña (Fig. 5.2).



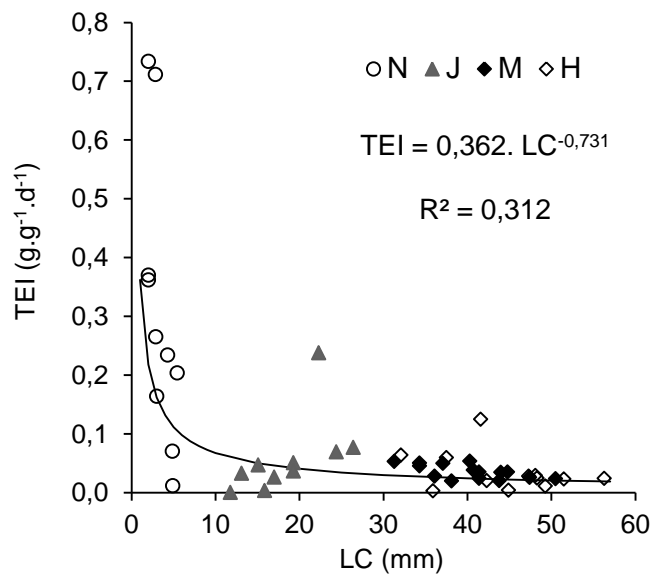
**Figura 5.2.** Caracoles consumiendo la carroña provista en condiciones de laboratorio. **A.** Neonatos. **B.** Adulto.

Los caracoles adultos fueron los que presentaron mayores porcentajes tanto de consumidores aparentes como de consumidores reales (Fig. 5.3), registrándose porcentajes cercanos al 90% en ambos casos. En los juveniles se observó una menor aceptación, registrándose sólo un 56,5% de consumidores aparentes y un 43,5% de consumidores reales. En los neonatos, estos dos porcentajes fueron mucho más dispares entre sí, registrándose un 69,2% de consumidores aparentes y sólo un 38,5% de consumidores reales.



**Figura 5.3.** Porcentaje de caracoles consumidores aparentes y consumidores reales, mostrados en grupos según talla y madurez. N: neonatos; J: juveniles; A: adultos. n = cantidad total de grupos de caracoles (si LC < 15 mm) o de caracoles testeados (si LC > 15 mm) de cada talla.

Las tasas específicas de ingestión de los neonatos alcanzaron los máximos valores dentro del grupo testado, obteniéndose una media de  $0,313 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  ( $\pm 0,244$ ;  $n = 10$ , Fig. 5.4). En los juveniles y en los adultos estos valores fueron marcadamente menores y además presentaron un menor rango de variación (juveniles:  $0,058 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} \pm 0,068$ ,  $n = 10$ ; adultos:  $0,035 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} \pm 0,024$ ,  $n = 27$ ; Fig. 5.4). Si bien el análisis de regresión resultó significativo, evidenciándose una relación entre las tasas de ingestión de carroña y el tamaño de los caracoles testeados ( $F_{1,44} = 19,940$ ;  $p < 0,001$ ) dicha relación no tuvo un alto porcentaje de explicación ( $R^2 = 0,312$ ). Las tasas específicas de ingestión de carroña mostraron una relación inversa con el largo de la conchilla ( $b = -0,731$ ; IC 95%:  $-1,061$ ;  $-0,401$ ) pero con una disminución marginalmente menor que la esperada por un modelo de alometría simple ( $b = -1$ ). Las tasas de ingestión de carroña no difirieron significativamente entre los machos y las hembras ( $F_{1,25} = 0,643$ ;  $p = 0,430$ ).



**Figura 5.4.** Tasas específicas de ingestión de carroña (TEI) en relación con el largo de la conchilla (LC) para los caracoles neonatos (N), juveniles (J) y adultos, éstos últimos diferenciados en machos (M) y hembras (H).

### 5.3.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles

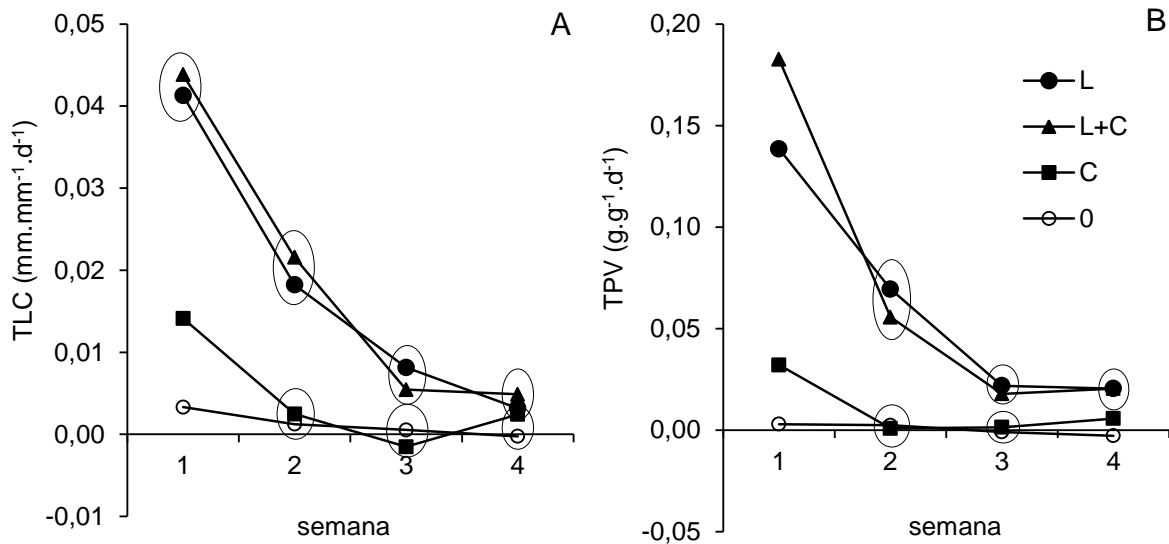
Los largos y pesos frescos iniciales no difirieron entre los caracoles asignados al azar a los distintos tratamientos ( $F_{3,36} = 0,552$ ;  $p = 0,650$  y  $F_{3,36} = 0,816$ ;  $p = 0,494$ , respectivamente). Durante el desarrollo del experimento no murieron caracoles y aquellos criados bajo las distintas fuentes de alimento crecieron tanto en largo como en peso vivo (prueba  $t$  para muestras apareadas,  $p < 0,001$ ). Los caracoles criados en ausencia de alimento crecieron en largo ( $p < 0,001$ ) pero no se encontraron diferencias entre los pesos vivos iniciales y finales ( $p = 0,625$ ).

Las tasas diarias de crecimiento en largo y en peso de cada una de las cuatro semanas de duración del experimento resultaron significativamente diferentes para los cuatro tratamientos tróficos propuestos (Tabla 5.1). Analizando en detalle dichas variables para cada una de las dietas se observa que los

caracoles criados bajo carroña lograron tasas de crecimiento superiores a las de aquellos caracoles criados sin alimento, en largo en la primera semana (Fig. 5.5 A) y en peso vivo en la primera y en la última semana (Fig. 5.5 B). La carroña como complemento de la lechuga no produjo un efecto adicional en las tasas de crecimiento en largo y sólo se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento de peso vivo de la primera semana. Si bien los caracoles criados sin alimento mostraron tasas negativas para el peso en las últimas dos semanas (Fig. 5.5 B) para ninguna de las cuatro semanas esta variable resultó significativamente distinta de cero (prueba  $t$ ,  $p > 0,242$  para todos los casos). Los caracoles mantenidos en inanición sólo presentaron tasas de crecimiento distintas de cero para el largo de la conchilla en la primera semana (prueba  $t$ ,  $p = 0,025$ )

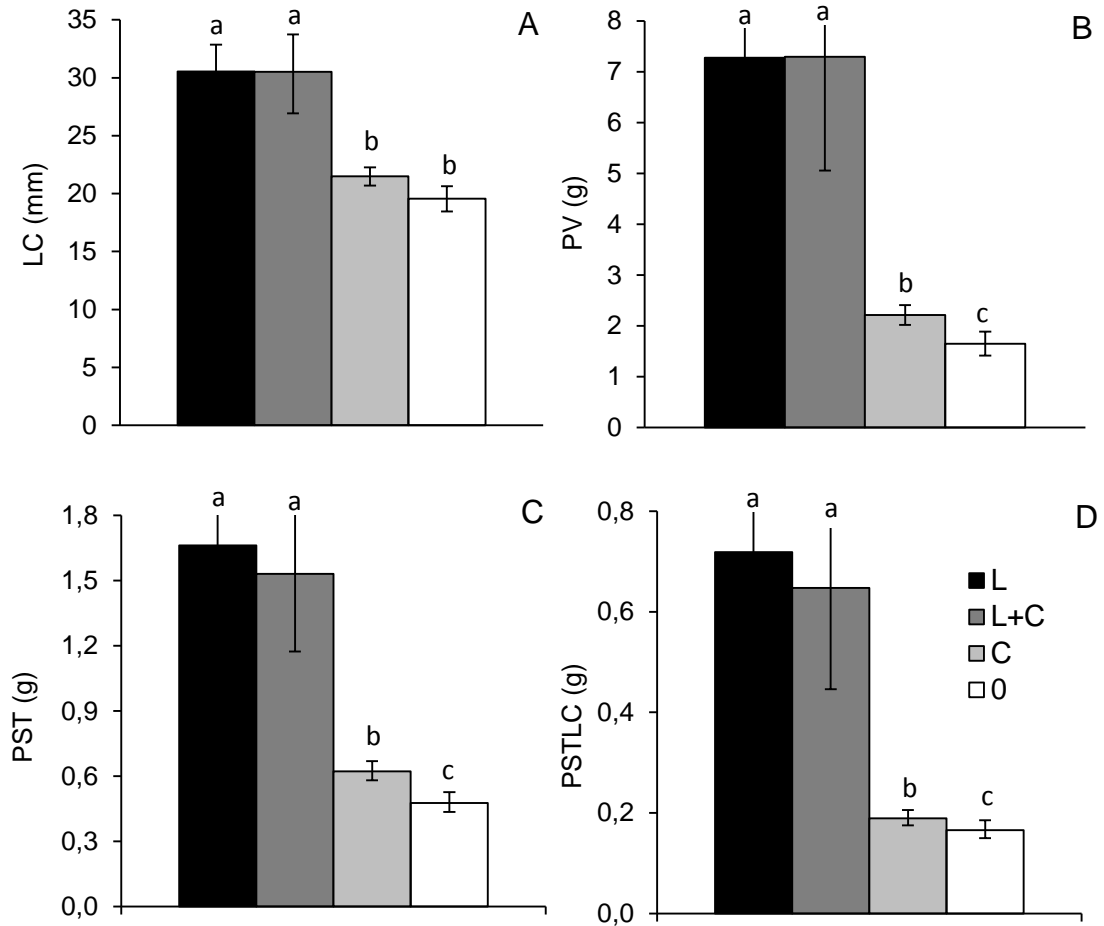
**Tabla 5.1.** Resultados de los tests de Kruskal-Wallis para las tasas de crecimiento en relación al largo de la conchilla (TLC, mm. mm<sup>-1</sup>. d<sup>-1</sup>) y al peso vivo (TPV, g. g<sup>-1</sup>. d<sup>-1</sup>) de cada semana de los caracoles juveniles bajo los cuatro tratamientos tróficos.

Semana	TLC (mm.mm <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup> )		TPV (g.g <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup> )	
	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p
1	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 33,073	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 33,648	p < 0,001
2	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 29,030	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 28,557	p < 0,001
3	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 23,087	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 13,137	p < 0,001
4	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 18,008	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 21,023	p < 0,001



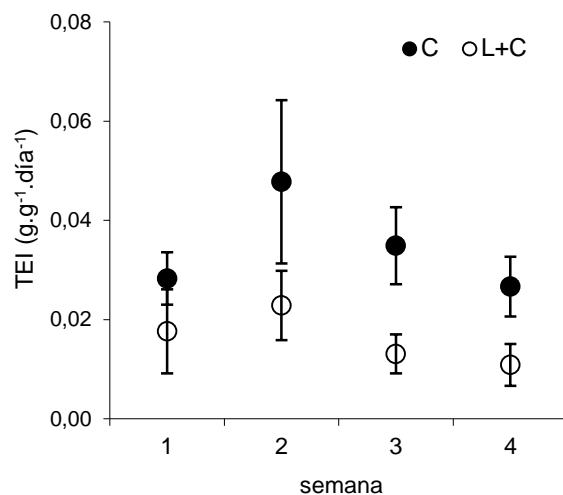
**Figura 5.5.** Medias de las tasas diarias de crecimiento de los juveniles bajo los cuatro tratamientos tróficos para cada una de las cuatro semanas. L: lechuga; L+C: lechuga + carroña; C: carroña; 0: sin alimento. Las medias marcadas dentro de una elipse no difirieron significativamente (prueba *t* para varianzas no iguales,  $p < 0,05$ ). **A.** Tasa de crecimiento relativa al largo de la conchilla (TLC). **B.** Tasa de crecimiento relativa al peso vivo (TPV).

El largo de la conchilla de los caracoles alimentados con carroña no difirió del de aquellos criados sin alimento y ambos resultaron menores a los de los caracoles alimentados con lechuga, con o sin presencia de carroña (Fig. 5.6 A). A diferencia de esto, tanto los pesos vivos finales como los pesos secos totales y los pesos secos totales libres de cenizas de los caracoles alimentados con carroña resultaron significativamente superiores a los de los caracoles criados sin alimento, pero significativamente inferiores a los de los caracoles alimentados con lechuga (Figs. 5.6 B, C, D). La adición de carroña como complemento a la lechuga no produjo un efecto significativo en ninguna de las variables consideradas (Fig. 5.6).



**Figura 5.6.** Medias ( $\pm$  IC 95%) de las variables biométricas finales de los juveniles bajo los cuatro tratamientos tróficos. L: lechuga; L+C: lechuga + carroña; C: carroña; 0: sin alimento. Las diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre medias (prueba  $t$ , DMS  $p < 0,05$ ). **A.** Largo de la conchilla (LC). **B.** Peso vivo (PV). **C.** Peso seco total (PST). **D.** Peso seco total libre de cenizas (PSTLC). LC fue transformada logarítmicamente, PST y PSTLC fueron transformadas recíprocamente.

El consumo de carroña fue registrado aún ante la presencia de lechuga. Sin embargo, las tasas específicas de ingestión de carroña resultaron superiores cuando ésta fue administrada como única fuente de alimento que cuando fue ofrecida como complemento de la lechuga (Fig. 5.7); dichas diferencias fueron marginales en la primera semana ( $p = 0,051$ ) y altamente significativas para las restantes semanas ( $p < 0,001$ ).



**Figura 5.7.** Medias ( $\pm$  IC 95%) semanales de las tasas específicas de ingestión de carroña (TEI,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) para los caracoles bajo los tratamientos tróficos de carroña (C) y lechuga + carroña (L+C).

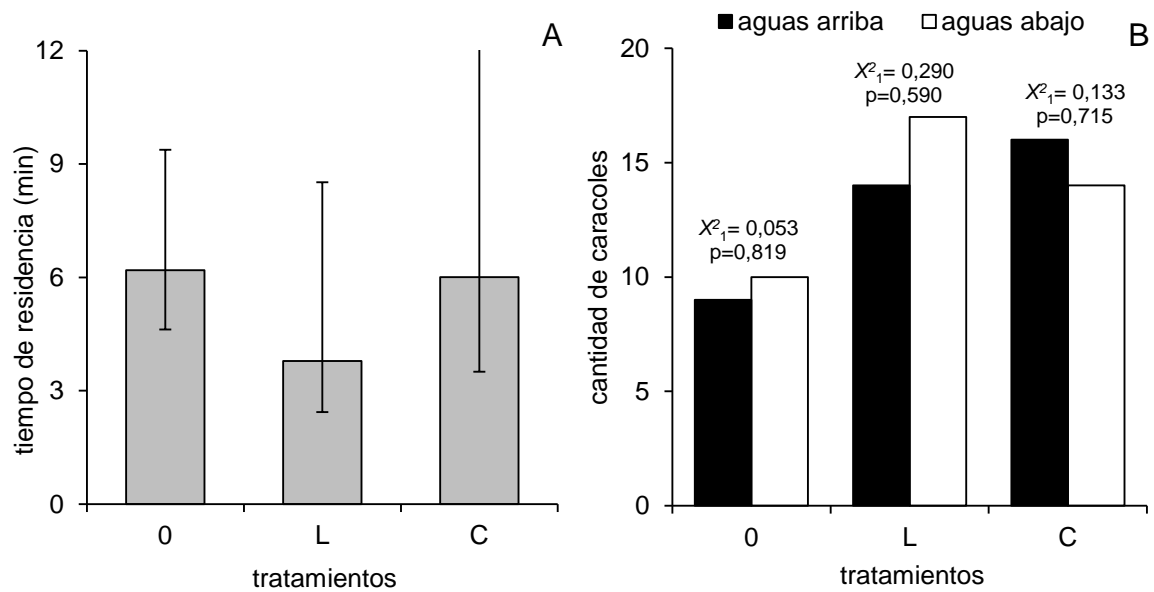
### 5.3.3. Detección de carroña en un ambiente natural

La temperatura del agua durante la realización de las observaciones fue de  $28,3 \pm 0,5$  °C. La profundidad promedio en los sitios donde fueron colocadas las parcelas fue de  $25 \pm 12,5$  cm y la velocidad de la corriente registrada varió entre valores menores de  $0,1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (umbral de detección del flujómetro utilizado) y  $0,42 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Cerca de 80 caracoles se observaron ingresando a los tres tipos de parcelas dispuestas en el arroyo, registrándose en todas las parcelas que tenían carroña y en todas aquellas utilizadas como control (sin señuelo) pero sólo en tres de las cinco que tenían lechuga. La cantidad de caracoles que ingresaron en las parcelas no se vio afectada por el tipo de señuelo ofrecido, ni por la ausencia del mismo ( $F_{2,12} = 0,128$ ,  $p = 0,881$ ). En el tiempo de residencia en cada parcela no se detectó un efecto debido a los bloques ( $F_{4,6} = 0,560$ ,  $p = 0,697$ ) ni tampoco se observaron diferencias entre los distintos tratamientos ( $F_{2,6} = 1,727$ ,  $p = 0,256$ ,



Fig. 5.8 A). La frecuencia de caracoles que ingresaron desde aguas arriba del señuelo o desde aguas abajo no difirió para ninguno de los tres tratamientos (test de Chi-cuadrado ( $X^2$ ),  $p > 0,5$  en todos los casos, Fig. 5.8 B). Ningún caracol se acercó tanto hasta la lechuga como para intentar consumirla y sólo tres de los 30 caracoles que ingresaron a las parcelas que tenían carroña ingirieron este recurso.



**Figura 5.8.** Detección de carroña. **A.** Medias retransformadas ( $\pm$  IC 95%) del tiempo de residencia de los caracoles en las parcelas con cada tipo de señuelo. **B.** Frecuencias de caracoles que ingresaron a las parcelas aguas arriba o aguas abajo del señuelo y resultados de las comparaciones mediante el test de Chi-cuadrado. 0: control; L: lechuga; C: carroña.

#### 5.4. DISCUSIÓN

Individuos de un amplio rango de tallas de *P. canaliculata* fueron registrados en frecuencias superiores al 50%, como consumidores aparentes de la carroña, debido a la observación de activos movimientos radulares y mandibulares sobre la misma, al menos cuando ésta fue provista en condiciones de laboratorio como única fuente de alimento. Los caracoles adultos fueron los que mostraron mayor aceptación de este recurso.

La relación encontrada entre la variación ontogenética y la tasa de ingestión de carroña coincide con lo descrito para el ramoneo de lechuga (Tamburi & Martín, 2009b) y la colecta pedal superficial (Capítulo 2), existiendo una disminución en las tasas de ingestión de alimento con el aumento de tamaño del caracol. El bajo grado de explicación detectado para el modelo obtenido probablemente se deba a una subestimación en la carroña consumida, sobre todo de los caracoles más pequeños debido a su menor consumo absoluto y a que la cantidad de carroña provista en cada acuario fue independiente del tamaño de los caracoles. Esto también explicaría el aumento en las diferencias entre el porcentaje de consumidores aparentes y de consumidores reales a medida que disminuye el tamaño de los caracoles.

A partir de los resultados obtenidos, se observa que un neonato de 5 mm de largo de conchilla presentó una tasa de ingestión de carroña de  $0,11 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  mientras que para un juvenil de 25 mm de talla este valor fue casi cuatro veces menor ( $0,03 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) y para un adulto de 45 mm, cinco veces menor ( $0,02 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ).

El consumo activo de carroña permitió a los caracoles juveniles alcanzar tasas de crecimiento superiores en la primera semana del experimento, en

relación a los caracoles que no disponían de alimento. Si bien en la segunda semana la ingestión mostró un notable aumento y después retornó a valores similares a los de la primera semana, se evidenció en una mayor tasa de crecimiento recién en la última semana del experimento. Las más altas tasas de ingestión en la segunda semana podrían representar el tiempo necesario para aclimatarse, ante el pasaje de una dieta basada en lechuga (que contiene un 8,9% de proteína; Granval & Gaviola, 1991) a una dieta con un mayor contenido proteico (cerca al 20%; Izquierdo Córser *et al.*, 2000). El posterior decrecimiento de las últimas dos semanas indicaría que aún no pudieron completar la digestión intracelular en el hepatopáncreas de lo ingerido en las semanas previas. Podría ser que esta aclimatación represente el tiempo que se necesita para la expresión de las diversas proteasas presentes en el tracto digestivo de *P. canaliculata*. En esta especie, la actividad de dichas enzimas fue importante (Godoy *et al.*, 2013) pero se trataba de caracoles criados bajo una dieta con un alto contenido proteico y que además, en los días previos a las experiencias fueron alimentados exclusivamente con un alimento artificial con 40% de proteínas

El consumo exclusivo de alimentos de alto contenido proteico de origen animal no permitió que juveniles de *P. canaliculata* crecieran a tasas tan altas como las alcanzadas cuando éstos fueron alimentados con lechuga. Este comportamiento coincide con lo mencionado por Estebenet & Cazzaniga (1992) para neonatos de la misma especie. En *Pomacea urceus* (Müller, 1774), si bien la presencia de proteína animal en la dieta produce un aumento significativo en el crecimiento, este efecto positivo no tiene una relación lineal con el incremento de contenido proteico del alimento (Ramnarine, 2004). Estos resultados pueden

deberse no sólo a la menor digestibilidad que presenta una dieta con componentes proteicos exclusivamente de origen animal (Mendoza *et al.*, 2002) sino también al costoso procesamiento que las proteínas requieren para su asimilación (Mendoza *et al.*, 1999; Ramnarine, 2004), por lo que la mayor eficiencia del crecimiento se obtiene con dietas que combinan balanceadamente proteínas de origen animal y vegetal (Mendoza *et al.*, 2002). Por otro lado, el hecho de que las proteasas presentes en las diferentes partes del sistema digestivo de *P. canaliculata*, no trabajen en óptimas condiciones de temperatura en caracoles criados a 25 °C como los de este experimento (Godoy *et al.*, 2013) también podría ser otro factor que influya negativamente. Si bien las tasas de ingestión estimadas para la carroña fueron de baja magnitud, en relación al consumo de lechuga, se observó una importante aceptación de la carroña propuesta aún ante una alta disponibilidad de lechuga. Comparando caracoles de tallas similares, las tasas de ingestión de carroña cuando fue administrada sola o acompañada de lechuga, representaron 2,8 y 0,7%, respectivamente, de la ingesta diaria de lechuga *ad libitum* (Tamburi & Martín, 2009b). En presencia de recursos tróficos preferidos como las macrófitas el consumo de carroña fue cuatro veces menor y al menos en un mediano plazo, no fue suficiente como para generar un mayor crecimiento. Ante la ausencia de dichos recursos, la carroña les permitió crecer, principalmente incrementando su masa corporal entre un 15 y un 34% con respecto a los caracoles en ayuno.

A la temperatura de desarrollo de los experimentos en el laboratorio (25 °C) después de 24 h, la carroña provista se encontraba en un estado bastante similar al estado fresco del momento de su colocación. En cambio, cuando la carroña estuvo disponible en el acuario a lo largo de una semana, se encontraba en un

estado de baja turgencia y con una cobertura mucilaginosa. A pesar de estas diferencias en el estado y el grado de descomposición, las tasas de ingestión resultaron similares para ambos experimentos, indicando que la consistencia de la carroña no es un obstáculo para su consumo.

En el experimento en el ambiente natural, las condiciones de velocidad de corriente y de temperatura del agua permanecieron dentro de los rangos en los cuales los caracoles pueden desarrollar normalmente sus actividades (Seuffert *et al.*, 2010; Seuffert & Martín, 2012; Capítulo 3). La ausencia de diferencias en la atracción de los caracoles ante los dos señuelos ofrecidos y las parcelas vacías indicaría una ausencia de reacción ante las ofertas tróficas y una ausencia de preferencia entre los diferentes señuelos. Las frecuencias similares registradas para los caracoles que ingresaron a las parcelas desde aguas arriba o abajo del señuelo indican que la detección a distancia no sería el mecanismo de detección de la carroña. Si bien, este mecanismo ha sido descrito para la detección de plantas acuáticas (Estebenet, 1995) y de individuos conespecíficos (Takeichi *et al.*, 2007) en condiciones de aguas quietas en laboratorio, en el caso de la carroña, la detección se debería a mecanismos de desplazamiento aleatorio. Este caracol tampoco puede detectar presas a distancia, sino que las oportunidades de consumo se dan por medio de la detección por contacto directo con ellas y cuya frecuencia está relacionada en parte con sus altas velocidades de desplazamiento (Kwong *et al.*, 2009). Cuando, natural o artificialmente, se sumergieron puestas de huevos de *P. canaliculata*, la respuesta fue muy rápida y en pocos minutos, varios caracoles fueron registrados consumiendo las mismas (Capítulo 6), lo que indica una detección a distancia. Quizás, a pesar de las bajas velocidades de corriente registradas en el arroyo, el prácticamente nulo grado de descomposición de la

carroña propuesta como señuelo (Muhametsafina *et al.*, 2014), hizo que ésta presentara un olor de muy baja intensidad, dificultando su detección aun en cercanías del señuelo.

En condiciones de laboratorio en las que los recursos disponibles se limitaban a carroña combinada o no con lechuga, los caracoles consumieron activamente la carroña. En el campo, ante la gran diversidad de recursos que pueden estar disponibles para ser consumidos por *P. canaliculata* (Capítulo 2, Capítulo 3, Capítulo 4, Capítulo 6) y no siendo éste un carroñero especialista, es probable que la detección a distancia de la carroña no sea un factor tan determinante, como ocurre en aquellos organismos que dependen en gran parte o de manera total del consumo de carroña para su crecimiento y desarrollo (por ejemplo: *Buccinanops globulosum*; Daleo *et al.*, 2005). Quizás, dado el amplio espectro trófico de *P. canaliculata*, en términos energéticos le resulte más beneficioso el aprovechamiento de cualquier recurso encontrado en el recorrido natural de búsqueda de sitios para oviposición, de sustratos para ventilación, de un consorte o de macrófitas sumergidas, que la búsqueda específica de un recurso diferente a las macrófitas. Los recursos casualmente encontrados pueden significar un aporte significativo en la dieta sin implicar un gasto energético extra de búsqueda.

A pesar de que la disponibilidad de carroña es impredecible y altamente variable a lo largo del tiempo, el ser humano podría llegar a ser un facilitador de carroña (Daleo *et al.*, 2005). En varias oportunidades, se han visualizado envases de agroquímicos en los arroyos del sudoeste bonaerense habitados naturalmente por *P. canaliculata* y una vez, se observó la realización de una fumigación aérea en cercanía de uno de ellos (observación personal). Estos residuos y productos

químicos pueden causar importantes mortalidades de peces y otros organismos al menos en sectores localizados de los mismos (La & Cooke, 2011), aumentando notablemente la disponibilidad de este recurso.

Hasta el momento, sólo unos pocos estudios se centraron en la dieta natural de *P. canaliculata*, y dos de ellos mencionan la presencia de restos de animales en contenidos estomacales, pero en ambos casos con una muy baja representación (Kwong *et al.*, 2010; Ocon *et al.*, 2013). El consumo de material de origen animal ha sido registrado espontáneamente en algunos cuerpos de agua naturalmente habitados (observación personal, comunicación personal P.R. Martín; Fig. 5.9). Por lo tanto, el estudio de la dieta natural de este ampulárido dentro de su rango nativo ayudaría a conocer el grado de participación de la carroña como recurso trófico y además, permitiría determinar su importancia como un factor influyente en los procesos de invasión de esta especie. Además, el consumo de estadios indefensos de distintos organismos, como pupas de insectos, huevos (Capítulo 6), y de organismos vulnerables (de escaso tamaño, débiles o con carencia de refugio) puede representar una influencia negativa para poblaciones no sólo de invertebrados (Cedeño-León & Thomas, 1983; Darwich *et al.*, 1989; Kwong *et al.*, 2009) sino también de vertebrados (Alonso & Castellanos, 1949, Cazzaniga & Estebenet, 1984; Aditya & Raut, 2001; Karraker & Dudgeon, 2014) cuyos efectos deberían ser evaluados.



**Figura 5.9.** Consumos espontáneos de carroña. **A.** Caracoles adultos ramoneando partes de un ave muerta (arroyo Guaminí, Buenos Aires). **B.** Caracol adulto ingiriendo restos de músculo columelar adheridos al opérculo de un caracol muerto (Embalse Río Tercero, Córdoba).



## CAPÍTULO 6

### CANIBALISMO DE HUEVOS

#### 6.1. INTRODUCCIÓN

Las puestas de huevos de *Pomacea canaliculata* se caracterizan por ser depositadas por encima del nivel del agua, sobre diferentes sustratos como piedras, tallos u hojas emergentes (Heras *et al.*, 1998; Pizani *et al.*, 2005) o cualquier tipo de superficie firme que se encuentre fuera del agua. Probablemente dicha estrategia sea, en ésta y demás especies de *Pomacea*, resultado de las importantes presiones selectivas ejercidas por los depredadores acuáticos (Snyder & Snyder, 1971; Turner, 1998; Tiecher *et al.*, 2013).

La predación intraespecífica, generalmente denominada canibalismo, se encuentra ampliamente distribuida dentro del reino animal, pero recién en las últimas décadas se comenzó a prestar atención a ella (Fox, 1975; Polis, 1981). El canibalismo toma la forma usualmente de la predación por parte de individuos adultos sobre individuos menores o en fases del ciclo de vida de escasa o nula protección, como pueden ser los estadios de muda, los individuos recién nacidos o los huevos. Puntualmente, el canibalismo de huevos se ha registrado en la mayoría de los grupos de organismos ovíparos (Polis, 1981) y probablemente su consumo se deba a su fácil captura, al alto valor nutritivo que los caracteriza y a que rara vez resultan tóxicos (Orians & Janzen, 1974). El consumo de huevos subacuáticos pertenecientes a otras familias de caracoles de agua dulce ha sido registrado para diversos ampuláridos (Cedeño-Leon & Thomas, 1983; Cazzaniga, 1990; Aditya & Raut, 2001, 2002; Kwong *et al.*, 2009).

Sin embargo, los huevos de *P. canaliculata* y sus congéneres son muy peculiares ya que no sólo presentan una coloración de advertencia o aposemática sino que contienen diferentes compuestos defensivos (Heras *et al.*, 2008; Dreon *et al.*, 2010, 2013; Frassa *et al.*, 2010) que se supone pueden ser causa parcial de la carencia de predadores naturales (Snyder & Snyder, 1971; Yusa, 2001). El canibalismo de huevos en ampuláridos se ha registrado sólo en condiciones de laboratorio y dichos registros han sido de naturaleza más bien anecdótica (Alonso & Castellanos, 1949; Cazzaniga & Estebenet, 1984; Tiecher *et al.*, 2013). Hasta el momento sólo un estudio se focalizó en este tema de manera experimental en *Pomacea maculata* (Perry, 1810) (Horn *et al.*, 2008).

Dada la capacidad de *P. canaliculata* de utilizar diversos materiales como recursos tróficos alternativos o complementarios al consumo habitual de macrófitas (Capítulo 3, Capítulo 4, Capítulo 5), no se descarta que el consumo de sus propios huevos sea un ejemplo más de dichas capacidades alimenticias y que ello ocurra de manera frecuente en los ambientes naturales. Si bien para ninguna población de animales los propios huevos pueden representar un recurso trófico básico, el canibalismo de huevos puede representar una estrategia alternativa a nivel individual cuando hay escasez o ausencia de otros recursos.

Los objetivos de este capítulo fueron registrar la ocurrencia del canibalismo de huevos en una población natural de *P. canaliculata* del sudoeste bonaerense y observar si existía algún tipo de preferencia entre puestas de distinta edad. Además, por medio de experimentos de laboratorio se estudió el efecto del consumo de huevos y sus restos, como un recurso trófico alternativo, en la eficiencia de crecimiento de caracoles juveniles y adultos de *P. canaliculata*.

## 6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.2.1. Registro en el campo y observación de preferencias

Durante el desarrollo de las observaciones de ritmo diario de la colecta pedal superficial (Capítulo 3) llevadas a cabo en la población del arroyo El Huáscar (Sección 1.3) se realizaron observaciones sistemáticas de actividades superficiales y subsuperficiales. Diez parcelas flotantes (96 x 48 cm, colocadas a 10-30 cm de las orilla y a lo largo de 30 m del arroyo) fueron observadas durante 27 horas (nueve períodos de observación de una hora de duración cada uno cada tres horas). En cada período de observación, dos personas registraban tres veces las actividades en cada parcela (es decir, en cada hora de observación cada 20 minutos la parcela se observaba 3 veces, cada vez durante 1 minuto y 45 segundos; Capítulo 3). En las observaciones llevadas a cabo el 8 de diciembre de 2011, a las 8.30 h se detectó un incremento en el nivel del agua, respecto del período de observación anterior, de aproximadamente 5 cm, lo que provocó la inmersión natural de gran cantidad de puestas que habían sido depositadas sobre los tallos de las plantas presentes en la orilla. Tanto durante ese período de observación como en los siguientes, se registró sobre las puestas sumergidas la presencia de varios individuos de *P. canaliculata*, efectuando activos movimientos radulares y mandibulares sobre ellas (Fig. 6.1).

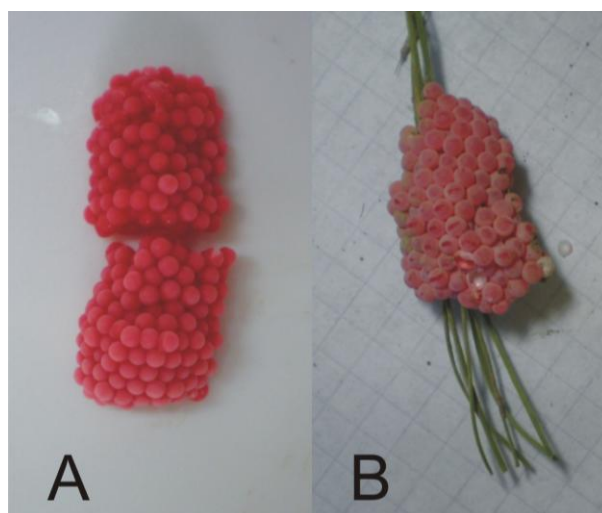


**Figura 6.1.** Adulto de *P. canaliculata* atacando una puesta de huevos depositada en el tallo de *Eleocharis bonariensis* en el arroyo El Huáscar.

La planta predominante era *Eleocharis bonariensis* cuyos tallos eran utilizados frecuentemente como sitio de oviposición. Al momento de las observaciones, la otras especies de caracoles presentes en el arroyo fueron *Chilina parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Chilinidae), *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae) y *Physa acuta* (Draparnaud, 1805) (Physidae). La temperatura del agua durante esas observaciones accidentales fue de  $25,2 \pm 4,4$  °C.

A raíz de estas observaciones accidentales se diseñó un experimento en el mismo arroyo para cuantificar la ocurrencia del canibalismo de huevos y testear el efecto de la edad de la puesta en su utilización como recurso trófico. Para ello, el 28 de diciembre de 2011 en los alrededores del sitio de estudio se cortaron tallos de *Eleocharis bonariensis* sobre los cuales había puestas de diferentes edades, tanto frescas como viejas. Como puestas de huevos frescas fueron consideradas aquellas en las cuales la cáscara de los huevos y el moco que rodea a cada uno de ellos aún se encontraba blando y húmedo, otorgándole a la puesta un color

rosa brillante (Fig. 6.2 A) e indicando que ésta había sido depositada en la noche previa a la observación (Turner, 1998; Pizani *et al.*, 2005). Las puestas de huevos consideradas como viejas fueron aquellas en las que se observaba el moco ya seco, las cáscaras de los huevos se encontraban endurecidas y no había una evidencia visual del consumo del fluido perivitelino por parte de los embriones (Heras *et al.*, 1998), asumiendo que tenían entre 1 y 7 días de depositadas, por lo cual la apariencia visual de la puesta era de un color rosa opaco (Fig. 6.2 B).



**Figura 6.2.** Puestas de huevos de *P. canaliculata* **A.** Puesta fresca. **B.** Puesta vieja.

Al costado de cada una de las 10 parcelas del estudio de la colecta pedal superficial, se colocaron una puesta fresca y una vieja en el fondo del arroyo. Las observaciones comenzaron una hora después de haber colocado las puestas y siguieron el mismo patrón de observaciones que el planteado para el estudio de la colecta pedal superficial (Capítulo 3). Durante tres períodos de observación (8.30, 11.30 y 14.30 h) se registró el porcentaje de masas de huevos atacadas de cada edad y se compararon mediante el test exacto de Fisher. Al finalizar las observaciones del otro estudio, los caracoles debajo de cada parcela fueron recolectados manualmente en dirección aguas arriba, para estimar la densidad de

caracoles presentes en el arroyo. En cada período de observación se estimó la intensidad del ataque de las puestas de huevos como la media del número de caracoles observados en cada puesta dividido por el número de caracoles recolectados en cada parcela. La intensidad del ataque para cada tipo de puestas (frescas y viejas) se comparó mediante una prueba *t* para muestras apareadas sólo para los períodos observacionales de las 8.30 y 11.30 h.

### **6.2.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles y adultos**

Para estudiar los efectos del canibalismo de huevos en las tasas de crecimiento de *P. canaliculata*, caracoles juveniles y adultos fueron mantenidos bajo tres dietas diferentes: sólo lechuga (L), sólo huevos (H) y sin alimento (0).

Todos los caracoles fueron originarios del arroyo El Huáscar (Sección 1.3). Los juveniles fueron obtenidos a partir de la cría de neonatos provenientes de puestas de ese arroyo. Los adultos y las puestas de huevos que serían ofrecidas como alimento fueron recolectados en febrero de 2012 directamente del arroyo. Dichas puestas de huevos ( $n = 20$ ), que por su coloración se asumió habían sido depositadas en la semana previa (mínimo 1 día, máximo 7 días), fueron congeladas en el laboratorio a una temperatura de  $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Todos los caracoles fueron mantenidos en condiciones estandarizadas (Sección 1.4).

Las dietas experimentales fueron aplicadas a caracoles juveniles de largo de conchilla entre 14 y 17 mm (LC) y a caracoles adultos de 34 a 50 mm LC durante 4 semanas en acuarios individuales de vidrio de 3 l de capacidad bajo iguales condiciones que las de mantenimiento (Sección 1.4) sólo que no se les agregó  $\text{CaCO}_3$  al agua. Cada acuario presentaba en el fondo una malla plástica cuadrículada (1 mm x 1 mm), separada 2 cm del fondo para evitar el potencial

consumo de heces. Las puestas de huevos fueron provistas en trozos pequeños (de entre 10 y 20 huevos). Tanto la lechuga (tratamiento L) como los huevos (tratamiento H) fueron mantenidos en exceso de lo consumido y en el caso de los huevos, en una cantidad conocida considerando su peso fresco.

Durante el desarrollo del experimento, cada viernes los acuarios se lavaban y se realizaba el cambio de agua, al mismo momento que se registraba el largo de la conchilla (LC, mm) y el peso vivo (PV, g) de los caracoles.

Las tasas específicas de crecimiento calculadas en función del largo de la conchilla (TLC,  $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) y del peso vivo (TPV,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) fueron calculadas semanalmente como la diferencia entre los valores finales e iniciales, dividido por el valor inicial. Al final de cada experimento se estimó el peso seco de las partes blandas (PSPB, g; sin conchilla ni opérculo) y el peso seco de la conchilla y del opérculo (PSCO, g).

Al final de cada semana, los restos de huevos que no habían sido consumidos fueron recolectados con un colador y posteriormente escurridos y pesados para estimar, por diferencia con la cantidad administrada, el peso de los huevos consumidos. Para considerar los posibles efectos de hidratación, el peso de los huevos fue corregido por un factor obtenido a partir del peso escurrido de una cantidad similar de huevos después de permanecer sumergidos durante una semana en acuarios control ( $n = 8$ ), en ausencia de caracoles. Las tasas específicas de ingestión de huevos (TEI,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) se estimaron como el peso de los huevos consumidos dividido por el peso vivo (PV) de cada semana.

Dado que el experimento con los caracoles juveniles no se llevó a cabo de forma simultánea con el de los adultos, cada grupo de caracoles fue analizado separadamente. Los largos (LC) y pesos vivos (PV) tanto iniciales como finales

fueron comparados mediante pruebas  $t$  para muestras apareadas para las tres dietas propuestas (L, H y 0). Las tasas específicas de crecimiento (TLC y TPV) y los valores finales de las diversas variables consideradas (LC, PV, PSPB, PSCO) fueron comparados mediante ANOVAs; en los casos en los que el ANOVA resultó significativo, las medias de cada dieta se compararon con una prueba  $t$  (DMS). Algunas variables, para las cuales se rechazó la hipótesis de igualdad de varianzas (test de Levene,  $p < 0,05$ ), fueron transformadas; en las variables en las cuales ninguna de las transformaciones habituales logró mejorar su comportamiento respecto de los supuestos del ANOVA, las comparaciones se realizaron mediante un test no paramétrico de Kruskal-Wallis seguido por pruebas  $t$  para varianzas no iguales.



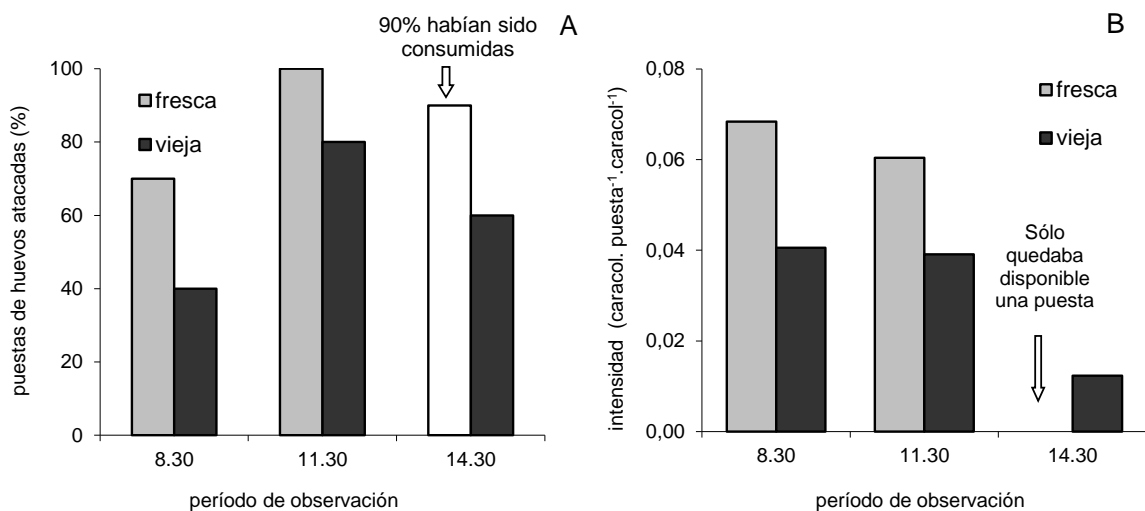
## 6.3. RESULTADOS

### 6.3.1. Registro en el campo y observación de preferencia

En las observaciones no sistemáticas, tras la inmersión natural de las puestas a las 8.30 h en una de las 10 parcelas se registró a un caracol con activos movimientos radulares y mandibulares sobre una de las tantas puestas sumergidas. En la siguiente observación (11.30 h), dicha puesta estaba siendo atacada por entre uno y cuatro caracoles de manera simultánea. Además, en esa observación, otra puesta fue atacada en otra parcela por hasta dos caracoles al mismo tiempo. En la observación de las 14.30 h, se observaron cinco y un caracol, respectivamente, atacando las puestas mencionadas anteriormente. En ambos casos, las dos puestas atacadas fueron puestas frescas, probablemente depositadas la noche previa a las observaciones. Una de las puestas se encontraba solo parcialmente sumergida y parte de la conchilla de los caracoles atacantes y de sus cefalopodios emergían frecuentemente durante los ataques.

En la observaciones sistemáticas planeadas a raíz de las observaciones anteriormente mencionadas, se detectaron en el mismo arroyo caracoles de un amplio rango de tallas (entre 25 y 45 mm de largo de conchilla) atacando principalmente las puestas frescas dentro de la primera hora posterior a la inmersión. Dichas observaciones se realizaron aun en presencia de otros recursos tróficos y con caracoles ramoneando macrófitas y realizando la colecta pedal superficial (Capítulo 3). Durante los primeros dos períodos observacionales, las puestas frescas fueron más frecuentemente atacadas que las viejas (Fig. 6.3 A), aunque no se encontraron diferencias significativas (test exacto de Fisher, 8.30 h:  $p = 0,370$  y 11.30 h:  $p = 0,474$ ). Las puestas frescas fueron desintegradas por la actividad de los caracoles durante el primer y segundo

período de observación. En la última observación (14.30 h), nueve de las 10 puestas frescas colocadas habían desaparecido, observándose algunos huevos sueltos en sólo dos de ellas; en general pocos caracoles fueron registrados sobre las puestas viejas (Fig. 6.3 B). La intensidad de ataque de las puestas frescas no difirió significativamente de la de las viejas, tanto en la observación de las 8.30 h como en la de las 11.30 h (prueba  $t$  para muestras apareadas  $t_9 = 1,938$ ,  $p = 0,085$  y  $t_9 = 0,853$ ,  $p = 0,416$ , respectivamente). La cantidad de caracoles registrados simultáneamente atacando una puesta de huevos varió entre uno y seis. Ninguna de las demás especies de caracoles o de peces presentes en el arroyo mostraron interés por las puestas, ya que no se observaron ataques de ningún tipo.



**Figura 6.3.** Ocurrencia del canibalismo de huevos en un ambiente natural. **A.** Frecuencia (%) de ataques sobre puestas de huevos frescas y viejas sumergidas en los diferentes períodos de observación. **B.** Medias de la intensidad de ataque (cantidad de caracoles.puesta<sup>-1</sup>.caracol<sup>-1</sup>) en cada período de observación.

### 6.3.2. Eficiencia de crecimiento de juveniles y adultos

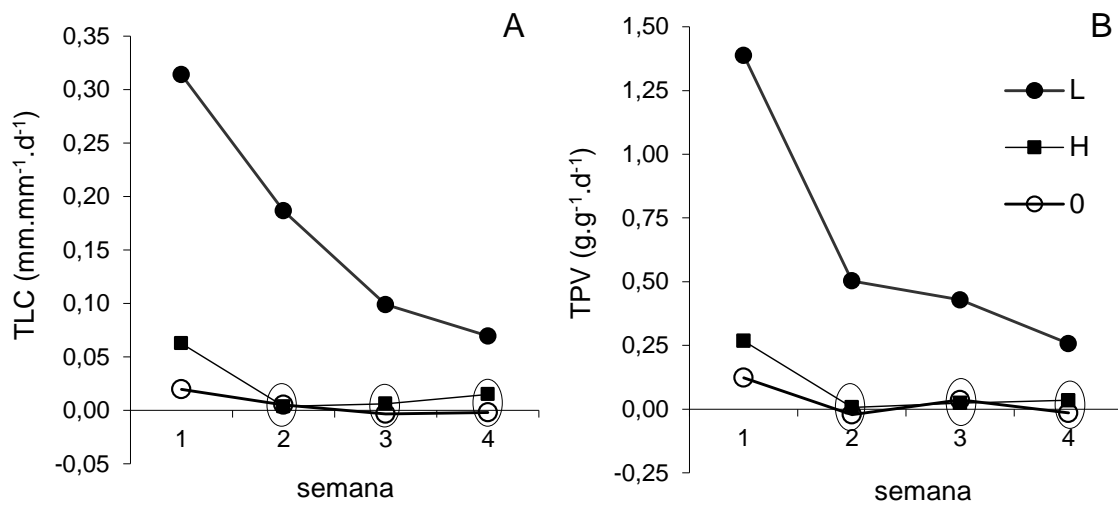
Ninguno de los caracoles murió durante el desarrollo del experimento. Los largos de conchilla y los pesos vivos de los caracoles juveniles no mostraron diferencias entre los tratamientos al momento del inicio del experimento ( $F_{2,27} = 1,285$ ,  $p = 0,293$  y  $F_{2,27} = 1,082$ ,  $p = 0,353$ , respectivamente). Todos los caracoles juveniles, inclusive aquellos que fueron criados en ausencia de alimento, crecieron significativamente tanto en largo como en peso vivo (pruebas  $t$  para muestras apareadas,  $p < 0,01$ ). Las tasas diarias de crecimiento en largo y en peso de cada una de las cuatro semanas, TLC y TCP, resultaron significativamente diferentes para los tres tratamientos tróficos (Tabla 6.1).

**Tabla 6.1.** Resultados de los tests de Kruskal-Wallis para las tasas de crecimiento de los caracoles juveniles en relación al largo (TLC, mm. mm<sup>-1</sup>. d<sup>-1</sup>) y al peso vivo (TPV, g. g<sup>-1</sup>. d<sup>-1</sup>) bajo los tres tratamientos tróficos de cada semana.

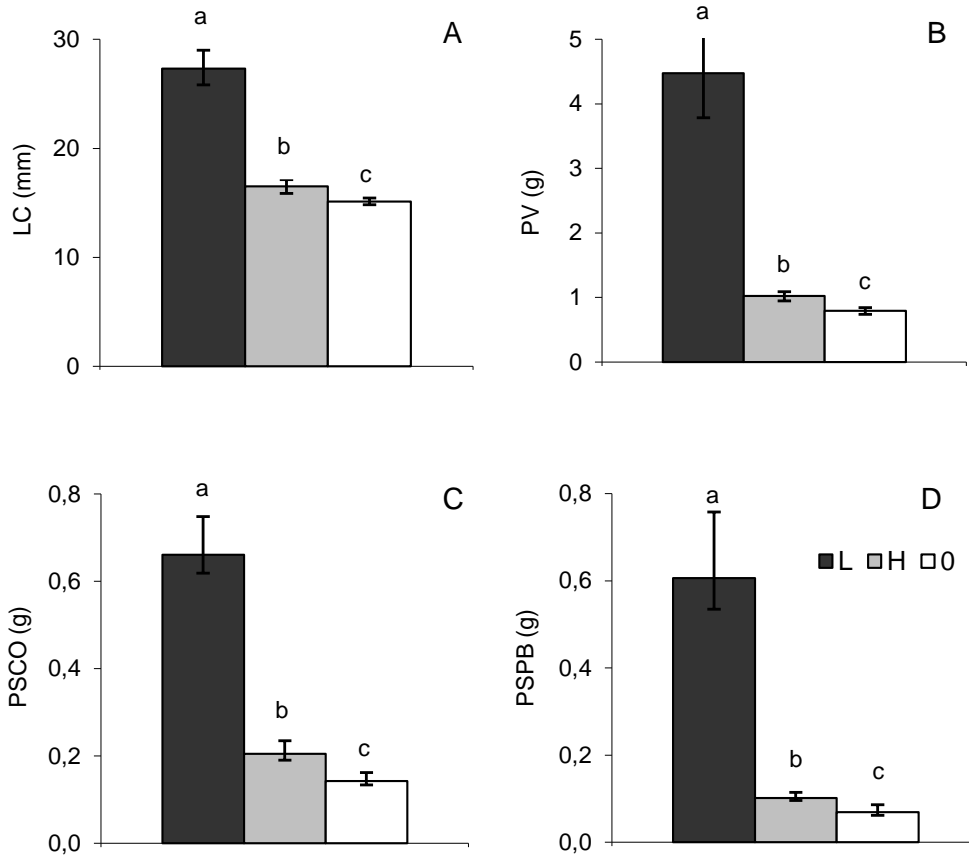
Semana	TLC		TPV	
	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p
1	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 32,222	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 35,867	p < 0,001
2	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 28,418	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 31,085	p < 0,001
3	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 28,972	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 29,935	p < 0,001
4	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 25,538	p < 0,001	X <sup>2</sup> <sub>3</sub> = 29,350	p < 0,001

Durante la primera semana, los caracoles que fueron alimentados con huevos, crecieron entre cuatro y dos veces más rápido, en largo y peso vivo, respectivamente en relación a los caracoles sin alimento, pero menos que aquellos caracoles alimentados con lechuga. En las siguientes semanas, las tasas de los caracoles juveniles alimentados con huevos no difirieron de aquellos que carecían de alimento, excepto para la tasa de crecimiento en peso (TCP) de la

última semana (Fig. 6.4). Completadas las cuatro semanas de duración del experimento, los largos y pesos vivos finales de los caracoles juveniles alimentados con huevos resultaron significativamente superiores, 9 y 29 %, que los de los caracoles criados sin alimento ( $F_{2,27} = 308,782$ ,  $p < 0,001$ ) pero inferiores de aquellos alimentados con lechuga ( $F_{2,27} = 333,617$ ,  $p < 0,001$ ; Figs. 6.5 A, B). Tanto el peso seco de las partes blandas (PSPB) como el de la conchilla y opérculo (PSCO) mostraron un patrón equivalente respecto de las diferencias significativas entre tratamientos ( $F_{2,27} = 685,084$ ,  $p < 0,001$  y  $F_{2,27} = 611,119$ ,  $p < 0,001$ , respectivamente), aunque las diferencias relativas con los caracoles que fueron criados sin alimento fueron mayores (43 y 46%, respectivamente; Figs. 6.5 C, D).



**Figura 6.4.** Medias de las tasas diarias de crecimiento de los juveniles bajo los tres tratamientos alimenticios para cada una de las semanas. L: lechuga; H: huevos; 0: sin alimento. Las medias marcadas dentro de una elipse no difirieron significativamente (prueba  $t$  para varianzas no iguales,  $p < 0,05$ ). **A.** Tasa de crecimiento relativa al largo de la conchilla (TLC) **B.** Tasa de crecimiento relativa al peso vivo (TPV).

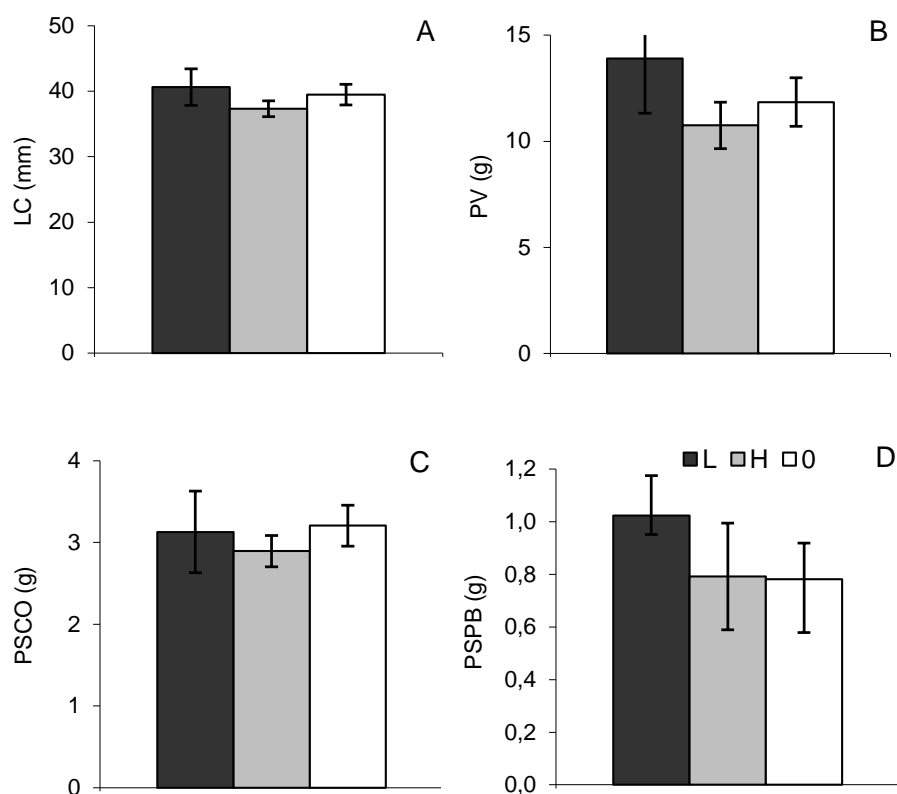


**Figura 6.5.** Medias retransformadas ( $\pm$  IC 95%) de las variables biométricas finales de los juveniles bajo los tres tratamientos alimenticios. L: lechuga; 0: sin alimento; H: huevos. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre medias (prueba *t*, DMS  $p < 0,05$ ). **A.** Largo de la conchilla (LC). **B.** Peso vivo (PV). **C.** Peso seco conchilla y opérculo (PSCO). **D.** Peso seco partes blandas (PSPB). LC y PV fueron transformadas recíprocamente, PSPB y PSCO fueron transformadas logarítmicamente.

En el caso de los caracoles adultos, los largos y pesos iniciales difirieron marginalmente entre los caracoles de los distintos tratamientos ( $F_{2,27} = 3,319$ ,  $p = 0,051$ ;  $F_{2,27} = 3,161$ ,  $p = 0,058$ , respectivamente). Los caracoles asignados al tratamiento de lechuga como alimento fueron más grandes y más pesados que los asignados al tratamiento de huevos (prueba *t*, DMS desprotegido;  $p < 0,05$ ).

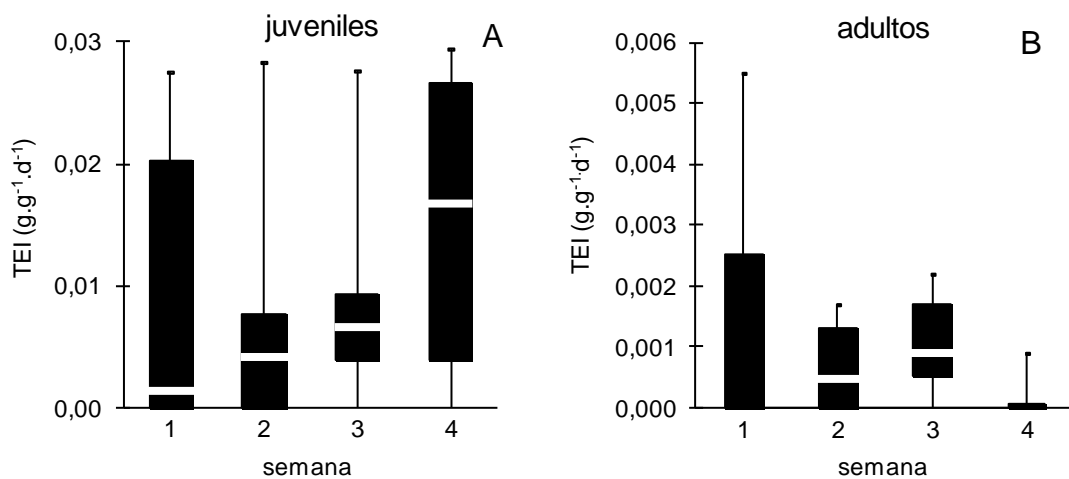
Después de las cuatro semanas de duración del experimento, los únicos caracoles adultos que crecieron fueron aquellos alimentados con lechuga y sólo lo hicieron en peso vivo (prueba *t* para muestras apareadas,  $p = 0,035$ ). Los adultos

bajo los restantes tratamientos tróficos no crecieron ni en largo ni en peso vivo (prueba  $t$ ,  $p > 0,200$ ). Sin embargo, los largos y pesos vivos finales mostraron diferencias significativas entre los distintos tratamientos aunque no muy marcadas para la primera variable (LC:  $F_{2,27} = 3,677$ ,  $p = 0,039$ ; PV:  $F_{2,27} = 4,618$ ,  $p = 0,019$ , respectivamente) con el mismo patrón que el descrito para las mismas variables al inicio del experimento (Figs. 6.6 A, B). Los pesos secos de las conchillas y de las partes blandas no se vieron afectados por los diferentes tratamientos tróficos ( $F_{2,27} = 0,795$ ,  $p = 0,462$  y  $F_{2,27} = 2,961$ ,  $p = 0,069$ , respectivamente; Figs. 6.6 C, D).



**Figura 6.6.** Medias ( $\pm$  IC 95%) de las variables biométricas finales de los adultos bajo los tres tratamientos alimenticios. L: lechuga; H: huevos; 0: sin alimento. **A.** Largo de la conchilla (LC). **B.** Peso vivo (PV). **C.** Peso seco conchilla y opérculo (PSCO). **D.** Peso seco partes blandas (PSPB). LC y PV fueron transformadas recíprocamente; PSCO y PSPB fueron transformadas logarítmicamente.

Las tasas específicas de ingestión de huevos (TEI,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) registradas para los caracoles juveniles resultaron ser más altas que las obtenidas para los caracoles adultos (Fig. 6.7). En los juveniles se evidenció un aumento en las TEI entre la primer y la cuarta semana, y se observó que en las primeras dos semanas éstas no fueron significativamente diferentes de cero (probablemente esto se deba a la presencia de tasas con valores negativos en algunos individuos) y si superaron al cero en la tercera y cuarta semana (prueba  $t$  para muestras independientes,  $n = 10$ ,  $p < 0,009$  y  $p < 0,007$ , respectivamente). Para los caracoles adultos no fue posible detectar un patrón claro en las tasas de ingestión a lo largo del experimento y se estimó que sólo resultaron significativamente distintas de cero en la segunda y tercera semana (prueba  $t$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0,030$  y  $p < 0,007$ , respectivamente).



**Figura 6.7.** Gráficos de cajas y brazos para las tasas específicas de ingestión de huevos (TEI,  $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) de cada semana del experimento. Línea blanca: mediana; caja negra: rango intercuartílico; barras: valores extremos. **A.** Juveniles. **B.** Adultos.

#### 6.4. DISCUSIÓN

Las observaciones de ataques de *P. canaliculata* sobre puestas de huevos conespecíficos que habían quedado sumergidas naturalmente representan el primer registro en el campo de este tipo de comportamiento en la familia Ampullariidae. Respecto de las puestas artificialmente sumergidas, las frescas fueron muy atacadas y resultaron disgregadas en gran parte en un lapso de pocas horas por los intensos ataques sufridos por parte de los caracoles. Estos ataques fueron detectados aún ante la presencia de macrófitas acuáticas y de material orgánico en la superficie del agua, cuyo consumo por parte de los caracoles fue observado.

La predación de huevos de otros caracoles de agua dulce es probablemente un comportamiento común en los ampuláridos (por ejemplo: Cedeño-Leon & Thomas, 1983; Cazzaniga & Estebenet, 1984; Cazzaniga, 1990, Aditya & Raut, 2001, 2002). En particular *P. canaliculata* fue observada en condiciones de laboratorio devorando puestas de huevos de cinco especies distintas de caracoles de agua dulce (Kwong *et al.*, 2009) aunque en todos esos estudios mencionados, las puestas de huevos consumidas eran gelatinosas y naturalmente subacuáticas.

El canibalismo de huevos aparece como un comportamiento normal en *Asolene platae* (Maton, 1811), que a diferencia de las especies de *Pomacea*, presenta masas de huevos gelatinosas y subacuáticas (Tiecher *et al.*, 2013). El canibalismo de huevos en acuarios dentro del laboratorio fue reportado para *P. maculata* (Alonso & Castellanos, 1949) y para *P. canaliculata* (Cazzaniga & Estebenet, 1984) pero no es claro si estos registros ocurrieron por encima o por debajo del nivel del agua. En diversos experimentos y durante la cría de caracoles



se ha observado cómo algunas puestas de huevos que se encontraban en los bordes de acuarios pequeños (fuera del agua) con una hembra o una pareja de *P. canaliculata* fueron consumidas parcialmente (observación personal). Si bien las hembras de *P. canaliculata* salen fuera del agua a oviponer en promedio 1,4 veces por semana (Albrecht *et al.*, 1996) el ataque de puestas por encima del nivel del agua en ambientes naturales debería ser muy poco frecuente, ya que la probabilidad de encuentro con una masa de huevos depende principalmente de que una hembra salga del agua por el mismo lugar que el utilizado por otra hembra para la oviposición. Sin embargo, Snyder & Snyder (1971) observaron que las hembras de *Pomacea paludosa* (Say, 1829) al soltarse del sustrato sobre el cual ovipusieron, solían desprender otras puestas de huevos previamente depositadas en el mismo lugar o muy cerca.

En las observaciones llevadas a cabo en el campo, las puestas sumergidas no fueron atacadas por ningún otro caracol ni tampoco por peces presentes en el arroyo, como *Jennynsia multidentata*. Tampoco se observaron ataques de animales terrestres sobre las puestas de huevos que se encontraban por encima del nivel agua. Las conspicuas puestas de *Pomacea* spp. rara vez son atacadas por predadores, lo que ha sido atribuido principalmente a su poca palatabilidad y a su coloración aposemática (Snyder & Snyder, 1971; Dreon *et al.*, 2010, 2013; Frassa *et al.*, 2010). Las hormigas de fuego (*Solenopsis geminata*) y algunos caracoles de tierra son de los pocos organismos que han sido observados alimentándose de los huevos de *Pomacea* (Yusa 2001; Ng & Tan, 2011). Por el contrario, *P. canaliculata* ataca sus propias puestas de huevos de manera rápida e insistente, tanto en condiciones controladas de laboratorio como en su ambiente natural, aun cuando otras fuentes de alimento se encuentran disponibles. El

canibalismo de puestas de huevos sumergidas experimentalmente también fue observado para *P. maculata*, aún en presencia de lechuga (Horn *et al.*, 2008).

La predación bajo el agua, incluyendo al canibalismo, no fue muy evidente para puestas de huevos de *P. paludosa* que fueron experimentalmente sumergidas en dos lagos de Florida (Turner, 1998). Según nuestros resultados de campo, el canibalismo de huevos en poblaciones naturales no es tan infrecuente como se pensaba hasta el momento y depende en gran medida de las fluctuaciones en el nivel del agua, hechos que suceden con una alta frecuencia en los cuerpos loticos del área de estudio pero son poco predecibles (Pizani *et al.*, 2005). Además de estas fluctuaciones, las lluvias intensas, los vientos fuertes y la actividad de diversos organismos, como por ejemplo las aves vadeadoras, pueden no sólo hacer caer las puestas despegándolas de su sustrato, sino también tumbar los sustratos usados para la oviposición de modo de que éstas queden sumergidas. Estas situaciones probablemente son muy frecuentes en cursos de agua como El Huáscar, donde prácticamente el único sustrato disponible para la oviposición es *Eleocharis bonariensis*, un pequeño junco, de no más de 15 cm de alto, con tallos muy blandos y flexibles.

El canibalismo de huevos tiene un efecto significativo en el crecimiento de los caracoles juveniles pero no de los adultos, aunque también consumieron los huevos. Los juveniles criados con huevos como único alimento crecieron más que aquellos que no fueron alimentados, pero significativamente menos que los caracoles que fueron alimentados con lechuga *ad libitum*, indicando que los huevos podrían servir como un recurso trófico alternativo aunque de baja calidad nutritiva. Esto resulta extraño ya que tanto los huevos como los embriones son usualmente considerados como recursos tróficos altamente nutritivos y

energéticos (Orians & Janzen, 1974). Probablemente, esta diferencia se deba a las peculiares propiedades antinutritivas y neurotóxicas de las proteínas perivitelinas de los huevos de *P. canaliculata* (Dreon *et al.*, 2010, 2013; Frassa *et al.*, 2010). El efecto positivo del canibalismo de huevos en las tasas de crecimiento en relación a los caracoles mantenidos sin alimento fue significativo solo para la primera semana pero sus consecuencias en tamaño y biomasa se mantuvieron a lo largo de todo el experimento.

El aumento en las tasas de ingestión de huevos registrado para los juveniles durante el transcurso del experimento probablemente se deba al incremento en el tiempo que éstos permanecieron sin ningún otro alimento alternativo, pero ese aumento en la ingestión pareció ser balanceado por una baja asimilación. Sin embargo, es necesario desarrollar otras investigaciones más específicas para poner a prueba esta hipótesis.

Las tasas específicas de ingestión de huevos para los juveniles resultaron cerca de ocho veces más altas que las obtenidas para los adultos, hecho que pueda entenderse en términos del decrecimiento ontogenético en las tasas de ingestión específicas descritas tanto para el ramoneo, mediante la utilización de las mandíbulas y la rádula, de recursos tróficos de origen vegetal (Tamburi & Martín, 2009b) y de origen animal (Capítulo 5), como para la captura de material particulado mediante la colecta pedal superficial (Capítulo 2). Considerando caracoles de tamaños similares, las tasas de ingestión específicas de huevos resultaron cerca de 100 veces menores que las obtenidas cuando el alimento ofrecido era lechuga (Tamburi & Martín, 2009b) y cerca de siete veces menores que las tasas de ingestión de carroña (Capítulo 5). La presencia de compuestos defensivos secundarios y de altos contenidos de materia seca son factores que

reducen las tasas de alimentación de *P. canaliculata* sobre las macrófitas (Wong *et al.*, 2010; Morrison & Hay, 2011a; Qiu *et al.*, 2011) y probablemente las perivitelinas y las cáscaras limiten también el consumo de huevos.

La inmersión continua de las puestas de huevos de *Pomacea* afecta negativamente la viabilidad y la tasa de desarrollo embrionario, aunque a pesar de esto son capaces de resistir hasta dos semanas de inmersión sin que se produzca una pérdida total de la puesta (Turner, 1998; Pizani *et al.*, 2005; Horn *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2012). Sin embargo el canibalismo puede cambiar dramáticamente esta situación. Horn *et al.* (2008), a partir de observaciones llevadas a cabo en puestas de *P. maculata* experimentalmente sumergidas en acuarios con un caracol adulto y en presencia de lechuga, atribuyeron un 99% de reducción en la supervivencia de los caracoles recién nacidos al canibalismo de huevos. En las observaciones propias llevadas a cabo en el campo y anteriormente descritas, nueve de las 10 puestas sumergidas se encontraron desintegradas después de siete horas de exposición al ataque de hasta seis caracoles en simultáneo. En ausencia de caracoles que ataquen las puestas y en condiciones de laboratorio, las puestas frescas pierden su integridad de una manera más lenta y con menor frecuencia (solo nueve de 21 puestas se desintegraron espontáneamente después de una inmersión de al menos un día, Pizani *et al.*, 2005). Aún si los huevos no fueran comidos o destruidos por los movimientos radulares o mandibulares por parte de los caracoles, los huevos separados de la puesta permanecerían en el fondo o serían arrastrados por la corriente; sería poco probable que volvieran a quedar expuestos al aire, aún si el nivel del agua descendiera, lo que los haría completamente inviables (Pizani *et al.*, 2005).

El canibalismo de huevos o al menos la ingestión de los huevos no eclosionados y los restos de huevos en *P. canaliculata* ocurre probablemente de manera frecuente. El ataque de las puestas de huevos depende principalmente de su inmersión, pero los restos de huevos y los huevos no eclosionados que naturalmente caen al agua son recursos tróficos que probablemente están disponibles durante gran parte de la estación reproductiva y también algún tiempo después. Pareciera que siempre que *P. canaliculata* se encuentra con huevos o sus restos, se alimenta de ellos rápidamente y al menos los caracoles juveniles pueden sacar un beneficio de ellos, al menos a corto plazo y sobre todo cuando otros recursos son escasos o están ausentes. Estos beneficios parecen disminuir con el tiempo pero sus efectos pueden ser duraderos en ambientes pobres en recursos tróficos. Individuos jóvenes de *P. canaliculata* parecieran ser relativamente inmunes a los compuestos defensivos que contienen sus huevos y que actúan como agentes disuasivos para la mayoría de los potenciales predadores. Por lo tanto, en períodos de escasez trófica, estos caracoles pueden tomar ventaja de la energía previamente retenida por otros miembros de la población.

Diversos efectos negativos denso-dependientes han sido descritos para *P. canaliculata* y podrían ser responsables de la regulación en el tamaño y la densidad de las poblaciones (Cazzaniga & Estebenet, 1988; Tanaka *et al.*, 1999; Yoshida *et al.*, 2013). La competencia por consumo cuando el alimento es un recurso limitante ha sido propuesta como uno de los principales mecanismos que subyace a estos efectos (Yoshida *et al.*, 2013) aunque el amplio espectro trófico y los diferentes mecanismos para capturar alimento que esta especie posee pueden disminuir las interacciones competitivas. Otros posibles efectos denso-

dependientes podrían ser la interferencia directa entre individuos y la interferencia indirecta por acumulación de sustancias de desecho o inhibitorias (Estebenet & Martín, 2002; Tellarini & Martín, 2013). Por otro lado, el canibalismo de huevos en *P. canaliculata* puede jugar un importante rol en la denso-dependencia negativa, tal como fue propuesto para otros caracoles como *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Baur, 1988). Cuando las densidades de caracoles son altas, muchas de las puestas de huevos que son temporalmente sumergidas y que sin sufrir ataques podrían llegar a eclosionar en un alto porcentaje, se pueden perder completamente afectando negativamente el reclutamiento (Horn *et al.*, 2008). Aunque a largo plazo el canibalismo no puede representar un recurso trófico basal para ninguna población animal, si puede tener importantes consecuencias en la dinámica poblacional.

## CAPÍTULO 7

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

La gran diversidad de estrategias tróficas desarrolladas por *Pomacea canaliculata*, tanto a nivel de mecanismos de obtención de alimento como de fuentes de recursos tróficos, probablemente es una de las causas de su amplia expansión por fuera de su rango nativo, llegando a ser un exitoso invasor, citado entre las 100 peores especies invasoras del mundo (Lowe *et al.*, 2000; Luque *et al.*, 2014). Su principal efecto negativo ha sido registrado sobre cultivos acuáticos y plantas sumergidas o flotantes, debido al voraz consumo de macrófitas que caracteriza a este grupo de caracoles (Estebenet, 1995; Qiu & Kwong, 2009; Tamburi & Martín, 2009b; Morrison & Hay, 2011c).

En relación a los mecanismos alternativos de obtención de alimento la colecta pedal superficial ha sido registrada para un amplio rango de tallas de *P. canaliculata* (Capítulo 2). La diversidad de recursos registrados como alimento, tanto en el laboratorio como en las diferentes observaciones del campo (Capítulo 2; Capítulo 3; Capítulo 4), la gran flexibilidad y la eficiencia de este mecanismo de obtención de alimento indican su gran importancia, ciertamente inadvertida hasta el momento debido a su ocurrencia mayormente nocturna.

La presencia de un ritmo diario de este mecanismo trófico en ambientes naturales se caracteriza por un mayor nivel de actividad durante las horas de oscuridad, sobre todo durante las primeras horas de oscuridad. La ausencia de luz sobre la superficie del agua, probada también en condiciones de laboratorio, parecería ser el principal factor disparador masivo de este mecanismo, que presenta además una gran flexibilidad para destinar el menor tiempo posible a

esta actividad, ante diferentes situaciones (térmicas, de disponibilidad, etc.) bajo condiciones diurnas. Todo esto puede ser interpretado como una respuesta de evitación de predadores visuales, principalmente aves malacófagas, debido al gran riesgo que corren los caracoles mientras realizan el embudo, por el tiempo que dedican a este mecanismo y por la importante exposición de sus partes blandas (Capítulo 2, Capítulo 3, Capítulo 4).

La colecta pedal superficial fue descrita para un amplio rango térmico (20-35°C, Capítulo 3), que coincide en gran medida con el rango térmico de actividad normal de estos caracoles (Seuffert *et al.*, 2010). La temperatura sería un factor que influye principalmente en relación a la eficiencia de captura del material disponible en la superficie del agua.

Hasta el momento, las escasas observaciones de la colecta pedal superficial de *P. canaliculata* fueron registradas principalmente en aguas quietas de acuarios, pero este mecanismo es común en arroyos y canales de poca velocidad de corriente. En condiciones de laboratorio se registró que la captura de alimento presente en la superficie del agua corriente ocurre hasta velocidades que no superen los 0,12 m. s<sup>-1</sup> (Capítulo 3). Por lo tanto, este sería otro factor influyente pero de baja importancia, ya que si bien este caracol es capaz de resistir altas velocidades de corriente durante periodos de tiempo cortos, los sitios en los que habitualmente se lo encuentra no superan los 0,15 m. s<sup>-1</sup> (Seuffert & Martín, 2012).

Este mecanismo también dependerá de la estructura del hábitat, especialmente de la presencia de sustratos emergentes para que los caracoles puedan utilizar como soporte para llevar a cabo la colecta pedal superficial (Capítulo 2, Capítulo 3). La presencia de macrófitas emergentes ha sido



considerada como una importante característica del hábitat de *Pomacea* spp. por su utilización como sustrato para ventilar el pulmón y también para la oviposición (Karunaratne *et al.*, 2006; Seuffert & Martín, 2010; Kyle *et al.*, 2011). A pesar de ser en general poco palatables (Carlsson *et al.*, 2004; Burlakova *et al.*, 2009), bajo ciertas condiciones, también serían importantes desde un punto de vista trófico, ya que les permitirían acceder al neuston y a los materiales de la superficie.

La habilidad descrita para explotar el neuston y los materiales asociados a la superficie del agua mediante la formación de embudos no sólo podría representar una alternativa trófica ante la ausencia de macrófitas preferidas sino que también puede ser un importante complemento que permitiría a las hembras alcanzar la madurez sexual en un tiempo menor (Tamburi & Martín, 2009a; Capítulo 4).

*Pomacea canaliculata* es capaz de persistir luego de la desaparición de los recursos que permitieron su crecimiento poblacional (Carlsson *et al.*, 2004). La búsqueda de recursos tróficos alternativos parece ser otra estrategia, dado su amplio espectro de consumo de materiales, algunos de ellos de disponibilidad impredecible y variable. Por lo tanto, las probabilidades de encontrar dicho recursos tróficos en los ambientes naturales depende en gran medida de la posibilidad de ser detectados (Daleo *et al.*, 2005). Aparentemente, no existiría una detección a distancia de la carroña (Capítulo 5), pero sí existiría para sus propios huevos, evidenciado en la rapidez en que varios caracoles se acercaron a las puestas una vez que éstas fueron sumergidas (Capítulo 6). Quizás los huevos son un recurso ya conocido por la mayor frecuencia con que pueden encontrarlos y la respuesta sea distinta en relación a la disponibilidad de merluza, recurso que seguramente nunca antes habían contactado.

El consumo de carroña no parece tener una limitante en cuanto al tamaño de los caracoles y su ingestión en presencia de recursos preferidos indica que también puede ser un recurso complementario, aunque en el mediano plazo no se observó un efecto sobre el crecimiento, al menos cuando la disponibilidad de macrófitas fue alta (Capítulo 5). El consumo de huevos no eclosionados y de restos de huevos en *P. canaliculata* probablemente ocurra con una alta frecuencia, ya que éstos pueden caer naturalmente sobre la superficie del agua, además de las probables inmersiones debidas a cambios en el nivel de agua de los arroyos.

Si bien el consumo de ambos recursos fue menor en relación al consumo de lechuga, ante la escasez o ausencia de recursos preferidos como las macrófitas, tanto la carroña como los huevos pueden ser utilizados como un recurso trófico alternativo que permita el crecimiento de los caracoles (Capítulo 5, Capítulo 6). A pesar de que el aprovechamiento de los recursos energéticos y nutricionales en los huevos, obtenidos y elaborados por otros individuos, no pueden constituir el alimento básico para una población, si pueden representar una ventaja a nivel individual en momentos de escasez trófica y resultar también un mecanismo de competencia intraespecífica.

#### Relevancia de la colecta pedal superficial

Si bien la colecta pedal superficial parece ser un mecanismo de obtención de alimento exclusivo de los ampuláridos, otro linaje de cenogastrópodos de agua dulce, los vivipáridos, también han desarrollado un mecanismo de alimentación complementaria, pero con una base anatómica muy diferente. Éstos últimos presentan un ctenidio que, además de su función respiratoria, se encarga de la

captura de partículas de materia orgánica suspendida y de plancton mediante filtración. Además desarrollaron un surco ciliado para el transporte de los alimentos capturados para hacerlos llegar hasta cercanías de la cabeza (Dillon, 2000). Entre los gasterópodos de agua dulce, los vivipáridos aparecen en segundo lugar, en tamaño, después de los ampuláridos. Tal vez, la evolución independiente de mecanismos de alimentación complementaria en estos dos linajes les ha permitido a ambos grupos alcanzar sus grandes tamaños. Curiosamente, el uso de estos mecanismos alternativos de alimentación también aumentan con el tamaño corporal, tanto en el vivipárido *Bellamyia* (Olden *et al.*, 2013) como en *Pomacea* (Capítulo 2).

La captura de materiales superficiales también debería ser considerada en las interpretaciones de evidencias indirectas del consumo de recursos tróficos, por ejemplo en estudios a través de isótopos estables que sólo asumen el consumo de macrófitas y perifiton y en algunos casos detritos (García *et al.*, 2006; López van Oosterom *et al.*, 2013, Marchese *et al.*, 2014; Rodrigues *et al.*, 2014) y en las vías de bioacumulación de toxinas (Berry & Lind, 2009), pesticidas (Coat *et al.*, 2009) y metales pesados (Leady & Gottgens, 2001; Deng *et al.*, 2008; Frakes *et al.*; 2008; Vega *et al.*, 2012).

### Implicancias como invasor

La capacidad de los ampuláridos de establecer poblaciones en cuerpos de agua que carecen de macrófitas sumergidas y flotantes (Capítulo 4) y de persistir a pesar de los catastróficos cambios provocados por su voraz consumo de macrófitas son importantes para determinar los impactos producidos en el mediano y largo plazo (EFSA, 2014; Horgan *et al.*, 2014), sobre todo en sitios

invasivos, dado que podrían implicar cambios de índole irreversible. Dichas capacidades pueden explicarse por la utilización de recursos tróficos alternativos después de la erradicación de la mayor parte de la biomasa de macrófitas. Probablemente estos caracoles, aún en bajas densidades, impidan también el rebrote de macrófitas palatables y, eventualmente podrían agotar el banco de semillas e impedir la recolonización a partir de otras fuentes. Además, es probable que estos caracoles también sean capaces de contrarrestar los esfuerzos para restaurar la vegetación acuática (Burlakova *et al.*, 2009) y de incrementar la dominancia de algunas macrófitas no palatables a través de su consumo diferencial (Tamburi & Martín, 2009a; Horgan *et al.*, 2014).

#### Efectos sobre otros organismos y comunidades

El consumo masivo de macrófitas sumergidas y flotantes por *P. canaliculata* produce cambios en el estado de los cuerpos de agua donde habita, pasando de un estado de "aguas claras" dominado por macrófitas, a un estado de "aguas turbias" dominado por el fitoplancton (Carlsson *et al.*, 2004). Durante este proceso, la abundancia de macrófitas sumergidas llega hasta niveles muy bajos, e incluso hasta pueden ser erradicadas debido a su intenso consumo que, además, produce un aumento en la disponibilidad de nutrientes en el agua. Esta eutroficación favorece el aumento en la concentración del fitoplancton disminuyendo la luz que llega hasta el fondo, situación que también colabora en el impedimento de recuperación de las macrófitas. Por un lado, estas condiciones pueden favorecer el incremento en la disponibilidad de neuston debido a que la mayor fertilidad del agua puede beneficiar el rápido crecimiento de los helechitos y las lentejas de agua (Hasan & Chakrabarti, 2009; Kutschera & Niklas, 2014),

además de aumentar la densidad de organismos planctónicos (Södergren, 1987; Marshall & Gladyshev, 2009). Estas nuevas condiciones de disponibilidad de otros recursos tróficos pueden ser ampliamente aprovechadas por *P. canaliculata* gracias a la capacidad de realizar la colecta pedal superficial.

Las altas tasas de consumo logradas por *P. canaliculata* mediante la colecta pedal superficial (Capítulo 2), si bien es poco probable que alteren la disponibilidad del neuston, en poblaciones muy densas quizás afecten su composición. La mayor intensidad de esta actividad en horas de la noche puede producir un consumo diferencial y tener un mayor efecto en organismos facultativos del neuston, que se mueven diariamente hacia la superficie del agua (Marshall & Gladyshev, 2009), sobre todo, aquellos que lo hacen durante la noche para evitar ser atacados por predadores visuales (Burks *et al.*, 2002).

Por otro lado, la predación interespecífica de puestas de huevos subacuáticas en caracoles de agua dulce, puede representar una importante ventaja competitiva para algunos de ellos (Turner *et al.*, 2007). Si bien las puestas de huevos del género *Pomacea* son aéreas, las posibilidades de encontrarlas sumergidas son muy altas debido a las importantes fluctuaciones en el nivel del agua de los arroyos. Además, estas puestas son capaces de resistir hasta dos semanas de inmersión, sólo produciendo efectos negativos en la viabilidad y en el desarrollo (Turner, 1998; Pizani *et al.*, 2005; Horn *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2012). Si bien el canibalismo de huevos en *Pomacea paludosa* (Say, 1829), la especie típica de Florida, no es común (Turner, 1998), algunos pantanos de esa zona han sido invadidos por *P. canaliculata* y *Pomacea maculata* (Perry, 1810) (Rawlings *et al.*, 2007; Morrison & Hay, 2011b; EDDMapS, 2013). Dado que el canibalismo de huevos se ha registrado en ambas especies invasoras (Horn *et al.*, 2008;

Capítulo 6), por lo tanto la probabilidad de predación de huevos interespecífica no es nula. En este caso, las interacciones mediadas por el consumo de huevos pueden ser marcadamente asimétricas, afectando negativamente las tasas de eclosión del caracol nativo. Efectos similares podrían aparecer sobre las masas de huevos de *Pila* spp., cuyo sitio de oviposición se caracteriza por ser muy cercano a la superficie del agua (Bahl, 1928; Cowie, 2002), ya que tanto *P. maculata* como *P. canaliculata* han sido reportados como invasores en su rango nativo del sudeste asiático. La predación de puestas de huevos podría sumarse a otras ventajas competitivas de este último invasor, y afectar negativamente la reproducción y las densidades poblacionales del caracol nativo *Pila scutata* (Mousson, 1849) (Chaichana & Sumpan, 2014).

Además, en el límite austral de la distribución de su rango nativo, *P. canaliculata* y *P. maculata* frecuentemente coexisten en los mismos cuerpos de agua con *Pomacea scalaris* (d'Orbigny, 1835). Las puestas de huevos de ésta última especie difieren de las de sus congéneres en que sus huevos, de forma poliédrica, se agrupan en la puesta de un modo mucho más compacto (Bonetto & Ezcurra de Drago, 1966; Wu *et al.*, 2011) y además presentan una cáscara calcárea de mayor grosor (Ituarte, 2010; comunicación personal P.R. Martín). Estas peculiaridades podrían ser interpretadas como una estrategia defensiva ante la predación por sus propios congéneres de hábitos caníbales si resultan sumergidas.

#### Tolerancia a efectos antrópicos en ambientes naturales

No solo los cambios producidos por los mismos caracoles pueden alterar la disponibilidad de macrófitas y promover la utilización de fuentes alternativas de

alimento. Por ejemplo, la importante expansión de la actividad ganadera en cercanías de cuerpos de agua del sudoeste bonaerense ha favorecido la dispersión de especies arbóreas invasoras como la acacia (Giorgi *et al.*, 2014). Otras especies arbóreas como el álamo, el tamarisco (Natale *et al.*, 2008) y el sauce (Zalba & Villamil, 2002), han invadido la zona de distribución natural de *P. canaliculata*, haciéndose muy abundantes en ciertos tramos de los arroyos del área de estudio (observación personal). La sombra producida por estos árboles afecta negativamente a las macrófitas sumergidas, hasta hacerlas desaparecer (Giorgi *et al.*, 2014), acabando con una fuente trófica y de refugio para diversos organismos acuáticos (Giorgi *et al.*, 2005). Además, en los casos de especies caducas, las hojas caídas durante el otoño representan un ingreso de materia orgánica que aumenta la turbidez y disminuye la disponibilidad de oxígeno para organismos acuáticos (Feijoó *et al.*, 2012) y altera la diversidad de algas asociadas a la superficie de sustratos sumergidos (Sánchez Caro *et al.*, 2012). Todos estos cambios antrópicos pueden ser resistidos por *P. canaliculata* (Giorgi *et al.*, 2014) quien persiste probablemente mediante la utilización de mecanismos y fuentes alternativas de alimentación y la utilización del oxígeno atmosférico.

### Conclusiones finales

En general, *P. canaliculata* ha sido citada principalmente como un caracol macrofitófago cortador (*shredder*) (Dillon, 2000; Cowie, 2002) aunque otros autores lo han propuesto como un herbívoro raspador (*scraper*) (por ejemplo: Merrit *et al.*, 2002; Ezcurra de Drago *et al.*, 2007; Zilli *et al.*, 2008). Si bien las macrófitas aparecen como el recurso preferido de *P. canaliculata*, sus tasas de ingestión pueden resultar muy variables entre distintas macrófitas acuáticas,

prefiriendo aquellas especies exóticas en relación a las nativas, por su mayor palatabilidad (Morrison & Hay, 2011b). Además, en ausencia de otras opciones tróficas, el consumo de macrófitas no cultivadas puede afectar negativamente el crecimiento, la fecundidad e inclusive la supervivencia del caracol, por su menor valor nutricional y su mayor contenido de defensas químicas en relación a las especies cultivadas (Morrison & Hay, 2011c; Qiu *et al.*, 2011).

Probablemente, la baja palatabilidad o la presencia de defensas químicas y físicas en las macrófitas nativas, han evolucionado como estrategias para evitar su consumo por parte de los ampuláridos (Morrison & Hay, 2011c). En respuesta a esta situación, probablemente los caracoles se vieron obligados a ampliar y diversificar su dieta. Las evidencias reunidas hasta el momento muestran a este caracol más bien como un oportunista, que consume recursos muy variados en tipos y orígenes cuando se encuentran disponibles y, en muchos casos, en una frecuencia muy alta. El estudio de la dieta natural no sólo ayudaría a indicar el real grado de participación de estos y otros recursos disponibles en los ambientes naturales, conociendo como afectan al desarrollo de una población, sino también a predecir mejor los sitios susceptibles de invasión y los posibles impactos sobre diversos componentes de los ecosistemas invadidos.



## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ADITYA, G. & S.K. RAUT (2001) Food of the snail, *Pomacea bridgesi*, introduced in India. *Current Science*, 80: 919-921.
- ADITYA, G. & S.K. RAUT (2002) Destruction of *Indoplanorbis exustus* (Planorbidae) eggs by *Pomacea bridgesi* (Ampullariidae). *Molluscan Research*, 22: 87-90.
- ALBRECHT, E.A., N.B. CARREÑO & A. CASTRO-VAZQUEZ (1996) A quantitative study of copulation and spawning in the South American apple-snail *Pomacea canaliculata* Lamarck (Prosobranchia, Ampullariidae). *The Veliger*, 39: 142-147.
- ALONSO, A.S & Z.J. AGEITOS DE CASTELLANOS (1949) Algunos datos sobre alimentación de las ampularias. *Notas del Museo de La Plata*, 14 (Zoología, 115): 31-34, 4 láminas.
- ANDREWS, E.B. (1965) The functional anatomy of the gut of the prosobranch gastropod *Pomacea canaliculata* and of some other pilids. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 145(1): 19-36.
- APHA (1998) Standard methods for the examination of water and wastewater. *American Public Health Association*, vol. 20.
- BAHL, K.N. (1928) On the reproductive processes and development of *Pila globosa* (Swainson). Part I, Copulation and oviposition. *Memoirs of the Indian Museum*, IX: 1-11.
- BAKER, P., F. ZIMMANCK & S.M. BAKER (2010) Feeding rates of an introduced freshwater gastropod *Pomacea insularum* on native and nonindigenous aquatic plants in Florida. *Journal of Molluscan Studies*, 76: 138-143.

- BAUR, B. (1988) Population regulation in the land snail *Arianta arbustorum*: density effects on adult size, clutch size and incidence of egg cannibalism. *Oecologia*, 77(3): 390-394.
- BENNETTS, R.E., M.W. COLLOPY & J.A. RODGERS (1994) The snail kite in the Florida Everglades: a food specialist in a changing environment. In: *Everglades: the ecosystem and its restoration* (S.M. Davis & J.C. Ogden, eds), pp. 507-532. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida.
- BERRY, J.P. & O. LIND (2010). First evidence of “paralytic shellfish toxins” and cylindrospermopsin in a Mexican freshwater system, Lago Catemaco, and apparent bioaccumulation of the toxins in “tegogolo” snails (*Pomacea patula catemacensis*). *Toxicon*, 55, 930-938.
- BONETTO, A.A. & I. EZCURRA DE DRAGO (1966) Notas malacológicas IV. 8) Moluscos paranenses en aguas uruguayas y del sur del Brasil. 9) Notas sobre desoves de algunos gasterópodos dulceacuícolas. *Physis*, 26 (71): 121-137.
- BOYER, P. & M. REY (1926) Acclimatation et ponte de l’*Ampullaria australis* d’Orbigny. *Comptes Rendus de l’Association Française pour l’Avancement des Sciences*, Lyon, 50: 406-408.
- BRENDELBERGER, H. & S. JÜRGENS (1993) Suspension feeding in *Bithynia tentaculata* (Prosobranchia, Bithyniidae), as affected by body size, food and temperature. *Oecologia*, 94: 36-42.
- BURKS, R.L., D.M. LODGE, E. JEPPESEN & T.L. LAURIDSEN (2002). Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, 47(3): 343-365.

- BURLAKOVA, L.E., A.Y. KARATAYEV, D.K. PADILLA, L.D. CARTWRIGHT & D.N. HOLLAS (2009). Wetland restoration and invasive species: apple snail (*Pomacea insularum*) feeding on native and invasive aquatic plants. *Restoration Ecology*, 17: 433-440.
- CAMPOS E., G. RUIZ-CAMPOS & J. DELGADILLO (2013) Primer registro del caracol manzano exótico *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) en México, con comentarios sobre su propagación en el bajo río Colorado. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(2): 671-675.
- CARLSSON, N.O.L & C. BRÖNMARK (2006) Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on macrophytes and periphyton in Asian wetlands. *Freshwater Biology*, 51: 695-704.
- CARLSSON, N.O.L. & J.O. LACOURSIÈRE (2005) Herbivory on aquatic vascular plants by the introduced golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in Lao PDR. *Biological Invasions*, 7: 233-241.
- CARLSSON, N.O.L, C. BRÖNMARK & L.A. HANSSON (2004) Invading herbivory: the golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology*, 85: 1575-1580.
- CAZZANIGA, N.J. (1990) Predation of *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae) on adult *Biomphalaria peregriana* (Planorbidae). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 84: 97-100.
- CAZZANIGA, N.J. & A.L. ESTEBENET (1984) Revisión y notas sobre los hábitos alimentarios de los Ampullariidae (Gastropoda). *Historia Natural*, 4: 213-224.
- CAZZANIGA, N.J. & A.L. ESTEBENET (1988) The effect of crowding on breeding *Pomacea canaliculata* (Gastropoda, Ampullariidae). *Comparative Physiology and Ecology*, 13: 89-96.

- CEDEÑO-LEÓN, A. & J.D. THOMAS (1983) The predatory behaviour of *Marisa cornuarietis* on eggs and neonates of *Biomphalaria glabrata*, the snail host of *Schistosoma mansoni*. *Malacologia*, 24: 289-297.
- CHAICHANA, R. & T. SUMPAN (2014) The potential ecological impact of the exotic snail *Pomacea canaliculata* on the Thai native snail *Pila scutata*. *ScienceAsia*, 40(1): 11-15.
- CHEESMAN, D.F. (1956) The snail's foot as a Langmuir trough. *Nature*, 178: 987-988.
- COAT, S., D. MONTI, C. BOUCHON & G. LEPOINT (2009) Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology*, 54: 1028-1041.
- COWIE, R.H. (2002) Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. Pp. 145-192, en: G. M. Baker, ed., *Molluscs as crop pests*, CABI Publishing, Wallingford, New Zealand, 576 pp.
- CUMMINS, K.W. (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18(1): 183-206.
- CUMMINS, K.W. & M.J. KLUG (1979) Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 147-172.
- CUNLIFFE M, E. HARRISON, M. SALTER, H. SCHÄFER, R.C. UPSTILL-GODDARD & J.C. MURRELL (2009) Comparison and validation of sampling strategies for the molecular microbial analysis of surface microlayers. *Aquatic Microbial Ecology*, 57: 69-77.

- DALEO, P., M. ESCAPA, J.P. ISACCH, P. RIBEIRO & O. IRIBARNE (2005) Trophic facilitation by the oystercatcher *Haematopus palliatus* (Temminick) on the scavenger snail *Buccinanops globulosum* (Kiener) in a Patagonian bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 325: 27-34.
- DARWICH, S.M., V. PY-DANIEL & L.B.L.F. MARDINI (1989) Predação e foresia (ocasional?) entre imaturos de Simuliidae (Diptera: Culicomorpha) e *Asolene (Pomella) megastoma* (Sowerby, 1825) (Mollusca: Gastropoda: Ampullaridae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 84(Supl 4): 145-148.
- DECLERK C. (1995) The evolution of suspension feeding in gastropods. *Biological Reviews*, 70: 549-569.
- DELIAGINA, T.G., & G.N. ORLOVSKY (1990) Control of Locomotion in the Freshwater Snail *Planorbis Corneus*: I. Locomotory Repertoire of the Snail. *Journal of Experimental Biology*, 152(1): 389-404.
- DEMIAN, E.S. & R.G. LUFTY (1966) Factors affecting the predation of *Marisa cornuarietis* on *Bulinus* (B.) *truncatus*, *Biomphalaria alexandrina* and *Lymnaea caillaudi*. *Oikos*, 17: 212-230.
- DENG, P.Y., W.S. SHU, C.Y. LAN & W. LIU (2008) Metal contamination in the sediment, pondweed, and snails of a stream receiving effluent from a lead/zinc mine in Southern China. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 81: 69-74.
- DI GIACOMO P.M., W.M. HAMNER, P.P. HAMNER & R. CALDEIRA (2002) Phalaropes feeding at a coastal front in Santa Monica Bay, California. *Journal of Marine Systems*, 37(1):199-212.
- DILLON, R.T. (2000). *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge University Press, Cambridge. 509 pp.

- DREON M. S., S. ITUARTE & H. HERAS (2010) The role of the proteinase inhibitor ovorubin in Apple Snail eggs resembles plant embryo defense against predation. *PLoS ONE*, 5 (12): e15059, doi:10.1371/journal.pone.0015059.
- DREON M. S., M. V. FRASSA, M. CEOLÍN, S. ITUARTE, J-W. QIU, J. SUN, P. E. FERNÁNDEZ & H. HERAS (2013) Novel animal defenses against predation: a snail egg neurotoxin combining lectin and pore-forming chains that resembles plant defense and bacteria attack toxins. *PLoS ONE*, 8 (5): e63782, doi:10.1371/journal.pone.0063782.
- EDDMapS (2013) Early Detection & Distribution Mapping System. The University of Georgia - Center for Invasive Species and Ecosystem Health. Available online at <http://www.eddmaps.org/distribution/point.cfm?id=2409900>.
- EFSA (2014) Scientific Opinion on the environmental risk assessment of the apple snail for the EU. *European Food Safety Authority Journal*, 12(4):3641.
- ESTEBENET, A.L. (1995) Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Veliger*, 38: 277-283.
- ESTEBENET, A.L. & N.J. CAZZANIGA (1992) Growth and demography of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) under laboratory conditions. *Malacological 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 & S. BURELA (2006) Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa). *Biocell*, 30: 329-335.

- ESTOY G.F. JR, Y. YUSA, T. WADA, H. SAKURAI & K. TSUCHIDA (2002a) Size and age at first copulation and spawning of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Applied Entomology and Zoology*, 37:199-205.
- ESTOY G.F. JR, Y. YUSA, T. WADA, H. SAKURAI & K. TSUCHIDA (2002b) Effects of food availability and age on the reproductive effort of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck) (Gastropoda: Ampullariidae). *Applied Entomology and Zoology*, 37: 543-550.
- EZCURRA DE DRAGO, I.E., M. MARCHESE & L. MONTALTO (2007) Benthic invertebrates. En: *The Middle Paraná River, Limnology of a Subtropical Wetland* (M.H. Iriondo, J.C. Paggi, and M.J. Parma, eds.). Pp: 251-275, 382 pp. Springer-Verlag, Berlin.
- FANG L., P.K. WONG, L. LIN, C. LAN & J.W. QIU (2010) Impact of invasive apple snails in Hong Kong on wetland macrophytes, nutrients, phytoplankton and filamentous algae. *Freshwater Biology*, 55(6): 1191-1204.
- FEIJOÓ, C., P. GANTES, A. GIORGI, J.J. ROSSO & E. ZUNINO (2012) Valoración de la calidad de ribera en un arroyo pampeano y su relación con las comunidades de macrófitas y peces. *Biología Acuática*, 27: 113-128.
- FOX, L.R. (1975) Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 87-106.
- FRAKES, R.A., T.A. BARGAR & E.A. BAUER (2008) Sediment copper bioavailability to freshwater snails in south Florida: risk implications for the Everglade snail kite (*Rostrhamus sociabilis plumbeus*). *Ecotoxicology*, 17: 598-604.

- FRASSA, M.V., M. CEOLÍN, M.S. DREON & H. HERAS (2010) Structure and stability of the neurotoxin PV2 from the eggs of the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1804(7): 1492-1499.
- GARCIA, A.M., D.J. HOEINGHAUS, J.P. VIEIRA, K.O. WINEMILLER, D.M. MARQUES & M.A. BEMVENUTI (2006) Preliminary examination of food web structure of Nicola Lake (Taim Hydrological System, south Brazil) using dual C and N stable isotope analyses. *Neotropical Ichthyology*, 4(2), 279-284.
- GIORGI, A., C. FEIJOÓ & G. TELL (2005). Primary producers in a Pampean stream: Temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation*, 14: 1699-1718.
- GIORGI A, C. VILCHES, M.C. RODRÍGUEZ CASTRO, E. ZUNINO, J. DEBANDI, S. KRAVETZ & A. TORREMORELL (2014) Efecto de la invasión de acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae)) sobre la temperatura, luz y metabolismo de un arroyo pampeano. *Acta Biológica Colombiana*, 19(1): 113-118.
- GODOY, M.S., A. CASTRO-VASQUEZ & I.A. VEGA (2013) Endosymbiotic and Host Proteases in the Digestive Tract of the Invasive Snail *Pomacea canaliculata*: Diversity, Origin and Characterization. *PloS one*, 8(6): e66689. doi:10.1371/journal.pone.0066689
- GOLDACRE R.J. (1949) Surface films on natural bodies of water. *Journal of Animal Ecology*, 18: 36-39.
- GRANVAL, N.I. & J.C. GAVIOLA (1991) *Manual de producción de semillas hortícolas: Lechuga*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
- HALWART M. (1994) The golden apple snail *Pomacea canaliculata* in Asian rice farming systems: present impact and future threat *International Journal of Pest Management*, 40(2):199- 206



- HASAN M.R. & R. CHAKRABARTI (2009) Use of algae and aquatic macrophytes as feed in small-scale aquaculture: a review (No. 531). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- HAYES, K.A., R.C. JOSHI, S.C THIENGO & R.H. COWIE (2008) Out of South America: multiple origins of non-native apple snails in Asia. *Diversity and Distributions*, 14, 701-712.
- HEILER, K.C.M., P.V. VON OHEIMB, K. EKSCHMITT & C. ALBRECHT (2008) Studies on the temperature dependence of activity and on the diurnal activity rhythm of the invasive *Pomacea canaliculata*. *Mollusca*, 26, 73-81.
- HERAS, H., C.F. GARIN, & R.J. POLLERO (1998) Biochemical composition and energy sources during embryo development and in early juveniles of the snail *Pomacea canaliculata* (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Experimental Zoology*, 280 (6): 375-383.
- HERAS, H., M.V. FRASSA, P.E. FERNÁNDEZ, C.M. GALOSI, E.J. GIMENO & M.S. DREON (2008) First egg protein with a neurotoxic effect on mice. *Toxicon*, 52(3): 481-488.
- HILL, R.W. (1980) *Fisiología animal comparada: un enfoque ambiental*. Editorial Reverté, Barcelona, España.
- HIMMELMAN, J.H. (1988) Movement of whelks (*Buccinum undatum*) towards a baited trap. *Marine Biology*, 97(4):521–531.
- HOCKELMANN, C. & M. PUSCH (2000) The respiration and filter-feeding rates of the snail *Viviparus viviparus* (Gastropoda) under simulated stream conditions. *Archiv für Hydrobiologie*, 149(4): 553-568.

HOFKIN, B.V., G.A. STRYKER, D.K. KOECH & E.S. LOKER (1991) Consumption of *Biomphalaria glabrata* egg masses and juveniles by the ampullariid snails *Pila ovata*, *Lanistes carinatus* and *Marisa cornuarietis*. *Acta Tropica*, 49: 37-44.

HORGAN F.G., A.M. STUART & E.P. KUDAVIDANAGE (2014) Impact of invasive apple snails on the functioning and services of natural and managed wetlands. *Acta Oecologica*, 54:90-100.

HORN, K.C., S.D. JOHNSON, K.M. BOLES, A.M. EVAN SIEMANN & C.A. GABLER (2008) Factors affecting hatching success of golden apple snail eggs: effects of water immersion and cannibalism. *Wetlands*, 28 (2): 544–549.

ITUARTE, S. (2010) Estudio estructural y funcional de perivitelinas de *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) y *P. scalaris* (d'Orbigny, 1835) (Architaenioglossa, Ampullariidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. Tesis n° 1070.

IZQUIERDO CÓRSER P., G. TORRES FERRARI, Y. BARBOSA DE MARTÍNEZ, E. MÁRQUEZ SALAS E & M. ALLARA CAGNASSO (2000) Análisis proximal, perfil de ácidos grasos, aminoácidos esenciales y contenido de minerales en doce especies de pescado de importancia comercial en Venezuela. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, 50: 187-194.

JOHNSON, B.M. (1952) Ciliary feeding in *Pomacea paludosa*. *Nautilus*, 66:1-5.

KARRAKER, N.E. & D. DUDGEON (2014) Invasive apple snails (*Pomacea canaliculata*) are predators of amphibians in South China. *Biological Invasions*, 1-5.

KARUNARATNE L.B., P.C DARBY & R.E BENNETTS RE (2006) The effects of wetland habitat structure on Florida apple snail density. *Wetlands*, 26(4): 1143-1150.

- KELLER, R.P., J.M. DRAKE & D.M. LODGE (2007) Fecundity as a Basis for Risk Assessment of Nonindigenous Freshwater Molluscs. *Conservation Biology*, 21: 191–200.
- KENNY J.S. (1969) Feeding mechanisms in anuran larvae. *Journal of Zoology*, 157(2): 225-246.
- KUTSCHERA U. & K.J. NIKLAS (2014) Darwin-Wallace Demons: survival of the fastest in populations of duckweeds and the evolutionary history of an enigmatic group of angiosperms. *Plant Biology*, doi: 10.1111/plb.12171.
- KWONG, K.L., R.K.Y. CHAN & J.W. QIU (2009) The potential of the invasive snail *Pomacea canaliculata* as a predator of various life-stages of five species of freshwater snails. *Malacologia*, 51: 343–356.
- KWONG K.L., D. DUDGEON, P.K. WONG & J.W. QIU (2010) Secondary production and diet of an invasive snail in freshwater wetlands: implications for resource utilization and competition. *Biological Invasions*, 12(5):1153-1164.
- KYLE C.H., A.W. KROPF & R.L. BURKS (2011) Prime waterfront real estate: Apple snails choose wild taro for oviposition sites. *Current Zoology*, 57(5): 630-641.
- LA V.T. & S.J. COOKE (2011) Advancing the Science and Practice of Fish Kill Investigations. *Reviews in Fisheries Science*, 19 (1): 21-33.
- LEADY, B.S. & J.F. GOTTGENS (2001) Mercury accumulation in sediment cores and along food chains in two regions of the Brazilian Pantanal. *Wetlands Ecology and Management*, 9: 349-361.
- LETELIER S. & S. SOTO-ACUÑA (2008) Registro de *Pomacea* sp. (Gastropoda: Ampullaridae) en Chile. *Amici Molluscarum*, 16:6-13.

- LÓPEZ VAN OOSTEROM M.V., C.S. OCÓN, F. BRANCOLINI, M.E. MAROÑAS, E.D. SENDRA & A. RODRIGUES CAPÍTULO (2013) Trophic relationships between macroinvertebrates and fish in a pampean lowland stream (Argentina). *Iheringia. Série Zoologia*, 103(1): 57-65.
- LOUDA, S.M. & K.R. MCKAYE (1982) Diurnal movements in populations of the prosobranch *Lanistes nyassanus* at Cape Maclear, Lake Malawi, Africa. *Malacologia*, 23: 13-21.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS & M. DE POORTER (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species*. The Invasive Species Specialist Group, IUCN, Auckland.
- LUQUE G.M, C. BELLARD, C. BERTELSMEIER, E. BONNAUD, P. GENOVESI, D. SIMBERLOFF & F. COURCHAMP (2014) The 100th of the world's worst invasive alien species. *Biological Invasions*, 16(5): 981-985.
- LV S., Y. ZHANG, H-X LIU, L. HU, K. YANG, P. STEINMANN, Z. CHEN, L. YING, W. JU, J. UTZINGER & X. ZHOU (2009) Invasive Snails and an Emerging Infectious Disease: Results from the First National Survey on *Angiostrongylus cantonensis* in China. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 3(2): e368. doi:10.1371/journal.pntd.0000368
- MAKI J.S. & M. HERMANSSON (1994) The dynamics of surface microlayers in aquatic environments. In: Wotton RS (ed) *The biology of particles in aquatic systems*, CRC Press, pp 161-182.

- MARCHESE M.R., M. SAIGO, F.L. ZILLI, S. CAPELLO, M. DEVERCELLI, L. MONTALTO, G. PAPORELLO & K.M. WANTZEN (2014) Food webs of the Paraná River floodplain: Assessing basal sources using stable carbon and nitrogen isotopes. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, (46): 22-30.
- MARSHALL H.G. & L. BURCHARDT (2005) Neuston: Its definition with a historical review regarding its concept and community structure. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 164(4): 429-448.
- MARSHALL H.G. & M. GLADYSHEV (2009) Neuston in Aquatic Ecosystems. En: *Encyclopedia of Inland Waters* (Likens G, ed.), Vol. 1, Elsevier Ltd, Kidlington, UK, pp: 97-102.
- MARTÍN, P.R., A.L. ESTEBENET & 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. & A.L. ESTEBENET (2002) Interpopulation variation in life-history traits of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) in southwestern Buenos Aires province, Argentina. *Malacologia*, 44: 153-163.
- MARTÍN, P.R., S. BURELA, N.E. TAMBURI; M.E. SEUFFERT, M.J. TIECHER & M.A. CARRIZO (2009) El caracol dulciacuícola *Pomacea canaliculata*, un invasor nativo, en el Sudoeste Bonaerense, en: *Ambientes y recursos naturales del sudoeste bonaerense*, EdiUNS, Bahía Blanca, pp: 367 – 379.
- MASCLAUX, H., M.E. PERGA, M. KAGAMI, C. DESVILLETES, G. BOURDIER & A. BEC (2013) How pollen organic matter enters freshwater food webs. *Limnology and Oceanography*, 58(4): 1185-1195.

- MCCLARY, A. (1964) Surface inspiration and ciliary feeding in *Pomacea paludosa* (Prosobranchia: Mesogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, 2: 87-104.
- MENDOZA, R., C. AGUILERA, J. MONTEMAYOR & G. RODRÍGUEZ (1999) Utilization of artificial diets and effect of protein/energy relationship on growth performance of the apple snail *Pomacea bridgesi* (Prosobranchia: Ampullariidae). *The Veliger*, 42: 109–119.
- MENDOZA, R., C.AGUILERA, M. HERNÁNDEZ, J. MONTEMAYOR & E. CRUZ (2002) Elaboración de dietas artificiales para el cultivo del caracol manzana (*Pomacea bridgesi*). *Revista AquaTIC*, 16.
- MERRITT, R.W., K.W. CUMMINS, M.B. BERG, J.A. NOVAK, M.J. HIGGINS, K.J. WESSELL & J.L. LESSARD (2002) Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach in the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida. *Journal of the North American Benthological Society*, 21:290–310.
- MOCHIDA, O. (1991) Spread of freshwater *Pomacea* snails (Pilidae, Mollusca) from Argentina to Asia. *Micronesica*, 3(Supplement): 51-62.
- MORRISON, W.E. & M.E. HAY (2011a) Induced chemical defenses in a freshwater macrophyte suppress herbivore fitness and the growth of associated microbes. *Oecologia*, 165: 427-436.
- MORRISON, W.E. & M.E. HAY (2011b) Feeding and growth of native, invasive and non-invasive alien apple snails (Ampullariidae) in the United States: Invasives eat more and grow more. *Biological Invasions*, 13 (4): 945-955.
- MORRISON, W.E. & M.E. HAY (2011c) Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve. *PLoS ONE* 6 (3): e17227. doi:10.1371/journal.pone.0017227.

- MOTA C., C. ALCARAZ LÓPEZ, M. IGLESIAS, M.C. MARTÍNEZ-BALLESTA & M. CARVAJAL ALCARAZ (2011) Absorción de CO<sub>2</sub> por los cultivos más representativos de la Región de Murcia. *Horticultura global*, 294: 58-63.
- MUHAMETSAFINA A., J.D. MIDWOOD, S.M. BLISS, K.M. STAMPLECOSKIE & S.J. COOKE (2014) The fate of dead fish tagged with biotelemetry transmitters in an urban stream. *Aquatic Ecology*, 48(1): 23-33.
- NATALE, E., GASKIN, J., ZALBA, S.M., CEBALLOS, M. & H. REINOSO (2008). Especies del género *Tamarix* (Tamaricaceae) invadiendo ambientes naturales y seminaturales en Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 43(1-2): 137-145.
- NG, T.H. & S.K. TAN (2011) Observations of land snails feeding on the eggs of *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Mollusca: Gastropoda). *Nature in Singapore*, 4: 79-83.
- OCÓN C., M.V. LOPEZ-VAN OOSTEROM, M.I. MUÑOZ & A. RODRIGUES-CAPÍTULO (2013) Macroinvertebrate trophic responses to nutrient addition in a temperate stream in South America. *Fundamental and Applied Limnology*, 182(1):17-30.
- OLDEN, J.D., L. RAY, M.C. MIMS & M.C. HORNER-DEVINE (2013) Filtration rates of the non-native Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) and potential impacts on microbial communities. *Limnetica*, 32(1), 107-120.
- ORIAN, G.H. & D.H. JANZEN (1974), Why are embryos so tasty? *The American Naturalist*, 108 (963): 581-592.
- PHILLIPS, C.T., M.L. ALEXANDER & R. HOWARD (2010) Consumption of eggs of the endangered fountain darter (*Etheostoma fonticola*) by native and nonnative snails. *The Southwestern Naturalist*, 55(1): 115-117.

- PIZANI, N.V., A.L. ESTEBENET & P.R. MARTÍN (2005) Effects of submersion and aerial exposure on clutches and hatchlings of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *American Malacological Bulletin*, 20 (1-2): 55-63.
- POINTIER, J.P. & J. JOURDANE (2000) Biological control of the snail hosts of schistosomiasis in areas of low transmission: the example of the Caribbean area. *Acta Tropica*, 77(1): 53-60.
- POINTIER, J.P., A. THÉRON & D. IMBERT-ESTABLET (1988) Decline of a sylvatic focus of *Schistosoma mansoni* in Guadeloupe (French West Indies) following competitive displacement of the snail host *Biomphalaria glabrata* by *Ampullaria glauca*. *Oecologia*, 75: 38-43.
- POLIS, G.A. (1981) The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 225-51.
- QIU, J.W. & K.L. KWONG (2009) Effects of macrophytes on feeding and life-history traits of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Freshwater Biology*, 54: 1720-1730.
- QIU, J.W., M.T. CHAN, K.L. KWONG & J. SUN (2011) Consumption, survival and growth in the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata*: Does food freshness matter? *Journal of Molluscan Studies*, 77 (2): 189-195.
- QUIRÓS, R., A. RENNELLA, M. BOVERI, J.J. ROSSO & A. SOSNOVSKY (2002) Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. *Ecología Austral*, 12(2): 175-185.
- RAMNARINE I.W. (2004) Quantitative protein requirements of the edible snail *Pomacea urceus* (Muller). *Journal of the World Aquaculture Society*, 35 (2): 253-256.



- RAWLINGS, T.A., K.A. HAYES, R.H. COWIE & T.M. COLLINS. (2007) The identity, distribution, and impacts of non-native apple snails in the continental United States. *BMC Evolutionary Biology*, 7:97.
- RODRIGUES, L.R., N.F. FONTOURA & D.A. MOTTA MARQUES (2014) Food-web structure in a subtropical coastal lake: How phylogenetic constraints may affect species linkages. *Marine and Freshwater Research*, 65(5):453-465.
- SÁNCHEZ CARO, A., GIORGI, A., DOYLE, S. & M. PICCININI (2012) La calidad del agua del Río Luján (Buenos Aires) y el potencial aporte del biofilm para su evaluación. *Biología Acuática*, 27: 191-208.
- SEUFFERT, M.E. & P.R. MARTÍN (2009) Influence of temperature, size and sex on aerial respiration of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from Southern Pampas, Argentina. *Malacologia*, 51 (1): 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). *Biological Invasions*, 12(6), 1695-1708.
- SEUFFERT, M.E. & P.R. MARTÍN (2012) A lentic dweller in lotic habitats: the behavior of the invasive South American apple snail *Pomacea canaliculata* in flowing water. *Aquatic Ecology*, 46(1), 129-142.
- SEUFFERT, M.E. & P.R. MARTÍN (2013) Distribution of the apple snail *Pomacea canaliculata* in Pampean streams (Argentina) at different spatial scales. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 43(2): 91-99.

- SEUFFERT M.E., S. BURELA & 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). *Journal of Thermal Biology*, 35:77–84.
- SNYDER, N.F.R. & H.A. SNYDER (1971) Defenses of the Florida Apple Snail *Pomacea paludosa*. *Behaviour*, 40 (3-4): 175-215.
- SÖDERGREN A. (1987) Origin and composition of surface slicks in lakes of differing trophic status. *Limnology and Oceanography*, 32: 1307-1316.
- STEVENS, A.J., Z.C. WELCH, P.C. DARBY & H.F. PERCIVAL (2002). Temperature effects on Florida apple snail activity: implications for snail kite foraging success and distribution. *Wildlife Society Bulletin*, 30: 75–81.
- STRICKLAND, J.D.H., & T.R. PARSONS (1968) A Practical Handbook of Seawater Analysis. *Fisheries Research Board of Canada Bulletin*, 167.
- TAKEICHI, M., Y. HIRAI & Y. YUSA (2007) A water-borne sex pheromone and trail following in the apple snail, *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies*, 73(3): 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. *Journal of Molluscan Studies*, 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.
- TAMBURI, N.E. & P.R. MARTÍN (2011) Effects of food availability on reproductive output, offspring quality and reproductive efficiency in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biological Invasions*, 13: 2351-2360

- TANAKA, K., T. WATANABE, H. HIGUCHI, K. MIYAMOTO, Y. YUSA, T. KIYONAGA, H. KIYOTA, Y. SUZUKI & T. WADA (1999) Density-dependent growth and reproduction of the apple snail, *Pomacea canaliculata*: a density manipulation experiment in a paddy field. *Researches on Population Ecology*, 41 (3): 253-262.
- TELLARINI J.F. & P.R. MARTÍN (2013) Interferencias directas e indirectas en la competencia intraespecífica de juveniles del caracol *Pomacea canaliculata*. 1er. Congreso Argentino de Malacología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), La Plata.
- THIENGO, S. C., R. O. SIMÕES, M. A. FERNANDEZ & Jr. A. MALDONADO (2013) *Angiostrongylus cantonensis* and rat lungworm disease in Brazil. *Hawai'i Journal of Medicine & Public Health: a Journal of Asia Pacific Medicine & Public Health*, 72 (6 Supl. 2): 18-22.
- TIECHER, M.J., S. BURELA & P.R. MARTÍN (2014) Mating behavior, egg laying, and embryonic development in the South American apple snail *Asolene pulchella* (Ampullariidae, Caenogastropoda), *Invertebrate Reproduction & Development*, 58: 13-22.
- TURNER, R.L. (1998) Effects of submergence on embryonic survival and developmental rate of the Florida applesnail, *Pomacea paludosa*: implications for egg predation and marsh management. *Florida Scientist*, 61:118-29.
- TURNER, A.M., R.R. TURNER & S.R. RAY (2007) Competition and intraguild egg predation among freshwater snails: re-examining the mechanism of interspecific interactions. *Oikos*, 116: 1895-1903.

- VEGA, I.A., M.C DAMBORENEA, C. GAMARRA-LUQUES, E. KOCH, J.A. CUETO & A. CASTRO-VAZQUEZ (2006) Facultative and obligate symbiotic associations of *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Biocell*, 30: 367–375.
- VEGA, I.A., M.A. ARRIBÉRE, A.V. ALMONACID, S.R. GUEVARA & A. CASTRO-VAZQUEZ (2012) Apple snails and their endosymbionts bioconcentrate heavy metals and uranium from contaminated drinking water. *Environmental Science and Pollution Research*, 19 (8): 3307-3316.
- WANG Z., J. TAN, L. TAN, J. LIU & L. ZHONG (2012) Control the egg hatchling process of *Pomacea canaliculata* (Lamarck) by water spraying and submersion. *Acta Ecologica Sinica*, 32: 184-188.
- WONG, P.K., Y. LIANG, N.Y. LIU & J-W. QIU (2010) Palatability of macrophytes to the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata*: differential effects of multiple plant traits. *Freshwater Biology*, 55: 2023-2031.
- WOOD, T.S., P. ANURAKPONGSATORN, R. CHAICHANA, J. MAHUJCHARIYAWONG & T. SATAPANAJARU (2006) Heavy predation on freshwater bryozoans by the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* Lamarck, 1822 (Ampullariidae). *The Natural History Journal of Chulalongkorn University*, 6 (1): 31-36.
- WU, J.Y., Y.T. WU, M.C. LI, Y.W. CHIU, M.Y. LIU & L.L. LIU (2011) Reproduction and Juvenile Growth of the Invasive Apple Snails *Pomacea canaliculata* and *P. scalaris* (Gastropoda: Ampullariidae) in Taiwan. *Zoological Studies*, 50(1), 61-68.
- YANYGINA L.V., V.V. KIRILLOV & E.Y. ZARUBINA (2010) Invasive species in the biocenosis of the cooling reservoir of Belovskaya power plant (Southwest Siberia). *Russian Journal of Biological Invasions*, 1(1), 50-54.

- YOSHIDA, K., K. HOSHIKAWA, T. WADA & Y. YUSA (2013) Patterns of density dependence in growth, reproduction and survival in the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata* in Japanese rice fields. *Freshwater Biology*, 58: 2065-2073.
- YUSA, Y. (2001) Predation on eggs of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) by the fire ant *Solenopsis geminata*. *Journal of Molluscan Studies*, 67: 275-279.
- ZALBA, S.M. & C.B. VILLAMIL (2002) Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions*, 4: 55-72.
- ZILLI, F.L., L. MONTALTO & M.R. MARCHESE (2008) Benthic invertebrate assemblages and functional feeding groups in the Paraná River floodplain (Argentina). *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 38(2): 159-171.
- ZIMMERMANN M. & J.R. SPENCE (1989) Prey use of the fishing spider *Dolomedes triton* (Pisauridae, Araneae): an important predator of the neuston community. *Oecologia*, 80(2): 187-194.