



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

**INTERACCIONES ENTRE EL CARACOL *POMACEA CANALICULATA* Y
MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN HUMEDALES DEL SUDOESTE
BONAERENSE**

LIC. MARA ANAHÍ MALDONADO

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2020

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 05/05/2014 y el 10/02/2020 y bajo la dirección del Dr. Pablo Rafael Martín, Profesor Asociado de las materias Ecología General y Ecología de Poblaciones.

Fecha:

Firma:

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

RESUMEN

El caracol *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae) es un habitante común de ambientes de agua dulce de la Ecorregión Pampeana. Este caracol, nativo de Sudamérica, ha alcanzado nuevas áreas fuera de su rango de distribución nativa. La expansión de esta especie, su establecimiento y la consecuente alteración ecosistémica han sido objeto de numerosas investigaciones y la han transformado en un interesante modelo de estudio. Los impactos, tanto en ambientes naturales como artificiales, han sido intensamente estudiados en regiones invadidas pero es escaso el conocimiento de su rol ecológico en su rango nativo, en particular el efecto que puede tener sobre otros macroinvertebrados.

Los objetivos de esta tesis fueron comprender la influencia de *P. canaliculata* sobre las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en humedales del Sudoeste Bonaerense (Buenos Aires, Argentina). Desde el punto de vista metodológico, esta tesis integra resultados experimentales en microcosmos de laboratorio y en mesocosmos al aire libre, así como experimentos y muestreos a campo.

En microcosmos de laboratorio *P. canaliculata* redujo la supervivencia, la fecundidad y el uso del hábitat de varias especies de caracoles por efectos directos e indirectos. Los efectos predatorios pudieron ser detectados en caracoles de pequeño tamaño y sin opérculo y sobre sus masas de huevos gelatinosas. Sin embargo, la intensidad de las interacciones varió en cada especie. De igual manera, cada especie de caracol reaccionó ante el contacto con *P. canaliculata* de manera particular, expresando comportamientos de indiferencia, retracción o desplazamiento con distintas frecuencias.

En ensayos en mesocosmos con vegetación acuática, *P. canaliculata* causó la disminución en la abundancia de varios *taxa* de macroinvertebrados, incluyendo varias especies de caracoles. Estos efectos estuvieron mediados mayoritariamente por la herbivoría del caracol que redujo la cobertura, biomasa y detritos de macrófitas. En contraste no se hallaron efectos sobre los macroinvertebrados de los sedimentos. Por lo

tanto, en su rango nativo *P. canaliculata* puede interferir directamente en las tramas tróficas mediante la disminución de la abundancia de macrófitas y detritos.

El estudio de la dieta natural de *P. canaliculata* a través del análisis de contenidos digestivos comprobó la ingesta de recursos de origen animal. Si bien no constituyen un componente mayoritario de su dieta, el consumo de macroinvertebrados y caracoles fue frecuente y abundante, siendo el caracol *Heleobia parchappii* la especie más consumida.

En experimentos con sustratos artificiales en ambientes lóticos y lénticos, las comunidades de macroinvertebrados y de caracoles se vieron afectadas, dependiendo no solo de la presencia de *P. canaliculata*, sino también de su interacción con el tiempo de colonización. *Pomacea canaliculata* no parece influir en el proceso de colonización inicial, aunque su llegada sí afectó las comunidades recientemente establecidas. La llegada de *P. canaliculata* produce un aumento de algunas *taxa* como las larvas de coleópteros y la disminución de otros, como los caracoles, especialmente bajo condiciones lénticas.

Comparando diversos sitios en distintos arroyos, se observaron correlaciones positivas significativas de las abundancias de *P. canaliculata* con las de los caracoles *H. parchappii* y *Chilina parchappii*, pero no para los otros *taxa* de macroinvertebrados. Esto podría deberse a requerimientos ambientales comunes de las tres especies de caracoles o a interacciones de facilitación por coprofagia.

Los efectos de las interacciones con *P. canaliculata* dependen de cada especie de macroinvertebrado, pudiendo favorecer a unas y perjudicar a otras. En el caso de caracoles exóticos, *P. canaliculata* puede limitar su establecimiento y mitigar su dispersión. Sin embargo, en áreas invadidas *P. canaliculata* podría facilitar a otras especies no nativas, aumentando las probabilidades de invasión y el impacto ecológico. En conclusión, *P. canaliculata* ejerce un papel clave en los ambientes de agua dulce, no solo regulando con su herbivoría a las macrófitas acuáticas que ofrecen refugio y alimento a otros macroinvertebrados, sino también por los efectos directos de su depredación e interferencia.

ABSTRACT

The apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae) is a common inhabitant of freshwater environments of the Pampean Ecoregion. This apple snail, native to South America, has reached many new areas outside its native range. The expansion of this species, its establishment and the consequent ecosystem alterations, have been the subject of extensive research and have transformed the species into an interesting study model. Its impacts, both in natural and artificial environments, have been intensively studied in invaded regions but there is little knowledge of its ecological role in its native range, in particular the effect that it may have on other macroinvertebrates.

The aim of this thesis was to understand the influence of *P. canaliculata* on the benthic macroinvertebrate communities in wetlands of Buenos Aires (Buenos Aires, Argentina). From a methodological point of view, this thesis integrates experimental results from laboratory microcosms with those from outdoor mesocosms, as well as experiments and field sampling.

In laboratory microcosms *P. canaliculata* reduced the survival, fertility and habitat use of several snail species through direct and indirect effects. Predatory effects were detected on small sized snails without operculum and on their gelatinous egg masses. However, the intensity of the interactions varied among species. Similarly, each species of snail reacted in a particular way to contacts with *P. canaliculata*, showing indifference, retraction or displacement behaviours with different frequencies.

In experimental mesocosms with aquatic vegetation, *P. canaliculata* caused a decrease in the abundance of several macroinvertebrate taxa, including several species of snails. These effects were mostly mediated by the apple snail's herbivory that reduced macrophyte coverage, biomass and detritus. In contrast, there were no effects on the macroinvertebrates of the sediments. Therefore, in its native range *P. canaliculata* can interfere with trophic webs by decreasing the abundance of macrophytes and their detritus.

The study of the natural diet of *P. canaliculata* through the analysis of digestive contents verified the ingestion of resources of animal origin. Although they do not constitute a major component of their diet, the consumption of macroinvertebrates and snails was frequent and abundant, with the snail *Heleobia parchappii* being the most consumed species.

In experiments with artificial substrates in lotic and lentic environments, macroinvertebrate and snail *taxa* were affected, depending not only on the presence of *P. canaliculata*, but also on its interaction with colonization time. *Pomacea canaliculata* does not seem to influence the initial colonization process, although its arrival did affect recently established communities. The arrival of *P. canaliculata* produces an increase of some *taxa* such as beetle larvae and the decrease of others, such as snails, especially under lentic conditions.

In a sampling scheme comparing various sites in different streams in southwestern Buenos Aires province, significant positive correlations were observed between the abundance of *P. canaliculata* and those of the snails *H. parchappii* and *Chilina parchappii*, but not for the other macroinvertebrate *taxa*. This could be due to common environmental requirements of the three species of snails or to facilitation interactions through coprophagy.

The effects of the interactions with *P. canaliculata* depend on each macroinvertebrate species, being able to promote some and to hinder others. In the case of exotic snails, *P. canaliculata* can limit their establishment and mitigate their dispersion. However, in invaded areas *P. canaliculata* could favour other exotic species, increasing the likelihood of invasion and ecological impacts. In conclusion, *P. canaliculata* plays a key role in freshwater environments, not only regulating with its herbivory the community of aquatic macrophytes that offer shelter and trophic resources to other macroinvertebrates, but also by direct the effects like of direct predation and interference.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional del Sur.

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur.

Al INBIOSUR (Instituto de Ciencias Biológicas y Biomédicas del Sur, UNS-CONICET).

A las instituciones que financiaron el desarrollo de la presente tesis a través de una beca doctoral tipo I ANPCyT (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, PICT 2012-1956) y finalización de doctorado CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas CONICET).

Al Club de Golf Palihue por autorizar el uso de su predio para el desarrollo de los experimentos de laguna

A Sandra Micheleto, por el uso de su propiedad y acceso al arroyo.

Al Dr Pablo R. Martín, por su enseñanza diaria, apoyo, compromiso y dirección durante el desarrollo de esta tesis.

A mis compañeros de laboratorio, por su buena predisposición para colaborar y asistirme en cualquier tarea.

A mis amigos limnólogos, por su ayuda en la determinación de ejemplares y por facilitarme bibliografía específica de macroinvertebrados

A mis amigos por acompañarme

A mi familia, en especial a Pablo, mi abuela, mi mamá y mi hermana por su apoyo constante.

A Renata por enseñarme lo importante.

Índice

CAPÍTULO 1: INTERACCIONES ENTRE EL CARACOL <i>POMACEA CANALICULATA</i> Y MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN EL SUDOESTE BONAERENSE	1
1.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS DE AGUA DULCE	1
1.2 ANTECEDENTES DEL CARACOL <i>POMACEA CANALICULATA</i>	4
1.3 INTERACCIONES DE <i>POMACEA CANALICULATA</i> CON OTROS MACROINVERTEBRADOS.....	6
1.4. CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO Y UBICACIÓN GEOGRÁFICA.....	9
1.5 CARACOLES Y MACRÓFITAS DEL SUDOESTE BONAERENSE	12
1.6 OBJETIVOS	14
CAPÍTULO 2: INTERACCIONES ENTRE <i>POMACEA CANALICULATA</i> Y CARACOLES NATIVOS Y EXÓTICOS.....	15
2.1 INTRODUCCIÓN.....	15
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
2.2.1 Zona de estudio y colección de caracoles.....	18
2.2.2 Mantenimiento y cría de caracoles.....	19
2.2.3 Efectos por contacto entre <i>P. canaliculata</i> y cinco especies de caracoles (Experimentos EC)	20
2.2.4 Efectos a distancia y efectos combinados por contacto y a distancia entre <i>P. canaliculata</i> y cinco especies de caracoles (Experimentos ED y EC&D)	24
2.2.5 Respuestas comportamentales de las cinco especies de caracoles a los contactos con <i>P. canaliculata</i>	26

2.3 RESULTADOS	28
2.3.1 Efectos por contacto entre <i>P. canaliculata</i> y cinco especies de caracoles (Experimentos EC)	28
2.3.2 Efectos a distancia y efectos combinados por contacto y a distancia entre <i>P. canaliculata</i> y cinco especies de caracoles (Experimentos ED y EC&D).....	31
2.3.3 Respuestas comportamentales de las cinco especies de caracoles a los contactos con <i>P. canaliculata</i>	35
2.4 DISCUSIÓN.....	37
CAPÍTULO 3: EFECTOS ANTAGÓNICOS DE <i>POMACEA CANALICULATA</i> SOBRE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS	43
3.1 INTRODUCCIÓN.....	43
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	46
3.2.1 Preparación y armado de los mesocosmos	46
3.2.2 Mediciones realizadas en los mesocosmos	50
3.2.3 Análisis estadísticos.....	51
3.3 RESULTADOS	53
3.4 DISCUSIÓN.....	61
CAPÍTULO 4: MACROINVERTEBRADOS EN LA DIETA NATURAL DE <i>POMACEA CANALICULATA</i> EN HUMEDALES DEL SUDOESTE BONAERENSE	65
4.1 INTRODUCCIÓN.....	65
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	68
4.2.1 Origen de los caracoles disecados	68

4.2.2 Disecciones.....	69
4.2.3 Análisis cuantitativo de la dieta	70
4.3 RESULTADOS	72
4.3.1 Análisis cuantitativo de la dieta	72
4.4 DISCUSIÓN.....	79
CAPÍTULO 5: EFECTOS DE <i>POMACEA CANALICULATA</i> SOBRE LA COLONIZACIÓN Y LAS COMUNIDADES RESIDENTES DE MACROINVERTEBRADOS.....	84
5.1 INTRODUCCIÓN.....	84
5.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	86
5.2.1 Efecto de <i>P. canaliculata</i> sobre los macroinvertebrados bentónicos en un ambiente lótico.....	87
5.2.2 Efecto de <i>P. canaliculata</i> sobre los macroinvertebrados bentónicos en un ambiente léntico.....	88
5.2.3 Análisis de los sustratos artificiales.....	89
5.2.3 Análisis de datos	90
5.3 RESULTADOS	91
5.3.1 Efecto de <i>P. canaliculata</i> sobre la colonización de macroinvertebrados bentónicos en un ambiente lótico	91
5.3.2 Efecto de <i>P. canaliculata</i> sobre los macroinvertebrados bentónicos en un ambiente léntico.....	95
5.4 DISCUSIÓN.....	100

CAPÍTULO 6: RELACIÓN ENTRE LA ABUNDANCIA DE <i>POMACEA CANALICULATA</i> Y LA DISTRIBUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS.....	104
6.1 INTRODUCCIÓN.....	104
6.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	107
6.2.1. Área de estudio.....	107
6.2.2. Muestreos y recolección de <i>P. canaliculata</i> y macroinvertebrados.....	108
6.2.3. Estimación de la cobertura vegetal.....	109
6.2.4. Variables ambientales y fisicoquímicas.....	109
6.2.5. Análisis de datos y estadísticos.....	110
6.3 RESULTADOS:.....	111
6.4 DISCUSIÓN.....	118
CAPÍTULO 7: CONCLUSIONES Y DISCUSION GENERAL.....	122
7.1 CONCLUSIONES.....	122
7.1.1 Depredación, ingesta accidental o necrofagia de macroinvertebrados.....	125
7.1.2 Rol de <i>Pomacea canaliculata</i> en la resistencia biótica a caracoles exóticos.....	126
7.1.2 Coexistencia y efectos de <i>Pomacea canaliculata</i> sobre especies invasoras.....	127
7.1.3 <i>Pomacea canaliculata</i> como especie clave.....	128
BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	130

CAPÍTULO 1

INTERACCIONES ENTRE EL CARACOL *POMACEA CANALICULATA* Y MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN EL SUDOESTE BONAERENSE

1.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS DE AGUA DULCE

Los cuerpos de agua dulce constituyen uno de los ecosistemas más ricos del planeta, albergando una importante cantidad de especies de plantas y animales lo que les otorga una biodiversidad única (Dudgeon *et al.*, 2006). Además de su importancia ecológica, ofrecen una variedad de servicios a la sociedad que les otorga un enorme valor económico, siendo sistemas funcionalmente complejos con un importante movimiento de energía y nutrientes (Engelhardt & Ritchie, 2001; Strayer & Dudgeon, 2010). El movimiento de los sedimentos y la afluencia de la materia orgánica son determinantes en la estructuración del hábitat y en la dinámica de los mismos. El aporte continuo de materia orgánica desde la superficie terrestre a los cuerpos de agua proporciona una depositación permanente de nutrientes en el fondo (Nieto *et al.*, 2017). Esta entrada de materia orgánica resulta fundamental para los organismos acuáticos que habitan en él, brindando un medio ideal para el desarrollo de microorganismos, perifiton, algas y macrófitas que son el alimento y refugio de gran cantidad de invertebrados y vertebrados pequeños, como anfibios y peces.

La comunidad residente de un ecosistema acuático refleja no solo las características de ese cuerpo de agua, sino también la capacidad de las especies para colonizar y sobrevivir en ese cuerpo de agua. Los macroinvertebrados acuáticos desempeñan funciones claves, regulando los procesos ecológicos de producción primaria, las relaciones tróficas y los procesos de transferencia de energía y materia a través de la descomposición y reciclado de nutrientes (Merritt *et al.*, 2002; 2017; Wallace & Hutchens, 2000). La comunidad de macroinvertebrados asociados a ambientes de agua dulce como

los ríos y arroyos incluye especies netamente acuáticas, semiacuáticas y terrestres. Algunos son residentes obligados de estos cuerpos de agua y cumplen todo su ciclo de vida en estos ambientes, mientras que otras especies son componentes efímeros, formando parte de la comunidad solo durante algunos estadios de su desarrollo para luego desplazarse a otros ambientes.

Las macrófitas y las algas son los mayores productores primarios en los ambientes acuáticos continentales y su presencia modifica el régimen de los cuerpos de agua, generando cambios tanto físicos como químicos (Giorgi *et al.*, 2005). La comunidad de macrófitas de un determinado sitio está representada por un conjunto diverso de especies con variadas adaptaciones y tolerancias ecológicas, que pueden incluir desde algas hasta plantas vasculares sumergidas o arraigadas (Brix, 1994). Cada especie de macrófita presenta una arquitectura y valor nutricional único, que ensambladas y en conjunto con otras especies animales, hacen de estos ambientes comunidades irrepetibles (Lucena-Moya & Duggan, 2011). La vegetación resulta entonces un factor primordial en la configuración del entorno de los invertebrados, dando a los sistemas acuáticos una gran complejidad resultado del ensamble entre la diversidad de especies de macroinvertebrados y macrófitas acuáticas (Hansen *et al.*, 2011). La heterogeneidad de los ambientes acuáticos y la complejidad estructural que ofrecen las diferentes especies de macrófitas incrementa la cantidad de microhábitats que potencialmente pueden ser utilizados por la comunidad de macroinvertebrados (Ferreiro *et al.*, 2011). Hábitats complejos pueden proporcionar más nichos y soportar un mayor número de individuos, biomasa y diversidad de macroinvertebrados.

En cada región los ambientes acuáticos y sus comunidades presentan características particulares que dependen de la interacción de factores topográficos, edáficos y del tipo de vegetación. En la Ecorregión Pampa o Pampeana (Matteucci, 2012) los agroecosistemas son ambientes muy dinámicos y vulnerables sujetos a una continua modificación antrópica. Esta región presenta cuerpos de agua poco profundos, y con un

alto contenido de nutrientes lo que los hace sitios altamente productivos y de gran valor económico (Quirós *et al.*, 2002). Los arroyos pampeanos se caracterizan por la presencia de ricas y densas comunidades de macrófitas que dan forma a estos ambientes frágiles (Giorgi *et al.*, 2005). La heterogeneidad de la vegetación acuática tiene influencia directa en los ensambles de macroinvertebrados (Ferreiro *et al.*, 2013, 2014). La composición y abundancia de las macrófitas serán entonces las que determinen, entre otras cosas, la comunidad de invertebrados, representada por numerosas especies pertenecientes a distintos grupos de animales, entre los que se destacan los artrópodos, moluscos, anélidos y nematodos (Batzer & Wissinger, 1996; Warfe & Barmuta, 2006). Uno de los grupos de macroinvertebrados más comunes y representativos de los cuerpos de agua continentales son los caracoles (Phylum Mollusca, Clase Gastropoda), los cuales han logrado conquistar diversos ambientes acuáticos, transformándose en uno de los principales componentes de las comunidades bentónicas de agua dulce (Strong *et al.*, 2007).

1.2 ANTECEDENTES DEL CARACOL *POMACEA CANALICULATA*

Un importante macroinvertebrado nativo de los cuerpos de agua de la Ecorregión Pampeana es el caracol *Pomacea canaliculata* (Lamarck 1822). Este molusco es uno de los representantes más estudiados de la familia Ampullariidae (Caenogastropoda), que se distribuye en ambientes tropicales y subtropicales de varias partes del mundo, incluyendo, África, Asia y América (Hayes *et al.*, 2015). Dentro de su rango de distribución nativa, esta especie se distribuye desde el sur de Brasil hasta la vertiente norte de las sierras de Tandilia y Ventania en el sur de la provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2001), y se la encuentra en cuerpos de aguas temporarios y/o permanentes, tanto de carácter lótico como léntico. En lagos poco profundos, estanques y arroyos de las Pampas Australes, *P. canaliculata* es abundante y está muy extendido (Seuffert & Martín, 2013). *Pomacea canaliculata* ha sido translocada fuera de su rango de distribución nativo, logrando establecerse en otros continentes como Asia y Norteamérica. Actualmente es considerada una amenaza para los humedales invadidos a raíz de la modificación de la estructura de las comunidades vegetales, la potencial competencia con otras especies nativas, y el impacto en los procesos y servicios ecosistémicos (EFSA, 2014; Horgan *et al.*, 2014a; Martín *et al.*, 2019a). También ha sido introducida en otras regiones de la Argentina más allá de su distribución natural (Darrigran *et al.*, 2011; Martín *et al.*, 2001; Martín & De Francesco, 2006).

Pomacea canaliculata es considerada una especie macrofitófaga, ingiriendo preferentemente macrófitas de agua dulce sumergidas o flotantes (Cazzaniga & Estebenet, 1984; Estebenet & Martín, 2002; Manara *et al.*, 2019). Las adaptaciones morfológicas y comportamentales de los ampuláridos para la obtención de alimentos son muy variadas (Andrews, 1965), con mecanismos que van desde el trozado del material vegetal mediante el uso de sus mandíbulas y rádula, hasta el raspado del material adherido a superficies sumergidas. Presenta también mecanismos tróficos alternativos como la colecta pedal superficial, formando embudos con la parte anterior del pie para la captura de pequeñas

plantas flotantes, polen y semillas presentes en la superficie del agua en ambientes naturales (Saveanu & Martín, 2015). Estudios sobre su dieta natural reportan a las macrófitas y los detritos como los recursos principales consumidos (Kwong *et al.*, 2010; López-van Oosterom *et al.*, 2013; 2016; Ocón *et al.*, 2013; Saigo *et al.*, 2016), aunque se registran también otros ítems como algas verdes, diatomeas, cianobacterias y artrópodos.

A pesar de su amplio espectro trófico, *P. canaliculata* muestra preferencias marcadas entre distintas especies de plantas (Estebenet, 1995; Manara *et al.*, 2019; Morrison & Hay, 2011b; Paz *et al.*, 2019; Qiu & Kwong, 2009). Estas preferencias en su herbivoría generan cambios en las comunidades vegetales generadas por el reemplazo de especies palatables por otras no palatables o directamente su desaparición (Carlsson *et al.*, 2004; Carlsson & Lacoursière, 2005; Manara *et al.*, 2019; Qiu & Kwong, 2009). La disminución que ellos mismos provocan en sus recursos tróficos habituales o preferidos parece tener efectos importantes sobre la capacidad de estos caracoles para obtener su alimento, provocando la incorporación en sus dietas de otros recursos alternativos como material de origen animal. El ramoneo ejercido por *P. canaliculata* sobre el material vegetal y el fondo permite a estos caracoles acceder también al material de origen animal (Aditya & Raut, 2002; Cazzaniga, 1990; Cazzaniga & Estebenet, 1984; Kwong *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2006). Los materiales de origen animal incluyen partes del cuerpo de cadáveres (carroña), la ingestión de huevos de caracoles y de anfibios, de estadios larvales sésiles y de animales vivos, juveniles y adultos de otras especies de caracoles y de otros macroinvertebrados (Karraker & Dudgeon, 2014; Kwong *et al.*, 2009; Saveanu & Martín, 2014, Saveanu *et al.*, 2017; Wood *et al.*, 2006). Los análisis de contenido digestivo en otras especies del género han registrado también grandes cantidades de larvas y pupas de insectos acuáticos y el consumo de huevos de varias especies de anfibios (Carter *et al.*, 2018; Darwich *et al.*, 1989).

1.3 INTERACCIONES DE *POMACEA CANALICULATA* CON OTROS MACROINVERTEBRADOS

Giorgi *et al.* (2005) señalan a esta especie como un actor natural clave desempeñando un papel estructurador importante en la vegetación de los cursos de agua pampeanos. En este contexto, los efectos que *P. canaliculata* puede ejercer sobre las macrófitas podrían regular, directa o indirectamente, la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los ecosistemas acuáticos donde esta especie se encuentra naturalmente presente o ha sido introducida. Dentro de este marco, es posible pensar en efectos de competencia generados por los recursos, ya sea material vegetal fresco, senescente o detrítico, y depredación (Bowden *et al.*, 2017; Lopez-von Osteroom *et al.*, 2013; Saigo *et al.*, 2016). Sin embargo es posible que existan otros efectos negativos sobre la comunidad de macroinvertebrados relacionados con la disponibilidad de microhábitats y la competencia por el espacio. Una notable disminución de la vegetación acuática por parte de *P. canaliculata* podría traer aparejada la pérdida de refugios, lugares de caza o sitios de cría de muchas especies de macroinvertebrados.

La distribución de las especies de invertebrados de agua dulce depende de varios factores como el acceso al sitio, la disponibilidad de los recursos, las características del hábitat y las interacciones entre especies (Thorp & Rogers, 2014). Es por eso que estas relaciones biológicas pueden definir la identidad de una comunidad, llevando a la coexistencia o a la exclusión de alguna de las especies involucradas. En los caracoles de agua dulce, las relaciones interespecíficas e intraespecíficas están mediadas por interacciones directas, o por contacto, como la depredación y la interferencia (Kwong *et al.*, 2009; Turner *et al.*, 2007) e indirectas, o a distancia, como la competencia por los recursos compartidos o la difusión de productos metabólicos o sustancias químicas (Kawata 1993; Monette *et al.*, 2007; Moelzner & Fink, 2015; Riley & Dybdahl, 2015). La fuerza de estas interacciones resultará en efectos positivos o negativos dentro de la comunidad para al menos alguna de las especies participantes. Interacciones como la competencia o la

depredación pueden limitar la colonización de invertebrados bentónicos en comunidades de arroyo (McAuliffe, 1983). La gran rapidez y eficiencia con la que puede consumir un recurso (Morrison & Hay, 2011a; Tamburi & Martín, 2009) además de su gran tamaño corporal (Hayes *et al.*, 2009) y su alta velocidad de reptación (Kwong *et al.*, 2009), hacen de *P. canaliculata* una especie altamente competitiva. Por lo tanto, una respuesta adaptativa de otros macroinvertebrados bentónicos a la presencia de *P. canaliculata*, podría determinar una colonización diferencial entre hábitats y microhábitats en presencia o ausencia de *P. canaliculata*.

Los efectos negativos entre especies de caracoles de agua dulce son generalmente el resultado de interacciones competitivas. Es esperable que las interacciones competitivas tengan mayor intensidad entre organismos cercanamente emparentados y funcionalmente semejantes o del mismo gremio. Debido a que los caracoles de agua dulce se superponen en el uso de los recursos, son bien conocidos los efectos negativos entre ellos, principalmente en las tasas de crecimiento poblacional (Dillon, 2000). En esta y otras especies del género *Pomacea*, se han registrados efectos negativos en el crecimiento y la supervivencia de otras especies de caracoles en áreas invadidas (Chaichana & Sumpun, 2014; Conner *et al.*, 2008; Kwong *et al.*, 2009; Posch *et al.*, 2013). Sin embargo muchos de estos efectos negativos son el resultado de depredación intragremio (Turner *et al.*, 2007), es decir la depredación por parte de un competidor. En Hong Kong, Kwong *et al.* (2009) registraron efectos significativos sobre la supervivencia de tres especies de caracoles pulmonados adultos por la depredación de *P. canaliculata*, y una disminución en la supervivencia de las masas de huevos y de recién nacidos. En este mismo ensayo de laboratorio se observaron ataques directos de *P. canaliculata* con sus mandíbulas y rádula, sobre las partes blandas y conchillas de otros caracoles. Dentro de su rango natural de distribución, Cazzaniga (1990) reportó también ataques a individuos de una especie de planórbido nativo. Si bien es difícil diferenciar la competencia de la depredación

intragremio, resulta fundamental incluirla en la interpretación de los análisis para comprender mejor la dinámica de las interacciones.

Interacciones interespecíficas positivas como la facilitación pueden también tener influencia en la organización de las comunidades. La competencia y la facilitación pueden ocurrir simultáneamente y el resultado neto de esta interacción podrá ser positivo o negativo. Algunas especies pueden facilitar a otras directamente a través del mejoramiento de las condiciones ambientales, o indirectamente, disminuyendo la presión del consumidor o la competencia (Bulleri & Benedetti, 2008). Por lo tanto, no es posible descartar la aparición de interacciones de carácter positivo entre *P. canaliculata* y otros macroinvertebrados. Pese a que este aspecto ha sido poco explorado, la aparición de procesos de facilitación puede ocurrir para especies coprófagas o detritívoras, algunas de las cuales podrían beneficiarse de las heces de *P. canaliculata* ya que se trata de un material particulado y procesado que ofrece una alternativa diferente y nutritiva de consumo (Castro-Vazquez *et al.*, 2002). Existe evidencia de la utilización de la cavidad paleal de estos caracoles por parte de sanguijuelas y platelmintos (Vega *et al.*, 2006; Damborenea *et al.*, 2006). Estos organismos podrían verse beneficiados por la presencia de *P. canaliculata*, estableciendo en general una relación comensal facultativa ya que solo dos especies parecen encontrarse permanentemente asociadas a estos caracoles (*Helobdella ampullariae* y *Temnocephala iheringi*; Damborenea *et al.*, 2017). Por otra parte, los macroinvertebrados carroñeros podrían ingerir los restos en descomposición de estos caracoles de gran tamaño y por lo tanto aumentar sus poblaciones en los sitios en que estos son abundantes. Incorporar a la facilitación dentro de las teorías ecológicas resulta fundamental para comprender el funcionamiento de las comunidades y los complejos procesos de colonización y dispersión de especies exóticas (Bruno *et al.*, 2003).

1.4. CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO Y UBICACIÓN GEOGRÁFICA

El Sudoeste Bonaerense (provincia de Buenos Aires, Argentina) constituye el extremo austral de la Ecorregión Pampeana (Matteucci, 2012) y se caracteriza por ser una zona de gran heterogeneidad geomorfológica y climática. Presenta un relieve de tipo ondulado, que alterna áreas planas de poca pendiente con relieves montañosos. Gran parte de la planicie pampeana se encuentra atravesada por cursos de agua pero las lagunas constituyen el elemento principal y dominante del paisaje (Geraldí, 2009). La unidad morfológica más relevante es el Sistema de Ventania, el cual se presenta como una divisoria entre las cuencas ubicadas a ambos lados del cordón montañoso. Se distinguen dos zonas con una dinámica hídrica diferente; la Cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste (CEO) hacia el noroeste y la Cuenca de Drenaje Austral del Sistema de Ventania (CDASV) hacia el sur (**Figura 1.1**).

Esta región presenta una gran variabilidad climática, como consecuencia de la cantidad e intensidad de las lluvias y períodos de extrema sequías (Aliaga *et al.*, 2017). El clima es templado de transición como resultado de la ciclicidad de periodos secos y húmedos, con una temperatura media anual de 15,2°C. Se observa una gran amplitud térmica, con una temperatura media de 24°C durante el mes más caluroso y una temperatura media de 7°C durante el mes más frío. La precipitación anual varía desde 800 hasta 1000 mm, registrándose los meses de primavera y verano como las épocas más lluviosas (Campo *et al.*, 2004).

El área de estudio se encuentra incluida en la Región Fitogeográfica Pampeana (Cabrera, 1976) y presenta un estrato de estepa xerófila donde predominan las gramíneas bajas (Poaceae), que pueden estar acompañados por un componente leñoso de arbustos perennes de poca altura (Sala & Paruelo, 1997). Es destacable la ausencia casi total de vegetación arbórea natural, lo que facilita la actividad agrícola- agropecuaria característica de esta región.

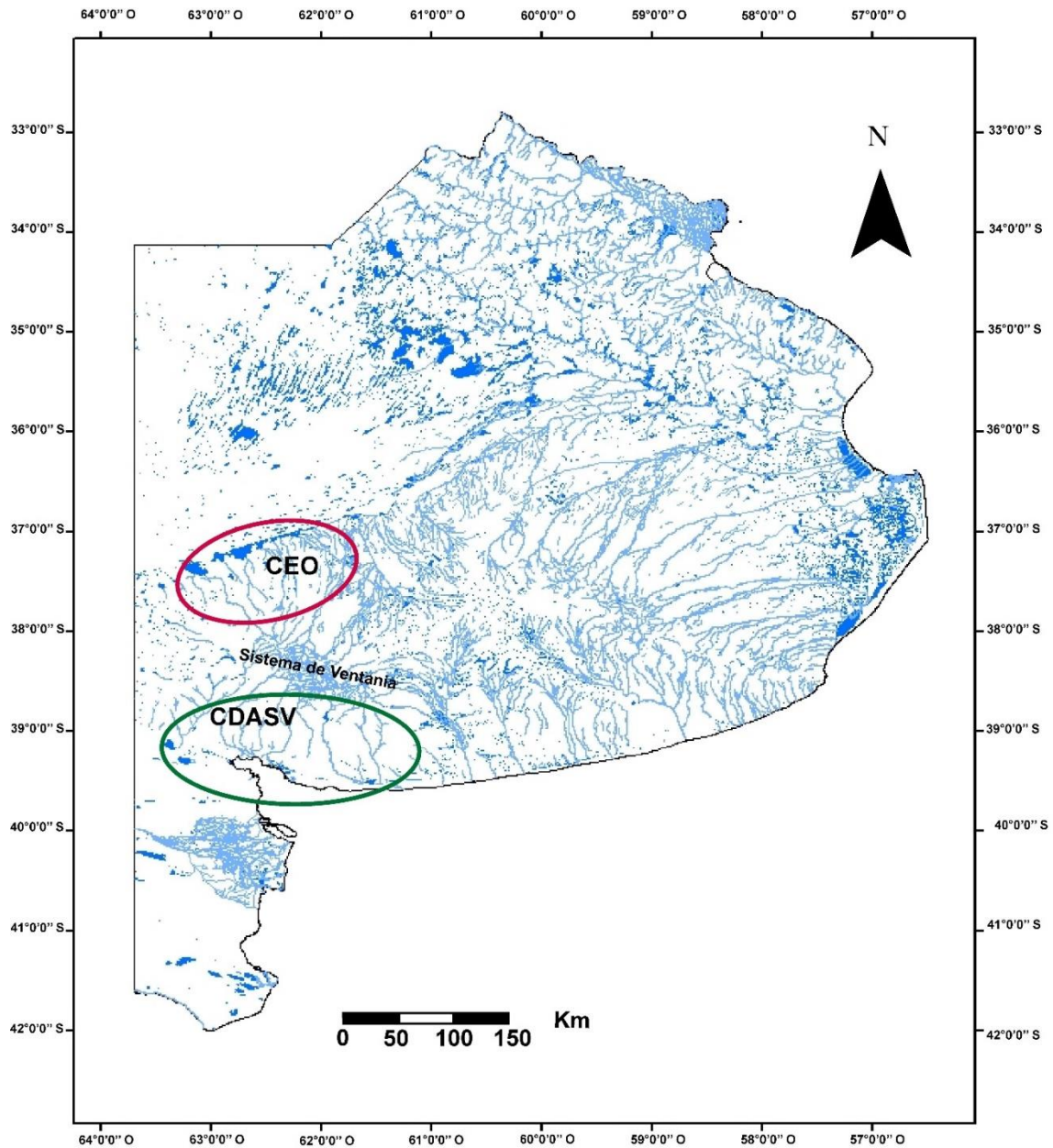


Figura 1.1: Cursos de agua y lagunas de la Provincia de Buenos Aires. Localización de las zonas de estudio: Cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste (CEO) y Cuenca de Drenaje Austral del Sistema de Ventania (CDASV). Fuente: elaboración propia sobre base de datos del Instituto Geográfico Nacional.

La Cuenca Encadenadas del Oeste (CEO) se encuentra situada al sudoeste de la provincia de Buenos Aires y comprende los partidos de Adolfo Alsina, Guaminí, Daireaux, Coronel Suárez, Saavedra y Puán. Está formada por un conjunto de lagunas, cada una de ellas con su propio arroyo colector. Los arroyos pertenecientes a esta cuenca son los arroyos Pigüé, Venado, Guaminí, Cochicó, Curamala, Pescado y Corto, cada uno

derivando respectivamente en las lagunas Epecuén, Venado, Del Monte, Cochicó y los últimos tres en la laguna Alsina. El sistema de drenaje es de tipo endorreico y es abastecido por las precipitaciones y por arroyos provenientes de la parte alta de la llanura. Parte de los muestreos correspondientes a esta tesis y la recolección de los ejemplares de *Pomacea canaliculata* se efectuaron en arroyos, tramos de arroyos, cuerpos de agua y lagunas pertenecientes a la Cuenca de las Lagunas Encadenadas del Oeste, límite austral de distribución natural de esta especie (Martín *et al.*, 2001; Martín & De Francesco, 2006).

Por otra parte, la Cuenca de Drenaje Austral del Sistema de Ventana (CDASV), incluye los ríos Sauce Chico y Sauce Grande y el arroyo Napostá Grande, entre otros. Ubicada en el Sudoeste Bonaerense, este sistema de drenaje exorreico se encuentra formado por una serie de ríos y arroyos que tienen sus nacientes en el Sistema de Ventania. Estos cursos de agua recorren la parte sur de la llanura pampeana hasta desembocar en forma independiente en el mar, específicamente en el estuario de Bahía Blanca (Quirós *et al.*, 2002). Si bien *P. canaliculata* nunca fue hallada como fósil en esta zona (Martín & De Francesco, 2006), recientemente se han registrado poblaciones en el Embalse Paso de las Piedras y la Laguna de los Chilenos (Martín *et al.*, 2019b).

1.5 CARACOLES Y MACRÓFITAS DEL SUDOESTE BONAERENSE

En la fauna de caracoles nativos asociada a estos cuerpos de agua se encuentran especies como *Chilina parchappii* (d'Orbigny 1835), *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny 1835) y *Heleobia parchappii* (d'Orbigny 1835) (Martín *et al.*, 2019b). También se puede hallar a *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny 1835), un caracol de pequeño tamaño que vive adherido a sustratos firmes sumergidos como rocas y plantas, y *Galba viator* (d'Orbigny 1835), un caracol anfíbio poco frecuente y abundante. Una especie frecuente en esta zona es el caracol exótico *Physa acuta* Draparnaud 1805, el cual se encuentra ampliamente distribuido y en algunos sitios alcanza densidades elevadas. Otros caracoles de carácter exótico son *Pseudosuccinea columella* (Say 1817) (Martín *et al.*, 2016) y *Melanoides tuberculata* (Müller 1774), aunque en este último caso el rango de distribución se encuentra reducido a un canal artificial de elevada temperatura en cercanías de la ciudad de Bahía Blanca (Martín *et al.*, 2019b).

En la provincia de Buenos Aires, la mayoría de los estudios respecto a abundancia y composición de comunidades de invertebrados se han realizado en cursos de agua pertenecientes a la Cuenca del Salado (Ocón & Rodríguez-Capítulo, 2004; Rodríguez-Capítulo *et al.*, 2001). El estado de conocimiento de los macroinvertebrados y sus comunidades en arroyos y lagunas del Sudoeste Bonaerense es escaso. Los estudios ecológicos realizados en la Cuenca de las Encadenadas del Oeste (CEO) se han centrado en caracoles, particularmente en *P. canaliculata*, poniendo particular énfasis en estudios de biología reproductiva; ciclos de vida y comportamiento reproductivo (Burela & Martín, 2007, 2009, 2011 y 2014), aspectos morfológicos y anatómicos (Tamburi *et al.*, 2018, 2019; Tamburi & Martín, 2011, 2012, 2013, 2016), herbivoría y dieta natural (Manara *et al.*, 2016; Manara *et al.*, 2019), y el uso de recursos tróficos alternativos y mecanismos de obtención de alimento (Saveanu *et al.*, 2017; Saveanu & Martín, 2013, 2014, 2015). Existen algunos estudios realizados en *Heleobia parchappii* (Cazzaniga & Fiori, 2006), *Biomphalaria peregrina* (Cazzaniga, 1990), *Chilina parchappii* (Martín, 2003) y *Physa acuta* (mencionada

como *Physa venustula*; Martín, 2001). Estudios más recientes destacan, en la zona, la presencia de dos especies exóticas, el caracol *P. columella* (Martín *et al.*, 2016) y la almeja *Corbicula fluminea* (Martín & Tiecher, 2009).

La composición vegetal de los cuerpos del agua del Sudoeste Bonaerense es muy variable, encontrándose sitios con una gran diversidad de plantas y otros pobremente vegetados. La ausencia de vegetación arbórea en las riberas hace aún mayor la importancia de la vegetación acuática, siendo las macrófitas los principales productores primarios de estos ambientes (Acuña *et al.*, 2011; Giorgi *et al.*, 2005; Rodrigues-Capítulo *et al.*, 2010). Algunas especies vegetales comunes que habitan los cuerpos de agua de esta zona de estudio son: *Zannichellia palustris* L., *Stuckenia striata* (Ruiz y Pav.) (Potamogetonaceae). *Myriophyllum quitense* (Kunth) (Haloragaceae), *Ludwigia peploides* (Kunth) (Onagraceae), todas ellas sumergidas con sus raíces arraigadas al fondo. Como especie de macroalga sumergida se puede encontrar a *Chara contraria* (A. Braun ex Kütz) (Charophyta). Sobre los bordes de los arroyos y lagunas son comunes especies de mayor porte como *Cortaderia selloana* Asch. & Graebn., *Typha* spp., *Schoenoplectus californicus* (C.A.Mey.) Soják, (Cyperaceae) y como emergentes *Nasturtium officinale*, W.T.Aiton (Brassicaceae), *Eleocharis bonariensis* Nees (Cyperaceae) e *Hydrocotyle bonariensis* Comm. ex Lam (Apiaceae). También es frecuente observar lentejas y helechitos de agua (*Wolffia columbiana* H. Karst, *Lemna minor* L. y *Azolla filiculoides* Lam.) en algunos de los sitios de muestreo.

1.6 OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis doctoral fue comprender la influencia del caracol *Pomacea canaliculata* sobre las comunidades de invertebrados bentónicos, en especial caracoles, en humedales naturales del Sudoeste Bonaerense y su posible rol en la resistencia biótica ante caracoles invasores.

Para ello se estudiaron en experimentos de microcosmos las interacciones con las diferentes especies de caracoles, se midieron los efectos directos e indirectos de *P. canaliculata* sobre caracoles nativos e introducidos de nuestro país y se registraron respuestas comportamentales a los contactos de las distintas especies (Capítulo 2). Se evaluaron también los efectos de la presencia de *P. canaliculata* sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en mesocosmos artificiales (Capítulo 3). Se investigó el consumo de los invertebrados en la dieta de *P. canaliculata* a través del análisis de contenidos digestivos en ambientes naturales (Capítulo 4) y los efectos del caracol sobre la colonización y las comunidades de invertebrados residentes en ambientes lóticos y lénticos mediante clausuras con sustratos artificiales (Capítulo 5). También se investigó la relación entre la abundancia de *P. canaliculata* y la distribución y estructura de las comunidades de invertebrados bentónicos a través de muestreos en arroyos del Sudoeste Bonaerense (Capítulo 6). Por último, se integraron las evidencias obtenidas y se elaboraron conclusiones generales (Capítulo 7).

CAPÍTULO 2

INTERACCIONES ENTRE *POMACEA CANALICULATA* Y CARACOLES NATIVOS Y EXÓTICOS

2.1 INTRODUCCIÓN

Las comunidades naturales de ambientes acuáticos están integradas por una enorme cantidad de especies que interactúan entre sí dando lugar a diferentes relaciones biológicas. Estas relaciones son sumamente importantes y pueden definir las peculiaridades y la identidad del sistema. Las interacciones interespecíficas tienen un fuerte rol estructurador en las comunidades de caracoles de agua dulce (Früh *et al.*, 2017; Larson & Black, 2016; Turner *et al.*, 2007), y pueden causar efectos positivos o negativos dentro de una comunidad, coexistiendo en un equilibrio dinámico.

Los efectos potenciales de estas interacciones sobre la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad pueden ser negativos (Anto *et al.*, 2005; Kwong *et al.*, 2009; Posch *et al.*, 2013) o positivos (Cope & Winterbourn, 2004; Kawata & Ishigami, 1992; Zukowski & Walker, 2009) para al menos una de las especies involucradas. Cualquiera que sea el signo de las interacciones, los mecanismos subyacentes son diversos y pueden ser categorizados como efectos por contacto y efectos a distancia. Para una mejor definición, las interacciones por contacto requieren que los caracoles hayan estado en el mismo lugar, ya sea en el mismo momento (por ejemplo, contactos corporales o depredación, Kwong *et al.*, 2009; Turner *et al.*, 2007) o en diferentes momentos (p. ej. competencia por interferencia por heces o rastros de moco, Karowe *et al.*, 1993). Contrariamente, las interacciones a distancia no requieren que los caracoles compartan o hayan compartido un espacio físico y son mediados por sustancias disueltas, ya sean recursos agotables (por ejemplo, oxígeno) o productos metabólicos (por ejemplo, urea) (Anto *et al.*, 2005; Kawata & Ishigami, 1992). Algunos pocos caracoles de agua dulce poseen metabolitos secundarios

capaces de actuar como repelentes de otros caracoles (Raw *et al.*, 2013, 2015). De acuerdo con este esquema conceptual, la competencia por recursos puede ocurrir tanto por contacto (alimento o refugios) como a distancia (oxígeno o calcio disueltos en el agua).

Pomacea canaliculata, debido a su gran tamaño, alta flexibilidad trófica, altas tasas de alimentación y potencial reproductivo (Hayes *et al.*, 2015; Morrison & Hay 2011a; Saveanu *et al.*, 2017; Tiecher *et al.*, 2017), probablemente sea capaz de superar competitivamente a otras especies de caracoles (Chaichana & Sumpan, 2014; Horgan *et al.*, 2014a; Tan *et al.*, 2013; Tricarico *et al.*, 2016; Martín *et al.*, 2019a). Por otro lado, se ha demostrado que *P. canaliculata* también puede depredar y alimentarse de adultos, recién nacidos y masas de huevos de otros caracoles (Cazzaniga, 1990; Kwong *et al.*, 2009), siendo por lo tanto un ejemplo de depredación intragremio. En particular, la depredación intragremio de masas de huevos ha demostrado ser una interacción interespecífica importante entre caracoles pulmonados de agua dulce de tamaños similares (Turner *et al.*, 2007) y se espera que sea aún más importante en el caso de un caracol de gran tamaño como *P. canaliculata*. Los efectos de *P. canaliculata* sobre otros caracoles podrían ser especialmente fuertes en áreas invadidas, donde puedan alcanzar altas densidades, monopolizan la producción secundaria y provocan cambios en el funcionamiento de los ecosistemas (Carlsson *et al.*, 2004; Horgan *et al.*, 2014a; Kwong *et al.*, 2010; Tricarico *et al.*, 2016).

Los efectos negativos de las especies del género *Pomacea* en el crecimiento y la supervivencia de otros caracoles se han investigado principalmente en las áreas donde los primeros son considerados exóticos (Chaichana & Sumpan, 2014; Conner *et al.*, 2008; Kwong *et al.*, 2009; Posch *et al.*, 2013). Sin embargo, en su rango nativo, solo se ha investigado la depredación de *P. canaliculata* sobre una especie de caracol nativo (Cazzaniga, 1990). Los efectos de *Pomacea* sobre otras especies de caracoles no han sido estudiados en forma discriminada por su acción por contacto o a distancia (Conner *et al.*, 2008; Kwong *et al.*, 2009; Posch *et al.*, 2013).

Entre los diversos efectos que depredadores y competidores ejercen sobre los caracoles de agua dulce (Karowe *et al.*, 1993; Raw *et al.*, 2013, 2015; Turner, 1996) se encuentran los cambios provocados en el uso del hábitat. Sin embargo, este aspecto de las relaciones entre ampuláridos y otros caracoles no ha sido investigado aún.

En este capítulo se intenta describir los efectos de *P. canaliculata* sobre caracoles exóticos y nativos dentro del rango nativo de la especie, discriminando los efectos por contacto y a distancia sobre el uso del hábitat, la supervivencia, la fecundidad y el daño a las masas de huevos. Además, se procura identificar y categorizar las respuestas comportamentales generadas ante los contactos con *P. canaliculata*.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Zona de estudio y colección de caracoles

Los individuos adultos de *P. canaliculata* (**Figura 2.1a**) utilizados para estos ensayos, fueron colectados a mano en un canal de tierra que conecta los arroyos Pigüe y Venado (37° 11 '26 "S, 62 ° 40' 25" O, provincia de Buenos Aires, Argentina). Estos arroyos pertenecen a la Cuenca de las Encadenadas del Oeste (Capítulo 1), donde *P. canaliculata* se encuentra ampliamente distribuida (Seuffert & Martín, 2013).

Para estudiar los efectos de *P. canaliculata* sobre otros caracoles de agua dulce, se seleccionaron cinco de las siete especies presentes en el área de estudio por ser las más abundantes y diseminadas en el área sur de la provincia de Buenos Aires (Martín *et al.*, 2016) y las más adaptables a las condiciones de laboratorio. Se trabajó con dos especies exóticas, *Physa acuta* (Physidae) y *Melanoides tuberculata* (Thiaridae), ambos representantes de la malacofauna exótica de Argentina (Rumi *et al.*, 2006) (**Figura 2.1c, d**) y tres especies nativas, *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Heleobia parchappii*, pertenecientes a las familias Chiliniidae, Planorbidae y Cochliopidae, respectivamente (**Figura 2.1b, e, f**).

Estos caracoles fueron colectados a mano o con una red en el arroyo Napostá Grande (38 ° 40 '48 "S, 62 ° 14' 01" O a 38 ° 41 '44 "S, 62 ° 15' 51 "O), aguas arriba de la ciudad de Bahía Blanca. Los individuos de *M. tuberculata* se obtuvieron de un pequeño canal artificial de tierra que descarga en este sector (38 ° 02 '52 "S, 62 ° 07' 41" W), los cuales fueron llevados al laboratorio y criados durante cuatro meses para aumentar su número.

Pomacea canaliculata no está presente de manera natural en las cuencas de los arroyos Napostá Grande y Ventana (Martín *et al.*, 2001). Por otra parte, las tres especies nativas y *P. acuta* están presentes en el canal donde se recolectó *P. canaliculata* y también

en muchos cuerpos de agua de la cuenca de las Encadenadas del Oeste (Martín *et al.*, 2016, 2019b).

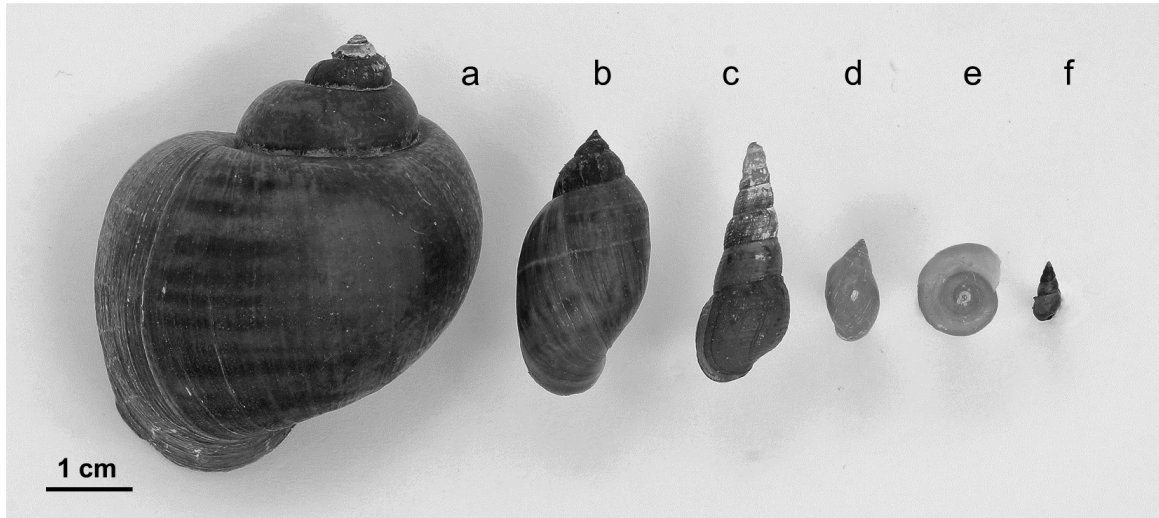


Figura 2.1. Conchillas de las seis especies de caracoles utilizadas, **a.** *Pomacea canaliculata*, **b.** *Chilina parhappii*, **c.** *Melanoides tuberculata*, **d.** *Physa acuta*, **e.** *Biomphalaria peregrina*, **f.** *Heleobia parhappii*. Las conchillas fotografiadas corresponden a los caracoles de mayor tamaño encontrados en la población de cada especie.

2.2.2 Mantenimiento y cría de caracoles

Los caracoles fueron transportados al laboratorio y se colocaron en bandejas de plástico (53 x 34 x 10 cm) con agua proveniente del sitio de recolección para su aclimatación. Los caracoles de las cinco especies se mantuvieron en diferentes acuarios en una sala de cría a 25 ± 2 ° C y bajo un fotoperíodo de 14 h de luz / 10 h de oscuridad. Los caracoles se alimentaron diariamente con hojas de lechuga y alimento para peces (VitaFish®) y la limpieza del acuario y el recambio de agua se efectuó una vez a la semana. Los individuos de *P. canaliculata* se mantuvieron al menos un mes en el laboratorio antes de ser utilizados en los experimentos; los otros caracoles fueron recolectados por lo menos una semana antes del uso. Ninguno de los caracoles individuales se utilizó más de una vez en toda la serie de experimentos.

Los experimentos incluyeron individuos juveniles y adultos de las cinco especies de caracol, exceptuando a *P. canaliculata*. Antes de comenzar los experimentos, se confirmó la presencia de masas de huevos (*P. acuta*, *C. parchappii* y *B. peregrina*), huevos (*H. parchappii*) o recién nacidos (*M. tuberculata*) en los acuarios de aclimatación para verificar la actividad reproductiva de las especies. Se utilizaron individuos con una longitud mínima y máxima de la concha de 4,2-4,8 mm para *H. parchappii*, 10,2-22,5 mm para *M. tuberculata*, 6,8-10,9 mm para *P. acuta*, 10,9-11,7 mm para *C. parchappii* y 4,6-9,5 mm para *B. peregrina*.

En el caso de *P. canaliculata*, dado que las hembras depositan sus huevos fuera del agua y dedican varias horas del día a esta actividad (Estebenet & Martín, 2002), se trabajó solo con machos adultos (34,0 a 44,5 mm) para evitar cualquier tipo de interferencia durante el desarrollo de los experimentos.

2.2.3 Efectos por contacto entre *P. canaliculata* y cinco especies de caracoles (Experimentos EC)

Diez acuarios de plástico fueron utilizados en cada uno de estos cinco experimentos. Cada acuario estaba dividido por una red de plástico vertical con un tamaño de abertura de 0,8 cm en dos compartimentos iguales (28 x 21 x 18,5 cm) que permitía que todas las especies de caracoles, excepto *P. canaliculata*, se movieran de un compartimento a otro. Se instaló una barrera plástica de 2 cm de altura en el extremo inferior de la red para evitar el movimiento de restos sedimentados de alimentos, heces y caracoles muertos o masas de huevos de un compartimento a otro. Los acuarios se llenaron con agua de red hasta una profundidad de 14 cm (volumen total de agua: 17 litros) y cada acuario fue cubierto con una tapa para evitar el escape de los caracoles (**Figura 2.2**).

Un individuo de *P. canaliculata* fue colocado al azar en uno de los compartimentos mientras que el otro compartimento sirvió como control. Diez caracoles de una sola de las cinco especies fueron colocados en cada uno de los compartimentos de cada acuario. En

el caso particular de *C. parchappii*, el número de individuos utilizados fue de ocho individuos por compartimiento, debido a que esta especie presenta adultos más grandes y es más sensible al hacinamiento (obs. pers.). Los tamaños de los individuos seleccionados de *P. canaliculata* impedían el paso de los mismos a través de la red de plástico al compartimiento control. Por otro lado, los tamaños máximos de las cinco especies de caracoles permitían el libre desplazamiento en ambas direcciones a través de la red.

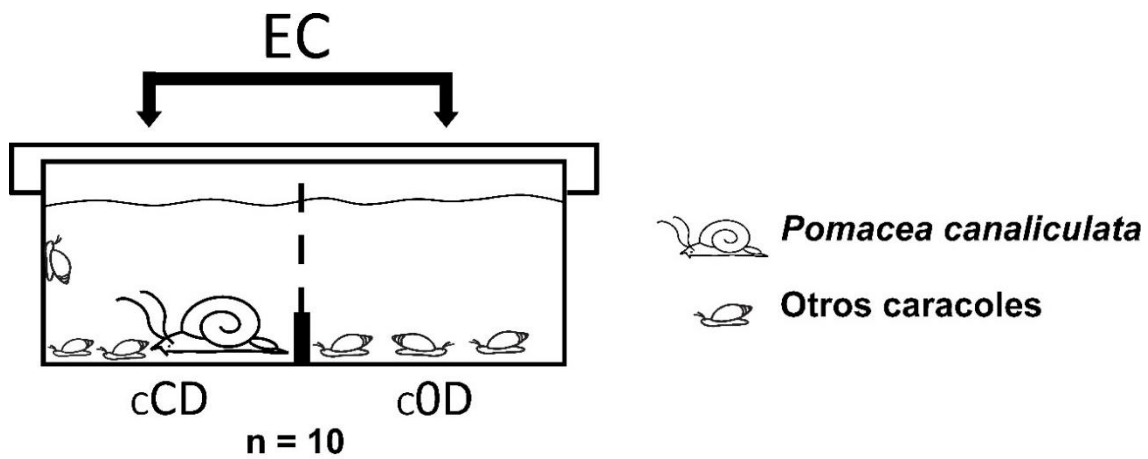


Figura 2.2. Esquema del diseño experimental y comparaciones estadísticas para los efectos por contactos entre *P. canaliculata* y cada una de las cinco especies de caracoles (Experimentos EC). Acuarios (n=10) divididos por una red en dos compartimientos: cCD (compartimiento con efectos por contacto y a distancia) y c0D (compartimiento solo con efectos a distancia). La flecha negra indica el efecto detectado en la comparación estadística entre compartimientos: EC (efectos por contacto).

Los efectos de *P. canaliculata* se probaron por separado para cada una de las cinco especies de caracoles. La duración de cada uno de los cinco experimentos fue de dos semanas, durante las cuales se proporcionaron hojas de lechuga y alimento para peces *ad libitum* en ambos compartimientos para evitar la competencia por los recursos tróficos. Cinco veces por semana se registró el número de individuos vivos y muertos de las cinco especies de caracoles y también su posición (en el compartimiento *con P. canaliculata*, en el compartimiento control, y en la red de plástico). El recambio de agua se efectuó al final de cada semana; los acuarios fueron vaciados lentamente a través de un sifón para evitar la mezcla de los materiales del fondo de ambos compartimientos. Los materiales del fondo

se recogieron por separado para cada compartimento y la muestra colectada se inspeccionó bajo microscopio estereoscópico en busca de restos de conchillas, restos de tejidos de caracoles, masas de huevos o recién nacidos. Por otra parte, se registró el número de caracoles vivos y muertos, masas o fragmentos de huevos, huevos y recién nacidos vivos en las paredes, en la red y en la parte inferior de cada compartimento del acuario vacío.

Debido a que los huevos de *H. parchappii* son muy pequeños (300 μm de diámetro; Martín, 2002) y se depositan en forma aislada, no fue posible contabilizarlos en el acuario, por lo que se colocó dentro de cada compartimento medio tubo de PVC (diámetro: 9 cm, longitud: 6,5 cm) como sustrato de oviposición. Este sustrato, colocado de manera horizontal sobre el fondo, permitió el desplazamiento y ramoneo de *P. canaliculata* por encima y debajo de él y facilitó el recuento de huevos de *H. parchappii*. El medio tubo se recuperó al final de cada semana y los huevos en ambos lados del sustrato fueron contados usando una lupa de mano.

En cada uno de los cinco experimentos, fueron estimadas cuatro variables para cada compartimento: uso de hábitat, supervivencia, fecundidad y daño a las masas de huevos. El uso de hábitat (%) se calculó como 100 veces el número total de caracoles (vivos y muertos) en el compartimento dividido por el número total de caracoles (vivos y muertos) en todo el acuario; los caracoles muertos fueron contabilizados ya que se asume que estaban utilizando ese compartimento al momento de su muerte. El desplazamiento post-mortem de un lado al otro del acuario no fue posible debido a la presencia de la barrera plástica colocada en la parte inferior de la red. El uso del hábitat (%) de los dos compartimentos no siempre sumó un 100% debido a que los caracoles ubicados sobre la red de plástico no fueron contabilizados para ninguno de los compartimentos.

El comportamiento de evitación y la posibilidad de libre desplazamiento de los caracoles a través de la red de plástico que divide el acuario es responsable de generar diferencias en las densidades entre compartimentos. Por lo tanto, la supervivencia, la

fecundidad y el daño a las masas de huevos en cada compartimento se calcularon en relación con el número de caracoles o masas de huevos en ese compartimento. La supervivencia (%) se calculó como 100 veces el número de caracoles vivos en cada compartimento dividido por el número total de caracoles (vivos y muertos) que usaron ese compartimento. La fecundidad *per capita* se calculó como el número total de masas de huevos (intactas o dañadas), huevos (*H. parchappii*) o recién nacidos vivos (*M. tuberculata*) en cada compartimento dividido por el número de caracoles vivos que usaron ese compartimento durante las dos semanas del experimento. El daño a las masas de huevos (%) se calculó como 100 veces el número de masas de huevos dañadas en un compartimento dividido por el número total de masas de huevos (intactas o dañadas) en el mismo compartimento. El daño en las masas de huevos no fue calculado en *C. parchappii* debido a que solo se hallaron cuatro masas de huevos durante los experimentos.

Para cada una de las cuatro variables se realizaron pruebas *t* apareadas para comparar los compartimentos con y sin *P. canaliculata* del mismo acuario (**Figura 2.2**). El promedio de los diez registros de uso de hábitat y supervivencia obtenidos durante las dos semanas se utilizó como dato para cada compartimento; en el caso de la fecundidad y las masas de huevos dañadas, se utilizó el promedio de los dos registros obtenidos al final de cada semana.

Asumiendo que en el compartimento con *P. canaliculata* (cCD) existen efectos por contacto y a distancia y que en el que no tiene *P. canaliculata* (c0D) solo hay efectos a distancia, cualquier diferencia significativa entre compartimentos puede atribuirse a los efectos por contacto (EC) de *P. canaliculata* (**Figura 2.2**). Para permitir una comparación de los efectos de *P. canaliculata* sobre las cinco diferentes especies de caracoles o entre las diferentes variables para la misma especie, se estimaron los tamaños del efecto (*effect sizes*) a través del índice *d* de Cohen. Los tamaños del efecto se estimaron como la diferencia entre las medias de los compartimentos, dividida por el promedio de sus

desviaciones estándar (d_{av} de Cohen), como lo sugiere Lakens (2013) para las comparaciones pareadas.

2.2.4 Efectos a distancia y efectos combinados por contacto y a distancia entre *P. canaliculata* y cinco especies de caracoles (Experimentos ED y EC&D)

Como para los efectos por contacto, los experimentos para cada una de las cinco especies de caracoles se realizaron y probaron por separado. Se utilizaron cinco acuarios idénticos a los de los Experimentos EC; además, cinco acuarios con 16-20 individuos de solo una de las otras cinco especies de caracoles fueron usados como controles en cada experimento (**Figura 2.3**).

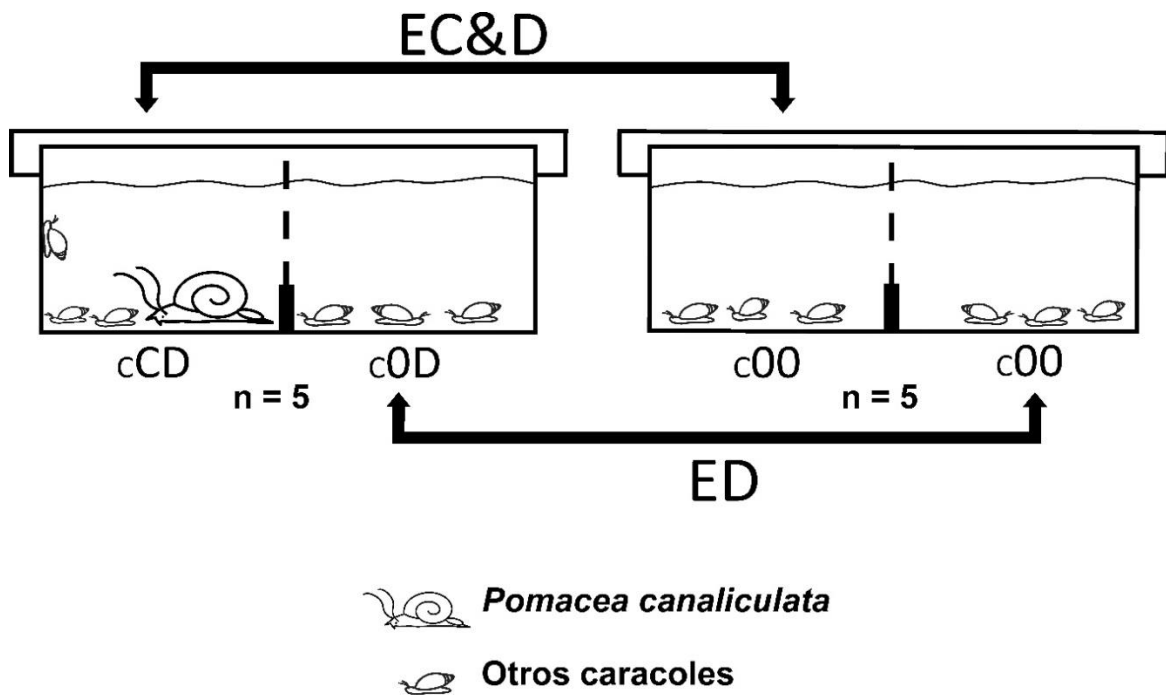


Figura 2.3. Esquema del diseño experimental y comparaciones estadísticas para los efectos por contactos y a distancia (Experimentos EC&D), y para efectos a distancia (Experimentos ED) entre *P. canaliculata* y cada una de las cinco especies de caracoles. Cinco acuarios, cada uno dividido por una red en dos compartimentos: cCD (compartimento con efectos por contacto y a distancia) y c0D (compartimento solo efectos a distancia), y cinco acuarios controles, divididos en dos compartimentos controles iguales, c00 (compartimentos sin efectos). Las flechas negras indican los efectos detectados en cada comparación estadística entre compartimentos: ED (efectos distantes) y EC&D (efectos por contacto y a distancia).

Los procedimientos de alimentación, limpieza y registro de eventos fueron realizados de igual manera que en los Experimentos EC. Como en el experimento EC, las diferencias en la densidad entre compartimentos se tuvieron en cuenta para calcular la supervivencia, la fecundidad en términos *per capita* y el daño a las masas de huevos en cada compartimento, que se calcularon en función del número de caracoles o masas de huevos en ese compartimento. Sin embargo, el uso del hábitat (%) no se calculó para los experimentos EC&D y ED porque esta variable debe calcularse comparando los dos compartimentos del mismo acuario y en los experimentos presentes todas las comparaciones fueron entre compartimentos de dos acuarios diferentes (**Figura 2.3**).

Para evaluar los efectos por contacto y a distancia combinados, se compararon mediante pruebas *t* independientes los cinco compartimentos con *P. canaliculata*, donde pueden producirse efectos por contacto y a distancia (cCD), con cinco compartimentos tomados al azar de cada uno de los cinco acuarios de control (c00), donde no hubo ningún efecto presente (**Figura 2.3**). Se realizaron pruebas de Levene para verificar la igualdad de las varianzas; cuando esta suposición fue rechazada, se realizaron pruebas de Welch para varianzas desiguales (Zar, 1984). Cualquier diferencia significativa entre estos compartimentos se puede atribuir a la combinación de efectos por contacto y a distancia de *P. canaliculata* (EC & D). Los tamaños de los efectos de las tres variables se estimaron utilizando la d_s de Cohen como la diferencia entre los promedios de los compartimentos divididos por su desviación estándar combinada (Lakens, 2013).

Finalmente, para evaluar solo los efectos a distancia, los cinco compartimentos sin *P. canaliculata* del acuario con *P. canaliculata* (c0D), donde solo pueden ocurrir efectos a distancia, fueron comparados mediante pruebas *t* independientes con los otros cinco compartimentos de los cinco acuarios de control (c00), donde no se observó efecto de *P. canaliculata*; cuando se rechazó la igualdad de las varianzas, se realizaron pruebas de Welch. Las diferencias significativas entre c0D y c00 fueron atribuidas a efectos de

distancia provocados por *P. canaliculata* (ED, **Figura 2.3**). Los tamaños de los efectos en las tres variables se estimaron usando el d_s de Cohen como se indicó anteriormente.

2.2.5 Respuestas comportamentales de las cinco especies de caracoles a los contactos con *P. canaliculata*

En este experimento, se utilizaron cinco acuarios de vidrio (25 x 15 x 14,5 cm), dispuestos uno al lado de otro. Los acuarios se llenaron con agua de red hasta una profundidad de 11 cm. En cada acuario se colocó un individuo de *P. canaliculata* y tres individuos de cada una de las otras cinco especies de caracoles. Las observaciones se llevaron a cabo de forma simultánea durante una hora y el diseño se repitió durante cinco días consecutivos. Para cada observación se utilizaron individuos diferentes, tanto de *P. canaliculata* como de las otras especies de caracoles.

Todos los caracoles se colocaron sobre el fondo de los acuarios en el mismo momento, comenzando a medirse el tiempo transcurrido cuando el pie de *P. canaliculata* hizo el primer contacto con el fondo. Los caracoles se controlaron en períodos de 5 segundos para registrar todos los contactos corporales entre *P. canaliculata* y cada uno de los individuos de las otras especies de caracoles.

Las respuestas de comportamiento de las cinco especies de caracoles a los contactos con la conchilla, el pie o los tentáculos de *P. canaliculata* fueron categorizadas como: indiferencia (el caracol no cambió su estado o actividad previa después del contacto), retracción (el caracol retrajo el cefalopodio dentro del caparazón después del contacto) y desplazamiento (el caracol comenzó a reptar después del contacto). Para probar si la frecuencia de las diferentes respuestas variaba entre especies, se realizó una prueba χ^2 .

Hasta el momento de los experimentos, los procedimientos de alimentación y limpieza fueron los mismos que en los experimentos anteriores. Los caracoles de *P. canaliculata* se mantuvieron en ayuno durante las 24 h previas y no fueron alimentados durante el transcurso de los experimentos. El agua se mantuvo a 25°C y las observaciones

se realizaron entre las 3.00 y 7.00 p.m. bajo luz natural difusa, complementadas con una luz artificial de 100 w ubicada a 1.5 m por encima del acuario.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Efectos por contacto entre *P. canaliculata* y cinco especies de caracoles (Experimentos EC)

El uso del hábitat se vio afectado significativamente solo en el caracol exótico *P. acuta* y en dos de los nativos (*B. peregrina* y *H. parchappii*) (**Tabla 2.1**); en todos estos casos, el uso del compartimiento donde *P. canaliculata* estaba presente se redujo en relación al otro compartimiento (21,2, 33,1 y 25,3% respectivamente). Sin embargo, considerando la variabilidad en los tratamientos, los tamaños de los efectos más negativos sobre el uso del hábitat se observaron en *B. peregrina* y *P. acuta* y los más bajos en *H. parchappii* (**Figura 2.4**).

M. tuberculata fue la única especie en la que se observó una supervivencia del 100% al finalizar el experimento. *Pomacea canaliculata* solo afectó de manera significativa la supervivencia de *P. acuta* (**Figura 2.4**), que mostró una disminución de 20,3% en el compartimiento compartido con *P. canaliculata*.

Tabla 2.1. Resultados de las comparaciones para muestras apareadas (n = 10) para efectos por contacto (CE) de *P. canaliculata* sobre las variables, uso del hábitat (%), supervivencia (%), fecundidad y masas de huevos dañadas (%) de las dos especies exóticas y las tres especies nativas de caracoles (Experimentos CE). cCD: compartimento con *P. canaliculata* (efectos por contacto y a distancia); c0D: compartimento sin *P. canaliculata* (efectos a distancia).

Caracoles	Variable	EC		cCD	c0D
		t ₉	p	Medias ± DE (n= 10)	Medias ± DE (n= 10)
<i>M. tuberculata</i>	Uso del hábitat	0,582	0,575	49,950 ± 7,365	49,550 ± 6,885
	Supervivencia	-	-	100	100
	Fecundidad	0,815	0,436	1,978 ± 0,607	1,737 ± 0,884
<i>P. acuta</i>	Uso del hábitat	-3,284	0,009	42,218± 4,972	53,590 ± 6,208
	Supervivencia	-4,662	0,001	75,078 ± 13,059	94,151 ± 4,770
	Fecundidad	-3,652	0,005	1,736 ± 0,845	3,256 ± 0,642
	Masas de huevos dañadas	7,613	< 0,001	53,108 ± 20,598	2,551 ± 3,621
<i>B. peregrina</i>	Uso del hábitat	-3,476	0,007	37,771± 8,775	56,474 ± 8,303
	Supervivencia	-1,165	0,273	98,277 ± 4,259	99,750 ± 0,420
	Fecundidad	-2,047	0,071	2,119 ± 1,206	2,986 ± 1,292
	Masas de huevos dañadas	9,141	< 0,001	78,785 ± 20,841	11,453 ±13,067
<i>H. parchappii</i>	Uso del hábitat	-2,511	0,033	38,787 ± 8,479	51,970 ± 8,501
	Supervivencia	-0,320	0,756	97,170 ± 2,647	97,747 ± 5,580
	Fecundidad	3,431	0,164	2,762 ± 2,491	1,384 ± 0,938
<i>C. parchappii</i>	Uso del hábitat	0,145	0,888	40,396 ± 8,365	39,725 ± 6,778
	Supervivencia	0,251	0,808	95,322 ± 5,863	94,769 ± 4,091
	Fecundidad	-	-	0,016 ± 0,051	0,044 ± 0,080

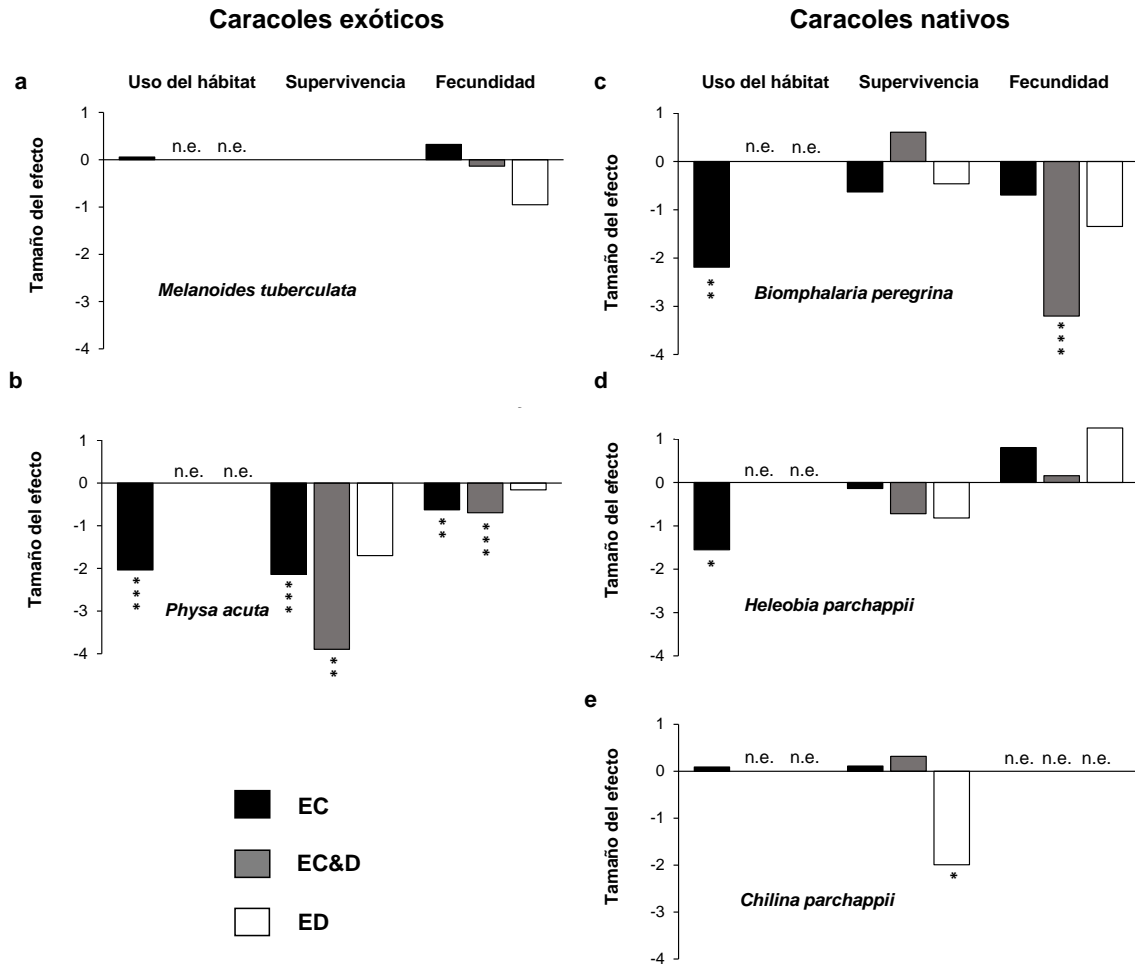


Figura 2.4. Tamaño de los efectos para las variables uso del hábitat, supervivencia y fecundidad de las dos especies exóticas y las tres especies nativas debido a los efectos por contacto (EC), efectos a distancia (ED) y efectos combinados por contacto y a distancia (EC&D) de *P. canaliculata* (Experimentos: EC, ED y EC&D). **a.** *M. tuberculata*, **b.** *P. acuta*, **c.** *B. peregrina*, **d.** *H. parchappii*, y **e.** *C. parchappii*. Los asteriscos indican la importancia de los efectos de las tablas 1, 2 y 3 (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$). Las siglas n.e. indican que el efecto no fue estimado o que no fue posible evaluarlo.

La fecundidad no mostró efectos significativos por contacto con *P. canaliculata* para la mayoría de las especies de caracoles; solo en *P. acuta* se observó una disminución del 46,8% para dicha variable (**Figura 2.4a**). No fue posible probar el efecto de *P. canaliculata* sobre la fecundidad de *C. parchappii*, debido a que solo se encontraron cuatro masas de huevos durante todo el experimento (una en el compartimento con *P. canaliculata* y tres en el otro compartimento). En el análisis de las muestras de fondo y de heces de *P.*

canaliculata se encontraron restos de partes blandas, conchillas y huevos de *P. acuta* y *B. peregrina*; también se detectaron restos de masas de huevos en las paredes del acuario.

El porcentaje de masas de huevos dañadas mostró efectos por contacto de *P. canaliculata* altamente significativos en ambas especies (**Tabla 2.1**). El porcentaje de daño en el compartimento con *P. canaliculata* aumentó 20,8 veces en *P. acuta* y 6,9 veces en *B. peregrina* en relación con el compartimento sin el ampulárido, pero teniendo en cuenta la alta variabilidad de los datos, estos dos efectos fueron casi del mismo tamaño (4,17 y 3,97, respectivamente, **Figura 2.5**).

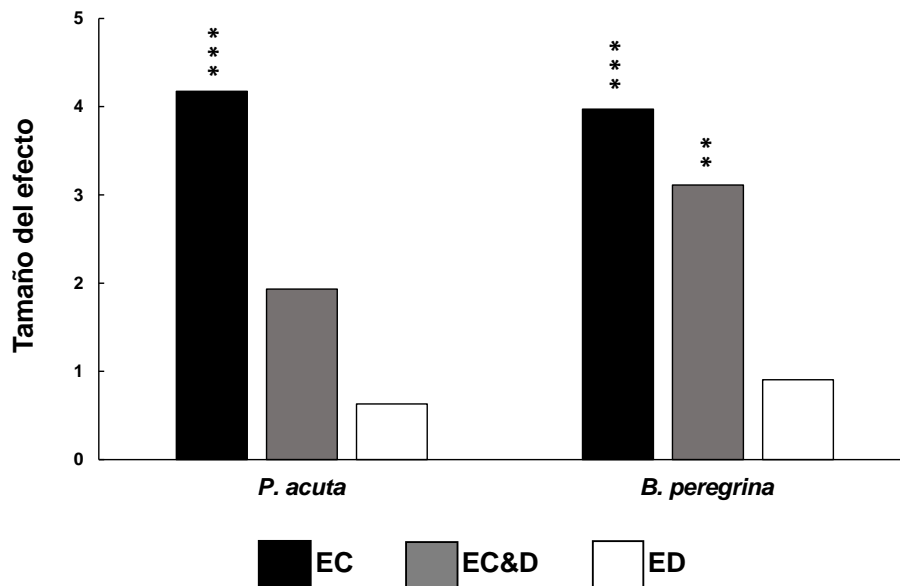


Figura 2.5. Tamaños de los efectos para el porcentaje de masas de huevos dañados de *P. acuta* y *B. peregrina* debido a los efectos por contacto (EC), efectos a distancia (ED) y efectos combinados por contacto y a distancia (EC&D) de *P. canaliculata* (Experimentos EC, EC Y EC&D). Los asteriscos indican la importancia de los efectos de los cuadros 1, 2 y 3 (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$).

2.3.2 Efectos a distancia y efectos combinados por contacto y a distancia entre *P. canaliculata* y cinco especies de caracoles (Experimentos ED y EC&D).

El único caracol cuya supervivencia mostró efectos por contacto y a distancia combinados significativos fue la especie exótica *P. acuta* (**Tabla 2.2, Figura 2.4**). La supervivencia de *P. acuta* disminuyó un 30,5% en el compartimento con *P. canaliculata* en

relación con el compartimiento del acuario de control (**Figura 2.4a**). La supervivencia de *M. tuberculata* también fue del 100% al final de este experimento (**Figura 2.4e**).

Tabla 2.2. Resultados de los test-t para muestras independientes para evaluar los efectos combinados por contacto y a distancia (EC&D) de *P. canaliculata* sobre la supervivencia (%), fecundidad y masas de huevos dañadas (%) de las dos especies exóticas y las tres especies nativas (Experimentos ED y EC&D). cCD: compartimentos con *P. canaliculata* (efectos por contacto y a distancia); c00: compartimento control (sin efectos, n = 5). Cuando las varianzas fueron significativamente diferentes, los números entre paréntesis indican los grados de libertad de la prueba t de Welch.

Caracoles	Variable	EC&D		cCD	c00
		t_8	p	Medias ± DE (n= 5)	Medias ± DE (n= 5)
<i>M. tuberculata</i>	Supervivencia	-	-	100	100
	Fecundidad	-0,216	0,834	1,412 ± 0,449	1,489 ± 0,667
<i>P. acuta</i>	Supervivencia	-6,158 (4,232)	0,003	68,606 ± 10,782	98,729 ± 1,837
	Fecundidad	-6,364	< 0,001	0,778 ± 0,649	5,803 ± 1,641
	Masas de huevos dañadas	2,732 (3,002)	0,72	48,33 ± 35,119	0,34 ± 0,771
<i>B. peregrina</i>	Supervivencia	1,000 (4,000)	0,374	100 ± 0	99,833 ± 0,372
	Fecundidad	-5,059	0,001	2,466 ± 1,433	7,131 ± 1,482
	Masas de huevos dañadas	4,922 (4,156)	0,007	41,741 ± 18,267	1,142 ± 2,555
<i>H. parchappii</i>	Supervivencia	-1,136	0,289	98,622 ± 0,690	99,267 ± 1,065
	Fecundidad	0,253	0,807	0,916 ± 0,740	0,822 ± 0,391
<i>C. parchappii</i>	Supervivencia	0,499	0,632	82,590 ± 12,829	78,041 ± 15,864
	Fecundidad	-	-	0	0

La fecundidad mostró una disminución significativa en relación con los controles tanto en *P. acuta* como en *B. peregrina* (86,7% y 65,5%, respectivamente). Sin embargo, el tamaño de los efectos negativos combinados de *P. canaliculata* fue 4,6 veces mayor en *B. peregrina* que en *P. acuta* (**Figura 2.4a, b**). No se hallaron puestas de huevos de *C. parchappii* durante el transcurso del experimento. Las muestras de heces de *P. canaliculata*

presentaron escasos restos de partes blandas, conchillas y masas de huevos de *P. acuta* y *B. peregrina*. Se encontraron algunas masas de huevos dañadas en los acuarios control de *P. acuta* y *B. peregrina*. El porcentaje de masas de huevos dañadas en el compartimiento con *P. canaliculata* mostró un aumento significativo en relación con el acuario control solo en el caso de *B. peregrina* (35,6%, **Tabla 2.2, Figura 2.5**).

Las pruebas realizadas para detectar efectos a distancia (ED) comparando un compartimiento sin *P. canaliculata* con alguno de los dos compartimientos del acuario control, mostraron disminuciones significativas y marginalmente significativas, respectivamente, en la supervivencia de *P. acuta* y *C. parhappii* (4,6 % y 14,4; **Tabla 2.3**). El tamaño de los efectos en estas dos especies fue similar (**Figura 2.3a, d**).

El porcentaje de masas de huevo dañadas en *P. acuta* y en *B. peregrina* en el compartimiento donde solo los efectos a distancia de *P. canaliculata* estaban presentes no aumentó significativamente en relación con el acuario control (Tabla 2.3, **Figura 2.5**). Se encontraron algunas masas de huevos dañadas en el acuario de control de *B. peregrina* pero ninguna en las de *P. acuta*.

Tabla 2.3. Resultados de los test-t para muestras independientes para evaluar los efectos a distancia (ED) de *P. canaliculata* sobre la supervivencia (%), fecundidad y masas de huevos dañadas (%) de las dos especies exóticas y las tres especies nativas (Experimentos ED y EC&D). c0D: compartimentos sin *P. canaliculata* (efectos a distancia); c00: compartimento control (sin efectos, n = 5). Cuando las varianzas fueron significativamente diferentes, los números entre paréntesis indican los grados de libertad de la prueba t de Welch.

Caracoles	Variable	ED		c0D	c00
		t _s	p	Medias ± DE (n= 5)	Medias ± DE (n= 5)
<i>M. tuberculata</i>	Supervivencia	-	-	100	100
	Fecundidad	-1,502	0,172	0,827 ± 0,452	1,182 ± 0,271
<i>P. acuta</i>	Supervivencia	-2,692 (4,057)	0,054	95,284 ± 3,785	99,857 ± 0,319
	Fecundidad	-1,571	0,155	3,936 ± 1,515	6,188 ± 2,824
	Masas de huevos dañadas	1,000 (4,000)	0,374	2,22 ± 4,969	0
<i>B. peregrina</i>	Supervivencia	-0,729	0,487	98,996 ± 2,243	99,750 ± 0,559
	Fecundidad	-2,129	0,066	5,087 ± 0,498	6,745 ± 1,669
	Masas de huevos dañadas	1,435	0,189	3,508 ± 4,727	0,416 ± 0,931
<i>H. parchappii</i>	Supervivencia	-1,297	0,231	99,453 ± 0,649	99,867 ± 0,298
	Fecundidad	1,987	0,082	0,935 ± 0,707	0,297 ± 0,122
<i>C. parchappii</i>	Supervivencia	-3,150	0,014	77,835 ± 5,449	90,973 ± 7,568
	Fecundidad	-	-	0	0

2.3.3 Respuestas comportamentales de las cinco especies de caracoles a los contactos con *P. canaliculata*

La mayoría (55,2%) de los contactos corporales ocurridos entre un individuo de *P. canaliculata* (n = 259) y las otras especies de caracoles no resultaron en cambios posteriores en su estado o actividad. Las dos respuestas activas al contacto corporal con *P. canaliculata* (desplazamiento y retracción) fueron en general igualmente frecuentes (22,4%). Sin embargo, la frecuencia de estas tres respuestas fue significativamente diferente entre las cinco especies de caracoles ($X^2_8 = 41,0$, $p > 0,001$, **Figura 2.6**).

Una de las especies exóticas (*M. tuberculata*) fue el caracol con menor frecuencia de indiferencia a los contactos corporales con *P. canaliculata* (40,6%). En las otras cuatro especies, la indiferencia fue la respuesta más frecuente al contacto corporal (57,1-66,6%). *Melanoides tuberculata* mostró los mayores valores de frecuencia para la respuesta de retracción (45,3%) mientras que la otra especie exótica (*P. acuta*) y una de las especies nativas (*B. peregrina*) mostraron los valores más bajos (3,0 y 4,2%, respectivamente); los otros dos caracoles nativos mostraron valores de 22,1 y 23,7%. La frecuencia más alta y la más baja de desplazamiento se observaron en dos de los tres caracoles nativos: *B. peregrina* (38,3%) y *H. parchappii* (13,1%). En dos ocasiones, un individuo de *H. parchappii* ingresó en el ombligo de la conchilla de *P. canaliculata* y permaneció allí hasta el final del período de observación.

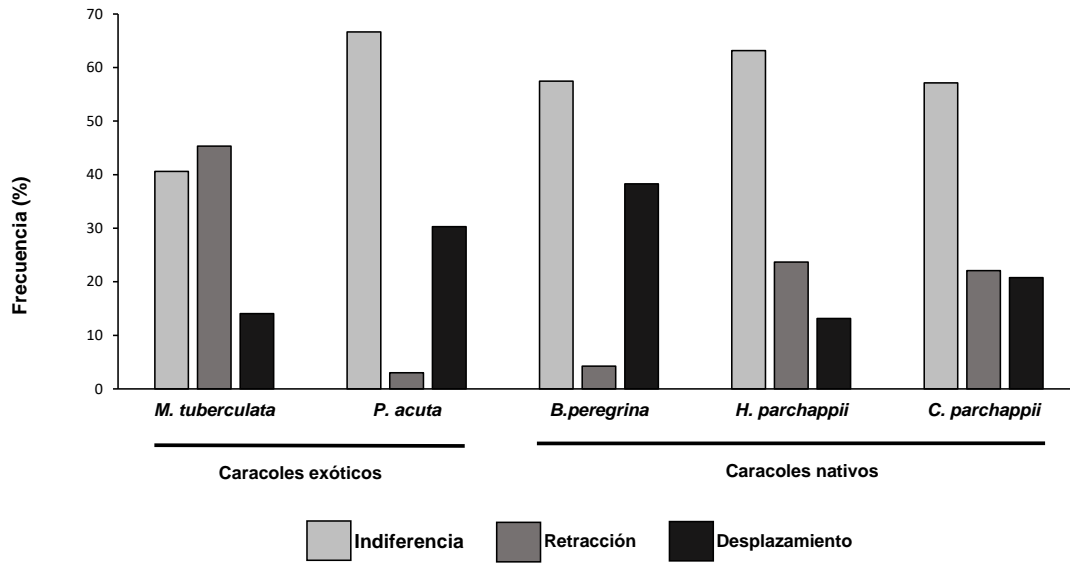


Figura 2.6 Frecuencia (%) de indiferencia, retracción y desplazamiento a los contactos corporales con *P. canaliculata*, para las dos especies exóticas y las tres especies nativas (Experimento Respuestas comportamentales).

2.4 DISCUSIÓN

Los experimentos demostraron que, a excepción de la especie exótica *M. tuberculata*, todas las especies de caracoles de agua dulce con las que se ensayó se vieron negativamente afectadas por interacciones con *P. canaliculata*, ya fueran por contacto o a distancia. La posibilidad de interacciones de tipo positivo (por ejemplo, facilitación) no puede descartarse *a priori* (Capítulo 6) pero, en el presente estudio, cualquier posible efecto positivo fue superado en magnitud por los efectos negativos. A pesar de que en general se vieron afectadas negativamente por *P. canaliculata*, hubo diferencias importantes entre las cinco especies de caracoles, en el tipo de respuesta al contacto corporal y en la frecuencia de estas interacciones. Los efectos negativos y las respuestas comportamentales provocadas por *P. canaliculata* variaron fuertemente tanto entre las dos especies exóticas y como entre las tres especies nativas.

Los individuos de *P. canaliculata* utilizados en las experiencias convivían en el ambiente en que fueron recolectados con todas las especies utilizadas, a excepción de *M. tuberculata*. En consecuencia, las diferencias interespecíficas en los efectos de *P. canaliculata* sobre esas cuatro no pueden ser atribuidas a la falta de experiencia previa diferencial con algunos de ellos. Es posible que esta experiencia previa haya incentivado los ataques depredatorios de *P. canaliculata* hacia algunas especies de caracoles o a sus masas de huevos en unos casos más que en otros. Sin embargo, el aprendizaje asociativo se debilita significativamente después de unos días en *P. canaliculata* (Aizaki y Yusa, 2010). Dado que los caracoles fueron alimentados durante al menos un mes antes de ser utilizados, cualquier respuesta aprendida contra un caracol probablemente se hubiera desvanecido al momento de los experimentos. Por otro parte, para los individuos de las cinco especies de caracoles utilizadas en los experimentos el encuentro con *P. canaliculata* fue novedoso, ya que esta especie no está presente en los arroyos donde fueron recolectados. Por esta razón, las diferencias interespecíficas en las respuestas conductuales a *P. canaliculata* no pueden haber dependido de la existencia de contactos

previos entre ellas, sino probablemente estuvieron relacionadas con respuestas innatas no específicas. Estas respuestas innatas fueron muy variables tanto en las especies nativas como en las exóticas, y por lo tanto no pueden ser explicadas por la existencia o ausencia de una historia evolutiva común.

Los efectos de *P. canaliculata* en el uso del hábitat de las otras especies de caracoles no parecen estar asociadas a su carácter exótico o nativo, sino a respuestas de comportamiento específicas y el tamaño de la concha. El uso del hábitat se vio afectado negativamente, y con una intensidad similar, tanto en la especie exótica *P. acuta*, como en las especies nativas *B. peregrina* y *H. parchappii*. Contrariamente, la especie nativa *C. parchappii* y la especie exótica *M. tuberculata*, no se vieron afectadas en el uso del hábitat, siendo estas dos las especies de mayor tamaño y con una respuesta de desplazamiento poco frecuente al contacto con *P. canaliculata*. Las respuestas de desplazamiento más frecuentes se observaron en *P. acuta* y *B. peregrina* (30 y 38%, respectivamente), lo cual puede explicar el uso reducido del compartimiento compartido con *P. canaliculata* ya que los caracoles con este tipo de respuesta tenderían a alejarse del ampulárido. Además, debido a que en ambos casos se encontraron restos de conchas y partes blandas en las heces de *P. canaliculata*, la respuesta de evitación puede haberse debido a la liberación de señales químicas de conoespecíficos lesionados o comidos (por ejemplo, Alexander & Covich, 1991; Turner, 1996; Ueshima & Yusa, 2015). En el caso de *H. parchappii*, la otra especie que tendió a evitar a *P. canaliculata*, mostró una frecuencia de desplazamiento mucho menor que las especies anteriormente comentadas (13%). *Heleobia parchappii*, fue la especie más pequeña utilizada en nuestro estudio, por lo que se podría suponer que el cambio en el uso del hábitat no estuvo relacionado con los contactos directos, sino con la evitación de los rastros de mocos (Karowe *et al.*, 1993). Los rastros de moco de *P. canaliculata* son muy anchos (2-3 cm) y luego de unos días todas las superficies del compartimiento quedaron probablemente cubiertas.

Los escasos efectos por contacto de *P. canaliculata* sobre la supervivencia de las especies de caracoles estudiadas en el área nativa no concuerdan con los fuertes efectos detectados en un área invadida. En Hong Kong, Kwong *et al.* (2009) reportaron mortalidades significativas de adultos de tres especies de pulmonados por la depredación de *P. canaliculata*, pero no ocurrió lo mismo para los dos prosobranquios de gran tamaño. Las diferencias encontradas, entre ambos estudios pueden estar relacionadas con una densidad de presas 60% mayor (1.875 caracol.l⁻¹ contra 1.176 caracol.l⁻¹) o con una densidad 6.4 veces mayor de *P. canaliculata* (0.375 caracol.l⁻¹ vs 0.059 caracol.l⁻¹) para el estudio realizado en Hong Kong. Además, los caracoles de ese estudio no pudieron escapar de la depredación ya que no había refugios donde se excluyera a *P. canaliculata*. A pesar de que la duración de nuestros ensayos fue cinco veces mayor, todas estas diferencias combinadas probablemente aumentaron las posibilidades de depredación en relación con nuestro estudio.

Los efectos de *P. canaliculata* sobre la supervivencia de las especies ensayadas no fueron muy diferentes entre las especies nativas y exóticas. La supervivencia de *P. acuta* se redujo significativamente por efectos por contacto y por efectos combinados por contacto y a distancia. La falta de efectos en *M. tuberculata* probablemente se debió a la alta respuesta de retracción al contacto con *P. canaliculata*, sumado al gran grosor y al tamaño de su conchilla. El hallazgo de restos de conchilla y partes blandas de *P. acuta* en las heces de *P. canaliculata* indica que algunos caracoles fueron comidos, sin embargo, esto no permite discriminar depredación, depredación oportunista de caracoles moribundos o necrofagia (Capítulo 7). Sin embargo, el hecho de que la supervivencia fue muy alta en los controles (94.1 y 98.7%) indica que al menos parte de estas disminuciones en la supervivencia se debieron a contactos corporales con *P. canaliculata*, probablemente por ataques directos con las mandíbulas y rádula, como fueron observados por Kwong *et al.* 2009.

El hecho de que solo la supervivencia de *P. acuta* se viera afectada por los contactos de *P. canaliculata* no puede explicarse únicamente por sus respuestas comportamentales. *Biomphalaria peregrina* exhibió un patrón muy similar de respuestas de comportamiento y cambios en el uso del hábitat y, sin embargo, no mostró efectos por contacto en la mortalidad. En relación con *P. acuta*, la conchilla de *B. peregrina* posee una apertura mucho más estrecha que la hace menos susceptible al ataque por *P. canaliculata* (Cazzaniga, 1990). *M. tuberculata* y *H. parchappii*, son especies que poseen opérculo, además de aberturas estrechas (Kelly & Cory, 1987; Kwong *et al.*, 2009), lo cual reduce aún más la posibilidad de ser consumidas por *P. canaliculata*. Las formas de las conchillas y las aberturas de *C. parchappii* y *P. acuta* son similares, sin embargo *C. parchappii* presenta una conchilla dos veces más grande y posee un pie ancho y fuerte que le otorga mayor sujeción al sustrato en relación a *P. acuta*, cuyo pie es estrecho y largo. El tamaño relativo de los caracoles es relevante para determinar las tasas de mortalidad, ya que los juveniles de *P. canaliculata* son siempre menos letales que los adultos para las mismas presas (Kwong *et al.*, 2009).

Los efectos a distancia de *P. canaliculata* sobre las otras especies de caracoles fueron infrecuentes y débiles. Los efectos a distancia para la supervivencia de *P. acuta*, fueron marginalmente significativos pero significativos para los efectos por contacto y a distancia combinados. Estos efectos combinados pueden estar mediados por sustancias disueltas, probablemente urea, ya que el oxígeno no se agotó en el acuario y *P. acuta* tuvo siempre acceso a la superficie para respirar oxígeno atmosférico.

Los efectos sobre la reproducción no fueron diferentes entre caracoles exóticos y nativos. *P. canaliculata* solo afectó negativamente la fecundidad de las dos especies de pulmonados, una de ellas exótica (*P. acuta*) y la otra nativa (*B. peregrina*), que depositan masas de huevos gelatinosas. En ambos casos los efectos por contacto, solos o en combinación con aquellos a distancia, fueron significativos pero los efectos a distancia *per se* nunca lo fueron. Los efectos por contacto sobre la fecundidad en estas dos especies

pueden deberse a la evitación de la oviposición en sustratos con moco o heces de *P. canaliculata*, o a la ingestión por esta especie de masas de huevos completas.

En relación a los efectos a distancia sobre la fecundidad de *B. peregrina*, si bien no fueron significativos *per se*, si se observó una clara aditividad o aún sinergismo con los efectos por contacto. Estos efectos pueden estar mediados por un aumento en la concentración de urea en el acuario, que suele afectar la reproducción en los planórbidos (Smith *et al.*, 1994), y que es el segundo compuesto nitrogenado en importancia en la excreta soluble de *P. canaliculata* (Vega *et al.*, 2007).

En relación a las masas de huevos dañadas, se encontró un porcentaje mucho mayor de daño en compartimentos en los que estaba presente *P. canaliculata*, independientemente del carácter nativo (*B. peregrina*) o exótico (*P. acuta*). Algunas masas de huevos no fueron consumidas totalmente y se contabilizaron como masas de huevos dañadas, mientras que otras fueron encontradas en las heces de *P. canaliculata*, evidenciando que la depredación de los huevos efectivamente ocurre. De acuerdo con Turner *et al.* (2007), las masas de huevos globosas de *P. acuta* son altamente vulnerables a la depredación, incluso por pequeños caracoles pulmonados. Sin embargo, en el presente estudio las tasas de depredación de *P. canaliculata* fueron similares a las de las masas de huevos más compactas y planas de *B. peregrina*, lo que indica que los rasgos que permiten la resistencia a la depredación por pulmonados (Turner *et al.*, 2007) no son efectivas contra las fuertes mandíbulas y rádula de *P. canaliculata*. La única especie ovípara en la que no se detectó un efecto significativo de *P. canaliculata* sobre la fecundidad fue *H. parchappii*. La falta de efectos por contacto como la depredación puede deberse al pequeño tamaño de los huevos y al hecho de que son depositados de forma individual (Martín, 2002) y no en masas de huevos, lo que los haría más difíciles de detectar que las masas de huevos gelatinosas.

La fecundidad de *M. tuberculata* no se vio afectada por *P. canaliculata* en nuestro estudio. Quizás esto se deba a que esta especie exótica combina una alta resistencia de

los adultos con recién nacidos que tienen una conchilla de gran tamaño y dureza. Sin embargo, Kwong *et al.* (2009) encontraron que los adultos de *P. canaliculata* consumieron el 42% de los recién nacidos de *M. tuberculata*, probablemente debido a la mayor relación entre recién nacidos de *M. tuberculata* y adultos de *P. canaliculata* en comparación con nuestro estudio (20 : 1 vs. 7,23 : 1).

Los efectos negativos por contacto sobre la supervivencia de adultos de *P. acuta* y sobre las masas de huevos de *P. acuta* y *B. peregrina* se debieron probablemente a la depredación y ocurrieron incluso cuando se proporcionó alimento en exceso. Esto probablemente indica que las masas de huevos de los caracoles pulmonados, y quizás los adultos de algunas especies (Capítulos 4 y 7), son un recurso trófico habitual o frecuente para *P. canaliculata*, como también ocurre en otros caracoles de la familia Ampullariidae (por ejemplo: Aditya & Raut, 2002; Cazzaniga & Estebenet, 1984; Hofkin *et al.*, 1991; Hubendick, 1966; Stryker *et al.*, 1991).

Nuestros resultados muestran que los efectos nocivos de *P. canaliculata* sobre otros caracoles están más relacionados con rasgos específicos de estos que con un origen geográfico compartido o diferente. Los efectos negativos provocados por *P. canaliculata* puede afectar diferencialmente a otras especies de caracoles, y podrían influir en la estructura de sus comunidades de caracoles, tanto en su rango geográfico nativo como invadido (Capítulo 7).

CAPÍTULO 3

EFFECTOS ANTAGÓNICOS DE *POMACEA CANALICULATA* SOBRE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

3.1 INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados son un componente fundamental dentro de las comunidades y ecosistemas de agua dulce y desempeñan diversos roles tróficos como herbívoros, carnívoros, carroñeros y detritívoros (Merritt *et al.*, 2017). Son además recursos tróficos para muchas especies de peces, reptiles, aves y mamíferos, y por lo tanto transportan flujos de materia y energía no solo dentro del ambiente acuático, sino también desde y hacia áreas terrestres circundantes (Resh & Rosenberg, 2015). La vegetación acuática, especialmente las macrófitas sumergidas, sirve de alimento a muchos de estos macroinvertebrados, ya sea en estado vigoroso, o después de la senescencia, en forma de detritos (Bowden *et al.*, 2017; Lopez-van Oosterom *et al.*, 2013; Saigo *et al.*, 2016). Al mismo tiempo, ofrecen refugio a muchos macroinvertebrados (Grutters *et al.* 2015) y proporcionan sitios de caza para los que son depredadores (Kirby & Ringler, 2015). El efecto de herbivoría por macroinvertebrados puede tener un fuerte papel estructurante en las comunidades de macrófitas acuáticas, especialmente durante la fase de regeneración de la vegetación a partir de los propágulos sexuales (Elger *et al.*, 2009). Las macrófitas acuáticas son especialmente importantes en las corrientes lentas y altamente productivas de la Ecorregión Pampeana, ya que la mayor heterogeneidad del hábitat depende de la vegetación acuática (Acuña *et al.*, 2011; Giorgi *et al.*, 2005; Rodríguez Capítulo *et al.*, 2010).

Debido a sus devastadores efectos sobre la vegetación acuática (Carlsson *et al.*, 2004, Horgan *et al.*, 2014a; Qiu & Kwong, 2009) y sobre cultivos como el arroz (Cowie, 2002; Horgan, 2018; Horgan *et al.*, 2014b), y a su abundancia en lagos poco profundos,

lagunas y arroyos del Sudoeste Bonaerense (Seuffert & Martín, 2013), los ampuláridos probablemente desempeñen un papel estructurador fundamental en los cuerpos de agua de esta región (Giorgi *et al.*, 2005; Manara *et al.*, 2019). Se han desarrollado diversos estudios sobre los efectos de *P. canaliculata* sobre la vegetación y la fauna acuática pero la mayoría de estos registros fueron realizados en áreas invadidas (Carlsson & Lacoursière, 2005; Hayes *et al.*, 2015; Kwong *et al.*, 2009, Morrison & Hay 2011a) y rara vez se estudia el papel que juegan los caracoles manzanas en sus hábitats nativos (Hayes *et al.*, 2009). Estos estudios definen a *P. canaliculata* como un herbívoro generalista, pudiendo mostrar claras preferencias por algunas de las macrófitas disponibles (Morrison & Hay 2011b; Manara *et al.*, 2019). A pesar de ello, varias líneas de investigación demostraron que puede alimentarse tanto de macroinvertebrados, como de otros caracoles y masas de huevos (Kwong *et al.*, 2009; Capítulos 2 y 4), colonias de briozoos (Wood *et al.*, 2006) y huevos de anfibios (Karraker & Dudgeon, 2014). Las tasas de depredación sobre los caracoles son muy variables y dependen al menos en parte de sus defensas morfológicas y respuestas comportamentales (Kwong *et al.*, 2009; Capítulo 2). La depredación de *P. canaliculata* sobre otros caracoles ha sido estudiada principalmente en ensayos de microcosmos en ausencia de refugios (Cazzaniga, 1990; Kwong *et al.*, 2009), pero también en presencia de refugios o con posibilidad de cambio de hábitat (Capítulo 2).

Más allá de la depredación por *P. canaliculata*, es probable que ocurran otros efectos sobre los otros macroinvertebrados, especialmente los relacionados con el consumo voraz de recursos tróficos. Estudios recientes sobre su dieta natural indican un importante consumo de detritos, posicionando a este caracol como un importante competidor para otros macroinvertebrados que también consumen material detrítico dentro del mismo hábitat (Ocón *et al.*, 2013). El consumo de macrófitas y la reducción de su biomasa provocada por *P. canaliculata* pueden no afectar a los caracoles y macroinvertebrados a través de la competencia trófica, debido al bajo consumo de macrófitas por la mayoría de los invertebrados y la falta de limitaciones en la disponibilidad

de recursos (Elger *et al.*, 2009; Kwong *et al.*, 2010). Sin embargo, este consumo puede provocar cambios en la estructura de las comunidades de macrófitas alterando su complejidad y diversidad (Carlsson *et al.*, 2004; Manara *et al.*, 2019) y provocando una disminución en la calidad y cantidad de microhábitats, lo que podría generar una disminución en las abundancias de otros caracoles y macroinvertebrados. Este efecto ha sido registrado por ejemplo, para el caracol *Biomphalaria straminea* al que otros ampuláridos, en un exitoso programa de control biológico, eliminaron luego de erradicar algunas de las plantas preferidas que constituían su hábitat (Pointier *et al.*, 1991; Pointier & David, 2004).

A pesar de su amplia distribución y abundancia en los cuerpos de agua de la Ecorregión Pampeana, el papel natural de *P. canaliculata* en estos ambientes acuáticos rara vez ha sido investigado. Un enfoque adecuado y realista para estudiar los efectos de *P. canaliculata* sobre especies individuales y otros taxones de macroinvertebrados es a través del uso de mesocosmos, que se han utilizado con éxito para investigar el efecto de los ampuláridos sobre las macrófitas acuáticas (Manara *et al.*, 2019; Meza-Lopez & Siemann, 2015; Ribas *et al.*, 2017).

Los objetivos de este capítulo fueron investigar a través de un experimento de mesocosmos si la presencia de *P. canaliculata* afecta la abundancia de caracoles y otros macroinvertebrados y si estos efectos están mediados o no por el efecto negativo de *P. canaliculata* sobre las macrófitas sumergidas y sus detritos.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Preparación y armado de los mesocosmos

Para evaluar los efectos de *P. canaliculata* sobre macrófitas sumergidas, caracoles y otros macroinvertebrados del Sudoeste Bonaerense se llevó a cabo un experimento a la intemperie en mesocosmos artificiales. Para la realización de los mesocosmos se utilizaron piletas estructurales de lona de tejido poliéster recubierto con PVC y armazón de caños de acero reforzado, galvanizados, con una capacidad total de 500 L (longitud: 1,30 m, ancho: 0,95 y altura: 0,40 m) (**Figura 3.1**).



Figura 3.1. Piletas utilizadas como mesocosmos para evaluar los efectos de la presencia de *P. canaliculata* sobre la abundancia de caracoles y otros macroinvertebrados. Diez mesocosmos: cinco con *P. canaliculata* y cinco mesocosmos control.

Diez mesocosmos fueron colocados en los campos experimentales del CERZOS (UNS-CONICET) (38° 39' 54,3" S; 62° 13' 57,7" O) desde principios del verano (20 de diciembre de 2016) hasta principios del otoño (29 de marzo de 2017). Se ubicaron al aire libre y sin ningún tipo de recubrimiento para permitir la libre colonización por parte de

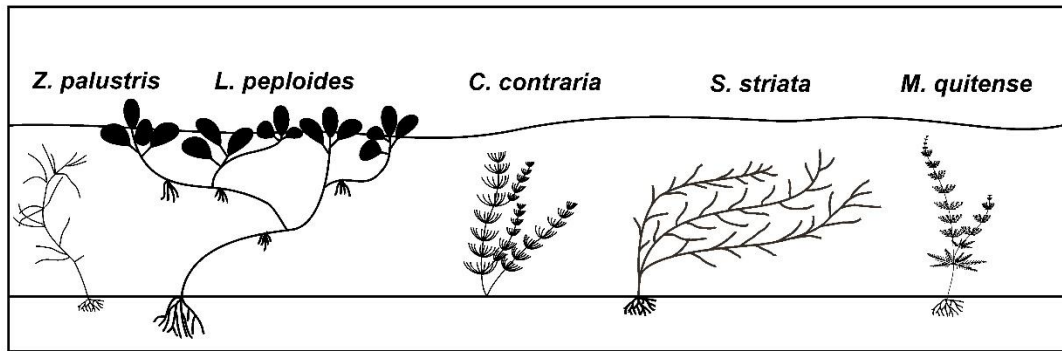
insectos voladores. La distancia desde los mesocosmos hasta el punto más cercano del arroyo Napostá Grande (38° 41' 12,1" S, 62° 14' 24,4" O), desde donde se obtuvieron el material biológico y los sedimentos, fue de 1,5 km. Las horas de luz solar durante el experimento variaron desde 15 h al comienzo hasta 12 h al final del mismo; la luz solar directa alcanzó los mesocosmos desde 2 h después del amanecer hasta 1 h antes del ocaso. La temperatura del aire fluctuó entre 40,3 y 6,2 °C (media: 23,0 °C) mientras que la temperatura del agua fluctuó entre 19,3 y 22,5 °C (media: 20,4 °C).

Cada mesocosmos se llenó con agua de red hasta una profundidad de 0,25 m, obteniendo un volumen final de agua de 300 L. Sobre el fondo se distribuyó una capa de arena y limo de 3 cm de profundidad (obtenidos del arroyo Napostá Grande). El sedimento recolectado fue mezclado y dispuesto al azar en cada pileta sin ningún tratamiento previo, formando una capa uniforme en el fondo para el establecimiento de las macrófitas acuáticas y los macroinvertebrados.

Después de un período de dos días para la estabilización del sedimento y la dechloración natural del agua, se sembraron en cada uno de los mesocosmos matas de cinco de las especies de macrófitas más frecuentes y abundantes en los cuerpos de agua del sudoeste bonaerense (Capítulo 1). Las especies seleccionadas fueron: *Chara contraria*, *Zannichellia palustris*, *Stuckenia striata*, *Myriophyllum quitense* y *Ludwigia peploides*. Todas las especies de macrófitas fueron recolectadas a mano del mismo sitio en el arroyo Napostá Grande (38 ° 17 '47,7 "S, 62 ° 10' 15,4" O) y llevadas al CERZOS en contenedores con agua del arroyo. Cada mata comprendía un tallo principal o varios tallos unidos, dependiendo del tipo de ramificación, con sus hojas y raíces adventicias. En el caso de las macroalgas *C. contraria*, 20 a 30 talos constituyeron una mata. Para obtener ensambles uniformes de macrófitos, se sembraron al comienzo del experimento tres matas de cada una de las especies en el fondo de cada mesocosmos dentro de las 5 horas de la recolección. Cuatro de las cinco especies (*L. peploides*, *S. striata*, *M. quitense* y *Z. palustris*) fueron plantadas enterrando la parte basal de los tallos en el sedimento para

evitar el desprendimiento, mientras que la especie restante, *C. contraria*, fue apoyada directamente sobre el sedimento del fondo. A excepción de *L. peploides*, cuyas hojas apicales flotan en la superficie del agua, las otras macrófitas descansaban en el fondo y ocupaban aproximadamente el 75% de la columna de agua (**Figura 3.2**).

Mesocosmos sin *P. canaliculata*



Mesocosmos con *P. canaliculata*

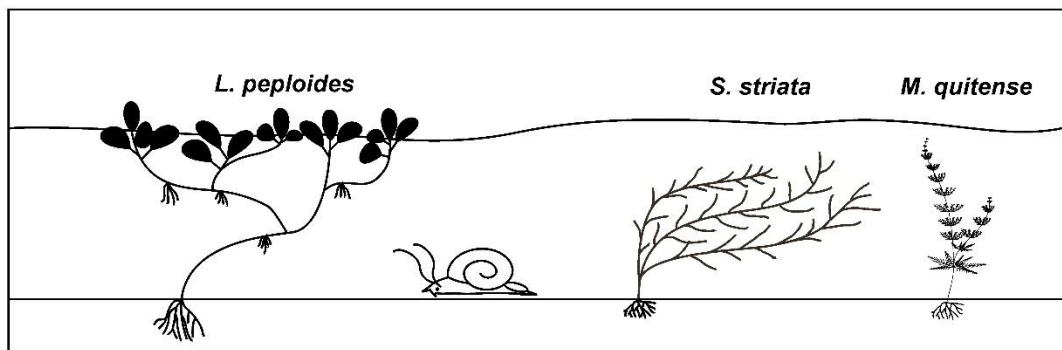


Figura 3.2. Esquema de estado de los mesocosmos al final del experimento. Mesocosmos control con matas de las cinco especies de macrófitas: *Z. palustris*, *L. peploides*, *C. contraria*, *S. striata*, *M. quitense* (cobertura total del 90%), y mesocosmos con *P. canaliculata*, y la erradicación de dos de las especies de macrófitas: *C. contraria* y *Z. palustris* (cobertura total del 60%). (Manara *et al.*, 2019).

Los macroinvertebrados presentes en los mesocosmos, a excepción de los caracoles, fueron los que se encontraban naturalmente presentes en las macrófitas sembradas, además de algunos insectos adultos voladores que visitaron los mesocosmos (Odonata, Diptera y Hemiptera). Se agregaron 50 ejemplares de *Heleobia parchappii*, 20 de *Physa acuta*, 20 de *Melanoides tuberculata*, 15 de *Chilina parchappii* y 6 de *Biomphalaria peregrina* a cada mesocosmos, intentando reflejar sus abundancias relativas

en los cuerpos de agua de las inmediaciones (obs. pers.). Estos caracoles fueron recolectados a mano o con una red en un tramo del arroyo Napostá Grande (38 ° 40 '48 "S, 62 ° 14' 01" O a 38 ° 41 '44 "S, 62 ° 15' 51" O); los individuos de *M. tuberculata* se obtuvieron de un pequeño canal de tierra que se descarga en el mismo tramo del arroyo. Los caracoles fueron llevados al laboratorio con agua del sitio de recolección y se mantuvieron en diferentes acuarios en una sala de cría a 25 ± 2 °C y bajo un fotoperíodo de 14 h de luz / 10 h de oscuridad. No se encontraron individuos de *Biomphalaria peregrina* en el área en el momento del experimento, por lo que algunos individuos obtenidos en el arroyo Ventana (38 ° 02 '52 "S, 62 ° 07' 41" O) fueron llevados al laboratorio y criados durante cuatro meses para aumentar su número (Capítulo 2).

Luego de dos semanas del establecimiento de los mesocosmos, dos individuos machos de *P. canaliculata* (longitudes de concha entre 30 y 40 mm) fueron colocados al azar en cinco de los mesocosmos (mesocosmos con *P. canaliculata*) mientras que los otros cinco se mantuvieron como controles (mesocosmos sin *P. canaliculata*) (**Figura 3.2**). Debido a que las hembras de esta especie se desplazan fuera del agua para depositar sus huevos (Albrecht *et al.*, 1996) se decidió utilizar solo individuos machos con el fin de evitar el escape accidental de los mesocosmos. Estos caracoles provenían de una población natural presente en el arroyo Corto (37 ° 20 '48,2 "S, 62 ° 25' 19,8" O) y fueron colectados dos semanas antes del inicio del ensayo y mantenidos en grupos de diez en recipientes de plástico de 20-L con agua de red saturada con CaCO₃ a 25 ° C y alimentados con lechuga *ad libitum*.

Para evaluar la abundancia de invertebrados durante los ensayos sin perturbar los mesocosmos, se colocaron horizontalmente sobre el fondo, una al lado de la otra, dos clausuras cilíndricas (diámetro: 11 cm, longitud: 26 cm) (**Figura 3.3**). Estas clausuras fueron realizadas con una red de plástico con un tamaño de abertura de 0,8 x 0,8 cm y divididas en dos partes iguales por una lámina vertical de plástico transparente, que sirvió como sustrato de colonización y facilitó el conteo quincenal de caracoles y

macroinvertebrados. Para estimar si los caracoles y macroinvertebrados evitan los lugares alcanzados por *P. canaliculata*, la mitad de estas clausuras estuvieron cerradas en ambos extremos impidiendo el ingreso de *P. canaliculata*, pero permitiendo la libre circulación de cualquier otro invertebrado de diámetro menor a 0,8 cm. La mitad restante presentaba un extremo abierto que permitía el ingreso de *P. canaliculata*.

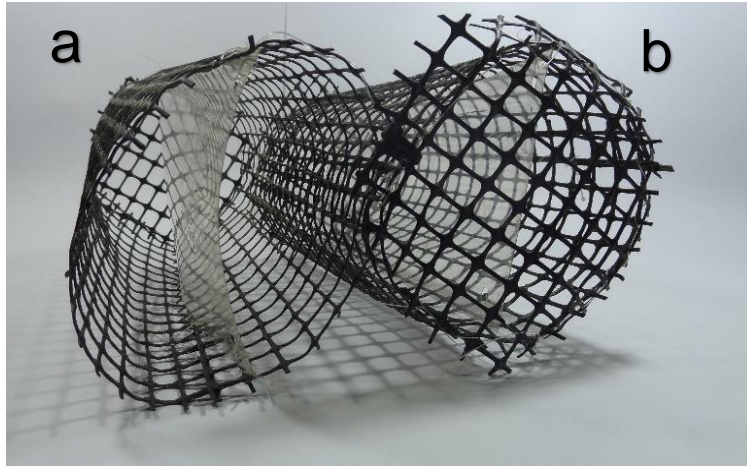


Figura 3.3. Clausuras utilizadas para evaluar la abundancia de caracoles y otros macroinvertebrados en relación a la presencia y acceso de *P. canaliculata*. **a.** Clausura abierta, con acceso a *P. canaliculata*. **b.** Clausura cerrada, sin acceso a *P. canaliculata*.

3.2.2 Mediciones realizadas en los mesocosmos

Las clausuras fueron retiradas cada dos semanas de los mesocosmos y colocadas en bandejas de plástico para su examen. Los caracoles, macroinvertebrados y puestas de huevos encontrados en ambos lados de la lámina de plástico transparente fueron registrados. Luego del conteo ambas clausuras (abierta y cerrada) se colocaban inmediatamente dentro de los mesocosmos.

El ensayo de mesocosmos finalizó luego de doce semanas y se estimaron diferentes variables. La cobertura de macrofitas se estimó utilizando una cuadrícula de nylon con celdas de 12 cm x 12 cm, extendida sobre el mesocosmos; la cobertura total de macrófitas sumergidas se estimó contando el número de celdas ocupada por al menos una macrófita sumergida.

Se recolectó una muestra de 200 cm³ de sedimento en cada mesocosmos para estimar la abundancia de macroinvertebrados. Las macrófitas vivas y muertas fueron cortadas con tijeras y recogidas a mano y colocadas en bolsas de plástico. Las hojas, tallos y talos vivos y muertos de todas las macrófitas se enjuagaron cuidadosamente con agua de red en una bandeja de plástico y se limpiaron de sedimentos, algas, caracoles y otros macroinvertebrados. Las macrófitas vivas y muertas se separaron y secaron suavemente con una centrifuga manual y se obtuvieron sus pesos frescos para estimar la biomasa fresca total de macrófitas y detritos en cada mesocosmo.

Las muestras obtenidas de macrofitas y sedimentos se fijaron con etanol a 96° y se conservaron en una cámara refrigerada a 8 ° C para su posterior inspección; los caracoles y los otros macroinvertebrados se recogieron con pinzas bajo un microscopio estereoscópico y fueron contabilizados. Los caracoles y otros macroinvertebrados se clasificaron e identificaron taxonómicamente hasta el nivel más bajo posible según las claves de identificación para ambientes de agua dulce de Argentina (Domínguez & Fernández, 2009; Ferrero, 2002; Morrone & Coscarón, 1998).

3.2.3 Análisis estadísticos

Los taxones con un número total inferior a 20 individuos fueron descartados para los análisis individuales, pero fueron incorporados en las estimaciones de la abundancia total. Con el objetivo de comparar la abundancia de caracoles y macroinvertebrados en los mesocosmos con *P. canaliculata* y en los mesocosmos control, se realizaron pruebas *t* para muestras independientes. Para homogeneizar las varianzas, se estimaron las abundancias de cada taxón de macroinvertebrados como la raíz cuadrada del número de individuos de cada taxón en cada mesocosmos. Cuando el supuesto de homocedasticidad fue rechazado por la prueba de Levene se realizaron pruebas de Welch.

Para los caracoles y macroinvertebrados cuyas abundancias por mesocosmos fueron significativamente diferentes, se estimaron también las siguientes tres densidades: DCM (raíz cuadrada del número de individuos por metro cuadrado de fondo cubierto por

macrófitas), DBV (raíz cuadrada del número de individuos por gramo de biomasa de macrófitas viva) y DBM (raíz cuadrada del número de individuos por gramo de biomasa muerta). Estas estimaciones de densidad y las de las muestras de sedimentos (DMS, raíz cuadrada del número de individuos por unidad de muestreo) se analizaron como se indicó anteriormente.

Para los datos de abundancia de caracoles y macroinvertebrados registrados quincenalmente (raíz cuadrada del número de individuos en las clausuras cerradas y abiertas), se realizó un ANOVA de medidas repetidas de dos factores, siendo la presencia de *P. canaliculata* en los mesocosmos y el acceso a las clausuras los dos factores principales (inter-sujeto) y el tiempo el factor intra-sujeto (seis fechas). Cuando la prueba de Mauchly's fue significativa rechazando la esfericidad, se usó el test de Greenhouse-Geisser como corrección.

3.3 RESULTADOS

En las muestras obtenidas de cada mesocosmos se registró un total de 5174 caracoles y macroinvertebrados, pertenecientes a 17 taxones diferentes, doce de los cuales fueron lo suficientemente abundantes para los análisis individuales (**Figura 3.4**). En los mesocosmos control se contabilizaron 3903 caracoles y macroinvertebrados, mientras que en aquellos con *P. canaliculata* se registró un total de 1271, aproximadamente la tercera parte.

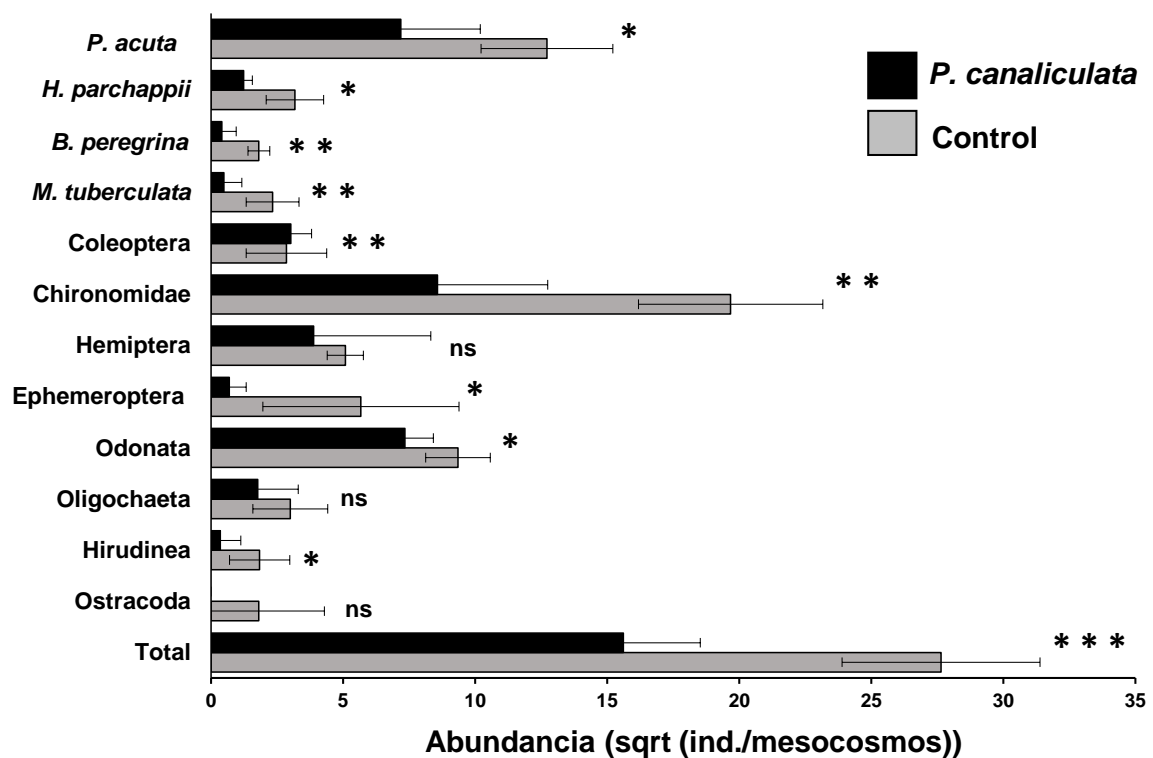


Figura 3.4. Abundancias (media \pm DE) de caracoles, taxones de macroinvertebrados principales y para todos los taxones agrupados (abundancia total) en los mesocosmos con *P. canaliculata* y sin ellos (control). Los asteriscos indican los valores de p de las pruebas de Welch (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$ y ns: $p > 0,05$).

La abundancia por mesocosmos fue significativamente menor en los mesocosmos con *P. canaliculata* para ocho de los taxones analizados, incluyendo a las cuatro especies de caracoles que persistieron hasta el final (*P. acuta*, *H. parchappii*, *B. peregrina* y *M. tuberculata*), las sanguijuelas (Hirudinea, principalmente *Helobdella* spp., Glossiphonidae)

y a tres grupos de insectos: Ephemeroptera, Chironomidae y Odonata (en su mayoría pertenecientes a la familia Coenagrionidae). La abundancia total de todos los caracoles y macroinvertebrados agrupados también fue menor en aquellos mesocosmos donde *P. canaliculata* estuvo presente (**Tabla 3.1; Figura 3.4**). La riqueza específica, la cobertura y la biomasa viva y muerta de macrófitas fueron también menores en los mesocosmos con *P. canaliculata* (**Figura 3.2**).

Tabla 3.1. Abundancias (media \pm DE) de caracoles, macroinvertebrados y para todos los taxones agrupados (abundancia total) en los mesocosmos con *P. canaliculata* y sin ellos (control). Resultados de los test *t* para muestras independientes; los grados de libertad no enteros indican que se realizó la prueba de Welch para varianzas desiguales. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Macroinvertebrados	t	g.l	p	<i>P. canaliculata</i> Medias \pm DE	Control Medias \pm DE
<i>P. acuta</i>	-3,166	8	0,013	7,178 \pm 3,013	12,496 \pm 2,496
<i>H. parchappii</i>	-3,831	4,750	0,013	1,229 \pm 0,333	3,1719 \pm 1,083
<i>B. peregrina</i>	-4,584	8	0,002	0,400 \pm 0,547	1,806 \pm 0,413
<i>M. tuberculata</i>	-3,410	8	0,009	0,482 \pm 0,677	2,324 \pm 0,999
Coleoptera	0,214	8	0,836	3,017 \pm 0,787	2,853 \pm 1,524
Chironomidae	-4,566	8	0,001	8,572 \pm 4,170	19,674 \pm 3,487
Hemiptera	-0,599	8	0,565	3,878 \pm 4,437	5,081 \pm 0,685
Ephemeroptera	-2,956	4,241	0,038	0,682 \pm 0,645	5,670 \pm 3,716
Odonata	-2,750	8	0,025	7,339 \pm 1,078	9,348 \pm 1,226
Oligochaeta	-1,318	8	0,223	1,760 \pm 1,541	2,997 \pm 1,421
Hirudinea	-2,409	8	0,043	0,346 \pm 0,774	1,832 \pm 1,141
Ostracoda	-1,616	4	0,181	0,000 \pm 0,000	1,800 \pm 2,489
Total	-5,653	8	0,000	15,665 \pm 2,911	27,672 \pm 3,752

En el caso de *P. acuta* e Hirudinea las diferencias entre los controles y los mesocosmos con *P. canaliculata* se volvieron no significativas cuando sus abundancias fueron relativizadas a la cobertura de macrófitas (DCM) y a la biomasa viva (DBV) y muerta (DBM) de macrófitas (**Tabla 3.2; Figura 3.5**). Las diferencias significativas se mantuvieron solo para la cobertura total de macrófitas en el caso de *H. parchappii*, *M. tuberculata*, Chironomidae y la densidad total de todos los caracoles y todos los macroinvertebrados. Para *B. peregrina* y Ephemeroptera, las tres densidades fueron significativamente menores en los mesocosmos con *P. canaliculata*. La densidad de Odonata en términos de biomasa viva y muerta de macrófitas fue mayor en los mesocosmos con *P. canaliculata*, siendo el único taxón donde se observó este patrón. El efecto de *P. canaliculata* sobre la abundancia total de caracoles y macroinvertebrados, incluidos los taxones con bajas densidades, desapareció cuando se tuvieron en cuenta sus efectos sobre la cantidad de detritos y la biomasa de macrófitas.

Tabla 3.2. Densidades de macroinvertebrados en mesocosmos con *P. canaliculata* y mesocosmos control: DCM (individuos por metro cuadrado de superficie cubierta por macrófitas), DBV (individuos por gramo de biomasa de macrófita viva) y DBM (individuos por gramo de biomasa de macrófita muerta). Resultados de los test-t independientes; los grados de libertad no enteros indican que se realizó la prueba de Welch para varianzas desiguales. Valores en negrita indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Macroinvertebrados	Variable	t	g.l	p	<i>P. canaliculata</i> Medias ± DE	Control Media ± DE
<i>P. acuta</i>	DCM	-1,999	8	0,081	9,394 ± 3,713	13,348 ± 2,400
	DBV	-0,665	8	0,525	1,274 ± 0,544	1,451 ± 0,242
	DBM	-0,362	8	0,727	0,890 ± 0,3871	0,957 ± 0,154
<i>H. parchappii</i>	DCM	-3,067	8	0,015	1,666 ± 0,513	3,325 ± 1,095
	DBV	-2,126	8	0,066	0,226 ± 0,078	0,361 ± 0,118
	DBM	-1,883	8	0,097	0,157 ± 0,050	0,240 ± 0,085
<i>B. peregrina</i>	DCM	-3,568	6,524	0,010	0,532 ± 0,736	1,900 ± 0,438
	DBV	-2,65	5,905	0,039	0,0733 ± 0,101	0,207 ± 0,050
	DBM	-2,839	6,011	0,03	0,0461 ± 0,063	0,137 ± 0,033
<i>M. tuberculata</i>	DCM	-2,626	8	0,030	0,743 ± 1,030	2,431 ± 1,002
	DBV	-2,068	8	0,072	0,101 ± 0,140	0,263 ± 0,106
	DBM	-2,082	8	0,071	0,066 ± 0,091	0,174 ± 0,070
Chironomidae	DCM	-2,691	8	0,027	11,952 ± 6,279	20,685 ± 3,635
	DBV	-1,46	8	0,183	1,642 ± 0,866	2,241 ± 0,302
	DBM	-1,448	8	0,186	1,097 ± 0,548	1,486 ± 0,244
Odonata	DCM	-0,115	8	0,911	9,760 ± 0,442	9,828 ± 1,243
	DBV	6,174	8	0,000	1,314 ± 0,059	1,066 ± 0,067
	DBM	5,159	8	0,001	0,919 ± 0,082	0,704 ± 0,042
Ephemeroptera	DCM	-2,833	4,414	0,042	0,883 ± 0,889	5,955 ± 3,903
	DBV	-2,737	4,656	0,044	0,117 ± 0,120	0,651 ± 0,419
	DBM	-2,722	4,614	0,045	0,079 ± 0,078	0,435 ± 0,281
Hirudinea	DCM	-1,907	8	0,093	0,510 ± 1,141	1,936 ± 1,222
	DLV	-1,545	8	0,161	0,069 ± 0,155	0,213 ± 0,138
	DBM	-1,627	8	0,142	0,043 ± 0,098	0,139 ± 0,086
Total	DCM	-3,061	8	0,016	21,129 ± 4,474	29,078 ± 3,702
	DBV	-0,803	8	0,445	2,877 ± 0,734	3,155 ± 0,248
	DBM	-0,493	8	0,636	1,983 ± 0,433	2,090 ± 0,218

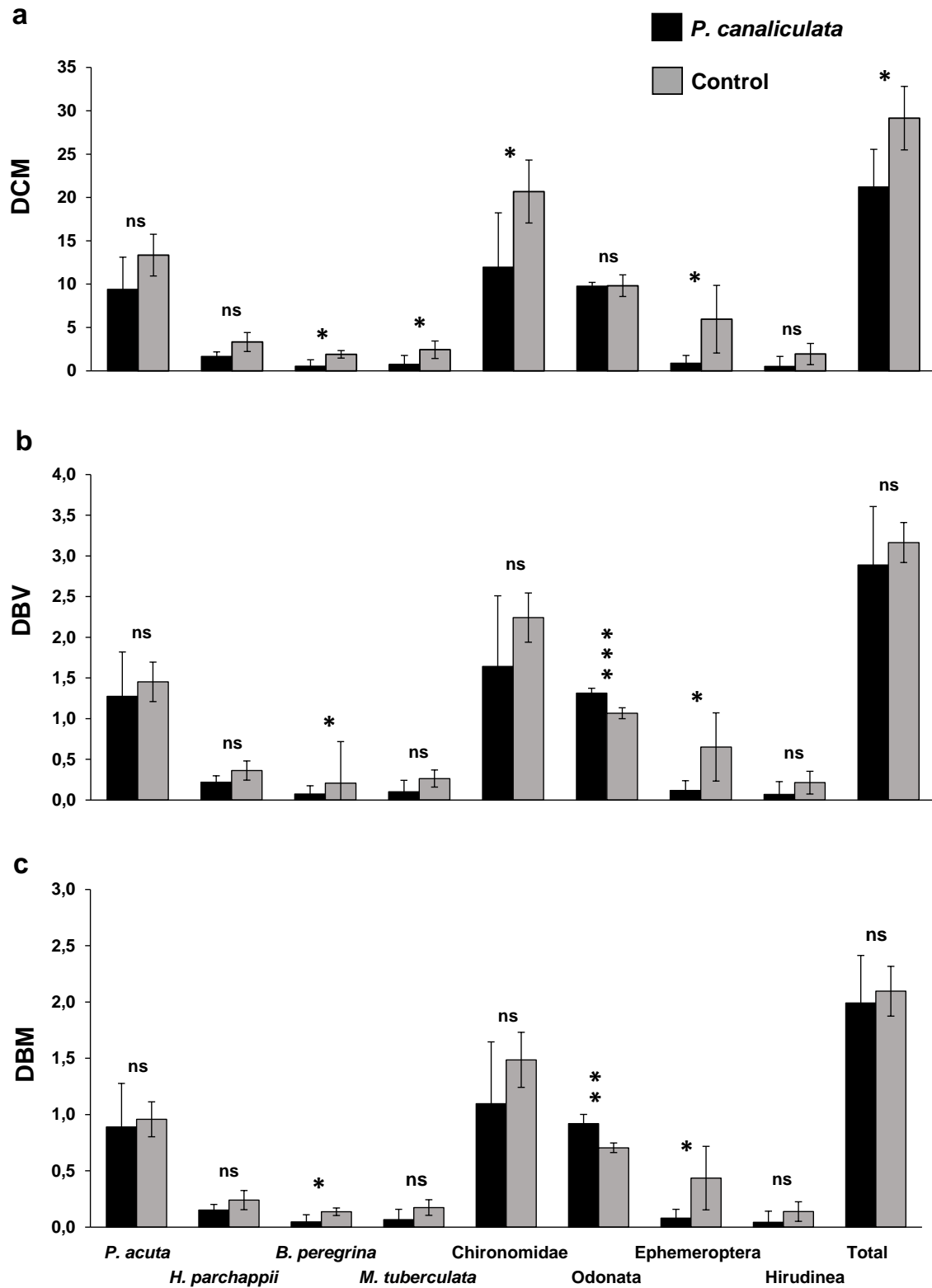


Figura 3.5. Densidades (medias \pm DE) de caracoles, macroinvertebrados y todos los taxones combinados (total) en los mesocosmos con *P. canaliculata* y control. **a.** DCM (individuos por metro cuadrado de superficie cubierta por macrofitas), **b.** DBV (individuos por gramo de biomasa de macrófita viva). **c.** DBM (individuos por gramo de biomasa de macrófita muerta).

Un total de nueve taxones de caracoles y macroinvertebrados estuvieron representados en las muestras de sedimentos. Para ninguno de ellos se hallaron diferencias significativas en las abundancias entre los mesocosmos con *P. canaliculata* y los mesocosmos control (**tabla 3.3**).

Tabla 3.3. Densidades de macroinvertebrados en las muestras de sedimentos (DMS) de los mesocosmos con *P. canaliculata* y de los mesocosmos control. Resultados de los test-t para muestras independientes; los grados de libertad no enteros indican que se realizó la prueba de Welch para varianzas desiguales.

Macroinvertebrados	t	g.l	p	<i>P. canaliculata</i> Medias ± DE	Control Medias ± DE
<i>P. acuta</i>	-1,752	8	0,117	0,400 ± 0,547	1,146 ± 0,779
<i>H. parchappii</i>	-0,558	4,750	0,591	3,205 ± 1,073	3,562 ± 0,941
<i>M. tuberculata</i>	-0,704	8	0,501	2,686 ± 1,215	3,159 ± 0,879
Chironomidae	1,265	4,284	0,270	4,642 ± 4,220	2,211 ± 0,796
Oligochaeta	0,651	8	0,532	0,912 ± 1,307	0,482 ± 0,6775
Total	0,665	8	0,524	6,743 ± 3,956	5,492 ± 1,429

Solo dos taxones individuales (*P. acuta* y Odonata) fueron suficientemente frecuentes y abundantes en las clausuras como para analizarlos. Tres de los taxones mencionados en la **Figura 3.4** (*M. tuberculata*, Oligochaeta y Ostracoda) nunca aparecieron en las clausuras y otros aparecieron solo en unos pocos mesocosmos o solo en unas pocas fechas de muestreo. Las masas de huevos de *P. acuta* también fueron frecuentes y abundantes sobre la lámina de plástico (**Tabla 3.4**).

Tabla 3.4. Resumen de los ANOVAs de Medidas Repetidas para los efectos del tiempo, la presencia de *P. canaliculata*, su acceso a las clausuras y sus interacciones sobre la densidad de *Physa acuta*, masas de huevos de *Physa acuta*, Odonata y la abundancia total de macroinvertebrados en los mesocosmos. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Efectos	<i>P. acuta</i>	<i>P. acuta</i> (masas de huevos)	Odonata	Abundancia Total
Tiempo	F ₅ = 13,267 P= 0,000	F ₅ =10,976 P= 0,000	F ₅ =1,875 P=0,108	F ₅ =4,111 P= 0,002
Tiempo x Acceso a las clausuras	F ₅ =0,127 P=0,986	F ₅ =0,949 P= 0,454	F ₅ =0,380 P=0,861	F ₅ =0,443 P= 0,817
Tiempo x <i>P. canaliculata</i>	F ₅ =3,385 P=0,008	F ₅ =1,528 P= 0,190	F ₅ =2,727 P=0,025	F ₅ =2,102 P= 0,074
Tiempo x Acceso x <i>P. canaliculata</i>	F ₅ =0,363 P=0,872	F ₅ =0,278 P= 0,924	F ₅ =0,414 P=0,838	F ₅ =0,860 P= 0,512
Acceso a las clausuras	F ₁ =0,302 P=0,590	F ₁ =0,444 P= 0,515	F ₁ =0,001 P=0,976	F ₁ =0,120 P= 0,727
<i>P. canaliculata</i>	F ₁ =10,541 P=0,005	F ₁ =0,136 P= 0,717	F ₁ =6,646 P=0,020	F ₁ =0,009 P= 0,924

El efecto global de *P. canaliculata* en las clausuras fue significativo solo en *P. acuta* y Odonata, aunque se observó un efecto negativo en el primero y positivo en el segundo. Las puestas de huevos de *P. acuta* y la abundancia total no se vieron afectadas. El número de *P. acuta* en las clausuras disminuyó a lo largo del experimento y la disminución fue significativamente más rápida en los mesocosmos con *P. canaliculata* (**Figura 3.6a**), como lo indican los términos de interacción significativos entre *P. canaliculata* y el tiempo (**Tabla 3.4**). También en el número de Odonata se detectó una interacción, ya que aumentó en los mesocosmos con *P. canaliculata* y se mantuvo estable en los mesocosmos controles (**Figura 3.6b**). No se detectó ningún efecto al evaluar el acceso de *P. canaliculata* a las clausuras.

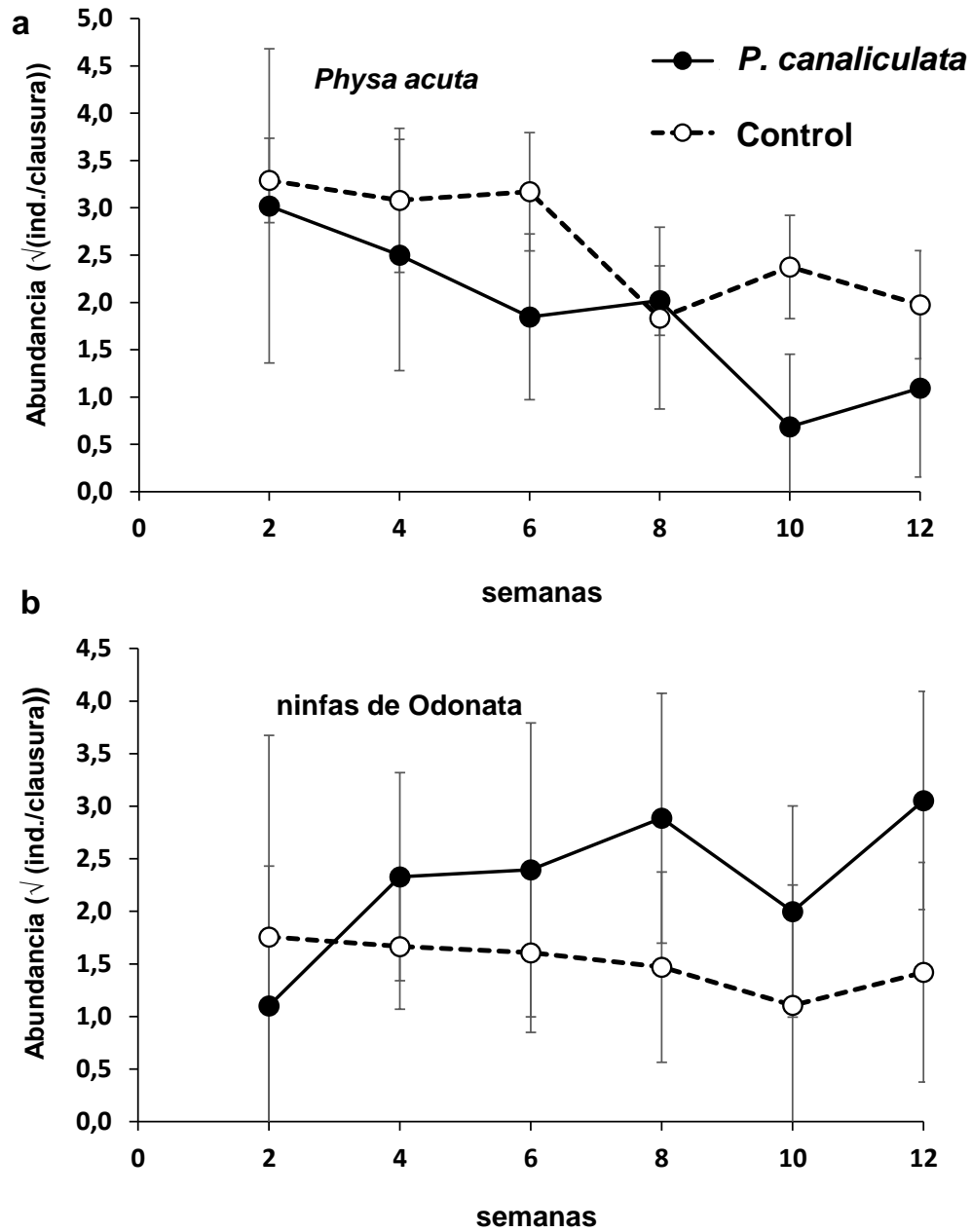


Figura 3.6. Abundancias (media \pm DE, de la raíz cuadrada de los individuos por clausuras con acceso y sin acceso agrupadas) en los mesocosmos con *P. canaliculata* y control durante el ensayo **a** *Physa acuta*. **b**. Ninfas de Odonata.

3.4 DISCUSIÓN

El experimento principal del presente Capítulo muestra por primera vez que *P. canaliculata* puede afectar negativamente la abundancia total de caracoles y macroinvertebrados en su rango nativo, así como también la abundancia de otros ocho de los 17 taxones individuales presentes en los mesocosmos. Estos efectos negativos sobre las abundancias son bastante notables ya que las densidades de *P. canaliculata* utilizadas en nuestro experimento de mesocosmos (1,67 caracoles adultos m⁻²) fueron bajas en comparación con las densidades reportadas para cuerpos de agua lóticos y lénticos de la Ecorregión Pampeana (11,72 a 71,4 adultos, m⁻²; Burela & Martín, 2014). Los efectos fuertes, incluso a bajas densidades, caracterizan a las especies clave, un papel ya sugerido para *P. canaliculata* debido a sus efectos sobre la riqueza, la biomasa y la cobertura de macrófitas sumergidas (**Figura 3.2**; Manara *et al.*, 2019). Nuestros resultados actuales indican que *P. canaliculata* también puede desempeñar ese papel en relación con las comunidades de macroinvertebrados y puede influir en las redes tróficas de múltiples maneras en su área de distribución nativa.

Estos efectos antagónicos podrían haber sido el resultado directo de interacciones predatorias o de interferencia de *P. canaliculata* (Kwong *et al.*, 2009; Capítulo 2) o indirectamente podrían estar mediados por los efectos negativos sobre la cobertura y biomasa de macrófitas y la biomasa detritica (Manara *et al.*, 2019). De todos modos, tanto los efectos directos como indirectos aquí detectados habrían sido más fuertes si se hubieran utilizado tanto machos como hembras de *P. canaliculata*, ya que las tasas de ingestión específicas de las hembras son 50% más altas que las de los machos para la misma longitud de conchilla y estas son también generalmente más grandes (Tamburi & Martín, 2009).

Excepto por el caracol nativo *C. parchappii*, que no persistió hasta el final del experimento en ninguno de los mesocosmos, todas las especies de caracoles se vieron negativamente afectadas por *P. canaliculata*, mientras que solo cuatro de los ocho taxones

que no eran caracoles se vieron afectados, lo que indica fuertes interacciones intragremio. Se espera que estas interacciones, entre especies funcionalmente similares, sean más fuertes que aquellas entre especies pertenecientes a gremios diferentes (Turner *et al.*, 2007; Capítulo 2). Sin embargo, los efectos en las diferentes especies de caracoles parecen haber ocurrido a través de diferentes mecanismos.

Los efectos negativos de *P. canaliculata* sobre el caracol *B. peregrina* y las ninfas de Ephemeroptera fueron significativos, aún después de tener en cuenta la abundancia de microhábitats y los recursos tróficos, por lo tanto, estos efectos no fueron mediados completamente por macrófitos y detritos, sino que se debieron principalmente a efectos de depredación o interferencia. La depredación por *P. canaliculata* sobre *B. peregrina* y otras especies de *Biomphalaria* y sus masas de huevo han sido registradas tanto en el rango nativo como en el invadido (Cazzaniga, 1990; Kwong *et al.*, 2009; Capítulo 2). En otros arroyos pampeanos, los Ephemeroptera no son presas usuales de *P. canaliculata* (López-van Oosterom *et al.*, 2013), pero el ancho pie de este ampulárido y su reptación casi continua (Kwong *et al.*, 2009; Seuffert *et al.*, 2010; Seuffert & Martín, 2009) pueden provocar reacciones de escape en los Ephemeroptera. Este comportamiento de interferencia por parte de otros macroinvertebrados bentónicos puede exponer a las ninfas de Ephemeroptera a depredadores de aguas abiertas o de emboscada (Kelly *et al.*, 2002), que en nuestros mesocosmos probablemente serían ninfas de Odonata.

En general, los efectos negativos de *P. canaliculata* sobre la mayoría de los caracoles y macroinvertebrados (*P. acuta*, *H. parchappii*, *M. tuberculata*, Chironomidae e Hirudinea) parecen estar indirectamente relacionados con los efectos de su herbivoría, ya que estos efectos desaparecen al considerar las disminuciones en la cobertura de macrófitas, la biomasa de macrofitas viva y la biomasa detrítica (Manara *et al.*, 2019). Estos taxones son en su mayoría detritívoros y herbívoros (Courtney & Cranston, 2015; Dillon, 2000; Domínguez & Fernández, 2009) y, por lo tanto, el vínculo con la herbivoría de *P. canaliculata* parece ser claro. En experimentos en microcosmos, *P. canaliculata* depredó

sobre adultos de *P. acuta* y sus masas de huevos (Kwong *et al.*, 2009; Capítulo 2), Sin embargo, en nuestros mesocosmos, donde los alimentos disponibles no se renovaron, los efectos colaterales de la herbivoría de *P. canaliculata* sobre los recursos tróficos y sobre el hábitat fueron aparentemente mayores que los efectos predatorios. En el caso de Hirudinea, que son depredadores (Govedich & Moser, 2015), los efectos negativos probablemente pueden atribuirse a la disminución observada en los caracoles y en las etapas inmaduras de los insectos, que son su presa habitual, lo que sugiere una cascada trófica ascendente (*bottom-up*).

Las ninfas de Odonata fueron los únicos macroinvertebrados que fueron afectados positivamente por *P. canaliculata* y este efecto no fue mediado por la disminución de microhábitats y de recursos tróficos provocados por estos caracoles. La baja abundancia en los mesocosmos con *P. canaliculata* desapareció cuando se incluyó la densidad relativa a la cobertura de macrófitos y la densidad incluso aumentó en términos de biomasa de macrófitos y de sus detritos. Esto probablemente indique que la reducción en los números de Odonata fue directamente proporcional a la reducción en la cobertura de macrófitos y que las biomásas se redujeron en mayor grado que los números de Odonata. Esto es consistente con una mayor disminución en la biomasa (58-64%) que en la cobertura de macrófitos (33%; Manara *et al.*, 2019). Por otro lado, durante el experimento, el número de ninfas aumentó en las clausuras de los mesocosmos con *P. canaliculata* y se mantuvo sin cambios en los controles. El aumento en los números de Odonata en las clausuras probablemente ocurrió debido a la migración de ninfas desde las macrófitas a medida que la cobertura se reducía progresivamente por efectos de *P. canaliculata* (Manara *et al.*, 2019). Las ninfas depredadoras de Odonata probablemente usaron las macrófitas sumergidas principalmente como sustrato para la caza y las clausuras sirvieron como una alternativa, debido a que pueden usar eficientemente los sustratos artificiales o inertes como lugares para posarse o refugios de caza (Verdonschot & Peeters, 2012; Ward & Mill, 2008; Warfe & Barmuta, 2004).

La presencia de *P. canaliculata* no afectó a los otros caracoles y macroinvertebrados que viven en los sedimentos, enfatizando aún más la importancia de los efectos mediados por macrófitos y sus detritos. Aunque no se puede negar la ingestión por *P. canaliculata* de macroinvertebrados y caracoles (López-van Oosterom, 2013; Ocón *et al.*, 2013; Capítulo 4), es probable que esta sea principalmente accidental en el campo (Capítulos 4 y 7) y que sus efectos se vean eclipsados por los efectos indirectos desencadenados por el consumo de macrófitas y sus detritos. Aunque la depredación por *P. canaliculata* en ciertos animales acuáticos (caracoles, briozoos y anfibios; Karraker & Dudgeon, 2014; Kwong *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2006; capítulo 2) ya se ha informado en microcosmos, los posibles efectos sobre los ensamblajes de macroinvertebrados a una escala espacial y temporal mayor no se habían evaluado hasta el momento.

CAPÍTULO 4

MACROINVERTEBRADOS EN LA DIETA NATURAL DE *POMACEA* *CANALICULATA* EN HUMEDALES DEL SUDOESTE BONAERENSE

4.1 INTRODUCCIÓN

La ecología trófica es fundamental para comprender el rol que una especie desempeña en su ambiente natural, las interacciones con otras especies, sus efectos como depredadores y los impactos que sus acciones provocan. El estudio de la dieta y la forma en la que obtiene un organismo su alimento aporta información relevante para entender los efectos que ejerce dentro de las tramas tróficas y su posición dentro de la comunidad (Merritt *et al.*, 2017; Smith *et al.*, 2012).

Los aspectos tróficos de *Pomacea canaliculata* han sido ampliamente estudiados, no solo por ser agentes claves en los ecosistemas acuáticos de agua dulce que habita, sino también por los graves impactos provocados sobre diversas especies de macrófitas acuáticas (Carlsson *et al.*, 2004; Fang *et al.*, 2010; Horgan *et al.*, 2014a; Manara *et al.*, 2019). La disminución de recursos tróficos palatables o la disponibilidad de los mismos parecen tener efectos relevantes en la capacidad de estos caracoles para obtener su alimento, provocando la incorporación en sus dietas de otros recursos alternativos (Cazzaniga 1990; Kwong *et al.*, 2009, Saveanu, 2014; Saveanu & Martín, 2015, Saveanu *et al.*, 2017; Wood *et al.*, 2006).

Pomacea canaliculata muestra las mismas características tróficas tanto en humedales nativos como invadidos (Kwong *et al.*, 2009; Ocón *et al.*, 2013; Saigo *et al.*, 2016), siendo en términos generales una especie omnívora y oportunista que consume recursos muy diversos. Los estudios sobre su alimentación y dieta muestran que éste caracol consume diferentes recursos que van desde plantas vasculares hasta restos de pequeños animales. A pesar de que las macrófitas y los detritos constituyen los recursos

preferidos (Kwong *et al.*, 2010; López-van Oosterom *et al.*, 2016; Manara *et al.*, 2019; Ocón *et al.*, 2013), también se ha reportado el consumo de algas verdes, diatomeas y cianobacterias, además de pequeñas plantas flotantes, polen y semillas (Saveanu & Martín, 2015). Estos recursos alternativos son poco frecuentes y actúan como un complemento en la alimentación de esta especie. En cuanto a material de origen animal se ha registrado el consumo de insectos, peces debilitados o moribundos, la incorporación de carroña y aún la ingesta de sus propios huevos (Cazzaniga & Estebenet, 1984; Saveanu, 2014, Saveanu *et al.*, 2017). En los contenidos estomacales de otras especies del género se han registrado grandes cantidades de larvas y pupas de insectos acuáticos (Darwich *et al.*, 1989). Por otra parte, se ha reportado también depredación de colonias de briozoos (Wood *et al.* 2006) y huevos de anfibios (Karraker & Dudgeon, 2014). Recientemente, Carter *et al.* (2018) demostraron el consumo de huevos de varias especies de anfibios por parte de un congénere (*Pomacea maculata*) en una zona invadida.

Estudios de microcosmos y mesocosmos realizados en esta tesis muestran evidencias, mayormente indirectas, de depredación de macroinvertebrados y de otras especies de caracoles, expresadas en efectos negativos sobre la abundancia, supervivencia y fecundidad (Capítulos 2 y 3). La depredación sobre huevos, juveniles y adultos de otras especies nativas y exóticas de caracoles ha sido estudiada bajo condiciones experimentales, observándose tanto en situaciones de disponibilidad como de ausencia de otros recursos tróficos (Cazzaniga, 1990; Kwong *et al.* 2009).

A pesar de que existen diferentes estudios basados en la alimentación de *P. canaliculata*, es escaso el conocimiento sobre los macroinvertebrados que forman parte de su dieta natural, aunque parecen ser siempre raros y estar escasamente representados (Kwong *et al.*, 2010; López-van Oosterom *et al.*, 2016; Ocón *et al.*, 2013; Saigo *et al.*, 2016). Por lo tanto, los objetivos planteados para el desarrollo de este capítulo proponen obtener evidencias directas de predación de *P. canaliculata* sobre macroinvertebrados en distintos ambientes acuáticos del SO de la provincia de Buenos Aires. Se pretende reconocer a

través del examen de contenidos del tracto digestivo la presencia de restos animales, particularmente macroinvertebrados y otros caracoles, y estimar su frecuencia de ingestión y su abundancia en la dieta en relación con la abundancia de otros recursos tróficos (macrófitas y detritos) en esos ambientes.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Origen de los caracoles disecados

La presencia de macroinvertebrados en la dieta de *P. canaliculata* fue estudiada a través del análisis de los contenidos del tracto digestivo de individuos adultos (mayores de 25 mm de largo de la conchilla) colectados a campo. Entre dos veranos consecutivos, correspondientes a los meses de marzo de 2015 y 2016, se realizaron cuatro muestreos estacionales en cuatro sitios pertenecientes a la Cuenca de las Encadenadas del Oeste: vado arroyo Güaminí (37° 9' 6,47" S 62° 26' 47,86" O), vado arroyo Corto (37° 20' 48,27" S 62° 25' 19,67" O), canal Pigüé-Venado (37° 11' 24,83" S 62° 40' 24,27" O) y canal Sauce Corto (36° 57' 41,47" S 61° 45' 42,51" O) (**Tabla 4.1**).

Los cuatro sitios de muestreos seleccionados presentan diferencias en la cobertura y en la diversidad de macrófitas (Manara, 2019). Los vados correspondientes a arroyo Guaminí y Corto (VAG y VAC) muestran un gran porcentaje de fondo desnudo en contraposición a los dos canales, Sauce Corto y Venado-Pigüé (CSC y CVP) donde la vegetación sumergida presenta una cobertura superior al 70%. A pesar de estas similitudes en la cobertura, existen diferencias claras en la composición de macrófitas de cada uno de estos dos últimos sitios. En CSC se observa una gran riqueza de plantas acuáticas, donde se destacan especies emergentes, sumergidas, flotantes y vegetación ribereña, mientras que en el CPV una única especie (*Stuckenia striata*) monopoliza toda la cobertura vegetal del lugar. La gran diversidad en CSC se ve reflejada también en los valores del índice de diversidad de Shannon, en promedio el índice de Shannon para este sitio fue $H' = 1,16$. En general, los sitios CPV y VAG, presentaron valores bajos de diversidad. En CPV se registró un valor de Shannon elevado ($H' = 1,09$), para la estación primavera, mientras que en VAG no se pudo calcular el índice en dos de las fechas debido a la ausencia de caracoles. En VAC muestra valores de diversidad elevados pese a ser un sitio con poco porcentaje de cobertura vegetal.

En cada sitio de muestreo se colectaron cuando fue posible cinco machos y cinco hembras adultos de *P. canaliculata*, aunque el número final varió de acuerdo a la abundancia en los distintos arroyos y en las diferentes fechas (**Tabla 4.1.**). La recolección de individuos de *P. canaliculata* se efectuó por tacto, registrando las orillas, el fondo y la vegetación o por localización visual (Martín *et al.*, 2001).

Tabla 4.1. Número de individuos de *P. canaliculata* recolectados en cada muestreo para cada sitio: vado arroyo Guaminí (VAG), vado arroyo Corto (VAC), canal Venado-Pigüé (CPV), canal Sauce Corto (CSC) y para distintas estaciones del año (verano, otoño, primavera, verano).

Sitios de muestreos	Verano 10/03/15	Otoño 27/05/15	Primavera 25/11/15	Verano 09/03/16
VAG	10	0	10	0
VAC	10	10	10	10
CPV	10	10	10	10
CSC	10	3	10	4

Todos los ejemplares fueron sacrificados *in situ* por inmersión en agua a 100 °C. El material fue transportado al laboratorio y conservado a -20°C en *freezer* para su posterior inspección y disección. Antes de la disección cada individuo fue descongelado para su adecuada manipulación.

4.2.2 Disecciones

Cada caracol fue disecado bajo lupa estereoscópica para obtener una muestra integrada del contenido digestivo. Las partes blandas fueron apartadas de la conchilla para la posterior extracción del tracto digestivo. Cada sección del tubo digestivo fue cuidadosamente separada para evitar cualquier tipo de contaminación. Sobre cajas de Petri limpias y con agua de red, se procedió a la separación del esófago, estómago e intestino. Se perforó cada una de las secciones del tubo digestivo para la obtención de la muestra y el contenido fue diluido en agua con el objetivo de lograr una muestra homogénea. Se unificó el contenido proveniente del estómago e intestino de un mismo individuo en una

única muestra, con el objetivo de asegurar un mayor número de muestras con contenidos. Las muestras de los esófagos no fueron utilizadas dado que la mayoría se encontraban vacías. Las muestras de contenidos fueron guardadas en tubos de Eppendorf, etiquetadas y conservadas en *freezer*.

Para la identificación de los macroinvertebrados hallados en los contenidos se consultó material bibliográfico de Argentina (Domínguez & Fernández, 2009; Ferrero, 2002; Morrone & Coscarón, 1998). Los restos de origen animal fueron separados de la muestra, y cada uno se determinó hasta el nivel taxonómico más bajo posible.

4.2.3 Análisis cuantitativo de la dieta

Los invertebrados encontrados enteros fueron reunidos en categorías a nivel de orden para la mayor parte de los artrópodos, de familia para los Diptera Chironomidae y de especie en el caso particular de los caracoles (**tabla 4.2**). En ciertos casos se distinguió entre estadios (huevos, larvas, pupas y adultos), presencia de estuches o partes del cuerpo. Los fragmentos de artrópodos que no pudieron ser reconocidos, fueron asignados a una categoría denominada restos de artrópodos no identificados.

Con los datos obtenidos de las disecciones se calculó el porcentaje de caracoles con contenidos de origen animal en el tracto digestivo. Para cada uno de los sitios y fechas de muestreo se calculó el porcentaje de ocurrencia (FO%) como la frecuencia de aparición de cada categoría en relación al número total de contenidos examinados, multiplicado por 100. La abundancia relativa (%) para cada categoría fue calculada como la abundancia de una determinada categoría en los contenidos en relación a la abundancia de todas las categorías en el total de contenidos, multiplicado por 100.

Se realizó una estimación de la ingestión promedio de *P. canaliculata* de las categorías que resultaron más abundantes: *Heleobia parchappii*, *Chilina parchappii*, *Physa acuta*, huevos de *H. parchappii* y los artrópodos totales. Para cada uno de los sitios de muestreo, y también para el total de los contenidos, la ingestión promedio fue calculada

como el número de individuos de una determinada categoría ingerido por individuo de *P. canaliculata*.

Las diferencias en la ingestión promedio de *P. canaliculata* en los caracoles más abundantes en los contenidos (*Heleobia parchappii*, *Chilina parchappii* y *Physa acuta*) fueron evaluadas mediante un test de Friedman.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Análisis cuantitativo de la dieta

Se colectaron un total de 127 muestras de contenido digestivo de individuos adultos de *Pomacea canaliculata*. El total de individuos analizados presentó contenido en el tracto digestivo, incluyendo restos de origen vegetal, en estado de senescencia o verdes, algas, restos minerales y restos de origen animal. Del total de muestras analizadas, el 68,50% contenía restos de origen animal. El porcentaje de tractos digestivos con contenido de origen animal fue similar para tres de los sitios (VAC, CPV y CSC). En el caso particular de VAG, todos los individuos colectados presentaron restos animales en sus tractos digestivos (Figura 4.1).

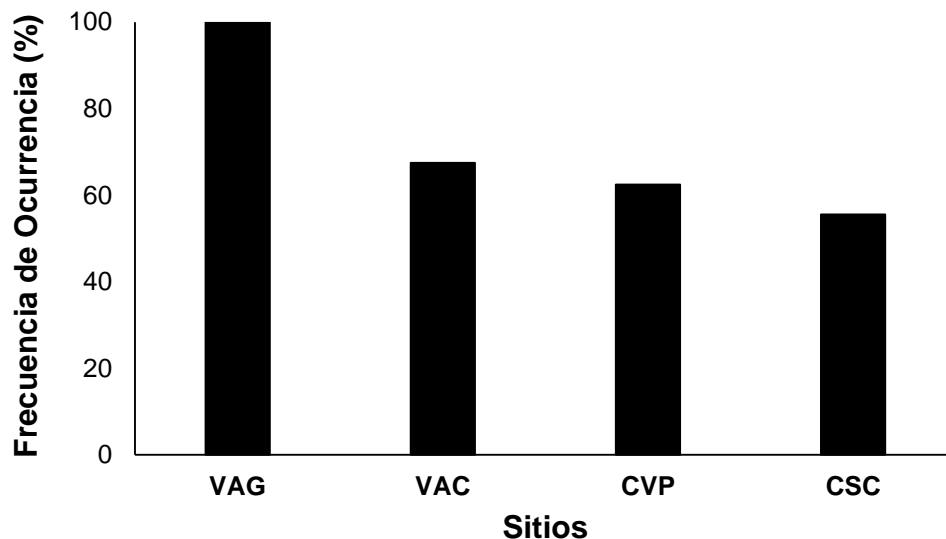


Figura 4.1. Frecuencia de ocurrencia (FO%) de restos animales encontrados en el tracto digestivo de *P. canaliculata* para cada uno de los sitios de muestreo.

Al tener en cuenta las fechas de muestreo para cada uno de los sitios se observaron algunas diferencias. En el caso de los dos canales muestreados (CPV y CCS) para la fecha de otoño (27/05/2015) y a pesar de que el número de individuos de *P. canaliculata* colectados fue mayor en CPV, no se hallaron restos de origen animal en los tractos digestivos en ninguno de los dos sitios. En VAC para esta misma fecha, se registraron

restos animales en los tractos digestivos, sin embargo la frecuencia de ocurrencia fue baja, solo un caracol registró contenido de origen animal. De un total de 40 tractos digestivos sin contenido de origen animal, más de la mitad de ellos correspondieron a esta fecha. La estación de primavera (25/11/2015) registró un porcentaje bajo de tractos sin restos animales (10%), todos pertenecientes a CSC, mientras que para los dos muestreos correspondientes a la estación de verano, el porcentaje de tractos digestivos sin restos de origen animal fue baja y menor para el año 2015 (10%) que para el 2016 (41,66%). Por último, en VAG *P. canaliculata* solo estuvo presente en esta fecha de verano 2015 y en primavera, registrándose restos animales en todos los contenidos (**Figura 4.2**).

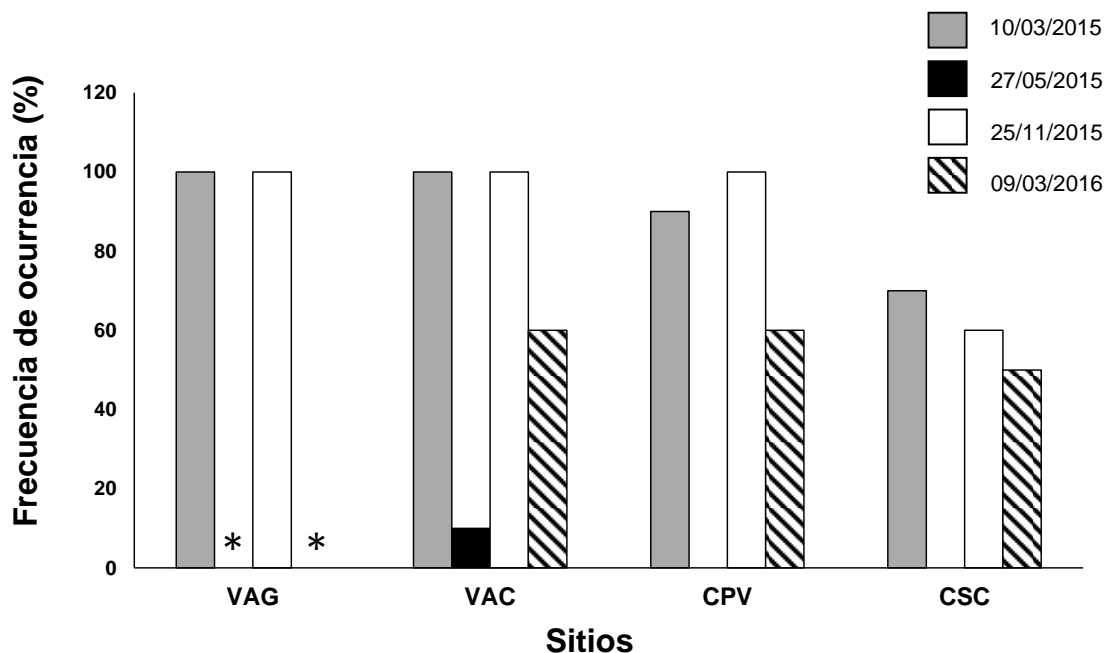


Figura 4.2. Frecuencia de ocurrencia (FO%) de restos animales encontrados en el tracto digestivo de *P. canaliculata* colectados en cada fecha en los cuatros sitios de muestreo. Los asteriscos indican ausencia de capturas de individuos de *P. canaliculata*.

Los restos de origen animal encontrados en los tractos digestivos fueron clasificados en 24 categorías (**Tabla 4.2**). Del total de categorías encontradas solo cuatro pertenecen a órdenes de artrópodos de hábitos terrestres como es el caso de adultos del Orden Diptera, Hemiptera, Thysanoptera y Collembola.

Tabla 4.2. Abundancia relativa (%) y Frecuencia de ocurrencia (FO%) de las categorías presentes en los tractos digestivos de *P. canaliculata* para el total de muestras recolectadas en cada uno de los sitios de muestreos: VAG, VAC, CPV y CSC. En color gris se marcan las categorías perteneciente al grupo de los artrópodos. En negrita se resaltan los FO% $\geq 10\%$.

Categorías	VAG		VAC		CPV		CSC		
	Abundancia relativa %	FO %	Abundancia relativa %	FO %	Abundancia relativa %	FO %	Abundancia relativa %	FO %	
Moluscos	<i>Heleobia parchappii</i>	64,32	55,00	22,97	50,00	56,13	47,50	0,00	0,00
	<i>Physa acuta</i>	1,88	15,00	0,35	5,00	3,64	22,50	1,85	3,70
	<i>Chilina parchappii</i>	0,23	5,00	0,35	5,00	2,11	12,50	0,00	0,00
	<i>H. parchappii</i> (Huevos)	10,09	50,00	8,83	30,00	1,92	12,50	0,00	0,00
	<i>C. parchappii</i> (Puestas)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	7,50	0,00	0,00
	Opérculos	0,47	10,00	0,71	7,50	18,61	20,00	0,00	0,00
	<i>Pisidium</i> sp. (Valvas)	0,00	0,00	2,83	10,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Total Moluscos	76,99	80,00	36,04	55,00	83,10	55,00	1,85	3,70	
Insectos	Diptera (Adultos)	0,00	0,00	1,41	10,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Diptera (Larva)	0,47	10,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,85	3,70
	Diptera (Larvas Chironomidae)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	7,50	1,85	3,70
	Diptera (Pupa Chironomidae)	0,00	0,00	0,35	5,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Diptera (Estuche Chironomidae)	2,82	15,00	0,00	0,00	3,07	7,50	0,00	0,00
	Coleoptera (Larva)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	2,50	0,00	0,00
	Trichoptera (Estuche)	1,88	30,00	0,00	0,00	1,15	15,00	9,26	11,11
	Hemiptera (Pulgón)	0,00	0,00	0,35	5,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Thysanoptera	0,00	0,00	2,47	7,50	0,00	0,00	0,00	0,00
	Collembola	0,00	0,00	24,03	12,50	0,00	0,00	0,00	0,00
Arácnidos	Acari	0,23	5,00	5,30	15,00	0,00	0,00	46,29	40,74
Crustáceos	<i>Hyalella</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,85	3,70
	Cladocera	0,00	0,00	0,71	7,50	0,00	0,00	0,00	0,00
	Cladocera (Valvas)	0,00	0,00	4,24	15,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Ostracoda	0,23	5,00	0,35	5,00	0,19	2,50	1,85	3,70
	Ostracoda (Valvas)	0,47	10,00	2,12	10,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Restos artrópodos no identificados	16,90	60,00	22,61	50,00	11,69	32,50	35,18	25,93	
Total Artrópodos	23,00	100,00	63,95	52,50	16,89	52,50	98,14	51,85	

La frecuencia de aparición de la categoría artrópodos en los tractos digestivos fue mayor que la de la categoría moluscos en dos de los sitios (VAG y CSC), mientras que los dos sitios restantes (VAC y CPV) presentaron valores de FO% similares para ambas categorías (55%) (**Figura 4.3a**). Por otra parte, los moluscos mostraron una abundancia relativa elevada en VAG y CPV (79,99% y 83,10%, respectivamente) y valores bajos en CSC (1,85%) (**Figura 4.3b**).

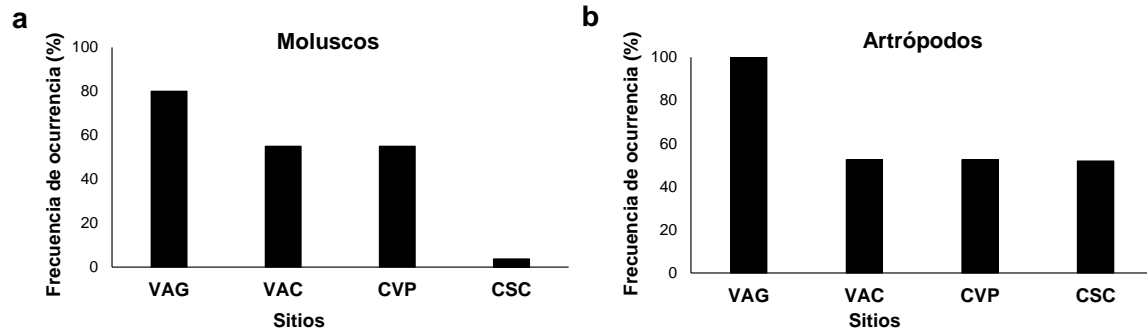


Figura 4.3. Frecuencia de ocurrencia (FO%) en cada sitio de muestreo: vado arroyo Guaminí (VAG), vado arroyo Corto (VAC), canal Venado-Pigüé (CPV), canal Sauce Corto (CSC). **a.** Moluscos, **b.** Artrópodos.

En tres de los sitios de muestreo *P. canaliculata* presentó una alta ingestión del caracol nativo *H. parchappii*, con valores de frecuencia de ocurrencia cercanos al 50% (**Figura 4.4a**). *Heleobia parchappii* no solo fue registrada en más de la mitad de los contenidos sino que también fue la categoría animal más abundante en los contenidos. En orden de importancia le siguieron los huevos de *H. parchappii* con una frecuencia de ocurrencia de 50% para VAG, 30% para VAC y 12,50% CPV (**Figura 4.4b**). No se hallaron individuos de *H. parchappii* en los tractos digestivos recolectados en el sitio CSC, ni se registraron huevos de esta especie en las muestras.

Physa acuta estuvo representado en los contenidos digestivos en todos los sitios y fue el segundo caracol más frecuente en dos de ellos (VAG y CPV, FO% = 15 y FO% = 22,50, respectivamente). En los dos sitios restantes la frecuencia de ocurrencia fue baja, de igual modo que la abundancia relativa para los cuatro sitios muestreados. (**Figura 4.4c**).

En el caso de *Chilina parchappii*, las frecuencias de aparición fueron muy bajas (FO% = 5% en VAG y VAC y FO% = 0% en CSC). El sitio CPV registró los valores más altos de abundancia relativa (2,11%) y frecuencia (12,50%) para esta especie, mientras que en el sitio CSC, no se hallaron individuos de esta especie (**Figura 4.4d**).

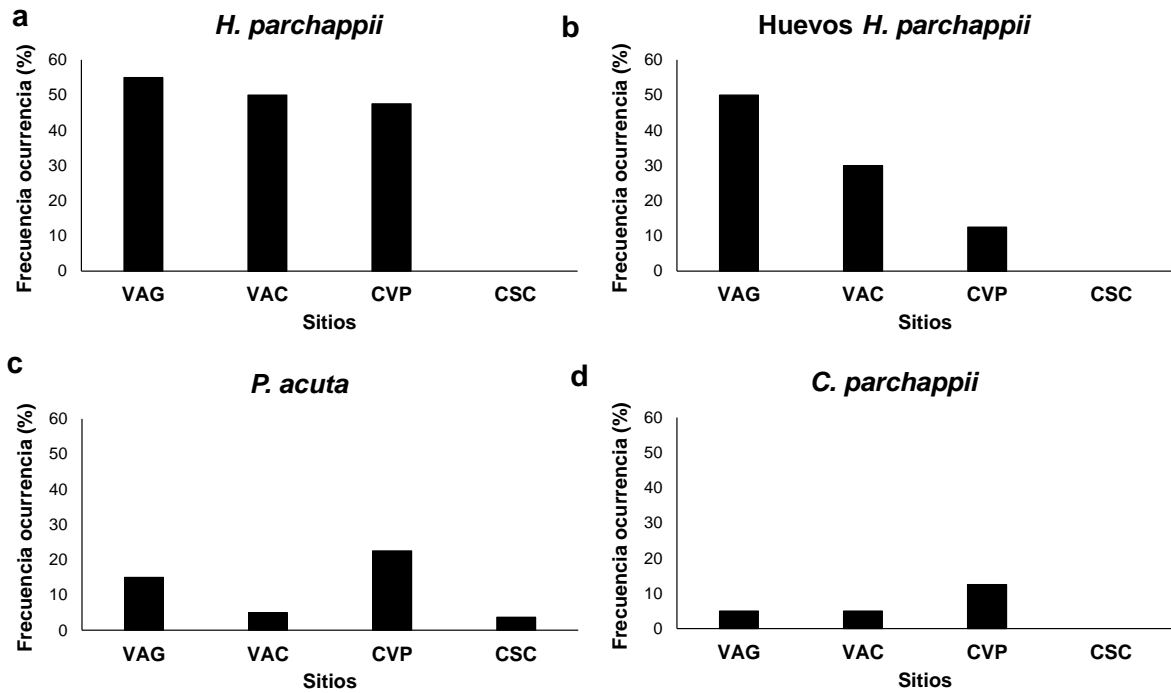


Figura 4.4. Frecuencia de ocurrencia (FO%) en cada sitio de muestreo: vado arroyo Guaminí (VAG), vado arroyo Corto (VAC), canal Venado-Pigüé (CPV), canal Sauce Corto (CSC). **a.** *Heleobia parchappii*, **b.** Huevos de *H. parchappii*, **c.** *Physa acuta*, **d.** *Chilina parchappii*.

Los restos de artrópodos no identificados fueron la segunda categoría más frecuente, incluyendo fragmentos pequeños de exoesqueleto y apéndices locomotores. Esta categoría se vio representada en los cuatro sitios, con valores de FO% que van desde el 25% al 60% (CSC y VAG, respectivamente), dependiendo del sitio. Los contenidos con menor abundancia relativa de esta categoría pertenecieron al sitio CPV (11,69% en CPV), mientras que los mayores valores se registraron en CSC (29,23%).

El consumo de insectos fue variable en los distintos sitios para cada una de las categorías. El Orden Trichoptera presentó el valor de frecuencia más alto (FO% = 30) para uno de los sitios (VAG). Solo se registraron individuos del orden Collembola en el sitio VAC, donde la abundancia relativa fue de 24,03% y la frecuencia de 12,50%. La incorporación de individuos pertenecientes al Orden Diptera fue baja, (menor al 10%), a excepción de los estuches de larvas de la Familia Chironomidae, en los que fue de un 15%. Los arácnidos estuvieron representados por ácaros, de los cuales la mayoría se registró en el sitio CSC.

Los contenidos provenientes de este ambiente presentaron una abundancia relativa de ácaros de 38,46% y una frecuencia de ocurrencia de 40,74%.

En general, los crustáceos presentaron valores de frecuencia y abundancia bajos para todos los sitios muestreados (**Tabla 4.2**). Estos valores estuvieron representados por valvas del Orden Ostracoda en dos de los sitios (VAG y VAC) con una frecuencia del 10%, alcanzando el valor más alto de frecuencia (15%) en uno de los sitios las valvas del Orden Cladocera.

El número promedio de individuos ingeridos por individuo de *P. canaliculata* de cada una de las categorías de macroinvertebrados más abundantes fue diferente entre los cuatro sitios analizados (**Tabla 4.3**). Los sitios VAG y CVP presentaron a *H. parchappii* como la categoría ingerida más abundante (13,70 y 7,32 individuos/individuo de *P. canaliculata*, respectivamente), seguida de la categoría de Artrópodos con valores de 4,90 individuos para VAG y 2,20 individuos para CVP. Para VAC y CSC, *P. canaliculata* mostró una mayor cantidad de individuos ingeridos de la categoría Artrópodos. En VAC la segunda categoría ingerida fue *H. parchappii*, mientras que para CSC no se registró ingestión de individuos de *H. parchappii*. A pesar de que la ingestión fue baja (0,037), *Physa acuta* fue la segunda categoría más ingerida en este sitio.

Tabla 4.3. Número de individuos promedio de cada categoría de macroinvertebrados ingeridos por individuo de *P. canaliculata* (media ± DE) en cada sitio de muestreo: vado arroyo Guaminí (VAG), vado arroyo Corto (VAC), canal Venado-Pigüé (CVP), canal Sauce Corto (CSC).

Macroinvertebrados	VAG (Medias ± DE)	VAC (Medias ± DE)	CVP (Medias ± DE)	CSC (Medias ± DE)
<i>H. parchappii</i>	13,700 ± 21,012	1,625 ± 4,043	7,325 ± 19,758	0,000 ± 0,000
<i>P. acuta</i>	0,400 ± 1,353	0,025 ± 0,158	0,475 ± 1,261	0,037 ± 0,192
<i>C. parchappii</i>	0,050 ± 0,224	0,025 ± 0,158	0,275 ± 0,933	0,000 ± 0,000
Huevos <i>H. parchappii</i>	2,150 ± 4,056	0,625 ± 1,353	0,250 ± 0,776	0,000 ± 0,000
Artrópodos	4,900 ± 4,340	4,525 ± 9,837	2,200 ± 3,858	1,963 ± 3,119

En los 127 contenidos analizados, se contabilizó un total de 674 caracoles, siendo la especie mayoritaria *H. parchappii* con 632 individuos, seguida de *P. acuta* con 29 individuos y *C. parchappii* con los 13 restantes. Por lo tanto, para todos los muestreos en conjunto, un individuo adulto de *P. canaliculata* contenía en promedio en su tubo digestivo 4,976 individuos de *H. parchappii*, 0,228 individuos de *P. acuta* y 0,102 individuos de *C. parchappii*. *Heleobia parchappii* fue la principal categoría ingerida por *P. canaliculata*, representando el 53,42% de la incorporación total de macroinvertebrados. La siguiente categoría más ingerida fueron los artrópodos con un valor promedio de 3,307 y un valor porcentual del 35,50%. Los huevos de *H. parchappii* fueron la tercera categoría más ingerida por *P. canaliculata*, con una ingesta promedio de 0,614 huevos por caracol (6,59%). Finalmente en cuarto y quinto lugar, fueron ingeridos 0,228 individuos de *P. acuta* (2,45%) y 0,102 individuos de *C. parchappii* (1,1%). Las diferencias en la ingestión promedio entre las tres especies de caracoles (*H. parchappii*, *P. acuta* y *C. parchappii*) fueron altamente significativas (test de Friedman: $X^2 = 62,125$; $p < 0,000$).

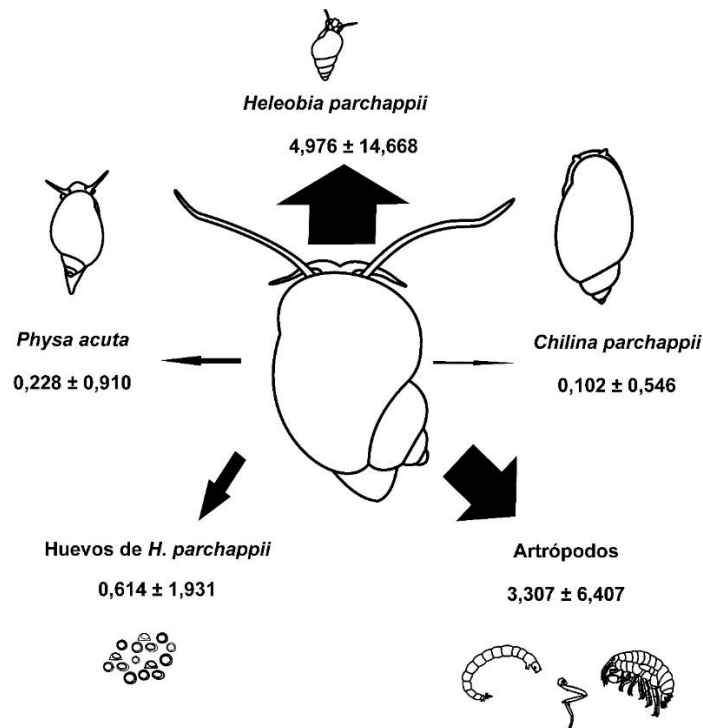


Figura 4.5. Número de individuos ingeridos por individuo de *P. canaliculata* (media ± DE) para los cuatro sitios y las cuatro fechas en promedio de las categorías de macroinvertebrados más abundantes. El grosor de la flecha es proporcional a la ingestión de cada categoría.

4.4 DISCUSIÓN

Los muestreos realizados permitieron evidenciar, a través del análisis de la dieta natural en distintos ambientes, la ingestión de otras especies de macroinvertebrados por parte de *P. canaliculata* dentro de su rango nativo. Los resultados de los contenidos del tracto digestivo mostraron una notable ingestión de macroinvertebrados, principalmente artrópodos y otros caracoles. Si bien los macroinvertebrados como componentes de la dieta de los ampuláridos no constituyen un recurso fundamental comparado con el consumo de macrófitas, perifiton y detritos (Cazzaniga & Estebenet, 1984; Horgan *et al.*, 2014a), los efectos directos sobre las poblaciones de macroinvertebrados, y particularmente de caracoles, podrían ser importantes (Capítulo 2).

Los restos animales registrados en los estudios previos de la dieta de *P. canaliculata*, conforman una categoría que incluye diferentes grupos taxonómicos y que a menudo han sido calificados como infrecuentes en los contenidos digestivos (Kwong *et al.*, 2010; Lopéz-van Oosterom *et al.*, 2016; Ocón *et al.*, 2013; Saigo, *et al.*, 2016). Por ejemplo, en un ambiente lótico dentro de su rango nativo Lopéz-van Oosterom *et al.* (2016), encontraron solo una pequeña porción de restos animales en los contenidos estomacales analizados de *P. canaliculata*, con frecuencias de ocurrencia menores al 5% y una abundancia relativa del 10%. Estos resultados son comparables con los reportados en cursos de agua de Hong Kong, donde la especie es invasora, registrándose también valores bajos (FO% < 1%) para los restos animales en contenidos estomacales (Kwong *et al.*, 2010). Estos resultados difieren marcadamente con los encontrados en el presente Capítulo dado que los restos animales estuvieron presentes en más de la mitad de los contenidos analizados (FO% > 50%).

Posiblemente estas discrepancias cuantitativas en la frecuencia de ocurrencia se deban en parte a diferencias en la metodología de estudio que pueden haber llevado a subestimar los ítems menos frecuentes. Por ejemplo, dos de los trabajos mencionados anteriormente analizaron solo contenidos provenientes del estómago y además, en

ocasiones trabajaron solo con parte de la muestra: López-van Oosterom *et al.* (2016) eligieron quince celdas al azar del total de la muestra, mientras que solo el 1% del volumen diluido fue examinado en el caso de Kwong *et al.* (2010), Por otra parte, Ocón *et al.* (2013), examinaron solo contenidos intestinales que fueron colocados entre portaobjetos y cubreobjetos, seleccionándose 15 campos para su observación. En un estudio realizado sobre la presencia de partículas líticas y material vegetal en contenidos digestivos en poblaciones naturales de *P. canaliculata* en esta misma cuenca (Manara *et al.*, 2016), los autores hallaron materiales consumidos a lo largo del todo el tracto digestivo, con un aumento en la frecuencia desde la boca hacia el ano. De acuerdo con estos datos, se trabajó con el tracto digestivo completo, analizando en forma conjunta contenidos provenientes de estómago e intestino, y se analizó la totalidad del volumen de la muestra.

Los ejemplares de *P. canaliculata* recolectados en el campo se encontraban aparentemente activos al momento de su captura, lo que es consistente con los patrones de actividad a lo largo del año en función de la temperatura del agua (Seuffert *et al.*, 2010). Todos los estómagos e intestinos presentaron contenido en su interior, indicativo de que los caracoles se estaban alimentando o que la ingestión fue reciente. Sin embargo, todas las categorías registradas pertenecieron a grupos taxonómicos con una cubierta dura, presencia de una cutícula quitinosa como es el caso de los artrópodos o una conchilla calcárea en los moluscos. Ejemplares pertenecientes a grupos taxonómicos de cuerpos blandos, como nemertinos o sanguijuelas no fueron hallados o se encontraron en muy baja frecuencia (nemátodos). El hecho de que las presas consumidas hayan sido fácilmente identificables aún en el extremo posterior del tubo digestivo sugiere que la digestión de *P. canaliculata* no es muy fuerte. Si bien esta especie presenta una importante actividad enzimática, la presencia de proteasas de origen tisular y endosimbótico encontradas en el tracto digestivo de este ampulárido (Godoy *et al.*, 2013; Luo *et al.*, 2015) no parecen tener ningún efecto sobre el periostraco de las conchillas de *H. parchappi* y de otros caracoles consumidos ni sobre el opérculo de aquella.

A pesar de que más de la mitad de los tractos digestivos contenían algún tipo de contenido de origen animal, la frecuencia y abundancia de algunas de las categorías fue muy baja, como ocurrió con la mayoría de los insectos. Gran parte de los representantes del Orden Diptera y Trichoptera fueron encontrados en estadio de larva o pupa. Estos estadios frecuentemente se desarrollan dentro de capullos, tubos o redes adheridos a diversos sustratos, con una capacidad de desplazamiento escasa o nula. En los muestreos realizados en esta misma zona (Capítulos 6) se observaron también artrópodos con mayor movilidad o con reacciones de escape, como es el caso de las ninfas de los órdenes Odonata y Ephemeroptera, pero estos no fueron detectados en los contenidos. Probablemente el carácter sésil o sedentario de algunos grupos de macroinvertebrados facilita la ingestión de estas categorías por *P. canaliculata*.

Los restos totales de artrópodos fueron una de las categorías que presentó valores altos de frecuencia y abundancia, pero es conveniente interpretar estos datos con sumo cuidado. Esta categoría de artrópodos incluyó las partes de artrópodos no identificables y cada una de esas partes fue contabilizada en forma separada, por lo que es posible que esos valores de frecuencia estén sobreestimados por la fragmentación. Un punto importante para destacar es la imposibilidad de determinar el estado (completo o fragmentado) de los artrópodos al momento de la ingestión. Es posible que *P. canaliculata* fragmentara el alimento de origen animal como resultado de los procesos mecánicos digestivos o que incorporara estos restos ya fragmentados desde el sustrato.

La ingestión de individuos adultos de *Heleobia parchappii* fue importante ya que esta especie estuvo representada en tres de los sitios de muestreo con frecuencias altas en todos los contenidos, a excepción de los provenientes del arroyo Sauce Corto (CSC), donde esta especie estuvo ausente. El hecho de que esta especie sea altamente frecuente y abundante en los contenidos digestivos de *P. canaliculata* podría estar relacionado con la abundancia de *H. parchappii* en los mismos sitios y ambientes naturales en los que el ampulárido está presente. Las observaciones directas realizadas a campo registraron la

presencia de poblaciones de *H. parchappii* en todos los sitios excepto en CSC. En este último sitio tampoco fueron registrados individuos de la especie durante la realización de las transectas. Por otra parte, los tres sitios donde la ingestión de artrópodos y de *H. parchappii* fueron más altos son ambientes pobres en especies vegetales como es el caso del arroyo Guaminí (VAG) y arroyo Corto (VAC), donde la diversidad y cobertura vegetal son bajas, y del canal Venado Pigué (CPV), donde hay una gran cobertura vegetal pero representada por una única especie dominante, *Stuckenia striata*, una macrófita muy poco palatable para *P. canaliculata* (Manara *et al.*, 2019).

En experimentos realizados en microcosmos en el laboratorio (Capítulo 2) no se encontraron efectos negativos sobre la supervivencia y fecundidad de *Heleobia parchappii* por la presencia de *P. canaliculata*. El hecho de que estos caracoles aparentemente no hayan sido consumidos por *P. canaliculata* en el laboratorio puede ser explicado por la existencia de refugios en estos experimentos y por respuestas comportamentales específicas, como la evitación o el escape, así como por la presencia de otros recursos disponibles de mayor palatabilidad y preferencia (lechuga *ad libitum* y escamas de alimento para peces). Por otra parte, el pequeño tamaño de la abertura y la presencia de un opérculo, hacen de esta especie un alimento difícil de digerir. Los individuos de *H. parchappii* en los contenidos digestivos se encontraron bien conservados, sin evidenciarse señales de procesos digestivos avanzados. Las conchillas se hallaron enteras y en su mayoría con sus opérculos ocluyendo la abertura. En los ensayos del Capítulo 2 los conteos para la estimación de la supervivencia de *H. parchappii* fueron realizados a los siete y 15 días, tiempo suficiente para que el proceso digestivo de *P. canaliculata* fuera completado, ya que al menos los restos vegetales tardan menos de 24 hs en ser expulsados en las heces (Manara, 2019). La capacidad de *H. parchappii* de reaccionar al contacto con otras especies (Capítulo 2) y de retraer su opérculo ofreciendo una gran resistencia y hermeticidad, podría permitirle a este caracol atravesar y tolerar los procesos digestivos de *P. canaliculata* y ser eliminado con vida en las heces. Esta hipótesis podría

explicar al mismo tiempo la gran abundancia de *H. parchappii* registrada en los tractos digestivos y la alta supervivencia en los ensayos de microcosmos.

Las huevos de los caracoles fueron también una de las categorías consumidas por *P. canaliculata*, en algunas especies de caracoles como por ejemplo, *P. acuta* y *C. parchappii*, los huevos son colocados sobre un sustrato inmóvil como el fondo, hojas o rocas. Sin embargo, en el caso particular de los huevos de *H. parchappii*, es frecuente observarlos sobre la conchilla de otros individuos de la misma especie, un comportamiento frecuente en especies del género (Martín, 2002). En ensayos de microcosmos (Capítulo 2) no se detectó ningún efecto significativo sobre la fecundidad de *H. parchappii*, ya que los huevos solitarios y de pequeño tamaño seguramente dificulten la ingestión por *P. canaliculata*. Por lo tanto, es posible que la presencia de huevos en los contenidos esté asociada a la ingestión de individuos adultos de la especie, de los que se desprenderían durante el proceso digestivo.

Teniendo en cuenta la información obtenida en este Capítulo y los resultados del Capítulo 2, se puede concluir que la ingestión de animales de pequeño tamaño o de poca movilidad por parte de *P. canaliculata* en ambientes naturales efectivamente ocurre y en forma relativamente frecuente. Aunque la ingestión de recursos alternativos como restos animales, mayormente artrópodos, es baja cuando las abundancias de macrófitas palatables y detritos son altas (Horgan *et al.*, 2014a), la falta de recursos disponibles en su ambiente generada por la propia acción de los ampuláridos (Manara *et al.*, 2019) podrían estar modificando estas proporciones, aumentando el consumo y la explotación de estos recursos alternativos. Si bien no es posible por el momento distinguir entre una ingestión accidental o depredación, algunas ideas respecto a este tópico se profundizan y discuten en el Capítulo 7.

CAPÍTULO 5

EFFECTOS DE *POMACEA CANALICULATA* SOBRE LA COLONIZACIÓN Y LAS COMUNIDADES RESIDENTES DE MACROINVERTEBRADOS

5.1 INTRODUCCIÓN

La colonización es uno de los factores intrínsecos que determinan los ensambles de macroinvertebrados en ambientes de agua dulce. La llegada de las especies a un lugar dependerá no solo de su capacidad de dispersión a través de las corrientes sino también de su capacidad para adaptarse a diferentes condiciones físicas. El establecimiento y la permanencia de las diferentes especies dependerán entre otras cosas de la convivencia con otros grupos de organismos durante el proceso de colonización. En la dinámica de las comunidades, el tiempo es un factor primordial debido a que el número de nuevos taxones disminuirá durante el proceso de colonización. Estas variaciones temporales resultarán en comunidades diferentes, remarcando la diferencia entre comunidades establecidas y hábitats recientemente colonizados.

Los ensambles de especies en las comunidades y la forma en que estas se estructuran implican la conjunción de factores ambientales, interacciones ecológicas e historia biogeográfica de la región. Por lo tanto, estos factores serán quienes determinen la presencia o ausencia de especies, y permitan la coexistencia o no de sus integrantes. En este sentido, es de esperar que ambientes diferentes alberguen grupos taxonómicos diferentes. Conforme a esta información, se espera que las especies o grupos de invertebrados de un sistema acuático léntico sean diferentes a las presentes en un sistema lótico, aún dentro de la misma región geográfica. Cuerpos de agua estacionarios o con escaso flujo de agua pueden tener una abundancia relativamente alta de crustáceos, rotíferos e insectos, mientras que cuerpos con un mayor flujo o corriente de agua se

caracterizan por la presencia de ninfas de tricópteros (Trichoptera), adultos y larvas de élmidos (Coleoptera) y larvas de simúlidos (Diptera) (Belmar *et al.*, 2013).

Los invertebrados constituyen el grupo más abundante y diverso en ambientes de agua dulce y no solo brindan información relevante sobre la composición y estructura de una comunidad en términos ecológicos, sino que muchos de ellos arrojan datos relacionados con la calidad del agua u ofrecen algún tipo de servicio ecosistémico. Los ensambles e interacciones entre los diversos grupos resultan en procesos ecológicos complejos, lo que dificulta el estudio y comprensión de los mismos. *Pomacea canaliculata* es uno de los macroinvertebrados más frecuentes y abundantes en ambientes acuáticos del Sudoeste Bonaerense. A pesar de ser categorizada como una especie ramoneadora de macrófitas, algunos autores la consideran una especie generalista de hábitos oportunistas (Manara, 2019; Saveanu, 2014). Este caracol podría representar una influencia negativa durante momentos claves de la colonización de nuevas poblaciones de macroinvertebrados bentónicos, actuando tanto como depredador, competidor o perturbador del hábitat (Capítulos 2 y 4). Los estadios sésiles o de poca movilidad, como pupas, huevos o larvas de macroinvertebrados bentónicos, son presas especialmente fáciles o vulnerables. Por lo tanto, la presencia de *P. canaliculata* podría ser un factor clave o determinante en la composición de la fauna acuática de macroinvertebrados.

El objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos de *P. canaliculata* sobre la colonización de estadios larvales, juveniles y adultos de macroinvertebrados bentónicos y también sobre una comunidad residente ya establecida de los mismos, independientemente del efecto sobre la comunidad de macrófitas (Capítulo 4). También se investigaron las diferencias entre los tipos de ambientes lóticos y lénticos característicos de la amplia variación de los cuerpos de agua del Sudoeste Bonaerense.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron dos experimentos independientes a campo, uno en un ambiente lótico y otro en uno léntico, pero con el mismo diseño básico. Con el objetivo de observar el efecto del caracol *P. canaliculata* sobre la colonización de sustratos duros por parte de estadios larvales, juveniles y adultos de macroinvertebrados bentónicos, se realizaron clausuras plásticas *ad hoc* de 35 cm de ancho y 50 cm de alto (**Figura 5.1**) para mantener contenido al ampulárido. Las mismas contenían en su interior una tejuela refractaria esmaltada de 22 cm de largo x 11 cm de ancho y 2 cm de espesor, utilizada como sustrato artificial para la colonización y establecimiento de una comunidad residente. Como material para la fabricación de las clausuras se utilizó una malla de red plástica con un tamaño de cuadrícula de 1 cm x 1 cm. La tejuela fue separada del fondo de la clausura y sujeta a los laterales con precintos plásticos, permitiendo la libre circulación del caracol alrededor de ella. Se utilizaron solo caracoles machos, para evitar el posible establecimiento de una población en caso de escape.

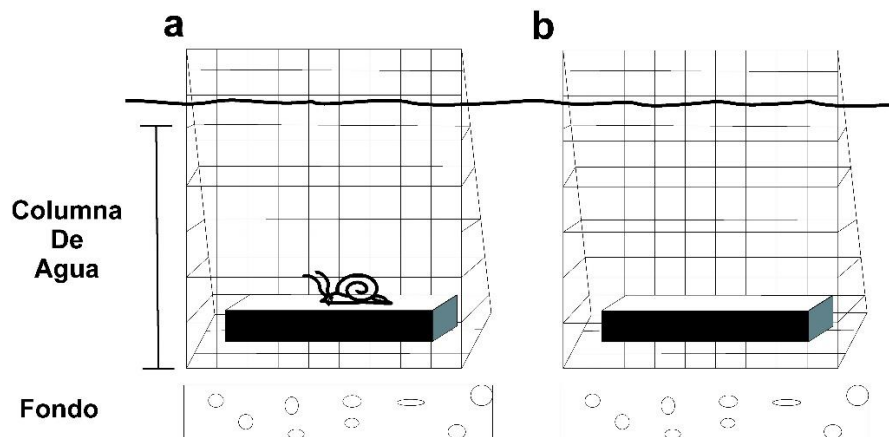


Figura 5.1. Clausuras utilizadas para evaluar los efectos de *P. canaliculata* sobre la comunidad de macroinvertebrados. **a.** clausuras con *P. canaliculata*, **b.** clausuras control.

Para cada uno de los experimentos, 32 clausuras fueron sumergidas a finales del verano y lastradas al fondo o sujetas a las márgenes con tensores. Las clausuras fueron aseguradas al sustrato permitiendo el contacto continuo con el fondo durante todo el

ensayo. La parte superior de cada clausura permaneció 5 cm por fuera de la superficie del agua para permitir la respiración de *P. canaliculata*.

Con el objetivo de poder observar el efecto de *P. canaliculata* sobre la colonización temprana de los sustratos sumergidos se colocó, el mismo día de su instalación, en ocho de estas 32 clausuras un individuo adulto de *P. canaliculata*, las cuales permanecieron en el campo durante quince días (tratamiento P15). Finalizado ese periodo, las ocho clausuras con los caracoles junto con ocho clausuras sin caracoles (controles C15) tomadas al azar fueron retiradas y los sustratos fueron colocados en bolsas de *nylon* y fijados *in toto* con alcohol 70°. Inmediatamente se procedió a colocar otros ocho individuos adultos de *P. canaliculata* en la mitad de las clausuras restantes (tratamiento P30). Estas clausuras con caracoles (tratamiento P30) y las ocho restantes sin caracoles (controles C30) permanecieron en el campo otros 15 días, de modo que el tiempo total de permanencia de estas clausuras fue de 30 días. Este último par de tratamientos, permitió evaluar el efecto de la llegada de *P. canaliculata* sobre una comunidad de macroinvertebrados ya establecidos sobre los sustratos (comunidad residente).

En ambos experimentos las clausuras se dispusieron en grupos de cuatro, conteniendo una de cada uno de los cuatro tratamientos (P15, C15, P30 y C30). La disposición de las clausuras fue distinta en cada tipo de ambiente (**Figuras 5.2 y 5.3**).

5.2.1 Efecto de *P. canaliculata* sobre los macroinvertebrados bentónicos en un ambiente lótico

El experimento a campo se realizó en un sector del arroyo El Divisorio (Paraje Frapal, 38° 22' 02,7" S 61° 37' 16,0" O), ubicado en la Cuenca de Drenaje Austral del Sistema de Ventania (CDASV, Capítulo 1). El criterio de selección de este tramo del arroyo se basó en la ausencia de poblaciones naturales de *P. canaliculata* y en la escasa profundidad (40-45 cm) que permitía que las clausuras tocaran el fondo y la superficie, para permitir tanto la colonización de macroinvertebrados reptantes como la respiración aérea de *P. canaliculata*.

Se seleccionaron ocho puntos lo largo de un tramo del arroyo y se colocaron ocho líneas perpendiculares con cuatro clausuras en cada una de ellas, lo que hace un total de 32 clausuras. Cada una de estas líneas se encontraba separada por aproximadamente dos metros de la siguiente y en sentido perpendicular al flujo de corriente (**Figura 5.2**).

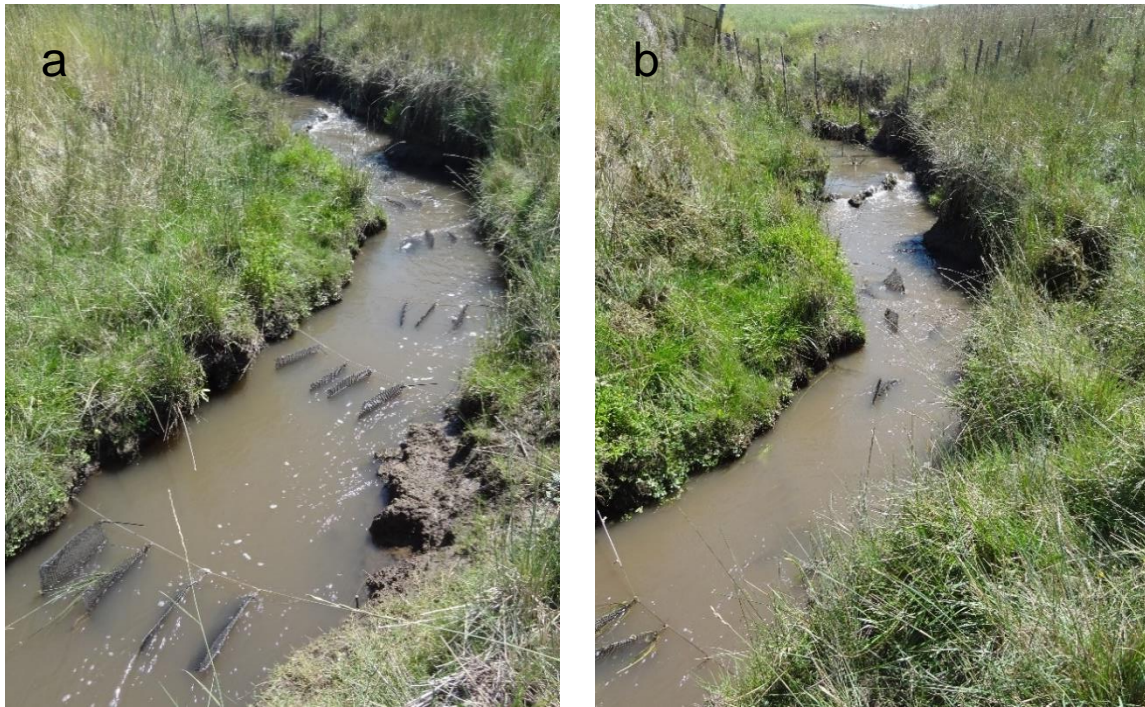


Figura 5.2. Arroyo El Divisorio, sitio de realización del experimento para conocer el efecto del caracol sobre la colonización y comunidades residentes de macroinvertebrados lóticos **a.** Las cuatro clausuras iniciales en grupos de cuatro tratamientos, **b.** Las dos clausuras restantes del diseño a los 30 días, con *P. canaliculata* (P30) y control (C30).

5.2.2 Efecto de *P. canaliculata* sobre los macroinvertebrados bentónicos en un ambiente léntico

Para la realización de este experimento se seleccionó una laguna ubicada dentro del predio del Club de Golf Palihue en las inmediaciones de la localidad de Bahía Blanca (38° 41' 31,1" S 62° 15' 28,3" O). Esta laguna tiene 167 m de largo y 48 m en su parte más ancha (**Figura 5.3a**). La profundidad varía entre 80 y 100 cm y recibe un flujo de agua constante proveniente de un brazo del arroyo Napostá Grande. A dos metros de la desembocadura se colocaron 32 clausuras plásticas idénticas a las del experimento anterior. El diseño difirió levemente del anterior en la disposición de las clausuras, las

cuales fueron agrupadas de a cuatro pero de manera radial, con cuatro boyas de flotación y ancladas mediante una estaca, para mantener las clausuras en contacto con la superficie y las plantas y detritos del fondo (**Figura 5.3.b**). Se seleccionaron ocho puntos dentro de la laguna y se colocaron las clausuras, separadas por dos metros de la siguiente.



Figura 5.3: Laguna Club de Golf, sitio de realización del experimento para conocer el efecto del caracol sobre la colonización y comunidades residentes de macroinvertebrados lénticos. **a.** Clausuras con disposición radial y elementos de flotación, **b.** Clausuras unidas en grupos de cuatro tratamientos: 15 días (con *P. canaliculata* y control), y 30 días (con *P. canaliculata* y control).

5.2.3 Análisis de los sustratos artificiales

Luego de extraído, cada sustrato fue colocado en una bolsa de *nylon* con alcohol 70° y fueron llevados al laboratorio y conservados en una cámara frigorífica a 4°C hasta su procesamiento. Los sustratos fueron lavados con agua corriente sobre bandejas plásticas, el contenido en la bandeja fue tamizado (malla de 1 mm) y las muestras de material retenido fueron colocadas en cajas de Petri y observadas bajo lupa estereoscópica para el recuento de macroinvertebrados. Para la identificación de los macroinvertebrados se consultó material bibliográfico específico (Domínguez & Fernández, 2009; Ferrero, 2002; Morrone & Coscarón, 1998) y los ejemplares fueron categorizados hasta el nivel taxonómico de orden o familia, excepto los caracoles en que se llegó al nivel de especie.

5.2.3 Análisis de datos

Para ambos ambientes se analizaron los sustratos artificiales de cada clausura y se determinó el número de individuos de las distintas categorías taxónomicas de macroinvertebrados para cada uno de los tratamientos: 15 días con *P. canaliculata* y sus controles y 30 días para *P. canaliculata* y sus controles (P15, C15, P30 y C30). También se calculó la abundancia relativa (%) de las distintas categorías taxónomicas (**Tabla 5.1**) y la diversidad (H') de Shannon de cada sustrato (con los caracoles agrupados).

Para un análisis integrado de los datos se realizaron análisis de varianza no paramétricos: tests de Friedman para los cuatro tratamientos (P15, C15, P30 y C30) y para cada uno de los *taxa*, el número total y H' , con la realización de comparaciones múltiples *a posteriori* con un nivel de significación de $p \leq 0,050$, según Conover (1999). Debido al interés que los caracoles presentan para el objetivo de esta tesis, las especies *Physa acuta*, *Chilina parchappii* y *Heleobia parchappii* fueron analizadas tanto de manera independiente como reagrupadas dentro de la Clase Gastropoda.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Efecto de *P. canaliculata* sobre la colonización de macroinvertebrados bentónicos en un ambiente lóxico

La abundancia total en los sustratos artificiales fue de 1894 macroinvertebrados, correspondientes a 15 categorías taxonómicas. Se registraron categorías del orden Trichoptera, con individuos tanto de vida libre como sésiles, y representantes de la familia Simuliidae (Diptera). También se hallaron categorías como bivalvos, nemertinos y planarias, grupos ausentes en las muestras recolectadas en el ambiente léxico. Dentro de Gastropoda se encontraron las mismas especies de caracoles: *Physa acuta*, *Chilina parchappii* y *Heleobia parchappii*. Las categorías más frecuentes fueron el Amphipoda *Hyalella sp.* (30,887%) y los Trichoptera (28,993%). El resto de las categorías taxonómicas presentaron valores menores que el 8,183% correspondiente a Ephemeroptera (**Tabla 5.1**).

Tabla 5.1 Abundancia relativa (%) de las categorías taxonómicas presentes en las clausuras con *P. canaliculata* y los controles para los tratamientos de 15 y 30 días del ambiente léntico.

	15 días		30 días	
	con <i>P. canaliculata</i>	control	con <i>P. canaliculata</i>	control
Chironomidae	11,812	12,053	4,125	4,761
Simuliidae	5,702	4,241	1,375	1,360
Coleoptera	4,276	4,241	10,805	9,977
Ephemeroptera	7,942	7,142	5,500	12,698
Trichoptera	16,904	22,321	40,275	36,281
Acari	1,832	2,455	1,964	1,360
<i>Hyalella</i> sp.	41,955	41,517	14,145	27,437
Ostracoda	0,407	1,562	2,161	0,453
Phatyhelminthes	1,832	0,223	0,392	0,226
Hirudinea	0,203	0,446	0,785	0,226
Nemertea	0,814	0	0	0,680
Bivalvos	0	0,446	1,178	0,453
<i>H. parchappii</i>	3,054	1,116	6,876	1,360
<i>C. parchappii</i>	1,018	1,339	7,662	2,494
<i>P. acuta</i>	2,240	0,892	2,750	0,226

El test de Friedman halló diferencias entre los distintos tratamientos sólo para la familia Chironomidae ($X^2=8,053$; $p=0,045$) y para la especie *Hyalella* sp. ($X^2=8,089$; $p=0,044$). No se hallaron diferencias significativas en las pruebas de Friedman para los caracoles al analizar cada una de las especies por separado y la clase Gastropoda en su conjunto tampoco mostró diferencias para ninguno de los cuatro tratamientos. (**Tabla 5.4**).

Tabla 5.2. Test de Friedman para el número de individuos de cada *taxa*, número total y diversidad de Shannon (H') en los sustratos artificiales del ambiente lótico (P15, C15, P30 y C30). Los tratamientos con la misma letra no son diferentes al 5% según el test de Conover.

<i>taxa</i>	X ²	p	P15	C15	P30	C30
Chironomidae	8,053	0,045	B	B	AB	A
Simulidae	2,189	0,534	A	A	A	A
Coleoptera	2,520	0,472	A	A	A	A
Ephemeroptera	0,458	0,928	A	A	A	A
Trichoptera	1,753	0,625	A	A	A	A
Acari	1,525	0,677	A	A	A	A
<i>Hyalella</i> sp.	8,089	0,044	B	AB	A	AB
Ostracoda	0,200	0,978	A	A	A	A
Platyhelminthes	6,143	0,105	C	AB	ABC	A
Hirudinea	4,263	0,234	A	A	A	A
Nemertea	6,231	0,101	C	AB	A	ABC
Bivalvos	3,625	0,305	A	A	A	A
<i>Heleobia parchappii</i>	3,519	0,318	A	A	A	A
<i>Chilina parchappii</i>	5,897	0,117	AB	A	C	ABC
<i>Physa acuta</i>	2,077	0,557	A	A	A	A
Gastropoda	2,688	0,442	A	A	A	A
Total	0,646	0,886	A	A	A	A
H'	0,646	0,886	A	A	A	A

Para la abundancia de la familia Chironomidae no se hallaron diferencias significativas entre los tratamientos con *P. canaliculata* y en los controles para los sustratos recientemente colonizados y con comunidades residentes (**Figura 5.4**). La abundancia en las clausuras con *P. canaliculata* fue significativamente mayor que en los controles a los 15 días y semejante para ambos tratamientos a los 30 días. La reducción en los controles a lo largo del tiempo, de 15 a 30 días, fue significativa.

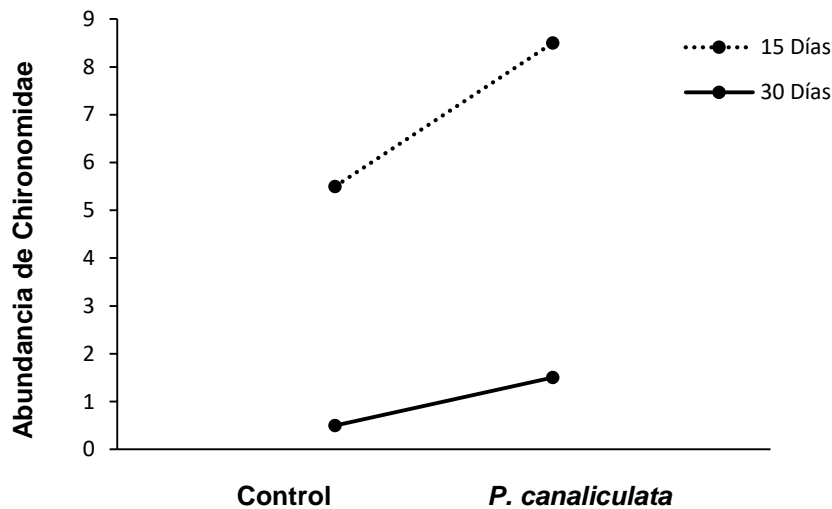


Figura 5.4. Abundancia de la familia Chironomidae (mediana del número de individuos por sustrato artificial) para los distintos tratamientos 15 días (con *P. canaliculata* y control), y 30 días (con *P. canaliculata* y control), en un ambiente lótico.

No se observan efectos de *P. canaliculata* sobre *Hyalella* sp. en los sustratos recientemente colonizados (P15-C15) ni en las comunidades residentes (P30-C30). La abundancia de la especie se redujo con el tiempo en los controles y en las clausuras con *P. canaliculata* (**Figura 5.5**); sin embargo estas disminuciones solo fueron significativas en estos últimos (P15- P 30), indicando una interacción de efectos por acción del caracol y del tiempo. La abundancia de *Hyalella* sp. fue mayor en las clausuras con *P. canaliculata* en las comunidades recientemente colonizadas y menor en las comunidades residentes.

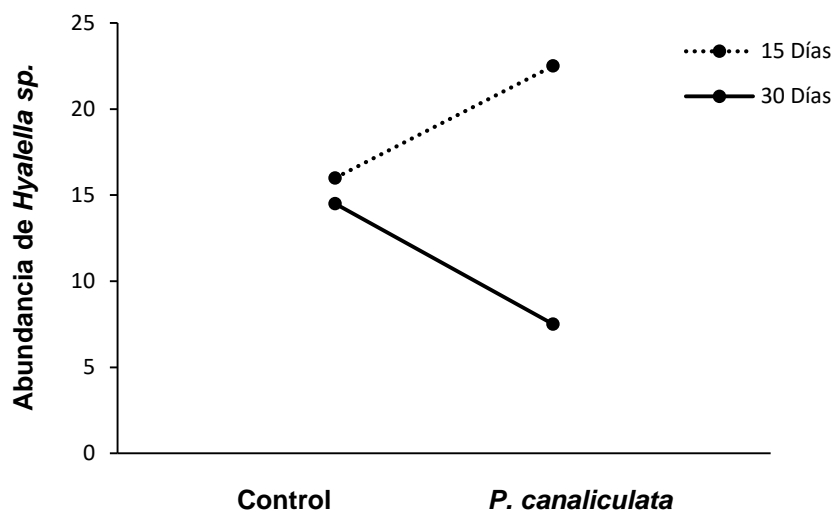


Figura 5.5. Abundancia de la especie *Hyalella sp.* (mediana del número de individuos por sustrato artificial) para los distintos tratamientos 15 días (con *P. canaliculata* y control), y 30 días (con *P. canaliculata* y control), en un ambiente lótico.

5.3.2 Efecto de *P. canaliculata* sobre los macroinvertebrados bentónicos en un ambiente léntico

Se registraron 2796 invertebrados del total de 32 muestras, pertenecientes a 13 categorías taxonómicas (**Tabla 5.3**). Para todas las clausuras las categorías más frecuentes fueron la familia Chironomidae (Diptera) (39,27%), seguida de la clase Hirudinea con un valor de frecuencia de 25,60%. Los caracoles fueron poco frecuentes y estuvieron representados por individuos de las siguientes especies: *Physa acuta* (0,214%), *Chilina parchappii* (1,072%), y *Heleobia parchappii*. (4,506%).

Tabla 5.3. Abundancia relativa (%) de las categorías taxonómicas presentes en las clausuras con *P. canaliculata* y los controles para los tratamientos de 15 y 30 días del ambiente léntico.

	15 días		30 días	
	con <i>P. canaliculata</i>	control	con <i>P. canaliculata</i>	control
Chironomidae	42,006	34,808	40,506	39,926
Coleoptera	3,741	4,867	11,533	5,250
Ephemeroptera	0,510	0,147	0,562	0,122
Odonata	0	0,589	0,984	0,732
Acari	0,170	0,589	0	0,122
<i>Hyalella</i> sp.	3,231	4,424	3,938	3,296
Ostracoda	1,190	0,589	2,953	2,197
Cladocera	1,020	0,884	0,140	0,122
Hirudinea	24,319	32,300	23,909	22,466
Oligoqueta	22,108	18,584	9,001	14,652
<i>H. parchappii</i>	1,360	1,474	5,344	8,5470
<i>C. parchappii</i>	0,170	0,589	0,843	2,319
<i>P. acuta</i>	0,170	0,147	0,281	0,244

El test de Friedman halló diferencias significativas entre los distintos tratamientos solo para larvas del Orden Coleoptera ($X^2 = 11,724$; $p = 0,008$) y para los caracoles en conjunto (Clase Gastropoda, $X^2 = 15,16$; $p = 0,001$) (**Tabla 5.4**).

Tabla 5.4. Test de Friedman para el número de individuos de cada *taxa*, número total y diversidad de Shannon (H') en los sustratos artificiales del ambiente lótico (P15, C15, P30 y C30). Los tratamientos con la misma letra no son diferentes al 5% según el test de Conover.

<i>taxa</i>	X ²	p	P15	C15	P30	C30
Chironomidae	2,620	0,454	A	A	A	A
Coleoptera	11,724	0,008	A	AB	D	ABC
Ephemeroptera	4,765	0,190	A	A	A	A
Odonata	3,000	0,392	A	AB	AB	B
Acari	5,471	0,140	A	A	A	A
<i>Hyalella</i> sp.	0,370	0,946	A	A	A	A
Ostracoda	1,364	0,714	A	A	A	A
Cladocera	2,077	0,557	A	A	A	A
Hirudinea	0,808	0,848	A	A	A	A
Oligoqueta	1,925	0,588	A	A	A	A
<i>Heleobia parchappii</i>	5,952	0,114	A	AB	AB	B
<i>Chilina parchappii</i>	6,966	0,073	A	AB	AB	B
<i>Physa acuta</i>	0,333	0,954	A	A	A	A
Gastropoda	15,160	0,002	A	AB	BC	D
H'	6,450	0,092	A	AB	B	AB
Total	3,684	0,298	A	A	A	A

La Clase Gastropoda mostró el valor más bajo de abundancia en presencia de *P. canaliculata* en los sustratos recientemente colonizados (P15) (**Tabla 5.4**). Se observó un valor significativamente mayor en los tratamientos control que en las clausuras donde *P. canaliculata* estuvo presente (**Figura 5.6**). Las mayores diferencias se observaron entre *P. canaliculata* y controles para el tratamiento de 30 días, donde los valores de abundancia fueron 1,97 veces mayor en los controles. Se observó un efecto del tiempo en la abundancia de la Clase, con un incremento significativo en las clausuras con *P. canaliculata* (4,6 veces más que el tratamiento P30); los sustratos recientemente colonizados no mostraron diferencias significativas. En las clausuras con *P. canaliculata*,

la abundancia de caracoles en los sustratos recientemente colonizados fue 16,2 veces menor que la abundancia en los sustratos con comunidades residentes.

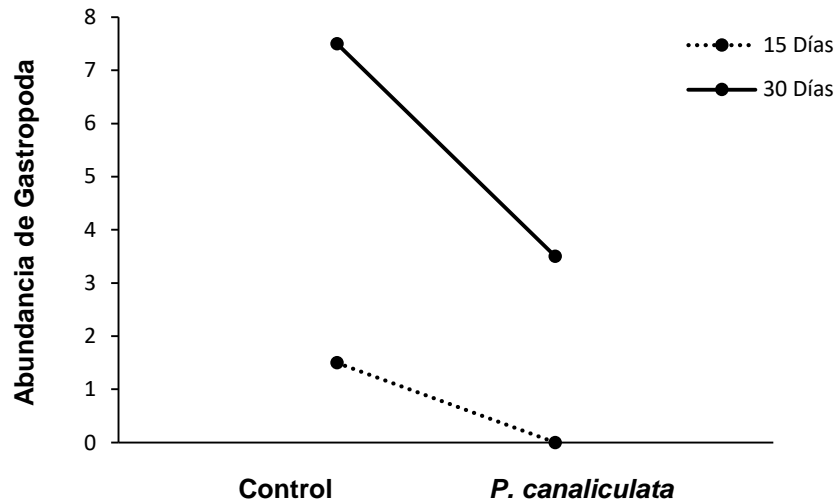


Figura 5.6. Abundancia de Gastropoda (mediana del número de individuos por sustrato artificial) para los distintos tratamientos 15 días (con *P. canaliculata* y control), y 30 días (con *P. canaliculata* y control), en un ambiente léntico.

El Orden Coleoptera mostró un comportamiento muy diferente a la Clase Gastropoda, ya que la presencia de *P. canaliculata* produjo un aumento significativo en la abundancia en los sustratos residentes (**Tabla 5.2**). La abundancia de larvas de coleóptera registradas en las clausuras con *P. canaliculata* fue el doble que en los controles (**Figura 5.7**). No se observó efecto significativo en la colonización (P15-C15). El efecto del tiempo generó un aumento significativo en los sustratos con *P. canaliculata* entre los 15 y 30 días.

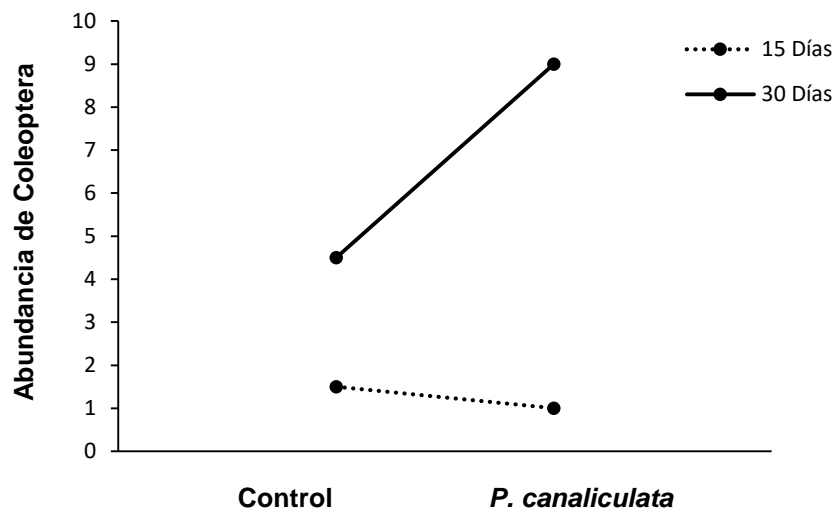


Figura 5.7. Abundancia de larvas del Orden Coleoptera (mediana del número de individuos por sustrato artificial) para los distintos tratamientos 15 días (con *P. canaliculata* y control), y 30 días (con *P. canaliculata* y control), en un ambiente léntico.

5.4 DISCUSIÓN

La respuesta de las comunidades a la presencia de *P. canaliculata* varía de acuerdo a los diferentes grupos taxonómicos y a los dos tipos de ambientes analizados. En general se puede concluir que la presencia de *P. canaliculata* parece no tener ninguna injerencia sobre las comunidades recientemente colonizadas en ambientes lénticos y lóticos. Los ensayos para de 15 días realizados en este capítulo no mostraron efectos sobre ninguno de los *taxa* analizados. Este hecho, posiblemente se encuentre relacionado con el tiempo requerido para el establecimiento de las comunidades, debido a que se considera que la estabilización o equilibrio de la abundancia y de la biomasa en sustratos artificiales varía entre 1 a 9 semanas y con las diferentes estaciones (Baer *et al.*, 2001). Por lo tanto, a esta escala de tiempo no se hallaron evidencias que muestren una respuesta adaptativa por parte de la comunidad de caracoles o macroinvertebrados en general a la presencia de *P. canaliculata* en sustratos artificiales. Por otra parte, no se observaron evidencias de respuestas de evitación que modificaran el uso del hábitat de otros caracoles, como las registradas en el Capítulo 2.

En las comunidades residentes, la llegada de *P. canaliculata* produjo cambios en cuatro *taxa* diferentes, dependiendo del ambiente. En ambientes lóticos, se observaron efectos negativos sobre la abundancia de caracoles solo cuando fueron analizados de manera conjunta. Las tres especies de caracoles representadas en estas comunidades fueron *P. acuta*, *C. parchappii* y *H. parchappii*, integrantes frecuentes en los ambientes acuáticos de esta región (Martín *et al.*, 2016, 2019a). Si bien en capítulos anteriores se registraron diversos efectos negativos sobre estas especies, no se observó el mismo patrón en los sustratos residentes al analizar cada especie individualmente. *Physa acuta* y *H. parchappii* fueron las dos especies que mostraron reducción en el uso del hábitat ante la presencia de *P. canaliculata* mientras que *C. parchappii* fue frecuentemente indiferente a su presencia (Capítulo 2). *Pomacea canaliculata* juega un rol importante en la dinámica competitiva de las comunidades bentónicas, los bajos requisitos energéticos y el bajo

consumo *per capita* del resto de las especies colocan a este caracol como una especie altamente dominante. Por lo tanto, estos resultados pueden explicarse suponiendo que esta ventaja que presenta *P. canaliculata* respecto a las demás especies, permite el uso del sustrato y de los recursos en primera instancia. Las divisiones del sustrato deberán ser compartidos entre el resto de las especies, por lo que es posible que la abundancia de una o de otra dentro de cada sustrato varíe de acuerdo al orden de llegada.

Los coleópteros mostraron un aumento de la abundancia a lo largo de tiempo en los sustratos con *P. canaliculata*. Si bien son un grupo heterogéneo, en estas muestras se registraron en su mayoría larvas pertenecientes a la familia Elmidae. Estas larvas son detritívoras y obtienen su alimento mediante el raspado de las superficies como rocas, maderas y hojas. Se alimentan principalmente de diatomeas, material vegetal y detritos. (Eliot, 2008; Merritt, *et al.*, 2017). Según Cummins, *et al* (2005) estas larvas ingieren sedimentos o partículas orgánicas de pequeño tamaño (0,005-1,1mm) sueltas en el sustrato y son capaces de descomponer algas, bacterias y heces. Se han registrado efectos en la diversidad de invertebrados bentónicos como respuesta a los cambios en el hábitat, especialmente un mejoramiento en la disponibilidad de alimento generada por las heces y pseudoheces de bivalvos de agua dulce (Sylvester *et al.*, 2007). Por lo tanto es posible que *P. canaliculata* produzca un efecto positivo sobre esta familia de coleópteros al generar con sus abundantes heces un recurso alternativo de pequeño tamaño y parcialmente digerido.

En el ambiente lótico los efectos no fueron tan claros: dos *taxa*, *Hyalella* sp. y la familia Chironomidae mostraron una disminución en la abundancia a lo largo del tiempo. En ambos grupos este hecho no parece estar relacionado con la presencia directa de *P. canaliculata* en los sustratos colonizados ni en los residentes. Si bien se espera que en ambientes lénticos la depositación y acumulación de materia orgánica aumente la complejidad de hábitat lo que trae aparejado un aumento de los recursos y la diversidad de

especies, tanto los sustratos colocados en la laguna como en el tramo de arroyo la diversidad fue similar en cada tratamiento.

Para la familia Chironomidae no se encontraron efectos negativos de *P. canaliculata* en ninguno de los sustratos. Por el contrario, el descenso abrupto de la abundancia de *Hyalella* sp. en los sustratos con *P. canaliculata*, indica probablemente la interacción de los dos efectos evaluados en estos ensayos, la presencia del caracol y el transcurso del tiempo. Los patrones de colonización de diversos *taxa* pueden ser discontinuos, pudiendo haber variaciones en la llegada y salida del sustrato en función de los efectos cambiantes del nuevo hábitat (Townsend & Hildrew, 1976) o por efectos de deriva (Brittain & Eikeland, 1998). En ambientes lóticos, las velocidades de corriente dificultan el establecimiento permanente de las especies, encontrándose especies con una mayor capacidad de dispersión o con gran capacidad de sujeción. En el caso particular de la especie *Hyalella* sp., su capacidad de desplazamiento favorece la libre circulación y la búsqueda activa de alimento hacia nuevos sustratos a medida que en la comunidad disminuyen los recursos.

El proceso de colonización es complejo y depende de varios factores, entre ellos el tipo de sustrato (Mackay, 1992). Para algunas especies de caracoles, dentro de los cuerpos de agua lóticos, es conocida la importancia de factores abióticos como el sustrato para el análisis del uso del hábitat (Utzinger *et al.*, 1997). Por lo tanto la intensidad de los efectos de *P. canaliculata* sobre las comunidades de macroinvertebrados pueden variar dependiendo del tipo y la dureza del sustrato que habitan, siendo mayores sobre sustratos orgánicos como macrófitas y detritos (Capítulo 3) y más leves sobre sustratos duros como rocas, raíces o troncos, debido a que los efectos del ramoneo no alterarán la estructura y complejidad del hábitat.

Los resultados de este capítulo muestran que los efectos de *P. canaliculata* sobre la comunidad de macroinvertebrados dependerán de las relaciones interespecíficas entre los integrantes que componen la comunidad, del tiempo transcurrido para su establecimiento y de las características de los ambientes acuáticos de cada región. Es

posible que especies altamente competitivas como *P. canaliculata* puedan estructurar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, aunque su influencia parece estar más relacionada con alteraciones del hábitat que con efectos de competencia, interferencia o depredación.

CAPÍTULO 6

RELACIÓN ENTRE LA ABUNDANCIA DE *POMACEA CANALICULATA* Y LA DISTRIBUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

6.1 INTRODUCCIÓN

La selección y uso del hábitat por parte de *Pomacea canaliculata* depende no solo de la disponibilidad de recursos, sino también del tipo de sustrato, el flujo de corriente y la profundidad de los cuerpos de agua (Martín *et al.*, 2001; Martín & Estebenet, 2002). Estos caracoles presentan un amplio espectro de tolerancia y una gran capacidad de adaptación, característica que les permite habitar diversos ambientes. Sin embargo, pese a ser un habitante común dentro del sistema de la Cuenca de las Encadenadas del Oeste (CEO), la presencia y densidad de esta especie en cada uno de los arroyos es muy variable (Martín *et al.*, 2017) encontrándose no solo diferencias entre las nacientes y desembocaduras de un mismo arroyo, sino también entre sitios cercanos dentro del mismo arroyo (Seuffert & Martín, 2013). Esto sugiere que sus efectos sobre los macroinvertebrados podrían variar a distintas escalas espaciales en estos arroyos.

A lo largo de esta tesis se evaluaron los efectos de *P. canaliculata* sobre la comunidad de macroinvertebrados poniendo particular énfasis en los efectos negativos. Estos resultados se evidenciaron en el Capítulo 2, donde se observa una disminución en la supervivencia y fecundidad así como también un importante daño sobre las masas de huevos de varias especies de caracoles con las que *P. canaliculata* coexiste. En el Capítulo 4 se analizaron los contenidos digestivos de individuos de *P. canaliculata* recolectados en cuerpos de agua naturales, y se observó un elevado consumo del caracol nativo *Heleobia parchappii* y en menor medida de otros macroinvertebrados. Estos resultados indican que la depredación o ingestión accidental de macroinvertebrados y de otras especies de caracoles, observados en diversos estudios de laboratorio (Cazzaniga, 1990; Darwich *et*

al., 1989; Kwong *et al.*, 2009; Saveanu & Martín, 2014, Saveanu *et al.*, 2017, Wood *et al.*, 2006) ocurren también en ambientes naturales, lo que podría estar afectando su abundancia.

Por otra parte, en ensayos de mesocosmos (Capítulo 3) también se observaron efectos negativos mayormente indirectos, mediados por la cobertura de macrófitas y la biomasa detrítica sobre las especies de caracoles estudiadas y sobre la comunidad de macroinvertebrados en general. Sin embargo, todos estos estudios fueron realizados de manera confinada en micro- y mesocosmos, por lo que los resultados podrían ser diferentes en ambientes naturales a una escala mayor. Los efectos del ramoneo de esta especie sobre las comunidades de plantas acuáticas (Carlsson *et al.* 2004; Kwong *et al.* 2009) señalan a *P. canaliculata* como una especie clave de los arroyos de la CEO (Giorgi *et al.*, 2005; Manara *et al.*, 2019). Las comunidades de macroinvertebrados podrían verse afectadas por los cambios y alteraciones producidas por este caracol sobre la riqueza o diversidad vegetal, provocando una disminución en la disponibilidad de microhábitats y recursos tróficos a causa de su herbivoría (Capítulo 3). En situaciones favorables, donde *P. canaliculata* alcanza grandes densidades poblacionales (hasta 71 individuos por m²; Burela & Martín, 2014), esta especie podría causar la erradicación de algunas especies vegetales (Manara *et al.*, 2019), provocando la reducción de los sitios de cría, reproducción y refugio de muchas especies de macroinvertebrados.

Si bien existen diversos trabajos sobre abundancia y distribución de *P. canaliculata* y su relación con las variables ambientales (Martín *et al.*, 2001; Seuffert & Martín, 2013) y los efectos provocados por la especie sobre la comunidad de macrófitas y los detritos (Manara *et al.*, 2019), no se tiene un conocimiento acabado sobre si la abundancia de macroinvertebrados está relacionada o no con la presencia de este caracol en los ambientes dentro de esta cuenca. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es evaluar si la presencia de *P. canaliculata* afecta la abundancia de macroinvertebrados bentónicos y la estructura de sus comunidades en arroyos del Sudoeste Bonaerense. La asociación entre

la abundancia de *P. canaliculata* y la cobertura de macrófitas y los parámetros fisicoquímicos del agua en estos arroyos, también fue estudiada para detectar posibles efectos indirectos.

6.2 MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Área de estudio

Se llevaron a cabo muestreos intensivos durante la estación de verano, correspondiente a tres días consecutivos en tres arroyos cercanos pertenecientes a la Cuenca de las Encadenadas del Oeste (CEO). El muestreo se realizó durante el mes de febrero del 2016, coincidentemente con la época de mayor actividad reproductiva de *P. canaliculata* (Martín *et al.*, 2001). Los arroyos seleccionados de esta cuenca fueron: arroyo Pigüé (AP), arroyo Guaminí (AG) y arroyo Curamalal (AC). En cada uno de ellos se seleccionaron seis sitios de muestreo, al menos uno sin *P. canaliculata* y el resto con distintas densidades aparentes de *P. canaliculata*. Los sitios de muestreo fueron distribuidos de manera lo más homogénea posible, dependiendo de las posibilidades de acceso a cada sector del arroyo y la posición de cada uno de ellos fue registrada con GPS para su posterior georreferenciación y mapeo (**Figura 6.1**).

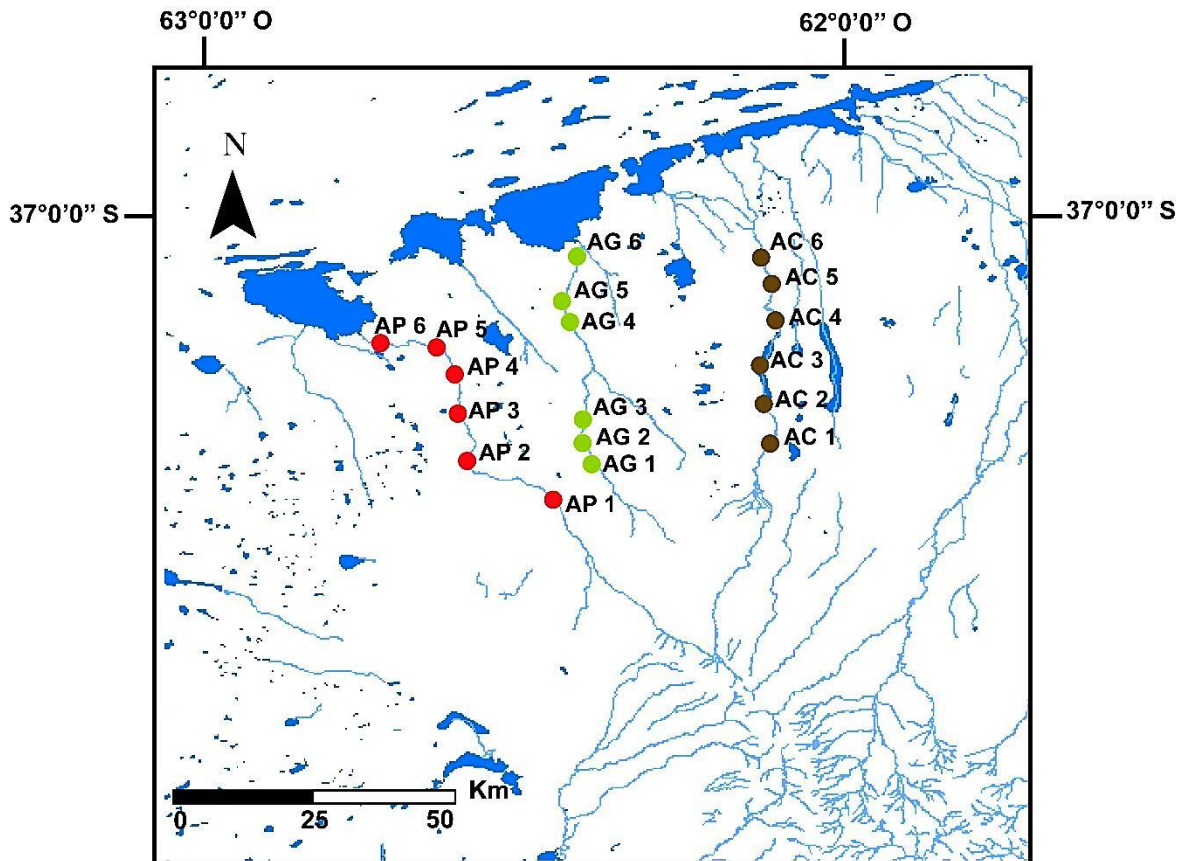


Figura 6.1: Mapa de la Cuenca de las Encadenadas del Oeste mostrando los sitios de muestreo ($n = 18$). Se señalan los seis sitios de muestreo en cada uno de los tres arroyos: Pigüé (círculos rojos, AP: 1-6), Guaminí (círculos verdes, AG: 1-6) y Curamalal (círculos marrones, AC: 1-6).

6.2.2. Muestreos y recolección de *P. canaliculata* y macroinvertebrados

Todos los sitios fueron recorridos por tres operadores y se inspeccionaron riberas, sustratos emergentes, vegetación flotante y arraigada y el fondo del arroyo. La búsqueda y captura de *P. canaliculata* se realizó por tacto y observación directa a lo largo de las dos orillas del arroyo (Martín *et al.*, 2001, 2005). Se estimó la densidad relativa de los caracoles en relación al esfuerzo de muestreo y se calculó como el número de caracoles capturados por minuto por operador ($\text{caracol} \cdot \text{min}^{-1}$).

Con el fin de estimar la abundancia de macroinvertebrados y otros caracoles acuáticos en cada sitio de muestreo, se tomaron muestras realizando pasadas estandarizadas con una red de mano cuyo copo cónico tenía 25 cm de diámetro y 55 cm de largo y un tamaño de malla de 3 mm. Cada muestra fue recolectada pasando el copo

por la vegetación y el fondo a lo largo de caminatas en sentido opuesto al flujo de corriente del arroyo. Se realizó un número fijo de pasadas con el copo con un esfuerzo de muestreo de 20 pasadas por sitio. Se recolectaron en total 18 muestras integradas correspondientes a cada uno de los seis sitios de muestreo para cada uno de los tres arroyos seleccionados.

Las muestras colectadas se colocaron en un recipiente cerrado y se conservaron en alcohol al 70 %. El material fue posteriormente trasladado al laboratorio y conservado en cámara de refrigeración a 8°C hasta su observación. Para facilitar la extracción y determinación de los macroinvertebrados, las muestras fueron tamizadas, separando los restos de sedimentos y detritos finos. Una vez limpias, las muestras fueron observadas bajo lupa estereoscópica en cajas de Petri y se consultó material bibliográfico de Argentina (Domínguez & Fernández, 2009; Ferrero, 2002; Morrone & Coscarón, 1998) para la identificación de los macroinvertebrados.

6.2.3. Estimación de la cobertura vegetal

Para evaluar la cobertura de los distintos tipos de sustratos y de macrófitas sumergidas, un total de 10 transectas fueron realizadas en cada uno de los sitios de muestreo. Cada transecta se realizó con una cinta métrica tendida de forma perpendicular al flujo de corriente desde una orilla a otra del arroyo, con una equidistancia de 2 metros entre cada una. Se registraron los metros lineales cubiertos por material vegetal, tanto flotante como sumergida, se identificó cada una de las especies presentes y se registraron también los detritos y las porciones de fondo desnudo. Para estimar la cobertura vegetal de cada sitio se sumaron los metros ocupados para las distintas especies de macrófitas en las diez transectas sobre el total de metros de las diez transectas.

6.2.4. Variables ambientales y fisicoquímicas

En cada sitio se registraron las siguientes variables fisicoquímicas con un multímetro digital (Horiba®): temperatura del agua (°C), pH, oxígeno disuelto (ml.l^{-1}), conductividad (mS.cm^{-1}), turbidez (UNT), potencial óxido-reducción (mV) y sólidos

disueltos totales (g.l^{-1}). Con el objetivo de caracterizar los sitios de muestreo se registraron variables ambientales como la profundidad (m), el ancho de arroyo en ese sitio (m), el tipo de sustrato inorgánico (tosca, arena, grava y fango) y de vegetación ribereña (árboles, arbustos y herbáceas).

6.2.5. Análisis de datos y estadísticos

Con los datos obtenidos a partir de las muestras de los tres arroyos se calculó la abundancia relativa (%) de cada categoría de macroinvertebrados como la cantidad de individuos de una determinada categoría en cada uno de los arroyos en relación a la abundancia de todas las categorías en ese arroyo, multiplicado por 100 (**Fig. 6.2**).

Las diferencias entre los distintos sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata* en las variables fisicoquímicas y la cobertura de macrófitas fueron analizadas mediante un test *t* para muestras independientes con los datos tres arroyos (**Tabla 6.1**). Las abundancias relativas de macroinvertebrados también fueron analizadas de la misma manera (**Tabla 6.2**).

Se realizó un análisis discriminante entre sitios para determinar si las variables ambientales fisicoquímicas y de la cobertura de macrófitas difieren entre los sitios habitados por *P. canaliculata* y los sitios donde el caracol se encuentra ausente. La composición de las comunidades de macroinvertebrados en sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*, se investigó, también, a través de un análisis discriminante de sus abundancias relativas. Por último, se investigó la relación entre las densidades de *P. canaliculata* y las abundancias de los principales grupos macroinvertebrados y de caracoles mediante la correlación no paramétrica de Spearman (Zar, 1984).

6.3 RESULTADOS:

Se registró un total de 312 individuos de *P. canaliculata*, de los cuales 67,94% fueron encontrados en el arroyo Guaminí, el 31,73% en el arroyo Pigüé y el 0,32% en el arroyo Curamalal. Se registraron, sin contar a *P. canaliculata*, 21 categorías taxonómicas de macroinvertebrados pertenecientes a tres Phyla distintos:

Phylum Mollusca:

- Clase Gastropoda: *Physa acuta*, *Heleobia parchappii*, *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Galba* sp.
- Clase Bivalvia: *Pisidium* sp.

Phylum Artropoda:

- Clase Insecta: Odonata (Zygoptera), Orthoptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera, Coleoptera, Coleoptera (Elmidae), Hymenoptera (Formicidae), y Hemiptera (Notonectidae y Corixidae).
- Clase Crustacea: Amphipoda (*Hyaella* sp.).

Phylum Anélidos:

- Clase Hirudinea.

Algunas categorías presentaron valores de individuos iguales o menores a cinco en el total de las 18 muestras, por lo que no fueron incluidas en los análisis. Por lo tanto, se trabajó con 13 categorías de macroinvertebrados del total encontrado en las muestras (**Fig. 6.2**).

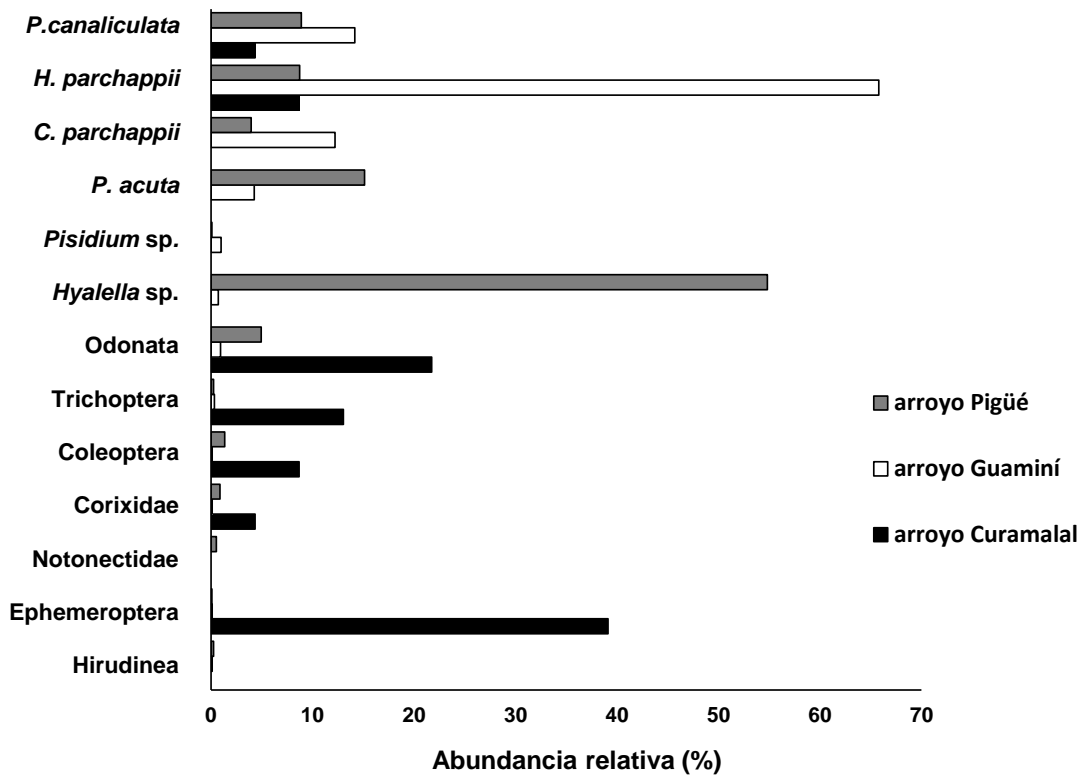


Figura 6.2. Abundancia relativa (%) de cada una de las categorías de macroinvertebrados registradas en los tres arroyos muestreados: arroyo Pigüé, arroyo Guaminí, y arroyo CuraMalal.

Las abundancias y categorías de macroinvertebrados encontrados en cada sitio variaron entre los tres arroyos seleccionados. Las 13 categorías solo estuvieron representadas en el arroyo Pigüé. El arroyo Guaminí no registró ningún individuo de la familia Notonectidae y el arroyo Curamalal fue el menos diverso de los tres sitios, con seis categorías menos.

Los caracoles estuvieron ampliamente representados en el arroyo Guaminí, siendo *Heleobia parchappii* la especie de mayor abundancia relativa (65,7%), seguida de *Pomacea canaliculata* (14,1%) y *Chilina parchappii* (12,2%). En el arroyo Pigüé la categoría más abundante fue el anfípodo *Hyalella* sp. (54,8%), y seguida de *Physa acuta* con un valor de 15,12%. A excepción de *Hyalella* sp. y *P. acuta* que representaron entre las dos el mayor porcentaje de la muestra (69,9%), el resto de las categorías no superaron el 10%, siendo el valor de *P. canaliculata* de 8,9%. En el caso del arroyo Curamalal la abundancia total fue

muy baja: solo se registraron 23 individuos, incluyendo todas las categorías; los Ephemeroptera (39,1%), los Odonata (21,73%) y los Trichoptera (13,04%) fueron los más abundantes. Los caracoles estuvieron poco representados en este arroyo, encontrándose un solo ejemplar de *P. canaliculata* en uno de los seis sitios.

Las abundancias de las distintas categorías taxonómicas de macroinvertebrados mostraron diferencias significativas entre sitios con y sin *P. canaliculata* solo en la familia Corixidae, con un valor de $t_{10,269} = -2,225$ y $p = 0,050$. El resto de las categorías presentaron valores absolutos de t menores a 1,811 y valores de p mayores a 0,098 (**Tabla 6.1**).

Las pruebas t para muestras independientes no hallaron diferencias significativas entre sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata* para ninguna de las variables fisicoquímicas ni para cobertura de macrófitas. Todas las variables presentaron valores absolutos de t menores a 1,703 y valores de p mayores a 0,107 (**Tabla 6.2**). Las variables cobertura (%) y turbidez, mostraron valores más altos para los sitios donde *P. canaliculata* estaba ausente.

Tabla 6.1. Comparación de abundancias de macroinvertebrados y otros caracoles en sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*. Resultados de los test *t* para muestras independientes; los grados de libertad no enteros indican que se realizó la prueba de Welch para varianzas desiguales. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

Macroinvertebrados	t	g.l	p	Con <i>P. canaliculata</i> Medias ± DE	Sin <i>P. canaliculata</i> Medias ± DE
<i>H. parchappii</i>	-0,858	16	0,403	81,700 ± 144,251	33,375 ± 73,890
<i>C. parchappii</i>	-0,656	16	0,521	15,800 ± 26,520	8,625 ± 17,671
<i>P. acuta</i>	-0,676	16	0,509	17,700 ± 43,464	6,875 ± 13,346
<i>Pisidium</i> sp.	-1,062	16	0,304	1,300 ± 2,359	0,375 ± 0,744
<i>Hyalella</i> sp.	0,942	7,006	0,377	4,400 ± 4,789	72,000 ± 202,839
Odonata	0,438	16	0,667	3,300 ± 5,498	5,125 ± 11,716
Trichoptera	0,056	16	0,956	0,600 ± 0,699	0,625 ± 1,188
Coleoptera	-1,811	10,885	0,098	1,700 ± 2,406	0,250 ± 0,707
Corixidae	-2,225	10,269	0,050	1,200 ± 1,476	0,125 ± 0,354
Notonectidae	-0,889	16	0,387	0,600 ± 1,897	0,000 ± 0,000
Ephemeroptera	-0,450	16	0,659	0,800 ± 1,619	0,500 ± 1,069
Hirudinea	-1,083	13,852	0,297	0,400 ± 0,699	0,125 ± 0,354
Total	-0,017	16	0,987	129,500 ± 169,397	128,000 ± 216,698

Tabla 6.2. Comparación de variables fisicoquímicas y de cobertura de macrófitas en sitios habitados y no habitados por *P. canaliculata*. Resultados de los test *t* para muestras independientes; los grados de libertad no enteros indican que se realizó la prueba de Welch para varianzas desiguales.

Variables	t	g.l	p	Con <i>P. canaliculata</i> Medias ± DE	Sin <i>P. canaliculata</i> Medias ± DE
Cobertura (%)	-0,388	16	0,702	18,382 ± 17,155	23,097 ± 33,388
Temperatura (°C)	-0,139	16	0,890	24,837 ± 1,536	24,975 ± 2,624
pH	0,147	16	0,884	6,092 ± 0,814	6,046 ± 0,3616
pH (mV)	-0,138	16	0,891	38,200 ± 48,172	40,750 ± 21,379
Potencial redox (mV)	0,268	16	0,791	360 ± 46,913	352 ± 78,576
Conductividad (m.S.cm-1)	1,599	16	0,129	0,676 ± 0,153	0,553 ± 0,173
Turbidez (NTU)	-1,703	16	0,107	68,180 ± 26,481	98,112 ± 47,284
Oxígeno (ml.l)	-0,745	16	0,466	9,710 ± 3,244	10,883 ± 3,412
Solidos solubles totales (gr.l)	1,406	16	0,178	0,4287 ± 0,108	0,355 ± 0,110
Profundidad máxima (m)	1,229	15,495	0,237	1,360 ± 0,459	1,100 ± 0,434
Ancho máximo (m)	0,391	15,389	0,700	10,120 ± 3,755	9,437 ± 3,612

Al correlacionar la densidad de *P. canaliculata* y la abundancia de caracoles y macroinvertebrados, se encontraron correlaciones positivas significativas con dos de las especies de caracoles, *Chilina parchappii* ($r = 0,534$; $p = 0,022$) y *Heleobia parchappii* ($r = 0,501$; $p = 0,033$) (Tabla 6.3; Figura 6.2).

Tabla 6.3. Correlaciones bivariadas de Spearman entre la densidad de *P. canaliculata* y la abundancia relativa de especies de macroinvertebrados presentes en los distintos sitios de los tres arroyos estudiados (n=18). Los valores en negrita indican correlaciones significativas ($p \leq 0,05$).

Macroinvertebrados	r	p
<i>Heleobia parchappii</i>	0,501	0,033
<i>Chilina parchappii</i>	0,534	0,022
<i>Physa acuta</i>	0,280	0,258
<i>Pisidiun sp.</i>	0,336	0,171
<i>Hyalella sp.</i>	0,388	0,110
Odonata	-0,103	0,684
Trichoptera	0,335	0,172
Coleoptera	0,320	0,194
Corixidae	0,441	0,066
Notonectidae	0,171	0,496
Ephemeroptera	-0,100	0,691
Hirudinea	0,165	0,510

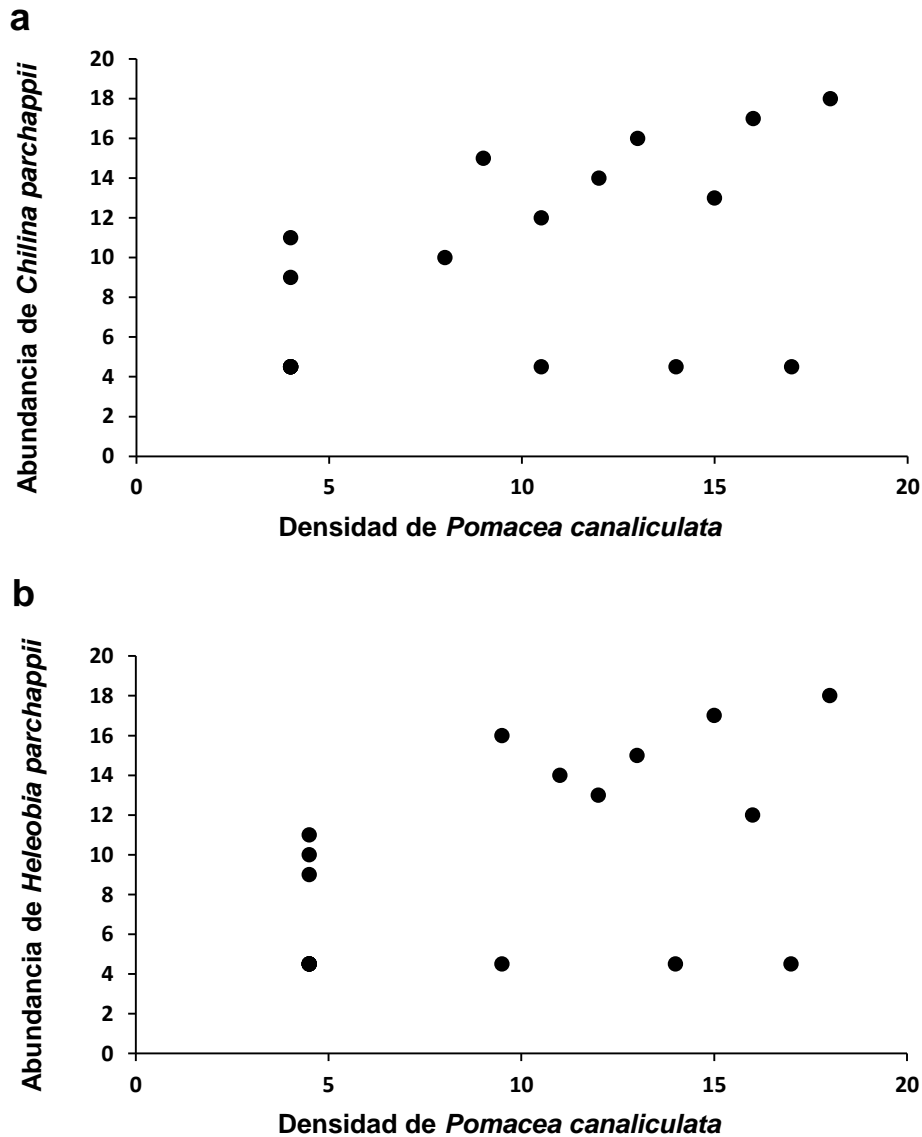


Figura 6.2. Gráfico de dispersión de la abundancia, **a.** *Chilina parchappii*, **b.** *Heleobia parchappii* en función de la densidad de *Pomacea canaliculata* para todos los sitios de muestreos (n=18).

Los sitios donde se halló a *P. canaliculata* no pudieron ser discriminados de los sitios donde estos caracoles estuvieron ausentes por ninguna combinación lineal de las variables analizadas. En el caso de las variables fisicoquímicas y la cobertura los resultados fueron: λ de Wilks = 0,343, $X^2 = 11,780$ y $p < 0,300$. Para la abundancia de macroinvertebrados, incluidos otros caracoles, los análisis no hallaron diferencias entre sitios con y sin *P. canaliculata* (λ de Wilks = 0,239, $X^2 = 14,325$, $p < 0,280$).

6.4 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos no mostraron ninguna relación entre la presencia de *Pomacea canaliculata* y la abundancia de macroinvertebrados entre los sitios de los tres arroyos pertenecientes a la Cuenca de las Encadenadas del Oeste (CEO), excepto para dos de las especies más abundantes de caracoles. Los lugares seleccionados presentaron densidades diferentes de *P. canaliculata*, mostrando variaciones entre los tres arroyos y también entre los sitios de muestreo dentro de un mismo arroyo. Los arroyos Guaminí y Pigüé fueron los que presentaron los mayores valores de abundancia de *P. canaliculata* mientras que en el arroyo Curamalal solo se registró un individuo de esta especie, no obstante en años anteriores se han registrado poblaciones abundantes (Martín & Estebenet, 2002). De los restantes integrantes de la comunidad de macroinvertebrados los caracoles *H. parchappii* y *C. parchappii* fueron identificados como los más abundantes, junto con la especie *Hyaellas* sp., donde el 92% del total de individuos hallados se recolectaron en un único sitio de muestreo.

Los cambios espaciales y temporales del ambiente son fundamentales en la organización de las comunidades acuáticas, en especial los de carácter lótico. Los factores que determinan la distribución de una especie, dependen particularmente de la escala espacial de estudio. Ensayos confinados realizados a una escala menor (micro- y mesocosmos de los Capítulos 2 y 3) muestran marcados efectos negativos sobre caracoles y otros macroinvertebrados. Sin embargo, a una escala espacial mayor, por ejemplo a nivel de sitio o de arroyo, estos efectos posiblemente se pierdan o diluyan como resultado de la dinámica de estos ambientes. Grandes crecidas pueden provocar la desaparición momentánea de las comunidades de macroinvertebrados, con recuperación en la estación siguiente, o la eliminación total de poblaciones fuertemente establecidas (Zilli & Marchese, 2011) Al mismo tiempo, estos períodos también pueden actuar como oportunidades únicas de conexión, brindando a las especies la posibilidad de dispersión mediante el arribo a nuevos hábitats y la potencial colonización de nuevos sitios (Bonada *et al.*, 2007).

En el caso particular de *P. canaliculata*, Seuffert & Martín (2013), señalan que la distribución de esta especie, dentro de los arroyos largos que corren desde las sierras hasta las lagunas, están controladas por patrones estocásticos de extinción-colonización como consecuencia de la variabilidad de las condiciones climáticas e hidrológicas en esta región. Durante periodos de sequía muchos de estos cursos de agua disminuyen notablemente su flujo, mientras que otros se encuentran interrumpidos convirtiéndose en lugares poco apropiados para la supervivencia de *P. canaliculata*, dada la disminución del nivel de agua y las elevadas temperaturas que ésta puede alcanzar (hasta 37°C; Seuffert *et al.*, 2010). Este patrón de distribución no uniforme podría explicar la falta de correlaciones entre el caracol y las variables ambientales, extendiéndose a otras poblaciones de macroinvertebrados.

La comunidad de caracoles estuvo representada por las especies *P. acuta*, *C. parchappii* y *H. parchappii*. El análisis de la abundancia de estas últimas dos especies, mostró una correlación positiva con la densidad de *P. canaliculata*, del mismo modo que se encontró una fuerte correlación positiva entre ellas ($r^2 = 0,81$; $p < 0,001$). Como se mencionó en el Capítulo 1, a este grupo de especies se las puede observar coexistiendo frecuentemente en los mismos sitios dentro de sus ambientes naturales (Martín *et al.*, 2019). Por lo tanto, estos resultados fortalecen la idea de que la coexistencia de las tres especies este más vinculado con preferencias ambientales similares que con las respuestas generadas por las interacciones entre ellas. En el caso particular de *P. acuta*, no se observó ninguna correlación con la densidad de *P. canaliculata*. En este muestreo, esta especie fue muy abundante en varios sitios pertenecientes a un mismo arroyo (arroyo Curamalal), donde la densidad de *P. canaliculata* es baja.

En el Capítulo 4, se registró una elevada ingesta de *H. parchappii* por parte de *P. canaliculata* en ambientes naturales aunque en microcosmos la supervivencia de esta especie no se encuentra afectada por *P. canaliculata* (Capítulo 2), ya que probablemente atravesase viva el tubo digestivo. Por otra parte, mecanismos de facilitación podrían explicar

la correlación de tipo positivo de *H. parchappii* con *P. canaliculata*. Se conocen especies de caracoles de agua dulce coprófagas o detritívoras que incorporan en sus dietas gran cantidad de material orgánico particulado (Brendenbelger; 1997; Saveanu; 2014). En este caso particular de *P. canaliculata*, las heces son ricas en nutrientes (Castro-Vazquez *et al.*, 2002) y depositadas sobre el fondo en grandes cantidades, por lo que podrían actuar como suplemento alimentario aportando material triturado y procesado de fácil acceso para *H. parchappii*.

Chilina parchappii es una especie poco activa, categorizada como no selectiva en cuanto a la forma de obtención de alimento, ingiere detritos y diatomeas con una preferencia mayor por estas últimas (Estebenet *et al.*, 2002). El hecho de que ambas especies compartan parcialmente recursos tróficos no hacen de *C. parchappii* un importante competidor para *P. canaliculata*, ni viceversa, por lo que ambas especies pueden obtener su alimento y compartir un espacio común. La falta de interacciones negativas de tipo directo debido al gran tamaño y características morfológicas de *C. parchappii* (Capítulo 2), sumadas a su bajo consumo *per capita* (Capítulo 4), harían factible la coexistencia de ambas especies.

Los sitios analizados con y sin presencia de *P. canaliculata*, no mostraron diferencias en la cobertura vegetal, por lo que no fue posible discriminar los sitios mediante el uso de esta variable. Un estudio reciente realizado en estos mismos ambientes para las principales especies de macrófitas (Manara, 2019), no registró correlación significativa entre la abundancia de macrófitas y la presencia de este caracol. Solo *Eleocharis bonaerensis*, una especie de hábitos semiacuáticos no consumida como recurso trófico por *P. canaliculata*, mostró alguna relación. Los arroyos pampeanos son ambientes frágiles que se encuentran sujetos a muchos cambios ambientales (Giorgi *et al.*, 2005). Las comunidades de invertebrados registradas en estos ambientes muestran una distribución heterogénea, coincidentemente con la distribución descrita para las comunidades de macrófitas. Por lo tanto, es posible pensar que en una escala local la distribución de los

macroinvertebrados dependa directamente de la vegetación, pero que *P. canaliculata* no afecte a la vegetación a una escala de sitio como sucedió en los mesocosmos (Capítulo 3), o tal vez en ambientes naturales su densidad no sea suficiente como para que el impacto sea detectable.

A lo largo de esta cuenca, la presencia y abundancia de *P. canaliculata* varía enormemente dependiendo no solo de las fluctuaciones ambientales sino de la escala espacial de estudio. Entre sitios pertenecientes a distintos arroyos, *P. canaliculata* no parece tener influencia directa sobre los ensamblajes de macroinvertebrados. Sin embargo, las variaciones estacionales en el flujo de agua son un factor importante para el establecimiento de estos macroinvertebrados (Zilli & Marchese, 2011), de igual manera que lo son para *P. canaliculata*. Es probable que este muestreo a una escala temporal tan pequeña para arroyos tan fluctuantes no sea el adecuado para estudiar las interacciones entre *P. canaliculata* y otros macroinvertebrados. A pesar del esfuerzo de muestreo extra que implicaría representar la estacionalidad, sería necesaria la obtención de una mayor cantidad de datos con repeticiones en las estaciones y en años diferentes para una mejor comprensión de las relaciones que se establecen en las comunidades acuáticas.

CAPÍTULO 7

CONCLUSIONES Y DISCUSION GENERAL

7.1 CONCLUSIONES

Los experimentos realizados a lo largo de esta tesis permitieron abordar a *Pomacea canaliculata* desde un aspecto poco explorado, poniendo énfasis en los efectos de esta especie sobre otras especies de caracoles y macroinvertebrados con quienes coexiste dentro de su área de distribución nativa. La gran abundancia y frecuencia que este caracol presenta en los humedales de la Ecorregión Pampeana, la presión de herbivoría que ejerce sobre la vegetación acuática y los cambios que genera en los ecosistemas de agua dulce fueron el puntapié inicial de una larga lista de preguntas que trataron de responderse durante esta tesis.

El estudio de las interacciones con las diferentes especies de caracoles permitió evaluar los efectos directos e indirectos de *P. canaliculata* sobre otros caracoles y discutir la relevancia del carácter exótico o nativo de las otras especies con quienes interactúa. Por otra parte, las respuestas comportamentales a los contactos durante las interacciones también fueron evaluadas y registradas con el objetivo de abarcar una comprensión más global de las relaciones entre especies de caracoles de agua dulce. *Pomacea canaliculata* puede afectar negativamente a otras especies de caracoles e influir en la estructura de las comunidades de caracoles tanto en su rango nativo como en su rango invadido. Los ensayos de microcosmos realizados en el Capítulo 2, demostraron que cuatro (*Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Chilina parchappii* y *Physa acuta*) de las cinco especies ensayadas se vieron negativamente afectadas por interacciones de contacto o de distancia con *P. canaliculata*. Los efectos negativos producidos por *P. canaliculata* en la supervivencia, fecundidad y uso del hábitat a las distintas especies de caracoles son

diferentes e independientes del carácter nativo o exótico de las mismas, y están más relacionados con rasgos específicos de esos otros caracoles.

Nuestros resultados experimentales indican que *P. canaliculata* también puede desempeñar un papel fundamental en relación con las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, no solo de caracoles. Los experimentos en mesocosmos del Capítulo 3 muestran como *P. canaliculata* puede afectar negativamente la abundancia de otras especies de macroinvertebrados, aun cuando se encuentre a bajas densidades. Estos efectos probablemente son tanto el resultado de interacciones directas, como las mencionadas en los Capítulos 2 y 4, o como indirectas, mediadas por efectos negativos sobre la cobertura de macrófitas y la biomasa verde o detritica como indican los resultados del Capítulo 3. En este último experimento todas las especies de caracoles que sobrevivieron en los mesocosmos se vieron negativamente afectadas por *P. canaliculata*, junto con algunos *taxa* mayormente de insectos. Se observaron efectos negativos significativos sobre ninfas de Ephemeroptera y en *B. peregrina* por depredación o interferencia, debido a que los efectos del caracol permanecieron aun cuando los recursos tróficos y los microhábitats fueron tenidos en cuenta. Sin embargo, en *P. acuta*, *H. parchappii*, *M. tuberculata* y Chironomidae, se observaron efectos indirectos, como resultado de una disminución en los microhábitats disponibles y en los recursos tróficos por efectos de la herbivoría de *P. canaliculata*. Las ninfas de Odonata fueron los únicos macroinvertebrados que fueron afectados positivamente por *P. canaliculata*. En general, la mayoría de los efectos antagónicos de *P. canaliculata* sobre los caracoles y otros macroinvertebrados que viven en macrófitos parecen estar mediados fundamentalmente por la reducción de la abundancia de macrófitos y sus detritos, mientras que solo dos taxones se vieron afectados por mecanismos directos como la depredación y la interferencia. Los invertebrados de los sedimentos no parecen ser afectados por *P. canaliculata*.

La evidencia reunida indica que *P. canaliculata* es una especie oportunista que consume recursos tróficos de diversos tipos y con distinta frecuencia (Capítulo 4). La disponibilidad de los recursos tróficos preferidos (macrófitas y sus restos) será determinante en el consumo de otros recursos alternativos, como los de origen animal. Los análisis de contenidos estomacales e intestinales arrojan datos de consumo importantes de macroinvertebrados, principalmente dentro de artrópodos y caracoles. Más de la mitad de los contenidos digestivos analizados presentaron material de origen animal, desde restos duros de partes del cuerpo de otros invertebrados hasta individuos completos de tres especies de caracoles. *Heleobia parchappii* fue la especie de caracol registrada en más alta frecuencia en los contenidos. La ingesta o consumo de otros alimentos de origen animal podrían aportar nutrientes para su crecimiento u ofrecer una alternativa para sobrevivir bajo condiciones adversas.

Son muchos los factores que rigen la colonización de macroinvertebrados, desde características ambientales, el tipo de sustrato, la disponibilidad de los recursos hasta las interacciones bióticas. Sin embargo, la competencia y la depredación son las principales fuerzas que estructuran la comunidad. La presión y los impactos que *P. canaliculata* tiene sobre las comunidades vegetales dentro de los sistemas acuáticos, su capacidad de consumo y su alta productividad secundaria hacen pensar en esta especie como una especie altamente competitiva en relación al resto de los invertebrados de la comunidad. En sustratos artificiales el desplazamiento de especies colonizadoras por efectos de grandes competidores como *P. canaliculata* era esperable, sin embargo no fueron evidentes en esa fase. Por otra parte se observaron efectos positivos sobre larvas de coleoptera y negativos sobre caracoles, de la llegada de *P. canaliculata* a comunidades residentes de ambientes lénticos (Capítulo 5).

Si bien a una escala regional no se encontró un patrón que permitiera relacionar la abundancia de *P. canaliculata* y otros macroinvertebrados en ambientes naturales, si se registraron correlaciones positivas con la abundancia de dos especies de caracoles nativos

frecuentes en este area de estudio. *Heleobia parchappii* y *Chilina parchappii*, dos especies muy diferentes tanto en aspectos morfológicos como comportamentales, mostraron resultados similares en cuanto a la elevada abundancia en presencia del ampulárido, probablemente debido a requerimientos ambientales semejantes y a un cierto grado de indiferencia o resistencia a la digestión (Capítulo 6).

7.1.1 Depredación, ingesta accidental o necrofaagia de macroinvertebrados

Si bien en dos capítulos se encontraron evidencias de ingestión de caracoles y otros macroinvertebrados (Capítulos 2 y 4), no fue posible distinguir si se trataba de depredación en sentido estricto, ingesta accidental o necrofaagia. *Pomacea canaliculata* es considerada una especie oportunista cuyo principal mecanismo trófico es el ramoneo (Martín *et al.*, 2019b). Este mecanismo permite acceder tanto a material de origen vegetal (Kwong *et al.*, 2019, Manara *et al.*, 2019; Morrison & Hay, 2011a; Qiu & Kwong, 2009), como animal (Aditya & Raut, 2002; Cazzaniga, 1990; Kwong *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2006), ya que el raspado radular permite incorporar material de origen animal que se encuentre sobre las macrófitas. Si bien *P. canaliculata* no es capaz de detectar sus presas animales a distancia (Kwong *et al.*, 2009), la gran superficie que abarca el pie de este ampulárido y su velocidad de desplazamiento aumentan la frecuencia de encuentro con organismos de hábitos sésiles o de baja movilidad. En coincidencia, la ausencia de ninfas de Odonata y Ephemeroptera en los contenidos digestivos (Capítulo 4), indica que los individuos de grupos de gran movilidad o con capacidad de nadar no son presas habituales.

El consumo de macrófitas por parte de *P. canaliculata* depende no solo de la palatabilidad de cada una de las especies sino de la preferencia que presenta el caracol por cada una de ellas y la disponibilidad de las mismas en los ambientes. La dieta de *P. canaliculata* parece no variar dentro de la Cuenca de las Encadenadas, debido a la ausencia en gran medida de macrófitas palatables, por lo tanto bajo estas condiciones se comporta como una especie generalista, con una dieta compuesta principalmente por detritos y en menor medida de macrófitas (Manara, 2019). La gran proporción de fondo

desnudo o de macrófitas poco palatables pero muy abundantes, probablemente estimule la búsqueda continua de especies preferidas dentro de los ambientes que habita. Esta acción de búsqueda de alimento de *P. canaliculata*, impulsada por la falta o disminución de recursos vegetales, quizás acelere la movilidad de estos caracoles provocando un mayor recorrido del espacio con un ramoneo continuo. Este mecanismo podría generar una mayor ingesta accidental de macroinvertebrados como resultado de este mayor desplazamiento. Sin embargo, si bien no fue posible evaluar la intencionalidad de la ingesta, y seguramente estén implicados mecanismos complejos de detección química, es posible que exista un efecto sinérgico.

7.1.2 Rol de *Pomacea canaliculata* en la resistencia biótica a caracoles exóticos

En general, en los ensayos de microcosmos de laboratorio (Capítulo 2) no se encontraron diferencias consistentes entre caracoles exóticos y nativos en los efectos negativos y en las respuestas comportamentales a *P. canaliculata*. Las especies nativas mostraron grandes diferencias en el grado en que fueron afectadas por *P. canaliculata*, siendo *B. peregrina* fuertemente afectada y *C. parhappii* débilmente afectada. Con respecto a las dos especies exóticas, estas diferencias fueron aún más notorias: *P. acuta* fue la especie que mostró perjuicios más profundos durante todo el estudio, mientras que *M. tuberculata* no se vio afectada en absoluto.

Se espera que el papel de algunas especies en la resistencia biótica al establecimiento de especies exóticas sea más importante si aquellas combinan efectos de competencia y depredación sobre los recién llegados (depredación intragremio; Britton 2012; Takizawa y Snyder 2012). La abundancia de *P. canaliculata* en su área de distribución nativa y los rasgos bioecológicos que lo convierten en un invasor hiperexitoso, indican que la competencia (Capítulo 3) y la depredación intragremio de esta especie (Capítulos 2 y 4) pueden jugar un rol importante en la resistencia biótica a los caracoles exóticos en su área de distribución nativa. Sin embargo, nuestros resultados indican que la resistencia biótica ejercida por *P. canaliculata* es específica de la especie y dependiente

de sus características reproductivas y morfológicas, siendo fuerte contra el pulmonado *P. acuta* pero extremadamente débil contra el Tiárido *M. tuberculata*.

En estos ambientes, *P. canaliculata* podría ejercer una resistencia biótica significativa contra caracoles pulmonados exóticos como *P. acuta*, impidiendo su establecimiento o disminuyendo su velocidad de propagación. La evidencia de estudios previos sobre la distribución de estas especies en el área de estudio es consistente con esta predicción. Aunque *P. canaliculata* a menudo se ha considerado una especie léntica, en el Sudoeste Bonaerense se encuentra con mayor frecuencia y con mayores densidades en arroyos que en estanques o lagos poco profundos (Martín *et al.* 2001; Seuffert & Martín, 2013). En la vertiente norte del Sistema de Ventania, donde *P. canaliculata* es nativa y encuentra muy extendida, la frecuencia de aparición de *P. acuta* es muy baja (7,4%, n= 26 sitios en seis arroyos; Seuffert & Martín 2013), mientras que en la vertiente sur donde *P. canaliculata* no es nativo y raro (Martín *et al.* 2001; Martín & De Francesco, 2006), *P. acuta* se ha convertido en la segunda especie más frecuentemente encontrada desde su introducción alrededor de 1980 (40,6%, n = 32 sitios de cinco arroyos; Martín *et al.*, 2016).

7.1.2 Coexistencia y efectos de *Pomacea canaliculata* sobre especies invasoras

La ocurrencia de múltiples invasores en el mismo sitio se está volviendo cada vez más común y esto ha llevado al estudio de las interacciones entre estas especies ya que su carácter negativo, neutral o positivo puede tener profundos efectos sobre los impactos o las posibilidades de establecimiento (Jackson, 2015; Kuebbing & Nuñez, 2015; Simberloff y Von Holle, 1999). Nuestros resultados muestran que *P. canaliculata* puede afectar negativamente a otras especies de caracoles, y podría influir en la estructura de sus comunidades tanto en su rango nativo como en su rango invadido a través de efectos diferenciales en otras especies. *Melanooides tuberculata* es un invasor muy extendido en áreas tropicales y subtropicales de todo el mundo y un competidor superior de los caracoles pulmonados de agua dulce en hábitats estables, aunque no en los inestables (Facon *et al.*, 2003; Duggan, 2002). Debido a que los efectos negativos directos de *P. canaliculata* sobre

M. tuberculata son mucho más débiles que los que ejerce sobre los caracoles pulmonados, es posible que *P. canaliculata* desplace el equilibrio competitivo en favor de *M. tuberculata* y facilite su establecimiento y dominio en una gama más amplia de hábitats.

El proceso de invasión de *M. tuberculata* es difícil de rastrear hasta sus orígenes, pero ha alcanzado una distribución pantropical (Facon *et al.*, 2003) mientras que el de los caracoles de la familia Ampullariidae es mucho más reciente y está en progreso (Gilioli *et al.*, 2017). Los invasores simultáneos pueden mitigar o mejorar los impactos mutuos en las especies individuales o en los procesos del ecosistema (Jackson, 2015; Kuebbing y Nuñez, 2015). Por ejemplo, la interacción negativa entre dos invasores puede resultar en impactos no aditivos sobre las especies nativas, con uno de los invasores mitigando los efectos negativos del otro cuando ocurre a altas densidades (Liu *et al.*, 2018). Por el contrario, la facilitación indirecta de *M. tuberculata* por parte de *P. canaliculata* tendría como resultado que los impactos negativos de estos dos caracoles invasores sobre caracoles pulmonados pueden no ser aditivos sino sinérgicos. Las situaciones en las que el ampulárido se establece en hábitats ya invadidos por *M. tuberculata* probablemente escalarán en las próximas décadas, incrementando así las probabilidades de efectos nocivos conjuntos sobre las especies nativas.

7.1.3 Pomacea canaliculata como especie clave

Algunas especies pueden tener efectos desproporcionados en relación a su biomasa o densidad, tanto en la estructura de las comunidades como en el funcionamiento del ecosistema. Cuando esto ocurre a estas especies se las suele calificar como especies clave (Power *et al.*, 1996). *Pomacea canaliculata* es una especie que puede causar importantes impactos ecológicos sobre otras especies o dentro de una determinada área. En su rango de distribución nativo este caracol no es capaz de erradicar totalmente la vegetación sumergida como ocurre en áreas invadidas, pero la palatabilidad y el consumo preferencial podrían estar estructurando las comunidades vegetales y con ella los ensamblajes de macroinvertebrados como se observó en el Capítulo 3. Por otra parte, la

fuerte asociación existente entre los invertebrados y las macrófitas sumergidas los hacen fácilmente accesibles al consumo, ya sea accidental o predatorio.

La influencia y los impactos de la herbivoría y los efectos sobre la supervivencia, reproducción y uso del hábitat de otras especies de caracoles (Capítulo 2) y macroinvertebrados (Capítulo 3), detectables incluso cuando *P. canaliculata* se encuentra a bajas densidades, respaldan y amplían su papel como especie clave en los cuerpos de agua pampeanos (Giorgi *et al.*, 2005; Manara *et al.*, 2019) e indica que pueden ocurrir efectos similares o más fuertes en el rango invadido, donde a menudo alcanza densidades muy altas. Nuevos sitios y regiones son alcanzados constantemente por *P. canaliculata*, con múltiples invasiones transcontinentales a Asia, América del Norte y Europa registradas en las últimas décadas (Hayes *et al.*, 2015). Recientemente *P. canaliculata* ha logrado establecerse también en humedales naturales y artificiales en Argentina (Martín & De Francesco, 2006) y otros países sudamericanos (Jackson & Jackson, 2009; Horgan *et al.*, 2014b). Probablemente, los cambios promovidos por *P. canaliculata* ya se han producido en muchos cuerpos de agua sudamericanos, pero hasta ahora no se han realizado estudios específicos destinados a detectarlos.

Ambientes heterogéneos con una alta productividad, albergan una enorme densidad y riqueza de macroinvertebrados. Sin embargo, ambientes tan frágiles y cambiantes hacen difusa la comprensión del funcionamiento de las comunidades bentónicas. Los ensambles de macroinvertebrados y las interacciones entre los diversos factores que integran una comunidad resultan sumamente importante para comprender la dinámica en ambientes de humedales. Este trabajo constituye una aproximación a las interacciones entre especies, sin embargo resultan necesarios más estudios futuros para promover un mejor conocimiento y comprensión de las interacciones bióticas en los ambientes naturales de agua dulce.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Acuña, V., C. Vilches & A. Giorgi, 2011. As productive and slow as a stream can be: the metabolism of a Pampean stream. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 71-83.
- Aditya, G. & S. K. Raut, 2002. Destruction of *Indoplanorbis exustus* (Planorbidae) eggs by *Pomacea bridgesi* (Ampullariidae). *Molluscan Research* 22: 87-90.
- Aizaki, K. & Y. Yusa, 2010. Learned predator recognition in a freshwater snail, *Pomacea canaliculata*. *Malacologia* 52: 21-29.
- Albrecht, E. A., N. B. Carreño & A. Castro-Vazquez, 1996. A quantitative study of copulation and spawning in the South American apple-snail. *The Veliger* 39: 142-147.
- Alexander, J. E. & A. Covich, 1991. Predator avoidance by the freshwater snail *Physella virgate* in response to the crayfish *Procambarus simulans*. *Oecología* 87: 435-442.
- Aliaga, V. S., F. Ferrelli & M. C. Piccolo, 2017. Regionalization of climate over the Argentine Pampas. *International Journal of Climatology* 37: 1237-1247.
- 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: 19-36.
- Anto, F., K. Bosompem, J. Kpikpi, M. Adjuik & D. Edoh, 2005. Experimental control of *Biomphalaria pfeifferi*, the intermediate host of *Schistosoma mansoni*, by the ampullariid snail *Lanistes varicus*. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 93: 203-209.
- Baer, S. G., E. R. Siler, S. Eggert & J. B. Wallace, 2001. Colonization and production of macroinvertebrates on artificial substrates: upstream–downstream responses to a leaf litter exclusion manipulation. *Freshwater Biology* 46:347–365.
- Batzer, D. P. & S. A. Wissinger, 1996. Ecology of insect communities in nontidal wetlands. *Annual Review of Entomology* 41(1): 75-100.

- Belmar, O., J. Velasco, C. Gutiérrez-Cánovas, A., Mellado-Díaz, A. Millán & P. J. Wood, 2013. The influence of natural flow regimes on macroinvertebrate assemblages in a semiarid Mediterranean basin. *Ecohydrology* 6(3): 363-379.
- Bonada, N., M. Rieradevall & N. Prat, 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, 589(1): 91-1.
- Bowden, W. B., J. M. Glime & T. Riis, 2017. Macrophytes and bryophytes, pp: 243-271. En: *Methods in Stream Ecology, Volume 1 (Third Edition)*. The Rubenstein School of Environment & Natural Resources, Academic Press.
- Brendelberger, H., 1997. Contrasting feeding strategies of two freshwater gastropods, *Radix peregra* (Lymnaeidae) and *Bithynia tentaculata* (Bithyniidae). *Archiv für Hydrobiologie* 140: 1-21.
- Brittain, J. E., & T. J. Eikeland, 1988. Invertebrate drift—a review. *Hydrobiologia*, 166(1): 77-93.
- Britton, J. R., 2012. Testing strength of biotic resistance against an introduced fish: inter-specific competition or predation through facultative piscivory? *PLoS ONE* 7: e31707. doi: 10.1371/journal.pone.0031707.
- Brix, H., 1994. Functions of macrophytes in constructed wetlands. *Water Science and Technology* 29: 71-78.
- Bruno, J., J. F. Stachowicz & M. Bertness, 2003. Inclusion of facilitation into ecological Theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18(3): 119-125.
- Bulleri, F., J. F. Bruno & L. Benedetti-Cecchi, 2008. Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biology* 6(6): e162
- Burela, S. & P. R. Martín, 2007. Nuptial feeding in the freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Malacologia* 49(2): 465-470.

- Burela, S. & P. R. Martín, 2009. Sequential pathways in the mating behavior of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia* 51(1): 157-164.
- Burela, S. & P. R. Martín, 2011. Evolutionary and functional significance of lengthy copulations in a promiscuous apple snail, *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Journal of Molluscan Studies* 77(1): 54-64.
- Burela, S. & P. R. Martín, 2014. Nuptial gifts in *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae, Caenogastropoda): experimental and field evidence about their function. *Malacologia* 57: 319-327.
- Cabrera, A. L., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Buenos Aires, Argentina.
- Campo, A. M., A. M. Capelli & P. G. Diez, 2004. El clima del suroeste bonaerense. Departamento de Geografía y Turismo, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, 99 pp.
- Carlsson, N. O. & J. O. Lacoursiere, 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., C. Brönmark & L. A. Hansson, 2004. Invading herbivory: the golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology* 85: 1575-1580.
- Carter, J., D. Johnson & S. Merino, 2018. Exotic invasive *Pomacea maculata* (Giant Apple Snail) will depredate eggs of frog and toad species of the Southeastern US. *Southeastern Naturalist* 17(3): 470-475.
- Castro-Vazquez, A., E. A. Albrecht, I. A. Vega, E. Koch & C. Gamarra-Luques, 2002. Pigmented corpuscles in the midgut gland of *Pomacea canaliculata* and other Neotropical apple-snails (Prosobranchia, Ampullariidae): A possible symbiotic association. *Biocell* 26: 101-109.

- Cazzaniga, N. J., 1990. Predation of *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae) on adult *Biomphalaria peregrina* (Planorbidae). *Annals of Tropical Medicine & Parasitology* 84(1): 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., & S. M. Fiori, 2006. Daily activity pattern of *Heleobia parchappii* (Gastropoda: Hydrobiidae) under laboratory conditions. *Journal of Freshwater Ecology*, 21(1): 65-70.
- Chaichana, R. & T. Sumpan, 2014. The potential ecological impact of the exotic snail *Pomacea canaliculata* on the Thai native snail *Pila scutata*. *Science Asia* 40: 11-15.
- Conner, S. L., C. M. Pomory & P. C. Darby, 2008. Density effects of native and exotic snails on growth in juvenile apple snails *Pomacea paludosa* (Gastropoda: Ampullariidae): a laboratory experiment. *Journal of Molluscan Studies* 74: 355-362.
- Cope, N. J. & M. J. Winterbourn, 2004. Competitive interactions between two successful molluscan invaders of freshwaters: an experimental study. *Aquatic Ecology* 38: 83-91.
- Courtney, G. W., P. S. Cranston, 2015. Order Diptera, pp: 1043-1058. En: Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology*, (4th Edition), Thorp J.H. and Rogers C.D. (Eds.), 1118 p.
- Cowie, R. H., 2002. Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management, pp: 145-192. En: *Molluscs as Crop Pests*, Barker G.M. (Ed.), CABI, Wallingford, 468 pp.
- Cummins, K. W., R. W. Merritt & P. C Andrade, 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(1): 69-89.
- Damborenea, C., F. Brusa & A. Paola, 2006. Variation in worm assemblages associated with *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae) in sites near the Río de la Plata estuary, Argentina. *Biocell* 30(3): 457.

- Damborenea, M. C., F. Brusa, J. Negrete, R. C. Joshi, R. H. Cowie & L. S. Sebastian, 2017. Symbionts and diseases associated with invasive apple snails, pp: 73-97. En: Biology and management of invasive apple snails, Ravindra J. C., Cowie, R. H. and Sebastian L. S. (Eds.).
- Darrigran, G., C. Damborenea & A. Tambussi, 2011. *Pomacea canaliculata* (Mollusca, Gastropoda) in Patagonia: potential role of climatic change in its dispersion and settlement. *Brazilian Journal of Biology* 71(1): 8-13.
- 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: Ampularidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 84: 145-148.
- Dillon, R. T., 2000. The ecology of freshwater molluscs. Cambridge University Press, Cambridge.
- Domínguez, E. & H. R. Fernández, 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología. Tucumán: Fundación Miguel Lillo.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque & C. A. Sullivan, 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews* 81(2): 163-182.
- Duggan, I. C., 2002. First record of a wild population of the tropical snail *Melanoides tuberculata* in New Zealand natural waters. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36: 825-829.
- EFSA, 2014. Scientific Opinion on the environmental risk assessment of the apple snail for the EU. EFSA (European Food Safety Authority) Journal 12: 3641.
- Elger, A., N. J. Willby & M. Cabello-Martinez, 2009. Invertebrate grazing during the regenerative phase affects the ultimate structure of macrophyte communities. *Freshwater Biology* 54: 1246-1255.
- Elliott, J. M. 2008. The ecology of riffle beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshwater Reviews* 1(2): 189-203.

- Engelhardt, K. A. & M. E. Ritchie, 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* 411(6838): 687-689.
- Estebenet, A. L., 1995. Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *The Veliger* 38: 277-283.
- Estebenet, A. L. & P. R. Martín, 2002. *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): life-history traits and their plasticity. *Biocell* 26: 83-89.
- Estebenet, A. L., N. J. Cazzaniga & N. V. Pizani, 2002. The natural diet of the Argentinean endemic snail *Chilina parchappii* (Basommarophora: Chiliniidae) and two other coexisting pulmonate gastropods. *The Veliger* 45(1): 71-78.
- Facon, B., J. P. Pointier, M. Glaubrecht, C. Poux, P. Jarne & P. David, 2003. A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology* 12: 3027-3039.
- Fang, L., P. K. Wong, L. I. 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: 1191-1204.
- Ferreiro, N., A. Giorgi, & C. Feijoó, 2013. Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream. *Aquatic Ecology* 47(4): 389-401.
- Ferreiro, N., C. Feijoó, A. Giorgi & J. Rosso, 2014. Macroinvertebrates select complex macrophytes independently of their body size and fish predation risk in a Pampean stream. *Hydrobiologia* 740(1): 191-205.
- Ferreiro, N., C. Feijoó, A. Giorgi & L. Leggieri, 2011. Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. *Hydrobiologia* 664(1): 199-211.
- Ferrero, A. A., 2002. *Los Artrópodos: Una guía para su estudio*. Edi UNS. Bahía Blanca, 262 pp.

- Früh, D., P. Haase & S. Stoll, 2017. Temperature drives asymmetric competition between alien and indigenous freshwater snail species, *Physa acuta* and *Physa fontinalis*. *Aquatic Science* 79: 187-195.
- Geraldi, A. M., 2009. Estudio Geoambiental de la Cuenca lagunar las Encadenadas del Oeste. Tesis de Doctor en Geología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Gilioli, G., S., Pasquali, P. R. Martín, N. Carlsson & L. Mariani, 2017. A temperature-dependent physiologically based model for the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *International Journal of Biometeorology* 61: 1899-1911.
- Giorgi, A., C. Feijoó & G. Tell, 2005. Primary producers in a Pampean stream: temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation* 14: 1699-1718.
- Godoy, M. S., A. Castro-Vazquez & 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: e66689.
- Govedich, F. R. & W. E. Moser, 2015. Clitellata: Hirudinida and Acanthobdellida, pp: 565-588. En: Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology*, (4th Edition), Thorp J.H. and Rogers C.D. (Eds.), 1118 p.
- Grutters, B. M., B. J. Pollux, W. C. Verberk & E. S. Bakker, 2015. Native and non-native plants provide similar refuge to invertebrate prey, but less than artificial plants. *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124455>.
- Hansen, J. P., S. A. Wikström, H. Axemar & L. Kautsky, 2011. Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquatic Ecology* 45(1): 11-22.
- Hayes, K. A., R. L. Burks, A. Castro-Vazquez, P. C. Darby, H. Heras, P. R. Martín, J. W. Qiu, S. C. Thiengo, I. A. Vega, T. Wada, Y. Yusa, S. Burela, M. P. Cadierno, J. A. Cueto, F. A. Dellagnola, M. S. Dreon, M. V. Frassa, M. Giraud-Billoud, M. S. Godoy, S. Ituarte, E. Koch, K. Matsukura, M. Y. Pasquevich, C. Rodrigues, L. Saveanu, M. E. Seuffert, E. E. Strong, J. Sun, N. E. Tamburi, M. J. Tiecher, R. L. Turner, P. L.

- Valentine-Darby & R. H. Cowie, 2015. Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia* 58: 245-302.
- Hayes, K. A., R. H. Cowie, A. Jørgensen, R. Schultheiß, C. Albrecht & S. C. Thiengo, 2009. Molluscan models in evolutionary biology: apple snails (Gastropoda: Ampullariidae) as a system for addressing fundamental questions. *American Malacological Bulletin* 27: 47-58.
- 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., 2018. The ecophysiology of apple snails in rice: implications for crop management and policy. *Annals of Applied Biology* 172(3): 245-267.
- Horgan, F. G., A. M. Stuart, & E. P. Kudavidanage, 2014a. Impact of invasive apple snails on the functioning and services of natural and managed wetlands. *Acta Oecologica* 54: 90-100.
- Horgan, F. G., M. I. Felix, D. E. Portalanza, L. Sánchez, W. M. M. Rios, S. E. Farah, J. A. Wither, C. I. Andrade & E. B. Espin, 2014b. Responses by farmers to the apple snail invasion of Ecuador's rice fields and attitudes toward predatory snail kites. *Crop Protection* 62: 135-143.
- Hubendick, B., 1966. Some aspects of vector snail control. *Malacologia* 5: 31-32.
- Jackson, M. C., 2015. Interactions among multiple invasive animals. *Ecology* 96: 2035-2041.
- Jackson, D. & D. Jackson, 2009. Registro de *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Ampullariidae), molusco exótico para el norte de Chile. *Gayana* 73(1): 40-44.
- Karowe, D. N., T. A. Pearce & W. R. Spaller, 1993. Chemical communication in freshwater snails: behavioral responses of *Physa parkeri* to mucous trails of *P. parkeri* (Gastropoda: Pulmonata) and *Campeloma decisum* (Gastropoda: Prosobranchia). *Malacological Review* 26: 9-14.

- Karraker, N. E. & D. Dudgeon, 2014. Invasive apple snails (*Pomacea canaliculata*) are predators of amphibians in South China. *Biological Invasions* 16: 1785-1789.
- Kawata, M., 1993. Relative importance of direct and indirect interaction among individual snails. *Population Ecology* 35(1): 69-77.
- Kawata, M. & H. Ishigami, 1992. The growth of juvenile snails in water conditioned by snails of a different species. *Oecologia* 91: 245-248.
- Kelly, P. M. & J. S. Cory, 1987. Operculum closing as a defense against predatory leeches in four British freshwater prosobranch snails. *Hydrobiologia* 144: 121-124.
- Kelly, D. W., J. T. Dick. & W. I. Montgomery, 2002. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia* 485(1-3): 199-203.
- Kirby, L. J. & N. H. Ringler, 2015. Associations of epiphytic macroinvertebrates within four assemblages of submerged aquatic vegetation in a recovering urban lake. *Northeastern Naturalist* 22(4): 672-689.
- Kuebbing, S. E. & M. A. Nuñez, 2015. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology* 21: 926-934.
- Kwong, K. L., R. K. 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: 1153-1164.
- Lakens, D., 2013. Calculating and reporting effect sizes to facilitate cumulative science: a practical primer for t-tests and ANOVAs. *Frontiers in Psychology* 4: 863. doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00863.

- Larson, M. D. & A. R. Black, 2016. Assessing interactions among native snails and the invasive New Zealand mud snail, *Potamopyrgus antipodarum*, using grazing experiments and stable isotope analysis. *Hydrobiologia* 763: 147-159.
- Liu, X., S. Wang, Z. Ke, C. Cheng, Y. Wang, F. Zhang, F. Xu, X. Li, X. Gao, C. Jin, W. Zhu, S. Yan & Y. Li, 2018. More invaders do not result in heavier impacts: The effects of non-native bullfrogs on native anurans are mitigated by high densities of non-native crayfish. *Journal of Animal Ecology* 87: 850-862.
- López-van Oosterom, M. V., C. S. Ocón, A. C. Ferreira & A. Rodrigues Capítulo, 2016. The diet of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) in its native habitat based on gut content and stable isotopes analysis. *Intropica* 11: 73-83.
- 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: 57-65.
- Lucena-Moya, P. & I. C. Duggan, 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45(2): 279-287.
- Luo, M. Z., J. E. Zhang, J. L. Hu & B. L. Zhao, 2015. Comparative study on the digestive enzyme activities between golden apple snails (*Pomacea canaliculata*) and local field snails (*Cipangopaludina chinensis*). *Acta Ecologica Sinica* 35: 3580-3587.
- Mackay, R. J. 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49(3): 617-628.
- Manara, E, 2019. Dieta natural del caracol dulceacuícola invasor *Pomacea canaliculata* y su influencia sobre las comunidades de macrófitas sumergidas en su rango nativo. Tesis de Doctor en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Manara, E., M. A. Maldonado & P. R. Martín, 2019. The role of an invader in its native range: Could differential grazing by apple snails structure the submersed macrophytes assemblages in Southern Pampas (Argentina)? *Hydrobiologia* 828(1): 229-242.

- Manara E., L. Saveanu & P. R. Martin, 2016. Efectos of ingestion of litic particles on growth of the snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Malacologia* 59: 211-222.
- Martín, P. R., 1999. Estudios ecológicos sobre gasterópodos de arroyo Napostá Grande. Tesis de Doctor en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Martín, P. R., 2002. Evidence for parthenogenesis and natural imposex in the Patagonian freshwater snail *Heleobia hatcheri* (Gastropoda: Hydrobiidae). *Journal of Molluscan Studies* 68: 291-295.
- Martín, P. R., 2003. Allometric growth and inter-population morphological variation of the freshwater snail *Chilina parchappii* (Gastropoda: Chiliniidae) in the Napostá Grande Stream, Southern Pampas, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38(1): 71-78.
- Martín, P. R. & C. G. De Francesco, 2006. Fossil record of *Pomacea* (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications. *Biocell* 30: 337-343.
- Martín, P. R., & M. J. Tiecher, 2009. Hallazgo de la almeja invasora *Corbicula fluminea* en el río Sauce Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Tellus; Bioscriba* 2: 115-120.
- Martín, P. R., A. L. Estebenet & S. Burela, 2005. Factors affecting the distribution and abundance of the commensal *Temnocephala iheringi* (Platyhelminthes: Temnocephalidae) among the southernmost populations of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Mollusca: Ampullariidae). *Hydrobiologia* 545(1): 45-53.
- 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., X. M. C. Ovando & M. E. Seuffert, 2016. First record of the freshwater snail *Pseudosuccinea columella* (Gastropoda: Lymnaeidae) in southern Pampas (Argentina) and assessment of future spread. *Molluscan Research* 36: 213-221.

- Martín, P. R., S. Burela, M. E. Seuffert, N. E. Tamburi & L. Saveanu, 2019a. Invasive *Pomacea* snails: actual and potential environmental impacts and their underlying mechanisms. *CAB Reviews* 14(042): 1-11.
- Martín, P. R., M. E. Seuffert, N. E. Tamburi, S. Burela & L. Saveanu, 2017. Behaviour and ecology of *Pomacea canaliculata* from Southern Pampas (Argentina), pp: 241-256. En: *Biology and management of invasive apple snails*, Joshi, R., R. Cowie & L. Sebastian (Eds.). Philippine Rice Research Institute.
- Martín, P. R., M. E. Seuffert, S. Burela, N. E. Tamburi, L. Saveanu, M. J Tiecher, M. A. Maldonado, F. M. Gurovich & E. Manara, 2019b. Moluscos invasores en cursos de agua del sudoeste bonaerense (Argentina) y sus probabilidades de establecimiento y expansión, pp: 145-148. En: *Actas de las I Jornadas de Agua del Sudoeste Bonaerense (JASOB 2019)*, Bahía Blanca, Argentina, Noviembre 28, 2019, ISBN 978-987-655-235-6, Albouy, R., M. Avena, M. S. Diaz, E. Parodi, M. C. Piccolo (Eds.), Ediuns.
- Matteucci, S., 2012. Ecorregión Pampa, pp: 391-445. En: *Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos Argentinos*, J. Morello, S. Matteucci, AF Rodriguez & ME Silva (Eds.).
- McAuliffe, J. R. (1983). Competition, colonization patterns, and disturbance in stream benthic communities. In *Stream ecology* (pp. 137-156). Springer, Boston, MA.
- Merritt, R. W., K. W. Cummins & M. B. Berg, 2017. Trophic relationships of macroinvertebrates, pp: 413-433. En: *Methods in Stream Ecology, Volume 1*, Hauer F.R. & Lamberti G. A. (Eds.), Academic Press.
- 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.

- Meza-Lopez, M. M. & E. Siemann, 2015. Experimental test of the Invasional Meltdown Hypothesis: an exotic herbivore facilitates an exotic plant, but the plant does not reciprocally facilitate the herbivore. *Freshwater Biology* 60: 1475-1482.
- Moelzner, J. & P. Fink, 2015. Gastropod grazing on a benthic alga leads to liberation of food-finding infochemicals. *Oikos* 124(12): 1603-1608.
- Monette, D., S. Ewe & S. H. Markwith, 2017. Interspecies competition and growth response of *Pomacea maculata* and *Pomacea paludosa*. *Florida Scientist* 80(1): 1-10.
- Morrison, W. E. & M. E. Hay, 2011a. 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: 945-955.
- Morrison, W. E. & M. E. Hay, 2011b. Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve. *PLoS One* 6: e17227.
- Morrone, J. J. & S. Coscarón. 1998. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones Sur, La Plata, 599 pp.
- Nieto, C., X. M. Ovando, R. Loyola, A. Izquierdo, F. Romero, C. Molineri & M. J. Miranda, 2017. The role of macroinvertebrates for conservation of freshwater systems. *Ecology and Evolution* 7(14): 5502-5513.
- Ocón, C. S. & A. Rodrigues-Capítulo, 2004. Presence and abundance of Ephemeroptera and other sensitive macroinvertebrates in relation with habitat conditions in pampean streams (Buenos Aires, Argentina). *Archiv für Hydrobiologie* 159(4): 473-487.
- Ocón, C., M. V. López-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/Archiv für Hydrobiologie* 182: 17-30.

- Paz, L. E., A. C. Ferreira, M. A. Simonetti. & A. Rodrigues-Capítulo, 2019. Selection of macrophytes by a generalist invertebrate herbivore and potential impacts for stream rehabilitation. *Aquatic Botany* 158: 103121.
- Pointier, J. P. & P. David, 2004. Biological control of *Biomphalaria glabrata*, the intermediate host of schistosomes, by *Marisa cornuarietis* in ponds of Guadeloupe: long-term impact on the local snail fauna and aquatic flora. *Biological Control* 29: 81-89.
- Pointier, J. P., A. Théron, D. Imbert-Establet & G. Borel, 1991. Eradication of a sylvatic focus of *Schistosoma mansoni* using biological control by competitor snails. *Biological Control* 1: 244-247.
- Posch, H., A. L. Garr & E. Reynolds, 2013. The presence of an exotic snail, *Pomacea maculata*, inhibits growth of juvenile Florida apple snails, *Pomacea paludosa*. *Journal of Molluscan Studies* 79: 383-385.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco & R. T. Paine, 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609–620.
- 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.
- Quirós, R., A. M. Rennella, M. A. Boveri, J. J. Rosso. & A. Sosnovsky, 2002. Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. *Ecología Austral* 12: 175-185.
- Raw, J. L., N. A. Miranda. & R. Perissinotto, 2013. Chemical cues released by an alien invasive aquatic gastropod drive its invasion success. *PLoS ONE* 8: e64071.
- Raw, J. L., N. A. Miranda. & R. Perissinotto, 2015. Chemical cues released by heterospecific competitors: behavioural responses of native and alien invasive aquatic gastropods. *Aquatic Science* 77: 655-666.

- Resh, V. H. & D. M. Rosenberg, 2015. Economic aspects of freshwater invertebrates, pp: 93-109. En: *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology*, (4th Edition), Thorp J.H. and Rogers C.D. (Eds.), 1118 p.
- Ribas, L. G. D. S., E. R. Cunha, J. R. S. Vitule, R. P. Mormul, S. M. Thomaz & A. A. Padial, 2017. Biotic resistance by snails and fish to an exotic invasive aquatic plant. *Freshwater Biology* 62: 1266-1275
- Riley, L. A. & M. F. Dybdahl, 2015. The roles of resource availability and competition in mediating growth rates of invasive and native freshwater snails. *Freshwater biology* 60(7): 1308-1315.
- Rodriguez-Capítulo, A. R., M. Tangorraa & C. Ocónb, 2001. Use of benthic macroinvertebrates to assess the biological status of Pampean streams in Argentina. *Aquatic Ecology*, 35, 109-119.
- Rodriguez-Capítulo, A. R., N. Gómez, A. Giorgi. & C. Feijoó, 2010. Global changes in pampean lowland streams (Argentina): implications for biodiversity and functioning. *Hydrobiologia* 657: 53-70.
- Rumi, A., D. E. Gutiérrez Gregoric, V. Núñez, I. I. César, M. A. Roche, M. P. Tassara, S. M. Martín & M. F. L. Armengol, 2006. Freshwater Gastropoda from Argentina: species richness, distribution patterns, and an evaluation of endangered species. *Malacologia* 49: 189-208.
- Saigo, M., M. Marchese & K. M. Wantzen, 2016. A closer look at the main actors of Neotropical floodplain food webs: functional classification and niche overlap of dominant benthic invertebrates in a floodplain lake of Paraná River. *Iheringia Série Zoologia* 106 e2016004.
- Sala, O.E. & J.M. Paruelo, 1997. Ecosystem services in grassland, pp: 237-251. En: *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, Daily, G. (Ed.), Island Press, Washington D.C.

- Saveanu, L., 2014. Mecanismos y recursos tróficos alternativos del caracol macrofitófago *Pomacea canaliculata*. Tesis de Doctor en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Saveanu, L. & P. R. Martín, 2013. Pedal surface collecting as an alternative feeding mechanism of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Journal of Molluscan Studies* 79: 11-18.
- Saveanu, L. & P. R. Martín, 2014. Egg Cannibalism in *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) from the Southern Pampas: An alternative trophic strategy? *Malacologia* 57: 341-351.
- Saveanu, L. & P. R. Martín, 2015. Neuston: a relevant trophic resource for apple snails? *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 52: 75-82.
- Saveanu, L., E. Manara. & P. R. Martín, 2017. Carrion consumption and its importance in a freshwater trophic generalist: the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Marine and Freshwater Research* 68: 752-759.
- 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, 2013. Distribution of the apple snail *Pomacea canaliculata* in Pampean streams (Argentina) at different spatial scales. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 43: 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.
- Simberloff, D. B. & B. Von Holle, 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.

- Smith, M. E., S. A. Steiner & H. Isseroff, 1994. Urea: inhibitor of growth and reproduction in *Bulinus truncatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 108 (4): 569-577.
- Smith, T. M., R. L. Smith & I. Waters, 2012. *Elements of ecology*. San Francisco: Benjamin Cummings.
- Strayer, D. L. & D. Dudgeon, 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29(1): 344-358.
- Strong, E. E., O. Gargominy, W. F. Ponder & P. Bouchet, 2007. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. In *Freshwater animal diversity assessment*. Springer, Dordrecht pp: 149-166.
- Stryker, G. A., D. K. Koech. & E. S. Loker, 1991. Growth of *Biomphalaria glabrata* populations in the presence of the ampullariid snails *Pila ovata*, *Lanistes carinatus* and *Marisa cornuarietis*. *Acta Tropica* 49: 137-147.
- Sylvester, F., D. Boltovskoy & D. Cataldo, 2007. The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* enhances benthic invertebrate densities in South American floodplain rivers. *Hydrobiologia* 589(1): 15-27.
- Takizawa, T. & W. E. Snyder, 2012. Alien vs. predator: Could biotic resistance by native generalist predators slow lady beetle invasions? *Biological Control* 63: 79-86.
- Tamburi, N. E. & P. R. Martín, 2009. Feeding rates and food conversion efficiencies in 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.
- Tamburi, N. E. & P. R. Martín, 2012. Effect of food availability on morphometric and somatic indices of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Malacologia* 55(1): 33-41.

- Tamburi, N. E. & P. R. Martín, 2013. Allometric and trophic effects on shell morphology of *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae) from a geometric morphometrics viewpoint. *Molluscan Research* 33(4): 223-229.
- Tamburi, N. E. & P. R. Martín, 2016. Effects of absolute fasting on reproduction and survival of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* in its native range. *Current Zoology* 62(4): 369-375.
- Tamburi, N. E., M. E. Seuffert & P. R. Martín, 2018. Temperature-induced plasticity in morphology and relative shell weight in the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Thermal Biology* 74: 331-336.
- Tamburi, N. E., S. Burela, M. A. Carrizo & P. R. Martín, 2019. Through the looking-glass: shell morphology, anatomy and mating behavior of reversed *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Malacologia* 62(2): 205-214.
- Tan, S. K., Y. L. Lee & T. H. Ng, 2013. The status of the apple snail, *Pila scutata* (Gastropoda: Ampullariidae) in Singapore. *Nature in Singapore* 6: 135-141.
- Thorp, J. H., & Rogers, D. C. (Eds.). (2014). *Thorp and Covich's freshwater invertebrates: ecology and general biology* (Vol. 1). Elsevier.
- Tiecher, M. J., M. E. Seuffert, S. Burela & P. R. Martín, 2017. Life table and demographic parameters of the Neotropical apple snail *Asolene platae* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *American Malacological Bulletin* 35:1-7.
- Townsend, C. R. & A. G. Hildrew, 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *The Journal of Animal Ecology* 45(3): 759-772.
- Tricarico, E., A. O. Junqueira & D. Dudgeon, 2016. Alien species in aquatic environments: a selective comparison of coastal and inland waters in tropical and temperate latitudes. *Aquatic Conservation* 26: 872-891.
- Turner, A. M., 1996. Freshwater snails alter habitat use in response to predation. *Animal Behavior* 51:747-756.

- 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.
- Ueshima, E. & Y. Yusa, 2015. Antipredator behaviour in response to single or combined predator cues in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies* 81: 51-57.
- Utzinger, J., C. Mayombana, T. Smith & M. Tanner, 1997. Spatial microhabitat selection by *Biomphalaria pfeifferi* in a small perennial river in Tanzania. *Hydrobiologia* 356: 53-60.
- 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(2): 367-375.
- Vega, I. A., M. Giraud-Billoud, E. Koch, C. Gamarra-Luques. & A. Castro-Vazquez, 2007. Uric acid accumulation within intracellular crystalloid corpuscles of the midgut gland in *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *The Veliger* 48: 276-283.
- Verdonschot, R. & E. T. Peeters, 2012. Preference of larvae of *Enallagma cyathigerum* (Odonata: Coenagrionidae) for habitats of varying structural complexity. *European Journal of Entomology* 109: 229-234.
- Wallace, J. B. & J. J. Hutchens, 2000. Effects of invertebrates in lotic ecosystem processes, pp: 73-96. En: *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*, Coleman D.C. and Hendrix P.P: (Eds.).
- Ward, L. & P. J. Mill, 2008. Substrate selection in larval *Calopteryx splendens* (Harris) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 37: 69-77.
- Warfe, D. M. & L. A. Barmuta, 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171-178.
- Warfe, D. M. & L. A. Barmuta, 2006. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150(1): 141-154.

- Wood, T., 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.
- Zar, J. H, 1984. Biostatistical Analysis, second edition, 718 pp. New Jersey: Prentice-Hall International.
- Zilli, F. L. & M. R. Marchese 2011. Patterns in macroinvertebrate assemblages at different spatial scales. Implications of hydrological connectivity in a large floodplain river. Hydrobiologia, 663(1): 245-257.
- Zukowski S. & K. F. Walker, 2009. Freshwater snails in competition: alien *Physa acuta* (Physidae) and native *Glyptophysa gibbosa* (Planorbidae) in the River Murray, South Australia. Marine and Freshwater Research 60: 999-1005.